

**Московский Государственный ордена Трудового
Красного Знамени Педагогический институт
имени В.И.Ленина**

О.В.Смирнова

**ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ, ЧИСЛЕННОСТЬ И ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ
ПОПУЛЯЦИЙ ОСНОВНЫХ КОМПОНЕНТОВ ТРАВЯНОГО ПОКРОВА
ДУБРОВ**

**Диссертация на соискание ученой
степени кандидата биологических
наук.**

**Научный руководитель
профессор А.А.Уранов.**

Москва, 1968 г.

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Страницы
Введение.	1
Глава I Природные условия районов исследования.	7
Глава II Выбор счетной биологической единицы при изучении численности и возрастного состава популяций вегетативно-подвижных растений.	45
Глава III Жизненный цикл, биологические особенности и характерные черты возрастных состояний осоки волосистой (<i>Carex pilosa</i> Scop.).	62
Глава IV Жизненный цикл, характерные черты возрастных состояний и биологические особенности сыти обыкновенной (<i>Aegopodium podagraria</i> L.)	97
Глава V Копытень европейский (<i>Asarum europaeum</i> L.). его биологические особенности, жизненный цикл и характерные черты возрастных состояний.	122
Глава VI Жизненный цикл, биологические особенности и характерные черты возрастных состояний пролески сибирской (<i>Scilla sibirica</i> Andr.).	147
Глава VII Своеобразие возрастных состояний и жизненных циклов некоторых представителей травяного покрова дубрав.	171
Глава VIII Особенности вегетативного размножения некоторых травянистых растений дубрав в связи с их возрастными изменениями.	199
Глава IX Численность и возрастной состав популяций основных компонентов травяного покрова дубрав.	216
Глава X Опыт классификации популяций цветковых растений.	240
Заключение.	263.

TOM 1

ВВЕДЕНИЕ.

Т.А.Работнов (1946 г., 1950г., а, 1950 г., б, 1954г.) в серии исследований показал существенное значение изучения возрастного состава популяций для понимания жизни фитоценозов. Его работы были дополнены позднее рядом частных исследований (Трулевич, 1959г., 1960г., а, б, 1962 г.; Снаговская, 1964г. а, б, 1965 г. а, б, 1966 г.; Голубева, 1966 г.; Шорина, 1966 г., 1967г.; Воронцова, 1967 г.; Жукова, 1967г.). Все эти труды показали, что возрастной состав популяций – явление изменчивое, зависит не только от общих экологических условий, но и от биотических факторов: фитоценотической среды, влияния некоторых животных и др.

Изучение состава популяций для целей фитоценологии требует достаточно углубленного анализа жизненного цикла вида и установления признаков, по которым можно отличать в природе особи каждого из возрастных состояний у исследуемых видов.

Согласно теоретическим представлениям Т.А.Работнова (1950г. а), при выделении возрастных состояний особое внимание необходимо уделять, в первую очередь, тем онтогенетическим изменениям, которые определяют устойчивость вида в ценозе (семенная продуктивность, способность к вегетативному размножению), а также процессу естественного старения и отмирания.

При изучении хода онтогенеза А.А.Уранов (1960 г.) предлагает учитывать следующие моменты: фазы развития, возрастную эффармонию, продолжительность онтогенеза и отдельных его состояний, влияние внешних условий на ход онтогенеза и его продолжительность.

В настоящее время онтогенез и возрастной состав популяций изучен еще у немногих жизненных форм: стержнекорневых и короткокорневищных травянистых многолетников (Работнов 1946г.,

1950г.а; Снаговская, 1965г.а), плотнокустовых злаков (Пошкурлат, 1941г.; Трулевич, 1960г.а; Жукова, 1967г.; Воронцова, 1967г.), полукустарничков (Трулевич, 1959г.; Воронцова, 1967 г.), клубне-луковичных вегетативных малолетников (Шорина, 1967 г.).

Имеющийся в настоящее время материал недостаточен не только для анализа возрастных состояний видов, составляющих какой-либо конкретный фитоценоз, но и не дает пока возможности даже утверждать, насколько всеобщей является та серия последовательно проходимых особью возрастных состояний, которая была разработана Т.А.Работновым (1950г.а), так как автор этой схемы высказывал сомнение в наличии у некоторых растений сенильного периода. В некоторых цитируемых выше работах обращалось внимание на непостоянство имматурного состояния. Кроме того, не ясно, у всех ли растений наблюдается достаточно четкое подразделение генеративного периода, на что впервые было обращено внимание А.П.Пашкурлат (1951 г.) и Н.В. Трулевич (1960г.). Нельзя считать доказанным, что классификация возрастных состояний растений, предложенная Т.А.Работновым (1950 г.а) для травянистых многолетников, применима к любым жизненным формам.

Для того, чтобы решать, насколько всеобщими являются методы Т.А.Работнова (1950г.а) по изучению численности и состава популяций, разработанные на ограниченном материале, следует изучить возможно большее количество жизненных форм.

В настоящее время на кафедре ботаники и в проблемной биологической лаборатории МГПИ им. Ленина под руководством проф. А.А.Уранова проводится серия исследований, посвященных изучению численности и состава популяций различных жизненных форм. В плане этих исследований находит себе место и настоя-

чая работа. Она представляет собой попытку изучить ряд наиболее массовых компонентов среднерусских дубрав. Основное место в исследованиях автора занимают вегетативно-подвижные растения, до сего времени почти не изучавшиеся.

Большинство видов, исследованных до настоящего времени в интересующем нас направлении, размножаются исключительно или преимущественно семенным путем или обладают слабо развитой способностью к вегетативному размножению. Однако значительное количество видов, доминирующих в ценозах, представлено растениями с хорошо развитой способностью к вегетативному размножению, и поэтому их изучение представляет значительный интерес.

В связи с неопределенностью понятия об особи у вегетативно-подвижных растений Т.А.Работнов (1950г.а) считает, что определение численности и состава популяций у этих видов практически невозможно. Между тем это утверждение, в сущности, преждевременно и нуждается в доказательствах. Отсюда следует, что изучение вегетативно-подвижных растений представляет значительный интерес и в этом отношении.

В ряде исследований, изучение численности и возрастного состава популяций осуществлялось в серии ценозов, образующих экологические (Снаговская, 1966г.; Шорина, 1966г.), дигрессионные (Трулевич, 1960г.б; Жукова, 1967г.) или географические ряды (Воронцова, 1967г). Это давало возможность для каждого вида определить его эколого-фитоценотический оптимум (Уранов, 1960г.) и выяснить некоторые черты хода сукцессий. Однако, не менее существенно исследование видовых популяций с иных позиций - с точки зрения хода самовозобновления и взаимозамещения видов в ценозах. Значение этого направления исследования сформулирова-

но Т.А.Работновым (1950г.б.), который писал: "Если бы удалось определить полный состав популяций всех видов, образующих ценоз, и установить их возрастной состав, то на основе этого можно было бы достаточно точно судить о прошлом, настоящем и отчасти будущем ценозов". На основании полученных данных о численности и составе популяций большинства видов в ценозе можно приблизиться к построению модели фитоценоза во временном аспекте, особенно если располагать данными о взаимодействии видовых популяций.

Такая модель будет лишь грубой схемой взаимоотношений популяций видов и хода их изменений, но даже в таком случае она может иметь научное значение в качестве ориентировочного материала для более глубокого проникновения в фитоценоотические отношения.

Руководствуясь выше изложенными соображениями, в качестве объекта исследования был выбран травянистый ярус дубрав, который представляет весьма четко выраженную синусию, достаточно постоянную по составу и не слишком разнообразную, с преобладанием вегетативно-подвижных видов. Основным местом, где проводились исследования, были выбраны дубравы Воронежского заповедника, что определялось заповедным режимом территории, её длительными биогеоценотическими исследованиями (Ремезова, 1957г., 1959г.; Богачева, 1958г.; Ремезов, 1958г., 1961г.; Скрыбин, 1959г., 1964г.; Гоббе, 1964г.; Свиридова, 1964 г. и др.), а также некоторой обедненностью, по сравнению с дубравами, расположенными в более западных областях, видового состава травяного покрова.

В травяном покрове дубрав Воронежского заповедника были выбраны некоторые массовые вегетативно-подвижные растения или наиболее распространенные доминанты. (*Carex pilosa* Scop .,

Aegorodium podagraria L., *Asarum europaeum* L., *Viola mirabilis* L.), к ним прибавлены контрастные по подвижности виды (*Scilla sibirica* Andr., *Corydalis halleri* Willd., *Corydalis marschalliana* (Pall.) Pers.), и ряд менее полно изученных видов (*Stellaria holostea* L., *Asperula odorata* L., *Pulmonaria obscura* Dum., *Anemone ranunculoides* L.).

Два господствующих вида (*Carex pilosa*, *Aegorodium podagraria*) были изучены также и в дубравах Теллермановского опытного лесничества, расположенного, как и Воронежский заповедник, в пределах Воронежской области, но в резко отличных почвенных условиях.

Многие из перечисленных растений были ранее объектами изучения. Так, широко известны работы Т.Ирмиша (*Irmisch*, 1850г.); Дильса (*Diels*, 1918г.); А.В.Кожевникова (1931г., 1937 г.); И.Г.Серебрякова (1947г., 1949г., 1950г. и др.); М.М. Шик (1950г., 1953г.); Т.К.Горышиной (1961г., 1963г.); Т.Т.Трофимова (1939г., 1954г.); в которых рассматривались отдельные черты биологии травянистых растений дубрав.

Это обстоятельство значительно облегчило работу по изучению больших жизненных циклов выше названных видов.

Сравнительная малочисленность основных компонентов травяного покрова дубрав позволяет исследовать численность и состав популяций если не всех, то, во всяком случае, большинства его компонентов, и подойти к изучению взаимоотношения популяций видов в ценозах.

Выбранные растения дают материал, который при условии дополнительных исследований, можно использовать для построения модели взаимодействия популяций разных видов в одной из простейших форм.

Полевые исследования проводились в 1964-1965 годах.

Диссертация выполнена на кафедре ботаники МГПИ им. Ленина под руководством проф. А.А.Уранова.

Большое участие в сборе и обработке материала по жизненному циклу и составу популяции *Viola mirabilis* принимала студентка МГПИ им. Ленина Т.Н. Кагарлицкая.

Приношу глубокую благодарность научному руководителю А.А.Уранову за постоянную помощь в работе и ценные советы, а также коллективу кафедры ботаники и проблемной биологической лаборатории МГПИ им. Ленина и сотрудникам Воронежского заповедника за помощь в выполнении диссертации.

Г Л А В А 1

ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сбор материала проводился в двух пунктах Воронежской области: Воронежском государственном заповеднике и в Теллермановском опытном лесничестве АН СССР.

Краткая характеристика природных условий Воронежской области

Воронежская область по административному делению 1951 года занимает 68,4 тысячи квадратных километров и расположена в центре Европейской территории СССР, по верхнему и среднему течению Дона (Гришин, 1952г.).

По рельефу область разделяется на две части: возвышенную и низменную.

К возвышенной части относится всё правобережье Дона, представляющее собой восточный край Средне-Русской возвышенности, а также Калачская возвышенность, расположенная на юго-востоке области между долинами Дона и Хопра (Ежов, 1952 г.). Низменная часть занимает северо-восточные районы, расположенные к востоку от долины Воронежа и Дона и к северу от Калачской возвышенности. Она представляет собой южную часть Окско-Донской низменности, разделяющей Средне-Русскую и Приволжскую возвышенности и известной также под названиями: Придонской равнины, Доно-Воронежской низины, Воронежско-Тамбовской равнины, Цнинско-Воронежской впадины (Тилло, 1890г.; Шокальский, 1918г.; Щукины, 1922 г.; Дитмар и Сисоев, 1938г.; Мешков, 1948 г.).

Оба пункта, где проводились исследования, находятся в пределах низменной части области; Воронежский заповедник - в северо-западной части на водоразделе Воронеж-Усманка, Теллермановский лесной массив - в северо-восточной части на водораз-

деле Ворона-Хопер около г. Борисоглебска.

Низменная часть области представляет собой плоскую равнину, расположенную, в среднем, на высоте 150 метров над уровнем моря. Характерной чертой низменной части области является меридиональное направление речных долин и водоразделов. Все реки здесь представляют собой левые притоки Дона и текут, в основном, с севера на юг (Ежов, 1952 г.).

Степень вертикального расчленения низменности увеличивается в направлении с северо-запада на юго-восток. В районе городов Усмань и Грязи относительные углубления речных долин не превышают 15-20 метров, в районе нижних течений Савалы, Карагана, Елани они достигают 70-80 метров (Корнаковский, 1904 г.; Зонн 1950г.). К основным формам рельефа, определяющим характер поверхности Воронежской области, относятся речные долины с террасами, водоразделы, ложбины, балки и овраги. Местами встречаются балочные и овражные конусы выноса, плоские западины на водоразделах, оползни на склонах и эоловые песчано-аккумулятивные образования, как древние, так и современные. (Вирский, 1946 г.; Ежов 1952 г.). Самыми древними породами, относящимися к докембрийскому периоду, в Воронежской области являются кристаллические породы, образующие фундамент для всех остальных, более молодых наслоений. Они образуют на поверхности выходы в виде небольших гряд по правому берегу р. Дона (Глинка 1923г.; Дубянский 1927 г.). Почти на всей территории области граниты прикрываются толщей осадочных пород среднего и особенно верхнего девона, общей мощностью свыше 100 метров. Значительная часть девонских отложений лежит ниже уровня современных рек и сверху прикрыта более молодыми слоями. Часть девонских отложений выходит на поверхность в северо-западной

части области по берегам Девицы, Ведуги, Воронежа. Девонские отложения Воронежской области представляют собой южное крыло обширного подмосковного бассейна. К югу, вниз по Дону, поверхность девонских пород понижается за счет их размыва и увеличения мощности покрывающих их меловых осадков (Венюков, 1884 г.; Дубянский, 1935 г.; Архангельский, 1941 г.). Камешугольные отложения, составляющие северо-восточную окраину Донецкого бассейна, представлены, главным образом, известняками с тонкими прослойками углей. Они обнаружены только в южных районах области (Дубянский, 1935 г., 1939 г.).

Наибольшее распространение в области, если не считать четвертичных отложений, имеют породы меловой системы. В северо-восточной низменной части области в бассейнах рек Воронежа, Хопра и Битюга (за исключением его низовьев) меловые отложения покрыты мощной толщей третичных и четвертичных отложений, и их поверхность лежит ниже уровня современных рек.

Третичные отложения в Воронежской области распространены также широко, как меловые и представлены, главным образом, палеогеном. В целом, осадки палеогена в области представлены серией разнообразных пестроцветных глин, песков и песчаников (Грищенко, 1939 г.; Ежов, 1952 г.).

Четвертичные отложения в Воронежской области представлены различными континентальными фациями.

Главными генетическими типами этих отложений являются следующие: 1) флювиогляциальные, 2) ледниковые, 3) аллювиальные, 4) эоловые, 5) элювиально-делювиальные, 6) пролювиальные. Флювиогляциальные отложения имеют большое распространение в низменной левобережной части области и представлены средне-

вернистыми песками с прослойками и линзами глин (Дубянский, 1926, 1936 гг.).

Большое распространение в Воронежской области имеют валунные суглинки. Они представляют собой основную морену донского ледникового языка, а также остатки размытых конечных морен. Распространение валунных суглинков показывает, что северо-европейский ледник во время наибольшего продвижения на юг покрывал значительную часть области.

Верхним членом четвертичных отложений на водоразделах являются бурные безвалунные или покровные суглинки. Они покрывают всю территорию области, как бывшую под ледником, так и находившуюся под ним. Обычная их мощность 2 - 3 метра. Безвалунные суглинки в верхней части имеют буроватую окраску и лёссовидную структуру, внизу они более тёмноокрашенные и плотные.

Безвалунные суглинки являются основной материнской породой, на которой образовался почвенный покров (Докучаев, 1849 г.; Дубянский, 1935 г. и др.).

Происхождение покровных суглинков в ледниковой области связано с отложением ледниковой мути при отступлении ледника и с элювиально-делювиальными процессами. Во внеледниковой области они представляют собой элювиально-делювиальные образования на коренных породах.

По долинам рек протягиваются полосы аллювиальных отложений, представленных песками, иногда с прослойками супесей, суглинков и глин. Среди них различают древнеречные отложения, слагающие древние надпойменные террасы, и современные отложения пойм и русел рек.

К послеледниковым образованиям относятся переотложенные

ветром пески, покрывающие часто значительные площади левобережных террас (Гаель, 1932 г.; Вирский, 1946 г.).

Воронежская область, как и весь центр Европейской части СССР, располагается в атлантико-континентальной климатической области (Алисов, 1956 г.). Степень континентальности климата области колеблется от 27 до 52 процентов (Костин, 1952 г.).

Годовой ход температур характеризуется в пределах области значительной однородностью.

Среднегодовая температура воздуха изменяется от + 5 градусов в северных районах до +7 - в южных. Средняя температура июля колеблется в пределах от + 20°C до +22°C, января - от -10,5°C до -8,5°C.

За период с мая по сентябрь заметное влияние на температуру воздуха оказывают лесные массивы. Около этих массивов наблюдаются пониженные температуры (Другова, 1935 г.; Скрыбин, 1938 г.; Костин, 1939 г., 1940 г.).

В зимнее время значительное влияние на температуру воздуха оказывает Цинско-Воронежская низменность. Здесь происходит застаивание холодных масс воздуха и вследствие этого наблюдаются наиболее низкие температуры х).

Максимальная толщина снежного покрова колеблется от 20 до 50 сантиметров. На территории Воронежской области можно выделить две климатические зоны - лесостепную и степную, граница которых проходит приблизительно по линии Алексеевка - Лиски - Бобров - Архангельское - Борисоглебск и довольно хорошо совпадает с границей лесостепи и северных ковыльных степей (Ежов, 1952 г., Костин, 1952 г.).

х) Годовое количество осадков колеблется от 550 до 425 мм

Оба пункта, где проводились исследования находятся в пределах лесостепной климатической зоны, но в разных климатических районах. Характеристика районов в климатическом отношении приведена в таблице 1. Данные взяты из работы С.И. Костина (1952 г.)

Таблица 1
Климатические особенности Воронежской области.

Районы	Температура воздуха (°C)				Продолжительность периода с температурой выше 10°C (дни)	Осадки (мм)	
	1	УП	У+1Х	Год		1У-Х	Год
1 - б (Воронежский заповедник)	-9,5	19,5	16,5	5,0	150	350	500
1 - д (Теллермановское опытное лесничество)	-10,0	20,0	16,5	5,0	150	325	475

Согласно почвенной карте Европейской части России (Докучаев, 1849 г.) в пределах Воронежской области наибольшее распространение получили чернозёмы с содержанием гумуса от 17 до 13 процентов и незначительное распространение - чернозёмы с 4 - 7 процентами гумуса.

Оба пункта, где проводился сбор материала, расположены в зоне тучных черноземов, граница которых с обыкновенными черноземами совпадает с границей климатических зон области.

Среди мощного чернозёма, занимающего водораздельные плато и пологие склоны, пятнами встречаются почвы интразонального за-
легания: выщелоченный чернозём, серые лесные почвы, дерново-
подзолистые почвы, почвы солонцового типа, перегнойно-~~карбонатные~~
~~из~~-карбонатные и аллювиальные (Адерихин, 1952 г.). Серые лесные
почвы приурочены к местам, длительное время находившимся под
лесам, к рельефным понижениям и к материнским породам легкого
механического состава. В подзоне мощного чернозёма довольно
большое распространение получили песчаные и супесчаные почвы.
Они приурочены обычно к левобережьям рек и занимают надпойменные
террасы (Адерихин, 1952 г.).

В пределах Воронежской области зональными типами раститель-
ности являются водораздельные (плакорные) дубравы и степи.
Первые связаны с серыми лесными суглинками, вторые - с черно-
земными почвами.

На других элементах рельефа и почвах размещены иные типы
растительного покрова: песчаные боры, группировка засоленных
почв, а также группировки водоемов, болот, ольшаников.

Природные условия Воронежского государственного заповедника

Воронежский заповедник занимает северную половину Усман-
ского лесного массива. Его географические координаты: $51^{\circ}02'$ -
 $51^{\circ}52'$ с.ш. и $39^{\circ}21'$ - $39^{\circ}47'$ в.д.

Рельеф

В геоморфологическом отношении территория заповедника
представляет часть Воронежско-Тамбовской равнины, располагаясь
вблизи её западной оконечности. Западная окраина Воронежско-

Тамбовской равнины относится к району левобережных песчаных террас Дона, Воронежа и Битюга и представляет собой поверхность поймы, первой и второй надпойменных террас, характеризующихся плоскостным рельефом. (Ежов 1952 г.).

Поверхность песчаных террас, особенно первой и второй надпойменных, часто имеет неровный, бугристый рельеф.

Существует три точки зрения по поводу происхождения песчаных бугров. В.А. Дубянский (1911г.), К.И. Лисицын (1914г.), Н.Е. Дик (1937 г.) считают их эоловыми, возникшими в результате навевания и развевания песков террас.

Б.Б. Полюнов (1927 г.) считает их воднодеструктивными образованиями, возникшими в результате размыва поверхности террас, а А.Г.Гаель (1932 г., 1948 г.) пришел к выводу о водно-аккумулятивном их происхождении.

Воронежский заповедник занимает значительную площадь песков в междуречье Воронеж-Усманка, характеризующуюся наибольшими абсолютными высотами.

Речные долины рек Воронеж, Усманка, Ивница, а также ряд ручьев создают довольно сложное расчленение территории заповедника.

По основному рельефу вся территория заповедника может быть разделена на четыре группы:

1. Водораздельные перевалы, образованные песчаными буграми с большим количеством заболоченных впадин и отдельными сглаженными участками.

- П. Склоны к поймам рек с выровненной поверхностью. Изредка эта поверхность прерывается отдельными участками бугристых или волнистых песков. Незначительное количество

бессточных болот приурочено, главным образом, к этим пескам.

Ш. Сниженные бугристые пески в западной части заповедника.

1У. Поймы рек Усманки, Ивницы, Воронежа (Скрябин, 1944 г., 1964 г.).

Гидрографическая сеть.

Основной рельеф заповедника был образован, главным образом, деятельностью вод отступающего ледника, сформировавших долины рек Воронеж и Усманка, а также послеледниковой деятельностью атмосферных вод (Дубянский, 1936 г.).

Наиболее низкие абсолютные отметки имеет западная часть заповедника, по границе которой протекает река Воронеж. Её притоки, реки Усманка и Ивница, пересекают территорию заповедника с севера на юг и с северо-востока на юго-запад, образуя три частных водораздела. Водораздел Воронеж-Ивница имеет абсолютные высоты менее 120 м, в то время как водораздел рек Ивница с Борским ключом - Усманка лежат на абсолютной высоте 160-165 м. Водораздел рек Усманка с Байгорой - Хава располагается на высоте 167-169 м. Эти водоразделы служат частью большого водораздела притоков Дона - рек Воронежа и Битюга (Скрябин, 1944 г., 1959 г., 1964 г.).

Геологическое строение

Воронежско-Тамбовская равнина, на западной стороне которой расположен заповедник, представляет собой глубоко промытую долину доледникового происхождения, впоследствии заполненную флювиогляциальными, речными и озерными отложениями.

Основанием для геологических напластований более позднего времени здесь служат девонские отложения, представленные известняками и глинами. В западной части заповедника на размытую поверхность девонских отложений налегают флювиогляциальные

пески, ледниковые и послеледниковые глины и пески (Глинка, 1921 г.; Герасимов, 1939 г.; Скрыбин, 1944 г.). В восточной части заповедника между девонскими и флювиогляциальными отложениями вклиниваются глины или пески нижнемелового периода. Над нижнемеловыми отложениями лежат третичные и четвертичные отложения из песка и глины, располагающиеся слоями различной мощности. Характер этих напластований не везде одинаков: в западной части выходят на поверхность мощные пески, в других частях заповедника они скрыты под более высоко расположенными слоями глины, переслаиваемой песчаными прослойками (Ежов, 1952 г.).

Согласно большинству авторов (Глинка, 1893 г., 1923 г.; Дубянский, 1936 г.; Архангельский, 1941 г. и др.) во время рисского оледенения почти вся территория Воронежской области была покрыта ледником. В период рисского оледенения образовались поверхностные слои глин, которые вскрываются при отметке 144 метра и образуют наиболее мощный водоупор на поверхности территории заповедника (Скрыбин, 1944 г.).

Почвообразующей породой на территории заповедника служат кварцевые древнеаллювиальные пески. На водораздельной части междуречья Воронеж-Усманка мощность песчаного плаща достигает 7-8 метров. При движении вниз по склону к долинам рек мощность песчаного плаща постепенно уменьшается до 2-1,7 метров. Эту общую закономерность местами нарушают песчаные гряды на переходе к пойме Усманки, где мощность песчаного плаща повышается. Подстилающей песчаный плащ породой является покровный суглинок, который при уменьшении мощности песчаного плаща оказывает существенное влияние на ход почвообразовательного процесса (Ремезов, 1961 г.).

Климат.

Климатические условия заповедника могут быть охарактеризованы с помощью метеорологических данных, полученных на окружающих лесной массив метеостанциях (Рамонь, г. Воронеж, Усмань) и метеостанции заповедника.

Данные, характеризующие климатические условия на безлесных территориях, окружающих заповедник (Рамонь ж.д.ст.) и в лесном массиве (метеостанция заповедника) приведены в таблице 2 ^{х)}.

Таблица 2

Климатические условия Воронежского заповедника и
окружающей территории

	ж.д.ст.Рамонь	Метеостанция заповедника
Сумма осадков за год (мм)	500	578
Средняя годовая температура (°C)	+ 5,1	+ 5,1
Средняя температура января (°C)	- 10,6	- 9,4
Средняя температура июля (°C)	+ 20,2	+19,5
Средняя максимальная высота снегового покрова (мм)	260	330
Продолжительность безморозного периода	126	126

х) Сведения для таблицы 2 взяты из работ: Климат Ц.Ч.О (1929г.); Климатологический справочник СССР, в.8 (1956 г.); Агроклиматический справочник Воронежской области (1960 г.); Дополнение к агроклиматическому справочнику Воронежской области (1960г.); Булкина и Гоббе (1964 г.); Гоббе (1964 г.).

Как видно из таблицы 2, показания лесной метеостанции отличаются от показаний станций, расположенных вне леса. Особенно резко эти различия проявляются в количестве осадков.

Более подробный ход изменения температуры, влажности воздуха и количества осадков на территории заповедника приведены в таблице 3.

Почвы и растительность

Основным условием для формирования почв заповедника, в отличие от окружающих мест этой природной зоны, служит наличие поверхностных песчаных наносов различной мощности и подслаивание этого песчаного слоя глиной, являющейся первым водоупором (Скрябин, 1964 г.). Почвообразующей породой на территории заповедника служат кварцевые древнеаллювиальные пески. Они состоят преимущественно из зерен кварца, содержание которого может достигать 99% (Ремезов, 1958 г.). В очень небольших количествах в песках присутствуют другие минералы: ставролит, канит, турмалин, андалузит, рутил, роговая обманка, магнетит.

Пески, служащие почвообразующей породой, представляют среду, крайне бедную элементами минерального питания и азотом (Ремезов, 1958 г., 1961 г.).

Высокая водопроницаемость и слабая влагоёмкость песчаных отложений определяют прерывистость водного режима: периоды с достаточным содержанием физиологически доступной влаги прерываются в летнее время значительным иссушением (Свиридова, 1964 г.).

Изменение почвенного покрова в зависимости от различной мощности подстилающей породы (пески) на разных элементах рельефа было подробно исследовано Н.П.Ремезовым (1958 г., 1961 г.) на территории заповедника, главным образом, на водоразделе

Таблица 3

Некоторые метеорологические данные, полученные метеостанцией
заповедника с 1932 по 1961 г.г.х)

Месяцы	1	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Год
Метеоданные													
Средняя температура воздуха	-9,4	-9,0	-4,4	5,9	13,5	17,9	19,5	18,1	11,8	5,1	-1,3	-6,3	+5,1
Средняя максимальная температура воздуха	2,1	2,3	7,6	21,4	28,2	31,3	32,9	32,5	27,4	18,3	10,8	4,0	-
Средняя минимальная температура воздуха	-28,4	-28,5	-23,8	-7,9	-1,8	3,09	6,21	4,8	-1,8	-7,8	-16,5	-24,3	-
Среднее количество осадков (мм)	40	38	41	42	58	52	66	60	43	50	45	43	578
Средняя относительная влажность воздуха (%)	-	-	-	62	46	52	51	52	53	70	-	-	-
Минимальная относительная влажность воздуха в вегетационный период (%)	-	-	-	14	15	23	21	15	16	19	-	-	-

х) Сведения взяты из работы А.П.Булкиной и Л.А.Гоббе (1964 г.)

Воронеж - Усманка. Почвы и растительность при переходе от водораздела к пойме изменяются в определенном порядке. Под водораздельной частью междуречья Воронеж - Усманка, где мощность песчаного плаща достигает 7-8 метров, развит боровой комплекс с сосняками-зеленомшниками на подзолах и слабо- средне - или сильно оподзоленных дерновых почвах по положительным элементам рельефа.

Сосновые леса способствуют проникновению в степную и лесостепную области некоторых характерных элементов таежной растительности, таких как *Vaccinium vitis - idaea*, *Vaccinium myrtillus*, *Calluna vulgaris*, *Juniperus communis*, *Oxycoccus palustris* и др. (Келлер, 1927 г., Камышев, 1952г.)

По понижениям на водораздельной части образуются осоковые и сфагновые болота.

По мере движения вниз по склону мощность песчаного плаща постепенно уменьшается, и на почвообразовательный процесс всё возрастающее влияние оказывает подстилающая порода - пылеватая глина или суглинок. Она может влиять двумя путями: во-первых, слой суглинка служит водоупором, по которому с вышележащих элементов рельефа стекает верховодка, приносящая с водоразделов и верхних частей склонов элементы минерального питания. Во-вторых, при залегании слоя суглинка ближе 2 метров корни древесных пород достигают его поверхности и могут использовать содержащиеся в нём элементы минерального питания. Поэтому условия произрастания древесных пород, по мере движения вниз по склону и уменьшения мощности песчаного плаща становятся более благоприятными. Об этом можно судить по повышению бонитета сосен и возрастающему проникновению широколиственных пород в сосняки.

Непосредственно по склону к боровому комплексу водораздельной части примыкает полоса простых суборей на светлобурых лесных песчаных почвах.

Под пологом соснового древостоя получает развитие ярус из дуба, на фоне зеленомохового ковра появляются отдельные представители дубравного широколиственного травья. Ещё ниже по склону располагается полоса сложных суборей, в которых дуб образует II ярус, а в подросте и подлеске появляются спутники дуба: липа, клен полевой, лещина. В травяном покрове преобладают дубравные элементы.

Полосу суборей на склонах к р. Усманке сменяет полоса дубрав на темно-серо-бурых лесных супесчаных почвах, где подстилающие породы (глина или суглинки) расположены на глубине 1.5 - 2 метров. Далее наблюдается постепенный переход к современным речным поймам, местами с выраженными припойменными повышениями и полосой суборей на более глубоких песках.

Хотя абсолютный возраст почв этого междуречья одинаков, почвы отдельных частей склонов существенно разнятся по относительному возрасту, находясь на разных стадиях развития (Ремезов, 1961г.). Это обусловлено неодинаковой скоростью проникновения дуба и его спутников под полог соснового леса.

В зависимости от степени участия в древостое дуба со спутниками и продолжительности их воздействия на среду обитания изменяются строение и свойства почвы. В соответствии с движением от водораздела к пойме наблюдается повышение содержания в почве перегноя, азота, биологически важных элементов зольного питания и смена подзолов под водораздельными борами бурными лесными почвами суборей, а далее темно-серо-бурыми лесными почвами дубрав. Темно-серо-бурые лесные почвы дубрав (по терминологии

Н.П.Ремезова) имеют окрашенный перегнойный слой мощностью в 40-50 см., а иногда и больше. Содержание перегноя под лесной подстилкой 5-6%, с глубиной оно довольно резко снижается. Обращает внимание заметная аккумуляция в верхней части почвенного профиля азота, фосфора, серы, кальция и магния. Верхняя часть почвенного профиля отличается более высокой емкостью поглощения катионов при значительной насыщенности основаниями (80%), которая с глубиной ещё более возрастает.

Активная реакция слабо кислая ($pH=6.0$) обусловленная, в основном, буферной системой: угольная кислота - бикарбонат кальция. Верхняя часть почвенного профиля обогащена илистыми частицами.

Четко выделяется по валовому составу элементов и механическому составу подстилающая порода, представленная пылеватой глиной или суглинком. Равномерное распределение в почвенном профиле алюминия или его накопление в верхнем слое представляет характерное свойство описываемых почв, что обусловлено особенностями биологического круговорота под пологом хвойно-широколиственных и дубовых лесов Воронежского заповедника (Ремезов, 1961 г.).

Помимо боров, суборей и дубрав, на территории заповедника распространены березовые леса по понижениям и на нижних частях склонов, черноольшаники и ветляники в поймах рек и ручьев (Ремезова, 1959 г., 1961 г.). По данным лесоустройства 1954 года, наибольшую площадь в заповеднике занимают сосновые леса (9918 га), на втором месте стоят дубравы (7861 га), несколько меньшая площадь, чем под дубравами, находится под осинниками (7239 га), значительно меньшая под березняками (2057 га), затем под черно-

ольшаниками (1302 га).

Коренные типы леса в заповеднике: боры, суборы, сложные суборы, дубравы и ольсы (Николаевская, 1948 г.).

Дубовые леса в заповеднике занимают значительную площадь (27,3%), однако большая часть этой площади приходится на производные дубравы, которые возникают после рубки суборей, сложных суборей и дубрав.

Коренные дубовые насаждения занимают площадь 1729 га. Они встречаются на серых, темно-серых, буро-серых и темно-буро-серых песчаных почвах, подстилаемых суглинком на глубине 1 - 1.5 метра (Ремезов, 1961 г.). Эти леса представляют типичные дубравы, не отличающиеся ни по составу и строению древостоя, ни по другим ярусам от дубрав лесостепи, выросших на суглинистых почвах (Ремезова, 1957 г., 1959 г.). Близкое залегание суглинка обуславливает достаточное увлажнение почв, поэтому в Воронежском заповеднике широкое распространение имеют, по классификации П.С.Погребняка (1955 г.), свежая, реже влажная и сырая дубравы. На местообитаниях, характерных для свежей и влажной дубравы встречаются осоково-снытевая и снытевая дубравы. (Ремезова, 1959 г.). В этих дубравах дуб 1, иногда II бонитета вместе с единичными деревьями ясеня и липы образует хорошо выраженный первый ярус. Второй ярус создают клён остролистный, липа и ильмовые. В третьем ярусе встречается клен полевой.

Густой подлесок образуют следующие породы: *Acer campestre*, *Corylus avellana*, *Evonymus verrucosa*, *R. europaea* и др. Травянистый покров местами очень густой и состоит из *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*, *Stellaria holostea*, *Asperula odorata*, *Asarum europaeum*, *Pulmonaria obscura*, *Viola mirabilis*, *Orobus vernus*.

После рубки эти леса обычно сменяются есинниками, реже липняками или происходит восстановление коренных насаждений (Николаевская, 1949 г.; Ремезова, 1959 г., 1961 г.).

Сбор материала по теме диссертации проводился в одном из самых больших массивов дубрав в заповеднике. Этот массив расположен в средней и нижней части пологого склона р. Усманки в 4-5 км. от управления заповедника и приблизительно ограничен Черепажинским, Придорожным, Крутовским и Линейным кордонами.

В этом массиве были выбраны и подробно изучены четыре участка ассоциаций, которые представляют наиболее распространенные среди дубрав Воронежского заповедника типы леса. Участки ассоциаций располагались в следующих кварталах: 374, 353, 354, 355. Площадь составляла, приблизительно, 0,5 гектара.

На каждом участке ассоциаций были проведены геоботанические описания (весной и в середине лета) на 100 м² площадках, сделаны почвенные разрезы и взяты образцы почв для анализов. Определение физико-химических свойств почв проводилось следующими методами: pH - потенциометрически, углерод - по Тюрину, азот - по Кельдалю, кальций и магний - вытеснением NaCl "трилоном Б", азот легко гидролизуемый - по Тюрину-Кононовой, фосфор - по Чирикову, калий - вытеснением NaCl с кобальтонитритом по Александрову, гидролитическая кислотность - по Каппену, гигроскопическая влажность - термостатно-весовым.

Описания и анализы почв были проведены сотрудниками почвенной лаборатории Воронежского госзаповедника под руководством В.В. Трегубова.

Кроме того, на всех четырех участках в течение вегета-

ционного периода в 1964 году систематически (через 10-14 дней) проводилось определение температуры почвы щуп-термометром, влажности почвы, температуры и относительной влажности воздуха аспирационным психрометром Астмана и освещенности под пологом дубравы на высоте 1.0 метра от поверхности почвы. Освещенность определялась в процентах от полной освещенности люксметром типа Ю 16.

Квартал 374.

Участок, ассоциации, выбранный в этом квартале, располагается в средней части пологого склона к реке Усманке и имеет очень слабый склон на северо-восток. На этом участке произрастает 80-100-летнее насаждение из липы мелколистной и дуба черешчатого с небольшой примесью клена остролистного и ясеня обыкновенного. Сомкнутость древостоя 0.7-0.8. Формула древостоя: 7 Лп + ЗД + Кл.0 (ед.).

Первый ярус представлен липой и дубом, второй ярус - липой и остролистным кленом (таблица 1, приложение).

Подлесок довольно густой и состоит главным образом из лещины и двух видов бересклета: европейского и бородавчатого. В подросте очень обильны следующие породы: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*. Входов и молодых экземпляров дуба встречается очень мало.

В травяном покрове весной господствует: *Scilla sibirica*, *Anemone ranunculoides*, единично встречается *Corydalis halleri*. В середине лета в травяном покрове преобладает *Carex pilosa*-сор₃, в несколько меньшем количестве встречается *Aegopodium podagraria* - сор⁴, *Asarum europaeum* - сор⁴, *Asperula odorata*, *Stellaria holostea*, *Pulmonaria obscura*, *Orobus vernus* и другие виды.

Этот участок ассоциации может быть назван следующим образом: снытево-осоковый дубо-липняк (*Tilia cordata* + *Quercus robur*-*Corylus avellana*-*Carex pilosa* + *Aegoropodium podagraria*).

Этот участок расположен на темно-серо-бурой лесной песчаной почве со вторым неявно выраженным горизонтом (приложение, описание 1).

Квартал 353.

Участок исследованной ассоциации в этом квартале располагается в средней части пологого склона к р. Усманне и имеет очень слабый склон на восток. На участке произрастает 80-летнее насаждение из дуба с небольшой примесью липы, клена остролистного и ясеня обыкновенного. Сомкнутость полога 0,7-0,9. Формула древостоя 7Д+2Лп+1Кл.0+Яс.0 (ед.). Первый ярус образован, главным образом, дубом, второй-липой и кленом остролистным (таблица 2, приложение).

Подлесок средней густоты состоит из *Corylus avellana*, *Acer campestre*, *Euonymus ferruginea*, *E. europaea*.

В подросте довольно обильны следующие породы: *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur*, *Acer platanoides*.

В травяном покрове весенний аспект образуют: *Anemone ranunculoides*, *Scilla sibirica*, в значительно меньшем количестве встречается *Corydalis halleri*.

В летнем аспекте преобладают: *Carex pilosa*, *Aegoropodium podagraria*, реже встречаются такие виды, как *Stellaria holostea*, *Asperula odorata*, *Asarum europaeum*, *Pulmonaria obscura*, *Orobanchis vernus*, *Glechoma hirsuta* и другие.

Этот участок ассоциации представляет снытево-осоковую дубраву (*Quercus robur*-*Corylus avellana*-*Carex pilosa*+

Aegorodium podagraria) и проявляет значительное сходство по составу и строению травяного яруса и подлеска со снытево-осоковым дубо-липняком (кв. 374).

Участок снытево-осоковой дубравы в 353 квартале расположен на темно-серо-бурой лесной песчаной почве (приложение, описание 2).

Квартал 354.

Участок рассмотренной ассоциации в этом квартале располагается в средней части пологого склона к реке Усманке и ^{имеет} хорошо выраженный наклон на север.

На участке произрастает 80-100-летнее насаждение из дуба с небольшой примесью липы, клена остролистного, вяза и ясеня обыкновенного. Сомкнутость полога 0.8-0.9. Формула древостоя: $8Д+2Яс+Кл.0,Лп$ (ед.).

Первый ярус образован дубом с небольшой примесью ясеня. Второй ярус состоит обычно из липы, клена остролистного и вяза. Подлесок негустой, сомкнутость его полога 0.3-0.2, образован, главным образом, лещиной и бересклетом бородавчатым. Кроме этих пород, встречаются клен полевой, калина, бересклет европейский (таблица 3, приложение).

Подрост состоит почти исключительно из ясеня обыкновенного. В небольших количествах встречаются клен остролистный и липа.

Травяной покров на этом участке отличается значительным разнообразием. На более повышенных частях участка весной господствует пролеска сибирская, а летом осока волосистая, в понижениях весной можно обнаружить сплошной аспект из двух хохлаток (*Corydalis halleri*, *Corydalis marschalliana*), а летом — сныти. В переходных частях присутствуют все перечисленные

растения в разнообразных сочетаниях. Кроме того, в травяном покрове этого участка в большом количестве присутствуют следующие виды: вороний глаз обыкновенный, ясменник душистый, сочевичник весенний, медуница неясная, копытень европейский, будра плющевидная, звездчатка ланцетолистная и другие. Эти виды встречаются небольшими пятнами (латками), создавая необычайно пестрый, мозаичный травяной покров.

На этом участке произрастает осоково-снытевая дубрава (*Quercus robur* - *Corylus avellana* - *Carex pilosa* + *Aegorodium podagraria*), особенностью которой в данном местообитании является ярко выраженная мозаичность покрова.

Почва: темно-серо-бурая лесная песчаная со вторым темно-окрашенным горизонтом (приложение, описание 3).

Квартал 355.

Участок ассоциации в этом квартале располагается в нижней части пологого склона к реке Усманке и отличается от предыдущих участков довольно значительным наклоном на восток.

На этом участке произрастает 100-120-летнее насаждение из дуба с небольшой примесью ясеня обыкновенного, клена остролистного и липы. Сомкнутость полога 0.9. Формула древостоя: 9Д + 1Кл.0.Яс.(ед.).

Первый ярус образован дубом с небольшой примесью ясеня, клена остролистного и липы. Второй ярус выражен очень слабо и представлен, главным образом, кленом полевым и вязом.

Подлесок почти полностью отсутствует. Встречаются единичные экземпляры клёна полевого, черемухи обыкновенной, бересклета европейского и бородавчатого и лещины обыкновенной. Отсутствие подлеска на этом участке связано со значительной численностью оленей, которые, уничтожая в большом количестве черемуху, бере-

скелеты и другие породы кустарникового яруса, а также подрост, препятствуют ^{их} возобновлению. Подрост состоит почти исключительно из всходов дуба, экземпляры дуба старше одного года почти не встречаются.

Травянистый покров на этом участке весной отличается значительным разнообразием. Сначала наблюдается аспект пролески сибирской, которая, однако, встречается здесь в меньших количествах, чем на предыдущих участках. Затем пролеску сменяет желто-фиолетовый аспект, образованный хохлатками Галлера и Маршалла. Кроме этих трех видов, в большом количестве встречается чистяк лютичный, ветреница лютичная, гусиный лук желтый, гусиный лук малый и другие виды. Покров достигает обычно 90% (таблица 4, приложение).

Летом травяной покров сложен почти исключительно из сныти обыкновенной с небольшой примесью копытня европейского, медуницы неясной и крапивы двудомной. Осока волосистая полностью отсутствует. Покров 20-30%.

Как и кустарниковый ярус, травяной покров в этом местообитании сильно страдает от деятельности копытных: кабанов и оленей.

Участок ассоциации представляет собой снытевую дубраву (*Quercus robur* - *Corylus avellana* + *Padus racemosa* - *Aegopodium podagraria*) и расположен на темно-серо-бурой песчаной почве (приложение, описание 4).

Рассмотренные участки ассоциаций образуют следующий ряд: снытево-осоковый дубо-липняк, снытево-осоковая дубрава, осоково-снытевая дубрава, снытевая дубрава. В этом ряду в травяном покрове возрастает участие сныти и увеличивается возраст древостоя.

Первые три участка ассоциаций довольно близки между собой, последний резко отличается значительно большим возрастом древостоя, слабым развитием кустарникового яруса и господством эфемероидов в общей массе травяного покрова. Кроме того, на этом участке наиболее сильно проявляется деятельность копытных.

Все четыре участка расположены на темно-серо-бурой лесной песчаной почве. Два из них (кв. 374, 354) имеют второй окрашенный горизонт. Подстилаящая порода - тяжелый суглинок - располагается на глубине около 2 метров и лишь в 355 квартале она начинается с глубины полутора метров.

Перегнойно-аккумулятивный горизонт (A_1) наибольшей мощности достигает в 354 кв. (таблица 4); в среднем, колеблется от 10 до 13 см.

Подстилка на всех четырех участках очень невелика, обычно не превышает 1.5 - 2 см. Заметных отличий в глубине залегания иллювиального горизонта не наблюдается.

Физико-химический анализ почв всех четырех участков показал их значительное однообразие (таблица 5).

Активная реакция почв слабо кислая, приближающаяся к нейтральной.

Содержание гумуса в первых десяти сантиметрах колеблется от 3 до 1.6%, что свидетельствует о значительной бедности этих почв. Содержание азота колеблется от 0.28 до 0.24%.

Содержание остальных элементов минерального питания (таблица 5) также свидетельствует о бедности этих почв и сближает их с дерново-подзолистыми почвами лесной зоны.

Как уже отмечалось выше, водный режим темно-серо-бурых лесных песчаных почв относится к периодически промывному лесо-

Таблица 4

Строение почв дубовых насаждений В.Г.З.

Тип леса № и кв.	Название почв	Глубина почвенных горизонтов, см.								
		Ao		A ₁	AB	B ₁	B ₂	B ₃	BC	D
		L	F							
Снытево-осоковый дубо-липняк 374	Темно-серо- бурая лесная песчаная со вторым не- ясно окрашен- ным горизон- том	0-0,7	0,7-1,0	1-13	13-40	40-78	78-138	138-190		190-230
Снытево-осоковая дубрава 353	Темно-серо- бурая лесная песчаная	0-0,5	0,5-1,0	1-10	10-26	26-59	59-110	110-160	>160	
Осоково-снытевая дубрава 354	Темно-серо- бурая лесная песчаная со вторым темно- окрашенным горизонтом	0-1,0	1,0-2,0	2-19	19-42	42-81	81-115	115-209		>209
Снытевая дубрава 355	Темно-серо- бурая лесная песчаная	0-0,3	0,3-0,6	0,6-10	10-35	35-52	52-94	94-145		>145

Таблица 5

Данные физико-химического анализа почв дубовых насаждений В.Г.З.
(аналитики В.В.Трегубов и М.Е.Попова)

Типы леса <i>NN KB</i>	Гори- зонты	Глубина взятия образцов (см)	РН вытяжки		C ₁ %	№ 1 %	Содержание обменных катионов в мг-экв. на 100 г. почвы		Содержание азота, фосфо- ра, калия в мг. на 100 г почвы			Гидролити- ческая кислотность	Степень на- сыщенности основания (%)	Гигроско- пическая влажность (%)
			вод- ной	соле- вой			Ca	Mg	N	P	K			
Снытево-осоковый дубо-липняк 374	A ₁	1-10	5,70	5,00	1,62	0,25	7,52	1,60	119,00	15,04	0,56	2,06	81,6	0,74
	AB	20-30	6,10	5,40	0,18	0,018	2,78	0,29	105,00	18,65	0,12	0,60	83,6	0,16
	B ₁	50-60	6,30	5,60	0,16	0,016	2,62	0,58	70,00	3,77	0,06	0,48	87,0	0,14
	B ₂	100-110	6,40	5,70	0,16	0,004	1,66	0,45	112,00	3,77	0,09	0,34	86,5	0,15
	B ₃	160-170	6,50	5,70	0,04	0,004	1,38	0,48	98,00	2,29	0,41	0,45	80,5	0,09
Снытево-осоковая дубрава 353	A ₁	1-10	6,00	5,40	2,40	0,28	9,73	3,58	147,00	16,27	1,12	3,44	79,5	1,36
	AB	12-22	6,10	5,20	0,44	0,13	3,74	0,42	70,00	13,70	0,09	1,38	75,1	0,29
	B ₁	40-50	6,20	4,60	0,07	0,006	1,25	0,99	77,00	12,78	0,10	0,55	80,3	0,14
	B ₂	80-90	6,30	4,90	0,02	0,005	1,09	0,86	63,00	5,49	0,08	0,46	80,9	0,05
	B ₃	130-140	6,40	5,10	0,04	0,005	0,99	0,83	56,00	8,52	0,08	0,34	84,2	0,04
Осоково-снытевая дубрава 354	A ₁	1-10	6,10	5,40	3,03	0,24	15,63	7,04	140,00	22,58	1,54	2,99	88,4	1,40
		10-19	5,20	4,40	1,38	0,08	4,54	1,28	105,00	1,00	0,23	1,03	85,0	0,26
	AB	25-35	5,00	4,60	0,21	0,02	2,56	0,51	70,00	1,00	0,11	0,34	90,0	0,06
	B ₁	50-60	4,70	4,60	0,12	0,01	2,24	0,51	63,00	0,80	0,07	0,53	83,8	0,12
	B ₂	80-90	4,70	4,40	0,07	0,02	2,56	0,51	56,00	1,37	0,07	0,34	90,0	0,08
	B ₃	150-160	4,60	4,20	0,04	0,01	1,60	0,13	63,00	0,80	0,07	0,28	86,1	0,06
Снытевая дубрава 355	A ₁	1-10	5,80	5,50	2,04	0,22	11,36	2,56	154,00	18,26	0,62	1,50	96,80	1,07
	AB	17-27	5,20	4,00	0,33	0,023	2,46	0,90	119,00	7,47	0,08	2,37	58,6	0,28
	B ₁	39-49	5,50	4,10	0,22	0,021	2,14	0,45	77,00	4,73	0,08	1,12	69,8	0,26
	B ₂	65-75	6,00	4,70	0,10	0,010	1,34	0,86	77,00	5,51	0,10	не опр.	-	0,10
	B ₃	115-125	5,90	4,50	0,16	0,012	3,26	0,64	63,00	6,22	0,13	0,86	81,9	0,06
	Д	150-160	5,20	3,80	0,21	0,035	16,00	3,33	98,00	4,81	0,36	2,91	84,9	1,90

степному типу с летним иссушением (Свиридова, 1964г.).

Во всех четырех кварталах с мая по сентябрь 1964 года проводилось раз в 2 недели определение влажности почвы в процентах от веса почвы. Существенных отличий на четырех участках установить не удалось. Влажность определялась в верхних 30 сантиметрах почвы. Первые 10 см. почвы сохраняли достаточное количество влаги (10-20%) в течение вегетационного периода. Ниже этого слоя наблюдалось значительное иссушение почвы; влажность иссушенного слоя (20-30 см), начиная с июля, составляла 2-3% (таблица 6).

Температура верхнего 30-ти сантиметрового слоя почвы изменялась более или менее равномерно в течение вегетационного периода. Наиболее высокие температуры почвы во всех 4 местообитаниях отмечались в июле (2.УП.64 г.). Разница в температурах на поверхности и на глубине 30 см составляла, в среднем, 4-5⁰С (таб.7). Изменение температуры почвы происходило постепенно. Наиболее высокие температуры были отмечены на глубине 0-5 см в 374 квартале (19.У1, 2.УП); в это же самое время на этом участке наблюдалась наиболее низкая влажность в поверхностном слое почвы (табл.5).

Следует отметить, что, хотя участки и отличаются по положению в рельефе, значительного увеличения влажности при продвижении вниз по склону (353-355 кв.) не наблюдается.

Измерения относительной влажности и температуры воздуха и освещенности не показали существенных различий на всех четырех участках (таблица 8).

Таким образом, рассмотренные выше почвенные и микроклиматические характеристики участков ассоциаций отличаются весьма не-

Таблица 6.

67/2

Изменение влажности почвы в течение вегетационного периода
в дубовых насаждениях В.Г.З. (1964 г.)

Тип леса № кв.	Глубина взятия почвенных проб (см)	12.V	25.V	7.VI	19.VI	2.VII	14.VII	28.VII	19.VIII	1.IX	16.IX
Снытево-осоковый дубо-липняк 374	0-5	27,5	25,0	22,0	13,4	12,9	18,7	12,7	28,3	8,0	12,1
	5-10	11,5	14,2	8,3	4,9	3,2	9,3	2,1	6,0	4,6	7,4
	10-15	8,8	7,8	5,1	3,4	3,5	3,5	2,7	2,9	3,2	6,2
	15-20	6,3	7,1	3,9	3,8	2,3	1,5	1,8	3,2	2,5	3,2
	20-25	6,6	5,7	3,9	3,7	2,0	1,4	3,3	2,1	2,3	2,4
	25-30	7,1	5,3	3,3	3,4	2,7	1,6	3,2	1,2	2,1	2,1
Снытево-осоковая дубрава 353	0-5	21,3	25,7	29,0	29,0	14,2	20,0	14,3	21,2	16,1	18,2
	5-10	10,2	9,4	11,8	5,2	4,0	9,7	4,7	11,7	12,2	11,1
	10-15	12,6	7,4	7,1	2,2	2,4	6,4	3,5	6,3	4,8	6,4
	15-20	17,6	6,2	5,0	4,2	2,3	9,2	2,7	5,8	4,5	4,2
	20-25	8,5	5,6	5,0	3,9	5,6	3,5	3,2	5,3	4,2	3,9
	25-30	5,1	5,3	4,6	3,6	2,2	2,2	4,4	5,5	3,7	3,2
Осоково-снытевая дубрава 354	0-5	20	30,5	20,9	28,2	16,9	20,0	15,4	32,7	13,5	16,2
	5-10	9,2	10,2	11,2	12,1	6,6	7,8	8,5	14,1	6,0	8,4
	10-15	4,8	7,4	7,4	8,9	6,2	5,5	4,9	6,7	3,8	6,2
	15-20	4,9	6,5	5,6	8,3	5,0	6,3	3,9	7,0	3,0	3,4
	20-25	5,3	4,9	4,9	8,0	4,8	2,4	2,2	4,9	1,4	3,1
	25-30	4,1	4,8	4,6	7,6	4,6	2,1	0,9	4,7	2,4	2,1
Снытевая дубрава 355	0-5	27,1	19,1	32,6	16,9	13,5	17,6	18,7	23,1	17,5	16,4
	5-10	16,5	12,7	17,0	7,4	4,4	12,8	10,0	15,9	12,9	11,2
	10-15	9,3	8,6	10,7	6,2	4,8	7,6	7,6	7,9	6,8	7,4
	15-20	9,5	6,5	8,5	6,0	4,9	9,7	5,0	6,8	4,3	4,2
	20-25	7,6	6,5	7,0	5,6	3,6	4,9	3,6	5,9	3,7	3,7
	25-30	7,4	6,1	6,6	7,6	3,7	3,8	3,7	7,7	3,5	3,2

Таблица 7.

(Изменение температуры почвы в течение вегетационного периода
в дубовых насаждениях В.Г.З. (1964 г.)

Типы леса № № кв.	Глубина почвы (см.)	12.V	25.V	7.VI	19.VI	2.VII	14.VII	28.VII	19.VIII	1.IX	16.IX
Снытево-осоковый дубо-липняк 374	5	14.0	10.0	15.5	18.5	19.5	17.5	17.0	13.8	17.2	12.2
	10	13.0	9.5	15.5	16.0	19.0	17.0	16.5	13.8	17.2	12.0
	15	12.0	9.5	14.5	16.0	18.5	16.5	16.0	13.6	16.6	11.6
	20	11.5	9.0	13.5	15.0	17.0	16.0	15.0	13.4	16.2	11.6
	25	11.0	9.0	13.0	15.0	16.0	16.0	15.0	13.4	16.2	11.6
	30	10.0	9.0	12.5	15.0	16.0	16.0	15.0	13.4	15.6	11.6
Снытево-осоковая дубрава 353	5	13.0	9.5	15.5	16.0	17.5	17.0	18.0	13.8	16.2	12.2
	10	12.0	9.0	14.5	16.0	17.0	16.5	17.0	13.6	16.0	12.2
	15	11.0	9.0	14.5	16.0	16.5	16.0	16.4	13.4	15.6	12.0
	20	10.5	9.0	14.0	15.0	16.0	16.0	16.2	13.4	15.4	11.4
	25	10.5	9.0	13.5	15.0	16.0	15.5	16.0	13.4	15.4	11.2
	30	9.5	9.0	13.0	15.0	16.0	15.5	15.5	13.3	15.2	11.0
Осоково-снытевая дубрава 354	5	15.0	10.0	15.5	16.0	17.0	17.5	18.0	14.4	16.8	12.2
	10	13.0	9.5	14.5	15.0	16.5	17.0	17.5	14.4	16.2	12.2
	15	11.0	9.0	14.0	15.0	16.5	17.0	16.5	13.8	16.0	12.0
	20	10.5	9.0	13.5	14.0	16.0	16.0	15.0	13.8	16.0	12.0
	25	10.0	9.0	13.0	14.0	16.0	16.0	15.0	13.6	15.6	11.6
	30	9.0	9.0	12.5	14.0	16.0	16.5	15.0	13.6	15.6	11.6
Снытевая дубрава 353	5	13.5	10.0	15.0	16.0	17.0	16.5	17.5	14.4	16.8	13.0
	10	12.0	9.5	14.5	15.0	16.5	16.0	17.0	14.0	16.2	12.6
	15	11.0	9.0	13.5	15.0	16.0	16.0	16.5	13.8	16.0	12.4
	20	10.5	9.0	13.0	15.0	16.0	16.0	15.0	13.6	16.0	12.0
	25	10.0	9.0	12.5	14.0	16.0	15.5	15.0	13.6	15.6	11.8
	30	9.0	9.0	11.5	14.0	15.5	15.5	15.0	13.6	15.0	11.8

Таблица 8

Изменения некоторых метеоданных в течение вегетационного периода в дубовых насаждениях В.Г.З. (1964 г.)

Типы леса № кв.	Даты	12/У	25/У	7/У1	19/У1	2/УП	14/УП	28/УП	19/УШ	1/1Х	16/1Х
Снытево-осоково- вый дубо-липняк 374	Относительная влажность (%)	50	89	67	76	93	84	86	70	88	73
	Температура воздуха °С	20.6	10	19.2	22.0	23.4	24	23.3	17.0	19.2	18
	Освещенность (%)	65.1	21	12.5		27	14	8	3	3.6	8.7
Снытево-осоково- вая дубрава 353	Относительная влажность воздуха (%)	55	90	66	71	90	90.5	80	70	78	74
	Температура воздуха °С	19.2	11.0	19.2	22.2	24.1	24.1	24.4	17.4	20.2	18.2
	Освещенность (%)	59	26	26.6		22.2	14	9	10.2	6.0	7
Осоково-сныте- вая дубрава 354	Относительная влажность воздуха (%)	46	96	72	70	85	85	70	83	80	82
	Температура воздуха °С	20.2	9.8	20.4	21.4	24.2	22.4	24.1	17.2	19.8	17.4
	Освещенность (%)	47.8	34	15.8		25.4	5.8	18.4	6.8	4.2	5
Снытевая дубрава 355	Относительная влажность воздуха (%)	52	98	80	76	88	89	60	81	76	74
	Температура воздуха °С	21.6	10.8	21	22.2	23.4	24.1	26.0	17.6	20.2	18.0
	Освещенность (%)	69	51	10		19.6	5.4	6	6.8	4.2	14

значительно и не объясняют различного состава основных компонентов травяного покрова дубрав.

Возможно, различия в травяном покрове связаны с возрастом древостоя, на что имеются неоднократные указания (Матвеева, 1957 г. Ремезова, 1957 г., 1959 г.; Молчанов, 1963 г.), или с неучтенными особенностями почв и микроклимата.

Природные условия Теллермановского опытного лесничества

Теллермановский лесной массив расположен по правобережью рек Хопер и Ворона ^{на}против г. Борисоглебска.

Рельеф.

Этот лесной массив находится на территории Окско-донского языка оледенения.

Так же, как и Воронежский заповедник, Теллермановское лесничество располагается в пределах Воронежско-Тамбовской равнины (Прохоров, 1907 б.; Гладицин, 1939 г и др.).

На гипсометрической карте СССР эта территория представляет собой плоскую равнину с преобладающими высотами 150-175 метров (Добрынин, 1948 г.)

Территорию лесного массива пересекает ряд крупных балок, впадающих в долину ^в рек Хопёр и Ворона. В верховьях балки разветвляются на множество отвершков.

Междуречье Хопер-Карачан, часть которого занимает лесной массив, представляет ^{своем} платообразную поверхность с пологим спуском как к долине реки Карачан, так и к долинам рек Хопёр и Ворона (Зонн, 1950 г.). Междуречье Ворона - Карачан, по

данным А.А. Дубянского (1936г., 1939 г.), возвышается над прилегающими междуречьями: Карачан-Савала с запада и Ворона - Хопер с востока.

Геоморфологическое строение территории опытного лесничества характеризуется следующими данными: наиболее высокие участки водораздела достигают 170 м. Водораздельное пространство представляет собой обширную платообразную поверхность. Её отдельные языки заходят в более пониженные части междуречья и совпадают с межбалочными пространствами или представляют водоразделы II порядка (Петров, 1957 г.) Ниже следует поверхность с высотами 130 - 140 м. Небольшим террасовидным уступом она соединена с предыдущей и окаймляет её со всех сторон. Поверхность с высотами 130 -140 м наиболее ярко выражена на восточном склоне водораздела, обращенном к реке Хопер (Зонн, 1950 г.). Ниже выделяется плоская террасовидная поверхность с высотами 100 -120 м. Эти высоты характеризуют собственно нагорный берег и террасу, тянущуюся вдоль Хопра. Они перерезаются устьевыми частями балок: Демидовой у Никандровского и Крутецом у Строяновского кордонев (Корнаковский, 1904 г.).

На склоне водораздела, спускающегося к реке Карачан, указанная поверхность, так же, как и предыдущая, выражена лишь в южной, наиболее расширенной части долины перед слиянием её с долиной Хопра. Выше по течению она представлена отдельными

участками.

Крутым уступом высотой 30-35 м нагорная терраса спускается в современные долины рек Хопер и Карачан (Зонн, 1950г.; Петров, 1957 г.; Молчанов, 1964 г.)

Геологическое строение

Теллермановское опытное лесничество по своему геологическому строению в значительной степени сходно с остальными пунктами в пределах Воронежско-Тамбовской равнины.

Наиболее широко распространены на территории лесничества, как и на большей части Воронежской области, породы нижнего и верхнего мела (Молчанов, 1964г.).

Широко распространены также третичные отложения. Особое место среди них занимает песчано-глинистая толща, лежащая на сильно размытой поверхности меловых отложений и девонских пород (Прохоров, 1907 г.а; Дубянский, 1939г.а).

Четвертичные отложения перекрывают почти сплошь все более древние породы. Верхним членом четвертичных отложений на водоразделах являются безвалунные покровные суглинки, мощностью в 2-3 метра. Это основная материнская порода, на которой образовался почвенный покров. Суглинки не слоистые, лессовидной структуры. В верхней части окраска их буроватая.

Главные генетические типы четвертичных отложений рассмотрены выше (стр.10).

Весьма существенно на территории лесничества распространены флювиогляциальные, а также валунные суглинки, сплошным плащом покрывающие водоразделы. В пределах речных долин валунные суглинки смыты. По склонам водоразделов, речных долин и балок развиты делювиальные суглинки, являющиеся почвообразующей породой. В от-

личие от покровных они более однородны, окраска их буроватая, мощность меняется от 1 до 15 метров (Молчанов, 1964 г.)

По долинам рек Хопра и Вороны встречаются аллювиальные отложения.

Климат

Климатические условия Теллермановского лесничества существенно отличаются от климатических условий Воронежского заповедника. Они могут быть охарактеризованы с помощью данных метеостанции г. Борисоглебска и станций, расположенных внутри массива.

Данные, характеризующие климатические условия на безлесной территории (ж.д.ст.Борисоглебск) и внутри массива, приведены в таблице 9.

Таблица 9.

Климатические условия Теллермановского лесничества и окружающей территории^{х)}.

	ж.д.ст.Борисоглебск	Метеостанции заповедника
Сумма осадков за год (мм)	488	530
Средняя годовая температура (°C)	+ 5.1	4.8
Средняя температура января (°C)	- 9.2	-9.8
Средняя температура июля (°C)	+ 21.3	+19.8
Средняя максимальная высота снегового покрова	250	270
Продолжительность безморозного периода	150	150

х) Сведения для таблицы взяты из работ: Климат Ц.Ч.О. (1929г.); Климатологический справочник СССР, в.8 (1956 г.); Агроклиматический справочник Воронежской области (1960 г.); Дополнение к агроклиматическому справочнику Воронежской области (1960г.); А.А. Молчанов (1960г., 1961г., 1963г., 1964г.).

Показания лесных метеостанций наиболее существенно отличаются по количеству осадков и среднегодовому ходу температур. Более подробно ход температуры, влажности и количества осадков отражен в таблице 10.

Почвы и растительность.

Материнскими почвообразующими породами на платообразной возвышенности правобережья реки Вороны и Хопра являются покровные суглинки лёссовидного характера. Под широколиственными лесами наиболее распространены слабо и сильнооподзоленные почвы лесостепи (Турин, 1939 г.).

В Теллермановском опытном лесничестве влияние грунтовых вод на процесс почвообразования почти исключено, так как местность сильно рассечена балками и грунтовые воды лежат очень глубоко.

Несмотря на однородность почвообразующих пород, почвенный покров в лесничестве обладает значительной пестротой.

Различные почвенные разности связаны с теми или иными условиями рельефа (Петров, 1957 г.). Наиболее распространенными ~~типами~~ в лесничестве являются темно-серые почвы. (Прохоров, 1906 г., б). Они развиты по нешироким плато и пологим склонам. В этих почвах перегнойно-аккумулятивный горизонт имеет мощность около 20 см, с колебаниями от 16 до 26 см.

Ореховатый горизонт мощностью в 16-19 см. выражен почти везде одинаково, кремнеземистая присыпка развита слабо. В наиболее гумусированной разности темно-серых почв содержание гумуса составляло: в горизонте A_1 - 10.8%, A_1'' - 4.32%, A_2B_1 - 3.79%, B_2 - 2.32%, B_3 - 0.76 %. Мощность структурных горизонтов равна

Таблица 10

Некоторые метеоданные Теллермановского опытного лесничества^{х)}

Метеоданные	Месяцы												Сред- ние за год
	1	П	Ш	1У	У	У1	УП	УШ	1Х	Х	Х1	ХП	
Средняя температура воздуха	-9,8	-11,4	-4,9	5,8	14,0	17,9	19,8	18,8	12,2	4,8	-1,1	-7,5	4,8
Средняя максимальная температура воздуха	-5,5	-2,7	0,2	8,7	17,5	19,5	20,8	23,2	14,2	9,3	2,2	-4,4	8,6
Средняя минимальная температура воздуха	-14,7	-19,4	-10,3	-0,4	13,9	14,5	19,4	15,2	10,6	3,7	-2,2	-11,7	1,5
Средняя относительная влажность воздуха (%)	93,2	92,5	93,3	70,7	64,4	64,8	66,5	65,5	70,3	77,5	92,2	95,3	78,8
Среднее количество осадков, мм	42,8	55,8	34,2	40,0	46,0	38,2	61,9	42,4	30,9	52,4	34,5	51,3	530,4

^{х)} Сведения взяты из работы А.А.Молчанова (1961г.)

41 см. На таких почвах произрастают ясене-дубовые насаждения 1 - II бонитета со снытью обыкновенной (Петров, 1957 г.).

На более сухих и дренированных местах толщина оструктуренных горизонтов снижается до 37-38 см.

На узких плоских междувражных хорошо дренированных участках горизонт A_1 достигает 20 см, ореховатый горизонт предельно сжат (11-12 см.), верхний горизонт имеет более грубую структуру и более светлую окраску. Эти участки характеризуются дубово-ясеневыми насаждениями II - III бонитета с осокой волосистой. Почвы серые или темновато-серые, среднеоподзоленные (Петров, 1957г.)

Вдоль бровок балок и по правому берегу речной долины Хопра развиты почвы, оструктуренные всего на 29-30 см. Мощность гумусового горизонта обычно 17-18 см., иногда снижается до 12-13 см. Ореховатый горизонт значительно тоньше, чем гумусовый. На таких почвах развиты дубовые леса II-III бонитета с осокой волосистой. Почвы эти могут быть названы серыми или темновато-серыми, оподзоленными с неглубокой оструктуренностью. Они развиваются при сильном воздействии бокового стока (Петров, 1957 г.; Молчанов 1963г.б, 1964 г.)

На обширных и плоских плато под типичными здесь осинниками почвы оструктурены на глубину 30 см. и резко расчленены на тонкий ореховатый гумусовый горизонт с грубой структурой и плотный глинистый горизонт B_2 . Такие почвы относятся к серым или темновато-серым среднеоподзоленным, маломощно оструктуренным. Они развиваются в условиях весенне-осеннего пересыщения верхних горизонтов водой при отсутствии стока.

По пологим склонам северных экспозиций развиваются темно-серые, мощно оструктуренные, слабооподзоленные почвы. (Петров,

1957 г.). Полосами вдоль балок на склонах южной экспозиции располагаются солонцы и солонцовые поляны (Зонн, 1950г.).

Наиболее распространенными типами лесов Теллермановского опытного лесничества являются ясене-дубняк снытевый и ясене-дубняк снытево-осоковый (Елагин, 1963 г.). Несколько меньшие площади занимают: ясенник снытево-осоковый, ясенник снытевый, снытевая липовая дубрава, осоковая липовая дубрава, ясене-дубняк осоковый (Елагин, 1963 г.; Молчанов, 1964 г.; Матвеева 1957г.)

На основании изучения почвы, рельефа и растительности А.П. Петровым составлена схема экологических отношений типов широколиственных лесов Теллермановского лесничества.

Согласно этому автору, центральным типом леса является ясене-дубняк снытевый. От этого типа леса по мере увеличения сухости почвы идет ряд, который начинается ясене-дубняком осоково-снытевым по хорошо дренированным южным склонам с темно-серыми и серыми, слабо оподзоленными, относительно маломощно оструктуренными суглинками. Следующим звеном в этом ряду является ясене-дубняк волосистоосоковый, расположенный по бровкам балок и узким междуовражным мысам-сухим местам с серыми маломощно оструктуренными слабо оподзоленными суглинками.

Крайнее звено этого ряда составляют ясене-дубняк круто-склоновый - сборная группа типов леса по крутым стенкам балок и правого берега рек Хопёр и Ворона:

Следующий ряд объединяет типы леса с более влажными почвами, для которых характерно весеннее избыточное застойное увлажнение. Он начинается липо-дубняком снытево-осоковым. Следующее звено этого ряда-осинник волосистоосоковый, расположенный по широким, ровным, бессточным плато с серыми, средне

оподзоленными, маломощно оструктуренными почвами.

Третий ряд включает типы леса с почвами более влажными, но с проточным увлажнением. Сюда относятся: ясене-дубняк овражный и липо-дубняк крапивный.

Последний ряд идет в направлении увеличения влияния засоления почвы.

Сбор материала по жизненным циклам, численности и возрастному составу популяций *Carex pilosa* и *Aegorodium podagraria* проводился, главным образом, в двух типах леса: ясене-дубняке снытевом и ясене-дубняке осоковом.

В каждом типе леса был выбран участок ассоциации, на котором проводились подробные геоботанические описания.

Так как Теллермановское опытное лесничество было дополнительным пунктом, где проводились исследования, микроклиматические данные и почвенные характеристики нами получены не были.

Мы воспользовались сведениями, содержащимися в трудах сотрудников лаборатории лесоведения АН СССР.

Квартал 37.

Участок ассоциаций, выбранный в этом квартале, располагается на нагорной части правого берега Хопра. На этом участке произрастает 200-230-летнее насаждение из дуба с небольшой примесью ясеня обыкновенного и клена остролистного. Сомкнутость полога неравномерная: 0.5-0.8. Формула древостоя: 7Д+2Яс+1 Кл.0 (таблица 5, приложение).

1 ярус представлен дубом, кленом остролистным и ясенем обыкновенным, 2 ярус - вязом, кленами остролистным и полевым. Подлесок средней густоты, состоит из клена полевого, берескле-

та европейского, лещины обыкновенной.

В подросте обильно представлены ясень обыкновенный, клен остролистный, вяз и дуб встречаются в меньших количествах.

В травяном покрове господствует сныть обыкновенная - сорз, причем в окнах она достигает необычайно мощного развития и цветет. Остальные виды присутствуют в меньших количествах: Ясменник душистый - сор, копытень европейский - сол, купена многоцветковая - сол, звездчатка ланцетолистная - сол, сочевичник весенний - сол и т.п.

Этот участок ассоциации располагается на темно-серой тяжелосуглинистой, мощно оструктуренной лесной почве.

В работе А.П.Петрова (1957 г.) дано подробное описание таких почв (приложение, описание 5).

Так как ясень на данном участке ассоциации встречается в небольшом количестве, мы считаем возможным назвать этот участок снытевой дубравой (*Quercus robur* - *Corylus avellana* - *Aegorodium podagraria*).

Квартал 36.

Участок ассоциации, выбранный в этом квартале, располагается на нагорной части правого берега Хопра, занимая над-склоновую полосу балки "Крутец". Участок имеет ясно выраженный наклон на ю/в.

На этом участке произрастает 100-130 летнее насаждение из дуба с небольшой примесью ясеня, липы, клена остролистного. Сомкнутость полога 07-09. Формула древостоя: 8Д+1Яс+1 Кл.О.

1 ярус представлен дубом и ясенем обыкновенным, II ярус

кленом остролистным и полевым, вязом и липой.

Подлесок довольно густой, сомкнутость 0,7, состоит из лещины обыкновенной, с примесью полевого клена и бересклета бородавчатого (таблица 6, приложение).

В подросте представлен ясень и клен остролистный в небольшом количестве.

Травяной покров состоит почти исключительно из осоки волосистой - *сорз*, с примесью копытня европейского - *sol*, медуницы неясной - *sol*, звездчатки ланцетолистной - *sol* и др. видов.

Учитывая небольшое участие ясеня в сложении древостоя, участок рассматриваемой ассоциации может быть назван осоковой дубравой (*Quercus robur* - *Corylus avellana* - *Carex pilosa*).

Этот участок располагается на серой маломощно оструктуренной среднеподзоленной лесной почве. В работе А.П. Петрова (1957 г.) дано подробное описание таких почв (приложение, описание 6).

Два выбранных участка в пределах Теллермановского опытного лесничества довольно четко различаются по положению в рельефе и почвам (таблица 11). Для сравнения физико-химических свойств почв взяты данные из работ А.А. Молчанова (1961 г., 1963 г., б., 1964 г.) для снытевой дубравы и осоково-липовой дубравы. Последняя по строению почв и положению в рельефе довольно близка к волосистоосоковой дубраве. Снытевая дубрава характеризуется большим содержанием азота, гумуса, обменных катионов (таблица 12). РН у обеих почв равен 7,3-7,2. Температура почвы в течение вегетационного периода (таблица

Таблица 11

Строение почв Теллермановского опытного
лесничества х)

Тип леса № кв.	Название почвы	Глубина почвенных горизонтов, см.						
		A ₀	A _I '	A _I ''	A ₂ B _I	B ₂	B ₃	C
Снытевая дубрава кв. 37	Темносерая, суглинистая хорошо ост- руктуренная слабо опод- золенная на покровном суглинке	0-3	3-10	10-23	23-41	41-68	68-127	со 172
Волосисто- осоковая дубрава кв. 36	Серая, суг- линистая маломощно- оструктурен- ная средне оподзоленная на покров- ном суглин- ке	0-3	3-8	8-13	13-25	25-45	45-55	-

х) Данные взяты из работы А.П.Петрова (1957 г.).

Таблица 12

Данные физико-химического анализа почв
Теллермановского опытного лесничества
(аналитик В.А.Губарева)^{х)}

?

Тип леса	Гори- зонт	Глубина взятия образца, см.	рН вод- ной вы- тяжки	Гумус % по Тюрину	Содержание обменных катионов в мг-экв на 100 г. почвы		Гигро- лизуе- мый азот, %
					Са "	Mg "	
Снытевая дубрава III —	A ₀ ¹						
	A ₀ II	0-3	7,08	10,97	149,7	29,85	15
	A ₁ ¹	3-10	7,23				
	A ₁ II	13-22	7,37	4,87	44,9	8,91	9,5
	A ₁ III	24-33	7,03	2,35	24,5	10,18	15,0
	B ₁	40-50	7,49	1,82	18,5	11,43	8,96
Осоково- липовая дубрава IV	A ₀ ¹	0-2	7,3	-	-	-	-
	A ₁ ¹	2-3	7,5	7,23	35,55	12,9	24,08
	A ₁ II	3-10	7,6				10,08
	A ₁ III	15-20	7,3	3,66	27,78	9,5	8,12
	AB	30-40	7,0	1,59	27,43	8,6	6,98
	B ₁	40-50	6,8	-	-	-	-

х) Данные взяты из работы А.А.Молчанова (1963г.,б).

13) почти не отличается в обоих типах леса. Влажность почвы (таблица 14) и воздуха (таблица 14а) в снытевой дубраве несколько выше, чем в осоково-липовой дубраве, среднее количество осадков, приблизительно, одинаковое (таблица 14а).

Эти данные еще раз подтверждают выводы, сделанные в результате изучения растительности, почв и рельефа двух рассматриваемых типов леса: снытевая дубрава занимает местообитания, для которых характерно наибольшее содержание элементов минерального питания и лучшие условия увлажнения.

Рассмотрев особенности природных условий пунктов, где проводились исследования, можно сделать следующее заключение: Воронежский заповедник и Теллермановское опытное лесничество, располагаясь, приблизительно, на одной широте в лесостепной зоне Воронежской области, резко отличаются по климатическим условиям, почвам и растительности.

В снытевых и снытево-осоковых дубравах Воронежского заповедника фактором, ограничивающим развитие растений, помимо недостатка влаги в засушливые годы, является бедность почв элементами минерального питания. Этот фактор, главным образом, сказывается на развитии травяного покрова, так как корни древесного и кустарникового яруса достигают покровного суглинка (см. выше).

В снытевых и осоковых дубравах Теллермановского лесничества фактором, находящимся в минимуме, особенно в засушливые годы, является влажность почвы и воздуха.

Ниже кратко рассматриваются основные различия снытевых, осоковых и снытево-осоковых дубрав в Воронежском заповеднике и Теллермановском лесничестве по ярусам.

Таблица 13.

Среднемесячные температуры почвы в течение
вегетационного периода в Теллермановском
опытном лесничестве^{х)}

Тип леса	Глубина установ- ки тер- мометра, см.	IУ	У	УI	УII	УIII	IX	X
Снытевая дубрава	5	2,3	10,7	14,3	15,9	16,5	12,4	7,5
	10	1,9	10,0	13,7	15,4	16,0	12,5	7,8
	15	1,7	9,7	13,2	15,0	15,6	12,4	8,4
	20	1,9	9,5	12,8	14,6	15,3	12,5	8,6
	30	2,2	9,0	12,5	14,3	15,0	12,5	8,8
Осоково-липовая дубрава	5	1,9	10,4	14,2	15,8	16,1	11,9	6,5
	10	1,4	9,7	13,7	15,2	15,7	11,9	6,9
	15	1,2	8,9	13,1	14,9	15,1	11,8	7,2
	20	1,1	8,7	12,6	14,5	15,0	11,8	7,3
	30	0,9	8,3	12,5	14,3	14,8	11,7	7,7

х) Данные взяты из работы А.А.Молчанова (1961 г.)

Таблица 14

Средняя месячная влажность почвы в течение вегетационного периода
в Теллермановском опытном лесничестве.^{х)}

Тип леса	Глубина взятия образцов	IУ	У	УI	УII	УIII	IX	X
Снытевая дубрава	0-5	26.1	24.0	17.0	14.0	10.2	18.2	20.2
	5-10	17.4	18.2	7.8	6.4	7.4	8.4	9.6
	10-15	12.2	10.4	5.5	4.2	6.2	4.6	6.4
	15-20	8.4	8.1	4.8	3.2	3.2	4.2	3.2
	20-30	6.2	4.2	2.2	2.1	2.4	2.1	2.8
Осоково- липовая дубрава	0-5	25.6	20.4	17.8	10.6	8.4	16.8	18.2
	5-10	16.4	16.4	14.5	8.4	6.3	10.4	12.4
	10-15	12.6	10.2	8.1	6.2	4.2	8.6	6.2
	15-20	10.4	8.2	6.3	4.3	2.4	4.2	2.6
	20-30	8.2	6.4	4.6	2.1	2.0	2.0	2.0

х) Данные взяты из работы А.А. Молчанова (1960 г.)

Таблица 14а

Изменение некоторых метеоданных в течение периода
вегетации в Теллермановском опытном лесничестве
(среднее за 7 лет) х)

Типы леса	1У	У	У1	УП	УШ	УХ	Х
Сытевая дубрава	Относительная влажность воз- духа в %						
	74.7	67.2	75.0	76.8	77.3	77.7	82.4
	Среднемесяч- ная температу- ра (°С) на высоте 2 м						
	6.4	14.8	18.6	19.5	19.0	12.0	6.0
Осоково-липовая дубрава	Освещенность в % от полной						
	50	16	8	4	6	10	20
	Среднее коли- чество осад- ков, мм						
	34,9	35,7	25.5	47.7	31.5	22.6	56.9
Осоково-липовая дубрава	Относительная влажность воз- духа в %						
	73.3	64.9	71.5	75.9	76.6	77.8	81.8
	Среднемесяч- ная температу- ра (°С) на высоте 2 м						
	6.2	15.7	19.1	18.9	19.1	12.5	6.0
Осоково-липовая дубрава	Освещенность в % от полной						
	45	20	10	8	10	16	20
	Среднее коли- чество осад- ков, мм.						
	32.5	35.3	26.2	47.7	31.1	23.3	58.5

х) Данные взяты из работ А.А. Молчанова (1960г., 1961г., 1963 г.а, 1963 г. б, 1964 г.).

Древостой.

На всех шести участках произрастают насаждения 1-II бонитетов.

Наиболее существенное различие наблюдается в возрасте древостоя (таблицы 1-6, приложение), что определяет в значительной степени освещенность под пологом. Наибольшая освещенность (таблица 14а) и окна наблюдаются в снытевой дубраве Теллермановского лесничества.

Кустарниковый ярус.

Для дубрав Воронежского заповедника свойственна меньшая сомкнутость его полога. Заметно отрицательное воздействие копытных. Последнее относится и к подросту. В дубравах заповедника подрост почти полностью уничтожается оленями.

Травяной покров.

Наиболее существенные различия дубрав в обоих пунктах проявляются в составе, строении и состоянии травяного покрова.

В Теллермановском лесничестве травяной покров характеризуется ярко выраженной мозаичностью, что возможно, связано с большим количеством окон и хорошо выраженным микрорельефом.

В дубравах Воронежского заповедника, как правило, отсутствует ярко выраженная мозаичность; обилие доминирующих видов увеличивается и уменьшается постепенно.

Травяному покрову Теллермановского лесничества свойственен строго ограниченный набор неморазных видов (таблицы 5, 6, приложение), в то время как в дубравах заповедника в сложении травяного покрова принимают участие сорные, луговые и лугово-лесные виды (таблицы 1-4, приложение).

Появление этих видов может быть связано с воздействием копытных, которые, нарушая травяной покров, способствуют появлению чуждых видов.

Доминирующие виды в травяном покрове Теллермановского лесничества отличаются мощным развитием вегетативной и генеративной сфер растений. В дубравах заповедника жизненность господствующих видов, напротив, понижена. Они отличаются меньшими размерами и меньшим весом особей (см. ниже), а также незначительной семенной продуктивностью.

ГЛАВА II

ВЫБОР СЧЕТНОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЕДИНИЦЫ ПРИ
ИЗУЧЕНИИ ЧИСЛЕННОСТИ И ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА
ПОПУЛЯЦИЙ ВЕГЕТАТИВНО-ПОДВИЖНЫХ РАСТЕНИЙ.

Приступая к изучению численности и возрастного состава популяций, прежде всего необходимо определить счетную единицу для каждого конкретного вида.

При исследовании с этой точки зрения древесных растений, травянистых стержнекорневых многолетников, некоторых однолетников и тому подобных растений в качестве счетной биологической единицы выступает отдельный экземпляр растения.

При переходе к вегетативно-подвижным растениям вопрос о выборе счетной единицы значительно осложняется.

Отдельные авторы (Рысин и Рысина, 1966 г.; Горшкова, 1966 г. и др.) при изучении численности и возрастного состава популяций в качестве счетной биологической единицы использовали отдельные побеги, парциальные кусты, группы парциальных кустов и т.п.

Отсутствие единого подхода к вопросу о выборе счетной биологической единицы приводит к тому, что результаты, получаемые различными исследователями, становятся несравнимыми.

В связи с этим, совершенно необходимо при изучении численности и возрастного состава популяций выбрать счетную единицу, которая являлась бы всеобщей и могла ^{бы} быть использована при рассмотрении разных жизненных форм.

В биологических исследованиях счетные единицы наиболее часто обозначаются следующими терминами: индивид, особь, организм и т.д. Нередко их рассматривают как синонимы или как обозначающие близкие по содержанию понятия. Так, в Философской энциклопедии (т.2, 1962 г.) индивид определяется как "особь, организм, единое существо". Сходным образом определяют индивид ряд авторов (Любименко, 1923г.; Молиш, 1933г.; Комаров 1940г.; Левин, 1961 г. и др.) В некоторых случаях, напротив, в один

и тот же термин вкладывается различное содержание. Например, рядом авторов индивид рассматривался не только как отдельный бионт-организм (Козо-Полянский, 1937 г.), но и как любая "биологическая система" (Завадский, 1958 г., 1966 г.): популяция, вид, биоценоз и т.д. (Вильморен, Икскуль, Роза, цит. по К.М.Завадскому, 1966 г.; Braun-Blanquet, 1928 г.; Tensly, 1935 г.; Clements, 1936 г.). Особенная трудность в определении понятия "индивид" у растений заключается в том, что некоторые авторы (см. ниже), исходя из непосредственного значения этого слова, пытались найти, так сказать, абсолютный, действительный индивид. При этом выделялись следующие категории абсолютной индивидуальности: органелла^{клетки} (Turpin, цит. по Б.М. Козо-Полянскому, 1937 г.; Фаминцин, 1912 г.; Козо-Полянский, 1921 г. и др.), клетка (Арциховский, 1914 г.; Любименко, 1923 г.; Токин, 1934 г. и др.), лист с его продолжением в стебле (Delpino, 1883 г.; Celakovsky, 1901 г., цит. по Б.М.Козо-Полянскому, 1937 г.; Domin, 1909 г.), побег (Braun, 1853 г.; Бекетов, 1893 г.; Кернер, 1902 г.; Bower, 1935 г.; Chevalier, 1948 г. и др.), клон (Gallesio, Villemin, цит. по Козо-Полянскому, 1937 г.), вид (Вильморен, 1894 г.; Vexkuel, цит. по Козо-Полянскому, 1937 г.), участок ассоциации (Braun-Blanquet, 1928 г.; Pavillard, 1935 г. и др.), высший биоценоз (Беклемишев, 1927-1928 гг.). Применение понятия "индивид" к участку ассоциации или конкретному фитоценозу было подвергнуто критике (Алехин, 1935 г.; Сукачев, 1935 г., 1948 г.; Комаров, 1940 г.; Александрова, 1948 г. и др.). В частности, согласно В.Н. Сукачеву (1935 г.), отличие настоящего индивида состоит в том, что он есть "неделимое, отдельная особь".

Поиски абсолютной индивидуальности в растительном мире

привели к тому, что понятие "индивид" в ботанике "разложилось и стало совершенно относительным" (Козо-Полянский, 1937 г.).

Противоречие между индивидуальностью отдельных живых существ и единством всего живого покрова Земли некоторые авторы пытались разрешить в иерархическом строении всего живого. Согласно сторонникам доктрины соподчиненной индивидуальности (Nageli, 1856 г.; Haesckel, 1866 г.; Козо-Полянский, 1937 г. и др.), "каждый биологический индивид построен из индивидов низшего порядка и входит в состав индивидов высшего порядка" (Беклемишев, 1952 г.). Ни одно из индивидуальных явлений в растительном мире, будь то клетка, орган или растение, с этой точки зрения, не может просто рассматриваться как индивид. В одних случаях выступает на первый план самостоятельность клетки, в других – органа, в третьих – целого растения. Задача науки, по мнению сторонников доктрины соподчиненной индивидуальности, и состоит в том, чтобы показать, как постепенно клетка и орган утрачивают самостоятельность и возрастает индивидуальность целого растения (Козо-Полянский, 1937 г.).

Доктрина соподчиненной индивидуальности получила положительную оценку со стороны Ф.Энгельса (1853), который писал, что при разрешении проблемы индивидуальности уже недостаточен метафизический метод мышления и необходимо умение правильно видеть "наряду с или или", также "как то, так и другое". Поддерживая доктрину соподчиненной индивидуальности, Б.М. Козо-Полянский (1937) следующим образом видоизменил лестницу соподчиненных индивидуальностей Геккеля: архибласт (монера), клетка, таллус, таллома, побег и кормус. В каждом из этих типов, за исключением первого, согласно вышеназванному автору, необходимо

(Ростовцев, 1913г.). Последний автор, ссылаясь на Гебеля (Goebel, 1908г., цит. по Ростовцеву, 1913 г.) и собственные наблюдения, указывает, что почти каждая клетка полового и бесполого поколения мхов и печёночников при вычлениении способна давать новое растение.

В наименьшей степени, по всей вероятности, свойство делимости присуще растительной клетке (Беклемишев, 1950г.). Наряду с термином "индивид" наиболее часто при описании растительных организмов употребляется термин "особь", однако и в данном случае не существует единого мнения относительно объема этого понятия. Подчеркивая, что особь - это прежде всего обособленное, отдельное существо, различные авторы при определении этого понятия всё же выдвигают на первый план разные признаки. Так М.ф.Кернер (1902 г.) считает, что растительный индивид (особь) представляет собой существо, которое способно жить самостоятельно, без помощи других одинаково устроенных существ (самоподдержание). В.Н.Любименко (1923г.) называет индивидом (особью) такую "жизненную единицу, которая, будучи ограничена извне, может самостоятельно поддерживать своё существование, т.е. питаться, расти и размножаться." В.Л.Комаров (1940г.) считает, что особь следует определять, исходя из целостности физиологической системы, как рабочего аппарата, создающего организм растения. Основное свойство особи (индивида), по его мнению, - физиологическая целостность. А.Л.Тахтаджан (1954 г.), в отличие от всех предыдущих авторов, при определении особи у растений на первый план выдвигает её обособленность. Характерными чертами особи (биологического индивида), согласно Г.Г.Левину (1959, 1961 гг.), является известная обособленность, физическая (телесная) непрерывность, морфофизиологическая целостность и

уметь видеть как индивида, так и колонию. При этом, чем выше в лестнице стоит тип, тем сложнее взаимоотношения. Правилom является то, что в сложных системах – колониях четкость выражения подчиненных индивидуальностей уменьшается обратно пропорционально их степеням. То-есть, чем степень индивида ближе к последней реализованной, тем он автономней морфологически и физиологически.

Дальнейшее развитие идея относительной индивидуальности подавляющего большинства живых существ получила в трудах В.Н. Беклемишева (1927-28 гг., 1950г. 1959г., 1964 г.); И.И. Шмальгаузена (1942 г., 1961г.); К.М. Завадского (1958, 1966 гг.) и др. При этом для указанных выше авторов в значительной степени характерно разделение первичных универсальных систем (организм, вид, биоценоз, биосфера) и вторичных, производных (орган, ткань, стадо, популяция и т.п.).

В.Н. Беклемишев (1927-1928гг., 1952г.) считает, что хорошо выраженные индивидуальности на организменном уровне существуют среди одноклеточных животных и растений. Среди же колониальных животных и высших растений понятие индивида может быть лишь с некоторой натяжкой приложимо в немногих случаях.

Опыт показывает, что все растения делимы. На этом их свойстве (делимости) основано естественное и искусственное вегетативное размножение (Иост, 1912 г.; Вехов и Ильин, 1934г.; Мейер, 1937 г.; Правдин, 1938 г. и др.). Искусственно расчленив растение на части, можно получить новые организмы из отдельных участков стебля, корня, листа (Альфёров, 1940г.; Мейер, 1937 г.; Правдин, 1938 г.; Пилипенко, 1946 г.; Ярвекюдьг, 1965 г. и др.), участков тканей (Кренке, 1950г.; Курцев, 1955 г. и др.) и, в некоторых случаях, из отдельных клеток

обусловленная еѢ неделимость. По мнению этого автора, индивид (особь) неделим в том смысле, что при его расчленении он и его части перестают быть тем, ^{чем} ~~что~~ они были прежде. "При расчленении индивида может наступать либо смерть частей, либо регенерация их в новые индивиды" (Левин, 1961 г.). В.Н. Беклемишев (1950 г.) определяет особь как органический индивид, достигший высших возможных степеней индивидуализации. Для высших растений, представляющих собой кormусы (Braun, 1853 г.; Haesckel, 1866 г.; Козо-Полянский, 1937 г.), понятие особи, по мнению В.Н. Беклемишева, может быть приложимо с некоторой натяжкой и в немногих случаях. Индивидуальность целого у высших растений выражена столь слабо, что для их обозначения этот автор рекомендует употреблять термин "колония"^х) (например, колониальный индивид *Festuca rubra*). Несомненно, что между колониями ряда беспозвоночных (некоторых кишечнополостных, мшанок, радиолярий), у которых отдельные члены колоний обладают значительной самостоятельностью, и рядом высших растений (например, деревья, стержнекорневые травы и т.п.) существуют значительные различия. Последние характеризуются значительно большей физиологической целостностью и взаимозависимостью отдельных структурных единиц (побегов). Однако в том случае, когда компоненты колонии в значительной степени теряют свою индивидуальность (колонии губок, сифонофор), и, таким образом, достигается верхний предел колониальности (Беклемишев 1950 г.), подобные колонии можно сопоставить с сложными индивидами (особями), по терминологии Г.Г. Левина (1961 г.), которые занимают промежуточное положение между простыми индивидами (особями) и

х) Термин "колония" употребляется данным автором для обозначения слабых степеней объединения особей в одно высшее целое, независимо от конструктивного порядка этих особей.

клонами (Левин, 1961 г., 1963 г., 1964 г.). Примером сложных индивидов могут служить группы парциальных кустов, развивающие собственную корневую систему и обладающие значительной самостоятельностью (кусты *Fragaria vesca* и др.).

Подытоживая сказанное выше, можно отметить основные признаки особи, выдвигаемые разными авторами: неделимость, самоподдержание, физиологическая и морфологическая целостность и обособленность.

Если при делении органического индивида (особи) возникают части, способные самостоятельно существовать, то ему присуще свойство делимости, независимо от того, воспроизводят эти части или нет, при дальнейшем развитии, полностью материнский организм. Кроме того, имеются многочисленные примеры существования отделившихся частей особи, которые в процессе развития не воспроизводят полностью материнский организм (одиночные, парциальные кусты, партикулы, побеги и т.п.).

"Самоподдержание" выдвигалось на первый план рядом авторов (Hertwig, 1923 г., цит. по В.Н.Беклемишеву; Беклемишев, 1927 - 1928 гг.; Bertalanffy, 1959 г. цит. по М.И.Сетрову, 1966 г. и др.) при определении понятия организм (индивид, особь) и, возможно, является одним из основных признаков живых существ.

Однако некоторая неопределенность этого понятия и трудности, возникающие при попытке практического применения этого признака, не дают возможности им пользоваться.

Явление физиологической целостности как признак единой особи в настоящее время почти не затронуто изучением. Во всяком случае, для животных организмов имеются указания, что общность питания (например, семья пчел) ещё не может служить признаком единой особи.

Некоторые ориентировочные данные о физиологической целостности растительных организмов имеются в работах Е.А.Любарского (1964 г., 1967 г.). Этот автор с целью выяснения степени физиологической связи между отдельными побегами ландыша проводил эксперименты с мечеными атомами (C^{14} , P^{32}). Опыты показали, что растение ландыша, которое имеет в своём составе множество надземных побегов и плагиотропных корневищ, в физиологическом отношении не представляет единого целого. Оно состоит из ряда зон, в каждой из которых надземный побег оказывает существенное влияние на ход минерального питания.

Однако, как признает вышеназванный автор, отсутствие физиологической целостности в отношении исследованных элементов ещё не означает её полного отсутствия.

Следовательно, остается один признак особи - морфологическая (физическая) целостность или непрерывность, которым практически возможно пользоваться в полевой работе. Однако и этот признак не является бесспорным.

Если особь представлена компактным образованием, то морфологическая целостность является достаточно четким признаком (деревья, стержнекорневые травы и т.п.) и, вероятно, обеспечивает физиологическую целостность (общность обмена веществ, у отдельных побегов дерева). В тех случаях, когда возрастает удалённость и самостоятельность отдельных частей особи, что наблюдается у вегетативно-подвижных растений (системы парциальных кустов, одиночные парциальные кусты, побеги и пр.), морфологическая целостность всё с меньшим основанием позволяет судить о том, имеем ^{ли} мы особь или потенциальный клон.

При изучении жизненных циклов подобных особей (сложных индивидов, по терминологии Г.Г.Левина, 1961г., 1963 г., 1964г.),

следует принимать во внимание соотношение возрастных состояний структурных элементов особи (парциальных кустов, побегов и т.п.). Отделяющиеся дочерние кусты у *Fragaria vesca*, *Ajuga reptans*, *Glechoma hederacea* и подобных растений находятся в том же возрастном состоянии, что и материнский. Такое образование до момента механического разъединения отдельных частей (дочерних кустов) условно можно считать единой особью.

Однако в некоторых случаях при формировании будущих дочерних особей, сохраняющих ещё связь с материнской особью, наблюдается их значительное омоложение. Омоложение мы понимаем, следуя Н.П.Кренке (1940 г.), как "новообразование и развитие молодых веществ и структур, а также задержку старения существующих элементов, но не возврат индивидуума или его частей к прошлому".

При изучении жизненного цикла *Viola mirabilis* нам удалось обнаружить, что растения, развивающиеся из придаточных почек на корнях взрослых особей, имеют ювенилоподобный характер. Причем дальнейшее их развитие происходит таким же образом, как и ювенильных особей семенного происхождения (подробнее см. главу УП).

Формирующиеся дочерние особи у этого растения, будучи связаны с материнской, обладают известной самостоятельностью и развиваются из зачатков, по степени омоложения приближающихся к семенным.

Образование ювенилоподобных особей корнеотпрыскового происхождения описано у *Trifolium montanum* L. (Голубева и Голубев 1964 г.). Глубокое омоложение дочерних особей наблюдалось рядом авторов (Кренке, 1928г., 1952 г.; Альферов, 1940г.; Пилипенко, 1946 г.; Ефрейкин, 1947 г.; Жуковский, 1950г.; Авакян, 1951г.;

Шитт, 1952 г.; Юрцев, 1955 г.; Араптян, 1957 г.; Генкель, 1959 г.; Дубровицкая, 1961 г. и др.) как при естественном вегетативном размножении (живородящие формы агав, фуркрей, некоторых злаков, укороченные побеги камнеломок, некоторых ситников, листовые клубни сердечников и т.д.), так и при травматических повреждениях (побеги, развивающиеся из придаточных почек каллюсов некоторых травянистых и древесных растений, "ювенильная" пневая поросль и т.д.).

Учитывая всё сказанное выше, мы склонны считать, что формирующиеся дочерние особи, при условии возникновения их из значительно омоложенных зачатков и известной обособленности, можно считать самостоятельными особями, хотя они ещё и не отделились от материнского организма.

Третий, наиболее часто употребляющийся термин при описании живых существ - "организм". Следует отметить, что до сих пор в науке не существует четкого определения организма. В качестве основных признаков приводятся следующие: обособленность от внешней среды, наличие большого количества специфических признаков, остающихся постоянными в процессе обмена веществ (Беклемишев, 1927-1928 гг., 1950 г., 1964 г.), способность к самосохранению и длительному существованию (Hertwig, 1923 г., цит. по Беклемишеву, 1927-1928 гг.), приспособляемость, память в широком смысле слова (Herelle, 1925 г., цит. по Беклемишеву, 1927-1928 гг.) и многие другие. Довольно часто этот термин употребляется как синоним особи или индивида.

Следует отметить, что рассмотренные выше понятия (индивид, особь, организм) характеризуются некоторыми общими признаками, такими как: самоподдержание, физиологическая целостность, физическая целостность и непрерывность. Признак недели-

Периодизация основных этапов полного онтогенеза

Автор, год	Периоды онтогенеза				
Работнов, 1950г.	-	период пер - вичного покоя	девушечный (виргинильный) период	генеративный период	старческий (сенильный) период
Данилов, 1951г. (для древесных пород)	-	-	период усилен- ного восходя- щего роста	период усилен- ного, но устой- чивого роста	период затуха- ющего роста и массового от- мирания
Чайлахян, 1956г.	эмбриональный		молодости	зрелости, раз- множения	старости
Ефрейкин, 1956 г.	эмбриональный		вегетативный	генеративный	
Шитт, 1958 г. (для древесных пород)	-	-	период роста	период роста и плодоношения, период плодоно- шения и роста, период плодоно- шения, период плодоношения и усыхания, пе- риод усыхания, плодоношения и роста, период усыхания, роста и плодоношения	период усыха- ния и роста
Гупало, 1959г.	эмбриональный		юности	возмужалости	старости
Казарян, 1959г. (для кустарников)			период кущения	период усыхания и образования новых осей	период усыхания и роста
Тринклер, 1960г.	эмбриональный		юности	возмужалости	старения
Левин, 1961 г.	предзаро- дышевый	зародыше- вый	юности	молодости, зрелости, старения	старости и смерти

мости выдвигается только при определении индивида.

Следует отметить, что, по крайней мере, для высших растений, этот признак не может быть учтен при выделении счетной биологической единицы. Из всех остальных признаков наиболее четко определенным и доступным при полевых исследованиях является признак морфологической (физической) целостности ^и обособленности.

Большинством авторов (см. выше) этот признак выдвигается на первое место при определении особи.

Учитывая все сказанное выше, мы считаем возможным при изучении численности и возрастного состава популяций в качестве счетной биологической единицы использовать особь.

При описании изменений, происходящих от рождения (прорастания семени) до смерти особи, наиболее часто употребляются понятия: онтогенез и большой жизненный цикл. Онтогенез, согласно ряду авторов (Кренке, 1928 г.; 1940 г., 1950 г.; Скрипчинский, 1956 г., 1963 г.; Гупало, 1959 г.; Левин 1963, 1964 г.г. и др.) - это индивидуальное развитие растительного или животного организма с момента его зарождения до смерти.

В некоторых случаях (Северцев, 1945- 1950 г.г.) онтогенез рассматривается как период ^рэмбионального развития (эмбриогенез, по М.С.Яковлеву, 1951 г., 1960 г.).

Ряд авторов различает полный (общий) онтогенез, который соответствует развитию растения от зарождения до смерти, и частный (собственный) онтогенез, который соответствует развитию части особи (побег, куст и т.д.) или всей особи вегетативного происхождения (Кренке, ~~1928~~ 1928 гг., 1950 г.; Араптян, 1957 г.; Гупало, 1959 г.; Казарян, 1959 г.; Левин, 1959 г., 1961 г., 1963 г. и др.).

Не существует единого мнения и в трактовке понятия жизнен-

ный цикл.

Некоторые авторы жизненный цикл определяют как совокупность этапов развития органической формы, в результате прохождения которых возникают особи или зачатки, вновь начинающие такой же цикл (Лысенко, 1948 г.; Генкель и Кудряшев, 1952 г.; Вилли, 1964 г. и др.). При таком определении жизненный цикл приравнивается к циклу развития.

Помимо приведенного выше, существует определение жизненного цикла (большого), почти полностью совпадающее с определением онтогенеза (полного).

В этом случае жизненный цикл рассматривается как развитие особи от зарождения до смерти (Работнов, 1950 г.; Левин, 1961 г., 1963 г.).

Некоторые авторы, следуя за С.П.Смеловым (1936 г., 1947 г.), выделяют большой и малый жизненные циклы, которые соответствуют полному и частному онтогенезу (Шенников, 1941 г.; Серебряков, 1952 г.; Шик, 1950, 1953 г.; Трофимов, 1956 г.; Игнатьева, 1965 г.; Крылова, 1965 г.; Шорина, 1967 г. и др.).

Большой жизненный цикл и полный онтогенез сосудистых растений большинство авторов (Работнов, 1950 г.; Данилов, 1951 г.; Ефрейкин, 1956 г.; Скрипчинский, 1956 г.; Чайлахян, 1956 г., 1958 г., 1960 г.; Шитт, 1958 г.; Гупало, 1959 г.; Казарян, 1959 г.; Тринклер, 1960 г.; Левин, 1963 г., 1964 г., и др.) делит на ряд этапов, которые в значительной степени совпадают. Соотношение отдельных периодов большого жизненного цикла (полного онтогенеза) представлено в таблице 15.

В том случае, когда в течение большого жизненного цикла (полного онтогенеза) происходит развитие одной и той же особи (счетной единицы), она претерпевает все рассмотренные выше

(таблица 15) этапы развития. Если же в течение большого жизненного цикла происходит смена некоторого количества особей (счетных единиц), то каждая из них проходит отдельный небольшой этап развития, соответствующий отрезку большого жизненного цикла.

Этим объясняется существование упрощенных форм онтогенеза, в которых выпадают отдельные этапы полного онтогенеза (большого жизненного цикла).

Наличие таких форм онтогенеза наблюдается у особей видов, размножающихся вегетативным путем (Левин, 1961 г., 1963 г.). Если образование дочерних особей сопровождается неглубоким омоложением, то они в своём развитии, как правило, минуют виргинильный период.

Так, по нашим наблюдениям, при вегетативном размножении *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Asperula odorata*, *Carex pilosa* и др. возникающие дочерние особи относились к тому же возрастному периоду (генеративному), что и материнская. При дальнейшем развитии эти особи сами приступали к вегетативному размножению. Таким образом, жизнь отдельной особи ограничивалась небольшим отрезком большого жизненного цикла (полного онтогенеза), соответствующим, в данном случае, части генеративного периода.

Способность некоторых многоклеточных организмов к весьма продолжительному вегетативному размножению навела ряд авторов на мысль об отсутствии старения многоклеточных растений (Mobius, 1897 г.; Миефе, 1926 г.; Юст, 1912 г.; Вехов и Ильин, 1934 г.; Смелов, 1947 г. и др.).

В частности, С.П.Смелов (1947 г.) считает, что у луговых многолетников признаки старения и при вегетативном размножении могут сниматься в той же мере, как и при семенном возобновлении

в условиях самоопыления.

Способность живых организмов стареть и умирать всегда проявляется в полных жизненных циклах (онтогенезах), но в жизни отдельной особи это свойство может оставаться за пределами непосредственного наблюдения. Если развитие особей прерывается на этапе зрелости размножением, сопровождающимся омоложением их тела, то наступление момента смерти может сильно запаздывать. (Левин, 1963г., 1964г.).

Наличие простых форм онтогенеза отмечается у многих одноклеточных организмов, в частности, у многих бактерий (Левин, 1959г.). Отсутствие детальных наблюдений над изменением структуры делящихся клеток привело к тому, что взгляды А. Вейсмана (Weismann) об отсутствии старения у одноклеточных организмов в своё время получили довольно широкое распространение и нашли своих сторонников (Woodruff, 1913г.; Bauer, 1935 г.; Метальников, 1937 г.; цит. по Дубровицкой, 1957 г.). Старение одноклеточных сплошь и рядом проявляется не в онтогенезе отдельных особей, а в развитии популяции в целом, в её более поздних генерациях (Красильников, 1958 г.; Левин, 1963 г. 1964 г.). Подтверждением этого положения служат опыты с культурами одноклеточных организмов, проводившиеся рядом исследователей (Генкель, 1947 г.; Браславская, 1952 г.; Красильников, 1958г.).

Так, опыты Н.А.Красильникова с дрожжевыми организмами (*Saccharomyces cerevisiae* и *Schizosacharomyces octosporus*) показали, что образующиеся дочерние клетки не одинаковы по своим физиологическим и биохимическим свойствам.

Развивающиеся культуры бактерий, даже в наиболее активной фазе роста, при самых благоприятных условиях дыхания и питания, всегда имеют значительное количество мертвых клеток. Эти клетки

отмирают естественной смертью в результате истощения после последовательного ряда размножений (Малек, 1954, 1955 гг., Стрешинский, 1955, 1956 гг., цит. по Н.А.Красильникову 1958 г.).

Таким образом, как для одноклеточных, так и для многоклеточных организмов старение и смерть являются неизбежным результатом осуществления полного (большого) жизненного цикла (Кренке, 1928 г., 1940г.; Шитт, 1952 г.; Дубровицкая, 1961 г.; Медведев, 1961 г.; Varner, 1961 г.; Левин, 1964, 1966 гг. и др.), но полный жизненный цикл не всегда совпадает с жизнью одного поколения.

Учитывая всё сказанное выше, следует отметить, что наблюдаются существенные различия между жизненными циклами, в которых все этапы развития проходит одна и та же особь, и жизненными циклами, в которых развитие осуществляется в серии сменяющих друг друга особей.

Принимая во внимание многообразие и неоднородность жизненных циклов, Г.Г.Левин (1963 г.) выделяет среди них три типа:

1) индивидуальные жизненные циклы (онтогенез); 2) сложные циклы с чередованием типичных поколений, каждое из которых имеет свой онтогенез (полный); 3) циклы переходные - сложные циклы с более или менее выраженными онтогенетическими чертами. Полный жизненный цикл первого типа представляет собой онтогенез; все возрастные изменения, свойственные данному виду, совершаются на протяжении жизни особи.

Сходный характер носит развитие особей в сложных циклах с антитетической сменой поколений. В силу морфологических различий между поколениями при их гетероморфной смене они различаются и по характеру возрастных изменений.

Любое поколение в сложных жизненных циклах, по Левину (1963г., 1964г.), начинает своё развитие, по-видимому, с полно-

стью омоложенных зачатков, каждое поколение при этом растёт, достигает зрелости, стареет и умирает.

Переходные жизненные циклы могут возникать при ослаблении целостности особей, их постепенной дезинтеграции и расчленении на части, обладающие значительной самостоятельностью (соподчиненные индивиды, по Г.Г.Левину, 1963г.).

Ослабление целостности особей, согласно вышеназванному автору, наблюдается в одной из линий эволюции покрытосеменных растений: деревья - кустарники - кустарнички - корневищные травы.

Кроме того, переходные жизненные циклы могут возникать и в результате более или менее полной редукции некоторых поколений сложного жизненного цикла, которые постепенно утрачивают признаки организмов и уподобляются органам или частям последних (половое поколение разноспоровых папоротников и семенных растений).

Жизненные циклы с онтогенетическими чертами среди цветковых растений свойственны кустарникам, кустарничкам, многолетним травам с хорошо развитой способностью к вегетативному размножению. Их побеги, особенно укореняющиеся, могут проходить довольно полные циклы возрастных изменений; они стареют и умирают, но на их возрастном состоянии в той или иной степени сказывается принадлежность к целому растительному организму. Каждое новое поколение побегов испытывает всё усиливающееся влияние возрастных изменений всего растения. (Кренке, 1928 г.; 1940г; Левин, 1963 г., 1964 г.), причем каждое поколение побегов, как правило, развивается и стареет быстрее предыдущего. Развитие особи в сложном жизненном цикле с онтогенетическими чертами, по Левину (1963 г.), выходит за рамки одного онтогенеза, вслед-

ствие превращения её в сложный (множественный) индивид (особь), т.е. в результате более или менее значительного приближения к клону.

Развитие видов, размножающихся вегетативным путем, осуществляется в сложных жизненных циклах с онтогенетическими чертами на протяжении жизни клона.

Подытоживая сказанное выше, можно отметить следующее:

1. При выборе счетной биологической единицы для изучения численности и возрастного состава популяций не следует базироваться на явлении неделимости. Необходимо отказаться от признака неделимости и термина "индивид".

2. В качестве всеобщей счетной биологической единицы может быть использована особь.

3. Учитывая невозможность судить о степени физиологической целостности предлагаемой счетной единицы, приходится принимать за особь физически непрерывное, морфологически целостное образование.

4. При изучении жизненных циклов следует принимать во внимание их значительное многообразие.

У цветковых растений существует, по крайней мере, два типа жизненных циклов: индивидуальный жизненный цикл (онтогенез), в котором все этапы развития проходит одна и та же особь, и сложный жизненный цикл с онтогенетическими чертами, в котором развитие осуществляется на протяжении жизни клона.

ГЛАВА III

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ, БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
И ХАРАКТЕРНЫЕ ЧЕРТЫ ВОЗРАСТНЫХ СОСТОЯНИЙ
ОСОКИ ВОЛОСИСТОЙ (*Carex pilosa* Scop)

Осока волосистая - лесной микромезотермный вид (Попов 1947 г.), приуроченный в своем экологическом распространении к широколиственным лесам.

Согласно большинству авторов (Kukental , 1909 г.; Комаров, 1931 г.; Клеопов 1941 г.; Попов, 1948 г. и др.), ареал *Carex pilosa* Scop. представлен двумя разобденными участками: в Европе и в Восточной Азии, причем между европейским и восточно-азиатским участками ареала имеется громадный разрыв.

При обработке рода *Carex* L. В.И.Кречетович (1935 г.) подразделил *Carex pilosa* Scop.s.l. на два вида: *Carex pilosa* Scop.s.str. с европейским ареалом и *Carex campylorhina* V.Krecz sp. nov. с восточно-азиатским ареалом.

Последний вид распространен в Маньчжурии и Северной Корее, морфологически почти не отличим от *Carex pilosa* s. str. и, по всей вероятности, представляет географическую расу.

Европейский участок ареала *Carex pilosa* s.l. охватывает восточную Францию, северную и среднюю Италию, Швейцарию, балканские страны, за исключением Греции и юга Албании, Австрию, Венгрию, Чехословакию, Германию и Польшу, за исключением северных районов (Hegi , 1909; Kukental , 1909 ; Stamm 1938г.; Попов 1948 г.).

В пределах европейской части СССР *Carex pilosa* s. str. встречается в следующих районах: Ладого-Ильменском, Верхне-Волжском, Волго-Камском, Верхне-днепровском, Причерноморском, Нижне-Донском, Заволжском (Флора СССР, т.III).

Наиболее восточные местонахождения этого вида отмечены в Пермской области и на южном Урале (Крылов, 1929 г.; Игошина, 1961 г.). Северная граница ареала *Carex pilosa* s. str.

проходит по 58° - 60° с.ш. (Шмальгаузен, 1897 г.) и, в основном, совпадает с северной границей распространения дуба. Южная граница проходит, приблизительно, по 47° - 48° с.ш. (Попов, 1947 г.). В Крыму и на Кавказе это растение отсутствует (Вульф, 1929 г.; Гроссгейм, 1940 г.). Карта ареала *Carex pilosa* s. str. имеется в работах К.Штамма (Stamm, 1938 г.) и М.Г. Попова (1947 г.).

Ареал *Carex pilosa* s. l., образованный двумя разобщенными участками, представляется весьма своеобразным. Имеются два различных мнения относительно происхождения таких разорванных ареалов. Одни исследователи (Энглер, Вульф, Пояркова и др. цит. по Попову, 1947 г.) считают, что третичные миграции подобных типов из Восточной Азии происходили по горным системам до Малой Азии, Кавказа, Балкан и Альп. Для этих исследователей восточно-азиатские ареалы представляются первичными, а европейские - более поздние - вторичными.

Разрыв обширных трансазиатских неогеновых ареалов таких видов они объясняют влиянием ледникового периода, если вопрос идет о Западной Азии и северных частях Средней Азии. На юге Азии разрывы ареалов объясняются развитием континентальных климатов и засушливых аридных областей.

Другое мнение, высказанное Аза Греем (Попов, 1947 г.), заключается в том, что растения типа осоки волосистой относятся к аркто-третичной флоре, основным ареалом которой была околополярная суша третичного периода. Вероятно, эта суша охватывала все островные и континентальные части Арктики до 60° с.ш. Палеонтологически эта суша - миоценовая и олигоценовая - хорошо изучена и имеет лесной субтропический характер. По мере постепенного охлаждения земель вокруг полюса многие растения

этой флоры сдвигались в югу по меридианам вдоль берегов Тихого и Атлантического океанов в умеренно-холодную зону на широте 30-50° с.ш. Согласно этой точке зрения (Попов, 1947 г.), европейские и восточно-азиатские ареалы равноценны, одновозрастны и в одинаковой мере являются производными аркто-третичной флоры. Подробное изучение ареала *Carex pilosa* приводит к заключению (Попов, 1947 г.), что осока волосистая в предплейстоценовое время отсутствовала во всей Западной и Средней Азии, а также в Восточной Европе, ибо в последнем случае она оказалась бы в лесах Крыма и Кавказа.

М.Г. Попов (1947 г.) приходит к заключению, что осока волосистая на равнинах Восточной Европы распространилась лишь в послеледниковое время, пережив оледенение в горной Альпо-Балкано-Карпатской стране. Подобные взгляды в последнее время развивает Г.Э. Гроссет (1962 г., 1967 г.)

Однако до сих пор, более распространенным является мнение о третичном или ресс-вюрмском возрасте широколиственных реликтов на Русской равнине, в состав которых входит осока волосистая (Лавренко, 1930 г., 1938 г., ~~1938 г.~~; Гричук, 1950 г., 1952 г.; Зозулин, 1956 г.; Клоков, 1955 г.; Мильков, 1950 г.; Игошина, 1961 г. и др.)

В пределах своего ареала, осока волосистая приурочена к широколиственным лесам (Kükenthal, 1909 г.; Bornmüller, 1921 г.; Samrda, 1962 г. и др.) и, как правило, доминирует в травяном покрове или является одним из содоминантов. На территории Европейской части СССР одним из наиболее распространенных типов дубрав является дубрава осоковая или дубрава снытево-осоковая.

Осоковые и снытево-осоковые ассоциации чрезвычайно широко распространены в дубравах Тульских (Высоцкий, 1906 г.; Архипов, 1939 г.; Алехин, 1947 г., 1951 г.; Шик, 1950 г., 1953 г.) и Калужских (Дубравы СССР т.3, 1952 г.) засек, в дубравах Ц.Ч.О. (Зозулин, 1955 г.), южной лесостепи (Матвеева, 1954 г. 1957 г.; Алексеева, 1957 г.; Ремезова, 1957 г. 1959 г. 1961 г.; Петров 1957 г.; Молчанов, 1961 г. и др.), в дубравах Закамья (Марков, 1935 г.; Порфирьев, 1960 г.).

Во всех этих дубравах осока волосистая занимает, как правило, плакорные участки или верхние части склонов (Матвеева, 1954 г., Алехин, 1947 г.), располагаясь на довольно сухих, бедных элементами минерального питания почвах. Распределение осоки волосистой в дубравах, зависит как от экологических требований, так и в некоторой степени от возраста древостоя. По данным А.А.Матвеевой (1954 г.) и Г.Л. Ремезовой (1957 г.), в молодом древостое при сильном затенении осока волосистая отсутствует, пышно развиваясь в жердняках и приспевающих лесах (25–65 лет). В спелых и перестойных насаждениях, по данным этих авторов, в травяном покрове начинает господствовать сныть. Однако, эту схему можно признать правильной лишь для некоторых типов снытево-осоковых дубрав.

На крутых склонах и бровках оврагов, где условия произрастания неблагоприятны для сныти, и в перестойных насаждениях господствует осока волосистая. Спелые насаждения с осокой волосистой можно было наблюдать в Теллермановском опытном лесничестве ^{и в} Воронежском заповеднике.

На север от полосы сплошного распространения широколиственных лесов, осока волосистая часто принимает участие в

сложении травяного покрова не только в обедненных северных дубравах, но и в смешанных елово-широколиственных и еловых лесах с покровом из дубравного широколавья.

Хвойно-широколиственные леса на территории европейской части СССР рассматриваются в некоторых случаях (Ниценко, 1961 г.) как первичные по отношению к хвойным и широколиственным лесам и, исходя из их полицикличности, считаются наиболее близкими к третичным.

Противоположной точки зрения придерживается А.П.Ильинский (1939 г., 1941 г.). Учитывая невыработанность взаимоотношений синузий хвойно-широколиственных лесов, он считает их молодыми образованиями.

Осока волосистая доминирует в пределах европейской части СССР в ельниках с покровом из дубравного широколавья. По данным Л.Г. Бязрова (1966 г.), волосистоосоковые ельники являются одним из наиболее распространенных типов в группе *Piceeta subnemorosa*. Они довольно часто встречаются в подзоне хвойно-широколиственных лесов, причем выше-названный автор выделяет среди них несколько географических вариантов.

Взаимоотношениям ели и дуба в полосе елово-широколиственных лесов посвящена обширная литература. Некоторые из авторов рассматривали сложные ельники как одну из последовательных стадий векового процесса смены дуба елью, связывая его с экологическими особенностями обеих пород (Коржинский, 1891 г.) или с изменениями климата в сторону похолодания (Флеров, 1902 г.; Морозов, 1907 г.; Алексеев, 1912 г.).

Накопление фактического материала, противоречащего гипотезе повсеместной смены дуба елью, привело к представлению

о сложности этих взаимоотношений, складывающихся неодинаково в зависимости от конкретных физико-географических условий и деятельности человека (Сукачев, 1908 г.; Морозов, 1920 г.; Иваненко, 1923 г.; Кожевников, 1929 г.; Сукачев, 1934 г. и др.).

Среди серии подобных исследований особняком стоит работа И. Вестенрика (1908 г.), который представлял себе взаимоотношения ели и дуба в виде проходящей через каждое поколение эндогенной циклической смены елово-дубовых древостоев дубовыми и обратно.

Деятельность человека значительно затрудняет изучение взаимоотношений ели и дуба. Значение антропогенного фактора отмечалось почти всеми авторами, но одни считают, что в результате рубок широколиственных и еловошироколиственных лесов ель получает перевес над дубом (Алексеев, 1912 г.; Ганешин, 1927 г.; Григорьев, 1941 г.; Ильинский, 1939 г. и др.), тогда как другие полагают, что деятельность человека тормозит смену дуба елью и даже обращает её вспять (Хитрово, 1907 г., 1908 г.; Гордягин, 1921 г.; Иваненко, 1923 г.; Коновалов 1929 г.).

В интересной работе К.В.Киселевой (1966 г.), посвященной взаимоотношениям ели и дуба в пределах Московской области, показано, что сложные ельники, по крайней мере, для некоторых районов, являются сообществом временным, которое при отсутствии вмешательства человека переходит в коренной тип насаждений — дубраву. При восстановлении дубрав на месте сложных ельников значительную роль играет травяной покров из дубравного широко-травья, в частности, осока волосистая (Разумовский, 1952 г.). Отличаясь значительной конкурентной мощностью и нетребовательностью в отношении элементов минерального питания, осока волосистая проникает даже в чистые ельники, причем её опад неблагоприятно влияет на развитие мохового покрова и прорастание семян ели.

Осока волосистая хорошо выносит затенение, но удаление древесного полога не только не подавляет её развития, но даже способствует увеличению числа побегов на единицу площади (Серебряков, 1949 г.). Это объясняется тем, что многие почки возобновления, оставшиеся в недоразвитом состоянии, при удалении древесного полога развиваются нормально, образуя вегетативные побеги.

Кроме того, по нашим наблюдениям в Теллермановском лесничестве у осои на вырубках значительно увеличивается число листьев в розетке (см. ниже). Большая конкурентная мощност осои обеспечивает ей безраздельное господство в соответствующих условиях произрастания (Серебряков, 1949 г.), причём довольно часто широколиственные леса с осой волосистой можно рассматривать как коренную ассоциацию наряду со снытьевыми и зеленчуковыми дубняками и липо-дубняками (Высоцкий, 1906 г.; Хитрово, 1907 г., 1909 г.; Иваненко, 1923 г.; Кожевников, 1929 г.; Алехин, 1947 г.; Шик, 1953 г. и др.).

Преобладание в травяном покрове таких видов как: *Stellaria holostea*, *Asperula odorata*, *Glechoma hirsuta*, *Asarum europaeum*, *Pulmonaria obscura* и т.п., довольно часто обязано своим происхождением вмешательству человека.

Особенно плохо, по сравнению с другими видами, осока волосистая переносит вытаптывание (Хитрово, 1907 г.) и захламление остатками после рубки (Серебряков, 1949 г.). Возможно, именно этим объясняется почти полное её отсутствие в молодых насаждениях, возобновляющихся после рубки.

Осока волосистая — типичное длиннокорневищное растение

(корневищнорыхлокустовое, по Голубеву) с приповерхностным расположением корневищ (Зовулин, 1959 г.). Надземную часть растения составляют укороченные побеги (розетки) с неполным циклом развития и удлинённые генеративные побеги (Серебряков, 1952 г.) Розетка несёт в основании ряд краснобурых низовых влагалищных листьев, переходящих вверху в ассимилирующие листья. Последние довольно крупные, линейные, густо опушены. В основании розетки располагаются крупные пазушные почки, т.е. укороченный стебель розетки представляет собой зону кущения. За счет образующихся здесь почек происходит ветвление побега и формируется куст, состоящий из нескольких укороченных побегов-розеток.

Такие побеги являются вегетативными и никогда не переходят к формированию соцветия. Кроме вегетативных розеток, в кустах весной развиваются генеративные побеги с недоразвитыми стеблевыми листьями. Таким образом, развитие вегетативных и генеративных побегов у этого растения происходит по типу моноциклических побегов, и каждый куст представляет собой систему симподиально сменяющих друг друга побегов с неполным циклом развития (Серебряков, 1952 г.). Отдельные кусты такого рода могут быть названы парциальными кустами (Серебряков, 1959 г.). Парциальные кусты связаны между собой плагиотропными корневищами. Желтовато-бурые корневища несут довольно редко расположенные чешуевидные листья и обычно погружены в почву на глубину 3-5 см. Почка, заканчивающая корневище, поднимается к поверхности почвы, образует укороченный побег и со временем дает начало новому кусту (Шик, 1953 г.).

Корневая система этого растения состоит из придаточных корней, возникающих в зонах кущения укороченных розеточных

побегов и на длинных корневищах. В таблице 16 сведены некоторые данные по морфологии корневой системы осоки волосистой, полученные в разных типах широколиственных лесов. Данные этой таблицы показывают, что корневая система этого растения проявляет некоторый "консерватизм", так как основные морфологические признаки остаются достаточно постоянными на разных типах почв.

Придаточные корни в опробковевшем состоянии светло-бурые, обильно ветвятся, образуя короткие и тонкие боковые корни. Окорененность^{х)} в среднем равна четырем. Придаточные корни прочные, заметно отличаются по толщине от боковых корней и выполняют, в основном, функцию укоренения. Корневые волоски сохраняются на опробковевших участках как придаточных, так и боковых корней. Средние размеры придаточных корней (таблица 16) обычно превышают расстояние между соседними парциальными кустами. Придаточные корни в густых зарослях осоки образуют настолько плотный дерн, что корни других растений обычно в него не проникают.

Нами исследовано распределение корневой системы парциальных кустов осоки волосистой в дубравах Воронежского заповедника на темно-серо-бурой лесной почве. Распределение корневой системы этого растения изучалось на вертикальных почвенных разрезах траншейным методом (Модестов, 1951г., 1916 г.; Weaver , 1920г., и др.)

Для характеристики распределения корневой системы в почве были введены следующие показатели: наибольшая глубина проникновения корней в почву, положение максимума суммы длин корней в почве, положение основной части (75-80%) суммы длин корней в почве.

х) см. сноску к таблице 16.

Таблица 16

Некоторые особенности морфологии корневой системы осоки волосистой

Морфологические признаки корней	Количество придаточных корней у одного парциального куста	Окорененность придаточных корней х)	Окорененность боковых корней хх)	Средняя длина корней, см				Средний диаметр корней, см.			
				придаточных	боковых I п-ка	боковых II п-ка	боковых III п-ка	придаточных	боковых I п-ка	боковых II п-ка	боковых III п-ка
Место-нахождение и почвы											
В.Г.З. кв.353 - темно-серо-бурая лесная песчаная почва	8.4 $\pm$ 0.06	4.2 $\pm$ 0.04	6.3 $\pm$ 0.01	9.2 $\pm$ 0.1 (5-23)	1.2 $\pm$ 0.01	0.6 $\pm$ 0.02	-	0.9 $\pm$ 0.03	0.15 $\pm$ 0.01	0.10 $\pm$ 0.01	-
Подушкинское и Серебряно-прудское лес-во, дерновая сильно-оподзоленная и серая лесная почва	9.2 $\pm$ 0.04	4.0 $\pm$ 0.02	6.0 $\pm$ 0.04	8.9 $\pm$ 0.04 (6-20)	1.0 $\pm$ 0.02	0.6 $\pm$ 0.01	-	0.9 $\pm$ 0.01	0.15 $\pm$ 0.01	0.10 $\pm$ 0.01	-

х) Окорененностью придаточных корней мы называем среднее количество боковых корней I порядка, приходящих_{ся} на 1 см придаточного корня.

хх) Окорененностью боковых корней I порядка мы называем среднее количество боковых корней II порядка, приходящихся на 1 см длины бокового корня I порядка.

Корневая система осоки волосистой на темно-серо-бурой лесной песчаной почве располагается на глубине от 1 до 26 см., занимая горизонты A_1 и A_1B . Основная часть корневой системы располагается на глубине от 1 до 10 см., т.е. в пределах гумусового горизонта, максимум суммы длин корней находится в верхней части гумусового горизонта (таблица 17).

Интересно сравнить эти данные, полученные на весьма своеобразных почвах Воронежского заповедника (см. главу II) с данными, полученными нами ранее на различных типах почв в дубовых и дубово-липовых насаждениях в пределах Московской области. Описание местообитаний и почв, исследованных в Московской обл., см. в приложении (таблицы 7, 8, 9).

При изучении распределения корневых систем на разных почвах в пределах Московской области мы расположили эти почвы в порядке увеличения глубины гумусового горизонта (таблица 17). Оказалось, что этот ряд, в основном, совпадает с рядом по увеличению содержания N , C , P в исследуемых почвах (таблица № 9, приложение). В связи с этим мы сочли возможным считать его рядом возрастающего богатства почв. Первой в этом ряду находится дерновосильнооподзоленная почва (таблица 17). Корневая система осоки волосистой на этой почве располагается на глубине от 0 до 6 см., т.е. в пределах гумусового горизонта (рис.1).

Корни осоки распределяются равномерно по всей толще гумусового горизонта. На дерновых средне- и слабооподзоленных почвах глубина проникновения корней в почву значительно увеличивается, достигая 10-15 см., но и в этом случае распределение основной части корневой системы данного растения ограничивается пределами гумусового горизонта.

На серых лесных сильнооподзоленных почвах глубина прони-

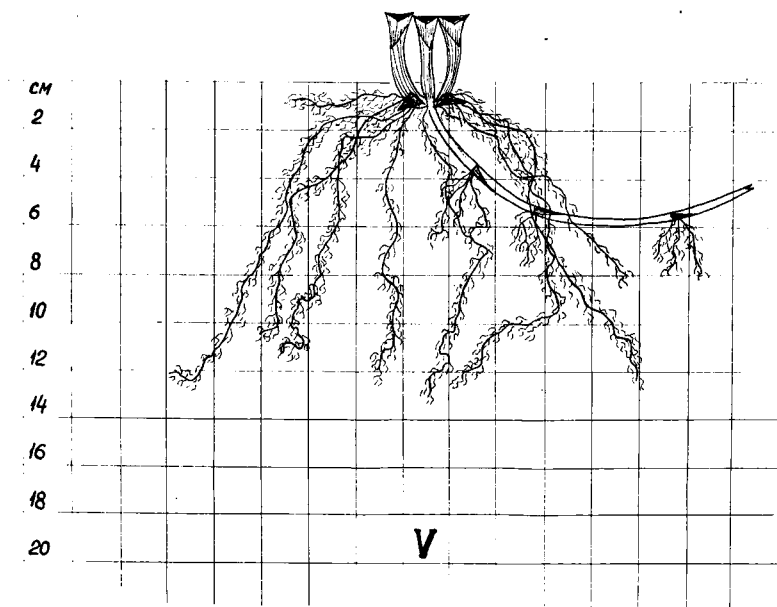
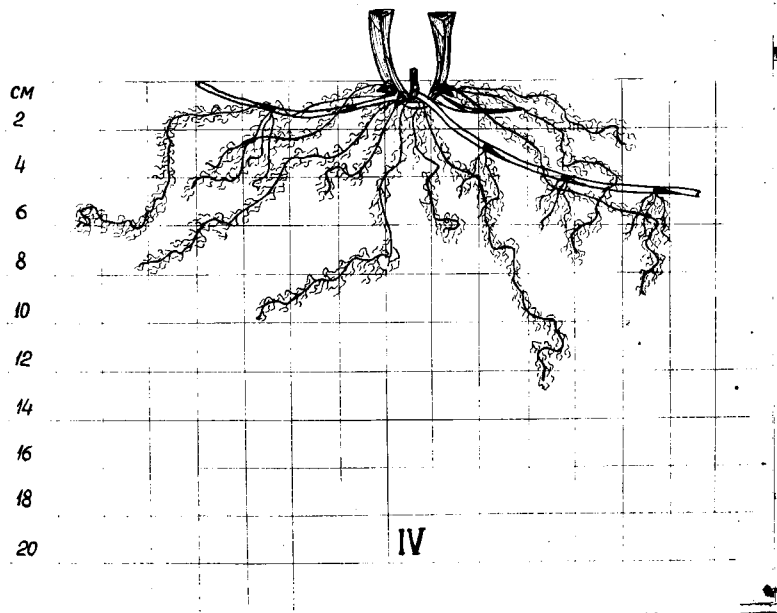
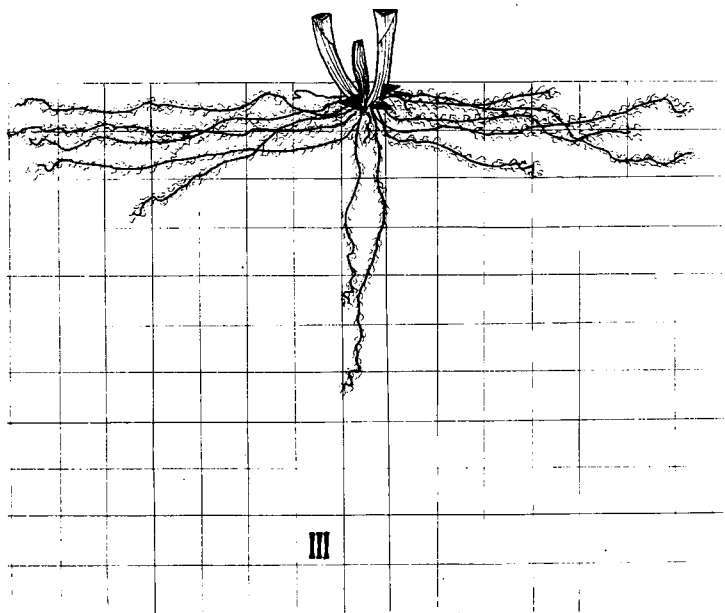
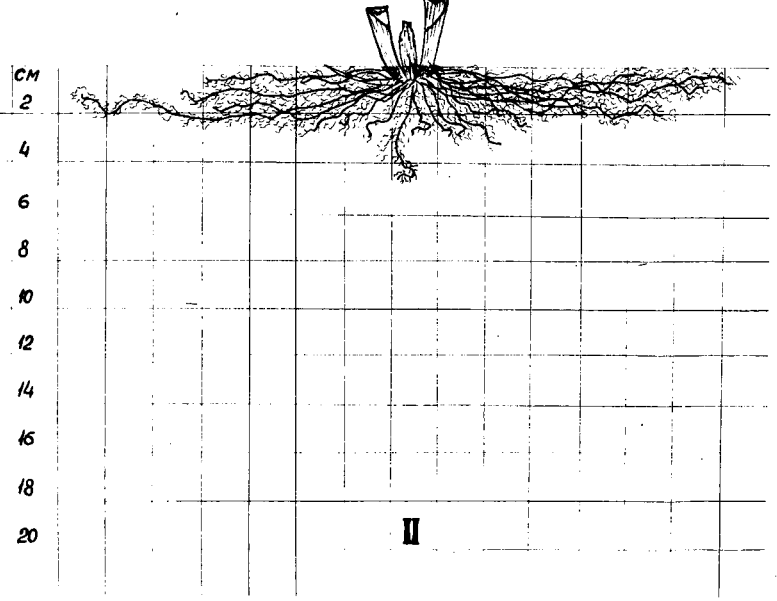
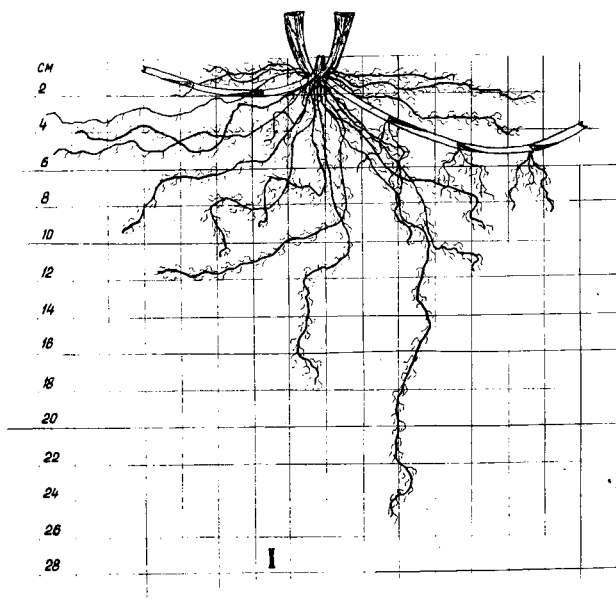


Рис.1. Распределение корневой системы осоки волосистой на разных типах почв.

Условные обозначения: 1 - темно-серо-бурая лесная песчаная почва, II - дерновосильноподзоленная почва, III - дерновосреднеподзоленная почва, 1У- дерновослабоподзоленная почва, У - серая лесная почва.

Местонахождения см. таблицу 17.

Таблица 17

Распределение корневой системы осины волосистой
по вертикальному профилю в почвах разных типов

Местона- хождение и характер почвы	Показатели распре- деления корневой системы		Наибольшая глубина про- никновения корней в почву		Положение максимума суммы длин корней в почве		Положение основной ча- сти (75-80% суммы длин корней) корне- вой системы в почве	
	см	генети- ческий горизонт	см	генети- ческий горизонт	см	генети- ческий горизонт	см	генети- ческий горизонт
1	2	3	4	5	6	7		
Воронежский заповедник кв. 353. Темно-серо-бурая лесная песчаная A ₁ до 10 см.	26	A ₁ B	1-5	A ₁	0-10	A ₁		
Лосиноостровское лесни- чество кв. 53 - Москов- ской области. Дерновосильнооподзоленная на валунном суглинке A ₁ до 5 см	6	A ₁ -2	2	A ₁	Равномерно по всей глу- бине проник- новения корней			
Подушкинское лесничество Московский области Дерновосреднеоподзоленная на валунной глине A ₁ до 9 см	15	A ₁ -2	2	A ₁	0-6	A ₁		
Протасовское лесничество кв. 23 - Московской обл. Дерновослабооподзоленная на валунном суглинке A ₁ до 10 см	10	A ₁	2-4	A ₁	Равномерно по всей глу- бине проник- новения кор- ней			
Серебряно-прудское лесни- чество кв. 81, Московской области. Серая лесная сильно опод- золенная на покровном суглинке A ₁ - до 10 см	12	A ₁ -2	2-3	A ₁	Равномерно по всей глу- бине проникно- вания корней			
Серебряно-прудское лесни- чество кв. 112 - Московской области. Темносерая лесная слабо- оподзоленная на покровном суглинке A ₁ - до 60 см.	15	A ₁	1-2	A ₁	0-15	A ₁		

проникновения корней осои волосистой в почву определяется глубиной гумусового горизонта, причем корни распределяются равномерно по всей его толще (рис.1).

На темно-серых лесных почвах (таблица 17) корневая система осои развивается в первой четверти гумусового горизонта, что составляет слой в 15 см.

Сравнивая распределение корневой системы осои на разных почвах, можно отметить некоторые общие черты. Почти на всех почвах распределение корневой системы осои ограничивается гумусовым горизонтом (или частью его), максимум суммы длин корней ~~находится~~ находится в первых трех-пяти сантиметрах гумусового горизонта, т.е. в слое, наиболее богатом элементами минерального питания (приложение, табл.9).

В дубравах Воронежского заповедника, так же как и в остальных местообитаниях, основная часть корневой системы сосредоточена в пределах гумусового горизонта (рис.1), но наибольшая глубина проникновения корней в почву значительно превышает пределы гумусового горизонта. Значительно большая, по сравнению с другими местообитаниями, глубина проникновения корней в почву в дубравах Воронежского заповедника, возможно, связана с лучшей аэрацией почв и большей влажностью нижележащих слоев.

Как уже отмечалось, у взрослых экземпляров осои имеется три рода побегов: удлиненные вегетативные подземные побеги (отбеги, по М.М. Шик), укороченные вегетативные надземные побеги и генеративные побеги. Жизнь каждого из этих трех типов побегов составляет малый жизненный цикл (Смелов, 1947г., Шик, 1953г.). Малый жизненный цикл каждого из этих трех типов побегов подробно изучен М.М. Шик в Тульских засеках.

Удлиненные побеги (отбеги), развиваясь из почек в основании надземного укороченного побега, растут на глубине 1-3 см., пробуравливая почву жестким, одетым чешуевидными листьями, окончанием. По месту своего возникновения в зоне кущения отбег всегда располагается ниже по стеблю, чем надземные укороченные побеги того же порядка. Отбеги формируются из пазушных почек укороченных побегов.

Весной верхние из этих почек дают начало розеткам, нижние - отбегам. Начало роста отбегов наблюдается в середине июня. Они растут сначала несколько вниз, углубляясь в почву, затем на глубине 1-3 см. принимают горизонтальное направление. Рост их продолжается с июня по сентябрь.

В сентябре у многих отбегов изменяется характер терминальной почки: начинается формирование листовых зачатков с хорошо заметной пластинкой. Одновременно конец побега загибается вверх, и сформировавшаяся почка оказывается у самой поверхности земли и даже высовывается наружу. К концу сентября она достигает 0.8-1.2 см. длины, одета снаружи красно-бурыми чешуевидными листьями и имеет у основания пучок придаточных корней.

Весной из этих почек, как и из части пазушных почек в основании укороченных побегов, развиваются новые укороченные побеги-розетки. Если розетка образуется из пазушной почки, формирование её конуса нарастания можно отметить ещё тогда, когда побег предыдущего года находится в почке. У крупной почки осенью хорошо различимы бугорки в пазухах листьев; они вполне заметны весной в пазухах развернувшихся листьев.

Рост почек в длину происходит с середины июня по октябрь. Зимнего роста почек, по наблюдениям М.М. Шик (1953г.), в районе

Подмосковья не наблюдается. Подсчеты числа листьев у растущих побегов весной и в течение лета, а также числа зачатков листьев осенью, дают возможность установить, что формирование всех листьев побега происходит с осени.

Не все заложившиеся с осени зачатки развиваются в ассимилирующие листья. Неполное использование зачатков листьев в почках осои волосистой наблюдалось нами в дубравах Воронежского заповедника и Теллермановского лесничества. Здесь среднее количество листьев в розетке составляло 3-4, а на вырубках при полном освещении количество листьев в розетке достигало 8-10.

В середине июня, после образования некоторого количества листьев, точка роста розетки отмирает, вслед за этим трогаются в рост пазушные почки, которые к осени достигают значительной величины. Зеленые листья розеток, возникших весной, перезимовывают и на следующий год, продолжая ассимилировать, до августа - сентября сохраняют участки живой хлорофиллоносной ткани.

Продолжительность ассимиляционного периода зеленого листа, по данным М.М. Шик, достигает 16-18 месяцев. Это растение большинство исследователей относят к группе "вечнозеленых" видов (Кожанников, 1931г.; Трофимов, 1939 г.; Серебряков, 1949, 1950гг.; Шик, 1953г.; Горышина, 1967 г.). Генеративный побег осои волосистой закладывается всегда как боковой в кусте. Из многих боковых почек в зоне кущения, по наблюдениям М.М. Шик, генеративными становятся только верхние. Однако, в дубравах Воронежского заповедника и Теллермановского лесничества нам не раз приходилось наблюдать, что генеративные побеги развиваются из почек, расположенных в зоне кущения ниже, чем почки, дающие вегетативные розетки.

Формирование генеративных органов начинается в конце июля

и продолжается до начала ноября. Все органы генеративного побега оказываются заложенными и, в основном, сформированными с осени.

Нет проверенных данных о подснежном росте у этого растения. Имеются указания А.В. Кожевникова (1931г.) об увеличении размеров почек этого растения в течение зимы. Однако, наблюдения И.Л. Крыловой (1949г.) в Подмоскowie и Горьковской области не подтвердили данных А.В. Кожевникова.

На основании детального изучения М.М. Шик малого жизненного цикла побегов разного типа, сезонный ритм роста этого растения можно представить следующим образом: начало роста вегетативных и генеративных побегов, а затем цветение происходит в апреле - начале мая. В течение мая происходит отцветание, созревание семян и отмирание генеративных побегов.

М.М. Шик указывает, что в Тульских засеках ей не удалось наблюдать нормального созревания семян. Бесъема значительный процент колосков вовсе не давал семян, у других они опадали незрелыми, многие колоски оказались пораженными головней.

Согласно М.М. Шик, усиленное размножение осоки волосистой вегетативным путем приводит к подавлению генеративной сферы растения. Однако, нам не раз удавалось наблюдать нормальное созревание семян осоки волосистой в дубравах Воронежской и Московской областей. В связи с этим можно предположить, что отсутствие семенного возобновления осоки волосистой в Тульских засеках носит временный характер и связано с особенностями погодных условий, поражением соцветия головней (Шик, 1953г.) и рядом других причин.

В течение мая, помимо отцветания и созревания семян, на-

блюдается прекращение роста листовой поверхности и начало новообразования придаточных корней (Брцев, 1951г.; Серебряков, 1952г.

В первой половине июня отмирает конду́с нарастания в розетках и начинается рост отбегов, который продолжается до сентября. Все это время на отбеггах формируются новые придаточные корни, так что процесс корнеобразования у этого растения чрезвычайно растянут.

В августе наблюдается формирование цветков, рост пазушных почек и почек на концах отбегов, а также отмирание прошлогодних ассимилирующих листьев.

В октябре - ноябре ростовые процессы в надземной части практически отсутствуют, наблюдается лишь спорогенез в цветках. Период покоя, по наблюдениям Л.С.Демидовой (1952 г.) и И.Г. Серебрякова (1959г.), по-видимому, не является обязательным для этого растения. В опытах вышеназванных авторов в условиях комнатной температуры у экземпляров осоки в течение года, начиная с августа, сменилось несколько генераций вегетативных побегов. Генеративные побеги в этих условиях не развивались.

Попытка изучить жизненный цикл осоки волосистой с достаточной полнотой была предпринята М.М. Шик (1952г., 1953 г.). Прежде всего, этим автором был исследован жизненный цикл одного парциального куста от начала формирования зоны кущения на подземном побеге - отбеге - до полного отмирания.

В первый год жизни куст представлен одиночной розеткой с почками в зоне кущения. По нашим наблюдениям, в первый год жизни из пазушных почек могут возникать отбеги. На второй год из пазушных почек развиваются побеги всех 3-х типов: розетки, генеративные побеги, отбеги. Затем, зоны кущения отбегов дают

начало новым кустам, а у розеток, остающихся в системе материнской розетки, возникают в пазухах листьев новые розетки, обеспечивая её разрастание. Так как порядок побегов сменяется каждый год, то по числу порядков побегов можно подсчитать возраст парциального куста.

По данным М.М.Шик, предельный возраст куста, ещё несущего розетки с ассимилирующими листьями - 6-7 лет. Нам удалось наблюдать в дубравах Воронежской области парциальные кусты 12-14 лет, средний же возраст парциального куста в этих условиях составляет 7-8 лет. Правда, вопреки указаниям М.М.Шик (1953г.), ежегодно возникающие зоны кущения не всегда сохраняются до конца жизни куста и поэтому возраст его может быть несколько занижен. Особенно трудно судить о возрасте тех парциальных кустов, у которых уже не развиваются живые побеги и которые представляют собой систему оснований укороченных побегов (Пеньков, по Т.И.Серебряковой), остающихся после отмирания листьев. Эти парциальные кусты имеют большое значение при определении возрастного состояния особи.

М.М.Шик (1953г.) установила, что в течение жизни парциального куста закономерно меняется его побегообразовательная способность и характер возникновения побегов. В первый год жизни куста наблюдается наибольшая интенсивность побегообразования вообще и, в частности, образования отбегов. Число отбегов резко падает уже в последующий год, а общая интенсивность побегообразования снижается более постепенно, и у кустов сенильного типа прекращается совсем. Генеративные побеги в наибольшем количестве формируются у кустов 2-3-летнего возраста.

Изучив жизненный цикл отдельных парциальных кустов, М.М.Шик (1953г.) совершенно справедливо устанавливает, что особь

осоки волосистой (во взрослом состоянии) состоит из разновозрастных парциальных кустов, связанных корневищами (отбегами - по Шик М.М.). Однако, в связи с тем, что ей не удалось обнаружить ни семенного возобновления, ни признаков старения у этого растения, М.М.Шик (1953г.) делает ошибочный вывод об отсутствии процессов старения у этого вида. Она считает, что при формировании новых парциальных кустов из нижней, стадийно молодой части куста побеги возобновления претерпевают полное омоложение.

Это предположение является ошибочным, так как, несмотря на некоторое возможное омоложение, каждый дочерний парциальный куст несёт на себе отпечаток общего возраста материнского парциального куста. Сравнивая вновь возникшие дочерние кусты, принадлежащие разным материнским, можно установить, что они отличаются по размерам и количеству листьев, почек и побегов возобновления, т.е. одни из них являются возрастно более старыми, другие - более молодыми, хотя и обладают одинаковым собственным возрастом.

Исследование жизненного цикла осоки волосистой представляет значительные трудности. Во-первых, вследствие подземного положения коммуникационных органов не всегда можно указать, где кончается одна особь и начинается другая, если основным её признаком считать морфологическую целостность. Во-вторых, эти трудности связаны с тем, что вновь возникающий парциальный куст в некоторой степени повторяет те изменения, которые проходил первичный куст (Уранов, 1967г.). То же самое относится и к отдельному побегу.

Перед тем как приступить к изучению жизненного цикла этого вида, необходимо выяснить, к чему же относится понятие возрастного состояния: к побегу или к системе побегов (парциальный куст),

или к системе парциальных кустов. Как уже отмечалось выше, парциальные кусты, образованные побегами разных порядков на особях разного возраста, должны иметь разное возрастное состояние.

В связи с этим, при рассмотрении жизненного цикла этого и подобных видов, понятие возрастного состояния относилось к особи, которая рассматривалась как непрерывное тело, ограниченное от других подобных и состоящее из взаимодействующих частей (Уранов, 1967г.). Особи осоки волосистой, по крайней мере в генеративном состоянии, представляют собой системы парциальных кустов.

При определении возрастного уровня этих систем, по предложению А.А. Уранова, нами была проведена грубая аналогия между кроной дерева как системой разновозрастных побегов и системой парциальных кустов. В первом случае по виду кроны, по характеру и количеству её побегов можно отличать дерево молодое и старое. Тот же принцип был применён при определении возрастного состояния систем парциальных кустов.

В своей работе М.М.Шик (1953г.) отмечала, что ни семенного возобновления, ни стареющих экземпляров осоки ей не удалось обнаружить на участках осоковой дубравы. Допуская, что взрослые растения угнетающе влияют на прорастание семян и развитие молодых растений, мы предприняли поиски таких растений в местообитаниях, где отсутствовали взрослые растения, но куда могли быть занесены семена.

Местонахождения особей, представляющих собой различные этапы жизненного цикла осоки, распределились следующим образом: на ненарушенных участках дубрав в Воронежском заповеднике (кв. 353, 374) и Теллермановском лесничестве (кв.37) были найдены только взрослые генеративные особи, представляющие собой системы разновозрастных парциальных кустов.

На участках, где травяной покров нарушен выпасом, были найдены старые или стареющие особи (кв. 476, Воронежский заповедник), представленные либо одиночными парциальными кустами, либо системами парциальных кустов. На участках, где травяной покров был полностью или в значительной степени уничтожен: на пороях кабанов, на лесосеках, на проезжих дорогах, канавах и т.п., часто при полной освещенности, были обнаружены проростки и молодые экземпляры семенного происхождения.

Наибольшее количество проростков и молодых особей семенного происхождения было найдено в 334 кв. Воронежского заповедника, где в 1959 г. была произведена восстановительная рубка и при трелевке леса нарушен травяной покров. По нашим наблюдениям, на этом участке леса проростки и молодые экземпляры осои были приурочены к местам наиболее осветленным и лишенным травяного покрова.

До недавнего времени в литературе отсутствовали указания на наличие семенного возобновления у осои, напротив, большинство авторов отмечали подавленность (Высоцкий, 1906 г.; Кожевников, 1929 г.; Сукачев, 1938 г.) или отсутствие семенного возобновления у этого растения (Шик, 1953г.).

В 1965 году А.П. Рысин и Г.П.Рысина опубликовали статью, в которой содержатся данные о наличии семенного возобновления у осои волосистой в осинниках и широколиственных лесах Серебряноборского лесничества. Наибольший интерес представляет тот факт, что на ненарушенных участках леса проростки осои волосистой встречались единично. В опытах же с удалением подстилки и травяного покрова количество проростков значительно увеличивалось: с 1 до 10 штук на 1 м². Еще более поразительным оказался запас жизнеспособных семян в почве: 138 шт. на 1 м².

Вполне естественно предположить, что материнские растения осоки волосистой препятствуют, в условиях ненарушенного покрова, прорастанию собственных семян. В случае же отмирания части растений в связи со старением или уничтожением их искусственным путем запас жизнеспособных семян в почве дубрав дает начало молодым экземплярам осоки волосистой, и, т.о., способствует сохранению популяций в ценозе.

М.Красавина (1961г.) проводила опыты по изучению влияния вытяжки из материнских растений *Bromus inermis* на прорастание семян и дальнейший рост молодых растений, при этом было установлено их ⁷ " аутоксическое воздействие.

К сожалению, механизм воздействия материнских особей на семена *Carex pilosa* не изучен, однако можно предположить, что здесь наблюдается то же явление, что и у *Bromus inermis*.

Выделение возрастных состояний в жизненном цикле осоки волосистой мы проводили в соответствии с классификацией Т.А. Работнова (1950г.). Некоторая трудность при выделении возрастных состояний у осоки волосистой состояла в том, что на протяжении жизненного цикла не только сменяется значительное (неопределенное) количество особей, но меняется и сам характер особи.

Начинается жизненный цикл с проростка, развивающегося далее в особь семенного происхождения, имеющую в своем составе один (первичный) куст. Следующим этапом является система парциальных кустов, связанных подземными побегами с материнским первичным кустом семенного происхождения. После этого растение переходит к вегетативному размножению, и систему парциальных кустов семенного происхождения сменяет система парциальных кустов вегетативного происхождения.

Особенностью вегетативного размножения на этом этапе

жизненного цикла является отделение от материнской особи систем, а не отдельных парциальных кустов. Это связано с тем, что нарушение целостности коммуникаций происходит не в год их образования, а через несколько лет.

Отделение систем парциальных кустов наблюдается во время наибольшей мощности развития растения и совпадает с началом формирования клона. На этом этапе жизненного цикла в состав особи входит уже не один куст, а система кустов, которая обладает телесной непрерывностью и морфофизиологической целостностью. Будучи отграничена от других таких же систем, она выступает как целостное образование, несмотря на известную самостоятельность её отдельных частей (парциальных кустов).

В дальнейшем, при наступлении старения характер вегетативного размножения меняется: отделяются одиночные парциальные кусты. Таким образом, в течение жизненного цикла характер особи меняется так: первичный куст - система парциальных кустов - парциальный куст.

При детальном изучении систем парциальных кустов взрослых растений обнаружено их значительное разнообразие. Так, в одних системах все парциальные кусты имеют в своем составе ассимилирующие розетки, в других - часть парциальных кустов не несет ассимилирующих розеток. Парциальные же кусты, имеющие ассимилирующие розетки, отличаются соотношением розеток живых и отмерших (пеньков).

В целом, выделились более и менее "активные" системы, первые из которых мы можем толковать как возрастно более молодые, вторые - как возрастно более старые. Признаком, который, по нашему мнению, может характеризовать относительную молодость или старость каждой особи, является отношение активно

нарастающей части растения и части, где ростовых процессов (имеется в виду видимый рост) не наблюдается. Для осои этот показатель возрастного состояния может быть охарактеризован:

1) отношением (Р) числа ассимилирующих розеток к числу розеток отмерших, точнее, не развивающих листья и не принимающих участие в ассимиляции:

$$P = \frac{\text{число ассимилирующих розеток}}{\text{число отмерших розеток (пеньков)}},$$

2) отношением (К) числа активно растущих плагиотропных корневищ, продвигающих дочерние розетки дальше от материнского куста, к числу коммуникационных корневищ, выполняющих лишь роль связи между отдельными парциальными кустами:

$$K = \frac{\text{число растущих корневищ}}{\text{число коммуникационных корневищ}}.$$

При $P > 1$, в системе парциальных кустов преобладают ассимилирующие розетки, что свидетельствует о некоторой молодости системы.

При $P=1$, в системе число ассимилирующих розеток равно числу отмерших, а при $P < 1$ — последние господствуют. Преобладание отмерших розеток свидетельствует об относительной старости системы парциальных кустов. Все вышесказанное относится и к показателю К.

Все генеративные особи на основании этих показателей мы подразделяем на три возрастных состояния, выделяя соответственно молодые, средневозрастные и старые особи. Такое подразделение генеративного периода было проведено ранее для других видов различными авторами (Трулевич, 1960га; Жукова 1961г.; Снаговская, 1965га.).

Эти авторы, так же как и мы в своей работе, фактически

учитывали отношение активной и неактивной части растения. Так, Л.А. Жукова (1961г.), изучая жизненный цикл луговика дернистого (*Deschampsia caespitosa* Р.В.), индикатором возрастного состояния считала отношение между живой и отмершей частью дерновины; Н.В. Трулевич (1960 г.) тот же показатель использовала в применении к типчаку (*Festuca sulcata* Hack). В работах Н.В. Трулевич (1960г.) с полынью тьянь-шаньской (*Artemisia tianschanica* Krasch.) и М.С. Снаговской (1965 г.) с люцерной желтой (*Medicago falcata* L.) учитывалась степень партикуляции куста, т.е. степень развития процессов отмирания в пределах особи.

Изменение отношения активной и неактивной частей растения, которое наблюдается в течение генеративного периода, связано с разными темпами новообразования и отмирания метамерных органов (побегов, листьев и др.) и, видимо, представляет собой конкретное выражение наличного потенциала ^{по} Н.П. Кренке (1940 г.).

Придерживаясь, в основном, классификации Т.А. Работнова (1950^аг) мы выделили у осоки волосистой следующие возрастные состояния:

1 Виргинильный период:

1. проростки,
2. ювенильные,
3. имматурные (прематурные, по Т.А. Работнову),
4. молодые вегетативные.

II Генеративный период:

5. молодые генеративные,
6. средневозрастные генеративные,
7. старые генеративные,

III Старческий (сенильный) период:

8. старые вегетативные,
9. сенильные.

Покоящиеся семена мы не учитывали, особи в состоянии вторичного покоя нами обнаружены не были.

1. Проростки осоки волосистой появляются в начале июня, когда материнские растения уже полностью развились.

По обилию найденных нами молодых экземпляров разного возраста можно предположить, что "семенные" годы бывают у осоки волосистой практически каждый год. Кроме того, нами в течение двух лет подряд (1964 и 1965 г.г.) наблюдалось появление проростков в 2-х пунктах Воронежской области: Воронежском заповеднике и Теллермановском лесничестве.

Описание проростков осоки волосистой во всех известных нам работах отсутствует. Прорастание осоки волосистой происходит по подземному типу. Сначала появляется главный корень, а затем влагалище семядоли, одевающее первые ассимилирующие листья проростка. В дальнейшем, влагалище семядоли, выполняющее защитную функцию, разрывается первым ассимилирующим листом (рис.2). Значительного развития у проростков этого растения достигает мезокотиль, который развивается при прорастании семени между влагалищем семядоли и ^{гаусториальной} ее частью (Velenovsky , 1907 г.; Goebel , 1932 г.). У проростков осоки волосистой в течение всего периода вегетации сохраняется меточек, главный корень и мезокотиль (рис. 3), а из почки зародыша развивается от 2 до 5 ассимилирующих листьев. Жилкование у них параллельное, с одной главной жилкой, листья, как и у взрослых растений, опущены. Через месяц - два после прорастания у осоки волосистой образуются придаточные корни. Они развиваются в основании первичного побега (рис.3).

2. Ювенильные растения. На второй год жизни у осоки волосистой отмирает главный корень, и корневая система состоит

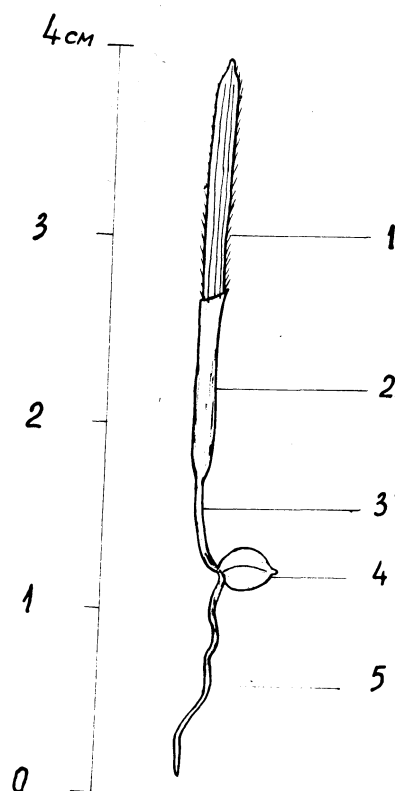


Рис. 2. Проросток осоки волосистой в начале вегетационного периода.

Условные обозначения: 1 - первый ассимилирующий лист, 2 - влагалище семядоли, 3 - мезокотиль, 4 - мешочек, 5 - главный корень.

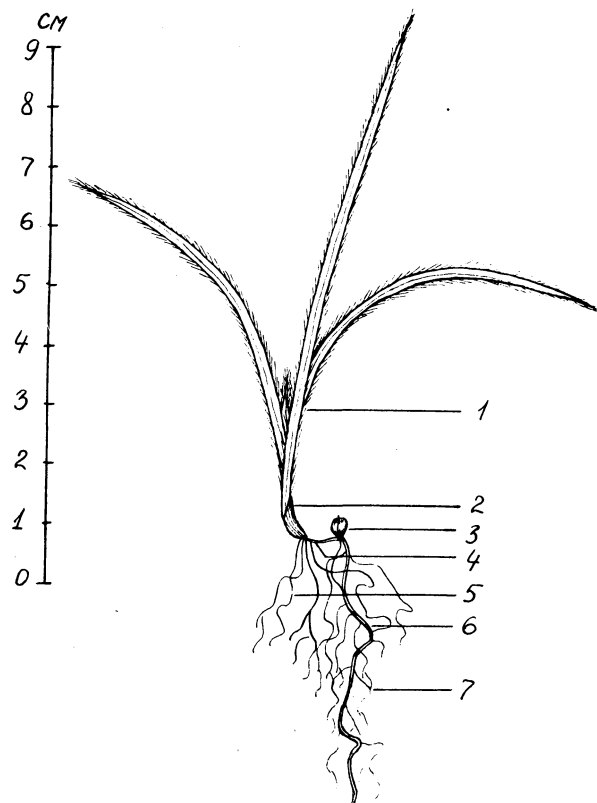


Рис.3. Проросток осоки волосистой в конце вегетационного периода.

Условные обозначения: 1-5 см. рис.2; 6 - придаточные корни, 7 - боковые корни на главном корне.

исключительно из придаточных корней. Растение развивает обычно 2-3 листа, которые по размерам слегка превосходят листья проростков (табл. 18).

Ювенильные растения нарастают моноподиально, и абсолютный возраст этих растений можно определить лишь приблизительно, поделив общее число листьев (живых и отмирающих) на среднее число листьев, образующихся в течение вегетационного периода. В ювенильном состоянии растения пребывают в среднем 2-3 года (рис.4). К концу третьего года жизни у ювенильных растений из пазушных почек развиваются розетки листьев, и растение из состояния первичной розетки переходит в состояние первичного куста. Эти изменения и знаменуют собой переход в следующее возрастное состояние.

3. Имматурные растения. Главным признаком этого возрастного состояния является переход от моноподиального к симподиальному нарастанию. Как уже говорилось, в этом возрастном состоянии начинается кущение осоки, и каждый год укороченные вегетативные побеги развиваются из пазушных почек. Первичная розетка ещё некоторое время нарастает моноподиально, затем конус нарастания её отмирает. Однако листья, сформированные первичной розеткой, сохраняются очень долго, и остатки этих листьев, наряду с остатками мезокотила, позволяют хорошо отличать семенные экземпляры от одиночных парциальных кустов в сенильном состоянии (рис.5).

Имматурные растения осоки волосистой, кроме перечисленных признаков, отличаются от растений предыдущих возрастных состояний размерами листьев, их количеством и количеством корней (табл.18). Возраст имматурных растений обычно равен 3-4 годам. При дальнейшем развитии имматурных особей у первич-

Основные показатели возрастных состояний у осоки волосистой

Призна- ки возраст- ных состояний	Возрастные состояния	Проростки	Ювениль- ные	Имматур- ные	Молодые вегета- тивные	Молодые генера- тивные	Средне- возрастные генератив- ные	Старые генера- тивные	Старые вегетатив- ные	Сенильные
Количество листьев в розетке		2.5 $\pm$ 0.01	2.5 $\pm$ 0.04	(3.1) ^{х)}	(3.1)	3.19 $\pm$ 0.03	3.1 $\pm$ 0.06	3.1 $\pm$ 0.06	2.66 $\pm$ 0.02	2.1 $\pm$ 0.02
Длина листа, см		5.9 $\pm$ 0.3	9.1 $\pm$ 0.7	14.3 $\pm$ 0.8	22 $\pm$ 0.3	36.2 $\pm$ 0.6	42.09 $\pm$ 0.7	41.13 $\pm$ 0.7	17.22 $\pm$ 0.5	10.8 $\pm$ 0.02
Ширина листа, см		0.19 $\pm$ 0.01	0.31 $\pm$ 0.01	0.37 $\pm$ 0.01	0.5 $\pm$ 0.02	0.67 $\pm$ 0.01	0.65 $\pm$ 0.01	0.63 $\pm$ 0.01	0.46 $\pm$ 0.01	0.31 $\pm$ 0.01
Количество генеративных побегов на 1 особь		-	-	-	-	2.00 $\pm$ 0.03	1.14 $\pm$ 0.01	1.09 $\pm$ 0.01	-	-
Абсолютный возраст в годах		1 $\pm$ 0.00	2.6 $\pm$ 0.04	(3.5)	(5.6)	(7-8)	-	-	-	-
Количество парциальных кустов на 1 особь		-	-	-	(2.5)	5 $\pm$ 0.02	8.2 $\pm$ 0.04	8.2 $\pm$ 0.02	3.4 $\pm$ 0.08	1 $\pm$ 0.00
Количество корней, приходящихся на 1 пар- циальный куст		36 $\pm$ 0.02	4.8 $\pm$ 0.04	(5.9)	(6.2)	6.9 $\pm$ 0.02	9.4 $\pm$ 0.03	8.4 $\pm$ 0.02	6.2 $\pm$ 0.02	5.1 $\pm$ 0.02
Условный возраст - годы		-	-	-	-	5.5 $\pm$ 0.01	7.2 $\pm$ 0.06	8.0 $\pm$ 0.01	5.3 $\pm$ 0.02	4 $\pm$ 0.01
Количество пазушных почек, приходящихся на 1 розетку		0.7 $\pm$ 0.08	1.5 $\pm$ 0.01	(2.4)	(2.0)	1.91 $\pm$ 0.01	1.82 $\pm$ 0.01	1.88 $\pm$ 0.02	1.80 $\pm$ 0.02	1.6 $\pm$ 0.02

х) Цифры в скобках получены как среднее из небольшого количества наблюдений.

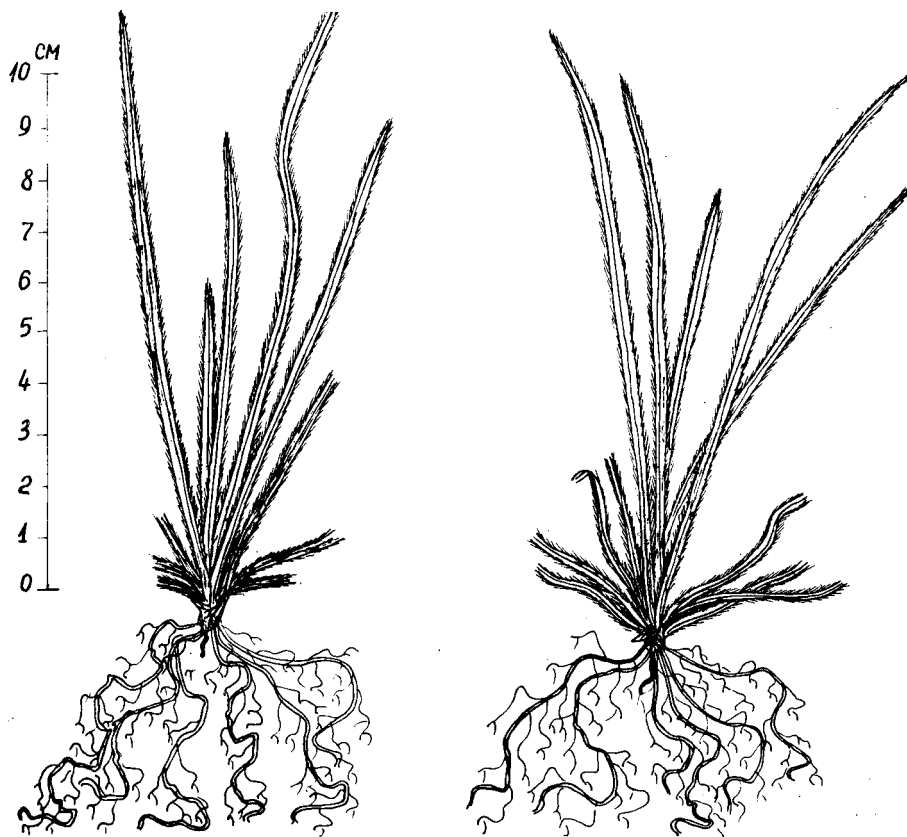


Рис. 4. Ювенильные растения осоки волосистой.

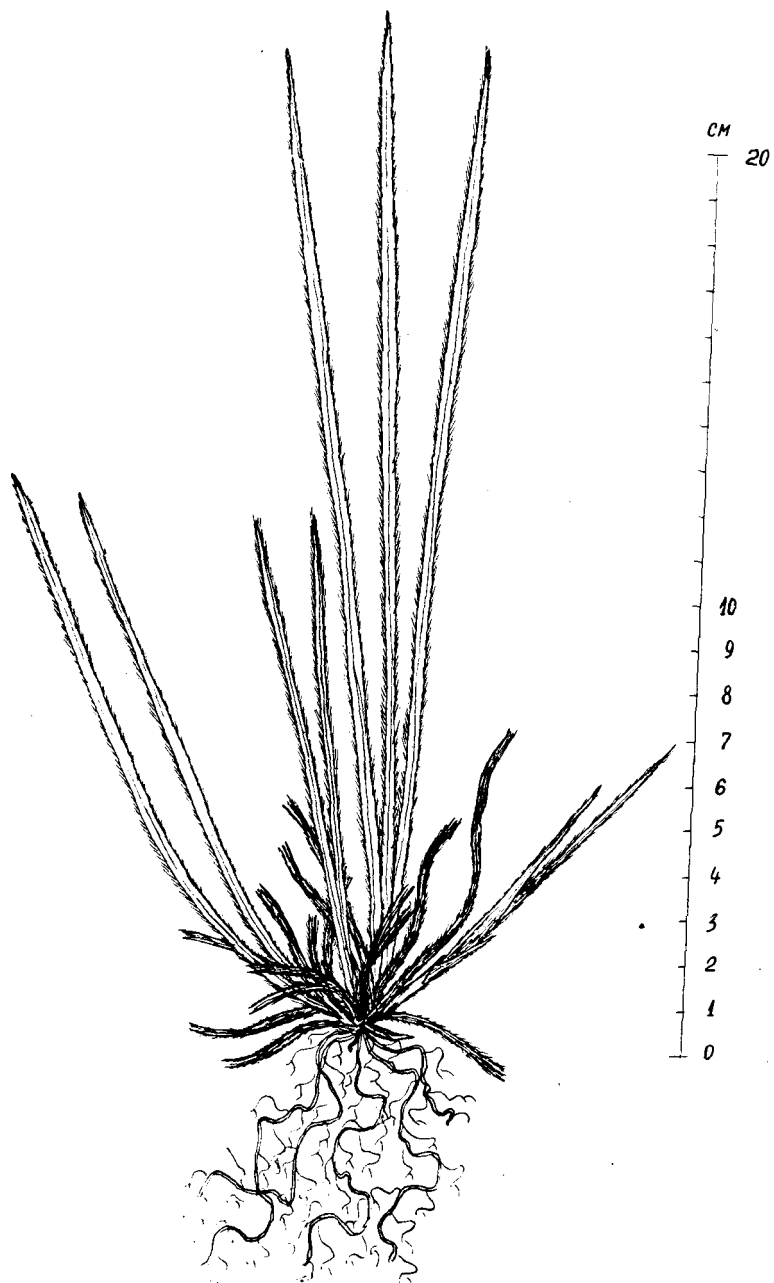


Рис. 5. Имматурное растение осоки волосистой.

ного куста развиваются отбеги. Первичный куст дает начало системе парциальных кустов, образующихся из верхушечных почек отбегов и сохраняющих связь с первичным (материнским) кустом, переходя, таким образом, в следующее возрастное состояние.

4. Молодые вегетативные растения.

Особи в этом возрастном состоянии обладают уже в значительной степени признаками взрослых растений и представляют собой системы парциальных кустов (рис.6). Одновременно с признаками взрослых особей у этих растений наблюдаются еще признаки молодости: связь с первичным парциальным кустом, небольшие размеры листьев (табл.18).

5. Молодые генеративные растения.

Этим возрастным состоянием начинается генеративный период в жизни осоки волосистой. К молодым генеративным растениям нами относятся особи как семенного, так и вегетативного происхождения. Одна часть особей представляет собой системы парциальных кустов, соединенных плагиотропными корневищами с первичным материнским кустом, другая произошла вследствие отделения некоторого количества парциальных кустов от первичного (материнского) куста семенного происхождения, т.е. вследствие начавшегося вегетативного размножения. Особи вегетативного происхождения составляют основную массу в этом возрастном состоянии.

При переходе растения к вегетативному размножению связь отделившейся части с первичным кустом прерывается, и поэтому определение абсолютного возраста особи вегетативного происхождения становится невозможным.

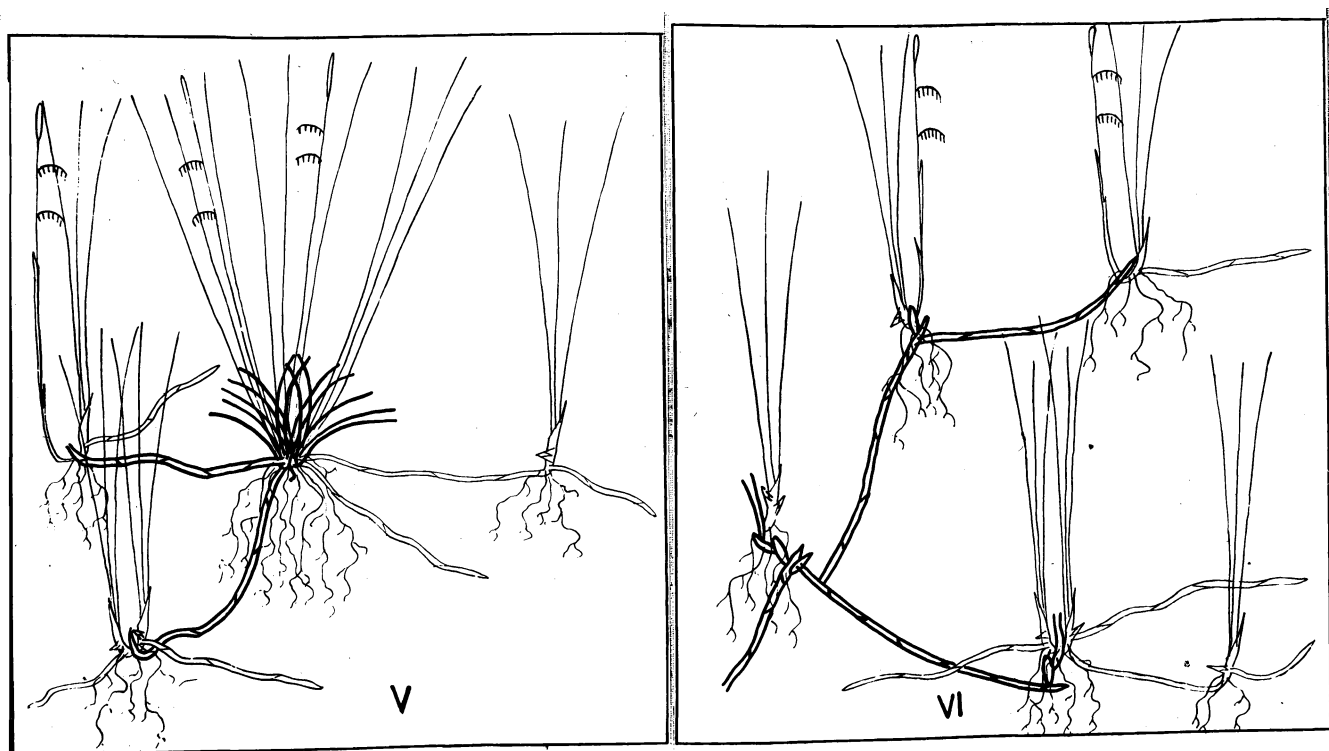
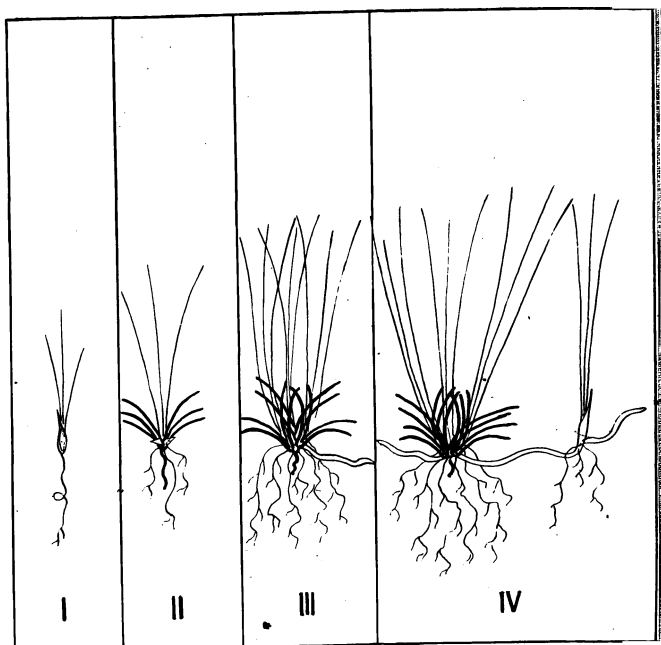


Рис. 6. Возрастные состояния осоки волосистой.

Условные обозначения: 1 - проростки, II - ювенильные, III - имматурные, IV - молодые вегетативные, V - молодые генеративные, VI - средневозрастные генеративные, VII - старые генеративные, VIII - старые вегетативные, IX - сенильные.

1 - части растения, прекратившие рост,
2 - растущие части растения.

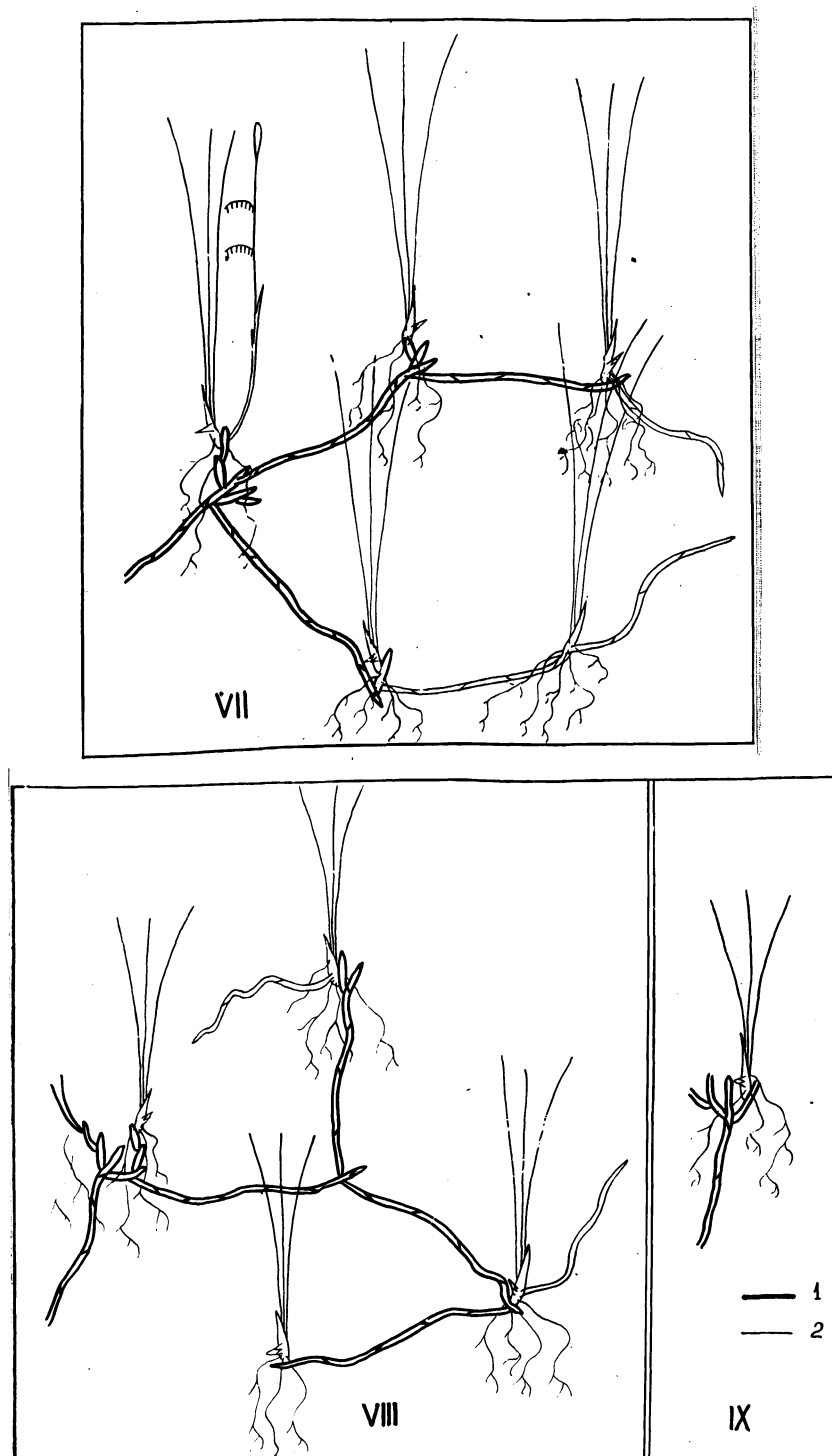


Рис. 6. Возрастные состояния осои волосистой.

Условные обозначения: 1 - проростки, П - ювенильные, Ш - имматурные, 1У - молодые вегетативные, У - молодые генеративные, У1 - средневозрастные генеративные, УП - старые генеративные, УШ - старые вегетативные, 1Х - сенильные.

1 - части растения, прекратившие рост,

2 - растущие части растения.

При изучении возраста травянистых многолетних растений следует иметь в виду два различных понятия: абсолютный и, как мы его называем, условный возраст.

Под абсолютным возрастом (общий возраст, по Н.П.Кренке) подразумевается отрезок времени от момента возникновения растения из семени (или иного зачатка) до момента исследования. Условный возраст растения — время, прошедшее от момента возникновения самой старой сохранившейся части растения до момента исследования. Условный возраст особой осоки волосистой определяется путем подсчета количества порядков побегов.

Основным признаком, по которому производилось выделение молодых генеративных растений, было отношение (P) числа ассимилирующих и отмерших розеток и (K) корневищ растущих и коммуникационных. Для этого возрастного состояния характерно преобладание ассимилирующих розеток ($P > 1$) и активно растущих отбегов ($K > 1$) (рис.7).

Кроме того, молодые генеративные растения отличаются от всех прочих размерами, количеством листьев и другими возрастными признаками (табл.18).

6. Средневозрастные генеративные растения.

К этому возрастному состоянию нами отнесены особи только вегетативного происхождения, которые характеризуются наибольшей мощностью развития (рис.6). В этом возрастном состоянии значительно увеличиваются размеры листьев, количество генеративных побегов, приходящихся на одну особь, количество парциальных кустов, входящих в состав одной особи и т.д. (таблица 18).

Достижение наибольшей мощности развития в этом возраст-

ном состоянии совпадает с появлением первых признаков старения, которые проявляются в сокращении доли ассимилирующих розеток в общей массе вегетативных побегов ($P < 1$). В то же время способность к захвату новой площади ещё достаточно велика ($K > 1$) (рис.8).

7. Старые генеративные растения. В этом возрастном состоянии признаки старения выступают ещё более отчетливо. У особей не только уменьшается ассимилирующая поверхность ($P < 1$), но и сокращается активный захват площади (рис.9), так как преобладание переходит к коммуникационным корневищам ($K < 1$). Кроме того, старые генеративные особи отличаются меньшими размерами листьев, меньшим количеством генеративных побегов и парциальных кустов, входящих в состав одной особи (таблица 18), и многими другими признаками.

Перерыва в цветении у взрослых растений нам обнаружить не удалось, поэтому не было выделено возрастное состояние взрослых вегетативных особей. В последующих возрастных состояниях наблюдается переход к сенильному периоду.

8. Старые вегетативные растения.

Растения этого возрастного состояния утратили генеративную функцию. Особи ещё представлены системами парциальных кустов, однако, количество последних^В каждой системе заметно уменьшается (таблица 18) и в то же время возрастает доля парциальных кустов с полностью отмершими розетками (рис.6).

Это возрастное состояние отличается значительно меньшими размерами и количеством листьев, меньшим условным возрастом, почти полным отсутствием растущих отбегов. В отдельном парциальном кусте значительно уменьшается количество ассими-

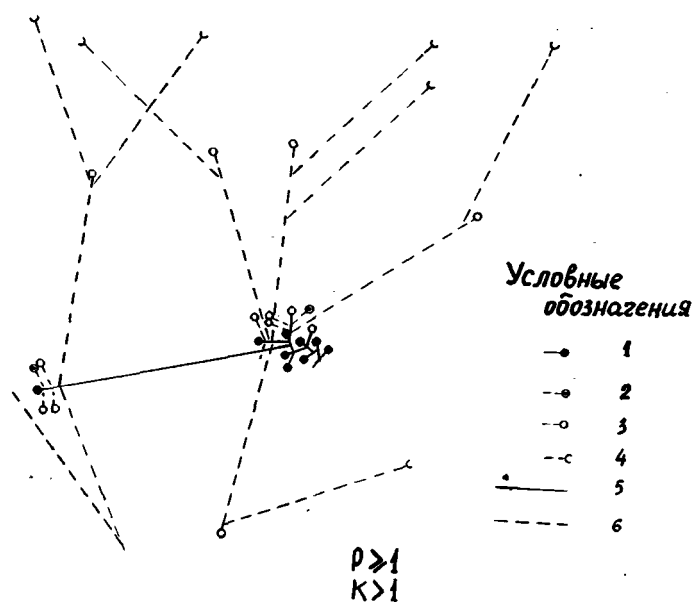


Рис. 7. Строение особи осоки волосистой в молодом генеративном состоянии.

Условные обозначения: 1 - отмершие розетки, 2 - генеративные побеги, 3 - вегетативные розеточные побеги, 4 - конечная почка корневища, тронувшаяся в рост, 5 - коммуникационные корневища, 6 - растущие корневища.

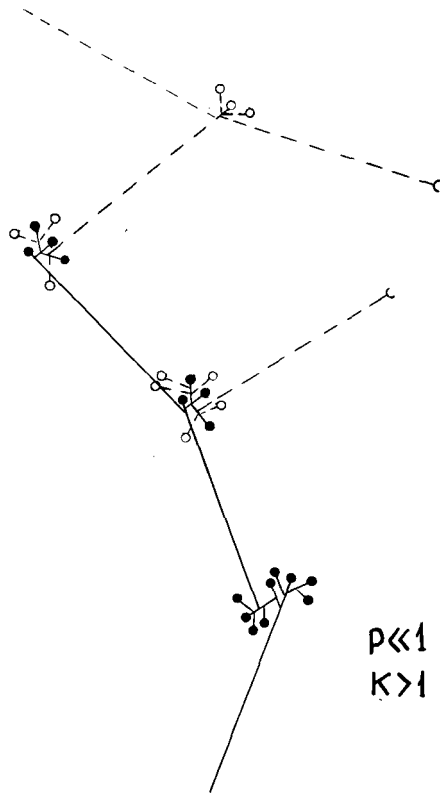


Рис. 8. Строение особи осоки волосистой в средневозрастном генеративном состоянии.
Условные обозначения см. рис.7.

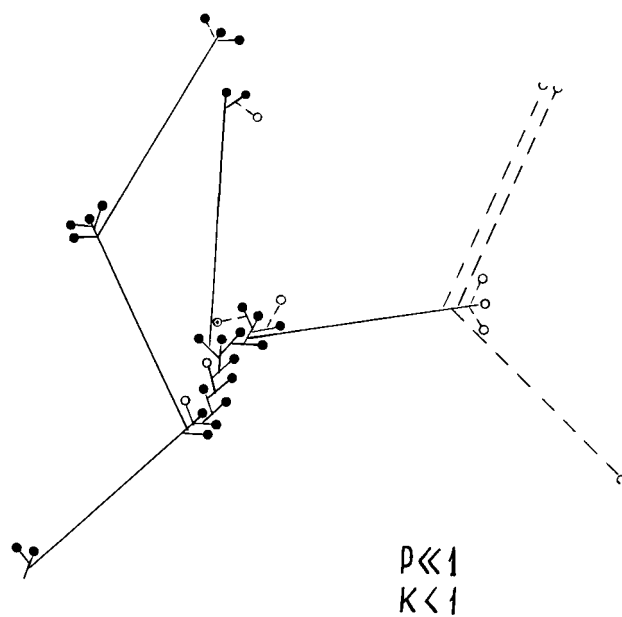


Рис. 9. Строение особи осоки волосистой в старом генеративном состоянии.
Условные обозначения см. рис.7.

лирующих и увеличивается количество отмирающих розеток. Благодаря ослаблению процессов новообразования происходит как бы накопление старых отмерших частей растения.

Листья старых вегетативных растений по своим размерам наиболее близки к листьям имматурных особей (таблица 18). В процессе прогрессивного развивающегося старения количество парциальных кустов в особи все больше уменьшается и, в конце концов, особь бывает представлена одним парциальным кустом. Появление одиночных парциальных кустов свидетельствует о переходе особи в сенильное состояние.

9. Сенильные растения представлены одиночными парциальными кустами, которые состоят из очень небольшого числа отмерших розеток и обычно одной, реже двух живых розеток. (рис. 10). Парциальные кусты такого типа возникают либо путем распада ранее существовавшего парциального куста на ряд отдельныхностей, либо путем почти полного разрушения старых частей парциального куста при минимальном новообразовании.

Кроме того, сенильные особи могут развиваться из пазушных почек низовых листьев корневищ. Условный возраст таких растений очень невелик (таблица 18). Сенильные растения обладают листьями ювенильного типа, и у них почти полностью отсутствуют растущие отбеги и почки возобновления.

Часто встречаются парциальные кусты, существующие последний год - "полутрупы". Они не имеют ни почек возобновления, ни растущих отбегов. Иногда у сенильных особей образуются "карликовые" отбеги, которые, достигнув длины 0,5-1,5 см., формируют розетку листьев.

Абсолютный возраст, особей, возникших вегетативным путем,



Рис. 10. Сенильное растение осоки волосистой.

нам установить не удалось. Нами определен условный возраст растений, принадлежащих к разным возрастным состояниям. Однако условный возраст не дает реального представления о продолжительности жизненного цикла.

В течение жизненного цикла величина условного возраста изменяется следующим образом: в начале он невелик, затем, при достижении растением максимального развития в середине генеративного периода условный возраст становится наибольшим (таблица 18). При переходе к сенильному периоду он снова значительно уменьшается.

Такое изменение условного возраста определяется темпами новообразования и отмирания метамерных органов, в данном случае, укороченных вегетативных побегов. Чем быстрее происходит новообразование и медленнее отмирание, тем больше условный возраст.

Условный возраст изменяется в течение жизненного цикла по типу одновершинной кривой, таким же образом происходит изменение всех возрастных признаков (рис.11). Эта закономерность позволяет сделать предположение, что условный возраст является возрастным признаком, выражающим отношение процессов новообразования и отмирания метамерных органов у травянистых многолетних растений.

Вегетативное размножение у осоки волосистой начинается в генеративном периоде, и в это время наблюдается усиление вегетативной и генеративной мощи растения. При этом процесс увеличения числа особей совершается путем деления материнской системы парциальных кустов на две или несколько дочерних систем, вследствие отмирания некоторых наиболее старых парциальных кустов, уже не образующих ассимилирующих розеток.

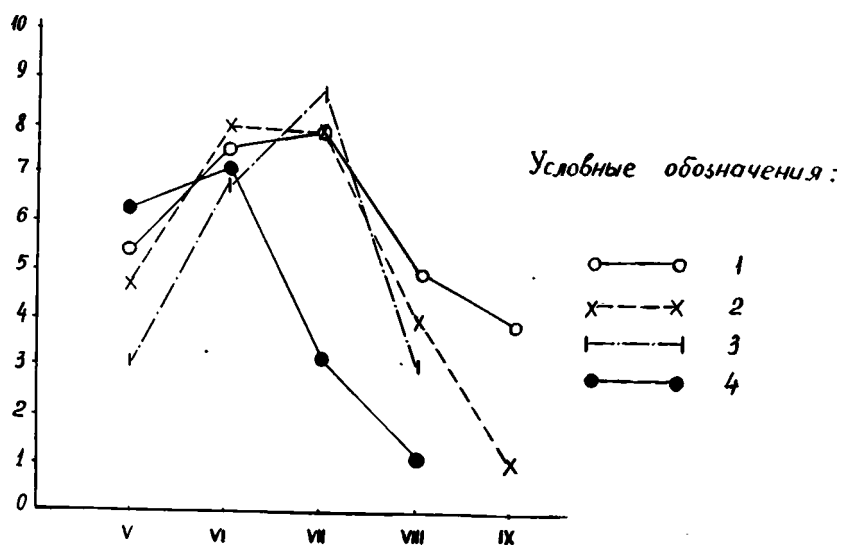


Рис. 11. Изменение возрастных признаков в течение жизненного цикла у осоки волосистой.

Условные обозначения: 1 – условный возраст, 2 – среднее количество парциальных кустов у особи, 3 – среднее количество растущих корневищ у особи, 4 – среднее количество коммуникационных корневищ у особи; У-1Х см. рис.6.

Дочерние особи, образующиеся при вегетативном размножении, могут быть того же возрастного состояния, перейти в следующее или "вернуться" к предыдущему. Возможные варианты вегетативного размножения изображены на схеме (рис. 42).

Из рассмотрения этой схемы можно заключить, что материнская система парциальных кустов, приступая к вегетативному размножению, разновозрастна в своих частях. Молодые генеративные особи, возникающие при вегетативном размножении, характеризуются преобладанием растущих отбегов и ассимилирующих розеток. Если такая особь отделяется от средневозрастной генеративной, то наблюдается, правда, весьма незначительное "омоложение".

Такое отделение, возможно, стимулирует вновь возникшую дочернюю особь развивать новые ассимилирующие органы и растущие отбеги, и хотя бы некоторое время оставаться в молодом генеративном состоянии. В противном случае было бы очень трудно обнаружить молодые генеративные особи вегетативного происхождения в травяном покрове. Отделение дочерних особей, находящихся в том же возрастном состоянии, что и материнская, представляет собой обычное дробление, не сопровождающееся каким-либо омоложением.

Однако и тот и другой тип вегетативного размножения приводит к увеличению продолжительности генеративного периода в жизни растения. Это положение можно проиллюстрировать следующим образом. Рассмотрим изменение какого-либо возрастного признака, например длины пластинки листа, у растения, размножающегося только семенным путем, и у растения, размножающегося как семенным, так и вегетативным путем.

Предположим, что продолжительность возрастных состояний

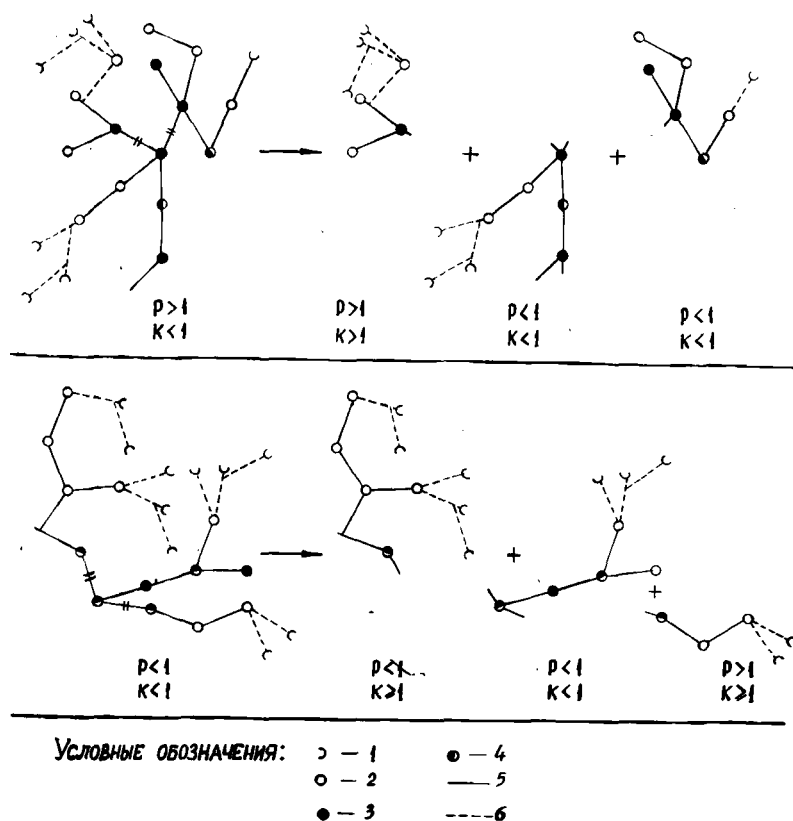


Рис. 12. Схема вегетативного размножения осоки волосистой.

Условные обозначения: 1 - розетки с распускающимися листьями, 2 - парциальные кусты с живыми розетками, 3 - парциальные кусты с отмершими розетками, 4 - парциальные кусты с живыми и отмершими розетками, 5 - коммуникационные побеги, 6 - растущие побеги.

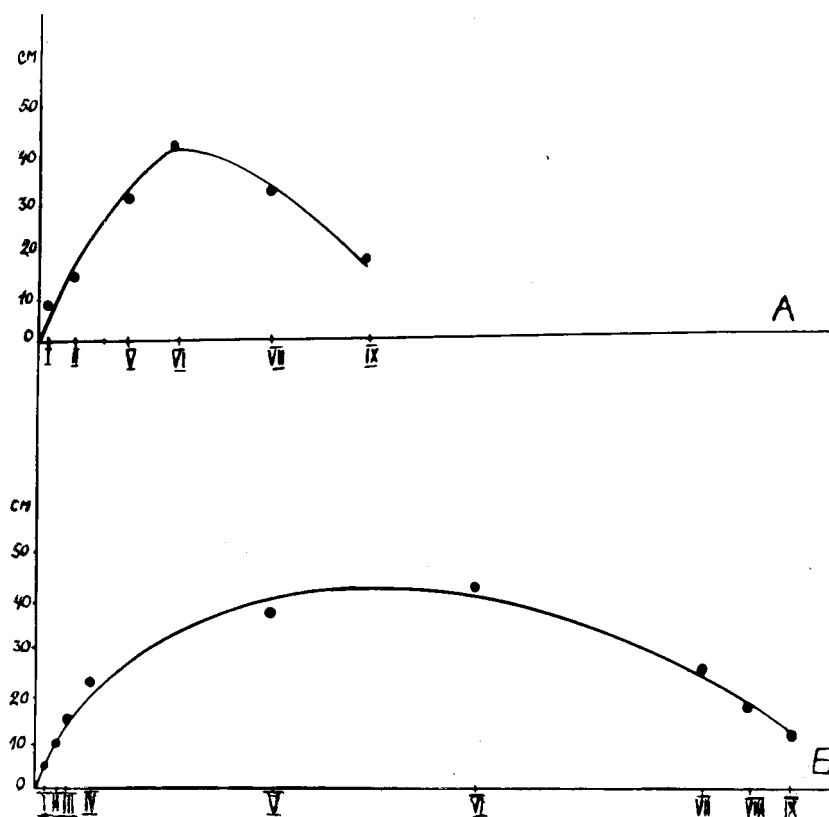


Рис. 13. График изменения длины пластинки листа в течение
жизненного цикла у *Deschampsia caespitosa* (а) и
Carex pilosa (б).

приблизительно одинакова, но у вегетативно размножающегося растения одно и то же возрастное состояние может повторяться в серии дочерних особей. И соответственно не меняется выбранный нами возрастной признак (длина пластинки листа).

Если изобразить изменение взятого признака для обоих видов в течение жизненного цикла, то в первом случае мы получим кривую с острой вершиной, во втором – средняя часть кривой, соответствующая генеративному периоду, будет растянута вдоль оси абсцисс.

При переходе к сенильному периоду характер вегетативного размножения у осоки волосистой резко меняется. Происходит отделение небольших систем или одиночных парциальных кустов сенильного типа, не сопровождающееся каким-либо "омоложением". Однако и в этом случае продолжительность жизненного цикла может увеличиваться, так как при вегетативном размножении дочерние особи остаются в том же возрастном состоянии. Таким образом, и сенильный период у видов, размножающихся вегетативным путем, может быть несколько растянут.

Как уже отмечалось выше, абсолютный возраст особей вегетативного происхождения нам установить не удалось. Учитывая некоторые особенности вегетативного размножения, мы попытались использовать условный возраст этого растения при определении минимальной продолжительности жизненного цикла. Мы предположили, что с начала вегетативного размножения в каждом возрастном состоянии пребывает лишь одна система парциальных кустов или один парциальный куст. Дочерние же системы парциальных кустов и одиночные парциальные кусты переходят в следующие возрастные состояние.

В таком случае минимальная продолжительность жизненного цикла будет равна средней продолжительности жизни особи до начала вегетативного размножения плюс средняя продолжительность существования особи в каждом возрастном состоянии с момента начала вегетативного размножения.

Производя подобные вычисления, удалось установить, что минимальная продолжительность жизненного цикла *Carex pilosa* приблизительно равна 50-ти годам.

Однако, учитывая особенности вегетативного размножения этого вида, при котором происходит повторение систем одного и того же возрастного состояния, а также частичное "омоложение" дочерних особей, можно заключить, что действительная продолжительность жизненного цикла этого растения в исследованных местообитаниях превышает вычисленную. В некоторых случаях она может быть сравнима с продолжительностью жизненных циклов древесных пород.

ВЫВОДЫ:

1. К длиннокорневищному растению – осоке волосистой – полностью применима схема выделения последовательных возрастных состояний Т.А. Работнова (1950га), если основным признаком особи считать морфологическую целостность.

2. Развитие изученного вида совершается по типу сложного жизненного цикла с онтогенетическими чертами (Левин, 1961г.), старение в котором осуществляется в серии сменяющих друг друга особей.

3. Особь осоки волосистой во взрослом состоянии представлена системой парциальных кустов, обладающих некоторыми признаками самостоятельности имеющих собственный онтогенез.

4. Выступая в виде целостного образования, особи осоки волосистой проходят следующие этапы развития: первичный побег - первичный куст - система парциальных кустов - парциальный куст сенильного типа.

5. У осоки волосистой наблюдается два типа вегетативного размножения. Первый начинается при переходе к генеративному периоду и сопровождается усилением вегетативной и генеративной мощи растения. Он приводит к некоторому "омоложению" потомства и его значительному расселению.

Второй тип вегетативного размножения имеет место в старческом периоде^И соответствует глубокому угасанию особей.

6. Минимальная продолжительность жизненного цикла этого вида в исследованных местообитаниях, приблизительно, равна 50-ти годам.

ГЛАВА 1У.

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ, ХАРАКТЕРНЫЕ ЧЕРТЫ
ВОЗРАСТНЫХ СОСТОЯНИЙ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ
ОСОБЕННОСТИ СНЯТИ ОБЫКНОВЕННОЙ (*Aegopodium*
podagraria L.).

В отличие от рассмотренного ранее вида (см. главу III), сныть обыкновенная обладает более широкой экологической амплитудой и обширным ареалом.

Её ареал охватывает всю Европу, за исключением Крайнего Севера и Юга, Малую Азию, некоторые районы Средней Азии и Сибирь (Negi, 1926 г.; Engler, Diels, 1936 г.; Madaus, 1938 г.; Lippmaa, 1938 г.; Шмальгаузен 1897 г.; Крылов, 1935 г.; Попов, 1948 г.)

Это растение как заносное отмечено в Северной Америке (Madaus, 1938 г.; Korta, 1962 г.). Сныть обыкновенная распространена в пределах всей Западной Европы, за исключением Испании, Корсики, Сардинии, Сицилии, юга Апеннинского и Балканского полуостровов, севера Скандинавского полуострова, а также в пределах всей Восточной Европы, за исключением Нижне-Волжского района, в Крыму, Предкавказье, Западном и Восточном Закавказье, в Западной Сибири, Ангара-Саянском районе Восточной Сибири, Джунгарском и Тяньшаньском районах Средней Азии. (Попов, 1948 г.; Флора СССР, т.16, 1950 г.; Флора Средней Сибири, т.1, 1961 г.) На севере она доходит, приблизительно, до 65° с.ш., на юге - до 40° с.ш. (Korta, 1962 г.) Изображение европейского и малоазиатского участков ареала *Aegopodium podagraria* дано Мадаусом (Madaus, 1938 г.).

В Европе сныть обыкновенная тяготеет, главным образом, к широколиственным лесам, однако довольно часто входит под полог смешанных, хвойно-широколиственных лесов и хвойных лесов, доходя до северной окраины материка.

Южнее зоны широколиственных лесов сныть выходит в степь, селится в зарослях кустарников и поднимается в горы (Korta, 1962 г.). В Альпах и на Карпатах встречается довольно редко, на Карпатах тяготеет, главным образом, к еловым лесам (Попов, 1948 г.)

Довольно часто это растение ведёт себя как сорное, поселяясь в садах и на посевах. В Крыму встречается довольно редко (Вульф, 1929г.), на Кавказе тяготеет к хвойным лесам (Гроссгейм, 1940г.).

В отличие от рассмотренного ранее вида (см. главу III), не наблюдается сужения ареала сныти в пределах Европы по направлению с запада на восток.

Хотя сныть обыкновенная в Европе является постоянным спутником широколиственных лесов и часто доминирует в травяном покрове, зацветает она только при значительном изреживании или полном удалении древесного полога. Следовательно, её жизненность в этих условиях понижена. Изучение ареала, ценотической приуроченности и жизненности этого вида приводит к выводу, что сныть относится к березняковой исторической свите растительности (Зозулин, 1955 г.). Обилие сныти в широколиственных лесах объясняется особыми биологическими приспособлениями, позволяющими этому растению существовать совместно с комплексом неморальных видов.

По Г.М. Зозулину (1955 г.), сныть входит в историческую березняковую свиту растительности, в её древнеберезняковый вариант. Растения такого типа отличаются обширными, часто разобщенными ареалами. Они сформировались в мелколиственных лесных группировках при суровых климатических условиях, когда не могли развиваться плотносомкнутые теневые широколиственные леса.

Впоследствии, эти виды глубоко внедрились в область распространения лесов таежного и неморального типа и зачастую теряли ясно заметную связь с группировками березняковой свиты. (Клеопов, 1941 г.).

Сныть очень давно включилась в группировки неморального типа и на большой территории является доминантом травяного яру-

са широколиственных лесов.

В пределах Европейской части СССР ассоциации с участием сныти распространены от Закарпатья до Камы (Марков, 1935 г.; Порфирьев, 1960 г.). Они подробно изучены в Тульских (Высоцкий, 1906 г.; Хитрово, 1907 г.; Архипов, 1939 г.; Алёхин, 1947 г., 1951 г.; Шик, 1953 г.) и Калужских (Дубравы СССР, т.3, 1950 г.) засеках, в Центральной Черноземной области (Зозулин, 1955 г.), южной лесостепи (Высоцкий, 1913 г.; Матвеева, 1954 г., 1957 г.; Алексеева, 1957 г.; Петров, 1957 г.; Ремезова, 1957 г., 1959 г., 1961 г.; Молчанов 1961 г.; Елагин, 1963 г. и др.) и других районах.

Во всех этих дубравах сныть предпочитает участки достаточно увлажненные, хорошо дренированные, богатые элементами минерального питания.

Сныть обыкновенная, так же как и осока волосистая, встречается в зоне елово-широколиственных лесов, но, как правило, не доминирует в травяном покрове. Обилие сныти обыкновенной в дубравах, кроме некоторых экологических требований, определяется ещё и возрастом древостоя. Изменение обилия сныти с увеличением возраста древостоя происходит, по мнению некоторых авторов, следующим образом: в молодом древостое (Матвеева, 1954 г.; Ремезова, 1957 г.) при сильном затенении сныть почти полностью отсутствует. С увеличением возраста древостоя обилие сныти возрастает и жизненность ^{ее} повышается. В спелом и переспелом лесу количество её достигает максимума, и она начинает цвести в окнах.

Сныть обыкновенная – длиннокорневидное растение (Голубев, 1957 г.) с приповерхностным расположением корневищ (Зозулин, 1959 г.). В условиях Среднерусских дубрав она является розеточным

гемикриптофитом, (Серебряков, 1950г.; Шик, 1953 г.), на северной границе ареала - факультативным розеточным гемикриптофитом (Лапшина, 1928 г.).

Длинные шнуровидные корневища сныти отходят от надземных укороченных побегов. Корневища, в свою очередь, заканчиваются такими же укороченными (розеточными) побегами (Шик, 1953г.). Корневища сныти довольно длинные (до 60 см., по данным Г.М.Зовулина), узлы на корневище располагаются через каждые 4-6 см. и несут по одному чешуевидному листу с едва заметной почкой в пазухе. От узлов отходят пучки немногочисленных корней.

Диаметр корневища, в среднем, равен 3-4 мм., молодые корневища светлые, упругие, старые - буреющие, сморщенные. Корневище нарастает симподиально, причем каждый побег имеет удлиненную подземную часть и укороченную надземную. Надземный укороченный побег несёт от 1 до 3-4 зеленых листьев и всегда имеет ещё несколько листовых зачатков, которые в обычных условиях (сильное затенение в дубравах) не реализуются. Однако, в условиях полного освещения сныть разворачивает значительно большее количество листьев (6-8 на лесосеках Теллермановского лесничества), используя все или почти все листовые зачатки, заложенные в почке.

Многолетний розеточный побег ежегодно может давать боковые побеги из пазушных почек. Укороченный побег с пазушными почками представляет зону кушения побега.

Цветонос образуется из верхушечной почки укороченного побега, который вегетировал несколько лет, прежде, чем перейти к цветению. (Шик, 1953г.; Korta, 1962 г.).

Каждый побег сныти является монокарпическим и развивается

по 4-х фазному циклу: почка, плагиотропное корневище, розеточный побег, ортотропный генеративный побег (Голубев, 1957 г.). Правда, не каждый побег сныти переходит к цветению, некоторые из них проходят только первые три фазы.

По наблюдениям И.Г.Серебрякова (1959 г.), соцветия у сныти могут развиваться на 3-м году жизни укороченного побега, но при большом затенении побеги могут пребывать в вегетативном состоянии до 6-ти лет. В дубравах Теллермановского опытного лесничества и Воронежского заповедника нам удалось наблюдать нецветущие розеточные побеги сныти 14-20 лет.

Корневая система сныти состоит из придаточных корней, возникающих в зонах кущения и на узлах плагиотропных корневищ. Придаточные корни бывают двух типов: во-первых, толстые, шнуровидные (средний диаметр 2,0 мм), длинные (средняя длина 15 см), мясистые, в опробковевшем состоянии светло-бурого цвета, во-вторых, корни более короткие и тонкие. Первые выполняют функцию закрепления в почве и накопления (запасающую функцию); вторые, осуществляют, главным образом, функцию минерального питания и водоснабжения. Боковые корни 1 и II-го порядков, по нашим наблюдениям, развиваются в небольшом количестве на обоих типах придаточных корней. Окорененность придаточных корней на разных типах почв приблизительно одинакова (таблица 19).

Следует отметить, что, так же как и у осоки волосистой, основные морфологические показатели сныти остаются более или менее постоянными в разных местообитаниях и на разных типах почв.

Нами исследовано распределение корневой системы розеточных побегов сныти обыкновенной (рис.14) в дубравах Воронежского за-

поведника на темно-серо-^{бурой} лесной почве (кв. 353) . траншейным методом (см. главу III) .

Корневая система сныти обыкновенной на темно-серо-бурой лесной песчаной почве располагается на глубине от 1 до 16 см., занимая горизонт A_1 и АВ. Основная часть корневой системы находится в пределах гумусового горизонта на глубине 0-8 см. Максимум суммы длин корней, создаваемый придаточными корнями второго типа и боковыми корнями, располагается в верхней части гумусового горизонта.

Интересно сравнить распределение корневой системы этого растения на темно-серо-бурой лесной почве и на других типах почв (таблицы 7-9, приложение). В ряду возрастающего почвенного богатства (см. главу III) корневая система сныти располагается следующим образом: на дерновых сильнооподзоленных почвах корневая система сныти была отмечена на глубине от 1 до 20 см., но основная масса корней сосредоточена в пределах гумусового горизонта (таблица 20).

Максимум суммы длин корней располагается в первых 2-3 сантиметрах гумусового горизонта, иногда захватывая подстилку. Следует отметить, что характер расположения корневой системы сныти почти не меняется на разных почвах (рис.14). На всех почвах, за исключением серой лесной, основная часть корневой системы сныти сосредоточена на глубине от 1 до 8 см. (таблица 20).

Корневая система сныти на серой лесной сильнооподзоленной почве захватывает весь гумусовый и часть подзолистого горизонта. Наибольшая глубина проникновения корней на всех исследованных почвах равна 15-20 см. Максимум суммы длин корней, образованный, в основном, придаточными корнями второго типа и боковыми корнями,

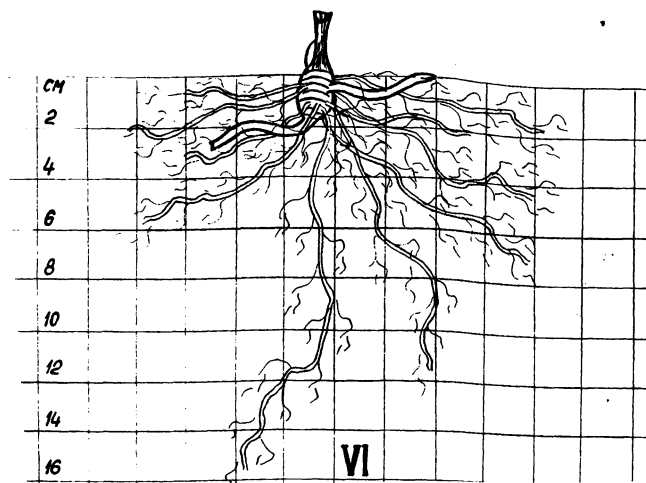
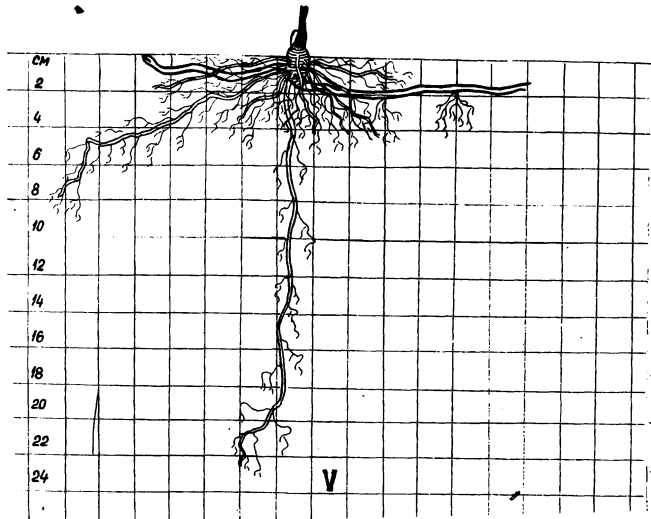
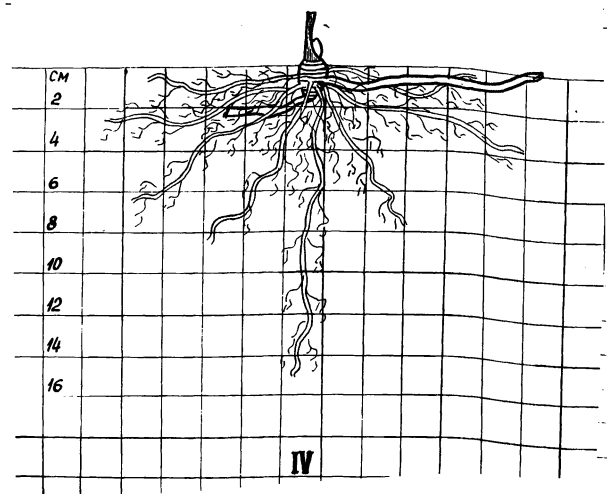
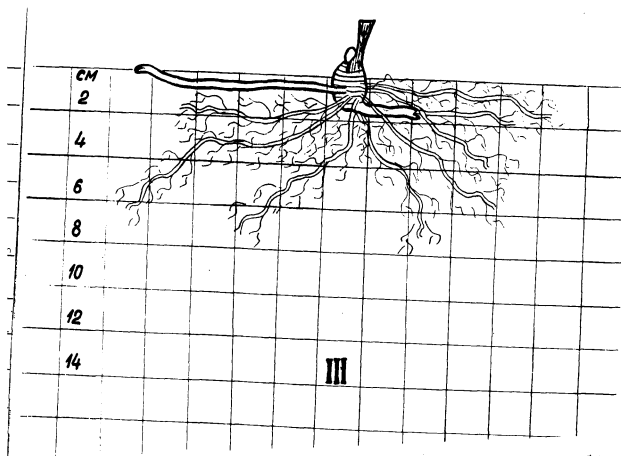
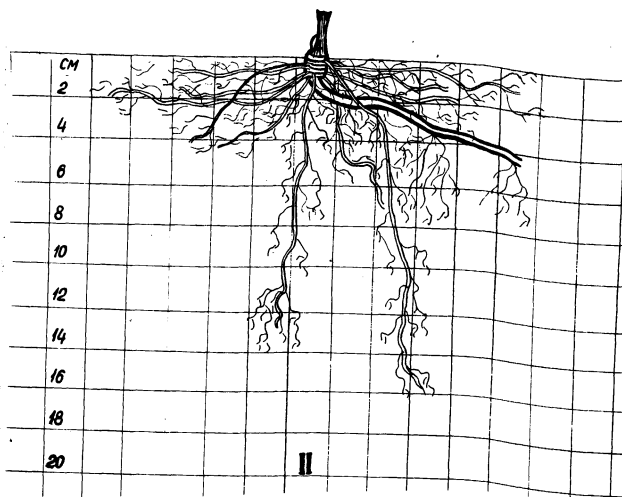
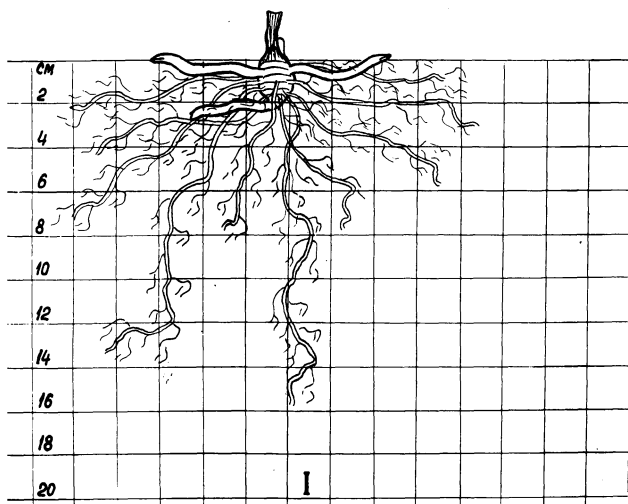


Рис.14. Распределение корневой системы сныти обыкновенной на разных типах почв.

Условные обозначения: I - темно-серо-бурая лесная песчаная почва, II - дерновосильнооподзоленная почва, III - дерновосреднеоподзоленная почва, IV - дерновослабооподзоленная почва, V - серая лесная почва, VI - темно-серая лесная почва.

Местонахождения см. таблицу 20.

Таблица 19.

Некоторые особенности морфологии корневой системы сныти обыкновенной

Морфологи- ческие признаки корней	Место нахожде- ние и почвы	Количество при- даточных корней, приходящихся на 1 парциальный куст	Окорененность придаточных корней	Окорененность боковых корней 1-п-ка	Средняя длина корня, см.			Средний диаметр корня, см.				
					Придаточный	Боковой 1 п-ка	Боковой II п-ка	Боковой III п-ка	Придаточный	Боковой 1 п-ка	Боковой II п-ка	Боковой III п-ка
Воронежский заповедник кв. 353												
Темносеро- бурая лесная песчаная почва		7.5+0.1	2.4+0.06	6.0+0.2	12.0+0.1 (6-30)	0.7+0.01	0.3+0.01	-	0.90+0.02	0.15+0.01	0.10+0.01	-
Подушкинское Серебряно- прудское лес- ничества - дерновосред- неоподзолен- ная и серая лесная почва		10+0.06	2.0+0.1	5.6+0.1	10.0+0.2 (5-25)	0.8+0.01	0.4+0.02	-	0.85+0.03	0.15+0.01	0.10+0.01	-

Распределение корневой системы сныти обыкновенной по
вертикальному профилю в почвах разных типов

Место- нахождение и характер почвы	Показатели распределения корневой системы	Наибольшая глубина про- никновения корней в почву		Положение максимума суммы длин корней в почве		Положение основной части (75-80% суммы длин корней) корневой системы в почве	
		см.	генетический горизонт	см	генетический горизонт	см	генетический горизонт
Воронежский заповедник кв. 353							
темно-серо-бурая лесная песчаная A ₁ до 10 см		16	A ₁ B	2-4	A ₁	0-8	A ₁
Лосиноостровское лесничест- во, кв. 53. Московской области							
дерновосильнооподзоленная на валунном суглинке A ₁ до 5 см.		20	A ₁ -2	2	A ₁	0-5	A ₁
Подушкинское лесничество кв. 23 Московской области							
дерновосреднеоподзоленная на валунной глине A ₁ до 9 см.		7	A ₁ -2	2	A ₁	0-7	A ₁
Протасовское лесничество кв. 23 Московской области							
дерновослабооподзоленная на валунном суглинке A ₁ до 10 см.		15	A ₁ -2	3	A ₁	0-7	A ₁
Серебряно-прудское лесни- чество кв. 81 Московской области							
Серая лесная сильно- оподзоленная на покровном суглинке A ₁ до 10 см		20	B ₁	2-3	A ₁	Равномерно по всей глубине проникновения корней	
Серебряно-прудское лесни- чество кв. 112 Московской области							
темносерая лесная слабо- оподзоленная на покровном суглинке A ₁ до 60 см.		19	A ₁	2	A ₁	0-8	A ₁

расположен в поверхностном слое почвы на глубине 2–3 см.

Таким образом, рассмотрев распределение корневой системы на темно-серо-бурых, дерново-подзолистых и серых лесных почвах, следует отметить значительную однородность этого распределения на всех рассматриваемых почвах. Основная масса корневой системы сныти, так же как и у осоки волосистой, сосредоточена в верхней части гумусового горизонта – в слое наиболее богатом элементами минерального питания, а в дубравах Воронежского заповедника – и в наиболее влажном слое. Основная масса корней сныти ограничивает своё распределение гумусовым горизонтом.

Как уже отмечалось выше, побег сныти обыкновенной проходит следующие фазы развития: почка, плагиотропное корневище, розеточный побег, ортотропный генеративный побег. Малый жизненный цикл побегов сныти подробно исследован М.М. Шик (1950г., 1953 г.).

Появление зачатков побегов наблюдалось М.М. Шик (1953г.) в сентябре. Они возникают как на многолетних розеточных побегах, так и на вегетирующих первый год. Почки в это время имеют несколько чешуевидных зачатков и в таком виде сохраняются до весны.

В мае почки трогаются в рост, и образуются подземные побеги, которые интенсивно растут всю первую половину лета. Рост заканчивается в августе, и в это время идет формирование зачатков ассимилирующих листьев в верхушечной почке, а к сентябрю здесь оказываются уже вполне сформированными пластинки и влагалища листовых зачатков листьев следующего года.

Розеточный побег, сформированный во вторую половину лета под землей, осенью оказывается на поверхности и ассимилирует за счет развернувшихся нижних листьев. Весной побеги сныти развер-

тывают 2-4 листа, которые в течение лета отмирают в порядке появления. В конце лета у сныти, как правило, образуется вторая генерация листьев (Серебряков, 1947 г.).

Розеточный побег развивает листья из года в год, нарастая моноподиально. После отмирания листьев на месте их прикрепления к побегу остаются хорошо заметные листовые рубцы. Они позволяют определить возраст укороченных побегов по методу Т.А.Работнова (1950г.).

Этот метод был успешно применён М.М. Шик (1953г.). По её подсчетам, надземный укороченный побег сныти в Тульских засеках живет, в среднем - 6-8 лет; по нашим наблюдениям, в дубравах В.Г.З. и Теллермановского лесничества, в среднем - 8-9 лет, достигая в некоторых случаях 20-25 лет.

Конечно, метод определения возраста по среднему числу листьев, образующихся в год, нельзя признать достаточно точным, так как каждый год образуется неодинаковое количество листьев, однако он все же дает приближенное представление о продолжительности жизни побега. Образование удлиненных подземных побегов начинается, в основном, на третий год жизни побега, и к 7-8 годам побегообразовательная способность розетки значительно падает.

М.М.Шик (1953г.) и Г.М.Зозулин (1959 г.) подчеркивают, что у цветущих розеток не наблюдается появления отбегов, связывая это с переходом побега в генеративную фазу. Однако, по нашим наблюдениям, в Воронежском заповеднике и Теллермановском лесничестве образование плагиотропных побегов у цветущих розеток происходит довольно часто. Генеративный побег продолжает собой розеточный вегетативный побег и завершает развитие побега в це-

лом, но далеко не каждый побег сныти проходит эту заключительную фазу развития. Переход к ней возможен лишь при наличии специальных условий, в первую очередь, при достаточной освещенности.

Наблюдения над сезонным ритмом развития этого растения (Серебряков, 1947 г.; Шик, 1953 г.) показывают, что осенью у растения сформирована полностью лишь вегетативная часть побегов в почках возобновления. Заложение же соцветия происходит, по всей вероятности, в мае, а во вторую половину июня уже начинается цветение. Серебряков И.Г. (1947 г.) относит это растение к летнезелёным видам с двумя генерациями листьев. Первая генерация образуется в апреле - мае и вегетирует до сентября - октября. Вторая генерация листьев появляется в июле - августе и вегетирует до ноября - декабря. Иногда листья второй генерации доживают до весны.

По данным И.Г.Серебрякова (1959 г.), сныть относится к растениям, обладающим кратким периодом покоя: 1-1,5 месяца. К таким же выводам пришел Г.М.Зозулин (1949 г.) после изучения зимнего покоя сныти. По данным Т.Я.Горышиной (1965 г.), это растение не имеет органического покоя, и осенью и зимой оно находится в состоянии вынужденного покоя. Для начала развития сныть требует высоких температур, поэтому осенью она надежно защищена от преждевременного пробуждения, и органический покой для этого вида не является необходимым.

А.В.Кожевников (1931 г.) приводит данные о наличии подснежного развития у сныти; к сожалению, у других авторов указания на этот счет отсутствуют.

Малый жизненный цикл сныти обыкновенной был подробно изучен

М.М. Шик (1953 г.). Этот же автор предпринял попытку выяснить большой жизненный цикл этого вида, однако ему не удалось обнаружить семенного возобновления у сныти в Тульских засеках. На подавленность или полное отсутствие семенного возобновления у этого растения указывает ряд авторов (Высоцкий, 1906 г.; Хитрово, 1907 г.; Кожевников, 1929 г.; Сукачев, 1937 г. и др.).

Кроме того, М.М. Шик не удалось обнаружить ни признаков старения у взрослых особей, ни старческих особей. Исходя из этого, М.М. Шик (1953г.) делает по нашему мнению, ошибочный вывод об отсутствии процессов старения у этого вида и предполагает, что при возникновении отбегов происходит омоложение, и тем самым достигается постоянная молодость воспроизводящих побегов.

При изучении сныти обыкновенной и осоки волосистой обнаружилось много общего в ходе их жизненных циклов. Рассматривая жизненный цикл сныти, мы руководствовались теми же положениями, что и при исследовании жизненного цикла осоки волосистой (глава III).

Особи сныти, представляющие различные этапы жизненного цикла, наблюдались нами, так же как и у осоки волосистой, в различных местообитаниях. На ненарушенных участках снытевых и осоко-снытевых дубрав Воронежского заповедника и Теллермановского лесничества были найдены только взрослые растения. Взрослые особи этого вида представляют собой системы моноподиально нарастающих розеток (укороченных побегов), связанных друг с другом плагиотропными корневищами – отбегами (Шик, 1953г.).

Между системами розеток сныти и системами парциальных кустов у осоки существует определенная аналогия. Парциальный куст осоки волосистой представлен системой розеток, возникающих

каждый год из пазушных почек побегов предыдущего порядка и существующих в живом состоянии один год.

Моноподиально нарастающая розетка сныти с пазушными почками может быть представлена как зачаточный парциальный куст, развитие которого тормозится влиянием главной точки роста. Поэтому мы считаем вполне возможным применять термин "парциальный куст" к моноподиально нарастающей розетке сныти. В таком случае взрослые особи как сныти, так и осоки, будут представлены системами парциальных кустов.

Если в ненарушенном покрове дубрав встречаются почти исключительно взрослые особи, то проростки и молодые экземпляры семенного происхождения чаще всего встречаются на вырубках, по дорогам и в иных нарушенных местообитаниях. Наибольшее количество проростков и молодых растений сныти было обнаружено в 334 кв. Воронежского заповедника (см. главу III).

Следует отметить, что, в отличие от осоки волосистой, проростки сныти не избегают материнских особей и значительное количество их можно обнаружить на вырубках под материнскими растениями. Однако в сплошном покрове, несмотря на наличие цветущих растений, проростки не встречались. Можно предположить, что материнские растения при большой сближенности неблагоприятно влияют на прорастание семян и жизнь молодых растений.

Старческие экземпляры сныти, представляющие собой одиночные розетки с листьями ювенильного типа, иногда, в небольшом количестве присутствуют в ненарушенном покрове. Чаще всего такие растения встречаются в местах, где особенно сильно оказывается влияние животных (вытаптывание, порои и т.д.).

Выделение возрастных состояний в жизненном цикле сныти

проводилось в соответствии с классификацией Т.А.Работнова (1950г). Жизненный цикл сныти, так же как и осоки волосистой, представляет собой сложный жизненный цикл с онтогенетическими чертами (Левин, 1961 г.), старение в котором осуществляется в серии сменяющих друг друга особей.

На протяжении жизненного цикла у сныти, как и у осоки волосистой, меняется характер особей. Начинается жизненный цикл с проростка, развивающегося далее в особь семенного происхождения, имеющую в своем составе 1 моноподиально нарастающую розетку.

На следующем этапе появляется система розеток, связанных с материнской розеткой семенного происхождения. Ее сменяет система розеток вегетативного происхождения - растение переходит к вегетативному размножению. Особенностью вегетативного размножения на этом этапе является распадение материнской особи на несколько систем розеток, а не на одиночные розетки. Это состояние соответствует периоду наибольшей мощности развития; растение формирует клон.

Особи, представляющие собой системы моноподиально нарастающих розеток, образуют основную массу в травяном покрове снытевых и осоково-снытевых дубрав.

При наступлении старения характер вегетативного размножения меняется - отделяются одиночные розетки, причем этот процесс начинается у сныти значительно раньше, чем у осоки волосистой.

Следовательно, особи сныти в течение жизненного цикла претерпевают следующие изменения: материнская розетка семенного происхождения - система розеток - одиночная розетка сенильного

типа.

Генеративные особи сныти обнаруживают значительное разнообразие, которое проявляется в различной "активности" систем моноподиально нарастающих розеток. Эта "активность" позволяет выделить системы розеток возрастно более молодые и возрастно более старые и определяется, так же как и у осоки волосистой (см. главу III), с помощью показателей Р и К. На основании этих показателей производилось подразделение генеративного периода.

Придерживаясь классификации Т.А.Работнова, мы выделили у сныти обыкновенной те же возрастные состояния, что и у осоки волосистой.

1. Проростки сныти так же, как и осоки волосистой, появляются в конце мая - начале июня на вырубках, в окнах, по обочинам дорог, там, где в массе встречается цветущая сныть. По обилию найденных нами экземпляров разного возраста можно предположить, что "семенные" годы бывают у сныти довольно часто. Кроме того, мы в течение двух лет подряд наблюдали появление проростков в дубравах Воронежского заповедника и Теллермановского лесничества.

Прорастание у сныти происходит по надземному типу. Проросток выносит на поверхность две линейно-ланцетные семядоли, которые ассимилируют один - два месяца и отмирают (рис. 15). Кроме семядольных листьев, растение очень быстро развёртывает один, реже два небольших тройчатых листа, образуя первичную розетку. Гипокотиль и эпикотиль у сныти почти не выражены. Доли листа проростка овальные или яйцевидно-треугольные, край зубчатый. У проростков наблюдаются лишь зубы первого порядка, у более взрослых растений иногда удается наблюдать зубы второго

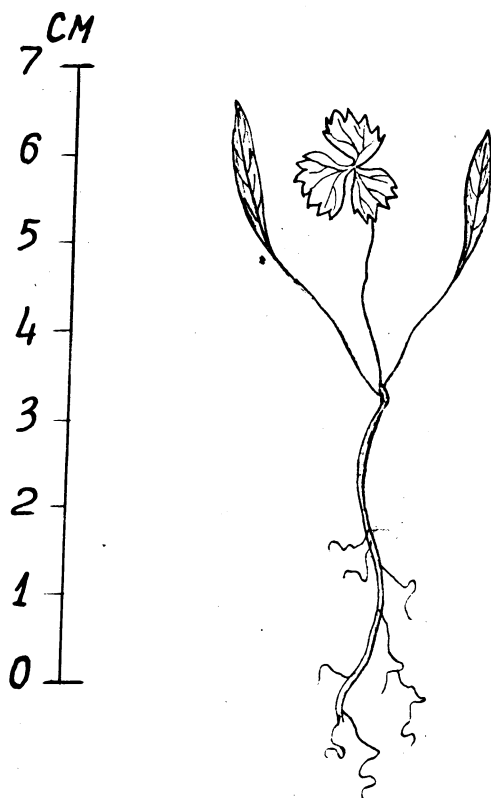


Рис. 15. Проросток сныти обыкновенной.

порядка, однако определенной закономерности, связанной с появлением зубцов второго порядка, выявить не удалось.

Жилкование долей листа перистое, угол между жилками I и II порядков составляет 26° - 28° . У более взрослых растений угол сильно меняется в зависимости от формы долей листа, не проявляя закономерности.

Главный корень в первый же год жизни достигает значительных размеров, утолщается и, по всей вероятности, выполняет стягивающую функцию. В первый год жизни на главном корне возникают боковые корни первого и следующих порядков.

2. Ювенильные растения. На второй год жизни растение переходит в ювенильное состояние. В это время общие размеры растения несколько увеличиваются, утолщаются главный корень и гипокотиль, и на них появляются хорошо развитые боковые корни, направленные косо вниз. С развитием таких корней гипокотиль и основание главного корня изгибаются, располагаясь почти горизонтально на поверхности почвы (рис. 16).

В ювенильном состоянии растения сныти пребывают два - три года, и в это время происходит, главным образом, увеличение общих размеров растения. Форма и количество листьев существенно не меняется. Листья у ювенильных растений тройчатого типа (таблица 21).

3. Иматурные растения. При переходе к этому возрастному состоянию наблюдается резкое изменение формы листа - появляются листья пятерного и семерного типа. По краю долей листа у этих растений можно обнаружить зубцы I и II порядков.

Главный корень увеличивается в размерах и образует мощную сеть боковых корней. На главном корне в это время можно наблю-

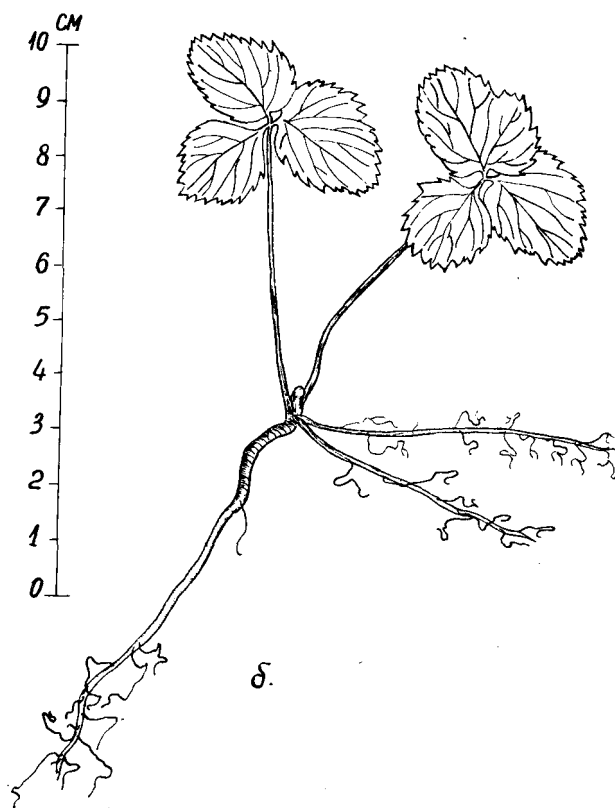
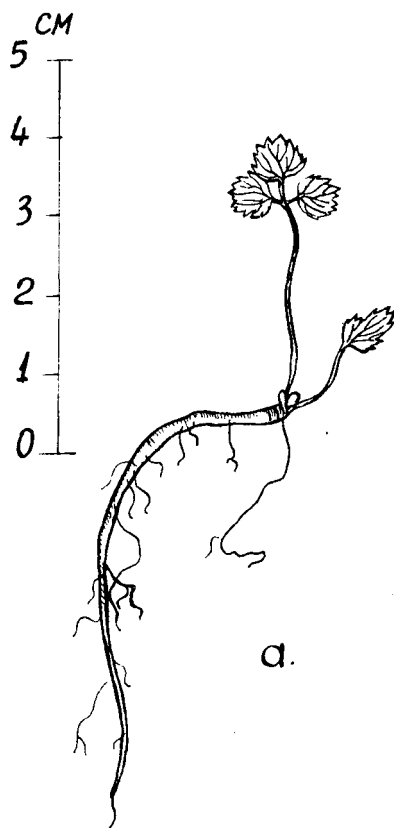


Рис. 16. Ювенильные растения сныти обыкновенной.
 Условные обозначения: а – растение 2-х лет,
 б – растение 3-х лет.

Основные показатели возрастных состояний у сныти обыкновенной

Признаки возрастных состояний	Возрастные состояния	Проростки	Ювенильные	Имматурные	Молодые вегетатив- ные	Молодые генератив- ные	Средневоз- растные генератив- ные	Старые генератив- ные	Старые вегетатив- ные	Сенильные
Количество листьев в ро- зетке		1.25 $\pm$ 0.4	2 $\pm$ 0.1	(2.1) ^{х)}	(2.7)	3.0 $\pm$ 0.04	3.1 $\pm$ 0.02	3.0 $\pm$ 0.04	2.4 $\pm$ 0.02	2.03 $\pm$ 0.1
Длина листовой пластинки, см.		1.34 $\pm$ 0.2	2.54 $\pm$ 0.01	(3.0)	(7.0)	7.89 $\pm$ 0.4	10.2 $\pm$ 0.13	12.4 $\pm$ 0.6	4.82 $\pm$ 0.03	2.44 $\pm$ 0.1
Ширина листовой пластинки, см.		1.64 $\pm$ 0.09	3.22 $\pm$ 0.06	(4.2)	(7.6)	11.2 $\pm$ 0.5	13.79 $\pm$ 0.2	16.3 $\pm$ 0.9	6.12 $\pm$ 0.04	3.06 $\pm$ 0.2
Длина черешка, см.		2.84 $\pm$ 0.13	4.54 $\pm$ 0.02	(4.7)	(9.4)	14.22 $\pm$ 0.78	19.1 $\pm$ 0.11	19.75 $\pm$ 0.8	8.0 $\pm$ 0.08	4.94 $\pm$ 0.2
Количество долей листа		3.0 $\pm$ 0.00	3.24 $\pm$ 0.04	(4.0)	(4.2)	4.7 $\pm$ 0.2	5.0 $\pm$ 0.1	6.45 $\pm$ 0.3	4.2 $\pm$ 0.02	3.21 $\pm$ 0.02
Абсолютный возраст се- менного растения, годы		1 $\pm$ 0.00	2.5 $\pm$ 0.01	(3.8)	(5.7)	-	-	-	-	-
Количество генеративных побегов на 1 особь		-	-	-	-	1.00 $\pm$ 0.01	2.06 $\pm$ 0.02	1.03 $\pm$ 0.02	-	-
Количество придаточных корней, приходящихся на 1 парциальный куст		-	4.54 $\pm$ 0.2	5.24 $\pm$ 0.3	6.40 $\pm$ 0.2	8.40 $\pm$ 0.11	7.51 $\pm$ 0.3	7.20 $\pm$ 0.14	6.40 $\pm$ 0.20	3.54 $\pm$ 0.3
Количество парциальных кустов на 1 особь		-	-	-	-	3.87 $\pm$ 0.49	4.5 $\pm$ 0.65	2.8 $\pm$ 0.02	1.5 $\pm$ 0.01	1 $\pm$ 0.00
Условный возраст, годы		-	-	-	-	5.5 $\pm$ 0.02	8.6 $\pm$ 0.04	6.3 $\pm$ 0.06	5.4 $\pm$ 0.08	4.3 $\pm$ 0.03

х) См. примечание к таблице 18 (глава III).

дать всё усиливающуюся поперечную морщинистость. По всей вероятности, он выполняет вытягивающую функцию. (рис. 17).

Размеры листьев и их количество у имматурных растений значительно возрастают по сравнению с ювенильными. Кроме того, в этом возрастном состоянии впервые появляются горизонтальные плагиотропные корневища (отбеги, по М.М. Шик), в результате чего впоследствии возникают системы розеток, связанных с материнской розеткой.

4. Молодые вегетативные растения.

Дальнейшее развитие материнской розетки с отбегами приводит, как уже говорилось, к образованию системы первичной розетки. Особи такого типа обладают, с одной стороны, признаками взрослых особей – образуют системы розеток; с другой – признаками молодости – развивают листья полувзрослого типа.

Из описания развития сныти обыкновенной в питомнике, приводимого В.Н. Голубевым (1956 г.), можно заключить, что все возрастные состояния, вплоть до молодого вегетативного, это растение проходит за один вегетационный период, в то время как в природных условиях ему требуется 5-6 лет.

В молодом вегетативном состоянии сныти начинается вегетативное размножение. Система первичной розетки (рис. 18), не переходя в генеративное состояние, отчленяет дочерние системы, поэтому невозможно обнаружить цветущие особи сныти семенного происхождения.

Абсолютный возраст особей сныти можно определить лишь для экземпляров семенного происхождения. После начала вегетативного размножения абсолютный возраст, естественно, установить не удастся. Начиная с группы генеративных растений, можно опре-

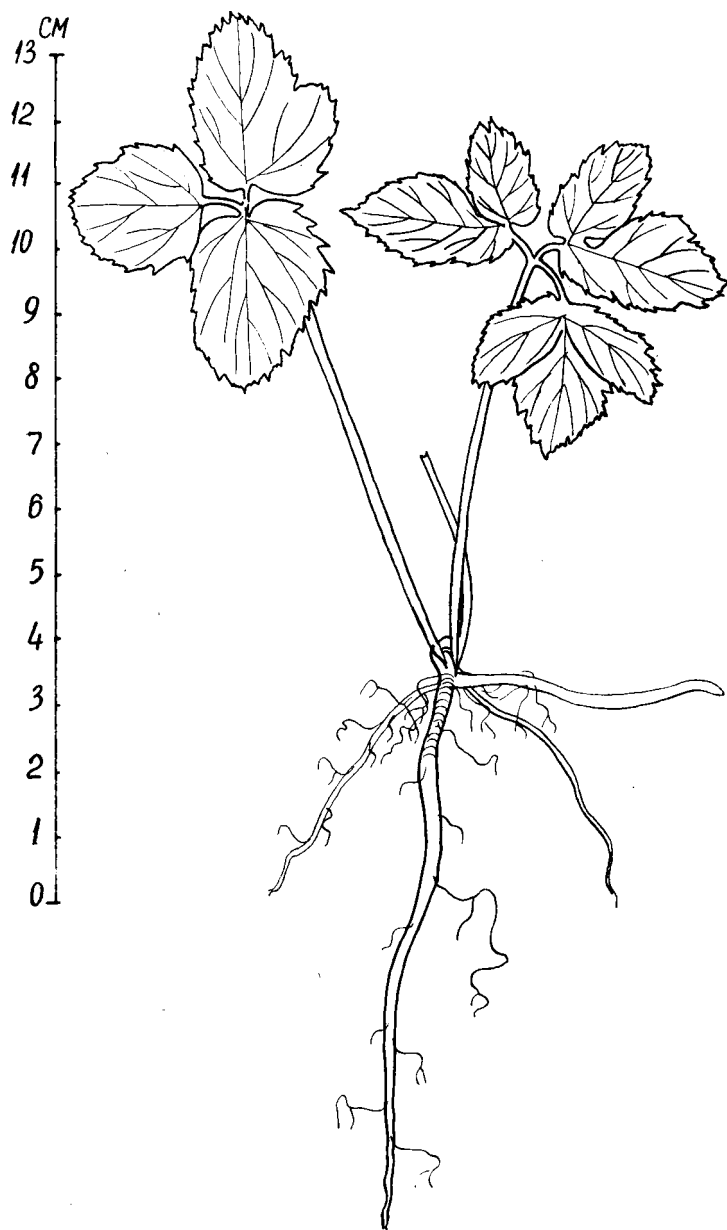


Рис. 17. Имматурное растение сныти обыкновенной.

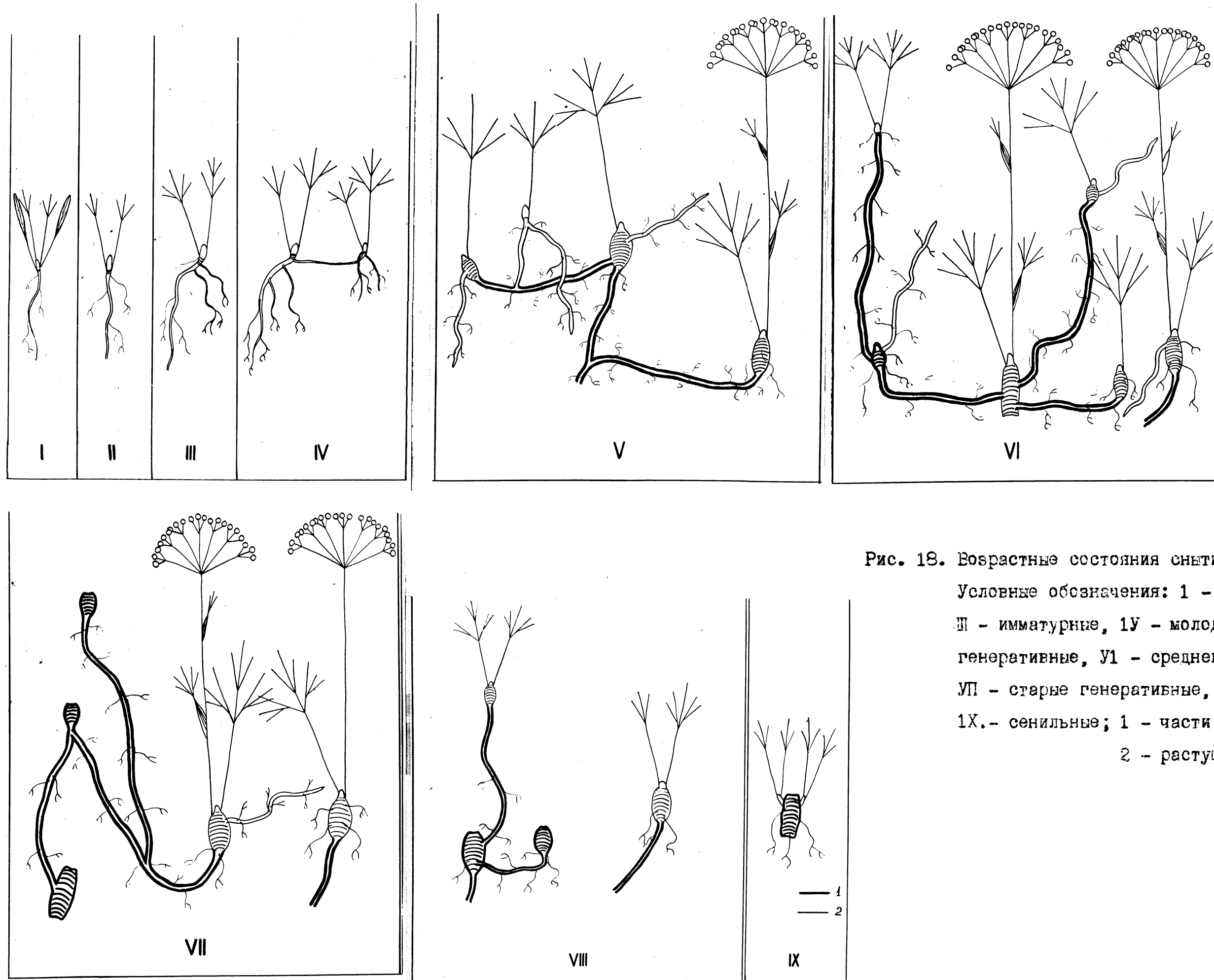


Рис. 18. Возрастные состояния снети обыкновенной.

Условные обозначения: 1 - проростки, II - ювенильные, III - имматурные, IV - молодые вегетативные, V - молодые генеративные, VI - средневозрастные генеративные, VII - старые генеративные, VIII - старые вегетативные, IX - сенильные; 1 - части растения, прекратившие рост, 2 - растущие части растения.

делить лишь условный возраст (см. главу III).

Генеративный период включает растения исключительно вегетативного происхождения. В генеративном периоде у сныти выделяются три возрастных состояния: молодое, средневозрастное и старое генеративное.

Генеративный период объединяет как цветущие, так и вторично вегетативные особи, у которых по каким-либо причинам возник перерыв в цветении. Как известно, для сныти основной причиной, препятствующей цветению, является слабая освещенность под пологом леса.

Вторично вегетативные особи по размерам и количеству листьев, количеству розеток и другим признакам не отличаются от генеративных особей того же возрастного состояния и являются потенциально генеративными. В связи с этим мы для каждого возрастного состояния внутри генеративного периода приводим только одно описание, не разделяя генеративные и вторично вегетативные особи.

5. Молодые генеративные растения.

К этому возрастному состоянию относятся особи с небольшим количеством розеток в системе (таблица 21). Листья этих растений обычно пятерного или семерного типа, несколько превышают по своим размерам листья молодых вегетативных особей (рис. 18).

Основным отличительным признаком этого возрастного состояния является резкое преобладание розеток ассимилирующих над розетками отмершими ($P > 1$) и отбегов растущих над отбегами коммуникационными ($K > 1$) (рис. 19).

6. Средневозрастные генеративные растения.

Это возрастное состояние характеризуется наибольшей мощно-

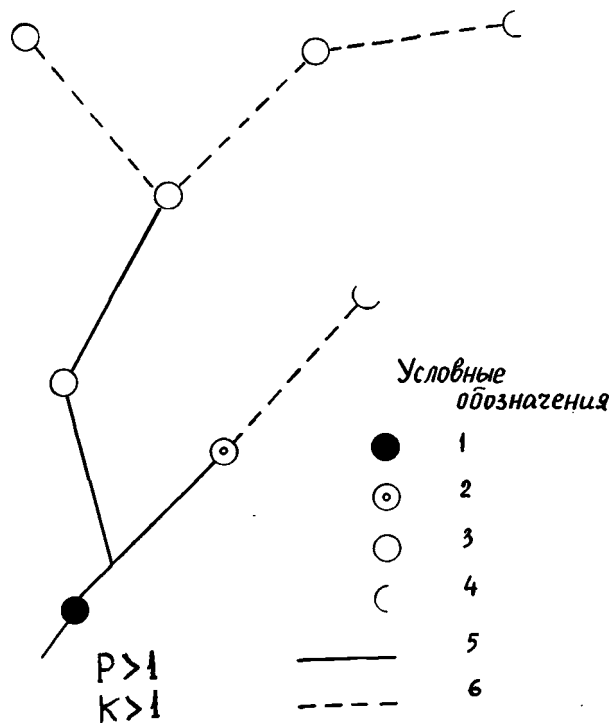


Рис. 19. Строение особи сныти обыкновенной в молодом генеративном состоянии.

Условные обозначения: 1 - отмершие розетки, 2 - розетки с генеративным побегом, 3 - вегетативные розетки; 4 - конечная почка корневища, тронувшаяся в рост, 5 - корневища коммуникационные, 6 - растущие корневища.

стью развития. У растений сныти значительно увеличиваются размеры и количество листьев и степень их расчлененности, размеры генеративных побегов, количество розеток в системе и т.д.

Наряду с наибольшей мощностью развития в этом возрастном состоянии наблюдается появление первых признаков старения. У особей уменьшается способность к захвату новой площади ($K < 1$), в то же время доля ассимилирующих розеток (рис. 20) в общей массе вегетативных розеточных побегов остается по-прежнему велика ($P > 1$). *(если сюда входить и одиночные розетки - то коэффициент сн. возраст. побегов)*

Кроме того, в этом возрастном состоянии наблюдается частичный распад систем розеток и появляются одиночные розетки. Форма, размеры листьев и генеративных побегов у одиночных розеток полностью соответствуют этим же показателям у систем розеток. К ^{возрастным} средним генеративным особям, помимо систем розеток, мы относим одиночные розетки с отбегам.

7. Старые генеративные растения.

В этом возрастном состоянии признаки старения выступают более отчетливо. У растений уменьшается способность к активному захвату площади ($K < 1$), и в связи с чем преобладание переходит к коммуникационным корневищам, одновременно сокращается ассимилирующая поверхность ($P < 1$). (Рис. 21). Кроме того, значительно снижается вегетативная и генеративная мощность особи.

В этом возрастном состоянии, помимо систем розеток, значительную долю составляют одиночные розетки, не имеющие отбегов. Размеры и количество листьев этих розеток не отличаются от размеров и количества листьев систем розеток.

Таким образом, молодые, средневозрастные и старые генеративные особи сныти обладают признаками (отношение P и K), почти

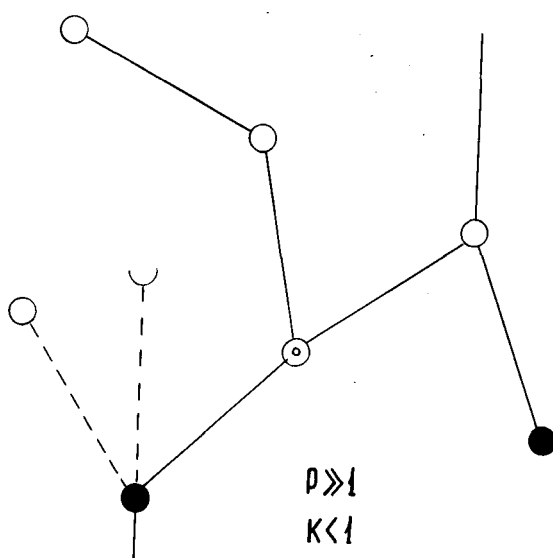


Рис. 20. Строение особи сняти обыкновенной в
средневозрастном генеративном состоянии.
Условные обозначения см. рис.19.

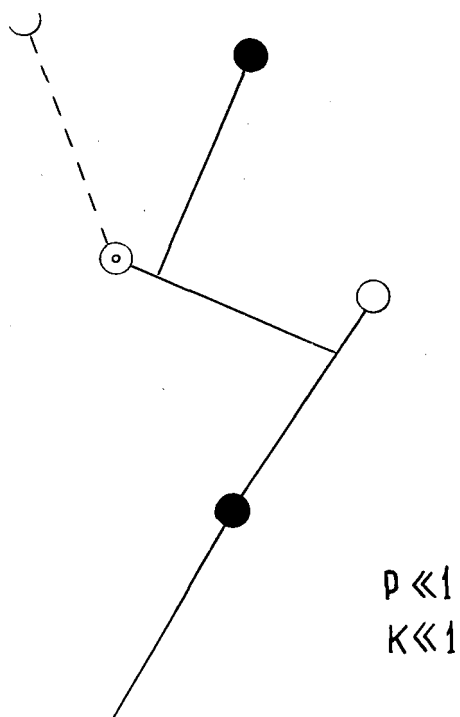


Рис. 21. Строение особи сняти обыкновенной в старом генеративном состоянии.
 Условные обозначения см. рис.19.

полностью совпадающими с отличительными особенностями соответствующих возрастных состояний у осоки волосистой.

Наблюдаются лишь некоторые отличия в характеристике средневозрастных генеративных особей. Это возрастное состояние у сныти, так же как и у осоки волосистой, характеризуется, наряду с общей мощностью развития, появлением признаков старения. Однако, у осоки – растения вегетативно более подвижного – по мере старения сначала уменьшается число ассимилирующих розеток ($P < 1$), а затем убывает число отбегов ($K < 1$). У сныти же наоборот, первым признаком старения является уменьшение количества активных отбегов ($K < 1$).

8. Старые вегетативные растения представлены либо небольшими системами розеток (2-3), либо одиночными розетками, причем преобладают последние.

Это возрастное состояние характеризуется значительно меньшими размерами листьев, меньшим количеством долей листа и т.д. (таблица 21). Корневидце теряет упругость, сморщивается и местами чернеет. Резко сокращается количество живых корней. Значительно уменьшается условный возраст таких растений. Кроме того, у старых вегетативных особей почти никогда не наблюдается развития отбегов (рис.18).

9. Сенильные растения.

Дальнейшее старение особей сныти проявляется в том, что одиночные розетки перестают нарастать моноподиально (отмирает конус нарастания), а из пазушных почек возникают карликовые розетки с листьями ювенильного типа (рис. 22), существующие один – два года. При этом так же, как и у осоки волосистой "кар-

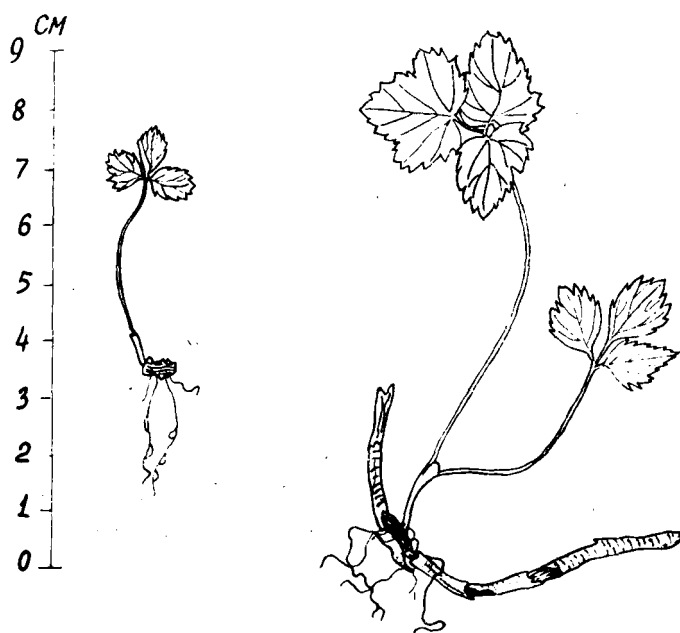


Рис. 22. Сенильные растения сныти обыкновенной.

ликовые" розетки сныти иногда образуют отбеги длиной 0.5-1.0 см., из верхушечных почек которых развиваются небольшие розетки.

Такие розетки, как правило, не имеют растущих отбегов и пазушных почек (рис.18).

Абсолютный возраст особей, возникших вегетативным путем, нам установить не удалось. Так же, как и для осоки волосистой, нами определен условный возраст растений, принадлежащих к разным возрастным состояниям.

Выше отмечалось, что условный возраст не дает реального представления о продолжительности жизни особи. Изменение условного возраста у сныти происходит таким же образом, как и у осоки волосистой (рис.23).

Закономерное изменение условного возраста по типу одновершинной кривой ещё у одного растения подтверждает предположение, что этот показатель является, по-видимому, возрастным признаком. Как уже говорилось, этот возрастной признак выражает соотношение процессов новообразования и старения, обусловленное различными темпами образования и разрушения метамерных органов.

Вегетативное размножение у сныти начинается при переходе в генеративный период в то время, когда наблюдается усиление вегетативной и генеративной мощи растения. Вегетативное размножение в это время совершается путем деления материнской системы розеток на две или несколько дочерних систем. При этом происходит разрушение некоторых наиболее старых розеток, уже не несущих листьев.

Как и у осоки волосистой, дочерние особи, возникающие при вегетативном размножении сныти, могут быть того же возрастного

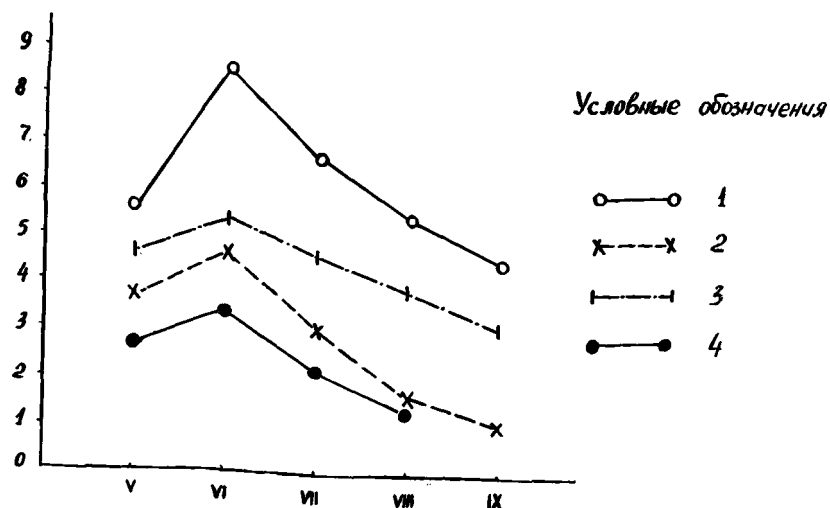


Рис. 23. Изменение возрастных признаков в течение жизненного цикла у сныти обыкновенной.

Условные обозначения: 1 - условный возраст, 2 - среднее количество розеточных побегов у особи, 3 - среднее количество долей листа, 4 - среднее количество коммуникационных корневидных у особи; V - IX см. рис. 18.

состояния, что и материнская особь, или их возрастное состояние отличается. В качестве примера можно рассмотреть схему (рис. 24), которая отражает различные варианты вегетативного размножения.

Следует отметить, что вегетативное размножение сныти и осоки совершается почти однотипно. Так же, как и у осоки волосистой, материнская особь сныти разновозрастна в своих частях, и вегетативное размножение в некоторых случаях может сопровождаться незначительным "омоложением" дочерних особей.

Довольно часто при вегетативном размножении ^{не} наблюдается омоложения особей, т.е. дочерние особи находятся в том же возрастном состоянии, что и материнская.

Как в первом, так и во втором случае, вегетативное размножение приводит к увеличению продолжительности генеративного периода в жизни растения (глава III).

При переходе к старению характер вегетативного размножения меняется. Одним из первых признаков старения является отделение одиночных розеток, причем начинается оно у сныти намного раньше, чем у осоки волосистой (см. выше).

При значительном развитии этого процесса вегетативное размножение получает характер вегетативного распада. Однако и в этом случае продолжительность жизненного цикла может увеличиваться, так как дочерние особи могут оставаться в том же возрастном состоянии. Таким образом, и сенильный период у этого вида может быть несколько растянут.

Так же, как и у осоки волосистой, мы попытались выяснить продолжительность жизненного цикла сныти, используя условный возраст.

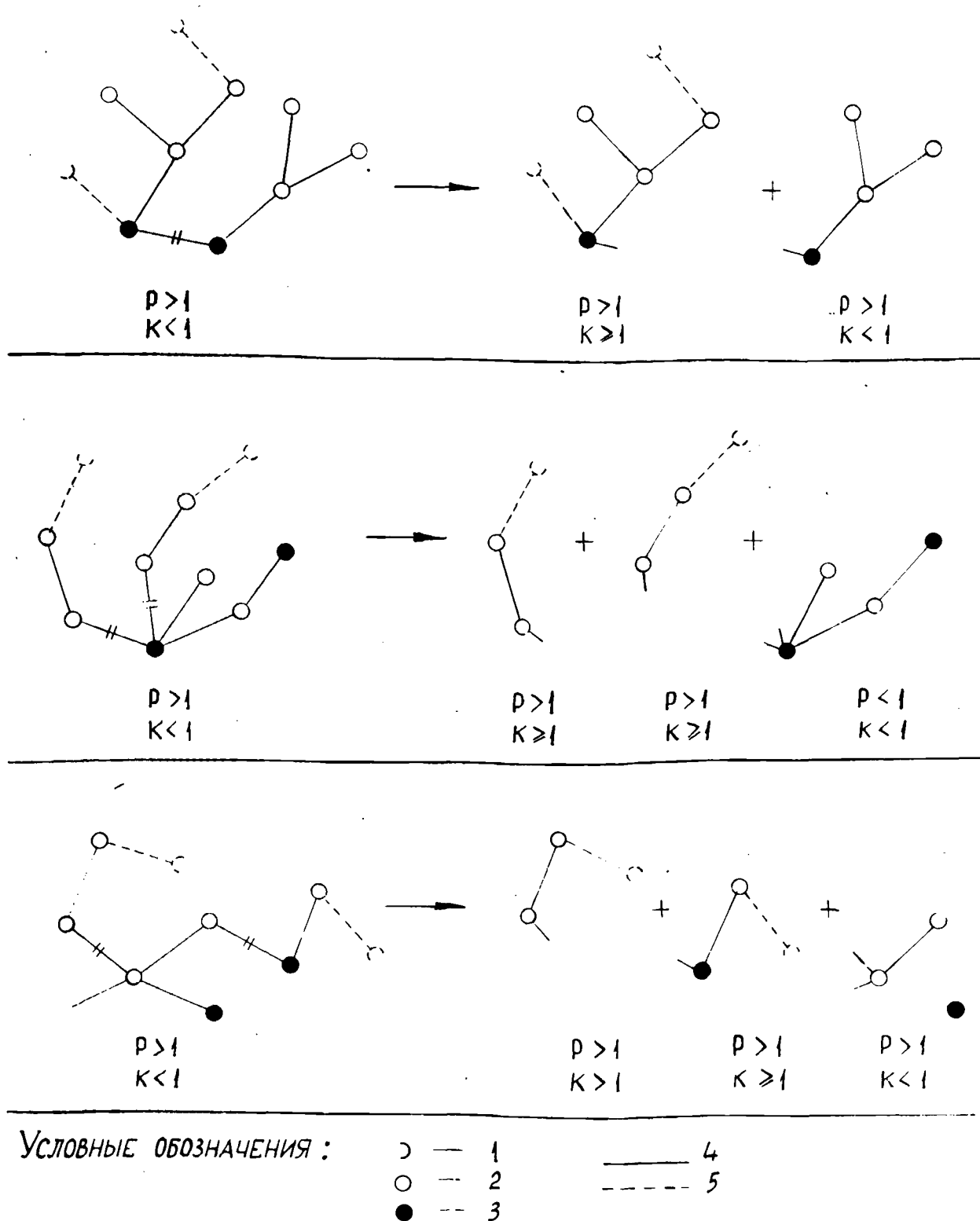


Рис. 24. Схема вегетативного размножения сныти обыкновенной.

Условные обозначения: 1 — розетки с распускающимися листьями, 2 — живые розетки, 3 — отмершие розетки, 4 — коммуникационные побеги, 5 — растущие побеги.

Было сделано предположение, что с начала вегетативного размножения в каждом возрастном состоянии пребывает лишь одна система розеток или одиночная розетка. Дочерние же системы розеток и одиночные розетки переходят в следующее возрастное состояние. Для того чтобы подсчитать минимальную продолжительность жизненного цикла, необходимо суммировать возраст растения до начала вегетативного размножения и возраст особей каждого возрастного состояния, возникших вегетативным путем.

Произведя подобные вычисления, удалось установить, что минимальная продолжительность жизненного цикла, приблизительно, равна 50-ти годам, т.е. почти такая же, как и у осоки волосистой. Однако, учитывая особенности вегетативного размножения этого вида, при котором происходит повторение систем одного и того же возрастного состояния, а также частичное "омоложение" дочерних особей, можно заключить, что действительная продолжительность жизненного цикла превышает вычисленную. Подтверждением этому служит почти полное отсутствие в ненарушенном покрове как старческих особей, так и семенного возобновления.

В некоторых случаях так же, как и у осоки волосистой, продолжительность жизненного цикла этого вида может быть сравнима, по-видимому, с продолжительностью жизненных циклов древесных пород.

Рассмотрев особенности биологии сныти обыкновенной в сравнении с осокой волосистой, следует отметить некоторые отличия и общие черты, свойственные обоим видам.

Как видно из сказанного выше, осока и сныть представляют собой два вида, различные по своим ареалам, генезису и экологическим требованиям.

Волосистая осока теснейшим образом связана с широколиственными лесами и обладает ритмом, свойственным неморальному комплексу видов в травяном покрове дубрав.

Сныть же представляет собой "бетулярный" элемент, довольно рано (в плейстоцене) внедрившийся в травяной покров широколиственных лесов и в силу определенных свойств сохранившийся там до настоящего времени.

Однако, как указывалось выше, у сныти в широколиственных лесах подавлена генеративная сфера, в то время как осока нормально плодоносит в тех же условиях.

Несмотря на перечисленные различия, сходство в особенностях биологии двух рассмотренных видов весьма существенно.

Особи осоки и сныти во взрослом состоянии сходны структурно и представляют собой системы парциальных кустов. В таких системах наблюдается четкое разграничение функций у разных структурных элементов (составных частей) особи. Собственно парциальные кусты выполняют функции семенного размножения, развития ассимилирующего аппарата и корневой системы (питание) и удерживают территорию за данной особью.

В то же время плагиотропные корневища осуществляют связь между отдельными парциальными кустами и служат для расселения особи.

Такое строение особей обеспечивает быстрый захват и прочное удержание занятой территории.

У *Carex pilosa* и *Aegopodium podagraria* наблюдается также значительное сходство в жизненных циклах, в характере вегетативного размножения и в изменении особей в течение их онтогенеза.

Оба вида доминируют в травяном покрове дубрав и образуют популяции сходного типа, состоящие из вегетативно возникших особей.

Это сходство заставляет предположить, что в становлении жизненных форм двух рассмотренных видов наиболее существенным фактором является фитоценотический.

ВЫВОДЫ:

1. При изучении сложного жизненного цикла еще одного длиннокорневищного растения – сныти обыкновенной, была также использована классификация возрастных состояний Т.А.Работного (1950 г.а).

Это свидетельствует, по всей вероятности, о ее применимости к неисследованной до сих пор группе жизненных форм – длиннокорневищным растениям.

2. Особи сныти обыкновенной по своей структуре сходны с особями осоки волосистой и во взрослом состоянии представлены системами моноподиально нарастающих розеток.
3. В жизненном цикле сныти обыкновенной выделяются следующие этапы развития: первичная розетка – система моноподиально нарастающих розеток (парциальных кустов) – одиночная розетка сенильного типа.

Это свидетельствует о значительном сходстве жизненных циклов обоих видов.

4. В отличие от осоки, у сныти отделение одиночных парциальных кустов (розеток) наблюдается в генеративном периоде и не является показателем приближения особей к сенильному состоянию.

5. Минимальная продолжительность жизненного цикла сныти, как и осоки волосистой, в исследованных местообитаниях, приблизительно, равна 50 годам.

ГЛАВА У

**КОПЫТЕНЬ ЕВРОПЕЙСКИЙ (*Asarum europaeum* L.),
ЕГО БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ, ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ
И ХАРАКТЕРНЫЕ ЧЕРТЫ ВОЗРАСТНЫХ СОСТОЯНИЙ.**

Копытень европейский – растение с удлинёнными эпигеогенными корневищами, образующими латки побегов с темнозелёными листьями. Это растение обладает ареалом, в значительной степени сходным с ареалом *Carex pilosa* (см. главу III), и предъявляет близкие экологические требования к условиям местообитания.

Ареал *Asarum europaeum* охватывает почти всю Западную Европу, за исключением Сардинии, юга Италии, Сицилии, южной части Балканского полуострова, а также севера Англии, Ирландии и большей части Скандинавского полуострова. В Восточной Европе этот вид занимает почти всю среднюю и южную её часть вплоть до Урала (Ledebour, 1850 г.; Hegi, 1912 г.; Leeman, 1927 г.; Лавренко, 1930 г.; Lippmaa, 1938 г.; Madaus, 1938 г.; Клеопов, 1941 г.; Игошина, 1943 г.; ^{Militzer} 1961 г.; Ellenberg, 1963 г. и др.)

За Уралом известно несколько изолированных местообитаний: в Тюменской области, в лесах на горе Иман-Тау, в Киргизской степи, в липовом районе северных предгорий Алтая (Литвинов, 1905 г.; Лавренко, 1938 г.; Ильин, 1941 г.; Игошина, 1943 г., 1961 г.).

Карта полного ареала *Asarum europaeum* приводится в работах А. Леемана (Leeman, 1927 г.); Е. М. Лавренко (1930 г.), Т. Липпмаа (Lippmaa, 1938 г.); М. М. Ильина (1941 г.); кроме того, имеются изображения отдельных участков ареала (Madaus, 1938 г.; Militzer, 1961 г. и др.) и карта секции *Euasarum*, куда входит рассматриваемый вид (Meusel, 1943 г.).

Северная граница этого вида проходит, приблизительно, по 61° с.ш., южная – по 49° с.ш. в Европейской части СССР и 41° с.ш. в Западной Европе (Leeman, 1927 г.; Гордягин, 1921 г.; Крылов, 1927 г.). На Кавказе *Asarum europaeum* встречается

только в северных предгорьях: в Железноводске, на Бештау и на Кубани (Клеопов, 1941 г.). Ближе его сменяет эндемичный кавказский вид *Asarum ibericum* Stev. ex Ldb. , который произрастает, главным образом, в тенистых буковых лесах и зарослях кустарников.

Asarum europaeum , как и весьма близкий вид *Asarum ibericum* , обнаруживает значительное сходство с *Asarum canadense*, распространенным в приатлантических районах Северной Америки (Лавренко, 1941 г.; Araki, 1953 г.; Priszter, 1950 г.). Наряду с обычным *Asarum canadense* , который имеет листья такой же формы, как и *Asarum ibericum* , в Северной Америке встречается раса с округло-почковидными листьями и менее крупными цветками, габитуально весьма близкая к *Asarum europaeum* , которая определяется как *Asarum canadense* v. *minor*.

Наличие этих параллельных рас подчеркивает генетическую близость *Asarum canadense* и *Asarum europaeum* (Клеопов, 1941 г.). Все (16) северо-американские виды, по данным Леемана, сходны между собой и приближаются к *Asarum europaeum* . Дальневосточные же виды (Китай, Япония, Формоза и т.д.) резко отличаются от вышеуказанных. Среди всех видов рода *Asarum* L. копытень европейский обладает наибольшей площадью ареала (Leeman, 1927 г.).

Все виды рода *Asarum* относятся к лесным растениям и предпочитают влажные, сильно затененные местообитания.

Asarum europaeum в пределах своего распространения приурочен, главным образом, к широколиственным лесам. Однако он часто заходит в хвойно-широколиственные и хвойные леса (Иванен-

ко, 1923г.; Алехин, 1947 г.; Разумовский, 1952 г.; Киселева, 1962 г. и др.). Следует отметить, что даже в зоне широколиственных лесов копытень европейский, как правило, не бывает доминирующим видом, в некоторых случаях он выступает в качестве содоминанта.

Климатические условия ареала этого вида весьма разнообразны и изменяются от умеренного климата океанического типа с положительными зимними среднемесячными температурами в Западной Европе до умеренно-континентального и континентального климата Восточной Европы и Сибири (Климат СССР, 1956 г.). Однако весьма заметно значительное сужение ареала по направлению с запада на восток, т.е. по мере увеличения степени континентальности климата. Таким же образом изменяется ареал *Carex pilosa* (Попов, 1949 г.) и некоторых других представителей меморального комплекса видов (Липпшаа, 1938 г.).

Согласно большинству исследователей (Гроссет, 1933г.; Лавренко, 1938г.; Клеопов 1941 г.; Игошина 1943 г.; 1961г.; Мильков 1950г.; Гричук 1950г., 1952г. и др.), копытень европейский, как и остальные представители меморального комплекса, сформировался в третичных широколиственных лесах. Вопрос о времени появления этого вида на Европейской равнине остается открытым. Одни исследователи (Лавренко, 1930г.; Клеопов, 1941 г.; Гричук, 1950г., 1952 г. и др.) считают, что во время ледникового периода *Asarum europaeum* сохранился в "центрах консервации", расположенных между Карпатами и Алтаем. другие (Гроссет, 1933г., 1935г., 1962г., 1967г.; Реведратц, 1940г.) высказывают предположение о послерисском возрасте широколиственных реликтов типа *Asarum europaeum* на территории Европейской части СССР и

Сибири.

Особенности биологии и малый жизненный цикл *Asarum europaicum* изучены довольно подробно. Удлиненные эпигеогенные корневища копытня расположены под лесной подстилкой или на небольшой глубине в почве (Саркисова-Федорова, 1929 г.; Серебряков, 1952 г.; Шик, 1953 г.; Зозулин, 1959 г.; Серебряков, Серебрякова, 1965 г.). Побег взрослого растения заканчивается цветочной почкой и имеет два ассимилирующих листа и несколько чешуевидных. Почка возобновления развивается в пазухе верхнего ассимилирующего листа, ветвление корневища происходит за счет почек в пазухах чешуй (Velenovsky, 1907 г.; Leeman, 1927 г.; Dormer, 1955 г. и др.).

Живое корневище, по данным различных исследователей, насчитывает во взрослом состоянии от 5 до 8 годичных побегов. Быстрота передвижения корневища незначительная, в среднем 2-3 см. в год (Саркисова-Федорова, 1929 г.; Шик, 1953 г.).

Почка возобновления наземного моноциклического побега имеет горизонтальное положение и залегает в листовой подстилке ^{глубине} на 0.5 см. Листья на каждом годичном приросте располагаются двурядно. В основании годичного побега образуются 3, иногда 4, чешуевидных листа, за которыми следуют два срединных, расположенных как бы супротивно. Большая часть однолетнего удлиненного корневища является одним длинным междоузлием, расположенным между внутренним чешуевидным листом и нижним срединным. Как уже отмечалось выше, междоузлие между 2 срединными листьями настолько мало, что они выглядят супротивными.

Верхушка стебля между срединными листьями заканчивается одиночным цветком. Почка в пазухе верхнего срединного листа,

продолжающая осевой рост, достигает значительных размеров. Почки в пазухах чешуевидных листьев, за счет которых происходит ветвление корневища, как правило, значительно меньше (Dormer, 1955 г.).

Корневая система взрослого растения копытня европейского представлена исключительно придаточными корнями. На каждом годичном приросте образуется от 1-2 до 14-16 придаточных корней, в среднем 6-7. Длина их очень сильно варьирует (от 5-7 до 50 см.), что в значительной степени связано с особенностями почв, на которых произрастает копытень.

Однако остальные морфологические признаки, такие как: средняя длина, диаметр и окорененность — остаются более или менее постоянными, хотя бы на некоторых типах почв (таблица 22), что свидетельствует о некотором "консерватизме" корневой системы.

Диаметр придаточных корней колеблется в пределах 1-3 мм., преобладают корни с диаметром 2 мм. Придаточные корни в опробковевшем состоянии буро-желтые, с корневыми волосками, остающимися на опробковевших участках. У большинства придаточных корней верхушки отмирают в течение первого вегетационного периода. На придаточных корнях в год их появления возникают боковые корни 1-III порядков, длиной от 1 до 8-10 см., диаметром 0.45 см.; окорененность (см. главу III) равна 1,2 см. (таблица 1).

Придаточные корни вместе с их разветвлениями образуют на небольшом протяжении вокруг корневища в почве редкую, светло-желтую сеть. Корням копытня свойственна "симподиальность", которая описана ранее для медуницы неясной и некоторых других видов (Velenovsky, 1907 г.; Крцев, 1951 г.).

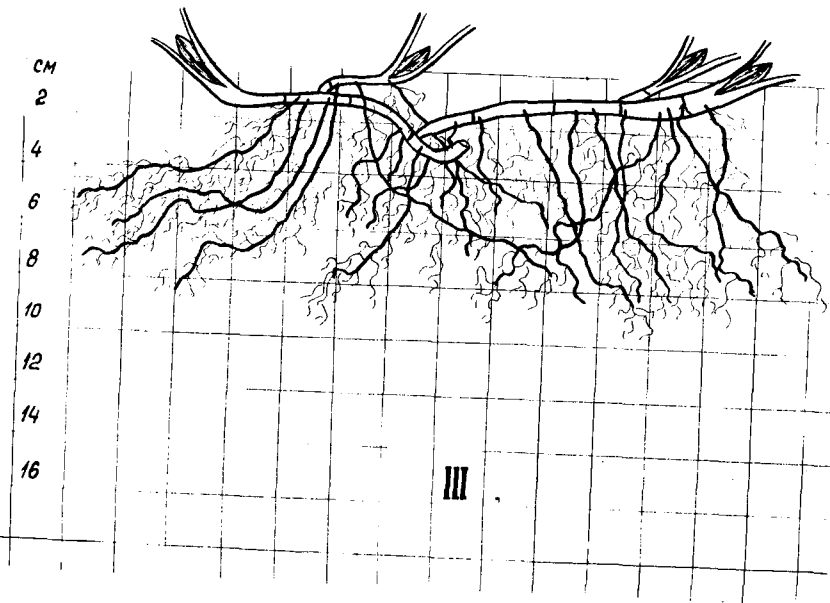
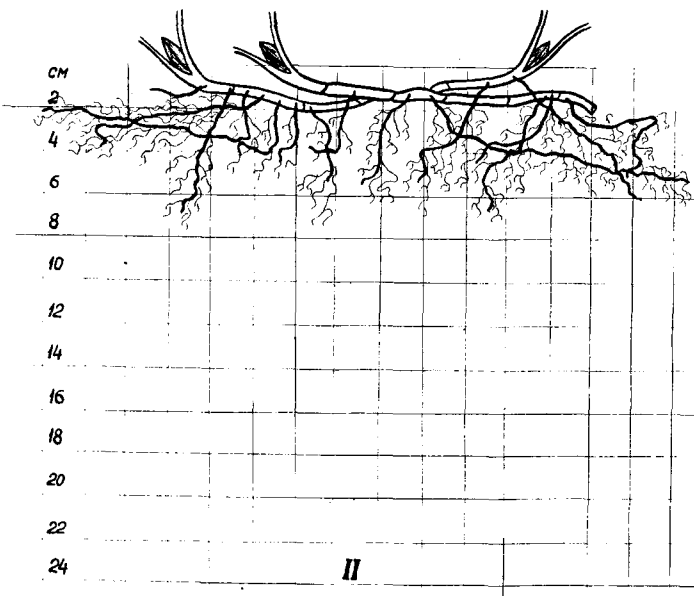
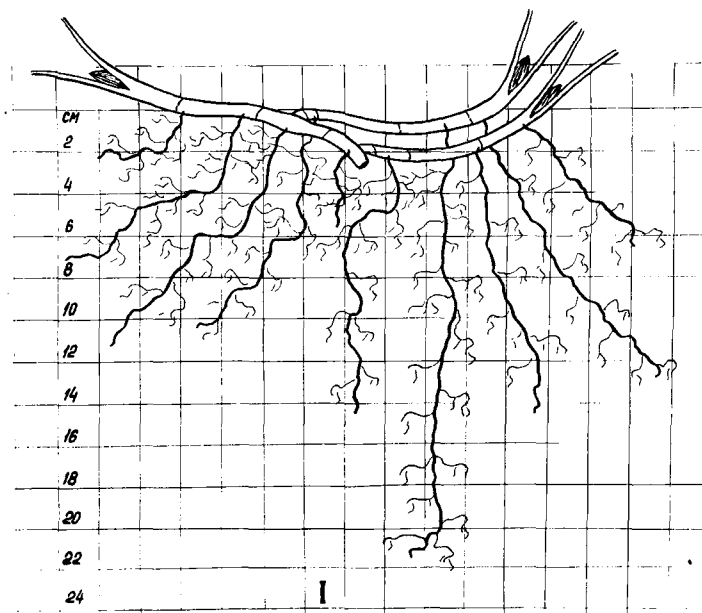


Рис. 25. Распределение корневой системы копытня европейского на разных типах почв.

Условные обозначения: I - темно-серо-бурая лесная почва, II - дерновосильнооподзоленная почва, III - дерновосреднеоподзоленная почва, IV - дерновослабооподзоленная почва, V - серая лесная почва, VI - темносерая лесная почва, VII - выщелоченный чернозем.

Местонахождения см. таблицу 23.

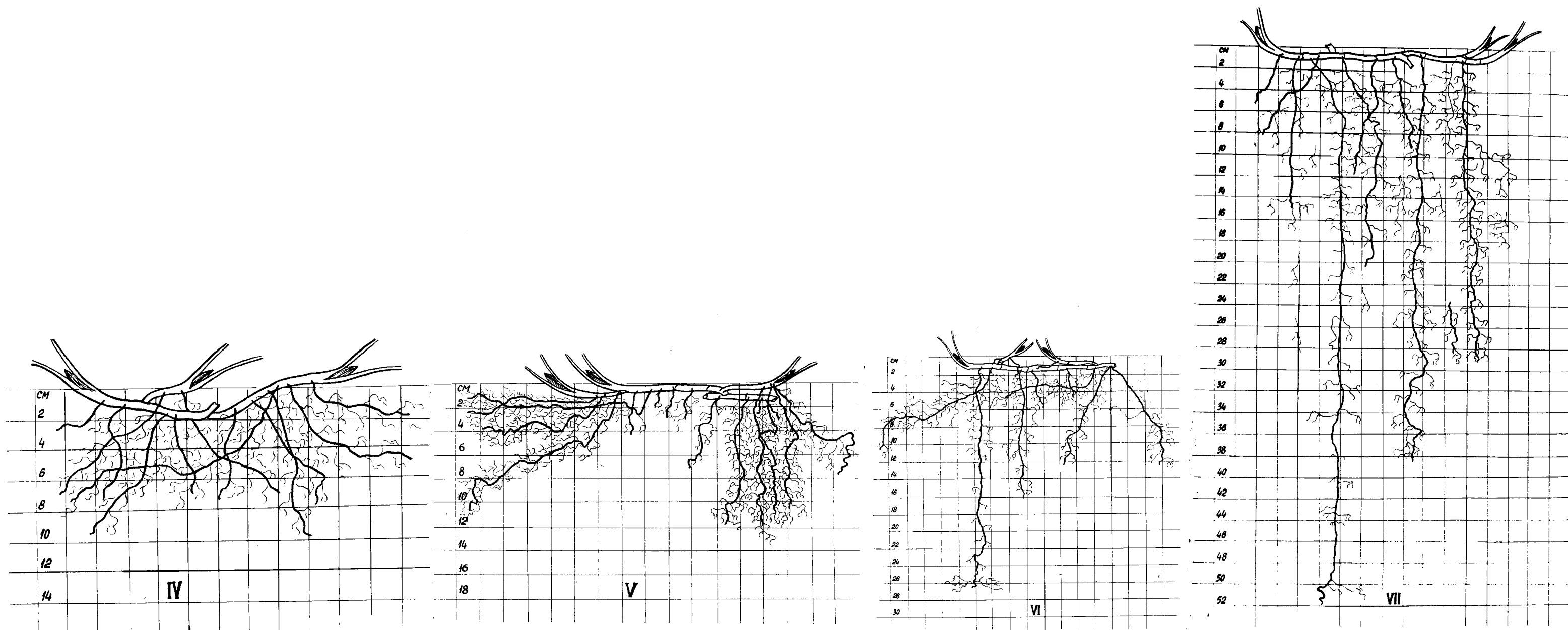


Рис. 25. Распределение корневой системы копытня европейского на разных типах почв.

Условные обозначения: I – темно-серо-бурая лесная почва, II – дерновосильнооподзоленная почва, III – дерновосреднеоподзоленная почва, IV – дерновослабооподзоленная почва, V – серая лесная почва, VI – темносерая лесная почва, VII – выщелоченный чернозем.

Местонахождения см. таблицу 23.

Некоторые особенности морфологии корневой системы копытня европейского

Местона- хождение и почвы	Морфологические признаки кор- ней	Количество придаточных корней у 1 взрослого растения	Окорененность придаточных корней	Окорененность боковых корней	Средняя длина корней, см.				Средний диаметр корней, см.			
					Придаточ- ных	Боковых I п-ка	Боковых II п-ка	Боковых III п-ка	Придаточ- ных	Боковых I п-ка	Боковых II п-ка	Боковых III п-ка
Воронежский заповедник 353 кв.												
Темно-серо-бурая лесная песчаная почва		22.06 $\pm$ 0.1	1.3 $\pm$ 0.02	3.8 $\pm$ 0.03	8.9 $\pm$ 0.06	1.7 $\pm$ 0.02	0.8 $\pm$ 0.01	0.7 $\pm$ 0.01	0.2 $\pm$ 0.01	0.06 $\pm$ 0.01	0.04 $\pm$ 0.01	0.04 $\pm$ 0.01
Подушкинское и Серебряно- прудское лес-во, Моск. обл. дерновосильнооподзоленная и серая лесная почва		19.4 $\pm$ 0.04	1.2 $\pm$ 0.01	4.0 $\pm$ 0.02	10 $\pm$ 0.1	2 $\pm$ 0.03	1.2 $\pm$ 0.01	1.1 $\pm$ 0.01	0.2 $\pm$ 0.01	0.07 $\pm$ 0.01	0.05 $\pm$ 0.01	0.05 $\pm$ 0.01

Если верхушка корня по какой-либо причине отмирает, то боковой корень, расположенный в непосредственной близости от верхушки, значительно утолщается и занимает положение придаточного корня. По данным некоторых исследователей (Schwartz, 1912г.; Келли, 1952г.), в корнях копытня развивается эндотрофная микориза. Нами исследовано распределение корневой системы взрослых растений копытня европейского в дубравах Воронежского заповедника на темно-серо-бурой лесной песчаной почве (см. главу).

Корневая система копытня в этом местообитании (рис.25) располагается на глубине от 1 до 22 см., занимая горизонты A_1 и A_{1B} . Основная часть корневой системы располагается на глубине от 1 до 10 см., т.е. в пределах гумусового горизонта, максимум суммы длин корней находится в его верхней части (таблица 23).

Представляется интересным сравнить эти данные, полученные на весьма своеобразных почвах В.Г.З., с данными, полученными ранее на разных почвах (см. главы III, IV) в пределах Московской области (таблица 23). На дерновой, сильнооподзоленной почве корневая система копытня располагается на глубине от 8 до 10 см., т.е. в пределах гумусового и переходного горизонтов.

Основная часть корневой системы сосредоточена в пределах гумусового горизонта; в горизонт A_{1-2} проникают лишь единичные корни. Большая часть придаточных корней, дойдя до границы горизонтов A_1 и A_2 , обычно изменяет направление роста с вертикального или косо-вертикального на горизонтальное и продолжает расти в пределах горизонта A_1 (рис.25). Часто наблюдается отмирание верхушек придаточных корней на границе этих двух горизон-

**Распределение корневой системы копытня европейского по
вертикальному профилю в почвах разных типов**

Место- положение и характер почвы	Показатели распределения корневой системы	Наибольшая глубина проникновения корней в почву		Положение максимума суммы длин корней в почве		Положение основной час: (75-80%) суммы длин корней в почве	
		см.	генетический горизонт	см.	генетический горизонт	см.	генетический горизонт
Воронежский заповедник кв. 353.							
Темно-серо-бурая лесная песчаная A ₁ до 10 см.		22	A ₁ B	1-4	A ₁	0-10	A ₁
Лосиноостровское лесниче- ство кв. 53, Московская область.							
Дерновосильнооподзоленная на валунном суглинке A ₁ до 5 см.		10	A ₁ -2	2-3	A ₁	0-5	A ₁
Подушкинское лесничество кв. 23, Московская область							
Дерновосреднеоподзоленная на валунной глине A ₁ до 9 см.		9	A ₁ -2	2-3	A ₁	Равномерно по всей глубине проникновения корней	
Протасовское лесничество кв. 23, Московская область							
Дерновослабооподзоленная на валунном суглинке A ₁ до 10 см.		9	A ₁	2-3	A ₀	0-7	A ₁
Серебряно-прудское лесниче- ство кв. 81, Московская область.							
Серая лесная слабооподзо- ленная на покровном суглинке A ₁ до 10 см.		15	A ₂	2-3	A ₁	0-11	A ₁
Серебряно-прудское лесниче- ство кв. 71, Московская область.							
Серая лесная слабо оподзолен- ная на покровном суглинке		10	A ₁	3-4	A ₀	2-8	A ₀ A ₁
Серебряно-прудское лесниче- ство кв. 112, Московская область.							
Темносерая лесная слабо- оподзоленная на покровном суглинке A ₁ до 60 см.		30	A ₁	2-3	A ₁	0-11	A ₁
Серебряно-прудское лесни- чество кв. 104, Московская область.							
Выделоченный чернозем		54	A ₁	4	A ₁	0-30	A ₁

тов, что, как уже указывалось, способствует усиленному ветвлению придаточного корня в пределах гумусового горизонта. Подобное явление отмечалось Б.А.Юрцевым (1951 г.) в условиях подмосковных дубрав и М.К. Северцевой (1959 г.) в Теллермановском опытном лесничестве.

На дерновосреднеподзоленной почве с глубиной гумусового горизонта 8-9 см., корневая система копытня, как и в предыдущем местообитании, достигает глубины 8-9 см.; однако распределение корневой системы происходит равномерно во всем десятисантиметровом слое почвы. Глубина распределения основной части корневой системы определяется глубиной гумусового горизонта (таблица 23).

На дерновослабоподзоленных почвах распределение основной части корневой системы копытня также определяется пределами гумусового горизонта и процентным содержанием гумуса (приложение, таблица 9). Лишь единичные придаточные корни копытня (рис.25) были отмечены в горизонте A_{1-2} . На всех рассмотренных дерновопodzolistых почвах максимум суммы длин корней ~~в~~ (см. главу III) отмечается в верхней части гумусового горизонта, т.е. в слое, наиболее богатом азотом, гумусом, калием. Несколько обособленное положение в изученном ряду почв занимают светло-серые лесные сильноподзоленные почвы. Копытень на этих почвах растет в искусственном насаждении ели в возрасте 60 лет. На поверхности почвы имеется мощный слой подстилки (A_0 0-5 см), в нижней части этот слой влажный, полуразложившийся. Гумусовый горизонт очень невелик (приложение, таблица 8).

В этом местообитании основная часть корневой системы копытня расположена в нижней части подстилки, гумусовом горизонте

и частично в горизонте A_2 . Единичные корни копытня проникают до глубины 10 см (A_2). Занимая минимальный по глубине слой почвы и подстилки, корни копытня в этом местообитании растут горизонтально на поверхности почвы, достигая значительной длины (30-40 см.)

С дальнейшим возрастанием мощности гумусового горизонта увеличивается глубина проникновения корней копытня в почву. На серых лесных сильнооподзоленных почвах (Лазарев, 1951 г.) корни копытня достигают глубины 15 см., но, так же как и в предыдущих местообитаниях, распределение основной части корневой системы ограничивается пределами гумусового горизонта (таблица 22).

На темносерых лесных почвах глубина проникновения корней в почву сильно возрастает. Корни копытня достигают глубины 30 см., но при этом не используют всей толщи гумусового горизонта (A_1 до 55 см.). Основная часть корней сосредоточена в первых 10 см. гумусового горизонта. Наиболее равномерное распределение гумуса, азота и калия по всему профилю гумусового горизонта и горизонта A_{1-2} в серых лесных почвах (приложение, таблица 8) влечет за собой и более равномерное распределение корней в пределах этих горизонтов.

На выщелоченных черноземах в искусственном насаждении ели корни копытня достигают максимальной глубины проникновения, занимая всю толщу гумусового горизонта (A_1 до 55 см.). Однако основная часть корневой системы расположена в первых 30 сантиметрах этого горизонта. Максимальное развитие корней наблюдается в первых пяти сантиметрах.

Таким образом, копытень европейский является наиболее

"непостоянным" растением в отношении глубины проникновения корневой системы. Во всех случаях распределение корней копытня определяется и ограничивается пределами гумусового горизонта. Максимальное развитие корней отмечается в слое почвы, наиболее богатой азотом, гумусом, калием, подвижным фосфором (приложение, таблица 9).

По данным М.К.Северцевой (1959 г.), в условиях Теллермановского опытного лесничества корневая система копытня увеличивает интенсивность ветвления при переходе от более влажных дубрав к сухим, что имеет большое значение для поддержания неизменного количества воды в надземных органах растения. Возможно, что изменение глубины проникновения корней копытня и равное направление роста связано с необходимостью иметь эквивалентную площадь питания, различную в зависимости от глубины гумусового горизонта и содержания элементов минерального питания.

Всасывающая часть корневой системы копытня образована придаточными корнями, возникшими в течение данного вегетационного периода, и отходящими от них боковыми корнями. Всасывающая часть корневой системы особи сосредоточена, главным образом, на последних годичных приростах корневища. Несмотря на небольшую глубину залегания корневой системы, в сезоны с резким колебанием условий увлажнения удается проследить (таблица 24) динамику распределения всасывающей части корневой системы (Смирнова, 1963г.).

Малый жизненный цикл монокарпического побега копытня европейского изучен довольно подробно (Leeman, 1927 г.; Серебряков, 1947 г.; Шик, 1953 г. и др.). Конус нарастания нового по-

бега закладывается ещё в период формирования почки предыдущего порядка, приблизительно в июле - августе. Затем он почти не изменяется в размерах и строении до весны. Его дифференциация начинается после отцветания материнского побега. Дальнейшее формирование протекает быстро, и в середине июня в почке можно наблюдать уже заложившиеся цветки.

Ряд авторов (Кожевников, 1929 г.; Алехин, 1947 г.; Серебряков, 1947 г.) указывают, что копытень при благоприятных условиях способен продолжать рост и формирование почек возобновления в течение зимы. Перенесенный в лабораторию с октября, он продолжает вегетировать и зацветает в январе (Демидова, 1950г. Шик, 1953г.). В природных условиях осенью часто удается наблюдать начало раскрытия почек, имеющих в течение лета плотно сомкнутые чешуи.

Обращает внимание очень раннее заложение и дифференциация цветка. К концу вегетационного периода цветок следующего года уже заканчивает формирование, вплоть до образования зародышевого мешка. Микроспорогенез в сентябре заканчивается у большинства цветков (Шик, 1953 г.). Весеннее распускание побегов начинается ещё под снегом (Серебряков, 1947 г.); появление новых зеленых листьев отмечается в марте - апреле. Цветущие экземпляры можно находить до середины мая, а плоды - до первых чисел июня. Мирмекохория у этого растения (^{цит. по Liptaa, 1938г.} Sernander, 1901 г.) впервые описана Сернандером и подтверждена многочисленными авторами (Liptaa, 1938 г.; Серебряков, 1947г.; Шик, 1953 г. и др.).

После опадания плодов у копытня начинает разрастаться почка в пазухе верхнего листа. Рост побега в длину начинается с середины апреля и продолжается в течение мая - июня. Интен-

Таблица 24

Сезонная динамика молодых корневых окончаний
копытня европейского

Место- положе- ние, годы	Месяцы - Пока- затели распре- деления корневых окончаний										
		М а й	Июнь 1 дек.	Июнь III дек.	Июль 1 дек.	Июль III дек.	Август 1 дек.	Август III дек.	Сентябрь 1 дек.	Сентябрь III дек.	Октябрь 1 дек.
Серебряно- прудское лес-во кв. 81.1961г.	а ^{х)}	12	12	-	15	-	15	12	-	-	-
	б ^{хх)}	2-3	3-4	-	9-11	-	2-3	2-4	-	-	-
	в ^{ххх)}	0-6	0-7	-	0-15	-	0-6	0-7	-	-	-
Подушкинское лес-во кв. 23.1962г.	а	7	8	-	10	9	12	-	6	9	12
	б	2-3	2-3	-	2-3	3	3	-	2-3	3-4	2-3
	в	0-6	0-6	-	0-6	0-6	0-8	-	0-6	0-8	0-6
Воронеж- ский запо- ведник кв. 353 1964 г.	а	-	9	-	17	-	22	-	-	-	-
	б	-	3-4	-	2-3	-	3-4	-	-	-	-
	в	-	0-7	-	0-10	-	0-11	-	-	-	-

х) а- наибольшая глубина проникновения корневой системы в почву;

хх) б- положение максимума суммы длин корней в почве;

ххх) в- положение основной части корневой системы в почве.

сивного роста падает с середины мая по конец июня. В июле рост замедляется, в основном, а в августе вполне заканчивается. Замедление роста в конце июня - начале июля совпадает с моментом заложения цветков в почках следующего порядка. Листья развернувшегося весной побега растут в течение конца апреля - мая. Они продолжают ассимилировать до осени, зимуя зелеными и сохраняя зеленую поверхность весной, т.е. существуя 14-16, а иногда и более месяцев (Diels, 1918 г.; Domin, 1955 г.; Серебряков, 1947 г.; Шик, 1953 г.; Горышина, 1967 г.). Новообразование корней у копытня начинается в первой половине июня (Крцов, 1951 г.), когда ростовые процессы в надземной сфере идут на убыль. Рост придаточных корней, новообразование и рост боковых продолжается в течение всего вегетационного периода и после его окончания, приблизительно, до января - февраля (Смирнова, 1966 г.). С этого времени в корневой системе начинают преобладать процессы отмирания и опробковения корней. Существование ростовых процессов в корнях копытня в течение зимы подтверждается многократно обнаруженными митозами (Смирнова, 1966 г.).

Обобщая данные различных исследователей и собственные наблюдения, можно отметить, что ростовые процессы в надземной и подземной сферах имеют волнообразный характер. Максимум роста в надземной части растения (рост стебля, листьев, опыление цветка и созревание плодов) соответствует минимуму в подземной, и наоборот. Корнеобразование начинается в июне, когда рост побега потел на убыль, и приблизительно в это время закладывается цветок. Его развитие продолжается в течение всей осени, рост же корневой системы можно наблюдать до января - февраля; т.е., корнеобразование и процессы заложения и развития цветка совпа-

дают. Учитывая все вышесказанное, мы получим картину практически непрерывного формообразования у копытня европейского.

Отдельные этапы большого жизненного цикла копытня были описаны различными исследователями (Velenovsky, 1907 г.; Domin, 1955 г.; Лапшина, 1928 г.; Саркисова-Федорова, 1929 г.; Серебряков, 1952 г. и др.). Наиболее подробно первые этапы жизненного цикла этого растения вплоть до цветения рассмотрены А. Леманом (Leeman, 1927 г.) и М.М. Шик (1953 г.). Эти исследователи изучили изменения копытня с возрастом, не учитывая возрастных состояний. Имея в виду, что при переходе к вегетативному размножению становится невозможно определить абсолютный возраст растения, дальнейшее рассмотрение жизненного цикла они не проводили.

Принцип выделения возрастных состояний позволяет описать жизненный цикл, не прибегая к определению абсолютного возраста особи. Выделение возрастных состояний в жизненном цикле копытня европейского проводилось в соответствии с классификацией Т.А. Работнова (1950 г. а.).

Жизненный цикл копытня европейского так же, как и у двух предыдущих видов, протекает по типу сложного жизненного цикла с онтогенетическими чертами. В течение жизненного цикла у копытня сменяется несколько генераций особей, причем эти особи биологически неравноценны.

Начинается жизненный цикл с особи семенного происхождения, имеющей в своём составе 1 ^{но}моподиально нарастающий побег — эпигеогенное корневище (Серебряков, Серебрякова, 1965 г.). Следующим этапом развития является система моноподиально нарастающих побегов, связанных с первичным побегом. При переходе в генеративное

состояние меняется характер нарастания побегов: нарастание моноподиальное сменяется симподиальным и одновременно с этим в жизнь растения как характерный процесс включается вегетативное размножение.

В процессе вегетативного размножения в генеративном периоде происходит отделение разветвленных побегов. Эти разветвленные системы побегов аналогичны системам парциальных кустов осоки и сныти, но структурно отличаются от них. С наступлением сенильного периода у копытня, как правило, происходит отделение неразветвленных участков корневищ, имеющих одну (редко больше) почку возобновления. Эти участки корневищ аналогичны одиночным парциальным кустам сенильного типа у *Carex pilosa* и *Aegopodium podagraria*.

Для обозначения частей растений, отделяющихся при вегетативном размножении у ряда корневищных растений, А.А.Уранов предложил ввести термин-парциаль. Парциалью, согласно А.А. Уранову, может быть названа всякая отделяющаяся часть растения, обладающая корневой системой, почками возобновления и способная к самостоятельному существованию. В таком понимании парциаль будет равноценна особи вегетативного происхождения. В частных случаях парциаль будет соответствовать системе парциальных кустов (сныть, осока), одиночному парциальному кусту (сныть, осока), разветвленному или неразветвленному участку корневища (копытень), партикуле (люцерна серповидная), вторичной особи (луговик дернистый) и др.

Особи копытня в генеративном периоде представлены разветвленными парциальными. Эти парциали, так же как и системы парциальных кустов осоки и сныти, неоднородны. Подобно двум

предыдущим видам, у копытня выделяются парциали возрастно более молодые и более старые.

Основным показателем, по которому определялась относительная молодость или старость генеративных особей, является направленность изменения длины годовичных приростов. Последний показатель характеризует изменение длины годовичных приростов корневища от наиболее старых частей к молодым. В этом отношении наблюдается три варианта: 1) величина годовичных приростов возрастает (положительная направленность, $\Delta a_{n+1} > \Delta a_n$); 2) величина годовичных приростов уменьшается (отрицательная направленность, $\Delta a_{n+1} < \Delta a_n$); 3) величина годовичных приростов остается, приблизительно, постоянной (нулевая направленность, $\Delta a_{n+1} \approx \Delta a_n$). Молодые генеративные растения характеризуются положительной, средневозрастные - нулевой и старые - отрицательной направленностью изменения длины годовичных приростов.

Придерживаясь классификации Т.А.Работнова (1950г.), в жизненном цикле копытня европейского мы выделили те же возрастные состояния, что и для двух описанных ранее длиннокорневищных видов: *Carex pilosa* и *Aegoropidium podagraria* (главы III, 1У).

1. Проростки.

В отношении времени прорастания семян копытня европейского не существует единого мнения. Большинство исследователей (Velenovsky, 1906 г.; Leeman, 1927 г.; Шик, 1953 г. и др.) указывает, что семена копытня прорастают весной, в середине апреля - начале мая.

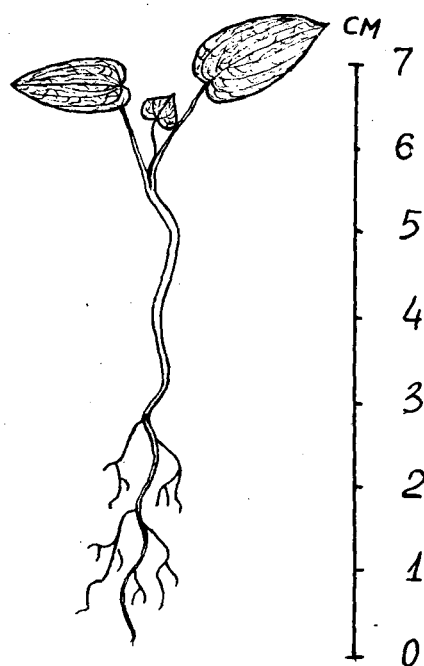


Рис.26. Проросток копытня европейского.

По данным Г.П.Рысиной (1967 г.), в лабораторных условиях и в природе семена этого растения прорастают в тот же год после созревания, в сентябре – октябре. Согласно этому исследованию, в природной обстановке в середине сентября семена копытня имели следующий вид: у них лопнула семенная кожура и появился кончик корешка длиной около 1 мм. В это время зародыш был уже полностью дифференцирован и заполнял семя по всей длине. Через 2 недели корешок достигает 11 мм длины, гипокотиль 3 мм, семядоли светло-зеленые, ещё заключены в семенную кожуру.

В дубравах Воронежского заповедника ранние этапы прорастания семян копытня были отмечены в середине апреля: семядоли были заключены в семенную кожуру, корешок не достигал 1 см. Однако это не исключает возможности прорастания или прохождения первых этапов прорастания части семян осенью.

Прорастание семян копытня совершается по надземному типу. Проростки копытня обычно встречаются в больших количествах среди материнских растений в ненарушенном покрове, причем обильное прорастание семян удавалось неоднократно наблюдать как в дубравах Воронежской области, так и в широколиственных лесах других областей.

Указание на пониженное семенное возобновление этого вида (Кожевников, 1929г.) кажется ошибочным. Ярко-зеленые, овальные, острые на ^{верхушке} ~~семенах~~ семядоли в начале мая имеют, в среднем, 8-10 мм длины и 4-5 мм ширины. Гипокотиль достигает 2-3 см, главный корень – 3-4 см. На главном корне возникают боковые корни 1 порядка в числе 2-4, иногда появляются боковые корни 2 порядка (рис.26). Гипокотиль в конце вегетационного периода изгибается, проросток принимает форму приподнимающегося побе-

га (Шик, 1953г.; Рысина, 1967 г.). Гипокотиль составляет первое звено будущего корневища (Velenovsky, 1906 г. Leeman, 1927 г.; Шик, 1953г.; Голубев, 1956 г.; Рысина, 1967 г. и др.).

Осенью почка возобновления проростка имеет 2-3 листовых зачатка: ^{ру}на^{ру}ный чешуевидный, опушенный, закрывающий почку снаружи, и 1-2 ^{внутренних} зачатка (Leeman, 1927 г.; Шик 1953г.). Проросток копытня зимует с зелеными семядолями, которые желтеют и отмирают в течение 2-го вегетационного периода.

2. Ювенильные растения.

Первый срединный ассимилирующий лист у копытня развивается на второй год жизни-растение переходит в ювенильное состояние (рис.27).

Ювенильные растения копытня характеризуются наличием 1 ассимилирующего листа и 2-3 чешуевидных, появлением придаточных корней на гипокотиле и корневище. длина и диаметр корней заметно отличается от корней взрослого растения (таблица 25). У ювенильного растения сохраняется главный корень с системой боковых корней и гипокотиль. Изгиб гипокотилия становится всё более заметным. Ювенильное состояние продолжается у копытня 2-3 года. Абсолютный возраст растения подсчитывается по годичным приростам (Шик, 1953 г.).

3. Имматурные растения.

На 3-4 год жизни у копытня из верхушечной почки возникают 2 срединных ассимилирующих листа, что характеризует переход копытня в имматурное состояние (рис.28).

В этом состоянии впервые появляются признаки взрослого растения - 2 ассимилирующих листа. Но наряду с этим небольшие

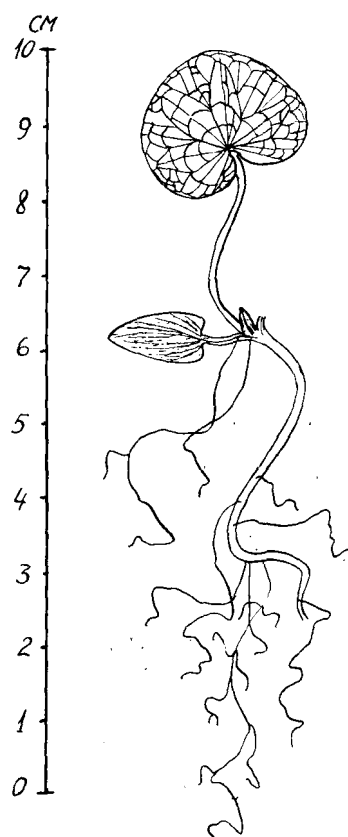


Рис. 27. Ювенильное растение копытня европейского.

Основные показатели возрастных состояний у копытня европейского

Локализация воз- растных со- стояний	Возрастные состояния	Квентиль- ные	Имматур- ные	Молодые вегета- тивные	Г е н е р а т и в н ы е			Старые вегета- тивные	Сенильные
					Молодые	Средне- возраст- ные	Старые		
Количество ^{листных} средних листьев у одного побега		1.0 $\pm$ 0.0	2.0 $\pm$ 0.0	2.0 $\pm$ 0.0	2.0 $\pm$ 0.0	2.00 $\pm$ 0.0	2.0 $\pm$ 0.0	1.56 $\pm$ 0.01	1.12 $\pm$ 0.12
Длина пластинки листа, см.		1.88 $\pm$ 0.03	3.72 $\pm$ 0.02	3.98 $\pm$ 0.04	4.25 $\pm$ 0.01	4.72 $\pm$ 0.05	4.10 $\pm$ 0.03	2.75 $\pm$ 0.04	2.14 $\pm$ 0.02
Ширина пластинки листа, см.		2.46 $\pm$ 0.02	4.24 $\pm$ 0.02	5.10 $\pm$ 0.03	5.78 $\pm$ 0.01	6.48 $\pm$ 0.03	5.94 $\pm$ 0.02	3.49 $\pm$ 0.02	2.66 $\pm$ 0.04
Длина черешка, см		3.96 $\pm$ 0.01	4.34 $\pm$ 0.03	5.13 $\pm$ 0.03	7.07 $\pm$ 0.02	8.34 $\pm$ 0.01	7.33 $\pm$ 0.02	4.76 $\pm$ 0.03	3.82 $\pm$ 0.02
Количество годовичных приростов у особи		2.58 $\pm$ 0.03	3.58 $\pm$ 0.02	7.52 $\pm$ 0.04	9.27 $\pm$ 0.1	13.6 $\pm$ 0.1	10.2 $\pm$ 0.08	5.7 $\pm$ 0.10	3.8 $\pm$ 0.03
Количество почек возобновления у особи		1.0 $\pm$ 0.0	1.0 $\pm$ 0.0	2.0 $\pm$ 0.02	2.50 $\pm$ 0.03	4.80 $\pm$ 0.02	2.87 $\pm$ 0.03	1.25 $\pm$ 0.02	1 $\pm$ 0.0
Длина одного годович- ного прироста см		0.60 $\pm$ 0.01	0.66 $\pm$ 0.01	0.70 $\pm$ 0.02	1.35 $\pm$ 0.03	2.08 $\pm$ 0.1	1.48 $\pm$ 0.04	1.32 $\pm$ 0.03	0.97 $\pm$ 0.01
Количество корней у одного годовичного прироста		1.04 $\pm$ 0.01	1.45 $\pm$ 0.2	1.66 $\pm$ 0.04	1.89 $\pm$ 0.02	2.01 $\pm$ 0.04	1.94 $\pm$ 0.03	1.27 $\pm$ 0.02	1.17 $\pm$ 0.05
Количество семян у одного плода		-	-	-	11.6 $\pm$ 0.02	16.2 $\pm$ 0.01	11.0 $\pm$ 0.02	-	-
Количество плодов у одной особи					1.5 $\pm$ 0.03	2.4 $\pm$ 0.02	1.2 $\pm$ 0.01		
Семенная продуктив- ность особи		-	-	-	17.40	38.88	13.2	-	-
Абсолютный возраст особи, годы		2.18 $\pm$ 0.01	3.58 $\pm$ 0.02	5.92 $\pm$ 0.01	6.02 $\pm$ 0.01	-	-	-	-
Условный возраст особи, годы		-	-	-	6.57 $\pm$ 0.03	7.58 $\pm$ 0.04	7.01 $\pm$ 0.03	5.02 $\pm$ 0.02	3.50 $\pm$ 0.01
Направленность изменения величи- ны годовичного при- роста		-	-	-	+	0	-	-	-

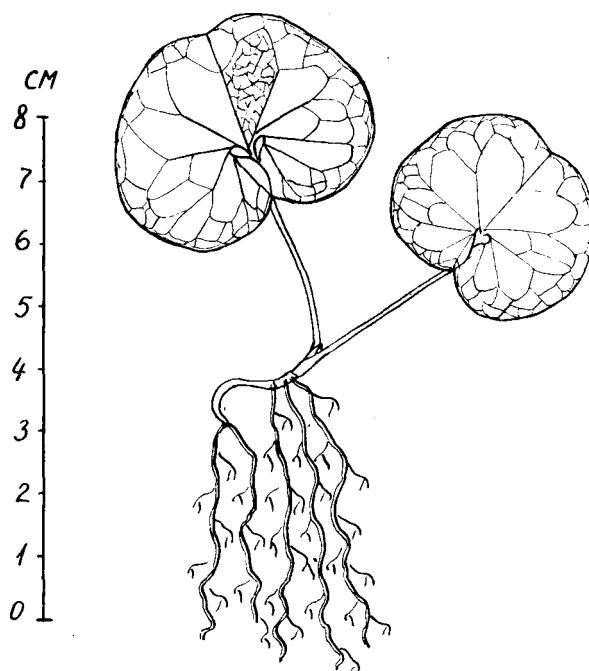


Рис. 28. Имматурное растение копытня европейского.

размеры листьев, корневища и корней, малое количество корней и небольшая глубина проникновения в почву (таблица 25), участие гипокотили в составе корневища – всё это сближает растения такого типа с ювенильными особями. В имматурном возрастном состоянии растение пребывает до 5-6 лет.

4. Молодые вегетативные растения.

Особи в этом возрастном состоянии обладают уже в значительной степени признаками взрослых растений.

Листья их лишь немногим меньше взрослых. В этом состоянии растение начинает ветвиться: боковые ветви образуются из пазушных почек чешуевидных листьев (рис. 29).

Однако, наряду с признаками взрослых растений у молодых вегетативных особей копытня наблюдаются некоторые признаки молодости: довольно часто в составе корневища сохраняется гипокотиль, в это время корневище нарастает моноподиально.

Как правило, копытень зацветает на 6-7 год жизни, однако на вырубках или в культуре наблюдаются 4-5-летние цветущие экземпляры. После отцветания первого цветка кончается моноподиальный рост растения, трогаются в рост пазушная почка верхнего листа, замещающая собой главную ось. У молодых генеративных растений гипокотиль обычно не сохраняется. Он разрушается вместе с первыми приростами корневища, и абсолютный возраст растения в это время определить уже не удастся.

5. Молодые генеративные растения.

В эту группу входят растения как семенного (рис.30), так и вегетативного происхождения. Особи копытня в этом возрастном состоянии уже образуют небольшую куртинку. Боковые ветви, воз-

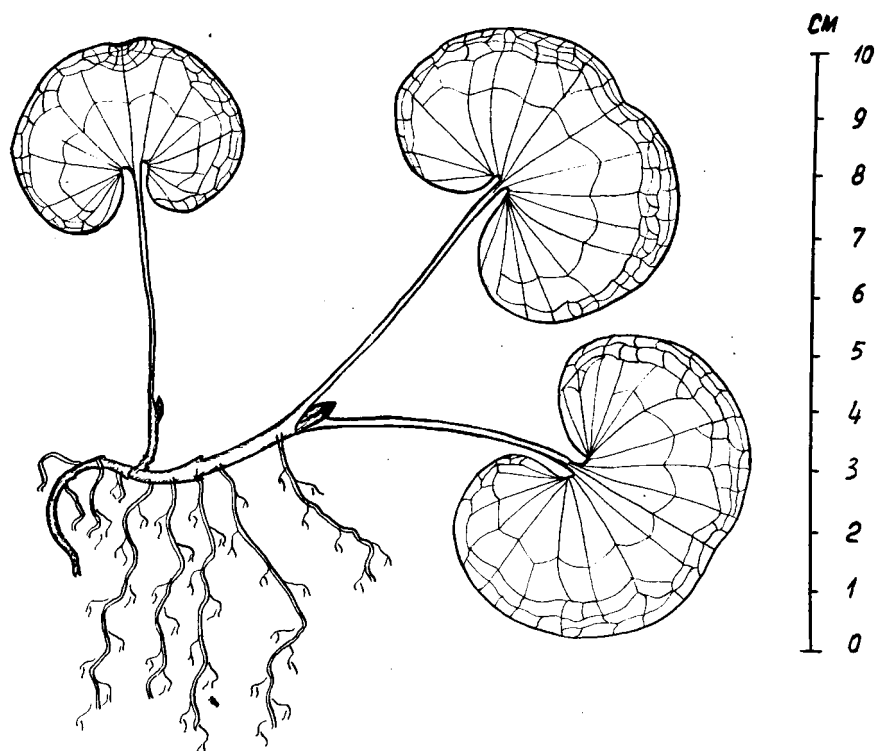


Рис. 29. Молодое вегетативное растение
копытня европейского.

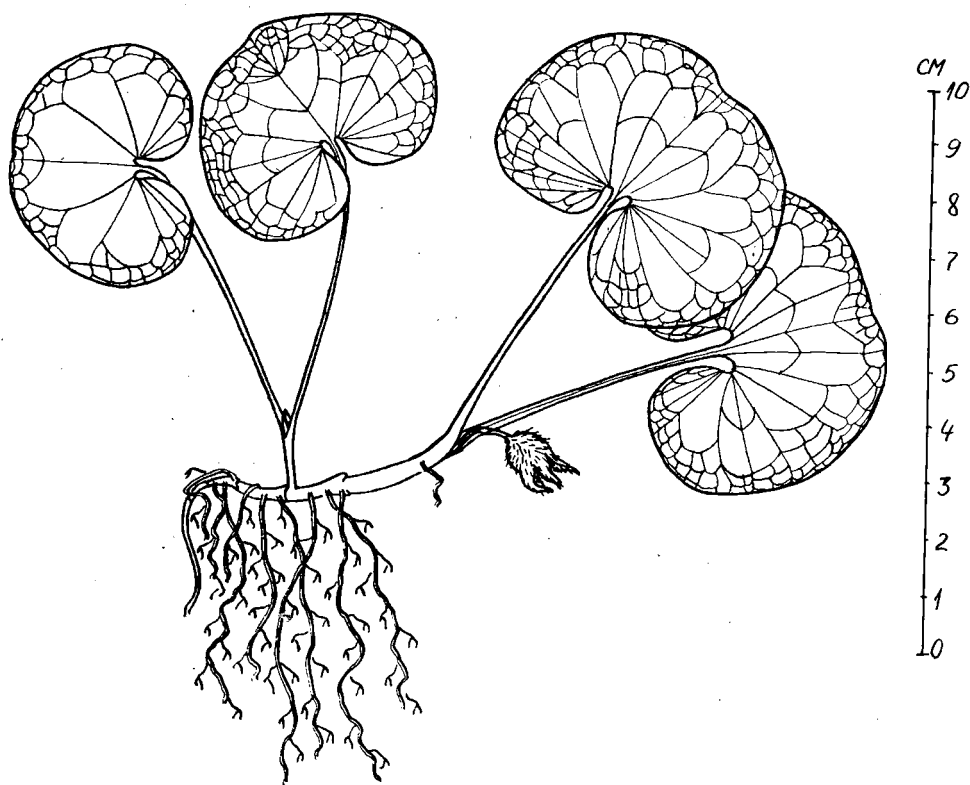


**Рис. 30. Молодое генеративное растение
копытня европейского.**

никающие из пазушных почек чешуй, направлены почти под прямым углом к материнскому корневищу. Вегетативное размножение осуществляется путем деления первоначальной особи на ряд разветвленных парциалей. Вследствие особенностей образования боковых побегов, новые особи копытня, с одной стороны, распространяются по периферии вперед, а с другой - постоянно возникают внутри исходной куртинки, что делает скопления копытня очень компактными (Зозулин, 1959 г.).

Основным признаком этого возрастного состояния является положительная направленность изменения величины годичного прироста (рис. 31). Корневище у таких особей имеет обычно 2-3 почки возобновления. Размеры листьев, корневищ, длина и количество корней у молодых генеративных особей несколько увеличиваются по сравнению с молодыми вегетативными (таблица 25).

6. Средневозрастные генеративные растения.

Эта группа состоит исключительно из особей вегетативного происхождения, характеризующихся наибольшей мощностью развития. Значительно увеличивается в этой группе степень разветвленности корневищ (количество почек возобновления), длина годичных приростов, количество корней, размеры листьев (таблица 25). В этой группе наблюдается наибольшая семенная продуктивность особи. Однако по сравнению с молодыми вегетативными растениями у средневозрастных особей, наряду с наибольшей мощностью развития, наблюдаются первые признаки старения (рис. 32).

Средневозрастные генеративные особи характеризуются: наибольшей средней величиной годичного прироста, наибольшим количеством почек возобновления, однако направленность измене-

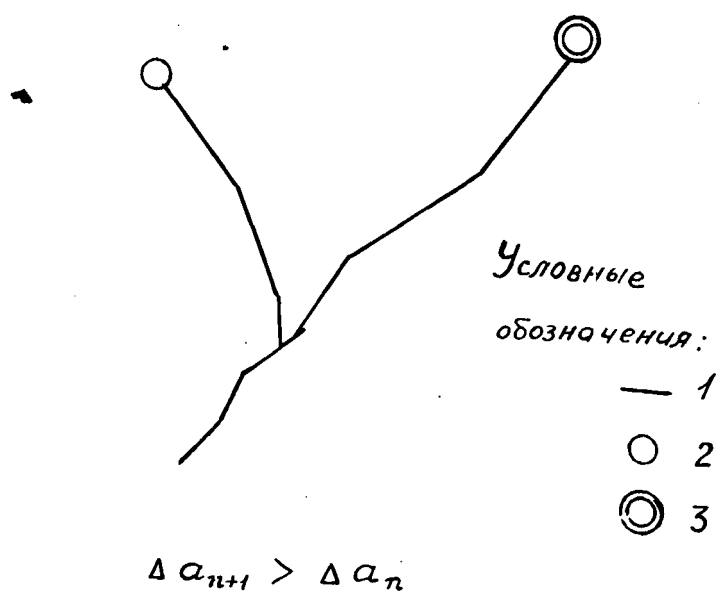


Рис. 31. Строение молодой генеративной особи копытня европейского.

Условные обозначения: 1 - годичный прирост корневища, 2- вегетативный побег, 3 - генеративный побег.

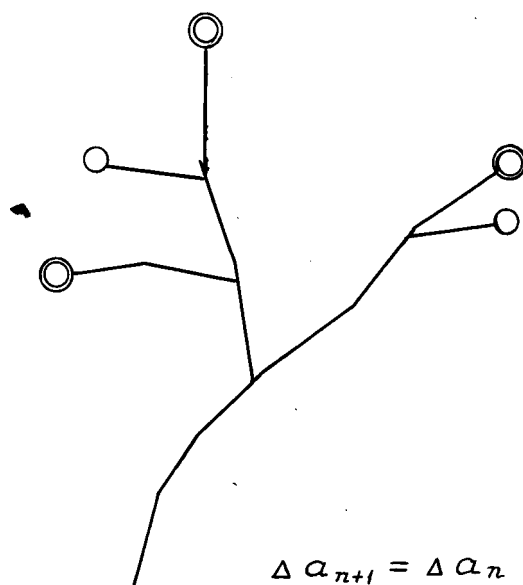


Рис. 32. Строение средневозрастной генеративной особи копытня европейского.

Условные обозначения см. рис. 31.

ния величины годичного прироста нулевая. Растение достигло максимального развития, дальнейшее увеличение невозможно. Условный возраст ~~в~~ среднем достигает 7-8 лет, иногда встречаются особи до 10-12 лет.

7. Старые генеративные растения.

В этом возрастном состоянии все отчетливее проявляются признаки старения особи. Вновь образующиеся годичные приросты, как правило, меньше предшествующих, направленность изменения величины годичного прироста - отрицательная (рис. 33). Корневище теряет упругость, местами сморщивается и чернеет. Резко уменьшается количество живых корней. Кроме того, уменьшается количество почек возобновления, ~~размеры листьев, количество корней, семенная продуктивность~~, размеры листьев, количество корней, семенная продуктивность (таблица 25).

В течение генеративного периода у *Asarum europaeum* при пониженной жизненности наблюдаются перерывы в цветении. Среди вторично вегетативных особей выделяются те же группы, что и среди генеративных. Различие в соответствующих группах (например, средневозрастные вегетативные и средневозрастные генеративные) наблюдается только в присутствии или отсутствии цвет^ков, поэтому описание групп вторично вегетативных особей не приводится.

8. Старые вегетативные особи.

Это возрастное состояние знаменует переход к сенильному периоду. Особи в этом возрастном состоянии представлены неветвистыми или мало ветвистыми парциалами (рис. 34), причем некоторые почки возобновления развивают по 1 срединному assi-

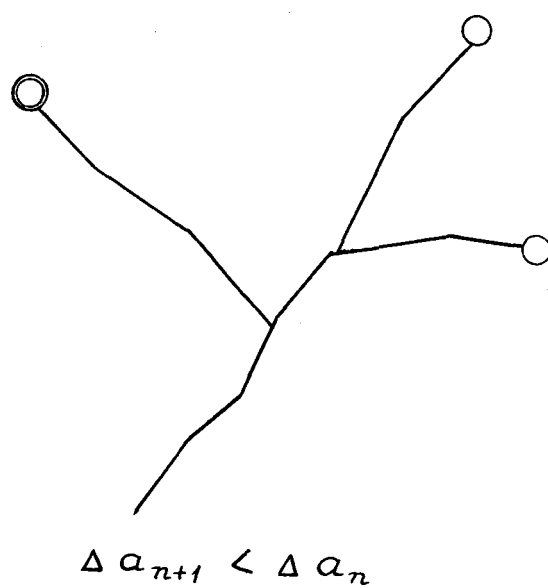


Рис. 33. Строение старой генеративной особи копытня европейского.

Условные обозначения см. рис. 31.

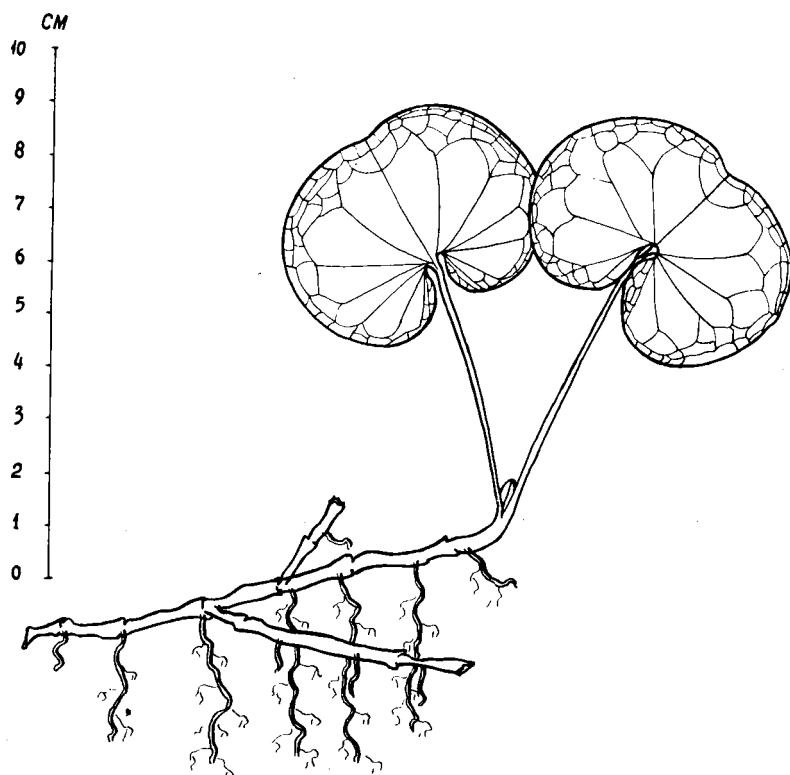


Рис. 34. Старое вегетативное растение копытня европейского.

милирующему листу. Размеры листьев, размеры и количество годовых приростов и корней резко уменьшаются по сравнению с генеративными растениями (таблица 25).

Особенно заметно уменьшается количество корней. Корневище теряет упругость, сморщивается, местами наблюдается разрушение покровных тканей.

9. Сенильные растения.

При переходе к старческому периоду при вегетативном размножении образуются дочерние особи, имеющие в своем составе всё меньшее и меньшее количество годовых приростов. Отделяющиеся участки корневищ неразветвленные, обычно имеют одну почку возобновления. В сенильном состоянии особи копытня представлены небольшими участками корневищ, у которых почти полностью отсутствуют живые корни, а единственный ювенильного типа лист развивается из пазушной почки чешуевидного листа (рис.35). Размеры листа и корневищ у этих растений очень невелики, условный возраст равен 3-4 годам (таблица 25).

Абсолютный возраст особей копытня, возникших вегетативным путем, нам установить не удалось. Для каждого возрастного состояния вегетативного происхождения был определен условный возраст. Изменение условного возраста, как и для двух предшествующих видов, происходит по одновершинной кривой, максимум которой отмечается в средневозрастном генеративном состоянии. Такое изменение условного возраста ещё раз свидетельствует о том, что его следует рассматривать как возрастной признак, отражающий отношение процессов новообразования и отмирания метамерных структур (годовых побегов у копытня).

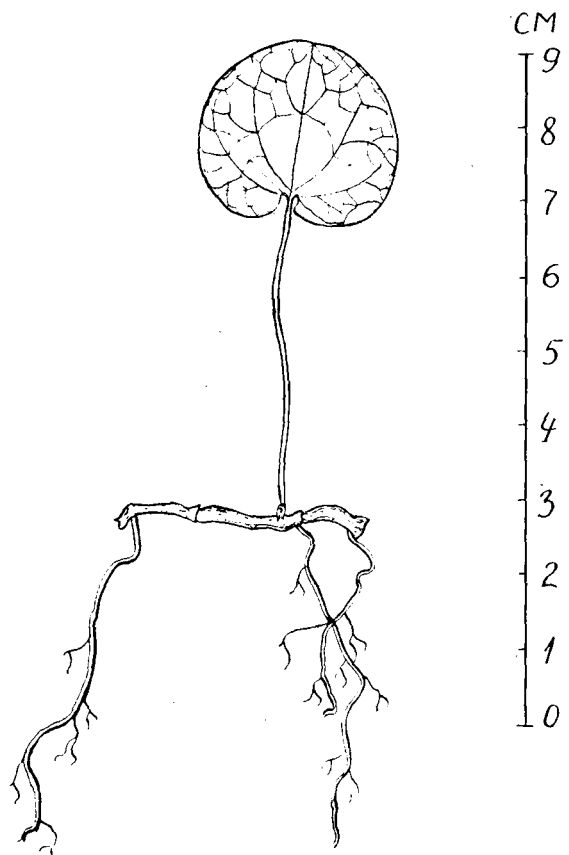
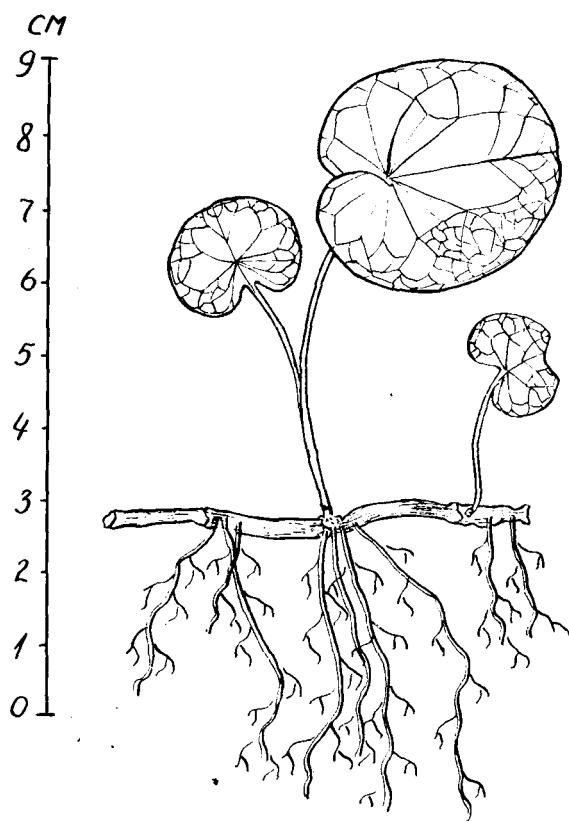


Рис. 35. Сенильные растения копытня европейского.

Однако, используя условный возраст, можно попытаться определить как и для двух предыдущих видов, минимальную продолжительность жизненного цикла этого растения. Предварительно необходимо рассмотреть некоторые особенности вегетативного размножения.

Вегетативное размножение у копытня начинается в генеративном периоде и сопровождается усилением вегетативной и генеративной мощи растения. При этом вследствие отмирания некоторых наиболее старых участков корневищ, процесс увеличения числа особей совершается путем деления материнской многопобеговой особи на две или несколько дочерних.

Дочерние особи, образуемые при вегетативном размножении, могут быть того же возрастного состояния, перейти в следующее или "вернуться" к предыдущему. Возможные варианты вегетативного размножения изображены на схеме (рис. 9).

Материнская особь, приступающая к вегетативному размножению, как правило, включает участки с разной направленностью изменения величин годовых приростов.

Если от средневозрастной материнской особи отделяется дочерняя, которая характеризуется возрастающей величиной годовых приростов от наиболее старой части корневища к молодой (рис. 36), то наблюдается "омоложение", правда, весьма незначительное. Такое отделение, возможно, стимулирует вновь возникшую дочернюю особь разгивать более мощные годовые приросты, и хотя бы некоторое время оставаться в молодом генеративном состоянии.

Если у отделившейся особи направленность изменения величин годовых приростов остается такой же, как у материнской (рис. 36), то наблюдается обычное дробление, не сопровожда-

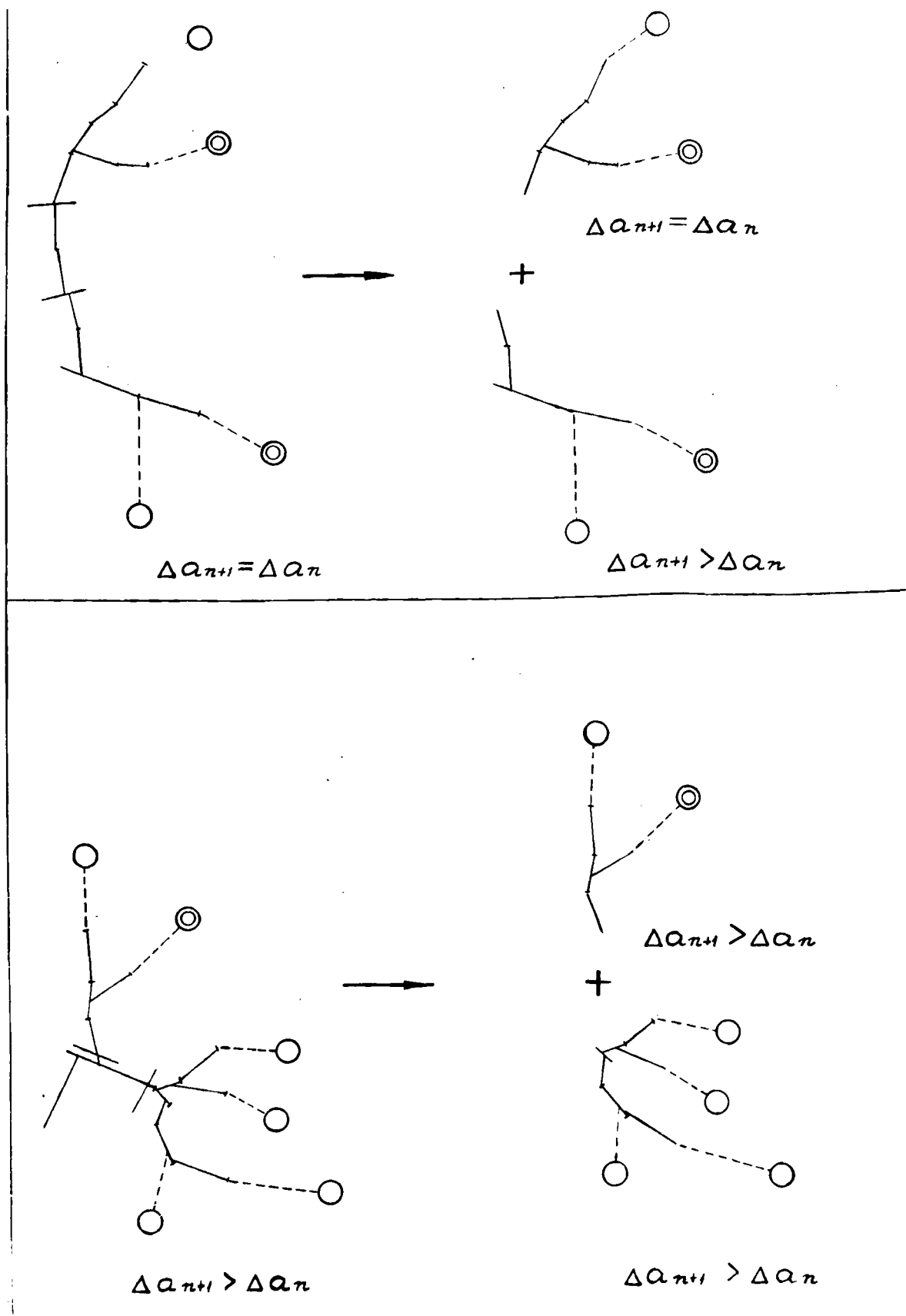


Рис. 36. Схема вегетативного размножения копытня европейского.
 Условные обозначения см. рис. 31.
 Поперечными линиями показаны отмершие участки корневища.

щееся каким-либо "омоложением". Однако и в этом случае вегетативное размножение приводит к увеличению продолжительности генеративного периода в жизни растения (см. главы III, IV). Все дочерние особи могут быть одного возрастного состояния или относиться к разным возрастным состояниям.

При переходе к сенильному периоду характер вегетативного размножения у копытня резко меняется. Происходит отделение неразветвленных парциалей, состоящих из нескольких, реже одного, годовичных приростов.

Используя особенности вегетативного размножения, можно попытаться определить минимальную продолжительность жизненного цикла. Предположим, что при вегетативном размножении дочерние особи не претерпевают никакого омоложения, не остаются в том же возрастном состоянии, что и материнская, а переходят в следующее возрастное состояние. Такое предположение наиболее вероятно для старческого периода.

Если принять это условие, то минимальная продолжительность жизненного цикла будет равна продолжительности жизни растения до начала вегетативного размножения плюс продолжительность жизни каждого возрастного состояния после перехода к вегетативному размножению.

Произведя подобные вычисления (таблица 25), можно установить, что минимальная продолжительность большого жизненного цикла копытня европейского приблизительно равна 35–40 годам.

Однако учитывая особенности вегетативного размножения копытня, при котором, как и у двух рассмотренных ранее видов, происходит повторение особей одного и того же возрастного состояния, а возможно и частичное их "омоложение", можно заключить, что действительная продолжительность жизненного цикла этого

растения в исследованных местообитаниях превышает вычисленную.

Как указывалось выше, копытень европейский вместе с рассмотренной ранее осокой волосистой входит в комплекс неморальных видов (Лавренко, 1930г.; 1938 г.; Lippmaa, 1938 г.; Клеопов, 1941 г.) и по своему распространению и экологическим требованиям тесно связан с широколиственными лесами.

Большинство авторов относит *Asarum europaeum* к длиннокорневищным растениям (Серебряков, 1951г.; Шик, 1953г.; Зозулин, 1955 г.; Голубев, 1957 г. и др.), однако по строению особей он ближе к короткорневищным (подробнее см. главу УШ).

Особи копытня во взрослом состоянии состоят из однородных элементов и в связи с этим у них отсутствует четкое разделение функций между отдельными частями особи. Такое строение особи определяет меньшую самостоятельность отдельных её частей (отдельных побегов в разветвленных парциалах) и более медленное распространение особи.

ВЫВОДЫ.

1. При изучении копытня европейского, так же как и для описанных ранее длиннокорневищных видов, оказалось возможным применить классификацию возрастных состояний Т.А.Работнова (1950г. а.).

2. Развитие этого вида, как и двух рассмотренных ранее, совершается по типу сложного жизненного цикла с онтогенетическими чертами, старение в котором осуществляется в серии сменяющих друг друга особей. Рассматриваемый вид проявляет те же особенности вегетативного размножения, что и два предыдущих.

3. Особи копытня структурно отличны от особей осоки во-

лосистой и сныти и представлены во взрослом состоянии многопобеговыми парциалами.

В течение жизненного цикла они проходят следующие этапы развития: первичный побег - разветвленный первичный побег - многопобеговые парциали - однопобеговые парциали сенильного типа.

4. Минимальная продолжительность жизненного цикла копытня европейского в исследуемом местообитании, приблизительно, равна 35-40 годам.

ГЛАВА У1.

НЕКОТОРЫЕ БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ,
ХАРАКТЕРНЫЕ ЧЕРТЫ ВОЗРАСТНЫХ СОСТОЯНИЙ
ПРОЛЕСКИ СИБИРСКОЙ (*Scilla sibirica*
Andr.) И ЕЕ ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ.

Пролеска сибирская — луковичный геофит со своеобразным ритмом развития. Она обладает небольшим ареалом по сравнению с ареалами рассмотренных ранее обитателей травяного яруса широколиственных лесов.

Впервые этот вид был описан под именем *Scilla sibirica* в 1804 году (Andrews, 1804 г.) по культурным экземплярам. Автор указывает, что данный вид распространен в Сибири. Редонте (Redonte, 1807 г.) сначала поместил этот вид под именем *Scilla amoena* L., впоследствии дал ему название *Scilla serotina*, причем в качестве местообитания приводит Константинополь. Как выяснилось впоследствии, ни в Сибири, ни в Константинополе эта пролеска не растёт.

Первоначальные ложные указания и последующие смещения вида с другими привели к тому, что в настоящее время не легко установить его истинный ареал, тем более, что во многих местах Западной Европы вид одичал из культуры (Hegi, 1909 г.; Гроссгейм, 1927 г.).

По Б.Д. Клеопову (1941 г.), пролеска сибирская имеет два изолированных ареала. Первый находится в циркумэвксинских странах: Крым, Кавказ, Малая Азия и Балканы; второй — в лесостепной и отчасти степной зонах Европейской части СССР. В последнем ареале местонахождения распределены неравномерно, имеются отдельные точки к западу от Днепра и Приазовья.

Остальные авторы (Шмальгаузен, 1897 г.; Любиценко и Бульф, 1926 г.; Гроссгейм, 1927 г., 1935 г.) относят все местонахождения *Scilla sibirica* Andr. к одному ареалу.

В пределах Европейской части СССР этот вид распространен в следующих районах: Ладого-Ильменском (редко, одичало), Верхне-

Волжском (редко, одичало), Верхне-Днепровском, Средне-Днепровском, Волжско-Донском, Причерноморском, Нижне-Донском и в Крыму (Флора СССР, т.1У). На Кавказе типичная *Scilla sibirica* встречается только на севере, в предгорьях, сменяясь в горах особой кавказской формой *Scilla sibirica* v. *gracilis*. Эта горная форма, согласно А.А. Гроссгейму (1927 г.), является параллельной типичной форме равнинных лесов, и первоначальной, а равнинная форма — производной.

Карта ареала в известной нам литературе отсутствует.

Этот вид входит в комплекс кверцетальных светолюбивых элементов и связан в своем происхождении, главным образом, с плиоценовыми субксерофильными дубравами особенно в восточной циркумэвксинской части Средиземноморья (Клеопов, 1941 г.; Зозулин, 1955 г.). После уничтожения или отступления глубоко тенистых ценозов тургайской лесной флоры Европейской провинции в результате влияния оледенений в начале четвертичного периода появилась возможность миграции на север наиболее пластичных видов средиземноморской лесной флоры (Клеопов, 1941 г.). Наиболее вероятным временем заселения Европейской равнины СССР лесными субсредиземноморскими элементами Д.Д. Клеопов (1941 г.) считает послерисский период.

Точку зрения о рисс-вюрмском возрасте субсредиземноморских реликтов широколиственных лесов на Русской равнине поддерживают многие авторы (Лавренко, 1938 г.; Гричук, 1950г.; Зозулин, 1955г. 1957г.).

Почти все циркумэвксинские лесные виды (*Scilla sibirica*, *Corydalis marschalliana* и др.) принадлежат к светолюбам и на Европейской равнине СССР приурочены, в основном, к изреженным

дубравам на солнечных склонах, солодах или каменистых почвах, а также к опушкам и зарослям кустарников (Клеопов, 1941 г.).

Основной район распространения указанных выше видов находится в степной и, отчасти, лесостепной зонах Европейской части СССР. Однако некоторые виды (*Corydalis marschalliana*, *Dentaria quinquefolia*) не только проникли в зону широколиственных лесов, но и в отдельных пунктах достигли её северной границы.

В дубравах степной и лесостепной зон пролеска сибирская является доминирующим видом среди весенних эфемероидов (временный доминант, по В.В. Алехину 1951 г.), создавая рано весной сине-голубой аспект (Келлер, 1921 г., 1923 г.; Алехин, 1951 г.; Матвеева, 1954 г.; Ремезова, 1961 г.; Скрипчинский, 1964 г.).

В Воронежском заповеднике пролеска произрастает в коренных дубовых насаждениях, в осинниках, сосняках с дубом, пойменных ольшаниках и на луговых полянах.

Пролеска сибирская является синантным луковичным эфемероидом с коротким периодом вегетации. Взрослое растение обычно имеет два - три зеленых листа с пластинками широко-линейными, кверху расширяющимися, на верхушке островатыми и с колпачком. Расширенные основания листьев заключены в луковице.

Луковица пролески имбрикатного типа, образована расширенными и утолщенными основаниями средних ^и листьев и низовыми чешуевидными листьями. Луковица взрослого растения содержит обычно 20-30 чешуй, однако их количество, а также размеры луковицы не являются постоянными даже для взрослых растений и не могут служить видовым признаком, вопреки утверждению А.А. Ахвердова (1956 г.).

Наружные чешуи луковицы сухие, пленчатые, с почти полностью использованными запасами питательных веществ, внутренние мясистые, светлые, содержат сахара (Ахвердов, 1956 г.). Наличие крахмала в качестве основного запасного вещества луковиц является отличительным признаком всех пролесок секции *Euscilla* Backer (Chouard, 1926 г.), в которую входит *Scilla sibirica*.

Ежегодно у луковиц пролески отмирают наиболее старые наружные чешуи и закладывается одна, редко больше почек возобновления.

Пролеска нарастает моноподиально в течение почти всей жизни; цветоносы, обычно два - три, закладываются в пазухах ассимилирующих листьев. Корневая система пролески состоит исключительно из придаточных корней, расположенных по наружному кругу донца. Корни небольшие (см. таблицу 16), неветвящиеся, однолетние, с большим количеством корневых волосков.

Начало вегетации пролески сибирской наблюдается в разные сроки в соответствии с колебаниями температур ранней весной. Для дубрав юго-востока России многочисленные исследователи (Келлер, 1921г., 1923 г.; Скрипчинский и Скрипчинский, 1960г., 1961г., 1965 г.; Горышина, 1963г., 1964 г. и др.) указывают конец марта - начало апреля.

Интересны наблюдения, проведенные Т.К.Горышиной (1964г.) над этим растением в период, предшествующий началу вегетации, в дубраве "Лес на Ворскле". В условиях сильно затянувшейся весны, при температуре около 0°C и снеговом покрове глубиной до 50-ти сантиметров удалось наблюдать позеленение ростков пролески сибирской. Эти данные говорят о возможности подснежного роста у пролески, на что в своё время указывал А.Е.Кожеевников, 1931г.).

Следует заметить, что установление подснежного роста у ряда эфемероидов (Любименко и Вульф, 1926 г.; Кожевников 1931г.), вероятно, не может свидетельствовать в пользу их аркто-альпийского происхождения (Скрипчинский и Скрипчинский, 1961г.; Горышина, 1963г.).

Многолетние фенологические наблюдения, проводившиеся в Воронежском заповеднике (Гоббе, 1964 г.), дают четкую картину зависимости прохождения различных фаз пролески сибирской от погодных условий (см. приложение, таблица 10).

От начала весеннего роста пролески до полного отмирания надземных органов проходит немногим более двух месяцев. Созревание семян и начало массового отмирания листьев пролески в дубравах юго-востока России наблюдается в середине – конце мая, полное отмирание листьев – в начале июня.

Отмирание корней происходит значительно раньше, во время массового цветения пролески сибирской (таблица 26). В момент массового цветения и созревания семян в подземной сфере у некоторых растений образуются вытягивающие корни.

Наличие вытягивающих (контрактивных) корней в роде *Scilla* было впервые описано Римбахом (Rimbach, 1898 г.) у пролески двулистной (*Scilla bifolia* L.). Вытягивающие корни у пролески сибирской были впервые описаны Б.А. Келлером (1921 г.). Образование контрактивных корней по Б.А. Келлеру (1921 г.), обеспечивает вытягивание луковиц в непромерзающий слой почвы.

Римбах выдвинул довольно оригинальную гипотезу развития контрактивных корней. По его мнению, их образование регулируется балансом питания: чем глубже залегают подземные органы и больше пластических веществ требуется для выхода листьев на

Таблица 26

Некоторые показатели сезонного ритма роста пролески сибирской

Показатели ритма роста	Появление ростков на по- верхно- сти почвы	Начало цвете- ния	Начало массо- вого цвете- ния	Конец массово го цве- тения	Отмира- ние ли- стьев и созрева- ние семян	Отми- рание питаю- щих корней	Начало разви- тия тяги- вающих корней	Полное разви- тие тяги- вающих корней	Отмира- ние тяги- вающих корней	Появление новых питаю- щих корней	Выход рост- ков из лукови- цы
Годы наблю- дений											
1964 год	-	15.1У	21.1У	29.1У	2.У1	25.1У	7.У	30.У	25.УП	20.УШ	2.Х
1965 год	30.Ш	9.1У	16.1У	26.1У	30.У	20.1У	2.У	25.У	15.УП	25.УШ	30.1Х

поверхность, тем меньше шансов на образование вытягивающих корней.

В некоторых экспериментах было показано (Galil, 1958 г.), что образованию вытягивающих корней у геофитов способствуют резкие колебания условий внешней среды, такие как: изменение температуры и влажности почвы, аэрации, освещенности и т.д. Вытягивающие корни являются тонкими индикаторами интенсивности действующих факторов и образуются в естественных условиях у поверхностно расположенных луковиц. При достаточном углублении луковиц вытягивающие корни не образуются, однако, они могут вновь возникать, если луковицы окажутся "поверхностными" в физиологическом смысле (Galil, 1958 г.), т.е. будет резко меняться интенсивность действующих факторов окружающей среды.

Фенология развития вытягивающих корней у пролески сибирской подробно описана В.В. Скрипчинским и Л.Д. Максименко (1950г.) в дубравах Ставропольского края.

Выше уже отмечалось, что возникновение вытягивающих корней у молодых нецветущих луковиц наблюдается в начале – середине мая (таблица 26). Корни эти значительно отличаются по размерам от питающих корней. Обычно толщина вытягивающего корня достигает диаметра луковицы или изредка превышает его. По нашим наблюдениям, в дубравах Воронежского заповедника у молодых луковиц образуется обычно один – два вытягивающих корня. Рост вытягивающих корней происходит в течение мая – начале июня. Полностью процесс вытягивания луковиц заканчивается к середине июля, затем вытягивающие корни отмирают.

Как уже отмечалось, образование вытягивающих корней наблюдается у молодых растений в течение нескольких лет, а затем, после достижения луковицей определенной глубины, прекращается.

Однако, нам не раз удавалось наблюдать образование вытягивающих корней у взрослых луковиц, оказавшихся на поверхности почвы, обычно, на пороях различных копытных. В таких случаях вытягивающие корни развивались в больших количествах, и при достаточной влажности почвы луковицы в течение вегетационного периода углублялись на несколько сантиметров.

Развитие вытягивающих корней у взрослых экземпляров пролески сибирской было отмечено Вл.В. Скрипчинским (1964 г.). В период активной деятельности вытягивающих корней, в конусе нарастания у пролески заметных изменений не наблюдается.

Можно считать, что у взрослых луковиц этого растения летний покой, который выражается в отсутствии видимых признаков роста, протекает примерно с начала июня до начала — середины июля. В связи с формированием вытягивающих корней у молодых луковиц летний покой оказывается неполным.

Начиная с конца июля, в течение всей осени и зимы в луковицах пролески сибирской протекает спорогенез (Устинова, 1949 г.). Заложение участков будущих цветочных бугорков отмечено во второй половине июля.

В конце июля у пролески наблюдается начальная стадия дифференциации цветочных бугорков, заложение археспория в пыль-
цветочных
никах почек. Мейозис в клетках пыльца наступает в начале — середине августа (Устинова, 1949 г.), тетрады пыльца появляются в сентябре. Мейозис в материнских клетках макроспор был отмечен в сентябре — октябре, т.е. весь процесс мейозиса происходит в течение осени. В декабре, январе и феврале, по данным Е.И. Устиновой (1949 г.), наблюдаются дальнейшие стадии развития макроспор, в феврале бывают сформированы две клетки пыльцевого

зерна, а зародышевые мешки находятся в четырехъядерной стадии.

Новые придаточные корни, по нашим наблюдениям, появляются в середине августа – сентябре и рост их продолжается до глубокой осени, а возможно, и всю зиму, так что перед началом вегетации растение имеет полностью сформированную корневую систему.

Можно отметить следующие особенности морфогенеза данного вида: раннее формирование зачатков генеративных органов, быстрое завершение цикла развития; формирование зачатков вегетативных органов начинается раньше формирования генеративных (Скрипчинский и Скрипчинский, 1965 г.). Весной вегетативные зачатки быстро формируют ассимилирующие органы, которые завершают цикл развития одновременно с генеративными органами. Раннее начало и параллелизм морфогенеза вегетативных и генеративных зачатков, а также эфемерность существования взрослых органов являются наиболее характерными чертами этого растения (Скрипчинский и Скрипчинский, 1965 г.)

По данным различных исследователей (Скрипчинский и Скрипчинский, 1960 г., 1961 г., 1965 г.; Скрипчинский, 1961 г.; Тихонова и др. 1961 г.; Л'орышина, 1965 г.) процессы роста и развития растений типа пролески сибирской распадается на ряд этапов:

1) первоначальный морфогенез, приводящий к образованию зачаточных генеративных и вегетативных органов, происходит с июля по октябрь в период высоких температур;

2) температурная стимуляция, обеспечивающая дальнейший рост и развитие сформировавшихся зачаточных органов, происходит в период наиболее низких температур;

3) окончательное формирование побегов и цветков происходит с февраля по май при наступлении благоприятных весенних температур.

Столь своеобразная сезонная ритмика привлекала и привлекает внимание исследователей, пытающихся в её особенностях найти объяснение происхождения видов типа пролески сибирской. Особое внимание исследователей привлекает продолжительный период покоя, несвойственный большинству видов умеренных широт. Экспериментально изучая период покоя у пролески сибирской, В.В. Скрипчинский и Вл.В. Скрипчинский (1961г.) пришли к выводу, что высокие летние температуры не являются обязательным условием первичной дифференциации конуса нарастания. Она может протекать и при более низких температурах ($+5^{\circ}\text{C}$).

Эти авторы считают, что способность формировать зачатки вегетативных и генеративных органов при низких температурах является своеобразным "физиологическим рудиментом" данного вида. Они связывают эту способность с возникновением особой экологической группы, включающей пролеску сибирскую, во флоре Средиземноморья. Эта группа возникла в период резкого похолодания в ледниковые эпохи четвертичного периода.

Несколько иные результаты были получены в серии опытов Т.К. Горышиной (1963 г.). По мнению этого автора, для нормального развития пролески необходимо воздействие повышенных температур в течение трех летних месяцев. Сокращение срока воздействия повышенных температур неблагоприятно отражается на развитии генеративных зачатков. Следует отметить, что еще у И.К. Пачоского (1910г.) имеются указания на необходимость для *Scilla sibirica* повышенных температур во время первых этапов развития.

Если в начале периода покоя растению необходимы повышенные температуры, то в конце этого периода требуется воздействие низких температур.

Эфемероиды типа пролески сибирской, начинающие вегетацию рано весной и имеющие низкие температурные пороги развития, нуждаются в наиболее прочной физиологической защите от пробуждения, т.е. в наиболее глубоком органическом покое (Горышина, 1963 г.).

Подобная динамика температурных требований не согласуется с условиями альпийского лета. ^{Т.к.} Горышина, (1963г.) считает, что группа эфемероидов сформировалась непосредственно в широколиственных лесах, заняв там свободную экологическую нишу.

Следует отметить, что сезонный ритм развития пролески сибирской не при всех условиях остается строго постоянным. В процессе акклиматизации этого растения в Полярном ботаническом саду (Аврорин, 1956 г.) наблюдалось постепенное смещение фазы цветения на более поздние сроки, так что пролеска сибирская практически перестала быть эфемероидом.

Таким образом, рассмотрение ареала, экологических особенностей и сезонной ритмики пролески сибирской и подобных растений приводит большинство авторов (Трофимов, 1939г.; Дохман, 1948г.; Шик, 1953г.; Толмачев, 1958 г.; Савоськин, 1960г.; Горышина, 1963г.; Скрипчинский и Скрипчинский, 1965 г. и др.) к выводу о глубокой связи эфемероидов с условиями широколиственных лесов и опровергает гипотезу их аркто-альпийского происхождения, которая была выдвинута Энглером (Engler, 1879г.) и поддержана рядом авторов (Любименко и Вульф, 1926г.; Кожевников, 1931 г.; Горчаковский, 1948 г.).

Однако вопрос о том, возникли ли эфемероиды типа *Scilla Sibirica* в третичных широколиственных лесах или, сформировавшись в субксерофильных дубравах Средиземноморья, внедрились в эти леса в начале четвертичного периода, остается открытым.

Выделение возрастных состояний у пролески сибирской на ранних этапах онтогенеза (от прорастания семени до цветения) было проведено Вл.В. Скрипчинским (1964 г.). Считая, что размеры луковицы находятся в прямой зависимости от возраста, автор выделяет два возрастных этапа. Первый этап начинается с момента прорастания семени и заканчивается при переходе растения к цветению. Он характеризуется образованием вытягивающих корней и существенным изменением (Скрипчинский ..., 1964г.) внутреннего строения и внешней формы луковицы. Второй этап начинается переходом к цветению и охватывает генеративный период.

Подобное подразделение является слишком схематичным, так как в жизненном цикле выделяется лишь вегетативный и генеративный этапы.

При таком подразделении из поля зрения автора выпадает большая часть генеративного периода, который обычно является неоднородным. Автор не делает попытки обнаружить старческий период в жизни растения. Кроме того, ранние этапы онтогенеза, такие как прорастание и образование молодой луковицы, совершенно не освещены.

Выделение возрастных состояний у пролески проводилось нами в соответствии с классификацией Т.А.Работнова (1950г.а).

В жизненном цикле пролески сибирской нами выделены, в основном, те же возрастные состояния, что и у трех предыдущих видов. В сенильном периоде выделено только одно возрастное

состояние - сенильное. Кроме того, у этого вида обнаружены особи в состоянии вторичного покоя.

1. Проростки пролески сибирской появляются в большом количестве рано весной, начиная расти раньше взрослых особей. В дубравах Воронежского заповедника массовое прорастание наблюдается в начале апреля, для Ставропольского края Вл.В. Скрипчинский (1964 г.) указывает конец марта. Также рано весной прорастает большинство пролесок из секции *Euscilla Backer* (Chouard, 1926 г.). Несмотря на то, что пролеска сибирская много раз служила объектом исследования, описание ее проростков в известной нам литературе отсутствует.

Прорастание семян пролески сибирской происходит по надземному типу. Сначала из семени появляется главный корень, затем развивается семядоля, которая выносит на поверхность семенную кожуру вместе с эндоспермом. Семядоля (рис. 37) имеет ясно выраженную гаусториальную часть, заключенную в эндосперме, и влагалищную часть, которая сильно утолщается, зеленеет и, очевидно, функционирует как орган ассимиляции. Базальная часть (Chouard, 1926 г.) влагалища семядоли расширена, одета венцом волосков и содержит зародышевую почку. Гипокотиль у проростков пролески почти не выражен.

Семядоля продолжает расти и после того, как она выполнила функцию передачи запасных питательных веществ из эндосперма зародышу. Рост семядоли происходит на протяжении всей влагалищной части (Chouard, 1926 г.; Kirchner и Laew, 1934г), которая достигает 5 и более сантиметров, основная паренхима ее разрушается и внутри образуется полость. Зародышевая почка образует в течение первого вегетационного периода лишь чешуевидные листья,

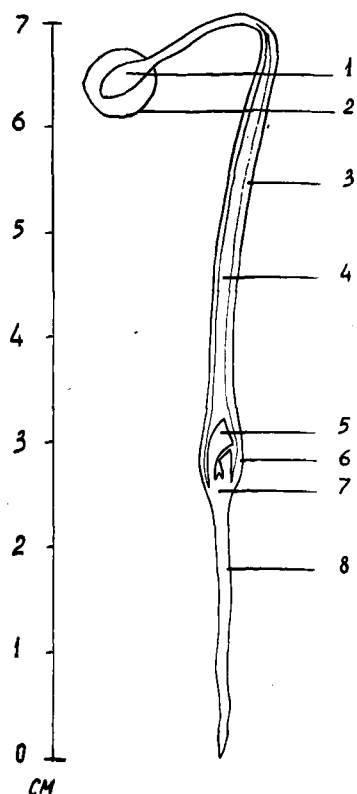


Рис. 37. Проросток пролески сибирской.

Условные обозначения: 1 – гаусториальная часть семядоли, 2 – семенная кожура, 3 – влагалищная часть семядоли, 4 – полость во влагалищной части семядоли, 5 – зачатки листьев, 6 – базальная часть влагалища семядоли, 7 – область донца будущей луковицы, 8 – главный корень.

обычно 2 (таблица 27). Главный корень, достигая 3-5 см., немного вытягивает зародышевую почку и базальную часть семядоли в почву, где и происходит образование молодой луковицы (рис. 38).

К концу мая влагалищная часть семядоли желтеет и отмирает. В это время молодая луковица состоит из утолщенной базальной части семядоли, окружающей зародышевую почку с 2-3 чешуевидными листьями. Из ткани в основании зародышевой почки развивается донце.

Подобный тип прорастания свойственен большинству пролесок из секции *Euscilla* Backer и, по мнению Шуара (Chouard, 1926г.), является одним из наиболее существенных систематических признаков этой группы.

2. Ювенильные растения

На второй год жизни пролеска развивает первый ассимилирующий лист, переходя тем самым в ювенильное состояние (рис. 39).

Луковица в это время одета снаружи остатками базальной части влагалища семядоли, причем в начале вегетации базальная часть семядоли еще содержит запасные питательные вещества. Луковица имеет 1 чешуевидный лист, основание ассимилирующего листа и зачаток ассимилирующего листа следующего года. Главный корень отмирает в течение осени - зимы первого года жизни и взамен его развивается на периферии донца один - два придаточных корни. Иногда у растений второго года жизни удается наблюдать остатки главного корня.

Ювенильное состояние у пролески продолжается в среднем 3-4 года и характеризуется небольшими общими размерами растения, незначительной глубиной залегания луковиц, малым количеством придаточных корней (таблица 28). Ассимилирующий лист у ювениль-

Таблица 27

Основные возрастные признаки проростков пролески сибирской

Возрастные признаки Воз- растные группы	Средняя длина семядоли, см.	Средний диаметр семядоли, см.	Средняя длина глав- ного корня, см.	Средний диа- метр главно- го корня, см.	Средняя вы- сота луко- вицы, см.	Средний диаметр луковицы, см.	Среднее ко- личество чешуевидных листьев в зародыш. почке
Проростки	4.78 ± 0.02	0.27 ± 0.01	3.5 ± 0.02	0.16 ± 0.01	0.47 ± 0.02	0.25 ± 0.01	2.1 ± 0.03

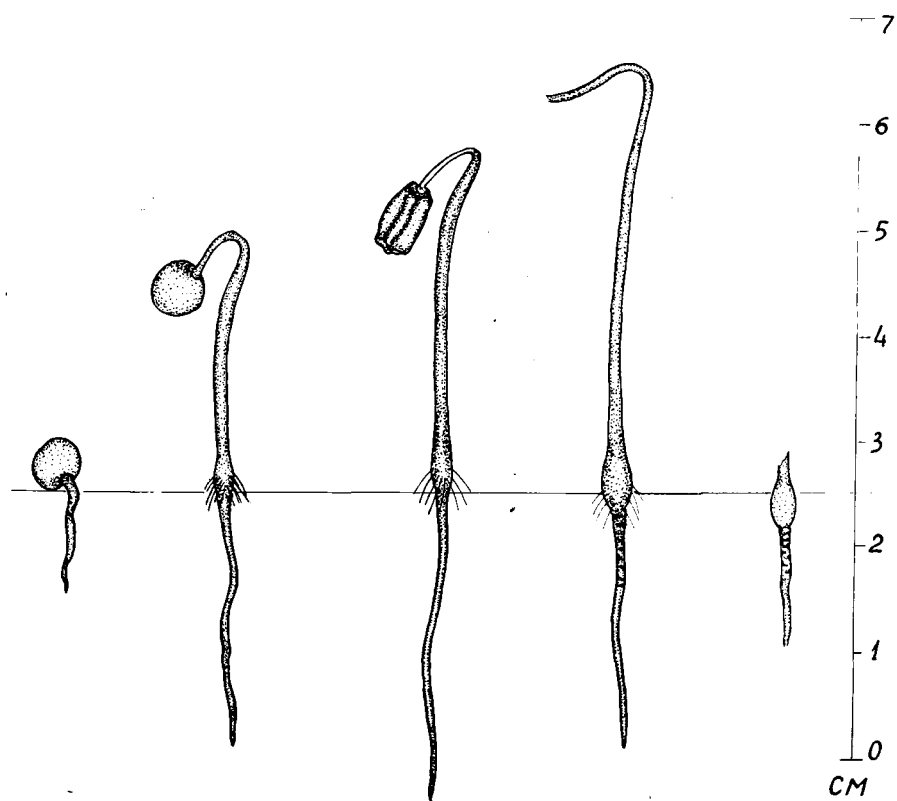


**Рис. 38. Прорастание семени и рост проростка
пролески сибирской.**

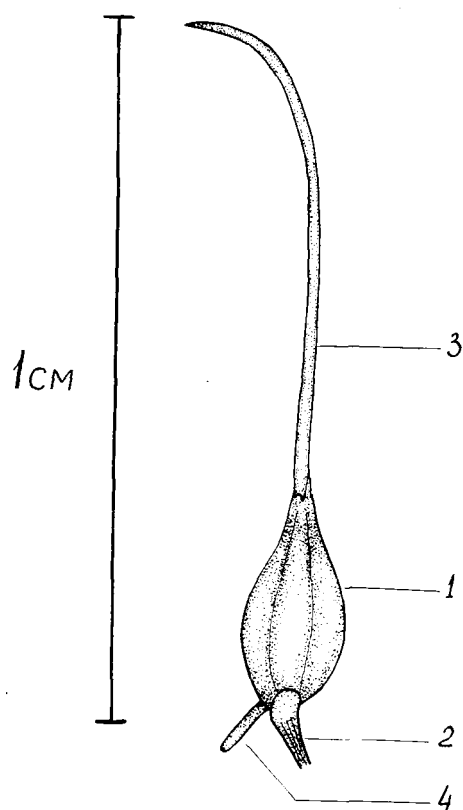


Рис. 39. Растение пролески сибирской 2-го года жизни;
Условные обозначения: 1 - влагалище семядоли,
2 - остаток главного корня, 3 - первый ассимилирующий
лист, 4 - придаточный корень.

ных растений один. У двулетнего растения он округлый в поперечном сечении, шиловидно заостренный, у 3-4-летнего растения - линейный или линейно-ланцетный.

Луковица овальной формы, расположена обычно на глубине 1-2 см в почве, высота ее более чем в 2 раза превышает диаметр в самой широкой части. Луковицы ювенильных растений содержат 4-5 чешуй (рис. 40) 2 или 3 из них наружные, с использованными запасами, пленчатые, сначала светло-бурые, затем темнеющие; внутренние чешуи толстые, мясистые, светлые. Остатки базальной части влагалища семядоли, одевающего луковицу, сохраняются в течение трех лет, последний год в виде темно-бурой пленчатой чешуи.

Луковица пролески смешанного типа, т.е. она состоит из оснований ассимилирующих листьев и низовых чешуевидных листьев. Эти два типа хорошо различаются на внутренних чешуях луковицы, т.к. у первых четко видна область отделения пластинки от основания листа после ее отмирания, у вторых ясно заметна верхушка чешуевидного листа. На наружных пленчатых чешуях такого различия установить не удастся. В ювенильном состоянии у луковиц пролески впервые появляются вытягивающие корни.

Точное определение возраста каждого экземпляра пролески сибирской представляется невозможным, хотя она и относится к группе луковичных растений, у которых каждый год происходит отмирание не всех, а только некоторых наружных чешуй. (Ахвердов, 1956 г.).

Абсолютный возраст пролески можно устанавливать до тех пор, пока сохраняются все чешуи. Начиная с 4-5 лет, когда первые чешуи уже нельзя обнаружить, можно определить лишь условный возраст, пользуясь методом, примененным к этому растению Б.Н.

Основные показатели возрастных состояний у пролески сибирский

Показа- тели воз- растных состояний	Возрастные состояния	Ювенильные	Имматурные	Молодые вегетатив- ные	Г е н е р а т и в н ы е			С е н и л ь н ы е		Особи в состоянии вторичного покоя			
					Молодые	Средне- возрастные	С т а р ы е		К л о н ы		Дочерние луковицы	К л о н ы	Дочерние луковицы
							К л о н ы	Дочерние луковицы					
Количество листьев		1+0.0	1+0.0	2+0.0	3.24+0.2	3.24+0.15	4.59+0.12	2.13+0.11	4.83+0.21	1.61+0.10	-		
Длина листа, см.		9.8+0.28	13.1+0.32	16.6+0.29	18.6+0.30	21.7+0.31	15.4+0.26	15.4+0.21	11.7+0.17	11.7+0.17	-		
Ширина листа, см		0.21+0.02	0.60+0.03	0.67+0.04	0.92+0.09	1.1+0.10	0.72+0.07	0.72+0.06	0.64+0.04	0.64+0.04	-		
Высота луковицы (<i>h</i>) см.		0.87+0.09	1.2+0.11	1.4+0.10	1.7+0.09	2.0+0.10	1.9+0.11	1.54+0.09	1.5+0.09	1.22+0.04	1.51		
Наибольший диаметр луковицы (<i>d</i>) см.		0.32+0.02	0.62+0.03	0.84+0.03	1.3+0.02	2.0+0.05	2.1+0.04	0.60+0.04	1.8+0.02	0.35+0.03	1.22		
Отношение <i>d:h</i>		0.37	0.52	0.60	0.76	1.00	1.10	0.38	1.20	0.29			
Количество питающих корней		3.4+0.1	10.5+0.09	26.5+0.12	41.5+0.16	66.5+0.81	55.5+0.49	15.6+0.04	37.8+0.24	11.2+0.03	-		
Количество вытягиваю- щих корней		0.5	0.87	0.22	-	-	-	-	-	-	-		
Диаметр донца, см.		0.14+0.01	0.25+0.01	0.43+0.02	0.64+0.04	1.1+0.03	1.2+0.02		0.9+0.01		0.57		
Глубина залегания лу- ковицы в почве, см.		3.1+0.02	6.42+0.04	7.65+0.03	9.03+0.04	10.1+0.04	10.3+0.02	-	9.8+0.04	-	7.4		
Количество цветоносов		-	-	-	1.63+0.02	3.06+0.03	2.68+0.03	1.31+0.04	-	-	-		
Длина цветоносов, см.		-	-	-	17.7+0.11	20.5+0.21	15.2+0.12	15.2+0.12	-	-	-		
Количество цветков на 1 цветонос		-	-	-	1.35+0.12	1.75+0.03	1.27+0.02	1.27+0.02	-	-	-		
Количество семян на 1 плод		-	-	-	33.7+0.15	24.7+0.18	17.1+0.11	17.1+0.11	-	-	-		
Семенная продуктив- ность особи		-	-	-	74.14	132.14	58.14	28.38	-	-	-		
Количество чешуй в лу- ковице (ёмкость луковицы)		4.08+0.2	6.5+0.2	11.1+0.5	16.6+0.3	29.6+0.4		8.84+0.02		5.85+0.03	17.6		
Абсолютный возраст, годы		3.5+0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
Условный возраст, годы		-	5.42	6.70	7.54	8.23		4.15		3.65			
Количество дочерних лу- ковиц на 1 материнскую		-	-	-	-	-	-	3.01+0.02	-	4.8+0.2	-		

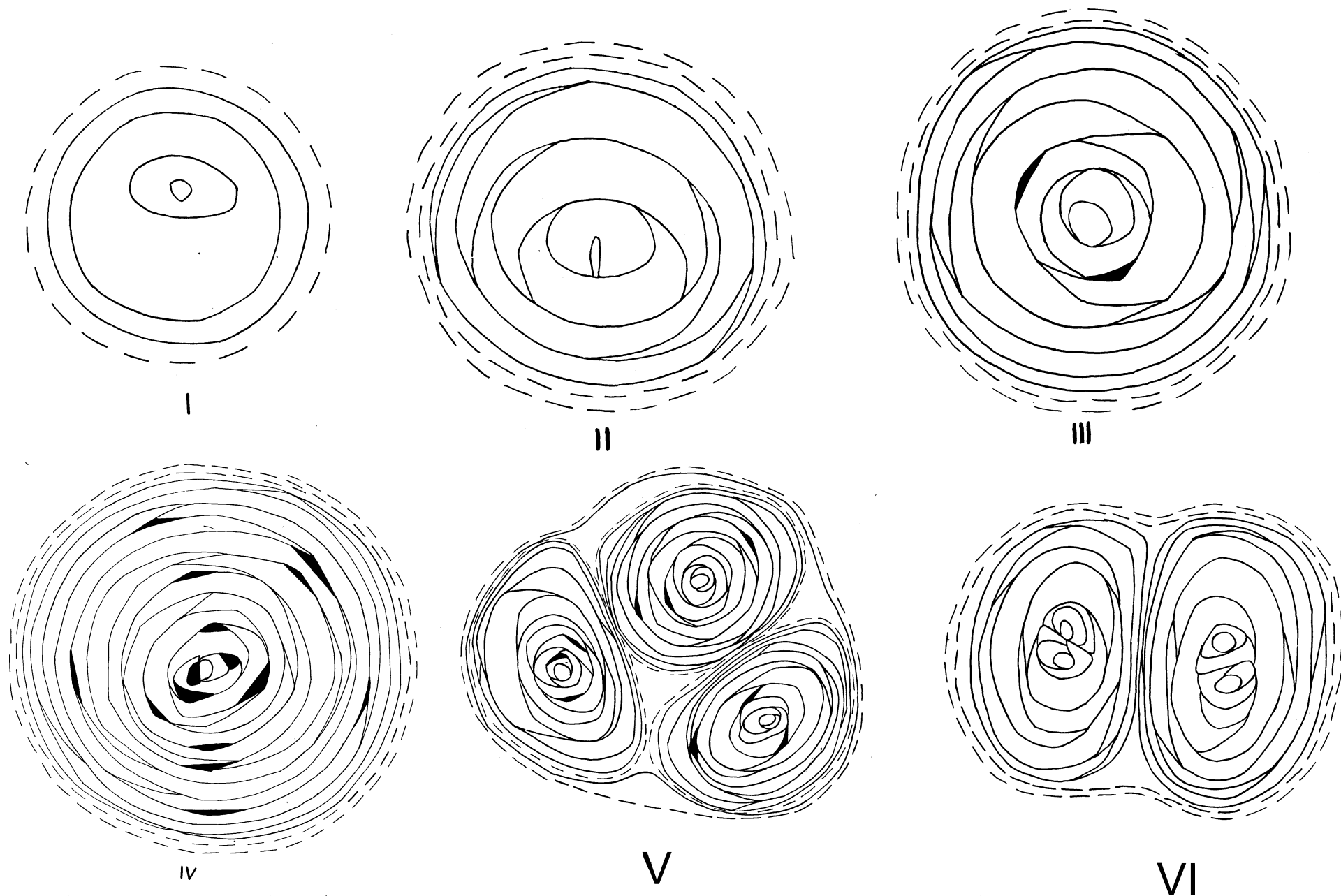


Рис. 40. Строение луковиц отдельных возрастных состояний пролески сибирской.

Условные обозначения: I – ювенильное растение,
 II – имматурное растение, III – молодое генеративное
 растение, IV – средневозрастное генеративное растение,
 V – старое генеративное растение, VI – отделившаяся
 часть луковицы сенильного растения.

Головкиным (1965 г.), т.е. поделив общее число чешуй в луковице на среднее число чешуй, образовавшихся за год. Этот метод является грубо приближительным, т.к. для каждого возрастного состояния количество чешуй, образующихся за год, различно.

Выше мы отмечали, что условный возраст не дает реального представления о продолжительности жизни особи. Как и у рассмотренных ранее видов в данном случае величина условного возраста в течение жизненного цикла претерпевает определенное изменение. Это изменение обусловлено темпами новообразования и отмирания луковичных чешуй. Чем быстрее происходит новообразование и медленное отмирание, тем больше условный возраст.

Изменение условного возраста прорески можно проследить, определяя "емкость" луковицы, т.е. количество чешуй, содержащихся в ней, в разных возрастных состояниях (таблица 28). Термин "емкость" луковицы заимствован у Т.И.Серебряковой (1959 г.), которая предложила определять "емкость" почки у злаков.

Исследование условного возраста показало, что его изменение в течение жизненного цикла происходит по типу одновёршинной кривой. У молодых растений условный возраст, как правило, невелик, затем он увеличивается, достигая максимума в средневозрастном или старом генеративном состоянии. При переходе к сенильному периоду условный возраст значительно уменьшается. Такое изменение условного возраста позволяет считать его возрастным признаком, выражающим отношение процессов новообразования и старения растения.

3. Имматурные растения

Переход в следующее возрастное состояние сопровождается значительным увеличением общих размеров растения и появлением

структур, свойственных взрослым особям. Имматурные растения имеют один ассимилирующий лист, размеры и, главным образом, форма его почти не отличаются от листьев взрослых растений (рис. 41). Пластинка листа имматурного растения довольно широкая (таблица 28), ланцетная, с резко выделяющейся группой центральных жилок.

Общие размеры луковицы к этому времени заметно увеличиваются, однако отношение высоты и наибольшего диаметра остается прежним. Несколько увеличивается у имматурных растений количество луковичных чешуй (рис. 40), значительно возрастает количество придаточных корней и увеличивается глубина залегания луковиц.

Именно в этом состоянии наибольшее развитие получают вытягивающие корни, которые встречаются почти у каждого экземпляра пролески. Условный возраст растений в этой группе, в среднем, равен 6-7 годам.

Следует подчеркнуть, что хотя у некоторых авторов (Жукова, 1961 г.; Снаговская, 1965 г.) выделение имматурного возрастного состояния встретило большие затруднения, либо оно вообще не было выявлено, в данном случае имматурные растения существуют довольно продолжительное время и эта фаза хорошо выделяется сочетанием признаков ювенильных и взрослых особей.

4. Молодые вегетативные растения.

Группа молодых вегетативных растений имеет сборный характер.

К этому возрастному состоянию мы относим растения, обладающие признаками взрослых особей, но еще не цветущие, либо молодые растения, которые один или два раза цвели, но по каким-либо причинам у них возник перерыв в цветении. Хотя остатки цветоносов сохраняются в луковице довольно долго и по ним можно

судить, когда и сколько раз цвело растение, но обнаружить это можно лишь в лабораторных условиях.

Молодые вегетативные растения развивают по 2 ассимилирующих листа, формой не отличающихся от листьев генеративных растений, но размеры листьев, луковиц и количество корней у них, в среднем, несколько меньше, чем у молодых генеративных особей (рис. 41). Условный возраст таких растений 7-8 лет. Следует отметить, что в молодом вегетативном состоянии особи прорески пребывают очень недолго, быстро переходя к цветению. Прореска как бы проскакивает это возрастное состояние, результатом чего является очень небольшое количество молодых вегетативных растений прорески в травяном покрове дубрав. В этом возрастном состоянии еще наблюдается образование вытягивающих корней, однако с меньшей интенсивностью (таблица 28).

Основным признаком при выделении 3 возрастных состояний внутри генеративного периода служила степень сформированности дочерних луковиц. Этот признак, а также количество и размеры листьев и цветоносов, количество корней, семенная продуктивность и другие признаки позволяют четко различать подразделения генеративного периода.

5. Молодые генеративные растения.

У молодых генеративных растений образование дочерних луковиц нами не наблюдалось. Растения этого возрастного состояния развивают 2 ассимилирующих листа и 1 или несколько цветоносов (рис. 42). Луковицы небольшие, их высота почти в полтора раза превышает наибольший диаметр.

В этом возрастном состоянии по сравнению с молодыми вегетативными особями увеличиваются общие размеры листьев, разме-

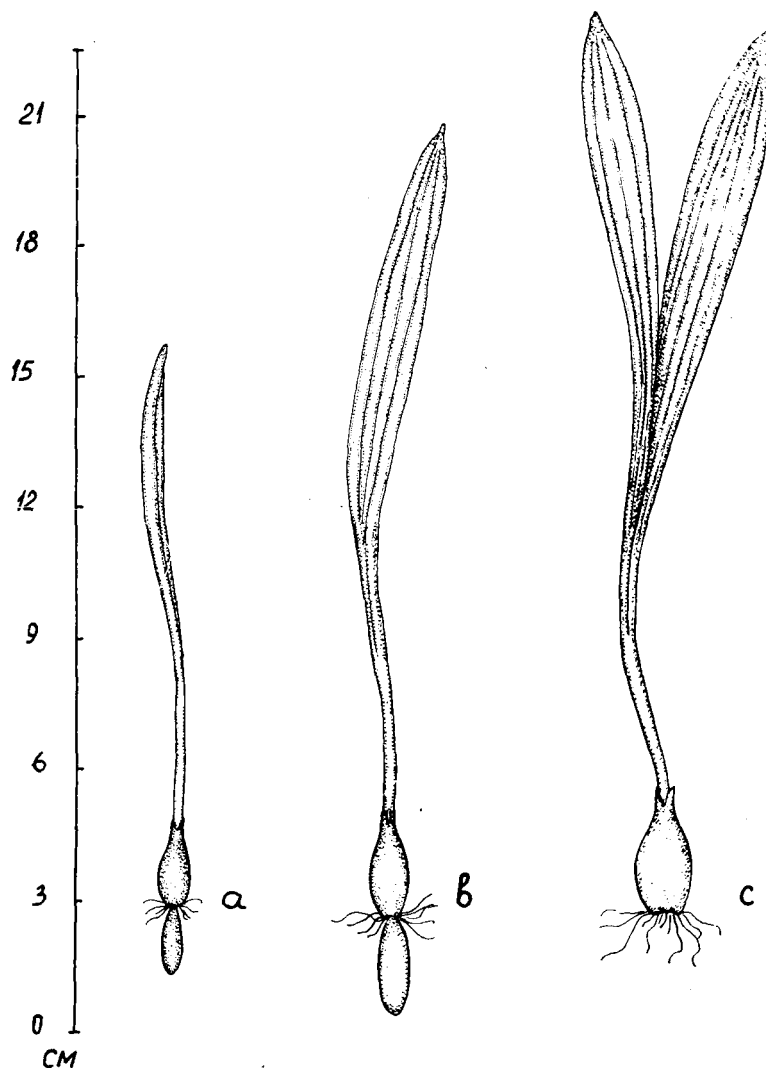


Рис. 41. Некоторые возрастные состояния пролески сибирской.
 Условные обозначения: а - ювенильное, в - имматурное, с - молодое вегетативное.

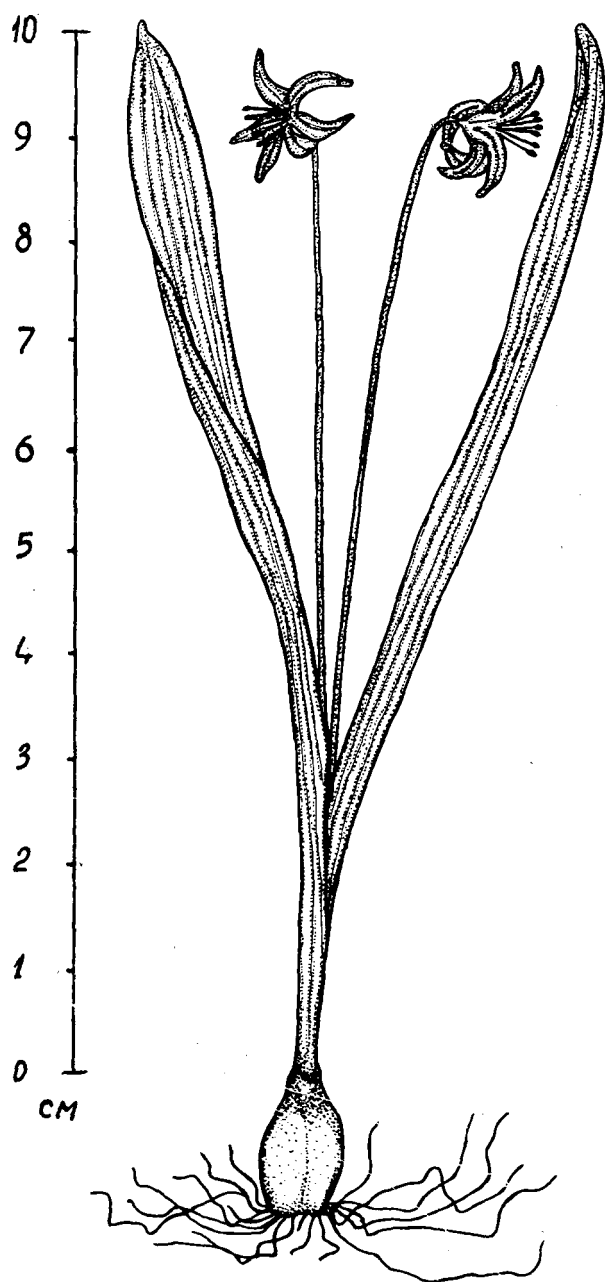


Рис. 42. Молодое генеративное растение
пролески сибирской.

ры луковицы, количество корней и глубина залегания луковиц в почве.

Начиная с этого возрастного состояния, вытягивающие корни уже не образуются и луковицы располагаются на более или менее постоянной глубине (таблица 28).

6. Средневозрастные генеративные особи прорески сибирской характеризуются наибольшей мощностью развития. В этом состоянии листья прорески достигают максимальной величины, количество их увеличивается по сравнению с молодыми генеративными особями. (рис. 43, 44). Значительно возрастает количество цветоносов, цветков, возрастает семенная продуктивность растения. Корневая система в этом состоянии достигает максимального развития.

Растения в этом возрастном состоянии, образуя значительную органическую массу, повидимому, наибольшую, в течение жизненного цикла достигают наибольшей мощности развития корневой системы и оказывают наибольшее влияние на среду.

В этом же возрастном состоянии начинается образование дочерних луковиц (рис. 45).

У большинства средневозрастных генеративных особей образование дочерних луковиц происходит следующим образом: конус нарастания материнской луковицы отмирает и одновременно в пазухах луковичных чешуй, расположенных недалеко от материнского конуса нарастания, закладываются 2 дочерних луковицы. Если же отмирания конуса нарастания не происходит, то заложение дочерних луковиц наблюдается в пазухах чешуй, расположенных ближе к периферии луковицы.

В средневозрастном генеративном состоянии дочерние луковицы еще не обладают самостоятельностью и обнаружить их можно

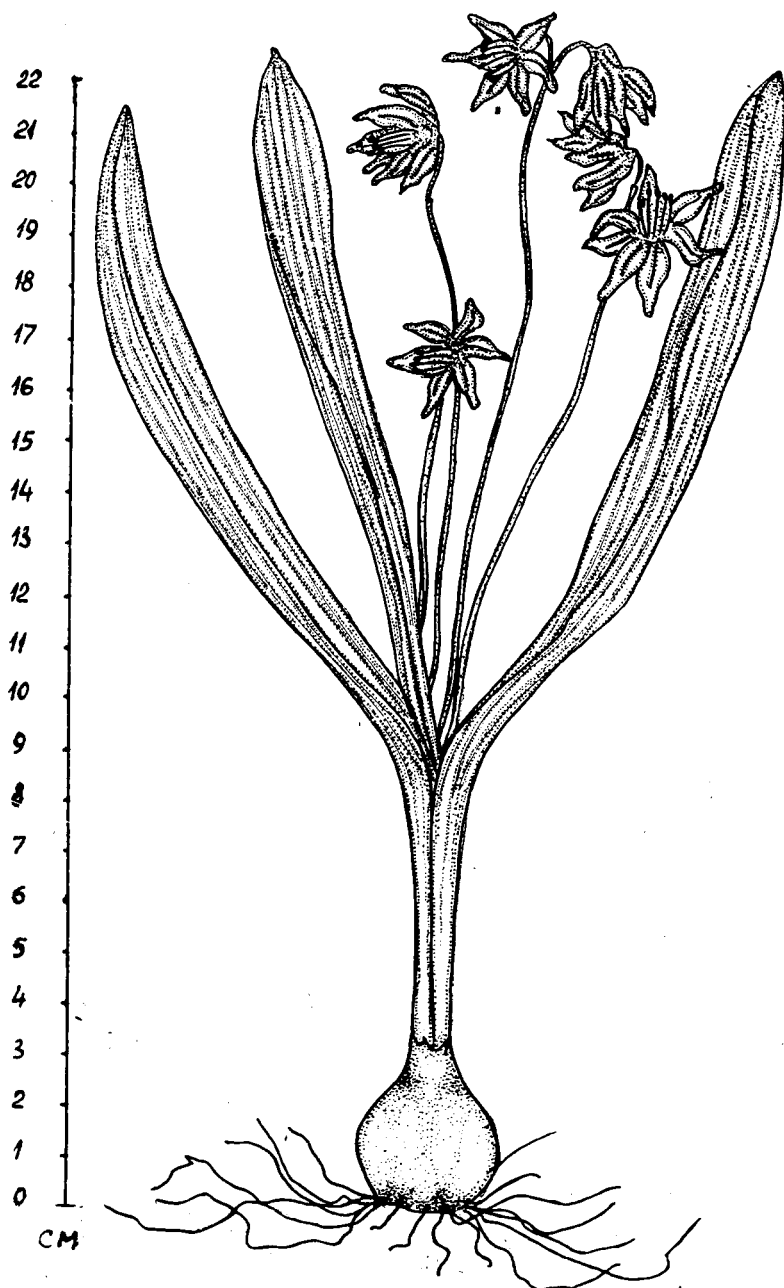


Рис. 43. Средневозрастное генеративное растение
пролески сибирской.

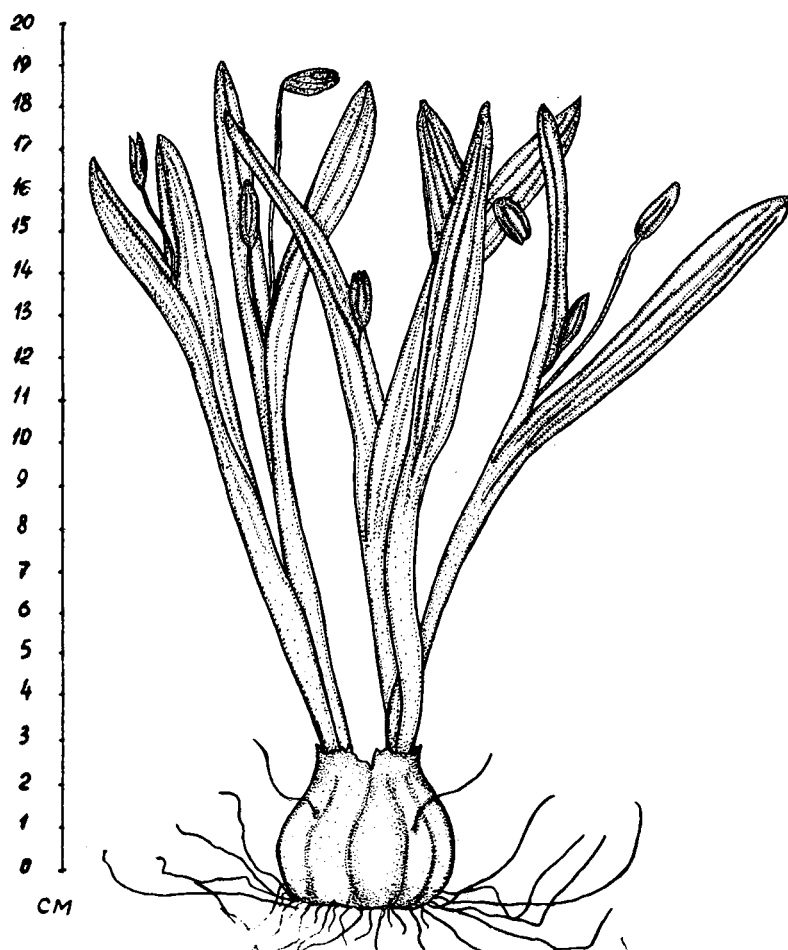


Рис. 44. Средневозрастное генеративное растение
пролески сибирской.

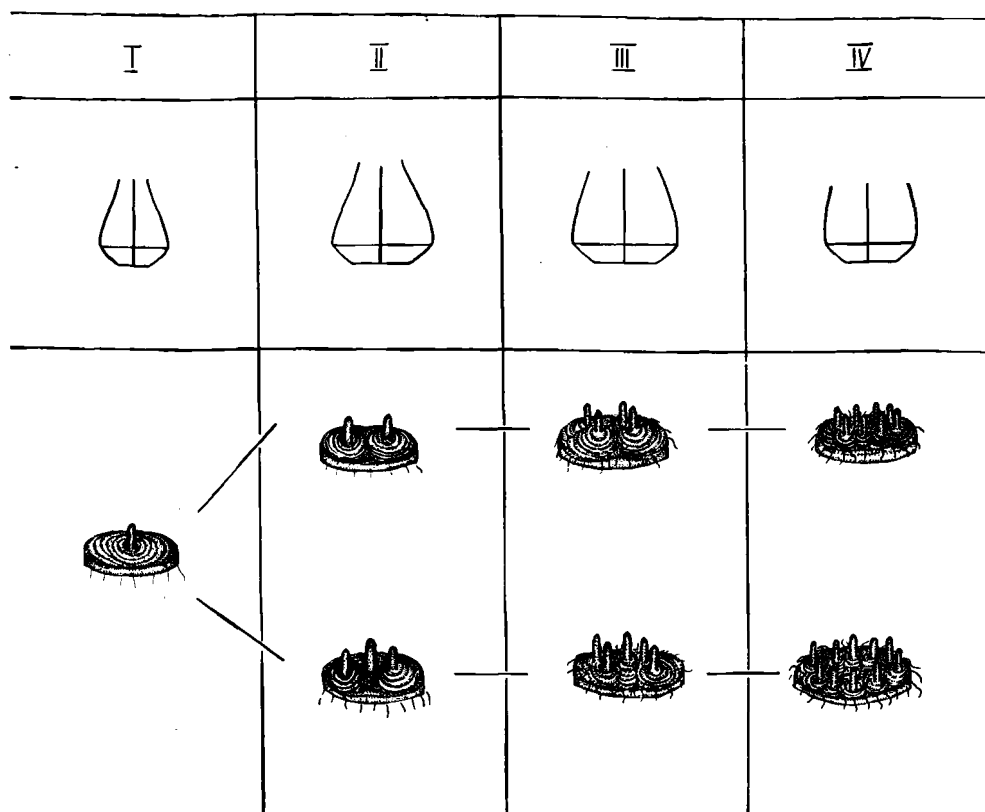


Рис. 45. Схема вегетативного размножения пролески сибирской. Форма и строение луковиц.

Условные обозначения: I - молодое генеративное растение, II - средневозрастное генеративное растение, III - старое генеративное растение, IV - сенильное растение.

лишь при расчленении материнской луковицы (рис.40,45)

7. Старые генеративные растения.

В старом генеративном состоянии продолжается развитие дочерних луковиц. С одной стороны, уже возникшие ранее дочерние луковицы начинают формировать собственную корневую систему; они почти полностью используют запасы питательных веществ, заключенных как в кроющих, так и в иных чешуях материнской луковицы, а их собственные наружные чешуи становятся пленчатыми. С другой стороны, происходит дальнейшее увеличение количества дочерних луковиц и образование "внучатых" луковиц выше описанным способом. При значительном развитии этого процесса можно наблюдать начало вегетативного размножения (рис.40,45).

Материнская луковица, существующая как единая особь в этом периоде онтогенеза сменяется группой дочерних луковиц, способных к самостоятельному существованию. Эта группа дочерних луковиц может быть охарактеризована как зачаточный клон. Начавшийся процесс вегетативного размножения у пролески сопровождается потерей вегетативной и генеративной мощи растения. Резко уменьшаются размеры листьев у дочерних луковиц, количество цветоносов, корней, падает семенная продуктивность как отдельной особи, так и всего клона. Далеко не все элементы клона цветут и образуют плоды (рис. 46).

Дальнейшее развитие вегетативного размножения, проявляющееся в увеличении числа луковиц в клоне, приводит полностью к потере генеративной функции и все усиливающемуся старению. С увеличением количества луковиц размеры их все более уменьшаются, дочерние луковицы всегда бывают меньше материнских (рис.47).

Вегетативное размножение пролески сибирской было описано

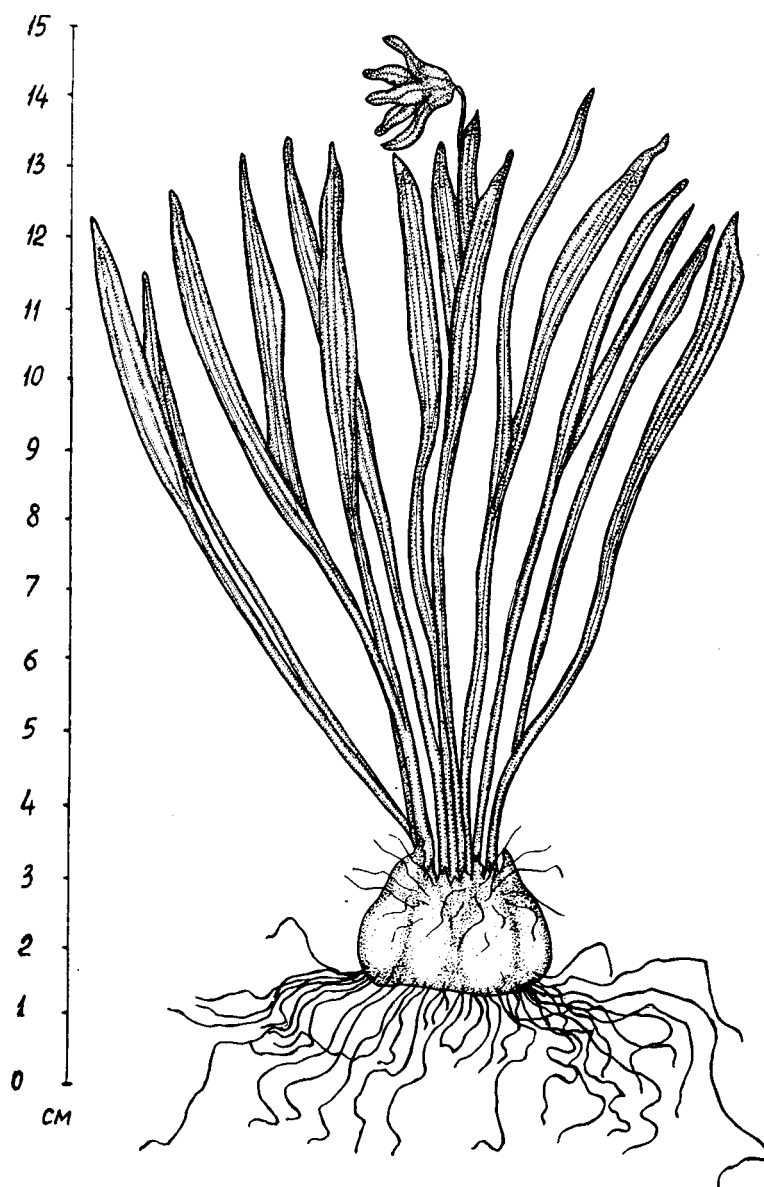


**Рис. 46. Старое генеративное растение
пролески сибирской.**

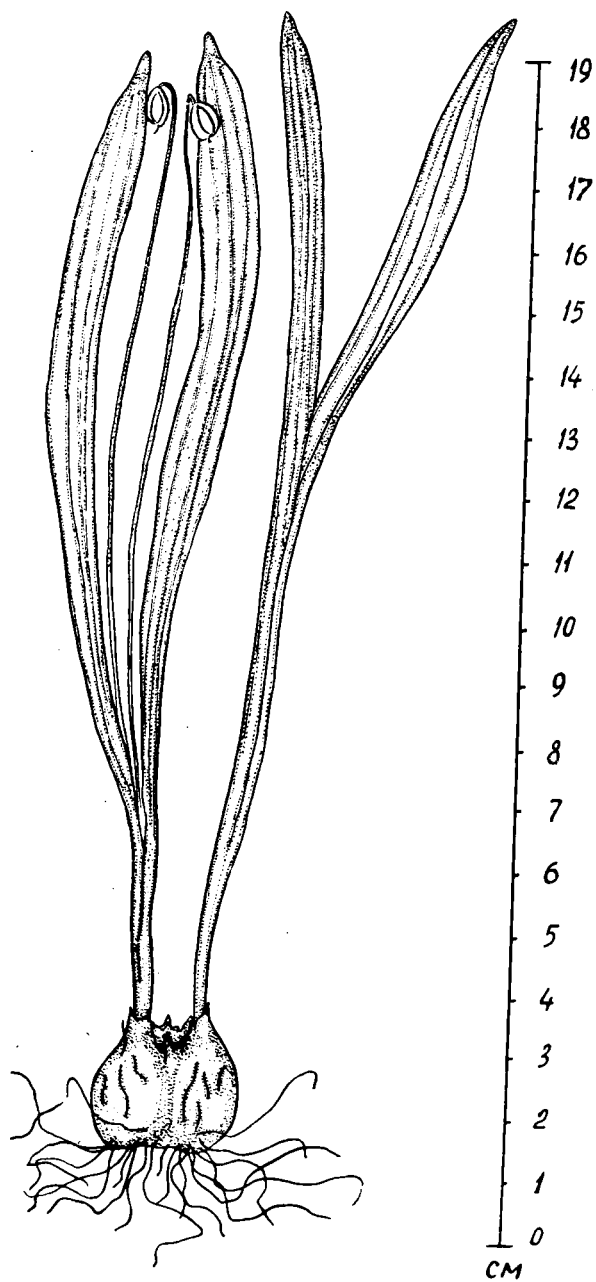


**Рис. 47. Старое генеративное растение
пролески сибирской.**

Т.К.Горышиной (1964 г.) в дубраве "Лес на Ворскле" без учета его особенностей в различных возрастных состояниях. При повреждениях луковиц пролески Т.К. Горышина наблюдала массовое появление дочерних луковиц. Это явление очень редко приходилось наблюдать в дубравах Воронежского заповедника (рис.48).

Вегетативное размножение пролески представляется довольно своеобразным. Оно начинается при переходе от генеративного к старческому периоду и получает значительное преобладание во время старческого угасания особи. Вегетативное размножение такого типа значительно отличается от вегетативного размножения I типа, начинающегося в конце виргинильного - начале генеративного периода у некоторых длиннокорневищных растений таких как осока волосистая, сныть обыкновенная (Смирнова, 1967 г, а). Первое происходит на фоне общего угасания особи (уменьшение количества и размеров листьев, семенной продуктивности и т.д. у старых генеративных растений), второе сопровождается усилением вегетативной и генеративной мощи растения.

Вегетативное размножение пролески сибирской скорее заслуживает названия вегетативного распада, являясь признаком старческого угасания особи. Подобное вегетативное размножение можно сопоставить с распадением дерновин чия (Пошкурлат, 1941г.), белоуса торчащего (Сергеев, 1953 г.; Персикова, 1958 г.), щучки дернистой (Жукова, ~~1960~~; 1961 г.), типчака (Трулевич, 1960г.), на группы парциальных кустов сенильного типа.

Вегетативное размножение пролески проявляет значительное сходство с вегетативным размножением II типа у рассмотренных выше видов.

8. Сенильные растения.

В сенильном состоянии клоны пролески представлены группой

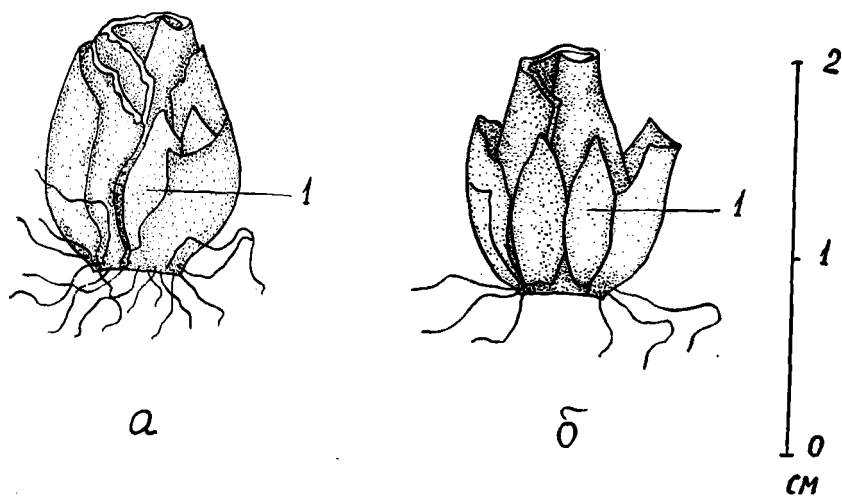


Рис. 48. Образование дочерних луковиц при повреждении чешуй у пролески сибирской.

Условные обозначения: 1 – дочерние луковицы, а – луковица со всеми сохранившимися чешуями, б – луковица после удаления части чешуй.

дочерних луковиц, одетых разрушающимися чешуями материнской луковицы (рис.49). Общее количество дочерних луковиц в клоне и количество листьев в начале сенильного периода несколько увеличивается по сравнению со старыми генеративными растениями. Размеры же отдельной луковицы, длина и количество ее листьев и корней у дочерней луковицы в сенильном клоне резко уменьшаются (таблица 28). Корни дочерних луковиц в сенильном клоне, как правило, растут вверх, пронизывая полуразложившиеся материнские чешуи (рис.50).

Такое направление корней было обнаружено Н.И.Шориной (1966 г.) у безвременника великолепного; она считает его одним из признаков сенильности.

Дочерние луковицы сенильного периода небольшие, овальные, часто неправильной формы, которая связана со способом их возникновения: соприкасающиеся стороны дочерних луковиц часто бывают плоскими (рис.40).

Следует отметить, что при искусственном выделении дочерней луковицы из группы луковиц, одетых разрушающимися материнскими чешуями, отличать их от имматурных или молодых вегетативных особей представляет значительные трудности. Вполне возможно, что при определении относительной молодости или старости особей морфологические признаки не всегда являются достаточными и возникает необходимость в использовании иных категорий признаков (физиологических, биохимических и др.).

Особь в состоянии вторичного покоя представляют собой луковицы по форме и размерам наиболее близко стоящие к луковицам молодых генеративных особей. При разборе этих луковиц у них были обнаружены остатки цветоносов. Некоторые из этих луковиц были снабжены корневой системой, у других корневая система

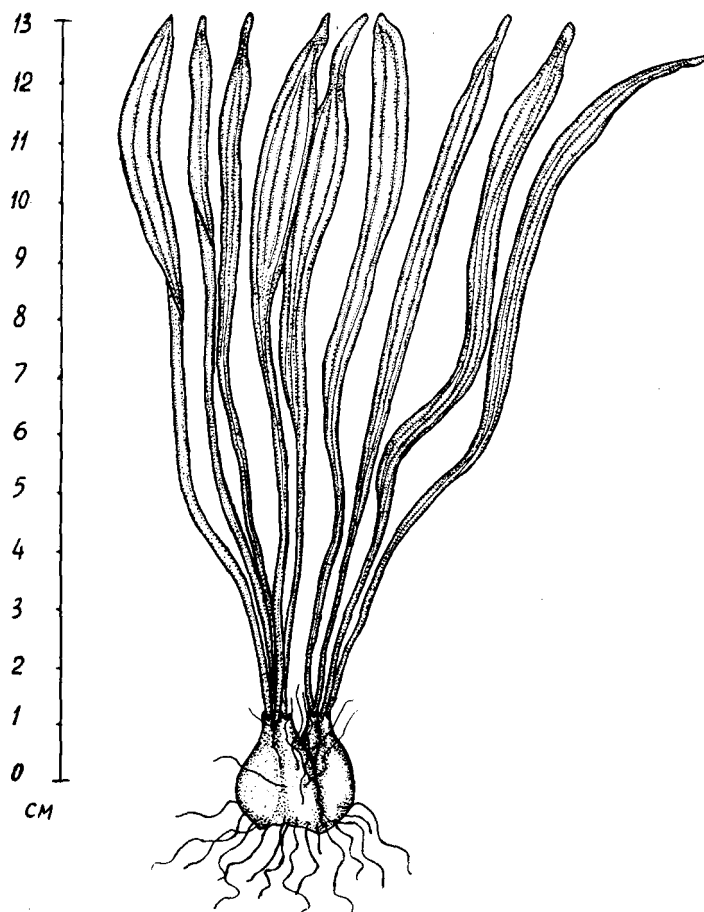


Рис. 49. Сенильное растение пролески сибирской.

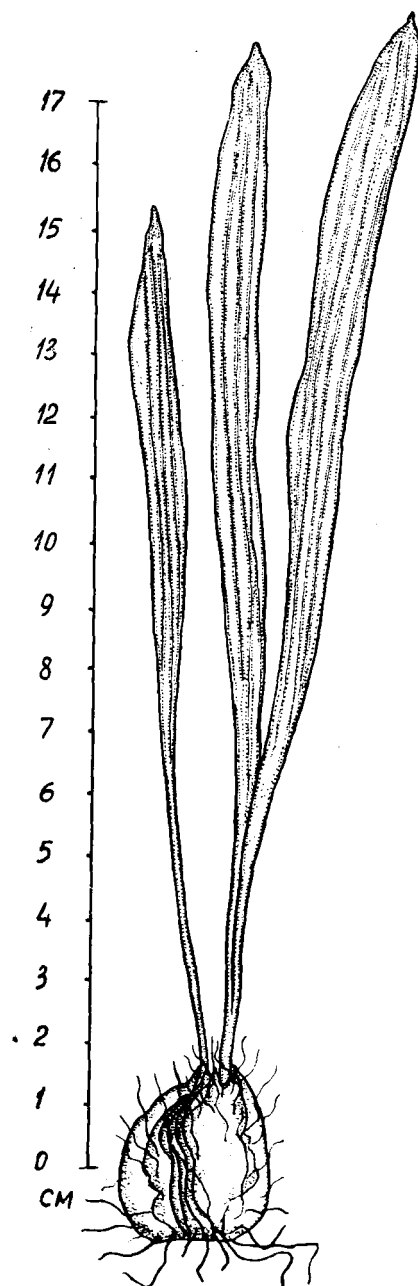


Рис. 50. Сенильное растение пролески сибирской.

отсутствовала. Конус нарастания тех и других луковиц не был дифференцирован. Это свидетельствует о том, ^{что} луковицы по каким-либо причинам не вышли из состояния летнего покоя. Дальнейшая судьба этих луковиц нам неизвестна, но, учитывая наличие жизнеспособного конуса нарастания, можно предположить, что они сохранят жизнеспособность к следующему году.

Как уже отмечалось выше, абсолютный возраст пролески сибирской можно определить только до имматурного состояния.

У данного растения не удалось определить минимальную продолжительность жизненного цикла, как это мы попытались сделать для трех предыдущих видов, так как вегетативное размножение начинается значительно позже, чем отмирают первые чешуи луковицы.

Однако, сложив условный возраст особи до начала вегетативного размножения и возраст особей каждого возрастного состояния, возникших при образовании клона (см. главы III - IV), мы можем сказать, что минимальная продолжительность жизненного цикла больше определенной нами величины. В данном случае минимальная продолжительность жизненного цикла пролески в исследуемых местообитаниях будет больше 15-20 лет.

ВЫВОДЫ:

1. Выделение возрастных состояний у луковичного многолетника - пролески сибирской - также проводилось по схеме, предложенной Т.А. Работновым (1950г.), что свидетельствует о ее пригодности и для луковичных растений.

2. Развитие этого вида вплоть до старческого периода проходит по типу индивидуального жизненного цикла или онтогенеза (Левин, 1963г.), т.е. почти на всём протяжении жизненного цикла

происходит развитие конкретной особи. При переходе к старческому периоду особь сменяется зачаточным клоном.

3. Вегетативное размножение пролески сопровождается старческим угасанием особей и соответствует второму типу вегетативного размножения изученных ранее видов.

4. Образование пролеской зачаточных клонов биологически соответствует более примитивному уровню развития вегетативного размножения, так как оно не сопровождается омоложением потомства и не приводит к сколько-нибудь значительному его расселению.

ГЛАВА УП

СВОЕОБРАЗИЕ ВОЗРАСТНЫХ СОСТОЯНИЙ И
ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ
ТРАВЯНОГО ПОКРОВА ДУБРЯВ.

Помимо рассмотренных выше видов (главы III - VI) нами были изучены, менее подробно, жизненные циклы и некоторые особенности вегетативного размножения следующих видов: *Corydalis marschalliana*, *Corydalis halleri*, *Anemone ranunculoides*, *Viola mirabilis*, *Pulmonaria obscura*, *Asperula odorata* и *Stellaria holostea*.

Corydalis marschalliana - клубневой геофит с летним периодом покоя. Ход ростовых процессов у этого вида в значительной степени совпадает с особенностями ростовых процессов рассмотренного ранее луковичного геофита пролески сибирской. Ареал этого вида охватывает Балкано-Малоазиатские страны, Иран, Кавказ, южные и отчасти центральные районы Восточной Европы. В пределах Европейской части СССР встречается в Волжско-Донском, Верхне-Волжском, Средне-Днепровском, Причерноморском, Нижне-Донском районах и в Крыму. На Кавказе *Corydalis marschalliana* распространена в Предкавказье, Западном и Восточном Закавказье, Тальше (Флора СССР, т.УП, 1937 г.; Гроссгейм, 1940г.).

Ю.Д. Клеопов (1941 г.), считает, что *Corydalis marschalliana*, как и *Scilla sibirica*, входит в комплекс кверцетальных светлюбивых элементов, связанных в своём происхождении с плиоценовыми субксерофильными дубравами Средиземноморья. Европейскую часть СССР подобные виды (см. главу У1) заселили в течение послерисского периода (Ревердатто, 1940г.; Игошина, 1943г., 1961 г.; Гроссет, 1962 г. и др.).

Хохлатка Маршалла, подобно пролеске сибирской, является временным доминантом (или содоминантом) в дубравах Европейской части СССР, образуя светло-желтый аспект.

В дубравах Воронежского заповедника (Гоббе, 1964 г.) начало цветения этого вида отмечается в середине апреля, массовое

цветение в конце апреля - начале мая. В это же время происходит массовое отмирание корней. Созревание семян и начало отмирания листьев происходит в середине мая. Детального изучения сезонного ритма роста хохлатки Маршалла не проводилось; имеются некоторые указания в работах М.М.Шик (1950, 1953 г.г.); В.В. Скрипчинского и Вл.В. Скрипчинского (1960, 1961, 1965 г.г.) и собственные наблюдения.

Период летнего покоя у этого вида, по-видимому, очень невелик. Начало формирования соцветия наблюдается в конце июня - начале июля. К сентябрю - началу октября соцветие уже полностью сформировано; в это время можно наблюдать появление ростков из почвы. Приблизительно в конце сентября начинается образование молодых корней, их рост, по нашим наблюдениям, продолжается всю осень и, возможно, в начале зимы. Без воздействия осенне-зимних пониженных температур растения не развиваются. Данные о подснежном развитии этого вида отсутствуют. Во время таяния снега наблюдается интенсивный рост соцветия.

Описание жизненного цикла *Corydalis marschalliana* в известной нам литературе отсутствует. Следует отметить, что жизненный цикл этого вида в значительной степени сходен с жизненным циклом *Corydalis cava* (L) Schw. et Koert. , отдельные этапы которого подробно описаны рядом авторов (Irmisch, 1863г., Velenovsky, 1906 г.; Ryberg, 1959 г. и др.).

Семена *Corydalis marschalliana* имеют мясистый придаток и, по всей вероятности, распространяются муравьями. Прорастание семян, как и у *Corydalis cava* , происходит весной.

Corydalis marschalliana относится к ложно-однодольным растениям, при её прорастании развивается одна семядоля, с над-

земной удлинённо-эллиптической пластинкой, с длинным тонким черешком. На нижней части черетка, погруженной в почву, развиваются эпидермальные выросты, выполняющие роль корневых волосков. Верхушечная почка находится у основания семядоли. Гипокотиль сильно утолщен, от него отходит нитевидный главный корень (рис. 51).

На второй год жизни у хохлатки Маршалла образуется первый срединный лист тройчатого типа и возникают придаточные корни на клубне (рис. 52). Главный корень к этому времени отмирает (ювенильное состояние). В дальнейшем, в течение нескольких лет образуется один срединный лист и происходит увеличение клубня в размерах.

В имматурном возрастном состоянии у хохлатки Маршалла развивается один срединный лист, дважды - трижды рассеченный, появляются зубцы первого порядка на отдельных долях листа (рис. 53). В молодом вегетативном состоянии растение образует один, реже два вполне сформированных листа, в клубне в это время появляется небольшая полость. Нарастание клубня в течение всего жизненного цикла происходит моноподиально. Цветоносные стебли возникают как боковые из почек, расположенных в пазухах чешуевидных листьев, верхушечная же почка никогда не развивается в цветоносный стебель. У этой почки есть кольцо камбия, работающее все время равномерно и увеличивающее клубень из года в год. Поэтому старые клубни очень большие. По мере развития клубня осевая паренхима его разрушается, и в нём образуется полость.

У молодых генеративных растений эта полость ещё очень невелика и клубень имеет округлую форму. Растения этого возрастного состояния (рис. 54) образуют, обычно, один цветонос и

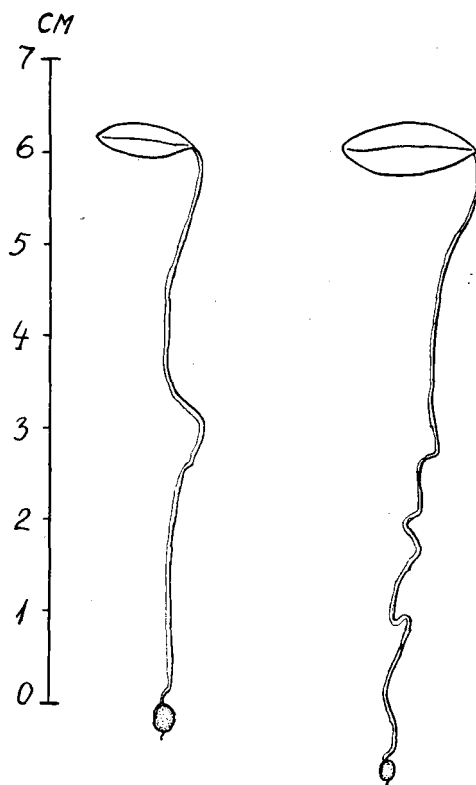


Рис. 51. Проростки хохлатки Маршалла.

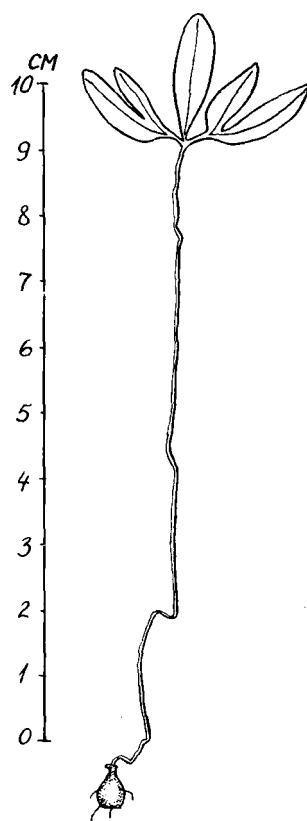


Рис. 52. Ювенильное растение хохлатки Маршалла.

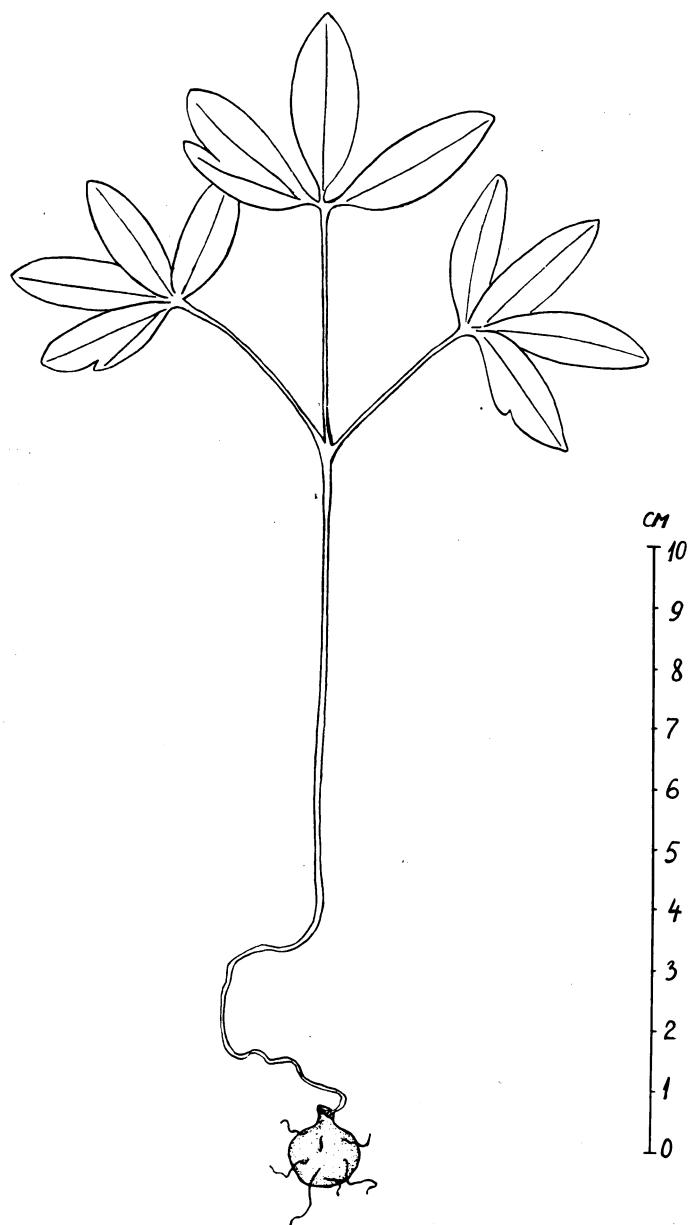


Рис. 53. Имматурное растение хохлатки Маршалла.

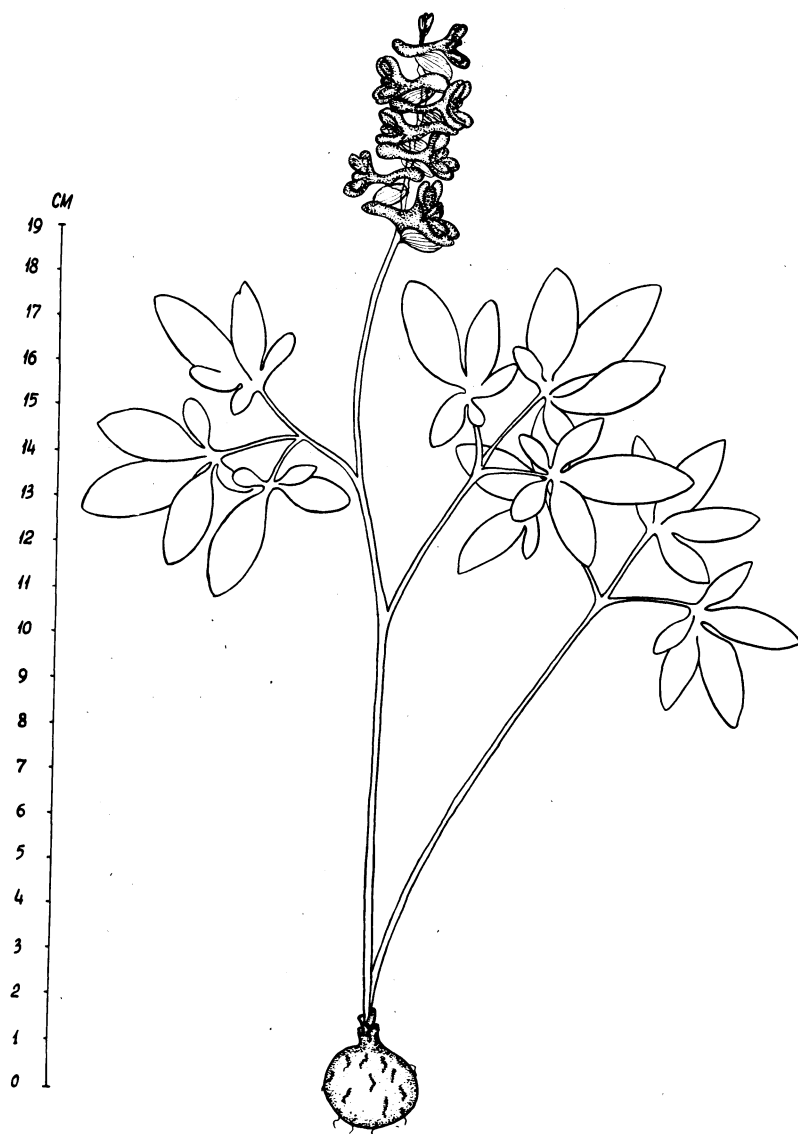


**Рис. 54. Молодое генеративное растение
хохлатки Маршалла.**

один срединный лист, в некоторых случаях срединный лист не развивается.

По мере развития растения, наряду с увеличением размеров клубня, растет и полость в нем, причем разрушение тканей, как правило, идет неравномерно, более сильно в нижней части клубня.

В средневозрастном генеративном состоянии форма клубня становится конусовидной или полусферической вследствие разрушения его нижней части. В этом возрастном состоянии растение обычно достигает наибольшей мощности развития. Образуется от двух - трёх до семи - восьми цветоносов, три - четыре срединных листа, размеры их значительно увеличиваются.

Наибольшие размеры клубня отмечены у старых генеративных растений наряду с сокращением числа цветоносов и листьев. Хохлатка Маршалла развивает в старом генеративном состоянии обычно один цветонос и 1-2 срединных листа. Клубень наполовину разрушен, полость заполнена землёй (рис.55).

Сенильные экземпляры этого вида встречались крайне редко. Они характеризуются одним - двумя листьями имматурного типа. Около верхушечной почки сохраняется небольшой (до 1 см.) участок конусовидной формы почти полностью разрушенного клубня (рис.56). В некоторых случаях клубень *Corydalis marschalliana*

в старом генеративном - сенильном состояниях может распадаться на несколько кусков. Каждый такой участок клубня может остаться в живых, если он обладает спящей почкой, способной образовать срединный лист.

У *Corydalis cava*, по данным Риберга (Ryberg, 1959 г.), в таких случаях легко развиваются придаточные почки. Образование жизнеспособных участков клубня представляет собой пример одного из наиболее примитивных способов вегетативного размно-

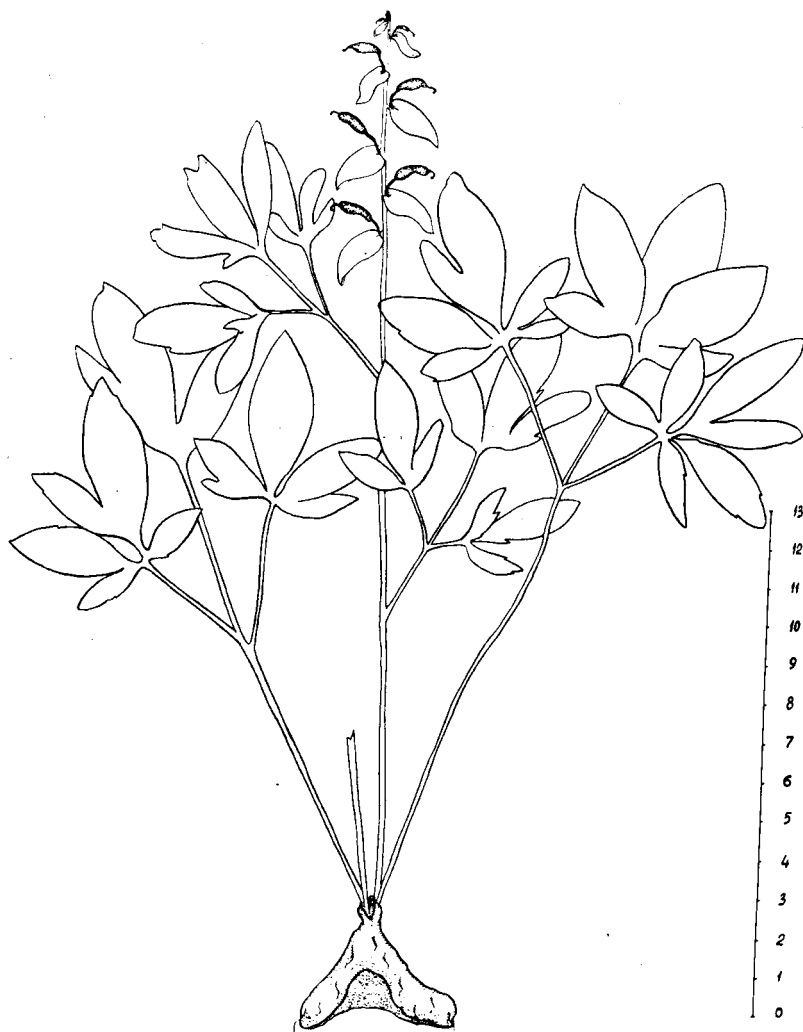


**Рис. 55. Старое генеративное растение
хохлатки Маршалла.**

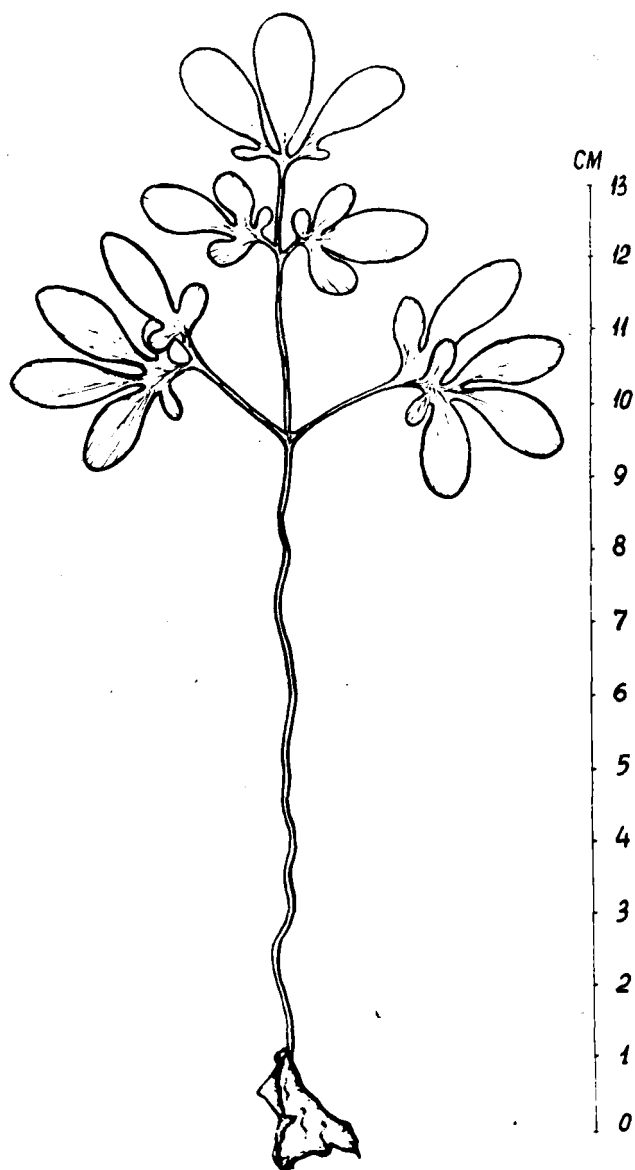


Рис. 56. Сенильное растение хохлатки Маршалла.

жения.

Corydalis halleri (*Corydalis solida* (L) Sw.) - клубневой геофит, ритм роста которого в значительной степени совпадает с особенностями ростовых процессов *Corydalis marschalliana* и *Scilla sibirica*.

Этот вид распространен в Скандинавских странах, в Средней и, отчасти, Северной Европе, в Балканских странах и в Малой Азии. В пределах Европейской части СССР встречается в Карело-Лапландском, Ладого-Ильменском, Двино-Печерском, Верхне-Волжском, Волго-Камском, Верхне-Днепровском, Средне-Днепровском, Волжско-Донском, Заволжском, Причерноморском, Нижне-Донском и Нижне-Волжском районах (Флора СССР, т.УП, 1937 г.). В Крыму и на Кавказе отсутствует. В Западной Сибири встречается в Верхне-Тобольском (Крылов, 1926 г.), в Средней Азии - в Сыр-Дарьинском районах (Флора СССР, т.УП, 1937 г.). В пределах Европейской части тяготеет к дубравам, но встречается в хвойных, хвойно-широколиственных, мелколиственных лесах и зарослях кустарников. В дубравах часто образует фиолетовый аспект, цветёт приблизительно в одно время с *Corydalis marschalliana*.

Хохлатка Галлера неоднократно служила объектом исследования (Irmisch, 1863г.; Velenovsky, 1906 г.; Алехин, 1910 г.; Проскоряков, 1926 г.; Трофимов, 1952 г.; Ryberg, 1959 г. и др.), и особенности жизненного цикла этого вида изучены довольно подробно.

Семена *Corydalis halleri*, как и *Corydalis marschalliana*, по данным различных исследователей (Irmisch, 1863г.; Velenovsky, 1906г.; Проскоряков, 1926 г. и др.) и собственным наблюдениям, созревают в мае и выпадают из коробочек. Полное развитие

зародыша в опавших семенах происходит летом и заканчивается осенью. Прорастание семян наблюдается рано весной. Хохлатка Галлера также относится к ложно-однодольным растениям. У проростка развивается 1 семядоля, надземная (рис. 57), удлинненно-эллиптическая, зеленая, с длинным и тонким черешком. Клубень гипокотильного происхождения (Velenovsky, 1906 г.). Главный корень и клубень равномерно обрастают всасывающими ("корневыми") волосками. Подобные эпидермальные выросты образуются и на черешке семядоли.

После отмирания семядоли в течение июня - октября происходит развитие зародышевой почки, которая формирует зачатки чешуевидных и срединных листьев. В камбиальном кольце под этой почкой начинается интенсивное деление меристематической ткани клубня, в то время как остальное кольцо камбия и оставшийся клубень медленно отмирают. Это отмирание продолжается в течение первых трех лет жизни (Irmisch, 1863г.; Ryberg, 1959г.). На второй год жизни у хохлатки формируется стебель, который образован, в основном, междоузлием, завершающимся верхним чешуевидным листом. Этот стебель выносит на поверхность почвы зародышевую почку и первый срединный лист (ювенильное состояние). Удлиненное междоузлие, заканчивающееся верхним чешуевидным листом, позволяет хорошо отличать ювенильные особи *Corydalis halleri* от таких же особей *Corydalis marschalliana*.

После окончания вегетации верхушечная почка *Corydalis halleri*, расположенная над поверхностью почвы вместе с ассимилирующим листом, отмирает, и развитие продолжает наиболее сильная пазушная почка. Таким образом, после второго вегетационного периода *Corydalis halleri* начинает нарастать симподиально

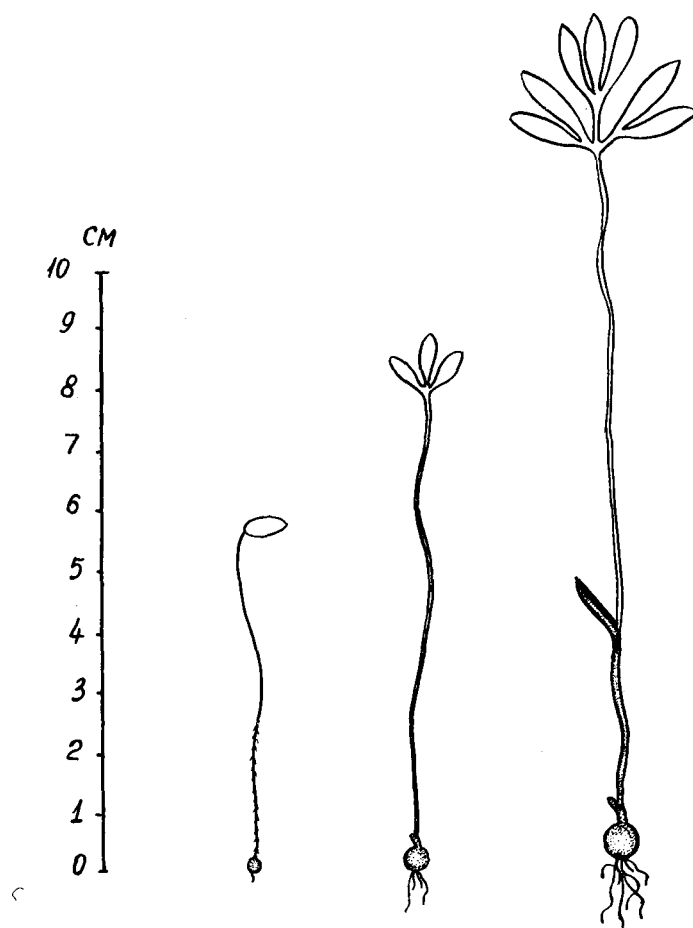


**Рис. 57. Некоторые возрастные состояния хохлатки Галлера:
проросток, ювенильное и имматурное растения.**

(Velenovsky , 1906г.; Ryberg , 1959 г.).

У этого растения происходит ежегодная смена клубней, причем новые клубни образуются внутри старых, вследствие деятельности нового камбиального кольца, формирующегося в основании развивающейся пазушной почки. Придаточные корни формируются в основании нового клубня и занимают положение главного корня (Трофимов, 1952 г.; Ryberg , 1959 г.). По мере дальнейшего роста растения происходит увеличение размеров клубня и образование всё более сложных листьев. Имматурное возрастное состояние хохлатки Галлера характеризуется наличием одного срединного ассимилирующего листа, дважды - трижды рассеченного (рис. 57).

В молодом вегетативном состоянии развивается два срединных листа; второй обычно развит слабее, каждая из 3-х долей рассечена на $1/3$ или $1/2$ (рис. 58).

В этом возрастном состоянии значительно увеличиваются размеры листьев, удлиненого междоузлия, клубня и возрастает количество корней (рис. 58). При переходе к генеративному периоду из верхушечной почки развивается соцветие. Стеблевые листья дважды - тройчатые или трижды-тройчатые, доли их рассеченные (рис. 59). Довольно часто развивается один срединный трижды-тройчатый лист. В средневозрастном генеративном состоянии наблюдается начало вегетативного размножения *Corydalis halleri*. Вместо одной пазушной почки развиваться начинают две, каждая из которых формирует свой клубень.

По мере отмирания материнского клубня дочерние клубни обособляются, каждый из них обладает собственной корневой системой. Этот процесс у *Corydalis halleri* был впервые описан Т.Т. Трофимовым (1952 г.) и подтвержден исследованиями Риберга

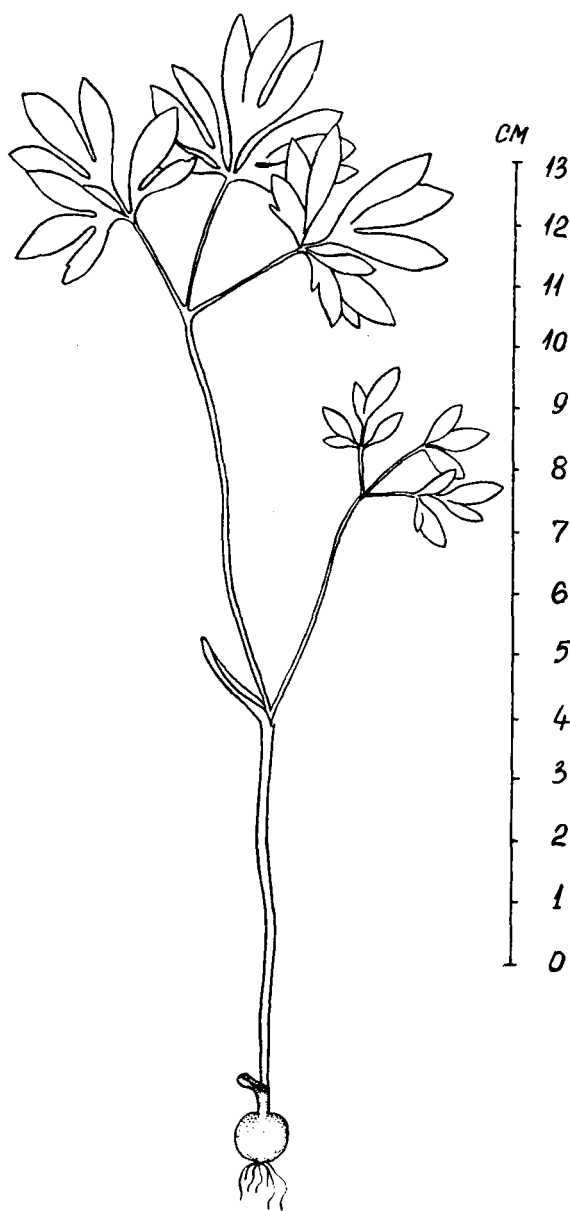


**Рис. 58. Молодое вегетативное растение
хохлатки Галлера.**

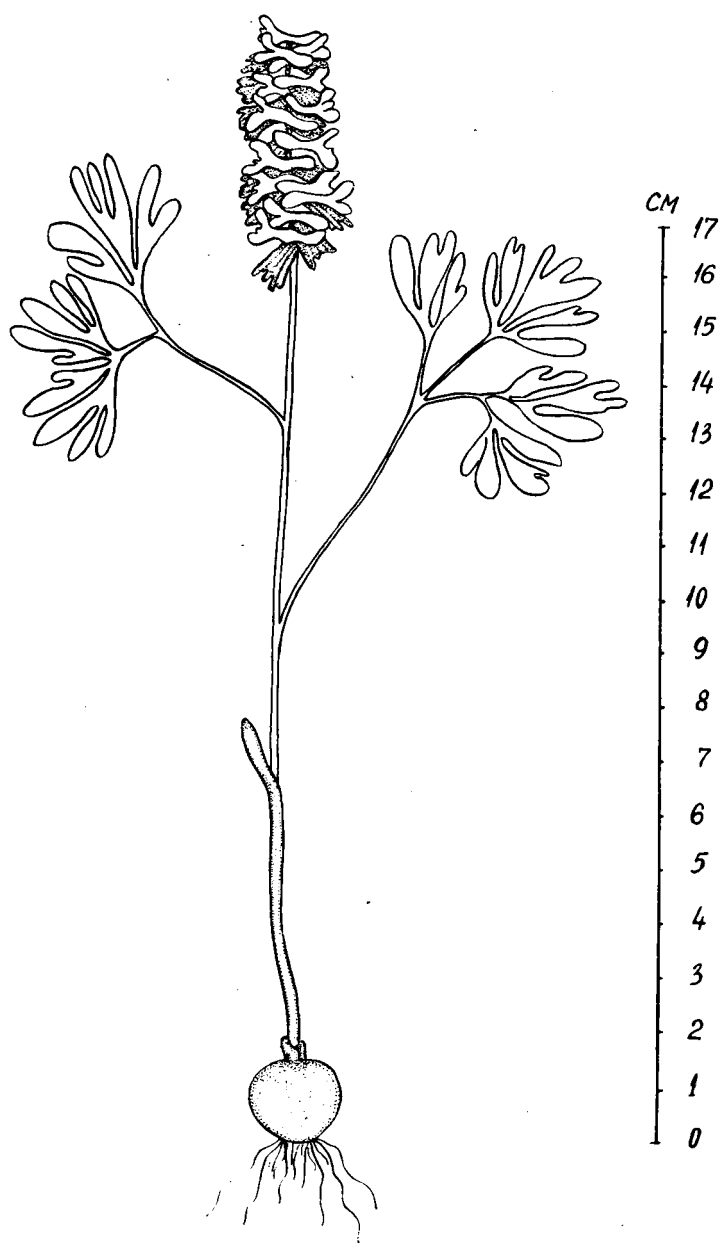


**Рис. 59. Молодое генеративное растение
хохлатки Галлера.**

(Ryberg ,1959 г.) и собственными наблюдениями.

Средневозрастные генеративные растения *Corydalis halleri* характеризуется образованием 2 цветоносов и нескольких срединных листьев. Клубни в этом возрастном состоянии достигают максимального развития (рис.60).

В старом генеративном состоянии продолжается процесс образования новых клубней у *Corydalis halleri* . Один или оба дочерних клубня, в свою очередь, образуют два "внучатых". Часто они остаются окруженными остатками материнского клубня.

Размеры дочерних клубней по мере их возникновения уменьшаются, так же как и размеры листьев, не все особи цветут в этом зачаточном клоне (рис.61). Обращает на себя внимание значительное сходство вегетативного размножения *Corydalis halleri* и *Scilla sibirica*.

В сенильном состоянии у хохлатки Галлера дочерние особи, образующие клон, характеризуются листьями виргинильного типа и небольшими клубнями. Сенильные экземпляры этого вида (рис.62) встречаются крайне редко. Вегетативное размножение, наблюдающееся у хохлатки Галлера, приводит к образованию зачаточного клона, но при этом не наблюдается значительного расселения дочерних особей и увеличения продолжительности жизненного цикла.

. *Anemone ranunculoides* - коротко-корневищный геофит, обладающий тем же ритмом роста, что и описанные выше эфемероиды (Серебряков, 1947 г.; Шик, 1953 г.; Скрипчинский и Скрипчинский, 1960г.). Ареал этого вида охватывает всю Среднюю и, отчасти, Северную Европу, Скандинавские страны, Средиземноморье, Малую Азию, Крым, Кавказ (Негi , 1912 г.; Lippmaa , 1938 г.).

В пределах Европейской части СССР обитает в следующих

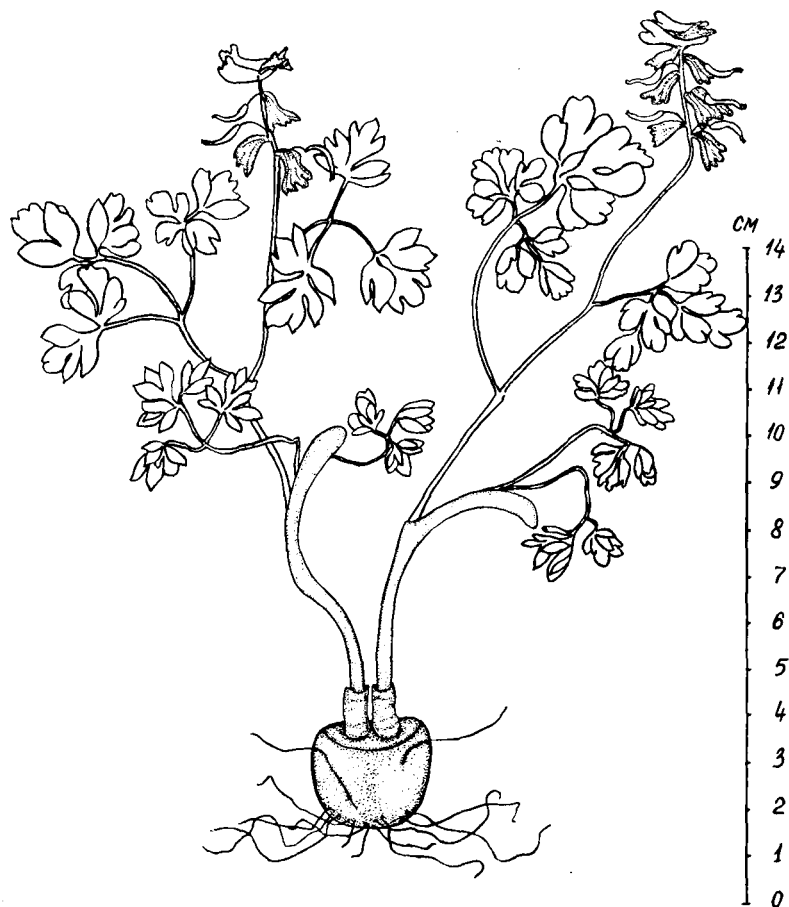


**Рис. 60. Средневозрастное генеративное растение
хохлатки Галлера.**

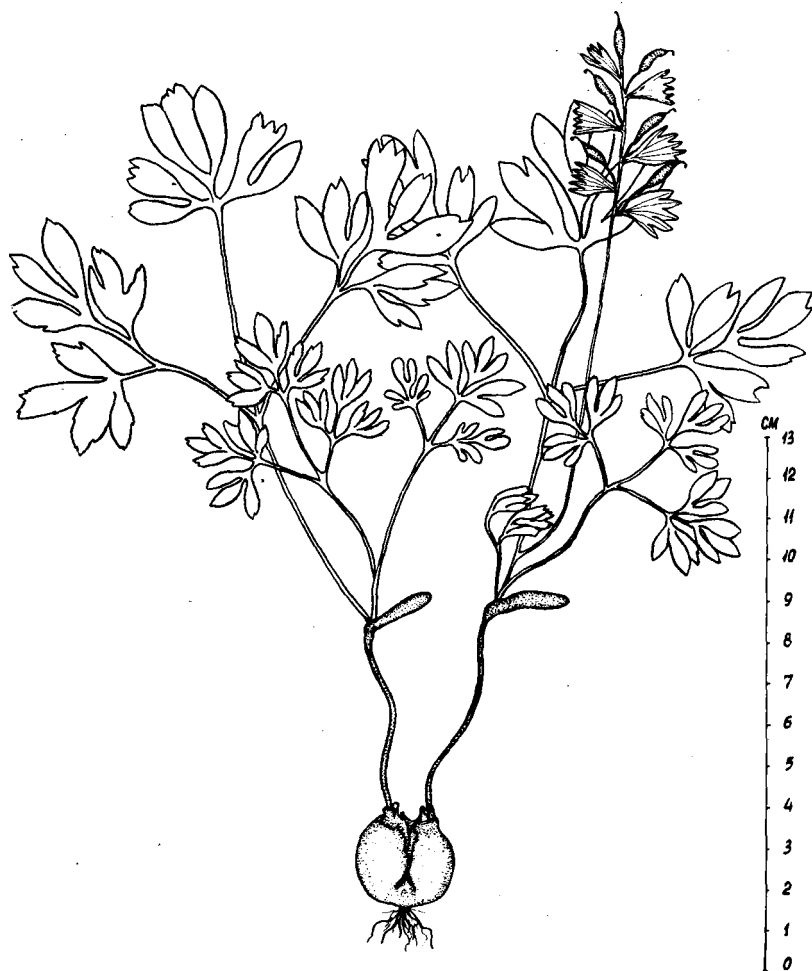


Рис. 61. Старое генеративное растение
хохлатки Галлера.

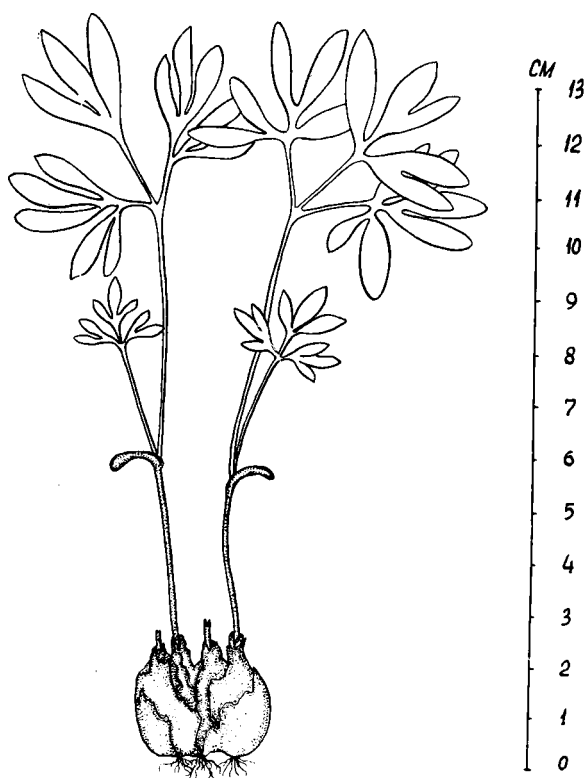


Рис. 62. Сенильное растение хохлатки Галлера.

районах: Карело-Лапландском, Двинско-Печорском, Волжско-Камском, Верхне-Днепровском, Ладого-Ильменском, Верхне-Волжском, Средне-Днепровском, Причерноморском, Волжско-Донском, Заволжском (Флора СССР, т.УП, 1937г.).

Anemone ranunculoides произрастает преимущественно в лиственных лесах, по опушкам, зарослям кустарников, иногда заходит в хвойно-широколиственные и хвойные леса (Алехин, 1947г., 1951 г. и др.). Данные о ритме роста и особенностях распространения этого вида свидетельствуют против аркто-альпийской гипотезы их происхождения, развиваемой рядом авторов (Любименко и Вульф, 1926 г.; Кожевников, 1931 г. и др.).

Изучив особенности экологии и сезонного ритма роста, некоторые авторы пришли к выводу о тесной связи *Anemone ranunculoides* и подобных видов с широколиственными лесами и о возможности их формирования под пологом третичного широколиственного леса (Трофимов, 1939 г.; Скрипчинский и Скрипчинский, 1961 г.; Горышина, 1963 г.). В литературе имеются многочисленные сведения относительно отдельных этапов жизненного цикла *Anemone ranunculoides* (Troll, - 1954 г.; Серебряков, 1947 г., 1952 г.; Шик, 1953 г.; Рысина, 1967 г. и др.), но полное описание большого жизненного цикла отсутствует.

В литературе имеются противоречивые указания о времени прорастания семян *Anemone ranunculoides*. Некоторые авторы указывают начало весны (Janczewski, 1890г.; Troll, 1954 г. и др.), Г.П.Рысина (1967г.) - осень. По нашим наблюдениям, в дубравах Воронежского заповедника прорастание семян ветреницы лютичной начинается ранней весной. Прорастание семян совершается по подземному типу (Troll, 1954 г.; Рысина, 1967 г.). Зре-

лые семена, опадающие в начале июня, содержат недифференцированный зародыш (Janczewski, 1890г.). Дифференциация зародыша происходит в течение лета вплоть до сентября (Рысина, 1967 г.).

При прорастании из семени сначала появляется корешок, затем утолщенный гипокотиль (рис. 63); в это время мясистые семядоли заключены в семенную кожуру. Зародышевая почка развивает 1 срединный тройчатый длинночерешковый лист, семядоли сморщиваются, темнеют, а к концу первого вегетационного периода отмирают. В это время на гипокотиле развиваются первые придаточные корни. Обычно они направлены косо-горизонтально и способствуют изменению положения гипокотилея с вертикального на косо-горизонтальное и горизонтальное.

Гипокотиль представляет собой первое звено гипогеегенного корневища (Серебряков, Серебрякова, 1965 г.). Следующее звено формируется из зародышевой почки на второй год жизни. До первого цветения корневище нарастает моноподиально. В течение нескольких лет происходит образование одного длинночерешкового листа, пластинка которого от тройчатой (ювенильные особи) становится пятилопастной (имматурные), одновременно усиливается расчленение долей листа (рис. 64, 65).

В возрасте 5-7 лет корневище ветреницы начинает ветвиться за счет почек в пазухах чешуевидных листьев (рис. 66). К моменту появления боковых ветвей корневища листья ветреницы принимают форму листьев взрослых экземпляров, лишь слегка отличаясь от них несколько меньшими размерами (молодые вегетативные растения). В это время довольно часто у растения еще сохраняется гипокотиль и остатки главного корня.

В некоторых случаях, при отмирании верхушечной почки, вет-

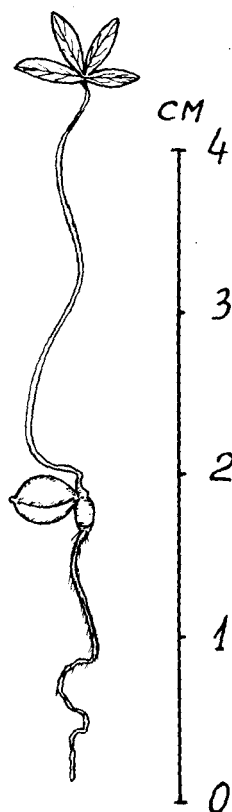


Рис. 63. Проросток ветреницы лютичной.

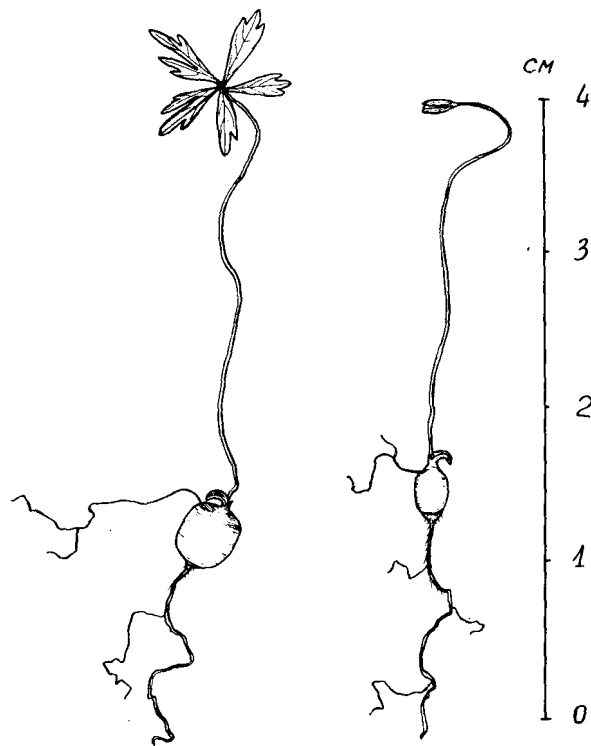


Рис. 64. Ювенильное растение ветреницы лютичной.

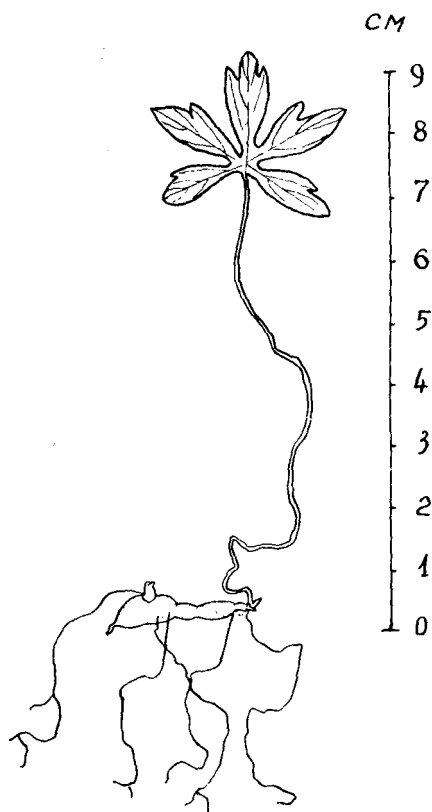


Рис. 65. Имматурное растение ветреницы лютичной.

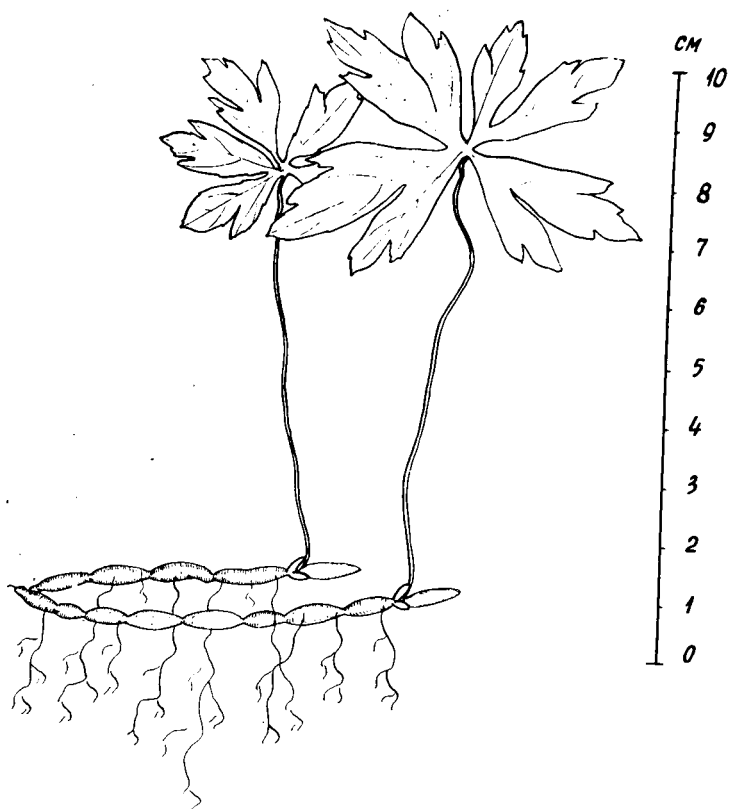


Рис. 66. Молодое вегетативное растение ветреницы лютичной.

вление корневища может начинаться на второй – третий год жизни в ювенильном состоянии. Как и у копытня европейского, нарастание корневища ветреницы лютичной после первого цветения осуществляется симподиально (Troll , 1954 г.; Серебряков, 1952 г.), обычно за счет почек в пазухах верхних чешуевидных листьев.

Вегетативное размножение у этого растения, как и у большинства рассмотренных ранее корневищных видов, начинается при переходе к генеративному периоду, обычно в молодом генеративном состоянии. В генеративном периоде особи ветреницы лютичной представлены многопобеговыми парциалами (см. главу V). Наибольшей мощности особи ветреницы достигают в средневозрастном генеративном состоянии (таблица 29).

Основным показателем при подразделении генеративного периода этого растения, как и копытня европейского (см. главу V), мы считали направленность изменения величин годовых приростов. При таком подразделении выделились молодые, средневозрастные и старые генеративные особи, у которых величина годовых приростов соответственно возрастает ($\Delta a_{n+1} > \Delta a_n$), остается практически постоянной ($\Delta a_{n+1} = \Delta a_n$) или убывает ($\Delta a_{n+1} < \Delta a_n$) по направлению от самой старой к самой молодой части корневища (рис. 67).

При переходе к сенильному периоду отделяющиеся парциали становятся неветвистыми (рис. 68), уменьшаются размеры листьев, количество корней и условный возраст особи (таблица 29).

В сенильном состоянии (рис. 69) особи ветреницы лютичной представлены небольшими участками корневищ, в некоторых случаях одногодичными, возникающими при распадении длинного корневища на ряд участков. К этому времени почка возобновления, продол-

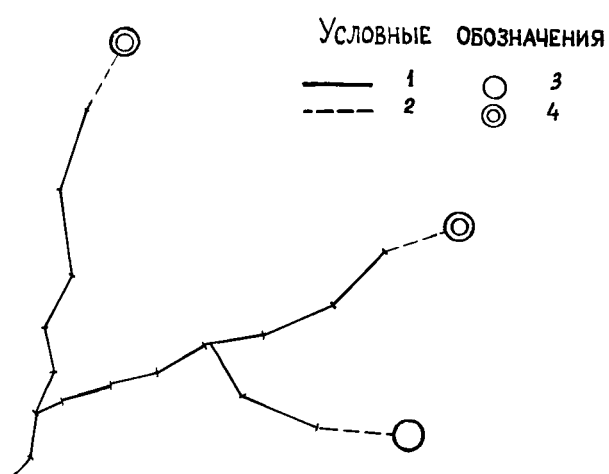


Рис. 67. Строение генеративной особи ветреницы лютичной.
 Условные обозначения: 1 - коммуникационные корне-
 вища, 2 - растущие корневища, 3 - укороченные
 вегетативные побеги, 4 - генеративные побеги.

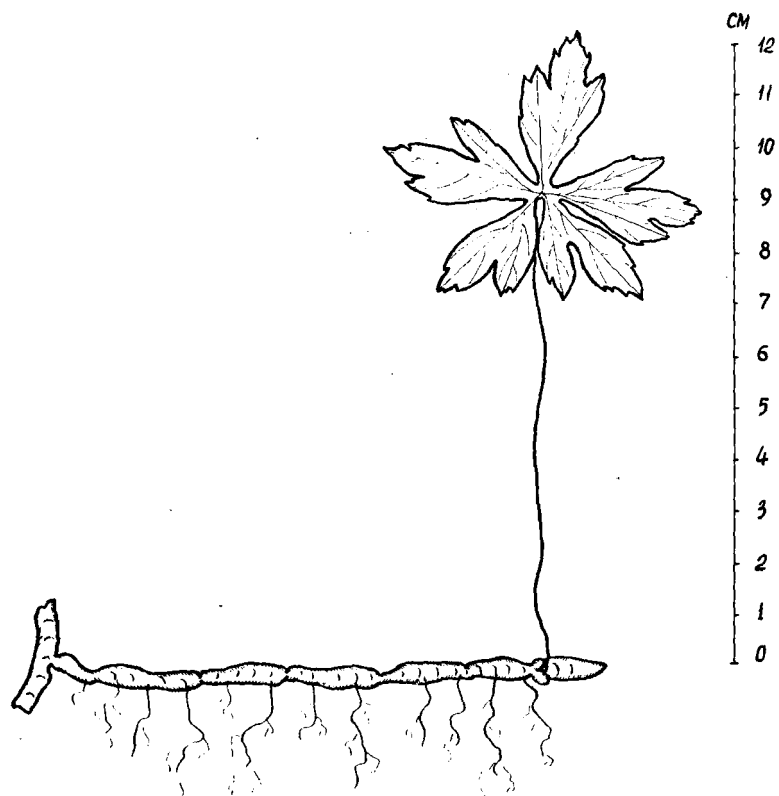


Рис. 68. Старое вегетативное растение ветреницы
лютичной.

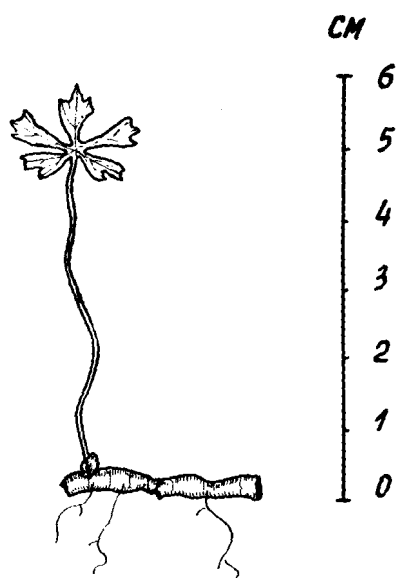


Рис. 69. Сенильное растение ветреницы лютичной.

Основные показатели возрастных состояний ветреницы лютичной

Показатели возрастных состояний	Возрастные состояния	Ювенильные	Имматурные	Молодые вегетативные	Молодые генеративные	Средневозрастные генеративные	Старые генеративные	Старые вегетативные	Сенильные
Длина листовой пластинки, см.		1.98 $\pm$ 0.04	3.31 $\pm$ 0.03	4.75 $\pm$ 0.05	7.78 $\pm$ 0.10	9.82 $\pm$ 0.10	6.23 $\pm$ 0.02	3.12 $\pm$ 0.02	1.98 $\pm$ 0.03
Ширина листовой пластинки, см.		2.12 $\pm$ 0.03	4.21 $\pm$ 0.03	6.15 $\pm$ 0.02	9.32 $\pm$ 0.08	11.64 $\pm$ 0.10	8.64 $\pm$ 0.10	4.45 $\pm$ 0.04	2.80 $\pm$ 0.02
Количество долей листа		3.25 $\pm$ 0.02	4.56 $\pm$ 0.03	5.02 $\pm$ 0.02	5.84 $\pm$ 0.03	7.21 $\pm$ 0.04	6.24 $\pm$ 0.03	5.02 $\pm$ 0.03	3.82 $\pm$ 0.02
Длина черешка, см.		5.71 $\pm$ 0.03	7.44 $\pm$ 0.06	10.40 $\pm$ 0.10	11.2 $\pm$ 0.12	13.92 $\pm$ 0.15	9.69 $\pm$ 0.10	6.24 $\pm$ 0.08	4.31 $\pm$ 0.04
Количество годовичных приростов, см.		2.82 $\pm$ 0.02	3.90 $\pm$ 0.01	6.23 $\pm$ 0.02	7.53 $\pm$ 0.03	11.34 $\pm$ 0.08	6.28 $\pm$ 0.06	5.21 $\pm$ 0.02	2.45 $\pm$ 0.03
Размер годовичных приростов, см.		0.43 $\pm$ 0.01	0.70 $\pm$ 0.02	1.20 $\pm$ 0.02	1.70 $\pm$ 0.03	2.40 $\pm$ 0.05	1.62 $\pm$ 0.04	1.21 $\pm$ 0.02	0.82 $\pm$ 0.02
Направленность изменения величины годовичных приростов					+	0	-		
Условный возраст, годы				(6.1)	7.00 $\pm$ 0.02	7.70 $\pm$ 0.02	5.10 $\pm$ 0.02	4.70 $\pm$ 0.04	2.40 $\pm$ 0.02
Абсолютный возраст, годы		2.82 $\pm$ 0.02	3.90 $\pm$ 0.03	(6.7)	(7.2)				

жающая рост корневища, отмирает и из пазушных почек развиваются побеги, каждый с одним листом ювенильного типа. Такие "осколки" корневища почти лишены корней.

У ветреницы листичной, как и у рассмотренных ранее корневищных видов, был определен условный возраст особей вегетативного происхождения (см. главы III, IV, V). С помощью условного возраста мы попытались определить минимальную продолжительность жизненного цикла этого вида (таблица 29). Произведя необходимые вычисления (см. главу V), мы определили, что минимальная продолжительность жизненного цикла ветреницы в исследованных местообитаниях равна, приблизительно, 35-40 годам.

Viola mirabilis - эпигеогенно - короткокорневищное растение (Серебряков, Серебрякова, 1965 г.), принимающее значительное участие в сложении травяного покрова дубрав. Ареал фиалки удивительной охватывает Западную Европу, за исключением Англии, Шотландии, Ирландии, запада Дании, севера Скандинавского полуострова, Испании, большей части Франции, Италии, южной части Балканского полуострова (Negi, 1925 г.; Lippmaa, 1938 г.).

В пределах Европейской части СССР это растение распространено во всех районах, за исключением Арктического и Нижне-Волжского. На Кавказе отмечено в Предкавказье и Дагестане (Гроссгейм, 1940 г.; Флора СССР, т.15, 1949 г.).

Имеются разреженные местонахождения этого вида в южных частях Западной (Крылов, 1927 г.) и Восточной Сибири, в Средней Азии и на Дальнем Востоке (как *β. subglabrata* Ledeb.)

В пределах своего распространения фиалка удивительная произрастает в лиственных (в особенности широколиственных) и смешанных лесах, на лесных опушках, в зарослях кустарников,

реже по открытым склонам. Фиалка удивительная входит в комплекс неморальных видов, связанных в своем происхождении с третичными лесами (Lippmaa, 1938 г.; Клеопов, 1941г.; Игошина, 1961г. и др.).

Некоторые особенности ритма роста этого растения рассмотрены И.Г. Серебряковым (1952 г.), И.Г. Серебряковым и Т.И. Серебряковой (1965 г.) и рядом других авторов. Побег в терминальной почке возобновления *Viola mirabilis* бывает сформирован полностью уже в августе.

После перезимовки в первой половине мая раскрываются хазмогамные цветки, сидящие в пазухах верхних розеточных листьев. В пазухах нижних зелёных листьев и верхних почечных чешуй развиваются вегетативные побеги, несущие клейстогамные цветки. Они развиваются позже хазмогамных, нередко в середине лета (Серебряков, 1952 г.). Побеги с хазмогамными цветками несут только два пленчатых прицветника, побеги с клейстогамными цветками имеют хорошо развитые зелёные листья.

Фиалка удивительная относится к летне-зелёным видам.

Начальные этапы жизненного цикла этого вида описаны И.Г. Серебряковым и Т.И. Серебряковой (1965 г.).

Проращивание семян *Viola mirabilis* наблюдается в конце мая - начале июня, обычно на вырубках, в окнах, по обочинам дорог. В сплошных зарослях материнских растений проращивание семян отмечалось крайне редко.

Проращивание происходит по надземному типу. Проросток (рис. 70)^х имеет две семядоли с овально-ланцетными пластин-

х) Рис. с 70 по 80, иллюстрирующие жизненный цикл *Viola mirabilis*, выполнены студенткой М.Г.П.И. им. Ленина Кагарлицкой Т.Н.

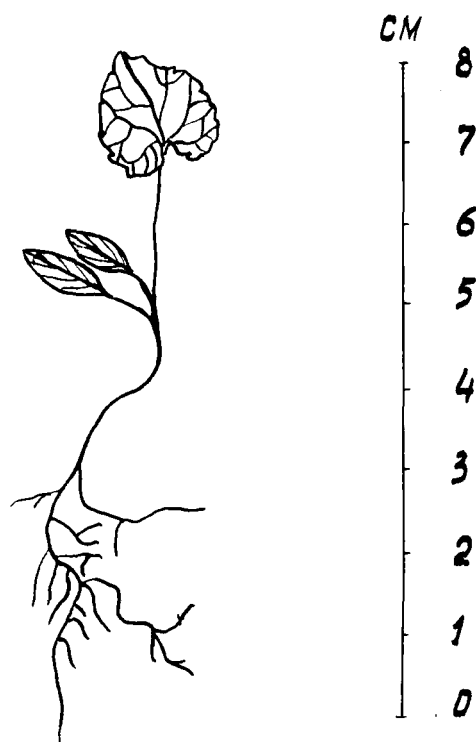


Рис. 70. Проросток фиалки удивительной.

ками, резко суженными в черешки, гипокотиль длиной один-два сантиметра, и главный корень со слабо развитыми боковыми корнями.

В течение первого вегетационного периода у проростка развивается один, реже два, срединных листа с очень небольшой пластинкой (таблица 30) обратосердцевидной формы.

На следующий год жизни гипокотиль несколько изгибается и полегает, на нём, как и на первом приросте ассимилирующего фотофильного побега, развиваются придаточные корни. В ювенильном состоянии фиалка удивительная пребывает, обычно, два - три года. В это время происходит дальнейшее нарастание надземного побега, который постепенно полегает, засыпается подстилкой и даже несколько втягивается в почву придаточными корнями, направленными косо-горизонтально. Надземный побег в ювенильном состоянии развивает 1-2 срединных листа небольших размеров и не ветвится (рис. 71).

В имматурном возрастном состоянии фиалка удивительная развивает 3-4 срединных листа и 5-6 чешуевидных (рис. 72). В это же время на корневище начинают развиваться почки в пазухах нижних чешуевидных листьев. Так как корневище в это время несколько погружено в почву, то побеги, образующиеся из почек в течение одного (или более) вегетационного периода, растут в почве, формируя только чешуевидные листья. Срединные листья имматурных растений по форме и размерам приближаются к листьям взрослых особей.

В молодом вегетативном состоянии начинается ветвление корневища за счет пазушных почек нижних чешуевидных листьев (рис. 73). Гипокотиль в это время довольно сильно изгибается,

Таблица 30

Основные показатели возрастных состояний флалки удивительной

	Проростки	Квентильные		Имматурные		Молодые вегетативные		Молодые генеративные		Средневозрастные генеративные	Старые генеративные	Старые вегетативные	Сенильные
		а	б	а	б	а	б	а	б				
Количество листьев у особи	1.00	1.60 $\pm$ 0.2	1.34 $\pm$ 0.1	2.56 $\pm$ 0.2	1.59 $\pm$ 0.1	5.52 $\pm$ 0.1	2.93 $\pm$ 0.1	4.60 $\pm$ 0.2	2.4 $\pm$	5.84 $\pm$ 0.02	4.21 $\pm$ 0.1	2.11 $\pm$ 0.02	1.47 $\pm$ 0.1
Длина листовой пластинки	1.02 $\pm$ 0.02	1.41 $\pm$ 0.1	2.49 $\pm$ 0.2	2.92 $\pm$ 0.1	3.73 $\pm$ 0.2	3.21 $\pm$ 0.1	3.72 $\pm$ 0.2	3.81 $\pm$ 0.1	3.97 $\pm$ 0.03	5.15 $\pm$ 0.03	3.98 $\pm$ 0.02	3.11 $\pm$ 0.2	2.64 $\pm$ 0.03
Ширина листовой пластинки	1.31 $\pm$ 0.03	2.02 $\pm$ 0.2	3.19 $\pm$ 0.2	4.09 $\pm$	5.05 $\pm$ 0.1	4.21 $\pm$ 0.1	5.18 $\pm$ 0.1	4.42 $\pm$ 0.1	5.43 $\pm$ 0.02	6.59 $\pm$ 0.1	4.98 $\pm$ 0.2	4.11 $\pm$ 0.01	3.47 $\pm$ 0.03
Длина черешка	2.20 $\pm$ 0.1	3.90 $\pm$ 0.2	6.81 $\pm$ 0.2	6.32 $\pm$ 0.2	8.93 $\pm$ 0.1	8.21 $\pm$ 0.03	9.51 $\pm$ 0.1	9.36 $\pm$ 0.1	10.65 $\pm$ 0.1	11.22 $\pm$ 0.03	9.21 $\pm$ 0.2	8.32 $\pm$ 0.1	6.14 $\pm$ 0.01
Количество растущих побегов	-	1.00	1.00	1.01 $\pm$ 0.1	1.00	1.29 $\pm$ 0.01	1.18 $\pm$ 0.02	1.66 $\pm$ 0.02	1.22 $\pm$ 0.1	2.75 $\pm$ 0.1	1.97 $\pm$ 0.1	1.21 $\pm$ 0.02	1.00
Количество цветков у особи	-	-	-	-	-	-	-	1.44 $\pm$ 0.03	1.25 $\pm$ 0.1	1.82 $\pm$ 0.1	1.49 $\pm$ 0.1	-	-
Количество придаточных корней у особи	2.51 $\pm$ 0.3	3.20 $\pm$ 0.2	3.62 $\pm$ 0.2	6.55 $\pm$ 0.2	7.93 $\pm$ 0.2	10.21 $\pm$ 0.02	9.87 $\pm$ 0.03	14.6 $\pm$ 0.2	12.2 $\pm$ 0.02	15.6 $\pm$ 0.02	11.87 $\pm$ 0.2	6.21 $\pm$ 0.1	2.10 $\pm$ 0.2
Абсолютный возраст	1	2.01 $\pm$ 0.1	1.84 $\pm$ 0.2	3.00 $\pm$ 0.1	3.0 $\pm$ 0.03	3.41 $\pm$ 0.03	3.86 $\pm$ 0.03	4.05 $\pm$ 0.02	4.77 $\pm$ 0.1				
Условный возраст	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6.21	5.15	4.10	3.21
Количество почек на корневище	-	-	-	1.21 $\pm$ 0.1	1.4 $\pm$ 0.02	1.30 $\pm$ 0.02	1.43 $\pm$ 0.02	2.68 $\pm$ 0.02	2.31 $\pm$ 0.1	3.82 $\pm$ 0.02	2.11 $\pm$ 0.1	1.46 $\pm$ 0.1	-

а- особи семенного происхождения

б- корнеотпрысковые особи.

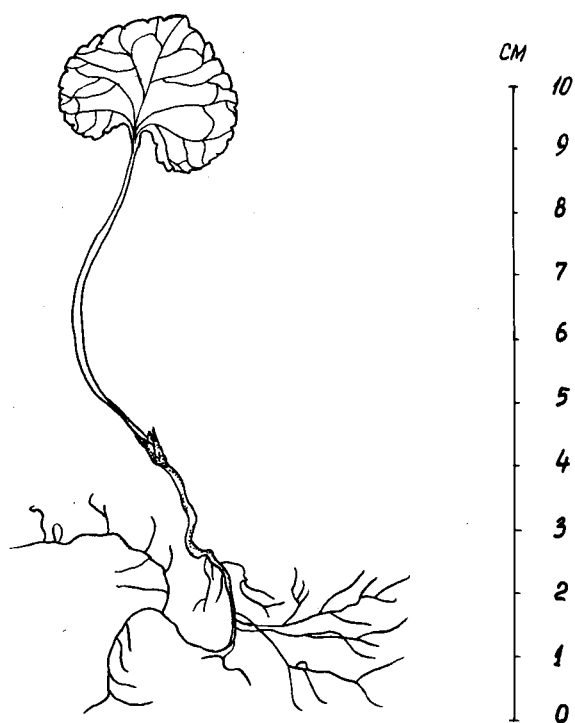


Рис. 71. Ювенильное растение фиалки удивительной.

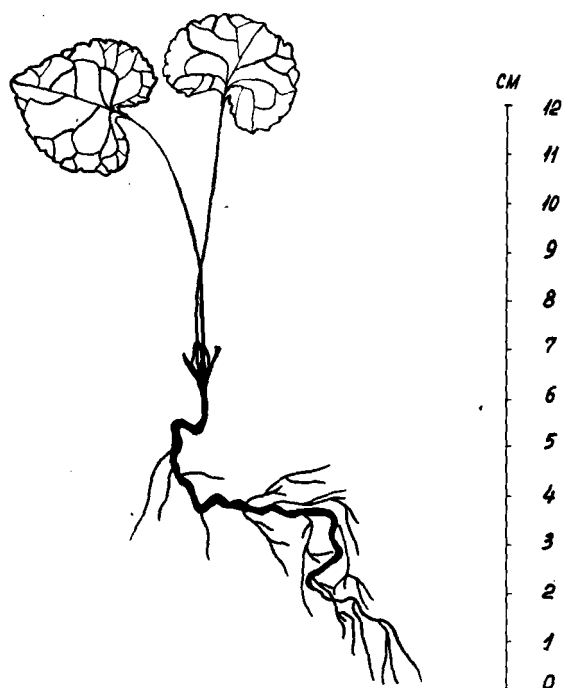


Рис. 72. Имматурное растение фиалки удивительной.

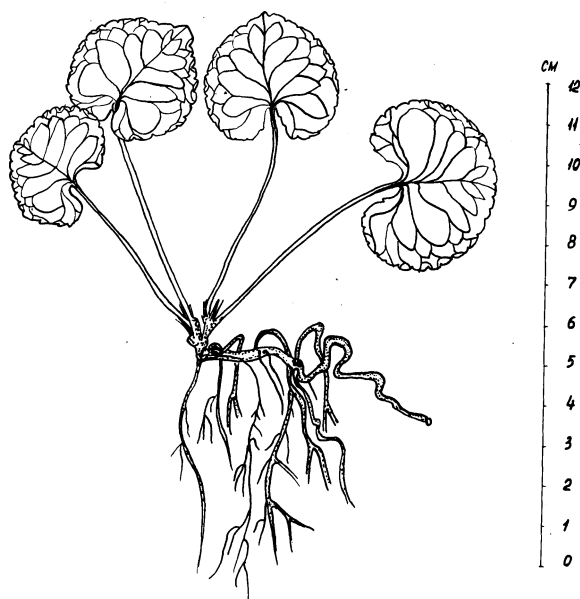


**Рис. 73. Молодое вегетативное растение
фиалки удивительной.**

корневище принимает почти горизонтальное направление, увеличивается количество придаточных корней, размеры и количество листьев (таблица 30).

На 6 - 7 год растение переходит к цветению, в это время главный корень отмирает, но сохраняется сильно извитой гипокотиль. У молодого генеративного растения развивается, как правило, один цветонос, несколько срединных ассимилирующих листьев из терминальной почки и несколько срединных листьев из боковых побегов (рис. 74).

Поскольку клейстогамные и хазмогамные цветки образуются из пазушных почек, растение и после перехода к цветению продолжает нарастать моноподиально (Серебряков, Серебрякова, 1965 г.).

В средневозрастном генеративном состоянии корневище фиалки удивительной достигает значительных размеров, ветвится. В этом возрастном состоянии отмирает гипокотиль и разрушаются первые приросты корневища. Средневозрастные генеративные особи образуют 2 или более цветоносов и несколько вегетативных побегов. У таких растений верхушечная почка часто отмирает и рост корневища продолжает одна или несколько пазушных почек, побег "перевершинивается" (Серебряков, 1952 г.).

В этом же возрастном состоянии у фиалки удивительной начинается вегетативное размножение путем отделения разветвлённых участков корневищ (парциалей).

В старом генеративном состоянии (рис. 75) количество вегетативных и генеративных побегов уменьшается, сокращается количество листьев, корней, деятельных пазушных почек (таблица 30). Всё усиливается процесс "перевершинивания", растение переходит к симподиально-моноподиальному возобновлению.

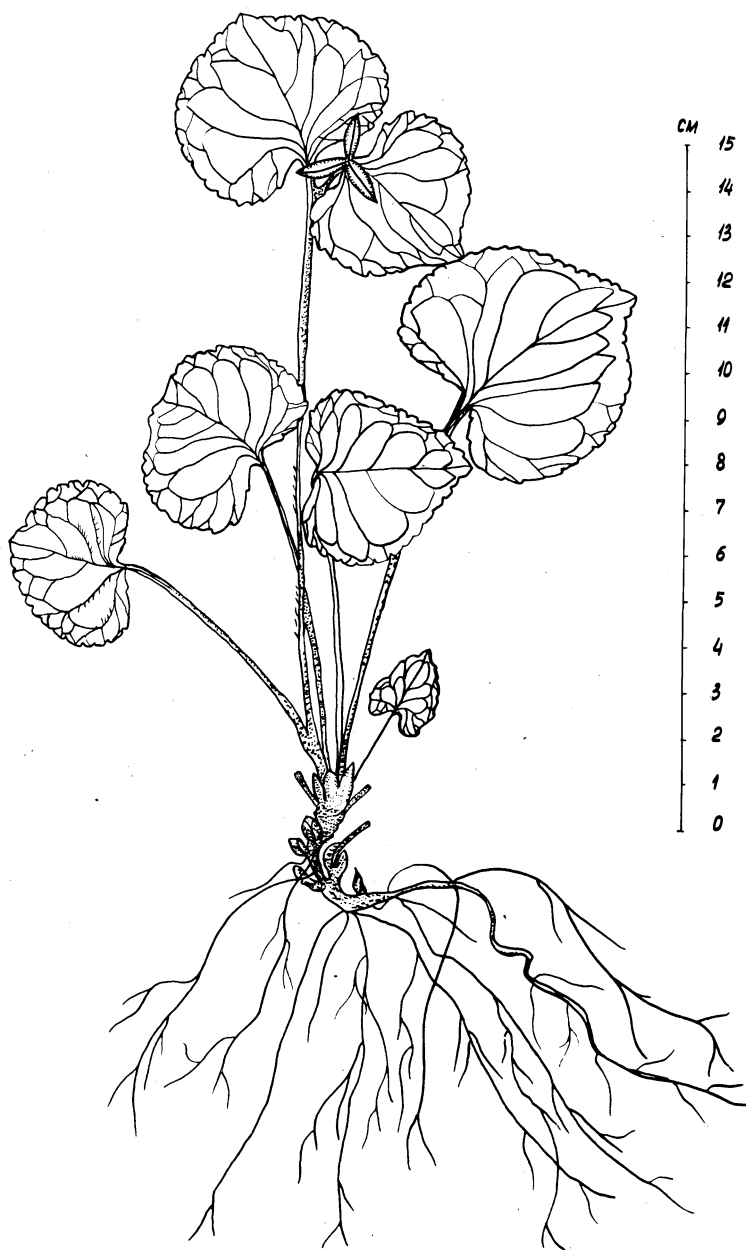


**Рис. 74. Молодое генеративное растение
фиалки удивительной.**

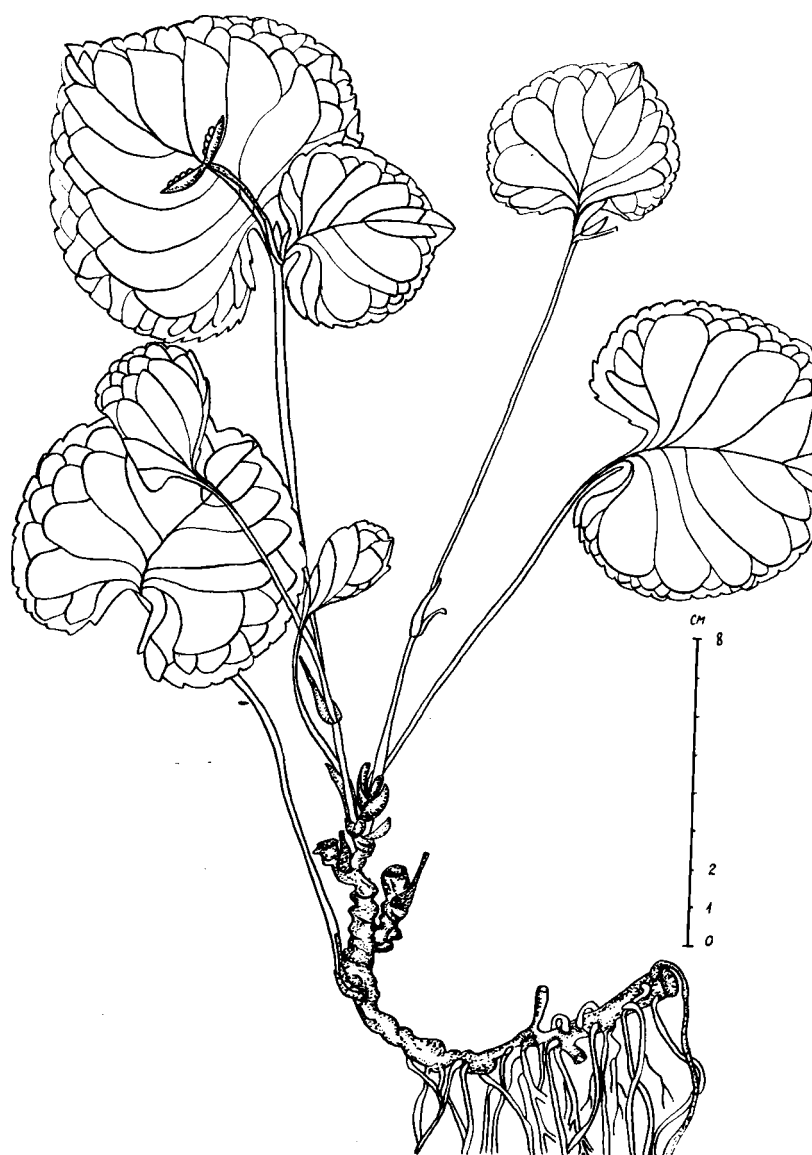


Рис. 75. Старое генеративное растение фиалки удивительной.

Уменьшение количества придаточных корней приводит к тому, что новые участки корневища не втягиваются в почву. При переходе к старческому периоду резко уменьшаются размеры корневища, количество вегетативных побегов и листьев (таблица 30).

При вегетативном размножении в старом вегетативном состоянии от материнской особи отделяются неразветвлённые участки корневищ с одним, реже двумя вегетативными побегами. Корневище буреет, сморщивается, резко уменьшается количество "дейтельных" пазушных почек. Листья старых вегетативных особей по своим размерам приближаются к листьям имматурных растений (рис. 76).

В сенильном состоянии корневище фиалки распадается на отдельные участки, содержащие одну (реже больше) почку возобновления. Вегетативный побег образует один - два срединных листа ювенильного типа и несколько чешуевидных листьев (рис. 77). Подобные растения почти полностью лишены молодых корней.

Помимо описанного выше способа вегетативного размножения, фиалка удивительная размножается с помощью корневых отпрысков, которые развиваются на придаточных корнях и их разветвлениях.

Придаточные почки наиболее часто образуются на корнях генеративных растений, реже имматурных и молодых вегетативных. Они располагаются на корнях поодиночке, на большом расстоянии друг от друга, или компактными группами (рис. 78).

Растения, возникающие как корневые отпрыски, на первых этапах своего жизненного цикла, сходны с ювенильными особями семенного происхождения (рис. 79).

Изучение корневых отпрысков позволило выделить среди них следующие возрастные состояния: ювенильные, имматурные, моло-

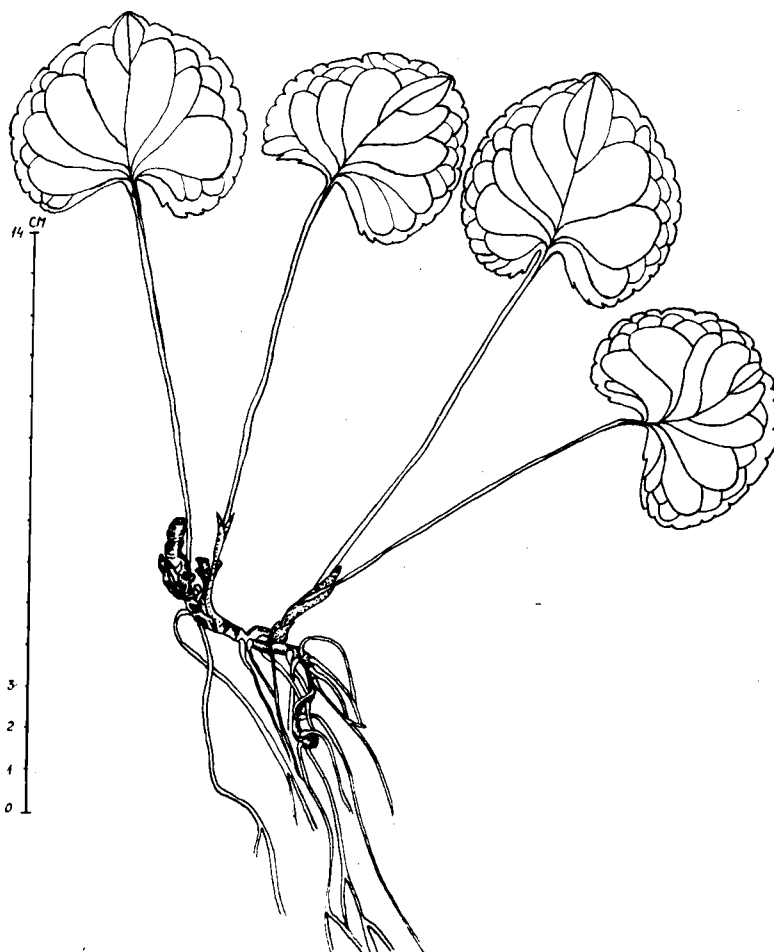


Рис. 76. Старое вегетативное растение фиалки удивительной.

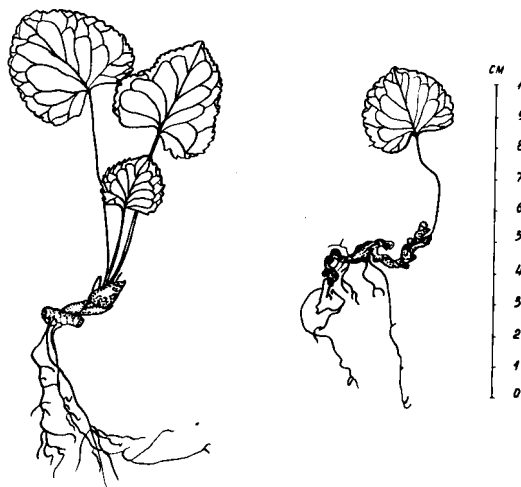


Рис. 77. Сенильное растение фиалки удивительной.

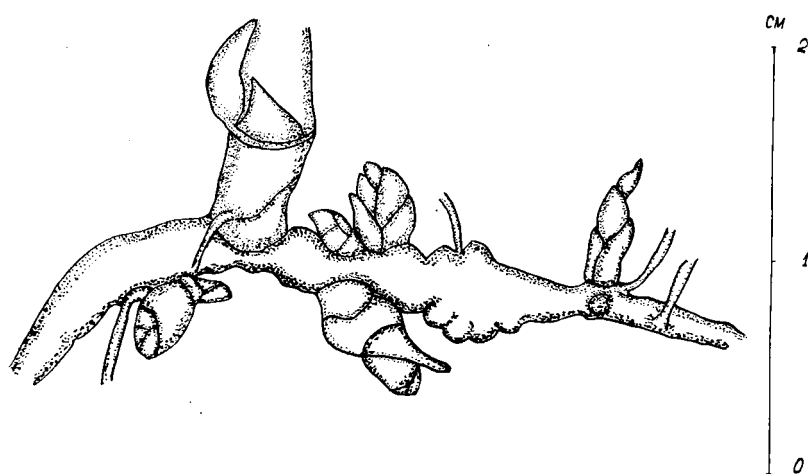


Рис. 78. Придаточные почки на корнях фиалки удивительной.

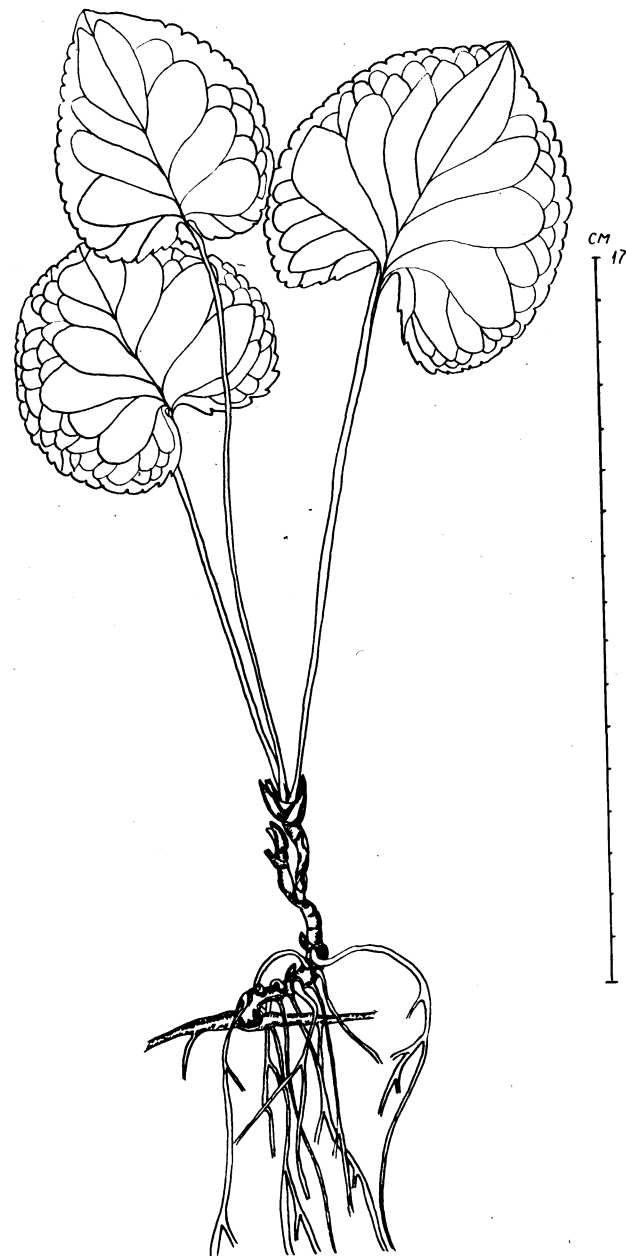
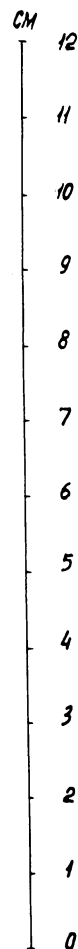
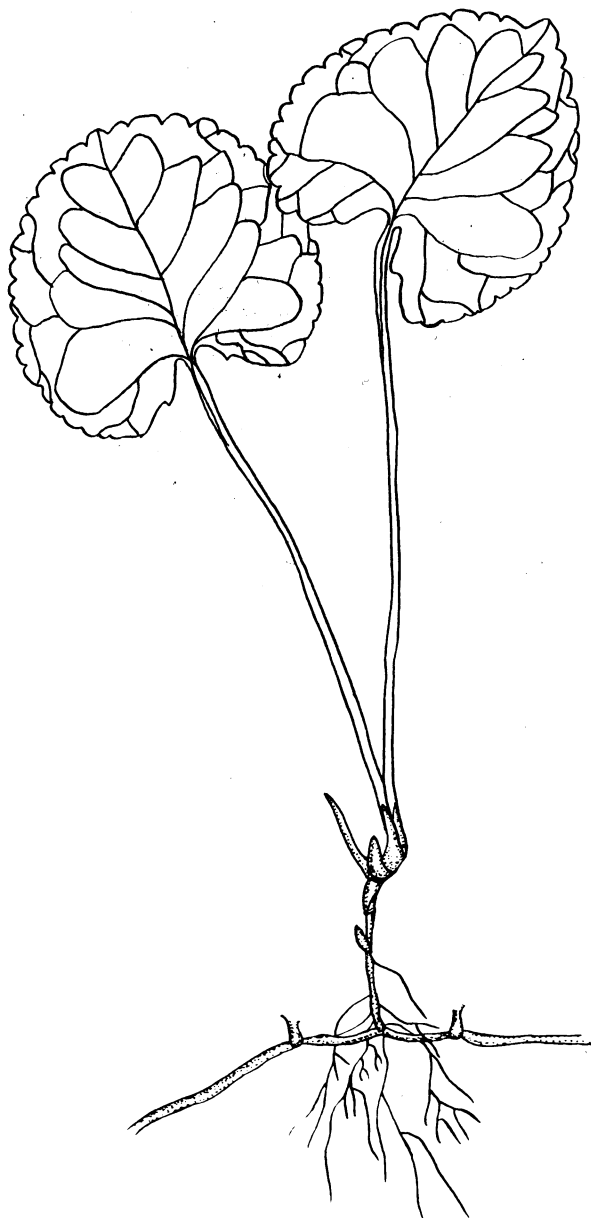
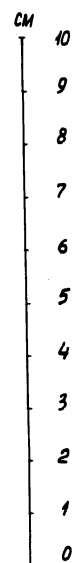
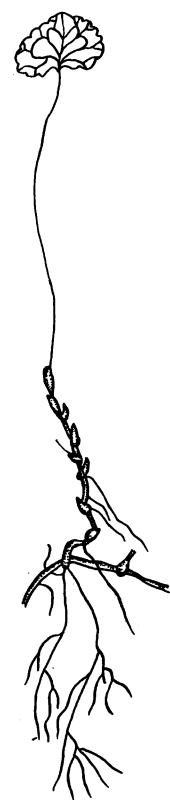


Рис. 79. Отдельные возрастные состояния корнеотпрысковых особей фиалки удивительной: I – ювенильное, II – имматурное, III – молодое вегетативное.

дые вегетативные, молодые генеративные (рис. 79). В средневозрастном генеративном состоянии у корнеотпрысковых особей разрушается корень, на котором возникла придаточная почка и первые приросты корневища. У семенных же экземпляров (см. выше) к этому времени отмирает гипокотиль и часть корневища. Таким образом, начиная со средневозрастного генеративного состояния, невозможно установить корнеотпрыскового или семенного происхождения данная особь.

Специальные измерения (таблица 30) показали, что выделенные возрастные состояния корнеотпрысковых особей существенно не отличаются от соответствующих состояний семенных особей и им необходим почти тот же промежуток времени (5-6 лет) для достижения генеративного состояния. Подобно особям семенного происхождения, корнеотпрысковые растения в средневозрастном генеративном состоянии приступают к вегетативному размножению, путем отделения участков разветвленных корневищ (парциалей).

Корнеотпрысковые особи, возникающие на придаточных корнях, довольно долго остаются связанными с материнскими особями, образуя системы корневых отпрысков (рис. 80). Материнские особи в таких системах могут быть как семенного, так и корнеотпрыскового происхождения.

Дочерние особи в системах корневых отпрысков, ещё не отделившиеся от материнской и соседних дочерних особей, обладают значительной самостоятельностью и развиваются из глубоко омоложенных зачатков. Жизненный цикл подобных особей почти полностью повторяет жизненный цикл материнских семенных растений.

В связи с этим (см. главу II) не представляется возможным при изучении жизненного цикла и возрастного состава популяций

Условные обозначения

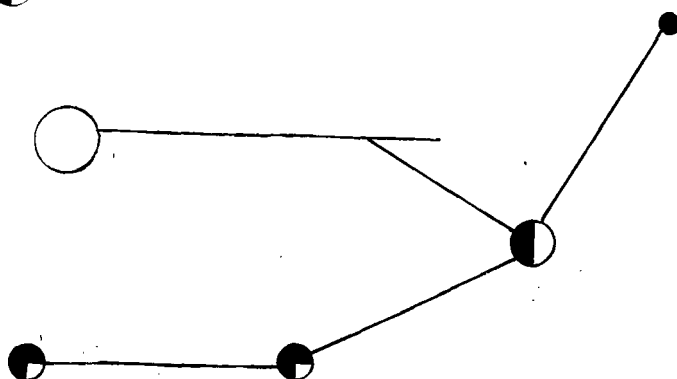
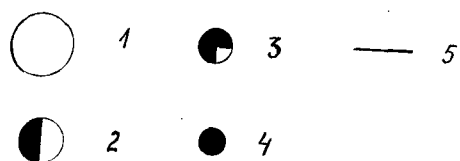


Рис. 80. Схема системы корневых отпрысков.

Условные обозначения: 1 - средневозрастная генеративная особь, 2 - молодая вегетативная особь, 3 - имматурные особи, 4 - ювенильная особь, 5 - придаточные корни и их разветвления.

фиалки удивительной считать системы корневых отпрысков единой особью. По всей вероятности, подобное образование представляет собой клон, в котором ещё не произошло отделение различных особей.

Pulmonaria obscura - эпигеогенно - короткокорневищное растение, принимающее значительное участие в сложении травяного покрова широколиственных лесов. (Высоцкий, 1906 г.; Кожевников, 1931 г.; Серебряков, 1947 г.; Шик, 1953 г.; Серебряков, Серебрякова, 1965 г. и др.).

Её ареал охватывает Швецию, Данию, Бельгию, Германию, Австрию, Венгрию, Балканские страны (Kerner, 1878 г.; Hegi, 1927 г.). В Европейской части СССР *Pulmonaria obscura* распространена во всех районах, кроме Арктических, к востоку доходит до западных склонов Уральских гор (Крылов, 1937 г.; Флора СССР, т. XIX, 1953 г.).

Ареал *Pulmonaria obscura* Dum. довольно близок к ареалу *Pulmonaria officinalis* (Kerner, 1878 г.), часто встречаются формы гибридного происхождения. В дубравах Европейской части СССР этот вид принимает участие в сложении травяного покрова как содоминант, в некоторых случаях - доминирует (Высоцкий, 1906 г.; Архипов, 1939 г.; Алехин, 1947 г.; Шик, 1953 г.).

Ростовые процессы в подземной и надземной сферах этого растения подробно изучены (Серебряков, 1947 г., 1952 г.; Шик, 1950 г., 1953 г.; Юрцев, 1951 г.; Смирнова, 1966 г.).

Рост цветоноса и листьев начинается в апреле. В конце апреля - начале мая наблюдается цветение и одновременно происходит разворачивание листьев вегетативных розеток. У медуницы имеется две генерации листьев: весенняя, которая образуется на генеративных побегах и представлена мелкими сидячими листьями,

и летняя с длинночерешковыми листьями, пластинки которых имеют овально-сердцевидное основание.

Весенние и летние листья медуницы отличаются по теплоустойчивости клеток (Фельдман и др., 1966 г.), весенние листья характеризуются более интенсивной транспирацией (Горышина, 1962 г.). Рост листовой поверхности *Pulmonaria obscura* происходит до июня, к этому времени начинают отмирать нижние листья вегетативных побегов. Некоторая вспышка роста листовой поверхности наблюдается у медуницы в случае летнего (пролептического) разворачивания почек (Серебряков, 1951 г.). Рост корневища происходит в течение мая - июля (Шик, 1953 г.).

Корневище *Pulmonaria obscura* формируется путем постепенного превращения фотофильных побегов в подземные, благодаря засыпанию и втягиванию в почву (Голубев, 1956, 1961 г.г.; Серебряков, Серебрякова, 1965 г.).

Корневище медуницы образовано из дициклических монокарпических побегов, которые в первый год жизни существуют в виде укороченных вегетативных побегов, а на второй год заканчиваются соцветием (Серебряков, 1952 г.; Шик, 1953 г.). Новообразование придаточных корней начинается в конце мая, и все ростовые процессы в корневой системе наблюдаются до января-февраля (Юрцев, 1951 г.; Смирнова, 1966 г.). Период формирования соцветия происходит с июля по октябрь, в течение зимы наблюдается микроспорогенез в цветках (Шик, 1953 г.).

Обычно это растение относится к летне-зеленым видам, но в особо благоприятные зимы сохраняет зеленые листья до схода снега (Серебряков, 1952 г.; Шик, 1953 г.; Горышина 1967 г. и др.) и может быть причислено к категории зимне-зеленых видов.

Принимая во внимание соотношение роста листовой поверхности, корней, побегов, заложение и формирование соцветия, можно сделать вывод о практически непрерывном формообразовании у этого вида (Смирнова, 1966 г.).

Малый жизненный цикл и отдельные этапы большого жизненного цикла медуницы изучены довольно подробно (Серебряков, 1952 г.; Шик, 1953 г.; Серебряков, Серебрякова, 1965 г. и др.).

Прорастание семян медуницы неясной наблюдается в конце апреля - начале мая. В лабораторных условиях прорастания семян добиться не удалось (Проскоряков, 1926 г.; Шик, 1953 г.). Прорастание происходит по надземному типу. Сначала появляется главный корень, затем слегка утолщенный гипокотиль и опущенные округлоовальные семядоли. По выходе из семени они зеленеют (рис. 81). В течение первого года жизни у растения возникает 2-3 срединных листа, по форме и размерам несколько отличных от листьев взрослых растений. У ювенильных срединных листьев пластинка постепенно переходит в черешок, у взрослых имеет овально-сердцевидное основание. Наиболее широкая часть пластинки находится при основании листа.

В первый же год на гипокотиле возникают придаточные корни и несколько боковых корней на главном. К середине вегетационного периода семядоли желтеют и отмирают (рис. 82). Гипокотиль является первым звеном эпигеогенного укороченного корневища (Шик, 1953 г.; Серебряков, Серебрякова, 1965 г.).

В течение нескольких лет корневище нарастает моноподиально, количество листьев в розетке постепенно увеличивается (5-6), форма их приближается к форме взрослых листьев. Возраст таких растений определяется по числу почечных колец (Шик, 1953 г.).

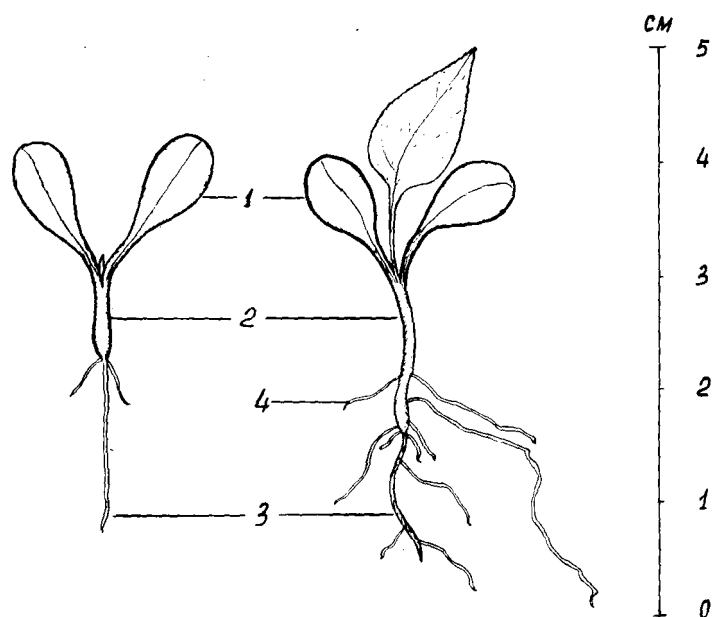


Рис. 81. Проросток медуницы неясной.

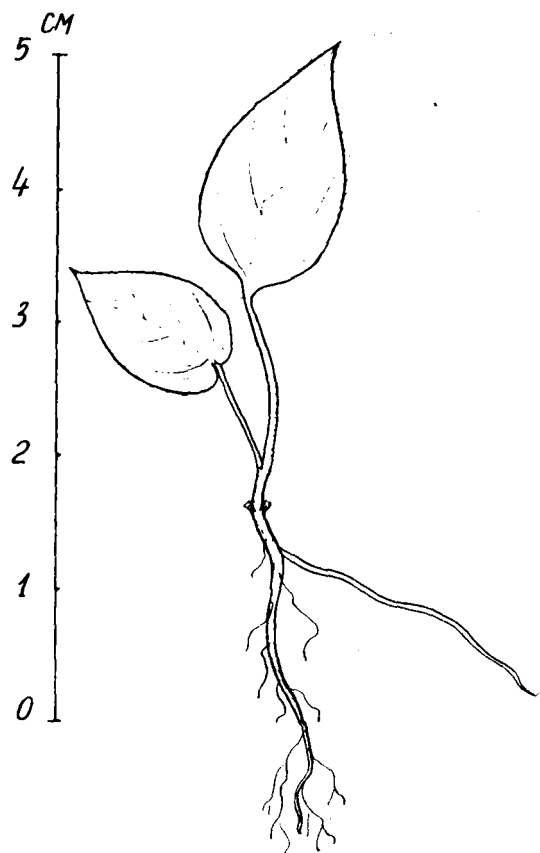


Рис. 82. Ювенильное растение медуницы неясной.

К пяти – шести годам медуница приобретает черты взрослого растения и начинает ветвиться (рис. 83). Ветвление происходит за счет пазушных почек в основании нижних чешуевидных листьев годовичных приростов. При переходе к цветению, нарастание корневища становится симподиальным (Голубев, 1956 г.; Серебряков, Серебрякова, 1965 г.).

Вегетативное размножение у медуницы начинается при переходе к генеративному периоду и, как у копытня и ветреницы, осуществляется как отделение разветвленных парциалей (см. главу V).

Наиболее мощно развитые растения наблюдаются в середине генеративного периода и характеризуются большой разветвленностью парциалей, значительным количеством листьев, корней, их большими размерами (рис. 84).

При переходе к старческому периоду от материнских растений начинают отделяться мало разветвлённые парциали, уменьшается количество листьев у вегетативных укороченных побегов (рис. 85). Количество годовичных приростов в составе одной парциали, а, следовательно, и условный возраст особи, значительно уменьшаются. В сенильном состоянии корневище медуницы распадается на мелкие участки, иногда состоящие из одного годовичного прироста. Побег сенильных особей развиваются из пазушных почек чешуевидных листьев зон кушения, которые несколько лет находились в состоянии покоя. Листья таких побегов имеют ювенильный характер. Корни у сенильных особей почти полностью отсутствуют, корневище чернеет и сморщивается (рис. 86).

В заключение следует отметить значительное сходство как в структуре особей (парциалей), так и в ходе жизненного цикла

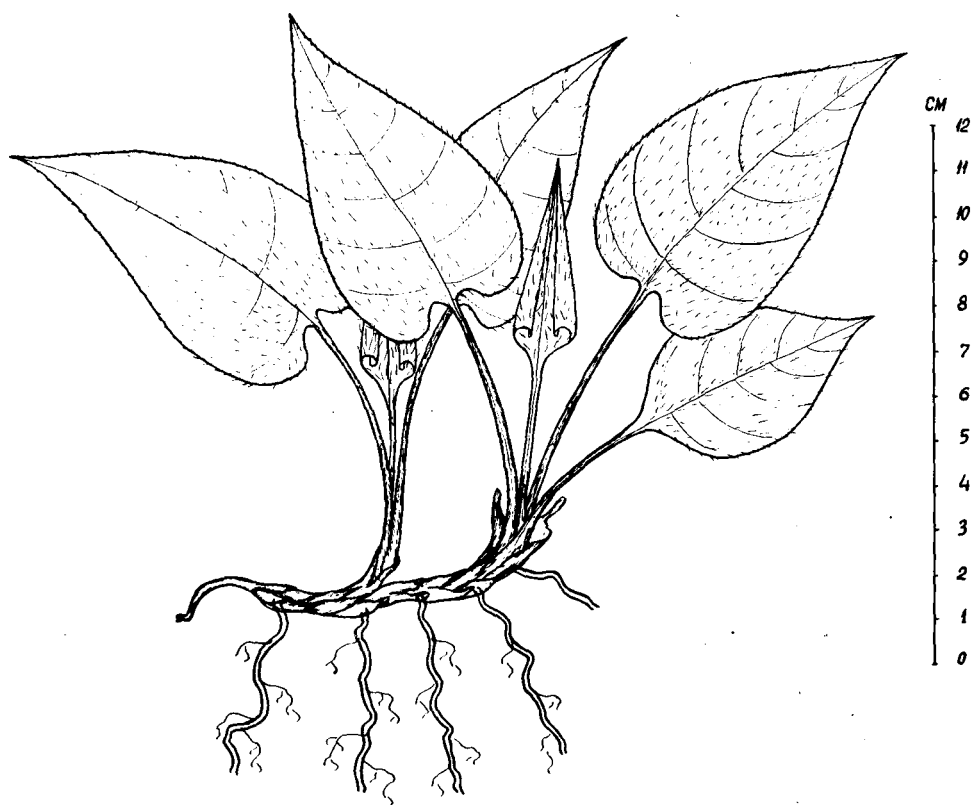


Рис. 83. Молодое вегетативное растение медуницы неясной.

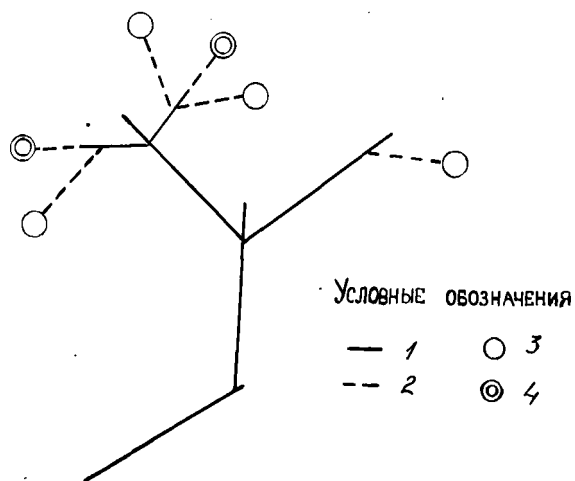


Рис. 84. Строение генеративной особи медуницы неясной.

Условные обозначения: 1 – коммуникационные плагиотропные монокариические побеги, 2 – растущие плагиотропные монокариические побеги, 3 – укороченные вегетативные ортотропные побеги, 4 – удлиненные генеративные побеги.

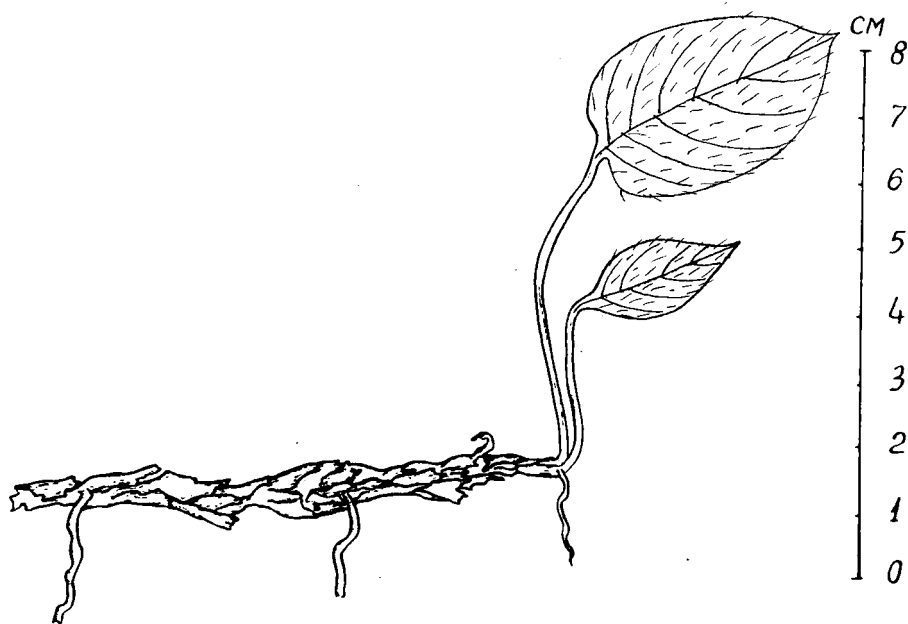


**Рис. 65. Старое вегетативное растение медунцы
неясной.**

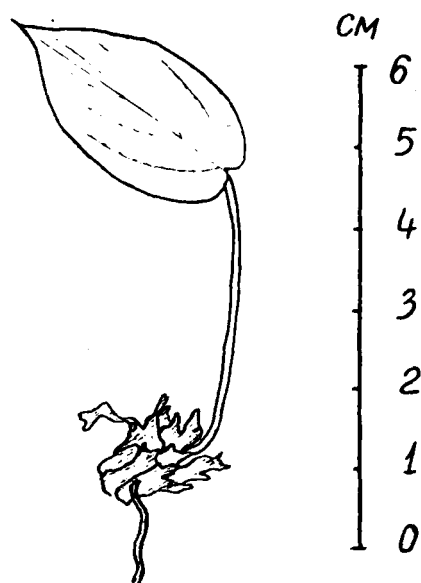


Рис. 86. Сенильное растение медуницы неясной.

Pulmonaria obscura и некоторых изученных ранее корневищных растений (*Asarum europaeum*, *Anemone ranunculoides* , *Viola mirabilis*).

Asperula odorata - длиннокорневищное растение с приповерхностным расположением плагиотропных побегов.

Это растение широко распространено почти по всей Западной Европе, за исключением юга Испании и северной части Скандинавского полуострова (Негі, 1918 г.; Липпмаа, 1938 г.; Ильин, 1941 г.). В пределах Европейской части СССР *Asperula odorata* отмечена во всех районах, кроме Карело-Лапландского, а в Двинско-Печорском встречается только на самом юге (Флора СССР, т.23, 1958 г.). На Кавказе ясменник душистый распространён во всех районах (Гроссгейм, 1940г.). Изолированные местонахождения этого вида отмечены на южном Урале, Западной и Восточной Сибири, Дальнем Востоке и Средней Азии; кроме того, это растение обнаружено в Японии и Китае. Карта ареала этого вида имеется в работах Т. Липпмаа (1938 г.) и М.М. Ильина (1941 г.). Согласно ряду авторов (Липпмаа, 1938 г.; Клеопов, 1941 г.; Игошина, 1961 г.; Горчаковский, 1963 г. и др), *Asperula odorata* представляет собой третичный реликт, переживший оледенения в горах Европы и южного Урала. В Западной Европе *Asperula odorata* тяготеет к буковым лесам (Кернер, 1902 г.; Негі, 1918 г), в Европейской части СССР произрастает в широколиственных, елово-широколиственных и еловых лесах (Алехин, 1947 г.; Порфирьев, 1960г.; Киселева, 1962 г.).

По данным некоторых авторов (Мальцев, 1905 г., 1909 г., Порфирьев, 1960г.), этот вид весьма требователен к почвам и не выносит резкого осветления, в связи с чем на вырубках быстро

исчезает. Это растение относится к "апериодическим" видам (Diels , 1913 г.) и не имеет периода органического покоя.

Соцветие у *Asperula odorata* закладывается осенью (Серебряков, 1947 г.), данные относительно подснежного роста отсутствуют. Развертывание листьев и цветение происходит в начале - середине мая, плагиотропные побеги отличаются весьма продолжительным ростом: с мая по август (Шик, 1953г.). Сведения относительно малого и большого жизненных циклов этого вида в известной нам литературе отсутствуют.

Прорастание семян ясменника душистого происходит в конце весны - начале лета. Прорастание совершается по надземному типу. Главный корень длиной 1-2 см. резко отграничен от слегка утолщенного гипокотилия. Семядоли овально-ланцетные, резко сужены в черешки, в пазухах семядолей ясно заметны почки. У проростка развивается 2-3 мутовки из 4 листочков. (рис. 87). В первый же год жизни из пазушных почек семядольных листьев развиваются побеги с двумя-тремя четырехлистными мутовками.

Виргинильный период у этого вида очень непродолжителен. На 2-ой или 3-ий год жизни, кроме ортотропных надземных побегов, развиваются плагиотропные побеги типа столонов. Перед началом вегетативного размножения растение выглядит следующим образом: первичный куст образован ортотропными побегами 4-5 порядков. От побегов 3 и более порядков отходят плагиотропные подземно-подстилочные побеги. Они ветвятся, давая начало новым плагиотропным побегам, а из пазушных почек развиваются ортотропные побеги (рис. 88). Возобновление симподиальное, реже смешанное симподиально-моноподиальное.

Вегетативное размножение начинается при переходе от виргинильного периода к генеративному и представляет собой отде-

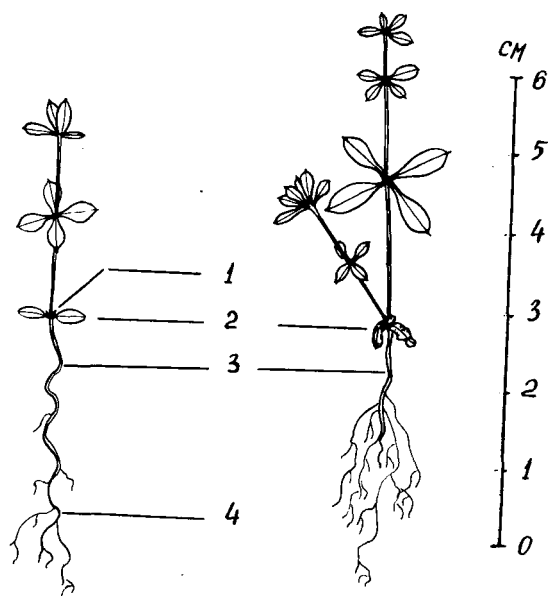


Рис. 87. Растения ясенника душистого первого года жизни:
проросток и начало ветвления.

Условные обозначения: 1 - почки в пазухах семядолей,
2 - семядоли, 3 - гипокотиль, 4 - главный корень.



Рис. 88. Молодое вегетативное растение ясенника душистого.

ление от материнской особи систем парциальных кустов. Системы парциальных кустов ясменника душистого значительно отличаются от подобных систем у осоки волосистой (рис. 89). Парциальные кусты в системах ясменника душистого отличаются недолговечностью. Живые побеги развиваются у них в течение одного-двух, реже трех лет. Так же недолговечны коммуникационные корневища, связывающие отдельные парциальные кусты.

Наряду с незначительной продолжительностью существования особей в генеративном периоде, протяженность их довольно велика, что позволяет этому растению при благоприятных условиях довольно быстро захватывать новые территории.

При переходе к старческому периоду у ясменника душистого при вегетативном размножении начинают отделяться парциали со всё меньшим числом парциальных кустов. Количество растущих отбегов уменьшается, начинают господствовать коммуникационные и корневища (см. главу III). Значительно уменьшаются общие размеры особи.

В сенильном состоянии системы с небольшим количеством парциальных кустов распадаются на отдельные кусты и небольшие участки корневищ (рис. 90). Из пазушных почек чешуевидных листьев отдельных участков коммуникационных корневищ развиваются ортотропные побеги с листьями ювенильного типа. Корни у таких растений, как правило, отсутствуют, корневище буреет и сморщивается.

Краткое рассмотрение хода жизненного цикла *Asperula odorata* показывает его значительное сходство с жизненными циклами рассмотренных ранее длиннокорневищных видов (см. главы III, IV).

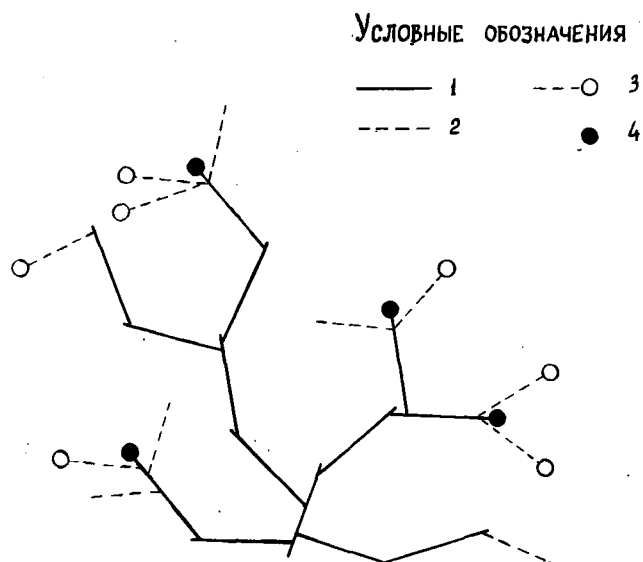


Рис. 89. Схема строения генеративной особи
ясменника душистого.

Условные обозначения: 1 – коммуникационные плагиотропные побеги, 2 – растущие плагиотропные побеги, 3 – растущие ортотропные побеги, 4 – основания отмерших ортотропных побегов.

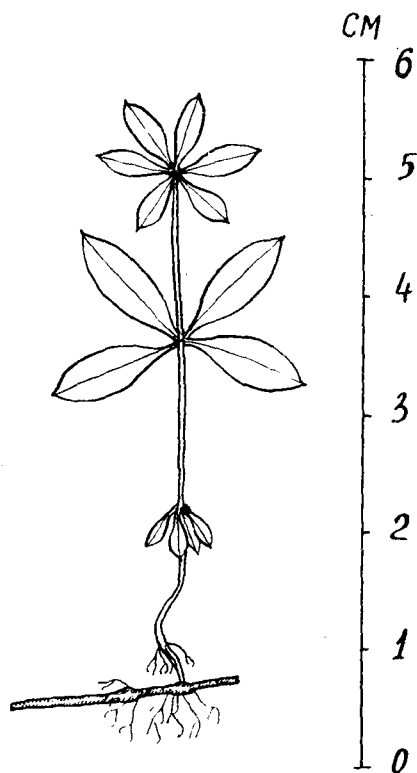


Рис. 90. Сенильное растение ясенника душистого.

Stellaria holostea - травянистый многолетник с побегами подстилочного типа (Высоцкий, 1906 г.; Серебряков, 1952 г.; Любарский, 1960 г.). Ареал этого вида простирается от севера Англии, южной части Скандинавского полуострова и юга Финляндии до северной Испании, Италии, Балканских стран, Малой Азии и Кавказа, захватывает также северную Африку (Hegi, 1912 г.; Lippmaa 1938 г.). В восточном направлении ареал *Stellaria holostea* простирается до Урала; изолированные местонахождения отмечены под Томском и Тобольском (Крылов, 1927 г.).

В пределах Европейской части СССР встречается в следующих районах: Карело-Лапландском, Двинско-Печорском, Ладого-Ильменском, Верхне-Волжском, Волжско-Камском, Верхне-Днепровском, Средне-Днепровском, Волжско-донском, Заволжском, Причерноморском, Нижне-Донском. На Кавказе встречается во всех районах. (Флора СССР, т. VI, 1936 г.; Гроссгейм, 1940 г.). Карта ареала *Stellaria holostea* имеется в работе Т. Липпмаа (Lippmaa, 1938 г.).

Звездчатка ланцетолистная тесно связана в своём распространении с широколиственными лесами и входит в неморальный комплекс видов (Lippmaa, 1938 г.; Клеопов, 1941 г.).

Ритм роста этого вида детально не изучен, имеются отдельные указания в работах И. Г. Серебрякова (1947 г., 1952 г.), М. М. Шик (1953 г.), Т. К. Горышиной (1967 г.) и др..

В общих чертах ритм роста *Stellaria holostea* сходен с остальными неморальными видами. Однако следует отметить значительно более позднее формирование соцветия (декабрь - февраль) и весьма продолжительный рост плагиотропных побегов (Серебряков, 1952 г.; Шик, 1953 г.).

Описание жизненного цикла звездчатки ланцетолистной в известной нам литературе отсутствует.

Прорастание семян этого вида наблюдается в конце весны. Вполне развитый проросток имеет главный корень длиной 2-3 см., гипокотиль 1-2 см. (рис. 91). Семядоли линейно-ланцетные, сужены в черешок. В течение первого года жизни растение развивает до 7-8 пар срединных ассимилирующих листьев, а из пазушных почек семядольных листьев развиваются ортотропные побеги. К концу вегетационного периода первичный побег полегает и верхушка его отмирает. Наряду с этим, происходит развитие ортотропных побегов из пазушных почек побегов I и II порядков (рис. 91).

Виргинильный период у *Stellaria holostea* очень непродолжителен. На второй, реже третий год жизни главный побег отмирает, полегают боковые побеги I и последующих порядков, а из пазушных почек этих побегов развиваются, с одной стороны, подстилочные плагиотропные, с другой, ортотропные побеги (рис. 92). Оба типа побегов у этого растения слабо дифференцированы. Возобновление смешанное симподиально-моноподиального типа.

Вегетативное размножение начинается при переходе в генеративный период. В это время материнская особь представляет собой систему малолетних (двух-трехлетних) парциальных кустов, связанных с первичным кустом.

Дочерние особи в генеративном периоде, как и у *Asperula odorata*, представляют собой системы малолетних парциальных кустов (рис. 93). Такое строение генеративных особей несколько сближает их с подобными особями осоки и сныти.

Отличительной особенностью таких особей, кроме непродолжительного существования парциальных кустов, является весьма значительная протяженность особей (подробнее см. главу VIII), которая обеспечивается длительным ростом побегов нескольких гене-

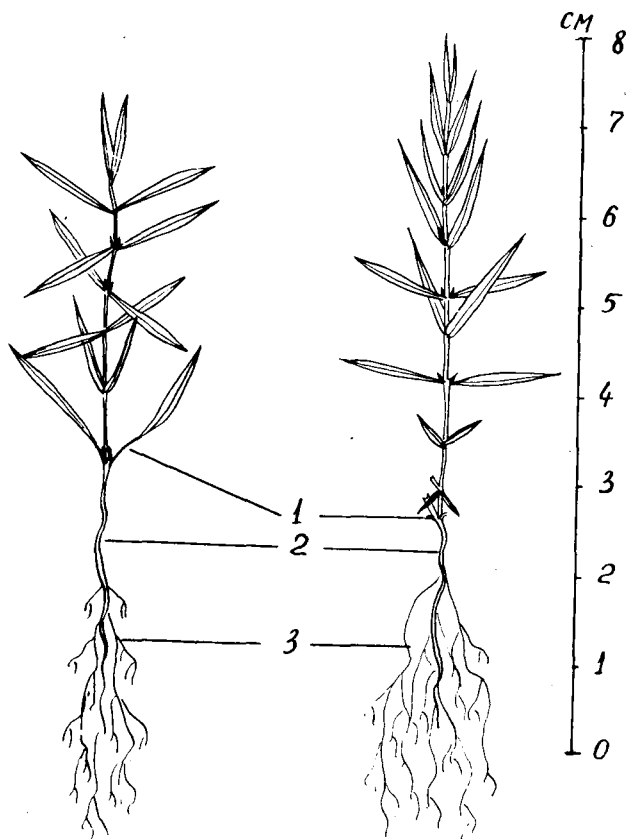


Рис. 91. Проросток и начало ветвления звездчатки ланцетолистной.

Условные обозначения: 1 - семядоли, 2 - гипокотиль, 3 - главный корень.

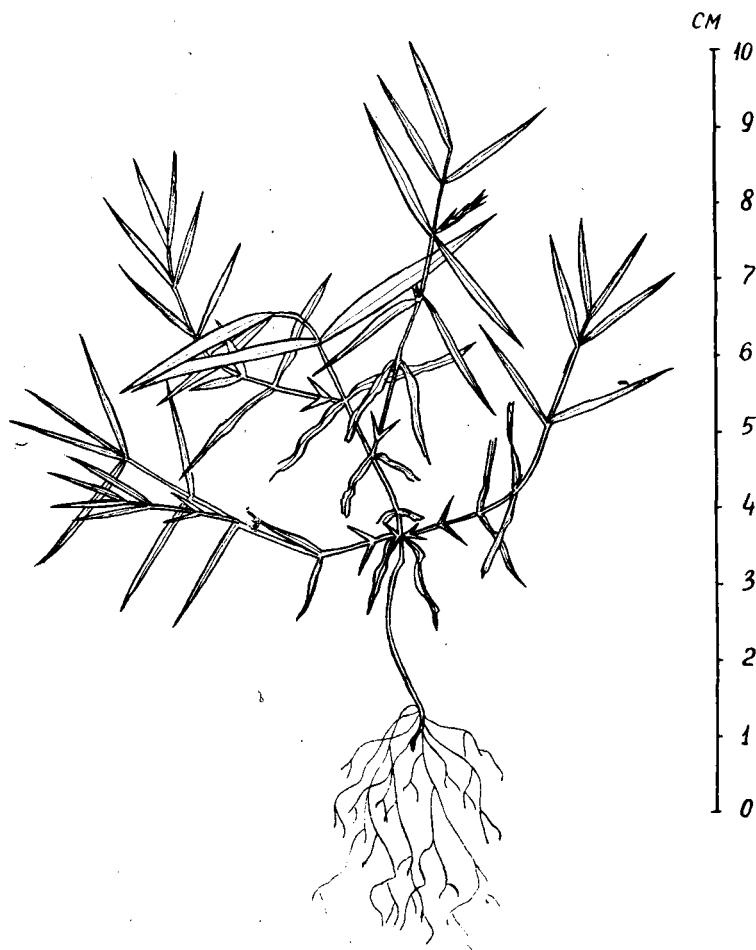


**Рис. 92. Молодое вегетативное растение
звездчатки ланцетолистной.**

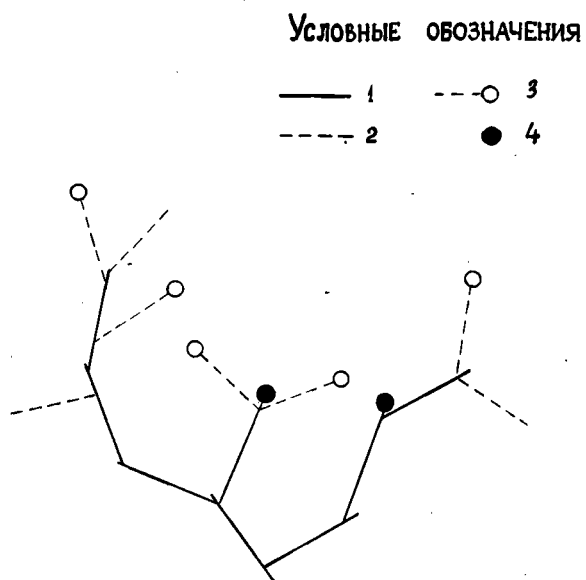


Рис. 93. Схема строения генеративной особи звездчатки ланцетолистной.

Условные обозначения: 1 – коммуникационные плагиотропные побеги, 2 – растущие плагиотропные побеги, 3 – растущие ортотропные побеги, 4 – основания отмерших ортотропных побегов.

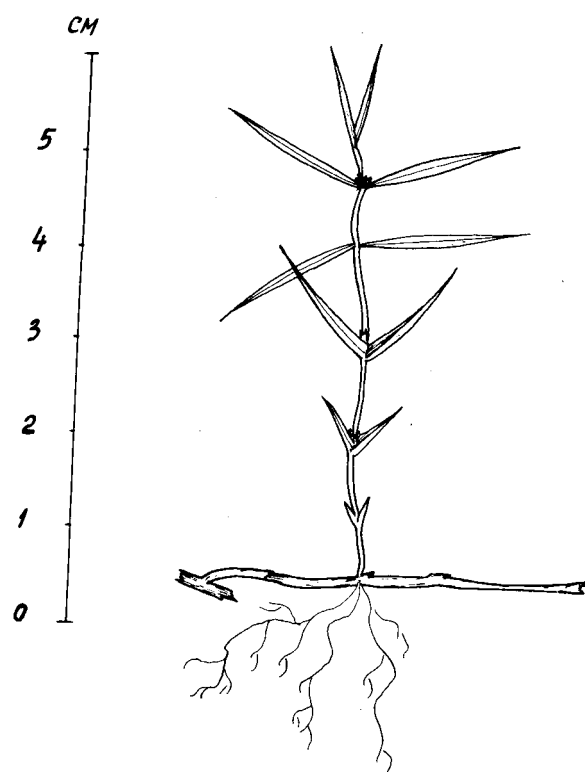


Рис. 94. Сенильное растение звездчатки ланцетолистной.

раций в течение вегетационного периода. Значительная протяженность особей позволяет этому растению при благоприятных условиях чрезвычайно быстро захватывать новую территорию.

Имеются указания (Хитрово, 1907 г.; Высоцкий, 1913 г.) о чрезмерном развитии *Stellaria holostea* при нарушении травяного покрова дубрав вследствие выпаса.

При переходе к старческому периоду количество парциальных кустов у особей значительно уменьшается, начинают преобладать коммуникационные побеги.

В сенильном состоянии особь звездчатки представлена, обычно, небольшим участком плагиотропного побега, из пазушной почки чешуевидного листа этого участка ~~развивается~~ развивается ортотропный побег ювенильного типа (рис. 94).

Следует отметить, что общий ход жизненного цикла этого вида в значительной степени совпадает с жизненными циклами исследованных ранее длиннокорневищных растений.

ВВЕДЕНИЕ.

1. Краткое изучение жизненных циклов рассмотренных выше растений позволяет предположить, что классификация возрастных состояний Т.А. Работнова (1950 г.) применима, по крайней мере, к большинству жизненных форм цветковых растений.

2. Развитие исследованных клубневых растений (*Corydalis halleri*, *C. marschalliana*) совершается, в основном, по типу индивидуального жизненного цикла (Левин, 1961 г.) и проявляет значительное сходство с жизненным циклом *Scilla sibirica*.

3. Вегетативное размножение рассмотренных клубневых растений наблюдается в конце жизненного цикла и не приводит ни к

расселению дочерних особей, ни к заметному увеличению продолжительности жизненного цикла.

4. Виды, образующие корневища и подстилочные побеги, развиваются по типу сложного жизненного цикла с онтогенетическими чертами (Левин, 1961 г.) и обнаруживают существенное сходство с исследованными ранее корневищными растениями (главы III, IV, V.).

5. Особи рассмотренных выше короткокорневищных видов (*Anemone ranunculoides*, *Pulmonaria obscura*, *Viola mirabilis*) структурно сходны с особями *Anagallis europaeum* и представлены во взрослом состоянии многопобеговыми парциалами.

6. Особи видов, образующих ^{наземно-}ползучие и подстилочные побеги (*Stellaria holostea*, *Asperula odorata*), проявляют значительное структурное сходство с особями длиннокорневищных видов (*Carex pilosa*, *Aegopodium podagraria*) и представлены во взрослом состоянии системами малолетних парциальных кустов.

7. Вегетативное размножение исследованных корневищных и ползучих видов начинается в генеративном периоде и сопровождается значительным расселением дочерних особей и увеличением продолжительности жизненных циклов.

ГЛАВА УШ

ОСОБЕННОСТИ ВЕГЕТАТИВНОГО РАЗМНОЖЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ ДУБРОВ

Изучение жизненных циклов основных компонентов травяного покрова дубрав (см. главы III - VII) приводит к выводу о преобладании вегетативного возобновления (самоподдержания) видовых популяций сравнительно с семенным.

Вегетативное возобновление популяций (см. подробнее главу X) обеспечивается в результате образования потомства в процессе вегетативного размножения.

Особенностям вегетативного размножения травянистых растений дубрав посвящена обширная литература (Высоцкий, 1906 г.; Лапшина, 1928 г.; Саркисова-Федорова, 1929 г.; Кожевников, 1929 г., 1931 г., 1937 г.; Трофимов, 1939 г., 1952 г., 1956 г.; Серебряков, 1947 г., 1952 г., 1959 г.; Шик, 1953 г.; Серебряков, Серебрякова, 1965 г.; Любарский, 1967 г.; Irmish, 1850 г.; Velenovsky, 1907 г.; Leeman, 1927 г.; Goebel, 1933 г.; Pertulla, 1941 г.; Troll, 1954 г. и др.), в которой детально рассмотрены: форма побегов возобновления, место и время их заложения, особенности формирования, закономерности смены поколений побегов, начало формирования кланов, особенности их строения и т.д. Особенности вегетативного размножения отражены в ряде классификаций жизненных форм (Высоцкий, 1906 г. 1915 г.; Казакевич, 1922 г.; Лавренко, 1935 г.; Зозулин, 1959 г.; Любарский 1961 г., 1967 г.; Голубев, 1962 г., 1965 г.; Серебряков, 1964 г.; Серебряков, Серебрякова, 1965 г. и др.). Из них непосредственный интерес для нас представляют те, которые посвящены травянистым растениям дубрав. Так, по формам вегетативного размножения среди травянистых растений Тульских заповедников Г.Н. Высоцкий (1906 г.) выделяет семь классов растений:

1. С надземными побегами (*Glechoma hederacea*, *Galeobdolon*

luteum) ;

П. Переходные. Побеги располагаются под лесной подстилкой (*Stellaria holostea* , *Asperula odorata* , *Asarum europaeum* и др.);

Ш. С подземными побегами-корневищами (*Aegopodium podagraria* , *Mercurialis perennis* , *Carex pilosa* , *Paris quadrifolia* и др.);

1У. С короткими членистыми корневищами (*Anemone ranunculoides* и др.);

У. С короткими более поверхностными корневищами (*Viola mirabilis*)

У1. Почти или вовсе без ползучих побегов (*Ranunculus cassubicus* и др.);

УП. Клубеньковые и луковичные (*Ficaria ranunculoides* и др.).

Особенностям формирования корневищ некоторых травянистых растений дубрав посвящена работа И.Г.Серебрякова и Т.И.Серебряковой (1965 г.), в которой устанавливается понятие об эпигеогенных и гипогеогенных корневищах; тем самым в этой работе вводится генетический принцип в классификационную основу. В дальнейшем оба типа корневищ подразделяются этими авторами на укороченные и удлиненные, слабо и интенсивно ветвящиеся, восходящие, горизонтальные, вертикальные и т.п.

Вегетативное самоподдержание популяций бывает в разной степени эффективным, т.е. для популяций в разной степени совершенным.

Его эффективность зависит от следующих особенностей вегетативного размножения: от числа вегетативно возникающих поколений, от числа особей в каждом поколении, от времени существования каждого из них, от степени омоложения дочерних особей по сравнению с материнскими, от удаленности дочерних осо-

бей, от материнской, от места процесса вегетативного размножения в большом жизненном цикле, от величины вегетативно возникающих клонов и способности их проникать друг в друга и т.п.

Перечисленные признаки были разделены на две группы. В первую вошли следующие: место вегетативного размножения в жизненном цикле вида, степень омоложения дочерних особей, продолжительность существования дочерних особей, удаленность дочерних особей от материнской. Остальные были отнесены ко второй группе. Их исследованию должно предшествовать изучение признаков первой группы.

При изучении вегетативного размножения *Corydalis marschalliana*, *Corydalis halleri*, *Scilla sibirica*, *Anemone ranunculoides*, *Pulmonaria obscura*, *Asarum europaeum*, *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*, *Asperula odorata*, *Stellaria holostea*, *Viola mirabilis* были рассмотрены его особенности, относящиеся только к первой группе признаков.

Исходя из перечисленных выше признаков первой группы у рассмотренных видов выделены три типа вегетативного размножения, которые играют неравноценную роль в самоподдержании видовых популяций.

1 тип характеризуется тем, что вегетативное размножение наблюдается в конце жизненного цикла (сенильный период), практически не сопровождается омоложением потомства и не приводит к сколько-нибудь заметному его расселению. Этот тип вегетативного размножения обнаружен у *Corydalis marschalliana*, *Corydalis halleri*, *Scilla sibirica* (главы У1, УП). *Corydalis marschalliana* представляет собой крайний случай этого типа вегетативного размножения.

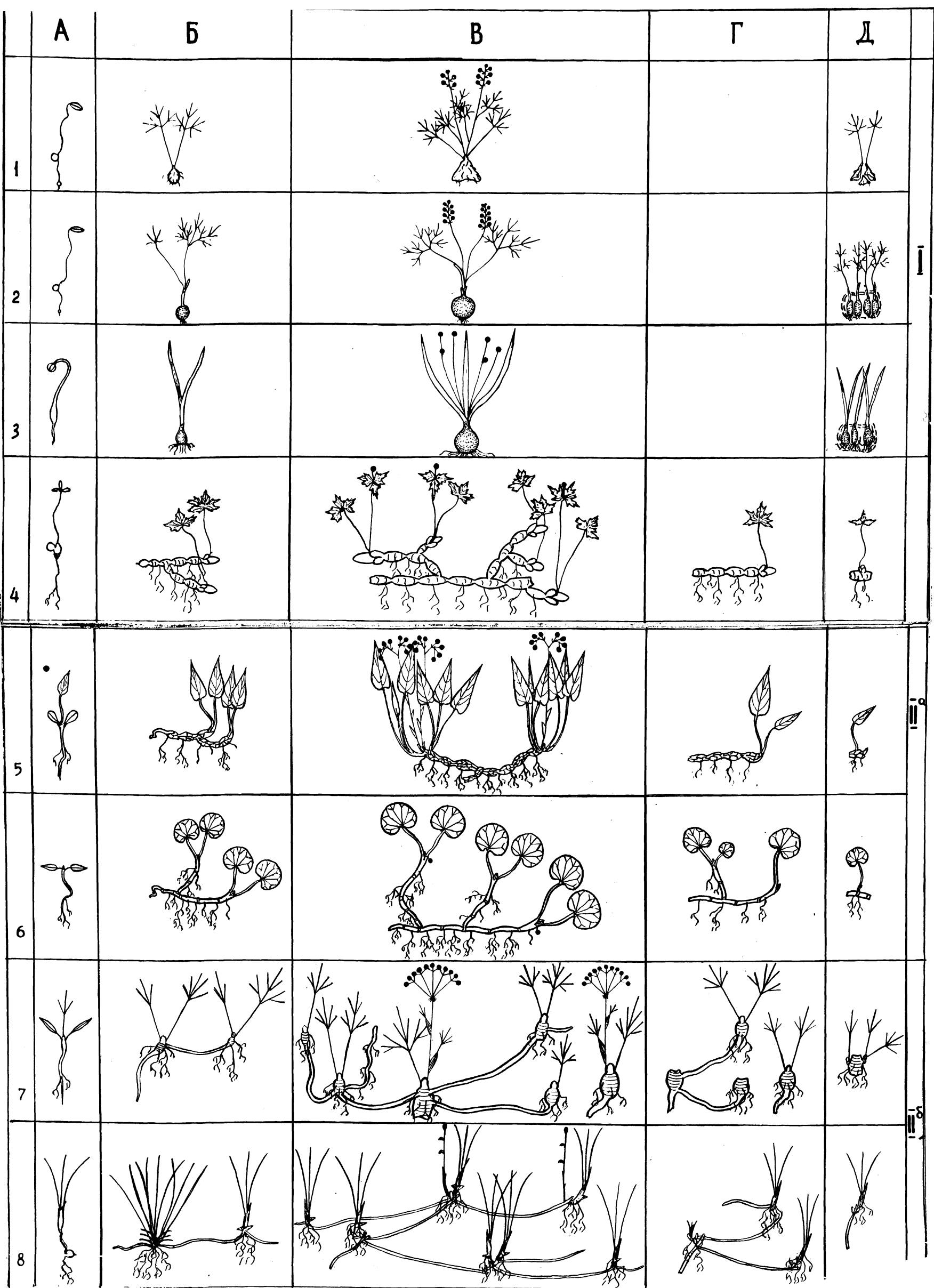


Рис. 95. Схема вегетативного размножения основных компонентов травяного покрова дубрав.

Условные обозначения: А - проростки, Б - молодые вегетативные растения, В - генеративные растения, Г - старые вегетативные растения, Д - сенильные растения;

1 - хохлатка Галлера, 2 - хохлатка Маршалла, 3 - пролеска сибирская, 4 - ветреница лютичная, 5 - медуница неясная, 6 - копытень европейский, 7 - сныть обыкновенная, 8 - осока волосистая, 9 - ясменник душистый, 10 - звездчатка ланцетолистная, 11 - фиалка удивительная.

Римскими цифрами (1 - III) обозначены типы вегетативного размножения (см. в тексте).

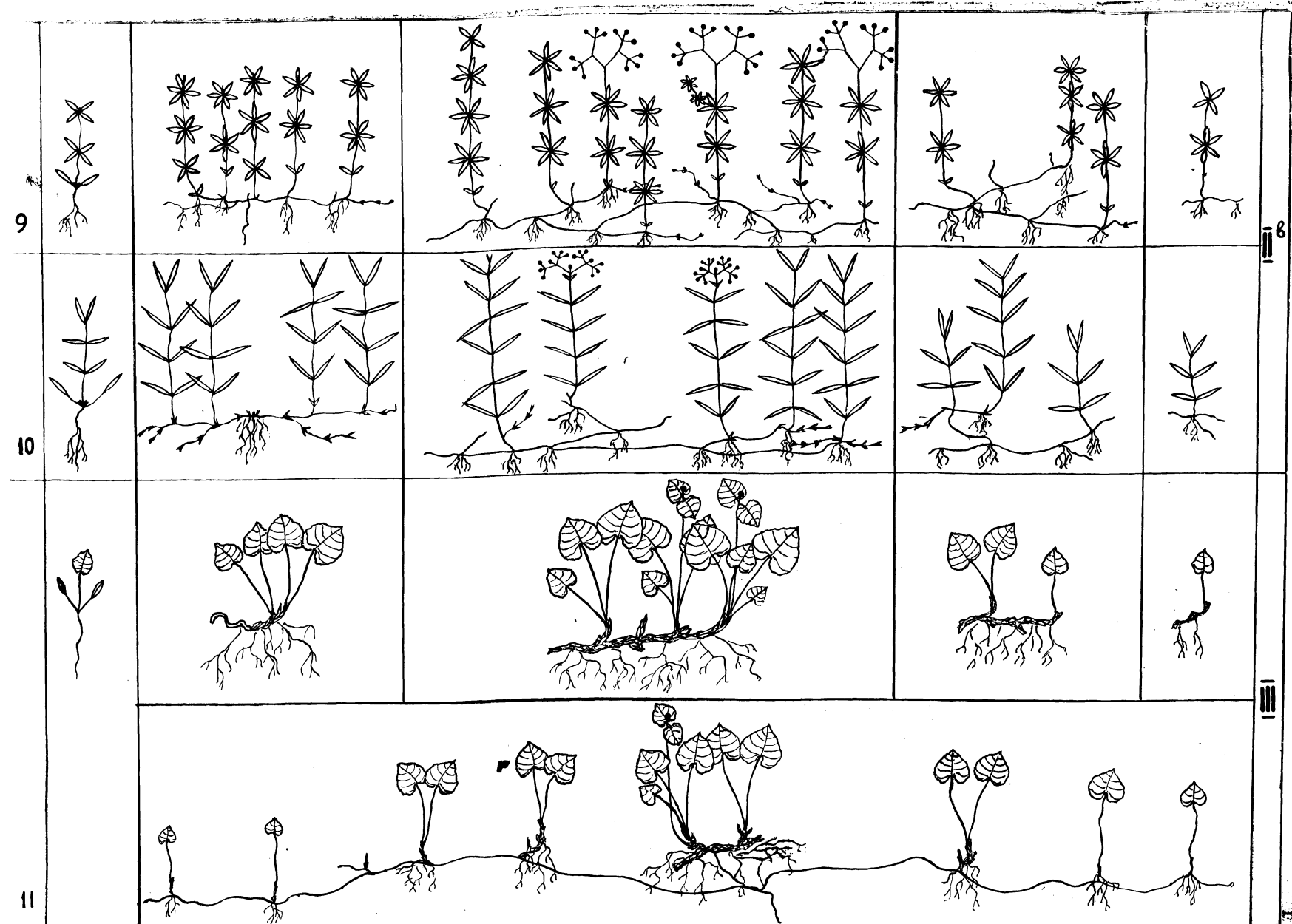


Рис. 95. Схема вегетативного размножения основных компонентов травяного покрова дубрав.

Условные обозначения: А - проростки, Б - молодые вегетативные растения, В - генеративные растения, Г - старые вегетативные растения, Д - сенильные растения;

1 - хохлатка Галлера, 2 - хохлатка Маршалла, 3 - пролеска сибирская, 4 - ветреница лютичная, 5 - медуница неясная, 6 - копытень европейский, 7 - сныть обыкновенная, 8 - осока волосистая, 9 - ясменник душистый, 10 - звездчатка ланцетолистная, 11 - фиалка удивительная.

Римскими цифрами (I - III) обозначены типы вегетативного размножения (см. в тексте).

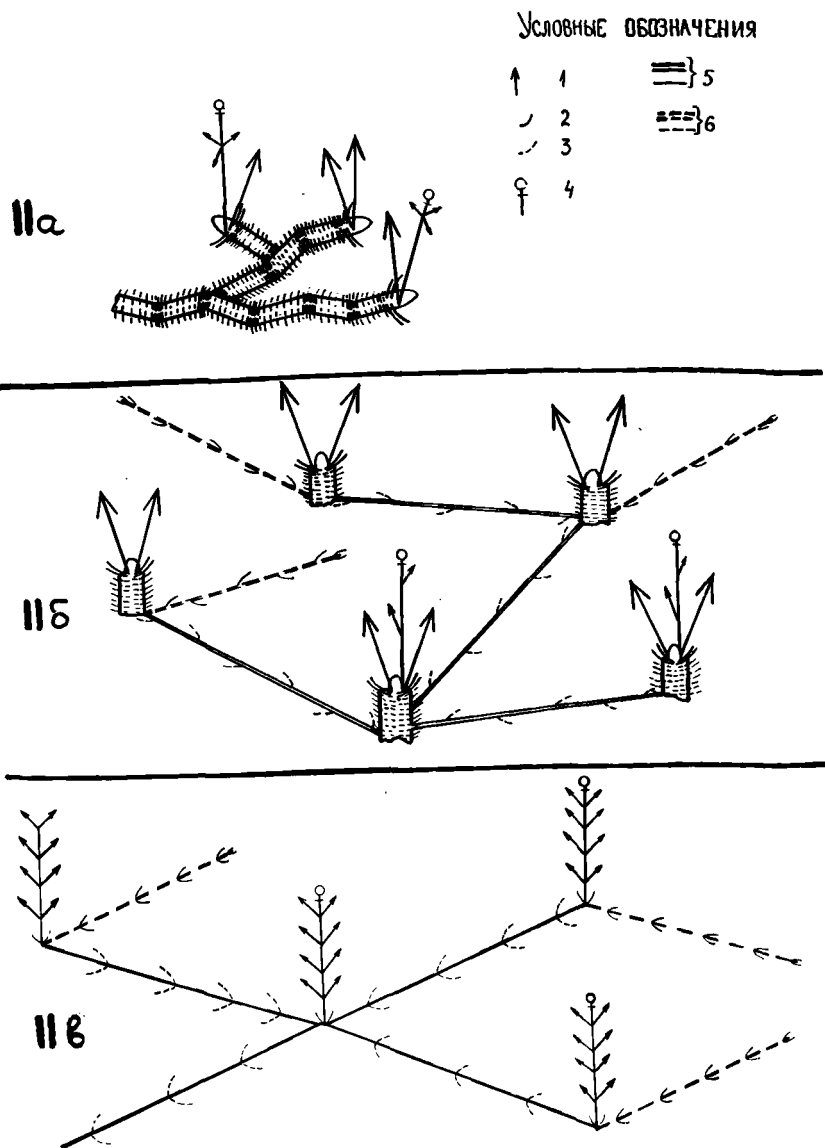


Рис. 96. Основные группы корневищных растений дубрав.

Условные обозначения: IIa – корневищные, рассеянокорневые, IIб – корневищные, пучковатокорневые с многолетними парциальными кустами, IIв – корневищные, пучковатокорневые, с мало-летними парциальными кустами.

1 – срединные листья, 2 – низовые листья, 3 – листовые рубцы и остатки отмерших листьев, 4 – генеративный побег, 5 – коммуникационные корневища, 6 – растущие корневища.

невых и кистекорневых многолетников и проявляется в отделении партикул в старческом периоде (Высоцкий, 1915 г.; Нечаева, 1949 г.; Гордеева, 1952 г.; Стешенко, 1953 г.; 1956г.; Голубев, 1962 г.; Снаговская, 1946¹ г.а и др.).

Согласно ряду авторов (Радкевич и Шубина, 1935 г.; Кудряшева, 1958 г.; Шалыт, 1960г., 1965 г.), партикуляция некоторых видов вызывается экологическими факторами и не является признаком старения особей. Однако и в этом случае партикуляция представляет примитивную, слабо выраженную (Любарский, 1967 г.) форму вегетативного размножения, которое не вызывает значительного расширения площади, занимаемой клоном, и, как правило, не связана с заметным омоложением дочерних особей. Партикулирующие вегетативно-малоподвижные многолетники, по мнению Е.Л.Любарского (1967 г.), представляют собой связующее звено между вегетивно-неподвижными непартикулирующими растениями и вегетивно-подвижными растениями (длиннокорневищные, корнеотпрысковые и т.п.).

П тип вегетативного размножения характеризуется частичным омоложением^{х)} дочерних особей, заметным удалением их от материнской, увеличением продолжительности больших жизненных циклов. Вегетативное размножение этого типа связано обычно с серединой жизненного цикла, с генеративным периодом.

Этот тип вегетативного размножения свойственен наиболее-

х) Под частичным омоложением понимается такое, когда дочерняя особь отличается от материнской незначительно, примерно так как отличаются особи, относящиеся к подпериодам одного периода, например, как молодые генеративные отличаются от средне-возрастных генеративных.

При глубоком омоложении дочерние особи характеризуются признаками, типичными для иного, более раннего периода антогенеза. По мнению Е.Л.Любарского (1967г.) глубоко омоложенные растения развиваются из вторичных меристем.

Таблица 31

Некоторые показатели вегетативного размножения травянистых растений дубрав

	Генеративный период			Старческий период			Минимальная продолжительность жизненного цикла
	Скорость продвижения особей, см/год	Протяженность особей, см.	Условный возраст, годы	Скорость продвижения особей, см/год	Протяженность особей, см.	Условный возраст, годы	
Хохлатка Маршалла	0	3.5	-	0	0.60	-	-
Хохлатка Галлера	0	2,3	-	0	0.40	-	-
Пролеска сибирская	0	2,0	8.23	0	0.35	3.65	25
Ветриница лютичная	2.40	27.22	7.50	0.82	1.97	2.40	35-40
Медуница неясная	4.26	24.3	5.70	0.78	4.25	2.03	-
Фиалка удивительная (корневищная форма)	2.17	14.5	6.21	0.52	3.21	3.21	-
Копытень европейский	2.08	28.28	7.70	0.97	3.68	3.50	35-40
Сныть обыкновенная	25.0	542(189-824)	8.60	1.25	4.26	3.40	50
Осока волосистая	28.0	613(275-810)	7.20	0.82	7.82	4.00	50
Ясменник душистый	54.0	245.0(128-325)	-	3.2	5.4	-	-
Звездчатка ланцетолистная	39.0	129.1(102-284)	-	2.3	5.2	-	-
Фиалка удивительная (система корневых отпрысков)	17.5(5-37)	75.5(42.0-146)	-	-	-	-	-

му количеству рассмотренных видов: *Anemone ranunculoides*, *Pulmonaria obscura*, *Asarum europaeum*, *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*, *Asperula odorata*, *Stellaria holostea* (рис. 95) и, по всей вероятности, является одним из наиболее распространенных. Все эти виды распределяются в первом – пятом классах Г.Н.Висоцкого (1906 г.).

Авторы, изучающие травянистые растения дубрав (Серебряков, 1952 г.; Шик, 1953 г.; Зозулин 1959 г.; Голубев, 1962 г. 1965 г.; Серебряков, Серебрякова 1965 г.; Любарский 1967 г. и др.), перечисленные выше виды обычно объединяют в следующие три группы жизненных форм:

- А. Короткокорневищные: *Anemone ranunculoides*, *Pulmonaria obscura*.
- Б. Длиннокорневищные: *Asarum europaeum*, *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*.
- В. Подстилочные или надземнсползущие: *Asperula odorata*, *Stellaria holostea*.

Следует отметить, что понятия длинно- и короткокорневищных видов не вполне четко определены и мнения авторов в этом отношении расходятся.

Так И.В.Борисова (1960 г.) для травянистых двудольных растений Казахстана предлагает разграничивать эти две группы по величине плагиотропной части монокарпического побега (короткокорневищные 0,5–2 см. и более, длиннокорневищные – 10 и более см.

Принципиально сходное мнение высказано Е.Л.Любарским (1967 г.), он относит к длиннокорневищным растения, у которых плагиотропное корневище нарастает в год, в среднем, не менее 3–5 см. В.Н.Голубев (1962 г.) предлагает различать эти две

группы жизненных форм по длине корневищ. М.С.Шалыт (1960г.) указывает, что длинно- и короткокорневищные растения отличаются не длиной корневищ, а по длине междоузлий. Недостатком классификации корневищных растений на основе длины корневищ является произвольность границ понятий длинное и короткое корневище. Что касается признака длины междоузлий, выдвигаемого М.С.Шалытом (1960г.), то надо учесть, что любое корневище имеет и длинные и короткие междоузлия. Вероятно, автор имеет в виду средние междоузлия побега. Но при этом опять возникает вопрос, что считать длинным и что коротким междоузлием.

Второй недостаток приведенных подразделений состоит в том, что они не дают представления о биологическом, точнее о фитоценоотическом различии двух категорий корневищных растений. Исключение в этом отношении составляет классификация Е.Л.Любарского (1967 г.), который длиннокорневищные (прирост более 3-5 см. в год) растения относит к вегетативно-подвижным, прочие же считает практически вегетативно-неподвижными, и, таким образом, подчеркивает их фитоценоотическое значение.

С нашей точки зрения было бы целесообразно классифицировать корневищные растения с учетом двух основных признаков или свойств: способа захвата новых точек в пределах населенной территории и способности более или менее длительно удерживать её за собой. Тогда в пределах изученных нами растений можно выделить следующие три группы:

Па - вегетативно-малоподвижные, устойчивые.

К этой группе относятся: *Anemone ranunculoides*, *Pulmonaria obscura* и *Asarum europaeum*. Особи такого типа (рис. 96а) состоят из однородных элементов, представляющих

собой монокарпические побеги. Придаточные корни у этих видов расположены более или менее равномерно по всей длине корневища.

У этих растений одни и те же побеги (см. главу У) выполняют и функцию захвата территории и функцию её удержания. Они распространяются довольно медленно (таблица 31), продвигаясь в год на несколько сантиметров и образуют более или менее компактные клоны. В этих клонах дочерние особи незначительно удалены от материнских.

Особи подобных видов в течение нескольких лет (до десяти) удерживают захваченную территорию, однако, почки, продолжающие рост корневища, перемещаются каждый год. Также каждый год перемещается активная часть корневой системы, которая, в основном, представлена придаточными корнями, возникшими на самом молодом годичном приросте.

Вегетативное размножение у растений группы П а начинается при переходе к генеративному периоду и проявляется в отделении разветвленных парциалей (см. главы У, УП). Растения этой группы можно назвать корневищными, рассеяннокорневыми.

П б – вегетативно-подвижные, устойчивые. К этой группе относятся: *Carex pilosa* и *Aegopodium podagraria*.

Особи этих видов структурно неоднородны (глава 1У). Они состоят из побегов, выполняющих функцию захвата новой территории, представленных плагиотропными корневищами, и из побегов или их групп (парциальных кустов), которые обеспечивают удержание территории за данной особью (рис. 96 б). Придаточные корни у этих видов сосредоточены, главным образом, около побегов удержания площади (парциальных кустов) и имеет пучковатый характер. Особи подобных видов распространяются довольно быстро, продвигаясь в год на десятики сантиметров (таблица 31) и образуют

рыхлые клоны.

Растения П б группы характеризуются значительной удаленностью дочерних особей от материнской. С помощью парциальных кустов такие растения удерживают захваченную территорию в течение нескольких лет, причем не наблюдается перемещения в пространстве почек, продолжающих рост парциальных кустов и возникающих каждый год придаточных корней.

Вегетативное размножение у растений П б группы начинается в конце виргинильного - начале генеративного периода (см. главы III, 1У) и проявляется в отделении систем многолетних парциальных кустов.

Растения этой группы могут быть названы: корневищные, пучковатокорневые, с многолетними парциальными кустами.

П в. вегетативно-подвижные, неустойчивые. К этой группе относятся: *Stellaria holostea* и *Asperula odorata*.

Как и у растений предыдущей группы, у особей ясменника и звездчатки (рис. 96в) наблюдается разграничение функций между побегами удержания (ортотропные побеги) и побегами захвата (плагиотропные побеги). Корневая система сосредоточена у основания надземных ортотропных побегов. Подобные растения по скорости захвата новой территории опережают растения группы Пб, однако вследствие недолговечности существования их парциальных кустов (1-3 года) ^{и всей особи в целом} они очень недолго удерживают занятую площадь.

Asperula odorata и *Stellaria holostea* образуют весьма рыхлые клоны. Дочерние особи в этих клонах значительно удалены от материнской, так как отличаются наибольшими годовыми приростами корневищ. Вегетативное размножение у растений П в группы начинается в конце виргинильного периода (см. главу

УП) и проявляется в отделении систем малолетних парциальных кустов.

Растения этой группы можно назвать корневищными, пучково-вотокорневыми с малолетними парциальными кустами.

У растений всех трех групп (Па, Пб, Пв) большой жизненный цикл осуществляется в серии сменяющих друг друга вегетативно возникающих особей и увеличение продолжительности жизненного цикла достигается как за счет повторения одних и тех же возрастных состояний, так и частичного омоложения дочерних особей (см. главы III, IV, V, УП) при вегетативном размножении.

У корневищных растений всех трех групп жизненных форм наблюдается вегетативное размножение второго типа. Оно осуществляется в генеративном периоде большого цикла развития и сопровождается усилением вегетативной и генеративной мощи особей.

При старении продолжительность жизни дочерних особей и удаленность их от материнской всё уменьшается (таблица 31).

В сенильном возрастном состоянии дочерние особи представлены либо однопобеговыми парциалами, либо одиночными парциальными кустами (рис. 95).

В старческом периоде не происходит и омоложения дочерних особей.

Можно сказать, что в старческом периоде у рассматриваемых корневищных видов вегетативное размножение II типа сменяется вегетативным размножением I типа.

III тип вегетативного размножения характеризуется глубоким омоложением дочерних особей, значительным их расселением, неопределенно-долгой продолжительностью существования клонов. Вегетативное размножение этого типа наблюдается в начале -

середине (виргинильный - генеративный периоды) большого жизненного цикла. Среди рассмотренных растений подобный тип вегетативного размножения наблюдается у *Viola mirabilis* (рис. 95).

Как отмечалось выше, фиалка удивительная имеет два способа вегетативного размножения: с помощью корневищ и корневыми отпрысками. Размножение с помощью корневищ совершается по II типу. Размножение корневыми отпрысками (глава УП) приводит к глубокому омоложению дочерних особей. Удаленность корневых отпрысков от материнской особи может быть весьма существенной (таблица 31), что приводит к образованию рыхлых клонов.

К сожалению, для III типа вегетативного размножения приходится ограничиться одним примером, но можно думать, что к этому типу относятся и другие растения (см. главу П), при вегетативном размножении которых наблюдается глубокое омоложение дочерних особей.

Фиалка удивительная представляет собой чрезвычайно интересный объект ещё и в том отношении, что у неё имеется (см. главу УП) все три выделенные выше типа вегетативного размножения: III - корневыми отпрысками, II - разветвленными многопобеговыми парциалами, I - одиночными парциалами сенильного типа.

Рассмотрев три типа вегетативного размножения у травянистых растений дубрав следует отметить, что вегетативное размножение I типа не играет существенной роли в самоподдержании популяций. При отсутствии семенного возобновления популяции, в которых наблюдается вегетативное размножение только I типа, должны перейти в регрессивные и выпасть из травяного покрова.

Вегетативное размножение II типа играет весьма существенную роль в самоподдержании видовых популяций. Ниже (см. главу IX) будут описаны популяции, возобновление которых продолжитель-

ное время осуществляется исключительно вегетативным путем при наличии вегетативного размножения II типа. Однако при полном отсутствии семенного возобновления в подобных популяциях, по всей вероятности, должно происходить постепенное старение и переход их в регрессивное состояние.

Среди рассмотренных видов, у которых наблюдается II тип вегетативного размножения, наиболее совершенными представляются виды группы II б (*Carex pilosa* и *Aegorodium podagraria*). Особенности структуры их особей дают возможность этим видам довольно быстро захватывать новую территорию и прочно её удерживать. Эти особенности позволяют им господствовать в травяном покрове дубрав.

Наиболее эффективное возобновление популяций у рассмотренных видов наблюдается при вегетативном размножении III типа. В этом случае возможно неопределенно долгое существование популяций при отсутствии семенного возобновления.

Таким образом, три рассмотренных выше типа вегетативного размножения отличаются по степени обеспеченности самоподдержания популяций в данном ценозе.

Неодинаковая приспособленность к самоподдержанию популяций, к сохранению её устойчивости, свойственная растениям разных типов вегетативного размножения, позволяет смотреть на эти типы как представляющие собой отдельные ступени или этапы исторического процесса эволюции в направлении повышения устойчивости видовой популяции.

Наиболее примитивный уровень характеризуется отсутствием омоложения вегетативно возникающих особей и практически отсутствием способности к расселению.

Вегетативное размножение на этом этапе представляет дробление состарившихся особей и доживание их в виде партикул.

Второй этап эволюции вегетативного размножения состоит прежде всего в переносе момента размножения с конца большого жизненного цикла на кульминационный период – период генеративный.

Энергично разрастаясь, материнское растение отделяет от себя предварительно удаленные части, которые, как правило, бывают омоложенными сравнительно с материнской особью.

Третий тип вегетативного размножения соответствует эволюционно более высокому уровню. С позиций развития наиболее важным признаком этого уровня является формирование вегетативных зачатков, развивающихся в глубоко омоложенные особи. Дочерние особи, в этом типе, возникающие из вегетативных зачатков, как правило, значительно удалены от материнской.

Наиболее совершенный тип вегетативного размножения может характеризоваться выносом вегетативных зачатков на поверхность, распространением их ветром, водой, животными и проч., и отсутствием связи между формирующейся дочерней особью и материнской.

В этом случае вегетативное размножение может выходить за пределы популяций, но может и поддерживать её.

Среди рассмотренных растений этот тип отсутствует. Однако, он, по-видимому, всё же имеет место у некоторых дубравных растений, таких как *Ficaria ranunculoides*, *Dentaria bulbifera* и др., пазушные почки которых представляют собой вегетативные зачатки.

К этому же типу относятся и вивипарные виды, у которых

образование вегетативных зачатков переносится из вегетативной сферы в генеративную.

Этот тип вегетативного размножения является наиболее эффективным в отношении самоподдержания видовых популяций.

В то же время вегетативное размножение, при котором происходит распространение различными агентами (вода, ветер и пр.) вегетативных зачатков, развивающихся в глубоко омоложенные особи, приближается по своим особенностям к семенному возобновлению апомиктов.

ВЫВОДЫ:

1. Среди травянистых растений дубрав наблюдается значительная неоднородность вегетативного размножения, проявляющаяся в разной степени омоложения вегетативного потомства, удаленности дочерних особей от материнской и продолжительности большого жизненного цикла.

2. На основании перечисленных выше признаков у рассмотренных растений были выделены три типа вегетативного размножения, которые играют различную роль в самоподдержании популяций.

Наиболее эффективное вегетативное возобновление популяций у изученных видов наблюдается в случае III типа вегетативного размножения.

3. В течение жизненных циклов отдельных видов рассмотренные выше типы вегетативного размножения могут сменять друг друга.

4. Выделенные у травянистых растений дубрав типы вегетативного размножения в то же время представляют собой различные эволюционные уровни этого процесса.

Наиболее совершенный тип вегетативного размножения у рассмотренных видов характеризуется образованием вегетативных за-

чатков, развивающихся в глубоко омоложенные особи, и неопределённо долгим существованием клона.