

# ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ РАСТЕНИЙ

(ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ И СТРУКТУРА)



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва 1976

**А в т о р ы:** Л.И. Воронцова, Л.Е. Гатцук, В.Н. Егорова, И.М. Ермакова, Л.А. Жужова, Л.Б. Заутольнова, Е.И. Курченко, А.Р. Матвеев, Т.Д. Михайлова, Е.А. Просвирнина, О.В. Смирнова, Н.А. Торопова, Л.Д. Фаликов, Н.И. Шорина.

- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., "Наука", 1976. 217 стр. Авт. О.В. Смирнова, Л.Б. Заутольнова, И.М. Ермакова и др.

Монография является итогом десятилетних исследований сотрудников ботанического отдела Проблемной биологической лаборатории и кафедры ботаники МПИИ им. В.И. Ленина. Она посвящена разработке основных представлений и анализу возрастной структуры ценопопуляций шестковых растений. В книге рассмотрены основные свойства, некоторые черты строения и динамики ценопопуляций растений различных биоморф: структура особей и изменение ее в ходе онтогенеза; численность, жизнеспособность и биомасса, возрастной спектр ценопопуляции и его особенности. Основные результаты представленных здесь исследований получили одобрение на XII Международном ботаническом конгрессе.

Книга представляет большой интерес для широкого круга биологов — специалистов в области геоботаники, биогенетики, морфологии и экологии растений, луговодства и лесоведения.

Табл. 31. Илл. 32. Библ. 324 назв.

Ответственные редакторы:

кандидат биол. наук, профессор А.А. Уранов,  
доктор биол. наук, профессор Т.И. Серебрякова

## 10. ВОЗРАСТНЫЕ СПЕКТРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ НЕКОТОРЫХ ЭФЕМЕРОИДОВ В СВЯЗИ С ОСОБЕННОСТЯМИ ИХ ОНТОГЕНЕЗА

Синузия эфемероидов хорошо выражена в ряде растительных формаций: широколиственных лесах, ковыльных степях, северных и южных полупустынях, некоторых луговых и пустынных сообществах. Виды, составляющие эти синузии, принадлежат к разным родам и семействам, поэтому они разнообразны по габитусу и морфологической структуре. Однако общность экологических (светолюбие, мезофильность, относительная холодостойкость) и биологических (своеобразие ритма сезонного развития) свойств делают эту группу растений фитоценотически довольно однородной, что подчеркивали многие геоботаники (Быков, 1957; Шенников, 1964; Ярошенко, 1961; и др.). Короткий период активной вегетации, приходящийся на наиболее благоприятные в отношении увлажнения и освещения весенние месяцы, позволяет эфемероидам избежать конкуренции с другими членами фитоценоза, в том числе с доминантами и эдификаторами верхних (главных) ярусов сообществ. В весенних синузиях обычна картина сезонного доминирования сравнительно немногих (а иногда даже одного) видов, часто с крайне высоким локальным обилием, местами близким к предельно возможному. Естественно предположить, что структура подобных ценопопуляций, где внутривидовые отношения доминируют, должна особенно сильно зависеть от видовых биологических свойств.

Существует мнение (Клеопов, 1951; Толмачев, 1960; Федоров, 1952), что в гумидных областях умеренного пояса синузия весенних эфемероидов первоначально возникла в третичных листопадных лесах под воздействием ценоценологических факторов естественного отбора. Если прилежаться этим предположений, то можно с большим основанием полагать, что в степных и особенно луговых сообществах, сформировавшихся, главным образом, в четвертичное время, эта синузия появилась соответственно много позднее. Изложенное объясняет, почему изучение ценопопуляций эфемероидов, в первую очередь лесных, интересно с точки зрения теоретической фитоценологии.

Для исследований были отобраны сезонные доминанты широколиственных лесов (*Allium victorialis* L. сем. Liliaceae, *Galanthus wogonowii* Los. сем. Amaryllidaceae); содоминанты весенних лесных синузий [*Scilla sibirica* Andrevs, *Gagea lutea*, (L.) Ker-Gawl. сем. Liliaceae; *Corydalis halleri* Willd., *C. intermedia* (L.) Merat, *C. bracteata* (Steph.) Pers., *C. marschalliana* (Pall.) Pers., *C. cava* (Mill.) Schweigg. et. Korte сем. Papaveraceae]; эфемероиды, растущие только на высокогорных лугах и пустошах (*Stocus vallicola* Herb., *C. scharojanii* Rupr. сем. Iridaceae), и, наконец, виды с относительно широкой экологической амплитудой, обитающие в лесах, на лугах, а также в разного рода нарушенных местообитаниях (*Gagea minima* (L.) Ker-Gawl., *Colchicum speciosum* Stev. сем. Liliaceae).

Все эти растения ценны в практическом отношении. Некоторые дают сырье для фармацевтической промышленности [из *Colchicum speciosum* получают противораковый препарат оманин (Чернов, 1972) и широко известный в селекционно-генетических исследованиях колхицин (Колесников, 1972)]; другие содержат алкалоиды, перспективные для лечения заболеваний сердечно-сосудистой и нервной систем [галантамин (нивалин), содержащийся в *Galanthus wagnerowii*; бульбокапнин, кортитуберин и другие, имеющиеся в видах *Corydalis* (Атлас лекарственных растений СССР, 1962)]; *Allium victorialis*, а также *Crocus vallicola* и *C. schamjanii* ценятся как витаминные, противоцинготные и тонизирующие растения. Наконец, все перечисленные виды высокодекоративны и являются отличными медоносами. Выявление возрастной структуры и устойчивости их популяций может быть полезным для отечественного ресурсоведения.

Отметим важнейшие особенности биологии и распространения исследованных нами видов.

Ареалы. Наиболее широко распространен *Allium victorialis*, который обитает в лесах, на лесных опушках, реже на лугах Европы, Кавказа, Малой Азии, Индии, Китая, МНР и Северной Америки. Иногда этот крупный вид делят на ряд географических рас (Проханов, 1930). В нашей работе исследована уральско-сибирско-монгольская раса — *Allium microdictyon* Prokh., а также *A. victorialis* L.s.s., характерный для Европы и Кавказа.

Ареал секции *Pes-gallinaceus* Imisch рола *Corydalis*, к которой принадлежит *C. intermedia*, *C. halleri* и *C. bracteata*, также охватывает почти всю Евразию: от Западной Европы (кроме Пиренейского п-ва и северных районов Англии) до Северной Индии и Центрального Индокитая. Три исследованные хохлатки растут в лесах и среди кустарников, причем *C. halleri* и *C. intermedia* характерны для Европы, Малой Азии, Западной Сибири и обычно встречаются совместно, а восточнее (Западная и Восточная Сибирь, МНР) их замещает в качестве викарирующего вида *Corydalis bracteata*.

Ареал секции *Radix-cava* Imisch, куда относится *C. cava* и *C. marschalliana*, довольно ограничен: Европа, Кавказ, Малая Азия, Иран. Третий, последний представитель секции — *C. nudicaulis* — эндем Средней Азии.

*Scilla sibirica*, растущая в лесах и по кустарникам на черноземных и богатых лесных почвах, имеет дизъюнктивный ареал: один его участок охватывает Крым, Кавказ, Малую Азию и Балканы, другой — лесостепные и северные степные районы Европейской части территории СССР.

*Gagea lutea* характерен для лесов, густых кустарников, садов и открытых склонов Европы, Кавказа, Сибири и Дальнего Востока, а *G. minima* обычен в лесах, кустарниках, садах, парках, а также по травянистым склонам, луговинам, полям и пашням в Европе, на Кавказе, Западной Сибири и Малой Азии.

Остальные четыре исследованных вида отличаются сравнительно узким распространением.

*Colchicum speciosum* обитает в широколиственных лесах и на высокогорных лугах Кавказа (Главный Кавказский хребет, Западное Закавказье, Талыш) и Понтийского хребта.

*Galanthus wogonowii* растет только в лесах нижнего и среднего горного поясов в Западном Закавказье от Туапсе до Батуми и Черноморского побережья Турции.

*Stocus vallicola* и *S. scharojanii* встречаются на высокогорных лугах Колхидской ботанико-географической провинции, выходя за ее пределы в пограничные области Большого и Малого Кавказа, а также в причерноморские районы Турции. Обычно *Stocus vallicola* тяготеет к нижней субальпийской полосе высокогорий, а *S. scharojanii* — к верхней альпийской, хотя во влажных прибрежных районах они могут произрастать совместно в одних и тех же фитоценозах.

### Особенности морфологии и большого жизненного цикла

Корневищно-луковичные поздневесенне-летние гемифемероиды. *Allium victorialis*<sup>1</sup>. Семена прорастают весной по подземному типу. До первого цветения растение моноподильное. Ювенильные особи имеют один линейный зеленый лист и небольшую удлиненную луковичу, образованную единственной запасающей чешуей, слабо развитой пленчатой "оберткой" и вытянутым доном-корневищем с пучком придаточных корней. Имматурные растения отличаются более широкими (ланцетными) пластинками зеленых листьев, которых 1-2, и уже обнаруживают способность к ветвлению. У них формируется небольшое горизонтальное корневище, по существу представляющее собой совокупность донов нескольких поколений лукович. Оно ветвится по 2-3 порядков, и каждая его ветвь несет небольшую луковичу, похожую на ювенильную. Горизонтальное положение корневища определяют контрактильность и одностороннее размещение многочисленных придаточных корней. Для взрослых особей характерно толстое (5-7 мм диаметром) поверхностно расположенное корневище. Оно играет роль основногоместилища запасных питательных веществ. Корневище ветвится до 4-6 (14) порядков и несет соответственно 4-6 удлиненных пленчатых однолетних лукович, которые имеют 2-4 живые запасящие чешуи и мощную волокнистую "обертку"<sup>2</sup>. Она состоит из нескольких слоев сетчатых чешуй, образованных сосудистыми пучками влагалищ

<sup>1</sup> В сборе и обработке материала по большому жизненному циклу и возрастным спектрам ценопопуляций *Allium victorialis* принимала участие В.И. Тимченко, студентка МГПИ им. В.И. Ленина.

<sup>2</sup> Обертка у луковичных растений выполняет защитную функцию и в этом отношении эквивалентна почечным чешуям. В ее образовании участвуют отмирающие наружные чешуи, влагалища ассимилирующих листьев или остающиеся после разрушения сочных тканей сосудистые пучки.

ассимилирующих листьев после перегрева сочных тканей влагалищ (подсчет чешуй позволяет определять возраст растений); 7-12-летние особи зацветают, после чего возобновление становится симподиальным. Основная структурная единица системы побегов *Allium victorialis* – голичный побег; у генеративных он же может быть назван моноциклическим монокарпическим. Листовая серия таких побегов представлена у взрослых экземпляров 2-3 низовыми чешуевидными быстро отмирающими листьями (они полностью разлагаются к моменту прорастания почек) и 2-4 средними с широкоовальными пластинками и замкнутыми влагалищами, нижние части которых, разрастаясь, становятся мясистыми и превращаются в запасающие луковичные чешуи. Монокарпический побег заканчивается удлиненным междоузлем-стрелкой, увенчанной зонтиковидным соцветием. Почка возобновления находится в пазухе нижнего среднего листа, а лежащие выше 1-3 пазушные почки обеспечивают ветвление, которое усиливается при переходе особей в генеративное состояние. К середине генеративного периода порядок ветвления корневиш возрастает до 9-14. Такие экземпляры мы относим уже к средневозрастным генеративным. Живут корневища 8-10 лет, и по мере отгнивания их базальных частей происходит отделение дочерних особей, т.е. вегетативное размножение. Возрастное состояние отделившихся растений вначале близко к таковому у материнских. Однако после многократного деления корневиш растения начинают постепенно слабеть. У них на одном годичном побеге распускается только 2-3 ассимилирующих листа, а порядок ветвления корневиш уменьшается до 2-6, но способность к цветению еще сохраняется. Это – старые генеративные экземпляры. Позже способность к цветению утрачивается, порядок ветвления корневиш падает до 1-2, и растение вновь становится моноподиальным – наступит постгенеративный период. Особи этой последней нисходящей части онтогенеза легко отличимы от растений восходящей его части по чрезвычайно мощным "оберткам", длина которых заметно превышает длину живых луковичных чешуй. Общая длительность большого жизненного цикла *Allium victorialis* примерно 50-70 лет.

Луковичные эфемероиды, вегетирующие весной. *Scilla sibirica*. Жизненный цикл этого вида изучен О.В. Смирновой (1967а). Мы остановимся только на наиболее важных, переломных моментах онтогенеза. Луковички у *Scilla sibirica* моноподиальные, многолетние, тушкватные, смешанного типа, т.е. их чешуи образованы низовыми листьями, а также влагалищами срединных. Снаружи они покрыты немногочисленными пленчатыми мертвыми защитными чешуями, возникшими из низовых листьев или влагалищ ассимилирующих листьев после разрушения в них сочных тканей. Прорастание весеннее, наземное. Ювенильные и иматурные растения имеют по одному зеленому листу с линейной пластинкой у первых и широколанцетной у вторых. Луковички мелкие, овальные. Хорошо развиты специализированные контрактильные корни, и луковички активно погружаются в почву. Взрослые вегетативные особи

обладают уже двумя широколанцетными ассимилирующими листьями и довольно крупной яйцевидноовальной луковицей; по-прежнему развиваются вытягивающие корни. Цветение начинается в возрасте 5–8 лет. Молодые генеративные растения формируют один-два пазушных цветоноса, но еще не способны к образованию боковых вегетативных побегов. Строение их листьев и луковиц не отличается от такового у предшествующей возрастной группы. У средневозрастных генеративных растений трогаются в рост две-три пазушные вегетативные почки и под чешуями их материнской луковицы возникают 2–3 дочерних. Число зеленых листьев увеличивается до 3–4, цветоносов – до 2–3. Луковица становится широкоовальной. Контрактильные корни уже не развиваются. К наступлению старого генеративного состояния эти разветвленные единые особи заменяются плотной группой самостоятельно существующих дочерних, т.е. возникает компактный клон. Начавшийся процесс вегетативного размножения сопровождается потерей вегетативной и генеративной мощи растений, что в конце концов ведет к полной утрате генеративной функции и переходу в сенильное состояние. Сенильные особи отличаются небольшими овальными часто неправильной формы "щуплыми" луковицами, так как их сухие защитные чешуи намного превышают сочные жатые. Число зеленых листьев варьирует от 1 до 2, пластинки становятся узколанцетными.

Общая продолжительность большого жизненного цикла *Scilla sibirica* – 20–30 лет.

*Galanthus woronowii*. По морфологии особей и ходу жизненного цикла подснежник Воронова во многом похож на пролеску (Шорниа, Просвирниа, 1971). Его луковицы тоже моноподальные, туникатные, смешанного типа. Разграничение особей разных возрастных состояний возможно с учетом тех же признаков: число и форма зеленых листьев, форма, структура луковицы, характер корневой системы, способность к цветению и вегетативному размножению. Длительность прегенеративного периода у подснежника примерно такая же – 6–7 лет. Вегетативное размножение также начинается только в середине генеративного периода. Однако имеются и существенные различия между этими двумя луковичными геофитами. У *Galanthus* по сравнению со *Scilla* вегетативное потомство оказывается более жизнеспособным. Отделяющиеся дочерние особи по своему возрастному состоянию часто моложе материнских, их можно квалифицировать как взрослые вегетативные и молодые генеративные. Они способны к многократному повторному цветению и вегетативному размножению. Только к концу большого жизненного цикла картина вегетативного размножения становится схожей с таковой у *Scilla*. Старые генеративные особи дают явно ослабленное вегетативное потомство, а ветвление сенильных растений приводит к так называемому вегетативному распаду в том смысле, как его понимает М.В. Сеянинова-Корчагина (1967). В качестве других своеобразных черт онтогенеза *Galanthus woronowii* следует выделить: 1) осеннее подземное прорастание семян; 2) поливариантность он-

гогенеза (термин А.Р. Матвеева, 1975), которая проявляется в том, что не все особи популяции способны к вышеописанному способу вегетативного размножения. Некоторые вообще не образуют боковых вегетативных побегов, оставаясь всю жизнь в виде первичного побега первого порядка. Другие же по характеру вегетативного размножения приближаются к *Scilla*, давая в качестве вегетативного потомства только субсенильные и сенильные особи; 3) наконец, для *Glaucidium wolpowii* чрезвычайно характерен рост в форме компактных многочисленных групп особей — "латок", которые возникают семенным и вегетативным путем одновременно. Этому способствуют вегетативное размножение с малой вегетативной подвижностью и ряд биологических свойств, обеспечивающих удержание семенного потомства вблизи взрослых плодоносящих растений (см. подробнее: Шорина, 1970; Шорина, Провирнина, 1971).

*Gagea lutea* и *G. minima*<sup>1</sup>. Эти виды весьма своеобразны по своей структуре и биологии, они резко отличаются от двух вышеописанных луковичных геофитов. Луковички *Gagea* мелкие, однолетние, полугуликатные, образованы одной единственной запасующей чешуей (лист низовой формации), прикрытой снаружи немногочисленными сухими защитными чешуями. "Обертка" у этого вида образована остатками влагалищ отмерших зеленых листьев и луковичных чешуй. У обоих видов нарастание симподиальное. Прорастание семян надземное, весеннее. Проростки в природе встречались только у *G. lutea*, однако для обоих видов они получены в лабораторных условиях. У проростков хорошо выражен положительно геотропический рост влагалища семядоли, который обеспечивает максимальное для этих видов углубление лукович в почву на 2–4 см. В процессе дальнейшего онтогенеза у *Gagea* не обнаружено никаких других специальных механизмов, способствующих погружению почек. Согласно Ирмишу (Irmsch, 1863), для взрослых растений рода *Gagea* характерно развитие на главной оси пяти листьев, часть из которых может быть редуцирована. Прегенеративные (виргинильные) особи обоих изученных видов (рис. 28) имеют один низовой чешуевидный запасующий лист и один зеленый ассимилирующий, в пазухе которого формируется замещающая луковичка. Выше на той же оси находятся несколько чешуевидных листьев, из их пазушных почек развиваются луковички-детки. Такие скученно расположенные листья-чешуи гомологичны брактеем генеративных растений. Вся эта структура, внешне похожая на короткий подземный стolon с группой луковичек-деток на конце, в целом представляет собой как бы метаморфизированное недоразвившееся соцветие. Т.А. Попова (1965) описала подобные образования у *G. mirabilis* и рассматривает их как своеобразный случай подземного "живорождения" в связи с метаморфозом соцветий.

<sup>1</sup>В сборе и обработке материала по этим видам участвовали Е.В. Кулакова и Т.И. Суслова, студенты МГПИ им. В.И. Ленина.

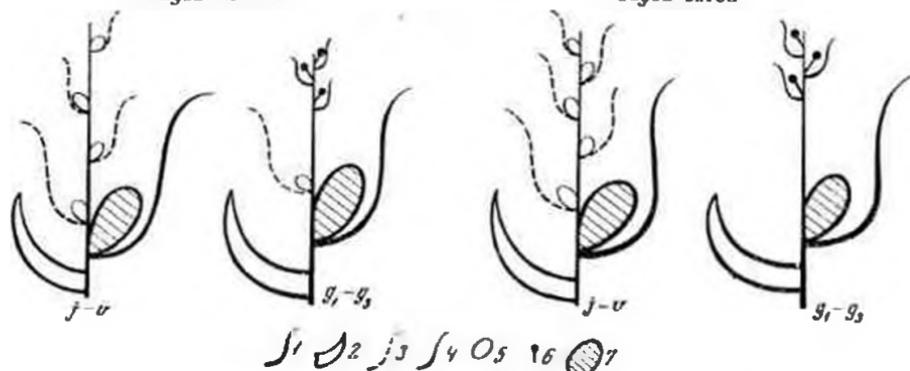


Рис. 28. Морфологическая структура виргинийских и генеративных растений *Gagea minima* и *G. lutea*

1 - ассимилирующий лист; 2 - запасящая чешуя; 3 - редуцированный ассимилирующий лист; 4 - прицветник; 5 - луковичка-детка; 6 - шток; 7 - замещающая луковичка

Растения, развивающиеся из луковичек-деток, по совокупности своих признаков должны быть оценены как ювенильные, реже - иматурные. Часть дочерних луковичек трогается в рост на следующий год, часть - остается в состоянии покоя в течение нескольких лет (Штамм, 1954; собственные наблюдения). Поскольку "детки" остаются в почве вблизи материнских растений, возникают компактные клоны, в которых у *Gagea minima* покоящиеся луковички составляют до 75% от общего числа особей. Ювенильные иматурные и взрослые вегетативные особи *Gagea* различаются между собой формой листовой пластинки (линейной у ювенильных и линейно-плицетной у иматурных и виргинийских), размерами луковички и числом дочерних луковичек-деток (соответственно у *G. minima* - 1-2, 3-5, 3-5; у *G. lutea* - 1-2, 4-5, 7-15). Цветение наступает в возрасте 4-6 лет, после чего способность к вегетативному размножению утрачивается у *Gagea lutea* полностью, а у *G. minima* может образовываться только одна дочерняя луковичка в пазухе второго ассимилирующего листа, который часто редуцирован. Междоузлие, лежащее выше ассимилирующих листьев, вытягиваясь, формирует стрелку, выносящую вверх малоцветковое зонтиковидное соцветие. Интересно, что Т.А. Попова (1965) наблюдала у *G. pusilla* и *G. mirabilis*, а мы у *G. lutea* случай возникновения воздушных луковичек в области соцветия (т.е. "живорождение", подобное таковому у *Rosa bulbosa* и *Polygonum viviparum*). Эти факты лишь раз подтверждают справедливость приведенных выше соображений о морфологической природе подземных "столонов" *Gagea*. Старение особей *G. minima* и *G. lutea* выражается в уменьшении ежегодных приростков листьев, из-за чего

луковички становятся щуплыми, так как их живые чешуи оказываются намного меньше мертвых защитных.

Кроме того, у *G. minima* вследствие накопления отмерших чешуй, одевающих луковицу, отделение дочерних луковичек затрудняется, и они обычно погибают.

Важнейшие биологические особенности *Gagea* – очень раннее проявление способности к вегетативному размножению, которое начинается уже у ювенильных растений, утрата этой способности генеративными особями и глубокое омоложение вегетативного потомства.

### **Клубнелуковичные гистерантные афемероиды, цветущие осенью и вегетирующие весной**

*Solchicum speciosum*. Большой жизненный цикл этого вида описан ранее (Шорина, 1964, 1967). Здесь имеет смысл указать лишь на фитоценологически значимые моменты онтогенеза. Прорастание осеннее, подземное. С первого года и до конца жизни безвременник нарастает симподиально. Листовая серия годовичного побега представлена 2 низовыми листьями и 1–6 средними. Ежегодно обновляющиеся клубнелуковички образованы одним междоузлем, лежащим над первым зеленым листом, влагалище которого, подсыхая, превращается в защитную пленчатую чешую. Клубнелуковичка несет две пазушные почки: нижняя обеспечивает вегетативное возобновление, верхняя – вегетативное размножение. В основании клубнелуковички развивается пучок придаточных корней, которые у взрослых особей отрастают в конце лета. На первых этапах онтогенеза, особенно в ювенильном и имматурном возрастных состояниях, клубнелуковички активно погружаются в землю с помощью особого выроста, так называемой "шипы", ежегодно перемещающей почку возобновления вниз на 5–10 мм. Благодаря этому механизму к концу виргинильного периода клубнелуковички опускаются в почву на глубину 10–18 см. Ведущий признак, легко позволяющий различать возрастные состояния особей, – число зеленых листьев (1 – у ювенильных, 1–2 – у имматурных, 3–4 – у взрослых вегетативных, 4–6 – у генеративных); кроме того, существенное значение имеют форма и величина клубнелуковички, характер корневой системы, способность к цветению и плодоношению (Шорина, 1967). Влагалища зеленых листьев, обертывая друг друга, образуют ложный "стебель" и поэтому розеточный побег в своей надземной части похож на удлиненный, достигая высоты 30–60 см. У безвременника очень продолжителен виргинильный период – растения зацветают только на 15–19-й год жизни. Генеративные особи различаются между собой по числу листьев, цветков, плодов и другим признакам, характеризующим не столько возрастное состояние растений, сколько уровень их жизненности. Отличить возрастные признаки от показателей жизненности у безвременника трудно, так как это вегетативный малолетник, и прошлогодние части почти полностью разрушаются. С учетом этих особенностей мы выделяли среди генератив-

ных растений безвременника слабо, средние и мощно развитые, полагая, что последние соответствуют особям, достигшим апогея индивидуального развития, т.е. середины генеративного периода, а первые и вторые могут быть представлены как молодыми, так и стареющими экземплярами. Средние и мощно развитые генеративные растения безвременника начинают ветвиться, т.е. у них трогаются в рост вторая, верхняя по положению почка клубнелуковицы, а поскольку материнская клубнелуковица, летом отмирает, ветвление неизбежно ведет к вегетативному размножению, в ходе которого формируются компактные клоны-гнезда, насчитывающие иногда до 30-35 особей, плотно прижатых друг к другу. Вегетативное потомство безвременника жизнеспособно, но слабо омоложено, по своему возрастному состоянию оно близко к материнским растениям. Клоны существуют длительное время и в своем развитии проходят ряд возрастных этапов: молодые, формирующиеся; сформировавшиеся, хорошо развитые; наконец, стареющие. Этапы развития клонов можно установить по числу особей, их возрастному состоянию и размерам некральной зоны в центре. Старение особей безвременника связано с процессом вегетативного размножения и проявляется в утрене способности к цветению, ветвлению, а также в прогрессирующем снижении величины ежегодных приростов, из-за чего мертвые кроющие чешуи оказываются намного крупнее живой части клубнелуковицы.

*Scocus vallicola* и *S. scharojanii*. Как показали наши исследования (Шорина, 1974), оба эти шафрана идентичны по строению вегетативных органов и ходу онтогенеза. Главное их различие - окраска околоцветника: бледно-палевая у *S. vallicola* и ярко-оранжевая у *S. scharojanii*. В период весенней вегетации они практически неотличимы и в это время года могут служить примером видов-двойников. Как и у безвременника, семена обоих шафранов прорастают с осени по подземному типу. Прорастание недружное (лабораторная всхожесть в первый год 25-35%) и, по-видимому, порционное, так как всхожесть сохраняется достаточно долго - 7-8 лет, постепенно от года к году снижаясь до 10-15%. В течение виргинильного периода шафраны нарастают моноподиально, а после начала цветения - симподиально. Листовая серия монокарпического побега взрослых особей представлена 3-4 низовыми листьями, 2-5 зеленым средними и 2 верховыми. Клубнелуковицы, как и у безвременника, ежегодно обновляются, но сменяют друг друга не в горизонтальном, а в вертикальном направлении, что объясняется акротонным усилением почек (еще одно отличие от безвременника, которому свойственна базитония). Образована клубнелуковица шафранов не одним, как у безвременника, а многими (5-10) междоузлиями, причем самое крупное из них лежит на границе формаций низовых и средних листьев. Благодаря последней особенности мертвые защитные чешуи дифференцированы на так называемую базальную тунку, развившуюся из остатков низовых чешуй и охватывающую клубнелуковицу снизу и так назы-

ваемую главную тунуку, лежащую сверху в виде колпачка (оба термина принадлежат Moq, Max, 1886) и составленную остатками влагалищ отмерших зеленых листьев. Линейные, розеточные срединные листья шафранов по сравнению с низовыми имеют более мощно развитые механические ткани, и поэтому главная тунука по сравнению с базальной обычно представлена большим числом чешуй более плотной консистенции. Корневые системы шафранов в отличие от таковых у безвременника формируются не на молодой дочерней клубнелуковице, а на прошлогодней, материнской, и таким путем в течение двух лет сохраняется тесный физиологический контакт между двумя последующими поколениями клубнелуковиц. Глубину залегания клубнелуковиц шафранов регулируют такие приспособления, как специализированные контрактильные корни (у ювенильных и имматурных особей) и особое углубление на верхушках взрослых клубнелуковиц, где располагается почка возобновления. Важнейшие признаки, по которым в ценопопуляциях шафранов можно выделять особи разных возрастных состояний, это — форма и строение клубнелуковицы, характер обеих тунук, наличие контрактильных корней, способность к цветению и плодоношению. В отличие от безвременника число зеленых листьев не может служить надежным возрастным критерием.

Подробная характеристика возрастных состояний шафранов дана нами ранее (Шорина, 1974), здесь подчеркнем, что у этих видов возможно выделение следующих возрастных групп особей: ювенильных, имматурных, взрослых вегетативных, генеративных с подразделением их на молодые, средневозрастные и старые, сенильные.

Мы выделяем два специфических свойства шафранов: 1) в природных условиях эти виды не размножаются вегетативно (хотя потенциальные возможности для этого, казалось бы, наличию, так как взрослые клубнелуковицы обладают несколькими сформированными пазушными почками); 2) сенильное состояние в жизненном цикле часто выпадает, иначе говоря, многие растения не доживают до старости. Характерные признаки сенильности (помимо утраты генеративной функции): мощно развитые, многослойные тунуки и меньшие размеры дочерних клубнелуковиц по сравнению с материнскими.

### Клубневые эфемероиды, цветущие и вегетирующие весной

*Corydalis intermedia*, *C. halleri*, *C. bracteata* (секция *Pez-gallipaseus*). Описание большого жизненного цикла этих видов частично опубликовано (Смирнова, 1974). Как и шафраны, эта группа холмчаток очень сходна по структуре вегетативных органов и характеру жизненного цикла. Прорастание весеннее, надземное. Семядоля одна (ложноодностольность). Начиная с имматурного возрастного состояния, т.е. с третьего года и до конца жизни, нарастание происходит симподиально. Почка возобновления находится в пазухе первого низового листа. Листовая серия монокарпического побега взрослых

особей представлена 3-4 чешуевидными, 2 ассимилирующими и несколькими приподнятыми верхними листьями (соцветие — верхушечная кисть). Ежегодно обновляющиеся клубни развиваются за счет деятельности меристемы в базальной части почки возобновления (Ryberg, 1959). Междоузлие, лежащее над верхним низовым листом, сильно вытягивается, благодаря чему сидячие срединные листья оказываются в верхней части побега. Критериями возрастных состояний служат форма пластинок и число зеленых листьев, способность к цветению и ветвлению. Прегенеративные особи имеют 1 зеленый лист, пластинка которого трехраздельная у ювенильных, дважды-тройчатораздельная у имматурных, дважды-трижды-тройчаторазсеченная у взрослых вегетативных. Цветение начинается на третьем-седьмом году жизни; генеративные особи обладают уже двумя срединными листьями с дважды- или трижды-тройчаторазсеченной пластинкой. На посходящей части онтогенеза, включая средневозрастное генеративное состояние, дочерний клубень всегда больше материнского; у стареющих экземпляров это соотношение меняется на противоположное. Средневозрастные генеративные растения часто обнаруживают способность к петалению: у них, кроме почки возобновления, трогаются в рост еще 1-2 почки, лежащие в пазухах второго-третьего низовых чешуевидных листьев. Ветвление влечет за собой вегетативное размножение и формирование небольших (всего из 2-4 особей) компактных клонов. Вегетативное потомство всегда явно ослаблено и представлено субсенильными или сенильными особями.

По данным М. Рыберга (Ryberg, 1959), на границе ареала *C. halleri* такие сенильные клоны дополню обычны, а семенное возобновление вида, напротив, подавлено. Старение выражается в утрате способности к цветению, прогрессирующем уменьшении последующих поколений клубней, появлении листьев, напоминающих по форме ювенильные.

*C. sava* и *C. marschalliana* (секция *Radix-sava*) отличаются от видов секции *Pes-gallinaceus* строго моноподиальным нарастанием. Клубень многолетний гипокотильный (Серебряков, 1952) продолговато- или округлотрехугольный с полостью внутри. Верхушечная почка формирует годичный розеточный побег с 2-3 низовыми и 3-4 длинночерешковыми ассимилирующими листьями. Генеративные побеги (1-4) развиваются из пазушных почек низовых листьев. У *C. sava* и *C. marschalliana* описаны ювенильные, имматурные, взрослые вегетативные, генеративные и сенильные особи, отличающиеся друг от друга размером и формой клубня, величиной его внутренней полости, числом зеленых листьев, строением их пластинок и, наконец, числом цветоносов (Смирнова, 1974). Своеобразие этих видов по сравнению с представителями секции *Pes-gallinaceus* выражается в том, что у них практически отсутствует вегетативное размножение. Правда, клубни сенильных особей, разрушаясь изнутри, могут в конце концов распадаться на отдельные сегменты, которые способны к формированию придаточных почек и,

Таблица 26

Листовые серии годичных побегов у взрослых особей (число листьев)

| Вид   | Низовые | Срединные | Верховые |
|---|---------|-----------|----------|
| <i>Gagea minima</i> , <i>G. lutea</i>   | 1       | 1(2)      | 2-4      |
| <i>Galanthus woronowii</i>  | 1       | 2         | -        |
| <i>Colchicum speciosum</i>  | 2       | 4-5       | -        |
| <i>Corydalis</i> , sect. <i>Pes-gallinaceus</i>   | 3-4     | 2         | -        |
| <i>Allium victorialis</i> <i>Scilla sibirica</i> , <i>Corydalis</i> , sect. <i>Radix-cava</i> | 2-3     | 2-4       | -        |
| <i>Crocus vallicola</i> , <i>C. scharjanii</i>  | 3-4     | 2-5       | 2        |

следовательно, к образованию новых побегов, однако подобный вегетативный распад (Сенянинова-Корчагина, 1967) или, точнее, сецильная партикуляция (см. раздел 4) не играет роли в самоподдержании ценопопуляций.

Как следует из приведенных выше кратких описаний, рассматриваемые эфемеронды обнаруживают значительное морфологическое разнообразие, которое вкратце можно свести к следующим показателям:

1. Структура годичного побега (табл. 26).

2. Типы нарастания побегов: а) моноподиальное в течение всей жизни (*Galanthus woronowii*, *Scilla sibirica*, *Corydalis* sect. *Radix-cava*); б) моноподиальное на протяжении всего или части виргинильного периода и симподиальное в генеративном периоде (*Allium victorialis*; *Corydalis*, sect. *Pes-gallinaceus*; *Crocus vallicola*, *C. scharjanii*); в) симподиальное с первого года и до конца жизни (*Gagea lutea*, *G. minima*, *Colchicum speciosum*).

3. Положение соцветий (этот признак коррелирует с предыдущим) боковое (*Galanthus*, *Scilla*, *Corydalis* sect. *Radix-cava*) и терминальное (прочие виды).

4. Положение почек возобновления на годичном побеге: в пазухах низовых листьев (*Corydalis* sect. *Pes-gallinaceus*); в пазухах средних при базитонном усилении (*Allium*, *Colchicum*, *Gagea*); в пазухах средних при выраженной акротонии (*Crocus*); терминальное (*Galanthus*, *Scilla*, *Corydalis* sect. *Radix-cava*). Кроме того, различно общее число жизнеспособных почек на одной взрослой особи: *Allium victorialis* - 24-28; *Gagea minima* - 2 (для имматурных особей - 3-5); *Gagea lutea* - 1 (для взрослых вегетативных особей - 7-16); *Crocus* (оба вида) - 2-5; *Scilla sibirica* и *Galanthus woronowii* - 2-4; *Corydalis* (все виды) - 1-4; *Colchicum speciosum* - 2.

5. Морфологическая природа органов запаса и вегетативного возобновления: луковиды на мощном корневище (*Allium victorialis*); ги-

пичные луковицы (*Gagea minima*, *G. lutea*, *Scilla sibirica*, *Galanthus wotowowii*); клубнелуковичи (*Colchicum speciosum*, *Crocus vallicola*, *C. schuytjanii*); клубни (*Corydalis*, все виды).

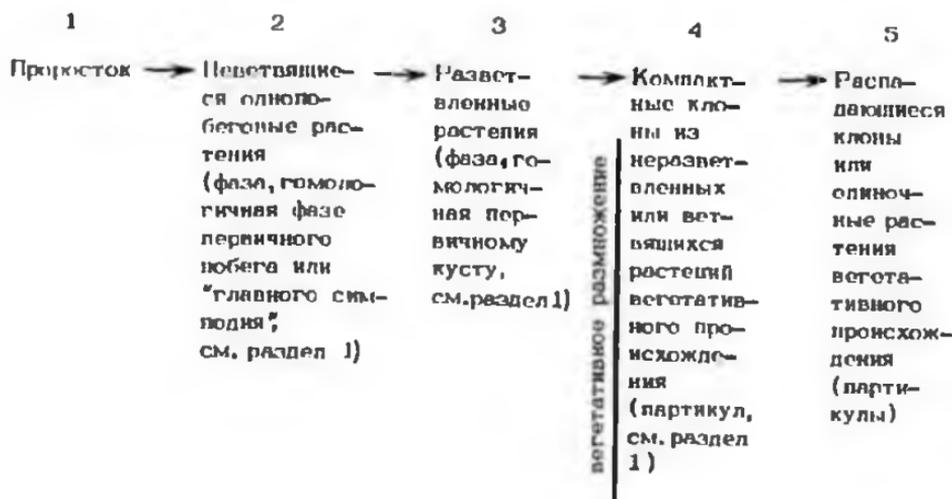
6. Биологические механизмы, обеспечивающие погружение почек возобновления в почву: положительный геотропический рост влагалища семядоли (*Gagea*, оба вида); контрактивные корни (*Crocus*, *Allium*, *Scilla*, *Galanthus*); сифоноризия (термин Г.И. Родионенко, 1970) и специализированные шпорообразные выросты клубнелуковищ (*Colchicum*); особые углубления на клубнелуковицах (*Crocus*, оба вида). Ниже приведены данные о глубине залегания в почве органов вегетативного возобновления (для взрослых особей):

| Вид  | Глубина, см |
|--|-------------|
| <i>Gagea minima</i>                              | 2-3         |
| <i>G. lutea</i>                                  | 2-4         |
| <i>Corydalis</i> sect.<br><i>Pes-gallinaceus</i> | 3-10        |
| <i>Crocus</i> (оба вида)                         | 3-5         |
| <i>Allium victorialis</i>                        | 5-10        |
| <i>Scilla sibirica</i>                           | 8-10        |
| <i>Corydalis</i> sect. <i>Radix-cava</i>         | 8-12        |
| <i>Colchicum speciosum</i>                       | 15-19       |

7. Длительность активной вегетации: 4-5 месяцев у гемизфемероидов (*Allium*) и менее 4 месяцев у эфемероидов (прочие виды), которые могут обладать однократной или двукратной вегетацией, иначе говоря, синантностью (цветут одновременно с распусканием листьев) или гистерантностью (цветение осенью до распускания зеленых листьев, которые отрастают только весной - осеннецветущие *Crocus* и *Colchicum*).

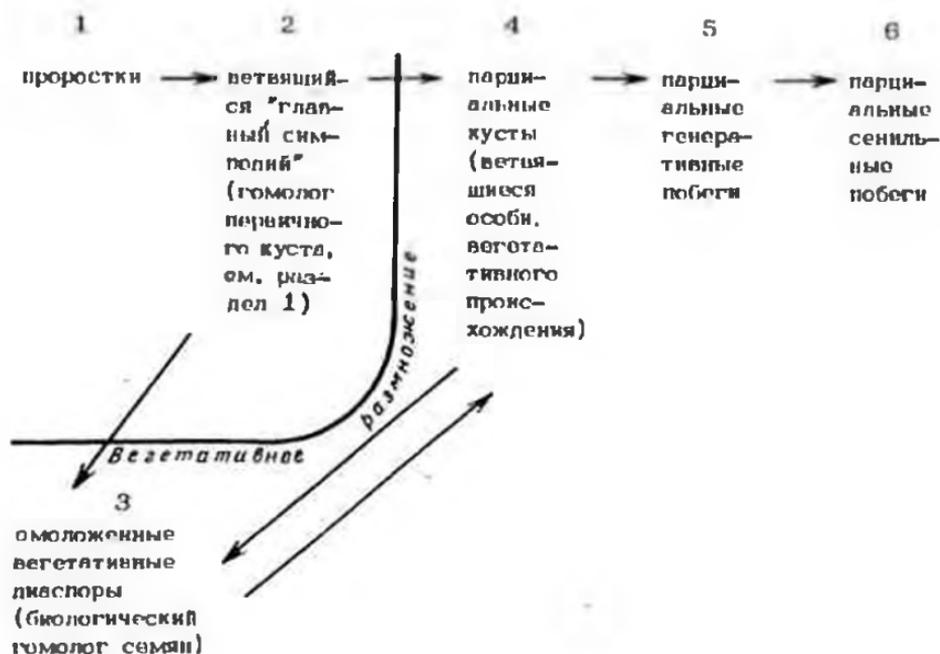
8. Способы прорастания семян: подземное осеннее (*Crocus*, *Colchicum*, *Galanthus*), подземное весеннее (*Allium*), надземное весеннее (остальные виды).

Естественно, что при столь значительной вариабельности морфологии при выделении возрастных групп особей у исследованных видов использованы разные признаки (число ассимилирующих листьев - *Colchicum*; форма листовых пластинок - *Corydalis*; форма и структура клубнелуковицы - *Crocus* и т.п.). Однако показатели сенильности оказались общими для всех видов: это - утрата генеративной функции и прогрессирующее уменьшение ежегодных приростов органов вегетативного возобновления. В целом периодизация большого жизненного цикла для всех видов соответствует общепризнанной схеме Т.А. Работнова (1950б), и возможно выделить ювенильные, иммаатурные, взрослые вегетативные, генеративные и сенильные особи. Общность хода онтогенеза изученных эфемероидов проявляется также в сходстве морфогенетических фаз, проходящих в течение их жизненного цикла:



Все эти фазы проходят в своем жизненном цикле *Allium victoria-lis*, *Galanthus woronowii*, *Colchicum speciosum*; четвертый и пятый этапы могут выпадать у *Scilla sibirica* и видов *Corydalis* из sect. *Pes-gallinaceus*, три последних фазы - у видов *Grocus* и *Corydalis* sect. *Radix-sava*.

По характеру морфогенеза особую группу составляют виды *Gagea*. У них можно выделить:



Отличия в прохождении отдельных морфогенетических фаз коррелятивно сопряжены с особенностями вегетативного размножения:

### Характер вегетативного размножения

|  |                                       |
|--|---------------------------------------|
| <i>Scilla sibirica</i> , <i>Corydalis speciosa</i> , <i>Galantoidia</i> , sect. <i>Pes-gallinaceus</i> | <i>Gagea lutea</i> , <i>G. minima</i> |
| <i>Allium victorialis</i>  |                                       |

### Способ вегетативного размножения

|  |   |  |
|--|---|--|
| Слабо выраженное, близкое к вегетативному распаду. Вегетативное потомство мало жизнеспособно | С неглубоким омоложением и отсутствием вегетативной подвижности. Вегетативное потомство жизнеспособно | С глубоким омоложением и отсутствием вегетативной подвижности. Вегетативное потомство высоко жизнеспособно |
|--|---|--|

### Место вегетативного размножения в большом жизненном цикле

|  |  |   |
|--|--|---|
| Ветвление начинается в конце генеративного периода (у средневозрастных и старых генеративных особей). Отделяющиеся дочерние особи находятся в сецильном или субсецильном состоянии | Ветвление начинается в середине вегетативного периода ( <i>Allium</i> ) или в середине генеративного периода ( <i>Colchicum</i> , <i>Galanthus</i> ). Возрастное состояние вегетативного потомства варьирует от взрослого вегетативного до сецильного. Возможно повторное ветвление. В конце жизненного цикла (особенно у <i>Galanthus</i> ) — вегетативный распад, похожий на такой у <i>Scilla</i> | Ветвление начинается в ювенильном состоянии, максимум образования дочерних луковичек у взрослых вегетативных особей. С началом цветения у <i>G. lutea</i> вегетативное размножение замедляется, а у <i>G. minima</i> сильно ослабляется. Вегетативное потомство представлено ювенильными и имматурными особями. Возможно многократное повторное ветвление |
|--|--|---|

Как следует из приведенных выше данных, наиболее совершенен способ вегетативного размножения у видов *Gagea*, менее совершен у *Allium victorialis*, еще менее — у *Colchicum speciosum* и *Galanthus woronowii*, слабо выражено вегетативное размножение у *Scilla sibirica* и видов *Corydalis* sect. *Pes-gallinaceus*, вовсе не способны размножаться вегетативно виды *Crocus* и *Corydalis* sect. *Radix-cava*.

Сразу же укажем на общие для большинства изученных эфемероидов особенности вегетативного размножения: 1) малую вегетативную подвижность, следствие которой — фитоценологическая неполноценность этого процесса, так как он не обеспечивает активный и быстрый захват жизненного пространства, а лишь способствует удержанию видом уже обжитых им в ценозе мест, поддерживая при этом на определенном уровне численность ценопопуляций; 2) сравнительно позднее его проявление в ходе большого жизненного цикла.

Исключение, как уже подчеркивалось, составляют виды *Gagea*, у которых раннее и энергичное вегетативное размножение — решающий фактор регуляции численности ценопопуляций.

Большинство исследованных эфемероидов принадлежит к группе вегетативных малолетников, т.е. у них ежегодно обновляются лу-

ковши, клубнелуковиды, клубни и т.п. У таких растений различия между особями семенного и вегетативного происхождения в известной мере стерты, причем эти различия тем меньше, чем быстрее отмирают старые части растения, т.е. чем короче полный онтогенез побегов. Данные о длительности полного онтогенеза годичных побегов<sup>1</sup> у генеративных особей представлены ниже:

| Вид   | Годы  |
|---|-------|
| <i>Allium victorialis</i>   | 10-15 |
| <i>Scilla sibirica</i>  | 4-8   |
| <i>Galanthus woronowii</i> , <i>Corydalis</i> sect. <i>Radix-cava</i> , <i>Crocus</i> | 3-4   |
| <i>Colchicum speciosum</i> , <i>Corydalis</i> , sect. <i>Pes-pallinaceus</i>          | 2-2,5 |

Говоря о других чертах онтогенетического сходства изученных видов, нужно обратить особое внимание на относительную длительность виргинильного периода жизни:

| Вид                            | В природных условиях | В культуре        |
|--------------------------------|----------------------|-------------------|
| <i>Gagea minima</i>            | 4-5                  | -                 |
| <i>G. lutea</i>                | 4-6                  | -                 |
| <i>Corydalis marschalliana</i> | 4-6                  | -                 |
| <i>C. cava</i>                 |                      |                   |
| <i>Corydalis intermedia</i>    | 3-5                  | -                 |
| <i>Corydalis halleri</i>       | 5-7                  | -                 |
| <i>Crocus vallicola</i> ,      | 5-9                  | 3-4               |
| <i>C. scharojanii</i>          |                      | (Марков, 1958)    |
| <i>Galanthus woronowii</i>     | 6-7                  | 4-5               |
|                                |                      | (Артюшенко, 1963) |
| <i>Scilla sibirica</i>         | 5-8                  | -                 |
| <i>Allium victorialis</i>      | 7-12                 | -                 |
| <i>Colchicum speciosum</i>     | 15-18                | 6-7               |
|                                |                      | (Артюшенко, 1963) |

Большинство рассмотренных эфемероидов принадлежит к лилиевцветным (исключение — виды *Corydalis*), которые обладают слабо дифференцированным зародышем и замедленными темпами развития на первых этапах онтогенеза. Многие авторы (Грушвицкий, 1961;

<sup>1</sup> Употребляя термин "годичный побег", мы имели в виду, что эти побеги образуются из почек возобновления за один год. Под длительностью жизни годичных побегов мы понимаем максимально возможное время их существования в составе многолетней части растения.

Имс, 1964; и др.) объясняют эти особенности спецификой ферментных систем данной группы однодольных. Эндогенную обусловленность медленного плавного развития в течение виргинильного периода подтверждают наблюдения в культуре (стр. 181), где, несмотря на благоприятные условия, растения также зацветают лишь на 4–8 году жизни. М.П. Бахматова (1974), изучавшая *Veratrum lobelianum*, отмечает плавность изменений количественных признаков в большом жизненном цикле этого вида. Данную черту она оценивает как архаический признак, свойственный видам, которые приспособились к длительному существованию особей и клонов на захваченных территориях.

В заключение отметим еще некоторые общие для исследованных видов черты: геофильность, розеточный рост (хотя у *Colchicum* возникает ложный "стебель" и побег становится ложноудлиненным) и, наконец, небольшие размеры растений. По высоте надземных частей эти эфемероиды располагаются следующим образом: *Crocus*, *Gagea* – 5–8 см; *Scilla*, *Corydalis* – 8–12; *Galanthus*, *Allium* – 10–15; *Colchicum* – 30–60 см.

### Строение ценопопуляций

Ценопопуляции вышеописанных видов были изучены в характерных местах обитания. Предварительно, по литературным данным, а также путем собственных наблюдений, была выявлена эколого-ценогическая приуроченность каждого вида, т.е. сообщества, где он присутствует как в большом ( $cor_1, cor_2, cor_3$ ), так в среднем ( $sp.$ ) и в малом ( $sol$ ) обилии. Количество изученных ценопопуляций было прямо пропорционально размаху эколого-фитоценогической амплитуды вида: если он стенотопен (например, *Galanthus woronowii*, обитающий только в широколиственных лесах), число исследованных ценопопуляций варьировало от 1–2 до 5; если же вид отличается эвритопностью (например, *Colchicum speciosum* растет как в лесах, так и в разнообразных луговых и высокотравных фитоценозах), то это число соответственно увеличивалось до 10–20.

Если представить эколого-фитоценогическую приуроченность вида в форме кривой, как это делает Л.Г. Рмненский (1938), то исследованные нами ценопопуляции разместились бы в разных точках этой кривой на ее восходящей, средней и нисходящей частях. Всего была исследована 61 ценопопуляция геофитов-эфемероидов.

В табл. 27 дана краткая характеристика о местах и времени наших однократных наблюдений. Материалы, опубликованные ранее (Шорина, 1965, 1968, 1970), в табл. 27 не отражены.

Методика исследования: однократные учеты численности и возрастной структуры ценопопуляций проводили на трансектах шириной 1 м (для *Colchicum*, *Galanthus* и *Crocus*) или 0,5 м (остальные виды) и длиной от 10 до 50 м в зависимости от размеров конкретных участков растительных сообществ. Трансекты делили на квадратные учетные площадки по 1 м<sup>2</sup> или по 0,25 м<sup>2</sup> соот-

ветственно. На каждой такой площадке выкапывали все особи данного вида и определяли их возрастное состояние (р, j, im, v, g, s). В случае подземного осеннего прорастания семян (*Colchicum*, *Crocus*, *Galanthus*) проростки не учитывали, так как в моменту наблюдений они уже успевали превратиться в ювенильные растения. Выше было подчеркнуто, что у вегетативных малолетников трудно, а иногда и невозможно разделить признаки возрастности и жизнечности особей, поэтому во избежание ошибок доля генеративных особей была определена суммарно, без выделения возрастных подгрупп. Такая оценка позволила получить округленные, но зато сравнимые результаты по всем видам. Чтобы выявить временно не цветущие растения (точнее, генеративные, у которых наступил перерыв в цветении), исследовали структуру подземных органов возобновления (остатки прошлогодних цветоносов, характер нарастания, строение почек), для чего их очищали от крошащей чешуи, а также разрезали поперек и вдоль. Таким способом в каждом местообитании было исследовано по 25-30 площадок по 1 м<sup>2</sup> или 50-200 площадок по 0,25 м<sup>2</sup>. Наблюдения как за симантными, так и за гистерантными видами всегда проводили в конце весны - в начале лета, обычно в фазу плодоношения. Поскольку некоторые виды (например, *Crocus vallicola* и *C. schurojanii*, *Corydalis halleri* и *C. intermedia*) в нецветущем состоянии практически неразличимы, а растут они часто совместно, у них были исследованы смешанные, двухвидовые ценопопуляции.

Учеты на постоянных площадках. В каждом местообитании методом случайных чисел отмечено 25 площадок по 1 м<sup>2</sup>, на которых ежегодно, начиная с 1970 г., весной определяли по надземным частям побегов число особей разных возрастных категорий. Никаких раскопок на площадках не делали, почвенный и напочвенный покровы не повреждали. При таких учетах возможны ошибки в определении числа двупобеговых генеративных растений. Чтобы скорректировать подобные неточности, во время каждого наблюдения закладывали еще 10 площадок по 1 м<sup>2</sup> за пределами пробных. Здесь растения выкапывали и точно определяли участие в ценопопуляциях двупобеговых генеративных растений (в процентах).

Результаты изучения ценопопуляций. Вкратце они представлены в табл. 28-30, где номера ценопопуляций соответствуют таковым или в табл. 27, или в прежних публикациях (Шорина, 1965, 1968, 1970<sup>1</sup>).

Уже при беглом знакомстве с полученными данными видно, что в возрастной структуре ценопопуляций всех видов много общего: 1) все изученные ценопопуляции возрастно полночленны, т.е. в них представлены все возрастные группы особей, другими словами,

<sup>1</sup> В прежних публикациях (Шорина, 1970) ценопопуляции *Galanthus* имели условные названия "Эсто-хребет", "Ачишо", "Айбга"; в настоящем разделе (табл. 27 и далее) им соответствуют номера 1,2,3.

Таблица 27. Характеристика мест изучения ценопопуляций

| Вид  | Географический пункт  | Год и месяц наблюдения   | Номер ценопопуляции                  | Краткая характеристика местообитания                                  |  |
|--|---|--------------------------|--------------------------------------|---|--|
|  |   |                          |                                      | Растительные сообщества   | Почвы                                  |
| <i>Crocus vavilovii</i> и <i>Crocus scharajanii</i>  | Краснодарский край (Адлерский район) и Абхазия (хребты Ачишко, Псаашхо, Кутехеку) | Июль-июль 1965-1969 гг.  | 1                                    | Белоусово-осоковый заболоченный альпийский луг                        | Высокогорно-луговая оторфованная       |
|  |   |                          | 2                                    | Белоусово-лотиковый шебнистый альпийский луг                          | Высокогорно-луговая шебнистая          |
|  |   |                          | 3,4                                  | Белоусовые альпийские пустоши   | Высокогорно-луговая альпийская         |
|  |   |                          | 5,6                                  | Выбитые разнотравные субальпийские луга                               | Высокогорно-луговая субальпийская      |
|  |   |                          | 7,8                                  | Белоусово-разнотравный субальпийский луг                              | Высокогорно-луговая субальпийская      |
|  |   | 9                        | Белоусово-щучковый субальпийский луг | То же   |  |
| <i>Gagea lutea</i>   |   | Апрель-май               | 9,1,11, 17,22, 27,32,39              | Снытевая дубрава 150-летняя   | Темно-серо-бурая лесная песчаная почва |
| <i>Gagea minima</i>  | Воронежский госзаповедник*  | 1971-1974 гг.            | 2,12                                 | Снытевая дубрава, 80-летняя   | То же                                  |
| <i>Corydalis halleri</i>   |   |                          | 23,33                                |   |  |
| <i>C. marschalliana</i>  |   |                          | 3,13, 24,34                          | Осоково-снытевая 120-летняя дубрава                                   |  |
|  |   |                          | 10,4                                 | Осоково-снытевая 50-летняя дубрава                                    |  |
|  |   |                          | 14, 25, 35                           |   |  |
| <i>Scilla sibirica</i>   |   |                          | 5,15                                 | Снытево-осоковая 80-летняя дубрава                                    | Темно-серо-бурая лесная песчаная почва |
|  |   |                          | 26,36                                |   |  |
|  |   |                          | 16, 37, 38                           | Осоковая, 120-летняя дубрава  | То же                                  |
| <i>Gagea lutea</i> , <i>Gagea minima</i> , <i>Corydalis marschalliana</i> , <i>C. halleri</i> , <i>Scilla sibirica</i> | Воронежская область, Теллермановское опытное лесничество                          | Апрель-май 1972-1974 гг. | 6,7                                  | Снытевая 250-летняя дубрава   | Темно-серая лесная почва               |
|  |   |                          | 18, 20, 28,40                        |   |  |
|  |   |                          | 42                                   |   |  |
|  |   |                          | 8,21,30                              | Снытево-осоковая 90-летняя дубрава                                    | То же                                  |
|  |   |                          | 43                                   |   |  |
| <i>Corydalis cava</i> , <i>C. halleri</i>  | Закарпатская область УССР, Ужгородский район, с. Невяцкое                         | Апрель 1969 г.           | 31, 19                               | Зеленчуковая сильно нарушенная дубрава (из скального дуба), 40-летняя | Бурая лесная                           |
| <i>Corydalis marschalliana</i> , <i>Scilla sibirica</i>  | Ставропольский край, лес "Русская казенная дача", окрестности г. Ставрополя       | Апрель 1970 г.           | 29, 41                               | Бересклетово-разнотравная сухая дубрава                               | Темно-серая лесная                     |
| <i>Corydalis bracteata</i> , <i>Allium victorialis</i>   | Кемеровская область, Новокузнецкий район, реликтовый липовый остров               | Май, 1973 г.             | 44, 45                               | Высокотравно-снытевый липняк  | Светло-серая оподзоленная              |
|  |   |                          | 46                                   | Снытево-папоротниковый липняк   | То же                                  |
|  |   |                          | 47                                   | Высокотравный пихтарник   |  |

\* Строение ценопопуляций *Scilla sibirica*, *Corydalis halleri*, *C. marschalliana*, *G. lutea* в Воронежском заповеднике исследовано совместно с научным сотрудником этого заповедника П.Ф. Голенковой.

Таблица 28

Численность и возрастные спектры ценопопуляций *Gagea* и *Scilla*

| Номер ценопопуляции                          | Число особей на 0,25 м <sup>2</sup> |       | Участие, % |       |       |       |       |      |            |           |
|--|-------------------------------------|-------|------------|-------|-------|-------|-------|------|------------|-----------|
|  | взрослых                            | всего | p          | j     | im    | v     | g     | s    | p + j + im | v + g + s |
| <i>Gagea lutea</i>                           |                                     |       |            |       |       |       |       |      |            |           |
| 1  | 13,5                                | 22,65 | -          | 40,40 | 26,58 | 28,83 | 4,19  | -    | 95,8       | 33,0      |
| 2  | 8,42                                | 17,38 | -          | 51,56 | 27,39 | 19,79 | 1,26  | -    | 86,7       | 21,0      |
| 3  | 8,57                                | 16,08 | -          | 46,70 | 12,07 | 38,12 | 3,11  | -    | 97,0       | 41,2      |
| 4  | 9,67                                | 22,39 | -          | 56,81 | 33,23 | 9,20  | 0,76  | -    | 89,2       | 9,9       |
| 5  | 3,02                                | 4,22  | -          | 28,44 | 38,20 | 34,60 | 8,76  | -    | 91,2       | 43,4      |
| 6  | 2,48                                | 6,80  | -          | 63,43 | 22,15 | 13,76 | 0,66  | -    | 99,3       | 14,4      |
| 7  | 15,10                               | 52,20 | -          | 71,07 | 18,68 | 9,39  | 0,86  | -    | 89,1       | 10,25     |
| 8  | 3,44                                | 3,86  | 1,04       | 9,84  | 16,58 | 56,99 | 15,55 | -    | 84,4       | 72,54     |
| <i>Gagea minima</i>                          |                                     |       |            |       |       |       |       |      |            |           |
| 9  | 13,74                               | 28,25 | -          | 51,34 | 36,00 | 11,81 | 0,85  | -    | 99,1       | 12,66     |
| 10   | 2,90                                | 5,33  | -          | 45,50 | 40,01 | 12,99 | 1,50  | -    | 88,5       | 14,49     |
| <i>Crocus vallicola + Crocus scharojanii</i> |                                     |       |            |       |       |       |       |      |            |           |
| 1  | 51                                  | 201   | -          | 74,6  | 7,5   | 15,0  | 2,8   | 1,1  | 96,1       | 19,9      |
| 2  | 6,1                                 | 15,4  | -          | 60,1  | 13,9  | 18,7  | 7,1   | 0,2  | 92,7       | 26,0      |
| 3  | 8,9                                 | 15,0  | -          | 39,4  | 27,0  | 23,4  | 6,9   | 3,3  | 89,8       | 33,6      |
| 4  | 4,6                                 | 13,2  | -          | 65,1  | 14,7  | 11,7  | 3,1   | 5,4  | 91,5       | 20,2      |
| 5  | 2,5                                 | 8,2   | -          | 69,1  | 17,1  | 6,1   | 3,8   | 3,9  | 92,3       | 13,7      |
| 6  | 1,8                                 | 6,3   | -          | 71,2  | 11,6  | 7,4   | 4,3   | 5,5  | 90,2       | 17,2      |
| 7  | 3,1                                 | 5,9   | -          | 47,4  | 19,8  | 18,4  | 13,7  | 0,7  | 85,6       | 32,8      |
| 8  | 3,2                                 | 4,8   | -          | 31,3  | 14,9  | 39,4  | 6,6   | 4,8  | 88,6       | 50,1      |
| 9  | 0,7                                 | 0,9   | -          | 20,6  | 13,2  | 29,2  | 17,3  | 19,7 | 63,0       | 56,2      |

Таблица 29

Численность и возрастные спектры ценопопуляций *Corydalis* и *Scilla*

| Номер ценопопуляции                      | Число особей на 0,25 м <sup>2</sup> |       | Участие, % |       |       |       |       |      |                |           |
|--|-------------------------------------|-------|------------|-------|-------|-------|-------|------|----------------|-----------|
|  | взрослые                            | всего | p          | j     | im    | v     | g     | s    | p + j + im + v | v + g + s |
| <i>Corydalis balleri + C. intermedia</i> |                                     |       |            |       |       |       |       |      |                |           |
| 11                                       | 8,19                                | 13,74 | 5,09       | 35,30 | 15,94 | 30,50 | 13,17 | -    | 86,8           | 43,7      |
| 12                                       | 6,26                                | 13,54 | 8,20       | 45,57 | 10,04 | 23,86 | 12,33 | -    | 87,7           | 36,2      |
| 13                                       | 6,25                                | 11,35 | 4,14       | 40,79 | 18,51 | 23,61 | 12,95 | -    | 87,0           | 36,7      |
| 14                                       | 3,48                                | 6,26  | 7,50       | 39,62 | 14,54 | 31,79 | 6,55  | -    | 93,4           | 38,3      |
| 15                                       | 10,08                               | 19,56 | 5,11       | 43,35 | 15,90 | 20,19 | 15,44 | -    | 84,4           | 35,6      |
| 16                                       | 0,19                                | 0,30  | -          | 36,67 | 6,67  | 40,00 | 16,66 | -    | 83,4           | 56,7      |
| 17                                       | 6,37                                | 9,57  | 2,92       | 30,64 | 12,19 | 11,67 | 41,63 | 0,95 | 57,4           | 54,2      |
| 18                                       | 6,91                                | 18,08 | 8,21       | 53,61 | 7,69  | 6,60  | 21,85 | 0,05 | 78,1           | 30,5      |
| 19                                       | 12,31                               | 21,80 | 19,86      | 23,87 | 16,38 | 17,61 | 21,11 | 1,37 | 77,5           | 40,1      |
| 20                                       | 14,20                               | 20,03 | 7,99       | 21,10 | 37,33 | 13,48 | 7,9   | 0,75 | 20,2           | 93,2      |
| 21                                       | 4,92                                | 14,44 | 56,65      | 9,28  | 5,98  | 3,60  | 21,33 | 3,18 | 75,5           | 28,1      |
| <i>Corydalis marschalliana</i>           |                                     |       |            |       |       |       |       |      |                |           |
| 22                                       | 6,21                                | 11,95 | 11,88      | 36,15 | 9,54  | 34,06 | 8,37  | -    | 91,6           | 42,4      |
| 23                                       | 9,43                                | 18,48 | 27,00      | 21,97 | 6,39  | 25,43 | 19,21 | -    | 90,8           | 44,6      |
| 24                                       | 9,10                                | 15,06 | 10,09      | 29,54 | 8,96  | 40,42 | 10,99 | -    | 89,0           | 51,4      |
| 25                                       | 2,32                                | 2,95  | 17,29      | 4,07  | 8,13  | 53,90 | 16,61 | -    | 8,34           | 70,3      |
| 26                                       | 1,15                                | 2,05  | 25,37      | 18,54 | 11,22 | 39,02 | 5,85  | -    | 94,1           | 44,9      |
| 27                                       | 4,98                                | 6,83  | 2,05       | 25,04 | 13,91 | 23,72 | 32,21 | 3,07 | 64,7           | 65,0      |
| 28                                       | 2,03                                | 3,30  | 8,03       | 30,45 | 17,58 | 18,03 | 25,90 | -    | 74,1           | 43,9      |
| 29                                       | 0,75                                | 3,03  | 22,73      | 52,40 | 6,12  | 9,58  | 9,17  | -    | 90,8           | 18,7      |
| 30                                       | 7,36                                | 19,14 | 24,37      | 27,07 | 9,50  | 8,42  | 29,39 | 1,25 | 69,4           | 39,16     |

Таблица 29 (окончание)

| Номер ценопопуля-ция       | Число особей на 0,25 м <sup>2</sup> |       | Участие, % |       |       |       |       |      |          |       |
|----------------------------|-------------------------------------|-------|------------|-------|-------|-------|-------|------|----------|-------|
|                            | взрослые                            | всего | p          | j     | im    | v     | g     | s    | p+j+im+v | v+g+s |
| <u>Corydalis cava</u>      |                                     |       |            |       |       |       |       |      |          |       |
| 31                         | 9,41                                | 28,07 | 10,47      | 53,47 | 10,47 | 9,70  | 15,43 | 0,40 | 84,2     | 25,8  |
| <u>Scilla sibirica</u>     |                                     |       |            |       |       |       |       |      |          |       |
| 32                         | 2,35                                | 2,47  | 0,40       | 4,45  | 46,16 | 31,58 | 17,41 |      | 92,6     | 49,0  |
| 33                         | 13,35                               | 14,15 | 0,42       | 5,22  | 32,23 | 22,99 | 38,44 |      | 61,6     | 61,4  |
| 34                         | 14,48                               | 15,74 | 0,25       | 7,75  | 32,66 | 23,25 | 36,09 |      | 63,9     | 59,3  |
| 35                         | 14,88                               | 16,43 | 1,34       | 8,09  | 47,78 | 21,79 | 21,00 |      | 79,0     | 42,8  |
| 36                         | 21,44                               | 26,09 | 0,88       | 16,94 | 41,82 | 20,62 | 19,74 |      | 80,3     | 40,4  |
| 37                         | 20,60                               | 22,59 | 0,31       | 8,50  | 39,58 | 29,34 | 22,27 |      | 77,7     | 51,7  |
| 38                         | 41,26                               | 75,91 | 13,24      | 32,41 | 27,73 | 13,74 | 12,88 |      | 87,1     | 26,6  |
| 39                         | 10,28                               | 13,94 | 4,93       | 21,34 | 21,30 | 0,64  | 51,78 |      | 48,2     | 52,4  |
| 40                         | 4,83                                | 5,21  | 1,05       | 6,33  | 34,52 | 26,56 | 31,54 | 0,29 | 68,2     | 58,4  |
| 41                         | 1,86                                | 7,67  | 39,54      | 36,29 | 12,22 | 2,83  | 9,12  | -    | 90,9     | 11,9  |
| 42                         | 3,43                                | 3,61  | 0,55       | 4,43  | 27,00 | 27,42 | 39,75 | 0,15 | 60,1     | 67,3  |
| 43                         | 3,84                                | 6,04  | 27,16      | 9,27  | 9,93  | 13,25 | 39,40 | 0,99 | 59,6     | 43,6  |
| <u>Corydalis bracteata</u> |                                     |       |            |       |       |       |       |      |          |       |
| 44                         | 4,19                                | 7,41  | 22,54      | 20,92 | 16,33 | 22,94 | 17,00 | 0,27 | 82,7     | 40,2  |

Таблица 30

Численность и возрастные спектры ценопопуляций *Colchicum*, *Galanthus*, *Allium*

| Номер ценопопуля-ция       | Число особей на 0,25 м <sup>2</sup> |       | Участие, % |       |      |       |       |      |          |       |
|----------------------------|-------------------------------------|-------|------------|-------|------|-------|-------|------|----------|-------|
|                            | взрослые                            | всего | p          | j     | im   | v     | g     | s    | p+j+im+v | v+g+s |
| <u>Colchicum speciosum</u> |                                     |       |            |       |      |       |       |      |          |       |
| 1                          | 2,0                                 | 2,9   | -          | 30,6  | 16,4 | 23,6  | 29,4  | -    | 70,6     | 53,0  |
| 2                          | 1,0                                 | 2,1   | -          | 44,2  | 4,7  | 19,3  | 29,7  | 2,1  | 68,2     | 51,0  |
| 6                          | 3,7                                 | 4,7   | -          | 25,5  | 11,5 | 29,2  | 30,7  | 3,1  | 66,2     | 53,0  |
| 4                          | 1,9                                 | 2,4   | -          | 23,1  | 13,8 | 27,8  | 34,3  | 1,0  | 64,7     | 63,1  |
| 7                          | 7,5                                 | 9,2   | -          | 18,1  | 15,7 | 29,8  | 31,7  | 4,8  | 63,5     | 58,3  |
| 3                          | 0,9                                 | 1,0   | -          | 14,8  | 12,8 | 37,2  | 24,4  | 10,8 | 64,8     | 72,4  |
| 5                          | 0,6                                 | 0,7   | -          | 8,6   | -    | 61,2  | 22,9  | 7,3  | 69,8     | 91,4  |
| 11                         | 3,0                                 | 3,7   | -          | 19,3  | 3,4  | 39,5  | 25,7  | 12,1 | 62,2     | 77,3  |
| 8                          | 5,7                                 | 11,5  | -          | 60,1  | 2,8  | 21,1  | 10,1  | 5,9  | 84,0     | 37,1  |
| 10                         | 6,2                                 | 15,7  | -          | 50,1  | 2,5  | 23,3  | 16,2  | 7,9  | 85,6     | 47,4  |
| 9                          | 1,0                                 | 2,1   | -          | 52,1  | 3,3  | 19,0  | 18,1  | 7,1  | 74,8     | 44,2  |
| 12                         | 4,3                                 | 5,0   | -          | 14,1  | 8,0  | 40,9  | 28,6  | 8,4  | 63,0     | 77,9  |
| <u>Galanthus woronowii</u> |                                     |       |            |       |      |       |       |      |          |       |
| 1                          | 13,5                                | 57,8  | -          | 72,0  | 8,5  | 9,9   | 8,4   | 1,2  | 90,4     | 19,5  |
| 2                          | 25,3                                | 38,1  | -          | 33,6  | 5,7  | 35,3  | 22,3  | 3,1  | 74,6     | 60,7  |
| 3                          | 52,3                                | 72,0  | -          | 27,5  | 7,0  | 34,3  | 24,6  | 6,6  | 68,8     | 65,5  |
| <u>Allium victorialis</u>  |                                     |       |            |       |      |       |       |      |          |       |
| 45                         | 3,42                                | 5,21  | 31,86      | 2,40  | 2,40 | 38,77 | 14,79 | 9,78 | 63,3     | 75,4  |
| 46                         | 7,12                                | 12,27 | 34,21      | 7,74  | 2,65 | 22,61 | 28,72 | 4,07 | 55,4     | 67,2  |
| 47                         | 7,50                                | 18,89 | 46,75      | 13,54 | 5,52 | 12,01 | 17,31 | 4,30 | 33,6     | 78,4  |

их следует отнести к нормальным по классификации Т.А. Работнов (1950а,б) и Л.П.Рысина и Т.Н. Казашевой (1975); 2) бросается в глаза резкое преобладание особей, еще не приступивших к цветению: их относительное участие не падает ниже 60%, а иногда даже достигает 90-96%, т.е. они практически почти полностью слагают ценопопуляцию; 3) сенильные растения встречаются крайне редко: их доля колеблется от 0,2 до 5-8% (как исключение 10-12%).

Такие возрастные спектры можно назвать поочередными левосторонними, а если следовать классификации А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1969), тогда они нормальными, близкими к инвазионным.

Интересно, что Т.А. Попова (1965), изучавшая ценопопуляции лилейных сухих и пустынных степей Центрального Казахстана, также получила сходные результаты (табл. 31). Правда, она у большинства видов вообще не обнаружила сенильные (а иногда и иммагурные) особи, однако такое кажущееся расхождение с нашими данными легко объяснимо различиями в методике работ: Т.А. Попова приводит результаты изучения отдельных конкретных площадей, а мы - средние на 25-200 учетных площадей.

Подобное сходство в строении ценопопуляций многих видов эфемероидов, видимо, не случайно и заставляет искать причины его в общности биологии этих растений, особенности сезонного ритма развития которых, как уже указывалось, в известной степени обуславливают конкуренцию с другими членами фитоценоза.

По-видимому, одна из причин такого своеобразия возрастных спектров - большая относительная и абсолютная длительность вегетационного периода жизни, органически присущая этим растениям. Другая возможная причина - олигокарпичность ряда видов, особенно небольших по размерам (*Gagea*, *Stoebe*). Олигокарпичность может быть вызвана факторами как эндогенными (например, истощение особей после обильного плодоношения), так и экзогенными (например, поедание животными). В свете последнего соображения любопытен такой факт: при изучении шифранов весной 1966 г. на заболоченном белугово-осоковом альпийском лугу (*Stoebe*, ценопопуляция 1) на площади примерно в 20 м<sup>2</sup> были обнаружены 9 размытых талыми водами нор-кладовых, в каждой из которых находилось от 40 до 120 оторванных крутинок, т.е. явно принадлежавших генеративным особям) клубнегукковид. Эти наблюдения говорят о возможности усиленной элиминации под воздействием зоогенных факторов именно крупных, генеративных растений.

Наконец, третья причина, вероятно, заключается в том, что большинство особей ценопопуляций не доживает до сенильного состояния, выпадая из состава популяции на более ранних возрастных этапах. Т.А. Работнов (1950а) давно высказывала мысль о возможности такого хода онтогенеза у травянистых многолетников. Для полудикой животной аналогичные факты общеизвестны (Уильямсон, 1975).

Таблица 31

Численность и возрастные спектры ценопопуляций лилейных сухих и пустынных степей Центрального Казахстана (Попова, 1965)

| Растительное сообщество                           | Численность на 1 м <sup>2</sup> |      |    |      |     |   |       | Возрастные спектры, % |      |      |       |                 |   |
|---|---------------------------------|------|----|------|-----|---|-------|-----------------------|------|------|-------|-----------------|---|
|   | p                               | i    | im | v    | g   | s | Всего | p                     | i    | im   | v     | g               | s |
| <i>Tulipa patens</i> Agardh.                      |                                 |      |    |      |     |   |       |                       |      |      |       |                 |   |
| Вострцово-луковично-матликово-чернопо-<br>льняное | -                               | 205  | 48 | 73   | -   | - | 326   | -                     | 62,9 | 14,7 | 22,4  | -               | - |
| Ковылжовые и тырси-<br>ковые степи                | -                               | 4,9  | 28 | 32,9 | 4,2 | - | до 70 | 7                     | 40   | -    | 40-47 | 6               | - |
| <i>Fritillaria meleagroides</i> Parrin.           |                                 |      |    |      |     |   |       |                       |      |      |       |                 |   |
| Разнотравно-злаково-<br>луговое                   | 3                               | 26   | -  | 42   | 28  | - | 99    | 3,0                   | 26,1 | -    | 42,2  | 28,7            | - |
| <i>Gagea mirabilis</i> Grossh.                    |                                 |      |    |      |     |   |       |                       |      |      |       |                 |   |
| Разнотравно-злаковый<br>спирейный                 | 13423                           | 1952 | -  | 1363 | 9   | - | 18768 | 80,9                  | -    | 11,8 | 8,3   | Сотые<br>доли % | - |
| <i>Allium decipiens</i> Fisch.                    |                                 |      |    |      |     |   |       |                       |      |      |       |                 |   |
| Чернополюнно-кокле-<br>ковое                      | -                               | 2    | -  | 7    | 11  | - | 20    | -                     | 10,0 | -    | 35,0  | 55,0            | - |
| <i>Allium caesium</i> Schrenk.                    |                                 |      |    |      |     |   |       |                       |      |      |       |                 |   |
| Бикоргуново-черно-<br>полюнное                    | -                               | 896  | -  | 36   | 54  | - | 986   | -                     | 90,8 | -    | 3,6   | 5,6             | - |
| Ломкоколосниково-<br>чернополюнно-кокле-<br>ковое | -                               | 912  | -  | 224  | -   | - | 1136  | -                     | 79,0 | -    | 20,1  | -               | - |

Примечание: Подчеркнутые цифры - данные Т.А. Поповой, неподчеркнутые - вычислены нами.

Эта особенность поведения эфемероидов приводит к сходству возрастной структуры их ценопопуляции с таковой у монокарпиков и у некоторых стержнекорневых олигокарпиков (*Alyssum lenense*). Данные о строении ценопопуляций монокарпиков в естественных зарослях (Начаева, Приходько, 1966) приводятся ниже:

| Число особей на 1 га  | <i>Ferula badrakema</i> | <i>Ferula badhysi</i> |
|-----------------------|-------------------------|-----------------------|
| генеративные          | 825                     | 913                   |
| подрост моложе 8 лет* | 3150                    | 3237                  |
| Процент участия       |                         |                       |
| генеративные          | 21                      | 22                    |
| подрост* моложе 8 лет | 79                      | 78                    |

\* Эти монокарпики зацветают на 8-9 году жизни, следовательно, подрост моложе 8 лет включает все возрастные группы особей виргинильного периода ( $p + j + im + v$ ).

Более детальное сопоставление полученных нами данных показывает, что в пределах этой на первый взгляд однородной по возрастной структуре группы ценопопуляций можно выделить несколько вариантов.

I. Ценопопуляции с постоянным преобладанием ювенильных и иммагурных растений над взрослыми [соотношение  $(p+j+im):(v+g+s) = 8:2$ ]. Они отличаются также, как правило, постепенным снижением относительной численности каждой последующей возрастной группы по отношению к предыдущей и чрезвычайно малой долей генеративных растений (не более 10-15%), особенно в местах с высокой абсолютной численностью вида (рис. 29). Эти ценопопуляции могут встречаться как в лесных, так и в луговых сообществах (см. табл. 27, 28). Они обнаружены, с одной стороны, у растений, возобновляющихся только семенным путем (*Crocus schajojanii*, *C. vallicola*), а с другой - только вегетативным при условии глубокого омоложения вегетативного потомства (*Gagea minima*, *G. lutea*). По существу здесь имеют место конвергенция возрастных спектров при разных способах самондерживания ценопопуляций. Если проанализировать эти два варианта ценопопуляций более детально, то оказывается, что они различаются, во-первых, происхождением особей (семенным или вегетативным), а, во-вторых, размещением растений по площади ценоза (при семенном возобновлении оно относительно равномерное, диффузное, при вегетативном - в виде более менее четко выраженных групп). Таким образом, в пределах этой группы ценопопуляций существуют по крайней мере два варианта их структуры.

II. Ценопопуляции с неустойчивым соотношением фракций ювенильных и взрослых особей [соотношение  $(p+j+im):(v+g+s)$  меняется от 7:3 до 4,5:5,5]. Они свойственны

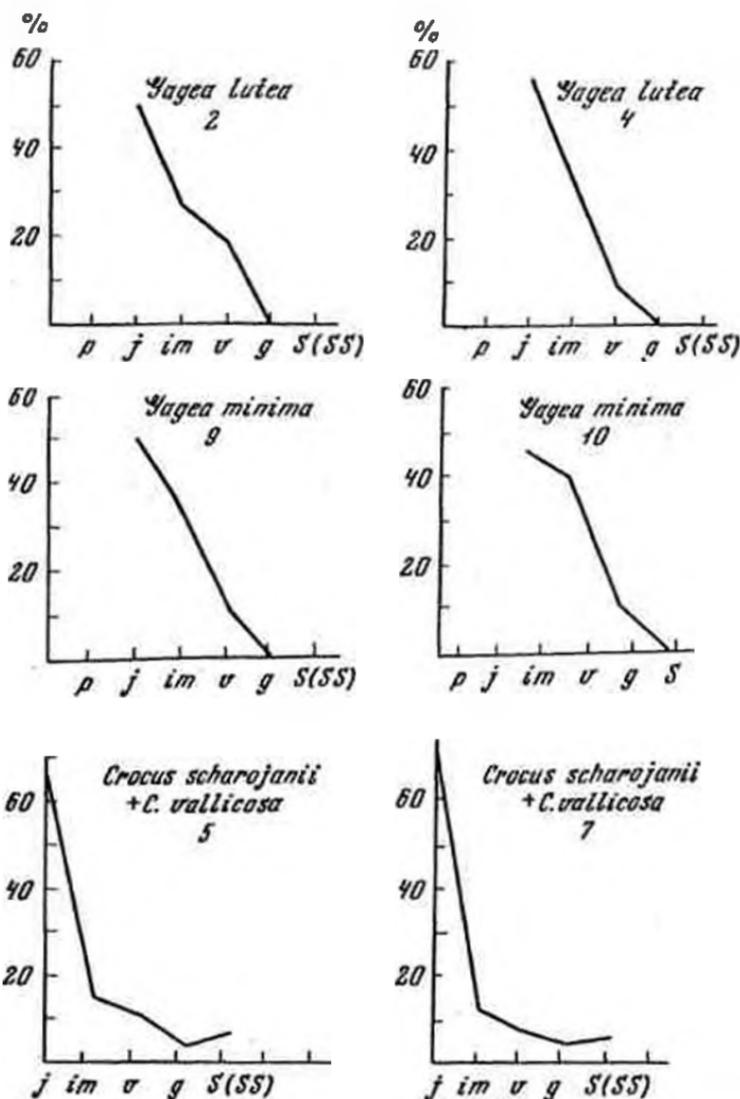


Рис. 29. Возрастные спектры ценопопуляций видов *Crocus* и *Gagea*  
 На этом и последующих рисунках шифры обозначают номер ценопопуляции

главным образом лесным эфемероидам (*Scilla sibirica*, *Corydalis* sp. div.), которые возобновляются исключительно семенным путем, но может иметь место и слабо выраженное вегетативное размножение. По сравнению с предыдущим типом тут большая доля генеративных (обычно 15–30%, редко 6–50%). Возрастные спектры таких ценопопуляций весьма динамичны и по соотношению возрастных групп прегенеративных особей могут сильно варьировать на участках близ-

ких ассоциаций или даже на разных участках одной и той же ассоциации (см. табл. 27, 29, рис. 30). Размещение особей в таких ценопопуляциях более или менее диффузное.

III. Ценопопуляции с двувершинными возрастными спектрами, в которых участие взрослых особей увеличивается до 40–70% (табл. 30). Они характерны для лесных и лугово-лесных видов, имеющих смешанный способ самоподдержания численности, т.е. размножающихся как семенным путем, так и вегетативно, причем к вегетативному размножению способны только взрослые особи, а вегетативное потомство слабо омоложено (*Allium victorialis*, *Galanthus woronowii*, *Colchicum speciosum*). Такие двувершинные возрастные спектры отличаются постепенным снижением относительного обилия в пределах групп: проростки – ювенильные – иммаатурные, а потом вновь заметный подъем численности для групп взрослых вегетативных и генеративных особей (рис. 31). Эта возрастная структура ценопопуляций биологически легко объяснима: первые три возрастные группы пополняются только семенным путем, а последующие две – как семенным, так и вегетативным. В природной обстановке эти ценопопуляции легко отличимы визуально, так как в них на фоне относительно диффузного размещения особей всегда видны многочисленные компактные группы взрослых растений, возникших вегетативным путем. Возрастная структура таких ценопопуляций относительно стабильна в пространстве, т.е. в разных местообитаниях сохраняется двувершинный характер возрастных спектров.

Подводя итог, еще раз подчеркнем, что выделенные выше типы возрастных спектров ценопопуляций, иначе говоря, базовые возрастные спектры, коррелируют в первую очередь со способами размножения и поддержания численности ценопопуляций и в общих чертах соответствуют выделенным выше типам вегетативного размножения (см. стр. 180).

На первый взгляд, не совсем понятно, почему столь велики различия между I и II типами ценопопуляций, ведь по существу и в том, и в другом случае преобладает размножение или семенами, или зачатками, биологически эквивалентными семенами. По-видимому, главная причина этих различий – степень равномерности ежегодного пополнения ценопопуляций, которая может быть гарантирована регулярным прорастанием зачатков или за счет ежегодного обильного образования диаспор (что маловероятно), или за счет их почвенных запасов. В последнем случае зачатки должны отличаться недружным прорастанием, но зато долго сохранять всхожесть. Эти свойства и обнаружены, как выше указывалось, у семян *Crocus vallicola* и *C. scharojanii*, а также у лукович-деток *Gagea minima* и *G. lutea*. Если же семена прорастают дружно, а при подсыхании быстро теряют всхожесть, весьма вероятно эпизодическое, нерегулярное пополнение ценопопуляций, следствием которой будет неустойчивость, динамичность их возрастной структуры, проявляющаяся и в пространстве, и во времени. Все это как раз и наблюдается в ценопопуляциях *Scilla sibirica* и *Corydalis sp. div.* Процесс самообновления

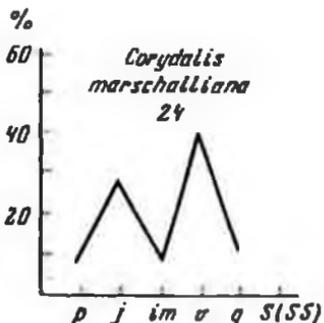
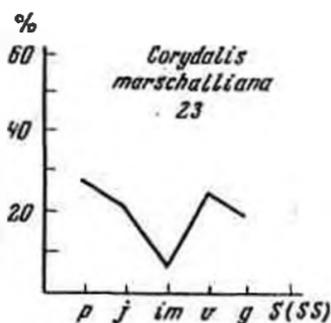
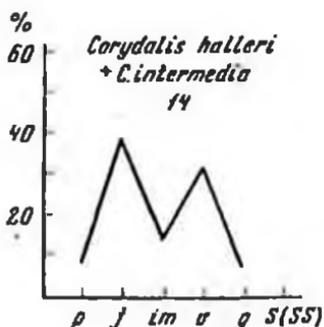
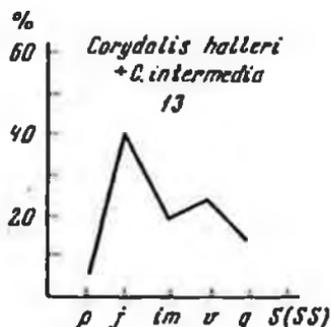
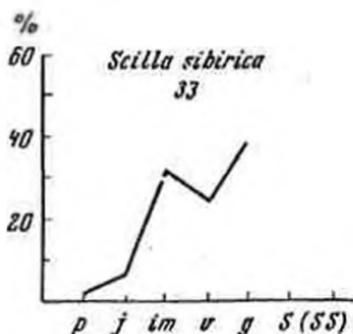
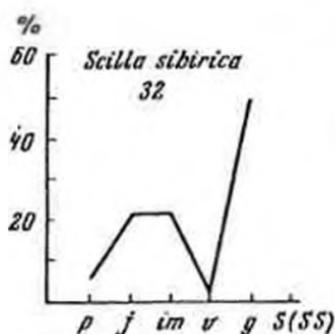


Рис. 30. Возрастные спектры ценопопуляций *Scilla sibirica* и *Corydalis* sp. div.

таких ценопопуляций имеет хорошо выраженный волнообразный характер, и даже в устойчивых ценозах у них возможна значительная флюктуационная динамика возрастных спектров.

У некоторых исследованных нами эфемероидов обнаружены отдельные ценопопуляции, отклоняющиеся по своей возрастной структуре от характерных для данного вида типов спектров: например, ценопопуляция 1 ("Эсто-хребет") у *Galanthus woronowii*, 8 и 9 – у *Crocus scharojanii* и *C. vallicola*, 8 – у *Gagea lutea* (см. табл. 27, 28, 30).

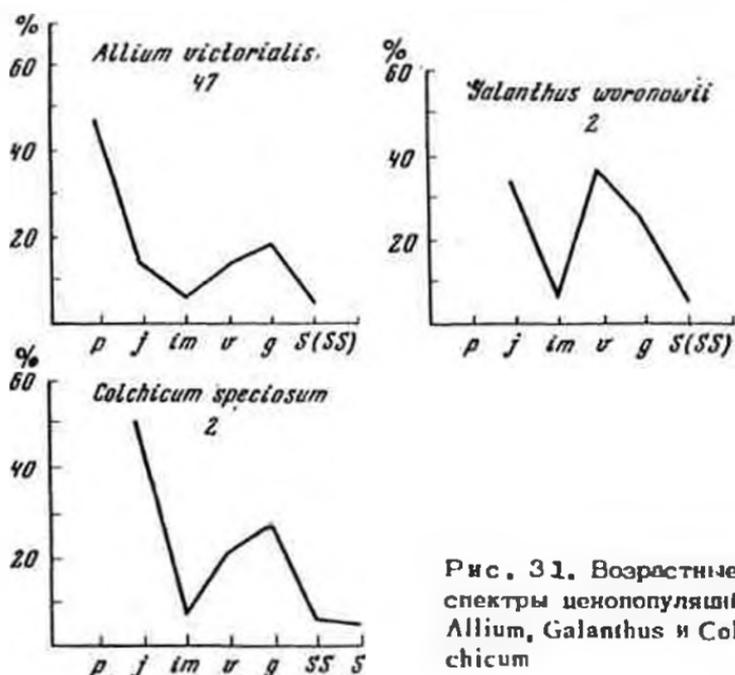


Рис. 31. Возрастные спектры ценопопуляций *Allium*, *Galanthus* и *Colchicum*

Эти отклонения можно объяснить или своеобразием биологии вида, или особенностями фитоценогической обстановки.

Так, *Galanthus woronowii* (это уже подчеркивалось) обладает поливариантностью онтогенеза: одни особи способны к вегетативному размножению, другие — нет. Соотношение таких экземпляров в разных ценопопуляциях различно. В ценопопуляции 1, видимо, преобладают особи, не способные к вегетативному размножению. Это предположение подтверждается, во-первых, диффузным, относительно равномерным размещением особей (Шорина, 1970; Заугольнова, Шорина, 1971), а во-вторых, специфическим возрастным спектром, в котором явно преобладают ювенильные и имматурные растения. Другими словами, возрастная структура этой ценопопуляции подснежника близка к таковой у шафранов и видов *Gagea*, что вполне понятно, если учесть сходство способов их самоподдержания.

В случае *Stocus* и *Gagea* такие уклоняющиеся ценопопуляции встречаются в условиях, близких к пределу эколого-фитоценогических возможностей видов. У шафранов ценопопуляции 8 и 9 обитают на высокотравных субальпийских лугах с густым травостоем, где проективное покрытие достигает 90–100%. Следует напомнить, что *S. vallicola* и *S. schotajanii* весьма миниатюрны и, будучи гистерогитными, имеют сравнительно продолжительный период активной вегетации. В альпийском поясе их семена хорошо прорастают прямо в дерновинах низкорослых альпийских злаков (особенно белоуса) и осок, где в изобилии встречаются и ювенильные, и имматурные, и взрослые растения шафранов. Высокорослые субальпийские травы сильно уг-

негают эти виды, создавая, по-первых, неблагоприятный световой режим и для их весенней вегетации, и для осеннего цветения, а во-вторых, подавляя их семенное возобновление (в дерне субальпийских лугов, особенно в дерновинах щучки, нам ни разу не удалось обнаружить ювенильные и иммагурные особи шафранов). На субальпийских плотнотравертных лугах ценопопуляции шафранов подавлены, что выражается в снижении их численности и изменении возрастного спектра, в котором начинают преобладать взрослые растения. Аналогичная картина обнаружена и у *Gagea lutea*, которая обычно избегает сообществ с господством осоки волосистой (в Воронежском заповеднике она вообще отсутствует в осоковых дубравах), однако в Теллермановском опытном лесничестве, на более богатых почвах, попадает в дубравах с развитым осоковым ярусом, причем здесь ее ценопопуляции малочисленны и имеют уклоняющийся возрастной спектр. Сильное угнетающее действие осоки волосистой на *Gagea* (как, впрочем, и на другие весенние эфемероиды) объясняется, видимо, ее зимозеленностью, а также сильным насыщением почвы корневищами и корнями (окоренность осоки - 4, сныги - 2).

Особый интерес с точки зрения варибельности базового возрастного спектра ценопопуляций представляет *Colchicum speciosum*, поскольку этот крупный гистерантный эфемероид отличается сравнительно широкой эколого-фитоценотической амплитудой и хорошо освоил как лесные, так и луговые сообщества. В прежних публикациях (Шорина, 1965, 1968) путем детального анализа были выделены лесные, среднегорнотравные и субальпийские группы популяций безвременника (см. табл. 30 - ценопопуляции *Colchicum speciosum*: 1,2,6 - 4,5,3,7 - 8,9,10,11,12), которые несколько различны по своей численности и возрастной структуре. Эти различия связаны с тем, что в разных фитоценозах у *Colchicum speciosum* преобладает то семенной, то вегетативный способ размножения. В лесах главную роль в самоподдержании ценопопуляций играет семенное возобновление, на лугах, особенно разреженных (в условиях лучшего освещения), усиливается вегетативное. Наиболее неблагоприятная для данного вида фитоценотическая обстановка складывается на плотнотравертных низкотравных пастбищах, где семенное пополнение ценопопуляций практически полностью исключено и самоподдержание осуществляется исключительно вегетативным путем. На таких пастбищах возрастной спектр отклоняется от базового (табл. 30; *Colchicum*, ценопопуляции 5,3), а численность ценопопуляций резко сокращается.

Таким образом, отметим, что у эфемероидов, обладающих хорошо выраженным и относительно стабильным базовым спектром ценопопуляций, более или менее существенные отклонения от него могут быть обнаружены в крайних для данного вида условиях существования. Эфемероиды же со сравнительно широкой эколого-фитоценотической амплитудой характеризуются, по существу, несколькими вариациями базового спектра, которые обычно привязаны к определенным группам местообитания.

Мы уже подчеркивали, что при однократных учетах можно судить о степени динамичности структуры ценопопуляций по размаху их во-

риабельности в пространстве. Чем разнообразнее строение ценопопуляций на отдельных участках близких (или одного и того же) фитоценозов, тем с большим основанием можно ожидать большего размаха их временной флуктуационной динамики. С точки зрения этих соображений, наибольшую изменчивость во времени можно ожидать в ценопопуляциях лесных эфемероидов — *Scilla sibirica* и *Corydalis* sp. div. С 1972 по 1974 г. в Воронежском заповеднике на трех участках осoko-сныгевых дубрав за этими видами были проведены наблюдения на постоянных площадках по методике, описанной выше. Результаты представлены на рис. 32, из которого следует, что у этих эфемероидов, как и предполагалось, имеют место значительные колебания инспермаций, и пополнение ценопопуляций идет полнообразно. Особенно изменчива левая часть возрастных спектров — группы проростков, ювенильных и юматурных растений; здесь "малые волны" возобновления выражены очень четко. В центральной же и правой частях возрастных спектров размах погодичных колебаний становится меньше, "волны" как бы затухают, хотя и тут происходят волнообразные погодичные колебания относительной численности взрослых растений. Эти данные еще раз подтверждают справедливость представления А.А.Уранова о цикличности развития ценопопуляций.

Возрастные спектры ценопопуляций эфемероидов зависят прежде всего от способов их самоподдержания, которое в свою очередь обусловлено рядом видовых биологических свойств, а именно: энергией семенного и вегетативного размножения, местом вегетативного размножения в большом жизненном цикле, степенью омоложенности вегетативных зачатков, органически присущей виду длительностью отдельных возрастных состояний, способностью вида создавать почвенный запас зачатков и т.п.

Целый ряд морфологических и биологических видовых признаков оказался индифферентным по отношению к структуре ценопопуляций. К таким признакам можно отнести: типы нарастания побегов, морфологическую структуру органов вегетативного возобновления и размножения, структуру годичных побегов, включая строение соцветия и положение почек возобновления, способы прорастания семян (надземный или подземный) и т.п.

В целом для эфемероидов характерны полночленные левосторонние базовые спектры, в которых прегенеративные особи преобладают над генеративными и севильными. Это объясняется свойственной данной группе видов значительной длительностью виргинильного периода большого жизненного цикла, а также фитоценогическим преимуществом пополнения их ценопопуляций за счет семян или зачатков, биологически эквивалентных семенам, по сравнению с вегетативным размножением, которое у этих видов фитоценогически неполноценно.

Межвидовая конкуренция в целом оказывает сравнительно не-большое влияние на ценопопуляции эфемероидов, действие ее отчетливо проявляется лишь в условиях, близких к пределу экологического и фитоценогического распространения вида. В таких условиях, как

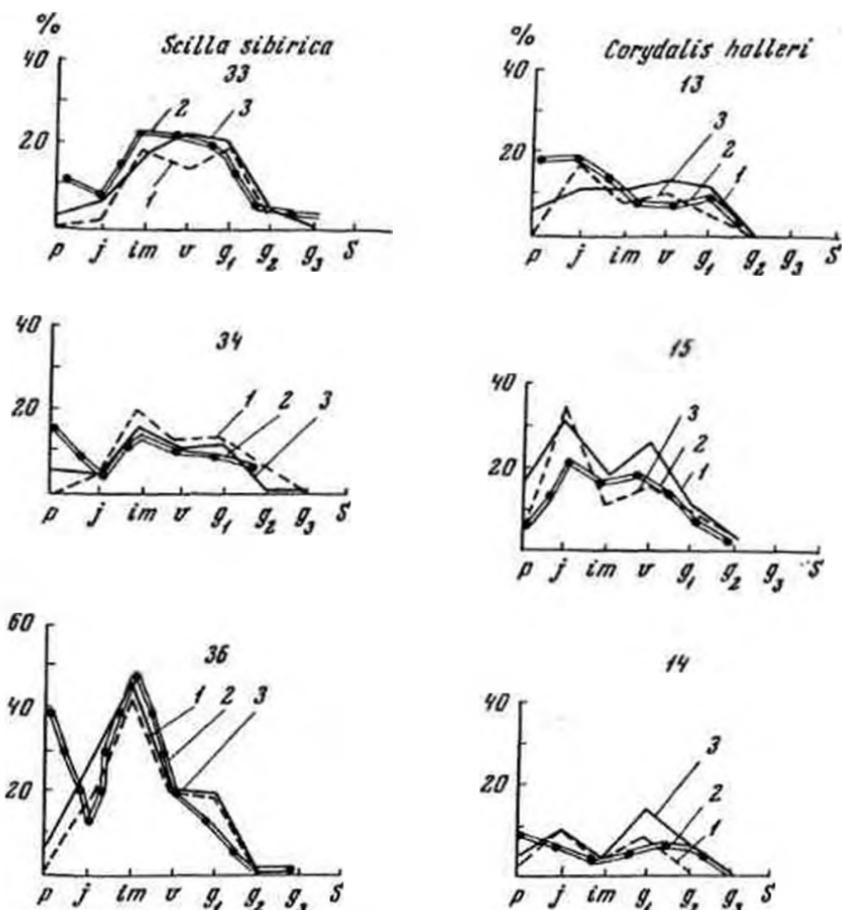


Рис. 32. Разногодичная изменчивость возрастных спектров ценопопуляций *Scilla sibirica*

1 - 1972 г., 2 - 1973 г., 3 - 1974 г.

правило, наблюдается резкое сокращение численности ценопопуляций эфемероидов и сильная деформация их возрастных спектров.

Возрастные спектры ценопопуляций эфемероидов обнаруживают разную степень изменчивости во времени и в пространстве, что зависит от относительной равномерности или, напротив, периодичности пополнения ценопопуляций. Вегетативное размножение обеспечивает большую равномерность такого пополнения; семенное возобновление, напротив, часто имеет периодический характер, хотя его динамичность может быть сглажена почвенными запасами зачатков. При сильно выраженной периодичности оплодотворения популяции развиваются циклически, волнообразно.

Виды широкой эколого-фитоценотической амплитуды обладают известной вариабельностью базовых возрастных спектров ценопопуляций, что обычно сопряжено с лабильностью таких биологических свойств видов, как энергия их семенного и вегетативного размножения, которая может меняться в зависимости от внешних условий.

\* \* \*

Обобщение результатов анализа возрастной структуры ценопопуляций видов, относящихся к различным биоморфам, показывает необходимость продолжения и расширения исследований в этом направлении. Тем не менее уже теперь можно подвести некоторые итоги.

Изучение возрастной структуры видов, относящихся к различным биоморфам, подтвердило высказанное ранее предположение, что базовый спектр ценопопуляций следует рассматривать как одну из биологических характеристик вида.

Тип базового спектра у описанных биоморф определяется следующими биологическими свойствами видов: общей продолжительностью онтогенеза и отдельных возрастных состояний, способом самоподдержания ценопопуляции, интенсивностью и периодичностью инспермации и элиминации.

Жизненные формы, рассмотренные в разделе, различны по биологическим свойствам, определяющим тип базового спектра. Так, эфемероиды (раздел 10) различаются главным образом по способам самоподдержания ценопопуляции, интенсивности и периодичности инспермации и элиминации, плювиокарневидные травы (раздел 9) — по длительности онтогенеза и отдельных возрастных состояний, а также по способам самоподдержания ценопопуляций, рыхлокустовые и плотнoderновидные злаки (раздел 7,8) в основном по длительности онтогенеза и отдельных возрастных состояний. Последние две группы жизненных форм, особенно плотнoderновидные злаки, по анализируемым признакам оказались наиболее однородными.

В дальнейшем, по мере возрастания числа исследованных биоморф и монографических описаний ценопопуляций видов, будут выявлены дополнительные биологические свойства, что, вероятно, позволит классифицировать виды по типам базовых спектров. Разработку представлений о типах базовых спектров надо вести дифференцированно, с учетом фитоценотической роли видов. Можно предположить, что для эксплерентов понятие базового спектра не вполне применимо, так как их ценопопуляции постоянно находятся в сукцессионном состоянии (раздел 9).

У ценопопуляций большинства исследованных видов описаны флуктуации численности как общей, так и отдельных возрастных групп, связанные главным образом с неравномерностью поступления пиа спор и отчасти с неравномерностью элиминации. Амплитуда флуктуаций определяется биологическими свойствами вида, в первую очередь периодичностью и интенсивностью инспермации и особенностями прорастания семян (раздел 10). Изменение возрастной структуры ценопопуляций в ходе сукцессии также определяется биологическими свойствами видов, в частности, способом самоподдержания.