

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

На правах рукописи

ДЕНИСОВ В. Г.

ЧИСЛЕННОСТЬ
И ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ ПОПУЛЯЦИИ

Carex humilis Leyss

(03. 094. Ботаника)

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени кандидата
биологических наук

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

Научный руководитель—профессор А. А. Уранов.

Официальные оппоненты:

1. Доктор географических наук, профессор С. В. Витторов.
2. Кандидат биологических наук Ю. Е. Алексеев.
3. Ведущее высшее учебное заведение—Воронежский государственный университет.

Автореферат разослан «__» _____ 197__ г.

Защита диссертации состоится «__» _____ 197__ г.

на заседании Совета по присуждению ученых степеней по биологическим наукам и методике преподавания биологии и биологической химии Московского ордена Трудового Красного Знамени государственного педагогического института имени В. И. Ленина (ул. Кибальчича, дом № 6, корпус 4).

Отзывы на автореферат просим направлять по адресу: Москва, Г-435, ул. Малая Пироговская, дом 1, МГПИ им. В. И. Ленина, научная часть.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке института.

Ученый секретарь Совета

В настоящее время, в связи с возросшими потребностями человеческого общества, уделяется большое внимание глубокому и всестороннему изучению растительного покрова. При этом исследователи ставят перед собой задачу не только изучить строение растительных сообществ, но и изучить их прошлое, настоящее и будущее. Некоторые пути к решению этой задачи намечались в последнее время с появлением серии работ Т. А. Работнова (1946, 1950а, 1950б, 1954). Рассматривая популяцию как структурную единицу сообщества, Т. А. Работнов пришел к выводу, что по соотношению возрастных групп в составе видовой ценпопуляции, по отсутствию некоторых из них, можно составить представление о прошлом, настоящем и даже будущем положении вида в ценозе.

А. А. Уранов (1960) развив критерии характеристики жизненного состояния вида в сообществе и в недавней статье вместе с сотрудниками сделал попытку такого анализа будущего популяций некоторых луговых растений.

Эти идеи были использованы преподавателями и аспирантами кафедры ботаники МГУ им. В. И. Ленина и сотрудниками проблемной лаборатории при ней для характеристики онтогенеза и положения в сообществах целого ряда растений ценных в практическом и научном отношении. В этом же направлении проводилась и данная работа по изучению численности и возрастного состава популяций осоки низкой.

Роль осоки низкой в растительном покрове очень значительна. Этот вид является одним из массовых в ряде растительных степных сообществ. Не менее важную роль это растение играет и в травянистых группировках на склонах гор.

Многие ботаники считают осоку низкую за реликтовое растение.

Помимо научного, *Carex humilis* имеет и известное хозяйственное значение как хорошее пастбищное растение. Она охотно поедается всеми видами скота, быстро отрастает после скусывания и скашивания, хорошо переносит умеренный выпас.

Несмотря на особый интерес, *Carex humilis* изучена все еще довольно слабо. Почти совершенно не изучены ее морфологические особенности, нет сведений о большом цикле развития этого растения и, насколько известно, совершенно не затронуто исследование возрастного состава ее популяций. Слабо изучена также семенная продуктивность и особенности возобновления осоки низкой в естественных условиях.

Основными задачами нашего исследования были:

1. Изучение морфологического строения побегов и зерновки осоки низкой.

2. Изучение большого жизненного цикла и выделение возрастных их состояний осоки низкой.

3. Сравнительное изучение возрастных спектров *Carex humilis* в типичных для нее местобитаниях.

Материалом для написания работы послужили, главным образом, полевые исследования, выполненные в 1966—1967 годах в Центрально-Черноземном заповеднике имени В. В. Алехина на Стрелецком и Ямском участках. В Островецкой степи *Carex humilis* изучалась на косимом, покосимом и пастбищном участках. В Ямской степи изучением был охвачен меловой холм в балке «Вышняки».

Изучение численности и возрастного состава осоки низкой проводилось на площадках размером 25х25 см. При этом подсчитывалось количество особей, зарисовывалось расположение их и затем выкопанные растения закладывались в гербарий для дальнейшей обработки в лаборатории. Для этого собранные экземпляры осоки размачивались в кипятке, затем дерновины разбирались с помощью препаровальных игл под бинокулярной лупой (МБС-1). Одновременно составлялась схема последовательности расположения побегов, листьев, почек. Наиболее характерные детали строения зарисовывались и фотографировались фотоаппаратом «Зенит». Помимо этого изучалось анатомическое строение особей осоки низкой. Материал для этого был зафиксирован в смеси Карнуа. С анатомических препаратов делались зарисовки.

Г Л А В А I.

АРЕАЛ *Carex humilis* Leyss.

ЕГО ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА.

Начиная с 1761 года *Carex humilis* отмечалась во многих «Флорах» и «Синсиах». Однако, до 1935 года объем этого вида трактовался очень широко. Так, согласно Meusel Н. (1943, 1956) ареал *Carex humilis* простирается в северном полушарии от Испании и Англии до Советского Дальнего Востока, Кореи и Японии.

В 1935 году В. И. Кречетович пересмотрел объем этого вида; он пришел к выводу, что настоящая *Carex humilis* Leyss распространена только до Азрии, а далее на восток она замещается близкородственным видом *Carex panella* Ohwi. По данным Т. Коэма (1962) эти виды различаются и экологически: 2п у этих видов соответственно 36 и 72.

В 1940 году В. И. Кречетович выделил еще один вид — *Carex Buschiorum* V. Krecz, к которому он отнес *Carex humilis* Leyss, растущую на Ельбике и в Брыму. Однако, описание нового вида не позволяет в естественных условиях четко отличить *Carex humilis* Leyss от *Carex Buschiorum* V. Krecz, так как даже в различных местобитаниях Центрально-Черноземного заповедника у *Carex humilis* Leyss постоянно меняется окраска влагалищ, длина листьев, характер дерно-

вины, окраска колосковых чешуй, величина плодов, что с успехом может быть принята за *Carex Buschiorum* V. Krecz.

При изучении гербарных экземпляров *Carex Buschiorum* V. Krecz, собранных на Кавказе, и *Carex humilis* Leyss из Центрально-Черноземного заповедника различий не обнаружено. Так что, вполне вероятно, что *Carex humilis* Leyss и *Carex Buschiorum* V. Krecz—один вид.

По гербарным материалам *Carex humilis* Leyss, хранящимся в Б. И. Н. им. В. Л. Комарова АН СССР, в Ленинградском и Московском университетах, а также по литературным данным и собственным сборам автором составлена карта ареала *Carex humilis* Leyss. По данным этой карты на территории Советского Союза осока низкая распространена с запада на восток—от западной границы до Байкала и с юга на север—от южной границы Армении до южных районов Московской области.

Carex humilis—растение с очень широкой экологической амплитудой. Она растет в теплом субтропическом климате средиземноморья и в сухих степях северного Казахстана и Западной Сибири, где количество осадков зачастую бывает меньше 500 мм в год, растет на равнинах и поднимается высоко в горы, до высоты 2500 м и выше, вплоть до нивального пояса, растет на богатых черноземных почвах и на обожженных горных породах, едва затронутых почвообразованием, на кислых полуболотных почвах и на голых известняках, на нетронутой целинной степи и на пастбище, на хорошо возделанной почве пшеница, на затененных склонах и под пологом леса.

Можно с уверенностью сказать, что ни один из обычно учитываемых экологических факторов в довольно значительных пределах не оказывает существенного влияния на распространение и размещение осоки низкой. Все же следует отметить, что осока низкая преимущественно распространена на черноземных почвах, на каменистых и известковых склонах, хорошо освещаемых и прогреваемых солнцем.

Г Л А В А 2.

ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ПРЕДЕЛАХ АРЕАЛА

Carex humilis И РОЛЬ В НЕЙ ОСОКИ НИЗКОЙ

Растительный покров в пределах ареала *Carex humilis* очень разнообразен. Среди сообществ, в которых *Carex humilis* играет более или менее значительную роль, следует на наш взгляд различать:

1. Растительные сообщества равнинных частей ареала осоки низкой.
2. Сообщества меловых холмов и обожженных равнинных частей ареала этого растения.
3. Сообщества горных стран.

Наибольшего распространения достигло это растение в степных сообществах. Недаром это растение часто называют еще «степной осокой». Центрально-Черноземный заповедник им. В. В. Алехина, где выполнено это исследование, состоит из трех участков: Стрелецкая,

Ямская и Казацкая степь. Наиболее изучена Стрелецкая степь, с 1935 года объявленная заповедной. В дальнейшем на его территории были выделены некосимые участки: № 1 (1940) и № 2 (1939). На остальной площади с 1959 года введено регулярное по четырехпольной системе сенокосание. В заповеднике имеется еще небольшое пастбище.

В Стрелецкой степи осока низкая обильна на косимых участках. По данным Г. И. Дохман (1968) и по нашим наблюдениям обилие этого растения на косимых участках достигает в среднем «sp» — «сор». Встречаемость осоки, учет которой проводился нами на площадках 25×25 см, немного ниже 60%. Средняя численность на площадке составила 1,2 особи, т. е. 19,2 особи на 1 м^2 . В некоторых случаях на одном квадратном метре насчитывалось до 35—40 экземпляров. На косимой степи растения осоки низкой лучше развиты, чем на некосимой и на пастбище.

На абсолютно заповедном участке обилие *Carex humilis* много ниже и в баллах Друде составляет в среднем «up» — «sol». Встречаемость ее достигает 7,5%. Численность в расчете на площадку 25×25 см равна 0,08, а в пересчете на 1 м^2 — 1,28 особи.

На выпасаемом участке в Стрелецкой степи было отмечено увеличение обилия *Carex humilis* по сравнению с косимыми и некосимыми участками — «сор» — «сор» и увеличение встречаемости — 73,7%. На одну площадку здесь приходилось 1,32 растения, а на 1 м^2 — 21,2 растения.

Ассоциации Стрелецкой степи с массовым участием осоки низкой Г. И. Дохман (1968) объединила в две группы:

1. *Stipa pennata* + *Bromus riparius* — *Festuca sulcata* — *Carex humilis*.

2. *Bromus riparius* — равноправно-северостепной доминант + *Festuca sulcata* — *Carex humilis* — *Thuidium abietinum*.

Осока низкая, как известно, одно из самых раннецветущих растений Стрелецкой степи. Она зацветает примерно в середине апреля, а к началу мая ее цветение прекращается. Семенная продуктивность осоки низкой невелика. В 1956 году автором был проведен учет семенной продуктивности этого растения на 30 площадках косимой, некосимой степи и на пастбище. На каждом из участков было заложено по 10 площадок площадью в 1 м^2 . По данным этого учета на 1 м^2 поверхности почвы косимого участка и пастбища приходится 1,25 зрелых плодов. На 10 площадках некосимого участка нормально развитых плодов осоки обнаружено не было.

Большую роль играет осока низкая в растительности степей Орловской и Тамбовской области, Воронежской области и в каменистых степях Жигулей, в степях Алтая и Казахстана, в степях Украины, на остепненных участках Польши, Чехословакии, Германии и др.

Распределение осоки низкой на меловом холме в Ямской степи несколько отличается от распределения этого растения на плакорных пространных Стрелецкой степи. В Стрелецкой степи осока низкая растет больше на целинных, ненарушенных участках, предпочитая выровнен-

ные или слегка возвышенные места. Переходы на склоны балок она занимает обычно верхнюю часть склонов, реже встречается в средней и не наблюдается у подножия их. На меловом холме в Ямской степи осока низкая растет не только по склонам холма, но и у подножия его склонов, занимая участки как ненарушенные, так и нарушенные текучими водами и даже на полностью обнаженных пятых мела.

На меловом холме в Ямской степи *Carex humilis* растет вместе с другими меловыми растениями, в том числе с теми, которые известны как растения «сняженных альп», «горных боров»: *Vupleum multinerve*, *Polygala sibirica*, *Helictotrichon desertorum*, *Ephedra distachia*, *Androsace Koso-Poljanskii* и др. Здесь осока низкая достигает обилия «вр» — «ср». Помимо Ямской степи эти сообщества встречаются, как известно, в других районах Курской области, в Белгородской, Липецкой, Воронежской, Орловской и Тульской областях.

Принято считать, что подобная растительность — это «древнейшая, сохранившаяся у нас растительная группировка» (Косо-Полянский, 1931)..

Очень распространена осока низкая и в растительных сообществах гор — в горах Англии и в Пиренеях, Альпах и в среднегорьях Италии, Германии, Чехословакии и Польши, в Балканских горах и в Карпатах, в Крыму и на Кавказе, на Алтае, где является доминирующим видом большого количества сообществ растений. Ботаников давно интересует вопрос — насколько *Carex humilis* способна занимать вторичные местообитания. По этому вопросу автором было рассмотрено большое количество литературных источников и были проведены собственные наблюдения по распространению осоки низкой в Центрально-Черноземном заповеднике. По литературным данным распространение ее на вторичные местообитания происходит очень медленно. В заповеднике, согласно наблюдениям автора, основную роль в распространении плодов и зачатках этого растения играет человек и домашние животные; вегетативное размножение в распространении осоки низкой не играет существенной роли, так как оно происходит только путем разламывания дерновины с возрастом на части. Но такие «обломки дерновины» осоки низкой не развиваются в дерновину, они продолжают существование, нарастая лишь с одной стороны и отмирая с другой, вплоть до полного отмирания. Такое нарастание не может продолжаться долго, так как быстро процессы отмирания начинают преобладать над нарастанием.

В Ямской степи автор наблюдал еще один способ вегетативного размножения — гидрохорию. Он заключается в том, что потоки воды, размывая склоны, подмывают дерновины и вместе с почвой, которая накапливается между корнями осоки, переносит дерновины или их части в другие места. Оседа в защищенных местах вместе с захваченной корешками почвой, дерновины или их части легко укореняются. В заповеднике на другие местообитания и, в частности, на вторичные местообитания осока низкая распространяется очень медленно. Медленное распространение этого растения на другие местообитания обусловлено

не экологическими факторами и не низкой всхожестью семян, а главным образом малым количеством семян и, по-видимому, отсутствием у них специальных приспособлений к разнесению на более или менее далекое расстояние.

Г Л А В А 3.

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ И ВОЗРАСТНЫЕ ГРУППЫ ОСОКИ НИЗКОЙ

Осока низкая имеет косовосходящее корневище, толщина которого у взрослых особей достигает 2—3 мм; корневище плотно одето многочисленными темно-бурыми остатками листовых влагалищ. Оно нарастает моноподиально и состоит из коротких междоузлий. Из почек, возникающих на нем, ежегодно вырастают подземные побеги. На корневище взрослого растения различают почки следующих типов: пазушные (почки возобновления и спящие), верхушечные вегетативные, верхушечные проточные. Пазушные почки возобновления ежегодно дают начало новым побегам. Они достигают значительной длины—до 15 мм при ширине 1,5—2,0 мм. Снаружи почки покрыты одной сплошной чешуей (предлистом) вначале бледной, а в конце формирования окрашенной в светлокоричневый цвет. Длина предлиста более чем в 4 раза превышает ширину, и поэтому он может быть охарактеризован как линейный предлист. При разворачивании побега он сохраняется. За предлистом внутри почки следуют 1—2 листовых зачатка, уже дифференцированных на зачаточную листовую пластинку и замкнутое влагалище. Далее располагаются 4—5 листовых зачатков, которые имеют зачаток листовой пластинки и только отчасти замкнутое влагалище, так что здесь прихотливо различать замкнутую и незамкнутую части влагалища. Каждый последующий зачаток располагается во влагалище предыдущего. Формируются эти почки в пазухах нормально развитых листьев или, в редких случаях, в пазухах низовых листьев, за исключением предлиста. Но обычно они приурочены к зоне кущения побегов.

Спящие пазушные почки отличаются от пазушных почек возобновления меньшими размерами (0,8—2,0 мм). Они плоские, округлые, прилегают к поверхности побега. С поверхности, как и почки предыдущего типа, покрыты плотной кожистой чешуей—предлистом. По форме он будет овальным. Кроме предлиста в составе этих почек находится до 8—9 зачатков листьев. Непосредственно под предлистом внутри почки имеется 1—2 чешуи, несколько слабее чем предлист окрашенных. За ними на конусе нарастания можно обнаружить 3—5 зачатков листьев, имеющих вид незамкнутых на вершине колпачков. На них, по верхнему краю, можно различить небольшой выступ—зачаток листовой пластинки. Кроме них в почке еще имеется 1—2 зачатка в виде недифференцированных колпачков.

Также как и пазушные почки возобновления, спящие почки могут располагаться на побеге в пазухах почти всех листьев, за исключением предлиста.

Верхушечные вегетативные и верхушечные цветочные почки отличаются от выше названных типов почек. Прежде всего они открытые, не имеют почечных чешуй, и листовые зачатки в них прикрыты лишь влагалищами листьев—срединных у вегетативных пазушных почек или срединных и верховых у цветочных почек. В них уже к осени, подобно другим типам почек, сформирован побег. В верхушечной вегетативной почке имеется 8—9 зачатков листьев. Степень сформированности листовых зачатков подобна степени сформированности зачатков в пазушных почках возобновления.

Побеги, развивающиеся у *Carex humilis* из почек этих четырех типов, не одинаковы. Из пазушных почек возобновления развиваются интравагинальные вегетативные годичные побеги, состоящие из укороченной стеблевой части длиной от 0,5—1,0 мм и листьев. Листья образуют своими влагалищами «ложные стебли». Для вегетативных годичных побегов характерно наличие листьев двух формаций—низовых и срединных.

Боковые годичные побеги, развивающиеся из пазушных почек возобновления, имеют следующее сочетание листьев различных формаций. Первый от основания лист—предлист, он достигает длины 8—15 мм и не имеет даже зачатка листовой пластинки. За предлистом следуют 2—3 листа, имеющие зачаток листовой пластинки и хорошо развитое влагалище. После листьев с недоразвитой листовой пластинкой следуют срединные ассимилирующие листья в количестве 4—5.

Листовая пластинка годичных побегов плоская, складывающаяся вдоль по главной жилке, по краям остро и мелко зубчатая. Длина ее изменяется по одновершинной кривой в пределах листовой серии годичного побега и в зависимости от условий обитания. Так на пастбище и на косимых участках Стрелецкой степи длина листовых пластинок наиболее развитых ассимилирующих листьев составляет от 120 до 130 мм, а на некосимых может достигать 250 и 300 мм при более или менее постоянной ширине—от 0,6 до 1,2 мм.

С верхней и нижней стороны листовая пластинка покрыта крупноклеточным эпидермисом; клетки эпидермиса имеют сильно утолщенные и кутинизированные стенки. При этом клетки эпидермиса верхней стороны пластинки листа крупнее клеток эпидермиса нижней стороны. С внутренней стороны над главной жилкой располагается 3—7 крупных «моторных» клеток. Под эпидермисом находится мезофилл с крупными межклетниками. В мезофилле листа проходят проводящие пучки. Анатомическое строение листовой пластинки не остается постоянным, оно закономерно изменяется с возрастом особи и различно у листьев разных формаций: изменяется степень развития мезофилла, количество и величина межклетников, количество проводящих пучков, степень развития проводящей ткани.

Вегетативные годичные побеги, развивающиеся из верхушечной вегетативной почки и продолжающие нарастание оси побега, по некоторым признакам отличаются от боковых побегов. Они не имеют двуклинового предлиста, столь характерного для боковых побегов, на них первыми развиваются 2—3 влагалищных листа с недоразвитой листовой

пластинкой, а за ними следуют нормально развитые ассимилирующие листья.

У генеративных побегов в основании находится два влагалищных листа с недоразвитыми листовыми пластинками, а в пазухах 3—4 пленчатых полупрозрачных верхушечных листьев, не имеющих даже зачатки листовой пластинки. Они целиком окутывают формирующееся соцветие. Стеблевая часть генеративного побега состоит из удлиненных междоузлий, длина которых у верхушечных листьев достигает 20 мм.

Побеги, возникающие из спящих пазушных почек, развиваются экстрааггально, прорывая плотные, жесткие влагалища окружающих листьев. Несколько иначе, чем у ранее описанных побегов, соотношение листьев различных формаций. В основании побега имеется преллест. За преллестом следуют 1—2 влагалищных листа, не имеющих даже зачатки листовой пластинки. Далее на побеге располагаются 1—2 листа с укороченной листовой пластинкой и, наконец, зеленые ассимилирующие листья в количестве 4—5.

Генеративные побеги осокни низкой монокарпические. Часть побегов можно классифицировать как монокарпические дидимические, наряду с ними встречаются и поликарпические побеги, и побеги с неполным циклом развития.

Количество побегов, из которых формируются генеративные органы, непостоянно в зависимости от условий обитания. Наибольшее количество генеративных побегов наблюдается у особей растущих в питомнике заповедника и на меловом холме в Ижской степи. У особей этого растения, растущих на наклонных участках в Стрелецкой степи, генеративные побеги большей частью не образуются. Особи осокни низкой, находящиеся на косом участке в степи, по количеству ежегодно образующихся генеративных побегов занимают промежуточное положение между особями двух крайних местобитаний.

Развитие и строение деривины *Carex humilis*

Семя осокни низкой, попав в благоприятные условия, прорастает. Молодые растения нарастают моноидально до 3—4 лет. Листья их короткие (30—40 мм), первые с небольшим количеством проводящих пучков в мезофилле (3—4). Листья быстро отмирают и разрушаются. На 3—4 году жизни закладываются первые пазушные почки в количестве 1—2. Из них развиваются 1—2 побега второго порядка — возникает первая зона кущения. Эти побеги слабы. После 1—1,5 лет жизни они отмирают. В дальнейшем из пазушных почек следующих зон кущения появляются более развитые побеги. Листья их более развиты, с большим количеством проводящих пучков. Некоторые из них образуют по 2—3 боковых побега третьего порядка. Однако, далее развитие этих побегов не идет и они также отмирают. Подобные побеги образуются в пределах от 3 до 7 года жизни особи. В 6—7 летнем возрасте на материнской оси первого порядка, продолжавшей нарастать моноидально, появляются побеги второго порядка, не отмирающие, а нарастающие моноидально, подобно оси 1 порядка, неограниченно долго. Такие дер-

тельно живущие боковые побеги обычно второго порядка (в количестве 1, 2, реже 3) вместе с системой собственных короткоживущих боковых побегов превращаются в парциальные кусты. Потом на побеге первого порядка в течение ряда лет образуются короткоживущие побеги. В дальнейшем вновь могут возникать 1—2 длительно живущих побега. Подобные длительно живущие побеги могут образоваться и на побеге 2-го порядка и последующих порядков, но они обычно часто не обособляются. По мере старения особей их побегообразовательная деятельность падает. У стареющих особей осоки низкой образуются только короткоживущие побеги. В дерновинных осоки среднего возраста наиболее четко выделяются парциальные кусты второго порядка. Хорошо развитые дерновины на косых участках Стрелецкой степи обычно состоят из 5—6 реже 7 четко обособленных парциальных кустов. Парциальные кусты нарастают затем равномерно в разные стороны, и дерновина в плане приобретает округлую форму. Постепенно, в результате отмирания побегов, в центре дерновины формируется плетенька, основная корневая парциальных кустов сгнивает, и дерновина распадается. Такое строение дерновины осоки низкой в наиболее типичных и широко распространенных местообитаниях — заповедника — косых участках степи. В других местообитаниях — на пастбище, некосных участках, питомнике Стрелецкой степи, а также на лесных холмах в Ямской степи — жизненная форма и вообще морфологическое строение осоки низкой несколько меняется.

Исключительно мощного развития достигает эта осока в питомнике заповедника. Здесь она является типично плетно-дерновинным растением, с большой (до 300—350 мм в диаметре) плотной дерновиной. Вся дерновина сверху приподнята над поверхностью земли, образуя хорошо выраженную кочку. Основная масса побегов такой дерновины длиннелесечевая и только нижняя часть полнелесечевая. Только единичные побеги не завершают свой жизненный цикл.

На пастбище, наоборот, осока низкой имеет небольшую рыхлую дерновину, рано распадающуюся на парциальные кусты. Только единичные побеги приносят плоды. Основная масса побегов — побеги с полным циклом развития.

Еще более уменьшается величина осоки низкой в условиях некосного участка Стрелецкой степи. Здесь она имеет вид типично корневищного растения с длинным слабо развитым корневищем. Дерновина не наблюдалась. Только в исключительных случаях можно обнаружить генеративные побеги, которые, однако, семян не приносят.

В Ямской степи осока низкая достигает наилучшего развития на целинных склонах человеческого холма. Здесь растения имеют вид типично дерновинных, и дерновина их приближается по степени развития и schließlich к развитию дерновины осоки низкой в питомнике Стрелецкой степи.

В результате анализа большого количества особей осоки низкой было отмечено закономерное изменение ряда особенностей строения с возрастом, что позволило выделить возрастные составы этого растения.

В основу распределения особей осоки низкой по возрастным категориям была положена схема Т. А. Работнова (1950).

У осоки низкой автором наблюдались следующие возрастные группы особей: проростки, ювенильные растения, имматурные растения, молодые вегетативные (виргинильные) растения, молодые генеративные растения, средневозрастные генеративные растения, стареющие генеративные растения, сеильные растения.

П р о р о с т к и

До последнего времени в литературе высказывалось отрицательное мнение о возможности возобновления осоки низкой семенным путем в «естественных» ценозах. Проростки были найдены автором на выпасаемом и косимом участках в Стрелецкой степи и на мелях хазы в Язской степи и изучены. Собранные семена *Sagex humilis* были пророщены в лаборатории; это дало возможность прояснить ранние фазы развития растения. Для проростков характерно наличие функционирующей системы главного корня и мезокотиль. На короткой (0,7—0,8 мм длины) стеблевой части за вегетационный период развивается до 5—6 зеленых ассимилирующих листьев, побежные влагалища которых заканчиваются остатками колеситиде.

Ювенильные растения

Главный корень и мезокотиль отмирают. Развивается система придаточных корней. Увеличивается длина стебля, который как и в предыдущей группе особей растет ортотропно.

Имматурные растения

Основание стебля, притягиваемое корнями, становится косовсходяющим, образуется начало корневца.

Молодые вегетативные растения

Начинается ветвление оси первого порядка. Формируется дерновина, в которой различимы парциальные кусты.

Молодые генеративные растения

Появляются первые генеративные побеги. Парциальные кусты обособляются друг от друга, благодаря отмиранию и разрушению кратковживущих побегов на более старых участках корневца. В результате отмирания вегетативных побегов в центре дерновины образуется хорошо заметная «илешинка».

Средневозрастные генеративные растения

Возрастает количество генеративных побегов. Дерновина осоки теряет свою целостность, она распадается на обособленные парциальные кусты. Основания корневца парциальных кустов в центре дерновины сгнивают.

Стареющие генеративные особи

Количество генеративных побегов уменьшается. Замедляются процессы ветвления и скорость прироста дерновины. Парциальные кусты

настольно обособляются друг от друга, что зачастую трудно установить их принадлежность к одной особи. В пространстве отмерших корневищ в центре дерновинки поселяются другие растения.

Сенильные растения

Формирование генеративных побегов прекращается. Основную массу парциальных кустов составляют отмершие побеги, живых побегов очень мало. Растение постепенно отмирает.

Автором была предпринята попытка определения абсолютного возраста у осоки вязкой. Это проводилось путем подсчета листовых рубцов на корневище и делением полученного числа на среднее количество листьев, образующихся в год. Так как в год на корневище особи образуется только одна зона кущения, то примерный возраст осоки вязкой можно определить и путем подсчета зон кущения на корневище.

На поврежденных дерновинах автор, указанным выше способом, определял время, когда возникает потребность в краткоживущих побегах второго порядка, время появления парциальных кустов, определял скорость нарастания дерновинки, диаметр дерновинки и т. д.

Используя эти данные, удавалось определить возраст дерновинки этого растения в различной степени поврежденных. При этом подсчитывалось число лет на сохранившейся части дерновинки и прибавлялось число лет, соответствующее числу лет разрушенной части, которое определялось на основании данных, полученных при изучении менее поврежденных дерновинок.

Таким образом был определен абсолютный возраст дерновинки всех возрастных групп растений. Он оказывается равным: у проростков до 1 года, ювенильное возрастные состояние длится от 1 года до 2—4 лет, иматурное возрастные состояние длится с 3 до 5—6 лет, время существования молодых вегетативных растений с 4—5 до 12—13 лет, молодых генеративных растений с 12—13 до 20—22 лет, средневозрастных генеративных растений с 20—22 до 30—35 лет, стареющих генеративных растений с 30—35 до 45—50 лет, сенильных растений с 50 до 55—60 лет. Весь полный жизненный цикл осоки вязкой составляет 50—60 лет.

ГЛАВА 4.

ЧИСЛЕННОСТЬ И ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ ПОПУЛЯЦИИ

Carex humilis

Подсчет численности особей и определение автором возрастного состава популяций осоки вязкой производился на площадках размером 25х25 см, которые закладывались по методу случайных чисел на меловой дорожке в вязкой степи, на косном, покосном и выпасаемом участках в Стрелецкой степи. В каждом из изученных участков было заложено по 240 площадок.

На основании изучения популяций осоки вязкой различных мест обитания Центрально-Черноземного заповедника можно заключить следующее:

1. В настоящее время условия возобновления и произрастания осоки низкой наиболее благоприятны на абсолютно заповедном участке мелового холма в Ямской степи. Здесь особи этого растения имеют наиболее развитую вегетативную и генеративную сферы и характеризуются большой устойчивостью и господством в ценозе.

2. На абсолютно заповедном участке Стрелецкой степи эдификатор степной растительности *Сagex humilis* находится в угнетенном состоянии и недалеко то время, когда она, вероятно, полностью выпадет из ценоза.

3. В других местообитаниях Стрелецкой степи—на косом участке и пастбище—*Сagex humilis* существует в значительной степени благодаря деятельности человека, способствующей возобновлению осоки и ослаблению конкуренции со стороны окружающих растений.

4. Изменение численности и возрастного спектра популяции *Сagex humilis* в различных местообитаниях Центрально-Черноземного заповедника, по-видимому, в значительной степени обусловлено степенью конкуренции окружающих видов и условиями распространения плодов и семян этого вида.

Как мы только что отметили, на изкосных, заповедных участках Стрелецкой степи осока низкая находится в очень угнетенном состоянии. Естественно возникает вопрос—какой же была степь в период формирования ее ареала, и когда происходило формирование этого ареала?

В отношении происхождения *Сagex humilis* автор склоняется к мнению некоторых ботаников, что ее родиной была Восточная Азия (Насонов, 1941; Лавренко, 1942 и др.).

В пользу этого говорит следующее:

1) большинство близкородственных видов сосредоточены на Дальнем Востоке и в Восточной Сибири;

2) восточные и центральные части ареала *Сagex humilis*, как было отмечено, более значительно раздроблены на отдельные изолированные участки, чем западная более сплошная часть ареала.

Автор подает, что в первой половине третичного периода на береговых и степных гор Восточной Азии, в разреженных горных лесах и на бедных каменистых участках, и сформировался первичный ареал этой осоки. Отсюда это растение в неогене распространялось по склонам гор на запад.

Возможно, что в конце третичного периода *Сagex humilis* уже существовала на склонах гор в пределах, до крайней мере, большей части ареала.

В пользу этого предположения говорит в некоторой степени следующее:

1) проникновение *Сagex humilis* на Корсику и остров Великобританию могло произойти в то время, когда эти острова были связаны с материком Европы, а именно в неогене.

2) в настоящее время в пределах равнинной части ареала *Сagex humilis* занимает два типа местообитаний: склоны и холмы с

ближним залегающим коренных, главным образом, содержащих известняки и различные пространства степей. Будучи в этом отношении в известной степени сходной с сосной и рядом других растений (Листинков, 1891).

3) изолированные частотажождения дикорастущего арсала осеки низкой приурочены к негустым колесерированным третичным лесам. Это Валуно-Подольская возвышенность, Среднерусская возвышенность, горный Крым, Кавказ, Алтай;

4) южные близкоразрастание виды и в настоящее время распространены в горных степях, в горных светлых лесах, на скалах, склонах скал.

Под влиянием наступающего ледника горные виды заселили прилегающие равнины (Лавренко, 1937). Растения первого вида распространялись в основном, по-видимому, по каменистым обнажениям по берегам рек. Затем, вместе с осушением лесных равнин, эта флора мало-помалу овладела этой почвой и пришла до нас в виде так называемой осеки черешчатых степей. (Листинков, 1891). Подобным же образом смогли заселить различные пространства и *Carex humilis*.

Первые травянистые группировки являлись, по-видимому, разреженными травянистыми, который не сразу приобрел черты степей. С момента своего возникновения травянистый покров равнинных пространств находился под непрерывным воздействием животных, которые и сыграли роль в распространении осеки низкой на равнинных пространствах. Большое влияние на растительный покров с давних времен оказывал и человек.

Большинство таких животных, выходящих доминирующего скота, способствовали этому уменьшению конкурентное влияние других растений, снижая высоту травянистого покрова и способствовали увеличению отмерших растительных остатков (мусора). тем самым образуя оплодотворение низко растущим растениям. Животные различали с грибами на ногах и в лапах, разбивали дерновины и разрывали обильнее все это, вероятно, в целях возможности почва низкой на равнинных пространствах достигать до наших дней.

Автор приходит к выводу, что время формирования горных и равнинных частей ареала *Carex humilis* неодинаково. В первом случае это относится к третичному периоду, во втором к ледниковому и послеледниковому периодам.

В ы в о ы

1. Изучено анатомическое и морфологическое строение осеки низкой. Проведены опыты формирования дерновин.

2. Характер биологической формы этого растения определяется в зависимости от условий обитания. Является форма дерновинная, высота ее, питательность, питательная ценность, степень распадаемости с возрастом, количество корней, почек, побегов и т. д. Наибольшее влияние на развитие дерновинных растений оказывает у осеки низкой на мелком холме и Именной степи, на горном участке и Стреланцевой степи дерновина достигает меньшей

полицины и менее плотная, еще слабее она развита на пастбище. На абсолютно заповедном участке Огренецкой степи дерновины особи вообще не наблюдались; здесь осока низкая имеет вид корневищного растения, с длинным, мало ветвящимся корневищем.

3. Морфологические особенности дерновины и закономерности ее формирования позволяют определять абсолютный возраст особей *Сarex humilis* и перейти к определению длительности большого цикла развития.

4. Изучение большого жизненного цикла осоки низкой дало возможность выделить 8 возрастных состояний. Возрастные состояния достаточно четко характеризуются морфологическими признаками.

5. Осока низкая является растением с очень широкой экологической амплитудой.

6. В пределах своего ареала осока низкая распространена в большом количестве сообществ. Особенно разнообразно участие этого растения в растительных сообществах меловых и известковых склонов равнинных частей ареала и в сообществах горных стран.

7. Возрастной состав популяций осоки низкой неодинаков в различных местообитаниях заповедника. Он закономерно изменяется в зависимости от характера распространения плодов и зачатков этого растения и от степени конкуренции окружающих растений. По данным спектров возрастных состояний популяция *Сarex humilis* достигает наилучшего состояния в Ямской степи на склонах мелового холма и последовательно ухудшается с переходом к растительности пастбища, косогого и абсолютно заповедного участка. На абсолютно заповедном участке популяция осоки является регрессионной. Здесь это растение не возобновляется в настоящий момент и находится на грани выпадения из ценоза.

8. Неспособность осоки низкой выдерживать сильную конкуренцию других видов, медленное распространение плодов и зачатков ее, малая семенистая продуктивность — все это, наряду с discontinuous ареалом, наличием изолированных частей ареала на убежища древних флор, с участием в своеобразных реликтовых группировках («горные боры» и «сниженные альпсы») и другими признаками, говорит о реликтовом характере этого вида.

9. Время формирования горных частей ареала можно предположительно датировать второй половиной третичного периода, а равнинных — в основном ледниковым и послеледниковым периодами.

10. Распространение осоки низкой по равнинным частям ее ареала и существование этого растения и степных лесозащит может произойти только вследствие непрерывному воздействию человека, являясь домашним животным на степную растительность.

11. Изучение численности и возрастного состава популяций применимо при изучении восточных судьбах видов.

Материалы диссертации опубликованы в следующих работах:

1) «Морфологическое строение побегов и дерновины *Carex humilis* Leyss». Журн. Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 1968, № 4.

2) «Некоторые особенности нивальной осоки на меловых буграх в Ямской степи». Журн. Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 1968, № 9.

3) «Численность и возрастной состав популяций *Carex humilis* Leyss в растительности Центрально-Черноземного заповедника имени В. В. Алексина». Ученые записки Ленинградского института им. А. Н. Герцена. Вопросы биологии и химии, т. 421. Сыктывкар, 1970.

4) «Ареал и экологическая характеристика *Carex humilis* Leyss». Матер. IV Коми респ. молодежной научн. конф. Сыктывкар, 1970.

По теме диссертации сделаны следующие доклады:

«Возрастной состав популяций *Carex humilis* в растительности Центрально-Черноземного заповедника им. В. В. Алексина». Совместное заседание ВБО и каф. геобот. МГУ. 1968 г.

«Возрастные состояния *Carex humilis* на дачах» Моск. о-во исп. прпр. 1968 г.

Сыктывдинская районная типография

Управления по печати при Совете Министров Коми АССР

Заказ № 63

Тираж 200

Ц00к24