

Федеральное агентство по образованию
Государственное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
Пушкинский государственный университет
Учебный центр почвоведения, экологии и природопользования

На правах рукописи

МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ

*Антэкология альпийских растений
северо-западного Кавказа*

Направление подготовки магистра

(510600 Биология)

Магистерская образовательная программа

(510613 Экология)

Курашев Антон Сергеевич

"Работа допущена к защите":

Научный руководитель,

к.б.н., доцент _____ М.В. Бобровский

Руководитель магистерской программы,

д.б.н., профессор _____ А.С. Комаров

Пушино, 2009 г.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	4
Глава 1. Цветение и опыление растений как предмет экологических исследований.....	6
1.1. Антэкология ветроопыляемых растений	6
1.2. Антэкология насекомоопыляемых растений.....	14
1.3. Фенология растений.....	24
Глава 2. Характеристика района исследования	27
2.1. Географическое положение.....	27
2.2. Рельеф и геология.....	27
2.3. Гидрография.....	29
2.4. Климат	29
2.5. Почвы	30
2.6. Растительность	31
Глава 3. Объекты исследования	39
3.1. Ветроопыляемые растения	39
3.2. Насекомоопыляемые растения.....	44
Глава 4. Методика исследования	54
4.1. Изучение антэкологии анемофилов (ветроопыляемых видов)	54
4.2. Изучение антэкологии энтомофилов (насекомоопыляемых видов)	54
4.3. Измерение метеорологических факторов	55
4.4. Статистическая обработка данных	55
4.5. Используемые термины	55
Глава 5. Результаты и обсуждение	58
5.1. Порядок и длительность цветения растений	58
5.2. Ритмика цветения растений в течение периода вегетации	70
5.3. Суточная ритмика цветения растений.....	79
5.4. Спектры цветения растений	84
5.5. Приоритетные направления дальнейших исследований.....	85

Выводы	87
Список литературы.....	88
Приложение 1. Спектры цветения растений.....	99
Приложение 2. Ритмика цветения растений	102
Приложение 3. Фотографии растений.....	133

ВВЕДЕНИЕ

Семенное размножение высокогорных альпийских растений сильно зависит от эффективности ветро- и насекомоопыления. Сильные ветры, неустойчивость погодных условий, высокая пестрота растительного покрова создают особые сложности для успешного переноса пыльцы всех растений. Для одних видов способом повышения эффективности опыления выступает одновременность цветения особей одного вида с целью повышения концентрации пыльцы своего вида в воздухе. Эффективность может повышаться также за счет цветения нескольких видов, привлекающих однотипных опылителей за счет эффекта группы.

Изучение анэкологии высокогорных растений довольно сложно, поскольку требует длительного наблюдения за фиксированными особями. Подробно суточная ритмика изучена у одного из высокогорных злаков северо-западного Кавказа – *Bromus variegatus* (Жененко, 1979), а также у широко распространенного лугового злака – *Anthoxanthum odoratum* (Банникова, 1981; Банникова, Гузик, 1983). Остальные виды в этом отношении практически не изучены. На отсутствие полных данных по изучаемому вопросу указывал еще А.Н. Пономарев (1960).

Изучение ритмики цветения и экологии опыления растений актуально не только для понимания ритмов развития сообществ. Эти исследования помогают выявить механизмы перекрестного опыления и дифференциации видов в сообществах.

Знание сроков цветения растений в сообществах, пригодных для сенокосения, позволяет выбрать оптимальные сроки укосов, ввиду различной питательной ценности растений на различных стадиях фенологического развития.

Целью нашей работы было исследовать ритмику цветения видов, наиболее характерных для альпийских сообществ Тебердинского заповедника.

В задачи работы входило: (1) проследить суточную ритмику цветения; (2) оценить порядок, длительность и интенсивность цветения в течение вегетационного периода, проследить их корреляции с погодными условиями за два сезона; (3) выявить, различаются ли значительно сообщества по длительности цветения видов, входящих в них; (4) разделить изученные виды на условные группы по типу цветения в течение суток; (5) рассмотреть особенности цветения популяций.

Данные по 43 видам получены в результате 4-х летних исследований.

Работа была апробирована на научной конференции студентов Череповецкого государственного университета в 2004 году (диплом 1-й степени), 2005 году (диплом 2-й степени), 2006 году (диплом 1-й степени, с публикацией тезисов (Курашев, 2007)). Опубликована статья в Трудах Тебердинского государственного биосферного заповедника (Курашев, 2005). Опубликованы тезисы по результатам Международной конференции Биологическое разнообразие Кавказа (Курашев, 2005а). Также был представлен доклад с опубликованием тезисов на конференции Интеллектуальное будущее Вологодского края (Курашев, 2006) и опубликованы тезисы на рязанской конференции "Экология – наука XXI века" (Курашев, 2008). В общей сложности имеется 7 публикаций. Промежуточные результаты исследований докладывались на учебно-научных семинарах Учебного Центра почвоведения, экологии и природопользования Пущинского государственного университета.

Магистерская диссертация выполнена на базе Института физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН в лаборатории Моделирования экосистем под руководством к.б.н., доцента М.В. Бобровского.

Выражаю благодарность В.Г. Онипченко, за возможность работать на научном стационаре и чуткое руководство исследованием, помощь в сборе материалов и ценные советы по написанию диссертации и в поле. Благодарю М.В. Бобровского за помощь в написании магистерской диссертации и В.Э. Смирнова за рекомендации по статистической обработке результатов. Также благодарю Н.С. Курашеву, А.С. Березину и многочисленный коллектив экспедиции за помощь в работе на стационаре и за моральную поддержку.

ГЛАВА 1. ЦВЕТЕНИЕ И ОПЫЛЕНИЕ РАСТЕНИЙ КАК ПРЕДМЕТ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Вопросы цветения и опыления растений занимали умы ученых с давних пор. Основателями экологии опыления считаются Кёльрейтер и Шпренгель (Фегри, ван дер Пейл, 1982). С тех пор сделано достаточное количество обзорных работ: самый известный обзор экологии опыления К. Фегри и Л. ван дер Пейла (1982), обзор практических подходов к исследованию всех аспектов экологии опыления А. Dafni (1992) и L. Real (1983), труды пермского центра антэкологических исследований (Пономарев, Демьянова, 1980; Пономарев, 1964), обзор истории развития антэкологии (Руцкий, 1980) и экологии цветения (Vogel, 1981). Но до сегодняшнего дня многие вопросы процесса цветения и опыления остаются малоизученными и требуют пристального внимания со стороны научного сообщества.

1.1. Антэкология ветроопыляемых растений

Характеристика анемофилии. Анемофилия (вектор опыления¹ – ветер) представляет преобладающий тип абиотического опыления. Он включает около 98% всех известных случаев абиотического опыления (Jordano, 1988, цит. по Меликян, 1991; Niklas, 1988, цит. по Меликян, 1991; Фегри, ван дер Пейл, 1982). Анемофилия широко распространена в таких семействах как Gramineae, Сурегасеae, в различных порядках Amentiferae и Urticales (Фегри, ван дер Пейл, 1982). Доля ветроопыления относительно других типов опыления (не только абиотического) опыления по данным А.Н. Пономарева и Е.И. Демьяновой (1980) составляет 21%. J.D. Askerman (2000) оценивает участие ветроопыления и опыления водой в 20%.

Опыление ветром покрытосеменных, вероятно, произошло от опыления насекомыми в ответ на недостаток опылителей и изменений в абиотической среде. О том, что анемофилия произошла от энтомофилии, может свидетельствовать наличие реликтовых нектарников в цветках многих анемофилов (Фегри, ван дер Пейл, 1982; Биология, 2003; Пономарев, 1966).

Последние данные свидетельствуют, что амбофилия (ambophily) (комбинация ветро- и насекомоопыления) может быть более обычной, чем предполагалось ранее, и может представлять собой как стабильное, так и временное состояние растений. T. Culley и др. (2002) рассмотрели факторы, способствующие эволюции анемофилии и

¹ Термин "вектор опыления" заимствован из Фегри, ван дер Пейл (1982).

проанализировали степень специализации к такому опылению. Филогенетический анализ показал, что вероятность выявления анемофилии выше у групп с маленькими, простыми цветками и сухой пылью. Сочетание двух способов опыления обнаружено, например, у *Plantago media* и *Plantago lanceolata*.

В Андах были проведены исследования систем опыления и размножения 13 видов *Espeletia* на высотах 2000–4300 м над уровнем моря. Ручное опыление показало, что все виды были самонесовместимы (т.е. не дают семян при автогамии – опыления внутри одного цветка). Девять видов из изученных опыляются пчелами. Один вид опылялся исключительно одним эндемичным видом колибри. Эксперименты с закрытием соцветий сеткой показали, что четыре высокогорных вида являются ветроопыляемыми, что подтверждает недостаток опылителей в высокогорьях. Семенная продуктивность у двух ветроопыляемых видов сильно зависела от плотности цветения популяции, которая значительно варьировала из года в год. Смена способа опыления с насекомоопыления к ветроопылению у этого рода может быть связана с низкой доступностью опылителей в высокогорьях Анд, защитой соцветий от снега и дневных заморозков (Berry, Calvo, 1989).

Большое количество пыльцы у анемофильных растений привлекает насекомых (сборщиков пыльцы), для части из которых (например, представителей журчалок (*Syrphidae*)) пыльца составляет существенную часть диеты. Но, все же, исходя из строения цветка анемофильных видов, роль насекомых в процессе их опыления кажется сомнительной, особенно в том случае, если цветок является однополым (Фегри, ван дер Пейл, 1982). Существуют опыт экспериментального выявления анемофилии у растений. Например, в исследовании М. Arroyo и F. Squeo (1987) демонстрируется, что двудомный кустарник *Pernettya mucronata* – потенциальный анемофил. Способность к ветроопылению выявлена путем сравнения числа завязавшихся плодов и числа семян на один плод у открыто (с наличием ветра) опыляемых женских особей и особей, оставленных для опыления насекомыми, но закрытых от опыления ветром.

По сравнению с биотическим опылением, ветроопыление характеризуется меньшей точностью, и для того, чтобы оно было успешным, необходима чрезвычайно высокая концентрация пыльцы вблизи источника ее возникновения. Обеспечивается она огромным числом продуцируемых пылевых зерен анемофильными видами растений. Однако у анемофилов производимые объемы пыльцы наблюдаются визуально, а у энтомофилов пыльца вне цветка практически не видна, при этом объемы продуцирования у тех и у других могут быть одинаковыми. Такие объемы пыльцы могут показаться расточительством, но эту величину всегда следует сравнивать с непроизводительными

затратами на выделение нектара (Фегри, ван дер Пейл, 1982; Linder, Ferguson, 1985). К тому же у типичных анемофилов – злаков – для решения проблемы неточности вектора имеется такое универсальное средство, как выраженная суточная ритмика цветения.

Среди биологов в настоящее время прочно установилось представление о том, что при попадании большого количества пыльцы на рыльца опыляемых цветков создаются условия, благоприятствующие более успешному оплодотворению. Правильность такого суждения подтверждается многочисленными фактами и легко обосновывается с логических позиций. Представляется вполне понятным, что чем больше пыльцевых зерен попадает на рыльце опыляемого цветка, тем сильнее проявляется действие выделяемых ими стимулирующих веществ, тем выше активность пестика в процессе оплодотворения. Кроме того, при большом количестве пыльцевых зерен, попавших на рыльце пестика, очевидно, повышается вероятность их физиологического и генетического разнообразия, чем создается благоприятный фон для реализации избирательной способности женских элементов цветка при оплодотворении. Однако имеются исследования, опровергающие данные постулаты, например, в работе А. Кавецкой и Л. Токаря (1963), показавших наличие обратного эффекта больших объемов пыльцы при опылении грецкого ореха.

Меньшая точность и большие объемы продуцируемой пыльцы дополняются тем, что ветер является более постоянным фактором, нежели насекомые и, например, в высокогорьях ветер является гораздо более важным и надежным агентом опыления, нежели животные.

Пятилетние исследования концентрации пыльцы *Plantago* вокруг трех городов, осуществленные R. Molino и др. (2001), показали естественное содержание пыльцы этого рода в воздухе для каждого города. Межгодовые вариации в концентрации пыльцы положительно скоррелированы с осенними дождями, которые определяли длительность развития популяций. Концентрация пыльцы схожа для всех трех изученных участков. Максимальный уровень пыльцы наблюдался в 10–12 ч. Ночная концентрация пыльцы была очень низкая. Кроме того, эта структура поддерживается на всем протяжении периода цветения. Три исследованных участка показали схожую структуру в дневных вариациях, которые были положительно скоррелированы с определенными метеорологическими параметрами. Концентрация пыльцы находится под положительным влиянием температуры, но отрицательна относительно влажности. Влияние направления ветра также, по-видимому, объясняется этими правилами: сразу же после восточных ветров, которые в этом регионе сухие и горячие, наблюдалось повышение концентрации пыльцы в воздухе, а западные ветры (влажные и прохладные) вызывали негативный

эффект. Наиболее существенным фактором, влияющим на уровень пыльцы *Plantago* в атмосфере, явилась скорость ветра, которая была отрицательно скоррелирована с концентрацией пыльцы (Molina, 2001).

Долгое время в ботанической литературе обсуждается вопрос о экогеографических трендах в стратегиях опыления. Ветроопыление является редким в тропических дождевых лесах и становится более значимым с повышением широты. Эта тенденция может быть лучше отображена в областях, которые имеют меньшее видовое богатство и выраженных доминантов в растительности и характеризуются открытой структурой или сезонным сбрасыванием листьев. Число ветроопыляемых видов высоко в островных флорах. При использовании географических трендов, становится возможным предугадать факторы, являющиеся главными в организации сообществ и характеристики составляющих их видов (Regal, 1982). По мнению А.Н. Пономарева (1969а) экологию опыления следует изучать в эколого-географическом и биоценологическом аспектах, т.е. в разных биотических областях и в рамках соответствующих биогеоценозов.

Эффективность опыления. Главный результат большинства антэкологических исследований – выяснение физиологических, морфологических и экологических механизмов повышения эффективности опыления. К таким механизмам относятся: морфологические приспособления, наличие ритмики цветения.

Изучение эффективности опыления позволяет выяснить факторы, обеспечивающие высокую семенную продуктивность. Для альпийских пустошей запас семян в почве хорошо скоррелирован с урожаем семян отдельных видов растений, в то время как в более благоприятных условиях альпийских лугов доминирующие виды практически не образуют семенного запаса в почве, несмотря на высокую семенную продуктивность (Семенова, Онипченко, 1990).

Серия исследований посвящена аэродинамике процесса опыления ветроопыляемых растений. Основу их заложил К.Ж. Niklas, исследования которого раскрыли тонкие особенности процесса ветроопыления. Он проводил аэродинамические исследования ветроопыляемых растений (хвойных, злаков и некоторых других). С помощью специального метода фотографирования, анализа на компьютере и математического моделирования К.Ж. Niklas выявил, что строение женских стробил хвойных таково, что прямолинейно направленный воздушный поток, несущий пыльцу, при приближении к стробилам расщепляется на струи, обтекающие стробил по спиральям. Семенные чешуи благодаря своим аэродинамическим свойствам создают локальные завихрения, направляющие пыльцу к основанию чешуй – к семечкам. При этом обнаружена видовая

специфичность явления в соответствии с величиной и удельным весом пыльцы, плотностью строения стробила и другими морфологическими особенностями. Несмотря на разнообразие строения соцветий и колосков у злаков, у них всех выявлено много общих черт с хвойными в способе улавливания пыльцы. Колосковые и цветковые чешуи также создают турбулентное движение воздуха и завихрения. В зависимости от плотности соцветия аэродинамические свойства играют большую или меньшую роль в улавливании пыльцы. Исследование показало, что вопреки общепринятому мнению о том, что при ветроопылении преобладают случайные процессы, существует высокая степень контроля над этим случайным на вид процессом. Растение замечательным образом использует кинетическую энергию воздушных течений, создает высоко канализированный характер воздушных потоков вокруг женских органов и одновременно предоставляет преимущество пыльце своего вида. Эффективность ветроопыления определяется главным образом векторными свойствами воздушных потоков, которые создаются половыми органами цветка и окружают их, и физическими свойствами пыльцы, которые диктуют поведение пыльцевых зерен как частиц воздушного потока (Niklas, 1985, 1985a, 1988).

Другими учеными была сделана попытка восполнить отсутствие полевых экспериментов в работе K.J. Niklas, которые позволили бы установить, имеются ли данные эффекты в природе. Исследовали четыре анемофильных двудомных вида растений, произрастающих в окружении *Pinus radiata*. Для трех видов из четырех (на территории исследования имелись как женские, так и мужские особи) процент пыльцы своего же вида на их рыльцах составлял более 40%. Однако для всех четырех видов наблюдалось наличие как минимум 15% пыльцы сосны и других местных видов. Эти результаты навели их на мысль, что отбор пыльцы своего вида имеется, но механизмы этого отбора могут быть не так эффективны как предполагал K.J. Niklas (Linder, 1996).

Архитектура соцветия и морфология цветка сильно варьирует в пределах Poaceae, но функциональное значение этой вариации остается слабо изученным. Разнообразие соцветий у злаков, вероятно, отражает альтернативные решения к управлению воздушным потоком, для улучшения экспорта и импорта пыльцы. В исследованиях J. Friedman и L.D. Harder (2004) эта гипотеза проверялась на двух экспериментальных площадках, контрастных по приему и отдаче пыльцы, компактными и диффузными соцветиями. Исследование состояло из двух экспериментов. В первом эксперименте с агрегацией веточки метелок связывались вместе у двух видов с диффузными соцветиями, создавая тем самым компактные соцветия. Агрегация ограничивала удаление пыльцы у обоих видов, вероятно, путем увеличения толщины пограничного слоя. Эффект агрегации

соцветия различался в виду различий размеров пыльцы, что влияет на возможность пыльцевых зерен проходить через толстый пограничный слой вокруг рылец. Эксперимент с разбивкой соцветий заставлял соцветия двигаться более активно и показал, что характеристика побега способствовала взаимодействию между соцветием злака и воздушным потоком. В частности, колебания соцветия главным образом служат для удаления пыльцы у видов с компактными соцветиями и для приема пыльцы у видов с диффузной архитектурой соцветия.

Результаты исследований этих авторов предполагают, что архитектура соцветия взаимодействует с ветром в форме комплекса, содействуя опылению и поддерживая гипотезу, что широкое разнообразие архитектуры соцветий у Poaceae представляет эволюционное решение в эффективности опыления ветром (Friedman, Harder, 2004).

Эффективное ветровое опыление у злаков ограничено короткими дистанциями. Вследствие этого, в эффективности опылении и уровне семенной продуктивности перекрестноопыляемых злаков огромную роль играет биотический фактор – массовость (обилие) их произрастания в природных растительных сообществах (Пономарев, 1964).

Ритмика цветения. Злаки – типичнейшие анемофилы. Ветроопыление у них, будучи вторичным, характеризуется совершенными приспособлениями к среде. В связи с этим, злаки представляют превосходный объект для изучения эволюционного значения анемофилии и адаптации к ней (Пономарев, 1964). Естественно, что процесс опыления ветром является центральной темой в исследованиях, посвященных антропоэкологии злаков (Connog, 1986; Новожилова, 1984; Пономарев, Букина, 1953).

Внетропические злаки Северного полушария из триб Phalaridae, Agrostidae, Aveneae, Festuciae и Hordeae цветут в световых и климатических условиях средних широт преимущественно утром или некоторое время спустя после полудня. У них вполне отчетливо выражены утренняя и предвечерняя волны цветения, разделенные ясно очерченными полуденными и послеполуденными паузами. В период пауз цветение злаков явственно затухает, но все же, видимо, не прекращается совсем, поскольку немногие виды из перечисленных триб цветут и пылят около полудня или ночью. Суточная ритмика цветения тропических злаков изучена крайне плохо. Известно, что у тропических злаков из триб Andropogoneae и Paniceae нередко бывает ночное и отчасти утреннее цветение (Пономарев, 1966).

У некоторых видов злаков цветение в виде отдельных последовательных порций представляет высокую степень приспособления к ветроопылению. Например,

исследование ритмики цветения ржи показало одновременное и массовое раскрытие цветков у подавляющего большинства растений, тем самым обеспечивая синхронизацию опыления на большой площади. В моменты взрывов появляются облака пыльцы над всем полем ржи (Банникова, 1964).

У большинства видов злаков наблюдается совмещение цветения особей каждого вида в пределах ограниченного периода суток, иногда очень короткого. При этом сильно повышаются шансы опыления – попадания на рыльце пыльцы, переносимой воздушными течениями (Пономарев, 1966).

Суточная периодичность опыления является у злаков настолько строгой, что благодаря различиям сроков опыления служит механизмом биологической изоляции форм. Эти формы в дальнейшем ходе микроэволюции могут достигнуть видового уровня (Левковский, Тихменев, 1977).

Полиморфные виды могут быть не идентичными по типу суточной ритмики цветения и опыления. Например, сборные полиморфные виды злаков – *Festuca sulcata*, *Festuca rubra*, *Agrostis alba* – являются не монолитными по суточной периодичности опыления. У них были обнаружены константные суточные анэкологические расы, отчетливо различающиеся по суточным срокам опыления (Пономарев, 1969).

Ветроопыляемые виды имеют гибкую систему регулирования цветения в течение суток. Например, у *Dactylis glomerata* при устойчивом ухудшении погоды цветение может не наступать совсем, возобновляясь с большей энергией после улучшения погоды (Батритдинова, 1969). Для *Phleum pratense* показано, что в прохладную и дождливую погоду пыление прекращается или сдвигается на более поздние часы (Банникова, 1980), тоже наблюдается и для овсяницы луговой (Банникова, 1964а).

В ходе цветения у ветроопыляемых видов имеются спады и подъемы в интенсивности цветения. В случае *A. odoratum* при теплой погоде в общем ходе цветения можно наблюдать два максимума, но обычно вечернее цветение менее обильное. В холодную погоду вечернее цветение отсутствует, а утреннее сдвигается на более поздние часы (Банникова, Гузик, 1983).

Суточная ритмика цветения высокогорных растений, как и их анэкология в целом, в настоящее время практически не изучены. В то же время делаются попытки проанализировать анэкологическую структуру сообществ в некоторых регионах.

На северо-западном Кавказе проведено исследование костреца пестрого. Выяснено, что для него характерно парциальное распускание цветков, приуроченное ко второй

половине дня (13–18 ч.). Раскрывание цветков костреца происходит при прогревании почвы на глубине 5 см до 15–17°C. В ходе исследования установлены продолжительность цветения цветка – до трех часов, продолжительность его жизни – трое суток. Продолжительность цветения ценопопуляции составила 19–35 дней (Жененко, 1979). В Средней Азии исследование видов рода *Bromus* проведено Н.Б. Никифоровой (1969).

На высокогорьях Восточного Памира изучено 50 видов, являющихся типичными компонентами основных растительных сообществ. Абсолютное большинство (72.9%) изученных видов по суточной ритмике относятся к утренним. В нее вошли все анемофилы и большинство энтомофилов. 30% видов являются гемерантами, имеющими цветки, закрывающиеся на ночь. Ведущим экологическим фактором в распускании цветков растений Восточного Памира служит температура воздуха. Суточный ритм цветения, обеспечивающий массовое распускание цветков в сравнительно благоприятное время суток, представляет собой несомненную адаптацию растений Восточного Памира к эффективному опылению в суровых условиях среды (Новожилова, 1984).

В Карпатах изучен суточный режим пыления анемофильных видов растений сообщества *Festuca rubra* (Дмитрах, 1989)

Подробное изучение ритмики цветения и вообще особенностей цветения видов помогает выявить механизмы предотвращения самоопыления. Например, в исследованиях В.А. Банниковой (1981) выявлено, что цветки душистого колоска резко протогиничны. Во время цветения цветочные чешуи не раздвигаются. Рыльца, а затем и пыльники проталкиваются на верхушке нераскрытых цветков. Рыльцевая фаза длится при этом 8–10 ч. К концу этого периода рыльца увядают, и из цветка начинают выдвигаться пыльники. Таким образом, протогиния душистого колоска полностью исключает автогамию. Цветение метелки частично протогинично, начинаясь в верхней части метелки и постепенно распространяясь вниз (Банникова, 1981; Федоров, Артюшенко, 1979).

Остается практически неизученным вопрос о характере суточной и сезонной ритмики цветения особей разного онтогенетического состояния. Такого рода исследования проведены для костреца туркестанского с циклом развития в 20–25 лет. В связи с возрастными особенностями растений цветение начинается на 5–7 дней раньше у молодых (3–4 летних) генеративных особей и заканчивается позже, чем у средневозрастных и старых особей (Савченко, 1987).

Имеется мало данных о происхождении суточной ритмики цветения и опыления злаков. Самое большее, что можно об этом сказать, это то, что ночь и утро представляют

наиболее обычное и наиболее благоприятное время для цветения и опыления подавляющего большинства злаков. Это связано с тем, что этот период суток характеризуется высокой относительной влажностью воздуха и пониженной температурой (Пономарев, 1964).

Экологическое значение относительной влажности воздуха в регуляции суточной ритмики цветения злаков не выяснено. Некоторые авторы склонны думать, что она не оказывает сколько-нибудь заметного влияния на суточный ход цветения. В то же время трудно допустить, чтобы действие тургорного механизма лодикул совсем не зависело бы от влажности воздуха и почвы (Пономарев, 1964).

Изучены сроки и ритмы цветения следующих видов рода полевицы: полевица ползучая (*A. stolonifera* L.), полевица гигантская (*A. gigantea* Roth), полевица песчаная (*A. sabulicola* Klok.), полевица азовская (*A. maotica* Klok.), полевица тонкая (*A. tenuis* Sibth.), полевица Сырейщикова (*A. syreistschikovii* P. Smirn.). Получены данные, характеризующие суточную ритмику и условия, при которых происходит цветение отдельных видов. Мезофильные виды полевицы цветут рано утром, более ксерофильные – в послеполуденное время. Неодновременность сроков цветения отдельных популяций полевицы гигантской, видимо, связана с их географическим происхождением. По мнению авторов, изучение суточной ритмики цветения помогает разграничивать близкие виды полевицы (Вовк, 1966).

1.2. Антэкология насекомоопыляемых растений

Характеристика энтомофилии. Главное отличие биотического опыления от абиотического состоит в том, что биотическое опыление вводит в последовательность событий второй организм – агент опыления или вектор опыления, а для того, чтобы опыление произошло, необходимо определенное, тем или иным способом установленное взаимоотношение между агентом и цветком, подлежащим опылению. Характерная черта биотического опыления – периодичность. Как цветки, так и опылители живут в течение короткого времени, и активность их ограничена этими короткими периодами. Взаимодействие вектора опыления и цветка зависит от синхронности этих периодов. В цветке имеется аттрактант (истинный или ложный), а для того, чтобы оповестить о наличии аттрактанта, обычно развивается большой и заметный околоцветник. Пыльцевые зерна имеют различный размер, скульптурированность, липкость. Биотическое опыление всегда зависит от внешних условий, которые и обуславливают наличие или отсутствие опылителя и его активность, а также "надлежащее" состояние цветка (Фегри, ван дер Пейл, 1982).

В связи с особенностями биотического опыления у растений выработались различные морфологические приспособления, повышающие эффективность опыления.

По мнению В.В. Письяковой (1939), к числу интереснейших явлений в биологии растений принадлежит явление сходства соцветия с простым цветком. Примером служат соцветия молочайных и сложноцветных. Образование соцветий, биологически подобных простому цветку, свойственно только насекомоопыляемым растениям. В их плотных соцветиях возникает своеобразный процесс разделения биологических функций между отдельными участками по типу простого цветка. В связи с этим чаще всего сильно увеличиваются краевые цветки; их форма, а иногда и окраска значительно изменяются, и они постепенно утрачивают функцию плодоношения, превращаясь в общий для всего соцветия "венчик". Средние мелкие цветки остаются плодущими, а их индивидуальные покровы нередко более или менее редуцируются. Присутствием такого общего "венчика" характеризуются, кроме сложноцветных, соцветия многих *Dipsacaceae*, некоторых *Umbelliferae*, *Verbenaceae*, *Saxifragaceae*, *Caprifoliaceae*, *Cruciferae*, *Leguminosae* и др.

С точки зрения биологических функций и морфологических особенностей их цветков, правильнее все соцветия разделить на два типа: (1) соцветия с цветками, одинаковыми по внешнему виду и функциям – равноцветковые и (2) соцветия с разделением функций между их членами по типу простого цветка – цветковидное соцветие, антодий. Антодии свойственны примерно 40 семействам цветковых растений. Частота посещений насекомыми соцветий зонтичных и сложноцветных в значительной степени определяется их заметностью, и увеличение размеров венчика краевых цветков служит для привлечения насекомых (причем центральные цветки соцветия во всех вышеупомянутых случаях остаются мелкими). В результате это благоприятствует перекрестному опылению. Отдельные группы цветков в соцветии могут приобретать иную форму и окраску своих лепестков, постепенно теряя функции плодоношения, становясь стерильными, и приобретая новое свойство – продолжительную жизнедеятельность, которая прекращается только с отцветанием всех остальных цветов соцветия (Письякова, 1939).

Одной из основных биологических особенностей соцветия является скопление цветков на сравнительно ограниченном участке побега растения. Это, с одной стороны, облегчает опыление цветков насекомыми и другими опылителями, а с другой – предотвращает гибель поколения у растений с одним цветком в случае его повреждения или несостоявшегося в силу каких-то причин опыления. Так как раскрытие цветков происходит не одновременно, а в течение длительного периода времени или с

интервалами, то какая-то часть цветков будет опылена. Однако многочисленные примеры показывают, что у растений с крупными, сильно разветвленными соцветиями проявляется, в разной степени, редукция цветоносов, их боковых ветвей, числа цветков, сокращается длительность существования самого соцветия и отдельных цветков в нем. Разнообразные особенности возникают у соцветий и слагающих их цветков в связи с процессом опыления. Сопряженная эволюция растений и их опылителей привела к возникновению ряда приспособлений, нередко крайне своеобразных и биологически целесообразных. Наиболее важным приспособлением к опылению растений является наличие нектара, который служит приманкой для насекомых, птиц, летучих мышей и других медоедов, питающихся нектаром, а также пыльцой цветков. Другим приспособлением к опылению служит распускание соцветий (и цветков) в разное время суток (Федоров, Артюшенко, 1979).

Проводятся исследования, ставящие перед собой целью понять, как особенности цветков в соцветиях покрытосемянных обеспечивают и максимизируют успех опыления. Например, в исследовании M. Chouteau и др. (2008) был выполнен анализ 12 характеристик цветка у 54 видов растений на предмет связи их со следующим: (1) способность к самоопылению; (2) жизненная форма; (3) климатические условия; и (4) тип опылителя (мухи, пчелы, или жуки). При этом значительные различия найдены в соотношении пыльца/семяпочка у видов способных к самоопылению и тех, кто неспособен к самоопылению. Некоторые особенности цветка, такие как число пыльцевых зерен и число женских цветков, четко различались между тремя типами опылителей (Chouteau et al., 2008).

Заметность цветка для опылителей обеспечивают его размер и окраска. Уменьшение размеров цветка ниже определенного предела понижает шансы растения на оставление потомства. Главная функция одних частей цветка – обеспечить заметность цветка для насекомого. Эту функцию выполняет чаще всего отгиб венчика. Части, обеспечивающие заметность цветка, в качестве дополнительной функции ориентируют насекомое в отношении цветка, заставляя его приблизиться сверху, снизу или подлететь сбоку. Другие части цветка, такие как трубочка венчика, шпорца, столбики, нити тычинок, заставляют насекомое, проползающее в цветок или погружающее в него свой хоботок, строго определенным образом ориентироваться в отношении пыльников и рылец. Для этих частей растения обеспечение заметности цветка является дополнительной функцией. Различные части околоцветника обеспечивают контакт между определенной частью тела насекомого и пыльниками и рыльцами цветка, выполняя различные и притом строго специализированные функции. По-видимому, у тех растений, которые имеют специализированных переносчиков пыльцы, локализация пыльцы является правилом. Как

известно, шмели и пчелы используют пыльцу для кормления личинок. Показано, что питание пыльцой характерно для многих насекомых, и что пыльца преобладает в пищевом рационе примитивных групп насекомых, в частности кузнечиков. В свете этих данных точная локализация пыльцы приобретает большое приспособительное значение.

Необходимость экономить пыльцу вынуждает растение вырабатывать в качестве заменителя пыльцы другой пищевой продукт – нектар и создавать приспособления для строгой локализации пыльцы предположительно на тех местах тела насекомого, откуда ее трудно счистить. Необходимость локализовать пыльцу на строго определенных и притом различных для разных видов растений участках тела насекомого предопределяет развитие околоцветников, чрезвычайно разнообразных по строению и относительным размерам. Обеспечение контакта между строго определенной частью тела насекомого и пыльниками и рыльцем цветка лежит на частях цветка, не имеющих пластинчатой формы, в частности на трубчатых частях цветка. Видовая специфичность переносчиков пыльцы обеспечивается именно этими частями цветка. Не просто насекомое, а определенная часть насекомого определенного вида, выступает здесь в роли отбирающего фактора. Изменчивость размеров трубчатых частей цветка, таким образом, ограничена размерами соответствующих частей тела насекомых – переносчиков пыльцы (Берг, 1956).

Процесс испытания пригодности для выполнения специфической функции перекрестного опыления и *процесс формирования размеров цветка* оторваны во времени в пределах данного поколения и разобщены по поколениям: формирование цветка совершается в данном поколении, а его пригодность к выполнению своей функции испытывается в следующем поколении по потомству. Кроме того, факторы формирования и факторы отбора размеров цветка разные. Насекомые – переносчики пыльцы выступают в качестве испытателей пригодности, но не участвуют в формировании размеров и формы цветков. Разобщенность во времени и несовпадение факторов среды, формирующих и отбирающих данный признак, представляет собой условие "автономизации" признака от колебаний в факторах формирования. В процессе "автономизации" возрастает значение внутренних факторов развития по сравнению с внешними, возрастает, следовательно, и степень наследственной обусловленности признака (Берг, 1956).

Имеются данные, показывающие, что уменьшение плотности растений и увеличение изоляции от источников пыльцы (необходимой для перекрестного опыления), может вести к сильному уменьшению возможности перекрестного опыления, в сравнении с высокой частотой посещений насекомыми. Как результат этого – уменьшение семенной

продуктивности и увеличение частоты самоопыления для растений в фрагментированных местообитаниях при неизменной численности опылителей и их поведения (Duncan, 2004).

Перекрестное опыление с участием насекомых-опылителей полезно для кормовых бобов; оно обеспечивает повышение урожая семян данной культуры на 30–50% и более процентов (Мартьянова, 1967).

Проводятся исследования, показывающие необходимость сохранения местообитаний диких опылителей в агрокультурных ландшафтах, так как это помогает сохранить "службу" опыления. Опыление пчелами и другими животными увеличивает размер, качество и стабильность урожая на 70%. Т.Н. Ricketts и др. (2008), используя иерархическую технику, синтезировали результаты 23 исследований, представляющих 16 культур с пяти континентов, оценили главные взаимодействия между "службой" опыления и расстоянием до природных или полуприродных местообитаний. Показано, что частота посещений падает более сильно в жарких по сравнению с умеренными регионами и менее сильно для общественных пчел по сравнению с одиночными пчелами. Тропические культуры, обычно опыляющиеся социальными пчелами, могут быть более восприимчивыми к недостатку опылителей, лишившихся местообитаний. Измерение общих взаимодействий может помочь предсказать влияние изменения ландшафта на сообщества опылителей и продуктивность культур и может выработать методы сохранения ландшафтов, которые сбалансируют соотношение между местными видами насекомых-опылителей и людьми (Ricketts, 2008).

Существует опыт оценки запасов фитомассы по числу цветущих видов. В ходе исследований В.Н. Голубев (1971) показал, что запас фитомассы и число цветущих видов в одни и те же сроки имеет тесную связь. Рассчитанные уравнения регрессии позволяют по легко определяемому числу цветущих видов в любой момент времени оценивать запас фитомассы в ценозах нагорной луговой степи (Голубев, 1971). Проводятся исследования ритмики цветения растений при изучении продуктивности травяных сообществ (Понятовская, Макаревич, 1971).

Знание сезонных изменений лугов очень важно для установления наиболее выгодного режима их использования. Постепенное зацветание растений – это также отражение закономерностей дифференциации экологических ниш. В период цветения растения требуют наибольшего количества влаги и питательных элементов. Поэтому, если бы растения зацвели разом, то конкуренция бы резко обострилась. Цветение по такой экологической очереди более выгодно сообществу. Показано, что обычно лучше всего скашивать травостой в то время, когда цветет основная масса растений, а если на лугу

выражен доминант, то в период, когда зацветает большая часть его особей (Миркин, 1991; Ларин, 1936).

Имеются исследования, показывающие влияние факторов окружающей среды (температура, интенсивность света, скорость ветра, суточная ритмика и сезонная ритмика и интенсивность цветения) на активность посещения цветков насекомыми в альпийской зоне юго-западной Норвегии. Данные были получены измерением факторов окружающей среды совместно с наблюдением за активностью опылителей на площадках в 10-минутные интервалы. Diptera были единственными посетителями на изучаемых цветках. Регрессионный анализ показал, что средняя дневная температура хорошо отображала вариации в средней дневной активности опылителей на площадке. Кривая посещаемости имеет одновершинный вид, с пиком в 12 ч. Наиболее активно цветки посещались в начале сезона цветения, и снижение активности продолжалось в течение сезона. Посещения были положительно скоррелированы со средним числом открытых цветков. Число цветков на каждом виде также повлияло на активность посещения. Число посещений было максимальным при средней численности цветков, затем оно стабилизировалось. Показано, что взаимодействия между активностью посетителей и факторами окружающей среды схожи с таковыми в альпийских сообществах США, Чили, Австралии (Totland, 1994).

Как известно, опыление энтомофильных растений зависит не только от наличия насекомых-опылителей, но и от многих других экологических факторов. Некоторые исследования посвящены нектароносности цветков, изучаемой в связи с опылительной деятельностью пчелиных, режимом температуры. Показано, что в цветках *Hedysarum*, цветущих долго, нектара несколько больше. Это отмечено в литературе и для многих других видов бобовых. В течение дня значительно колеблется и количество нектара в цветках, и содержание сахара в нектаре. Так, максимальное количество нектара в 100 цветках отмечено в 13–14 ч. при довольно низкой относительной влажности воздуха (52%) и высокой температуре (32,5°C). Концентрация сахара в нектаре к концу дня обычно возрастает и достигает 56–63%. Она, по-видимому, мало зависит от колебаний влажности воздуха (Сеппар, 1972).

Пищевые сети. Ввиду того, что стимулом к посещению цветков насекомыми является чаще всего получение пищи в том или ином виде, становятся актуальными исследования, посвященные изучению пищевых сетей насекомое-опылитель/цветок в сообществах (Amarasekare, 2004).

Например, L.V. Dicks и др. (2002) изучали взаимодействия между насекомопыляемыми растениями и их насекомыми посетителями в двух мезотрофных

растительных сообществах в Норфолке; результаты представлены для каждого сообщества в виде графической количественной сети. Системы были проанализированы в аспекте компарментализации, используя метод Рафаеля и Хола, базирующегося на трофической схожести между парами видов. Компарментализация доказана для обоих сообществ. Использовалась ординация данных для выяснения того, как виды попадают в компарменты. Вероятность, что группы растений и насекомых, основанные на этом методе, показывают реальные компарменты в сети оценено количественно, используя схожесть трофических индексов, и качественно путем рассмотрения самих видов. Показано, что компарменты отражают классические синдромы опыления, делящих фауну насекомых на группу бабочек и пчел и группу двукрылых в обоих сообществах. Компарментализация в этих исследованиях также объяснялась фенологией (Dicks, 2002).

В аналогичных исследованиях проанализирована сеть опыления из 26 видов опылителей, взаимодействующих с 17 видами растений на маленьком гренландском острове Юмманок. Отношение опылителей к видам растений равняется 1,5; этот показатель ниже, чем в других сетях Арктики. Высокая кластеризация показала, что сети вели себя замкнуто, и это означает, что любые нарушения в них распространяются очень быстро на всю сеть, и что сети уязвимы к атакам на более связанные виды (Lundgren, Olesen, 2005).

Сравнительные исследование биологии размножения и экологии опыления тесно родственных видов позволяет проверить некоторые идеи, связанные с эволюцией видов и с преобладанием самоопыления у видов с перекрестным опылением. Существование тесно связанных видов в некоторых местообитаниях дает возможность проверить эти предположения. В исследованиях А.-L. Jacquemart и J.D. Thompson говорится о том, что вариации особенностей цветка, вероятно, могут быть ассоциированы с системой размножения у трех видов *Vaccinium* в Бельгии. Была измерена длина и ширина венчика, число и размер цветков, число пыльцевых тетрад и семязачек, длина столбика. Высокое соотношение пыльца/семязачаток и рыльце/пыльник у *V. vitis-idaea* говорят о преобладании у этого вида самоопыления. Влияние экранирования, кастрации и искусственного опыления на производство плодов и семян различается между годами и между тремя видами. Дополнительное опыление увеличивает производство плодов и характеристики плодов (частично число семян) в сравнении с естественным опылением у трех видов. Три вида показали низкую способность к самоопылению в отсутствии опылителя. Значение среднего числа семян на плод было ниже в самопроизвольно опыляемых цветках в сравнении с ручным опылением цветков у *V. myrtillus* и *V. vitis-idaea*, но не у *V. uliginosum* (Jacquemart, Thompson, 1996).

Роль биотических взаимодействий в формировании ритмики цветения растений долгое время оспаривалось. Частично вариации в ритмике цветения наследованы и показано, что биотические взаимодействия могут корректировать выбор ритмики цветения. Чтобы понимать вариации в приуроченности опылителя к тому или иному периоду цветения, будущие исследования должны обращаться к воздействию опылителя и способности к рассеиванию пыльцы растением, а также экологической специализации и среды обитания и характеристик популяций растений (Elzinga, 2007).

Перекрытое опыление у растений находится под влиянием наличия опылителей и их заменителей, оба из которых могут меняться в популяции и сообществе, в которых и происходят взаимодействия растение/опылитель. Хотя косвенные взаимодействия между растениями через общих опылителей ранее считались конкурентными, совместно используемый опылитель может быть полезен, когда виды растений совместно привлекают или поддерживают популяции опылителей. В исследовании D.A. Moeller (2004) проверяется гипотеза о том, что совместные опылители того же вида облегчают размножение *Clarkia xantiana* ssp. *xantiana*, и что положительные взаимодействия более отчетливо выражены в маленьких и разреженных популяциях. Им изучено присутствие пчел опылителей в 17 популяциях, и влияние недостатка пыльцы для размножения в 39 популяциях. Показано, что популяции, произрастающие с большим числом схожих видов, имели высокую доступность опылителей и отсутствие недостатка пыльцы в сравнении с одиночными популяциями. Размер популяции обратно связан с недостатком пыльцы, но не делает действие опылителей доступным. Жизненность популяции и совместное произрастание экологически схожих видов *Clarkia*, взятых для исследования, может способствовать позитивным репродуктивным взаимодействиям (Moeller, 2004).

Многие из изучаемых нами видов растений ранее не были изучены в плане антропологии, но имеются данные по видам из тех же родов, и поэтому мы можем опираться на такого рода информацию.

Например, исследования экологии опыления *Pedicularis muscoides* subsp. *himalayca* в течение его полного периода цветения в альпийской области западной провинции Сычуань (Китай) показали, что его свойства (низкая высота растения, изогнутый терминальный цветок, короткая трубка, бесклювность, большое количество нектара, морфология венчика, высокая синхронизированность короткого периода цветения) делают его хорошо адаптированным к короткому сезону вегетации (Tang, 2007).

Исследования тех же авторов посвящены экологии опыления видов *Pedicularis*. Виды этого рода показывают явное предпочтение к различным местообитаниям со

специфичными микроусловиями. Виды можно разделить на две группы по набору морфологических признаков. Шмели являются единственными опылителями изученных видов. Опылители, которые посещали богатые нектаром виды, имели языки длиннее и находились на цветках дольше, чем те которые посещали бедные нектаром виды. Морфология опылителей, в отличие от вида опылителя, может показать, какую они играют роль в расхождении мытников. Дифференциация по типу местообитания в меньшей степени играет роль барьера, чем дифференциация по типу опыления (Tang, Xie, 2006).

Один из изучавшихся нами видов – *Sedum tenellum* – по мнению К.А. Шинковской (2007) опыляется насекомыми и в конце генеративного периода интенсивность цветения у этого вида падает.

Для некоторых насекомоопыляемых растений Центрального Кавказа выделены виды с различными пиками суточной активности (Zghenti, 1990).

Для близких видов, обитающих, в том числе и на северо-западном Кавказе *A. fasciculata* и *A. speciosa* указывается, что они зацветают в природе в возрасте 20–25 лет и могут жить более 50 лет. Вегетативное размножение у них практически отсутствует. Цветки опыляются в основном насекомыми, во всяком случае, пыльца типична для энтомофильных растений. Если нектара нет, то опылителей, вероятно, привлекает пыльца, или цветки используются в качестве убежища. Около 90% насекомых, отмеченных на цветках ветрениц, составили представители двукрылых. Кроме того, на цветках встречаются жуки, перепончатокрылые, чешуекрылые и пауки. Проведен опыт по изоляции цветков от насекомых с помощью марлевых мешочков. Как интактные, так и искусственно лишённые пыльников цветки обеих "чистых" и переходных форм, изолированные на стадии бутона, семян практически не давали. Эти наблюдения свидетельствуют, по-видимому, об отсутствии у изучаемых видов апомиксиса и самоопыления. В переходных местообитаниях первые цветки *A. speciosa* раскрываются на 4–14 суток раньше, а массовое цветение наступает на 3–16 суток раньше, чем у *A. fasciculata*. Цветок *A. speciosa* открыт около 20 дней, цветок другого вида около 13 дней, причем имеет место протерандрия: пыльники созревают на несколько дней раньше, чем пестики (Кондрашов, 1986).

Изучение ритмики цветения важно не только для селекционной практики. Нельзя сомневаться в том, что физиологические процессы в растительном организме взаимосвязаны и каким-то образом координируются. Если это так, то волны или взрывы цветения можно рассматривать как яркое выражение наступившего в данное время улучшения функционального состояния организма. Перерывы в распускании цветков при

порционном цветении, послеполуденная депрессия в цветении, отмечавшаяся еще Кернером фон Марилауном и позднейшими исследователями, по-видимому, свидетельствуют не только об ухудшении внешних условий, но и об изменении внутреннего физиологического состояния растений. Когда кривые дневного хода двух процессов – распускания цветков и роста – изменяются согласованно, мы можем предполагать о тесной связи, корреляции явлений, зависящих, может быть, от какой-то общей причины, например от состояния водного обмена. Как известно, при раскрытии цветков злаков происходит стремительный рост тычиночных нитей и набухание лодикул, что возможно лишь при усиленном притоке воды к ним. Ростовые процессы в меристемах также чувствительны к недостатку влаги (Петров, Шабалин, 1964).

Некоторые исследователи пытаются математическими методами моделирования симитировать ритмику цветения растений. Например, в работе J.E. Malo (2002) разработан метод для моделирования одновершинной ритмики цветения, базирующегося на минимальном числе параметров (старт, протекание, интенсивность, скошенность и длина хвостов). Предлагаемая функция иллюстрирует использование данных по цветению, собранных в популяции пяти видов семейства Cistaceae. Соответствующая модель рассчитана для большей части (больше 90%) вариаций в данных, и их параметры легко интерпретируются с экологических позиций (Malo, 2002).

Изучение антэкологии *Oxytropis adamsiana* параллельно с наблюдениями за летом шмелей показали, что наиболее активно опыление шло в то же самое время, когда наиболее интенсивно шло раскрытие цветков; раскрытие цветков у рассмотренных растений и опыление их насекомыми находятся в тесной связи с ходом температуры, т.е. цветки этих растений являются термонастическими. Раскрытие цветков этого типа может происходить и в ночные часы, если температура воздуха в это время достаточно высока. Так как в большинстве случаев максимум температуры приходится на дневные часы, то в общем раскрытии цветков этой группы приурочено также главным образом к дневным часам. Статистически суточная ритмика с максимумом раскрытия цветков в дневные часы проявляется достаточно отчетливо. К этому же типу цветения отнесены многие другие растения такие как *Polygonum ellipticum*, *Hedysarum arcticum*, *Pedicularis oederi* и др. Утренний ход раскрытия цветков некоторых растений, так же как и предыдущий (дневной), является их наследственным свойством. Особенно четко утренний тип раскрытия цветков и соцветий выступает у растений, цветки или соцветия которых периодически открываются и закрываются. Так наблюдения проведенные над раскрытием корзинок *Taraxacum macilentum* показали следующее. Корзинки

закрывались к 20–21 часам вечера и температуре 6–7°C. Раскрылись корзинки утром следующего дня к 8–9 часам при температуре 7–8°C. Не раскрылись в течение дня корзинки, закрытые фанерным изолятором; а корзинки, лишь затененные от прямых солнечных лучей, в этот день были только полураскрыты. Несомненно, что ведущим фактором в раскрытии корзинок *Taraxacum* и других сложноцветных из группы Liguliflorae является свет. В отличие от этого, раскрытие и закрытие цветков *Gentiana algida* в большей степени регулируется температурным фактором. Также исследовались злаки, цветки которых очень тонко и быстро реагируют на изменение погодных факторов. Указано, что арктические злаки отличаются более долгими сроками, в течение которых цветки их бывают открыты. Даже в хорошую погоду цветки некоторых видов остаются раскрытыми в течение нескольких часов, а при холодной погоде фиксируются в раскрытом состоянии до нескольких суток. Показали, что в Арктике, где относительная влажность воздуха высока, а температуры сравнительно низки, рыльца злаков могут длительно сохраняться (Шамурин, 1958).

Для полноценного наблюдения за ритмикой цветения насекомоопыляемых видов требуется изучение стадий развития цветка. Например, для *Hedysarum* выделяют следующие фазы: (1) фазу формирования бутона в почке, (2) фазу плотного бутона, (3) фазу рыхлого бутона, (4) фазу опыления в бутоне, фазу распутившегося цветка, (6) фазу увядания цветка (Сеппар, 1971).

1.3. Фенология растений

В результате фенологических наблюдений на северо-западном Кавказе выделены следующие фенологические периоды: (1) весенний – от схода снега до преобладания числа цветущих видов над видами, находящимися в других фенологических состояниях. В изученных сообществах (гераниево-копеечниковые луга, альпийские ковры и пестроовсянищевые луга), в отличие от альпийских лишайниковых пустошей, не имеет смысла выделения ранне- и поздневесеннего периодов (т.е. периодов до и после зацветания первых растений), так как цветение первых растений здесь начинается непосредственно после схода снежного покрова; (2) раннелетний – период, в течение которого преобладают виды, находящиеся в цветущем состоянии; (3) позднелетний – период, в течение которого преобладают виды, находящиеся на стадии созревания семян; (4) осенний – период, в течение которого происходит рассеивание семян большинства видов растений, пожелтение листьев. С образованием постоянного снежного покрова в конце сентября–октябре последний период переходит в зимний (Онипченко, Устинова, 1993).

Выявлена закономерность, заключающаяся в том, что в начале лета преимущественно цветут растения, имеющие более примитивные цветки (со свободнoleпестным венчиком, со свободной верхней завязью и т.д.) и, наоборот, к концу лета в цветении начинают резко преобладать виды со вторичными, позднейшими типами цветков (сростнолепестные, с нижней завязью, с цветками, собранными в корзинки) (Илличевский, 1956).

К. Huelber и др. (2006) показали, что низкие температуры и короткий вегетационный период на снежных участках, расположенных на большой высоте в горах, сдерживают жизненные циклы и размножение видов. Зимнее количество осадков и температура – главные факторы, определяющие длину вегетационного сезона. Выявлено, что начало репродуктивного развития прямо не зависело от дат стаивания снега, но, наоборот, зависело от общей поступающей энергии.

Исследования в горах Японии показали наличие положительных корреляций между временем цветения растений и завязыванием плодов у них в естественных условиях. Закрытие растений сеткой и ручное опыление показали, что очень малое число завязавшихся плодов в начале цветения связано с недостатком пыльцы, в то время как поздноцветущие виды имели тенденцию к большему числу завязанных плодов при незначительном недостатке пыльцы. Такая сезонная структура отражает изменения в сезонной активности насекомых опылителей, которые сильно подвержены влиянию окружающей температуры (Kudo, Suzuki, 2002).

М. Агтоуо и др. (1981) сравнивая фенологическое поведение растений и общую фенологическую структуру сообществ, выделили 9 категорий фенологического поведения и их высотное распределение. Процентное отношение видов с летним покоем (отмирающих до наступления зимы) достигает максимума на высоте 2320 м н.у.м. (>75% всех видов), и, в общем, уменьшается с высотой. Летнезеленых видов представлено больше на северных склонах, чем на южных склонах. Цветение у некоторых видов начиналось до таяния снега и продолжалось до осени. Пик цветения совпадал с периодом максимальной температуры на низких высотах, но смещался на время после этого периода на больших высотах и на южных склонах.

Возраст и фаза развития растений оказывают большое влияние на их поедаемость. Выяснено, что охотнее поедаются молодые растения, что объясняется нежностью, сочностью побегов и обилием содержания в них легкорастворимых углеводов. Степень использования травостоя животными зависит от фазы роста основных доминирующих растений. Так, злаковые сеяные травостои в фазе кушения–выхода в трубку используются

на 85–90%, в начале колошения на 50–60% и в фазе полного цветения менее чем на 50%. В зависимости от стадии: кушение или колошение колеблется содержание различных аминокислот у злаков. Наибольшее содержание аминокислот у злаковых трав наблюдается в начале роста, у бобовых в фазе бутонизация. При более позднем скашивании трав (в фазе полного цветения–начало образования семян) ухудшаются их кормовые достоинства. Так, если у злаков при скашивании в фазе выхода в трубку содержится около 0,8 кормовых единиц, то при уборке в фазе полного цветения – только 0,50–0,55 (Алтунин, 1986).

Содержание запасных углеводов у многолетних луговых злаков подвержено значительным колебаниям и в течение вегетационного периода, и по годам в связи с возрастом растения. Изменения в содержании запасных углеводов в течение вегетационного периода по фенофазам у всех исследуемых луговых злаков в основном происходит однотипно. Содержание запасных углеводов в подземных органах, корнях и корневищах имеет два периода подъема: в период весеннего кушения и в период цветения и плодоношения. Период колошения характеризуется значительным снижением количества запасных углеводов в подземных органах. Депрессия в содержании запасных углеводов отмечается также в фазу отмирания. Ход изменений в содержании углеводов в укороченных междоузлиях повторяет ход изменений в подземных органах. Количество запасных углеводов в наземных органах значительно падает, начиная с фазы цветения и плодоношения, т.е. в схеме обнаруживает поведение, обратное подземным органам. Подтверждается ранее высказанное положение о том, что при сенокосном использовании скашивание в фазу цветения создает более благоприятный режим запасных веществ в растении по сравнению с фазой колошения (Смелов, Морозов, 1939).

В двухлетних исследованиях А.М. Семеновой (1939) на субальпийских лугах в Осетии показано, что, несмотря на резкую разницу температурных условия, а также условий увлажнения, особенно резкой разницы в сроках наступления определенной фазы развития растений не наблюдалось. Большинство растений цвело и плодоносило в оба года почти в одни и те же сроки. Наилучшим моментом для покоса является период, когда доцветают и имеют молочную зрелость основные злаки. В это время на лугах можно собирать наибольшую и наилучшую по своим кормовым качествам массу сена, так как позднее растения засыхают и теряют свои кормовые достоинства.

Приведенные выше данные показывают, что многие вопросы экологии цветения и опыления растений остаются малоизученными и требуют дальнейшей разработки. На сегодняшний день не охвачены многие аспекты антэкологии, поэтому антэкологические исследования остаются актуальными и на сегодняшний день.

ГЛАВА 2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Географическое положение

Тебердинский государственный биосферный заповедник расположен на северном макросклоне западного Кавказа на территории Карачаевского района Карачаево-Черкесской республики (Россия) (рис. 1). Площадь территории заповедника составляет около 850 км². Основная часть заповедника находится в верхнем течении р. Теберда между 41°35' и 41°55' в.д., 43°13' и 43°28' с.ш. (Onipchenko, 2002). Около 83% площади заповедника лежит выше 2000 м над уровнем моря.

Исследования гераниево-копеечниковых лугов проводили на стационарных участках альпийских фитоценозов, которые располагаются на северо-восточных отрогах г. Малая Хатипара на высоте 2750 м н.у.м. Географические координаты стационара – 43°27' с.ш., 41°41' в.д. Хребет Хатипара принадлежит к северным отрогам Бокового хребта в системе Большого Кавказа. Район наших работ удален от Главного Кавказского хребта на 22 км в северном направлении.

2.2. Рельеф и геология

Основная часть заповедника представлена высокогорьями. Рельеф заповедника сильно расчленен и является типичным для высокогорного ландшафта северного склона Кавказа. На юге расположен Главный Кавказский хребет, на востоке тянется Даутско-Тебердинский водораздел, на западе – Аксауто-Тебердинский водораздел. От западного водораздела отходят Азгекский и Бадукский хребты. На севере заповедник ограничен реками Муха и Джамагат (Тушинский, 1957).

Основную роль в создании современного рельефа территории заповедника сыграли три главных фактора: особенности геологического строения (тектоника и литология), древнее оледенение, водная и снеговая эрозия (Тушинский, 1957).

По характеру рельефа территорию заповедника можно разделить на две области: высокогорную и среднегорную. Высокогорная область отличается резко выраженным рельефом, крутыми склонами и острыми пиками, а также обилием скал и большим скоплением осыпей и россыпей. В связи с усиленным выветриванием растительность и почвенный покров здесь развиты незначительно. Среднегорная область характеризуется более мягкими чертами рельефа, различной крутизной склонов, редким выходом горных пород на поверхность и слабым развитием осыпей. Выветривание здесь идет медленнее, и вынос

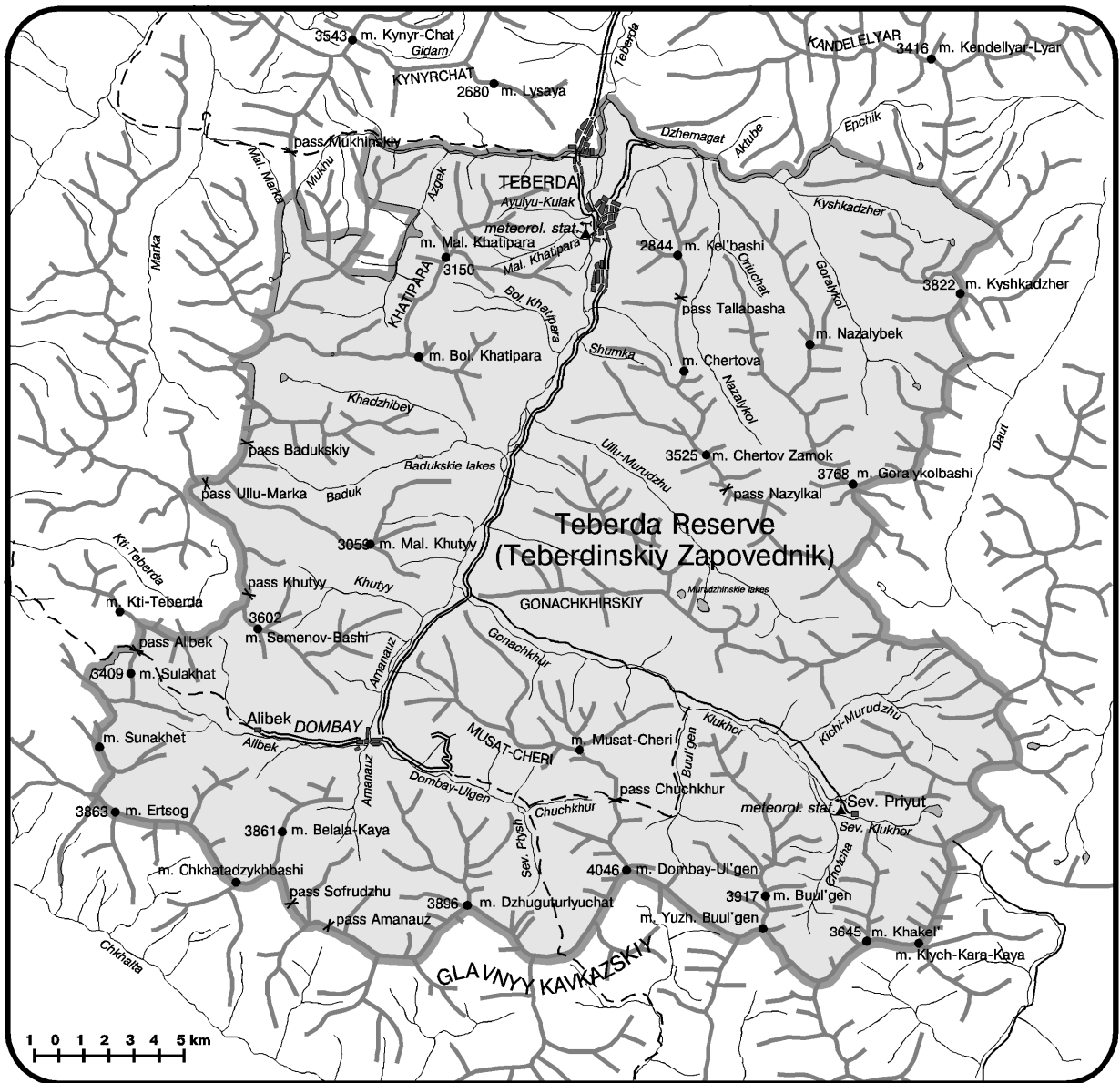


Рис. 1. Карта района исследования

его продуктов ослаблен. В этой зоне склоны долин в верхней части обычно бывают выпуклые, а в нижней части вогнутые. Большинство склонов имеет выпукло-ступенчатую форму.

В Тебердинском заповеднике распространены только силикатные горные породы (Тушинский, 1957). Геологическое строение территории заповедника определяется наличием четырех литологических зон, вытянутых в широтном направлении параллельно водораздельной линии Главного хребта: 1 – зона докембрийских серых биотитовых гранитов, 2 – зона докембрийских кристаллических и глинистых нижнеюрских сланцев, 3 – зона древних осадочных горных пород – палеозойских хлоритовых сланцев, пермских песчаников и конгломератов и 4 – зона амфиболитовых сланцев, гнейсов с интрузиями и включениями диабазов.

Особенности геологического строения территории заповедника определяют характер почвообразующих пород. Слабая подверженность пород к выветриванию определяет небольшую мощность почвенного профиля, высокую щебнистость почв и слабую окатанность каменистых включений. Основной почвообразующей породой является кора выветривания гранитов и метаморфических пород, а в поймах рек и на террасах – аллювиальные и моренные отложения (Тушинский, 1957). Значительную площадь территории заповедника занимают ледники общей площадью 74,3 м².

2.3. Гидрография

Реки Тебердинского заповедника питаются ледниками и снежниками Главного хребта. Река Аманауз берет начало от Аманаузского ледника и течет на север. На Домбайской поляне в Аманауз слева вливается река Алибек, справа – река Домбай-Ульген. Севернее Домбайской поляны в Аманауз с запада впадает река Большой Хутый, с востока – река Гоначхир. Слияние Аманауза и Гоначхира образуют реку Теберду – главную реку Тебердинского заповедника. Кроме этих крупных рек, на склонах долин встречаются небольшие безымянные речки. На территории заповедника насчитывается до 50 озер карстового и моренного происхождения. Наиболее известны Бадукские, Муруджинские, Азгекские, Клухорские озера и озеро Кара-Кель (Серебряков, 1957).

2.4. Климат

Климат в районе исследования соответствует горному климату умеренной зоны (тип X (VI) по Walter et al., 1975, цит. по Onipchenko, 2002). Он формируется под воздействием двух основных факторов: высоты над уровнем моря и удаленности от Главного Кавказского хребта (южная граница заповедника). Основные воздушные массы приносятся южными ветрами с Черного моря. Преобладание южных ветров обуславливает слабое накопление снега на южных наветренных склонах и сильное накопление снега на подветренных северных склонах (Onipchenko, 2002).

Ближайшая к территории стационара гидрометеостанция – "Теберда" – расположена на высоте 1328 м н.у.м. (43°27' с.ш., 41°44' в.д.). Среднегодовая температура по наблюдениям с 1960 по 2004 гг. составляет +6,7°С, а годовая сумма осадков – 782,2 мм. Максимальные средние температуры наблюдаются в июле и августе, а минимальные – в январе. Максимальное количество осадков выпадает в июне, а минимальное – в феврале.

В целом, в долине реки Аманауз – Теберда падение температуры составляет в среднем $+0,85^{\circ}\text{C}$ на 100 м высоты, а иногда наблюдается инверсия температур (Полтараус, 1972).

Характеристика климата на территории стационара приводится в соответствии с данными В.Г. Онипченко и В.В. Онищенко (1986).

Климат альпийского пояса гребня Малая Хатипара характеризуется низкими температурами, когда среднегодовая температура составляет $+1,2^{\circ}\text{C}$, и большим количеством осадков, в среднем 1400 мм в год. В летние месяцы влажность воздуха составляет в среднем 79%, и около четырех часов в день держится 100% влажность. Инсоляция на уровне почвы составляет около половины от потенциальной из-за облачности.

Несмотря на значительное увлажнение (осадки превышают испаряемость), застоя воды не происходит в связи с хорошим дренажем и высокой испаряемостью, которая обусловлена низким атмосферным давлением, сильными ветрами и высокой инсоляцией. Боковой сток происходит на глубине, превышающей мощность почвенного профиля.

Наиболее теплые месяцы – июль и август, средние температуры воздуха которых равны $+7,9^{\circ}$ и $+8,3^{\circ}\text{C}$ соответственно. Устойчивый период с температурой выше $+10^{\circ}\text{C}$ отсутствует, хотя в отдельные дни среднесуточная температура может превышать $+15^{\circ}\text{C}$. Безморозный период также отсутствует, так как в каждом месяце могут случаться заморозки. Большая часть осадков выпадает в виде снега и града.

Во второй половине XX века климат на территории Кавказа изменялся. Так, например, в западном секторе Кавказа увеличивалась толщина снежного покрова в зимнее время (Китаев, 2003). В целом по Карачаево-Черкесской республике изменения климата были неоднородны и наиболее сильно выражены в горных районах. На территории ГМС "Теберда" с 1960 г. увеличивались средние температуры летних месяцев (июня, июля, августа) и максимальные температуры всех месяцев, кроме декабря. Среднегодовая минимальная температура и минимальные температуры апреля, мая и декабря, наоборот, уменьшались. Значимых трендов в количестве осадков выявлено не было, а общая влажность воздуха в июне и в июле снижалась. За период с 1980 г. значимые положительные линейные тренды были отмечены для средних температур августа и октября, для средних минимальных температур октября, а также для средних максимальных температур сентября и октября.

2.5. Почвы

По геологическому районированию Тебердинского заповедника (Тушинский, 1957) район работ относится к зоне распространения докембрийских биотитовых неравномерно-

зернистых гранитов и биотитовых сланцев. Горно-луговые почвы альпийского пояса северо-западного Кавказа имеют ряд признаков, характерных для всех горных почв. К таким свойствам относятся: малая мощность почвенного профиля, нарастание каменистости от верхнего к нижним горизонтам, большое содержание гумуса в верхних горизонтах, кислая реакция, ненасыщенность основаниями. Дифференциация горизонтов в горно-луговых почвах выражена слабо, переход между ними постепенный (Гришина и др., 1993).

В составе биотитовых сланцев абсолютно преобладает биотит с элементами хлоритизации (до 45%) и кварц (до 40%). Полевые шпаты (до 10%) представлены кислыми плагиоклазами и микроклином. В небольшом количестве присутствует клиноцоезит, гранат, хлорит и мусковит. Интенсивное выветривание породы идёт по биотиту и полевым шпатам (Гришина и др., 1993).

Исследования микробиологической активности почв (Степанов, Онипченко, 1989) показали, что интенсивность дыхания, азотфиксации и денитрификации в горно-луговых альпийских почвах в целом высока.

2.6. Растительность

Краткая характеристика растительности Тебердинского заповедника приведена по V.G. Onipchenko (2002).

На территории Тебердинского заповедника представлено четыре основных пояса растительности: лесной, субальпийский, альпийский и субнивальный (Onipchenko, 2002). Леса занимают около 34% от площади заповедника, наиболее распространенными породами являются *Pinus sylvestris*, *Betula litwinowii*, *Abies nordmanniana*, *Picea orientalis* и *Fagus orientalis*. Климатическая граница леса находится на высоте 2500–2600 м н.у.м., однако в действительности она проходит на меньшей высоте (2200–2350 м н.у.м.).

Субальпийский пояс находится в районе верхней границы леса и выше. От альпийского пояса субальпийский пояс отличается тем, что в отрицательных элементах рельефа в нем развиваются не низкотравные альпийские ковры, а субальпийское высокотравье класса *Mulgedio-Aconitetea*. В верхней части этого пояса распространены субальпийские вейниковые луга ассоциации *Betonici macranthae-Calamagrostietum arundinaceae* Onipchenko, 2002, класс *Mulgedio-Aconitetea*. Они расположены на высоте 2250 до 2650 м н.у.м. и в основном занимают склоны южной экспозиции.

Субальпийские луга – это достаточно продуктивные сообщества, проективное покрытие которых составляет в среднем 84% (Onipchenko, 2002). На типичных

вейниковых лугах одним из доминантов является *Calamagrostis arundinacea*, также часто встречаются *Anthoxanthum odoratum*, *Silene vulgaris*, *Anemone narcissiflora*, *Deschampsia flexuosa*, *Betonica macrantha*, *Vupleurum falcatum* и другие виды. Ряд видов характерен и для вышерасположенных пестроовсяницевых лугов: *Leontodon hispidus*, *Myosotis alpestris*, *Festuca varia* и *Campanula collina*.

В собственно альпийском поясе выделяются следующие типы растительности: скально-осыпная, ковры, пустоши, луга, кустарниковые стланики, высокогорные болота (Воробьева, 1977).

Скально-осыпная растительность альпийского пояса Тебердинского заповедника представлена сообществами, приуроченными к субстратам в разной степени нестабильным (осыпям, россыпям, галечникам), и сообществами, приуроченными к скальным обнажениям (Onipchenko, 2002). На влажных осыпях и галечниках альпийского пояса проективное покрытие растений составляет от 5 до 80%, в зависимости от каменистости субстрата, а покрытие мхов может достигать 5–10%. В этих сообществах встречаются виды, характерные для нарушенных местообитаний (*Matricaria caucasica*, *Oxyria digina*, *Saxifraga sibirica*, *Minuartia imbricata*), для альпийских ковров (*Sibbaldia procumbens*, *Gnaphalium supinum*, *Carex pyrenaica*, *Hyalopoa pontica*) и для альпийских лугов (*Leontodon hispidus*, *Anthoxanthum odoratum*, *Phleum alpinum*). Скальная растительность в альпийском поясе представлена сообществами с низким покрытием (от 2 до 20%). Здесь встречаются скальные (*Astragalus levieri*, *Alopecurus glacialis*, *Jurinea coronopifolia*) и луговые виды (*Festuca brunnescens*, *Ranunculus oreiphilus*).

На выпуклых элементах рельефа – наветренных гребнях и склонах с наиболее контрастными температурными условиями, – развиваются **альпийские лишайниковые пустоши**. В этих низкопродуктивных сообществах доминируют кустистые лишайники и низкий травостой высотой до 10 см. Они широко распространены на Кавказе, а на северо-западном Кавказе они наиболее характерны для высот 2500–2800 м над уровнем моря, однако по холодным долинам могут спускаться до 2000 м и подниматься свыше 3000 м по пологим склонам, по мере подъема вверх сменяясь несомкнутыми осыпными группировками растений.

Альпийские лишайниковые пустоши Тебердинского заповедника относятся к классу альпийских пустошей *Juncetea trifidi* Hadac 1946, порядку *Caricetalia curvulae* Braun-Blanquet in Braun-Blanquet & Jenny 1926, союзу *Anemonion speciosae* Minaeva ex Onipchenko 2002 и ассоциации ***Pediculari comosae-Eritrichietum caucasici*** Minaeva et Onipchenko 2002. Диагностические виды этой ассоциации – *Gentiana pyrenaica*, *Carum caucasicum*, *Vaccinium vitis-idaea* и *Rhizidium rugosum* (Onipchenko, 2002).

Участки альпийских лишайниковых пустошей приурочены к местам с маломощным снежным покровом, под которым почва сильно промерзает зимой, что препятствует активной жизнедеятельности сосудистых растений. На южных склонах зимой могут образовываться проталины. Общая продолжительность вегетационного периода для растений пустошей составляет около пяти месяцев, начинаясь после оттаивания верхнего слоя почвы в конце апреля–мае и заканчиваясь при промерзании почвы в середине октября (Гришина и др., 1986).

На склонах с небольшим (0,5–1,5 м) или значительным (2–4 м) снегонакоплением располагаются **пестроовсяницевые альпийские луга**. Пестроовсяницевые луга – продуктивные сообщества с доминированием плотнодерновинных злаков *Festuca varia* и *Nardus stricta*, которые широко распространены на Кавказе в субальпийском и альпийском поясе гор (Гроссгейм, 1948; Гулисашвили и др., 1975; Воробьева, 1977). Они приурочены обычно к склонам различной крутизны южной и восточной экспозиции с незначительным снегонакоплением в зимнее время с мощностью снега 0,5–1,5 м, который сходит в конце мая–июне.

Пестроовсяницевые луга относятся к классу альпийских лугов *Calluno-Ulicetea* Braun-Blanquet & Tüxen ex Klika & Hadac 1994, порядку *Nardetalia* Oberd ex Preising 1949, союзу *Violo altaicae-Festucion variae* Onipchenko 2002 и ассоциации *Violo altaicae-Festucetum variae* Rabotnova & Onipchenko 2002. Диагностическими видами этой ассоциации являются *Scorzonera cana*, *Silene saxatilis* и *Viola altaica*, а также виды, обычные на пустошах – *Carex umbrosa*, *Alchemilla caucasica*, *Helictotrichon versicolor* и *Minuartia circassica*.

Среди пестроовсяницевых лугов выделяют три субассоциации (Onipchenko, 2002). Типичные луга (*V.a.-F.v. typicum*) в основном занимают южные склоны средней крутизны. Диагностическими видами их являются *Cladonia mitis*, *Gentiana pyrenaica*, *Minuartia aizoides* и *Sibbaldia procumbens*, а доминируют одновременно *Festuca varia* и *Nardus stricta*. Пестроовсяницевые луга, где *Nardus stricta* отсутствует (*V.a.-F.v. geranietosum renardii*), занимают более крутые склоны южной экспозиции. Их диагностические виды – *Geranium renardii*, *Aetheopappus vvedenskii*, *Sedum tenellum*, *Centaurea cheirantifolia* и *Alyssum murale*). Белоусники (*V.a.-F.v. nardetosum*) представляют собой низкотравные сообщества, формирующиеся в результате стравливания исходных пестроовсяницевых лугов. Диагностические виды ассоциации там присутствуют, но возрастает роль *Agrostis vinealis* и мхов (*Dicranum scoparium* и *Barbilophozia lycopodioides*).

Там, где накопление снега значительнее, формируются **гераниево-копеечниковые луга** – высокопродуктивные сообщества с доминированием представителей разнотравья *Geranium gymnocaulon* и *Hedysarum caucasicum*.

Эти фитоценозы занимают нижние части склонов и небольшие западины со значительной аккумуляцией снега (2–3 м). Снег сходит в конце июня или начале июля, вегетационный сезон продолжается 2,5–3 месяца (Onipchenko, 1994). Кроме главных доминантов этого типа сообщества (*Hedysarum caucasicum* и *Geranium gymnocaulon*), здесь велико участие *Anthoxanthum odoratum*, *Festuca brunnescens*, *Deschampsia flexuosa*, *Nardus stricta* и *Phleum alpinum* (Аксенова, Онипченко, 1998).

Средняя флористическая насыщенность гераниево-копеечниковых лугов составляет 19,5 видов на 1 м². Этот показатель средний по сравнению с другими сообществами (альпийские лишайниковые пустоши – 25 видов, пестроовсяницевые луга – 24,4 вида, альпийские ковры – 11,3 вида на 1 м²) (Onipchenko, 1994). Гераниево-копеечниковые луга имеют наибольшую годовую продукцию среди исследованных сообществ альпийского пояса (около 550 г/м²).

Гераниево-копеечниковые луга относятся к ассоциации *Hedysaro caucasicae-Geranietum gymnocauli* (Onipchenko, 2002).

Западины и днища цирков с обильным снегонакоплением зимой занимают **альпийские ковры**. Они как особый тип высокогорной растительности Кавказа описываются в работах многих исследователей этого региона: А.А. Гроссгейм и П.Д. Ярошенко (1929), Н.А. Буш (1936), Р.А. Еленевский (1939), А.А. Колаковский (1940), А.А. Федоров (1942, 1945), А.А. Гроссгейм (1948), А.Г. Долуханов, М.Ф. Сахокия, А.Л. Харадзе (1941), И.И. Тумаджанов (1953), Р.М. Микеладзе (1960) и др. Наиболее детально ковры изучены в высокогорьях Армении С.Г. Нариняном (1948, 1959а, 1959б, 1962, 1967).

Впервые термин "альпийские ковры" в отношении высокогорной растительности Кавказа ввел в науку Н.А. Буш (1897, цит. по Наринян, 1962). По мнению С.Г. Нариняна (1962, 1967), Н.А. Буш неправильно отождествлял альпийские ковры Кавказа с маттами (matten), характерными для швейцарских Альп. Обобщая литературные данные многих отечественных и зарубежных авторов, С.Г. Наринян (1962, 1967) отмечает, что альпийские ковры Кавказа не имеют ничего общего с маттами Альп и вообще с понятием маттов европейских авторов.

Более отчетливо выделяют ковры от луговых фитоценозов альпийского пояса Кавказа А.А. Гроссгейм и П.Д. Ярошенко (1929). Согласно этим авторам, первым

признаком, отличающим ковры от лугов и степей, является крайне низкий травостой (высотой в среднем около 3 см), вследствие чего отпадает расчленение сообщества на настоящие ярусы. Даже присутствующие обычно в этих сообществах мхи, часто с примесью лишайников, не образуют отдельного низкого яруса, располагаясь обыкновенно на уровне всей массы травостоя.

В травостое ковров злаки играют небольшую роль, и господство принадлежит двудольным. В соответствии с этим, ковры задернены слабо; осоково-злаковое задернение носит, в общем, диффузный характер, здесь часто более или менее резко намечается чередование сильнее и слабее задерненных мест. Плотнокустовые злаки играют здесь такую же небольшую роль, как и на мезофитном субальпийском лугу, или еще меньшую. Однако, имея лишь очень слабое осоково-злаковое задернение, ковры, тем не менее, обладают способностью создавать плотный травостой, сильно скрепляющий поверхностный слой почвы. Это достигается как с помощью корневых систем многих двудольных растений, которые сидят в земле очень крепко, так и особенного характера роста их побегов, которые густо разветвляются, создавая подобия настоящего дерна злаков (Гроссгейм, Ярошенко, 1929).

По мнению А.А. Гроссгейма (1948) альпийские ковры должны быть отнесены к пустошным лугам (с примесью психрофильного разнотравья). Как и большинство исследователей, автор отмечает, что характерный для луга процесс дернообразования обусловлен здесь видами разнотравья, а не злаками и осоками. Альпийские ковры, весьма разнообразные по своему составу, образуют в различных районах Кавказа большое количество ассоциаций, малоизученных и трудно сводимых в какую-либо единую схему.

Типичные сообщества ковров развиваются на мелкоземах и являются плотно сомкнутыми, но некоторые варианты ковров приурочены к участкам со щебнистой почвой, их травостой становится менее плотным; такие ковры представляют уже переход к типу скально-осыпной растительности и являются более ксерофитными вариантами. Другую крайность представляют ковры, развивающиеся в понижениях рельефа с большим обеспечением влагой; здесь появляются свои особые более гигрофитные варианты ковров. Большое влияние на состав и структуру ковров оказывает также характер почвообразующей породы: на известняковых хребтах ковры довольно резко отличаются по составу и изобилуют редкими эндемичными видами (Гроссгейм, 1948).

Ассоциации альпийских ковров на мелкоземных склонах весьма разнообразны. Очень обычна ассоциация, в которой большую роль играет *Taraxacum stevenii* в сообществе с *Potentilla crantzii*, *Carex pyrenaica*, *Alchemilla* spp. и др. Еще более

распространена группа колокольчиковых ковров, в которых доминирует *Campanula tridentata*. Встречаются ковры, образованные своеобразной, сильно дернистой *Minuartia aizoides*, также в сопровождении манжеток, *Taraxacum stevenii*, *Veronica gentianoides* и других видов растений (Гроссгейм, 1948).

При определении настоящих ковров, по мнению С.Г. Нариняна (1962), кроме степени участия злаков и осок, большое значение имеет и степень доминирования ковровых разнотравных видов. Настоящие ковры изменяются от полидоминантных переходных форм к малодоминантным группировкам, которые в данных условиях являются как бы "климаксом", или, вернее, субклимаксом, ибо в высокогорных условиях антропогенные сукцессии протекают сравнительно быстро под воздействием выпаса.

Более детальную характеристику ковров Кавказа дали А.Л. Тахтаджян (1941) и А.А. Федоров (1942), считавшие ковры растительными сообществами, обладающими целым рядом признаков, резко отличающих их от лугов и всех других типов и формаций травяной растительности. Согласно этим авторам, альпийский ковер состоит из миниатюрных, приземистых растений, образующих густые, прижатые к почве розетки листьев или обладающих так называемым "шпалерным" ростом. Стебли, если они вертикальные, до крайних пределов укорочены, междоузлья уменьшены, листья плотно собраны у основания стеблей, а если стебли более или менее длинные, то стелются, прижимаясь к поверхности почвы. Почти все компоненты альпийского ковра – многолетние растения, лишь очень редко встречаются однолетники.

По мнению А.А. Федорова (1942), наиболее характерной особенностью альпийских ковров является почти полное совпадение фаз вегетации у всех видов растений, входящих в состав сообщества, при необычайной краткости вегетационного периода.

Е.В. Шифферс (1953) под коврами подразумевает альпийские разнотравные сообщества с небольшим участием осок и злаков. По описанию автора, в местах длительного залегания снега, как в альпийском, так и в субальпийском поясе, встречаются небольшие участки по несколько десятков или сотен метров, занятые сообществом мелких растений, быстро развивающихся за короткий период освобождения этих участков от снега или талой воды. Это – приснежные луговинки или снежники. Самой распространенной среди таких приснежных формаций, встречающихся от Кавказского заповедника на западе до горного Дагестана на востоке, является одуванчиковая с эдификатором *Taraxacum stevenii*. Рядом с ними на западе встречаются также приснежные луговинки с преобладанием мелкого злака с короткими ползучими побегами – *Colpodium ponticum* (= *Hyalopoa pontica*).

Альпийские ковры по территории Тебердинского заповедника больших пространств не занимают, а встречаются лишь небольшими участками. Детально рассмотрены и выделены Ф.М. Воробьевой (1977) в Тебердинском заповеднике следующие типы ковров: колокольчиковые, сиббальдиевые, лютиковые, клеверные, тминные. Из них клеверные ковры (с доминированием *Trifolium polyphyllum*) по своим экологическим особенностям и флористическому составу представляют варианты альпийских пустошей и отнесение их к коврам по формальным критериям вряд ли целесообразно.

По системе флористической классификации высокогорные ковровые сообщества долгоснежных местообитаний относят к классу *Salicetea herbaceae* Br.-Bl. 1948 (Braun-Blanquet, 1975; Dierssen, 1984; Sandra et al., 1988). В ходе комплексных исследований альпийских фитоценозов Тебердинского заповедника было собрано значительное количество геоботанических описаний сообществ этого класса (Онипченко и др., 1992). Среди диагностических видов класса встречаются *Gnaphalium supinum*, *Sibbaldia procumbens*, *Cerastium cerastoides*, *Polytrichum sexangulare*, *Kiaeria starkei*, а к диагностическим видам порядка относятся *Taraxacum stevenii*, *Sedum tenellum*, *Hyalopoa pontica*. Рассматриваемый порядок служит географическим викариатом к европейскому *Salicetalia herbaceae* Br.-Bl. 1926. Большинство диагностических видов этого класса встречаются и на Кавказе: *Gnaphalium supinum*, *Sibbaldia procumbens*, *Polytrichum sexangulare*, *Cerastium cerastoides*, *Kiaeria starkei*. Среди них только два первых вида могут доминировать в изученных сообществах Тебердинского заповедника.

На северных подветренных склонах в субальпийском и альпийском поясах на высотах 2150–2700 м н.у.м. развиваются **рододендроновые стланики**. Эти сообщества богаты во флористическом отношении, а проективное покрытие сосудистых растений варьируется от 30 до 95% (в среднем 76%). Также значительно участие мохообразных (в среднем 27%). В рододендроновых стланиках доминирует *Rhododendron caucasicum*, а многие виды, характерные для этих сообществ, обычны для бореальных лесов, например, *Vaccinium myrtillus*, *Solidago virgaurea*, *Chamaenerion angustifolium* (Onipchenko, 2002).

На склонах других экспозиций формируются **можжевеловые стланики**. Как правило, они не занимают больших площадей, а глубина снежного покрова соответствует высоте *Juniperus communis*. В состав можжевеловых стлаников входят такие виды, как *Seseli alpinum*, *Aconitum nasutum*, *Senecio aurantiacus*, а также обычные виды альпийского пояса *Campanula collina*, *Festuca varia*, *Betonica macrantha*, *Bromus variegatus* (Onipchenko, 2002).

Вдоль пойм небольших речек и ручьев по днищам троговых долин встречаются **высокогорные болота** и **заболоченные луга**. Они занимают небольшие площади, но очень обычны в альпийском поясе. На альпийских болотах большую роль играют мхи, их проективное покрытие в среднем составляет 55% и сравнимо с покрытием сосудистых растений, среди которых обычны *Carex nigra*, *Nardus stricta*, *Primula auriculata*, *Cirsium simplex*, *Deschampsia caespitosa* и *Pedicularis nordmanniana* (Onipchenko, 2002). Вдоль холодных ручьев и потоков, образующихся в результате таяния снежников и ледников, располагаются сообщества с доминированием зеленых мхов, проективное покрытие которых варьирует от 15 до 70%. Покрытие сосудистых растений составляет от 10 до 60% (в среднем 27%). Для этих сообществ характерны виды *Cardamine uliginosa*, *Cerastium cerastioides*, *Hyalopoa pontica*, *Epilobium algidum*, *Saxifraga sibirica* (Onipchenko, 2002).

ГЛАВА 3. ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В качестве объектов исследования были выбраны 43 вида растений (из них 13 анемофилов, 30 энтомофилов), наиболее характерных для альпийских сообществ Тебердинского заповедника (табл. 1).

Латинские названия приведены по "Флоре Тебердинского заповедника" (Воробьева, Онипченко, 2001).

3.1. Ветроопыляемые растения

Agrostis vinealis Schreb. (*A. tenuifolia* Vieb., incl. *A. planifolia* C. Koch.) – полевица виноградная (Приложение 3, рис. 44, б). Растение многолетнее, от рыхлодерновинного до корневищного, высотой 20–40 см, пучковато-ветвистое с тонкими, обычно прямыми, стеблями. Все листья щетиновидно-свернутые, без кия, 1–3 мм шириной; верхняя поверхность листьев ребристая, шершавая. Язычок относительно большой, до 2–3 мм длиной. Метелка сжатая, узкая, 5–12 см длиной с короткими шероховатыми веточками. Колосковые чешуи около 2 мм длиной, почти одинаковые. Нижняя цветковая чешуя безостая или с короткой остью. Полевица приурочена к лугам в лесном, субальпийском и альпийском поясах. Встречается повсеместно, местами обильно. Данный вид встречается на высотах 1300–3100 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009). Вид приурочен к альпийским лишайниковым пустошам. По данным Н.В. Любезновой (2004) *A. vinealis* – короткорневищный многолетник. Образует скученные дерновинки, относительно недолговечные раметы, занимает освободившиеся участки сообщества с помощью подземных столонов. Средняя численность побегов на альпийских лишайниковых пустошах составляет 7 побегов/м² (Елумеева, 2005).

Anthoxanthum odoratum L. (incl. *A. alpinum* A. et D. Löve) – душистый колосок обыкновенный (Приложение 3, рис. 44, а). Многолетнее растение, от рыхлодерновинного до короткорневищного, высотой 10–50 см. Все части растения имеют слабый запах кумарина. Стебли олиственные, голые, гладкие. Листья линейные, до 8 мм шириной, без кия, снизу голые, сверху опушенные; язычок короткий, до 2 мм длиной. Колосовидное соцветие 2–6 см длиной, ости верхних колосковых чешуй до 10 мм длиной. Произрастает на альпийских и субальпийских лугах, повсеместно. Этот вид приурочен к высотам 1600–3100 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009). Обладает активным семенным возобновлением (Herben et al, 1993). Прорастание семян неодновременное, большая часть прорастает весной – в начале лета. Закладка соцветий происходит осенью

Таблица 1. Список исследованных видов

Латинское наименование вида	Русское наименование вида	Тип опыления
<i>Agrostis vinealis</i> Schreb.	Полевица винградная	Ветроопыление
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	Душистый колосок обыкновенный	
<i>Bromus variegatus</i> Bieb.	Костер пестрый	
<i>Catabrosella variegata</i> (Boiss.) Tzvel.	Катаброзелла пестрая	
<i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) Nees	Луговик извилистый	
<i>Festuca brunnescens</i> (Tzvel.) Galushko	Овсяница коричневая	
<i>Festuca ovina</i> L.	Овсяница овечья	
<i>Festuca varia</i> Haenke	Овсяница пестрая	
<i>Helictotrichon versicolor</i> (Vill.) Pillger	Овсец пестрый	
<i>Hyalopoa pontica</i> (Bal.) Tzvel.	Чешуемятлик понтийский	
<i>Phleum alpinum</i> L.	Тимофеевка альпийская	
<i>Plantago atrata</i> Hoppe s.l.	Подорожник чернеющий	
<i>Rumex alpestris</i> Jacq.	Щавель приальпийский	
<i>Ajuga orientalis</i> L.	Живучка восточная	
<i>Anemone speciosa</i> Adams ex G. Pritz.	Ветреница видная	
<i>Arenaria lychnidea</i> Bieb.	Песчанка горицветная	
<i>Aster alpinus</i> L.	Астра альпийская	
<i>Campanula collina</i> Sims	Колокольчик холмовой	
<i>Campanula tridentata</i> Schreb.	Колокольчик трехзубчатый	
<i>Carum caucasicum</i> (Bieb.) Boiss.	Тмин кавказский	
<i>Corydalis conorrhiza</i> Ledeb.	Хохлатка коническкорневая	
<i>Draba hispida</i> Willd.	Крупка щетинистая	
<i>Erigeron alpinus</i> L.	Мелколепестник альпийский	
<i>Erigeron caucasicus</i> Stev.	Мелколепестник кавказский	
<i>Euphrasia ossica</i> Juz.	Очанка осетинская	
<i>Geranium gymnocaulon</i> DC.	Герань голостебельная	
<i>Hedysarum caucasicum</i> Bieb.	Копеечник кавказский	
<i>Leontodon hispidus</i> L.	Кульбаба щетинистая	
<i>Matricaria caucasica</i> (Willd.) Poir.	Ромашка кавказская	
<i>Minuartia circassica</i> (Albov) Woronow	Минуарция черкесская	
<i>Oxytropis kubanensis</i> Leskov	Остролодочник кубанский	
<i>Pedicularis comosa</i> L. s.l.	Мытник обычный	
<i>Pedicularis condensata</i> Bieb.	Мытник сжатый	
<i>Pedicularis nordmanniana</i> Bunge	Мытник Нордмана	
<i>Pulsatilla aurea</i> (Somm. et Levier) Juz.	Прострел золотистый	
<i>Primula algida</i> Adams	Первоцвет холодный	
<i>Scorzonera cana</i> (C. A. Mey.) O. Hoffm.	Козелец седой	
<i>Sedum tenellum</i> Bieb.	Очиток тоненький	
<i>Senecio kolenatianus</i> C. A. Mey.	Крестовник Коленати	
<i>Sibbaldia procumbens</i> L.	Сиббальдия простертая	
<i>Thymus nummularius</i> Bieb. s.l.	Чабрец монетный	
<i>Trifolium polyphyllum</i> C. A. Mey.	Клевер многолистный	
<i>Veronica gentianoides</i> Vahl	Вероника горечавковидная	

(Любезнова, 2003). Семенная продуктивность – 25,4 семян на побег. Чаще всего встречается на склонах южной экспозиции, крутизной 25–34 градусов (Логвиненко, Онипченко, 1999; Онипченко и др., 1999).

Bromus variegatus Bieb. [*Bromopsis variegata* (Bieb.) Holub, *Zerna variegata* (Bieb.) Nevski, incl. *Bromus villosulus* Steud.] – костер пестрый (Приложение 3, рис. 47, а). Растение высотой 25–70 см, образует рыхлые дерновины. Влагалища замкнутые, цельные или распадающиеся на параллельные волокна, не сетчатые. Листья без кия, волосистые, особенно по краю, плоские, 4–5 мм шириной. Метелка длиной около 5–7 (11) см, прямостоячая, сильно сжатая, с короткими веточками. Колоски темно-фиолетово полосатые, с цветками в числе 5–7. Верхняя цветковая чешуя с прямой остью, 5–10 мм длиной. Встречается на субальпийских и альпийских лугах, иногда заходит в лесной пояс. Обитает на высотах 1450–3150 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009).

Catabrosella variegata (Boiss.) Tzvel. [*Colpodium variegatum* (Boiss.) Griseb.] – катаброзелла пестрая (Приложение 3, рис. 45, б). Растение высотой 15–40 см, образует рыхлые дерновины; основания стеблей густо окутаны старыми цельными влагалищами. Листья линейные, 3–5 мм шириной, голые, плоские или вдоль сложенные (килеватые). Язычок туповатый, короткий, значительно короче ширины листа. Метелка раскидистая, овально пирамидальная; нижние веточки ее после цветения вниз отогнутые. Колоски 2–4 цветковые, 3–5 мм длиной, цветковые чешуи внизу фиолетовые,верху золотистые. Нижняя цветковая чешуя вверху слегка тупо зубчатая, по жилкам и иногда между ними коротко-волосистая, реже совершенно голая. Произрастает в каменистых ложбинах, осыпях и приснежных лужайках в альпийском и субнивальном поясах в интервале высот 2200–3400 м н.у.м. Встречается повсеместно, рассеяно (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009) Средняя семенная продуктивность 30 семян/побег, средняя численность побегов 2 на м² (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Deschampsia flexuosa (L.) Nees [*Lerchenfeldia flexuosa* (L.) Schur, *Avenella flexuosa* (L.) Drej.] – луговик извилистый (Приложение 3, рис. 47, г). Растение высотой 15–60 см, образует рыхлый дерн за счет короткого корневища. Листья тонкие, щетиновидные, ярко-зеленые, мягкие. Метелка малоколосковая, раскидистая, 3–6 см длиной. Колоски 5–3 мм длиной, широкие. Второй цветок в цветке почти сидячий. Ость явственно коленчатая, отходит от основания чешуи, в 0,5 раза длиннее цветка. Распространен в верхней полосе сосновых лесов, среди зарослей рододендрона и можжевельника, на субальпийских и альпийских лугах на высотах 1800–3100 м н.у.м., повсеместно (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009).

Festuca brunnescens (Tzvel.) Galushko – овсяница коричневая (Приложение 3, рис. 45, в). Дерновинный злак 20–80 см высотой. Листья щетиновидные, сизые, жесткие. Генеративные побеги превышают листья в 2–4 раза. Произрастает на лугах от лесного до субнивального пояса в интервале высот 1400–3100 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009). Средняя семенная продуктивность 11 семян/побег, средняя численность побегов 43 на м² (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Festuca ovina L. [incl. *Festuca ruprechtii* (Boiss.) V. Krecz. Et Bobr.] – овсяница овечья (Приложение 3, рис. 45, г). Растение высотой 5–30 см, образует довольно плотные дерновины; стебли голые или шероховатые. Листья щетиновидные, сплюснuto-цилиндрические, жесткие, зеленые, около 0,5 мм в диаметре. Генеративные побеги не более чем в два раза превышают листья. Метелка продолговатая, 4–10 см длиной колоски 3–8 цветковые, 4–8 мм длиной, обычно зеленые. Нижняя цветковая чешуя с остью, меньше половины ее длины. Произрастает на луговых склонах в лесном, субальпийском и альпийском поясах на высотах 1350–3300 м н.у.м., повсеместно (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009). Средняя семенная продуктивность 4 семян/побег, средняя численность побегов 28 на м² (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Festuca varia Haenke (*Festuca woronowii* Hack.) – овсяница пестрая (Приложение 3, рис. 49, а). Растение высотой 40–100 см, образует крупные дерновины. Влагалища голые. Листья жесткие, около 0.7–1 мм в диаметре, вдоль завернутые, гладкие, длинные. Язычок по бокам без ушек. Метелка более или менее раскидистая, иногда поникающая, 5–10 см длиной. Колоски (4) 7–6 цветковые, 8–10 мм длиной, обычно с фиолетовым оттенком. Нижняя цветковая чешуя гладкая, заостренная или с очень коротенькой остью в 1 мм длиной. Распространена в альпийском и субальпийском поясах, повсеместно, преимущественно на склонах южного румба на высотах 1850–3100 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009; Токунова, 1938). Средняя семенная продуктивность 20 семян/побег, средняя численность побегов 50 на м² (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Helictotrichon versicolor (Vill.) Pillger [incl. *Helictotrichon adzhaticum* (Albov) Grossh., *Avenastrum adzhaticum* (Albov) Roshev.] – овсец пестрый (Приложение 3, рис. 44, в). Растение высотой 20–70 см, образует рыхлые дерновины с короткими ползучими побегами. Листья плоские, килеватые (с лодочкой), линейные, до 5–6 мм шириной, туповатые. Метелка удлиненная, до 20 см длиной. Колоски с 4–5 цветками, до 18–20 мм длиной. Колосковые чешуи зеленые или коричневые и блестящие. Приурочен к альпийским и субальпийским лугам. На щебнистых местах. Высота произрастания 1800–

3200 м н.у.м. Встречается повсеместно, иногда обильно (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009). Средняя семенная продуктивность – 9 семян/побег, средняя численность побегов – 6 побегов/м² (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Hyalopoa pontica (Bal.) Tzvel. [*Colpodium ponticum* (Bal.) Woronow] – чешуемятлик понтийский (Приложение 3, рис. 44, г). Высота 15–40 см. Корневищное растение с ползучими побегами. Листья 2–4 мм шириной, килеватые, реже вдоль сложенные. Язычок длинный, равен или превышает ширину листа. Метелка обычно однобокая, малоколосковая, пирамидальная, с тонкими, почти волосовидными веточками. Колоски 2–3–4 цветковые, 5–8 мм длиной, красновато- или коричневатого-фиолетовые; концы чешуй белоперепончатые. Нижняя цветковая чешуя темно-фиолетовая, наверху слегка зубчатая, внизу по жилкам волосистая. Морены ледников, каменистые ложбины и осыпи в субальпийском, альпийском и субнивальном поясах обычно на местах обильного снегонакопления на высотах 2100–3750 м н.у.м., распространен рассеянно (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009).

Phleum alpinum L. – тимофеевка альпийская (Приложение 3, рис. 45, а). Стебли высотой 10–60 см. Влагалище у верхнего стеблевого листа явственно вздутое. Листья гладкие или слегка шероховатые, голые, не килеватые, язычок очень короткий. Соцветие овальное или овально-продолговатое, длиной 4–10 см, шириной 8–15 мм, может закладываться в предыдущий сезон (Walton, 1982). Колоски обычно фиолетовые. Колосковые чешуи на спинке густо реснитчатые. Ости длинные, почти равные чешуе. Произрастает на моренах и каменистых местах субальпийского и альпийского поясов, лугов на высоте 1700–3100 м, повсеместно (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009). Средняя семенная продуктивность – 49 семян на побег, а средняя численность побегов – 7 на м² (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Plantago atrata Норре s.l. (incl. *Plantago saxatilis* Bieb.) – подорожник чернеющий (Приложение 3, рис. 51, а). Многолетнее растение. Листья линейные или линейно-ланцетные, заостренные, прижато и почти серебристо-волосистые. Цветочные стебли толстые, равны и превышают листья. Колос продолговатый, не очень густой. Прицветники яйцевидно-округлые, с травянистым килем и перепончатыми краями, реснитчатые, с тупым остроконечием. Чашечка перепончатая; доли ее яйцевидные, острые. Коробочка продолговатая, превышает чашечку. Произрастает на лугах и сухих склонах с хрящеватой почвой на высотах 1300–3000 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009).

Rumex alpestris Jacq. (*Rumex arifolius* All.) – щавель приальпийский (Приложение 3, рис. 51, в). Многолетнее растение. Стебли высотой 30–100 см высотой. Раструб цельный.

Нижние листья яйцевидные, при основании копьевидные, с коротко треугольными оттопыренными ушками; средние листья сидячие. Метелка рыхлая. Цветки обоеполые или однополые. Околоцветник 6-раздельный. Внутренние доли его разрастающиеся, охватывающие плод и остающиеся при плодах. Имеется 6 тычинок. Завязь и семянка трехгранные. Столбиков 3, с рыльцами в виде кисточек. Цветоножки с сочленением выше середины. Внутренние доли околоцветника сердцевидно-яйцевидные, 3,5 мм длиной, при основании с маленьким желвачком. Произрастает на альпийских и субальпийских лугах и луговых полянах лесного пояса на высоте 1360–3000 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009). Имеет дизъюнктивный ареал, участки которого приурочены к горным системам Евразии (Ареалы..., 1983).

3.2. Насекомоопыляемые растения

Ajuga orientalis L. – живучка восточная (Приложение 3, рис. 46, а). Мохнатое от белых или желтоватых шерстистых волосков растение без стелющихся побегов. Листья овальные или широкояйцевидные, крупнозубчатые или 3-5-надрезанные; прикорневые листья черешковые, прицветные – сидячие, стеблеобъемлющие, нередко морщинистые. Цветки голубые, собраны в ложные четырех- или многоцветковые мутовки в пазухах прицветных листьев, сходных со стеблевыми листьями. Трубка венчика скручена так, что ее нижняя губа находится наверху, верхняя губа его недоразвитая, едва заметная, на верхушке выемчатая или двулопастная. Нижняя губа трехлопастная, с крупной обратнойцевидной, выемчатой на верхушке средней лопастью. Плоды морщинистые. Обитает на субальпийских и альпийских лугах, сухих склонах на высотах 1600–2800 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009).

Anemone speciosa Adams ex G. Pritz. [*Anemonastrum speciosum* (Adams ex G. Pritz.) Galushko] – ветреница видная (Приложение 3, рис. 46, б). Многолетнее растение 10–25 см высотой с вертикальным корневищем. Цветки собраны в зонтиковидное соцветие. Чаше одиночные цветки 1,5–3 см в диаметре, листочки околоцветника на верхушке заостренные, ярко-желтые. Прикорневые листья многочисленные, стеблевые листья образуют мутовку из четырех листочков. Распространен на альпийских лугах, коврах, пустошах, в зарослях рододендрона кавказского, на свежих моренах на высотах 1850–3300 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009). Средняя семенная продуктивность составляет 7 семян на побег, а средняя численность побегов 16 на м² (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Arenaria lychnidea Vieb. [*Eremogone lychnidea* (Vieb.) Rupr.] – песчанка горичветная (Приложение 3, рис. 46, в). Многолетнее растение, образующее низкие густые

дерновинки. Стебли тонкие, около 10 (20) см высотой. Листья супротивные, зеленые, линейно-шиловидные, на бесплодных побегах 3–10 см длиной, на стеблевых – 2–2,5 см длиной, внешне похожие на листья узколистных злаков. Соцветие сжатое, немногочетковое 2–5 цветков, с железистыми веточками. Чашелистиков и лепестков по пять. Лепестки цельные. Тычинок 10. Чашелистики 4–5 мм длиной, яйцевидно-продолговатые, с широким кожистым краем. Лепестки продолговатые, в два раза длиннее чашечки. Обитает на скалах и щебнистых склонах, субальпийских и альпийских лугах на высотах 1800–3200 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009). Средняя семенная продуктивность 11 семян/побег, средняя численность побегов один на м² (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Aster alpinus L. – астра альпийская (Приложение 3, рис. 46, г). Многолетнее растение высотой 10–30 см, опушенное прижатыми густыми волосками. Стебли одиночные. Почти все листья в розетке, суженные в черешок, продолговатые, цельнокрайние, с 3 основными жилками. Корзинки одиночные, 3–5 см в диаметре. Краевые цветки ложноязычковые, фиолетовые, срединные – трубчатые, желтые. Листочки обертки ланцетные, по краю узкопленчатые, голые и опушенные. Семянки почти плоские, до 1,5 мм длиной, опушенные. Хохолок белый, вдвое длиннее семянки. Цветет летом. Произрастает на каменистых лугах и скалистых местах в субальпийском и альпийском поясах на высотах 1100–3200 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009).

Campanula collina Sims – колокольчик холмовой (Приложение 3, рис. 47, б). Растение с ползучим корневищем. Стебли прямые, неветвистые, 20–30 см высотой, иногда одноцветковые. Прикорневые листья продолговатые, тупые с сердцевидным основанием, стеблевые немногочисленные, с клиновидным основанием, все городчатые или городчато-зубчатые, опушенные. Цветки в конечной малоцветковой, слегка односторонней кисти, на более или менее длинных цветоножках. Доли чашечки ланцетные, в 3–4 раза короче венчика. Придатки очень коротенькие или их совсем нет. Венчик колокольчатый, интенсивно голубой или почти синий, голый, но в зеве бородатый. Обитает на субальпийских и альпийских лугах, каменистых местах и в сосновых лесах на высотах 1300–3200 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009).

Campanula tridentata Schreb. (incl. *Campanula biebersteiniana* Schult.) – колокольчик трехзубчатый (Приложение 3, рис. 43, в). Многолетнее растение высотой 5–12 см, листья на верхушке трехзубчатые, преимущественно в прикорневой розетке, стеблевые уменьшенные. Корневище короткое. Цветки одиночные, в углублениях между зубцами чашечки имеются отогнутые придатки. Венчик 3–4 см длиной, колокольчатый, голубой.

Коробочка вскрывается у основания. Произрастает на альпийских лугах, пустошах, коврах и осыпях на высотах 1450–3350 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009). Средняя семенная продуктивность 28 семян/побег, средняя численность побегов 22 на м² (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Carum caucasicum (Vieb.) Boiss. – тмин кавказский (Приложение 3, рис. 47, в). Многолетнее растение, с утолщенным корнем. Стебли восходящие, 5–20 см высотой, Нижние листья голые, в очертании продолговато-ланцетные, перисто-рассеченные, из 6–7 более или менее отделенных друг от друга сегментов, сегменты яйцевидные, более или менее глубоко рассеченные на островатые плоские дольки. Зонтики с 3–5 неравными лучами. Листочков оберток и оберточек по 5–6, линейных, иногда равных цветоножкам. Цветки белые. Лепестки обратное сердцевидные, на верхушке согнутые. Плод яйцевидный, иногда красноватый, с боков сильно сжатый. Распространен повсеместно на альпийских и субальпийских лугах, у снежников на высотах 2100–3750 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009). Средняя семенная продуктивность 39 семян/побег, средняя численность побегов 18 на м² (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Corydalis conorhiza Ledeb. – хохлатка коническородневая (Приложение 3, рис. 42, а). Многолетнее растение, 5–10 см. Клубень конический, коротко-многократно-раздельный. Листья в числе двух, овальные, двояко-тройственные, с продолговато-линейными тупыми дольками. Соцветие – конечная кисть, густая, 3–8 цветковая. Цветки обоеполые, зигоморфные. Прицветники яйцевидные или эллиптические, острые. Чашечка 2-листная, маленькая, рано опадающая; чашелистики 2–3 мм длиной. Венчик 15–20 мм длиной, розово-пурпуровый или фиолетовый; шпорец горизонтальный, тупой, на верхушке слегка изогнутый. Имеет четыре лепестка. Верхний из них с длинной шпорой, образует верхнюю губу, нижний при основании коротко-утолщенный, образует нижнюю губу, два боковые продолговатые, между собой одинаковые. Имеется две трехраздельные тычинки. Плод – стручковидная многосемянная коробочка. Распространена в альпийском поясе на коврах, осыпях, скалах, близ снежников на высотах 2300–3200 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009). Средняя семенная продуктивность 57 семян/побег, средняя численность побегов 14 на м² (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Draba hispida Willd. – крупка щетинистая (Приложение 3, рис. 48, а). Многолетнее растение без ползучих побегов. Листья скучены в прикорневую розетку, обратнойяцевидной формы, оттянутые в черешок, островатые, по бокам с 1–3 острыми зубцами. Стебель высотой 2–40 см, безлистный или с 1–3 маленькими листочками.

Лепестки оранжево-желтые, 5–6 мм длиной. Цветоножки при плодах отстоящие, 7–20 мм длиной. Стручочки продолговато-линейные, 6–14 мм длиной. Семена многочисленные, в 2 ряда. Обитает на лугах и щебнистых местах в субальпийском и альпийском поясах на высотах 2000–3050 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009).

Erigeron alpinus L. – мелколепестник альпийский (Приложение 3, рис. 48, б). Многолетнее растение 6–25 см высотой, стебли прямые или восходящие, одноглавые, олиственные, зеленые или красноватые, обильно опушенные длинными жестковатыми оттопыренными многоклеточными и короткими прижатыми волосками. Листья цельнокрайние, серовато-зеленые, опушенные; прикорневые обратно-ланцетные, острые, сидячие. Листочки обертки зеленые или красноватые, густо опушенные. Ложноязычковые цветки ярко розовые, почти вдвое длиннее покрывала. Корзинки одиночные (реже 2–3) на вершине невысокого прямого стебля. Произрастает на слабозадерненных лугах, щебнистых местах и моренах в субальпийском и альпийском поясах на высотах 1850–3300 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009).

Erigeron caucasicus Stev. [incl. *Erigeron venustus* Botsch., *Erigeron pulchellus* (Willd.) DC.] – мелколепестник кавказский (Приложение 3, рис. 48, в). Растение многолетнее, 10–30 см высотой. Листья цельнокрайние зеленые; прикорневые и нижние стеблевые обратно-ланцетные, длинночерешковые; средние и верхние стеблевые сидячие, широколанцетные, опушены длинными отстоящими волосками. Корзинки одиночные или в числе 2–7, до 3,5 см в диаметре. Ложноязычковые цветки в 1,5–2 раза превышают обертку, 9–10 мм длиной, с очень узким отгибом венчика. Краевые цветки фиолетовые, срединные желтоватые. Листочки обертки линейно-ланцетные, зеленые. Обитает на субальпийских и альпийских лугах на высотах 2000–3400 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009). Семенная продуктивность 45 семян/побег, численность побегов менее одного на м² (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Euphrasia ossica Juz. (incl. *Euphrasia petiolaris* Wettst.) – очанка осетинская (Приложение 3, рис. 48, г). Однолетнее полупаразитное растение высотой 3–10 см. Стебель простой или ветвистый, со слегка курчавыми волосками, в верхней части и на листьях с примесью короткостебельчатых железистых волосков. Листья зеленые, при основании ширококлиновидные, с тупыми зубцами, стеблевые клиновидно-обратнояцевидные, с 1–2 зубцами с каждой стороны, прицветные крупнее стеблевых, с 2–4 тупыми зубцами с каждой стороны. Соцветие сжатое, цветки на явственных цветоножках; чашечка с короткими щетинками и железистыми волосками, с острыми зубцами; венчик 4–5 мм длиной, беловатый, с темно-синими полосками на губах. Плод –

коробка. Обитает на послелесных, субальпийских и альпийских лугах на высотах 1360–3270 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009).

Geranium gymnocaulon DC. – герань голостебельная (Приложение 3, рис. 43, б). Многолетнее растение 20–40 см высоты с толстым корневищем. Стебли ниже середины и черешки листьев голые. Цветки на цветоносах по два, лепестки лиловые 17–20 мм длиной. Произрастает на альпийских лугах и приснежных лужайках, преимущественно в южной части заповедника на высотах 2100–3150 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009). Средняя семенная продуктивность 10 семян/побег, средняя численность побегов 42 на м² (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Hedysarum caucasicum Vieb. – копеечник кавказский (Приложение 3, рис. 43, а). Многолетнее растение 30–50 см высотой. Нижние междоузлия не укорочены. Листья рассеяны по всему стеблю, зеленые, с 7–12 парами листочков. Кисти на длинных ножках, в 1,5–2 раза длиннее листьев, не очень густые. Нижний зубец чашечки равен трубочке, остальные короче. Венчик красновато-темно-пурпуровый. Членики боба не крупные, гладкие или слегка зубчатые. Плод невскрывающийся. Распространен на моренах, каменистых местах и лугах в субальпийском и альпийском поясах на высотах 1700–3000 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009) Средняя семенная продуктивность 20 семян/побег, средняя численность побегов 36 на м² (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Leontodon hispidus L. (incl. *Leontodon danubialis* Jacq., *Leontodon caucasicus* (Vieb.) Fisch.) – кульбаба щетинистая (Приложение 3, рис. 49, б). Травянистые растения с прикорневой розеткой листьев и безлистными цветочными стеблями. Растение более или менее густо опушенное, особенно листья и листочки покрывала. Листочки продолговато-ланцетные, к основанию суженные, выемчато-зубчатые или перисто-треугольно-надрезанные. Стебель вверху слабо утолщенный. Корзинки до цветения повислые; покрывало шириной 10–12 мм с узколанцетными листочками. Летучка двоякая: наружные волоски ее короткие и зазубренные, внутренние длинные, перистые. На травяных склонах, лесных полянах, в кустарниках, на субальпийских и альпийских лугах, моренах на высотах 1100–3100 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009). Средняя семенная продуктивность 40 семян/побег, средняя численность побегов 10 на м² (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Matricaria caucasica (Willd.) Poir. [*Tripleurospermum caucasicum* (Willd.) Hayek, *Matricaria subnivalis* (Pobed.) Rauschert] – ромашка кавказская (Приложение 3, рис. 49, в). Многолетнее растение 20–40 см высотой. Листья перисто-рассеченные, конечные доли их

линейно-шиловидные, до 10 мм длиной. Стебли с одной корзинкой, имеющей обертку 10–15 мм шириной, краевые ложноязычковые цветки белые, срединные трубчатые – желтые. На влажных каменистых местах, осыпях, моренах и щебнистых лугах в субальпийском и альпийском поясах на высотах 1360–3560 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009). Средняя семенная продуктивность 50 семян/побег, средняя численность побегов 20 на м² (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Minuartia circassica (Albov) Woronow (*Minuartia caucasica* (Adams ex Rupr.) Mattf.) – минуарция черкесская (Приложение 3, рис. 49, г). Растение образует густые дерновины. Стебли густо облиственные, 5–25 см высотой, приподнимающиеся. Листья линейно-шиловидные, острые, шероховатые, сизые, у вегетативных побегов – в густых розетках. Соцветие обычно раскидистое, многоцветковое. Чашелистики 6–7 мм длиной, линейные. Лепестки белые, в два раза длиннее чашечки, продолговато-обратнойцевидные. Коробочка немного длиннее чашечки. Преобладает на каменистых, скальных и щебнистых местах в субальпийском и альпийском поясах, пустошах на высотах 1380–3200 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009).

Oxytropis kubanensis Leskov – остролодочник кубанский (Приложение 3, рис. 50, а). Многолетнее растение с укороченным стеблем, имеющее прижато бело-волосистые цветоносы 10–20 см высотой и плод – вверх торчащий боб. Листья из 11–14 пар ланцетных, 8–14 мм длиной листочков. Соцветия головчатые, густые, на ножках длиннее листьев. Прицветники ланцетные, короче чашечки. Чашечка трубчато-колокольчатая, бело- и черно-волосистая; зубцы ее в 3–4 раза короче трубочки. Венчик серно-желтый, 15–20 мм длиной. Боб продолговато-яйцевидный, 12–14 мм длиной с носиком. Обитает на субальпийских и альпийских лугах, моренах, днищах ледниковых цирков, преимущественно в северной части заповедника на высотах 2400–3100 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009). Средняя семенная продуктивность 16 семян/побег, средняя численность побегов 6 на м² (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Pedicularis comosa L. s.l. incl. *Pedicularis chroorrhyncha* Vved., *Pedicularis sibthorpii* Boiss. – мытник хохлатый (Приложение 3, рис. 50, б). Многолетнее полупаразитное растение. Стебли прямые, 10–50 см высотой. Листья очередные, в очертании продолговато-ланцетные, перисто-рассеченные, доли их перисто надрезанные, тупозубчатыми дольками. Соцветие густое, головчатое, шерстисто-мохнатое. Чашечка продолговато-колокольчатая, нелопостная, с пятью зубцами. Венчик желтый, часто с пурпурово окрашенными зубцами и верхушкой шлема; верхняя губа с

двумя острыми зубчиками у вершины. Коробочка вздутая, яйцевидная, на вершине с крючковатым носиком, заключенная в чашечку. Произрастает на лугах и луговых склонах в лесном, субальпийском и альпийском поясах на высотах 1300–3200 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009). Средняя семенная продуктивность 51 семян/побег, средняя численность побегов один на м² (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Pedicularis condensata Vieb. – мытник сжатый (Приложение 3, рис. 50, в). Многолетнее полупаразитное растение высотой 20–60 см, имеющее очередные стеблевые листья и стержневой разветвленный корень. Листья более или менее пушистые, в очертании треугольные, широкопродолговатые, почти двояко перисто-рассеченные на ланцетные острозубчатые сегменты. Соцветие густое, продолговатое. Цветки ассиметричные, двугубые. Трубка и шлем венчика снаружи голые, а верхняя губа без зубчиков. Венчик желтый, вдвое длиннее чашечки, около 20 мм длиной; нижняя губа короче верхней. Коробочка обратнойцевидная, тупая, заключенная в чашечке. Произрастает на лугах, моренах и каменистых местах в альпийском и субальпийском поясах на высотах 1500–3000 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009).

Pedicularis nordmanniana Bunge – мытник Нордмана (Приложение 3, рис. 42, г). Многолетнее полупаразитное растение с прямыми стеблями высотой 5–25 см. Все листья очередные, большая часть их сосредоточена у основания. В очертании они продолговато-ланцетные, перисто рассеченные на продолговатые, остро и часто двоякозубчатые доли. Цветки немногочисленные. Чашечка голая; зубцы ее линейно-продолговатые, втрое короче трубочки. Венчик розово-пурпуровый, 15–18 мм длиной; носик резко оттянутый, тонкий, изогнутый, обрезанный. Коробочка продолговатая, острая, в 1,5 раза длиннее чашечки. Обитает на влажных лугах, приснежных лужайках, коврах и моренах в альпийском поясе на высотах 2000–3300 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009). Средняя семенная продуктивность 58 семян/побег, средняя численность побегов 33 на м² (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Primula algida Adams – примула холодная (Приложение 3, рис. 51, б). Многолетнее корневищное травянистое растение, имеющее собранную в розетку, голые, слабо мучнистые снизу листья (беловатый или желтоватый налет) и цветочные стрелки до 30 см высотой в два-три раза длиннее листьев. Цветки собраны в зонтиковидное соцветие. Чашечка их трубчато-колокольчатая, 5–10 мм длиной, надрезана менее чем на половину, отгиб венчика менее 15 мм в диаметре, фиолетовый. Обитает на лугах и пустошах в субальпийском и альпийском поясах на высотах 1850–3100 м н.у.м. (Воробьева,

Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009). Средняя семенная продуктивность 397 семян/побег, средняя численность побегов 1 на м² (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Pulsatilla aurea (Somm. et Levier) Juz. – прострел золотистый (Приложение 3, рис. 50, г). Многолетнее растение 10–60 см высотой. Прикорневые листья тройчатые, с многократно перисто-рассеченными долями и надрезано пильчато-зубчатыми конечными сегментами. Черешки длинные, оттопырено-волосистые. Стеблевые листья на генеративном побеге хорошо развитые, на коротких черешках. Листочки околоцветника ярко-желтые, 2–3 см длиной. Плод – многоорешек с длинной серебристо-пушистой остью 3–5 см длиной. Произрастает на альпийских и субальпийских лугах, в зарослях рододендрона, на свежих моренах, близ снежников, по каналам схода лавин, на высотах 1600–2800 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009).

Scorzonera cana (C. A. Mey.) O. Hoffm. [*Scorzonera meyeri* (C. Koch.) Lipsch.] – козелец седой (Приложение 3, рис. 51, г). Многолетнее растение с толстым многоглавым каудексом. Стебли олиственные только в основании, 5–20 см высотой, одиночные или из одного основания многочисленные, слабые, часто извилистые, более или менее беловойлочные. Листья пушистые, особенно при основании. Боковые дольки их редкие (часто отсутствуют), узколинейные, оттянутые, часто назад обращенные, верхние не шире боковых. Листочки покрывала ланцетные, более или менее опушенные. Цветки ярко-желтые, вдвое длиннее покрывала. Семянки бутылковидные. На слабо задерненных лугах, щебнистых склонах, осыпях и моренах в альпийском поясе на высотах 250–3200 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009). Средняя семенная продуктивность 14 семян/побег, средняя численность побегов 4 на м² (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Sedum tenellum Vieb. – очиток тоненький (Приложение 3, рис. 43, г). Суккулентное многолетнее растение без розеток прикорневых листьев. Стебли прямые или приподнимающиеся, густо облиственные, 4–8 (10) см высотой. Листья мясистые, продолговато-линейные, тупые, около 3 мм длиной. Соцветие щиткообразное, довольно густое, но не головчатое. В них развивается до 25 цветков. Чашелистики и лепестки свободные или сросшиеся при основании. Цветоножки равны или почти равны чашечке. Лепестки красноватые или изнутри беловатые, острые 3–4 мм длиной, в 1,5 раза длиннее чашечки. Тычинок вдвое больше, чем лепестков. Плод сборный из многосемянных листовок. Обитает на щебнистых и каменных местах в субальпийском и альпийском поясах на высотах 1970–3600 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009; Шинковская, 2007).

Senecio kolenatianus C. A. Mey. (*Senecio amphibolis* C. Koch., *Senecio orientalis* Willd., *Senecio pseudoorientalis* Schischk.) – крестовник Коленати (Приложение 3, рис. 52, а). Многолетнее растение 20–40 (60) см высотой. Нижние листья 2,5–4 см шириной, слабоопушенные. Цветки желтые. Соцветие щитковидное, язычки цветков вдвое длиннее обертки. Сама обертка двурядная. Трубочатые цветки пятизубчатые. На каменистых и влажных местах, лугах, в субальпийском и альпийском поясах на высотах 2000–2800 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009).

Sibbaldia procumbens L. (incl. *Sibbaldia parviflora* Willd., *Sibbaldia semiglabra* C. A. Mey.) – сиббальдия простертая (Приложение 3, рис. 42, в). Многолетнее дернистое низкое растение или полукустарничек. Листья тройчатые; с обеих сторон или только сверху голые или снизу с рассеянными или редкими прижатыми волосками, по краям обычно прижато реснитчатые. Листочки округло обратнойцевидные к основанию суженные, на верхушке с тремя зубчиками, из которых средний короче боковых. Соцветие многоцветковое, обычно более или менее волосистое. Лепестки желтые в числе 5% они короче чашелистиков. Преобладает на альпийских лугах и коврах, каменистых местах на высотах 2100–3250 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009). Средняя семенная продуктивность 11 семян/побег, средняя численность побегов 100 на м² (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Thymus nummularius Bieb. s.l. (incl. *Thymus buschianus* Klok. et Shost., *Thymus pseudonummularis* Klok. et Shost., *Thymus pseudopulegioides* Klok. et Shost.) – чабрец монетный (Приложение 3, рис. 52, б). Многолетнее растение с цельными, изредка слабовзубчатыми листьями. Цветущие ветви часто ветвящиеся, 10–30 см высотой, четырехгранные, поперечно от узла к узлу опушенные извилистыми отстоящими довольно длинными волосками. Листья на черешках, 10–20 мм длиной и 7–11 мм шириной, яйцевидные до округлых, вместе с черешком до середины или выше реснитчатые, с нижней стороны обильно, сверху рассеяно точечно железистые. Соцветие головчатый тирс. цветоножки почти равны чашечкам, коротковолосистые. Чашечка 4–5 мм длиной, сверху голая, снизу волосистая; верхние зубцы ее узколанцетные, реснитчатые. Венчик 7 мм длиной, ярко-лиловый. Произрастает на хрящеватых и каменистых местах в альпийском и субальпийском поясах на высотах 1900–3000 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009).

Trifolium polyphyllum C. A. Mey. (*Lupinaster polyphyllus* (C. A. Mey.) Latsch.) – клевер многолистный (Приложение 3, рис. 52, в). Дернистое многолетнее растение до 10 см высотой. Листья из 5–9 линейно-ланцетовидных листочков, прикрепляющихся в одной

точке, в верхней части мелкопильчатых. Прилистники имеются. Зонтики 5–10 см длиной, 3–10 цветковые. Прицветники маленькие, цветоножки около 2 мм длиной, дугообразно изогнутые. Чашечка голая, около 12 мм длиной; зубцы ее вдвое длиннее трубочки, треугольные, с острым шиловидным окончанием. Венчик белый, иногда розовый, 22–25 мм длиной. Боб короче 10 мм. Преобладает на пустошах, лугах, скалах, каменистых местах в альпийском и субальпийском поясах на высотах 1850–3300 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009).

Veronica gentianoides Vahl (incl. *Veronica schistosa* E. Busch) – вероника горечавковидная (Приложение 3, рис. 42, б). Многолетнее голое или железисто-опушенное корневищное растение с прямостоячими или слегка восходящими простыми, обычно одиночными побегами. Самые нижние листья собраны в розетку, от круглых до ланцетных, редко зубчатые, слегка толстоватые, с крылатым черешком. Стеблевые листья сидячие, нижние супротивные, верхние очередные, ланцетные, зубчатые или цельнокрайние, постепенно переходящие в кроющие листья. Цветки на длинных цветоножках в рыхлой верхушечной кисти. Чашечка почти до основания рассечена на 4 доли. Венчик с короткой трубкой и четырьмя неравными бледно-голубыми или беловатыми долями. Плод – обратносердцевидная коробочка. обитает на субальпийских и альпийских лугах на высотах 1100–3300 м н.у.м. (Воробьева, Онипченко, 2001; Ахметжанова и др., 2009). Средняя семенная продуктивность 124–213 семян/побег, средняя численность побегов менее одного на м² (Логвиненко, Онипченко, 1999).

ГЛАВА 4. МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

4.1. Изучение антэкологии анемофилов (ветроопыляемых видов)

Исследование антэкологии ветроопыляемых видов (анемофилов) проводилось в 2004 и 2005 гг. (список исследованных видов приведен в предыдущей главе). Применялась общепринятая методика антэкологических исследований, предложенная А.Н. Пономаревым (1960). Она заключается в учете распустившихся цветков, через равные промежутки времени.

На территории исследования были выбраны сходные по жизненности куртины (дерновины) (далее – учетные единицы) изучаемых видов. Число исследованных учетных единиц в 2004 г. составило 75 для 8 видов (по 10 учетных единиц на каждый вид, кроме *Festuca varia*, образовавшей в 2004 г. большое число генеративных побегов; для этого вида было выбрано пять учетных единиц в этом году), а в 2005 г. – 110 для 11 видов. Каждую учетную единицу помечали этикеткой с номером для удобства дальнейших наблюдений. Активное слежение (подсчет цветков) за учетными единицами начинали после обнаружения хотя бы на одной из них распустившихся цветков.

Учет распустившихся цветков производили методом удаления пыльников, выброшенных цветком. Этот учет проводили каждые два часа. Двухчасовые интервалы были выбраны соответственно истинному полдню, который в районе наблюдений приходится на 13 ч. 15 мин. московского летнего времени. Интервалы наблюдений были следующими: 7 ч. 15 мин.–9 ч. 15 мин., 9.15–11.15, 11.15–13.15, 13.15–15.15, 15.15–17.15, 17.15–19.15, 19.15–21.15. В утренний интервал (7 ч. 15 мин.–9 ч. 15 мин.) часто наблюдалось уже обильное цветение, поэтому выборочно учет проводился в более ранние часы – 5.00–6.00 ч.

4.2. Изучение антэкологии энтомофилов (насекомоопыляемых видов)

Изучение насекомоопыляемых видов (энтомофилов) проводилось в 2006 и 2008 гг. Как и для анемофилов, применялась методика, предложенная А.Н. Пономаревым (1960).

Для исследования были выбраны либо куртины (дерновины) изучаемых видов, либо одиночные генеративные побеги (для растений с единственным побегом). Они помечались этикетками. В 2006 г. изучено 15 видов по 20 учетных единиц, в 2008 г. – 20 видов по 15 учетных единиц. Общее число изученных за четыре года учетных единиц

составило 785. На учетных единицах проводили подсчет открытых цветков без их удаления.

4.3. Измерение метеорологических факторов

В 2004–2005 гг. измерение метеорологических факторов автоматизированными системами не проводилось. При исследовании ритмики цветения мы визуально регистрировали наличие осадков, облачность, наличие тумана и отмечали скорость ветра.

В 2006 и 2008 гг. стало возможным проведение детальных климатических наблюдений на стационаре с помощью предоставленного коллективу фондом Александра фон Гумбольдта автоматических метеорологических станций. Относительная влажность воздуха и температура воздуха определялась универсальным датчиком RHТ+, скорость ветра – анемометром А100R и количество осадков – осадкосборником ARG100. Все измерения фиксировались автоматической метеорологической станцией MiniMet (рис. 2) (Skue Instruments LTD, UK). Периодичность измерений составляла один час (для скорости ветра – 10 мин., с записью среднечасового показателя) (Макаров и др., 2007).

4.4. Статистическая обработка данных

Для описания количественных показателей использована описательная статистика (рассчитывали среднее арифметическое и стандартное отклонение) с применением программы Microsoft Office Excel 2007. С помощью этой же программы были построены практически все графики. Дисперсионный анализ проводили с помощью программы Statistica версии 6.0. Он проводился для проверки статистической значимости различий в длительности цветения видов разных сообществ. Для того, чтобы выявить какие именно пары сообществ значимо различаются по длительности цветения видов, проводили проверку критерием Дункана (Данкана).

4.5. Используемые термины

Абсолютная длительность цветения, длительность цветения – длительность цветения ценопопуляции вида в днях, определяемая от даты открытия цветка на растении, зацветшим самым первым до даты закрытия цветка на растении отцветшим последним.

Относительная длительность цветения – средняя длительность цветения учетной единицы (см. Учетная единица) вида.



Рис. 2. Метеорологическая станция MiniMet

Начало цветения – дата открытия первого цветка на одном из растений ценопопуляции.

Окончание цветения – дата закрытия последнего цветка на одном из растений ценопопуляции.

Учетная единица – часть растения или фитоценопопуляции, хорошо дифференцированная в пространстве; является единицей при исследовании. В нашей работе учетной единицей является куртина или дерновина у одних видов, одиночный побег у других видов. Этот термин следует отличать от счетной единицы – цветков, по которым производилась количественная регистрация ритмики цветения.

Инверсия вида кривой – изменение какого-либо свойства кривой в противоположную сторону, по сравнению с другим годом исследований. Например, в

один год вид имеет кривую цветения с пиком интенсивности, приходящимся на первую половину срока цветения, а следующий года – на вторую половину срока цветения.

Типы суточной ритмики. По данным литературы известно, что злаки, исходя из характера суточной ритмики, а именно строгой приуроченности цветения к определенному времени суток, можно разделить на группы. При этом выделяют утренние, вечерние (послеполуденные), околополуденные, ночные, цветущие два раза в день, цветущие круглые сутки (Пономарев, 1964).

Раннецветущие растения – условно выделенная группа растений, цветение которых приурочено к первой половине срока вегетации.

Позднецветущие растения – условно выделенная группа растений, цветение которых приурочено ко второй половине срока вегетации.

ГЛАВА 5. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

5.1. Порядок и длительность цветения растений

В горных районах особенно выражен мезорельеф, благодаря которому создается гетерогенность условий, в частности от него сильно зависят объемы снегонакопления и даты схода снега. Следствием этого является формирование различных сообществ – с разным видовым составом, различной продуктивностью и специфическими конкурентными отношениями (Павлов, 1999).

В ходе наших исследований получены данные о датах начала и окончания цветения различных видов (табл. 2). Естественно, что ввиду различий в экологических условиях произрастания конкретных видов и их биологических особенностей, эти даты для разных видов различаются.

Даты начала вегетации (начало вегетации – начало разворачивания листьев) растений одного сообщества примерно одинаковы. Например, для гераниево-копеечниковых лугов разница в датах начала разворачивания листьев разных видов варьирует в пределах 8 дней (Эркенова, 2007). Такая относительная одновременность разворачивания листьев, видимо, связана с коротким периодом вегетации растений в изучаемом районе. Следовательно, можно предположить, что виды одного сообщества будут иметь более близкие даты начала цветения, чем виды разных сообществ. Данные по датам начала цветения видов, с группировкой по приуроченности к типу сообщества приведены в табл. 2. Их анализ показал, что такой закономерности не наблюдается. Возможно, это связано с особенностями закладки генеративных органов у растений. В работе Т.Н. Кишковского (1951) показано, что сроки зацветания видов на Памире зависят от степени сформированности генеративного органа в зимующей почке в осенний период (в том числе в период выпавшего снега). Им было выделено три группы растений по степени сформированности генеративных зачатков в зимующей почке. Фенологические исследования на г. Малая Хатипара (Онипченко, 1983; Онипченко, 1993) также показали, что генеративные побеги растений, в частности представителей альпийских лишайниковых пустошей, закладываются в год, предшествующий цветению, и степень сформированности различается от вида к виду. Выявлена закономерность – чем раньше цветет растение, тем более сформированы его генеративные побеги зимой. Все это говорит о том, что даже виды одного сообщества имеют разную степень сформированности генеративных побегов, а, следовательно, и разные даты начала цветения.

Сроки окончания цветения видов детерминируются биологическими особенностями, а также экологическими условиями. Первые имеют большее значение

Таблица 2. Даты начала и окончания цветения видов растений разных сообществ, по годам

Вид	Сообщество	Начало цветения				Окончание цветения			
		2004	2005	2006	2008	2004	2005	2006	2008
<i>Agrostis vinealis</i>	АЛП		17.08				25.08		
<i>Anemone speciosa</i>					20.06				18.07
<i>Arenaria lychnidea</i>				02.08				11.08	
<i>Aster alpinus</i>					28.07				10.08
<i>Bromus variegatus</i>			10.08	29.07			17.08	05.08	
<i>Campanula tridentata</i>					04.07				17.07
<i>Carum caucasicum</i>					21.07				10.08
<i>Erigeron alpinus</i>					22.07				04.08
<i>Euphrasia ossica</i>					30.07				14.08
<i>Festuca ovina</i>			11.08	05.08			18.08	25.08	
<i>Helictotrichon versicolor</i>			09.08	30.07			17.08	05.08	
<i>Minuartia circassica</i>					02.08				17.08
<i>Oxytropis kubanensis</i>					25.07				07.08
<i>Pedicularis comosa</i>						08.07			23.07
<i>Plantago atrata</i>					28.06				10.07
<i>Primula algida</i>					22.06				23.07
<i>Thymus nummularius</i>					02.08				17.08
<i>Trifolium polyphyllum</i>				12.08				18.08	
<i>Ajuga orientalis</i>	ПЛ				05.07				27.07
<i>Anthoxanthum odoratum</i>		14.07	13.07			07.08	01.08		
<i>Campanula collina</i>				12.08				18.08	
<i>Deschampsia flexuosa</i>			16.08				27.08		
<i>Festuca brunnescens</i>		09.08	05.08			19.08	19.08		
<i>Festuca varia</i>		08.08	05.08			19.08	24.08		
<i>Leontodon hispidus</i>					26.07				06.08
<i>Scorzonera cana</i>					22.07				28.07
<i>Catabrosella variegata</i>	ГКЛ	18.07	24.07			06.08	07.08		
<i>Draba hispida</i>					27.07				10.08
<i>Erigeron caucasicus</i>					24.07				10.08
<i>Geranium gymnocaulon</i>				17.07	23.07			11.08	10.08
<i>Hedysarum caucasicum</i>				14.07	24.07			06.08	17.08
<i>Matricaria caucasica</i>					21.07				05.08
<i>Pedicularis condensata</i>					05.07				21.07
<i>Pulsatilla aurea</i>					05.07				19.07
<i>Phleum alpinum</i>			08.08	06.08			19.08	25.08	
<i>Rumex alpestris</i>					18.07				12.08
<i>Sedum tenellum</i>					22.07				02.08

Примечание. АЛП – альпийские лишайниковые пустоши, ПЛ – пестроовсянищевые луга, ГКЛ – гераниево-копеечниковые луга.

Таблица 2. Окончание

Вид	Сообщество	Начало цветения				Окончание цветения			
		2004	2005	2006	2008	2004	2005	2006	2008
<i>Senecio kolenatianus</i>	ГКЛ				28.07				10.08
<i>Veronica gentianoides</i>				12.07	23.07			04.08	10.08
<i>Corydalis conorhiza</i>	АК			12.07				19.07	
<i>Hyalopoa pontica</i>			24.08				29.08		
<i>Pedicularis nordmanniana</i>				25.07				08.08	
<i>Sibbaldia procumbens</i>				02.08				08.08	

Примечание. ГКЛ – гераниево-копеечниковые луга, АК – альпийские ковры.

и влияние, чем вторые. При благоприятных условиях вид полностью реализует свои возможности и процесс цветения протекает в "нормальном режиме". При ухудшении, например, погодных условий вид может приостанавливать цветение, тем самым увеличивая общий срок цветения, но не увеличивая время, потенциально используемое для опыления. Это относится как к ветроопыляемым видам, так и к насекомоопыляемым.

Также следует учитывать варьирование в датах начала цветения по годам. Климатические условия из года в год не являются одинаковыми, и такой важный параметр как дата схода снега, может значительно варьировать. В виду этого при дальнейшем обсуждении мы будем привязываться к конкретному году исследования.

11 видов из 43 были изучены в течение двух лет, благодаря чему мы можем сравнить даты начала цветения одного и того же вида в разные годы. 8 видов изучали в 2004, 2005 гг., и три вида в 2006, 2008 гг. В 2005 г. 7 видов показало более раннюю дату начала цветения, по сравнению с 2004 г. Один вид, наоборот, зацвел позднее. Три вида, исследованные во второй паре лет, имели противоположную тенденцию. В 2008 г. они зацвели позднее, чем в 2006 г.

Даты начала цветения видов в течение года колеблются в значительной степени. Из исследованных видов в 2004 г. первым зацвел *Anthoxanthum odoratum*, позже всех – *Festuca ovina*. Разница в сроках их зацветания составила 29 дней. В 2005 г. первым зацвел также *Anthoxanthum odoratum*, а последним – *Hyalopoa pontica* (приурочен к сообществу альпийских ковров, освобождающихся последними от снега). Разница составила 43 дня. В 2006 г. первым зацвели *Veronica gentianoides* и *Corydalis conorhiza*, а последними *Trifolium polyphyllum* и *Campanula collina*, с разницей в 32 дня.

Таблица 3. Разница в датах начала цветения видов по сообществам. Первый вид – зацвел первым в конкретном сообществе, последний вид – зацвел последним в конкретном сообществе

Год	Сообщество	Первый вид	Последний вид	Разница, дни
2004	АЛП	<i>Helictotrichon versicolor</i>	<i>Festuca ovina</i>	3
	ПЛ	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	<i>Festuca varia</i>	26
	ГКЛ	<i>Catabrosella variegata</i>	<i>Phleum alpinum</i>	22
	АК	–	–	–
2005	АЛП	<i>Bromus variegatus</i>	<i>Agrostis vinealis</i>	20
	ПЛ	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	<i>Deschampsia flexuosa</i>	35
	ГКЛ	<i>Catabrosella variegata</i>	<i>Phleum alpinum</i>	14
	АК	– (1)	– (1)	– (1)
2006	АЛП	<i>Carum caucasicum</i>	<i>Trifolium polyphyllum</i>	23
	ПЛ	– (1)	– (1)	– (1)
	ГКЛ	<i>Veronica gentianoides</i>	<i>Sedum tenellum</i>	11
	АК	<i>Corydalis conorhiza</i>	<i>Sibbaldia procumbens</i>	22
2008	АЛП	<i>Anemone speciosa</i>	<i>Aster alpinus</i>	39
	ПЛ	<i>Ajuga orientalis</i>	<i>Leontodon hispidus</i>	22
	ГКЛ	<i>Pedicularis condensata, Pulsatilla aurea</i>	<i>Senecio kolenatianus</i>	24
	АК	–	–	–

Примечание. "–" – виды данного сообщества не исследовались; "– (1)" – в данном сообществе исследовался один вид, соответственно разница равна 0.

В 2008 г. первым зацвела *Anemone speciosa*, последними – *Aster alpinus* и *Senecio kolenatianus*, разница составила 39 дней.

Данные по датам начала цветения и разнице в датах начала цветения отдельно для видов каждого типа сообщества приведены в табл. 3. И, как уже говорилось выше, закономерности (более близких дат начала цветения видов одного сообщества) не наблюдается.

Длительность цветения также различается у разных видов. Следует напомнить, что у разных видов мы в качестве учетной единицы использовали разные морфологические образования (побег или дерновина). И для более точного определения длительности цветения мы использовали среднюю длительность цветения учетной единицы, а не

Таблица 4. Длительность цветения (период с первого открытого цветка до последнего закрытого) ценопопуляций разных видов по годам исследования

Вид	Учетная единица	Длительность цветения ценопопуляции, дни			
		2004	2005	2006	2008
<i>Agrostis vinealis</i>	куртина		9		
<i>Ajuga orientalis</i>	побег				23
<i>Anemone speciosa</i>	побег				29
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	дерновина	25	20		
<i>Arenaria lychnidea</i>	побег			10	
<i>Aster alpinus</i>	побег				14
<i>Bromus variegatus</i>	дерновина	9	11		
<i>Campanula collina</i>	побег			7	
<i>Campanula tridentata</i>	побег				14
<i>Carum caucasicum</i>	побег			21	
<i>Catabrosella variegata</i>	дерновина	20	15		
<i>Corydalis conorhiza</i>	побег			8	
<i>Deschampsia flexuosa</i>	дерновина		12		
<i>Draba hispida</i>	побег				15
<i>Erigeron alpinus</i>	побег				14
<i>Erigeron caucasicus</i>	побег				18
<i>Euphrasia ossica</i>	побег			16	
<i>Festuca brunnescens</i>	дерновина	11	15		
<i>Festuca ovina</i>	дерновина	11	21		
<i>Festuca varia</i>	дерновина	12	20		
<i>Geranium gymnocaulon</i>	куртина			26	19
<i>Hedysarum caucasicum</i>	куртина			24	25
<i>Helictotrichon versicolor</i>	дерновина	9	7		
<i>Hyalopoa pontica</i>	дерновина		6		
<i>Leontodon hispidus</i>	побег				12
<i>Matricaria caucasica</i>	побег				16
<i>Minuartia circassica</i>	побег			16	
<i>Oxytropis kubanensis</i>	куртина			14	
<i>Pedicularis comosa</i>	побег				16
<i>Pedicularis condensata</i>	побег				17
<i>Pedicularis nordmanniana</i>	побег			15	
<i>Pulsatilla aurea</i>	куртина				15
<i>Phleum alpinum</i>	дерновина	12	20		
<i>Plantago atrata</i>	куртина				13
<i>Primula algida</i>	побег				32
<i>Rumex alpestris</i>	побег				26
<i>Scorzonera cana</i>	побег				7

Таблица 4. Окончание

Вид	Учетная единица	Длительность цветения ценопопуляции			
		2004	2005	2006	2008
<i>Sedum tenellum</i>	куртина			12	
<i>Senecio kolenatianus</i>	побег				14
<i>Sibbaldia procumbens</i>	дерновина			7	
<i>Thymus nummularius</i>	побег			16	
<i>Trifolium polyphyllum</i>	дерновина			7	
<i>Veronica gentianoides</i>	побег			24	19

абсолютную длительность цветения особей ценопопуляции. Данные по длительности цветения популяции приведены в табл. 4, по средней длительности цветения учетных единиц – в табл. 5.

Имея данные по длительности цветения изученных видов, мы сочли целесообразным провести дисперсионный анализ с целью выяснить, различаются ли значительно длительности цветения видов разных сообществ и типов опыления (анемофилия, энтомофилия). Для анализа взяли длительности цветения ценопопуляций изучаемых видов и средние длительности цветения учетных единиц. Результат двухфакторного дисперсионного анализа приведен в табл. 6 и 7.

Полученные данные свидетельствуют о том, что длительности цветения видов *разных типов опыления* в обоих вариантах значимо не различаются и наоборот, длительности цветения видов *разных типов сообществ* значимо различаются в обоих вариантах. Для выяснения, какие именно пары сообществ различаются по длительности цветения видов, мы использовали критерий Дункана (Данкана) (табл. 8 и 9). Если мы рассматриваем длительности цветения ценопопуляций (абсолютные), то имеются статистически значимые различия между двумя парами сообществ – АЛП–АК и ГКЛ–АК, если рассматривать средние длительности цветения учетных единиц (относительные), имеются различия только между одной парой – ГКЛ–АК.

Альпийские ковры, как уже говорилось, приурочены к местам с максимальным для этой местности снегонакоплением и значимое их различие по длительности цветения видов подтверждает закономерность, выявленную С.А. Балояном (1987, цит. по

Таблица 5. Средние длительности цветения учетных единиц разных видов по годам. n – число учетных единиц, av – средняя длительность цветения учетных единиц, sd – стандартное отклонение

Вид	2004			2005			2006			2008		
	n	av	sd	n	av	sd	n	av	sd	n	av	sd
<i>Agrostis vinealis</i>				6	2	3,3						
<i>Ajuga orientalis</i>										15	16	2,8
<i>Anemone speciosa</i>										15	22	1,9
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	10	18	4,7	10	13	1,4						
<i>Arenaria lychnidea</i>							19	7	2,5			
<i>Aster alpinus</i>										15	10	2,0
<i>Bromus variegatus</i>	10	8	0,6	10	10	1,5						
<i>Campanula collina</i>							19	5	1,6			
<i>Campanula tridentata</i>										15	2	1,4
<i>Carum caucasicum</i>							20	9	4,6			
<i>Catabrosella variegata</i>	10	16	2,3	10	10	2,0						
<i>Corydalis conorhiza</i>							19	5	1,0			
<i>Deschampsia flexuosa</i>				10	9	2,2						
<i>Draba hispida</i>										15	13	1,7
<i>Erigeron alpinus</i>										15	9	2,6
<i>Erigeron caucasicus</i>										15	12	3,2
<i>Euphrasia ossica</i>							20	11	2,9			
<i>Festuca brunnescens</i>	10	7	2,3	10	10	2,1						
<i>Festuca ovina</i>	10	6	2,0	10	10	5,5						
<i>Festuca varia</i>	5	12	0	10	14	3,2						
<i>Geranium gymnocaulon</i>							20	17	4,0	15	14	3,4
<i>Hedysarum caucasicum</i>							20	18	2,4	15	19	3,4
<i>Helictotrichon versicolor</i>	10	7	2,5	10	7	0						
<i>Hyalopoa pontica</i>				10	5	1,6						
<i>Leontodon hispidus</i>										15	3	2,3
<i>Matricaria caucasica</i>										15	10	3,4
<i>Minuartia circassica</i>							20	12	2,4			
<i>Oxytropis kubanensis</i>							18	11	1,3			
<i>Pedicularis comosa</i>										15	11	2,0
<i>Pedicularis condensata</i>										15	13	2,0
<i>Pedicularis nordmanniana</i>							19	10	2,0			
<i>Pulsatilla aurea</i>										10	12	4,0
<i>Phleum alpinum</i>	10	10	2,4	10	14	2,9						
<i>Plantago atrata</i>										15	7	3,5
<i>Primula algida</i>										10	25	2,9
<i>Rumex alpestris</i>										15	24	1,0
<i>Scorzonera cana</i>										15	4	0,8
<i>Sedum tenellum</i>							18	7	2,4			
<i>Senecio kolenatianus</i>										13	5	3,5
<i>Sibbaldia procumbens</i>							20	4	1,2			
<i>Thymus nummularius</i>							20	8	2,7			
<i>Trifolium polyphyllum</i>							20	4	1,5			
<i>Veronica gentianoides</i>							15	16	3,5	13	15	3,0

Примечание. Полужирным отмечены виды с максимальным стандартным отклонением, курсивом с минимальным.

Таблица 6. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа абсолютной длительности цветения растений разного типа опыления разных сообществ

	Число степеней свободы	Длительность цветения			
		SS	MS	F	p
Тип сообщества	3	293,876	97,959	3,0708	0,040361
Тип опыления	1	3,891	3,891	0,1220	0,728979
"Тип сообщества"*"Тип опыления"	3	162,867	54,289	1,7019	0,184491
Общая вариация (ошибка)	35	1116,492	31,900		

Примечание. Полужирным выделены статистически значимые значения. SS – сумма квадратов отклонений, MS – средние квадраты отклонений, F – F-отношение, p – вероятность ошибки первого рода.

Таблица 7. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа для относительной длительности цветения растений разного типа опыления разных сообществ

	Число степеней свободы	Длительность цветения			
		SS	MS	F	p
Тип сообщества	3	254,679	84,893	3,21191	0,034649
Тип опыления	1	4,035	4,035	0,15268	0,698354
"Тип сообщества"*"Тип опыления"	3	148,401	49,467	1,87157	0,152407
Общая вариация (ошибка)	35	925,076	26,431		

Примечание. Полужирным выделены статистически значимые значения. SS – сумма квадратов отклонений, MS – средние квадраты отклонений, F – F-отношение, p – вероятность ошибки первого рода.

Онипченко, 1993): происходит ускорение развития сообществ, дольше находящихся под снегом, так как их развитие происходит при более высоких температурах окружающей среды.

Исходя из практических целей, целесообразно выделить группы видов по длительности цветения, при этом рассмотреть как абсолютную длительность цветения, так и "истинную" по учетным единицам. Мы разделили виды на три группы: короткоцветущие, длительноцветущие и виды со средней длительностью цветения (табл. 10).

Интервалы выбрали, исходя из максимальной наблюдавшейся длительности цветения (32 дня у *Primula algida*): 1–10 дней – короткоцветущие, 11–20 дней – виды со средней длительностью цветения, 21–32 дня – длительноцветущие. Рассмотрим длительность цветения ценопопуляций (абсолютная длительность). В этом случае большая часть видов имеет среднюю длительность цветения. Если рассматривать

Таблица 8. Тест Дункана для абсолютной длительности цветения растений в разных сообществах

	Тип сообщества	АЛП	ПЛ	ГКЛ	АК
1	АЛП		0,724811	0,340036	0,045964
2	ПЛ	0,724811		0,220504	0,077777
3	ГКЛ	0,340036	0,220504		0,005591
4	АК	0,045964	0,077777	0,005591	

Примечание. Жирным выделены статистически значимые значения.

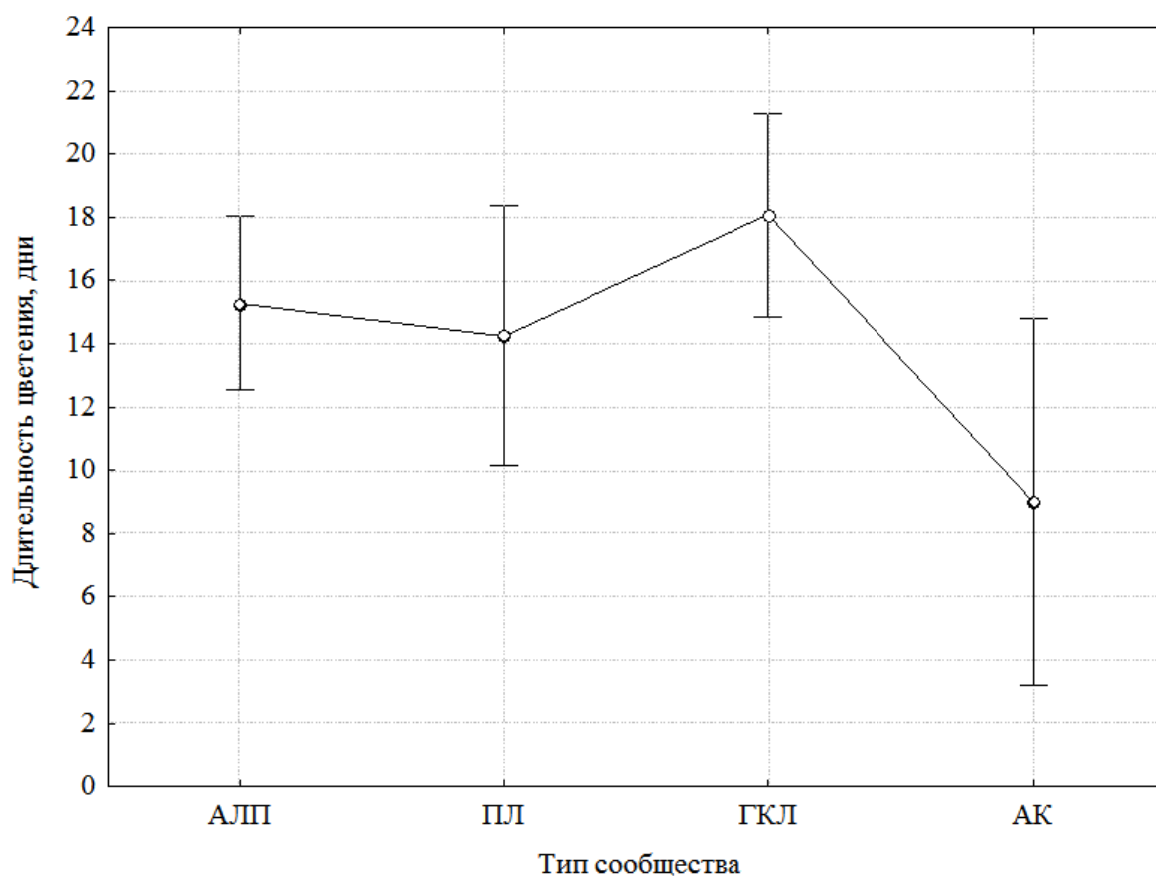


Рис. 3. Результаты однофакторного дисперсионного анализа для абсолютной длительности цветения видов в разных сообществах. Вертикальные линии соответствуют 95% доверительному интервалу. АЛП – альпийские лишайниковые пустоши, ПЛ – пестроовсянищевые луга, ГКЛ – гераниево-копеечниковые луга, АК – альпийские ковры

Таблица 9. Тест Дункана для относительной длительности цветения растений в разных сообществах

	Тип сообщества	АЛП	ПЛ	ГКЛ	АК
1	АЛП		0,912818	0,185481	0,198467
2	ПЛ	0,912818		0,176482	0,209374
3	ГКЛ	0,185481	0,176482		0,015029
4	АК	0,198467	0,209374	0,015029	

Примечание. Жирным выделены статистически значимые значения.

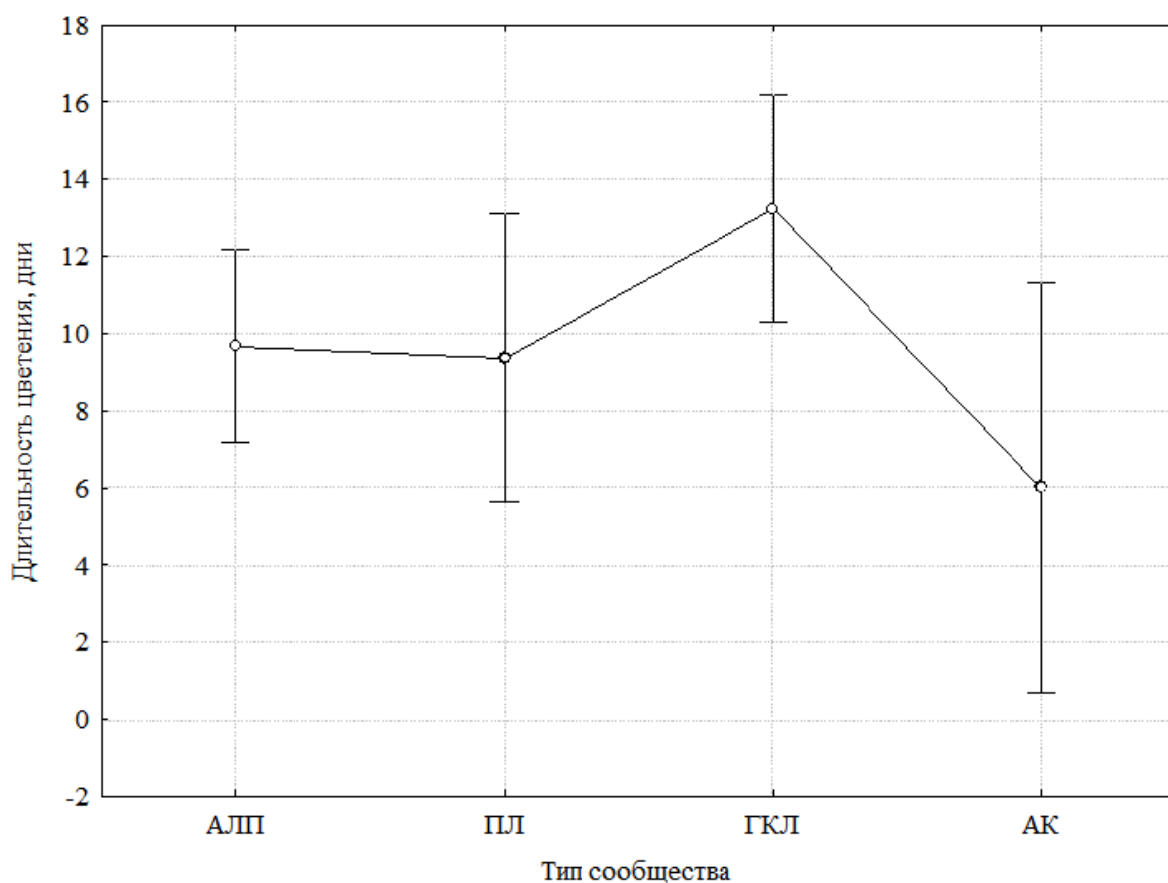


Рис. 4. Результаты однофакторного дисперсионного анализа для относительных длительностей цветения видов в разных сообществах. Вертикальные линии соответствуют 95% доверительному интервалу. АЛП – альпийские лишайниковые пустоши, ПЛ – пестроовсяницевые луга, ГКЛ – гераниево-копеечниковые луга, АК – альпийские ковры

Таблица 10. Группы видов по длительности цветения. Верхние значения – анемофилы, нижние значения – энтомофилы

	Абсолютная длительность цветения			Относительная длительность цветения		
	Короткая	Средняя	Длительная	Короткая	Средняя	Длительная
2004	$\frac{2}{0}$	$\frac{5}{0}$	$\frac{1}{0}$	$\frac{5}{0}$	$\frac{5}{0}$	$\frac{0}{0}$
2005	$\frac{3}{0}$	$\frac{8}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{8}{0}$	$\frac{3}{0}$	$\frac{0}{0}$
2006	$\frac{0}{5}$	$\frac{0}{7}$	$\frac{0}{3}$	$\frac{0}{9}$	$\frac{0}{6}$	$\frac{0}{0}$
2008	$\frac{0}{1}$	$\frac{1}{13}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{7}$	$\frac{0}{9}$	$\frac{1}{2}$

длительность цветения учетной единицы (относительная длительность), то происходит смещение в сторону укорочения. Это вполне понятно, так как цветение учетных единиц может не пересекаться, и общий срок цветения ценопопуляции будет больше.

Наблюдения над каждым видом проводились на относительно небольшой территории, размером не более чем 100 м², а для большинства видов не более 15 м². И, несмотря на такую близость изучаемых особей одного вида, они имеют различные даты начала цветения и разную длительность цветения. Разницы в датах начала цветения приведены в табл. 11. Исходя из этих соображений, мы ввели показатель неодновременности (несогласованности) зацветания (НЗ) (обратный понятию – "дружность" зацветания). Рассчитывали его по формуле:

$$НЗ = \frac{Max_{y.e.} - Min_{y.e.}}{Av_{y.e.}} \times 100\%,$$

где Max_{y.e.} – самая поздняя дата зацветания учетной единицы, которая зацвела последней, Min_{y.e.} – самая ранняя дата зацветания учетной единицы, которая зацвела первой, Av_{y.e.} – средняя длительность цветения учетной единицы. Чем выше значение показателя НЗ, тем больше несогласованность начала цветения, тем ниже "дружность" зацветания учетных единиц. Чем ниже значение, тем выше "дружность" зацветания. Если даты цветения учетных единиц не перекрываются, показатель НЗ будет больше 100%.

Показатель НЗ позволяет получить сравнимые данные по видам, так как он нивелирует разницу в длительностях цветения. Данные НЗ для разных видов приведены в табл. 11. Выявлены виды, у которых цветение отдельных учетных единиц может не пересекаться вообще (>100%): *Agrostis vinealis*, *Campanula tridentata*, *Carum caucasicum*, *Erigeron caucasicus*, *Festuca brunnescens* (2004 г.), *Festuca ovina* (2005 г.), *Leontodon hispidus*,

Таблица 11. Разница между самой поздней датой зацветания и самой ранней датой зацветания и значения несогласованности зацветания (НЗ) разных видов по годам

Вид	Разница между датами (дни) и несогласованность зацветания (НЗ) в скобках			
	2004	2005	2006	2008
<i>Agrostis vinealis</i>		8 (400)		
<i>Ajuga orientalis</i>				7 (44)
<i>Anemone speciosa</i>				6 (27)
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	13 (72)	8 (62)		
<i>Arenaria lychnidea</i>			1 (14)	
<i>Aster alpinus</i>				7 (70)
<i>Bromus variegatus</i>	0 (0)	1 (10)		
<i>Campanula collina</i>			1 (20)	
<i>Campanula tridentata</i>				9 (450)
<i>Carum caucasicum</i>			16 (178)	
<i>Catabrosella variegata</i>	0 (0)	7 (70)		
<i>Corydalis conorrhiza</i>			4 (80)	
<i>Deschampsia flexuosa</i>		8 (89)		
<i>Draba hispida</i>				3 (23)
<i>Erigeron alpinus</i>				7 (78)
<i>Erigeron caucasicus</i>				12 (100)
<i>Euphrasia ossica</i>			8 (72)	
<i>Festuca brunnescens</i>	7 (100)	3 (30)		
<i>Festuca ovina</i>	4 (67)	10 (100)		
<i>Festuca varia</i>	0 (0)	2 (14)		
<i>Geranium gymnocaulon</i>			14 (82)	6 (43)
<i>Hedysarum caucasicum</i>			11 (61)	5 (26)
<i>Helictotrichon versicolor</i>	1 (14)	0 (0)		
<i>Hyalopoa pontica</i>		3 (60)		
<i>Leontodon hispidus</i>				10 (333)
<i>Matricaria caucasica</i>				2 (20)
<i>Minuartia circassica</i>			5 (42)	
<i>Oxytropis kubanensis</i>			5 (45)	
<i>Pedicularis comosa</i>				5 (45)
<i>Pedicularis condensata</i>				5 (38)
<i>Pedicularis nordmanniana</i>			6 (60)	
<i>Pulsatilla aurea</i>				5 (42)
<i>Phleum alpinum</i>	8 (80)	6 (43)		
<i>Plantago atrata</i>				12 (171)
<i>Primula algida</i>				5 (20)
<i>Rumex alpestris</i>				3 (12)
<i>Scorzonera cana</i>				4 (100)
<i>Sedum tenellum</i>			8 (114)	
<i>Senecio kolenatianus</i>				12 (240)
<i>Sibbaldia procumbens</i>			2 (50)	
<i>Thymus nummularius</i>			7 (88)	
<i>Trifolium polyphyllum</i>			2 (50)	
<i>Veronica gentianoides</i>			8 (50)	7 (47)

Plantago atrata, *Scorzonera cana*, *Sedum tenellum*, *Senecio kolentianus* (всего 11 видов). Виды с единовременным зацветанием (0%): *Bromus variegatus* (2004 г.), *Catabrosella variegata* (2004 г.), *Festuca varia* (2004 г.), *Helictotrichon versicolor* (2005 г.) (всего 4 вида). В эту группу попали только анемофильные виды. Виды со средним разбросом дат начала цветения мы разделили на две группы: <50% (виды с пересечением дат зацветания и тенденцией к более одновременному зацветанию) и >50% (виды с пересечением дат зацветания и тенденцией менее одновременному зацветанию), 21 и 18 видов соответственно. Подавляющее большинство видов зацветают не "дружно" и лишь 9% видов зацветают в один день. Полученные данные говорят о том, что общую "волну" цветения определяют в большей степени внешние факторы среды, а индивидуальную дату зацветания – биологические особенности каждой особи (степень сформированности генеративных органов, жизненность).

В табл. 5 представлены данные по стандартным отклонениям длительностей цветения учетных единиц. Максимальный разброс в длительностях цветения отмечен у *Anthoxanthum odoratum* (2004 г.), *Carum caucasicum* и *Festuca ovina* (2005 г.). Минимальный отмечен у *Festuca varia* (2004 г.), *Helictotrichon versicolor* (2005 г.), *Bromus variegatus* (2004 г.).

5.2. Ритмика цветения растений в течение периода вегетации

В идеальном, по нашему мнению, варианте ритмика цветения выглядела бы следующим образом. Вначале интенсивность цветения низкая, и зацветают единичные цветки. Затем происходит увеличение интенсивности цветения, которое в определенный момент достигает пикового значения, а затем также постепенно происходит спад в интенсивности цветения, и оно заканчивается. Естественно, что обнаружить такой идеальный вариант в природе непросто (порой невозможно и не нужно), и рассматривать мы можем лишь различные варианты приближения к нему. На ритмику цветения в течение сезона могут оказывать влияние всевозможные факторы окружающей среды: сильный ветер (для ветроопыляемых растений), обильные осадки, температура почвы и др. При отсутствии неблагоприятных факторов и наличии благоприятствующих цветению значений благоприятных факторов, т.е. наличие идеальных условий, кривая приобретает идеальный вариант, обусловленный лишь биологическими особенностями вида.

Ритмика цветения видов изученных в 2004 и 2005 гг. Эти исследования показали, что каждый вид имеет специфичную для него кривую цветения в течение периода вегетации, к тому же ритмика цветения одного вида не повторяется из года в

Таблица 12. Число побегов и число цветков растений, исследованных в 2004 г.

Вид	Общее число побегов на исследуемых растениях		Общее число цветков на всех побегах	
	2004	2005	2004	2005
<i>Agrostis vinealis</i>	–	11	–	186
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	174	137	6879	5845
<i>Bromus variegatus</i>	20	57	551	698
<i>Catabrosella variegata</i>	142	69	9617	5707
<i>Deschampsia flexuosa</i>	–	71	–	1450
<i>Festuca brunnescens</i>	51	44	1147	1240
<i>Festuca ovina</i>	70	42	630	628
<i>Festuca varia</i>	261	130	7016	4537
<i>Helictotrichon versicolor</i>	33	12	573	266
<i>Hyalopoa pontica</i>	–	27	–	684
<i>Phleum alpinum</i>	136	96	8344	8763

год, сохраняется лишь тенденция определенной ритмики цветения. У большинства видов можно обнаружить однодневный пик, либо максимум в течение нескольких дней цветения. Ритмики цветения приведены в Приложении 2 (рис. 12–30).

Кривая цветения, максимально приближенная к "колоколообразной" наблюдается у *Anthoxanthum odoratum* в 2004–2005 гг. (Приложение 2, рис. 12, в; 21, в), *Catabrosella variegata* в 2004–2005 гг. (Приложение 2, рис. 14, в; 22, в), *Phleum alpinum* в 2005 г. (Приложение 2, рис. 29, в). Интересно отметить, что у этих видов наблюдаются максимальные значения числа цветков на побеге (табл. 12). Возможно, большое число цветков сглаживает влияние мелких изменений погодных факторов, тем самым приближая (сглаживая) кривую к идеальному варианту.

Крайней противоположностью такого протекания цветения является ритмика цветения *Helictotrichon versicolor* в 2004–2005 гг. (Приложение 2, рис. 18, в; 26, в) и *Bromus variegatus* в 2004–2005 гг. (Приложение 2, рис. 13, в; 23, в), характеризующаяся коротким периодом цветения с несколькими пиками (порциями) цветения примерно одинаковой интенсивности.

У остальных представителей злаков ход цветения также неравномерен и состоит из спадов и подъемов в интенсивности цветения. Также может наблюдаться пик цветения, расположение которого варьирует от начала цветения до конца периода цветения.

Рис. 5 показывает ритмику цветения видов, изученных в 2004 г. На этом графике отмечены дни с обильными осадками. Ясно видно, что в эти дни (23, 27 июля, 1, 8, 11–12 августа) не происходит снижение интенсивности цветения, а порой к этим дням наблюдается определенный максимум цветения. Снижение, а иногда и приостановка цветения происходит на следующий после обильных осадков день. Такая реакция не совсем ясна, так как цветение в дождь не оправдано и не эффективно, к тому же предотвращается бесполезное расходование пыльцы. Однако интересна особенность этой реакции, а именно, ее запоздалость, видимо, связанная с невозможностью растений быстро отреагировать на изменение погодных условий. 23 июля был отмечен случай интенсивного снегопада, довольно редкого явления для этого периода, во время которого интенсивно цвел *Anthoxanthum odoratum*.

В табл. 13 приведены данные по датам пика цветения видов. Из нее следует, что для ветроопыляемых видов благоприятным является схожее сочетание абиотических факторов среды. Пики цветения для раннецветущих видов в 2004 г. (*Catabrosella variegata* и *Anthoxanthum odoratum*) приходятся на 27 июля; поздноцветущих вечерних видов (*Bromus variegatus*, *Helictotrichon versicolor*) на 10 августа; поздноцветущих утренних на 17–18 августа.

В 2005 году для всех ветроопыляемых видов была характерна ритмика со смещением в сторону окончания цветения, в 2004 г. то же самое было характерно для всех видов, кроме *Bromus variegatus* и *Catabrosella variegata*. Для *Catabrosella variegata* вообще характерно цветение, пик которого приходится почти на середину срока цветения как в 2004, так и в 2005 гг. Наиболее сильно кривая цветения смещена относительно медианы у *Agrostis vinealis* (2005 г.), характеризующейся парциальным цветением, и *Anthoxanthum odoratum* (2004 г.), показавшим в этом году сильный всплеск цветения, пришедшийся на середину срока цветения (27 июля).

В 2004 г. *Catabrosella variegata* показала более или менее одинаковую интенсивность цветения в течение всего срока. Остальные виды имели более или менее выраженное повышение интенсивности. В 2005 г. 6 видов имели выраженный пик цветения, четыре – наоборот не проявили такой динамики; три вида показали изменение динамики и в 2005 г. выраженного пика уже не имели.

Варьирование вида кривой (наличие или отсутствие выраженного пика цветения) от года к году, и даже ее инверсия, может отражать изменения значений факторов, регулирующих цветение. Например, отсутствие пика цветения у большого числа видов в 2005 г. отражало либо ухудшение условий во время предполагаемого максимума цветения, тем самым снижая пиковые значения и увеличивая общий срок цветения, либо

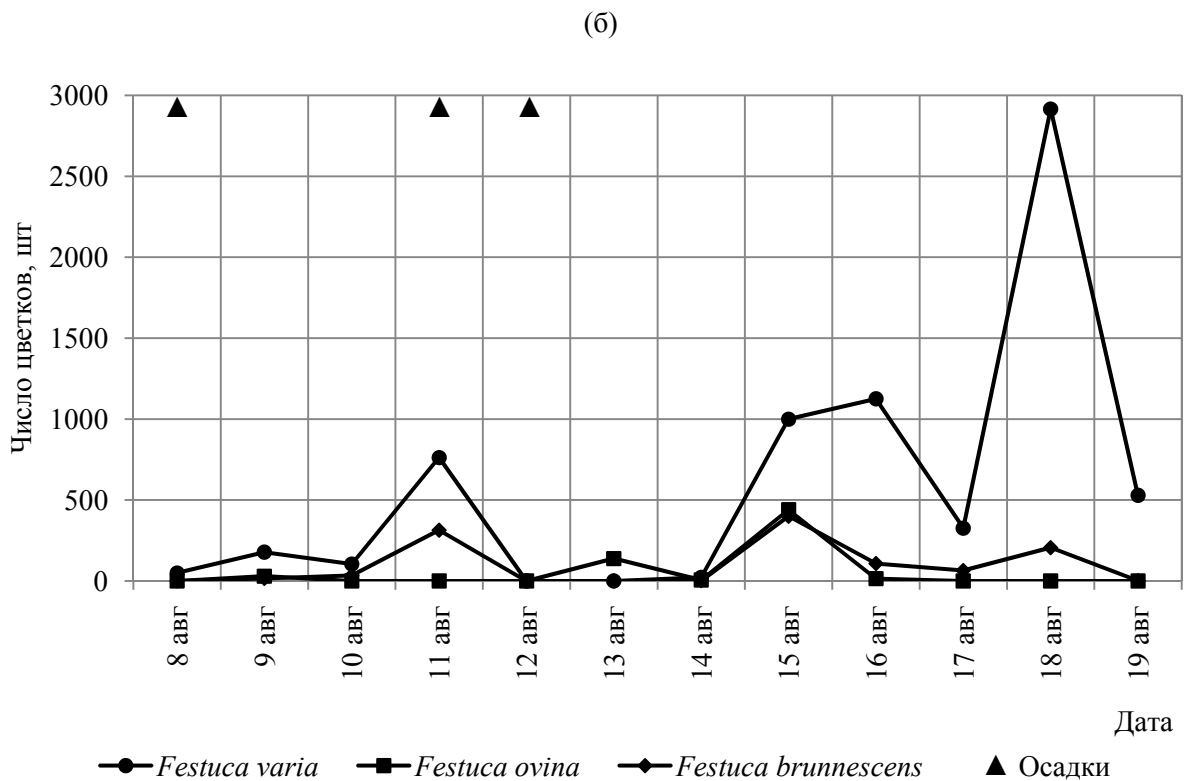
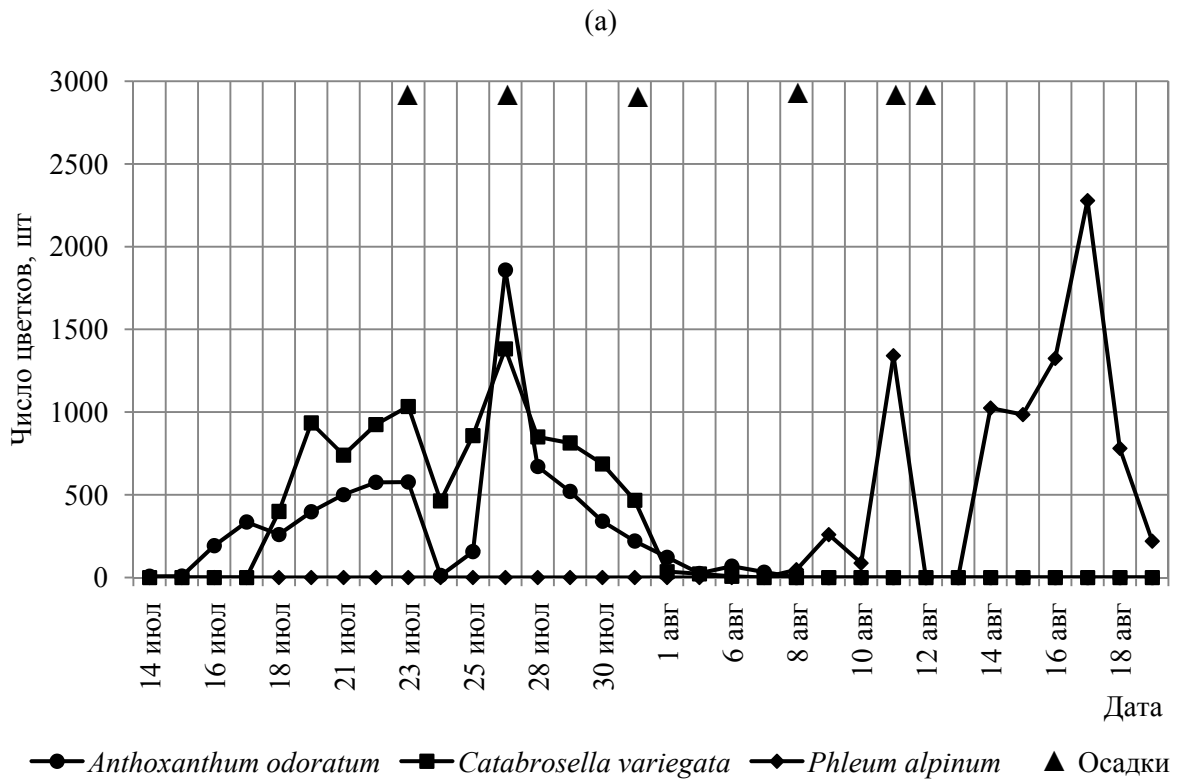


Рис. 5. Ритмика цветения некоторых видов злаков в течение вегетационного периода в 2004 г. Для повышения наглядности графики разделены на две части – (а) и (б)

улучшение условий, возможно за счет повышения интенсивности цветения в начале срока цветения. В нашем случае, видимо, имел место первый вариант.

Таблица 13. Даты пиков цветения видов, изученных в 2004–2005 гг.

Вид	Год	Дата пика цветения	
		2004	2005*
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	2004	27 июля	23 июля
<i>Bromus variegatus</i>		10 августа	31 июля
<i>Catabrosella variegata</i>		27 июля	31 июля
<i>Festuca brunnescens</i>		15 августа	7 августа
<i>Festuca ovina</i>		17 августа	16 августа
<i>Festuca varia</i>		18 августа	15 августа
<i>Helictotrichon versicolor</i>		10 августа	30 июля
<i>Phleum alpinum</i>		17 августа	16 августа
<i>Agrostis vinealis</i>	2005	25 августа	–
<i>Anthoxanthum odoratum</i>		23 июля	–
<i>Bromus variegatus</i>		31 июля	–
<i>Catabrosella variegata</i>		31 июля	–
<i>Deschampsia flexuosa</i>		25 августа	–
<i>Festuca brunnescens</i>		7 августа	–
<i>Festuca ovina</i>		16 августа	–
<i>Festuca varia</i>		15 августа	–
<i>Helictotrichon versicolor</i>		30 июля	–
<i>Hyalopoa pontica</i>		27 августа	–
<i>Phleum alpinum</i>		16 августа	–

Примечание. * – столбец приведен для сравнения видов, изученных как в 2004 так и в 2005 гг.

В 2005 г. были получены схожие данные по этим же видам, а также видам, добавленным для исследования. Здесь обильные осадки 13, 14, 16, 17, 23, 26 июля и 9, 10, 19 августа вызывали снижение интенсивности цветения изученных видов.

Пики цветения в 2005 г. (табл. 13) варьировали более сильно от вида к виду. Если сравнивать данные 2004 и 2005 гг., то выясняется, что пик цветения значительно сместился у трех видов: *Bromus variegatus*, *Festuca brunnescens*, *Helictotrichon versicolor*. Остальные же виды имели пик цветения со смещением в пределах 4 дней. Эти вариации, возможно, были связаны со специфическими погодными условиями каждого года.

Более конкретные особенности ритмики цветения в течение вегетационного периода 2004–2005 гг. получить не удалось, ввиду отсутствия точных метеорологических данных для стационара.

Таблица 14. Стадии распускания цветков для *Anemone speciosa*, *Pulsatilla aurea*, *Campanula tridentata*

Вид	Стадии распускания				
	1	2	3	4	5
<i>Anemone speciosa</i>	Не зацвел 0%	Приоткрыт 1–70%	Открыт 71–100%	Вянет Увядание частей цветка	Закрылся Полное отмирание цветка
<i>Pulsatilla aurea</i>	Не зацвел 0%	Приоткрыт 1–70%	Открыт 71–100%	Вянет Увядание частей цветка	Закрылся Полное отмирание цветка
<i>Campanula tridentata</i> *	Бутон	Цветок открыт, пыльца	Завядание тычинок	Касание раскрытым рыльцем пыльцы	Завядание всех частей цветка

Примечание. * Стадии распускания согласно К. Фегри, Л. ван дер Пэйл (1982) с изменениями.

Ритмика цветения видов, изученных в 2006, 2008 гг. (преимущественно энтомофилов). В 2006, 2008 гг. изучалась ритмика цветения двух ветроопыляемых видов (*Plantago atrata* и *Rumex alpestris*) и 30 насекомоопыляемых видов.

Ритмика цветения *Plantago atrata* и *Rumex alpestris* (Приложение 2, рис. 41, б, г). Ритмика цветения *Plantago atrata* была скачкообразной, имелось три пика цветения (30 июня, 6 июля и 10 июля). Скачкообразность могла быть связана с высокой относительной влажностью воздуха в это время и морозящими дождями. Напротив, на цветение *Rumex alpestris* осадки не оказывали сильного воздействия. Следует сказать, что все исследованные особи щавеля оказались женскими (вид является двудомным).

Возможно, осадки не являются для них фактором, приостанавливающим цветение, в отличие от мужских особей. Дальнейшие исследования должны проводиться как на женских, так и мужских особях. Общая картина цветения *Rumex alpestris* показывает нарастание интенсивности цветения в первой половине срока цветения, а во второй наблюдали некое стабильное состояние (либо число открывающихся цветков равно отмирающим, либо открывшиеся цветки остаются открытыми, а новые не появляются).

Ритмика цветения видов, имеющих один цветок на побеге: *Anemone speciosa*, *Pulsatilla aurea*, *Campanula tridentata* (Приложение 2, рис. 41, а, б, в соответственно).

Для проведения исследования для каждого вида были выделены стадии распускания цветка (табл. 14). *Anemone speciosa* имела длительный срок цветения, большая часть которого приходилась на стадию полностью открытого цветка (27 июня–6 июля).

Распускание, также как и отмирание, довольно короткие, чуть длительнее стадии не полностью открытого цветка и завядания. *Pulsatilla aurea* имела схожую с предыдущим видом динамику, отличаясь лишь общей длительностью цветения (почти в два раза меньше).

Каждый цветок (все особи были одноцветковыми) *Campanula tridentata* цвел в среднем два дня, поэтому общая картина представлена длительным периодом с цветками, находящимися на стадии бутона и стадией завядания всех частей цветка. В тоже время длительны и стадия завядания тычинок, и стадия касания раскрытым рыльцем пыльцы.

Ритмика цветения остальных видов, изученных в 2006, 2008 гг. В 2006 г. из изученных видов 10 имели пик интенсивности, смещенный к концу срока цветения, 5 – к началу. В 2008 г. 14 – пик был смещен к концу, 3 – пик был смещен к началу.

Рассматривая детально кривые цветения, можно выделить некоторые группы по ритмике цветения в течение сезона. Принадлежность вида к тому или иному типу показана в табл. 15.

1 тип кривой (рис. 6, а) цветения в течение сезона характеризуется довольно быстрым и плавным началом цветения, затем интенсивность цветения достигает максимума, резко падает и продолжает падать уже более медленными темпами. К этому типу мы отнесли 6 видов. Из них *Hedysarum caucasicum* отнесен к этому типу по результатам обоих лет наблюдения.

2 тип (рис. 6, б) характеризуется кривой, максимально приближенной к идеальному варианту – постепенное, но не длительное увеличение интенсивности, довольно резкий подъем, затем пик, уменьшение интенсивности и окончание цветения. К этому типу мы отнесли 6 видов.

3 тип (рис. 6, в) схож со 2 типом, но вершина кривой смещена в правую сторону, то есть к окончанию срока цветения. К нему отнесено 9 видов.

4 тип (рис. 6, г) аналогичен 3 типу, но со смещением вершины кривой к началу срока цветения. К нему отнесено 8 видов.

Два вида (*Veronica gentianoides* и *Geranium gymnocaulon*) по результатам двухлетних наблюдений попали в две группы. *Veronica gentianoides* – во 2 и 3 группы, а *Geranium gymnocaulon* – в 1 и 4 группы.

Как уже говорилось ранее, кривая была бы идеальной в идеальных условиях. Растения благодаря морфологическим особенностям могут обеспечивать на уровне генеративного органа (цветка) постоянство некоторых факторов (константность). Возможно, попадание некоторых видов в первые две группы и объясняется этими предпосылками.

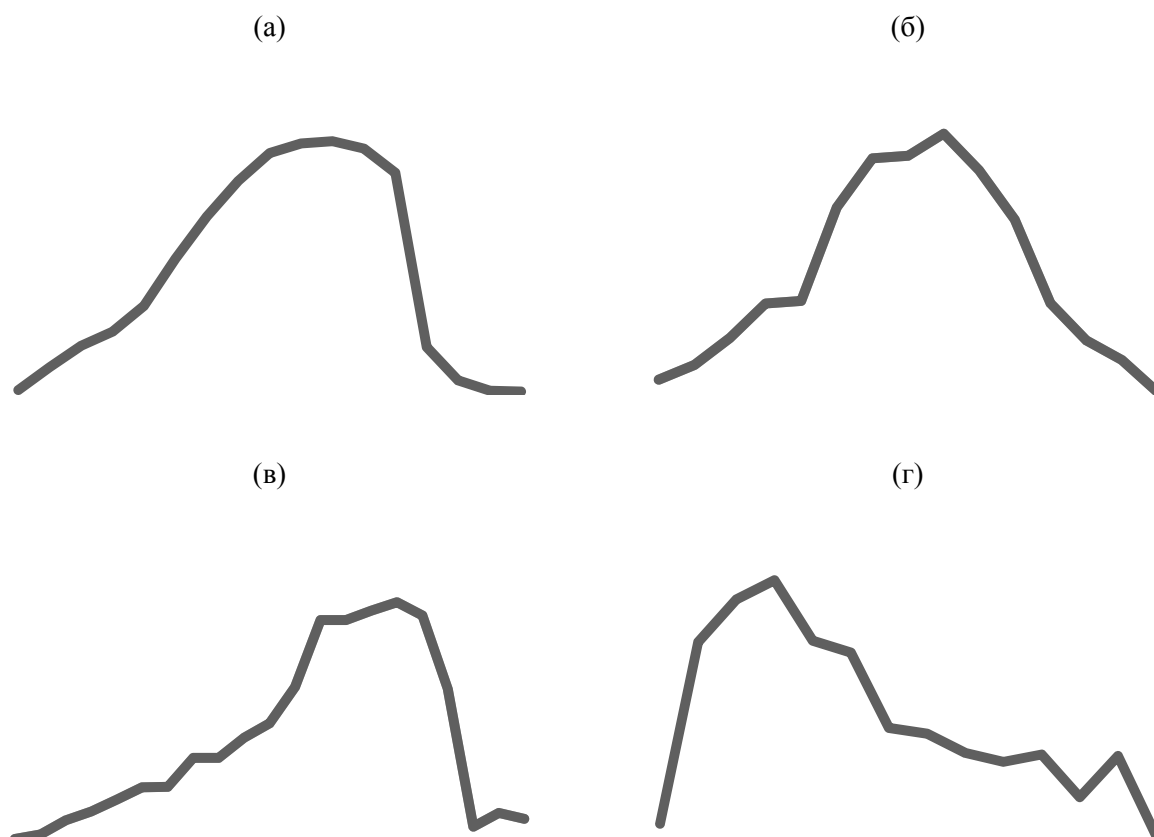


Рис. 6. Типы кривых цветения (по вертикали – число открытых цветков (шт), по горизонтали – дата (дни) в течение вегетационного периода. 1 тип (а), на примере *Pedicularis condensata* (2008 г.), 2 тип (б), на примере *Pedicularis nordmanniana* (2006 г.), 3 тип (в), на примере *Carum meifolium* (2006 г.), 4 тип (г), на примере *Erigeron alpinus* (2008 г.)

Например, можно выделить виды с цветками, хорошо защищающими тычинки и пестик от вредных факторов среды – *Pedicularis* sp., *Hedysarum caucasicum*, *Ajuga orientalis* (у живучки восточной все цветки прикрыты сверху листьями). Другие виды, – *Euphrasia ossica*, *Primula algida* – имеют мелкие цветки, в которые влага, скорее всего, не попадет, а будет лежать "каплей" на поверхности. Казалось бы, защита от влаги не особенно важный фактор, но в пользу его важности говорит то, что опылители появляются моментально после прохождения дождя (личные наблюдения 2008 г.) и наличие готовых для опыления "сухих" цветков повышает шансы опыления в несколько раз. Некоторые виды (например, *Scorzonera cana*) закрывают соцветия в районе 14.00 часов, и тем самым сокращая возможный период опыления, уходят от периода (14.00–19.00) высокой вероятности осадков.

С другой стороны, многие соцветия сложноцветных имеют открытые, незащищенные цветки. Они, видимо, наиболее зависимы от внешних факторов, и кривая

Таблица 15. Распределение видов по типу кривой цветения в течение вегетационного сезона

Тип кривой цветения*	Виды	
	2006	2008
1	<i>Hedysarum caucasicum</i>	<i>Ajuga orientalis</i>
	<i>Thymus nummularius</i>	<i>Geranium gymnocaulon</i>
		<i>Hedysarum caucasicum</i>
		<i>Pedicularis comosa</i>
		<i>Pedicularis condensata</i>
2	<i>Euphrasia ossica</i>	<i>Primula algida</i>
	<i>Pedicularis nordmanniana</i>	<i>Scorzonera cana</i>
	<i>Sibbaldia procumbens</i>	
	<i>Veronica gentianoides</i>	
3	<i>Carum meifolium</i>	<i>Aster alpinus</i>
	<i>Corydalis conorhiza</i>	<i>Draba hispida</i>
	<i>Oxytropis kubanensis</i>	<i>Leontodon hispidus</i>
	<i>Sedum tenellum</i>	<i>Veronica gentianoides</i>
		<i>Erigeron caucasicus</i>
4	<i>Arenaria lychnidea</i>	<i>Erigeron alpinus</i>
	<i>Campanula collina</i>	<i>Matricaria caucasica</i>
	<i>Geranium gymnocaulon</i>	<i>Senecio kolenatianus</i>
	<i>Minuartia circassica</i>	
	<i>Trifolium polyphyllum</i>	

Примечание. * – объяснение типов в тексте.

их цветения чаще всего смещена в какую-либо сторону, за счет снижения интенсивности цветения либо в начале периода цветения, либо ближе к концу.

Ранее мы рассмотрели цветение в течение сезона в общих чертах, не обращая внимания на спорадические изменения интенсивности цветения. Теперь остановимся на них. У рассмотренных ранее представителей сем. Роасеае цветение в течение сезона на ритмику цветения сильное влияние оказывали осадки.

У видов, исследованных в 2008 г. (Приложение 3, рис. 36–41) резкие спады и приостановку цветения мы наблюдали с 29 июля по 3 августа. Влажность воздуха в эти дни составляла более чем 99.9%, а количество осадков от 2 до 4 мм. Естественно, что при такой влажности все органы растений, по сути, являются "мокрыми". Это не сильно влияет на виды с защищенными цветками, и сильно, на виды с открытыми цветками (например, виды сем. Asteraceae). Приостановили распускание цветков виды: *Erigeron*

caucasicus, *Matricaria caucasica*, *Leontodon hispidus*; снизили интенсивность: *Hedysarum causicum*, *Veronica gentianoides*, *Geranium gymnocaulon*, *Senecio kolenatianus*. Такие же спады наблюдались 5 августа – день также с высокой влажностью и осадками.

В 2006 г. неблагоприятными для цветения днями оказались: 24 июля, 27 июля, 29 июля, 8–9 августа, 15 августа. В эти наблюдалась высокая относительная влажность воздуха и осадки. Именно на эти даты приходятся спады интенсивности цветения у большинства видов.

В целом можно сказать, что цветение всех изученных видов наблюдается отклонение от идеального варианта, описанного в начале п. 5.2 настоящей работы. Фактором, снижающим или приостанавливающим распускание цветков, является выпадение осадков и (или) высокая относительная влажность воздуха. Связано это у ветроопыляемых видов с невозможностью переноса пыльцы в таких условиях, а у насекомоопыляемых с отсутствием агентов опыления в такую погоду.

5.3. Суточная ритмика цветения растений

Ритмика цветения ветроопыляемых видов. Каждый из изученных видов характеризуется приуроченностью цветения и опыления к определенному периоду суток, а ритмика цветения регулируется внутренними (генетическими) причинами и факторами внешней среды. Графики цветения изученных растений в течение суток представлены на рис. 12–30, а.

У злаков имеется определенная, резко выраженная суточная ритмика цветения, характерной чертой которой для *всех изученных нами* видов является отсутствие максимума интенсивности цветения в часы, приближенные к истинному полдню (13 ч. 15 мин.). Причиной этого может служить недолговечность жизни пыльцы. Она быстро отмирает в природных условиях, особенно при высокой температуре и низкой относительной влажности воздуха (Пономарев, 1964). В местообитаниях изученных видов именно в полуденные часы наблюдается самая высокая температура воздуха, при этом минимум относительной влажности воздуха приходится на утренние часы, но даже в полдень она выше 70%. Таким образом, фактором, ограничивающим цветение злаков в полуденные часы, является высокая температура воздуха.

Наши исследования показали наличие в районе исследования видов нескольких групп по типу цветения в течение суток. Согласно графикам кривых цветения были выделены группы – утренних, вечерних, цветущих весь день, цветущих два раза в день (табл. 16).

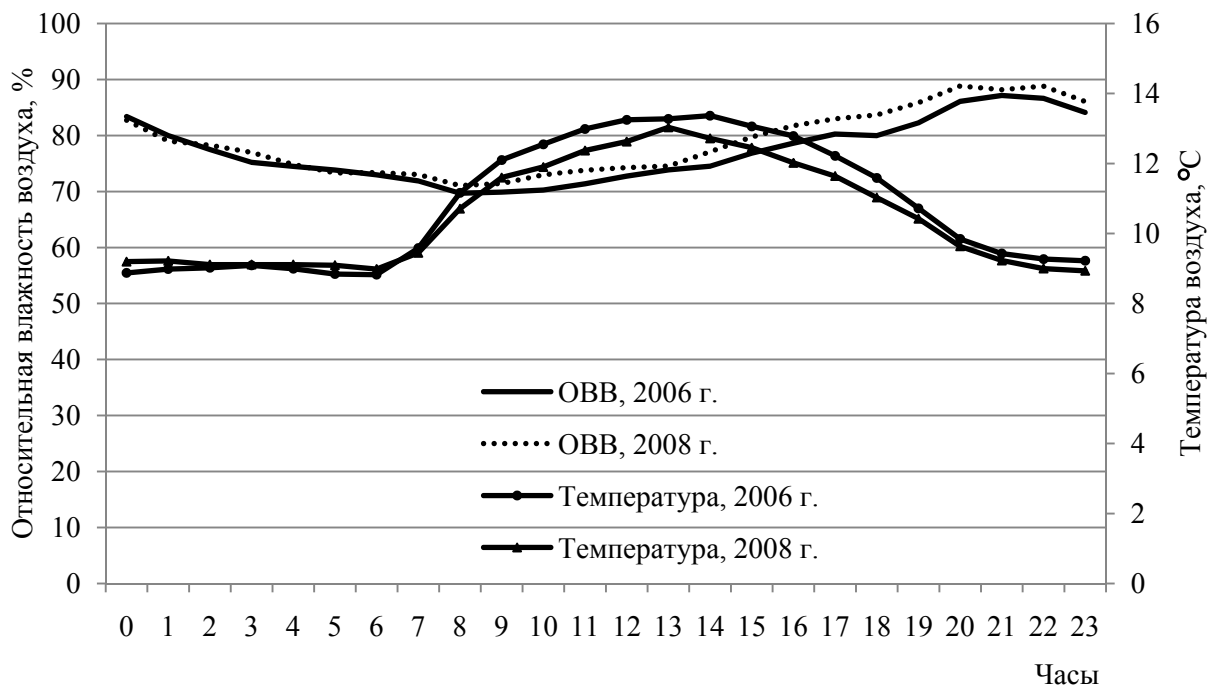
Таблица 16. Группы видов по типу суточной ритмики цветения. Чем выше столбик, тем интенсивнее в этот период шло цветение

Вид	Тип суточной ритмики цветения	Вид	Тип суточной ритмики цветения
2004		2005	
<i>Anthoxanthum odoratum</i>		<i>Anthoxanthum odoratum</i>	
<i>Bromus variegatus</i>		<i>Bromus variegatus</i>	
<i>Catabrosella variegata</i>		<i>Catabrosella variegata</i>	
<i>Festuca brunnescens</i>		<i>Festuca brunnescens</i>	
<i>Festuca ovina</i>		<i>Festuca ovina</i>	
<i>Festuca varia</i>		<i>Festuca varia</i>	
<i>Helictotrichon versicolor</i>		<i>Helictotrichon versicolor</i>	
<i>Phleum alpinum</i>		<i>Phleum alpinum</i>	
		<i>Agrostis vinealis</i>	
		<i>Deschampsia flexuosa</i>	
		<i>Hyalopoa pontica</i>	

В 2004 г. среди исследованных видов выявлено два утренних вида злака, два вечерних вида, один вид цветущий весь день и три вида, цветущих два раза в день. В 2005 г. из изученных видов выявлено 7 утренних видов, два вечерних вида и два вида цветущих весь день. В 2005 г. случаев цветения дважды в день не обнаружено. Важно понимать, что эти группы выделены по наличию открытых цветков, без учета максимальных значений интенсивности цветения. Поэтому сменившие тип ритмики (с двухразового цветения на утреннее) виды (*Festuca brunnescens*, *Festuca ovina*, *Phleum alpinum*) можно отнести к утренним, так как основная масса цветков раскрывается все-таки в дополуденные часы, а число цветков, открывающихся во вторую (дополнительную) фазу цветения, мало. Но, все-таки, наличие цветения и в послеполуденные часы является важным и его не следует упускать из виду.

На рис. 7, а, б представлены графики суточного изменения температуры воздуха, относительной влажности воздуха и скорости ветра – факторов, видимо, изначально

(a)



(б)



Рис. 7. Суточное изменение температуры воздуха, относительной влажности воздуха (а) и скорости ветра (б) в 2006, 2008 гг. ОВВ – относительная влажность воздуха

сформировавших наблюдаемую ритмику цветения. Исходя из максимумов интенсивности цветения в течение суток, можно выявить *периоды* суток с определенным набором значений факторов.

Выделены два основных и один дополнительный период максимума цветения: 1 – основной для утренних злаков, приходящийся на период с 5 ч. 15 мин. до 9 ч. 15 мин.; 2 – основной для вечерних злаков, с 15 ч. 15 мин. до 19 ч. 15 мин.; 3 – дополнительный для видов с двух разовым цветением, с 19 ч. 15 мин. до 21 ч. 15 мин.

Исходя из данных табл. 17, можно сказать, что в интервал 5 ч. 15 мин.–9 ч. 15 мин. наблюдаются минимальные температуры, при которых пыльца злаков сохраняет жизнеспособность дольше всего. Влажность в это время пониженная, но опять же относительно средних значений, и составляет >70%. Скорость ветра снижена по сравнению со средними значениями, однако не минимальна и достаточна для эффективного переноса пыльцы между растениями.

Интервал времени 15.15–19.15 характеризуется противоположными, по сравнению с предыдущим, значениями факторов – высокие температура, относительная влажность воздуха и скорость ветра. К видам, имеющим пик цветения именно в эти часы, относятся *Bromus variegatus* и *Helictotrichon versicolor*. Казалось бы, условия для цветения не благоприятны, но эти виды имеют свойство, которое позволяет им выживать в таких условиях. У них наблюдается взрывчатое (резкое и сильное) и порционное (несколько взрывов) цветение, и главное, эти взрывы происходят одновременно в локальной популяции. Благодаря этому цветение вечерних видов также интенсивно, как и цветение утренних.

Дополнительный максимум цветения у некоторых видов, приходящийся на 19.15–21.15, несильно выражен. Чаще всего он проявляется у видов, цветущих утром, что верно и в нашем случае (*Festuca brunnescens*, *Festuca ovina*, *Phleum alpinum*). Возникает такое цветение при наличии благоприятных условий в это время.

Два вида – *Catabrosella variegata* и *Anthoxanthum odoratum*, – имея максимумы, приходящиеся на утренние часы, цветут практически весь день, постепенно снижая интенсивность цветения от утренних часов к вечерним, в случае *Catabrosella variegata*, или имея дополнительный послеполуденный пик (значительно меньше утреннего) цветения, в случае *Anthoxanthum odoratum*.

Главный вопрос, возникающий при рассмотрении суточной ритмики – почему виды цветут в разное время суток. Злаки как растения, имеющие в качестве агента опыления ветер, находятся в менее выгодных условиях по сравнению с насекомоопыляемыми

Таблица 17. Средние значения факторов в рассматриваемые периоды, их среднесуточные значения и средние значения в течение светлого времени суток. ↓ – значение ниже, чем среднее, ↑ – значение выше, чем среднее

2004 год				2005 год			
5.15– 9.15	15.15– 19.15	19.15– 21.15	Среднее за сутки/ Среднее в светлое время суток	5.15– 9.15	15.15– 19.15	19.15– 21.15	Среднее за сутки/ Среднее в светлое время суток
Температура воздуха							
10.10 ↓	12.08 ↑	10.00 ↓	10.79/11.67	9.97 ↓	11.51 ↑	9.76 ↓	10.53/11.24
Относительная влажность воздуха							
71.66 ↓	79.60 ↑	85.17 ↑	77.23/76.15	72.44 ↓	82.79 ↑	87.62 ↑	78.85/78.28
Скорость ветра							
2.11 ↓	2.58 ↑	1.82 ↓	2.38/2.41	3.76 ↓	4.83 ↑	3.22 ↓	4.36/4.47

видами растений. Ветер – фактор не постоянный и не является очень точным, в отличие от насекомых, которые являются более выгодными векторами опыления, перенося пыльцу строго с цветка на цветок. Если бы растения цвели в одно и то же время, например, утром – временем идеальных температурных условий и условий влажности воздуха, – то в воздухе во время пыления находилось бы огромное число пыльцевых зерен, которые просто своей массовостью снижали бы эффективность опыления. Ветроопыляемые растения пошли двумя путями к улучшению ситуации. Во-первых, пространственная дифференциация, во-вторых, временная, как раз и проявляющаяся в различии суточных ритмов цветения.

Сравнение суточной ритмики цветения в первой и второй половинах срока цветения (ПСЦ). Для проведения такого анализа мы разделили общий срок цветения на две половины и сравнили суточную ритмику цветения в каждой из них (Приложение 2, рис. 12–30, б). Главной задачей было посмотреть смещение максимумов интенсивности цветения и сравнить интенсивности цветения в обеих половинах срока цветения.

Виды, цветущие вечером. *Helictotrichon versicolor* в 2004 г. показал в первой ПСЦ максимум цветения в 13.15–15.15, а во второй ПСЦ в 13.15–17.15. В 2005 г. смещения практически не произошло. У *Bromus variegatus* в 2004 г. в первой ПСЦ наблюдался один пик цветения, приходящийся на 15.15–17.15, во второй ПСЦ, как и у первого вида произошло смещение до 19.15. В 2005 г. максимумы интенсивности цветения в первой ПСЦ (19.15–21.15) и во второй ПСЦ (17.15–19.15) поменялись местами.

Виды, цветущие утром и целый день. Выделяется группа видов, у которых пики цветения не смещаются, но интенсивность цветения в первой ПСЦ выше, чем во второй ПСЦ: *Catabrosella variegata* (2004 г.), *Festuca brunnescens* (2005 г.), *Festuca varia* (2005 г.). Группа видов также без смещения пиков цветения, но у которых интенсивность цветения в первой ПСЦ ниже, чем во второй ПСЦ: *Festuca ovina* (2005 г.), *Anthoxanthum odoratum* (2005 г.), *Agrostis vinealis* (2005 г.), *Hyalopoa pontica* (2005 г.), *Festuca varia* (2004 г.), *Deschampsia flexuosa* (2005 г.). Группа видов, у которых интенсивность цветения выше во второй ПСЦ, при этом в ней же появляется цветение в вечерние часы (19.15–21.15), наряду с преобладанием утреннего цветения: *Festuca ovina* (2004 г.), *Phleum alpinum* (2004 г.), *Festuca brunnescens* (2004 г.). У *Catabrosella variegata* (2005 г.) цветение в первой и второй ПСЦ практически идентично по интенсивности. У *Anthoxanthum odoratum* (2004 г.), цветущего в течение всего дня, в утренние часы ритмика схожа в обеих ПСЦ, но в послеполуденные часы во второй ПСЦ интенсивность явно выше. У *Phleum alpinum* (2005 г.) в первой ПСЦ цветение более позднее, но более продолжительное и сильное.

Все эти данные говорят о том, что при сравнении суточных ритмик цветения в первой и второй ПСЦ наблюдается большое разнообразие вариантов, причем один и тот же вид в разные года может иметь разные варианты соотношения интенсивности цветения в первой и второй ПСЦ. Видимо такие смещения интенсивности цветения зависят от уникальных погодных условий каждого года.

Ритмика цветения насекомоопыляемых видов. У большинства видов суточная ритмика цветения проявляется неярко, и резких изменений интенсивности цветения в течение суток не происходит. Открывание цветков происходит в течение всего дня. Лишь у одного вида – *Scorzonera cana* – обнаружено закрывание соцветия около 14.00. Неоправданность выраженной суточной ритмики, возможно, связана с двумя причинами. Во-первых, на закрывание и открывание цветков и, тем более, соцветий требуется большое количество ресурсов. Во-вторых, имея в качестве агентов опыления насекомых, они должны быть всегда (в дневное время суток) готовы к их посещению.

5.4. Спектры цветения растений

В Приложении 1 изображены спектры цветения видов, показывающие их ход цветения и даты максимумов. Распределение максимумов интенсивностей цветения по декадам приведено в табл. 18. В 2004 г. большинство видов имело максимумы цветения во второй декаде августа, а в 2005 г. – в третьей декаде июля. В 2006 и 2008 гг.

Таблица 18. Число цветущих видов и число видов имеющих максимум интенсивности цветения (под чертой), по декадам.

Год	Декады месяцев								
	Июнь			Июль			Август		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
2004	–	–	–	–	–	2/2	7/2	6/4	–
2005	–	–	–	–	–	4/4	8/1	6/3	6/3
2006	–	–	–	–	4/2	8/3	12/8	7/2	–
2008			3/1	8/5	8/5	16/4	11/8		

Примечание. Полужирным отмечены максимальные значения по годам.

большинство видов имели максимум цветения в первой декаде августа. Если же взять вместо максимумов цветения общее число цветущих видов, то в 2004–2005 гг. оно приходится на первую декаду августа, а в 2006 и 2008 гг. на первую декаду августа и третью декаду июля соответственно. В целом максимумы цветения всех изученных видов приходятся на третью декаду июля – вторую декаду августа, а весь период цветения всех видов длится с третьей декады июня до третьей декады августа.

5.5. Приоритетные направления дальнейших исследований

Результаты, полученные в ходе наших исследований, могут быть важны в плане познания экологии видов, но требуют дополнения и рассмотрения ряда других вопросов. В связи с этим, мы определили направления дальнейших исследований, которые, возможно, восполнят недостающие пробелы:

1. Включение в исследования остальных видов, произрастающих в альпийских сообществах Тебердинского заповедника. Наши исследования не охватили многие насекомопыляемые виды, а также группу ветроопыляемых видов – осоковых и ситниковых.

2. Более подробное изучение суточной ритмики цветения с использованием приборов для измерения температуры и влажности воздуха, скорости ветра, а также температуры и влажности почвы в непосредственной близости от растений.

3. Изучение особенностей ритмики цветения видов, произрастающих в разных типах сообществ.

4. Изучение фауны насекомых опылителей, динамики их численности в течение сезона и суток, особенностей их экологии как векторов опыления, а также познание пищевой сети насекомое-растение и особенностей ее функционирования.

5. Исследование особенностей ритмики цветения растений, у которых возможно четкое разделение различных стадий онтогенетического развития (в частности, стадий генеративного периода), на каждой из этих стадий.

6. Изучение морфологии растений в свете их возможных приспособлений для повышения эффективности опыления в высокогорных условиях.

ВЫВОДЫ

- (1) В результате изучения анэкологии 43 видов растений из четырех альпийских сообществ Тебердинского заповедника выявлено, что цветение популяций видов приурочено к периоду с третьей декады июня до третьей декады августа. Максимумы в интенсивности цветения приходятся на третью декаду июля–вторую декаду августа.
- (2) Разница в датах зацветания изученных видов сильно варьирует, достигая 43 дней; разница в датах начала зацветания видов одного сообщества бывает выше, чем разница между видами разных сообществ. Наблюдаются значимые различия в длительности цветения ценопопуляций в альпийских лишайниковых пустошах и альпийских коврах, гераниево-копеечниковых лугах и альпийских коврах. По длительности цветения в течение суток выделены группы видов злаков: короткоцветущие, со средней длительностью цветения и длительноцветущие. Большая часть изученных видов имеет среднюю длительность цветения. Зацветание у разных видов происходит с разной степенью одновременности: обнаружены как виды, у которых все особи в ценопопуляции зацветают практически одновременно, так и виды, у которых даты зацветания особей в ценопопуляции вообще не пересекаются.
- (3) Ритмика цветения в течение вегетационного периода специфична для каждого из изученных видов. У большинства видов в течение периода цветения наблюдаются спады и подъемы его интенсивности. Основными факторами, снижающими или приостанавливающими открытие цветков, являются выпадение осадков и (или) высокая относительная влажность воздуха. Такие погодные условия делают невозможным перенос пыльцы ветроопыляемых видов, приводят к отсутствию агентов опыления насекомоопыляемых видов.
- (4) Для изученных ветроопыляемых видов растений ритмика цветения в течение суток четко выражена и видоспецифична. По типу суточной ритмики цветения выделены группы видов: утренние, вечерние, цветущие весь день и виды с двумя пиками цветения. Большая часть видов цветет утром, когда цветению благоприятствуют многие факторы: пониженная температура, высокая влажность воздуха и оптимальная скорость ветра. У насекомоопыляемых видов раскрытие цветков при благоприятных условиях происходит равномерно по времени, в течение всего дня. При ухудшении погодных условий открывание цветков приостанавливается, но уже открывшиеся цветки при этом не закрываются.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аксенова А.А., Онихченко В.Г. О возможности фенологического расхождения растений альпийских сообществ: эксперименты с разновременным затенением гераниево-копеечникового луга // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103. Вып. 5. С. 24–30.
2. Алтунин Д.А., Буц В.М., Скороходова Н.В. и др. Справочник по сенокосам и пастбищам. М.: Россельхозиздат, 1986. 335 с.
3. Ареалы лекарственных и родственных им растений СССР (Атлас) / Под ред. Шмидта В.М. 1983. 208 с.
4. Ахметжанова А.А., Онихченко В.Г., Семенова Е.В., Елумеева Т.Г., Герасимова М.А. Атлас сосудистых растений альпийского стационара Тебердинского заповедника / Под ред. Зернова А.С. М., 2009. 117 с.
5. Бадритдинова Р.С. Ритм и экология цветения некоторых растений крупнозлаковой полусаванны // Вопросы антропоэкологии. Материалы к симпозиуму по антропоэкологии. Пермь / Под ред. Шамурина В.Ф. Л.: Наука, 1969. С. 10–11.
6. Балоян С.А. Сезонная динамика альпийских фитоценозов горы Арагац. Ереван, 1987 // ВИНТИ. № 3639-В87 Деп.
7. Банникова В.А., Гузик М.Б. Антропоэкологические особенности трибы Phalarideae (Poaceae) // Бот. журн. 1983, Т. 68. № 9. С. 1221–1225.
8. Банникова В.А. Порционное цветение ржи // Биол. науки. 1964, № 2. С. 107–110.
9. Банникова В.А. Протогиния и суточная ритмика цветения *Anthoxanthum odoratum* L. // Экология опыления растений. Межвуз. сб. научн. тр. Пермский университет. 1981. Вып. 6. С. 88–92.
10. Банникова В.А. Цветение и опыление тимофеевки луговой // Экология опыления растений. Межвуз. сб. научн. тр. Пермский университет. 1980. С. 81–86.
11. Банникова В.А. О раскрытии цветков и удлинении тычиночных нитей у злаков // Бот. журн. 1964б. Т. 49. № 5. С. 735–739.
12. Банникова В.А. О цветении луговых злаков // Ученые записки Пермского государственного университета им. А.М. Горького. Пермь, 1964а. Вып. 114. С. 97–104.
13. Берг Р.Л. Стандартизирующий отбор в эволюции цветка // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 3. С. 318–334.

14. *Биология. Энциклопедия* / Под ред. Гилярова М.С. М.: Большая Российская энциклопедия, 2003.
15. *Буш Н.А.* Ботанико-географический очерк Европейской части СССР и Кавказа. М.–Л., 1936.
16. *Вовк А.* О сроках и ритмах цветения украинских полевиц (род *Agrostis* L.) // Украинский бот. журн. 1966. Т. 23. № 4. С. 30–36.
17. *Воробьева Ф.М.* Растительность альпийского пояса Тебердинского заповедника // Тр. Теберд. гос. запов. Ставрополь: Ставропольское кн. изд-во, 1977. Вып. 9. С. 27–87.
18. *Воробьева Ф.М., Онищенко В.Г.* Сосудистые растения Тебердинского заповедника (аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников. Вып. 99 / Под ред. Губанова И.А. М., 2001.
19. *Голубев В.Н.* О сопряженности динамики продуктивности и ритмики цветения травянистых сообществ // Биол. науки. 1971. № 4. С. 75–77.
20. *Гришина Л.А., Онищенко В.Г., Макаров М.И. и др.* Состав и структура биогеоценозов альпийских пустошей. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986. 88 с.
21. *Гришина Л.А., Онищенко В.Г., Макаров М.И. и др.* Изменения свойств горно-луговых альпийских почв северо-западного Кавказа в различных экологических условиях // Почвоведение. 1993. № 4. С. 5–12.
22. *Гроссгейм А.А.* Растительный покров Кавказа. М.: Изд-во МОИП, 1948. 264 с.
23. *Гроссгейм А.А., Ярошенко П.Д.* Очерк растительности летних пастбищ Нухинского уезда. Баку: Изд-е Наркомзема, 1929. Сер. В. Т. 1. 84 с.
24. *Гулисашвили В.З., Махатадзе Л.Б., Прилипко Л.И.* Растительность Кавказа. М.: Наука, 1975. 233 с.
25. *Дмитрах Р.И.* Суточный режим пыления анемофильных видов растений сообщества *Festuca rubra* L. в Карпатах // Украинский бот. журн. 1989. Т. 46. № 3. С. 14–18.
26. *Долуханов А.Г., Сахокия М.Ф., Харадзе А.Л.* К вопросу о высокогорных растительных поясах Кавказа // Тр. Тбил. ботан. ин-та. 1941. Т. 8. С. 113–138.
27. *Еленевский Р.А.* Горно-луговые этюды Кавказского заповедника // Тр. Кавказ. запов. 1939. Вып. 2. С. 127–161.
28. *Елумеева Т.Г.* Естественная разногодичная динамика альпийской лишайниковой пустоши // Тр. Теберд. гос. запов. 2005. Вып. 30. С. 74–89.

29. Жененко С. Экология цветения и опыления костреца пестрого (*Bromopsis variegata* (Vieb) Holub.) в условиях высокогорий Северного Кавказа // Систематика, анатомия и экология растений Европейской части СССР. Л., 1979. С. 34–52.
30. Илличевский С.О. Устройство цветка и время его цветения // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 5. С. 718–719.
31. Кавецкая А.А., Токарь Л.О. Отрицательное действие большого количества пыльцы при опылении грецкого ореха // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 4. С. 580–585.
32. Китаев Л.М. Особенности экстремального снегонакопления в горных и предгорных областях (на примере Большого Кавказа) // Метеорология и гидрология, 2003. № 7. С. 60–68.
33. Кишковский Т.Н. К биологии высокогорных растений Памира // Бот. журн. 1951. Т. 36. № 5. С. 523–527.
34. Колаковский А.А. Растительность альпийского пояса хребтов Теймас и Эрцог в Абхазии (Бассейн р. Чхалты) // Тр. Тбил. бот. ин-та. 1940. Т. 7. С. 1–49.
35. Кондрашов А.С., Онипченко В.Г., Язвенко С.Б. О гибридной зоне между *Anemone speciosa* L. и *A. speciosa* Adams ex Pritzel (Ranunculaceae Juss.) в Тебердинском заповеднике // Бюлл. МОИП. Отдел биол. 1986. Т. 91. № 1. С. 88–95.
36. Курашев А.С. Антэкология 8 видов альпийских злаков // Тр. Теберд. гос. запов. 2005. Вып. 30. С. 155–170.
37. Курашев А.С. Антэкология альпийских злаков Тебердинского заповедника // Тез. докл. межвуз. научн. студ. конф. "Интеллектуальное будущее Вологодского края". Вологда, 2006. С. 178–179.
38. Курашев А.С. Антэкология альпийских злаков Тебердинского заповедника // Тез. докл. победителей открытого конкурса на лучшую студенческую работу "Мой город 2006". Череповец: ЧГУ. 2007. С. 237–239.
39. Курашев А.С. Экология цветения 8 видов альпийских злаков // Матер. 7 междунар. конф. "Биологическое разнообразие Кавказа". Теберда. 2005а. С. 62–64.
40. Курашев А.С. Ритмика цветения злаков альпийского пояса Тебердинского заповедника // Матер. междунар. научн.-практ. конф. "Современная экология – наука XXI века". Рязань. 2008. В печати.

41. *Ларин И.В.* Очередные задачи геоботанических исследований кормовых площадей // Бот. журн. 1936. Т. 21. № 2. С. 244–252.
42. *Левковский В.П., Тихменев Е.А.* Экология опыления некоторых арктических овсяниц // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 1. С. 35–42.
43. *Логвиненко О.А., Онипченко В.Г.* Семенная продуктивность альпийских растений // Тр. Теберд. гос. запов. 1999. Вып. 15. С. 51–63.
44. *Любезнова Н.В.* Изменчивость биоморфологических признаков *Anthoxanthum odoratum* L. в различных сообществах альпийского пояса // Тр. Тебердин. гос. запов. 2003. Вып. 20. С. 75–92.
45. *Любезнова Н.В.* Пространственная структура и динамика численности побегов *Agrostis vinealis* ssp. *planifolia* (C. Koch.) Tzvel. и *Anthoxanthum odoratum* L. в высокогорьях северо-западного Кавказа // Тр. Тебердин. гос. запов. 2004. Вып. 21. С. 39–45.
46. *Макаров М.И., Онипченко В.Г., Мальшева Т.И., Салпагаров А.Д.* Сезонная динамика температуры почвы и некоторые параметры климата в экосистемах альпийского стационара "Малая Хатипара" // Тр. Тебердин. гос. запов. Вып. 27. С. 30–41.
47. *Мартьянова А.И.* Влияние способа опыления на семенную продуктивность и качество семян кормовых бобов // Бюлл. МОИП. Отдел биологический. 1967. Т. LXXII. № 2. С. 83–92
48. *Меликян А.П.* Итоги науки и техники // Сер. Ботаника. Т. 12. / Под ред. Тихомирова В.Н. М.: ВИНТИ, 1991.
49. *Микеладзе Р.М.* К познанию альпийских ковров Юго-Осетии // Проблемы ботаники. 1960. Т. 5. С. 170–181.
50. *Миркин Б.М.* Экология естественных и сеяных лугов // Сельское хозяйство, № 8. М.: Знание, 1991. 64 с.
51. *Наринян С.Г.* Соотношение надземной и подземной массы растительности альпийских ковров горы Арагац и влияние удобрений на их продуктивность // Проблемы ботаники. Фрунзе, 1967. Т. 9. С. 281–288.
52. *Наринян С.Г.* Альпийские ковры Кавказа как особый тип растительного покрова (вопросы их генеза и классификация) // Тр. Ботан. ин-та АН АрмССР. Ереван, 1962. Т. 13. С. 5–27.

53. *Наринян С.Г.* К вопросу о возрастных группах растений альпийских ковров в связи с надземной и подземной ярусностью // Доклады АН АрмССР, 1948. Т. 9. № 2. С. 81–84.
54. *Наринян С.Г.* О некоторых особенностях фенологии альпийских ковров на горе Арагац // Известия АН АрмССР, 1959б. Т. 12. № 1. С. 47–69.
55. *Наринян С.Г.* Предварительные результаты экологического изучения альпийских ковров Арагаца // Известия АН АрмССР, 1959а. Т. 12. С. 3–15.
56. *Никифорова Н.Б.* Суточный ритм цветения некоторых однолетних видов рода *Bromus* L. // Вопросы антропоэкологии. Материалы к симпозиуму по антропоэкологии. Пермь / Под ред. Шамурина В.Ф. Л.: Наука. 1969. С. 36–37.
57. *Новожилова Н.Н.* Суточный ритм цветения высокогорных растений Восточного Памира // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 11. С. 1502–1509.
58. *Онипченко В.В., Сенов А.В.* Синтаксономия рододендроновых стлаников Тебердинского заповедника // Биол. науки. 1992. № 4. С. 12–22.
59. *Онипченко В.Г., Егоров А.В., Глухова Е.М. и др.* Экологическая приуроченность высокогорных растений Тебердинского заповедника: анализ базы данных геоботанических описаний // Тр. Тебердин. гос. заповедник. 1999. Вып. 15. С. 166–206.
60. *Онипченко В.Г., Онищенко В.В.* Климатические особенности альпийских сообществ // Состав и структура биогеоценозов альпийских пустошей. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986. С. 9–24.
61. *Онипченко В.Г.* Сезонная динамика фитоценоза альпийской пустоши на северном Кавказе // Бюлл. МОИП. Отдел биологический. 1983. Т. 88. Вып. 5. С. 106–114.
62. *Онипченко В.Г., Устинова Я.А.* Сезонная динамика альпийских фитоценозов Тебердинского заповедника (северо-западный Кавказ) // Бюлл. МОИП. Отдел биологический. 1993. Т. 98. Вып. 6. С. 71–79.
63. *Остащенко-Кудрявцева А.* К вопросу о значении нектаровыделения в опылении люцерны // Сов. бот. 1941. № 3. С. 53–59.
64. *Павлов В.Н., Онипченко В.Г., Салтагаров Д.С. и др.* Итоги комплексных исследований высокогорных экосистем Тебердинского заповедника // Тр. Теберд. гос. зап. / Под ред. Павлова В.Н. 1999. Вып. 15. С. 9–13.
65. *Петров А.П., Шабалин Л.И.* О суточной ритмике цветения злаков в связи с ростовыми процессами // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 10. С. 1477–1480.

66. *Письякува В.В.* К вопросу о возникновении соцветий-антодиев у насекомоопыляемых растений // Сов. бот. 1939. № 8. С. 89–99.
67. *Полтараус Б.В.* Климат Домбая. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1972. 108 с.
68. *Пономарев А.Н.* Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника, Т. 2. М.: Наука, 1960.
69. *Пономарев А.Н., Демьянова Е.И.* Абиотическое опыление // Жизнь растений в 6 т. Т. 5. Ч. 1. М.: Просвещение, 1980. С. 68–73.
70. *Пономарев А.Н., Букина А.И.* Суточный ритм цветения и опыления злаков // Докл. АН СССР. 1953, Т. 91. № 5.
71. *Пономарев А.Н.* Некоторые приспособления злаков к опылению ветром // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 1. С. 28–39.
72. *Пономарев А.Н.* Цветение и опыление злаков // Ученые записки. Пермский гос. ун-т им. А.М. Горького. 1964. Т. 114. С. 115–179.
73. *Пономарев А.Н.* О роли суточной периодичности опыления в симпатрическом видообразовании у злаков // Вопросы антропоэкологии. Матер. к симпозиуму по антропоэкологии. Пермь / Под ред. Шамурина В.Ф. Л.: Наука. 1969. С. 42–43.
74. *Пономарев А.Н.* Предмет и некоторые аспекты антропоэкологии // Вопросы антропоэкологии. Матер. к симпозиуму по антропоэкологии. Пермь / Под ред. Шамурина В.Ф. Л.: Наука. 1969а. С. 43–45.
75. *Понятовская В.М., Макаревич В.Н.* О фенологических наблюдениях при изучении биологической продуктивности травяных сообществ // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 4. С. 493.
76. *Руцкий И.А.* Краткий очерк развития антропоэкологии Воронеж: Изд-во ВГУ, 1980.
77. *Савченко В.А.* Ритм развития и экология цветения костреца туркестанского в условиях гиссарского высокогорья // Межвуз. сб. тр., Пермский университет. 1987. С. 34–39.
78. *Семенова А.М.* Фенологическое развитие субальпийских лугов Юго-Осетии // Сов. бот. 1939. № 4. С. 95–110.
79. *Семенова Г.В., Олимпченко В.Г.* Жизнеспособные семена в почвах альпийских сообществ Тебердинского заповедника (северо-западный Кавказ) // Бюлл. МОИП. Отдел биологический. 1990. Т. 95. Вып. 5. С. 77–87.

80. *Сенпар Э.Э.* К антэкологии некоторых видов рода *Hedysarum* L. I. О ритмах цветения копеечников // Биол. науки. 1971. № 11. С. 55–60.
81. *Сенпар Э.Э.* К антэкологии некоторых видов рода *Hedysarum* L. II. О нектарности и опылении цветков копеечника мелового (*Hedysarum cretaceum* Fisch.) // Биол. науки. 1972. № 4. С. 51–54.
82. *Серебряков А.К.* Почвы Тебердинского государственного заповедника // Тр. Тебердин. гос. запов. 1957. Т. 1. С. 51–84.
83. *Смелов С.П., Морозов А.С.* Динамика запасных углеводов у главнейших луговых злаков по фенофазам // Сов. бот. 1939. № 5. С. 18–30.
84. *Степанов А.Л., Онипченко В.Г.* Оценка интенсивности дыхания, азотфиксирующей и денитрифицирующей активности горно-луговых альпийских почв северо-западного Кавказа // Вестник Моск. ун-та. Сер. 17. Почвоведение. 1989. № 2. С. 55–56.
85. *Тахтаджян А.Л.* Ботанико-географический очерк Армении // Тр. Бот. ин-та АрмАН СССР. Тбилиси–Ереван. Вып. 2. 1941.
86. *Токунова А.* К морфологии, биологии и экологии *Festuca varia* Haenke // Бот. журн. 1938. Т. 23. № 3. С. 219–230.
87. *Тумаджанов И.И.* Горно-луговые ландшафты Тебердинского заповедника // Тр. Тбил. Ботан. ин-та. 1953. Т. 15. С. 251–284.
88. *Тушинский Г.К.* Геоморфологический очерк Тебердинского заповедника // Тр. Тебердин. гос. запов. 1957. Т. 1. С. 3–49.
89. *Федоров А.А.* Альпийские ковры Кавказа и их происхождение // Изв. АрмАН СССР. 1942. Вып. 4. № 9–10. С. 20–24.
90. *Федоров А.А.* Околоснежная растительность горы Арагац (Алагез) в Армении // Сов. бот. 1945. Т. XIII. № 4. С. 13–23.
91. *Федоров А.А., Артюшенко З.Т.* Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. М.: Наука, 1979. 296 с.
92. *Шамурин В.* О суточном ритме и экологии цветения некоторых арктических растений // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 8. С. 1183–1191.
93. *Шинковская К.А.* Эколого-морфологические особенности *Sedum tenellum* Vieb. в высокогорьях Тебердинского заповедника // Тр. Теберд. гос. запов. Вып. 27 / Под ред. Павлова В.Н., Онипченко В.Г., Елумеевой Т.Г. 2007. С. 131–135.

94. *Шифферс Е.В.* Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 400 с.
95. *Эркенова М.А., Онипченко В.Г.* Динамика разворачивания и отмирания листьев альпийских растений гераниево-копеечниковых лугов // Тр. Теберд. гос. запов. Вып. 27 / Под ред. Павлова В.Н., Онипченко В.Г., Елумеевой Т.Г. 2007. С. 136–142.
96. *Ackerman J.D.* Abiotic pollen and pollination: ecological, functional, and evolutionary perspectives // *Plant Systematic Evolution*. 2000. №. 222. P. 167–185.
97. *Amarasekare P.* Spatial dynamics of mutualistic interactions // *Journal of Animal Ecology*. 2004. V. 73. P. 128–142.
98. *Arroyo M.T.K., Squeo F.A.* Experimental detection of anemophily in *Pernettya mucronata* (Ericaceae) in western Patagonia // *Chile Bot. Jahrb. Syst.* 1987. V. 108. № 4. P. 537–546.
99. *Arroyo M.T.K., Armesto J.J., Villagran C.* Plant phenological patterns in the high Andean Cordillera of Central Chile // *Journal of Ecology*. 1981. V. 69. P. 205–223.
100. *Berry P.E., Calvo R.N.* Wind Pollination, Self-Incompatibility, and Altitudinal Shifts in Pollination Systems in the High Andean genus *Espeletia* (Asteraceae) // *Am. J. Bot.* 1989. V. 76. № 11. P. 1602–1614.
101. *Braun-Blanquet J.* Die Schneebodengesellschaften (Klasse der Salicetea herbaceae) // *Fragmenta Phytosociologica Raetica* 1. SIGMA Communications. Chur, 1975. B. 195/196. P. 42–71.
102. *Chouteau M., Gibernau M., Barabe D.* Relationship between floral characters, pollination mechanisms, life forms, and habitats in Araceae Botanical // *J. Linnean Soc.* 2008. V. 156. P. 29–42.
103. *Connor H.E.* Reproductive biology in the Grasses // *Int. Grass Symp.* 1986. Ch. 12. P. 117–132.
104. *Culley T.M., Weller S.G., Sakai A.K.* The evolution of wind pollination in angiosperms // *Trends in Ecol. and Evol.* 2002. V. 17. № 8. P. 361–369.
105. *Dafni A.* Pollination Ecology. A practical approach. Oxford Univ. Press, 1992. V. 1. 250 p.
106. *Dicks L.V., Corbet S.A., Pywell R.F.* Compartmentalization in plant-insect flower visitor webs // *J. Anim. Ecol.* 2002. V. 71. P. 32–43.
107. *Dierssen K.* Vergleichende vegetationskundliche Untersuchungen an Schneeboden. (Zur Abgrenzung der Klasse Salicetea herbaceae) // *Ber. Dtsch. bot. Ges. Bd.* 97. 1984. № 3–4. P. 359–382.

108. *Duncan D.H., Nicotra A.B.; Wood J.T. et al.* Plant isolation reduces outcross pollen receipt in a partially self-compatible herb // *J. Ecol.* 2004. V. 92. P. 977–985.
109. *Elzinga J.A., Atlan A., Biere A. et al.* Time after time: flowering phenology and biotic interactions // *Trends in Ecol. and Evol.* 2007. V. 22. № 8. P. 432–439.
110. *Friedman J., Harder L.D.* Inflorescence architecture and wind pollination in six grass species // *Functional Ecol.* 2004. V. 18. № 6. P. 851–860.
111. *Herben T., Krahulec F., Hadincová V. et al.* Small-scale spatial dynamics of plant species in a grassland community over six years // *J. Veget. Sci.* 1993. V. 4. № 2. P. 171–179.
112. *Huelber K., Gottfried M., Pauli H. et al.* Phenological Responses of Showbed Species to Snow Removal Dates in the Central Alps: Implications for Climate Warming // *Arctic, Antarctic, and Alpine Res.*, 2006. V. 38. № 1. P. 99–103.
113. *Jacquemart A.-L., Thompson J.D.* Floral and pollination biology of three sympatric *Vaccinium* (Ericaceae) species in the Upper Ardennes, Belgium // *Can. J. Bot.* 1996. V. 74. P. 210–221.
114. *Jordano P.* Polinizacion y variabilidad de la produccion de semillas en *Pistacia lenifiscus* L. (Anacardiaceae) // *An Jard. Bot.* 1988. V. 45. № 1. P. 43–231.
115. *Kudo G., Suzuki S.* Relationship between flowering phenology and fruit-set of dwarf shrubs in alpine fellfields in Northern Japan: a comparison with a subarctic heathland in Northern Sweden // *Arctic, Antarctic, and Alpine Res.* 2002. V. 34. № 2. P. 185–190.
116. *Linder H.P., Ferguson I.K.* On the pollen morphology and phylogeny of the Restionales and Poales // *Grana.* 1985. V. 24. P. 65–76.
117. *Linder H.P., Midgley J.* Anemophilous plants select pollen from their own species from the air // *Oecologia.* 1996. V. 108. P. 85–87.
118. *Lundgren R., Olesen J.M.* The Dense and Highly Connected World of Greenland's Plants and Their Pollinators // *Arctic, Antarctic, and Alpine Res.* 2005. V. 37. № 4. P. 514–520.
119. *Malo J.E.* Modeling unimodal flowering phenology with exponential sine equations // *Functional Ecol.* 2002. V. 16. P. 413–418.
120. *Moeller D.A.* Facilitative interactions among plants via shared pollinators // *Ecology.* 2004. V. 85. № 12. P. 3289–3301.
121. *Molina R.T., Palacios I.S., Rodriguez M.A.F. et al.* Environmental Factors Effecting Airborne Pollen Concentration in Anemophilous Species of *Plantago* // *Annals of Bot.* 2001. V. 87. P. 1–8.

122. *Niklas K.J.* Equations for the motion of airborne pollen grains near the ovulate organs of wind-pollinated plants // *Amer. J. Bot.* 1988. V. 75. № 3. P. 433–444.
123. *Niklas K.J.* The aerodynamics of wind pollination // *The botanical review.* 1985a. V. 51. № 3. P. 328-386.
124. *Niklas K.* Wind pollination—a study in controlled chaos // *American Scientist.* 1985. V. 73. P. 462–470.
125. *Onipchenko V.G.* Alpine vegetation of the Teberda Reserve, the Northwest Caucasus // *Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rubel, Zürich,* H. 130, 2002. 168 p.
126. *Onipchenko V.G.* The spatial structure of the alpine lichen heaths (ALH): hypothesis and experiments // *Experimental investigation of alpine plant communities in the Northern Caucasus. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rubel,* H. 15. Zürich, 1994. P. 100–111.
127. *Pollination biology* / Ed. Real L. Acad. Press, 1983.
128. *Regal P.* Pollination by wind and animals: ecology of geographic patterns // *Annual Review of Ecol. and Systematics.* 1982. V. 13. P. 497–524.
129. *Ricketts T.H., Regetz J., Steffan-Dewenter I. et al.* Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns? // *Ecol. Lett.* 2008. V. 11. P. 499–515.
130. *Sandra V., Popescu A., Peicea I.* Les associations de la classe Salicetea herbaceae Br.-Bl. 47 des Carpates roumaines // *Rev. roum. biol. Ser. biol. veg.* 1988. V. 33. № 2. P. 93–102.
131. *Tang Y., Xie J.-s.* A pollination ecology study of *Pedicularis* Linnaeus (Orobanchaceae) in a subalpine to alpine area of Northwest Sichuan, China // *Arctic, Antarctic, and Alpine Res.* 2006. V. 38. № 3. P. 446–453.
132. *Tang Y., Xie J.-s., Sun H.* Pollination Ecology of *Pedicularis muscoides* H. L. Li subsp. *himalayca yamazaki* from Alpine Areas of Western Sichuan, China // *Arctic, Antarctic, and Alpine Res.* 2007. V. 39. № 3. P. 481–487.
133. *Totland O.* Influence of climate, time of day and season, and flower density on insect flower visitation in Alpine Norway // *Arctic, Antarctic, and Alpine Res.* 1994. V. 26. № 1. P. 66–71.
134. *Vogel S.* Progress in Botany F. Special Topics. I. Floral Ecology / Ed. Ellenberg H. Springer-Verlag, 1981. V. 43. P. 310–343.

135. *Walter H., Harnickell E., Mueller-Dombois D.* Klimadiagramm – Karten. Stuttgart: Gustav Fischer, 1975. 36 p.
136. *Walton D.W.H.* Floral phenology in the South Georgian vascular flora // *Br. Antarct. Surv. Bull.* 1982. № 55. P. 11–25.
137. *Zhgenti K.* Anthecological studies of Central Caucasus alpine plants // *Ecological and geobotanical studies at the Kazbegi high-mountain station (Central Caucasus)*. Tbilisi, 1990. P. 28–30.

URL адреса интернет-источников

1. <http://molbiol.ru/forums/index.php?showtopic=195553&hl=Primula++algida>
2. [http://molbiol.ru/forums/index.php?showtopic=185205&hl=\[a\]](http://molbiol.ru/forums/index.php?showtopic=185205&hl=[a])
3. <http://molbiol.ru/forums/index.php?showtopic=279839&pid=769180&st=0&#entry769180> [б]
4. [http://molbiol.ru/forums/index.php?showtopic=183547&hl=\[B\]](http://molbiol.ru/forums/index.php?showtopic=183547&hl=[B])
5. http://picasaweb.google.com/lh/photo/58xZ4iIHZIS_gVDr4Z6L_Q
6. <http://picasaweb.google.ru/lh/view?q=arenaria&uname=antohabio&pssc=G&filter=1#5223462435275250466> [a]
7. <http://picasaweb.google.com/lh/photo/SEUxM-iUstC7ditrnl7txw> [б]
8. <http://files.school-collection.edu.ru/dlrstore/7c31e4e7-5ffc-48d5-868c-f9dfb179b875/ajuga.jpg>
9. <http://www.habitas.org.uk/flora/species.asp?item=2623>
10. <http://www.aphotoflora.com/DevonandCornwall/Leontodon%20hispidus24-08-04.jpg>
11. http://zrehacek.itriss.com/os/obrM/Min_circassica.jpg
12. <http://www.biolib.cz/cz/taxonimage/id13751/>
13. http://www.atlas-roslin.pl/gatunki/Plantago_atrata.htm
14. <http://www.telefonica.net/web2/pereespinet/Fotos-Dicotyledonies-A-G.htm>
15. <http://www.agaclar.net/galeri/showimage.php?i=23151&c=693>

ПРИЛОЖЕНИЕ 1. СПЕКТРЫ ЦВЕТЕНИЯ РАСТЕНИЙ

Список видов	ИЮНЬ																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Anthoxanthum odoratum</i>																	
<i>Bromus variegatus</i>																	
<i>Catabrosella variegata</i>																	
<i>Festuca brunnescens</i>																	
<i>Festuca ovina</i>																	
<i>Festuca varia</i>																	
<i>Helictotrichon versicolor</i>																	
<i>Phleum alpinum</i>																	

Рис. 8. Спектр цветения видов, изученных в 2004 г. ↑ – даты пика цветения.

Список видов	ИЮНЬ																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Agrostis vinealis</i>																	
<i>Anthoxanthum odoratum</i>																	
<i>Bromus variegatus</i>																	
<i>Catabrosella variegata</i>																	
<i>Deschampsia flexuosa</i>																	
<i>Festuca brunnescens</i>																	
<i>Festuca ovina</i>																	
<i>Festuca varia</i>																	
<i>Helictotrichon versicolor</i>																	
<i>Hyalopoa pontica</i>																	
<i>Phleum alpinum</i>																	

Рис. 9. Спектр цветения видов, изученных в 2005 г. ↑ – даты пика цветения.

Список видов	ИЮНЬ																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Arenaria lychnidea</i>																	
<i>Campanula collina</i>																	
<i>Carum caucasicum</i>																	
<i>Corydalis conorhiza</i>																	
<i>Euphrasia ossica</i>																	
<i>Geranium gymnocaulon</i>																	
<i>Hedysarum caucasicum</i>																	
<i>Minuartia circassica</i>																	
<i>Oxytropis kubanensis</i>																	
<i>Pedicularis nordmanniana</i>																	
<i>Sedum tenellum</i>																	
<i>Sibbaldia procumbens</i>																	
<i>Thymus nummularius</i>																	
<i>Trifolium polyphyllum</i>																	
<i>Veronica gentianoides</i>																	

Рис. 10. Спектр цветения видов, изученных в 2006 г. ↑ – даты пика цветения.

Список видов	ИЮНЬ																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Ajuga orientalis</i>																	
<i>Anemone speciosa</i>																	
<i>Aster alpinus</i>																	
<i>Campanula tridentata</i>																	
<i>Draba hispida</i>																	
<i>Erigeron alpinus</i>																	
<i>Erigeron caucasicus</i>																	
<i>Geranium gymnocaulon</i>																	
<i>Hedysarum caucasicum</i>																	
<i>Leontodon hispidus</i>																	
<i>Matricaria caucasica</i>																	
<i>Pedicularis comosa</i>																	
<i>Pedicularis condensata</i>																	
<i>Pulsatilla aurea</i>																	
<i>Plantago atrata</i>																	
<i>Primula algida</i>																	
<i>Rumex alpestris</i>																	
<i>Scorzonera cana</i>																	
<i>Senecio kolenatianus</i>																	
<i>Veronica gentianoides</i>																	

Рис. 11. Спектр цветения видов, изученных в 2008 г. ↑ – даты пика цветения.

ПРИЛОЖЕНИЕ 2. РИТМИКА ЦВЕТЕНИЯ РАСТЕНИЙ

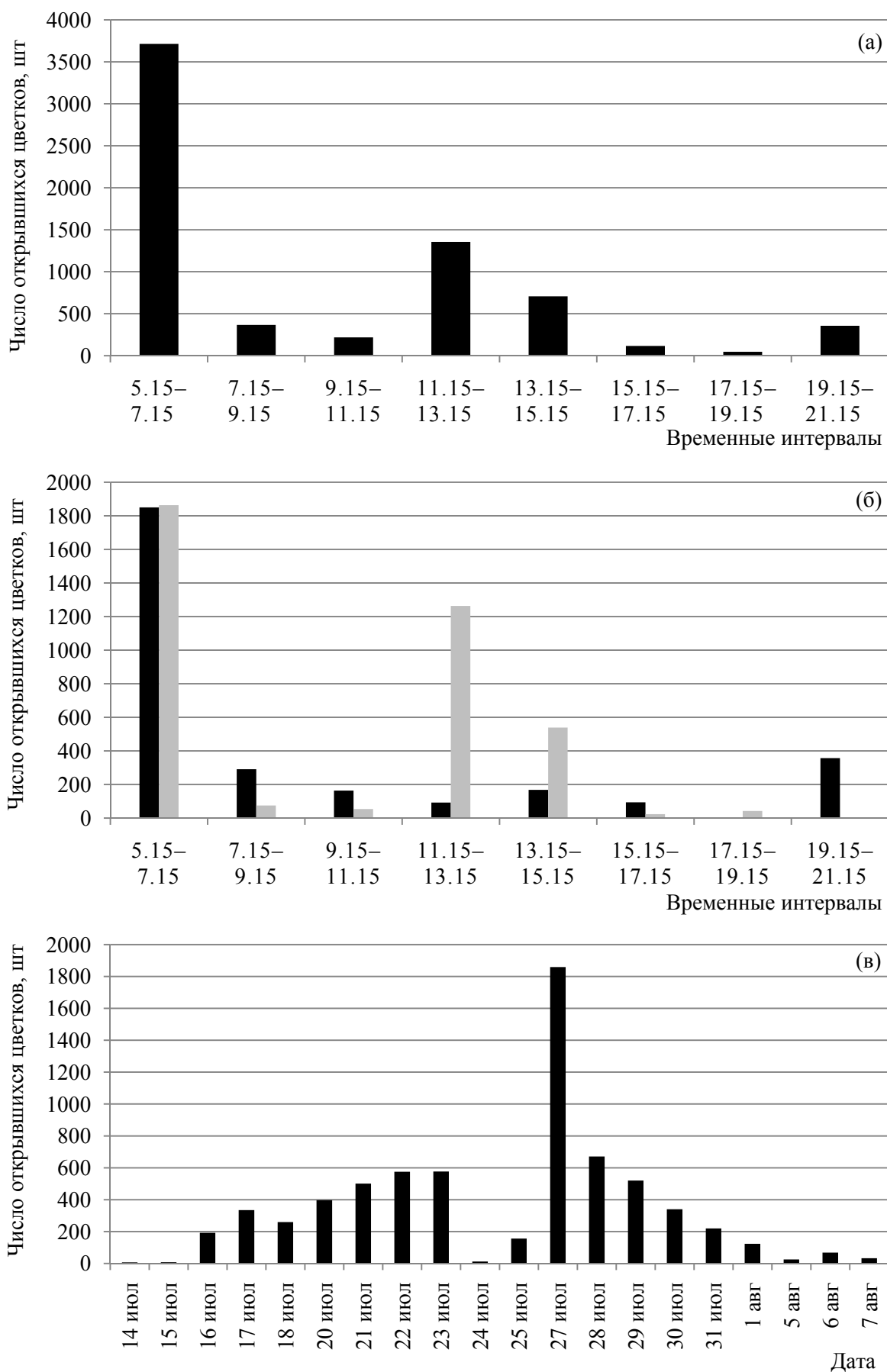


Рис. 12. Ритмика цветения *Anthoxanthum odoratum* в 2004 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (▒) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

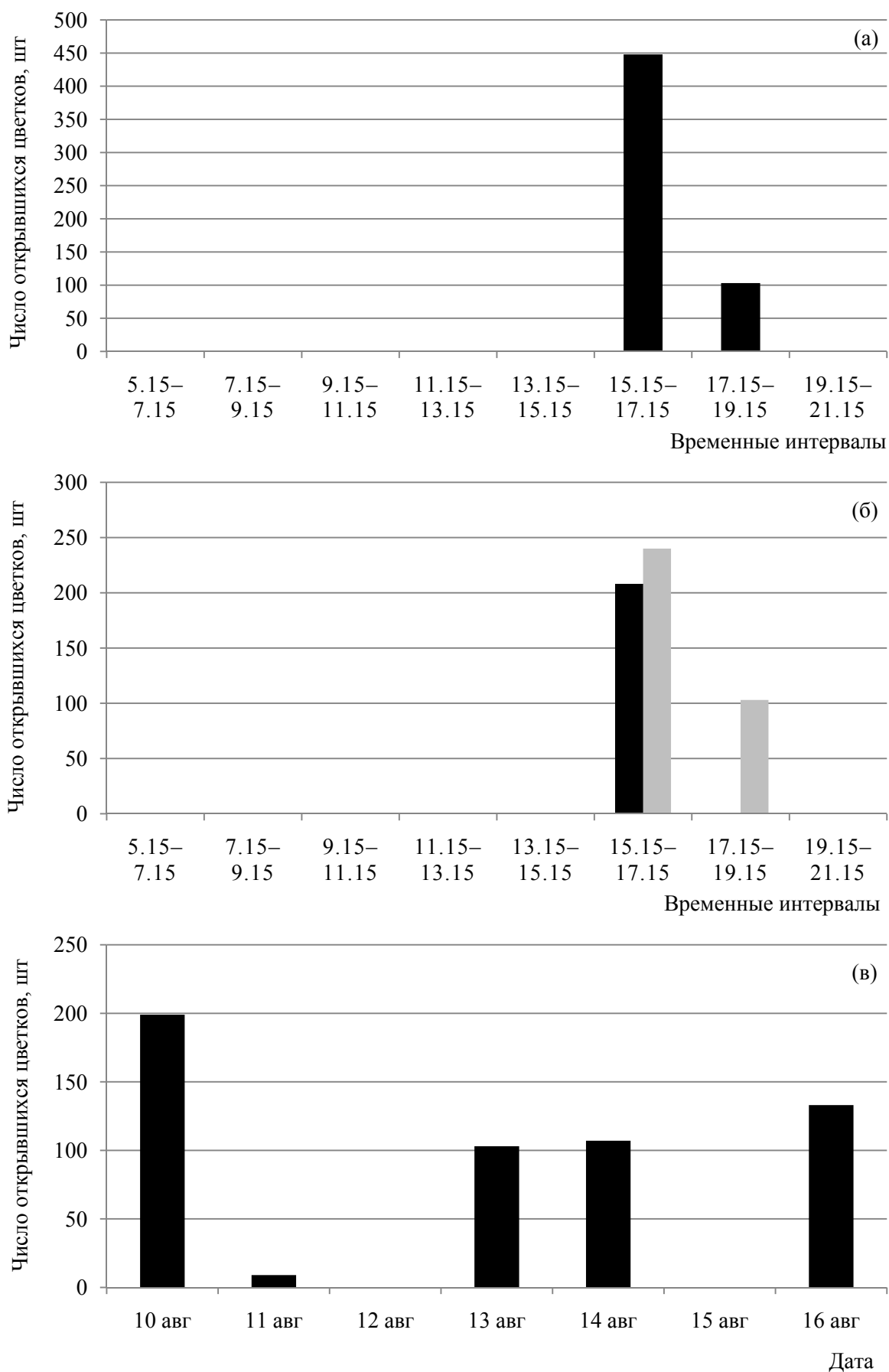


Рис. 13. Ритмика цветения *Bromus variegatus* в 2004 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (■) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

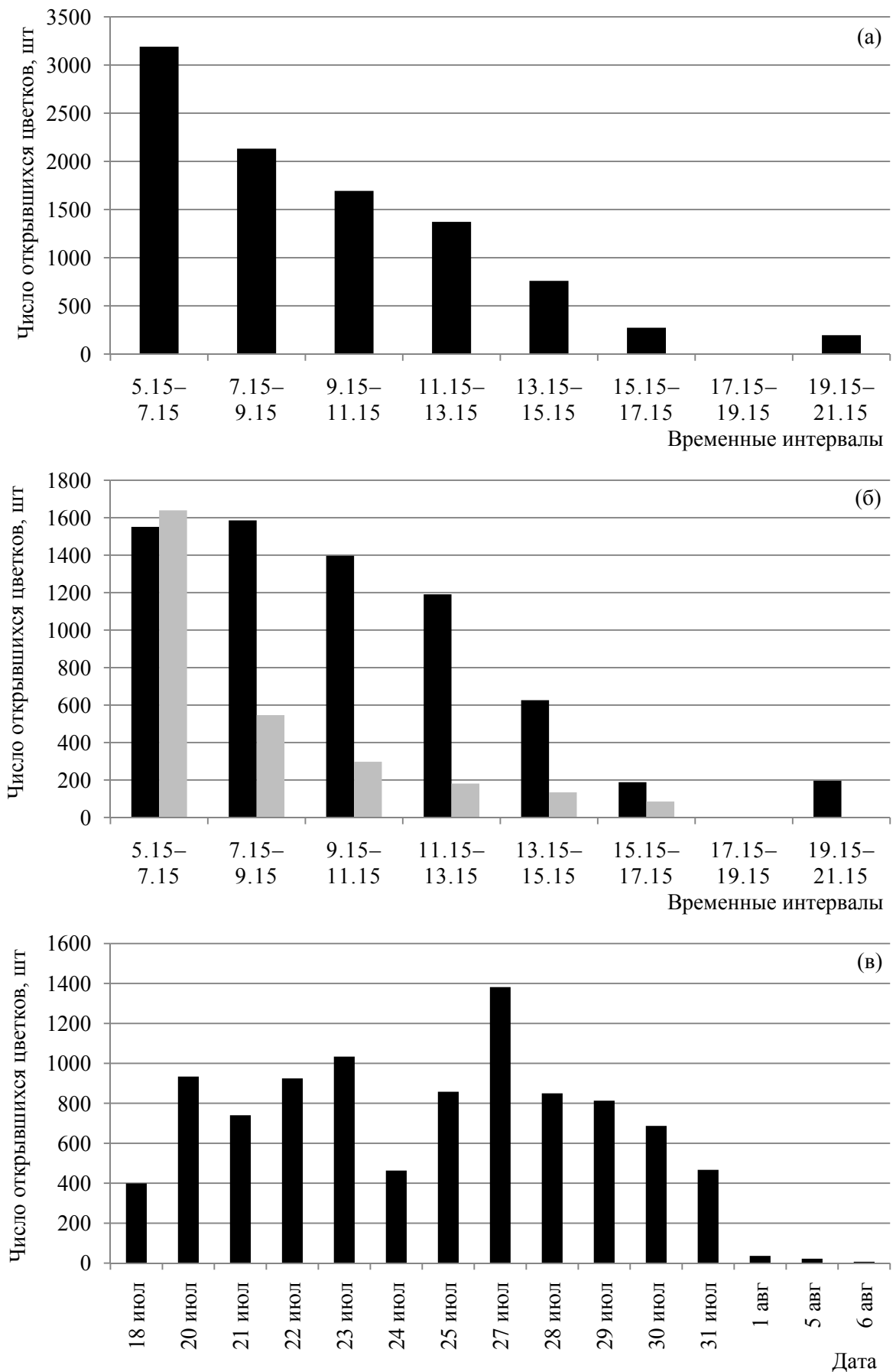


Рис. 14. Ритмика цветения *Catabrosella variegata* в 2004 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (■) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

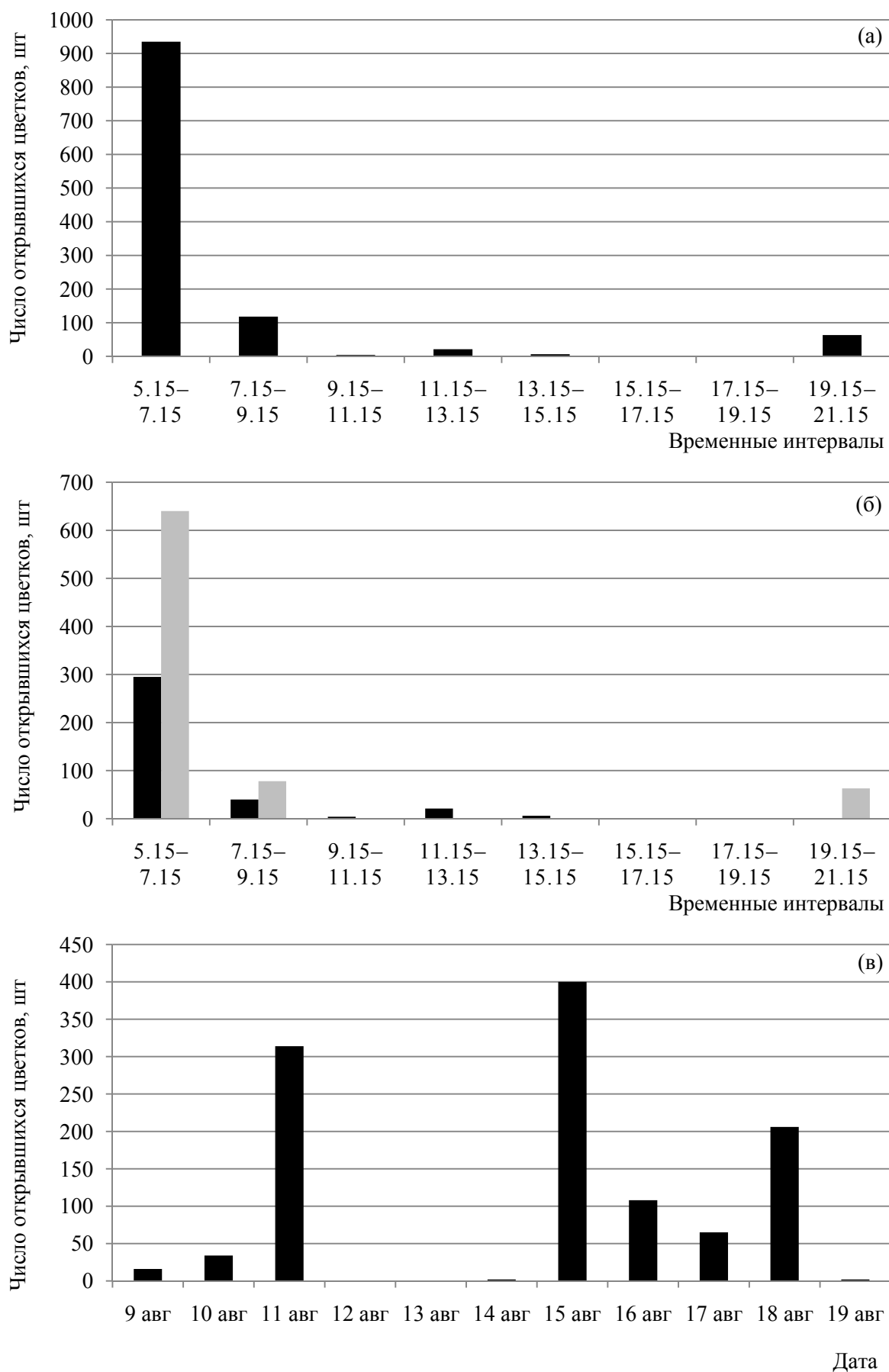


Рис. 15. Ритмика цветения *Festuca brunnescens* в 2004 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (■) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

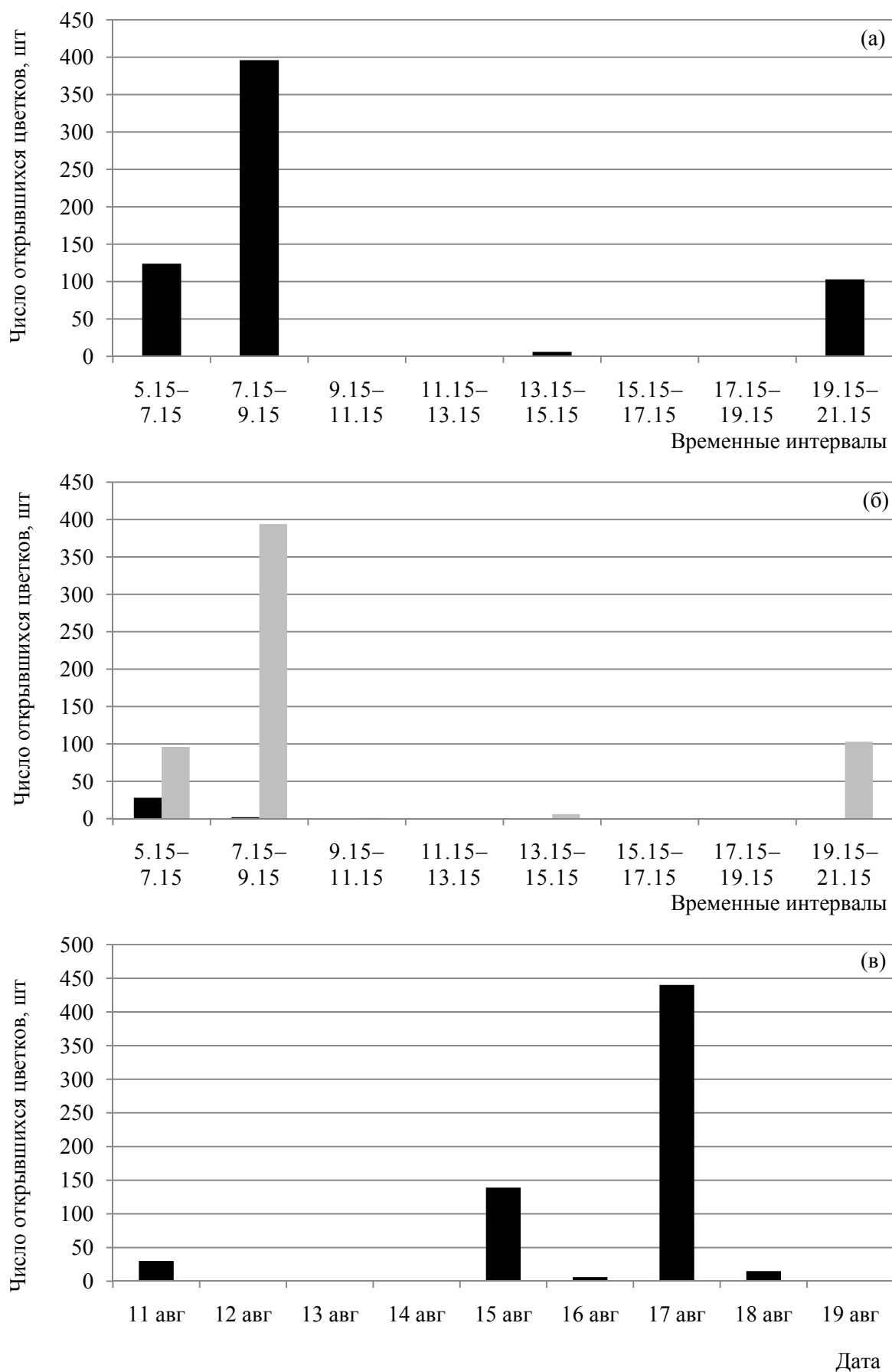


Рис. 16. Ритмика цветения *Festuca ovina* в 2004 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (■) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

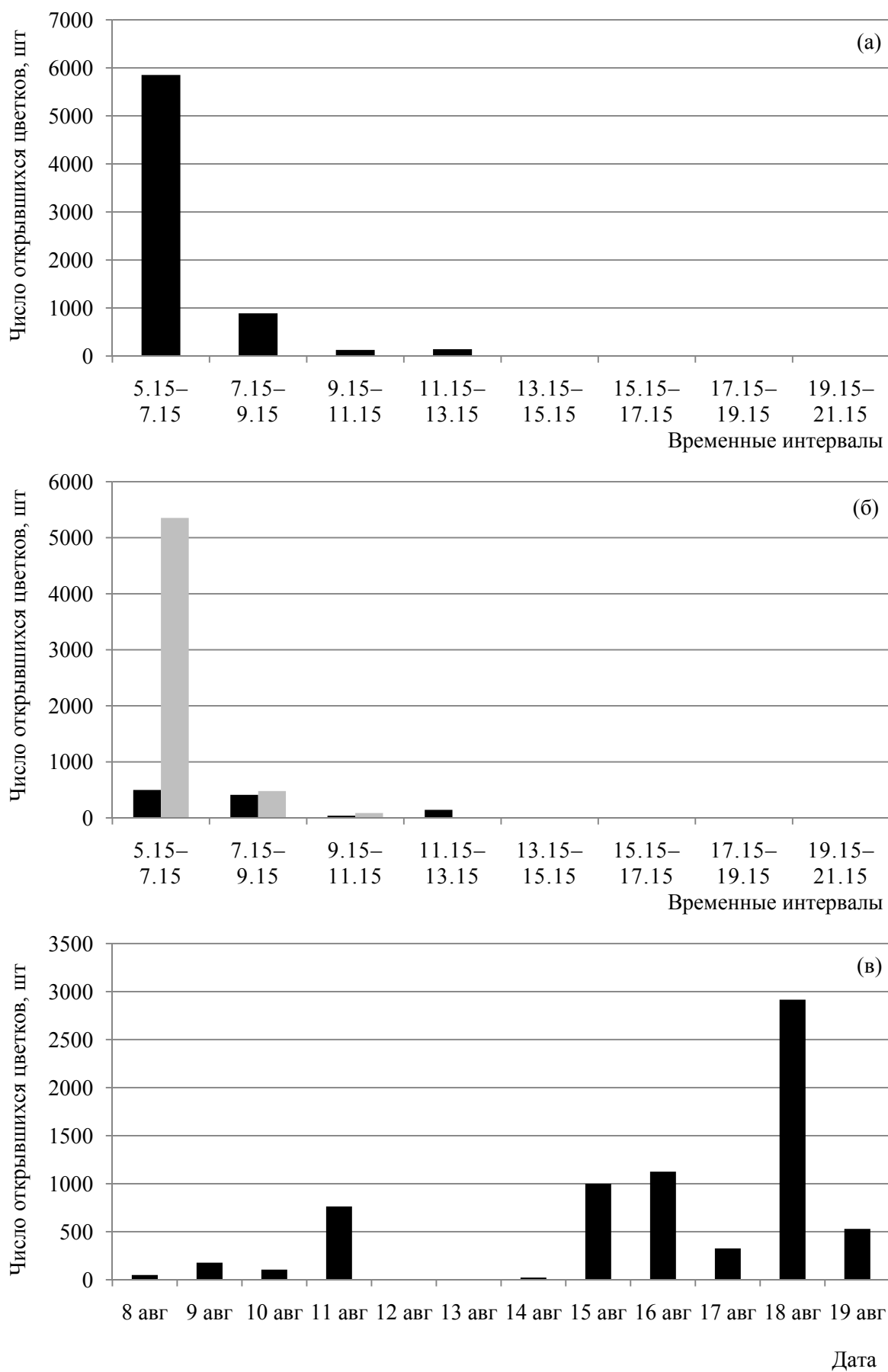


Рис. 17. Ритмика цветения *Festuca varia* в 2004 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (■) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

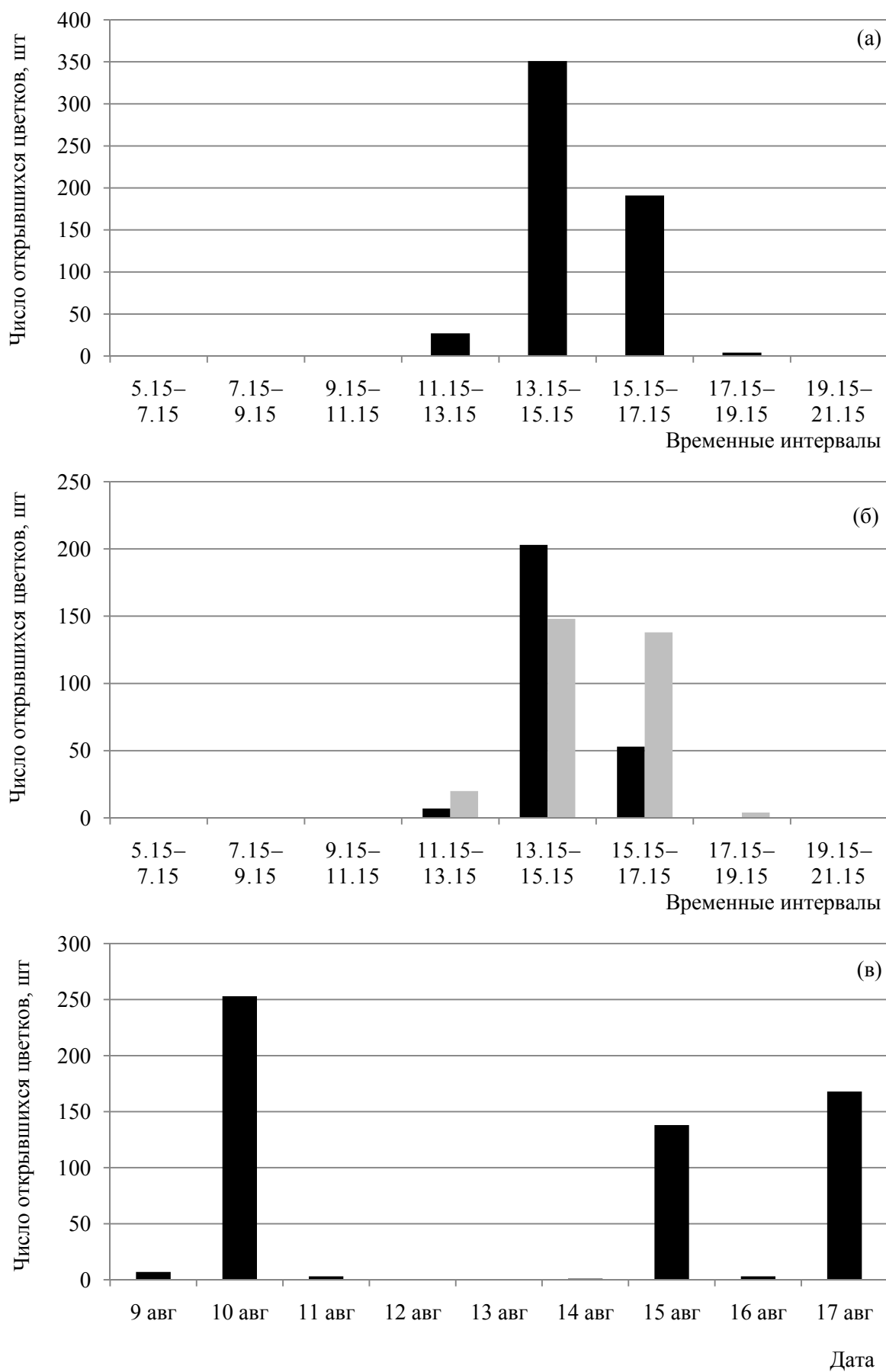


Рис. 18. Ритмика цветения *Helictotrichon versicolor* в 2004 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (■) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

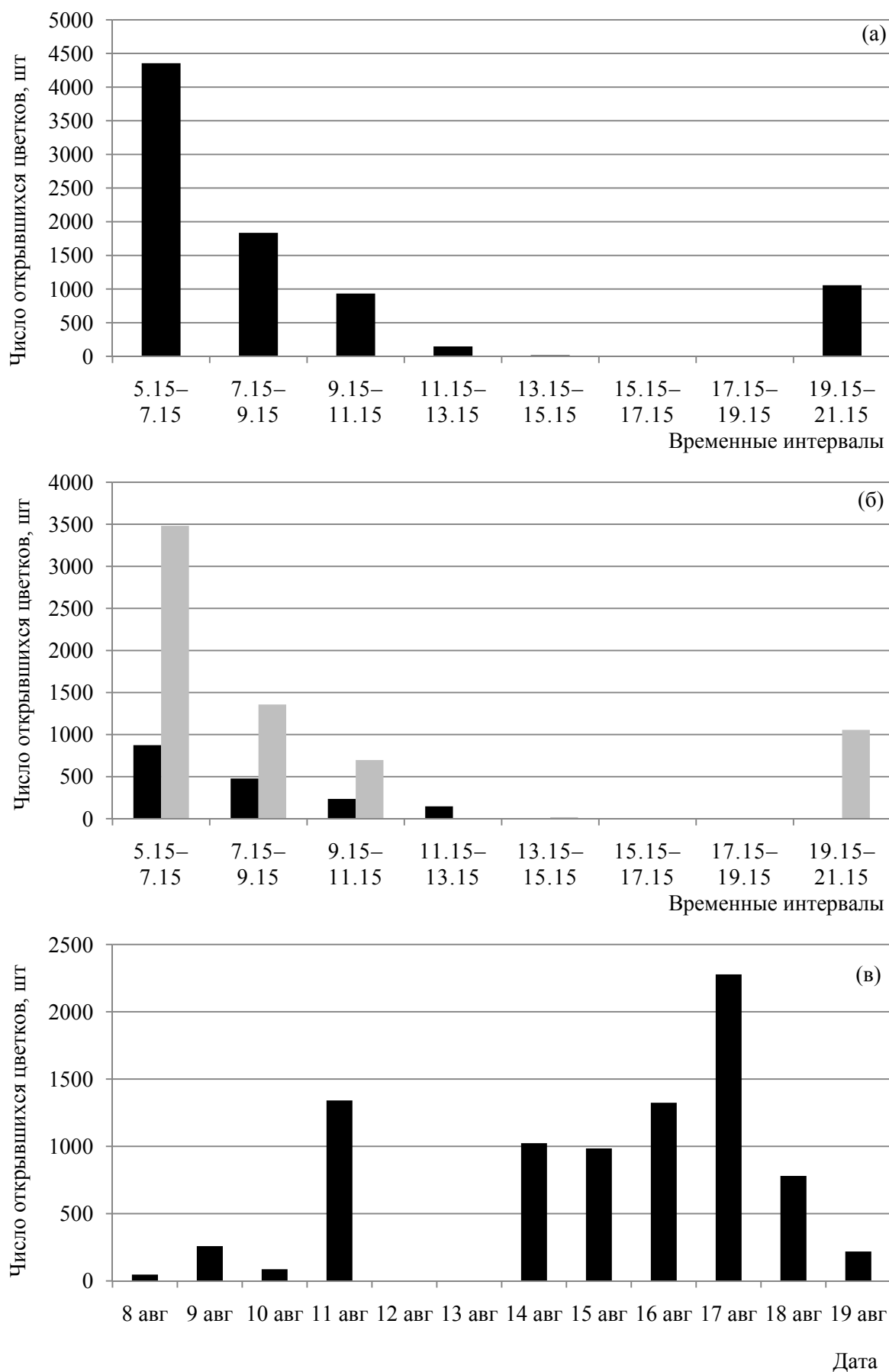


Рис. 19. Ритмика цветения *Phleum alpinum* в 2004 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (■) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

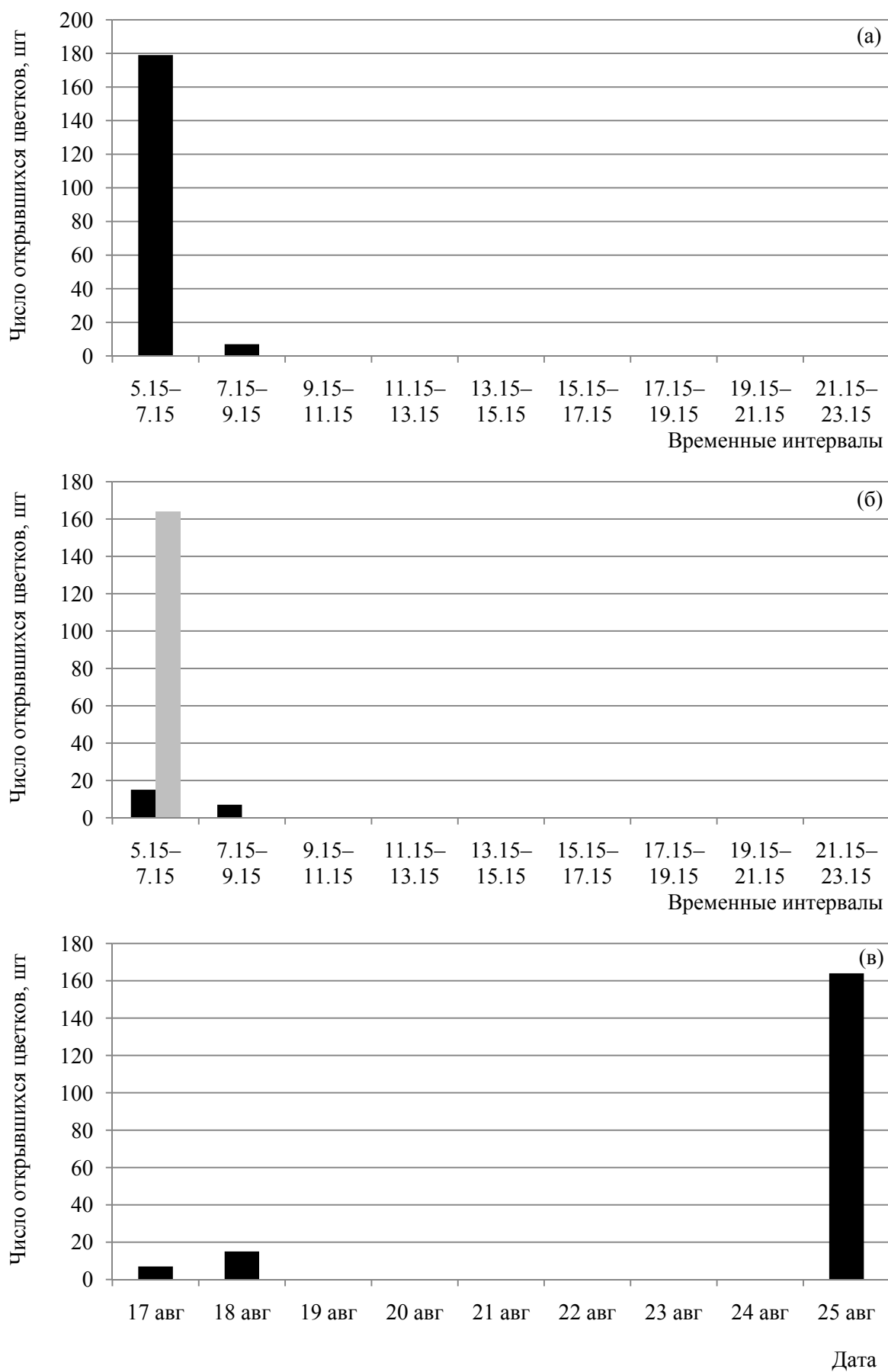


Рис. 20. Ритмика цветения *Agrostis vinealis* в 2005 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (▒) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

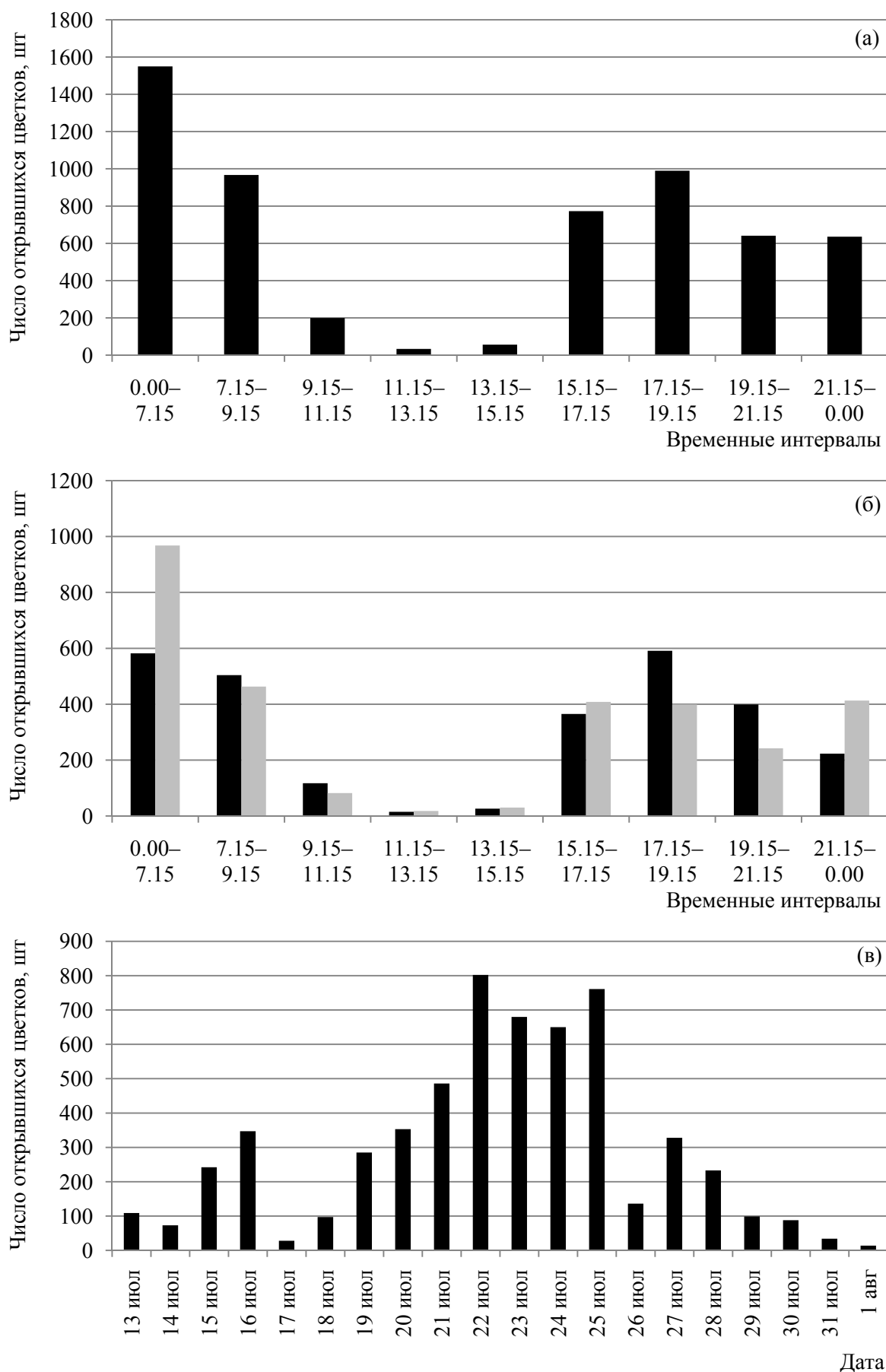


Рис. 21. Ритмика цветения *Anthoxanthum odoratum* в 2005 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (■) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

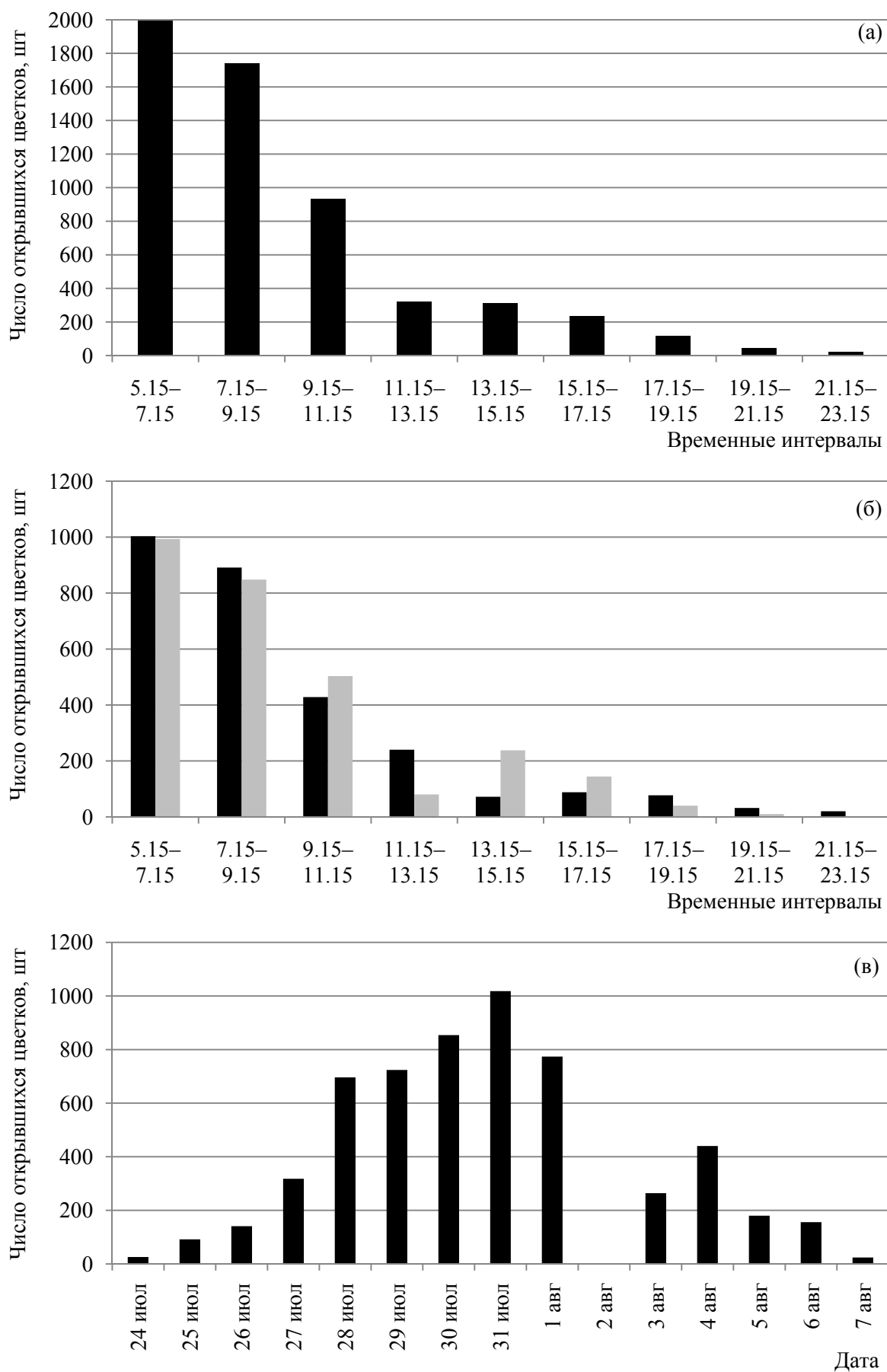


Рис. 22. Ритмика цветения *Catabrosella variegata* в 2005 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (■) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

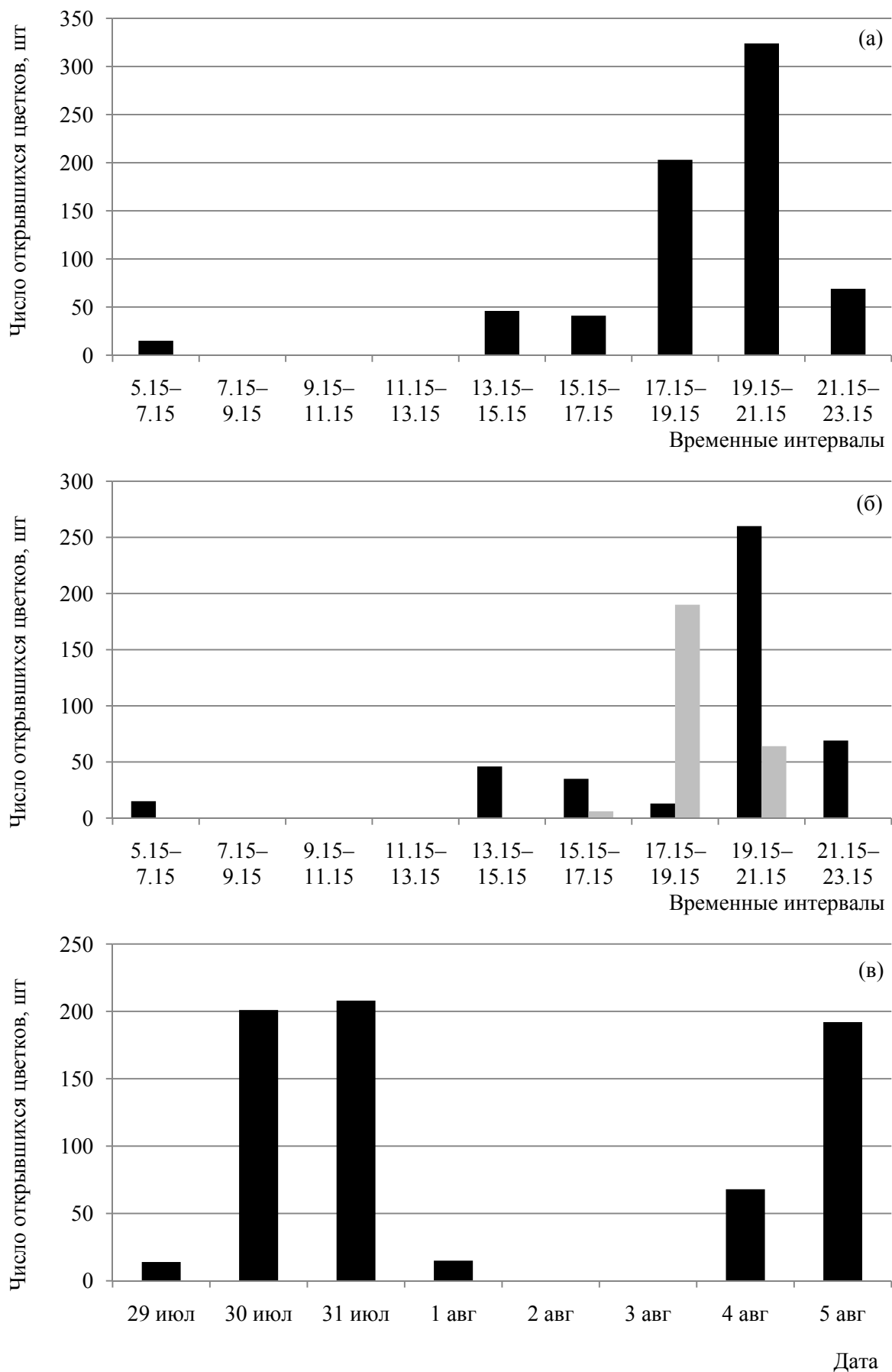


Рис. 23. Ритмика цветения *Bromus variegatus* в 2005 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (■) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

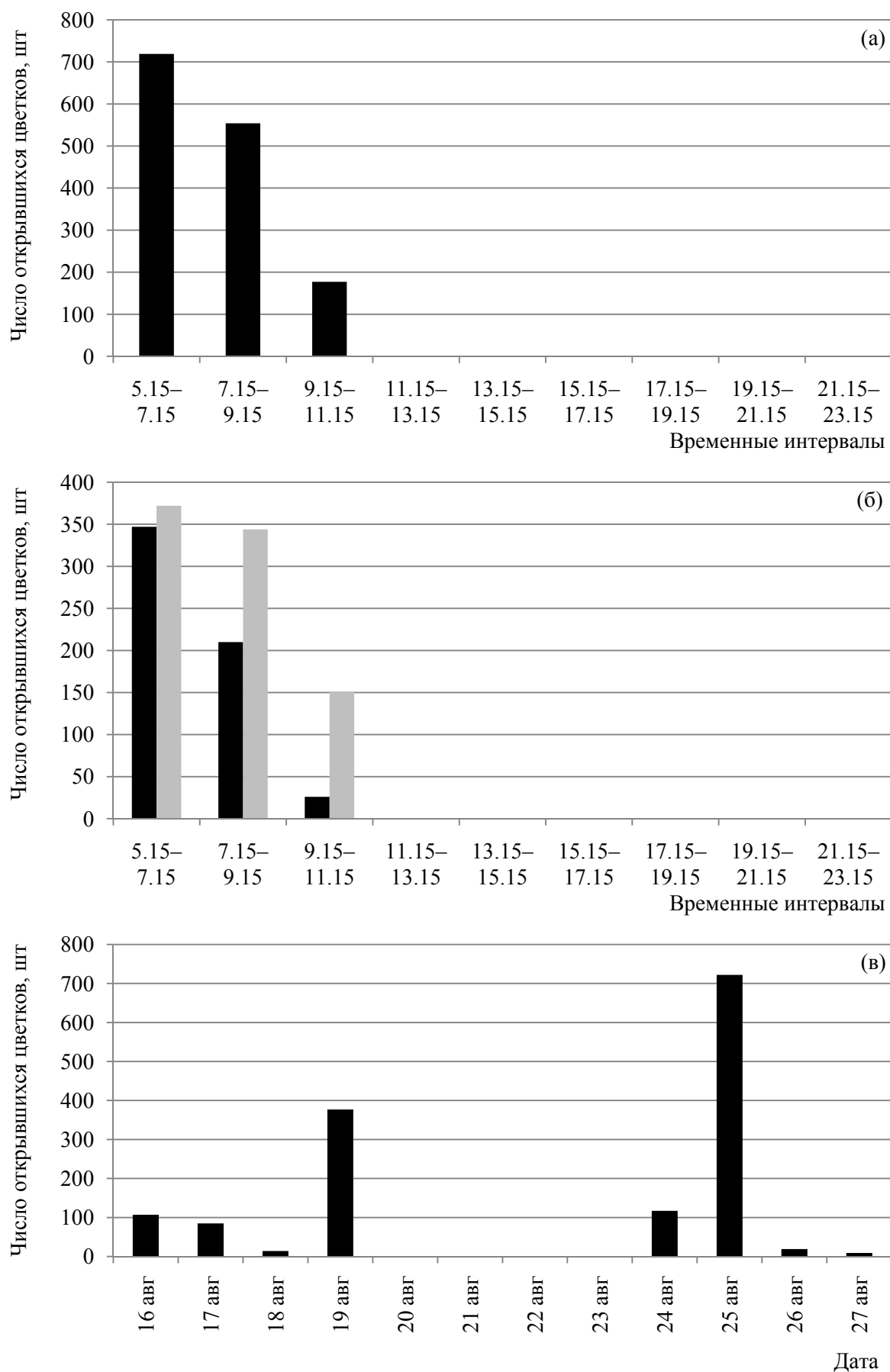


Рис. 24. Ритмика цветения *Deschampsia flexuosa* в 2005 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (▒) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

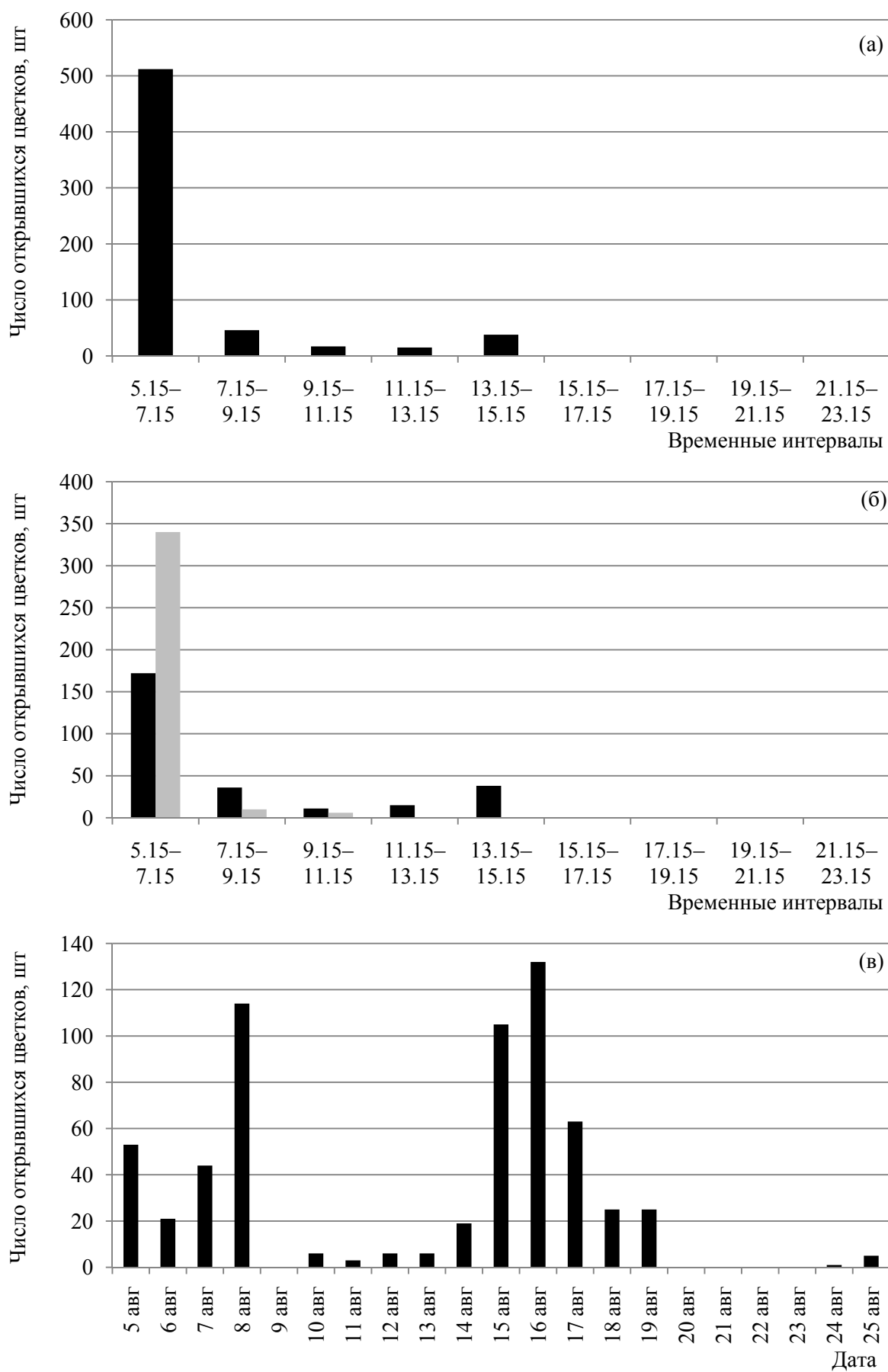


Рис. 25. Ритмика цветения *Festuca ovina* в 2005 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (■) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

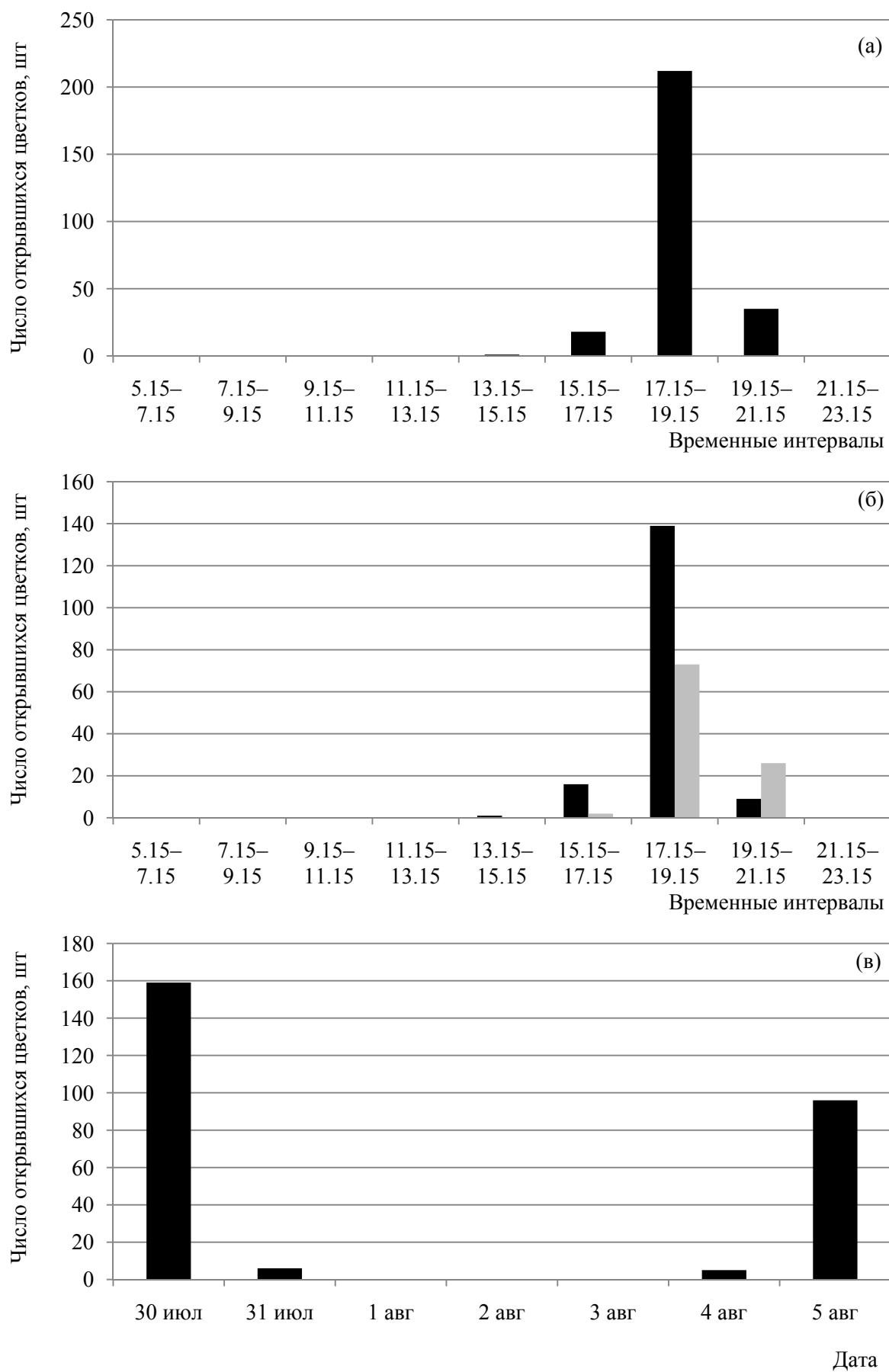


Рис. 26. Ритмика цветения *Helictotrichon versicolor* в 2005 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (▒) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

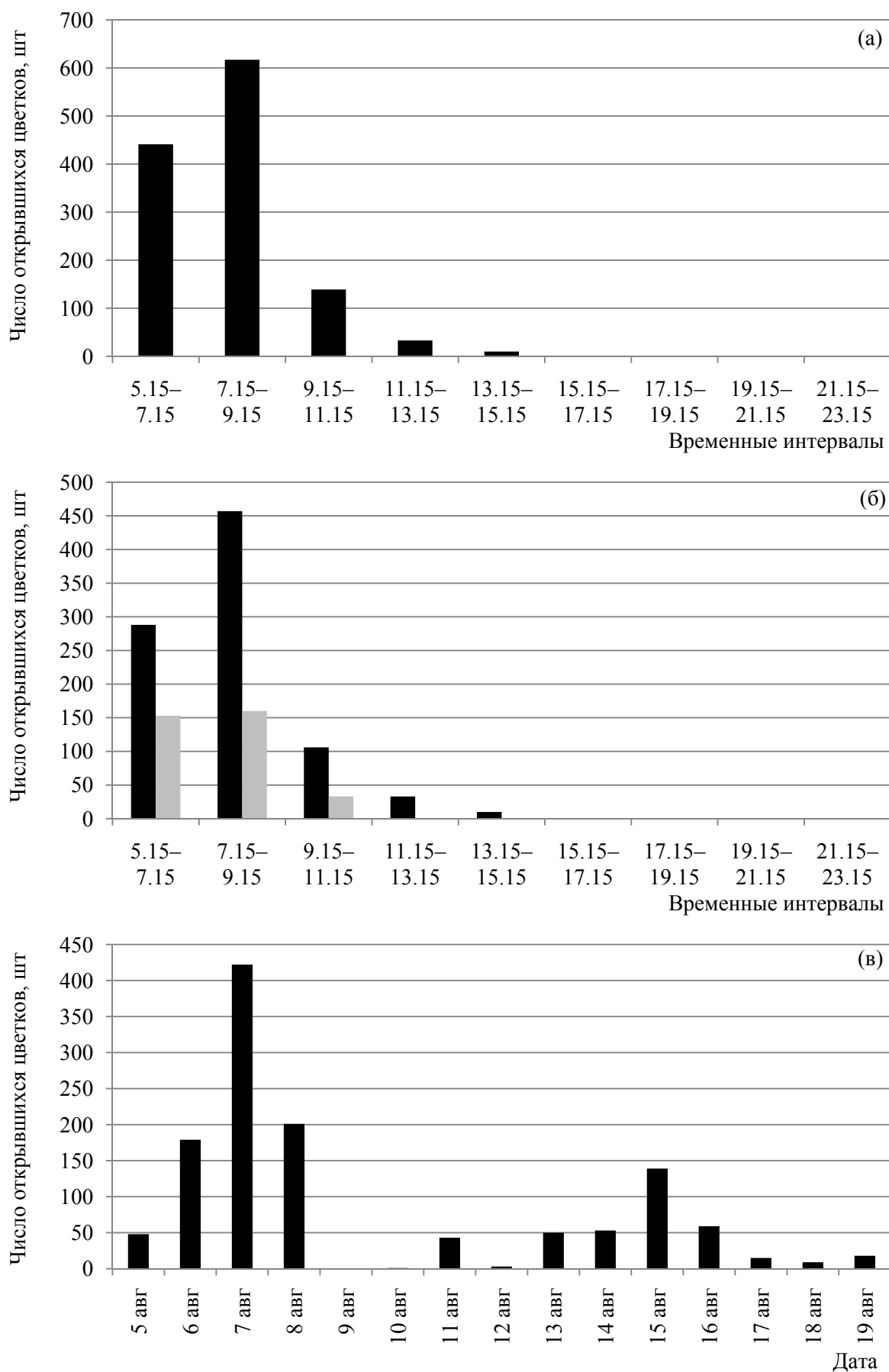


Рис. 27. Ритмика цветения *Festuca brunnescens* в 2005 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (■) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

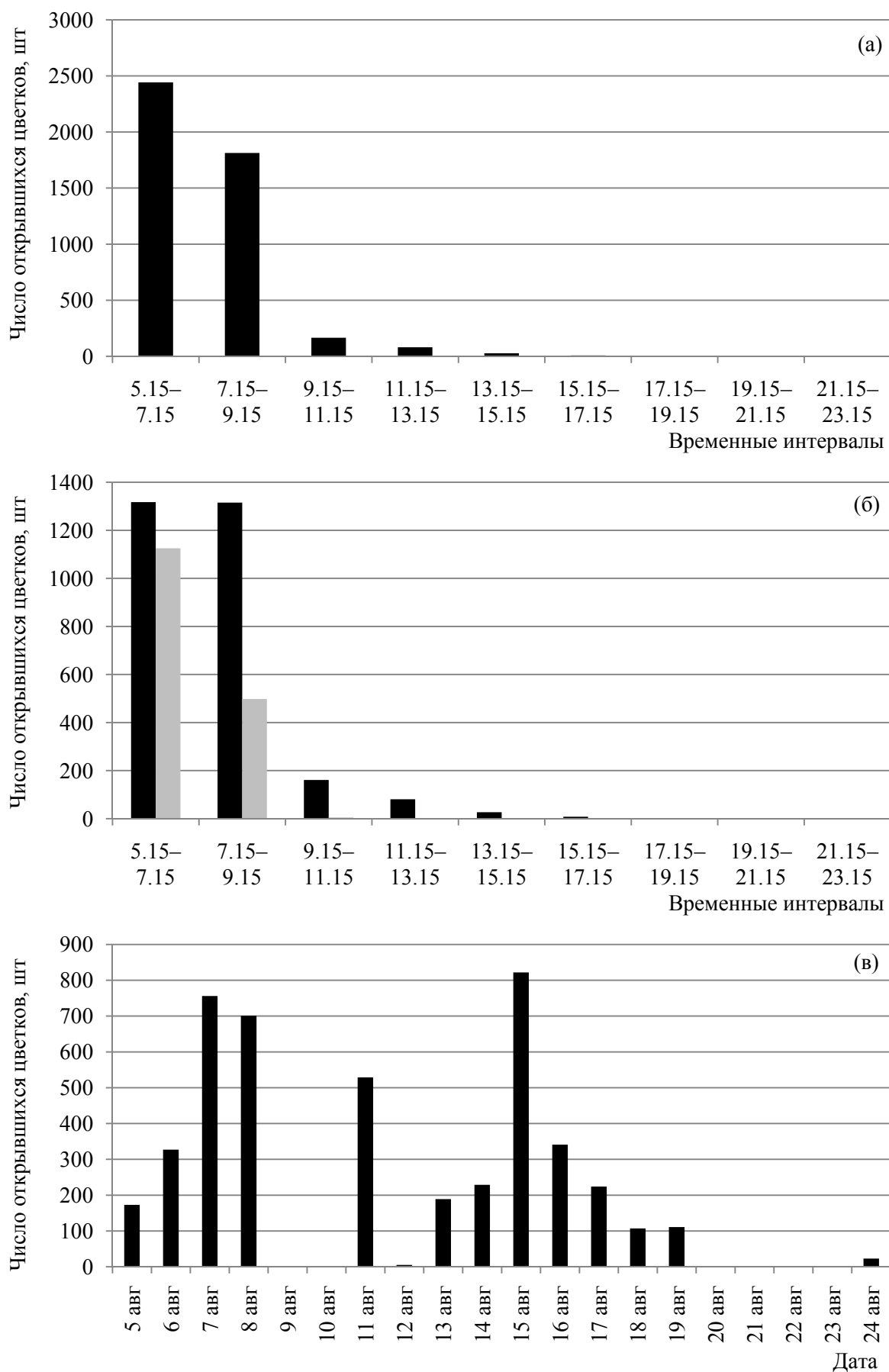


Рис. 28. Ритмика цветения *Festuca varia* в 2005 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (■) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

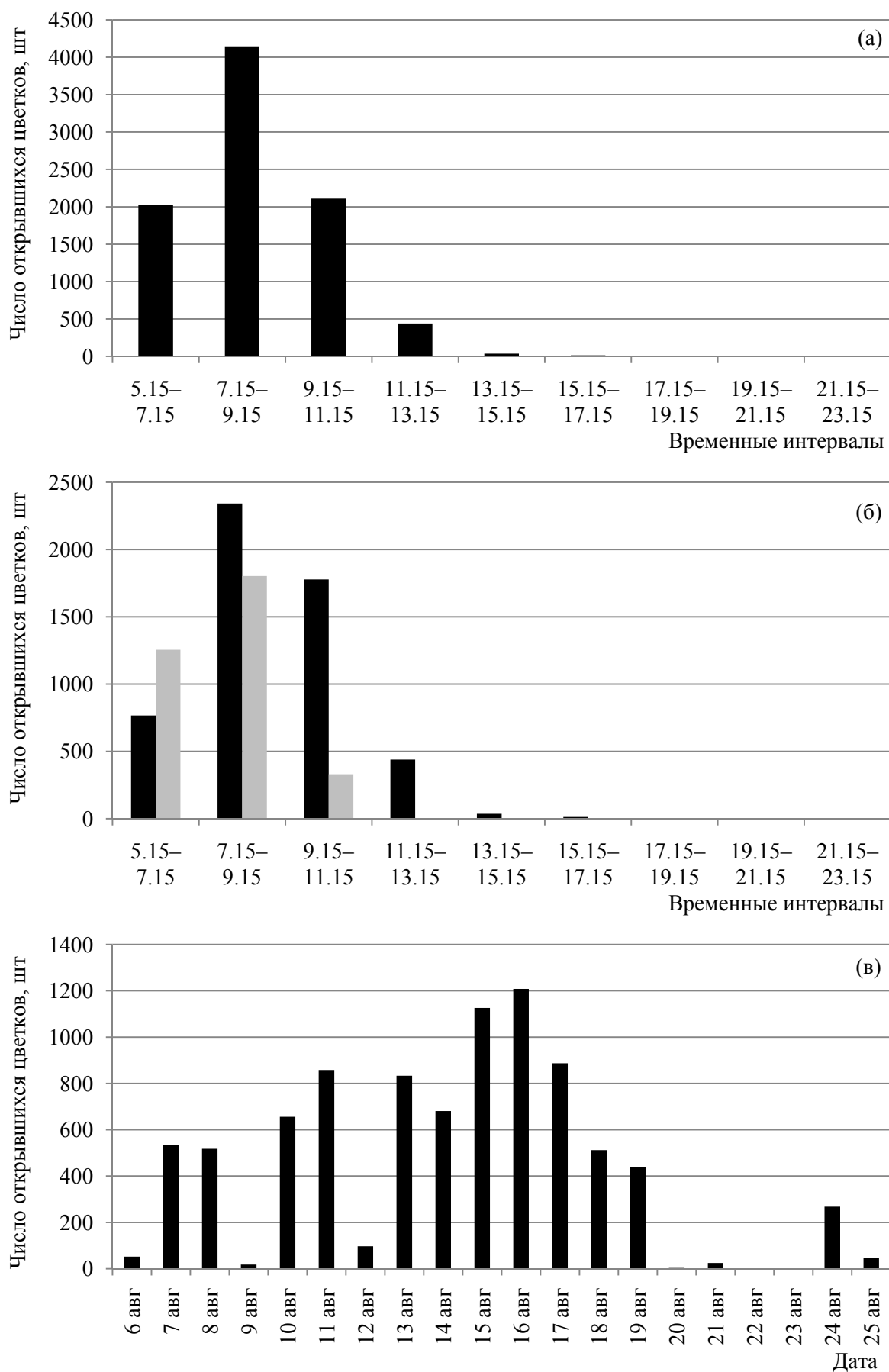


Рис. 29. Ритмика цветения *Phleum alpinum* в 2005 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (■) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

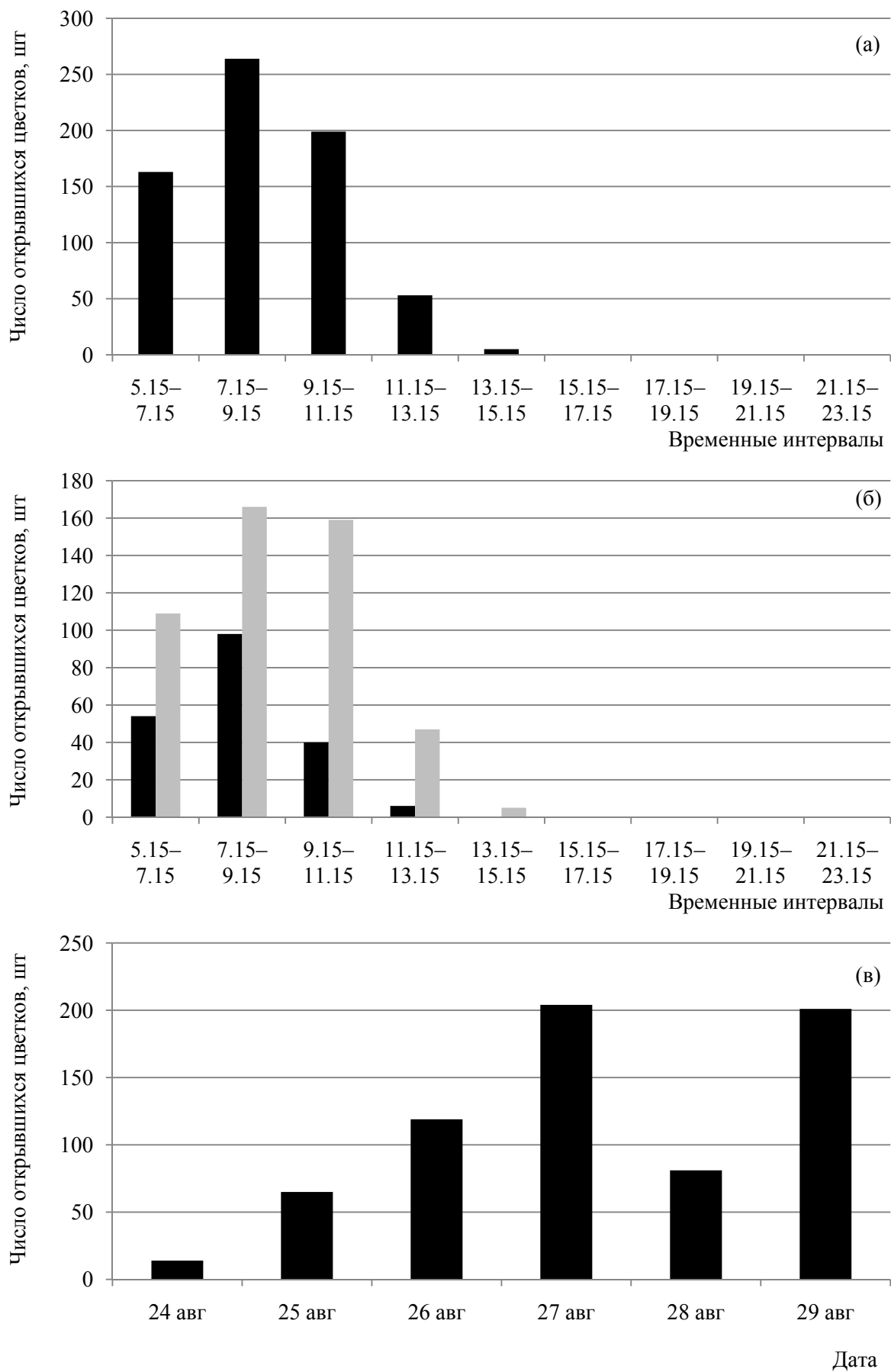


Рис. 30. Ритмика цветения *Hyalopoa pontica* в 2005 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (■) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

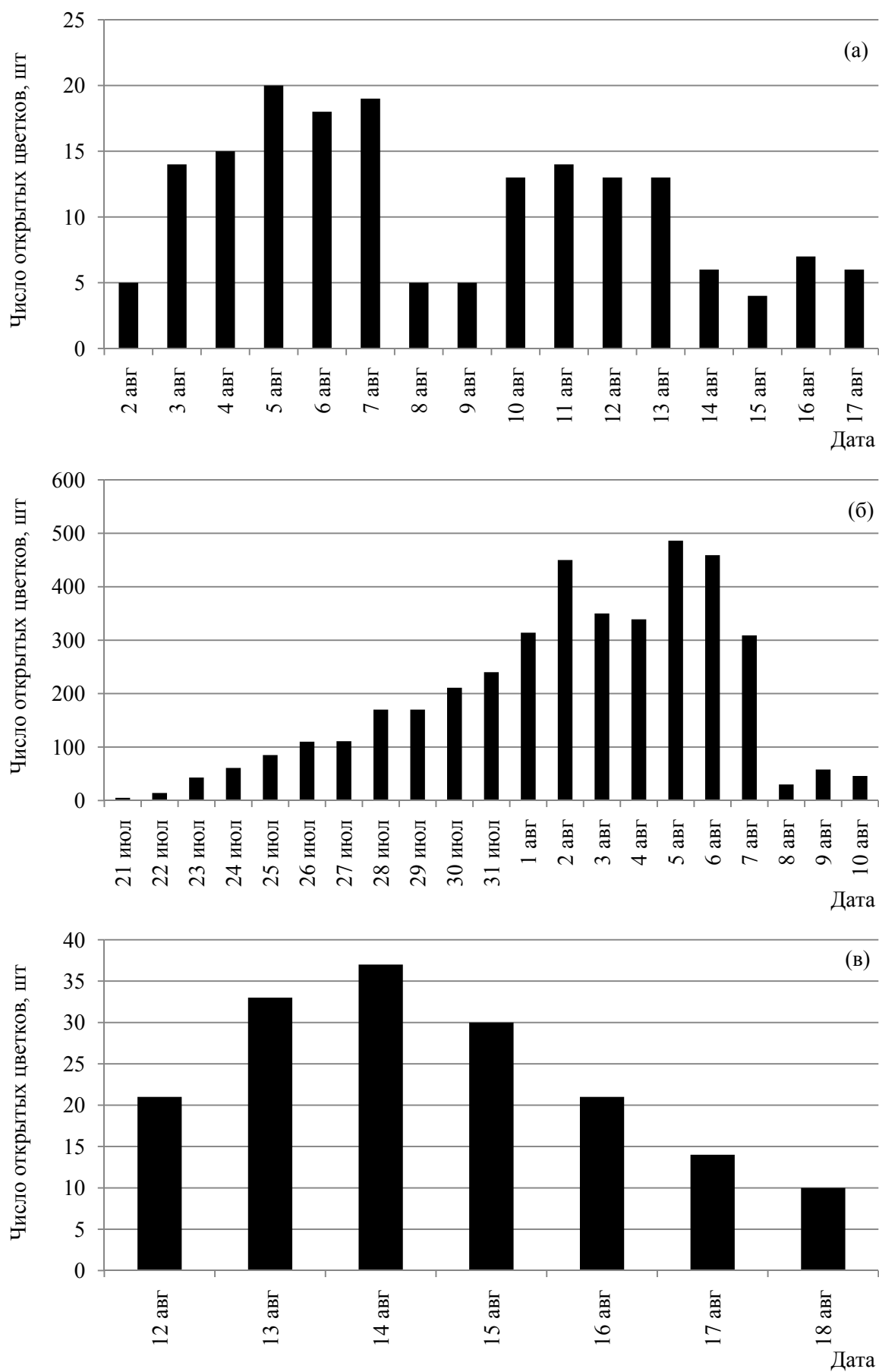


Рис. 31. Ритмика цветения в 2006 г.: *Minuartia circassica* (а), *Carum caucasicum* (б), *Campanula collina* (в)

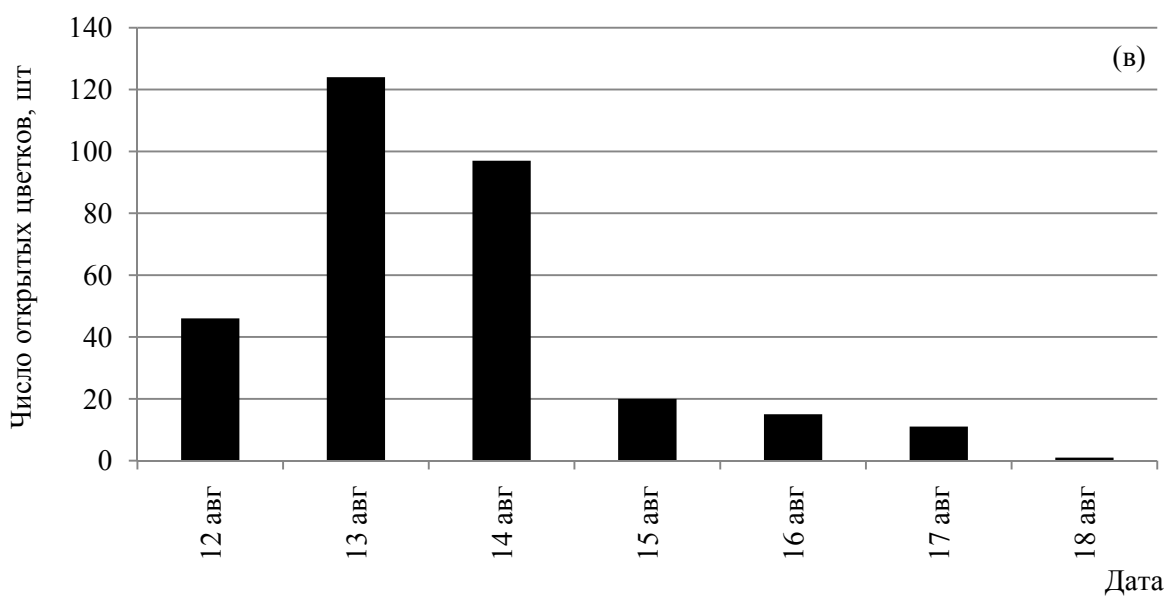
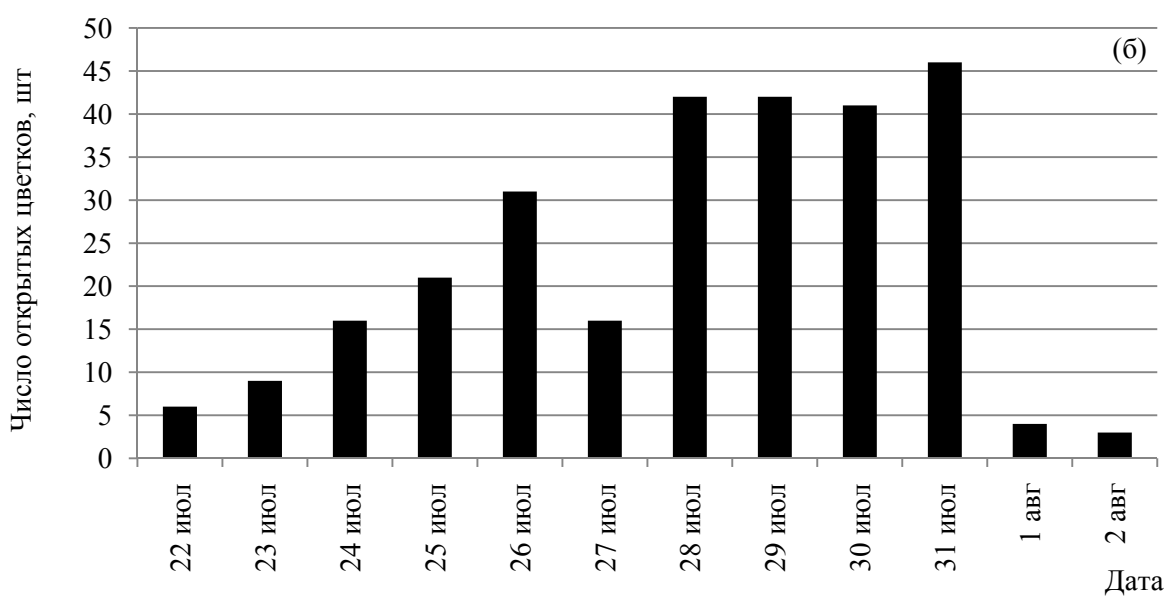
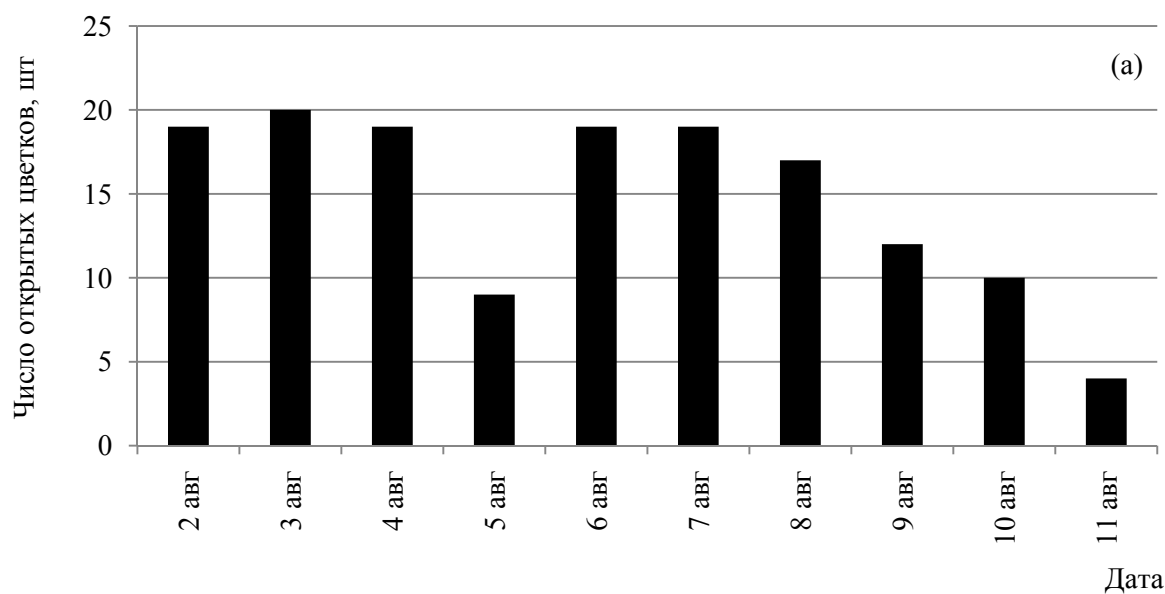


Рис. 32. Ритмика цветения в 2006 г.: *Arenaria lychnidea* (а), *Sedum tenellum* (б), *Trifolium polyphyllum* (в)

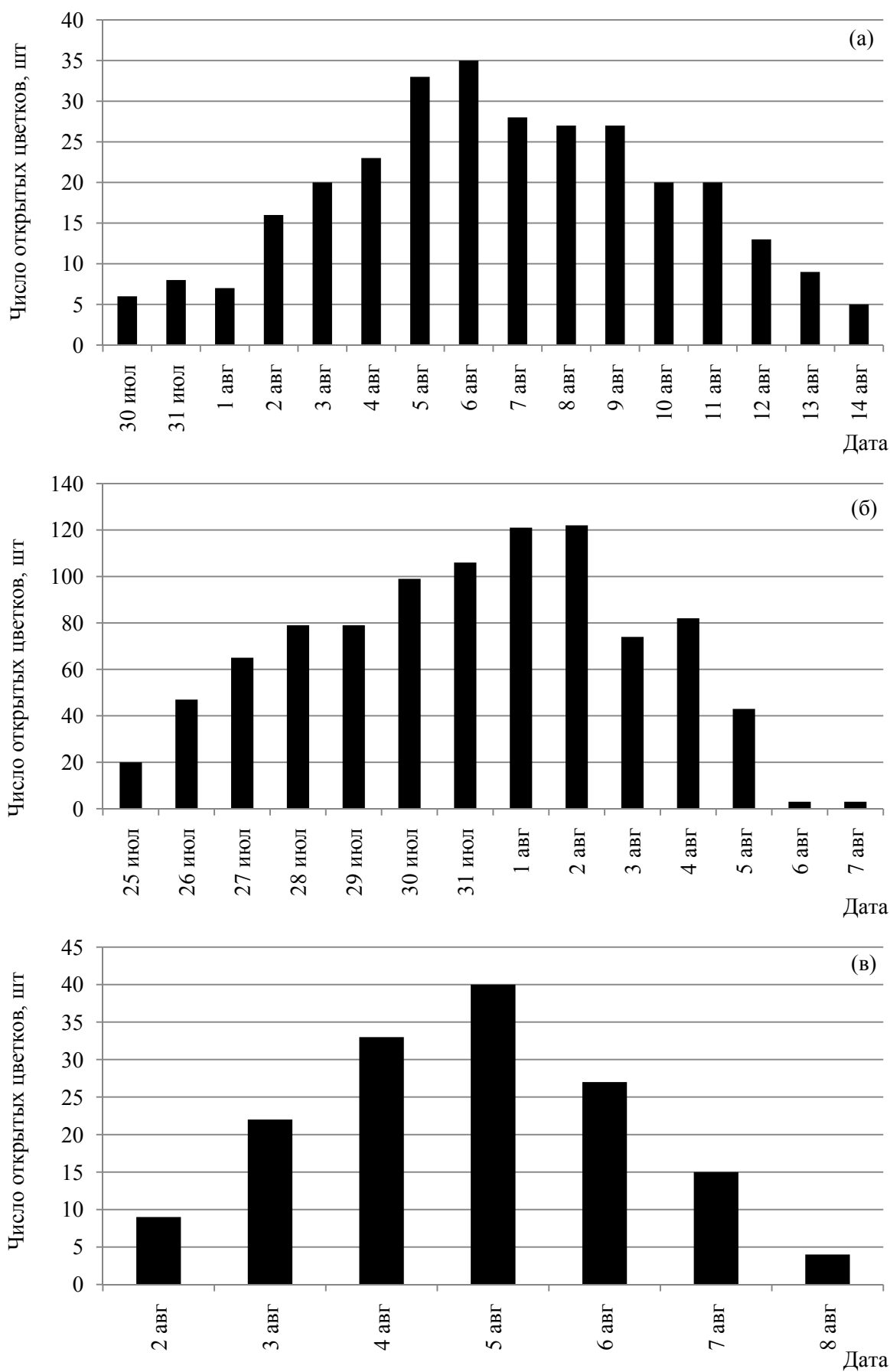


Рис. 33. Ритмика цветения в 2006 г.: *Euphrasia ossica* (а), *Oxytropis kubanensis* (б), *Sibbaldia procumbens* (в)

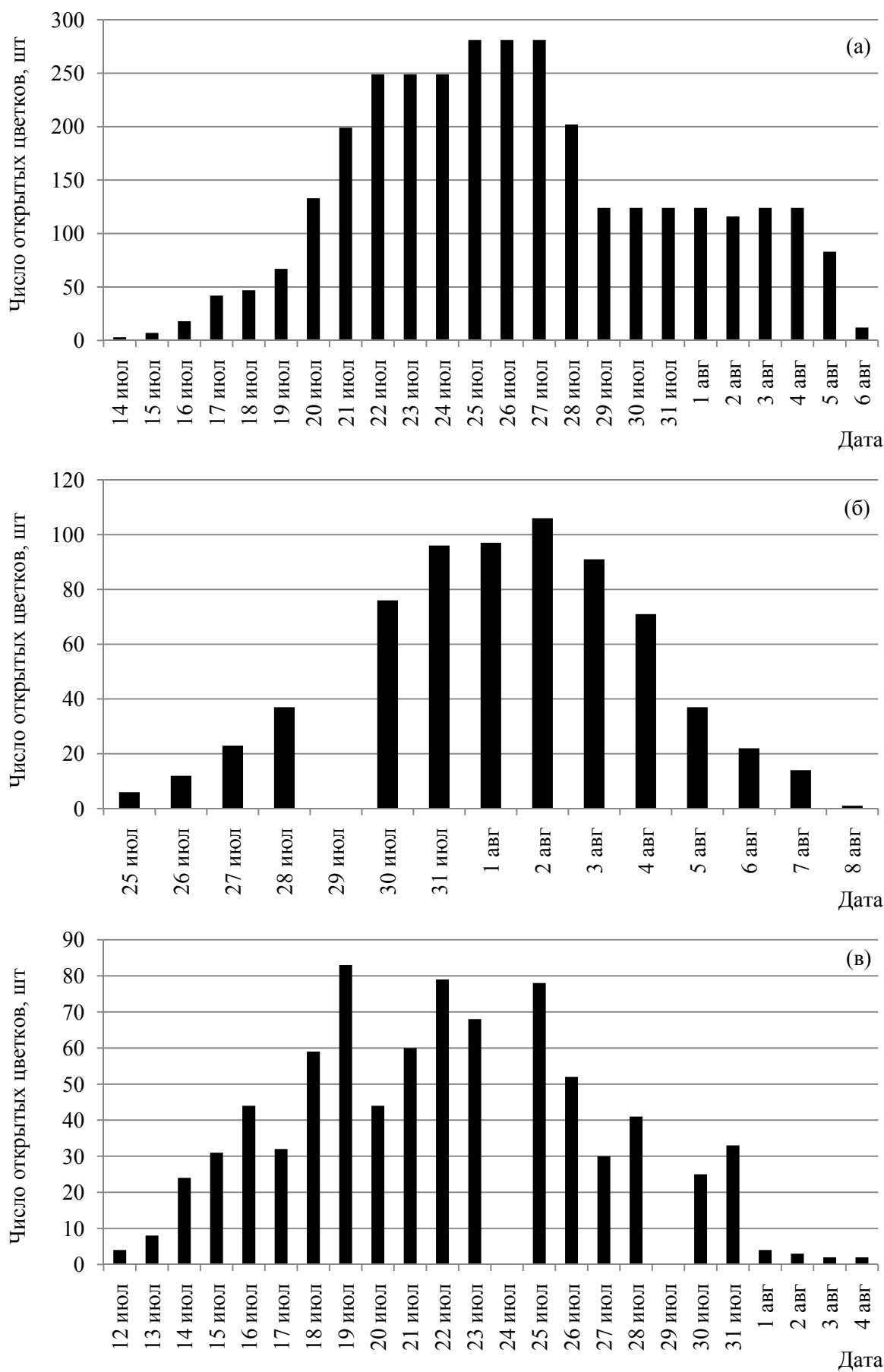


Рис. 34. Ритмика цветения в 2006 г.: *Hedysarum caucasicum* (а), *Pedicularis nordmanniana* (б), *Veronica gentianoides* (в)

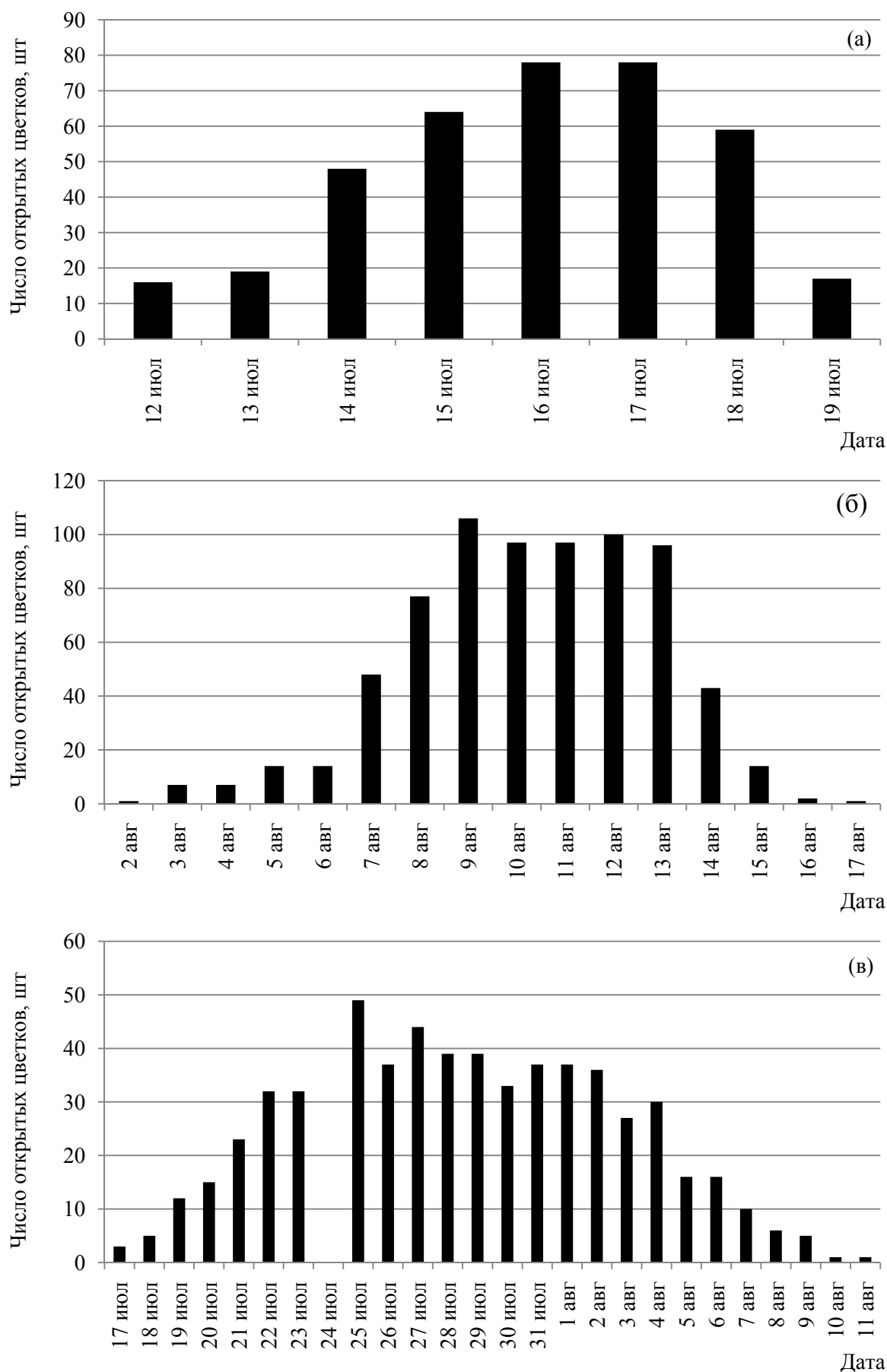


Рис. 35. Ритмика цветения в 2006 г.: *Corydalis conorhiza* (а), *Thymus nummularius* (б), *Geranium gymnocaulon* (в)

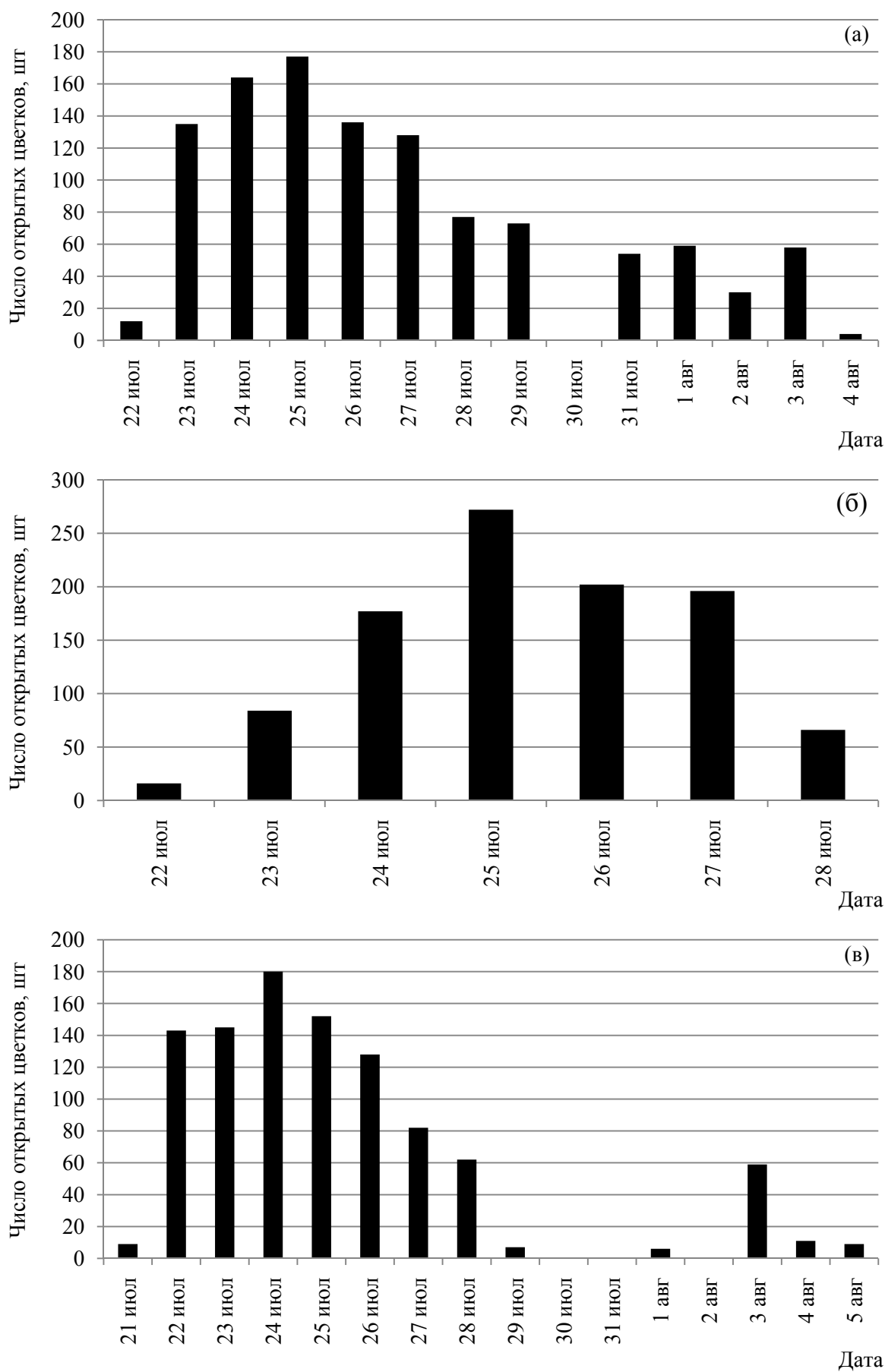


Рис. 36. Ритмика цветения в 2008 г.: *Erigeron alpinus* (а), *Scorzonera cana* (б), *Matricaria caucasica* (в)

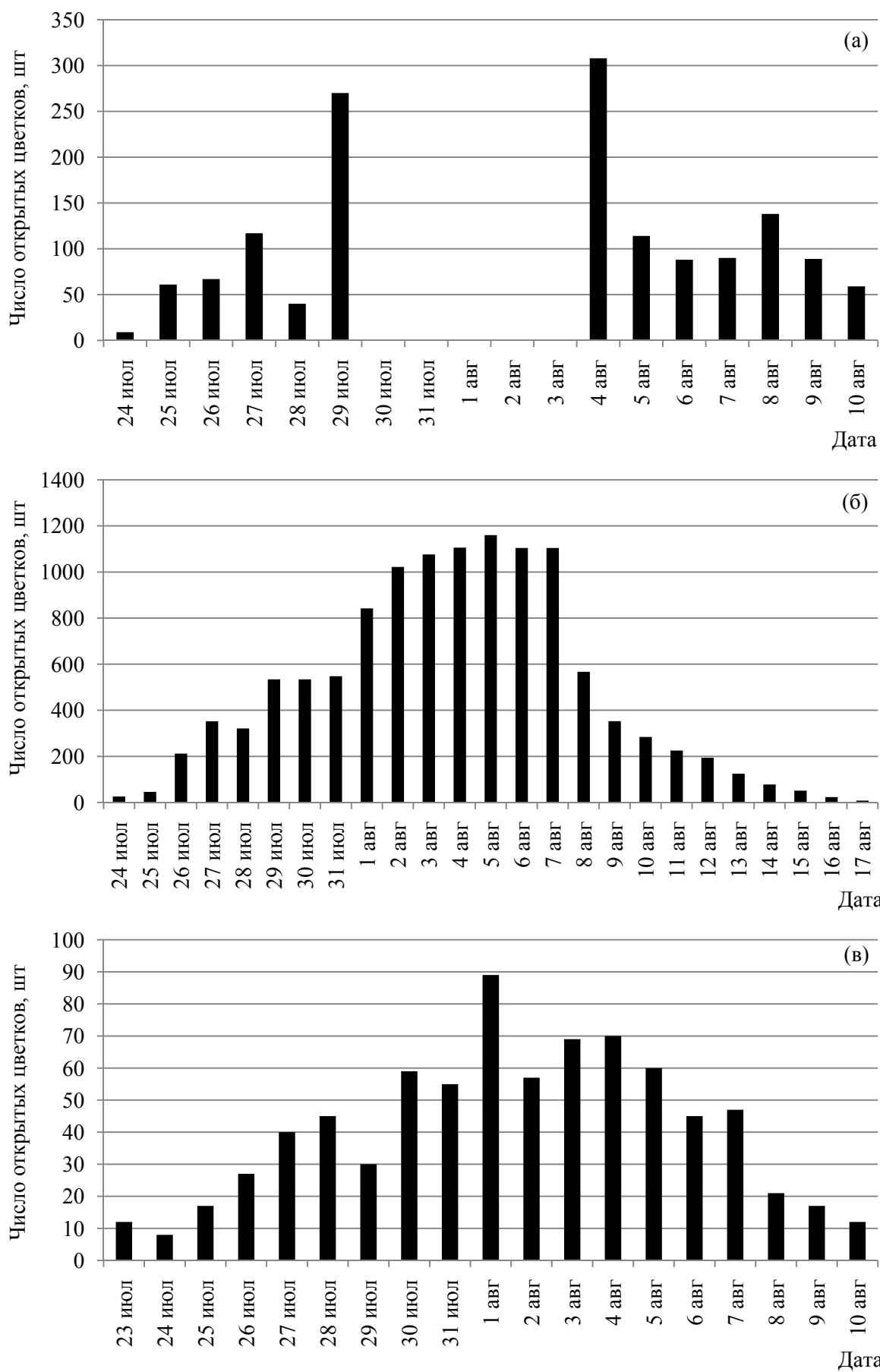


Рис. 37. Ритмика цветения в 2008 г.: *Erigeron caucasicus* (а), *Hedysarum caucasicum* (б), *Veronica gentianoides* (в)

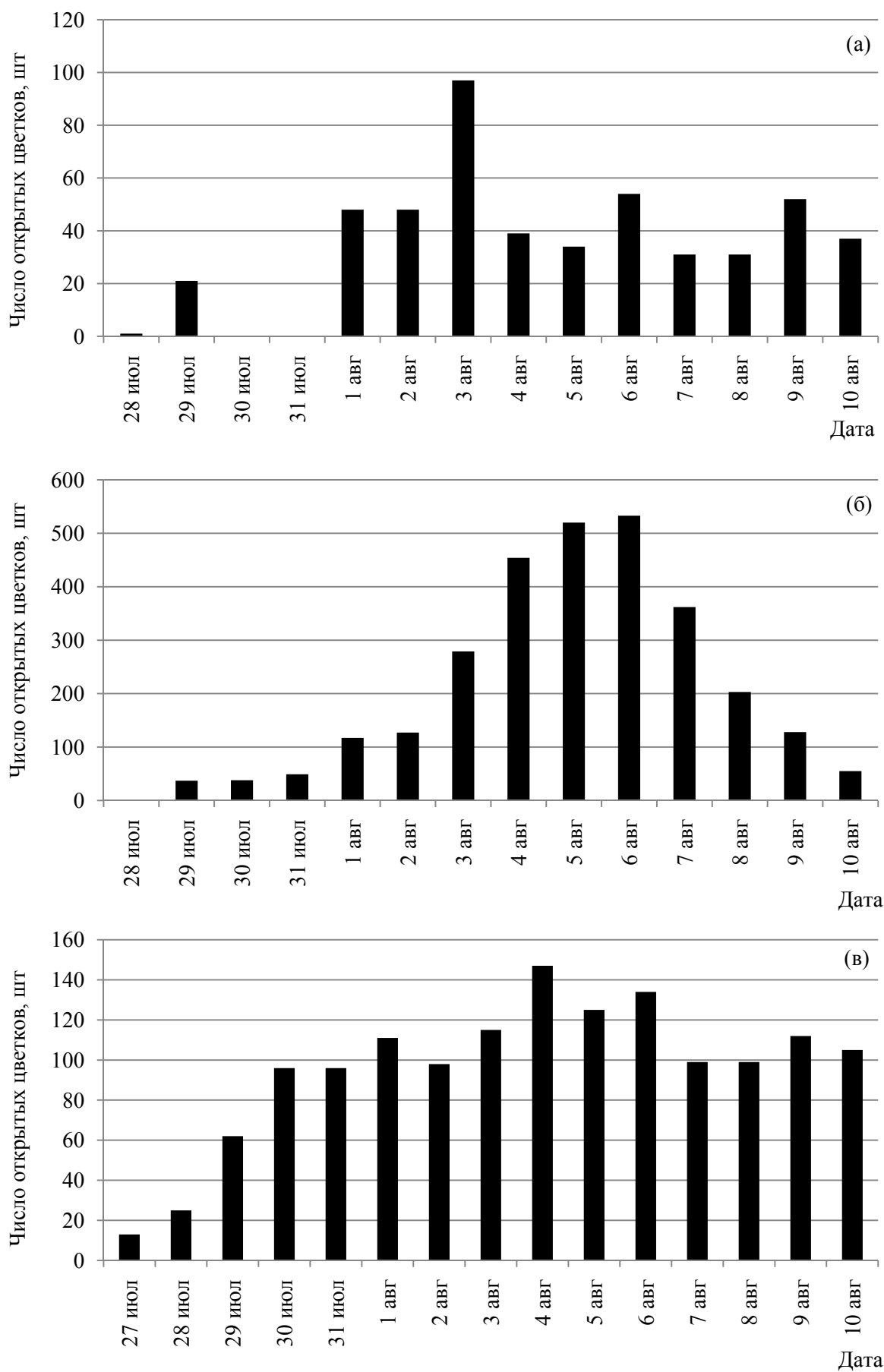


Рис. 38. Ритмика цветения в 2008 г.: *Senecio kolenatianus* (а), *Aster alpinus* (б), *Draba hispida* (в)

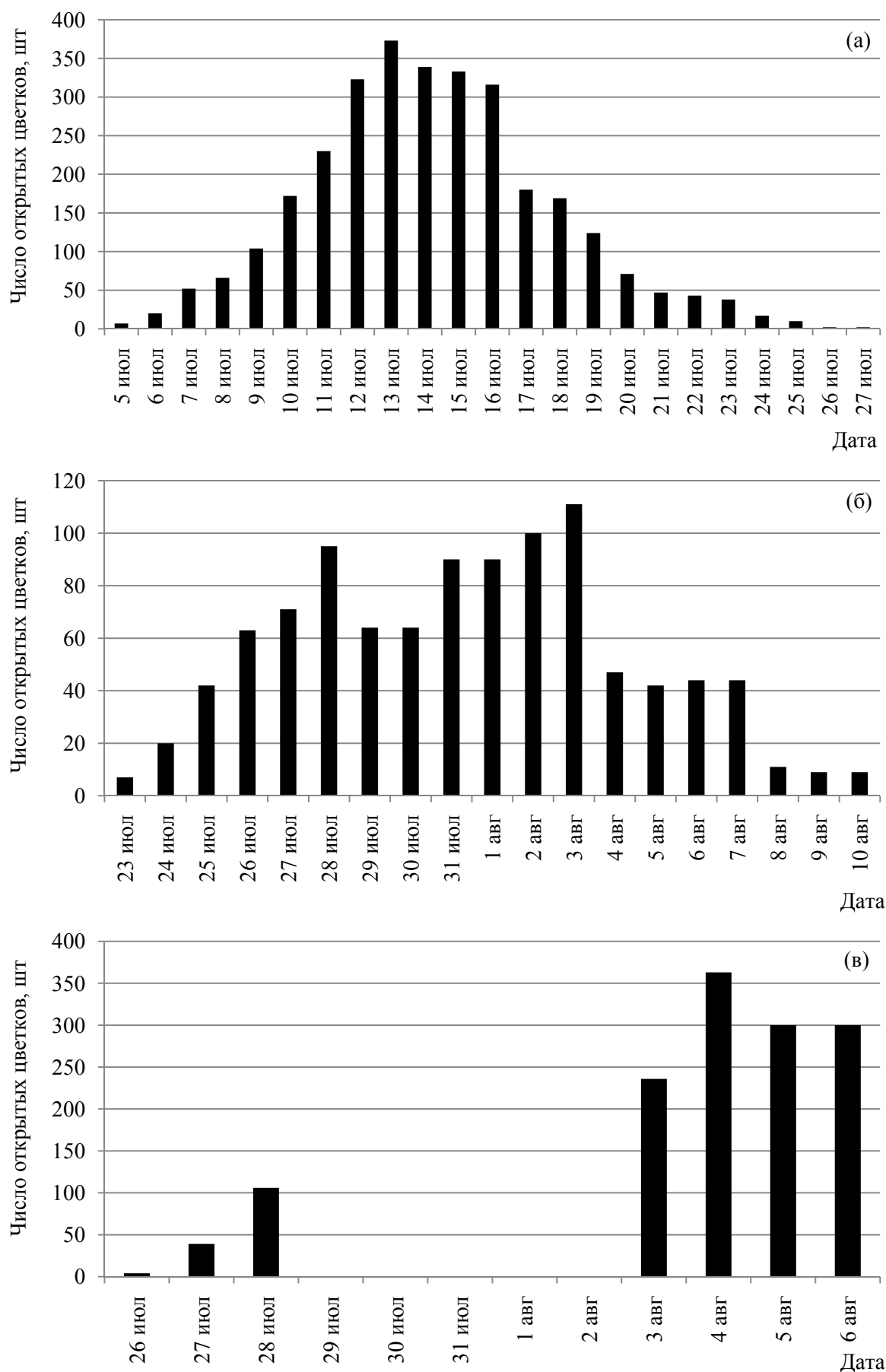


Рис. 39. Ритмика цветения в 2008 г.: *Ajuga orientalis* (а), *Geranium gymnocaulon* (б), *Leontodon hispidus* (в)

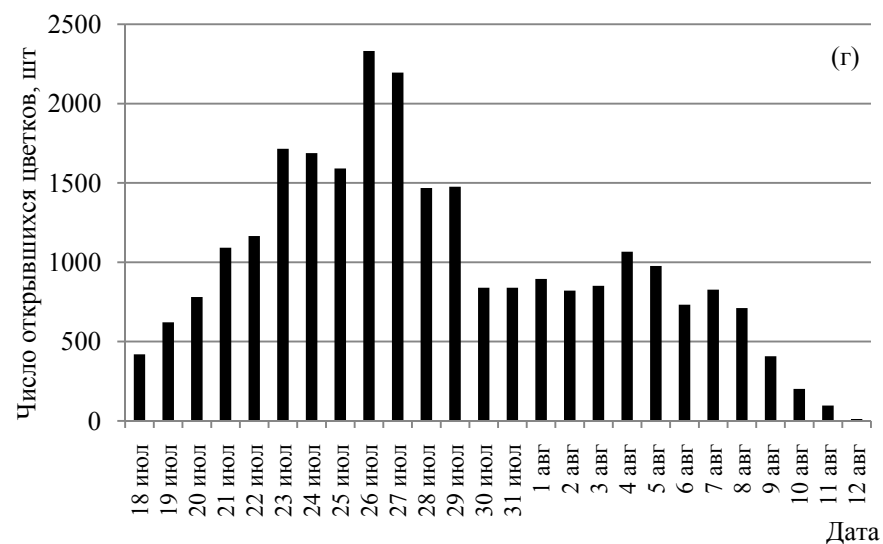
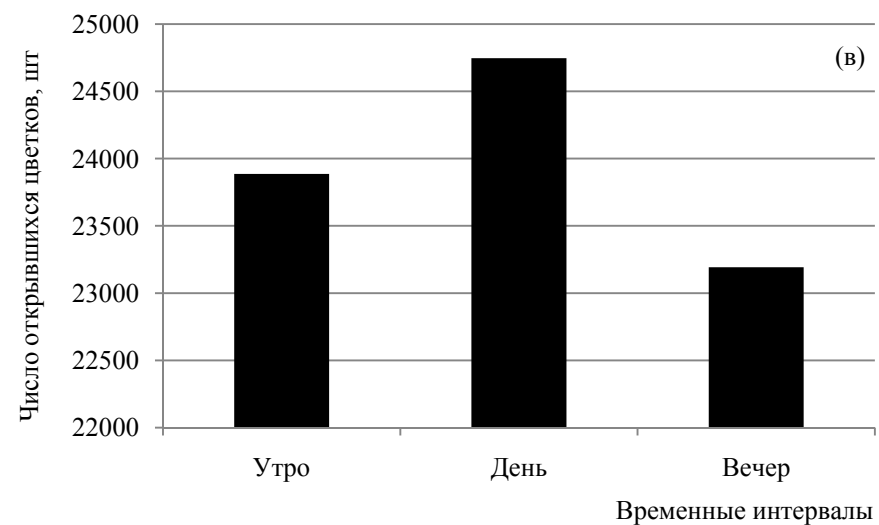
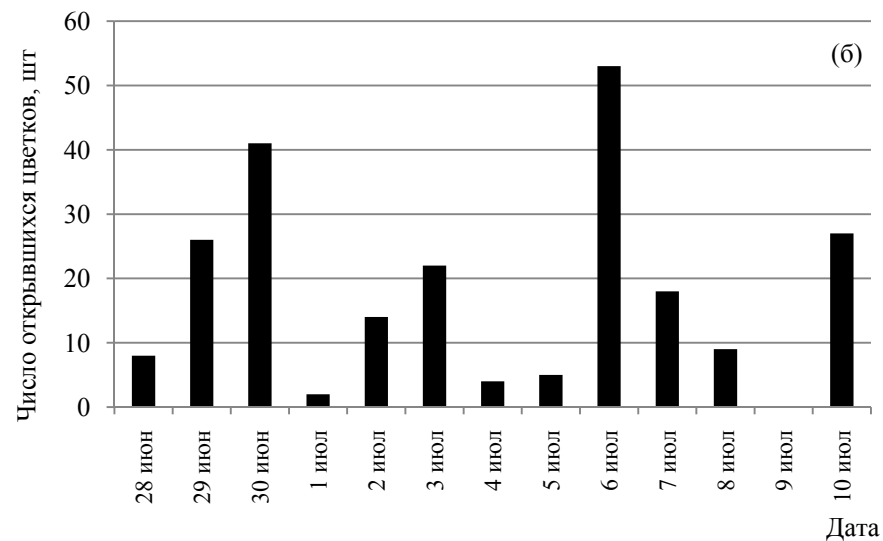
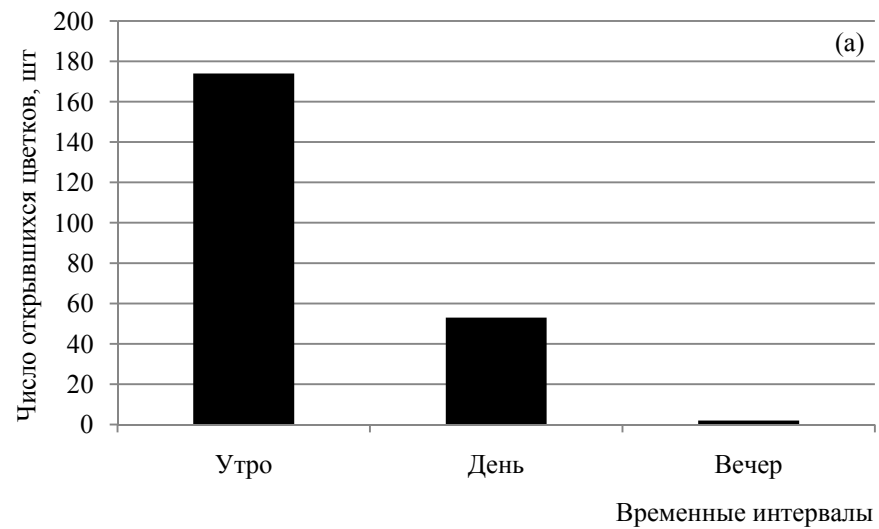


Рис. 40. Ритмика цветения в 2008 г. *Plantago atrata* (суточная ритмика (а) и ритмика в течение вегетационного периода (б)), *Rumex alpestris* (суточная ритмика (в) и ритмика в течение вегетационного периода (г))

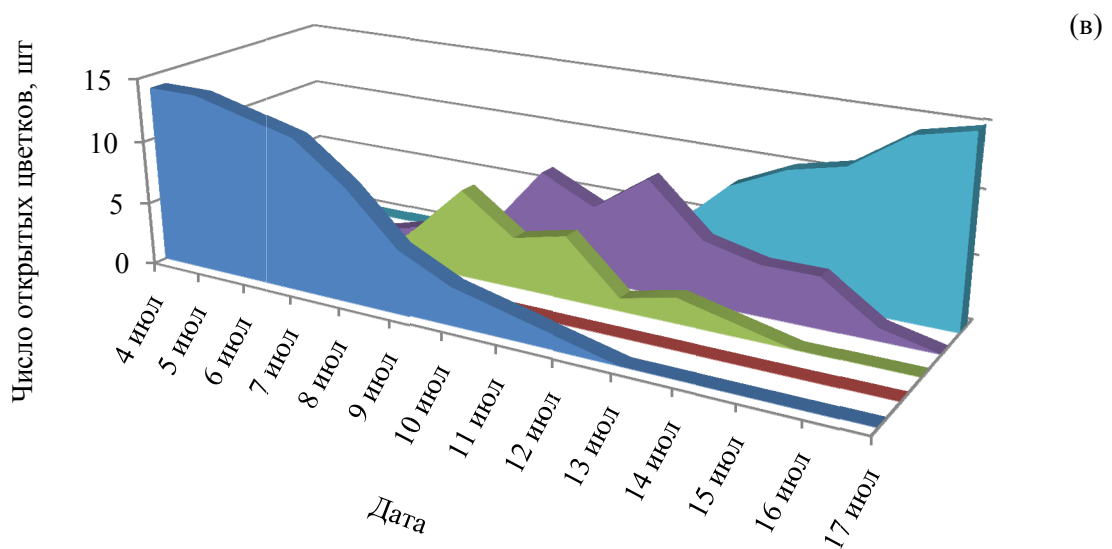
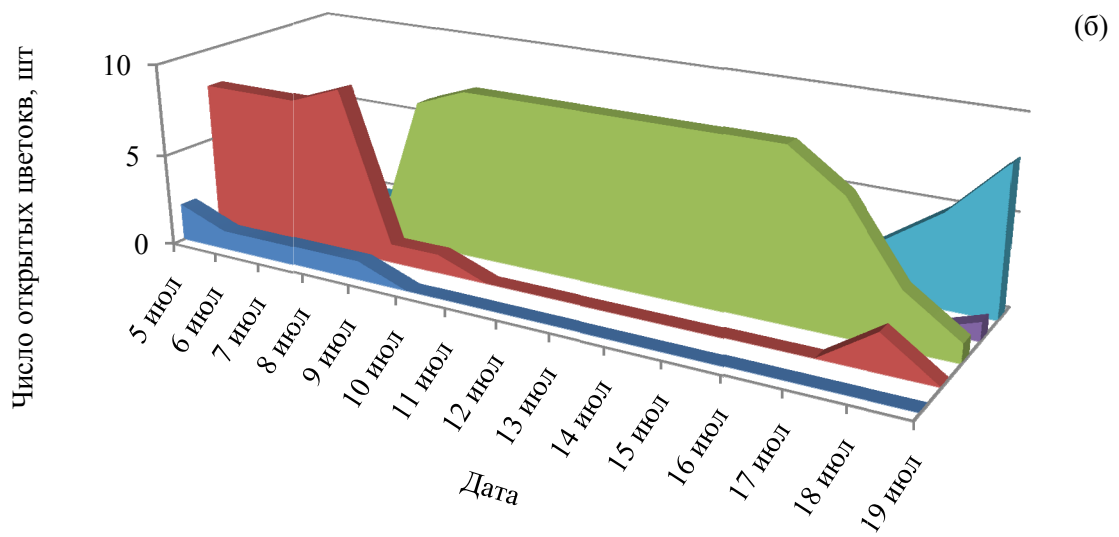
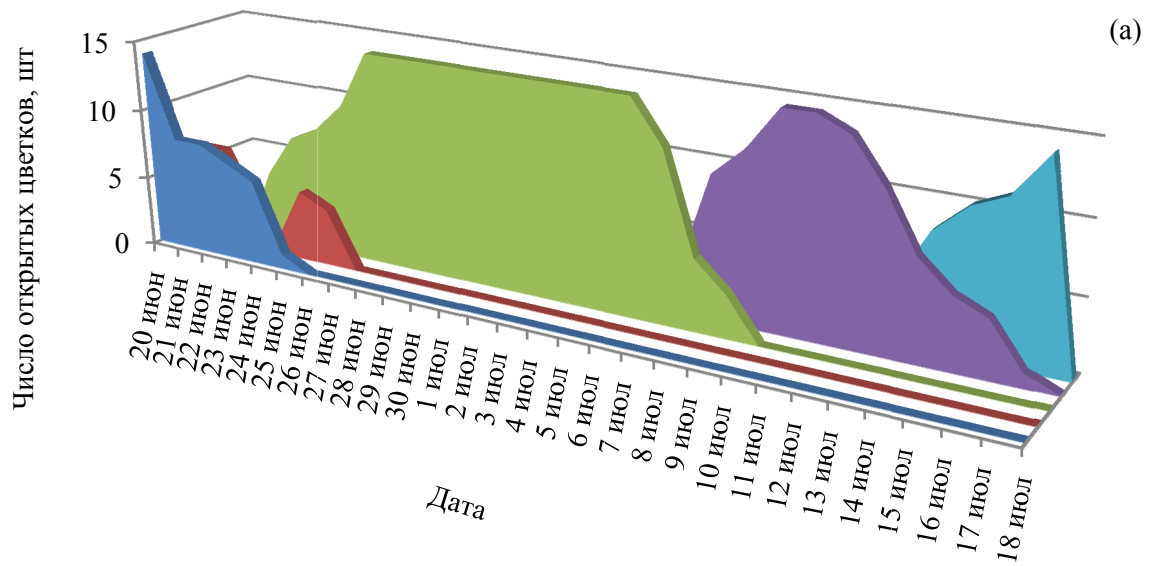


Рис. 41. Ритмика цветения в 2008 г.: *Anemone speciosa* (а), *Pulsatilla aurea* (б), *Campanula tridentata* (в)

ПРИЛОЖЕНИЕ 3. ФОТОГРАФИИ РАСТЕНИЙ



(a)



(б)



(в)



(г)

Рис. 42. *Corydalis conorhiza* (a) (Онипченко В.Г.), *Veronica gentianoides* (б) (Онипченко В.Г.), *Sibbaldia procumbens* (в) (Онипченко В.Г.), *Pedicularis nordmanniana* (г) (Онипченко В.Г.)



Рис. 43. *Hedysarum caucasicum* (а) (Онипченко В.Г.), *Geranium gymnocaulon* (б) (Онипченко В.Г.), *Campanula tridentata* (в) (Онипченко В.Г.), *Sedum tenellum* (г) (Онипченко В.Г.)



Рис. 44. *Anthoxanthum odoratum* (а) (Онипченко В.Г.), *Agrostis vinealis* (б) (Онипченко В.Г.), *Helictotrichon versicolor* (в) (Онипченко В.Г.), *Hyalopoa pontica* (г) (Онипченко В.Г.)



Рис. 45. *Phleum alpinum* (а) (Онипченко В.Г.), *Catabrosella variegata* (б) (Онипченко В.Г.), *Festuca brunnescens* (в) (Онипченко В.Г.), *Festuca ovina* (г) (Онипченко В.Г.)



Рис. 46. *Ajuga orientalis* (a) ([http://files.school-collection.edu.ru/...](http://files.school-collection.edu.ru/)), *Anemone speciosa* (б) ([http://molbiol.ru/...](http://molbiol.ru/) [б]), *Arenaria lychnidea* (в) ([http://picasaweb.google.com/...](http://picasaweb.google.com/) [a]), *Aster alpinus* (г) ([http://molbiol.ru/...](http://molbiol.ru/) [в])



Рис. 47. *Bromus variegatus* (а) (Онипченко В.Г.), *Campanula collina* (б) (Онипченко В.Г.), *Carum caucasicum* (в) (Онипченко В.Г.), *Deschampsia flexuosa* (г) ([http://www.habitas.org.uk/...](http://www.habitas.org.uk/))



Рис. 48. *Draba hispida* (a) (Онипченко В.Г.), *Erigeron alpinus* (б) ([http://www.telefonica.net/...](http://www.telefonica.net/)), *Erigeron caucasicus* (в) ([http://www.agaclar.net/...](http://www.agaclar.net/)), *Euphrasia ossica* (г) (Онипченко В.Г.)



Рис. 49. *Festuca varia* (а) (Онипченко В.Г.), *Leontodon hispidus* (б) ([http://www.aphotoflora.com/...](http://www.aphotoflora.com/)), *Matricaria caucasica* (в) (Онипченко В.Г.), *Minuartia circassica* (г) ([http://zrehacek.itriss.com/...](http://zrehacek.itriss.com/))



Рис. 50. *Oxytropis kubanensis* (а) (Онипченко В.Г.), *Pedicularis comosa* (б) (<http://picasaweb.google.com/...>), *Pedicularis condensata* (в) (<http://molbiol.ru/...> [а]), *Pulsatilla aurea* (г) (<http://picasaweb.google.com/...> [б])



Рис. 51. *Plantago atrata* (a) ([http://www.atlas-roslin.pl/...](http://www.atlas-roslin.pl/)), *Primula algida* (б) ([http://molbiol.ru/...](http://molbiol.ru/)), *Rumex alpestris* (в) (Онипченко В.Г.), *Scorzonera cana* (г) ([http://www.biolib.cz/...](http://www.biolib.cz/))



Рис. 52. *Senecio kolenatianus* (а) (Онипченко В.Г.), *Thymus nummularius* (б) (Онипченко В.Г.), *Trifolium polyphyllum* (в) (Онипченко В.Г.)