

**Московский государственный университет
имени М.В.Ломоносова
Биологический факультет
Кафедра геоботаники**

На правах рукописи

Курашев Антон Сергеевич

**АНТЭКОЛОГИЯ АЛЬПИЙСКИХ РАСТЕНИЙ
СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА**

Специальность

03.02.01 – ботаника

Диссертация на соискание
ученой степени кандидата
биологических наук

Научный руководитель,
д.б.н., профессор
В.Г. Онипченко

Москва, 2012 г.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	5
Глава 1. Цветение и опыление растений как предмет экологических исследований.....	8
1.1. Антэкология ветроопыляемых растений	8
1.1.1. Общая характеристика ветроопыления	8
1.1.2. Продуцирование пыльцы и точность опыления	10
1.1.3. Роль ветра в процессе опыления	11
1.1.4. Суточная ритмика цветения.....	13
1.1.5. Роль суточной ритмики цветения в видообразовании	16
1.1.6. Комбинирование векторов опыления	17
1.2. Антэкология насекомоопыляемых растений.....	18
1.2.1. Общая характеристика насекомоопыления.....	18
1.2.2. Особенности строения цветков и соцветий.....	18
1.2.3. Окраска цветков	20
1.2.4. Высота расположения генеративных органов над почвой и плотность растений в сообществе	21
1.2.5. Самоопыление и апомиксис у растений	22
1.2.6. Нектар и пыльца у растений	24
1.2.7. Взаимоотношения растений и опылителей.....	25
1.2.8. Длительность и ритмика цветения энтомофильных растений	26
1.3. Цветение — этап в сезонной ритмике сообщества.....	28
1.3.1. Фенологическая структура сообществ.....	28
1.3.2. Практическое использование результатов фенологических исследований	31
Глава 2. Характеристика района исследования	33
2.1. Географическое положение.....	33
2.2. Рельеф и геология.....	33
2.3. Гидрография	35

2.4. Климат	36
2.5. Почвы	38
2.6. Растительность	38
Глава 3. Объекты исследования	44
3.1. Энтомофильные виды	44
3.2. Анемофильные виды	67
Глава 4. Методика исследования	71
4.1. Измерение морфологических параметров	71
4.2. Ритмика и продолжительность цветения растений	71
4.3. Ритмика и продолжительность цветения популяций и сообществ	73
4.4. Сбор насекомых опылителей	73
4.5. Измерение метеорологических факторов	74
4.6. Статистическая обработка данных	74
Глава 5. Результаты и обсуждение	76
5.1. Антэкология ветроопыляемых растений	76
5.1.2. Продолжительность цветения и порядок зацветания ветроопыляемых растений	76
5.1.3. Ритмика цветения ветроопыляемых растений	79
5.1.3.1. Сезонная ритмика цветения	79
5.1.3.2. Суточная ритмика цветения	82
5.1.3.3. Особенности суточной ритмики цветения растений в первой и второй половинах срока цветения	86
5.2. Антэкология насекомоопыляемых растений	87
5.2.1. Особенности морфологии насекомоопыляемых растений	87
5.2.1.1. Окраска цветка	87
5.2.1.2. Симметрия цветка	93
5.2.1.3. Направление и форма цветка	95
5.2.1.4. Способность к закрыванию цветка	99
5.2.1.5. Высота расположения генеративных органов над почвой	103

5.2.2. Продолжительность цветения и порядок зацветания особей в популяции.....	107
5.2.3. Ритмика цветения насекомоопыляемых растений.....	111
5.2.3.1. Особенности зацветания видов в сообществе.....	111
5.2.3.2. Процесс цветения насекомоопыляемых растений.....	113
5.2.4. Участие насекомых в опылении растений.....	114
5.2.4.1. Видовой состав насекомых-опылителей.....	114
5.2.4.2. Связи насекомое-растение.....	115
5.2.4.3. Воровство нектара.....	125
Выводы.....	129
Список литературы.....	131
Приложение 1. Диаграммы цветения растений в сообществах с отображением окраски венчика растений.....	144
Приложение 2. Ветроопыляемые растения: суточная ритмика цветения, сезонная ритмика цветения, ритмика цветения в первой и второй половинах срока цветения.....	153
Приложение 3. Сезонная ритмика цветения энтомофильных видов растений.....	174
Приложение 4. Фотографии растений.....	186

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 растений.

Растения решают разными способами задачу повышения эффективности опыления. Для ветроопыляемых растений одним из способов повышения эффективности опыления выступает синхронизация цветения особей одного вида, в результате чего в воздухе повышается концентрация пыльцы своего вида.

У энтомофильных растений происходит синхронизация ритмов цветения со временем лёта насекомых, а также цветение нескольких видов, имеющих однотипных опылителей и привлекающих их за счет эффекта группы. В работе D.A. Moeller (2004) показано, что совместное произрастание экологически схожих видов рода *Clarkia* может способствовать повышению вероятности опыления насекомыми и снижению дефицита пыльцы по сравнению с вариантом раздельного произрастания этих видов.

Цветение — один из важнейших этапов сезонного развития растений и один из самых динамичных периодов в развитии сообщества (Лынов, 1986). Изучение продолжительности этого этапа позволяет оценить время, которое затрачивает растение на процесс генеративного размножения. Цветение — многоуровневый процесс; рассматривают цветение отдельного цветка, особи, популяции и сообщества.

Изучение антэкологии высокогорных растений довольно сложно, поскольку требует длительного наблюдения за фиксированными особями. Из ветроопыляемых растений 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 высокогорных растений в этом отношении практически не изучены; полученные для этих видов данные являются **новыми**. На отсутствие полных данных по изучаемому вопросу указывал еще А.Н. Пономарев (1960).

Для большинства исследованных видов имеются отрывочные данные по особенностям их антэкологии. Для *Anemone speciosa* показано, что цветок открыт около 20 дней, причем имеет место протерандрия: пыльники созревают на несколько дней раньше, чем пестики (Кондрашов и др., 1986). У Н.М. Деевой (1990) *Vaccinium vitis-idaea* отнесен к растениям со средней продолжительностью цветения (10–20 дней).

Фенологические исследования на северо-западном Кавказе ранее проводили в 1983 и 1993 гг. (Онипченко, 1983; Онипченко, Устинова, 1993). В этих работах построены кривые фенологических фаз развития сообществ, включая и фазу цветения для сообществ высокогорий. Показана характерная одновершинная форма кривой цветения, которая также свойственна альпийским коврам Арагаца (Зироян, 1983), высокогорным лугам полярного Урала (Игошева, 1984), высокогорным сообществам западного Тянь-Шаня (Лынов, 1986).

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.

Практическая значимость заключается в том, что знание сроков цветения растений в сообществах, пригодных для сенокоса, позволяет выбрать оптимальные сроки укосов, ввиду различной питательной ценности растений на различных стадиях фенологического развития.

Цель нашей работы состояла в исследовании особенностей антропоэкологии альпийских растений северо-западного Кавказа.

Мы поставили перед собой следующие **задачи**: (1) исследовать продолжительность, сезонную и суточную ритмику цветения и особенности цветения в первой и второй половинах срока цветения ветроопыляемых растений, (2) изучить морфологию генеративных органов энтомофильных растений: окраску цветка, симметрию цветка, высоту генеративных органов над почвой, (3) получить данные о продолжительности цветения отдельного цветка, побега и особи альпийских энтомофильных растений, (4) описать порядок зацветания растений и смену аспектов сообществ, (5) изучить особенности ритмики цветения в течение сезона, (6) проанализировать видовой состав насекомых-опылителей, оценить долю воровства нектара у некоторых видов.

Данные по 97 видам растений получены в результате семилетних исследований. Изучены 11 видов злаков и 86 видов энтомофильных растений.

Составляющие элементы работы были **апробированы** 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), 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 конференции «Экология —

наука XXI века» (Курашев, 2008). В ходе обучения в аспирантуре одна статья опубликована по анэкологии ветроопыляемых растений северо-западного Кавказа (Курашев, 2012), две по анэкологии энтомофильных растений (Курашев, 2012а, 2012б). В общей сложности имеется 8 публикаций, из них одна в рецензируемом журнале.

Кандидатская диссертация выполнена на высокогорном стационаре кафедры геоботаники Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова под руководством д.б.н., профессора кафедры геоботаники В.Г. Онипченко.

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 Г.В. Фарафонову, Л.И. Лютикову, А.Л. Девяткина за определение отловленных насекомых. Также благодарю 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 (XVIII век) (Фегри, ван дер Пэйл, 1982). С тех пор сделано большое число обзорных работ: самый известный обзор экологии опыления К. Фегри и Л. ван дер Пэйла (1982), обзор практических подходов к исследованию всех аспектов экологии опыления L. Real (1983) и A. Dafni (1992), обзор по опылению цветковых растений (Меликян, 1991), труды пермского центра антропоэкологических исследований (Пономарев, 1964; Пономарев, Демьянова, 1980), обзор истории развития антропоэкологии (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.

А.Н. Пономарев (1969а), уточнял, что антропоэкология включает в себя экологию цветка и экологию опыления. В.Н. Голубев и Ю.С. Волокитин (1985а) раскрыли структурно-функциональное определение термина «антропоэкология»; они объединяют несколько терминов, связанных со структурными особенностями цветка, цветением, опылением. В содержание термина «антропоэкология» входят не только структурно-функциональные признаки, но и экологические.

1.1. Антропоэкология ветроопыляемых растений

1.1.1. Общая характеристика ветроопыления

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

¹ Термин «вектор опыления» заимствован из К. Фегри, Л. ван дер Пэйл (1982).

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

Злаки — типичные 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, 1966). Естественно, что процесс опыления ветром является центральной темой в исследованиях, посвященных антропоэкологии злаков (Пономарев, Букина, 1953; Новожилова, 1984; Connor, 1986).

Существуют опыт экспериментального выявления анемофилии у растений. Например, в исследовании М. Аггоу и Ф. Скуео (1987) показано, 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 ветра.

В опытах с изоляцией цветков для выявления особенностей опыления применяются мешки из различных материалов. Имеются работы по сравнению материалов в отношении их пригодности для проведения таких экспериментов (Neal, Anderson, 2004; Dafni, 1992).

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.

1.1.2. Продуцирование пыльцы и точность опыления

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 пыльцевых 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 энергетическими затратами на выделение нектара (Фегри, ван дер Пэйл, 1982; Linder, Ferguson, 1985). К тому же у типичных анемофилов — злаков — для решения проблемы неточности вектора опыления 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. Кроме того, при большом числе 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 отрицательного 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.

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

Пятилетние исследования концентрации пыльцы *Plantago* вокруг трех городов, осуществленные R. Molina и др. (2001), показали естественный уровень содержания пыльцы растений этого рода в воздухе для каждого из исследованных участков. Межгодовые вариации в концентрации пыльцы положительно коррелировали с осенними дождями, которые определяли длительность развития популяций. Максимальный уровень содержания пыльцы наблюдался в 10.00–12.00 ч. Ночная концентрация пыльцы была очень низкая. Кроме того, эта ритмика пыления поддерживается на всем протяжении периода цветения. Три исследованных участка показали схожую структуру в дневных вариациях, которые положительно коррелировали с некоторыми метеорологическими параметрами. Концентрация пыльцы положительно связана с температурой и отрицательно — с относительной влажностью воздуха. 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 количество пыльцы *Plantago* в воздухе, явилась скорость ветра, которая была отрицательно скоррелирована с концентрацией пыльцы (Molina, 2001).

Большое количество пыльцы у анемофильных растений привлекает насекомых (сборщиков пыльцы), для части из которых (например, представителей журчалок (Syrphidae)) пыльца составляет существенную часть рациона. 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 Пэйл, 1982).

1.1.3. Роль ветра в процессе опыления

Серия исследований посвящена аэродинамике процесса опыления ветроопыляемых растений. Основу их заложил K.J. Niklas (1985), работы 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 K.J. Niklas (1985) выявил, что строение женских стробил хвойных таково, что прямолинейно направленный воздушный поток, несущий пыльцу, при приближении к стробилам расщепляется на струи, обтекающие стробил по спиралям. Семенные чешуи благодаря своим аэродинамическим свойствам создают локальные завихрения, направляющие пыльцу к основанию чешуй — к семяпочкам. При этом обнаружена видовая специфич-

ность 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 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 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. Были исследованы 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 варьируется в пределах семейства Poaceae, но функциональное значение этих вариаций 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 экспорт пыльцы у обоих видов, вероятно, путем увеличения толщины пограничного слоя. Эффект агрегации

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

Результаты исследований этих авторов предполагают, что строение соцветия взаимодействует с ветром, тем самым содействуя опылению. Это, в свою очередь подтверждает гипотезу о том, что широкое разнообразие вариантов строения соцветий у видов семейства Poaceae представляет собой эволюционное решение в повышении эффективности опыления ветром (Friedman, Harder, 2004).

1.1.4. Суточная ритмика цветения

По мнению А.Н. Пономарева и Т.И. Подосеновой (1974) суточная периодичность цветения и опыления вообще характерна и выгодна для ветроопыляемых растений, поскольку благодаря этому создается более высокая насыщенность приземного слоя воздуха пыльцой в узкий промежуток времени, в результате чего повышается эффективность опыления.

Для семейства Сурегасеае также характерно ветроопыление. По мнению А.Н. Пономарева и Л.Я. Колесника (1974) осоки в сущности все протогиничны, а злаки, наоборот, преимущественно гомогамны или протерандричны. У злаков протогиния отмечена в некоторых родах, например, у *Anthoxanthum* и *Nardus*. Гомогамность злаков явно связана с наличием у них лодиккулярного механизма раскрытия цветков. Набухание лодикул вызывает стремительное раскрытие цветков. В случае протогинии лодиккулы у злаков отсутствуют или рудиментарны и раздвигания цветковых чешуй не происходит — рыльца и тычинки проталкиваются на верхушке не раскрытого цветка. Также происходит и у осок. Такая же протогиния свойственна и для *Plantago* (Пономарев, Колесник, 1974).

Для осок также характерна суточная периодичность пыления. Систематически к Сурегасеае близки Juncасеае. В антэкологии Juncасеае имеются черты сходства с антэкологией осок и злаков. Роду *Juncus* свойственны протогиния и пульсирующее цветение (Пономарев, Колесник, 1974).

Ветроопыляемые виды имеют гибкую систему регулирования цветения в течение суток. Например, у *Dactylis glomerata* при ухудшении погоды цветение может не наступать совсем, возобновляясь с большей силой после улучшения погоды. Продолжительность цветения соцветия у этого вида колеблется от 4 до 10 дней (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 *Festuca pratensis* (Банникова, 1964а, 1964б).

В ходе цветения у ветроопыляемых видов имеются спады и подъемы в интенсивности цветения. В случае *Anthoxanthum 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).

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).

На северо-западном Кавказе исследованы особенности цветения костреца пестрого (Жененко, 1979). Выяснено, что для него характерно парциальное распускание цветков, приуроченное ко второй половине дня (13.00–18.00 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 цветения ценопопуляции составила 19–35 дней (Жененко, 1979).

Для некоторых однолетних эфемерных видов рода *Bromus* в Средней Азии показано наличие приспособления к крайне неустойчивым и резко меняющимся погодным условиям весны. Многие из них цветут при широких амплитудах колебания температуры и относительной влажности воздуха, некоторые виды цветут и во время дождя (Никифорова, 1969).

На высокогорьях Восточного Памира изучено цветение 50 видов, являющихся типичными компонентами основных растительных сообществ (Новожилова, 1984). 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 распускания 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 Арктике исследовались злаки, цветки которых очень тонко и быстро реагируют на изменение погодных факторов (Шамурин, 1958). Показано, 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. В арктических условиях, где относительная влажность воздуха высока, а температуры сравнительно низки, рыльца злаков могут длительно сохранять жизнеспособность.

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 их цветение начинается на 5–7 дней раньше и заканчивается позже у молодых (3–4 летних) генеративных особей, 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).

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. maeotica* Klok.), полевица тонкая (*A. tenuis* Sibth.), полевица Сырейщикова (*A. syreistschikovii* P. Smirn.). Мезофильные виды полевиц цветут рано утром, более ксерофильные — в послеполуденное время. Неодновременность сроков

цветения отдельных популяций полевицы гигантской, видимо, связана с их географическим происхождением. По мнению А. Вовк (1966), изучение суточной ритмики цветения помогает разграничивать близкие виды полевиц.

В исследованиях М.Б. Русаковой (1969) показано, что для злаков Забайкалья характерно наличие утреннего и послеполуденного суточного цветения.

Внетропические злаки Северного полушария из триб Phalaridae, Agrostideae, 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 затухает, но все же, видимо, не прекращается совсем, поскольку немногие виды из перечисленных триб цветут и пылят около полудня или ночью (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 особей, тем самым обеспечивая синхронизацию опыления на большой площади. В моменты взрывов появляются облака пыльцы над всем полем ржи (Банникова, 1964).

1.1.5. Роль суточной ритмики цветения в видообразовании

Полиморфные виды могут быть не идентичными по типу суточной ритмики цветения и опыления. Например, сборные полиморфные виды злаков — *Festuca valesiaca*, *Festuca rubra*, *Agrostis alba* — не являются монолитными по суточной периодичности опыления. У них обнаружены константные антэкологические расы, отчетливо различающиеся по суточным срокам опыления. Суточная ритмика опыления играет существенную роль в процессе симпатрического видообразования у злаков. Строгое разделение суточных периодов опыления у отдельных популяций влечет за собой их биологическую изоляцию, что является предпосылкой для симпатрического видообразования. Последнее осуществляется в результате обособления антэкологических рас с несовпадающими суточными периодами опыления (Пономарев, 1969; Левковский, Тихменев, 1977).

1.1.6. Комбинирование векторов опыления

Одним из важных этапов развития антэкологии как науки стал этап, на котором пришло понимание того, что опыление растения может быть связано с несколькими векторами опыления, а не одним. В процессе опыления могут принимать участие как абиотические, так и биотические агенты опыления. Впервые возможность последовательной смены способов опыления в течение периода цветения обосновала Н.В. Первухина (1970).

Последние данные свидетельствуют, что амбофилия или амфифилия (Голубев, Волокитин, 1985а) (*ambophily*) (комбинация ветро- и насекомоопыления) может быть более обычной, чем предполагалось ранее, и может представлять собой как стабильное, так и временное состояние растений. Т. Culley и др. (2002) рассмотрели факторы, способствующие эволюции анемофилии и проанализировали степень специализации к ней. Филогенетический анализ показал, что встречаемость анемофилии выше у групп с маленькими, простыми цветками и сухой пылью. Сочетание двух способов опыления обнаружено, например, у *Plantago lanceolata* (Голубев, Волокитин, 1985а).

В работе В.Н. Голубева и Ю.С. Волокитина (1985б) исследована антэкология анемофильных растений можжевельно-дубовых лесов южного берега Крыма. Они показали наличие у растений сложного комплекса агентов опыления и выделили в качестве таких агентов насекомых, ветер и гравитацию. Все эти три агента могут участвовать в процессе опыления одного вида растения, сложным образом переплетаясь. Например, у некоторых маревых в начале цветения пыльца клейкая и преимущественно переносится насекомыми, впоследствии клейкое вещество исчезает, и участие в опылении начинает принимать ветер как агент горизонтального перемещения и гравитация как агент вертикального перемещения.

В Андах проведены исследования особенностей опыления и размножения 13 видов *Espeletia* на высотах 2000–4300 м над уровнем моря. Ручное опыление показало, что все виды 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 закрыванием соцветий сеткой показали, что четыре высокогорных вида являются ветроопыляемыми, что подтверждает утверждение о недостатке опылителей в высокогорьях. Семенная продуктивность у двух ветроопыляемых видов сильно зависела от плотности популяции, которая значительно варьировала из года в год. Смена способа опыления с насекомоопыления на ветроопыление у этого рода может быть связана с низкой доступностью опылителей в высокогорьях Анд, защитой соцветий от снега и дневных заморозков (Berry, Calvo, 1989).

1.2. Антэкология энтомофильных растений

1.2.1. Общая характеристика насекомоопыления

Энтомофилия — опыление растений насекомыми. Главное отличие биотического опыления от абиотического состоит в том, что биотическое опыление вводит в последовательность событий второй организм в качестве агента, или вектора опыления; для того, чтобы опыление произошло, необходимо тем или иным способом установленное взаимоотношение между агентом и цветком, подлежащим опылению. Характерная черта биотического опыления — периодичность, связанная с поведением насекомых. 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 Пэйл, 1982).

1.2.2. Особенности строения цветков и соцветий

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

Одной из основных биологических особенностей соцветия является скопление цветков на сравнительно ограниченном участке побега растения (Меликян, 1991). 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 очень своеобразных и биологически целесообразных (Федоров, Артюшенко, 1979).

Образование соцветий, биологически подобных простому цветку, свойственно только насекомопопьяемым растениям. 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 или антодий. Антодии свойственны примерно 40 семействам цветковых растений. Кроме сложноцветных, они характерны для многих *Dipsacaceae*, некоторых *Umbelliferae*, *Verbenaceae*, *Saxifragaceae*, *Caprifoliaceae*, *Cruciferae*, *Leguminosae* и др. 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 цветков соцветия (Письякува, 1939).

Для понимания того, как особенности цветков в соцветиях покрытосемянных обеспечивают и увеличивают успех опыления, М. Chouteau и др. (2008) был выполнен анализ 12 характеристик цветка у 54 видов растений на наличие связи этих характеристик 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 растениями с разными типами опылителей (Chouteau et al., 2008).

Как говорилось ранее, 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, шпорец, столбики, нити ты-

чинок, заставляя 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 рационе примитивных групп насекомых, в частности кузнечиков. В свете этих данных точная локализация пыльцы приобретает большое приспособительное значение (Берг, 1956).

Н.М. Деевой (1990) показано для сообществ Среднесибирского плоскогорья возрастание численности и ценотической значимости растений с неспециализированными актиноморфными цветками, для которых, по мнению некоторых исследователей (Чернов, 1978; Ходачек, 1980), характерно опыление одновременно многими способами. Большинство растений со специализированными длиннотрубчатыми зигоморфными цветками зацветает в середине лета (Деева, 1990).

1.2.3. Окраска цветков

Ю.А. Насимович (1986) отмечает преобладание той или иной окраски цветка в разные периоды цветения сообществ. Имеются данные о том, что в сообществах умеренных широт в течение сезона меняется преобладающая окраска цветка (Сенянинова-Корчагина, Корчагин, 1951). Желтая и белая окраска в начале сезона цветения сменяется антоциановой (красной, синей, фиолетовой) в конце сезона. Смены преобладающей окраски связаны со многими факторами, главным из которых является изменение набора насекомых-опылителей. Ю.А. Насимович (1986) предполагает, что разнообразие окраски цветков с преобладанием антоциановых оттенков объясняется интенсивным отбором на разнообразие вследствие цветения сразу большого числа видов.

Температура цветков часто превышает температуру окружающего воздуха на 0,4–5 градусов. Происходит это за счет фокусировки лепестками солнечных лучей. Отмечена корреляция между температурой и окраской цветков: темноокрашенные цветки нагреваются сильнее, чем цветки со светлой окраской, на 2–5 градусов (Ермолаев, 1980).

1.2.4. Высота расположения генеративных органов над почвой и плотность растений в сообществе

Ритмика цветения растений может быть связана с высотой их генеративных побегов. В работе А.М. Ермолаева (1980) по исследованию роста и развития растений высокогорий (на примере Центрального Кавказа) проведен анализ высоты генеративных побегов в отношении ритмотипов растений. Показано, что высота генеративных побегов нарастает от средневесеннецветущих растений, к поздневесенним и летним, уменьшаясь затем у позднелетних. Он связывает данные различия с гидротермическим режимом, с биологическими особенностями видов растений и с усложнением структуры сообществ, увеличением его сомкнутости и высоты. А.Н. Пономарев (1960) полагает, что биологический смысл удлинения побегов в сомкнутых сообществах заключается в улучшении их ярусного положения, а именно перемещении в верхний господствующий ярус для получения максимального солнечного освещения и для более эффективного опыления.

Уменьшение плотности растений и увеличение расстояния от источников пыльцы (необходимой для перекрестного опыления), может вести к сильному уменьшению возможности перекрестного опыления, в сравнении с высокой частотой посещений насекомыми. Это может привести к уменьшению семенной продуктивности и увеличению частоты самоопыления для растений во фрагментированных местообитаниях при неизменной численности опылителей и их поведения (Duncan, 2004).

Перекрестное опыление у растений находится под влиянием наличия постоянных насекомых-опылителей и их временных насекомых-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 малочисленных и разреженных популяциях. Им изучено присутствие пчел в 17 популяциях, и влияние недостатка пыльцы в 39 популяциях. Показано, что в популяциях, растения которых произрастали с большим числом схожих видов, отмечалась высокая доступность опылителей и отсутствие недостатка пыльцы в сравнении с одиночными популяциями. Размер популяции обратно связан с недостатком пыльцы, но не делает действие опылителей доступным. Жиз-

ненность популяции и совместное произрастание экологически схожих видов *Clarkia*, взятых для исследования, может способствовать позитивным репродуктивным взаимодействиям (Moeller, 2004).

1.2.5. Самоопыление и апомиксис у растений

Многочисленные антэкологические наблюдения в различных природных зонах показали, что в экстремальных условиях как энтомофилы, так и анемофилы способны самоопыляться (Голубев, Волокитин 1985а).

В работе Л.И. Томиловой (1984) изучены особенности антэкологии некоторых эндемиков Урала. Для *Cerastium krylovii* отмечено, что цветки имеют характерные признаки энтомофильного растения: наличие нектара, медовый запах, белая окраска венчика, малая сыпучесть пыльцы и др. Показано в ходе экспериментов с изоляцией, что основным способом опыления для этого вида является энтомофилия, а в качестве резервных представлены контактная автогамия и трипс-автогамия (самоопыление с помощью трипсов).

Сравнительные исследование биологии размножения и экологии опыления близкородственных видов позволяет проверить некоторые идеи, связанные с эволюцией видов и с преобладанием самоопыления у видов с перекрестным опылением. В исследованиях А.-Л. Jacquemart и J.D. Thompson (1996) изучены вариации особенностей цветка, которые, 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 семязпочек, длина столбика. Высокое соотношение пыльца/семязчаток и рыльце/пыльник у *V. vitis-idaea* говорят о преобладании у этого вида самоопыления. Влияние экранирования, кастрации и искусственного опыления на образование плодов и семян различается между годами и между тремя видами. Дополнительное опыление увеличивает образование плодов и их размерные характеристики (частично число семян) в сравнении с естественным опылением у трех видов. Все три вида показали низкую способность к самоопылению в отсутствии опылителя. Значение среднего числа семян на плод было ниже в самоопыляемых цветках в сравнении с ручным опылением цветков у *V. myrtillus* и *V. vitis-idaea*, но не у *V. uliginosum* (Jacquemart, Thompson, 1996).

На близких видах ветрениц (*A. fasciculata* и *A. speciosa*) 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 бу-

тона, семян практически не давали. Эти наблюдения свидетельствуют, по-видимому, об отсутствии у изучаемых видов апомиксиса и самоопыления. (Кондрашов и др., 1986).

Некоторые растения перешли к апомиктичному размножению, часто встречающемуся в родах *Hieracium*, *Taraxacum*. Это позволяет им проникать в разнообразные, в том числе едва подходящие для существования местообитания, не прибегая к генетическому обмену (Волков, 2005). Например, для *Alchemilla vulgaris* agg. показано наличие устойчивого апомиксиса. Но регулярный апомиксис у них нельзя считать облигатным. У многих видов отмечено наличие небольшого процента нормальной пыльцы (Тихомиров и др., 1980).

Н.Н. Новожиловой (1987) проведены исследования, посвященные завязыванию плодов у растений восточного Памира. Высокий уровень плодоношения характерен преимущественно для самоопыляющихся и апомиктичных видов — представителей рода *Potentilla*, *Ranunculus*, *Gentiana*. Высокий уровень плодоношения у самоопылителей обнаружен и в других районах с экстремальными условиями, например в тундре (Шамурин, 1966; Ходачек, 1978; Кайгородова, 1981). С другой стороны абсолютное большинство видов, имеющих низкий уровень плодоношения (11 из 16 видов) являются облигатными энтомофилами. Завязывание плодов в изоляции, т.е. способность к самоопылению, отмечена у значительного числа видов (примерно у 59%). Число видов, завязывающих плоды при самоопылении, примерно на треть меньше числа видов, у которых можно предполагать самоопыление, судя по морфологии и развитию цветков. Этот факт, по-видимому, связан с самонесовместимостью ряда видов. У ряда видов — облигатных энтомофилов — первопричиной низкого уровня плодоношения является недостаточное поступление пыльцы, поскольку цветки этих видов очень редко посещались насекомыми. Понижение температуры еще более снижало опылительную деятельность насекомых и у ряда видов даже уменьшало шансы самоопыления, разделяя во времени тычиночную и пестичную фазы. Но вместе с тем обеспеченность опыления в экстремальных условиях не может гарантировать высокое плодообразование. Например, у *Oxytropis immersa* наблюдалось активное посещение цветков насекомыми, но завязывание плодов было низким. Возможно, гибли уже оплодотворенные семечки (Новожиловой, 1987).

В горах, характеризующихся высокой степенью пространственной неоднородности местообитаний, растения, перешедшие к бесполому размножению, имеют гораздо больше возможностей найти подходящий комплекс условий обитания, что, вероятно, является предпосылкой увеличения их видового разнообразия (Волков, 2005).

1.2.6. Нектар и пыльца у растений

Наиболее важным приспособлением к опылению растений является наличие нектара, который служит приманкой для насекомых, птиц, летучих мышей и других животных, питающихся нектаром, а также пыльцой цветков (Федоров, Артюшенко, 1979).

Нектар является первичным аттрактантом. Образование нектара в процессе эволюции и его использование в качестве аттрактанта позволило растениям экономить пыльцу, которая для них представляет значительно более ценный продукт, необходимый для образования потомства. Многие растения выделяют нектар в определенное время суток. Это выделение коррелятивно связано со временем лета опылителей (Меликян, 1991).

Очевидно, что 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 и температурой воздуха. Показано, что в цветках *Hedysarum*, цветущих долго, нектара несколько больше, чем в цветках, цветущих непродолжительное время. 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 цветках отмечено в 13.00–14.00 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).

Выработка нектара вызвана необходимостью экономить пыльцу. При этом создаются 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 конкретного вида, выступает здесь в роли отбирающего фактора. Изменчивость размеров трубчатых частей цветка, таким образом, ограничена размерами соответствующих частей тела насекомых — переносчиков пыльцы (Берг, 1956).

1.2.7. Взаимоотношения растений и опылителей

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).

L.V. Dicks и др. (2002) изучали взаимодействия между насекомоопыляемыми растениями и их насекомыми-посетителями в двух растительных сообществах в Англии. Система была проанализирована в аспекте компартиментализации (образования групп видов), используя метод Рафаэля и Хола, базирующегося на трофической схожести между парами видов. Компартиментализация доказана для обоих сообществ. Показано, что компартименты отражают классические синдромы опыления, делящих фауну насекомых на группу бабочек и пчел и группу двукрылых насекомых в обоих сообществах. Компартиментализация в этих исследованиях также объяснялась совпадением сроков цветения видов одного компартамента (Dicks, 2002).

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

Активность посещения цветков насекомыми тесно связана с факторами внешней среды. В альпийской поясе Норвегии показано, что представители двукрылых (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 12.00 ч. Наиболее активно насекомые посещали цветки в начале сезона цветения, в течение сезона их активность снижалась. Число посещений положительно коррелировало со средним числом открытых цветков. Число посещений было максимальным при средней численности цветков, затем оно стабилизировалось. Показано, что связь между активностью посетителей и факторами окружающей среды схожа с таковыми в альпийских сообществах США, Чили, Австралии (Totland, 1994).

В связи с важной ролью насекомых-опылителей в опылении сельскохозяйственных растений возникает 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) 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. Измерение общих взаимодействий может помочь предсказать влияние изменения ландшафта на сообщества опылителей и продуктивность культур и поможет выработать методы сохранения ландшафтов (Ricketts, 2008).

1.2.8. Длительность и ритмика цветения энтомофильных растений

При исследовании экологии цветении растений большое внимание уделяется выяснению длительности цветения растений. Только по некоторым из изученных нами видов растений имеются данные по длительности цветения.

Известно, что цветение *Polygonum bistorta* длится от 2 до 6 недель. В питомнике одно соцветие цвело 12–13 дней, один цветок 6–7 дней. Цветение протекает в две волны, в первую зацветает около 56% бутонов. На 7–8 день вытягиваются цветоножки оставшихся бутонов, и начинается вторая волна цветения. Опыляется насекомыми. 35–40% цветков дают семена (Тихонова, 1975). Цветение *Vaccinium myrtillus* может длиться 2–4 недели (Баландина, Вахрамеева, 1980). За счет неравномерного разворачивания цветков *Alchemilla vulgaris*, цветение одного генеративного побега растянуто до 15–20 дней (Тихомиров и др., 1980). В исследованиях Т.В. Пааль и Я.Л. Пааль (1989) показано, что цветение брусники длится 25–30 дней.

Для близких видов ветрениц (*A. fasciculata* и *A. speciosa*), обитающих, в том числе и на северо-западном Кавказе указывается, что 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 (Кондрашов и др., 1986).

На центральном Кавказе по продолжительности периода цветения выделены короткоцветущие (*Fritillaria collina*, *Campanula tridentata*) с периодом цветения 15–20 дней,

длительноцветущие (*Primula ruprechtii*, *Primula algida*, *Pedicularis condensata*) с периодом цветения более месяца, переходная группа с периодом цветения около месяца (*Scabiosa caucasica*). Продолжительность периода цветения возрастала от раноцветущих к поздноцветущим. Весенние растения цвели 8–23 дня, летние и позднее-летние 17–39 дней (Ермолаев, 1980).

Для криофитных лугов Урала показано, что большинство растений по длительности цветения относятся к кратковременноцветущим, фазу цветения они проходят в течение 10–20 дней. Кривая цветения одновершинная с максимумом в середине июля (Игошева, 1984).

В исследованиях сезонного развития растений плато Путорана (Деева, 1990) по продолжительности цветения выделены три группы растений: короткоцветущие (до 10 дней), растения со средней продолжительностью цветения (10–20 дней) и длительноцветущие растения (более 20 дней).

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, (5) фазу распутившегося цветка, (6) фазу увядания цветка (Сеппар, 1971).

Для некоторых насекомоопыляемых растений Центрального Кавказа выделены виды с различными пиками суточной активности: растения, цветки которых раскрываются утром (*Senecio taraxacifolius*), имеют два пика в раскрытии цветка — утром и вечером (*Senecio sosnowskyi*), раскрываются вечером (*Saxifraga sibirica*) (Zghenti, 1990).

У *Oxytropis adamsiana* раскрытие цветков и опыление их насекомыми находятся в тесной связи с ходом температуры, т.е. цветки этих растений являются термонастическими (движение частей цветка при изменении температуры). 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

раскрыванием корзинок *Taraxacum macilentum*, показали следующее. Корзинки закрывались к 20.00–21.00 часам вечера при температуре 6–7°C. Раскрывались корзинки утром следующего дня к 8.00–9.00 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 раскрывании корзинок *Taraxacum* и других сложноцветных из группы Liguliflorae является свет. В отличие от этого, раскрывание и закрывание цветков *Gentiana algida* в большей степени регулируется температурным фактором (Шамурин, 1958).

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).

Некоторые исследователи пытаются математическими методами моделирования имитировать ритмику цветения растений. Например, в работе J.E. Malo (2002) разработан метод моделирования одновершинной ритмики цветения, базирующийся 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 описывает больше 90% вариаций в данных, и параметры функции легко интерпретируются с экологических позиций (Malo, 2002).

1.3. Цветение — этап в сезонном развитии сообщества

1.3.1. Фенологическая структура сообществ

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 пестроосянниковые 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). Показана характерная одновершинная форма кривой цветения, которая также свойственна и альпийским коврам Арагаца (Зироян, 1983), высокогорным лугам полярного Урала (Игошева, 1984), высокогорным сообществам западного Тянь-Шаня (Лынов, 1986).

В другой работе (Онипченко, 1983) изучались альпийские лишайниковые пустоши. Показано, что большинство растений начинают вегетацию сразу с оттаиванием дернины, однако некоторые виды только спустя 2–3 недели, например *Gentiana septemfida* и *Pedicularis comosa*. Средняя продолжительность цветения для энтомофильных растений 28 дней, а для анемофильных 15 дней. Вегетационный период длится 150–160 дней, что сильно превышает значения указанные для некоторых европейских горных систем (Онипченко, 1983).

М. Аргоуо и др. (1981), сравнивая фенологическое поведение растений и общую фенологическую структуру высокогорных сообществ Анд, выделили 9 категорий фенологического поведения видов 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 абсолютной 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. Удлинение фазы цветения у растений высокогорий частично объясняется замедлением развития цветков при пониженных температурах. Максимум цветения обычно приурочен к максимальным температурам.

Исследования Н.И. Игошевой (1984) посвящены фенологической структуре четырех ассоциаций криофитных околоснежных высокогорных лугов Полярного Урала. Показано, что вегетация растений начинается практически сразу после схода снега. В фенологической ритмике выделено три аспекта: весеннее-раннелетний, среднелетний и позднелетнее-осенний. Для каждого аспекта определен набор видов и преобладающая окраска.

Растения этих лугов обладают ускоренным ритмом сезонного развития, который проявляется в быстром прохождении фенологических фаз. Циклы развития в этих сообществах короче, чем у растений мезофитных лугов и даже горных тундр. Быстрый темп развития обеспечивается главным образом предварительной закладкой зачатков цветков в зимующих почках.

В исследованиях сезонного развития растений плато Путорана (Деева, 1990) показано, что в среднелетний подсезон наблюдается наибольшее число цветущих видов (2-я и 3-я декада июля). Выделено четыре группы растений по срокам зацветания: весенние, раннелетние, среднелетние, позднелетние.

С.О. Илличевский (1956) показал, что в начале лета преимущественно цветут растения, имеющие более примитивные цветки (со свободноплепестным венчиком, со свободной верхней завязью и т.д.) и, наоборот, к концу лета в цветении начинают резко преобладать виды со вторичными типами цветков (сростноплепестные, с нижней завязью, с цветками, собранными в корзинки).

Ю.С. Лынов (1984) исследовал явление фенологических инверсий в горах западного Тянь-Шаня. С высотой температура воздуха понижается, но выявлено, что в подножья гор развитие растений запаздывает весной и опережает осенью таковое на склонах. Главным фактором, влияющим на эти инверсии, является термический.

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 выявили, 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 подвержены сильному влиянию окружающей температуры (Kudo, Suzuki, 2002).

Исследования К. Huelber и др. (2006) в горах Австрии 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 количества общей поступающей энергии.

1.3.2. Практическое использование результатов фенологических исследований

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 фенологическим фазам у всех исследуемых луговых злаков в основном происходит однотипно. 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). Уточняется (Ларин, 1936; Миркин, 1991), 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.

В двухлетних исследованиях А.М. Семеновой (1939) на субальпийских лугах в Осетии показано, что 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.

Однако в исследованиях Д.А. Алтунина и др. (1986) показаны иные данные по питательной ценности растений на различных фазах развития. Злаковые сеяные травостои в фазе кущения–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: кущение 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 (единица измерения и сравнения общей питательности кормов), то при уборке в фазе полного цветения — только 0,50–0,55.

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 сообществах нагорной луговой степи (Голубев, 1971). Проводятся исследования ритмики цветения растений при изучении продуктивности травяных сообществ (Понятовская, Макаревич, 1971).

* * *

Как и любая другая наука, антэкология не стоит на месте. Многочисленные исследования, направленные на изучение отдельных вопросов экологии цветения и опыления, в будущем позволят составить целостную картину этих процессов. Антэкологические исследования становятся неотъемлемой частью любых исследований, посвященных отношениям между растением, животными и факторами окружающей среды.

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 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.

Изучение антропоэкологии растений 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 поч-

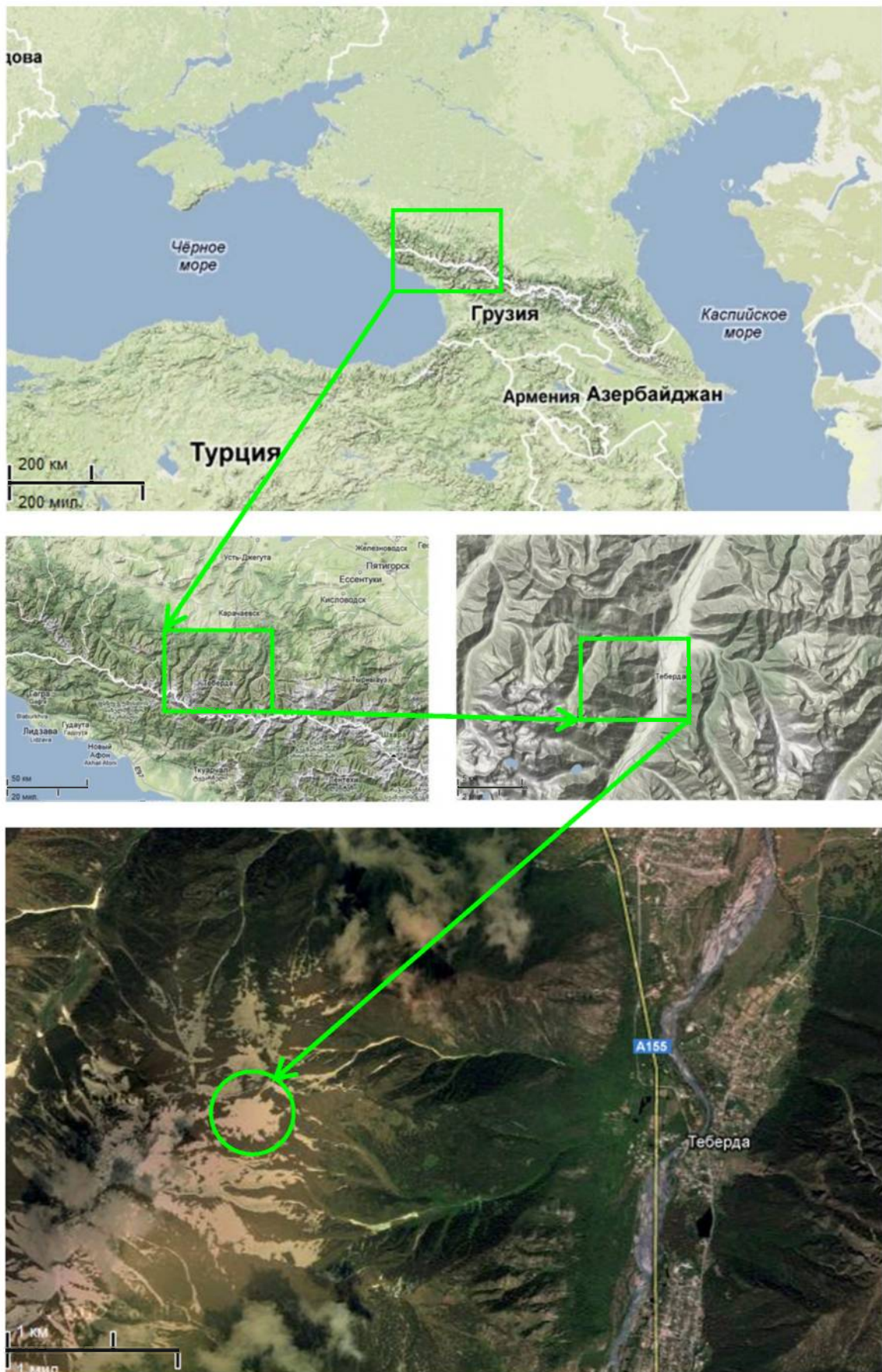


Рис. 1. Карта района исследования (Google Maps)

венный покров здесь развиты незначительно. Среднегорная область характеризуется более мягкими чертами рельефа, различной крутизной склонов, редкими выходами горных пород на поверхность и слабым развитием осыпей. Выветривание здесь идет медленнее, и вынос 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 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 км².

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

Климадиаграмма для северной части заповедника, куда входит г. М. Хатипара, приведена на рисунке 2. 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 (ГМС) — «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°C, а годовая сумма осадков — 782 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 Теберда падение температуры составляет в среднем +0,85°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°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° и +8,3°C соответственно. Устойчивый период с температурой выше +10°C отсутствует, хотя в отдельные дни среднесуточная температура может превышать +15°C. Безморозный период также отсутствует, так как в каждом месяце могут случаться заморозки. Большая часть осадков выпадает в виде снега и града.

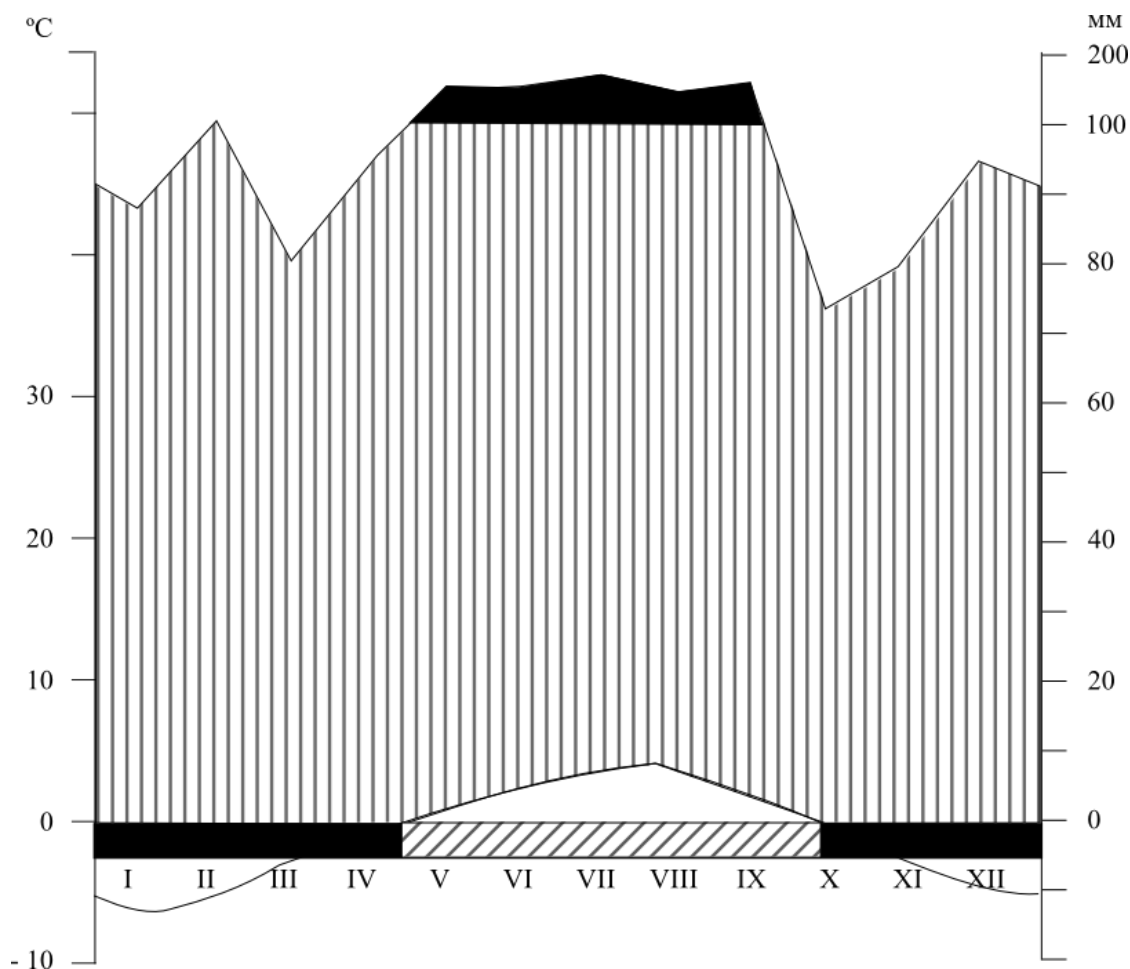


Рис. 2. Климатодиаграмма г. М. Хатипара (2750 м н.у.м.) (Onipchenko, 2004)

Среднесуточная скорость ветра в течение вегетационного сезона колеблется в пределах $1\text{--}3 \text{ м сек}^{-1}$ (Макаров и др., 2007).

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 (Гушинский, 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 представлены четыре основных пояса растительности: лесной, субальпийский, альпийский и субнивальный (Onipchenko, 2002). Леса занимают около 34% от площади заповедника, наиболее распространёнными 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 нём 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 выше-расположенных 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 oreophilus*).

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 н.у.м., 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 caucasicum*** Minaeva et Onipchenko 2002. Диагностические виды этой ассоциации — *Gentiana pyrenaica*, *Carum caucasicum*, *Vaccinium vitis-idaea* и *Rhithidium 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 пестроовсянищевых 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, пестроовсянищевые 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-Geranium 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. Гроссгейма и П.Д. Ярошенко (1929), Н.А. Буша (1936), Р.А. Еленевского (1939), А.А. Колаковского (1940), А.А. Федорова (1942, 1945), А.А. Гроссгейма (1948), А.Г. Долуханова, 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).

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. Плотнотравные 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. 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.

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 отношение 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 97 видов растений (из них 13 анемофилов, 84 энтомофилов), наиболее характерных для альпийских сообществ Тебердинского заповедника.

Латинские названия приведены по «Флоре Тебердинского заповедника» (Онипченко и др., 2011). К группе энтомофильных видов также отнесены некоторые апомиктические виды из родов *Alchemilla*, *Antennaria*, *Taraxacum*, так как внешнее строение их генеративных органов, а также посещение их насекомыми предполагает наличие у них факультативной энтомофилии.

3.1. Энтомофильные виды

Aconitum nasutum Fisch. ex Reichenb. — Аконит носатый (Приложение 4, рис. 51, а). Растение 50–100 см высотой. Стебли простые или ветвистые. Листья голые, почти до основания пальчато-5-раздельные, с глубоко-надрезанными зубчатыми сегментами. Кисти длинные, рыхлые. Цветок синий или желтовато-белый. Шлем голый или опушенный, 10–25 мм высотой, оттянутый в более или менее длинный носик. Нектарники располагаются на дне шпорца (Федоров, Артюшенко, 1975). Обитает от лесного до альпийского поясов, на полянах, лугах и кустарниковых стланиках на высотах 1600–2950 м н.у.м. (Флора СССР, 1937; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Ajuga orientalis L. — Живучка восточная (Приложение 4, рис. 51, в). Сильно опушенное 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 (Федоров, Артюшенко, 1975), едва заметная, на верхушке выемчатая или двулопастная. Нижняя губа трехлопастная, с крупной обратнойцевидной, выемчатой на верхушке средней лопастью. Обитает на субальпийских и альпийских лугах, сухих склонах на высотах 1600–2800 м н.у.м. (Флора СССР, 1954; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Alchemilla vulgaris L. agg. — Манжетка обыкновенная (Приложение 4, рис. 51, б). Многолетнее растение с толстым корневищем и розеткой пальчато-лопастных или паль-

чато-раздельных длинночерешковых, голых или слабоопушенных листьев с приросшими к их черешкам прилистниками. Стебли приподнимающиеся, с более мелкими стеблевыми листьями. Цветки мелкие, собраны в клубочки, которые в свою очередь, образуют общее метельчатое соцветие. Цветок гетеромерный (Федоров, Артюшенко, 1975) и состоит из четырехлисточковой чашечки с четырехчленным подчашием, лепестков нет, тычинок четыре, пестик один с нитевидным стилодием. Обитает на влажных лугах, скалах, осыпях на высотах 1300–3100 м н.у.м. (Флора СССР, 1941; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Androsace albana Stev. — Проломник азербайджанский (Приложение 4, рис. 51, г). Малолетник. Листья 7–20 мм длиной, располагаются в прикорневых розетках, ланцетно-лопатчатые, оттянутые к основанию, в верхней части с 4–7 тупыми зубчиками, преимущественно по краю с редкими реснитчатыми волосками. Цветочных стрелок 3–8 штук, они прямые, в 3–6 раз превышают по длине листья, в верхней части с очень густым опушением из простых и звездчатых волосков. Цветки мелкие, многочисленные, почти сидячие, собраны в плотный головчатый зонтик. Прицветники 6–8 мм длиной, ланцетные, острые, длиннее цветоножек, с опушением из длинных мягких прижатых волосков. Чашечка до 1/4 разделенная на широколанцетные, заостренные, густо опушенные зубцы. Трубка венчика короче чашечки, отгиб розовый, 6–7 мм в диаметре, его доли обратнойцевидные, тупые. Тычинки в числе пять, с очень короткими нитями. Произрастает на каменистых местах и щебнистых осыпях на высотах 2400–2850 м н.у.м. (Флора СССР, 1952; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Anemone speciosa Adams ex G. Pritz. — Ветреница видная (Приложение 4, рис. 52, а). Многолетнее растение 10–25 см высотой с вертикальным корневищем. Чаще 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. (Флора СССР, 1937; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011). Средняя семенная продуктивность — 7 семян на побег — 16 на м² (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Anthemis cretica L. s.l. — Пупавка критская (Приложение 4, рис. 52, в). Многолетнее растение, высотой 10–30 см. Листья перисто-рассеченные до основания. Корзинки многоцветковые. Обертка перепончатая, листочки обертки с черной каймой. Цветоложе выпуклое, при плодах коническое или продолговатое, с пленчатыми или щетинистыми прицветниками. Краевые цветочки ложноязычковые, женские, белые, расположенные в

один ряд, срединные сплюснуто-трубчатые, обоеполые, желтые. Семянки продолговатые, четырехгранные, с 8–10 продолговатыми ребрышками, тупые, наверху иногда с чашечковидной окраиной. Распространен на каменистых местах, моренах и слабозадерненных лугах на высотах 1850–3200 м н.у.м. (Флора СССР, 1961; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Anthemis marshalliana Willd. s.l. — Пулавка Маршалла (Приложение 4, рис. 52, б). Многолетнее растение, высотой 5–25 см. Листья дважды перисто-рассеченные, с большим числом боковых сегментов, серебристо-шелковистые, собраны в розетки. Цветки желтые. Корзинки одиночные, листочки обертки бледно-окрашенные. Произрастает на скалах, каменистых местах и слабозадерненных субальпийских и альпийских лугах на высотах 1300–1330 м н.у.м. (Флора СССР, 1961; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Anthyllis vulneraria L. s.l. — Язвенник обыкновенный (Приложение 4, рис. 52, г). Двулетнее или многолетнее растение с толстыми прямостоячими или восходящими стеблями, в нижней части жестковатоволосистыми. Прикорневые листья с длинными черешками, простые или перистосложные, с 1–2 парами небольших боковых листочков. Стеблевые листья непарноперистосложные, с крупным конечным листочком и 5–6 парами мелких боковых листочков. Все листочки сверху голые, снизу густо мохнатые. Цветки собраны в густое головчатое соцветие, окруженное оберткой из двух пальчатораздельных листьев. Чашечка вздутая, густо опушенная, до 12 мм длиной. Венчик желтый, нередко с красноватой на верхушке лодочкой. Распространен на послелесных и субальпийских лугах, каменистых склонах, полянах, щебнистых лужайках, галечниках альпийского и субальпийского поясов на высотах 1300–2900 м н.у.м. (Флора СССР, 1945; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Arenaria lychnidea Vieb. — Песчанка горицветная (Приложение 4, рис. 53, а). Многолетнее растение, образующее низкие густые дерновинки. Стебли тонкие, около 10 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 белые, продолговатые, в два раза длиннее чашечки. Обитает на скалах и щебнистых склонах, субальпийских и альпийских лугах на высотах 1800–3200 м н.у.м. (Флора СССР, 1936; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011). Средняя семенная продуктивность — 11 семян/побег (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Aster alpinus L. — Астра альпийская (Приложение 4, рис. 53, в). 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. Общее цветоложе шаровидное (Федоров, Артюшенко, 1975). Краевые цветки ложноязычковые, фиолетовые, срединные — трубчатые, желтые. Листочки обертки ланцетные, по краю узкопленчатые, голые и опушенные. Цветет летом. Произрастает на каменистых лугах и скалистых местах в субальпийском и альпийском поясах на высотах 1100–3200 м н.у.м. (Флора СССР, 1959; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Betonica macrantha C. Koch. — Буквица крупноцветковая (Приложение 4, рис. 53, б). Многолетник высотой 20–50 см. Стебель прямостоячий, покрытый отклоненными вниз волосками. Листья с сердцевидным основанием, крупногородчатые. Чашечка опушена ветвистыми волосками. Венчик 30–35 мм длиной, фиолетовый, с широкойяцевидной зубчатой или выемчатой верхней губой; она отвернутая. Пыльники у всех тычинок разные по форме (Федоров, Артюшенко, 1975). Нижняя губа с широкойяцевидными лопастями. Распространена на субальпийских и альпийских лугах на высотах 1600–3000 м н.у.м. (Флора СССР, 1954; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Campanula bellidifolia Adams aggr. — Колокольчик маргаритколистный (Приложение 4, рис. 53, г). Дернистое растение с ветвистым корнем, у основания с чешуйчатыми остатками отмерших черешков листьев. Стебли слабые, одноцветковые, довольно низкие, 10–12 см высотой. Листья почти голые или редковато опушенные, прикорневые длинночерешковые, мелкие, яйцевидно-округлые, городчато-зубчатые, стеблевые схожи с прикорневыми по форме, но уменьшенные, короткочерешковые и менее сильно зубчатые. Зубцы голой или почти голой чашечки продолговатые, туповатые, в 4–5 раз короче колокольчатого фиолетового венчика. Придатки ланцетные, туповатые или острые, превосходящие трубку чашечки по длине. Цветоложе волосистое. Обитает на скалах от лесного до субнивального пояса, на высотах 1420–3400 м н.у.м. (Флора СССР, 1957; Онипченко и др., 2011).

Campanula ciliata Stev. — Колокольчик реснитчатый (Приложение 4, рис. 54, а). Прикорневые листья обратно-ланцетные или линейно-ланцетные, сидячие, образуют розетку, по краям железисто-мелко-городчатые и усаженные оттопыренными короткими ресничками. Чашечка пятираздельная, венчик конически-колокольчатый, более или менее глубоко пятилопастной, голый, синий. Доли чашечки линейно-ланцетные или линейные, в 1,5–2 раза короче венчика, как и придатки жестко-бело-реснитчатые, придатки треугольно-яйцевидные, немного длиннее трубки. Распространен на альпийских лугах и каменистых

щебнистых местах на высотах 2700–3250 м н.у.м. (Флора СССР, 1957; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Campanula collina Sims — Колокольчик холмовой (Приложение 4, рис. 54, в). 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. (Флора СССР, 1957; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Campanula tridentata Schreb. — Колокольчик трехзубчатый (Приложение 4, рис. 54, б). Многолетнее растение высотой 5–12 см, листья на верхушке трехзубчатые, преимущественно в прикорневой розетке, стеблевые уменьшенные. 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 осypях на высотах 1450–3350 м н.у.м. (Флора СССР, 1957; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011). Средняя семенная продуктивность — 28 семян/побег (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Carum caucasicum (Vieb.) Voiss. — Тмин кавказский (Приложение 4, рис. 54, г). 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 обратосердцевидные, на верхушке согнутые. Распространен повсеместно на альпийских и субальпийских лугах, у снежников на высотах 2100–3750 м н.у.м. (Флора СССР, 1950; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011). Средняя семенная продуктивность — 39 семян/побег (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Carum meifolium (Vieb.) Voiss. — Тмин рассеченнолистный (Приложение 4, рис. 55, а). Малолетний монокарпик. Стебли восходящие, 10–40 см высотой. Нижние листья в очертании продолговато-ланцетные, двояко перисто-рассеченные, с сегментами, многократно рассеченными на короткие, узколинейные острые дольки. Стеблевые листья уменьшен-

ные, часто состоящие только их влагалищ. Листочки оберток и оберточек многочисленные, шиловидные. Зонтики с 10–12 неравными лучами. Цветки розоватые или белые. Плод яйцевидный с выдающимися ребрами. Обитает на каменистых местах, альпийских и субальпийских лугах на высотах 1850–3000 м н.у.м. (Флора СССР, 1950; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Centaurea cheiranthifolia Willd. — Василек желто-фиолетоволистный (Приложение 4, рис. 55, в). Многолетнее растение высотой 10–45 см. Все растение серое или сероватое от паутинового войлока. Стебли приподнимающиеся в числе 1–3, листья ланцетные, продолговато-реже эллиптически-ланцетные или продолговато-обратноланцетные, на верхушке коротко заостренные до туповатых, розеточные, прикорневые и нижние стеблевые черешковые, остальные сидячие, избегающие на стебель. Корзинки в числе 1–3; обертка почти шаровидная или шаровидно-яйцевидная, 20–25 мм длиной и 15–25 мм шириной, голая; бахромки их серебристо-белые, до 3 мм длиной; венчик срединных цветков бледно-желтоватый, краевых белый до бледно-желтого. Обитает на субальпийских и альпийских лугах на высотах 1600–3000 м н.у.м. (Флора СССР, 1963; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Cerastium cerastoides (L.) Britt. — Ясколка обыкновенная (Приложение 4, рис. 55, б). Малолетнее травянистое растение. Стебли распростерты, укореняющиеся, восходящие, ветвистые, с бесплодными побегами в пазухах нижних листьев, снизу голые, вверху железисто-волосистые. Листья продолговатые, ланцетные или линейные. Цветки в конечном вильчатом соцветии, на длинных (до 2,5 см) железисто-опушенных цветоножках, при отцветании отклоненных вниз. Чашелистики тупые, на спинке железисто-опушенные. Лепестки белые, в 1,5–2,5 раза длиннее чашечки, на 1/3 надрезанные. Столбиков три. Цветет в конце весны, летом. Произрастает на влажных каменистых местах и моховых болотах на высотах 1500–3500 м н.у.м. (Флора СССР, 1936; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Cerastium purpurascens Adams — Ясколка пурпурная (Приложение 4, рис. 55, г). Растение серо-зеленое или зеленое. Стебли прямые или приподнимающиеся, 10–40 см высотой. Нижние листья продолговатые, продолговато-овальные, верхние ланцетные. Соцветие немногочетковое, развилистое. Чашелистиков и лепестков по 5 (реже 4). Лепестки на вершине слабовеямчатые, белые. Стилодиев три или пять. Чашелистики 10 мм длиной, ланцетные, острые, узко-пленчатые. Лепестки вдвое длиннее чашечки. Плод — коробочка. Обитает на галечниках, субальпийских и альпийских лугах, в каменистых лож-

бинах на высотах 1300–3200 м н.у.м. (Флора СССР, 1936; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Chaerophyllum roseum Vieb. — Бутень розовый (Приложение 4, рис. 56, а). Стебли высотой 20–60 см, слабо волосистые или голые, без клубневидного утолщения при основании. Листья дважды-трижды перисто-раздельные на длинные узколинейные дольки шириной около 1 мм. Листья с нижней стороны по жилкам опушены длинными отстоящими волосками. Листочки оберточка шиловидно-линейные, вниз оттянутые. Цветки обоепо-лые в сложных зонтиках. Чашечка неясная. Лепестки розовые или бледно-розовые, наруж-ные в зонтиках не увеличенные. Произрастает на субальпийских и альпийских лугах на высо-тах 2000–2800 м н.у.м. (Флора СССР, 1950; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Corydalis conorhiza Ledeb. — Хохлатка коническкорневая (Приложение 4, рис. 56, в). Многолетнее растение, 5–10 см. Листья в числе двух, овальные, двояко-тройственные, с продолговато-линейными тупыми дольками. Соцветие – конечная кисть, густая, 3–8 цветковая. Цветки обоепо-лые, зигоморфные. Прицветники яйцевидные или эллиптические, острые. Чашечка двулистная, маленькая, рано опадающая; чашелисти-ки 2–3 мм длиной. Венчик 15–20 мм длиной, розово-пурпуровый или фиолетовый; шпорец горизонтальный, тупой, на верхушке слегка изогнутый. Имеет четыре лепест-ка. Верхний из них с длинной шпорой, образует верхнюю губу, нижний при основании коротко-утолщенный, образует нижнюю губу, два боковые продолговатые, между со-бой одинаковые. Имеется две трехраздельные тычинки. Распространен в альпийском поясе на коврах, осыпях, скалах, близ снежников на высотах 2300–3200 м н.у.м. (Флора СССР, 1937; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011). Средняя семенная продуктив-ность — 57 семян/побег (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Dactylorhiza euxina (Nevski) Czer. — Пальчатокоренник настоящий (Приложение 4, рис. 56, б). Растение 10–25 см высотой. Листья в числе 4–5, нижние эллиптически-ланцетные, 3–7 см длиной и 1,5–2,2 см шириной, верхние туповатые и более узкие. Соцветие — ко-ротко цилиндрический густой колос. Прицветники ланцетные, заостренные, зеленые или фиолетово-покрашенные, нижние длиннее цветков, верхние равны им или короче. Цветки фиолетово-пурпурные, губа с более темным рисунком. Наружные листочки чуть короче, вместе со средним наружным образуют шлем; боковые наружные листочки отогнуты. Гу-ба цельная, по краю городчато-зазубренная, округло-ромбически-яйцевидная, шпорец ко-роткий, толстый, короче завязи. Завязь сидячая, скрученная. Обитает от лесного до аль-пийского пояса, в сырых местах на высотах 1300–3000 м н.у.м. (Флора СССР, 1935; Ах-метжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Erigeron alpinus L. — Мелколепестник альпийский (Приложение 4, рис. 56, г). Многолетнее растение 6–25 см высотой, стебли прямые или восходящие, одноглавые, облиственные, 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. (Флора СССР, 1959; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Erigeron caucasicus Stev. — Мелколепестник кавказский (Приложение 4, рис. 57, а). Растение многолетнее, 10–30 см высотой. Листья цельнокрайние зеленые; прикорневые и нижние стеблевые ланцетные, длинночерешковые; средние и верхние стеблевые сидячие, широко-ланцетные, 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 розовато-фиолетовые, срединные желтоватые. Листочки обертки линейно-ланцетные, зеленые. Обитает на субальпийских и альпийских лугах на высотах 2000–3400 м н.у.м. (Флора СССР, 1959; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011). Семенная продуктивность — 45 семян/погреб (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Eritrichium caucasicum (Albov) Grossh. — Незабудочник кавказский (Приложение 4, рис. 57, в). Многолетнее мягко- и густоволосистое растение. Стебли 8–15 см высотой, ветвистые. Листья узкие, прикорневые продолговатые, острые, стеблевые линейно-продолговатые. Завитки удлиненные, прямые, облиственные, наверху двураздельные. Цветоножки короткие. Венчик небесно-голубой, воронковидный. Орешки по краю реснитчато-зубчатые. Обитает на каменистых и щебнистых местах и лугах в альпийском поясе на высотах 1850–3400 м н.у.м. (Флора СССР, 1953; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Fritillaria collina Adams — Рябчик холмовой (Приложение 4, рис. 57, б). Многолетнее луковичное растение 8–30 см высотой. Листья ланцетные, очередные. Околоцветник с шахматным рисунком, желтый, из шести листочков, 3–4 см длиной. На внутренней стороне листочков околоцветника есть нектарные ямки. Тычинок шесть, они короче околоцветника, пыльники прикреплены к нитям основаниями или ниже оснований. Столбик разделен на

три рыльца. Обитает на субальпийских и альпийских лугах на высотах 2000–2830 м н.у.м. (Флора СССР, 1935; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Gagea fistulosa Ker-Gawl. s.l. — Гусиный лук фестончатый (Приложение 4, рис. 57, г). Многолетнее растение высотой 5–10 см. Листья имеются только у основания стеблей. Луковиц две, одна крупная, другая очень маленькая. Цветоносный стебель выходит между ними. Прикорневые листья одиночные, полые, полуцилиндрические, мягкие. Цветоножки голые или опушенные. Листочки околоцветника обычно голые, 8–10 мм длиной, желтые. Соцветие 1–2 цветковое. Тычинок шесть, пыльники подвижны и прикреплены к нитям основаниями. Рыльце пестика головчатое, реже трехраздельное. Цветки без запаха, опыляются насекомыми, которых привлекает нектар, скапливающийся в виде капель между основаниями тычиночных нитей. Обитает на лугах и приснежных местах субальпийского и альпийского поясов на высотах 1800–2800 м н.у.м. (Флора СССР, 1935; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Gentiana pyrenaica L. — Горечавка пиренейская (Приложение 4, рис. 58, а). Многолетнее травянистое растение высотой 4–6 см. Листья черепитчатые, ланцетно-линейные, короткие. Цветки крупные, одиночные, пятичленные. Чашечка с ланцетными заостренными долями, вдвое длиннее трубки. Венчик колокольчатый, около 30 мм длиной; отгиб его ярко фиолетово-синий, с крупными складками. Обитает на альпийских и субальпийских лугах на высотах 1850–3100 м н.у.м. (Флора СССР, 1952; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Gentiana septemfida Pall. — Горечавка семираздельная (Приложение 4, рис. 58, в). Стебли прямые или приподнимающиеся, 10–40 см длиной. Листья яйцевидные или яйцевидно-ланцетные, верхние часто окутывают цветки. Листорасположение супротивное. Венчик булавовидный, синий, около 4 см длиной; доли его яйцевидные, островатые, вдвое длиннее бахромчатых складок. Обитает на субальпийских и альпийских лугах на высотах 1800–3100 м н.у.м. (Флора СССР, 1952; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Gentiana verna L. — Горечавка весенняя (Приложение 4, рис. 58, б). Многолетнее желтовато-зеленое растение с четырехгранным стеблем 1–5 см высотой и тонким ветвистым корневищем. Нижние листья в плотных розетках, эллиптические, стеблевые в числе 1–2 пар более узкие, сросшиеся в короткое влагалище 3–5 мм высотой. Цветки 40–42 мм длиной, желтые или синие. Обитает на субальпийских и альпийских лугах на высотах 1500–2900 м н.у.м. (Флора СССР, 1952; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Geranium gymnocaulon DC. — Герань голостебельная (Приложение 4, рис. 58, г). Многолетнее растение 20–40 см высотой. 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. (Флора СССР, 1949; Ахметжанова и др., 2009; Онопченко и др., 2011). Средняя семенная продуктивность — 10 семян/побег (Логвиненко, Онопченко, 1999).

Geranium renardii Trautv. — Герань Ренарда (Приложение 4, рис. 59, а). Стебель 15–25 см высотой, прямой, коротко опушенный прямыми отстоящими волосками, обычно простой, безлистный, несет верхушечные листья в месте образования цветоносов. Цветоносы 2–5 см длиной, опушены более густо, чем стебли. Прицветники линейно-шиловидные, лиловатые, волосистые, вместе с ними расположены иногда маленькие, едва развитые листочки. Цветки обычно в числе четырех или восьми в рыхлом соцветии. Чашелистики 10–12 мм длиной, ланцетные, ость 1–2 мм длиной, снаружи волосистые, с внутренней стороны особенно интенсивно синевато-пурпуровые. Лепестки 17–20 мм длиной, широко обратнойцевидные, глубоко двулопастные, в основании клиновидные, волосистые, бледно-лиловые с интенсивно фиолетовыми жилками. Произрастает на субальпийских и альпийских лугах на высотах 1380–2900 м н.у.м. (Флора СССР, 1949; Онопченко и др., 2011).

Gymnadenia conopsea (L.) R. Br. — Кокушник комарниковый (Приложение 4, рис. 59, в). Растение до 65 см высоты. Стебель при основании одет буроватыми влагалищами, листья заострены, на верхушке колпачковидно стянуты и сложены несколько вдоль, снизу килеватые, до 20–25 см длины. Соцветие — густое, цилиндрическое, многоцветковое, 6–15 см длины. Прицветники эллиптически заостренные, нижние обычно немного длиннее цветка, верхние короче. Цветки лилово-розовые, иногда светло-розовые, со слабым запахом; боковые наружные листочки околоцветника эллиптические, отогнутые, неравнобокие; два внутренних листочка вместе с яйцевидным средним наружным сближены в шлем. Губа ромбовидная, 5 мм длиной, трехлопастная, с тупыми лопастями, со шпорцем до 2 см длиной, серповидно изогнутым, в два раза длиннее завязи. Завязь сильно скрученная. Обитает на альпийских и субальпийских лугах на высотах 1300–2800 м н.у.м. (Флора СССР, 1935; Ахметжанова и др., 2009; Онопченко и др., 2011).

Hedysarum caucasicum Vieb. — Копеечник кавказский (Приложение 4, рис. 59, б). Многолетнее растение 30–50 см высотой. 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-пурпурный. Распространен на моренах, каменистых местах и лугах в субальпийском и альпийском поясах на высотах 1700–3000 м н.у.м. (Флора СССР, 1948; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011). Средняя семенная продуктивность — 20 семян/побег (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Hieracium lactucella Wallr. aggr. — Ястребинка лактуковидная (Приложение 4, рис. 59, г). Растение с хорошо развитыми слабо облиственными стеблями. Листья эллиптические, продолговатые или ланцетные, обычно мягкие, зеленые или желтовато-зеленые, стеблевые немногочисленные, на вершине часто с железками. Растения большей частью рассеянно-щетинисто-волосистые. Имеют ползучие, часто длинные тонкие побеги. Стебли 30–75 см высотой, тонкие или толстоватые. Соцветие метельчатое или более или менее щитковидное с немногочисленными корзинками. Цветки желтые. Обитает в сосновых лесах и редколесьях, на пестроовсяницевых лугах на высотах 1500–2800 м н.у.м. (Флора СССР, 1960; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Hieracium laevigatum Willd aggr. — Ястребинка сглаженная (Приложение 4, рис. 60, а). Растение обычно с несколькими прикорневыми листьями. Листочки покрывала отчасти острые, отчасти тупые, неправильно черепитчатые, на вершине не бывают отогнутыми. Стебли 30–100 см высотой. Стеблевые листья немногочисленные, яйцевидно или линейно-ланцетные, нижние на более или менее длинном черешке, остальные короткочерешковые. Обертка 9–11 мм длиной, яйцевидно-цилиндрическая или яйцевидно-шаровидная, без железок или с немногими железками. Язычки золотисто-желтые, наверху не реснитчатые. Обитает в хвойных и смешанных лесах, на субальпийских и альпийских лугах на высотах 1300–2800 м н.у.м. (Флора СССР, 1960; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Hieracium umbellatum L. — Ястребинка зонтичная (Приложение 4, рис. 60, в). Слабо волосистое или голое растение. Стебли высотой до 100 см. Листья зеленые, сероватые или сизоватые. Покрывало и цветоножки без железок или с немногими железками. Листья к основанию суженные, сидячие, редко верхние при основании округлые. Язычки наверху не реснитчатые. Растения всегда без розеточных листьев во время цветения. Стеблевые листья узкие, многочисленные (до 50), густо сидячие от узко до продолговато-ланцетных. Листочки покрывала правильно-черепитчатые, все тупые. Соцветие зонтиковидное. Язычки золотисто-желтые, реже более бледные, на вершине желтые. Обитает в лесах и на лугах на высотах 1300–2800 м н.у.м. (Флора СССР, 1960; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Hypericum linarioides Bosse — Зверобой льянкообразный (Приложение 4, рис. 60, б). Многолетник. Стебли из ползучего корневища прямые, простые, 10–40 см высотой. Листья сизые, линейно-продолговатые или овальные, плоские, по краям слегка завернутые. Соцветие немногочетковое. Лепестки желтые, 9–10 мм длиной, снаружи иногда розоватые. Обитает на сухих травяных склонах и щебнистых местах в субальпийском и альпийском поясах на высотах 1800–2750 м н.у.м. (Флора СССР, 1949; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Kemulariella caucasica (Willd.) Tamamasch. — Кемуляриелла кавказская (Приложение 4, рис. 60, г). Многолетнее травянистое растение. Стебли высотой 40–60 см. Листья многочисленные, при основании округлые, яйцевидные или продолговато-ланцетные, острые, отдаленно зубчатые. Корзинки крупные, 20–22 мм шириной, одиночные на вершине прямого неветвистого стебля, под корзинкой утолщенного. Листочки покрывала линейные, заостренные, мелко-железисто-пушистые. Краевые цветки язычковые, женские или бесполое, внутренние трубчатые, обоеполые. Язычки розово-фиолетовые, вдвое длиннее покрывала. Произрастает на субальпийских и альпийских лугах, в рододендронниках на высотах 1900–2900 м н.у.м. (Флора СССР, 1959; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Leontodon hispidus L. — Кульбаба щетинистая (Приложение 4, рис. 61, а). Травянистое растение 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 перистотреугольно-надрезанные. Стебель вверху слабо утолщенный. Корзинки до цветения повислые; покрывало шириной 10–12 мм с узколанцетными листочками. Цветки желтые. На травяных склонах, лесных полянах, в кустарниках, на субальпийских и альпийских лугах, моренах на высотах 1100–3100 м н.у.м. (Флора СССР, 1964; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011). Средняя семенная продуктивность 40 семян/побег (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Lloydia serotina (L.) Reichenb. — Ллойдия поздняя (Приложение 4, рис. 61, в). Луковичное многолетнее растение с линейными мягкими листьями и верхушечными цветками в числе 1–5. Стебель прямой. Прикорневых листьев два, нитевидных, часто длиннее стебля. Стеблевые листья в числе 1–5, также нитевидные, у основания цветоноса более широкий лист, похожий на обертку. Цветки одиночные. Листочки околоцветника обратнойяйцевидные 1–1,5 см длиной, белые с желтым пятном у основания и тремя красными или фиолетовыми жилками. Обитает на альпийских пустошах, в трещинах скал и щебни-

стых склонах на высотах 2000–3400 м н.у.м. (Флора СССР, 1935; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Matricaria caucasica (Willd.) Poir. — Ромашка кавказская (Приложение 4, рис. 61, б). Многолетнее растение 20–40 см высотой. Листья дважды 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. (Флора СССР, 1961; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011). Средняя семенная продуктивность — 50 семян/побег (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Minuartia aizoides (Boiss.) Bornm. — Минуарция аизовидная (Приложение 4, рис. 61, г). Многолетнее травянистое растение. Листья в розетках, коротко-ланцетные, острые, зеленые. Цветущие стебли короткие, 1–3 цветковые, железистые. Цветки в дихазиях. Чашечка 4–5 мм длиной, железистая, обычно темная. Чашелистики яйцевидно-продолговатые, тупые, в количестве 4–5. Лепестки белые, одной длины или короче чашечки. Обитает на лугах, коврах и щебнистых склонах в альпийском поясе на высотах 2400–3200 м н.у.м. (Флора СССР, 1936; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Minuartia circassica (Albov) Woronow — Минуарция черкесская (Приложение 4, рис. 62, а). 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-обратнояйцевидные. Обитает на каменистых, скальных и щебнистых местах в субальпийском и альпийском поясах, пустошах на высотах 1380–3200 м н.у.м. (Флора СССР, 1936; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Minuartia recurva (All.) Schinz et Thell. — Минуарция отогнутая (Приложение 4, рис. 62, в). Растение высотой 3–10 см, образует густые дерновинки, с многочисленными голыми или наверху железисто-пушистыми стеблями. Листья жестковатые, шиловидно-щетиновидные, при основании трехнервные, тупые или остроконечные, зеленые, розеток не образуют. Соцветия из 3–15 цветков. Чашелистики 4–5 мм длиной, овально-ланцетные, острые, при основании 5–7-нервные. Лепестки белые, немного длиннее чашечки. Обитает на скалах и лугах в альпийском и субальпийском поясах на высотах 1300–3280 м н.у.м. (Флора СССР, 1936; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Myosotis alpestris F. W. Schmidt. — Незабудка альпийская (Приложение 4, рис. 62, б). Многолетнее растение с розетками прикорневых листьев. Стебли короткие, многочисленные, 10–40 см высотой. Листья продолговато-ланцетные, нижние суженные в черешок. Завитки короткие, многоцветковые. Цветоножки равны или немного длиннее чашечки. Чашечка глубоко пятираздельная, крючковатых волосков на ней мало. Венчик небесно-голубой, крупный, до 8–10 мм в диаметре, отгиб чашечки длиннее трубки. Обитает на лугах и каменистых местах в субальпийском и альпийском поясах на высотах 1300–3300 м н.у.м. (Флора СССР, 1953; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Oxytropis kubanensis Leskov — Остролодочник кубанский (Приложение 4, рис. 62, г). Многолетнее растение с укороченным стеблем, имеющее прижато бело-волосистые цветоносы 10–20 см высотой. 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. Обитает на субальпийских и альпийских лугах, моренах, днищах ледниковых цирков, преимущественно в северной части заповедника на высотах 2400–3100 м н.у.м. (Флора СССР, 1948; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011). Средняя семенная продуктивность — 16 семян/побег (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Pedicularis caucasica Vieb. s.l. — Мытник кавказский (Приложение 4, рис. 63, а). Многолетнее полупаразитное растение, высотой 5–10 см. Нижние листья в розетке, стеблевые мутовчатые, продолговато-линейные, перисто-рассеченные, с короткими продолговатыми сегментами. Соцветие короткое, густое. Чашечка цилиндрическая, пушистая, с короткими ланцетными зубчиками. Венчик розово-пурпурный, шлем на верхушке округлый, без зубцов. Коробочка косая, продолговато-ланцетная, острая, вдвое длиннее чашечки. Обитает на альпийских лугах, пустошах, моренах на высотах 2600–2900 м н.у.м. (Флора СССР, 1955; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Pedicularis comosa L. s.l. — Мытник хохлатый (Приложение 4, рис. 63, в). 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, нелопастная, с пятью зубцами. Венчик желтый, часто с пурпурно окрашенными зубцами и верхушкой шлема; верхняя губа с двумя острыми зубчиками у вершины. Произрастает на лугах и луговых склонах в лесном, субальпийском и альпийском поясах на высотах 1300–3200 м н.у.м. (Флора

СССР, 1955; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011). Средняя семенная продуктивность — 51 семян/побег (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Pedicularis condensata Vieb. — Мытник сжатый (Приложение 4, рис. 63, б). 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 остро-зубчатые 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. Произрастает на лугах, моренах и каменистых местах в альпийском и субальпийском поясах на высотах 1500–3000 м н.у.м. (Флора СССР, 1955; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Pedicularis nordmanniana Bunge — Мытник Нордманна (Приложение 4, рис. 63, 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. Обитает на влажных лугах, приснежных лужайках, коврах и моренах в альпийском поясе на высотах 2000–3300 м н.у.м. (Флора СССР, 1955; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011). Средняя семенная продуктивность — 58 семян/побег (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Polygonum bistorta L. s.l. — Горец змеиный (Приложение 4, рис. 64, а). Многолетник, с утолщенным, змеевидно изогнутым, толщиной 10–15 мм, черным, на изломе красноватым корневищем. Стебель высотой 30–80 см, с 5–6 почти сидячими, небольшими и узкими листьями. Прикорневые листья крупнее, с длинным крылатым черешком и продолговатой, в основании от клиновидной до немного сердцевидной пластинкой шириной 10–75 мм и длиной 4–20 см, снизу покрытой сизыми, гладкими или курчавыми волосками. Соцветие колосовидное, плотное, длиной 1,5–6 см. Околоцветник венчиковидный, глубоко пятираздельный, розовый, длиной 3,5 мм. Тычинки фиолетовые, длиннее околоцветника. Обитает на субальпийских и альпийских лугах на высотах 1300–3200 м н.у.м. (Флора СССР, 1936; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Potentilla divina Albov — Лапчатка чудесная (Приложение 4, рис. 64, в). Стебли 3 см высотой, почти прямостоящие, слабо олиственные, покрыты белым войлочком. Соцветия 2–4-цветковые, цветок около 2 см в диаметре. Чашечка густо белойошочная и слегка шел-

ковисто-волосистая, с мало выдающейся сетью жилок. Наружные чашелистики намного короче внутренних, линейно-ланцетные, острые, внутренние широко-яйцевидные, приостренные, с внутренней стороны просвечивающие, темнопурпурные, голые. Лепестки значительно длиннее чашелистиков, с широко обратно-яйцевидным или почти круглым отгибом, внезапно-суженные в длинный ноготок, темно-красные. Обитает на скалах, осыпях, и каменистых местах в субальпийском и альпийском поясе на высотах 2100–3400 м н.у.м. (Флора СССР, 1941; Онипченко и др., 2011).

Potentilla gelida С. А. Меу. — Лапчатка холодная (Приложение 4, рис. 64, б). Многолетнее голое или слабоопушенное растение. Листья тройчатые. Листочки нижних листьев округло-обратноовальные, городчатые или зубчатые. Стебли 7–20 см высотой, немногоцветковые. Цветки желтые. Чашечка пятираздельная. Лепестков пять. Тычинок и плодолистиков много. Листочки подчашия цельные, продолговатые, тупые, короче чашечки. Доли чашечки продолговато ланцетные. Лепестки вдвое длиннее чашечки. Произрастает на щебнистых местах, моренах, лугах в альпийском поясе на высотах 2400–3750 м н.у.м. (Флора СССР, 1941; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Potentilla verna L. — Лапчатка весенняя (Приложение 4, рис. 64, г). Многолетнее растение 10–20 см высотой. Стебли прямостоячие с редкими железками. Листья пальчатые, снизу слабо опушенные, нижние с пятью обратнойцевидными листочками, имеющим 3–6 зубцов с каждой стороны. Лепестков пять, ярко желтые. Обитает на моренах, каменистых и щебнистых местах, лугах и коврах в альпийском поясе на высотах 1900–3200 м н.у.м. (Флора СССР, 1941; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Primula algida Adams — Первоцвет холодный (Приложение 4, рис. 65, а). Многолетнее корневищное травянистое растение, имеющее собранную в розетку, голые, слабо мучнистые снизу листья 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. (Флора СССР, 1952; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011). Средняя семенная продуктивность — 397 семян/побег (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Primula ruprechtii Kusn. — Первоцвет Рупрехта (Приложение 4, рис. 65, в). Многолетнее растение 15–25 см высотой. Листья снизу с серовойлочным опушением, сверху голые, обратнойцевидные или продолговато эллиптические, по краю неясно городчато-зубчатые, несколько морщинистые, нередко с завороченным краем, постепенно оттянутые в

широкий крылатый черешок. Стрелки в два раза длиннее листьев, соцветие из 3–10 цветков. Венчик бледно-желтый, с довольно короткой трубкой, отгиб до 2,5 см в диаметре, его доли обратнойцевидные, с глубокой выемкой, скрученные. Обитает на альпийских и субальпийских лугах, лесных полянах на высотах 1500–3100 м н.у.м. (Флора СССР, 1952; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Psephellus caucasicus (Sosn.) Greuter — Псефеллюс кавказский (Приложение 4, рис. 65, б). Многолетнее растение. Корневая шейка густо окутана бурыми волокнами. Стебель 7–20 см высотой, имеет войлочное опушение. Листья на коротких черешках. Имеют густое серо-паутино-войлочное опушение с обеих сторон листьев, особенно на нижней стороне. Некоторые прикорневые листья, а также листья на бесплодных побегах иногда цельные; в остальных случаях перисто-рассеченные с 3–7 парами яйцевидно-продолговатых или яйцевидно-округлых долей. Корзинки крупные, обертка яйцевидно-шаровидная, до 2,5 мм шириной. Наружные листочки обертки серебристо-белые, перепончатые, коротко бахромчато-ресничатые. Произрастает на субальпийских и альпийских лугах, щебнистых местах на высотах 2100–3000 м н.у.м. (Флора СССР, 1963; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Pulsatilla aurea (Somm. et Levier) Juz. — Прострел золотистый (Приложение 4, рис. 65, г). Многолетнее растение 10–60 см высотой. Прикорневые листья тройчатые, с многократно перисто-рассеченными долями и надрезано пальчато-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. 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. (Флора СССР, 1937; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Ranunculus oreophilus Vieb. — Лютик горолюбивый (Приложение 4, рис. 66, а). Многолетнее растение. Рассеянно-прижато-пушистое или почти голое растение. Стебли высотой 10–30 см высотой, 1–3 цветковые. Цветки желтые. Прикорневые листья в очертании пятиугольные, при основании сердцевидные, пальчато-трех-надрезанные до 2/3 длины. Сегменты клиновидно-продолговатые до обратно-ланцетных, острозубчатые. Обитает на каменистых местах и скалах, лугах, в лесном, субальпийском и альпийском поясах на высотах 1300–3100 м н.у.м. (Флора СССР, 1937; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Rhododendron caucasicum Pall. — Рододендрон кавказский (Приложение 4, рис. 66, в). Кустарник высотой 0,5–1 м с вечнозелеными, снизу коротко рыжевато-войлочными ли-

стями 4–12 см длиной. Цветки белые или кремовые, неправильные, тычинок 10. Плод — коробочка. Обитает в субальпийском и альпийском поясах, преимущественно на склонах северной экспозиции на высотах 1800–3100 м н.у.м. (Флора СССР, 1952; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Scabiosa caucasica Vieb. — Скабиоза кавказская (Приложение 4, рис. 66, б). Растение опушенное или голое. Стебли обычно одиночные, прямые, 30–40 см высотой, с одним соцветием. Нижние листья линейно-ланцетные, цельные, стеблевые обычно глубоко перисто-раздельные с линейными долями. Соцветие 3,5–6 см шириной. Листочки покрывала ланцетные. Краевые цветки сильно увеличенные, ярко-синие или голубые. Щетинки чашечки черноватые, в два раза длиннее окраины покрывальца. Обитает на субальпийских и альпийских лугах на высотах 1850–3000 м н.у.м. (Флора СССР, 1957; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Scorzonera cana (С. А. Mey.) О. Hoffm. — Козелец седой (Приложение 4, рис. 66, г). Многолетнее растение. Стебли облиственные 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. На слабо задерненных лугах, щебнистых склонах, осыпях и моренах в альпийском поясе на высотах 2500–3200 м н.у.м. (Флора СССР, 1964; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011). Средняя семенная продуктивность — 14 семян/побег (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Sedum tenellum Vieb. — Очиток тоненький (Приложение 4, рис. 67, а). Суккулентное многолетнее растение без розеток прикорневых листьев. Стебли прямые или приподнимающиеся, густо облиственные, 4–8 см высотой. Листья мясистые, продолговато-линейные, тупые, около 3 мм длиной. Соцветие щиткообразное, довольно густое, но не головчатое. В нем 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. Обитает на щебнистых и каменных местах в субальпийском и альпийском поясах на высотах 1970–3600 м н.у.м. (Флора СССР, 1939; Шинковская, 2007; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Sempervivum caasicum Rupr. ex Boiss — Молодило кавказское (Приложение 4, рис. 67, в). Многолетнее суккулентное растение высотой 12–30 см. Стебли беловато-

железисто-пушистые, листья розетки слабо-пушистые или почти голые, по краю реснитчатые, продолговато-обратнояйцевидные, с наибольшей шириной посередине. Соцветие многоцветковое. Цветет один раз в жизни, при этом пускает длинную стрелку до 30 см высотой. Цветки розовые, 10–15 мм в диаметре. Чашелистиков 12–16, ланцетных, острых. Лепестки в числе 12–16, линейно-ланцетные. Вегетативно размножается столонами, обычно образует колонии, состоящие из особей разного возраста. Обитает на скалах и каменистых местах в лесном, субальпийском и альпийском поясах на высотах 1300–2800 м н.у.м. (Флора СССР, 1939; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Senecio aurantiacus (Hoppe ex Willd.) Less. — Крестовник огненный (Приложение 4, рис. 67, б). Многолетнее растение высотой 15–40 см. Стебли облиственные. Прикорневые листья яйцевидно-продолговатые и продолговатые, суженные в черешок, зубчатые; стеблевые немногочисленные, сильно уменьшенные, ланцетные или линейные. Корзинки одиночные или по 2–4. Листочки покрывала темноокрашенные. Язычки узкие, красновато-оранжевые, равные или длиннее покрывала. Все растение более или менее паутинисто-пушистое. Обитает на субальпийских и альпийских лугах на высотах 1800–3000 м н.у.м. (Флора СССР, 1961; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Senecio kolenatianus С. А. Меу. — Крестовник Коленати (Приложение 4, рис. 67, г). Многолетнее растение 20–40 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. (Флора СССР, 1961; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Senecio taraxacifolius (Vieb.) DC. — Крестовник одуванчиколистый (Приложение 4, рис. 68, а). Стебли высотой 20–40 см, прямые. Листья лировидно-раздельные с 2–3 парами яйцевидно-округлых зубчатых сегментов и более крупной конечной яйцевидной или сердцевидной долей, суженные в стеблеобъемлющий черешок, более или менее коротко железисто-пушистые. Корзинки крупные, 12–15 мм шириной, в числе 2–6 в рыхлом щитке. Листочки покрывала ланцетные, острые, плоские по спинке железистые. Язычки желтые, вдвое длиннее покрывала, линейно-продолговатые. Обитает на моренах, сырых каменистых местах в альпийском и субальпийском поясах на высотах 2100–3100 м н.у.м. (Флора СССР, 1961; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Seseli alpinum Vieb. — Жабрица альпийская (Приложение 4, рис. 68, в). Многолетнее растение. Стебли прямые, тонкие, ветвистые, 30–40 см высотой. Нижние листья голые, двоякоперистые, тройко расчлененные на линейные, почти под прямым углом отто-

пыренные дольки, стеблевые листья с коленчато-согнутым черешком; верхние уменьшенные, с нитевидными дольками. Зонтики с 8–14 неравными лучами. Оберточка из 4–6 щетиновидных листочков. Лепестки с верхней стороны белые, с нижней — розоватые, обратносердцевидные, на верхушке согнутые. Столбики расходящиеся, значительно длиннее подстолбия. Плоды яйцевидные, 4 мм длиной, с узкокрылатыми ребрами. Обитает в сосновых лесах, в субальпийском и альпийском поясах на высотах 1300–2800 м н.у.м. (Флора СССР, 1950; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Sibbaldia procumbens L. — Сиббальдия простертая (Приложение 4, рис. 68, б). Многолетнее низкое растение, 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 пяти, они короче чашелистиков. Преобладает на альпийских лугах и коврах, каменистых местах на высотах 2100–3250 м н.у.м. (Флора СССР, 1941; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011). Средняя семенная продуктивность — 11 семян/побег (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Silene saxatilis Sims — Смолевка скальная (Приложение 4, рис. 68, г). Стебли 10–60 см высотой. Листья ланцетные или линейно-ланцетные, большая часть их в прикорневой розетке. Соцветие рыхлое, в виде односторонней кисти. Цветоножки обычно поникающие. Чашечка колокольчатая или трубчатая, около 8 мм длиной, обычно с темноокрашенными жилками. Лепестки белые, их пластинки рассечены почти до основания. Привенчики ланцетно-линейные, около 1,5 мм длиной. Ножка завязи обычно пушистая. Тычинок 10. Обитает на каменистых склонах, скалах, лесных полянах и лугах на высотах 1300–3300 м н.у.м. (Флора СССР, 1936; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Silene vulgaris (Moench) Garcke — Смолевка обыкновенная (Приложение 4, рис. 69, а). Растение многолетнее, 40–100 см высотой, голое, сизое, с прямостоячими стеблями. Листья ланцетные, 4–10 см длиной, цветки на коротких цветоножках. Чашечка сильно вздутая, широкояйцевидная, 13–18 мм длиной, с 20 жилками. Лепестки белые, в 1,5–2 раза длиннее чашечки, почти до основания рассеченные на обратнойцевидные доли. Обитает на лесных полянах, опушках, лугах на высотах 1330–3000 м н.у.м. (Флора СССР, 1936; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Taraxacum confusum Schischk. — Одуванчик неясный (Приложение 4, рис. 69, в). Листья зеленые, продолговато ланцетовидные, 4–10 см длиной и 0,5–5 см шириной, приподнимающиеся или косо отклоненные, зубчатые или неглубоко струговидно-

надрезанные с широко или узкотреугольными вниз направленными или отстоящими, обыкновенно цельнокрайними долями, голые, редко рассеянно паутинисто-опушенные. Цветоносы в 1,5–2 раза длиннее листьев, с редким паутинистым опушением или голые. Обертки 10–15 мм длиной и почти такой же ширины. Наружные листочки в числе 10–15, яйцевидные, 6–8 мм длиной и около 3 мм шириной, темноокрашенные, по краю узко-белоперепончатые. чаще вниз отогнутые, внутренние линейные, те и другие с резко выраженными бугорками. Цветки светло-желтые, снаружи с широкой темной полоской, почти вдвое длиннее обертки. Хохолок белый или сероватый, 7–8 мм длиной. Встречается на лугах и щебнистых склонах в субальпийском и альпийском поясах на высотах 1900–3150 м н.у.м. (Флора СССР, 1964; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Taraxacum porphyranthum Boiss. — Одуванчик пурпурноцветковый (Приложение 4, рис. 69, б). Многолетнее растение высотой 5–15 см, имеющее безлистный стебель с одной корзинкой, все цветки в которой язычковые. Содержит млечный сок. Листья собраны в прикорневую розетку, струговидные, почти цельные семянки бурые или желтовато-бурые. Цветки пурпуровые или розовые. Произрастает на влажных щебнистых местах, альпийских пустошах на высотах 2400–3150 м н.у.м. (Флора СССР, 1964; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Taraxacum stevenii DC. — Одуванчик Стевена (Приложение 4, рис. 69, г). Листья цельные и цельнокрайние или редко слегка струговидно-надрезанные с отстоящими долями, ланцетовидно-продолговатые или обратно-узко-яйцевидные, 2–17 см длиной и 0,3–2,5 см шириной, обыкновенно голые или слабо паутинисто-опушенные. Наружные листочки обертки часто темноокрашенные, с более или менее широким беловатым пленчатым краем, внутренние линейные, те и другие с неясными бугорками у верхушки или без них. Цветки светло-желтые с темными полосками, обыкновенно в два раза длиннее обертки. Произрастает на лугах, коврах и каменистых местах в субальпийском и альпийском поясах на высотах 1500–3500 м н.у.м. (Флора СССР, 1964; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Thymus nummularius Vieb. s.l. — Чабрец монетный (Приложение 4, рис. 70, а). Многолетнее растение с цельными, округлыми, изредка слабозубчатыми 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, коротко-

волосистые. Чашечка 4–5 мм длиной, сверху голая, снизу волосистая; верхние зубцы ее узколанцетные, реснитчатые. Венчик 7 мм длиной, ярко-лиловый. Нижняя часть сросшихся плодолистиков представляет собой мясистый диск, функционирующий во время цветения в качестве нектарника (Гогина, 1975). Произрастает на хрящеватых и каменистых местах в альпийском и субальпийском поясах на высотах 1900–3000 м н.у.м. (Флора СССР, 1954; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Traunsteinera globosa (L.) Reichenb. — Траунштейнера круглая (Приложение 4, рис. 70, в). Растение с тупыми цельными яйцевидными клубнями. Стебель высотой 25–65 см высотой, при основании с двумя тупыми перепончатыми влагалищами, выше с 2–3 прямо торчащими или слегка отклоненными листьями. Листья продолговатоланцетные, 5–13 см длиной, 0,6–2 см шириной, сразу суженные в короткое остроконечные, к основанию суженные в длинные замкнутые влагалища. Соцветие очень густое, многоцветковое, яйцевидно-шаровидное, 1,5–4,5 см длиной и 1,7–3,2 см шириной. Прицветники зеленые, ланцетные, длиннозаостренные, обычно равны завязи или немного короче. Цветки белые. Наружные листочки околоцветника яйцевидно-ланцетные, длиннозаостренные и на конце с лопаточковидными слегка утолщенными расширениями, с тремя жилками, 7–8 мм длиной. Внутренние листочки с 3–5 жилками, яйцевидные, заостренные, немного короче наружных. Губа при основании широкая, трехлопастная, с ромбическими боковыми лопастями, продолговатой средней лопастью, на конце суженной в линейное язычковидное окончание. Шпорец более чем вдвое короче завязи. Произрастает на субальпийских и альпийских лугах и лесных полянах на высотах 1800–2500 м н.у.м. (Флора СССР, 1935; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Trifolium polyphyllum C. A. Mey. — Клевер многолистный (Приложение 4, рис. 70, б). Дернистое многолетнее растение до 10 см высотой. Листья пальчатые из 5–9 линейноланцетовидных листочков, 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. Преобладает на пустошах, лугах, скалах, каменистых местах в альпийском и субальпийском поясах на высотах 1850–3300 м н.у.м. (Флора СССР, 1934; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Vaccinium myrtillus L. — Черника обыкновенная (Приложение 4, рис. 70, г). Листопадный кустарничек. Листья тонкие, светло-зеленые, на открытых местах осенью краснеющие, яйцевидные или эллиптические, мелкопильчатые, 1–3 см длиной. Цветки оди-

ночные, поникающие, Цветки красноватые. Венчик кувшинчато-шаровидный, 3–4,5 мм длиной, с 4–5 зубчиками. Пыльники с длинными придатками. Ягода шаровидная, 6–8 мм в диаметре, черная, обычно с сизым налетом. Цветет весной, плоды созревают летом, раньше, чем у брусники. Растет в высокогорных лесах, на субальпийских и альпийских лугах, в рододендронниках на высотах 1700–3100 м н.у.м. (Флора СССР, 1952; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Vaccinium vitis-idaea L. — Брусника обыкновенная (Приложение 4, рис. 71, а). Вечнозеленый кустарничек, высотой 2–30 см, с округлыми опушенными веточками. Листья кожистые, плотные, со слегка загнутым краем, 0,5–2,5 см длиной, короткочерешковые, сверху темно-зеленые, снизу бледно-зеленые с темными просвечивающими точечными железками. Цветки в кистях. Кисть 2–8 цветковая. Цветки со слабым запахом, четырехчленные; венчик колокольчатый, бледно-розовый, с 4 зубцами; тычинок 8; пыльники без придатков; столбик выдается из венчика. Произрастает в сосновых лесах, в зарослях рододендрона и на альпийских пустошах на высотах 1750–3150 м н.у.м. (Флора СССР, 1952; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Valeriana alpestris Stev. — Валериана приальпийская (Приложение 4, рис. 71, в). Многолетнее растение высотой 20–50 см. Нижние листья яйцевидно-округлые с сердцевидным основанием, на длинных черешках, верхние ланцетные или линейно-ланцетные. Соцветие в виде верхушечного щитка, простого или сложного. Венчик трубчато-ворончатый с пятилопастным отгибом и при основании трубочки с полым бугром. Зубцы окраины чашечки во время цветения мало заметные, при плодах разрастающиеся в летучку, состоящую из перистых щетинок. Венчик белый или розоватый. Тычинок три. Обитает на каменистых местах в субальпийском и альпийском поясах на высотах 2000–3250 м н.у.м. (Флора СССР, 1958; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Veronica gentianoides Vahl — Вероника горечавковидная (Приложение 4, рис. 71, 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. Обитает на субальпийских и альпийских лугах на высотах 1100–3300 м н.у.м. (Флора СССР, 1955; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др.,

2011). Средняя семенная продуктивность — 124–213 семян/побег (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Viola altaica Ker.-Gawl. — Фиалка алтайская (Приложение 1, рис. 71, г). Многолетнее растение 5–10 см высотой с подземными нитевидными побегами. Листья яйцевидные или ромбически-ланцетные с клиновидным основанием. Венчик бледно-желтый, белый, пурпурный или сине-фиолетовый, 22–40 мм длиной. Цветоносы 5–10 см длиной. Распространен на альпийских и субальпийских лугах на высотах 2100–3400 м н.у.м. (Флора СССР, 1949; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

3.2. Анемофильные виды

Agrostis vinealis Schreb. — Полевица виноградная (Приложение 4, рис. 72, а). Растение многолетнее, от рыхлодерновинного до корневищного, высотой 10–40 см, пучковато-ветвистое с тонкими, обычно прямыми, стеблями. Все листья щетиновидно-свернутые, без кия, 1–6 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, на высотах 1300–3100 м н.у.м. (Флора СССР, 1934; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Anthoxanthum odoratum L. — Душистый колосок обыкновенный (Приложение 4, рис. 72, в). Многолетнее растение, высотой 10–50 см. Стебли облиственные, 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. (Флора СССР, 1934; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011). Чаще всего встречается на склонах южной экспозиции, крутизной 25–34 градусов (Онипченко и др., 1999). Обладает активным семенным возобновлением (Herben et al, 1993). Закладка соцветий происходит осенью (Любезнова, 2003). Семенная продуктивность — 25,4 семян на побег (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Bromus variegatus Vieb. — Костер пестрый (Приложение 4, рис. 72, б). 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 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. (Флора СССР, 1934; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Catabrosella variegata (Boiss.) Tzvel. — Катаброселля пестрая (Приложение 4, рис. 72, г). 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, сверху золотистые. Нижняя цветковая чешуя сверху 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. (Флора СССР, 1934; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011). Средняя семенная продуктивность — 30 семян/побег (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Deschampsia flexuosa (L.) Nees — Луговик извилистый (Приложение 4, рис. 73, а). Растение высотой 15–60 см. Листья тонкие, щетиновидные, ярко-зеленые, мягкие. Метелка малоколосковая, раскидистая, 3–6 см длиной, с растопыренными веточками. Колоски 5–3 мм длиной, широкие. Второй цветок в колоске 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 (Флора СССР, 1934; Жукова, 1980; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Festuca brunnescens (Tzvel.) Galushko — Овсяница коричневатая (Приложение 4, рис. 73, 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. (Флора СССР, 1934; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011). Средняя семенная продуктивность — 11 семян/побег — 43 на м² (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Festuca ovina L. — Овсяница овечья (Приложение 4, рис. 73, б). Растение высотой 5–30 см, образует довольно плотные дерновины; стебли голые или шероховатые. Листья щетиновидные, сплюснуто-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 (Флора СССР, 1934; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011). Средняя семенная продуктивность — 4 семян/побег — 28 на м² (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Festuca varia Haenke — Овсяница пестрая (Приложение 4, рис. 73, г). 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. (Флора СССР, 1934; Токунова, 1938; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011). Средняя семенная продуктивность — 20 семян/побег — 50 на м² (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Helictotrichon versicolor (Vill.) Pillger — Овсец пестрый (Приложение 4, рис. 74, а). Растение высотой 20–70 см. Листья плоские, килеватые (с лодочкой), линейные, до 5–6 мм шириной, туповатые. Метелка удлинённая, 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. Высота произрастания 1800–3200 м н.у.м. (Флора СССР, 1934; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011). Средняя семенная продуктивность — 9 семян/побег — 6 побегов/м² (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Hyalopoa pontica (Bal.) Tzvel. — Чешуемятлик понтийский (Приложение 4, рис. 74, в). Высота 15–40 см. Листья 2–4 мм шириной, килеватые, вдоль сложенные. Язычок длинный, равен или превышает ширину листа. Метелка обычно однобокая, малоколосковая, пирамидальная, с тонкими, почти волосовидными веточками. Колоски 2–4 цветковые, 5–8 мм длиной, красновато- или коричневато-фиолетовые; концы чешуй белоперепончатые. Нижняя цветковая чешуя темно-фиолетовая, наверху слегка зубчатая, внизу по жилкам волосистая. Занимает морены ледников, каменистые ложбины и осыпи в субальпийском, альпийском и субнivalном поясах обычно на местах обильного снегонакопления на высотах 2100–3750 м н.у.м. (Флора СССР, 1934; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Phleum alpinum L. — Тимофеевка альпийская (Приложение 4, рис. 74, б). Стебли высотой 10–60 см. Влагалище у верхнего стеблевого листа явственно вздутые. 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 н.у.м., повсеместно (Флора СССР, 1934; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011). Средняя семенная продуктивность — 49 семян на побег (Логвиненко, Онипченко, 1999).

Plantago atrata Норре s.l. — Подорожник чернеющий (Приложение 4, рис. 74, г). 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. Произрастает на лугах и сухих склонах с хрящевой почвой на высотах 1300–3000 м н.у.м. (Флора СССР, 1958; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011).

Rumex alpestris Jacq. — Щавель приальпийский (Приложение 4, рис. 75). 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. (Флора СССР, 1936; Ахметжанова и др., 2009; Онипченко и др., 2011). Имеет дизъюнктивный ареал, участки которого приурочены к горным системам Евразии (Ареалы..., 1983).

ГЛАВА 4. МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Изучение анэкологии альпийских растений северо-западного Кавказа проводили на протяжении семи лет: с 2004 по 2011 год (кроме 2007 года). В общей сложности исследование затронуло 95 видов растений, произрастающих на альпийских сообществах Тебердинского заповедника. В процессе работы были изучены особенности цветения и опыления растений.

4.1. Измерение морфологических параметров

Для каждого вида отмечали окраску цветка. Из литературных источников так же фиксировали возможные варианты окраски. Для анализа все цвета и оттенки приводились к нескольким основным цветам: красный, синий, фиолетовый, голубой, желтый, оранжевый, белый, невзрачный.

Отмечали направление цветка (горизонтальное, вертикальное вверх, вертикальное вниз). За направление цветка принимали направление его оси.

Симметрия цветка приводится согласно их морфологическому строению (актиноморфный и зигоморфный цветок).

Высоту генеративных органов над почвой измеряли с помощью линейки для низких растений и рулетки для высоких растений. Замер производили от поверхности почвы до высоты расположения первого цветка на особи.

4.2. Ритмика и продолжительность цветения растений

Ветроопыляемые растения. Исследование анэкологии ветроопыляемых видов (анемофилов) проводили в 2004 и 2005 гг. Применялась общепринятая методика анэкологических исследований, предложенная А.Н. Пономаревым (1960). Она заключается в учете распустившихся цветков через равные промежутки времени.

В ходе работы в качестве объектов исследования мы использовали куртины (дерновины) злаков. Отдельные побеги у злаков специально не исследовали. Перед дальнейшим обсуждением следует сказать о различиях в употребляемых терминах — абсолютной и относительной продолжительности цветения растений. Под абсолютной длительностью цветения мы понимаем длительность цветения популяции вида в днях, определяемую от даты

открытия цветка на растении, зацветшим первым, до даты закрытия цветка на растении, отцветшим последним. Относительная длительность цветения — средняя длительность цветения куртины (дерновины) вида. Эти термины отражают процесс цветения с разных сторон. Абсолютная длительность цветения показывает, как долго цветет вся популяция вида, а относительная длительность как цветет составляющая часть популяции — особь.

На территории исследования были выбраны сходные по жизненности куртины (дерновины) (далее — учетные единицы) ветроопыляемых видов растений. 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.

Насекомоопыляемые растения. Изучение насекомоопыляемых видов (энтомофилов) проводили в 2006 и 2008, 2009, 2010, 2011 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). Их помечали этикетками.

В 2006 г. изучено 15 видов по 20 учетных единиц, в 2008 г. — 20 видов по 15 учетных единиц. На учетных единицах проводили подсчет открытых цветков без их удаления.

В 2010–2011 годах проводили более детальное исследование продолжительности цветения растений. В частности изучили продолжительность цветения цветка, побега, особи. Для каждого вида растения выбирались сходные по жизненности особи (по 15 особей на каждый вид). На особи после начала бутонизации отмечали один цветок с помощью швейной нити, с

ее закреплением самоклеющейся бумажной этикеткой, на которой простым карандашом написан номер образца. После начала цветения для каждого такого побега делали заметку о наличии цветения цветка, побега и особи.

4.3. Ритмика и продолжительность цветения популяций и сообществ

На территории исследования было выделено 8 постоянных площадок (размеры различны и колеблются от 42 м² до 95 м²). Сроки цветения отмечали на площадках, расположенных в сообществах 4-х типов: альпийские лишайниковые пустоши (АЛП), гераниево-копеечниковые луга (ГКЛ), пестроовсяницево-луговые (ПЛ), альпийские ковры (АК). В каждом сообществе отмечали по два участка — верхний (верх), с более ранним освобождением от снега и нижний (низ), с более поздним освобождением от снега.

4.4. Сбор насекомых опылителей

Сбор насекомых проводили в 2010 году. Отлов осуществляли маршрутным методом, точно, т.е. насекомые отлавливались с конкретного вида растения. Ловили насекомых при помощи энтомологического сачка. Фиксировали пойманных особей в стандартных морилках с этилацетатом в качестве фиксирующего вещества. В каждую морилку собирали насекомых, пойманных с одного вида растения. Эта особенность отлова очень усложняла работу, так как приходилось часто возвращаться на стационар и раскладывать насекомых на ватные матрасики. Крупных насекомых прикалывали иглами на основу из пенополиэтилена.

Всего было отловлено 738 особей насекомых с 70 видов растений. К сожалению, в связи с техническими затруднениями проанализирован был не весь материал.

Определение насекомых проводили сотрудники кафедры энтомологии Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова: Г.В. Фарафонова, Л.И. Лютикова, А.Л. Девяткин. Латинские названия насекомых приведены по Н.Н. Плавильщикову (1994).

Для некоторых видов (*Betonica macrantha*, *Gentiana verna*, *Rhododendron caucasicum*), воровство нектара на которых было подтверждено нашими наблюдениями, мы провели подсчет повреждений. Эти повреждения имеют характерный облик и чаще всего связываются именно с прокалыванием насекомыми с целью извлечения нектара, без стандартного

проникновения в цветок. Для каждого вида растений повреждения проверяли на 100 особях.

4.5. Измерение метеорологических факторов

В 2004 и в 2005 гг. измерение метеорологических факторов автоматизированными системами не проводили. При исследовании ритмики цветения мы визуальным образом регистрировали наличие осадков, облачность, наличие тумана и отмечали скорость ветра.

С 2006 г. стало возможным проведение детальных климатических наблюдений на стационаре с помощью предоставленных коллективу фондом Александра фон Гумбольдта автоматических метеорологических станций (рис. 3). Относительную влажность воздуха и температура воздуха определяли универсальным датчиком RHТ+, скорость ветра — анемометром А100R и количество осадков — осадкосборником ARG100.

Все измерения фиксировались автоматической метеорологической станцией MiniMet (Skye Instruments LTD, UK). Периодичность измерений составляла один час (для скорости ветра — 10 мин., с записью среднечасового показателя) (Макаров и др., 2007).

4.6. Статистическая обработка данных

Для описания количественных показателей использована описательная статистика с применением программы Microsoft Office Excel 2007. Для всех средних значений приведены стандартные отклонения (среднее значение \pm стандартное отклонение). Кривые цветения на графиках сглаживали методом усреднения трех соседних значений.



Рис. 3. Метеорологическая станция MiniMet

Статистическую обработку проводили в программе Statistica версии 8.0. Для проверки нормальности распределения данных в выборке использовали критерий Шапиро-Уилка. Поскольку для полученных данных не характерно нормальное распределение, анализировали данные с помощью коэффициента корреляции Спирмена (r), непараметрического дисперсионного анализа (ANOVA) (дополнительного критерия Манна-Уитни для попарного сравнения) и критерия хи-квадрат (χ^2).

Для разделения видов на группы по степени неодновременности зацветания особей в популяции использовали показатель *несогласованности зацветания особей* (Курашев, 2012). Формула расчета показателя неодновременности зацветания (НЗ):

$$\text{НЗ} = (D_{\text{tr}} - D_{\text{pr}}) / A_v \times 100\%,$$

где D_{tr} — самая поздняя дата зацветания особи, которая зацвела последней, D_{pr} — самая ранняя дата зацветания особи, которая зацвела первой, A_v — средняя длительность цветения особи. Чем выше значение показателя НЗ, тем больше несогласованность зацветания особей. Чем ниже значение, тем выше синхронность зацветания. Если даты цветения отдельных особей не перекрываются, показатель НЗ будет больше 100%.

Для анализа связей между растениями и насекомыми-опылителями вычисляли абсолютные и относительные частоты распределения.

Деление видов на группы по продолжительности цветения проводили по следующей формуле:

$$I = (\text{Max} - \text{Min}) / n,$$

где I — значение интервала, Max — максимальное значение, Min — минимальное значение, n — необходимое число групп.

ГЛАВА 5. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

5.1. Антэкология ветроопыляемых растений

В ходе исследований 2004 и 2005 гг. мы изучили продолжительность и ритмику цветения ветроопыляемых растений. Исследование затронуло 11 видов злаков.

5.1.2. Продолжительность цветения и порядок зацветания ветроопыляемых растений

Продолжительность цветения различается у разных видов (табл. 1). Наибольшая продолжительность цветения популяции отмечена у *Anthoxanthum odoratum* в 2004 г. — 25 дней, наименьшая у *Hyalopoa pontica* в 2005 г. — 6 дней. В среднем популяции изученных видов цвели 14 ± 6 дней как в 2004, так и в 2005 г. Из изученных видов особь дольше всего цветет у *Anthoxanthum odoratum* (2004 г.) — 18 дней, а короче всего у *Agrostis vinealis* (2005 г.) — 2 дня.

Наибольшая вариабельность в длительностях цветения (табл. 1) отмечена у *Agrostis vinealis* в 2005 г. ($cv = 165\%$) и *Festuca ovina* в 2005 г. ($cv = 55\%$). Минимальная вариабельность отмечена у *Festuca varia* в 2004 г. ($cv = 0\%$), *Helictotrichon versicolor* в 2005 г. ($cv = 0\%$).

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. 2).

Интервалы выбрали, исходя из максимальных и минимальных значений длительности цветения. По абсолютной длительности цветения (от даты открытия цветка на растении, зацветшим первым, до даты закрытия цветка на растении, отцветшим последним) выделены следующие группы: короткоцветущие виды — 6–12 дней (4 вида), со средней длительностью цветения — 12–17 дней (5 видов) и длительноцветущие виды — 17–22 дня (2 вида). По относительной длительности цветения (средняя длительность цветения учетных единиц) выделены группы: короткоцветущие виды — 2–7 дней (2 вида), со средней длительностью цветения — 7–11 дней (5 видов) и длительноцветущие виды — 11–16 дней (4 вида).

Различия в длительности цветения особей в первую очередь связаны с исследованием их как группы побегов (дерновина). У видов, которые имеют много побегов в пределах одной особи, их цветение протекает более продолжительное время, если побеги единичны, то и цветение более короткое (табл. 3).

Таблица 1. Абсолютная и относительная длительность цветения ветроопыляемых растений

Вид	Абсолютная длительность цветения, дни		Относительная длительность цветения, дни							
	2004 г.	2005 г.	2004 г.				2005 г.			
			n	av	sd	cv	n	av	sd	cv
<i>Agrostis vinealis</i>	–	9	–	–	–	–	6	2	3,3	165
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	25	20	10	18	4,7	26	10	13	1,4	11
<i>Bromus variegatus</i>	9	11	10	8	0,6	8	10	10	1,5	15
<i>Catabrosella variegata</i>	20	15	10	16	2,3	14	10	10	2,0	20
<i>Deschampsia flexuosa</i>	–	12	–	–	–	–	10	9	2,2	24
<i>Festuca brunnescens</i>	11	15	10	7	2,3	33	10	10	2,1	21
<i>Festuca ovina</i>	11	21	10	6	2,0	33	10	10	5,5	55
<i>Festuca varia</i>	12	20	5	12	0	0	10	14	3,2	23
<i>Helictotrichon versicolor</i>	9	7	10	7	2,5	36	10	7	0	0
<i>Hyalopoa pontica</i>	–	6	–	–	–	–	10	5	1,6	32
<i>Phleum alpinum</i>	12	20	10	10	2,4	24	10	14	2,9	21

Примечания. n — число учетных единиц, av — средняя длительность цветения учетных единиц, sd — стандартное отклонение, cv — коэффициент вариации. – — исследование вида в данный год не проводили.

Таблица 2. Группы видов по абсолютной и относительной длительности цветения

Вид	Группа по абсолютной длительности цветения	Группа по относительной длительности цветения
<i>Agrostis vinealis</i>	короткоцветущий	короткоцветущий
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	длительноцветущий	длительноцветущий
<i>Bromus variegatus</i>	короткоцветущий	средняя длительность
<i>Catabrosella variegata</i>	длительноцветущий	длительноцветущий
<i>Deschampsia flexuosa</i>	средняя длительность	средняя длительность
<i>Festuca brunnescens</i>	средняя длительность	средняя длительность
<i>Festuca ovina</i>	средняя длительность	средняя длительность
<i>Festuca varia</i>	средняя длительность	длительноцветущий
<i>Helictotrichon versicolor</i>	короткоцветущий	средняя длительность
<i>Hyalopoa pontica</i>	короткоцветущий	короткоцветущий
<i>Phleum alpinum</i>	средняя длительность	длительноцветущий

Абсолютная длительность цветения зависит как от числа побегов в пределах особи, так и от синхронности цветения особей. Высокая синхронность характерна для видов с взрывчатым цветением, когда практически все особи популяции цветут одновременно в течение короткого промежутка времени.

Таблица 3. Число побегов и цветков растений, исследованных в 2004 и 2005 г.

Вид	Общее число побегов на исследуемых растениях, шт		Общее число цветков на всех побегах, шт	
	2004 г.	2005 г.	2004 г.	2005 г.
<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

Примечания. – — исследование вида в данный год не проводили.

У подавляющего большинства видов относительная длительность цветения отличается от абсолютной в меньшую сторону. Это свидетельствует о том, что особи цветут не синхронно и степень синхронности различается.

Данные по неодновременности зацветания (НЗ) для разных видов приведены в таблице 4. Выявлены виды (2005 г.), у которых цветение отдельных учетных единиц может не пересекаться вообще (НЗ > 100%): *Agrostis vinealis*, *Festuca ovina*. Особи *Helictotrichon versicolor* зацветают одновременно (НЗ = 0%). Виды со средним разбросом дат начала цветения мы разделили на две группы: НЗ < 50% (виды с тенденцией к более синхронному зацветанию) и НЗ > 50% (виды с тенденцией к менее синхронному зацветанию), по 4 вида на каждую группу. Подавляющее большинство видов зацветают не синхронно и лишь особи одного вида (*Helictotrichon versicolor*) зацветают в один день. Можно предположить, что общую «волну» цветения определяют в большей степени внешние факторы среды, а индивидуальную дату зацветания — биологические особенности каждой особи (степень сформированности генеративных органов, жизненность и др.).

Варьирование значений НЗ по годам может быть довольно высоким. Например, у *Catabrosella variegata* значение изменилось с 0% до 70%, в сторону уменьшения синхронности. У *Festuca brunnescens* синхронность изменилась в сторону увеличения синхронности со 100% до 30%. Такие сильные колебания по этому параметру могут говорить о высокой пестроте микроусловий, в частности о высокой зависимости сроков начала цветения от сроков начала вегетации и, соответственно, от сроков схода снега.

Таблица 4. Разница между датами зацветания и значение несогласованности зацветания (НЗ, %) изученных видов

Вид	Разница между датами (дни) и несогласованность зацветания в скобках	
	2004 г.	2005 г.
<i>Agrostis vinealis</i>	–	8 (400)
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	13 (72)	8 (62)
<i>Bromus variegatus</i>	0 (0)	1 (10)
<i>Catabrosella variegata</i>	0 (0)	7 (70)
<i>Deschampsia flexuosa</i>	–	8 (89)
<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>Helictotrichon versicolor</i>	1 (14)	0 (0)
<i>Hyalopoa pontica</i>	–	3 (60)
<i>Phleum alpinum</i>	8 (80)	6 (43)

Примечания. – — исследование вида в данный год не проводили.

5.1.3. Ритмика цветения ветроопыляемых растений

5.1.3.1. Сезонная ритмика цветения

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 год, сохраняется лишь ее общая тенденция. У большинства видов можно обнаружить однодневный пик, либо максимум в течение нескольких дней цветения. Кривые цветения в течение вегетационного периода приведены в Приложении 3 (рис. 20–39, в).

Кривая цветения, максимально приближенная к «колоколообразной» наблюдается у *Anthoxanthum odoratum* в 2004–2005 гг. (Приложение 3, рис. 20, в; рис. 29, в), *Catabrosella variegata* в 2004–2005 гг. (Приложение 3, рис. 22, в; рис. 30, в), *Phleum alpinum* в 2005 г. (Приложение 3, рис. 37, в). Интересно отметить, что у этих видов наблюдаются максимальные значения числа цветков на побеге (табл. 3). Возможно, большое число цветков сглаживает влияние мелких изменений погодных факторов, тем самым приближая (сглаживая) кривую к колоколообразному виду.

Крайней противоположностью такого протекания цветения является ритмика цветения *Helictotrichon versicolor* в 2004–2005 гг. (Приложение 3, рис. 26, в; рис. 34, в)

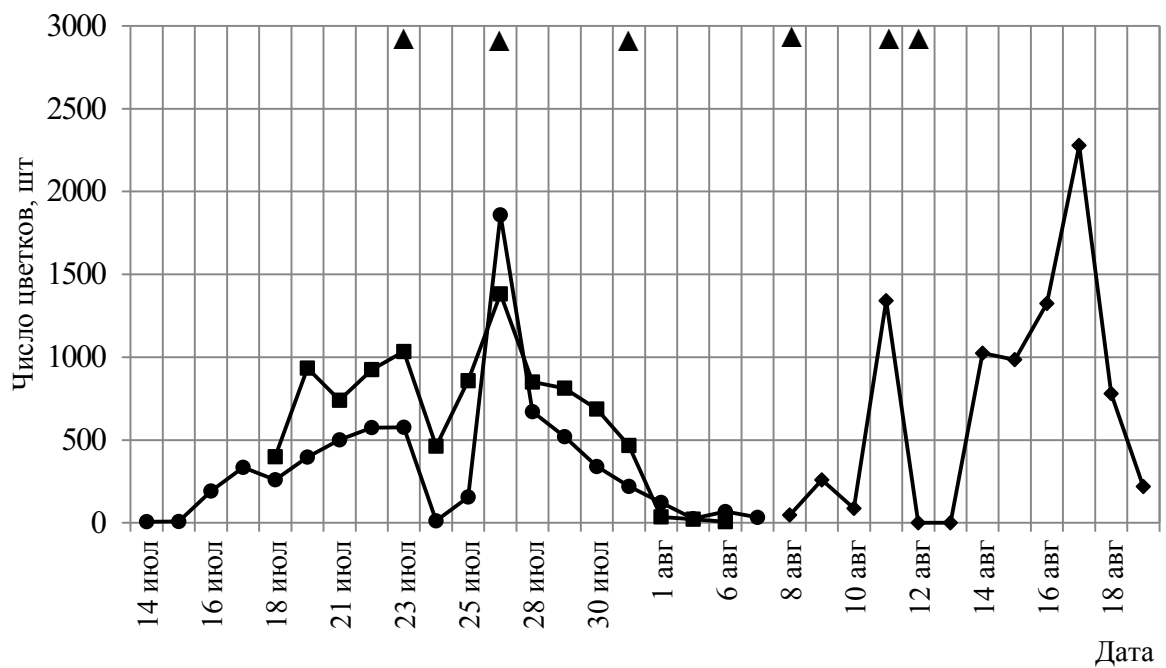
и *Bromus variegatus* 2004–2005 гг. (Приложение 3, рис. 21, в; рис. 31, в), характеризующаяся коротким периодом цветения с несколькими пиками (порциями) примерно одинаковой интенсивности.

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

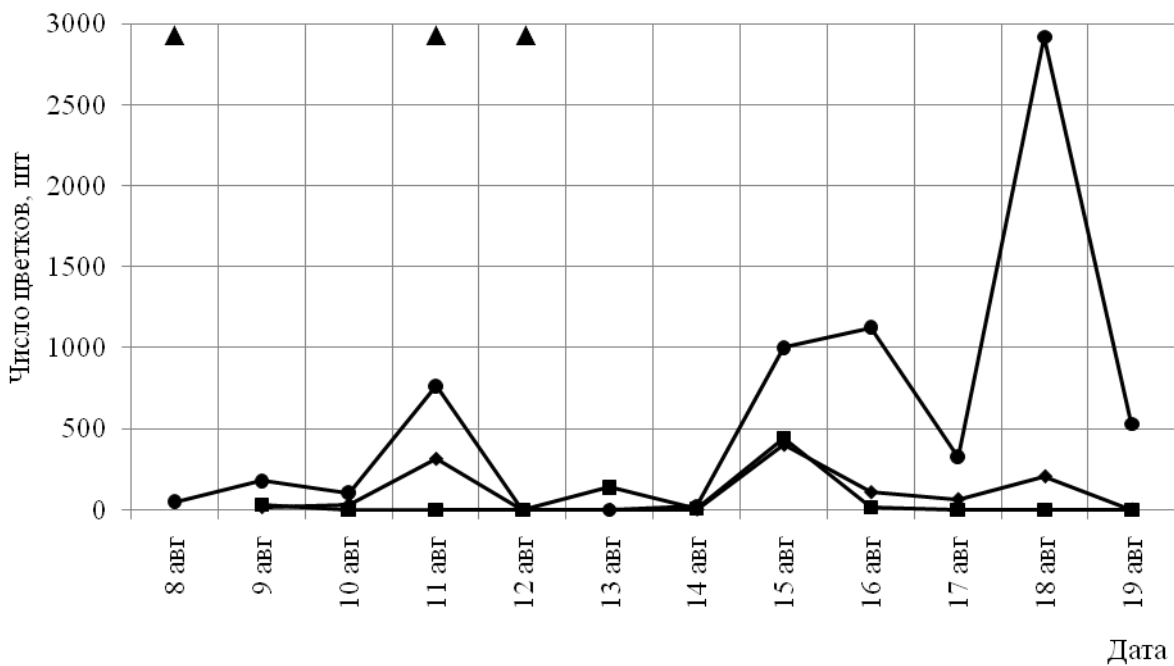
Снижение, а иногда и приостановка цветения происходит на следующий после обильных осадков день. На графике ритмики цветения (рис. 4) отмечены дни с обильными осадками. Ясно видно, что в эти дни (23, 27 июля, 1, 8, 11, 12 августа в 2004 г. и 13, 14, 16, 17, 23, 26 июля и 9, 10, 19 августа в 2005 г.) не происходит снижение интенсивности цветения, а порой в эти дни наблюдается даже увеличение его интенсивности. Такая реакция не совсем ясна, так как цветение в дождь не оправдано и не эффективно, и может привести к бесполезному расходованию пыльцы. Однако запоздалость этой реакции, видимо, связана с невозможностью растений быстро отреагировать на изменение погодных условий. 23 июля 2004 г. был отмечен случай интенсивного снегопада, довольно редкого явления для этого периода, во время которого интенсивно цвел *Anthoxanthum odoratum*. В других исследованиях по ритмике цветения злаков показана иная картина: у *Dactylis glomerata* при ухудшении погоды цветение может не наступать совсем (Бадритдинова, 1969), для *Phleum pratense* показано, что в прохладную и дождливую погоду пыление прекращается или сдвигается на более поздние часы (Банникова, 1980), тоже показано и для *Festuca pratense* (Банникова, 1964а, 1964б).

Пики цветения для раннецветущих видов (табл. 5) 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. То, что даты пиков цветения у некоторых видов совпадают, может говорить о схожести благоприятных факторов цветения у разных видов. Пики цветения в 2005 г. (табл. 5) варьировали более сильно от вида к виду. Если сравнивать данные 2004 и 2005 гг., то выясняется, что пик цветения значительно сместился на более ранний срок у трех видов: *Bromus variegatus*, *Festuca brunnescens*, *Helictotrichon versicolor*.

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



—●— *Anthoxanthum odoratum* —■— *Catabrosella variegata* —◆— *Phleum alpinum* ▲ Осадки



—●— *Festuca varia* —■— *Festuca ovina* —◆— *Festuca brunnescens* ▲ Осадки

Рис. 4. Ритмика цветения некоторых видов злаков в течение вегетационного периода в 2004 г.

Таблица 5. Даты пиков цветения злаков, изученных в 2004 и 2005 гг.

Вид	Дата пика цветения	
	2004 г.	2005 г.
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	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>	–	25 августа
<i>Deschampsia flexuosa</i>	–	25 августа
<i>Hyalopoa pontica</i>	–	27 августа

Примечания. – — исследование вида в данный год не проводилось.

В 2004 г. *Catabrosella variegata* показала сходную интенсивность цветения в течение всего срока цветения. Остальные виды имели более или менее выраженное повышение интенсивности цветения. 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 улучшение условий, возможно за счет повышения интенсивности цветения в начале срока цветения. В нашем случае, видимо, имел место первый вариант.

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.

5.1.3.2. Суточная ритмика цветения

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 в Приложении 3 (рис. 20–39, а).

У изученных злаков имеется 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, может являться высокая температура воздуха.

Наши исследования показали наличие в изучаемом районе нескольких групп видов по типу цветения в течение суток (табл. 6).

Выявлены виды цветущие утром, вечером, весь день и два раза в день (до и после полудня). Преобладают виды с утренним типом цветения.

Некоторые виды, отнесенные к утреннему типу, имели добавочное цветение и после полудня. Следует сказать, что типы суточной ритмики выделены по наличию открытых цветков, без учета максимальных значений интенсивности цветения. Поэтому, виды, (*Festuca brunnescens*, *Festuca ovina*, *Phleum alpinum*) имеющие разный тип ритмики (двухразовое или утреннее цветение) мы отнесли к утренним, так как основная масса цветков раскрывается все-таки в дополуденные часы, а число цветков, открывающихся во вторую (дополнительную) фазу цветения, малó. Но, все-таки, наличие цветения и в послеполуденные часы является важным для выяснения общего числа распутившихся цветков и его не следует упускать из виду.

Сравнивая ход суточного цветения с изменением погодных факторов (рис. 5) — температуры воздуха, относительной влажности воздуха и скорости ветра — в течение суток, можно выявить периоды суток с благоприятным для цветения того или иного вида набором значений факторов. Таковых выделено три: 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.

Таблица 6. 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 г.		2005 г.	
<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>	

Примечания. → — приостановка цветения у видов с двухразовым цветением.

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.

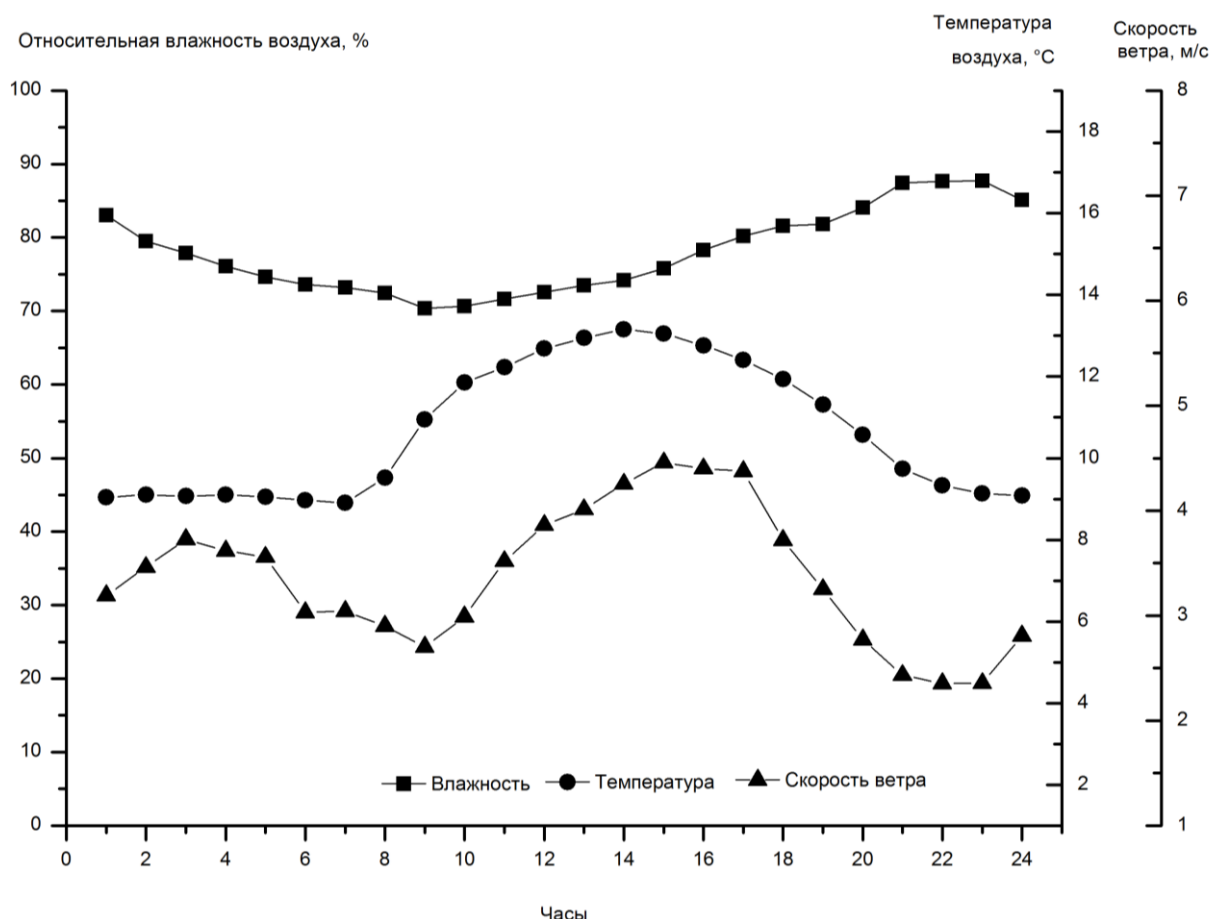


Рис. 5. Изменение погодных факторов в течение суток. Средние данные за 2006 и 2008 гг., полученные с помощью автоматической метеорологической станции MiniMet (Skye Instruments LTD, UK).

Интервал времени 15.15–19.15 характеризуется противоположными, по сравнению с предыдущим, значениями факторов — высокие температура, относительная влажность воздуха и скорость ветра (табл. 7). К видам, имеющим пик цветения именно в эти часы, относятся *Bromus variegatus* и *Helictotrichon versicolor*. Для этих видов характерны более крупные колоски по сравнению с другими альпийскими злаками. Такие условия для цветения в целом менее 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, выражен слабо. 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.

Таблица 7. Средние значения экологических факторов в разные периоды суток, их среднесуточные значения и средние значения в течение светлого времени суток

2006 год				2008 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							
10.1	12.1	10.0	10.8/11.7	10.0	11.5	9.8	10.5/11.2
ОТНОСИТЕЛЬНАЯ ВЛАЖНОСТЬ ВОЗДУХА							
71.7	79.6	85.2	77.2/76.2	72.4	82.8	87.6	78.9/78.3
СКОРОСТЬ ВЕТРА							
2.1	2.6	1.8	2.4/2.4	3.8	4.8	3.2	4.4/4.5

Два вида — *Catabrosella variegata* и *Anthoxanthum odoratum*, — имея максимумы, приходящиеся на утренние часы, цветут практически весь день. *Catabrosella variegata* постепенно снижает интенсивность цветения от утренних часов к вечерним. *Anthoxanthum odoratum* имеет дополнительный послеполуденный пик цветения, который значительно меньше утреннего. Для этого вида получены схожие данные в исследованиях В.А. Банниковой и М.Б. Гузик (1983).

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 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 (Фегри, ван дер Пэйл, 1982). Следовательно, фактором успешности ветроопыления может служить высокая плотность особей одного вида и дифференциация групп особей разных видов. При этом 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 разных видов, которые, вероятно, просто своей массовостью снижали бы эффективность опыления. Возможно, поэтому и возникла временная дифференциация в суточной ритмике у разных видов.

5.1.3.3. Особенности суточной ритмики цветения растений в первой и второй половинах срока цветения

Для проведения анализа особенностей суточной ритмики цветения в первой и второй половинах срока цветения (ПСЦ) мы разделили общий срок цветения на две половины и сравнили суточную ритмику цветения в каждой из них (Приложение 3, рис. 20–39, 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 по годам не смещаются, но интенсивность цветения в первой ПСЦ выше, чем во второй ПСЦ: *Catabrosella variegata*, *Festuca brunnescens*. Группа видов также без смещения пиков цветения по годам, но у которых интенсивность цветения в первой ПСЦ ниже, чем во второй ПСЦ: *Anthoxanthum odoratum*, *Agrostis vinealis*, *Hyalopoa pontica*, *Deschampsia flexuosa*. 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*, *Phleum alpinum*. У *Anthoxanthum odoratum*, 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 и общая закономерность, если она существует, может быть зарегистрирована только при многолетних исследованиях.

5.2. Антэкология насекомоопыляемых растений

5.2.1. Особенности морфологии насекомоопыляемых растений

5.2.1.1. Окраска цветка

Для изученных видов характерен широкий спектр окраски цветков (табл. 8). Представленность того или иного цвета различна (рис. 6). Наиболее часто встречается желтая (31 вид) и белая (20 видов) окраска цветка, наименее — оранжевая (1 вид). Виды с красной, фиолетовой, синей и голубой окраской в сумме дают 37 видов.

Таблица 8. Окраска цветка у изученных видов
































Вид	Окраска	
<i>Aconitum nasutum</i>	Синий	
<i>Aethorappus caucasicus</i>	Фиолетовый	
<i>Ajuga orientalis</i>	Голубой	
<i>Alchemilla vulgaris</i> aggr.	Отсутствует	
<i>Androsace albana</i>	Красный	
<i>Anemone speciosa</i>	Желтый	
<i>Anthemis cretica</i>	Белый + Желтый	
<i>Anthemis marshalliana</i>	Желтый	
<i>Anthyllus vulneraria</i>	Желтый	
<i>Arenaria lychnidea</i>	Белый	
<i>Aster alpinus</i>	Фиолетовый + Желтый	
<i>Betonica macrantha</i>	Фиолетовый	
<i>Campanula ciliata</i>	Синий	
<i>Campanula collina</i>	Синий	
<i>Campanula bellidifolia</i>	Синий	
<i>Campanula tridentata</i>	Голубой	
<i>Carum caucasicum</i>	Белый	
<i>Carum meifolium</i>	Белый	
<i>Centaurea cheiranthifolia</i>	Белый	
<i>Cerastium cerastoides</i>	Белый	
<i>Cerastium purpurascens</i>	Белый	
<i>Chaerophyllum roseum</i>	Белый	
<i>Corydalis conorrhiza</i>	Фиолетовый	
<i>Dactylorhiza euxina</i>	Фиолетовый	
<i>Erigeron alpinus</i>	Красный + Желтый	
<i>Erigeron caucasicus</i>	Фиолетовый + Желтый	
<i>Eritrichium caucasicum</i>	Голубой	
<i>Fritillaria collina</i>	Желтый	
<i>Gagea fistulosa</i>	Желтый	
<i>Gentiana pyrenaica</i>	Синий	
<i>Gentiana septemfida</i>	Синий	

Таблица 8. Продолжение






















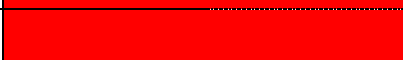











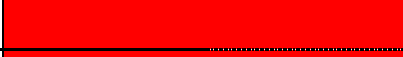













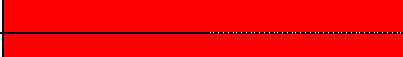





Вид	Окраска	
<i>Gentiana verna</i>	Желтый	
<i>Geranium gymnocaulon</i>	Синий	
<i>Geranium renardii</i>	Синий	
<i>Gymnadenia conopsea</i>	Фиолетовый	
<i>Hedysarum caucasicum</i>	Фиолетовый	
<i>Hieracium lactucella</i>	Желтый	
<i>Hieracium laevigatum</i>	Желтый	
<i>Hieracium umbellatum</i>	Желтый	
<i>Hypericum linarioides</i>	Желтый	
<i>Kemulariella caucasica</i>	Фиолетовый + Желтый	
<i>Leontodon hispidus</i>	Желтый	
<i>Lloydia serotina</i>	Белый	
<i>Matricaria caucasica</i>	Белый + Желтый	
<i>Minuartia aizoides</i>	Белый	
<i>Minuartia circassica</i>	Белый	
<i>Minuartia recurva</i>	Белый	
<i>Myosotis alpestris</i>	Голубой	
<i>Oxytropis kubanensis</i>	Желтый	
<i>Pedicularis caucasica</i>	Красный	
<i>Pedicularis comosa</i>	Желтый	
<i>Pedicularis condensata</i>	Желтый	
<i>Pedicularis nordmanniana</i>	Красный	
<i>Polygonum bistorta</i>	Красный	
<i>Potentilla divina</i>	Красный	
<i>Potentilla gelida</i>	Желтый	
<i>Potentilla verna</i>	Желтый	
<i>Primula algida</i>	Фиолетовый	
<i>Primula ruprechtii</i>	Желтый	
<i>Pulsatilla aurea</i>	Желтый	
<i>Ranunculus oreophilus</i>	Желтый	
<i>Rhododendron caucasicum</i>	Белый	

Таблица 8. Окончание

Вид	Окраска	
<i>Scabiosa caucasica</i>	Голубой	
<i>Scorzonera cana</i>	Желтый	
<i>Sedum tenellum</i>	Красный	
<i>Sempervivum caucasicum</i>	Красный	
<i>Senecio aurantiacus</i>	Оранжевый	
<i>Senecio kolenatianus</i>	Желтый	
<i>Senecio taraxacifolius</i>	Желтый	
<i>Seseli alpinum</i>	Белый	
<i>Sibbaldia procumbens</i>	Желтый	
<i>Silene saxatilis</i>	Белый	
<i>Silene vulgaris</i>	Белый	
<i>Taraxacum confusum</i>	Желтый	
<i>Taraxacum porphyranthum</i>	Красный	
<i>Taraxacum stevenii</i>	Желтый	
<i>Thymus nummularius</i>	Фиолетовый	
<i>Traunsteinera globosa</i>	Белый	
<i>Trifolium polyphyllum</i>	Белый	
<i>Vaccinium myrtillus</i>	Красный	
<i>Vaccinium vitis-idea</i>	Красный	
<i>Valeriana alpestris</i>	Белый	
<i>Veronica gentianoides</i>	Голубой	
<i>Viola altaica</i>	Синий	

Особую группу занимают виды, у которых на одной особи встречаются цветки разной окраски. В первую очередь это относится к растениям с соцветиями-антодиями. Для некоторых из них характерно наличие двух контрастных окрасок. Например, у *Anthemis cretica*, *Matricaria caucasica* — белая и желтая окраска, *Aster alpinus*, *Erigeron caucasicus*, *Kemulariella caucasica* — фиолетовая и желтая, *Erigeron alpinus* — красная и желтая.

Для насекомых имеет значение пестрота окраски (Фегри, ван дер Пэйл, 1982). Хотя для медуницы доказано, что соцветия, имеющие цветки разной окраски, привлекают насекомых не более чем соцветия с цветками одной окраски (Насимович, 1995).

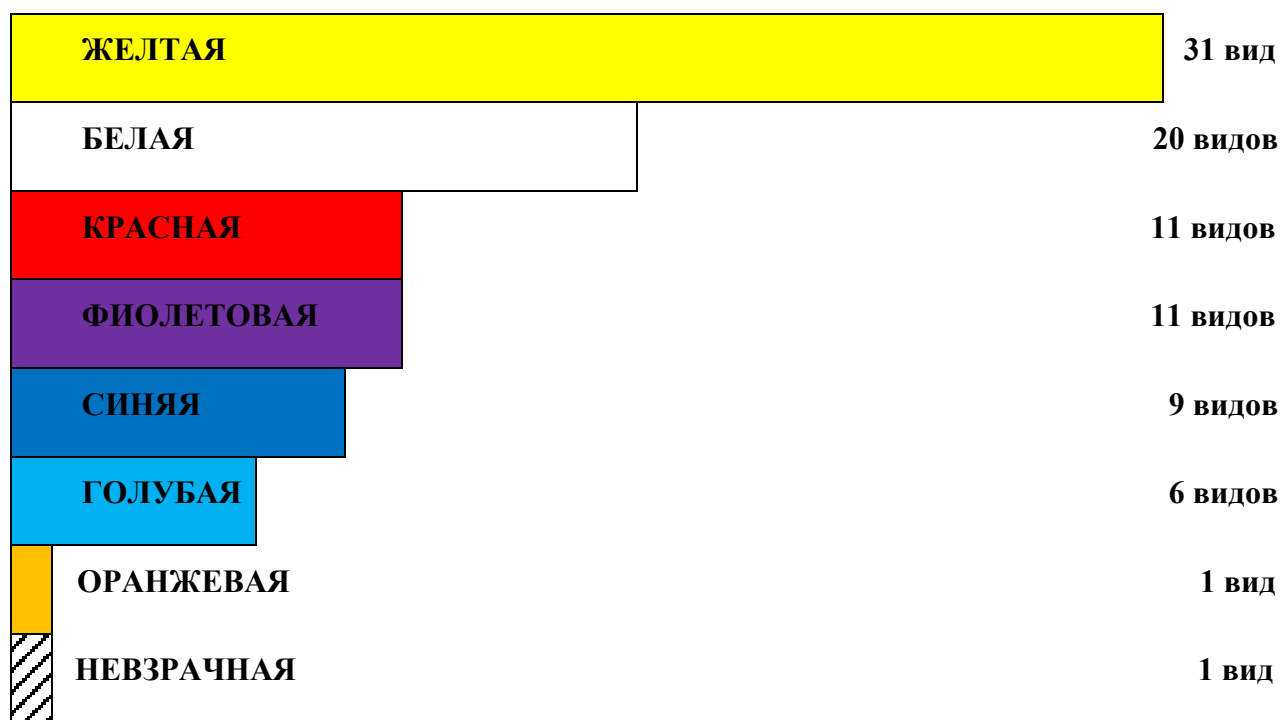


Рис. 6. Представленность окраски венчика среди исследованных видов альпийских растений

Можно заметить, что двуцветность характерна для многих видов семейства Asteraceae. Исключением из них является, например, *Anthemis marshalliana*, цветки которого на всем соцветии окрашены в желтый цвет. Возможно, что окраска в случае двуцветности действует совместно с формой, в данном случае — формой соцветия. В случае сочетания более светлых краевых цветков и более темных трубчатых, а так же блюдцевидной формы соцветия, можно ожидать, что соцветие превращается в отражатель, концентрируя солнечные лучи в центре соцветия. Следует упомянуть, что не всегда краевые цветки у таких видов загнуты вверх в форме блюдца, при этом после окончания цветения они же часто отгибаются вниз.

У одного из изученных нами вида — *Alchemilla vulgaris* — окраска цветка невзрачная, зеленоватая. У остальных видов околоцветник имеет яркую окраску. В большинстве случаев окраска "цветка" указывается по окраске венчика или по усреднённой окраске соцветия, иногда - по окраске чашелистиков, тычинок, рылец, то есть по окраске органов, вносящих наибольший вклад в суммарное впечатление об окраске цветка или соцветия благодаря своему размеру или резкому отличию по цвету от вегетативных органов. В этом случае важным является вопрос о том, насколько этот орган характеризуется как «единица опыления» (Фегри, ван дер Пэйл, 1982; Насимович, 1987).

Виды агрегата *Alchemilla vulgaris* характеризуются не облигатным, но устойчивым апомиксисом. Определенный процент нормальной пыльцы обнаруживается практически на всех видах рода *Alchemilla* (Тихомиров и др., 1980). Возможно, наличие апомиксиса и отсутствие ярко окрашенного венчика взаимосвязаны.

Таблица 9. Число видов с различной окраской цветка в изученных сообществах

Сообщество	Окраска цветка		
	Антоциановая	Желтая	Белая
АЛП	14 (44%)	11 (34%)	7 (22%)
ПЛ	10 (31%)	13 (41%)	9 (28%)
ГКЛ	8 (35%)	8 (35%)	7 (30%)
АК	2 (22%)	4 (44%)	2 (33%)

Примечания. АЛП — альпийские лишайниковые пустоши, ПЛ — пестроовсяницево-луговые, ГКЛ — гераниево-копеечниковые луга, АК — альпийские ковры

Окраска цветка в пределах вида может быть различной. При этом наблюдается преобладание одного из цветов. Например, у *Gentiana verna* преобладает желтая окраска венчика, но изредка встречается и синяя. В случае *Gentiana verna* — наличие двух цветковых форм: var. *oschtenica* (желтые цветки) и var. *angulosa* (синие цветки) (Ахметжанова и др., 2009). У растений таких видов как *Gymnadenia conopsea*, *Campanula tridentata*, *Aconitum nasutum*, *Viola altaica* и др. иногда наблюдается отсутствие окраски венчика на некоторых особях. У других видов особи с белой окраской цветка (отсутствием пигмента) довольно редки.

Интересен вопрос о том, какие цвета преобладают в том или ином сообществе. Результаты проведенного нами анализа приведены в таблице 9. Для анализа мы используем следующие группы цветов: антоциановая, желтая и белая.

В отдельную группу мы не выделяем *Alchemilla vulgaris* с зеленоватой окраской цветка. Ю.А. Насимович (1987) указывает, что объединение растений в цветковые группы имеет биологическое обоснование, в частности сходство наиболее вероятного способа опыления и состава опылителей, а так же преобладание видов одной группы в тех или иных условиях.

Во всех сообществах представлены виды с антоциановой, желтой и белой окраской цветка. Лишь в некоторых сообществах один из цветов имеет большое преимущество, например, в сообществе АК виды с желтой окраской цветка составляют более 44%, а в сообществе АЛП такую же долю составляют виды с антоциановой окраской. Вероятно, наличие в сообществе видов с разной окраской, возможно, может говорить о его «экологической насыщенности». А именно в сообществе представлены виды, опыляющиеся разными группами насекомых опылителей, что, безусловно, повышает устойчивость сообщества к отсутствию той или иной группы опылителей. В этом случае окраска может являться гарантом существования всего сообщества, а не конкретного вида.

В каждом сообществе растения цветут в разное время, что отражается на ритмике развития сообщества. Соответственно этому меняется и соотношение в окраске цветущих видов, выражающееся в аспекте сообщества (Приложение 1, рис. 12–19). На рисунке 7 показана ритмика цветения растений с группировкой по цветовой группе.

Чаще всего аспекты сообщества описывают как списки видов, сменяющих друг друга и придающих сообществу окраску, связанную с массовым цветением этих видов. Если рассматривать сообщество во всей совокупности составляющих его видов, то аспект можно описывать как спектр окраски цветущих в данный момент видов. Исходя из рисунка 7, можно построить ряды по смене аспектов сообщества (табл. 10).

В большинстве сообществ характер смены цветковых аспектов схож. Первыми массово начинают цвести виды с желтой окраской цветка. Они определяют аспект сообществ на период около 5–20 дней. На смену им начинают преобладать виды с антоциановой окраской цветка. Длится этот период 15–30 дней. После середины июля в сообществах снова преобладают виды с желтой или с белой окраской цветка. Естественно, что этот порядок не во всех сообществах повторяется. Например, на участке сообщества АЛП_{низ} в течение первой половины августа преобладают виды с антоциановой окраской. Соответственно, очередность — желтая окраска, антоциановая окраска — на этом участке сообщества повторяется два раза.

В ковровых сообществах наблюдается другой характер смены аспектов. На участке сообщества АК_{верх} отсутствует период преобладания видов с антоциановой окраской цветка, и желтый аспект сменяется белым. На участке сообщества АК_{низ} цветение начинается с видов с антоциановой окраской, но через 5 дней начинают преобладать виды с желтой окраской цветка.

5.2.1.2. Симметрия цветка

Из изученных видов, 70% видов имеют актиноморфный цветок и 30% зигоморфный. Тип симметрии цветка для каждого вида указан в таблице 11.

Возможно, преобладание актиноморфного типа цветка связано также с возможностью опыления практически всем видами опылителями. По мнению К. Фегри, Л. ван дер Пэйл (1982) опыление неспециализированных цветков гарантируется тем, что они наделены качествами, привлекающими многочисленные виды опылителей, которые могут использовать их аттрактанты и заменять друг друга в качестве опылителей.

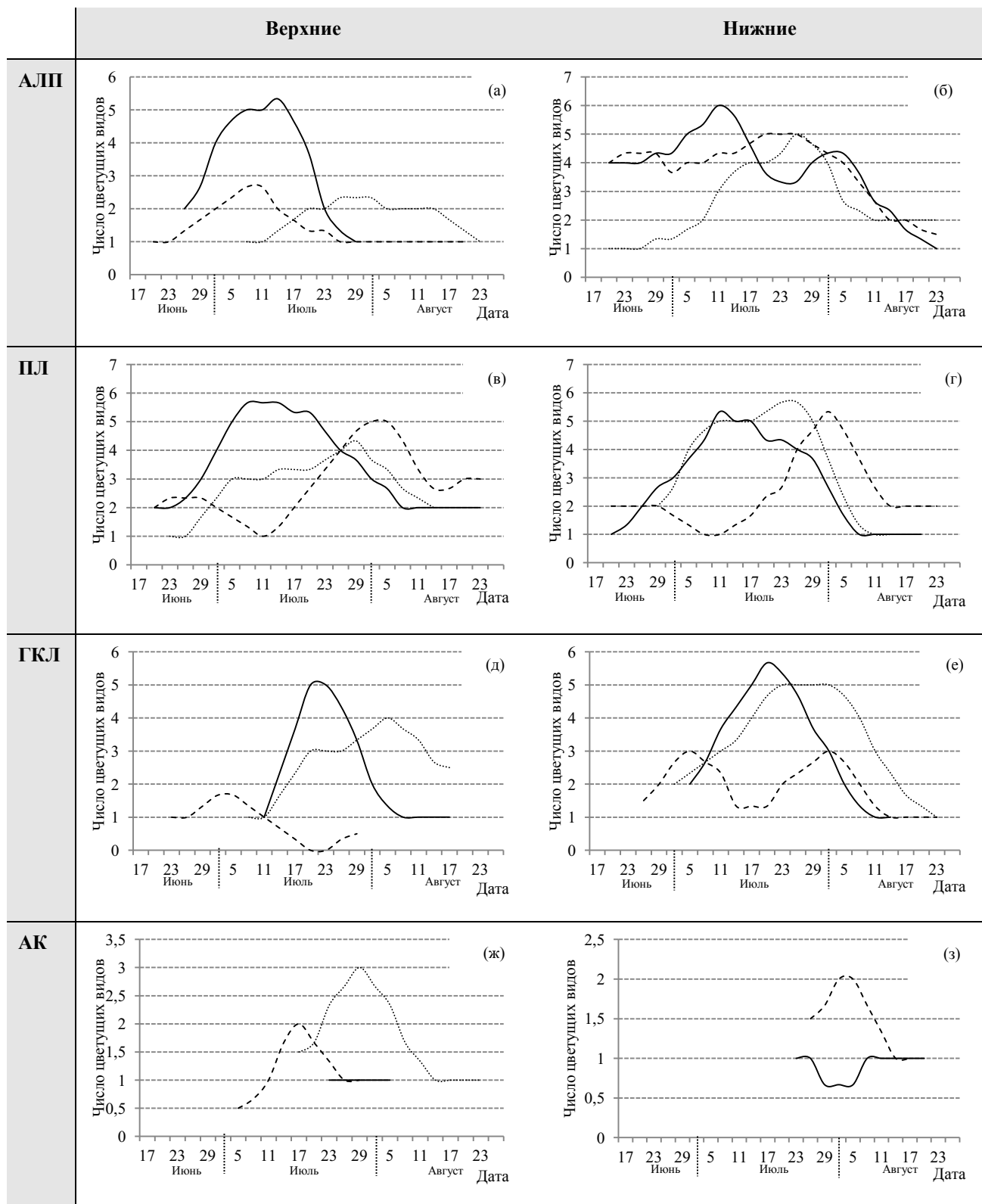


Рис. 7. Сглаженные кривые цветения участков альпийских сообществ, сгруппированные по цветовой группе венчика. АЛП — альпийские лишайниковые пустоши, ПЛ — пестровсянцевые луга, ГКЛ — гераниево-копеечниковые луга, АК — альпийские ковры. Окраска венчика: — — — — антоциановая, - - - - - желтая, — белая.

Таблица 10. Смена аспектов на изученных участках сообществ. Цвет ячейки обозначает численное преобладание видов с такой окраской цветка в этот период времени

Участок сообщества	Дата						
	Июнь	Июль			Август		
	3 декада	1 декада	2 декада	3 декада	1 декада	2 декада	
АЛП _{верх}	Ж	Ф	Ф	Ф	Ж	Ж	Ж
АЛП _{низ}	Ж	Ф	Ж	Ж	Ф	Ф	Ж
ПЛ _{верх}	Ж	Ф	Ф	Ф	Ж	Ж	Ж
ПЛ _{низ}	Ж	Ф	Ф	Ж	Ж	Ж	Ж
ГКЛ _{верх}	Ж	Ж	Ф	Ф	Ж	Ж	Ж
ГКЛ _{низ}	Ж	Ж	Ф	Ф	Ж	Ж	Ж
АК _{верх}	—	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж
АК _{низ}	—	—	—	Ф	Ж	Ж	Ж

Примечания. Антоциановая окраска — фиолетовые ячейки, желтая окраска — желтые ячейки, белая окраска — белые ячейки. — — цветущие растения в данный период времени отсутствуют.

Актиноморфные цветки в своем большинстве имеют строение, которое позволяет опылителям беспрепятственно проникать в цветок. У видов *Gentiana*, несмотря на актиноморфность цветка, имеется преграда для проникновения в цветок — выросты венчика, которые полностью прикрывают вход в цветок, занимают весь внутренний диаметр венчика. Зигоморфные же цветки в своем большинстве имеют сложное строение и требуют специализированных опылителей, умеющих «обращаться» с такими цветками (перепончатокрылые, чешуйчатокрылые и др.). Более или менее открытые зигоморфные цветки имеют *Rhododendron caucasicum*, *Veronica gentianoides*, *Viola altaica*.

5.2.1.3. Направление и форма цветка

Большинство изученных видов имеет цветки, направленные вверх (60%), горизонтальное направление отмечено у 33% видов, а 7% имеют цветки, направленные вниз (табл. 12). Для последней группы характерны венчики воронковидной и яйцевидной формы (виды родов *Campanula*, *Vaccinium* и *Fritillaria collina*). Горизонтальное направление цветка имеют, в подавляющем большинстве, виды с зигоморфными цветками ($\chi^2 = 49,11$, $df = 2$, $p < 0,01$) и, в основном, мотылькового типа. Лучше всего представлена группа с цветками направленными вверх, которая включает в себя виды с простыми блюдцевидными венчиками и виды семейства Asteraceae. Связь между окраской венчика и направлением цветка не обнаружена ($\chi^2 = 14,33$, $df = 14$, $p > 0,05$).

Таблица 11. Симметрия цветка у изученных видов

Вид	Тип симметрии	Вид	Тип симметрии
<i>Aconitum nasutum</i>	Зигоморфный	<i>Minuartia aizoides</i>	Актиноморфный
<i>Ajuga orientalis</i>	Зигоморфный	<i>Minuartia circassica</i>	Актиноморфный
<i>Alchemilla vulgaris</i>	Актиноморфный	<i>Minuartia recurva</i>	Актиноморфный
<i>Androsace albana</i>	Актиноморфный	<i>Myosotis alpestris</i>	Актиноморфный
<i>Anemone speciosa</i>	Актиноморфный	<i>Oxytropis kubanensis</i>	Зигоморфный
<i>Anthyllus vulneraria</i>	Зигоморфный	<i>Pedicularis caucasica</i>	Зигоморфный
<i>Arenaria lychnidea</i>	Актиноморфный	<i>Pedicularis comosa</i>	Зигоморфный
<i>Betonica macrantha</i>	Зигоморфный	<i>Pedicularis condensata</i>	Зигоморфный
<i>Campanula ciliata</i>	Актиноморфный	<i>Pedicularis nordmanniana</i>	Зигоморфный
<i>Campanula collina</i>	Актиноморфный	<i>Polygonum bistorta</i>	Актиноморфный
<i>Campanula bellidifolia</i>	Актиноморфный	<i>Potentilla divina</i>	Актиноморфный
<i>Campanula tridentata</i>	Актиноморфный	<i>Potentilla gelida</i>	Актиноморфный
<i>Carum caucasicum</i>	Актиноморфный	<i>Potentilla verna</i>	Актиноморфный
<i>Carum meifolium</i>	Актиноморфный	<i>Primula algida</i>	Актиноморфный
<i>Cerastium cerastoides</i>	Актиноморфный	<i>Primula ruprechtii</i>	Актиноморфный
<i>Cerastium purpurascens</i>	Актиноморфный	<i>Pulsatilla aurea</i>	Актиноморфный
<i>Chaerophyllum roseum</i>	Актиноморфный	<i>Ranunculus oreophilus</i>	Актиноморфный
<i>Corydalis conorrhiza</i>	Зигоморфный	<i>Rhododendron caucasicum</i>	Зигоморфный
<i>Dactylorhiza euxina</i>	Зигоморфный	<i>Sedum tenellum</i>	Актиноморфный
<i>Eritrichium caucasicum</i>	Актиноморфный	<i>Sempervivum caucasicum</i>	Актиноморфный
<i>Fritillaria collina</i>	Актиноморфный	<i>Seseli alpinum</i>	Актиноморфный
<i>Gagea fistulosa</i>	Актиноморфный	<i>Sibbaldia procumbens</i>	Актиноморфный
<i>Gentiana pyrenaica</i>	Актиноморфный	<i>Silene saxatilis</i>	Актиноморфный
<i>Gentiana septemfida</i>	Актиноморфный	<i>Silene vulgaris</i>	Актиноморфный
<i>Gentiana verna</i>	Актиноморфный	<i>Thymus nummularius</i>	Зигоморфный
<i>Geranium gymnocaulon</i>	Актиноморфный	<i>Traunsteinera globosa</i>	Зигоморфный
<i>Geranium renardii</i>	Актиноморфный	<i>Trifolium polyphyllum</i>	Зигоморфный
<i>Gymnadenia conopsea</i>	Зигоморфный	<i>Vaccinium myrtillus</i>	Актиноморфный
<i>Hedysarum caucasicum</i>	Зигоморфный	<i>Vaccinium vitis-idea</i>	Актиноморфный
<i>Hypericum linarioides</i>	Актиноморфный	<i>Valeriana alpestris</i>	Актиноморфный
<i>Lloydia serotina</i>	Актиноморфный	<i>Veronica gentianoides</i>	Зигоморфный
<i>Viola altaica</i>	Зигоморфный		

Таблица 12. Направление цветка у изученных видов (вертикально вверх — Вверх, вертикально вниз — Вниз, горизонтально — Горизонтально)

Вид	Направление	Вид	Направление
<i>Aconitum nasutum</i>	Горизонтально	<i>Hieracium laevigatum</i>	Вверх
<i>Aethorappus caucasicus</i>	Вверх	<i>Hieracium umbellatum</i>	Вверх
<i>Ajuga orientalis</i>	Горизонтально	<i>Hypericum linarioides</i>	Горизонтально
<i>Alchemilla vulgaris</i>	Вверх	<i>Kemulariella caucasica</i>	Вверх
<i>Androsace albana</i>	Вверх	<i>Leontodon hispidus</i>	Вверх
<i>Anemone speciosa</i>	Вверх	<i>Lloydia serotina</i>	Горизонтально + Вниз
<i>Anthemis cretica</i>	Вверх	<i>Matricaria caucasica</i>	Вверх
<i>Anthemis marshalliana</i>	Вверх	<i>Minuartia aizoides</i>	Вверх
<i>Anthyllus vulneraria</i>	Горизонтально	<i>Minuartia circassica</i>	Вверх
<i>Arenaria lychnidea</i>	Вверх	<i>Minuartia recurva</i>	Вверх
<i>Aster alpinus</i>	Вверх	<i>Myosotis alpestris</i>	Вверх
<i>Betonica macrantha</i>	Горизонтально	<i>Oxytropis kubanensis</i>	Горизонтально
<i>Campanula ciliata</i>	Вверх + Горизонтально	<i>Pedicularis caucasica</i>	Горизонтально
<i>Campanula collina</i>	Вниз	<i>Pedicularis comosa</i>	Горизонтально
<i>Campanula bellidifolia</i>	Вниз	<i>Pedicularis condensata</i>	Горизонтально
<i>Campanula tridentata</i>	Вверх низ	<i>Pedicularis nordmanniana</i>	Горизонтально
<i>Carum caucasicum</i>	Вверх	<i>Polygonum bistorta</i>	Горизонтально
<i>Carum meifolium</i>	Вверх	<i>Potentilla divina</i>	Вверх
<i>Centaurea cheiranthifolia</i>	Вверх	<i>Potentilla gelida</i>	Вверх
<i>Cerastium cerastoides</i>	Вверх	<i>Potentilla verna</i>	Вверх
<i>Cerastium purpurascens</i>	Вверх	<i>Primula algida</i>	Вверх
<i>Chaerophyllum roseum</i>	Вверх	<i>Primula ruprechtii</i>	Горизонтально
<i>Corydalis conorhiza</i>	Горизонтально	<i>Pulsatilla aurea</i>	Вверх
<i>Dactylorhiza euxina</i>	Горизонтально	<i>Ranunculus oreophilus</i>	Вверх
<i>Erigeron alpinus</i>	Вверх	<i>Rhododendron caucasicum</i>	Горизонтально
<i>Erigeron caucasicus</i>	Вверх	<i>Scabiosa caucasica</i>	Вверх
<i>Eritrichium caucasicum</i>	Вверх	<i>Scorzonera cana</i>	Вверх
<i>Fritillaria collina</i>	Вниз	<i>Sedum tenellum</i>	Вверх
<i>Gagea fistulosa</i>	Вверх	<i>Sempervivum caucasicum</i>	Вверх
<i>Gentiana pyrenaica</i>	Вверх	<i>Senecio aurantiacus</i>	Вверх
<i>Gentiana septemfida</i>	Вверх	<i>Senecio kolenatianus</i>	Вверх
<i>Gentiana verna</i>	Вверх	<i>Senecio taraxacifolius</i>	Вверх
<i>Geranium gymnocaulon</i>	Горизонтально	<i>Seseli alpinum</i>	Вверх

Таблица 12. Окончание

Вид	Направление	Вид	Направление
<i>Geranium renardii</i>	Горизонтально	<i>Sibbaldia procumbens</i>	Вверх
<i>Gymnadenia conopsea</i>	Горизонтально	<i>Silene saxatilis</i>	Горизонтально + Вниз
<i>Hedysarum caucasicum</i>	Горизонтально	<i>Silene vulgaris</i>	Горизонтально + Вниз
<i>Hieracium lactucella</i>	Вверх	<i>Taraxacum confusum</i>	Вверх
<i>Taraxacum porphyranthum</i>	Вверх	<i>Vaccinium myrtillus</i>	Вниз
<i>Taraxacum stevenii</i>	Вверх	<i>Vaccinium vitis-idea</i>	Вниз
<i>Thymus nummularius</i>	Горизонтально	<i>Valeriana alpestris</i>	Вверх + Горизонтально
<i>Traunsteinera globosa</i>	Горизонтально	<i>Veronica gentianoides</i>	Горизонтально
<i>Trifolium polyphyllum</i>	Горизонтально	<i>Viola altaica</i>	Горизонтально

Понижшее положение цветков является очень простым и эффективным способом защиты от намакания (Фегри, ван дер Пэйл, 1982). Такое положение не требует дополнительной защиты, закрывания цветка. К тому же такая форма, возможно, защищает от насекомых, посещение которых не приводит к опылению. Вертикально расположенный цветок представляет удобную «посадочную площадку» для насекомых опылителей. Горизонтально направленный цветок хорошо заметен с большого расстояния. Строение некоторых зигоморфных цветков изначально предполагает конкретный маршрут движения насекомого-опылителя в цветке. Зигоморфные цветки часто глубокие и, по мнению К. Фегри и Л. ван дер Пэйла (1982), именно более глубокие и расчлененные цветки больше привлекают шмелей. Возможно, что только некоторые насекомые, приспособленные именно к опылению этих цветков, получают доступ к вознаграждению.

Цветки растений можно объединить в условные группы по форме венчика. Нами выделены следующие группы форм венчика: блюдцевидная, двугубая, воронковидная, яйцевидная, язычковая (табл. 13, рис. 8).

Блюдцевидная форма цветка встречается среди изученных видов наиболее часто (33%). Такая форма цветка пригодна для опыления различными видами насекомых опылителей, так как не требует каких-либо усилий насекомых для доступа к нектару и пыльце (Фегри, ван дер Пэйл, 1982). Возможно, что при сочетании с вертикальным расположением цветок становится привлекательным объектом для насекомых опылителей.

По мнению Ю.А. Насимовича (1995) еще одно преимущество такой формы связано с тем, что она превращает цветок в отражатель. Краевые элементы цветка часто немного загнуты, что позволяет лучам отражаться, концентрируясь в срединной части, там, где находятся пестик и тычинки. Активная терморегуляция возможна при движении краевых лепестков и соответственно изменение угла отражения солнечных лучей.

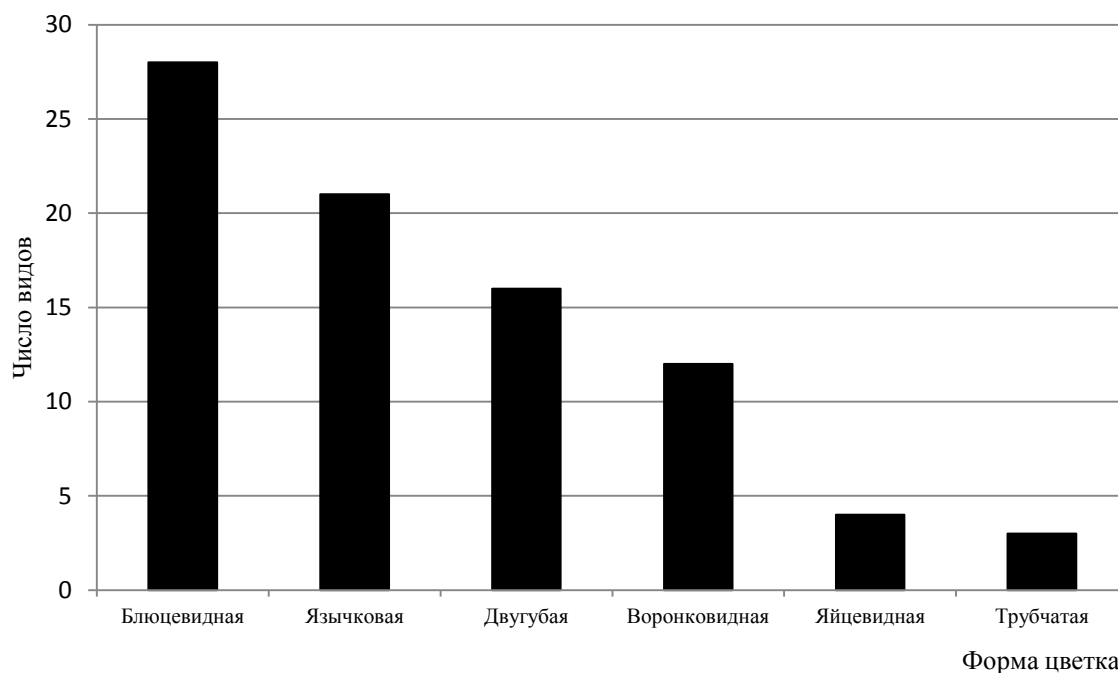


Рис. 8. Форма цветка у изученных видов

Язычковая форма цветка свойственна 25% изученных видов. Эта форма цветка присуща исключительно видам семейства Asteraceae.

Двугубая форма цветка (19%) подразумевает сложное строение, направленное на создание точного маршрута движения насекомого опылителя. Такое строение с одной стороны исключает трату аттрактанта неспециализированными опылителями и с другой способствует опылению специализированными (Фегри, ван дер Пэйл, 1982). Вероятно, у таких растений точность опыления может повышаться, так как специализированный опылитель посещает небольшое число видов, и вероятность переноса пыльцы внутри одного вида растения повышается.

Воронковидная, яйцевидная и трубчатая форма цветка занимают промежуточное положение в классификации структурных классов цветков — между открытой (блюцевидная и язычковая) и закрытой (двугубая) формами цветка. Это определяет и наличие у них достоинств обеих этих групп.

5.2.1.4. Способность к закрыванию цветка

Гемерантами называют цветки, закрывающиеся на ночь или в течение дня (Новожилова, 1984). Среди исследованных нами растений, 4 вида закрывают цветки и 8 закрывают соцветия в течение суток (табл. 14).

Таблица 13. Форма цветка у изученных видов альпийских растений

Вид	Форма	Вид	Форма
<i>Aconitum nasutum</i>	Двугубая	<i>Hieracium laevigatum</i>	Язычковая
<i>Aethorappus caucasicus</i>	Язычковая	<i>Hieracium umbellatum</i>	Язычковая
<i>Ajuga orientalis</i>	Двугубая	<i>Hypericum linarioides</i>	Блюцевидная
<i>Alchemilla vulgaris</i>	Блюцевидная	<i>Kemulariella caucasica</i>	Язычковая
<i>Androsace albana</i>	Блюцевидная	<i>Leontodon hispidus</i>	Язычковая
<i>Anemone speciosa</i>	Блюцевидная	<i>Lloydia serotina</i>	Воронковидная
<i>Anthemis cretica</i>	Язычковая	<i>Matricaria caucasica</i>	Язычковая
<i>Anthemis marshalliana</i>	Язычковая	<i>Minuartia aizoides</i>	Блюцевидная
<i>Anthyllus vulneraria</i>	Двугубая	<i>Minuartia circassica</i>	Блюцевидная
<i>Arenaria lychnidea</i>	Воронковидная	<i>Minuartia recurva</i>	Блюцевидная
<i>Aster alpinus</i>	Язычковая	<i>Myosotis alpestris</i>	Блюцевидная
<i>Betonica macrantha</i>	Трубчатая	<i>Oxytropis kubanensis</i>	Двугубая
<i>Campanula ciliata</i>	Воронковидная	<i>Pedicularis caucasica</i>	Двугубая
<i>Campanula collina</i>	Воронковидная	<i>Pedicularis comosa</i>	Двугубая
<i>Campanula bellidifolia</i>	Воронковидная	<i>Pedicularis condensata</i>	Двугубая
<i>Campanula tridentata</i>	Воронковидная	<i>Pedicularis nordmanniana</i>	Двугубая
<i>Carum caucasicum</i>	Блюцевидная	<i>Polygonum bistorta</i>	Яйцевидная
<i>Carum meifolium</i>	Блюцевидная	<i>Potentilla divina</i>	Блюцевидная
<i>Centaurea cheiranthifolia</i>	Язычковая	<i>Potentilla gelida</i>	Блюцевидная
<i>Cerastium cerastoides</i>	Воронковидная	<i>Potentilla verna</i>	Блюцевидная
<i>Cerastium purpurascens</i>	Воронковидная	<i>Primula algida</i>	Блюцевидная
<i>Chaerophyllum roseum</i>	Блюцевидная	<i>Primula ruprechtii</i>	Трубчатая
<i>Corydalis conorrhiza</i>	Двугубая	<i>Pulsatilla aurea</i>	Блюцевидная
<i>Dactylorhiza euxina</i>	Двугубая	<i>Ranunculus oreophilus</i>	Блюцевидная
<i>Erigeron alpinus</i>	Язычковая	<i>Rhododendron caucasicum</i>	Двугубая
<i>Erigeron caucasicus</i>	Язычковая	<i>Scabiosa caucasica</i>	Язычковая
<i>Eritrichium caucasicum</i>	Блюцевидная	<i>Scorzonera cana</i>	Язычковая
<i>Fritillaria collina</i>	Воронковидная	<i>Sedum tenellum</i>	Блюцевидная
<i>Gagea fistulosa</i>	Блюцевидная	<i>Sempervivum caucasicum</i>	Блюцевидная
<i>Gentiana pyrenaica</i>	Воронковидная	<i>Senecio aurantiacus</i>	Язычковая
<i>Gentiana septemfida</i>	Воронковидная	<i>Senecio kolenatianus</i>	Язычковая
<i>Gentiana verna</i>	Воронковидная	<i>Senecio taraxacifolius</i>	Язычковая
<i>Geranium gymnocaulon</i>	Блюцевидная	<i>Seseli alpinum</i>	Блюцевидная

Таблица 13. Окончание

Вид	Форма	Вид	Форма
<i>Geranium renardii</i>	Блюцевидная	<i>Sibbaldia procumbens</i>	Блюцевидная
<i>Gymnadenia conopsea</i>	Двугубая	<i>Silene saxatilis</i>	Трубчатая
<i>Hedysarum caucasicum</i>	Двугубая	<i>Silene vulgaris</i>	Яйцевидная
<i>Hieracium lactucella</i>	Язычковая	<i>Taraxacum confusum</i>	Язычковая
<i>Taraxacum porphyranthum</i>	Язычковая	<i>Vaccinium myrtillus</i>	Яйцевидная
<i>Taraxacum stevenii</i>	Язычковая	<i>Vaccinium vitis-idea</i>	Яйцевидная
<i>Thymus nummularius</i>	Двугубая	<i>Valeriana alpestris</i>	Блюцевидная
<i>Traunsteinera globosa</i>	Двугубая	<i>Veronica gentianoides</i>	Блюцевидная
<i>Trifolium polyphyllum</i>	Двугубая	<i>Viola altaica</i>	Блюцевидная

Как и в исследованиях Н.Н. Новожиловой (1984) к гемерантам мы относим виды родов *Gentiana*, *Taraxacum*, и виды *Scorzonera cana*, *Leontodon hispidus*. Вероятное объяснение такой функции растений — снижение колебаний температуры около генеративных органов. Известно (Горышина, 1979), что цветок, как и другие органы растения, обладает более высокой температурой по сравнению с температурой окружающей среды, а создание «воздушного мешка» еще больше поддерживает постоянство температурного режима в течение суток. Закрытый цветок меньше подвергается влиянию повышенной влажности и механическим повреждениям, например, от дождя, что позволяет поддерживать генеративные органы в состоянии, необходимом для успешного опыления. При этом пыльца и нектар так же оказываются укрытыми от неблагоприятных условий. Также следует заметить, что закрывание не сказывается отрицательно на эффективности опыления, так как в период неблагоприятных условий не функционируют такие опыляющие агенты как ветер и насекомые (Фегри, ван дер Пэйл, 1982).

Из изученных нами видов растений большинство не закрывает цветок, что может говорить о наличии причин, которые препятствуют широкому распространению этого свойства у растений.

Еще более надежное приспособление к защите пыльцы имеют растения рода *Centaurea*. У этих растений пыльца не выделяется до тех пор, пока опылитель не начнет раздражать тычиночные нити. Только тогда начинают вскрываться пыльники (Фегри, ван дер Пэйл, 1982).

В наших исследованиях обнаружено, что каждый цветок *Veronica gentianoides* цветет всего один день. В своих исследованиях Н.Н. Новожилова (1984) называла такие растения эфемергемерантами.

Таблица 14. Способность к закрыванию цветков и соцветий в течение их периода цветения

Вид	Способность к закрыванию	Вид	Способность к закрыванию
ЦВЕТОК		ЦВЕТОК	
<i>Aconitum nasutum</i>	Нет	<i>Minuartia circassica</i>	Нет
<i>Ajuga orientalis</i>	Нет	<i>Minuartia recurva</i>	Нет
<i>Alchemilla vulgaris</i>	Нет	<i>Myosotis alpestris</i>	Нет
<i>Androsace albana</i>	Нет	<i>Oxytropis kubanensis</i>	Нет
<i>Anemone speciosa</i>	Нет	<i>Pedicularis caucasica</i>	Нет
<i>Anthyllus vulneraria</i>	Нет	<i>Pedicularis comosa</i>	Нет
<i>Arenaria lychnidea</i>	Нет	<i>Pedicularis condensata</i>	Нет
<i>Betonica macrantha</i>	Нет	<i>Pedicularis nordmanniana</i>	Нет
<i>Campanula ciliata</i>	Нет	<i>Polygonum bistorta</i>	Нет
<i>Campanula collina</i>	Нет	<i>Potentilla divina</i>	Нет
<i>Campanula bellidifolia</i>	Нет	<i>Potentilla gelida</i>	Нет
<i>Campanula tridentata</i>	Нет	<i>Potentilla verna</i>	Нет
<i>Carum caucasicum</i>	Нет	<i>Primula algida</i>	Нет
<i>Carum meifolium</i>	Нет	<i>Primula ruprechtii</i>	Нет
<i>Cerastium cerastoides</i>	Нет	<i>Pulsatilla aurea</i>	Нет
<i>Cerastium purpurascens</i>	Нет	<i>Ranunculus oreophilus</i>	Нет
<i>Chaerophyllum roseum</i>	Нет	<i>Rhododendron caucasicum</i>	Нет
<i>Corydalis conorhiza</i>	Нет	<i>Sedum tenellum</i>	Нет
<i>Dactylorhiza euxina</i>	Нет	<i>Sempervivum caucasicum</i>	Нет
<i>Eritrichium caucasicum</i>	Нет	<i>Seseli alpinum</i>	Нет
<i>Fritillaria collina</i>	Нет	<i>Sibbaldia procumbens</i>	Нет
<i>Gagea fistulosa</i>	Нет	<i>Silene saxatilis</i>	Нет
<i>Gentiana pyrenaica</i>	Да	<i>Silene vulgaris</i>	Нет
<i>Gentiana septemfida</i>	Да	<i>Thymus nummularius</i>	Нет
<i>Gentiana verna</i>	Да	<i>Traunsteinera globosa</i>	Нет
<i>Geranium gymnocaulon</i>	Нет	<i>Trifolium polyphyllum</i>	Нет
<i>Geranium renardii</i>	Нет	<i>Vaccinium myrtillus</i>	Нет
<i>Gymnadenia conopsea</i>	Нет	<i>Vaccinium vitis-idea</i>	Нет
<i>Hedysarum caucasicum</i>	Нет	<i>Valeriana alpestris</i>	Нет
<i>Hypericum linarioides</i>	Нет	<i>Veronica gentianoides</i>	Нет
<i>Lloydia serotina</i>	Нет	<i>Viola altaica</i>	Нет
<i>Minuartia aizoides</i>	Нет	<i>Silene vulgaris</i>	Нет

Таблица 14. Окончание

Вид	Способность к закрыванию	Вид	Способность к закрыванию
ЦВЕТОК		АНТОДИЙ	
<i>Thymus nummularius</i>	Нет	<i>Erigeron caucasicus</i>	Нет
<i>Traunsteinera globosa</i>	Нет	<i>Hieracium lactucella</i>	Да
<i>Trifolium polyphyllum</i>	Нет	<i>Hieracium laevigatum</i>	Да
<i>Vaccinium myrtillus</i>	Нет	<i>Hieracium umbellatum</i>	Да
<i>Vaccinium vitis-idea</i>	Нет	<i>Kemulariella caucasica</i>	Нет
<i>Valeriana alpestris</i>	Нет	<i>Leontodon hispidus</i>	Да
<i>Veronica gentianoides</i>	Нет	<i>Matricaria caucasica</i>	Нет
<i>Viola altaica</i>	Нет	<i>Scabiosa caucasica</i>	Нет
АНТОДИЙ		<i>Scorzonera cana</i>	Да
<i>Aethopappus caucasicus</i>	Нет	<i>Senecio aurantiacus</i>	Нет
<i>Anthemis cretica</i>	Нет	<i>Senecio kolenatianus</i>	Нет
<i>Anthemis marshalliana</i>	Нет	<i>Senecio taraxacifolius</i>	Нет
<i>Aster alpinus</i>	Нет	<i>Taraxacum confusum</i>	Да
<i>Centaurea cheiranthifolia</i>	Нет	<i>Taraxacum porphyranthum</i>	Да
<i>Erigeron alpinus</i>	Нет	<i>Taraxacum stevenii</i>	Да

5.2.1.5. Высота расположения генеративных органов над почвой

Растения, балансируя между экономией ресурсов и тратой ресурсов на обеспечение привлекательности для насекомых опылителей, могут использовать и другие не менее важные способы повышения эффективности опыления. Одной из таких адаптаций может служить высота расположения генеративных побегов. Высота травостоя различна для каждого сообщества и определяется средней высотой растений, произрастающих в этом сообществе.

У изученных видов растений мы измерили высоту расположения генеративных органов (табл. 15). Самая низкая средняя высота отмечена у растений альпийских ковров (7 ± 4 см, $n = 5$). Далее по возрастанию высоты следуют альпийские лишайниковые пустоши (14 ± 12 см, $n = 31$), затем пестроовсянищевые луга (17 ± 14 см, $n = 21$) и гераниево-копеечниковые луга (22 ± 12 см, $n = 18$).

Мы провели сравнение наших данные по высоте расположения генеративных органов с данными по высоте растений, полученными В.А. Богатыревым (2010) с помощью модернизированного прибора Леви.

Таблица 15. Высота расположения генеративных органов над почвой у альпийских растений Тебердинского заповедника

Вид	Средняя высота, мм	Число измерений	Стандартное отклонение
<i>Aconitum nasutum</i>	463	25	50
<i>Aethopappus caucasicus</i>	232	25	61
<i>Ajuga orientalis</i>	36	20	5
<i>Alchemilla vulgaris</i>	163	25	36
<i>Androsace albana</i>	100	25	24
<i>Anemone speciosa</i>	72	20	12
<i>Anthemis cretica</i>	160	25	25
<i>Anthemis marshalliana</i>	221	25	31
<i>Anthyllus vulneraria</i>	111	25	18
<i>Arenaria lychnidea</i>	122	25	18
<i>Aster alpinus</i>	108	20	28
<i>Betonica macrantha</i>	305	25	40
<i>Campanula ciliata</i>	114	25	11
<i>Campanula collina</i>	131	20	33
<i>Campanula bellidifolia</i>	46	25	10
<i>Campanula tridentata</i>	62	20	15
<i>Carum caucasicum</i>	145	25	32
<i>Carum meifolium</i>	132	25	30
<i>Centaurea cheiranthifolia</i>	228	25	55
<i>Cerastium cerastoides</i>	53	25	15
<i>Cerastium purpurascens</i>	125	25	31
<i>Corydalis conorhiza</i>	33	25	7
<i>Dactylorhiza euxina</i>	77	15	19
<i>Erigeron alpinus</i>	136	20	18
<i>Erigeron caucasicus</i>	192	20	24
<i>Eritrichium caucasicum</i>	115	25	17
<i>Fritillaria collina</i>	151	25	29
<i>Gagea fistulosa</i>	68	25	13
<i>Gentiana pyrenaica</i>	40	20	6
<i>Gentiana septemfida</i>	73	25	15
<i>Gentiana verna</i>	52	25	10
<i>Geranium gymnocaulon</i>	261	20	46
<i>Geranium renardii</i>	316	25	46

Таблица 15. Продолжение

Вид	Средняя высота, мм	Число измерений	Стандартное отклонение
<i>Gymnadenia conopsea</i>	176	25	37
<i>Hedysarum caucasicum</i>	265	20	63
<i>Hieracium lactucella</i>	272	25	34
<i>Hypericum linarioides</i>	118	12	21
<i>Kemulariella caucasica</i>	425	25	65
<i>Leontodon hispidus</i>	307	25	61
<i>Lloydia serotina</i>	85	25	13
<i>Matricaria caucasica</i>	196	20	39
<i>Minuartia aizoides</i>	27	25	7
<i>Minuartia circassica</i>	133	25	23
<i>Minuartia recurva</i>	78	16	18
<i>Myosotis alpestris</i>	123	25	28
<i>Oxytropis kubanensis</i>	88	20	15
<i>Pedicularis caucasica</i>	47	15	8
<i>Pedicularis comosa</i>	42	20	13
<i>Pedicularis condensata</i>	106	20	19
<i>Pedicularis nordmanniana</i>	102	25	21
<i>Polygonum bistorta</i>	541	25	137
<i>Potentilla verna</i>	71	25	25
<i>Primula algida</i>	54	20	13
<i>Primula ruprechtii</i>	189	25	45
<i>Pulsatilla aurea</i>	159	20	27
<i>Ranunculus oreophilus</i>	115	25	21
<i>Rhododendron caucasicum</i>	185	25	65
<i>Scabiosa caucasica</i>	450	25	48
<i>Scorzonera cana</i>	145	20	22
<i>Sedum tenellum</i>	31	25	10
<i>Sempervivum caucasicum</i>	215	25	41
<i>Senecio aurantiacus</i>	361	7	48
<i>Senecio kolenatianus</i>	414	25	47
<i>Senecio taraxacifolius</i>	385	25	36
<i>Seseli alpinum</i>	41	16	10
<i>Sibbaldia procumbens</i>	15	25	6
<i>Silene saxatilis</i>	240	25	40

Таблица 15. Окончание

Вид	Средняя высота, мм	Число измерений	Стандартное отклонение
<i>Silene vulgaris</i>	526	25	126
<i>Taraxacum porphyranthum</i>	96	25	17
<i>Taraxacum stevenii</i>	113	25	23
<i>Thymus nummularius</i>	52	20	15
<i>Traunsteinera globosa</i>	245	25	52
<i>Vaccinium myrtillus</i>	106	25	48
<i>Vaccinium vitis-idea</i>	37	25	4
<i>Valeriana alpestris</i>	324	25	39
<i>Veronica gentianoides</i>	225	20	41
<i>Viola altaica</i>	89	25	16

Из 29 видов, участвовавших в сравнении, у 7 видов (24%) высоты различались менее чем в два раза, при этом у 22 видов (76%) высота расположения генеративных органов больше чем в два раза превышала среднюю высоту (преимущественно вегетативных органов) растений, измеренную В.А. Богатыревым. У *Veronica gentianoides* и *Taraxacum stevenii* высота различалась в 6–7 раз, что связано в первую очередь, с различиями в методике измерений и с морфологическим строением этих растений, а именно наличием прикорневой розетки листьев и длинным цветоносом. В рамках нашей работы наиболее важным показателем является именно расположение генеративных органов, так как она косвенно влияет на успех опыления растений.

Дисперсионный анализ не показал связи высоты расположения генеративных органов и окраски цветка ($\chi^2 = 7,21$, $p > 0,05$, $n = 76$). Растения с одинаковой окраской цветка могут выносить генеративные органы на разную высоту. Вероятно, высота растения и окраска цветка совместно влияют на привлечение насекомых опылителей. Видимо, большая высота обеспечивает видимость растения на расстоянии и беспрепятственный доступ насекомого к цветку.

Дисперсионный анализ не показал значимой зависимости между средней высотой растения и направлением цветка ($\chi^2 = 0,82$, $p > 0,05$, $n = 76$). Это говорит о том, что как высокие, так и низкие растения могут иметь различное направление цветка.

У исследованных видов продолжительность цветения цветка не зависит от высоты расположения генеративных органов ($r = -0,03$, $p > 0,05$, $n = 58$).

Широкое варьирование и нескоррелированность описанных выше параметров растений (окраска и направление цветка, высота расположения генеративных органов над

почвой) может говорить о большом разнообразии адаптаций растений к опылению и об отсутствии у них четко выраженных синдромов опыления.

5.2.2. Продолжительность цветения и порядок зацветания особей в популяции

Из исследованных нами видов, 63 вида имеют либо одиночные цветки на побеге (8 видов), либо цветки, собранные в соцветие, отличное от соцветия антодий (55 видов). Продолжительность цветения одиночных цветков в среднем составляет 7 ± 4 дней ($n = 8$). Максимальное значение по этому параметру отмечено у *Viola altaica* — 15 дней, минимальное у *Campanula ciliata* — 4 дня. У видов с цветками, собранными в соцветие, средняя продолжительность цветения отдельного цветка составляет 6 ± 4 дней, максимальная у *Dactylorchiza euxina* — 17 дней, минимальная у *Veronica gentianoides* — 1 день (табл. 16).

Мы разделили виды на три группы по продолжительности цветения отдельного цветка. Группа видов с низкой продолжительностью цветения цветка (1–7 дней) включает 38 изученных видов (61%), группа со средней продолжительностью (7–12 дней) — 18 (29%) и с большой (12–17 дней) — 6 (10%).

Средняя продолжительность цветения одного побега у изученных видов (74 вида) составила 12 ± 6 дней. Дольше всего цветут побеги *Carum meifolium* — 26 дней, и соцветие *Taraxacum stevenii* открыто всего 3 дня.

Для 49 видов удалось проследить продолжительность цветения особи, которая в среднем составила 12 ± 7 дней. Дольше всего цветут особи *Carum meifolium* — 26 дней, а растение с единственным соцветием *Taraxacum stevenii* цветет всего 3 дня.

Несмотря на незначительную пространственную удаленность особей друг от друга, особи всех изученных видов зацветают неодновременно. У 16% видов даты зацветания особей не пересекаются вообще, т.е. имеются промежутки между окончанием цветения одной особи и началом цветения другой. У 45% зацветание более дружное, а у 39% видов — более растянутое.

Мы предположили, что на многоцветковых побегах продолжительность цветения отдельного цветка отрицательно связана с числом цветков на побеге; чем больше цветков на побеге, тем меньше продолжительность цветения отдельного цветка, и наоборот. В наших исследованиях мы обнаружили значимую отрицательную связь ($r = -0,25$, $p < 0,05$, $n = 36$) между этими параметрами.

Таблица 16. Длительность цветения цветка (включая соцветия типа антодий), побега, особи и неодновременность зацветания (НЗ) особей. В столбце НЗ указана разница в датах зацветания между первой и последней особью и значение НЗ в скобках; формула расчета приведена в главе «Методика», с. 77)

Вид	Цветок/Соцветие			Побег			Особь			НЗ
	n	av	sd	n	av	sd	n	av	sd	
ЦВЕТОК										
<i>Aconitum nasutum</i>	–	–	–	14	7,4	0,9	–	–	–	–
<i>Ajuga orientalis</i>	15	3,3	1,3	–	–	–	–	–	–	–
<i>Alchemilla vulgaris</i>	14	6,8	3,1	15	17,5	1,9	–	–	–	–
<i>Androsace albana</i>	12	5,3	1,7	13	14	3,4	13	15,2	2,6	6 (39)
<i>Anemone speciosa</i>	15	12	1,5	15	12,9	1,1	15	13,2	1	4 (30)
<i>Anthyllus vulneraria</i>	14	3,1	0,8	15	14,1	2,2	–	–	–	–
<i>Arenaria lychnidea</i>	13	4,4	1,4	15	13	4,6	15	13	4,6	9 (69)
<i>Betonica macrantha</i>	15	7,1	1,9	15	17,8	2,3	–	–	–	–
<i>Campanula ciliata</i>	15	3,7	1,3	15	3,7	1,3	15	3,7	1,3	6 (164)
<i>Campanula collina</i>	15	3,6	1,5	15	9,6	2,5	15	9,6	2,5	5 (52)
<i>Campanula bellidifolia</i>	15	3,9	0,7	15	3,9	0,7	15	3,9	0,7	3 (76)
<i>Campanula tridentata</i>	15	4	0,9	15	4	0,9	15	4	0,9	6 (150)
<i>Carum caucasicum</i>	14	8,2	2	15	18	4	15	18	4	15 (83)
<i>Carum meifolium</i>	15	8,3	1,4	15	25,8	4	15	25,8	4	8 (31)
<i>Cerastium cerastoides</i>	15	4,3	1,1	15	4,9	2,2	–	–	–	–
<i>Cerastium purpurascens</i>	11	3,5	1,5	12	11,5	4,2	12	13,3	4	5 (38)
<i>Chaerophyllum roseum</i>	13	8,6	2,1	15	16,1	4,4	15	16,1	4,4	6 (37)
<i>Corydalis conorrhiza</i>	15	4,8	1,1	15	5	1,1	15	5	1,1	3 (60)
<i>Dactylorhiza euxina</i>	15	17,2	1,9	15	19,9	1,8	15	19,9	1,8	5 (25)
<i>Eritrichium caucasicum</i>	14	7,5	0,7	14	23,7	2,8	14	25,1	3,6	5 (20)
<i>Fritillaria collina</i>	15	5,6	2,1	15	5,6	2,1	15	5,6	2,1	3 (54)
<i>Gagea fistulosa</i>	14	4,6	0,9	14	4,9	1,1	14	4,9	1,1	3 (62)
<i>Gentiana pyrenaica</i>	15	9,8	2,2	15	9,8	2,2	–	–	–	–
<i>Gentiana septemfida</i>	10	8,6	3	10	11,3	7,2	10	11,3	7,2	10 (88)
<i>Gentiana verna</i>	15	11,3	1,4	15	11,3	1,4	–	–	–	–
<i>Geranium gymnocaulon</i>	14	2,1	0,5	15	12,3	1,9	–	–	–	–
<i>Geranium renardii</i>	12	1,9	0,8	14	14,6	5	–	–	–	–

Таблица 16. Продолжение

Вид	Цветок/Соцветие			Побег			Особь			НЗ
	n	av	sd	n	av	sd	n	av	sd	
<i>Gymnadenia conopsea</i>	15	12,5	1,6	15	24,9	3,3	15	24,9	3,3	11 (44)
<i>Hedysarum caucasicum</i>	15	3,7	1,5	15	9,1	1,7	–	–	–	–
<i>Hypericum linarioides</i>	11	2,4	0,8	–	–	–	–	–	–	–
<i>Lloydia serotina</i>	15	5	1,5	15	5	1,5	15	5	1,5	3 (60)
<i>Minuartia aizoides</i>	15	3,8	0,7	15	8,6	4,1	–	–	–	–
<i>Minuartia circassica</i>	15	4,6	1,2	15	17,1	7	–	–	–	–
<i>Minuartia recurva</i>	15	3,3	1	15	21,5	6,1	–	–	–	–
<i>Myosotis alpestris</i>	13	9	1	13	23,8	2,4	13	23,8	2,4	4 (17)
<i>Oxytropis kubanensis</i>	15	7,6	1,9	15	12,7	1,6	–	–	–	–
<i>Pedicularis caucasica</i>	15	5,3	1,5	15	9,1	0,8	15	9,1	0,8	6 (66)
<i>Pedicularis comosa</i>	11	4,6	1,6	11	11	3,9	11	11	3,9	8 (73)
<i>Pedicularis condensata</i>	15	5,9	0,5	15	12,9	1,6	15	12,9	1,6	4 (31)
<i>Pedicularis nordmanniana</i>	15	6,6	1,4	15	12,3	0,9	15	12,3	0,9	5 (40)
<i>Polygonum bistorta</i>	15	6,4	2,4	15	15,6	4	15	15,6	4	9 (58)
<i>Potentilla divina</i>	15	5,1	1,6	15	14,5	2,2	–	–	–	–
<i>Potentilla gelida</i>	15	3,1	0,9	15	9,4	3,3	15	10,1	3,4	8 (79)
<i>Potentilla verna</i>	15	2,8	0,8	15	5,1	2,7	15	7,9	3,4	6 (76)
<i>Primula algida</i>	15	11,3	0,8	15	19,7	3	15	19,7	3	3 (15)
<i>Primula ruprechtii</i>	13	11,2	2	–	–	–	–	–	–	–
<i>Pulsatilla aurea</i>	15	8,3	2,1	15	8,47	1,9	15	9,5	2,1	1 (11)
<i>Ranunculus oreophilus</i>	11	8,6	1,2	11	8,6	1,2	11	8,6	1,2	6 (69)
<i>Rhododendron caucasicum</i>	15	7,4	1,1	15	8,9	1,1	–	–	–	–
<i>Sedum tenellum</i>	13	4	2,6	14	11,3	3,3	–	–	–	–
<i>Sempervivum caucasicum</i>	15	2,3	0,9	7	18,7	4,9	–	–	–	–
<i>Seseli alpinum</i>	15	13,1	2	–	–	–	–	–	–	–
<i>Sibbaldia procumbens</i>	15	2,6	1,1	15	5,1	1,3	–	–	–	–
<i>Silene saxatilis</i>	11	5,6	1,9	13	7,7	1,7	–	–	–	–
<i>Silene vulgaris</i>	11	3,8	0,7	11	11,6	3,6	–	–	–	–
<i>Thymus nummularius</i>	15	4,5	1,3	–	–	–	–	–	–	–
<i>Traunsteinera globosa</i>	13	16,2	1,9	13	25,5	4,1	13	25,5	4,1	10 (39)
<i>Trifolium polyphyllum</i>	13	2,5	1,3	15	7,07	1,8	–	–	–	–
<i>Vaccinium myrtillus</i>	14	6,9	2,6	–	–	–	–	–	–	–

Таблица 16. Окончание

Вид	Цветок/Соцветие			Побег			Особь			НЗ
	n	av	sd	n	av	sd	n	av	sd	
<i>Vaccinium vitis-idea</i>	14	7,4	3,8	15	14,6	2,4	–	–	–	–
<i>Valeriana alpestris</i>	13	5	1,9	15	17,3	2,4	15	17,3	2,4	5 (29)
<i>Veronica gentianoides</i>	14	1,4	0,5	15	14,4	2,4	15	14,4	2,4	8 (56)
<i>Viola altaica</i>	15	13,5	3,3	15	13,5	3,3	15	13,5	3,3	5 (37)

СОЦВЕТИЕ

<i>Aethoppus caucasicus</i>	15	5,9	0,7	15	5,9	0,7	15	5,9	0,7	6 (102)
<i>Anthemis cretica</i>	15	17,3	2,7	15	17,3	2,7	15	17,3	2,7	10 (58)
<i>Anthemis marshalliana</i>	15	22,9	1,9	15	22,9	1,9	15	22,9	1,9	6 (26)
<i>Aster alpinus</i>	15	15,9	1	15	15,9	1	15	15,9	1	3 (19)
<i>Centaurea cheiranthifolia</i>	14	11,3	1,5	14	11,3	1,5	–	–	–	–
<i>Erigeron alpinus</i>	15	6,7	0,9	15	6,7	0,9	15	6,7	0,9	2 (30)
<i>Erigeron caucasicus</i>	14	12,1	2,1	14	12,1	2,1	14	12,1	2,1	7 (58)
<i>Hieracium lactucella</i>	15	4,8	0,9	11	17,2	2,8	11	17,2	2,8	4 (23)
<i>Hieracium laevigatum</i>	11	5,3	1,2	9	14	3,1	9	14	3,1	7 (50)
<i>Hieracium umbellatum</i>	13	8,2	1,4	–	–	–	–	–	–	–
<i>Kemulariella caucasica</i>	13	17,5	5,5	13	17,5	5,5	13	17,5	5,5	4 (23)
<i>Leontodon hispidus</i>	15	4,4	1,4	15	4,4	1,4	15	4,4	1,4	6 (136)
<i>Matricaria caucasica</i>	15	18,5	2,2	15	18,5	2,2	–	–	–	–
<i>Scabiosa caucasica</i>	12	10,8	1,9	12	10,8	1,9	12	10,8	1,9	13 (120)
<i>Scorzonera cana</i>	15	4,5	1,4	15	4,5	1,4	15	4,5	1,4	10 (224)
<i>Senecio aurantiacus</i>	14	15,4	3,5	–	–	–	–	–	–	–
<i>Senecio kolenatianus</i>	12	9,8	4,2	–	–	–	–	–	–	–
<i>Senecio taraxacifolius</i>	14	12,4	4,7	–	–	–	–	–	–	–
<i>Taraxacum confusum</i>	14	2,9	1,1	14	2,9	1,1	14	2,9	1,1	7 (239)
<i>Taraxacum porphyranthum</i>	15	4,2	0,6	15	4,2	0,6	15	4,2	0,6	4 (95)
<i>Taraxacum stevenii</i>	15	2,8	0,9	15	2,8	0,9	15	2,8	0,9	3 (107)

Примечания. n — выборка, av — среднее значение, sd — стандартное отклонение, – — отсутствие наблюдений

Можно предположить, что цветок на одноцветковых побегах и на многоцветковых имеет для растений разную ценность. С другой стороны, такая связь может свидетельствовать о различном промежутке времени, необходимом для опыления цветков на этих растениях, и различной степени привлекательности их для насекомых опылителей.

Продолжительность цветения отдельного цветка положительно связана с продолжительностью цветения побега ($r = 0,38$, $p < 0,05$, $n = 56$). Эта закономерность вполне очевидна. В случае наличия на побеге одиночного цветка продолжительность цветения цветка и побега будет полностью совпадать. Большинство растений имеет более одного цветка на побеге и чем дольше цветет один цветок, тем дольше будет цвести и побег. Длительность цветения побега будет зависеть от степени неодновременности цветения цветков на побеге и общего числа цветков на нем. Продолжительность цветения побега положительно коррелирует и с числом цветков на побеге ($r = 0,66$, $p < 0,05$, $n = 35$).

Из изученных видов, 21 вид имеет соцветие антодий. Средняя продолжительность цветения соцветия у этих видов составляет 10 ± 6 дней. Максимальная продолжительность отмечена для *Anthemis marshalliana* — 23 дня, а минимальная для *Taraxacum stevenii* — 3 дня.

Цветение некоторых антодиев в течение короткого времени (сопоставимого с продолжительностью цветения отдельного цветка), а так же возможность закрывания соцветия этого типа (*Leontodon hispidus*, *Scorzonera cana*, *Taraxacum confusum*, *Hieracium* spp.) говорит о возможности сравнения данных о длительности цветения *цветка* у растений, не имеющих соцветие антодий и длительности цветения *соцветий* у растений, имеющих соцветия антодий. Однако такое упрощение все же должно сочетаться с изучением ритмики зацветания отдельных цветков на соцветии, что является достаточно сложной методической задачей, в случае соцветий, относящихся к типу антодий (в данном исследовании мы не затрагивали этот аспект экологии цветения).

5.2.3. Ритмика цветения насекомоопыляемых растений

5.2.3.1. Особенности зацветания видов в сообществе

Цветение растений в сообществах изучали на постоянных площадках. Оценить длительность цветения популяции удалось у 52 видов растений, которые зацвели после начала наблюдений и закончили цвести, когда наблюдения еще продолжались. Кривые цветения сообществ построены на анализе 81 вида (включая анемофильные) (рис. 9).

Даты начала вегетации 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 может быть связана с коротким периодом вегетации растений в изучаемом районе.

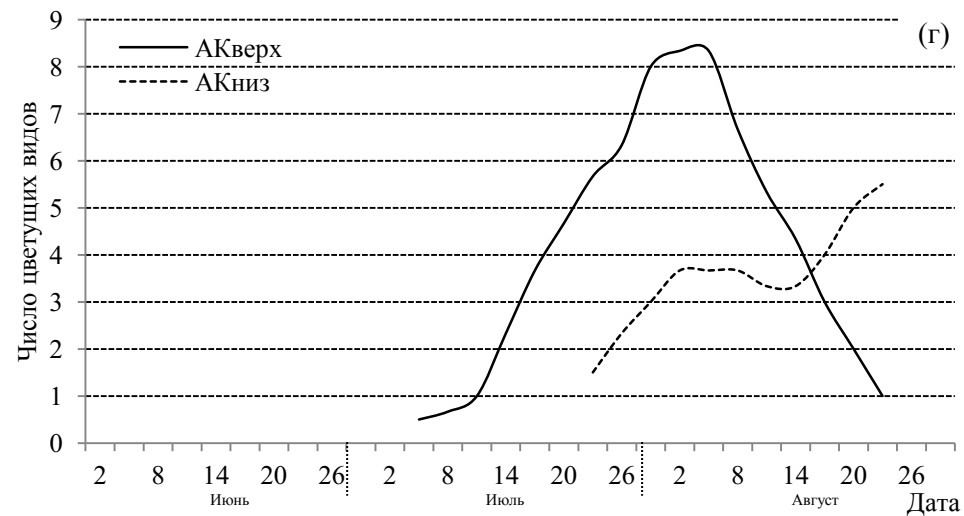
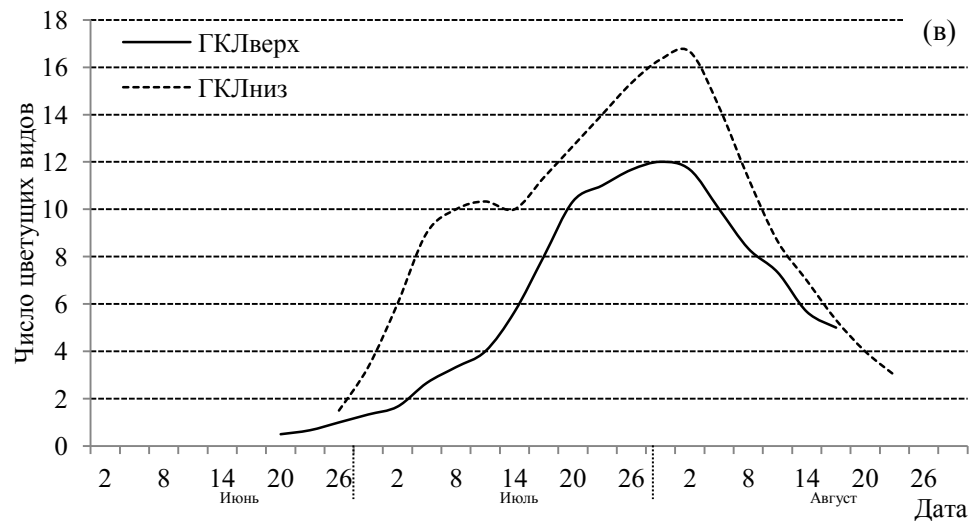
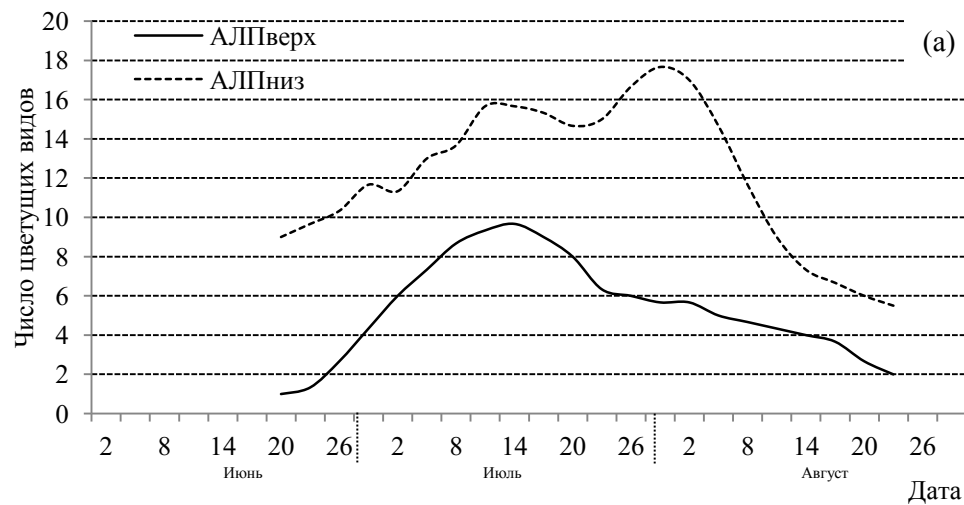


Рис. 9. Сглаженные кривые цветения альпийских сообществ. (а) альпийские лишайниковые пустоши (АЛП), (б) пестроовсяницевые луга (ПЛ), (в) гераниево-копеечниковые луга (ГКЛ), (г) альпийские ковры (АК). Участки сообществ — верхние (верх) и нижние (низ).

Мы изучили синхронность зацветания видов в сообществах. Зависимость между типом сообщества и разницей между датами начала цветения видов в сообществе не значима ($\chi^2 = 10,46$, $p > 0,05$, $n = 197$). Возможно, что более длительные исследования подтвердили бы наше предположение о сокращении различий между датами начала цветения в сообществах с более коротким периодом вегетации. Однако попарное сравнение показало значимое различие по этой характеристике между участком сообщества АК_{низ} и участками сообществ АЛП_{низ}, ПЛ_{верх}, ПЛ_{низ}, ГКЛ_{верх}, участка сообщества АК_{верх} и участком сообщества ПЛ_{верх}. Исходя из средних значений, можно построить ряд сообществ по уменьшению различий дат начала цветения видов в сообществе: АЛП > ПЛ > ГКЛ > АК. Этот ряд соответствует ряду по увеличению снегонакопления и срокам начала вегетации видов. Возможно, уменьшение вегетационного периода того или иного сообщества влечет и сокращение пауз между зацветанием видов, т.е. виды начинают цвести более одновременно.

5.2.3.2. Процесс цветения насекомоопыляемых растений

Продолжительность цветения популяций отдельных видов, произрастающих в разных сообществах, варьирует. Самые большие вариации наблюдаются у *Anthemis marshalliana*, *Arenaria lychnidea*, *Eritrichium caucasicum*, *Matricaria caucasica*, *Minuartia aizoides*, *Taraxacum confusum*. В нашем случае не различались длительности цветения популяций в разных сообществах у двух видов: *Potentilla verna*, *Fritillaria collina*.

По продолжительности цветения популяции выделены три группы видов: короткоцветущие — 6–18 дней (42%), виды со средней длительностью — 18–29 дней (44%) и виды длительноцветущие — 29–41 день (14%).

Дисперсионный анализ не показал значимой зависимости между сообществами по длительности цветения популяций изученных видов растений ($\chi^2 = 10,27$, $p > 0,05$, $n = 124$). Для выявления различий между парами сообществ использовали критерий Манна-Уитни. Длительность цветения популяций растений на участке сообщества АК_{верх} значимо отличается от таковой всех других участков сообществ, кроме АК_{низ} и ГКЛ_{верх}. Для участка сообщества АК_{низ} не показано значимого различия в длительностях цветения популяций с участками сообществ АЛП_{верх}, ПЛ_{низ}, ГКЛ_{верх} и АК_{верх}.

Общая форма полученных кривых цветения сообществ — одновершинная, при этом наблюдаются довольно резкие спады и подъемы в числе цветущих видов. Одновершинность кривой цветения так же показана в более ранних исследованиях В.Г. Онопченко (1983) и В.Г. Онопченко и Я.А. Устиновой (1993).

Максимум кривой цветения АЛП_{верх} (рис. 9, а) смещен влево (в сторону начала цветения), у остальных же сообществ он смещен вправо (в сторону окончания цветения). На участке сообщества АЛП_{верх} растения довольно резко и массово начинают цвести, достигая максимума цветения и постепенно отцветая. В других сообществах наблюдается обратная картина: зацветание происходит медленно, а отцветание после максимума довольно быстрое. Интересно, что участок сообщества АЛП_{верх} имеет наибольшую разницу в датах зацветания видов, что происходит это из-за отсутствия пересечения их периодов цветения.

Максимумы числа цветущих видов приходятся на следующие даты (данные 2011 г.): АЛП_{верх} — 11.07–17.07, АЛП_{низ} — 29.07, ПЛ_{верх} — 19.07, ПЛ_{низ} — 26.07–29.07, ГКЛ_{верх} — 29.07, ГКЛ_{низ} — 29.07, АК_{верх} — 2.08, АК_{низ} — 23.08.

У видов, исследованных в 2008 г. (Приложение 3, рис. 40–50) 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 растения следующих видов: *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.

Фактором, снижающим или приостанавливающим распускание цветков, является выпадение осадков и (или) высокая относительная влажность воздуха. Собственные наблюдения показывают, что это может быть связано с отсутствием агентов опыления в такую погоду.

5.2.4. Участие насекомых в опылении растений

5.2.4.1. Видовой состав насекомых-опылителей

Мы проанализировали таксономический состав насекомых опылителей, отловленных в полевой сезон 2010 г. (табл. 17). В фауне опылителей энтомофильных растений северо-западного Кавказа представлены виды из четырех отрядов: Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Coleoptera.

В анэкологии существует разделение на насекомых-опылителей и насекомых-посетителей. Соответственно опылителями называются насекомые, которые постоянно посещают цветок и данные посещения составляют обязательную часть жизни насекомого (Фегри, ван дер Пэйл, 1982). Кроме того, под деятельностью насекомых-посетителей понимается не только нахождение на цветке, но и попытка выполнения какого-либо действия — высасывание нектара, сбор пыльцы и др. (Годин, Рябикова, 2007).

В данной работе мы не проводим разделение отловленных насекомых на две функциональные группы, т.к. для этого необходим тщательный отлов насекомых в течение нескольких лет.

В наших сборах выявлены насекомые-опылители из отряда Diptera, представленные 21 видом из 20 родов и 12 семейств (рис. 10), в этой группе многочисленнее всего насекомые из семейства Журчалок (Syrphidae) — 11 родов и 14 видов и семейства Каллифорид (Calliphoridae) — 1 род и 4 вида. В отряде Hymenoptera выявлены насекомые 7 семейств, 7 родов и 10 видов; здесь семейство Apidae представлено лучше всего — 2 рода и 7 видов (пчела *Apis mellifera* и 6 видов шмелей). В отряде Lepidoptera выявлены насекомые 6 семейств, 12 родов и 13 видов; семейства представлены примерно в одинаковой степени. В каждом из них выявлено от одного до четырех видов насекомых-опылителей. В отряде Coleoptera выявлен один вид насекомого (*Miarus* sp.).

Вероятно, опыление насекомыми предполагает наличие у них определенного строения тела и особенности поведения. Перенос пыльцы насекомыми с не опушенными телами маловероятен. Вероятность переноса пыльцы насекомыми с опушенными телами более высока. От поведения насекомых то же многое зависит. Например, журчалки практически не садятся на цветок, а лишь зависают над ним, поэтому причисление их к эффективным опылителям затруднительно. С этих же позиций такие насекомые, как представители семейства Apidae — шмели и пчелы — высокоэффективные опылители.

5.2.4.2. Связи насекомое-растение

Связи в сети опыления установлены для 40 видов растений и 39 видов насекомых (табл. 18). На рисунке 11 изображена схема взаимосвязей растений и насекомых-опылителей (сеть опыления) в виде двухстороннего графика. Несмотря на кажущийся хаос в связях между растениями и их насекомыми-опылителями, можно выделить некоторые закономерности данной сети опыления.

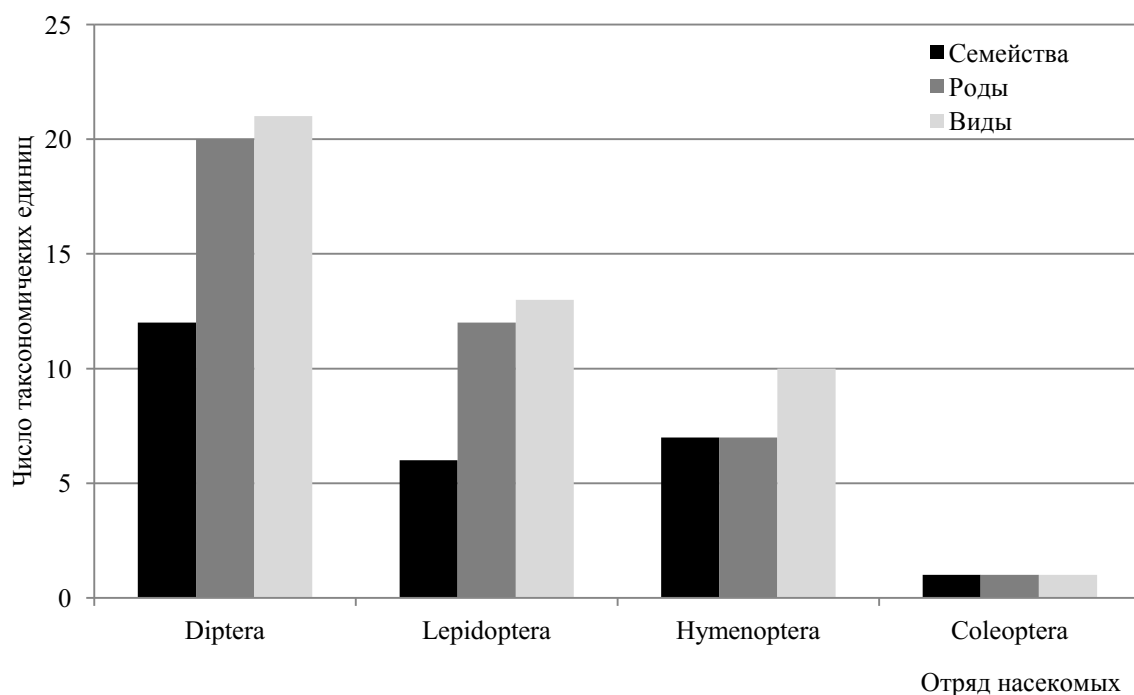


Рис. 10. Соотношение числа таксонов насекомых-опылителей альпийских растений

В сети опыления мы выделили три типа связей (табл. 19). Первый тип (один к одному) характерен для четырех пар видов. Наличие связи такого типа свидетельствует о высокой специализации видов друг к другу и поэтому ее наличие может говорить о том, что требуется дополнительное исследование фауны насекомых-опылителей.

Связь один ко многим мы рассматриваем как со стороны растений, так и со стороны насекомых. Для 14 видов растений характерна такая связь; она означает, что растение, по нашим наблюдениям, опыляется одним видом насекомого, которое в свою очередь опыляет не только этот вид растения, но и другие. Со стороны насекомого такая связь характерна для 13 видов насекомых. Возможность опыления одним видом насекомого нескольких видов растений говорит о их полилектичности (Фегри, ван дер Пэйл, 1982).

Связь нескольких видов насекомых с несколькими видами растений обнаружена у большинства видов и характерна для 22 пар. Такие взаимоотношения позволяют и растениям и насекомым не быть привязанными к одному виду.

Для полученной сети опыления мы вычислили частоты распределения числа видов (табл. 20, 21). В целом характер распределения частот для растений и насекомых схож: большинство видов насекомых опыляют больше одного вида растения и большинство видов растений опыляются больше чем одним видом насекомого. Рассматривая кривую распределения относительной частоты можно обнаружить, что имеется один вид насекомого (*Eristalis tenax*) с очень высоким числом видов опыляемых им растений (20 видов), что характеризует его как неспециализированного опылителя.

Таблица 17. Таксономический состав насекомых-посетителей альпийских растений Тебердинского заповедника (сборы 2009 года)

Отряд DIPTERA*		
Сем. Anthomyiidae (0)	Сем. Lauxaniidae (0)	Род Sphaerophoria (3)
Сем. Bibionidae (2)	Сем. Muscidae (1)	<i>Sphaerophoria menthastri</i>
Род Bibio (0)	Род Mesembrina (1)	<i>Sphaerophoria scripta</i>
Род Dilophus (0)	<i>Mesembrina meridiana</i>	<i>Sphaerophoria turkmenica</i>
Сем. Bombyliidae (1)	Сем. Мусцетопхилidae (0)	Род Syrphus (3)
Род Bombylius (0)	Сем. Scathophagidae (1)	<i>Syrphus luniger</i>
Сем. Calliphoridae (1)	Род Cordylura (0)	<i>Syrphus lunulatus</i>
Род Calliphora (4)	Сем. Syrphidae (11)	<i>Syrphus ribesii</i>
<i>Calliphora loewi</i>	Род Cheilosia (0)	Род Pipizella (0)
<i>Calliphora vicina</i>	Род Eristalis (1)	Род Platycheirus (0)
<i>Calliphora vomitoria</i>	<i>Eristalis tenax</i>	Род Scaeva (1)
<i>Cynomya mortuorum</i>	Род Chrysotoxum (2)	<i>Scaeva albomaculata</i>
Сем. Chloropidae (0)	<i>Chrysotoxum vernale</i>	Род Volucella (1)
Сем. Conopidae (1)	<i>Chrysotoxum arcuatum</i>	<i>Volucella bombylans</i>
Род Sicus (1)	Род Criorhina (1)	
<i>Sicus caucasicus</i>	<i>Criorhina berberina</i>	
Сем. Empididae (2)	Род Melanostoma (2)	
Род Hilara (0)	<i>Melanostoma ambiguum</i>	
Род Empis (0)	<i>Melanostoma mellinum</i>	
<i>Empis tessellata</i>		
Отряд HYMENOPTERA**		
Сем. Andrenidae (1)	Сем. Braconidae (0)	
Род Andrena (1)	Сем. Halictidae (1)	
<i>Andrena rufizona</i>	Род Halictus (1)	
Сем. Apidae (2)	<i>Halictus tetrazonianellus</i>	
Род Apis (1)	Сем. Ichneumonidae (0)	
<i>Apis mellifera</i>	Подсем. Ichneumoninae	
Род Bombus (6)	Сем. Tenthredinidae (1)	
<i>Bombus agrorum</i>	Род Tenthredo (0)	
<i>Bombus consobrinus</i>	Сем. Vespidae (1)	
<i>Bombus fragrans</i>	Род Dolichovespula (1)	
<i>Bombus lucorum</i>	<i>Dolichovespula sylvestris</i>	
<i>Bombus paradoxus</i>		
<i>Bombus sichelii</i>		
Отряд LEPIDOPTERA***		
Сем. Hesperidae (1)	Род Heodes (1)	<i>Melitaea interrupta</i>
Род Pyrgus (2)	<i>Heodes tityrus</i>	Род Nymphalis (1)
<i>Pyrgus jupei</i>	Род Plebejus (0)	<i>Nymphalis io</i>
<i>Pyrgus serratulae</i>	Сем. Nymphalidae (4)	Род Vanessa (1)
Сем. Lycaenidae (3)	Род Boloria (1)	<i>Vanessa cardui</i>
Род Aricia (1)	<i>Boloria caucasica</i>	
<i>Aricia allous</i>	Род Melitaea (1)	

Таблица 17. Окончание

Отряд LEPIDOPTERA***		
Сем. Papilionidae (1) Род Parnassius (1) <i>Parnassius nordmanni</i>	Сем. Satyridae (2) Род Coenonympha (1) <i>Coenonympha tullia</i>	
Сем. Pieridae (1) Род Pieris (2) <i>Pieris napi</i> <i>Pieris mannii</i>	Род Erebia (3) <i>Erebia iranica</i> <i>Erebia graucasica</i> <i>Erebia medusa</i>	
Отряд COLEOPTERA*		
Сем. Curculionidae Род Miarus		

Примечания. * — определение Г.В. Фарафоновой, ** — определение Л.И. Лютиковой, *** — А.Л. Девяткиным. В скобках указано число таксонов следующего вниз уровня. Латинские названия приведены по Н.Н. Плавильщикову (1994). Сем. — семейство, Подсем. — подсемейство.

Представители Hymenoptera посещают в основном цветки колокольчатой формы или двугубые цветки (*Rhododendron caucasicum*, *Campanula tridentata*, *Betonica macrantha*, *Hedysarum caucasicum*, *Gentiana pyrenaica*) и такие виды как *Geranium gymnocaulon*, *Centaurea cheiranthifolia*, *Hypericum linaroides*, *Taraxacum stevenii*.

На цветках *Campanula tridentata* очень часто встречались жуки *Miarus* sp. Хотя роль жуков в опылении незначительна ввиду гладких покровов тела и имеются данные о их роли в качестве фитофагов (Тиунов и др., 2004), возможно роль в этой паре видов довольно значительная. Деятельность жуков в колокольчатом цветке довольно активная и отмечено, что надкрылья жука часто покрыты пылью.

Мы отметили следующие особенности опыления растений шмелями. Каждый шмель при перемещении с цветка на цветок посещает цветки только одного вида растения. В это же время рядом с первыми цветут и другие виды растений. Мы предполагаем здесь несколько возможных объяснений. Либо у шмелей существует строгая приуроченность к опылению цветков только некоторых видов растений, либо за один цикл сбора шмель посещает только один вид растения. Возможно, что в разное время суток растения выделяют разное количество нектара или питательная ценность нектара для шмелей различна. К сожалению, более детальное исследование этого вопроса не входило в рамки нашего исследования.

Таблица 18. Список насекомых опылителей изученных растений

Вид растения	Список опылителей
<i>Anemone speciosa</i>	Отряд Diptera Сем. Calliphoridae <i>Calliphora vomitoria</i> Сем. Syrphidae <i>Syrphus lunulatus</i>
<i>Anthemis cretica</i>	Отряд Diptera Сем. Muscidae Сем. Syrphidae <i>Criorhina berberina</i> <i>Eristalis tenax</i> <i>Sphaerophoria menthastri</i> Сем. Anthomyiidae
<i>Arenaria lychnidea</i>	Отряд Diptera Сем. Syrphidae <i>Cheilosia</i> sp. <i>Scaeva albomaculata</i>
<i>Aster alpinus</i>	Отряд Diptera Сем. Syrphidae <i>Eristalis tenax</i> <i>Sphaerophoria scripta</i> <i>Syrphus luniger</i> <i>Volucella bombylans</i>
<i>Betonica macrantha</i>	Отряд Hymenoptera Сем. Apidae <i>Bombus</i> sp.
<i>Campanula tridentata</i>	Отряд Hymenoptera Сем. Apidae <i>Apis mellifera</i>
	Отряд Diptera Сем. Muscidae Сем. Syrphidae <i>Syrphus lunulatus</i> <i>Scaeva albomaculata</i>
	Отряд Coleoptera Сем. Curculionidae <i>Miarus</i> sp.
<i>Carum caucasicum</i>	Отряд Diptera Сем. Bibionidae <i>Bibio</i> sp.

Таблица 18. Продолжение

Вид растения	Список опылителей
<i>Centaurea cheiranthifolia</i>	Отряд Hymenoptera Сем. Apidae <i>Apis mellifera</i>
<i>Cerastium purpurascens</i>	Отряд Diptera Сем. Muscidae Сем. Syrphidae <i>Melanostoma</i> sp. <i>Sphaerophoria turkmenica</i> Сем. Empididae
<i>Erigeron caucasicus</i>	Отряд Diptera Сем. Syrphidae <i>Eristalis tenax</i>
<i>Eritrichium caucasicum</i>	Отряд Diptera Сем. Calliphoridae <i>Cynomya mortuorum</i> Сем. Syrphidae <i>Eristalis tenax</i> <i>Melanostoma</i> sp. <i>Sphaerophoria turkmenica</i> <i>Cheilosia</i> sp. Сем. Anthomyiidae
<i>Gagea fistulosa</i>	Отряд Hymenoptera Сем. Braconidae Отряд Diptera Сем. Muscidae Сем. Syrphidae <i>Eristalis tenax</i> <i>Chrysotoxum</i> sp. <i>Sphaerophoria menthastri</i> <i>Sphaerophoria scripta</i> <i>Scaeva albomaculata</i> Сем. Mycetophilidae Сем. Calliphoridae <i>Calliphora vicina</i>
<i>Gentiana pyrenaica</i>	Отряд Hymenoptera Сем. Halictidae <i>Halictus</i> sp.
<i>Geranium gymnocaulon</i>	Отряд Hymenoptera Сем. Apidae <i>Apis mellifera</i>

Таблица 18. Продолжение

Вид растения	Список опылителей
<i>Gymnadenia conopsea</i>	Отряд Diptera Сем. Syrphidae <i>Eristalis tenax</i>
<i>Hedysarum caucasicum</i>	Отряд Hymenoptera Сем. Apidae <i>Apis mellifera</i>
	Отряд Diptera Сем. Anthomyiidae
<i>Hieracium umbellatum</i>	Отряд Diptera Сем. Syrphidae <i>Eristalis tenax</i> <i>Syrphus</i> sp. Сем. Empididae <i>Hilara</i> sp.
<i>Hypericum linarioides</i>	Отряд Hymenoptera Сем. Apidae <i>Bombus</i> sp.
	Отряд Diptera Сем. Syrphidae <i>Sphaerophoria scripta</i> Сем. Calliphoridae <i>Cynomya mortuorum</i>
<i>Kemulariella caucasica</i>	Отряд Diptera Сем. Muscidae Сем. Syrphidae <i>Eristalis tenax</i> Сем. Anthomyiidae
<i>Leontodon hispidus</i>	Отряд Diptera Сем. Muscidae Сем. Syrphidae <i>Criorhina</i> sp. <i>Eristalis tenax</i> <i>Sphaerophoria scripta</i> <i>Syrphus</i> sp. <i>Syrphus luniger</i> Сем. Empididae <i>Hilara</i> sp.
<i>Myosotis alpestris</i>	Отряд Diptera Сем. Syrphidae <i>Cheilosia</i> sp.

Таблица 18. Продолжение

Вид растения	Список опылителей
<i>Polygonum bistorta</i>	Отряд Diptera Сем. Muscidae Сем. Syrphidae <i>Eristalis tenax</i> <i>Chrysotoxum vernale</i> <i>Scaeva albomaculata</i> Сем. Scathophagidae Сем. Calliphoridae <i>Calliphora vomitoria</i> <i>Cynomya mortuorum</i>
<i>Potentilla gelida</i>	Отряд Diptera Сем. Syrphidae <i>Cheilosia</i> sp.
<i>Potentilla verna</i>	Отряд Diptera Сем. Syrphidae <i>Cheilosia</i> sp.
<i>Psephellus caucasicus</i>	Отряд Diptera Сем. Syrphidae <i>Eristalis</i> sp. <i>Eristalis tenax</i> Сем. Lauxaniidae
<i>Pulsatilla aurea</i>	Отряд Diptera Сем. Syrphidae <i>Eristalis tenax</i> <i>Syrphus lunulatus</i> <i>Cheilosia</i> sp. <i>Scaeva albomaculata</i> Сем. Anthomyiidae
<i>Ranunculus oreophilus</i>	Отряд Diptera Сем. Muscidae Сем. Syrphidae <i>Syrphus</i> sp. Сем. Anthomyiidae Сем. Empididae <i>Hilara</i> sp. Сем. Scathophagidae <i>Cordylura</i> sp. Сем. Chloropidae

Таблица 18. Продолжение

Вид растения	Список опылителей
<i>Rhododendron caucasicum</i>	<p>Отряд Hymenoptera Сем. Apidae <i>Apis mellifera</i></p> <hr/> <p>Отряд Diptera Сем. Muscidae Сем. Syrphidae <i>Eristalis tenax</i> Сем. Anthomyiidae Сем. Calliphoridae <i>Calliphora vomitoria</i> <i>Calliphora loewi</i></p>
<i>Scorzonera cana</i>	<p>Отряд Diptera Сем. Muscidae Сем. Syrphidae <i>Criorhina berberina</i> <i>Eristalis tenax</i> <i>Melanostoma</i> sp. <i>Melanostoma ambiguum</i> <i>Sphaerophoria menthastri</i> <i>Sphaerophoria scripta</i> <i>Syrphus</i> sp. <i>Platycheirus</i> sp. <i>Cheilosia</i> sp. <i>Scaeva albomaculata</i> Сем. Anthomyiidae Сем. Empididae <i>Empis tessellata</i></p>
<i>Sempervivum caucasicum</i>	<p>Отряд Diptera Сем. Syrphidae <i>Eristalis tenax</i></p>
<i>Senecio aurantiacus</i>	<p>Отряд Diptera Сем. Syrphidae <i>Sphaerophoria</i> sp.</p>
<i>Senecio kolenatianus</i>	<p>Отряд Diptera Сем. Muscidae Сем. Syrphidae <i>Eristalis tenax</i> <i>Chrysotoxum arcuatum</i> Сем. Anthomyiidae</p>

Таблица 18. Продолжение

Вид растения	Список опылителей
<i>Senecio taraxacifolius</i>	Отряд Diptera Сем. Syrphidae <i>Eristalis tenax</i> <i>Syrphus lunulatus</i> <i>Syrphus ribesii</i>
<i>Seseli alpinum</i>	Отряд Diptera Сем. Muscidae Сем. Empididae
<i>Sibbaldia procumbens</i>	Отряд Diptera Сем. Syrphidae <i>Pipizella</i> sp.
<i>Taraxacum confusum</i>	Отряд Diptera Сем. Muscidae Сем. Syrphidae <i>Eristalis</i> sp. <i>Eristalis tenax</i> Сем. Empididae <i>Empis tessellata</i> Сем. Ichneumonidae
<i>Taraxacum stevenii</i>	Отряд Hymenoptera Сем. Halictidae <i>Halictus</i> sp. <i>Halictus tetrazonianellus</i>
	Отряд Diptera Сем. Muscidae Сем. Syrphidae <i>Criorhina</i> sp. <i>Eristalis tenax</i> <i>Chrysotoxum arcuatum</i> <i>Melanostoma</i> sp. <i>Sphaerophoria scripta</i> <i>Cheilosia</i> sp. <i>Scaeva albomaculata</i> Сем. Anthomyiidae
<i>Thymus nummularius</i>	Отряд Diptera Сем. Bombyliidae <i>Bombylius</i> sp.
<i>Vaccinium myrtillus</i>	Отряд Hymenoptera Сем. Vespidae <i>Dolichovespula sylvestris</i>

Таблица 18. Окончание

Вид растения	Список опылителей
<i>Valeriana alpestris</i>	Отряд Diptera Сем. Syrphidae <i>Eristalis tenax</i>
<i>Veronica gentianoides</i>	Отряд Diptera Сем. Muscidae Сем. Syrphidae <i>Melanostoma</i> sp. <i>Melanostoma mellinum</i> <i>Sphaerophoria scripta</i> <i>Scaeva albomaculata</i> Сем. Anthomyiidae Сем. Empididae Сем. Bibionidae <i>Biblio</i> sp. <i>Dilophus</i> sp.

Примечания. Сем. — семейство.

5.2.4.3. Воровство нектара

Под воровством нектара понимается процесс изъятия насекомыми опылителями нектара без прохождения ими стандартного маршрута (Фегри, ван дер Пэйл, 1982). Обычно это происходит путем прокусывания венчика с внешней стороны вблизи нектарников. При этом отсутствует контакт насекомого опылителя с пылью и, соответственно, уменьшение шансов на опыление. Причины воровства могут быть различными. Например, в цветках *Betonica macrantha* имеется довольно узкая и длинная трубка венчика (≈ 33 мм) и шмелям трудно доставать нектар. Поэтому они прокусывают венчик в нижней части и используют получившееся отверстие для получения нектара. В других случаях причины воровства объяснить сложнее. Например, *Geranium gymnocaulon* и *Geranium renardii* обладают цветками, направленными горизонтально; цветки плоские и листочки чашечки располагаются очень разреженно. Шмели и пчелы, подлетая к цветку и в дальнейшем переползая (перелетая) с цветка на цветок, практически не обращают внимание на то, с какой стороны это происходит. У цветка и внешне очень схожи верхняя и нижняя стороны. Только в случае воровства полностью исключается касание насекомым опылителем тычинок и пестика данных видов.

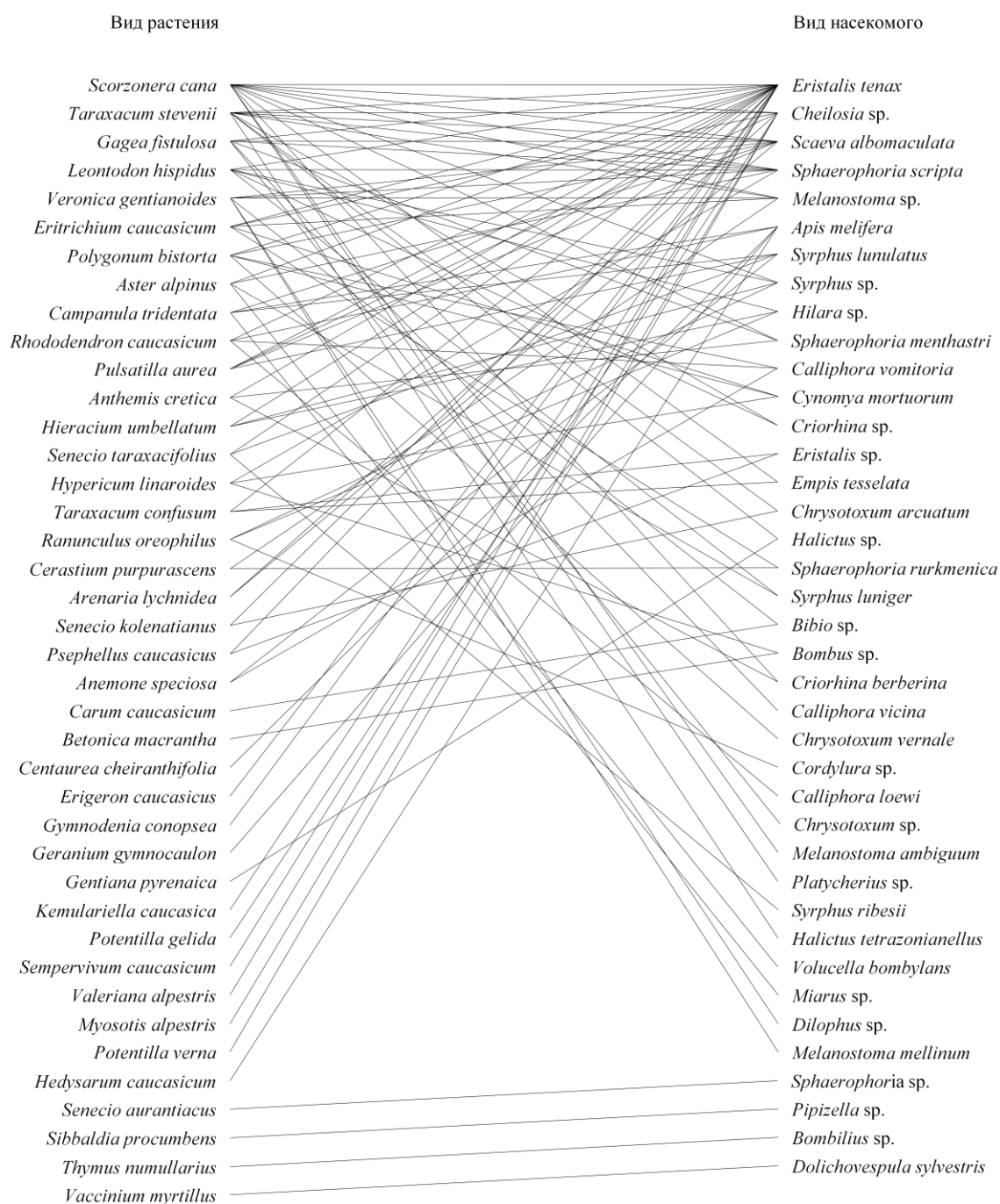


Рис. 11. Двухсторонний график взаимодействий растений и насекомых-опылителей

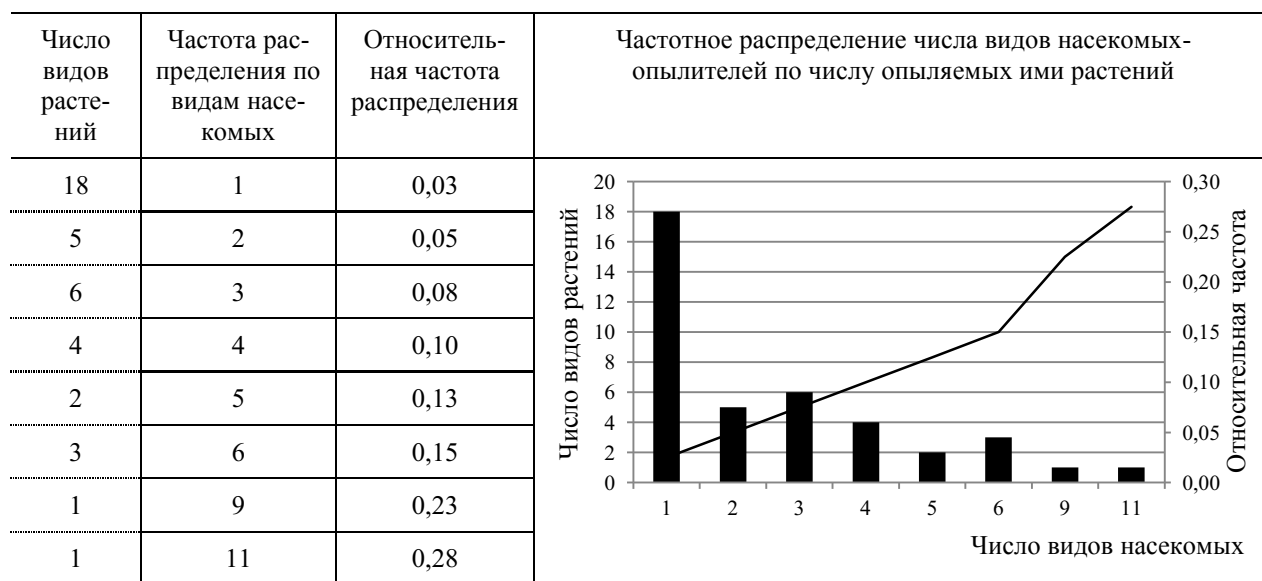
Таблица 19. Типы связей в сети опыления

Тип связи	Растения	Насекомые
Один к одному	4	4
Один к многим	14	13
Многие к многим	22	22

Таблица 20. Частоты распределения видов насекомых-опылителей по видам растений



Таблица 21. Частоты распределения видов растений по видам насекомых-опылителей



Для нескольких видов (*Rhododendron caucasicum*, *Gentiana verna*, *Betonica macrantha*) мы посчитали соотношение неповрежденных цветков и цветков с отверстиями для извлечения нектара. Для них наблюдается следующие значения частоты встречаемости воровства ($n = 100$ для каждого вида): *Betonica macrantha* — 95%, *Gentiana verna* — 61%, *Rhododendron caucasicum* — 26%. У *Betonica macrantha*, вероятно, регулярный прямой доступ насекомых опылителей ограничен. Наблюдения показывают, что бабочки используют отверстия, проделанные шмелями, для доступа к нектару. У *Gentiana verna* узкая и длинная трубка венчика, и во время неблагоприятных погодных условий цветок за-

крывается, тем самым полностью ограничивая прямой доступ опылителей. Низкая частота встречаемости воровства у *Rhododendron caucasicum* может объясняться довольно широким и крупным венчиком, что практически не ограничивает доступ опылителей.

ВЫВОДЫ

(1) Средняя продолжительность цветения популяций 11 видов злаков составляет 14 ± 6 дней. Наименее синхронно зацветают особи *Agrostis vinealis* и *Festuca ovina*. Максимальная степень синхронности (зацветание особей в один день) отмечена для *Helictotrichon versicolor*. Обильные осадки приостанавливают цветение на следующий после осадков день. Даты пиков цветения у раннецветущих видов (*Catabrosella variegata* и *Anthoxanthum odoratum* — 27 июля), поздноцветущих вечерних (*Bromus variegatus*, *Helictotrichon versicolor* — 10 августа) совпадают, что может говорить о схожести благоприятных факторов цветения для этих видов.

Выявлены виды цветущие утром, вечером, весь день и два раза в день (до и после полудня). Преобладают виды с утренним типом цветения.

(2) Для изученных энтомофильных альпийских растений характерен широкий спектр окраски цветков. Наиболее широко представлена желтая (31 вид) и белая (20 видов) окраска цветка, наименее — оранжевая (1 вид). Красная, фиолетовая, синяя и голубая окраска отмечена у 37 видов. Лишь среди растений альпийских ковров отмечено преобладание одной (желтой) окраски над остальными. В большинстве сообществ отмечен сходный характер смены цветовых аспектов: желтая окраска сменяется антоциановой, затем снова желтой или белой.

70% изученных видов имеют актиноморфный цветок и 30% — зигоморфный. У большинства видов цветки направлены вверх (60%), горизонтальное направление отмечено у 33% видов, а у 7% видов — вниз. Широкое варьирование и нескоррелированность параметров симметричности, направления цветка и окраски может говорить о большом разнообразии адаптаций растений к опылению и об отсутствии у них четко выраженных синдромов опыления.

(3) Из исследованных нами видов, 63 вида имеют либо одиночные цветки на побеге (8 видов), либо цветки, собранные в соцветие, отличное от соцветия антодий (55 видов). Продолжительность цветения одиночных цветков в среднем составляет 7 ± 4 дней. У видов с цветками, собранными в соцветие, средняя продолжительность цветения отдельного цветка составляет 6 ± 4 дней. Группа видов с низкой продолжительностью цветения цветка (1–7 дней) включает 38 изученных видов (61%), группа со средней продолжительностью (7–12 дней) — 18 (29%) и с большой (12–17 дней) — 6 (10%).

Средняя продолжительность цветения одного побега у изученных видов (74 вида) составила 12 ± 6 дней. У 49 видов удалось проследить продолжительность цветения особи, которая в среднем составила 12 ± 7 дней.

(4) У 16% видов даты зацветания особей не пересекаются вообще, т.е. имеются промежутки между окончанием цветения одной особи и началом цветения другой. У 45% зацветание дружное, 39% видов растянутое.

По продолжительности цветения популяции выделены три группы видов: короткоцветущие — 6–18 дней (42%), виды со средней длительностью — 18–29 дней (44%) и виды длительноцветущие — 29–41 день (14%).

(5) Кривые цветения альпийских сообществ в большинстве случаев имеют одновершинную форму. Фактором, снижающим или приостанавливающим распускание цветков, является выпадение осадков и (или) высокая относительная влажность воздуха.

(6) В альпийских сообществах среди посетителей цветков и потенциальных опылителей отмечены насекомые из отрядов Diptera (21 вид), Hymenoptera (10 видов), Lepidoptera (13 видов), Coleoptera (1 вид).

Большинство изученных видов растений посещаются представителями отряда Diptera. Представители Hymenoptera посещают в основном цветки колокольчатой формы или двугубые цветки.

Воровство нектара часто встречается у альпийских растений. Доля поврежденных цветков составила у *Betonica macrantha* 95%, у *Gentiana verna* — 61%, у *Rhododendron caucasicum* — 26%.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Аксенова А.А., Онипченко В.Г.* О возможности фенологического расхождения растенных альпийских сообществ: эксперименты с одновременным 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. В.М. Шмидта. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1983. 208 с.
4. *Ахметжанова А.А., Онипченко В.Г., Семенова Е.В., Елумеева Т.Г., Герасимова М.А.* Атлас сосудистых растений альпийского стационара Тебердинского заповедника / Под ред. А.С. Зернова. М., б.и., 2009. 117 с.
5. *Бадритдинова Р.С.* Ритм и экология цветения некоторых растений крупнозлаковой полусаванны // Вопросы антэкологии. Матер. к симпоз. по антэкологии. Пермь / Под ред. В.Ф. Шамурина. Л.: Наука. 1969. С. 10–11.
6. *Баландина Т.П., Вахрамеева М.Г.* Черника обыкновенная // Биол. Флора Моск. обл. / Под ред. Т.А. Работнова. 1980. Вып. 5. С. 132–146.
7. *Банникова В.А.* Порционное цветение ржи // Биол. науки. 1964. № 2. С. 107–110.
8. *Банникова В.А.* О цветении луговых злаков // Ученые записки Пермского государственного университета им. А.М. Горького. Пермь, 1964б. Вып. 114. С. 97–104.
9. *Банникова В.А.* О раскрытии цветков и удлинении тычиночных нитей у злаков // Бот. журн. 1964а. Т. 49. № 5. С. 735–739.
10. *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.
11. *Банникова В.А.* Цветение и опыление тимофеевки луговой // Экология опыления растений. Межвуз. сб. научн. тр. Пермский университет. 1980. С. 81–86.
12. *Банникова В.А., Гузик М.Б.* Антэкологические особенности трибы Phalarideae (Poaceae) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 9. С. 1221–1225.
13. *Берг Р.Л.* Стандартизирующий отбор в эволюции цветка // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 3. С. 318–334.

14. *Биология. Энциклопедия* / Под ред. М.С. Гилярова. М.: Большая Российская энциклопедия, 2003. 544 с.
15. *Богатырев В.А.* Вертикальная структура альпийских сообществ Тебердинского заповедника // Материалы Международного молодежного научного форума «ЛОМОНОСОВ-2010» / Отв. ред. И.А. Алешковский, П.Н. Костылев, А.И. Андреев, А.В. Андриянов. [Электронный ресурс] — М.: МАКС Пресс, 2010. С. 312.
16. *Буш Н.А.* Ботанико-географический очерк Европейской части СССР и Кавказа. М.–Л., 1936. 326 с.
17. *Вовк А.* О сроках и ритмах цветения украинских полевиц (род *Agrostis* L.) // Украинский бот. журн. 1966. Т. 23. № 4. С. 30–36.
18. *Волков И.В.* Введение в экологию высокогорных растений. Томск: Издательство ТГПУ, 2005. 171 с.
19. *Воробьева Ф.М.* Растительность альпийского пояса Тебердинского заповедника // Тр. Теберд. гос. запов. Ставрополь: Ставропольское кн. изд-во, 1977. Вып. 9. С. 27–87.
20. *Гогина Е.Е.* Род Чабрец (Тимьян) — *Thymus* L. // Биол. Флора Моск. обл. / Под ред. Т.А. Работнова. 1975. Вып. 2. С. 137–168.
21. *Годин В.Н., Рябикова Т.П.* Видовой состав опылителей и посетителей *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz (Rosaceae) в условиях интродукционного эксперимента // Сибирский ботанический вестник: электронный журнал. 2007. Т. 2. № 1. С. 85–90.
22. *Голубев В.Н.* О сопряженности динамики продуктивности и ритмики цветения травянистых сообществ // Биол. науки. 1971. № 4. С. 75–77.
23. *Голубев В.Н., Волокитин Ю.С.* Актуальные проблемы экологии опыления антофитов // Успехи современной биологии. 1985а. Т. 99. № 2. С. 292–302.
24. *Голубев В.Н., Волокитин Ю.С.* К антропоэкологии анемофильных растений можжевельно-дубовых лесов южного берега Крыма // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 10. С. 1393–1399.
25. *Гришина Л.А., Оникченко В.Г., Макаров М.И. и др.* Изменения свойств горнолуговых альпийских почв северо-западного Кавказа в различных экологических условиях // Почвоведение. 1993. № 4. С. 5–12.
26. *Гришина Л.А., Оникченко В.Г., Макаров М.И. и др.* Состав и структура биогеоценозов альпийских пустошей. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986. 88 с.
27. *Гроссгейм А.А.* Растительный покров Кавказа. М.: Изд-во МОИП, 1948. 264 с.

28. *Гроссгейм А.А., Ярошенко П.Д.* Очерк растительности летних пастбищ Нухинского уезда. Баку: Изд-е Наркомзема, 1929. Сер. В. Т. 1. 84 с.
29. *Гулисашвили В.З., Махатадзе Л.Б., Прилипко Л.И.* Растительность Кавказа. М.: Наука, 1975. 233 с.
30. *Деева Н.М.* Сезонное развитие растений плато Путорана // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 5. С. 682–693.
31. *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.
32. *Еленевский Р.А.* Горно-луговые этюды Кавказского заповедника // Тр. Кавказ. запов. 1939. Вып. 2. С. 127–161.
33. *Ермолаев А.М.* Влияние факторов среды на рост и развитие растений высокогорий (на примере центрального Кавказа) // Автореф. дис. на соиск. уч. степени. канд. биол. наук. М.: Издат. Моск. Универ., 1980. 24 с.
34. *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.
35. *Игошева Н.И.* Фенологическая ритмика околоснежных высокогорных лугов полярного Урала // Растительные сообщества Урала и их Антропогенная деградация. Свердловск. 1984. С. 128–135.
36. *Илличевский С.О.* Устройство цветка и время его цветения // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 5. С. 718–719.
37. *Кавецкая А.А., Токарь Л.О.* Отрицательное действие большого количества пыльцы при опылении грецкого ореха // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 4. С. 580–585.
38. *Кайгородова М.С.* Антэкология растений пушицево-осоковой тундры Полярного Урала // Экология опыления растений. Пермь, 1981. С. 41–60.
39. *Китаев Л.М.* Особенности экстремального снегонакопления в горных и предгорных областях (на примере Большого Кавказа) // Метеорология и гидрология, 2003. № 7. С. 60–68.
40. *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.

41. *Кондрашов А.С., Онинченко В.Г., Язвенко С.Б.* О гибридной зоне между *Anemone speciosa* L. и *A. speciosa* Adams ex Pritzell (Ranunculaceae Juss.) в Тебердинском заповеднике // Бюлл. МОИП. Отдел биол. 1986. Т. 91. № 1. С. 88–95.
42. *Курашев А.С.* Антэкология 8 видов альпийских злаков // Тр. Теберд. гос. запов. 2005. Вып. 30. С. 155–170.
43. *Курашев А.С.* Антэкология альпийских злаков Тебердинского заповедника // Тез. докл. межвуз. научн. студ. конф. «Интеллектуальное будущее Вологодского края». Вологда, 2006. С. 178–179.
44. *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.
45. *Курашев А.С.* Антэкология злаков альпийского пояса северо-западного Кавказа // Бюлл. МОИП. Отдел биол. 2012. Т. 117. № 2. С. 55–63.
46. *Курашев А.С.* Ритмика цветения злаков альпийского пояса Тебердинского заповедника // Матер. междунар. научн.-практ. конф. «Современная экология — наука XXI века». Рязань. 2008. С. 667–670.
47. *Курашев А.С.* Экология цветения 8 видов альпийских злаков // Матер. 7 междунар. конф. «Биологическое разнообразие Кавказа». Теберда. 2005а. С. 62–64.
48. *Курашев А.С.* Антэкология энтомофильных альпийских растений северо-западного Кавказа. I. Морфология генеративных органов // Юг России: экология, развитие. 2012. № 3. С. 11–17.
49. *Курашев А.С.* Антэкология энтомофильных альпийских растений северо-западного Кавказа. II. Продолжительность и ритмика цветения // Юг России: экология, развитие. 2012б. № 3. С. 17–22.
50. *Ларин И.В.* Очередные задачи геоботанических исследований кормовых площадей // Бот. журн. 1936. Т. 21. № 2. С. 244–252.
51. *Левковский В.П., Тихменев Е.А.* Экология опыления некоторых арктических овсяниц // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 1. С. 35–42.
52. *Логвиненко О.А., Онинченко В.Г.* Семенная продуктивность альпийских растений // Тр. Теберд. гос. запов. 1999. Вып. 15. С. 51–63.
53. *Лынов Ю.С.* Фенологические инверсии в горной местности (западный Тянь-Шань) // Экология. 1984. № 4. С. 29–33.

54. *Лынов Ю.С.* Эколого-фенологические особенности цветения растений и растительных сообществ в среднегорье и высокогорье западного Тянь-Шаня // Бюлл. МОИП. Отдел биол. 1986. Т. 91. № 2. С. 153–158.
55. *Любезнова Н.В.* Изменчивость биоморфологических признаков *Anthoxanthum odoratum* L. в различных сообществах альпийского пояса // Тр. Тебердин. гос. запов. 2003. Вып. 20. С. 75–92.
56. *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. Теберд. гос. запов. Вып. 27 / Под ред. В.Н. Павлова, В.Г. Онипченко, Т.Г. Елумеевой. 2007. С. 30–42.
57. *Меликян А.П.* Итоги науки и техники // Сер. Ботаника. Т. 12. / Под ред. В.Н. Тихомирова. М.: ВИНТИ, 1991. С. 3–50.
58. *Микеладзе Р.М.* К познанию альпийских ковров Юго-Осетии // Проблемы ботаники. 1960. Т. 5. С. 170–181.
59. *Миркин Б.М.* Экология естественных и сеяных лугов // Сельское хозяйство. № 8. М.: Знание, 1991. 64 с.
60. *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.
61. *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.
62. *Наринян С.Г.* О некоторых особенностях фенологии альпийских ковров на горе Арагац // Известия АН АрмССР. 1959б. Т. 12. № 1. С. 47–69.
63. *Наринян С.Г.* Предварительные результаты экологического изучения альпийских ковров Арагаца // Известия АН АрмССР, 1959а. Т. 12. С. 3–15.
64. *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.
65. *Насимович Ю.А.* Биологическое значение окраски цветка // Бюлл. МОИП. Отдел биол. 1986. Т. 91. № 5. С. 82–93.
66. *Насимович Ю.А.* Для чего цветкам цвет? // Юный натуралист. 1995. № 8. С. 8–11.

67. *Насимович Ю.А.* Классификация окрасок цветков на примере флоры Московской области. М., 1987. Деп. В ВИНТИ АН СССР 30.07.1987, № 5395-B87. 19 с.
68. *Никифорова Н.Б.* Суточный ритм цветения некоторых однолетних видов рода *Bromus* L. // Вопросы анэкологии. Материалы к симпозиуму по анэкологии. Пермь / Под ред. В.Ф. Шамурина. Л.: Наука. 1969. С. 36–37.
69. *Новожилова Н.Н.* О завязывании плодов у растений восточного Памира // Экология опыления цветков. Пермь. 1987. С. 103–118.
70. *Новожилова Н.Н.* Суточный ритм цветения высокогорных растений Восточного Памира // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 11. С. 1502–1509.
71. *Онипченко В.Г.* Сезонная динамика фитоценоза альпийской пустоши на северном Кавказе // Бюлл. МОИП. Отдел биол. 1983. Т. 88. № 5. С. 106–114.
72. *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.
73. *Онипченко В.Г., Зернов А.С., Воробьева Ф.М.* Сосудистые растения Тебердинского заповедника (аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников. Вып. 99а / Под ред. И.А. Губанова. М., 2011. 144 с.
74. *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.
75. *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.
76. *Пааль Т.В., Пааль Я.Л.* Структура ценопопуляций брусники *Vaccinium vitis-idaea* L. Таллин: Валгус, 1989. 212 с.
77. *Первухина Н.В.* Проблемы морфологии и биологии цветка. Л.: Наука, 1970. 167 с.
78. *Письякуова В.В.* К вопросу о возникновении соцветий-антодиев у насекомоопыляемых растений // Сов. бот. 1939. № 8. С. 89–99.
79. *Плавильщиков Н.Н.* Определитель насекомых: краткий определитель наиболее распространенных насекомых европейской части России. М.: Топикал, 1994. 544 с.
80. *Полтараус Б.В.* Климат Домбая. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1972. 108 с.

81. Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника, Т. 2. М.: Наука, 1960. С. 72–81.
82. Пономарев А.Н. Некоторые приспособления злаков к опылению ветром // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 1. С. 28–39.
83. Пономарев А.Н. О роли суточной периодичности опыления в симпатрическом видообразовании у злаков // Вопросы антропоэкологии. Матер. к симпозиуму по антропоэкологии. Пермь / Под ред. В.Ф. Шамурина. Л.: Наука. 1969. С. 42–43.
84. Пономарев А.Н. Предмет и некоторые аспекты антропоэкологии // Вопросы антропоэкологии. Матер. к симпозиуму по антропоэкологии. Пермь / Под ред. В.Ф. Шамурина. Л.: Наука. 1969а. С. 43–45.
85. Пономарев А.Н. Цветение и опыление злаков // Ученые записки. Пермский гос. ун-т им. А.М. Горького. 1964. Т. 114. С. 115–179.
86. Пономарев А.Н., Букина А.И. Суточный ритм цветения и опыления злаков // Докл. АН СССР. 1953. Т. 91. № 5. С. 1217–1220.
87. Пономарев А.Н., Демьянова Е.И. Абиотическое опыление // Жизнь растений в 6 т. Т. 5. Ч. 1. М.: Просвещение, 1980. С. 68–73.
88. Пономарев А.Н., Колесник Л.Я. К антропоэкологии некоторых степных подорожников (*Plantago*) // Биол. науки. 1974. № 3. С. 50–56.
89. Пономарев А.Н., Подосенова Т.И. Суточная ритмика цветения и опыления осоковых и ситниковых // Биол. науки. 1974. № 8. С. 58–64.
90. Понятовская В.М., Макаревич В.Н. О фенологических наблюдениях при изучении биологической продуктивности травяных сообществ // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 4. С. 493–497.
91. Русакова М.Б. Антропоэкология степных злаков Забайкалья // Вопросы антропоэкологии. Матер. к симпозиуму по антропоэкологии. Пермь / Под ред. В.Ф. Шамурина. Л.: Наука. 1969. С. 46–48.
92. Руцкий И.А. Краткий очерк развития антропоэкологии. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1980. 132 с.
93. Савченко В.А. Ритм развития и экология цветения костреца туркестанского в условиях Гиссарского высокогорья // Межвуз. сб. тр., Пермский университет. 1987. С. 34–39.
94. Септар Э.Э. К антропоэкологии некоторых видов рода *Hedysarum* L. I. О ритмах цветения копеечников // Биол. науки. 1971. № 11. С. 55–60.

95. *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.
96. *Серебряков А.К.* Почвы Тебердинского государственного заповедника // Тр. Тебердин. гос. запов. 1957. Т. 1. С. 51–84.
97. *Смелов С.П., Морозов А.С.* Динамика запасных углеводов у главнейших луговых злаков по фенофазам // Сов. бот. 1939. № 5. С. 18–30.
98. *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.
99. *Тахтаджян А.Л.* Ботанико-географический очерк Армении // Тр. Бот. ин-та Арман ССССР. Тбилиси–Ереван. Вып. 2. 1941. 180 с.
100. *Туинов Н.А., Гнездилов В.М., Онипченко В.Г.* Насекомые-фитофаги в альпийских фитоценозах: оценка пищевых предпочтений и роли в сообществах // Тр. Теберд. гос. запов. Вып. 21 / Под ред. В.Н. Павлова, В.Г. Онипченко, Т.Г. Елумеевой. 2004. С. 156–169.
101. *Тихомиров В.Н., Нотов А.А., Петухова Л.В., Глазунова К.П.* Род Манжетка // Биол. Флора Моск. обл. / Под ред. В.Н. Павлова, В.Н. Тихомирова. 1980. Вып. 10. С. 83–57.
102. *Тихонова В.Л.* Горец змеиный // Биол. Флора Моск. обл. / Под ред. Т.А. Работнова. 1975. Вып. 2. С. 29–136.
103. *Токунова А.* К морфологии, биологии и экологии *Festuca varia* Haenke // Бот. журн. 1938. Т. 23. № 3. С. 219–230.
104. *Тумаджанов И.И.* Горно-луговые ландшафты Тебердинского заповедника // Тр. Тбил. Ботан. ин-та. 1953. Т. 15. С. 251–284.
105. *Тушинский Г.К.* Геоморфологический очерк Тебердинского заповедника // Тр. Тебердин. гос. запов. 1957. Т. 1. С. 3–49.
106. *Фегри К., ван дер Пэйл Л.* Основы экологии опыления / Под ред. А.П. Меликяна. М.: Мир, 1982. 379 с.
107. *Федоров А.А.* Альпийские ковры Кавказа и их происхождение // Изв. Арман ССССР. 1942. Вып. 4. № 9–10. С. 20–24.
108. *Федоров А.А.* Околоснежная растительность горы Арагац (Алагез) в Армении // Сов. бот. 1945. Т. XIII. № 4. С. 13–23.

109. *Федоров А.А., Артюшенко З.Т.* Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. М.: Наука, 1979. 296 с.
110. *Федоров А.А., Артюшенко З.Т.* Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л.: Наука, 1975. 352 с.
111. *Флора СССР. Т. 2.* Л.: Изд-во АН СССР, 1934. 779 с.
112. *Флора СССР. Т. 4.* Л.: Изд-во АН СССР, 1935. 761 с.
113. *Флора СССР. Т. 5.* Л.: Изд-во АН СССР, 1936. 763 с.
114. *Флора СССР. Т. 6.* Л.: Изд-во АН СССР, 1936. 957 с.
115. *Флора СССР. Т. 9.* Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 544 с.
116. *Флора СССР. Т. 10.* Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 676 с.
117. *Флора СССР. Т. 11.* Л.: Изд-во АН СССР, 1945. 433 с.
118. *Флора СССР. Т. 13.* Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 589 с.
119. *Флора СССР. Т. 14.* Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 792 с.
120. *Флора СССР. Т. 15.* Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 743 с.
121. *Флора СССР. Т. 16.* Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 648 с.
122. *Флора СССР. Т. 18.* Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 800 с.
123. *Флора СССР. Т. 19.* Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 752 с.
124. *Флора СССР. Т. 20.* Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 556 с.
125. *Флора СССР. Т. 21.* Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 704 с.
126. *Флора СССР. Т. 22.* Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 861 с.
127. *Флора СССР. Т. 24.* Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 502 с.
128. *Флора СССР. Т. 23.* Л.: Изд-во АН СССР, 1958. 776 с.
129. *Флора СССР. Т. 25.* Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 630 с.
130. *Флора СССР. Т. 30.* Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 732 с.
131. *Флора СССР. Т. 26.* Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 939 с.
132. *Флора СССР. Т. 28.* Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 654 с.
133. *Флора СССР. Т. 29.* Л.: Изд-во АН СССР, 1964. 800 с.
134. *Ходачек Е.А.* К вопросу об опылении растений тундровой зоны (западный Таймыр) // Биогеоценозы Таймырской тундры. Л.: Наука, 1980. С. 105–117.

135. *Ходачек Е.А.* Семенная продуктивность растений западного Таймыра // Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978. С. 20–40.
136. *Чернов Ю.И.* Антофильные насекомые в подзоне типичных тундр западного Таймыра и их роль в опылении растений // Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л.: Наука, 1978. С. 264–290.
137. *Шамурин В.* О суточном ритме и экологии цветения некоторых арктических растений // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 8. С. 1183–1191.
138. *Шамурин В.Ф.* Сезонный ритм и экология цветения тундровых сообществ на севере Якутии // Приспособления растений Арктики к условиям среды. Л., 1966. С. 5–125.
139. *Шифферс Е.В.* Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 400 с.
140. *Ackerman J.D.* Abiotic pollen and pollination: ecological, functional, and evolutionary perspectives // *Plant Systematic Evolution*. 2000. № 222. P. 167–185.
141. *Amarasekare P.* Spatial dynamics of mutualistic interactions // *Journal of Animal Ecology*. 2004. V. 73. P. 128–142.
142. *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.
143. *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.
144. *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.
145. *Braun-Blanquet J.* Die Schneebodengeseellschaften (Klasse der Salicetea herbaceae) // *Fragmenta Phytosociologica Raetica 1. SIGMA Communications*. Chur, 1975. B. 195/196. P. 42–71.
146. *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.
147. *Connor H.E.* Reproductive biology in the Grasses // *Int. Grass Symp.* 1986. Ch. 12. P. 117–132.
148. *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.

149. *Dafni A.* Pollination Ecology. A practical approach. Oxford Univ. Press, 1992. V. 1. 250 p.
150. *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.
151. *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.
152. *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.
153. *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.
154. *Friedman J., Harder L.D.* Inflorescence architecture and wind pollination in six grass species // *Functional Ecol.* 2004. V. 18. № 6. P. 851–860.
155. *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.
156. *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.
157. *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.
158. *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.
159. *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.
160. *Linder H.P., Ferguson I.K.* On the pollen morphology and phylogeny of the Restionales and Poales // *Grana.* 1985. V. 24. P. 65–76.
161. *Linder H.P., Midgley J.* Anemophilous plants select pollen from their own species from the air // *Oecologia.* 1996. V. 108. P. 85–87.
162. *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.

163. *Malo J.E.* Modeling unimodal flowering phenology with exponential sine equations // *Functional Ecol.* 2002. V. 16. P. 413–418.
164. *Moeller D.A.* Facilitative interactions among plants via shared pollinators // *Ecology.* 2004. V. 85. № 12. P. 3289–3301.
165. *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.
166. *Neal P.R., Anderson G.J.* Does the “old bag” make a good “wind bag”? comparison of four fabrics commonly used as exclusion bags in studies of pollination and reproductive biology // *Annals of Botany.* V. 93. № 5. P. 603–607.
167. *Niklas K.* Wind pollination—a study in controlled chaos // *American Scientist.* 1985a. V. 73. P. 462–470.
168. *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.
169. *Niklas K.J.* The aerodynamics of wind pollination // *The botanical review.* 1985. V. 51. № 3. P. 328–386.
170. *Onipchenko V.G.* Alpine Ecosystems in the Northwest Caucasus // *Series: Geobotany.* V. 29. 2004. 410 p.
171. *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.
172. *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.
173. *Real L.* *Pollination biology.* New York: Academic Press, 1983. P. 338.
174. *Regal P.* Pollination by wind and animals: ecology of geographic patterns // *Annual Review of Ecol. and Systematics.* 1982. V. 13. P. 497–524.
175. *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.
176. *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.

177. *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.
178. *Vogel S.* Progress in Botany F. Special Topics. I. Floral Ecology / Ed. H. Ellenberg Springer-Verlag, 1981. V. 43. P. 310–343.
179. *Walter H., Harnickell E., Mueller-Dombois D.* Klimadiagramm — Karten. Stuttgart: Gustav Fischer, 1975. 36 p.
180. *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.

ИНТЕРНЕТ ИСТОЧНИКИ ФОТОГРАФИЙ

1. *Комаров Е.* *Androsace albana* Steven (семейство Primulaceae). Проломник албанский. Цветущее растение. Республика Карачаево-Черкесия, Домбай, гора Мусса-Ачитара, 2800 м н.у.м. 04.07.2011. [Электронный ресурс] / 2011. Режим доступа: http://www.plantarium.ru/dat/plants/8/872/98872_c76aa20c.jpg, свободный. Загл. с экрана.
2. *Godayol P.E.* *Erigeron alpi* (*Erigeron alpinus*). Carlit (Cerdanya) 06/04 [Электронный ресурс] / 2004. Режим доступа: <http://telefonica.net/web2/pereespinet/FOTOSFLORS/Erigeron%20alpinus.JPG>, свободный. Загл. с экрана.
3. *Kruk J., Szymańska R.* [Электронный ресурс] / 2008. Режим доступа: http://www.atlas-roslin.pl/gatunki/Plantago_atrata.htm, свободный. Загл. с экрана.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1. Диаграммы цветения растений
в сообществах с указанием
окраски цветка

Вид	Июнь					Июль								Август										
	17	20	23	26	29	2	5	8	11	14	17	20	23	26	29	2	5	8	11	14	17	20	23	26
<i>Anemone speciosa</i>		Ж	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж													
<i>Campanula tridentata</i>						К	К	К	К	К	К													
<i>Carum caucasicum</i>								С	С	С	С	С	С	С	С	С	С	С	С	С	С	С	С	С
<i>Eritrichium caucasicum</i>					К	К	К	К	К	К	К	К												
<i>Euphrasia ossica</i>																		С	С	С	С	С	С	С
<i>Gentiana pyrenaica</i>				К	К	К	К	К	К	К	К	К												
<i>Gentiana verna</i>				Ж	Ж																			
<i>Minuartia circassica</i>																								
<i>Oxytropis kubanensis</i>												Ж	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж
<i>Pedicularis caucasica</i>						К	К	К	К	К	К													
<i>Pedicularis comosa</i>								Ж	Ж	Ж	Ж	Ж												
<i>Potentilla gelida</i>																								
<i>Primula algida</i>					К	К	К	К	К	К	К	К												
<i>Taraxacum porphirathum</i>												К	К	К	К	К	К	К	К	К	К	К	К	К
<i>Trifolium polyphyllum</i>												С	С	С	С	С	С	С	С	С	С	С	С	С
<i>Veronica gentianoides</i>												К	К	К	К	К	К	К	К	К	К	К	К	К

Рис. 12. Диаграмма цветения верхнего участка альпийских лишайниковых пустошей (АЛП_{верх}). Красным указана антоциановая окраска венчика, желтым — желтая, серым — белая. Виды, названия которых выделенные серым фоном не участвовали в расчете длительности цветения популяций, ввиду того, что этот вид либо уже цвел к началу наблюдений, либо еще не отцвел к концу наблюдений.

Вид	Июнь					Июль									Август									
	17	20	23	26	29	2	5	8	11	14	17	20	23	26	29	2	5	8	11	14	17	20	23	26
<i>Aethopappus caucasicus</i>																								
<i>Anemone speciosa</i>																								
<i>Anthemis cretica</i>																								
<i>Anthemis marshalliana</i>																								
<i>Anthyllus vulneraria</i>																								
<i>Arenaria lychnidea</i>																								
<i>Campanula collina</i>																								
<i>Campanula tridentata</i>																								
<i>Carum caucasicum</i>																								
<i>Erigeron alpinus</i>																								
<i>Eritrichium caucasicum</i>																								
<i>Euphrasia ossica</i>																								
<i>Gentiana pyrenaica</i>																								
<i>Gentiana verna</i>																								
<i>Lloydia serotina</i>																								
<i>Minuartia circassica</i>																								
<i>Oxytropis kubanensis</i>																								
<i>Pedicularis comosa</i>																								
<i>Polygonum bistorta</i>																								
<i>Potentilla gelida</i>																								
<i>Primula algida</i>																								
<i>Primula ruprechtii</i>																								
<i>Ranunculus oreophilus</i>																								
<i>Scabiosa caucasica</i>																								
<i>Scorzonera cana</i>																								
<i>Taraxacum confusum</i>																								
<i>Trifolium polyphyllum</i>																								
<i>Vaccinium vitis-idea</i>																								
<i>Veronica gentianoides</i>																								
<i>Viola altaica</i>																								

Рис. 13. Диаграмма цветения нижнего участка альпийских лишайниковых пустошей (АЛП_{низ}). Красным указана антоциановая окраска венчика, желтым — желтая, серым — белая. Виды, названия которых выделенные серым фоном не участвовали в расчете длительности цветения популяций, ввиду того, что этот вид либо уже цвел к началу наблюдений, либо еще не отцвел к концу наблюдений.

Вид	Июнь					Июль									Август										
	17	20	23	26	29	2	5	8	11	14	17	20	23	26	29	2	5	8	11	14	17	20	23	26	
<i>Anemone speciosa</i>		■	■	■	■	■	■																		
<i>Anthemis cretica</i>																									
<i>Anthemis marshalliana</i>														■	■	■	■	■	■						
<i>Arenaria lychnidea</i>														■											
<i>Campanula collina</i>																■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Campanula tridentata</i>							■	■	■	■	■	■													
<i>Carum caucasicum</i>																									
<i>Cerastium purpurascens</i>																									
<i>Erigeron caucasicus</i>												■	■	■	■	■	■								
<i>Fritillaria collina</i>		■	■	■																					
<i>Galium verum</i>																■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Gentiana pyrenaica</i>		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■									
<i>Hedysarum caucasicum</i>																									
<i>Hieracium laevigatum</i>																									
<i>Hypericum linaroides</i>																									
<i>Leontodon hispidus</i>																									
<i>Minuartia aizoides</i>																									
<i>Minuartia circassica</i>																									
<i>Minuartia recurva</i>																									
<i>Myosotis alpestris</i>							■	■	■	■	■	■	■	■	■										
<i>Ranunculus oreophilus</i>				■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■											
<i>Scorzonera cana</i>																									
<i>Sempervivum caucasicum</i>																									
<i>Taraxacum confusum</i>																									
<i>Veronica gentianoides</i>							■	■	■	■	■	■	■	■											
<i>Viola altaica</i>		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■											

Рис. 14. Диаграмма цветения верхнего участка пестроовсянищевых лугов (ПЛ_{верх}). Красным указана антоциановая окраска венчика, желтым — желтая, серым — белая. Виды, названия которых выделенные серым фоном не участвовали в расчете длительности цветения популяций, ввиду того, что этот вид либо уже цвел к началу наблюдений, либо еще не отцвел к концу наблюдений.

Вид	Июнь					Июль					Август														
	17	20	23	26	29	2	5	8	11	14	17	20	23	26	29	2	5	8	11	14	17	20	23	26	
<i>Anthemis cretica</i>																									
<i>Bupleurum falcatum</i>																									
<i>Campanula collina</i>																									
<i>Campanula tridentata</i>																									
<i>Carum caucasicum</i>																									
<i>Cerastium purpurascens</i>																									
<i>Chaerophyllum roseum</i>																									
<i>Erigeron caucasicus</i>																									
<i>Fritillaria collina</i>																									
<i>Galium verum</i>																									
<i>Gentiana pyrenaica</i>																									
<i>Geranium gymnocaulon</i>																									
<i>Hedysarum caucasicum</i>																									
<i>Leontodon hispidus</i>																									
<i>Matricaria caucasica</i>																									
<i>Minuartia aizoides</i>																									
<i>Minuartia circassica</i>																									
<i>Minuartia recurva</i>																									
<i>Ranunculus oreophilus</i>																									
<i>Scorzonera cana</i>																									
<i>Senecio kolinatianus</i>																									
<i>Sibbaldia procumbens</i>																									
<i>Taraxacum confisum</i>																									
<i>Veronica gentianoides</i>																									
<i>Viola altaica</i>																									

Рис. 15. Диаграмма цветения нижнего участка пестровоснянцевых лугов (ПЛ_{низ}). Красным указана антоциановая окраска венчика, желтым — желтая, серым — белая. Виды, названия которых выделенные серым фоном не участвовали в расчете длительности цветения популяций, ввиду того, что этот вид либо уже цвел к началу наблюдений, либо еще не отцвел к концу наблюдений.

Вид	Июнь					Июль									Август									
	17	20	23	26	29	2	5	8	11	14	17	20	23	26	29	2	5	8	11	14	17	20	23	26
<i>Anthemis cretica</i>																								
<i>Campanula tridentata</i>											■	■	■	■	■									
<i>Carum meifolium</i>																								
<i>Gagea fistulosa</i>			■	■	■																			
<i>Gentiana pyrenaica</i>											■	■	■	■	■	■								
<i>Geranium gymnocaulon</i>											■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■		
<i>Matricaria caucasica</i>																								
<i>Minuartia aizoides</i>																								
<i>Pedicularis condensata</i>							■	■	■	■														
<i>Pedicularis nordmanniana</i>											■	■	■	■	■									
<i>Scorzonera cana</i>																						■		
<i>Sibbaldia procumbens</i>						■	■																	
<i>Silene vulgaris</i>																								
<i>Veronica gentianoides</i>											■	■	■	■	■									

Рис. 16. Диаграмма цветения верхнего участка гераниево-копеечниковых лугов (ГКЛ_{верх}). Красным указана антоциановая окраска венчика, желтым — желтая, серым — белая. Виды, названия которых выделенные серым фоном не участвовали в расчете длительности цветения популяций, ввиду того, что этот вид либо уже цвел к началу наблюдений, либо еще не отцвел к концу наблюдений.

Вид	Июнь					Июль									Август										
	17	20	23	26	29	2	5	8	11	14	17	20	23	26	29	2	5	8	11	14	17	20	23	26	
<i>Anthemis cretica</i>																									
<i>Campanula collina</i>																									
<i>Campanula tridentata</i>																									
<i>Carum meifolium</i>																									
<i>Erigeron caucasicus</i>																									
<i>Euphrasia ossica</i>																									
<i>Galium verum</i>																									
<i>Gentiana pyrenaica</i>																									
<i>Geranium gymnocaulon</i>																									
<i>Hedysarum caucasicum</i>																									
<i>Leontodon hispidus</i>																									
<i>Matricaria caucasica</i>																									
<i>Minuartia aizoides</i>																									
<i>Minuartia recurva</i>																									
<i>Pedicularis comosa</i>																									
<i>Pedicularis condensata</i>																									
<i>Ranunculus oreophilus</i>																									
<i>Scorzonera cana</i>																									
<i>Sibbaldia procumbens</i>																									
<i>Veronica gentianoides</i>																									

Рис. 17. Диаграмма цветения нижнего участка гераниево-копеечниковых лугов (ГКЛ_{низ}). Красным указана антоциановая окраска венчика, желтым — желтая, серым — белая. Виды, названия которых выделенные серым фоном не участвовали в расчете длительности цветения популяций, ввиду того, что этот вид либо уже цвел к началу наблюдений, либо еще не отцвел к концу наблюдений.

Вид	Июнь					Июль									Август										
	17	20	23	26	29	2	5	8	11	14	17	20	23	26	29	2	5	8	11	14	17	20	23	26	
<i>Carum meifolium</i>																									
<i>Gagea fistulosa</i>							Ж																		
<i>Minuartia aizoides</i>																									
<i>Minuartia recurva</i>																									
<i>Pedicularis nordmanniana</i>																									
<i>Sibbaldia procumbens</i>										Ж	Ж														
<i>Taraxacum stevenii</i>												Ж	Ж	Ж											
<i>Potentilla verna</i>									Ж	Ж	Ж	Ж													

Рис. 18. Диаграмма цветения верхнего участка альпийских ковров (АК_{верх}). Красным указана антоциановая окраска венчика, желтым — желтая, серым — белая. Виды, названия которых выделены серым фоном не участвовали в расчете длительности цветения популяций, ввиду того, что этот вид либо уже цвел к началу наблюдений, либо еще не отцвел к концу наблюдений.

Вид	Июнь					Июль									Август									
	17	20	23	26	29	2	5	8	11	14	17	20	23	26	29	2	5	8	11	14	17	20	23	26
<i>Corydalis conorchiza</i>																								
<i>Pedicularis nordmanniana</i>																								
<i>Potentilla crantzii</i>																								
<i>Sibbaldia procumbens</i>																								
<i>Taraxacum stevenii</i>																								

Рис. 19. Диаграмма цветения нижнего участка альпийских ковров (АК_{низ}). Красным указана антоциановая окраска венчика, желтым — желтая, серым — белая. Виды, названия которых выделенные серым фоном не участвовали в расчете длительности цветения популяций, ввиду того, что этот вид либо уже цвел к началу наблюдений, либо еще не отцвел к концу наблюдений.

ПРИЛОЖЕНИЕ 2. Ритмика цветения
ветроопыляемых
растений

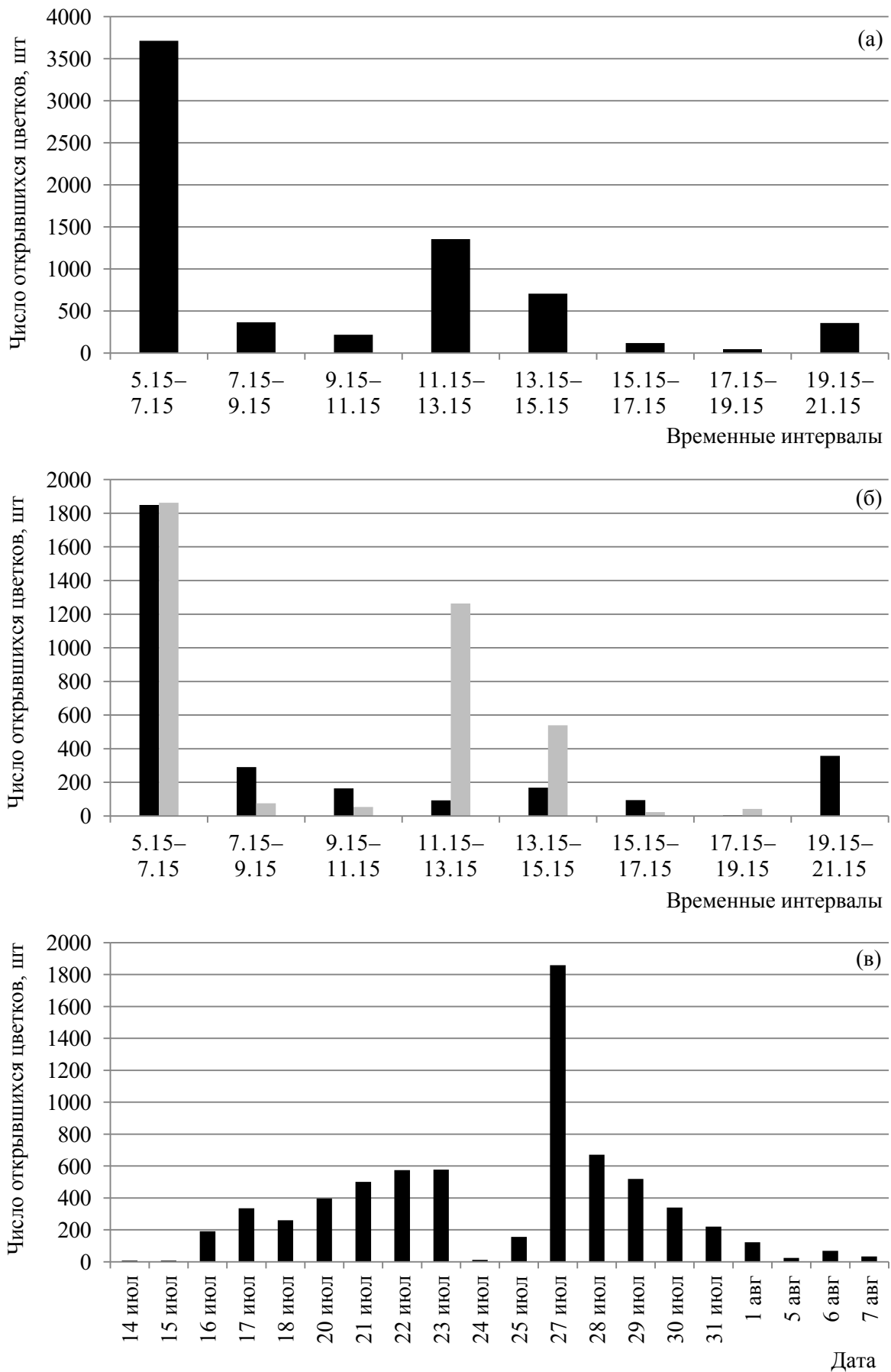


Рис. 20. Ритмика цветения *Anthoxanthum odoratum* в 2004 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (■) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

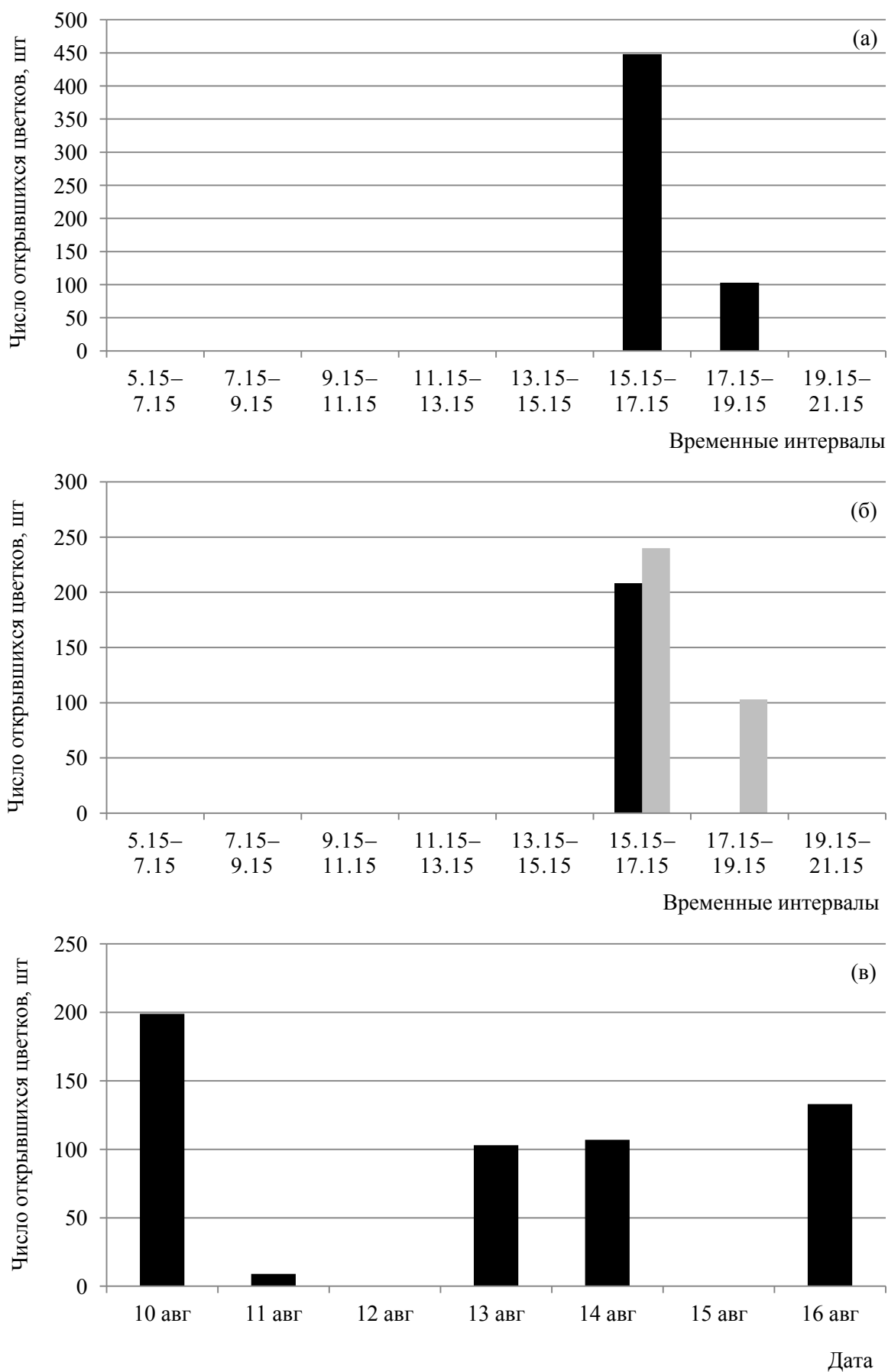


Рис. 21. Ритмика цветения *Bromus variegatus* в 2004 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (■) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

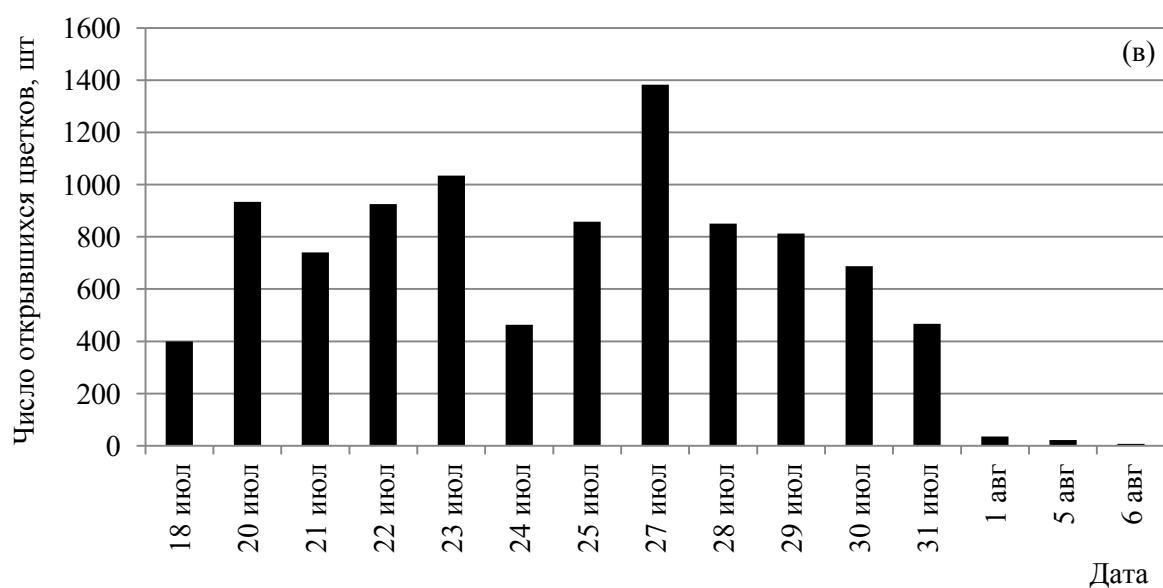
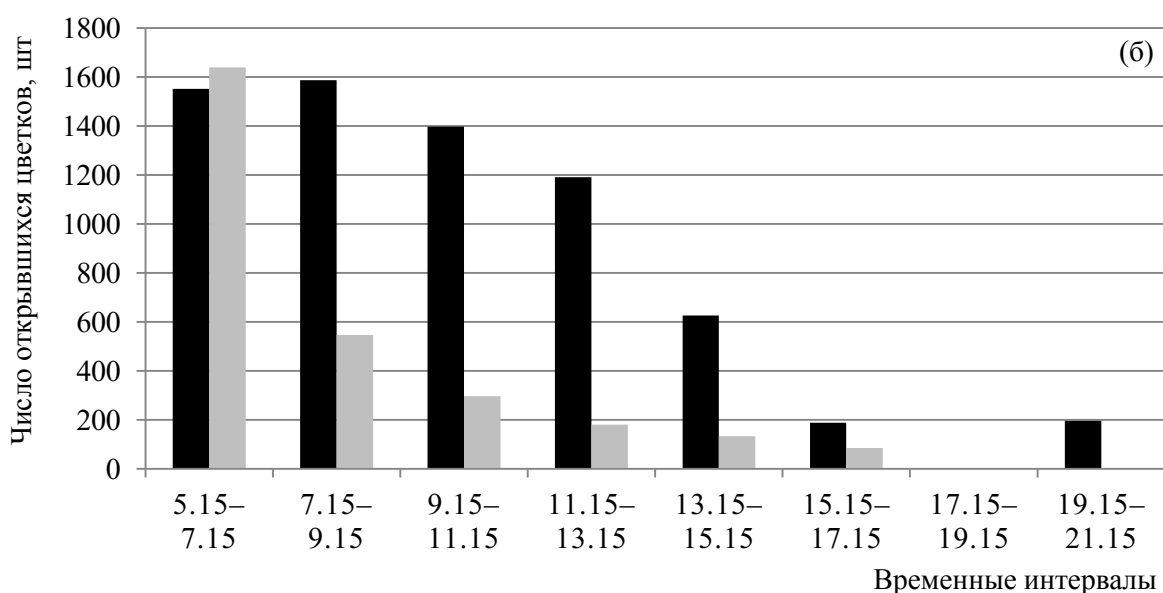
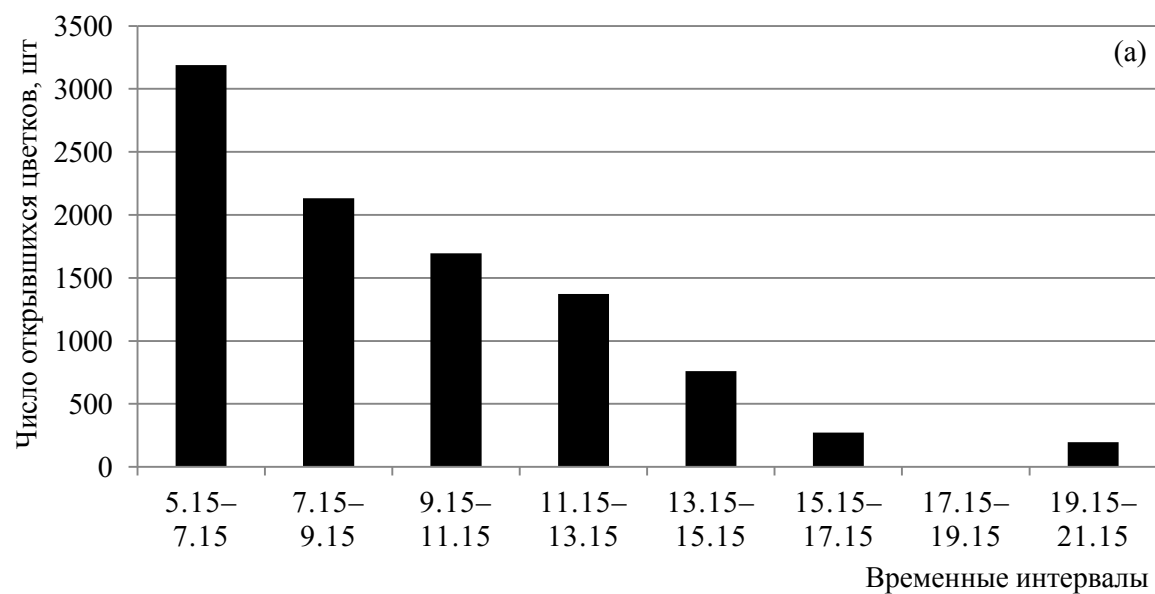


Рис. 22. Ритмика цветения *Catabrosella variegata* в 2004 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (■) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

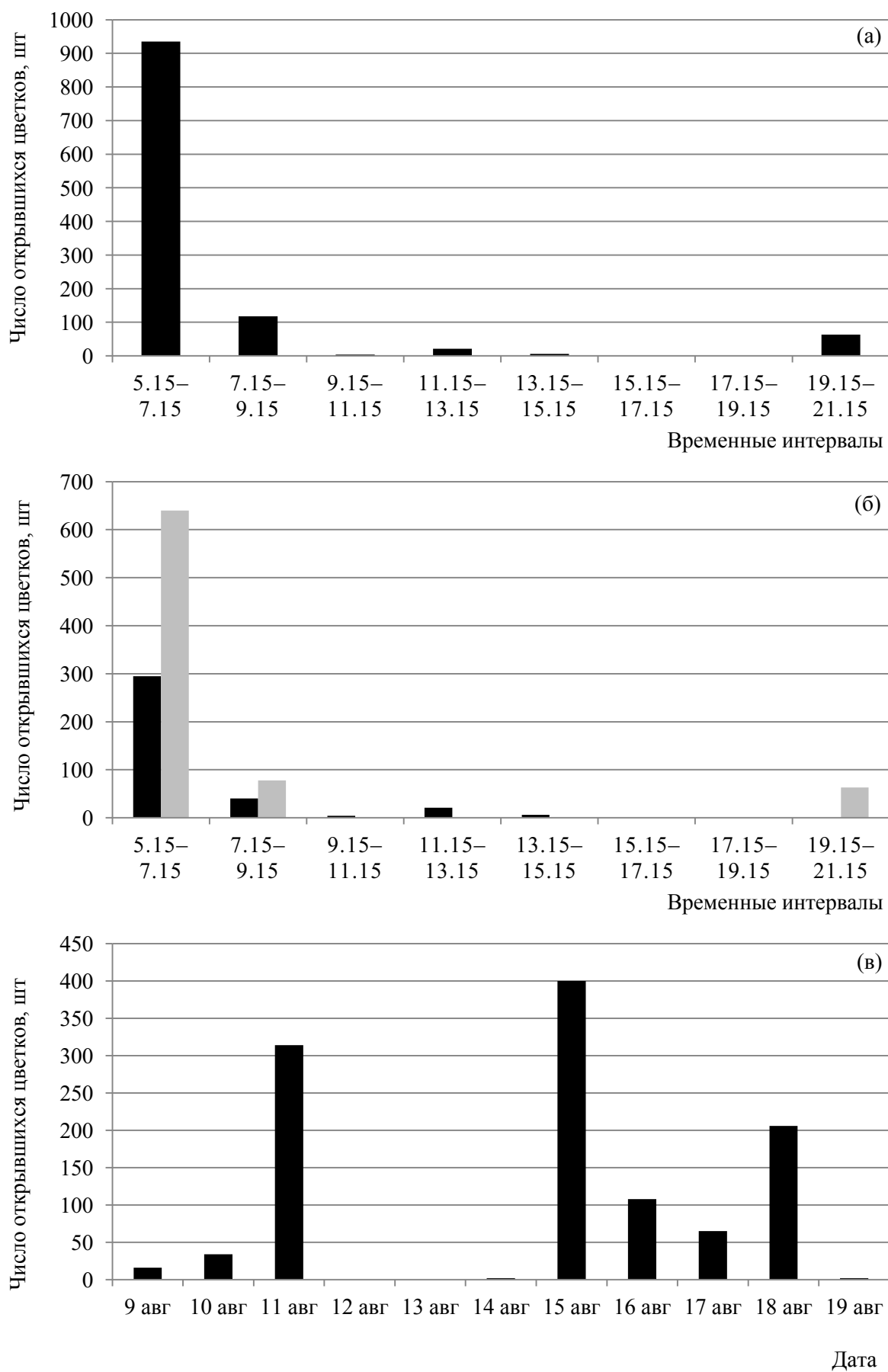


Рис. 23. Ритмика цветения *Festuca brunnescens* в 2004 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (■) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

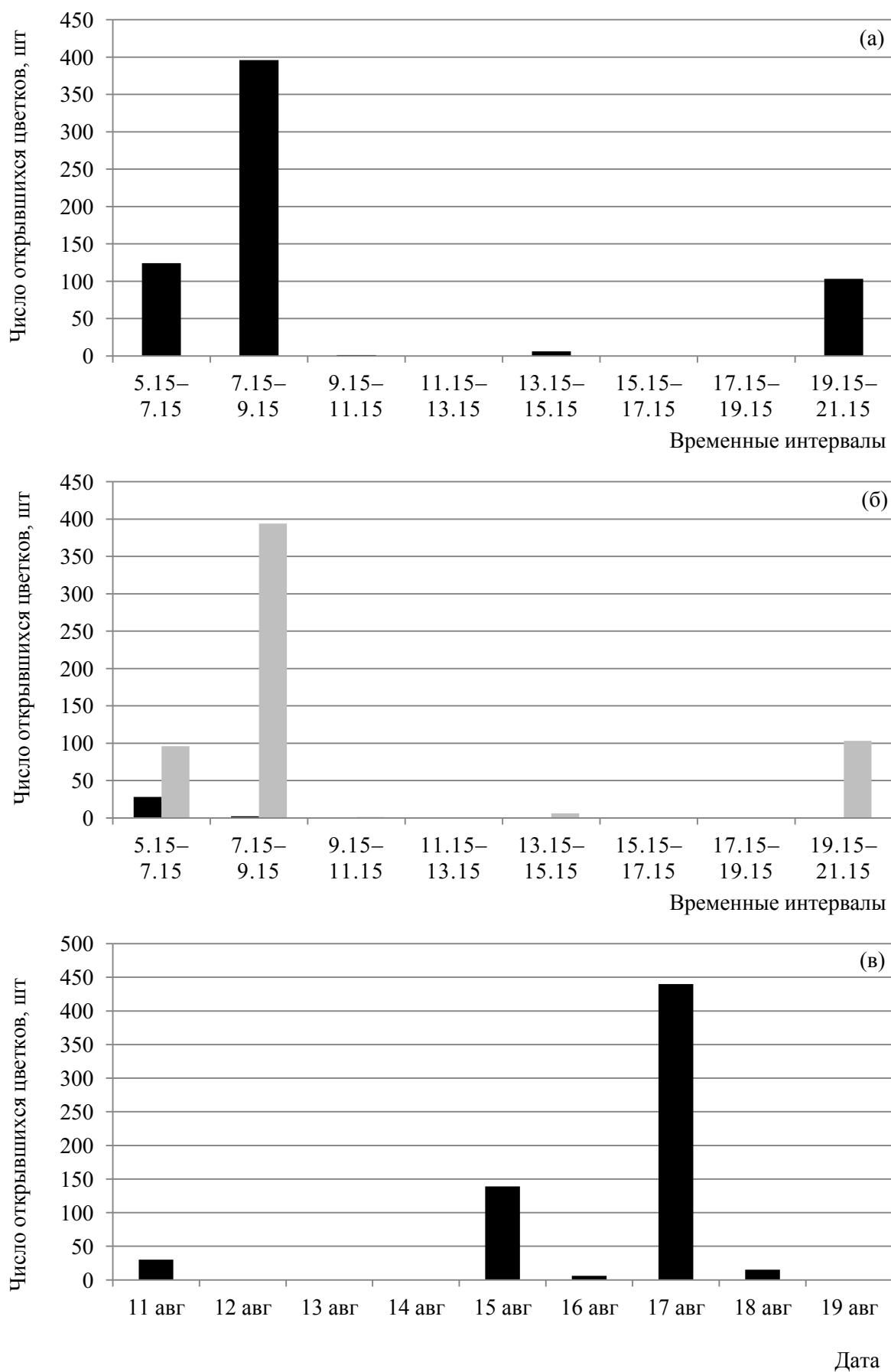


Рис. 24. Ритмика цветения *Festuca ovina* в 2004 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (■) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

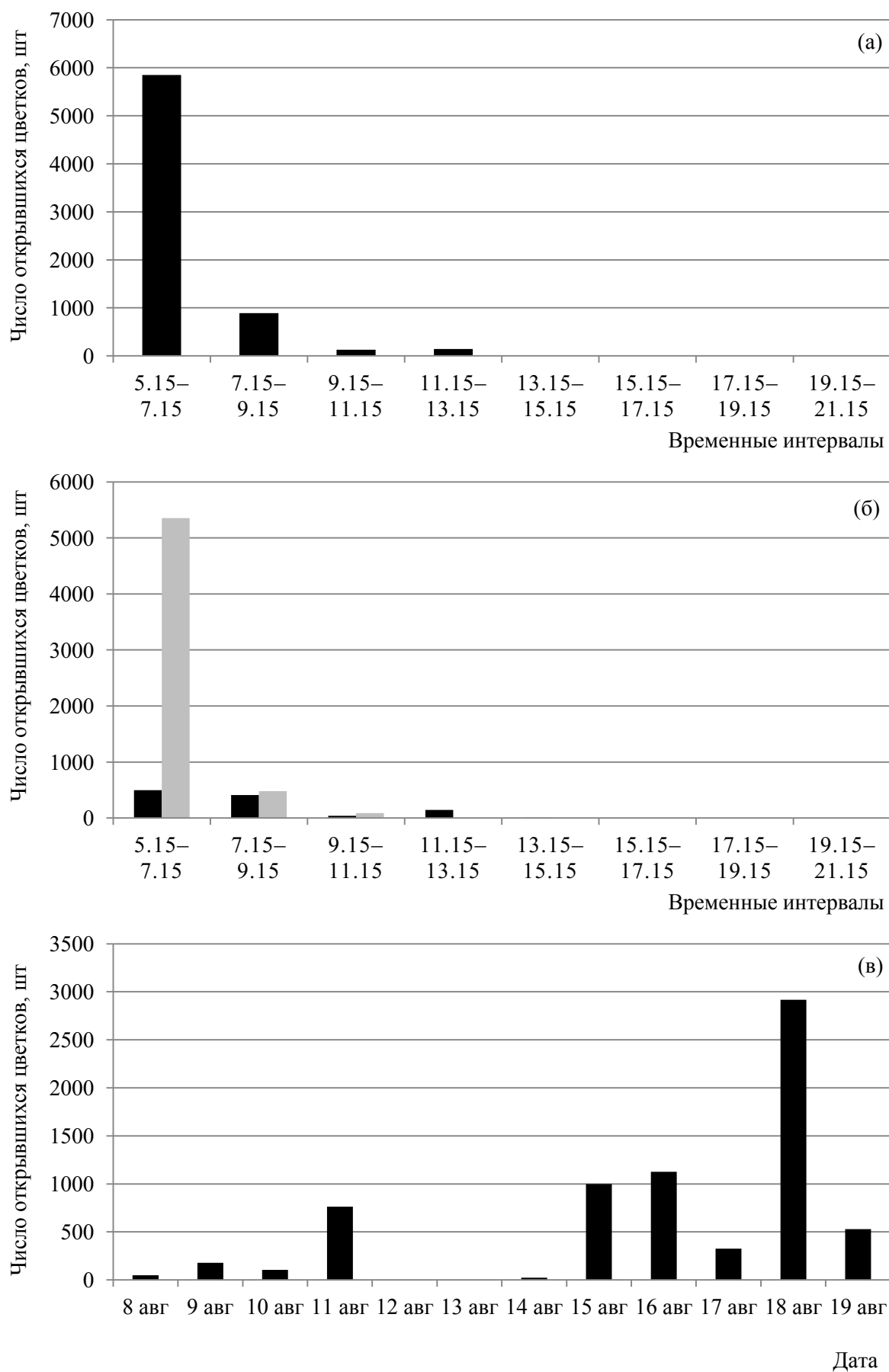


Рис. 25. Ритмика цветения *Festuca varia* в 2004 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (■) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

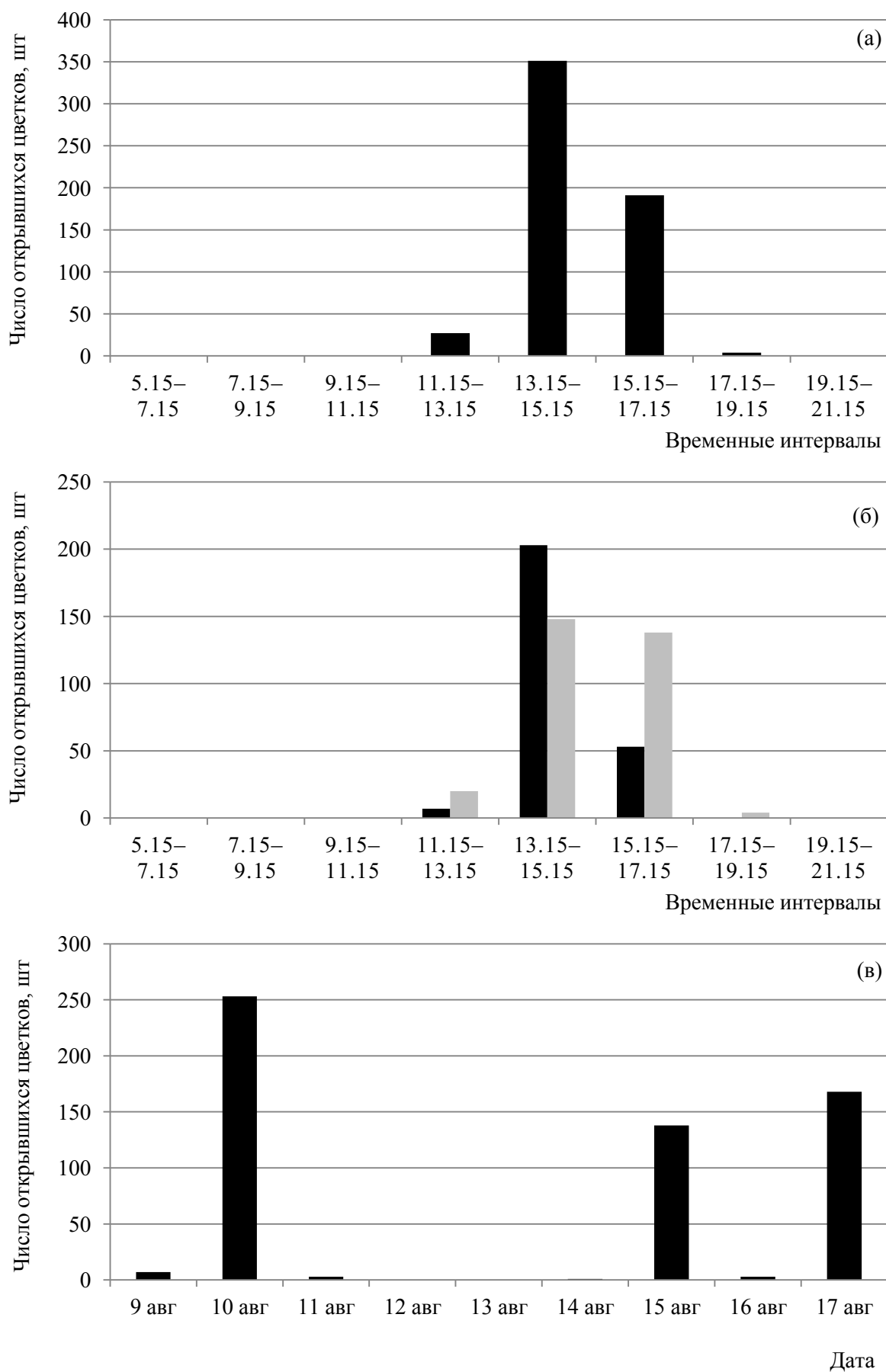


Рис. 26. Ритмика цветения *Helictotrichon versicolor* в 2004 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (■) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

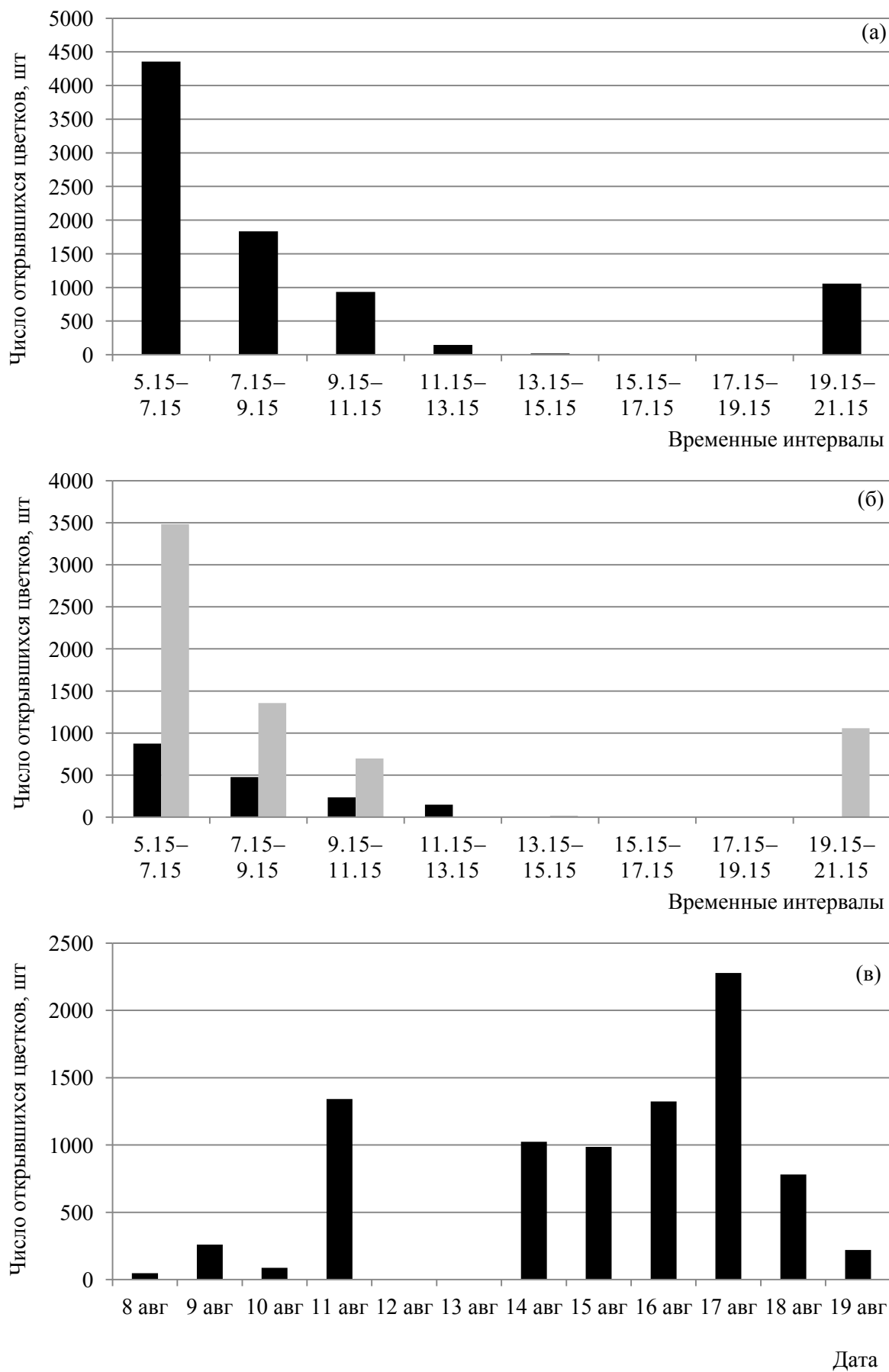


Рис. 27. Ритмика цветения *Phleum alpinum* в 2004 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (■) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

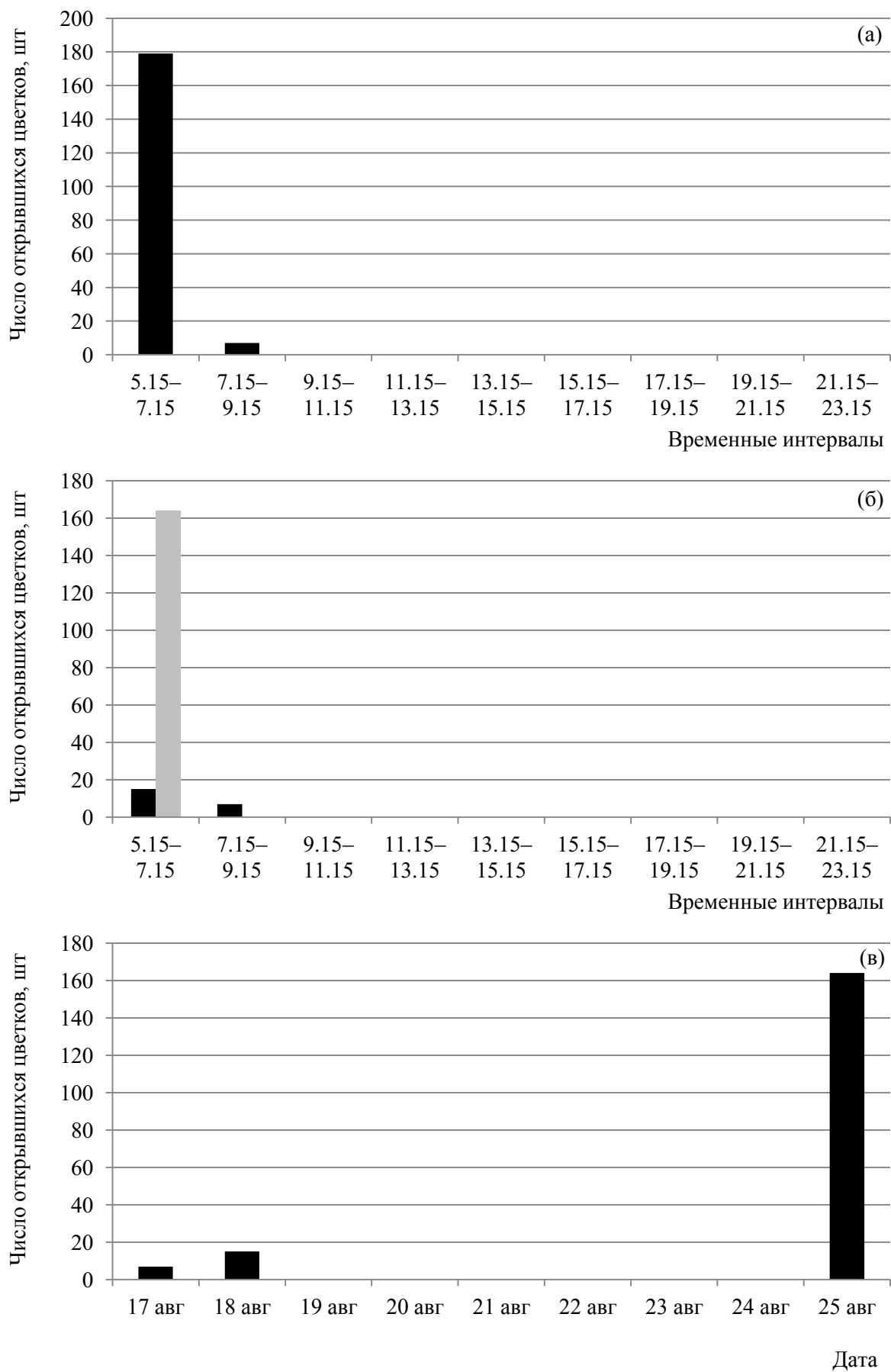


Рис. 28. Ритмика цветения *Agrostis vinealis* в 2005 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (■) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

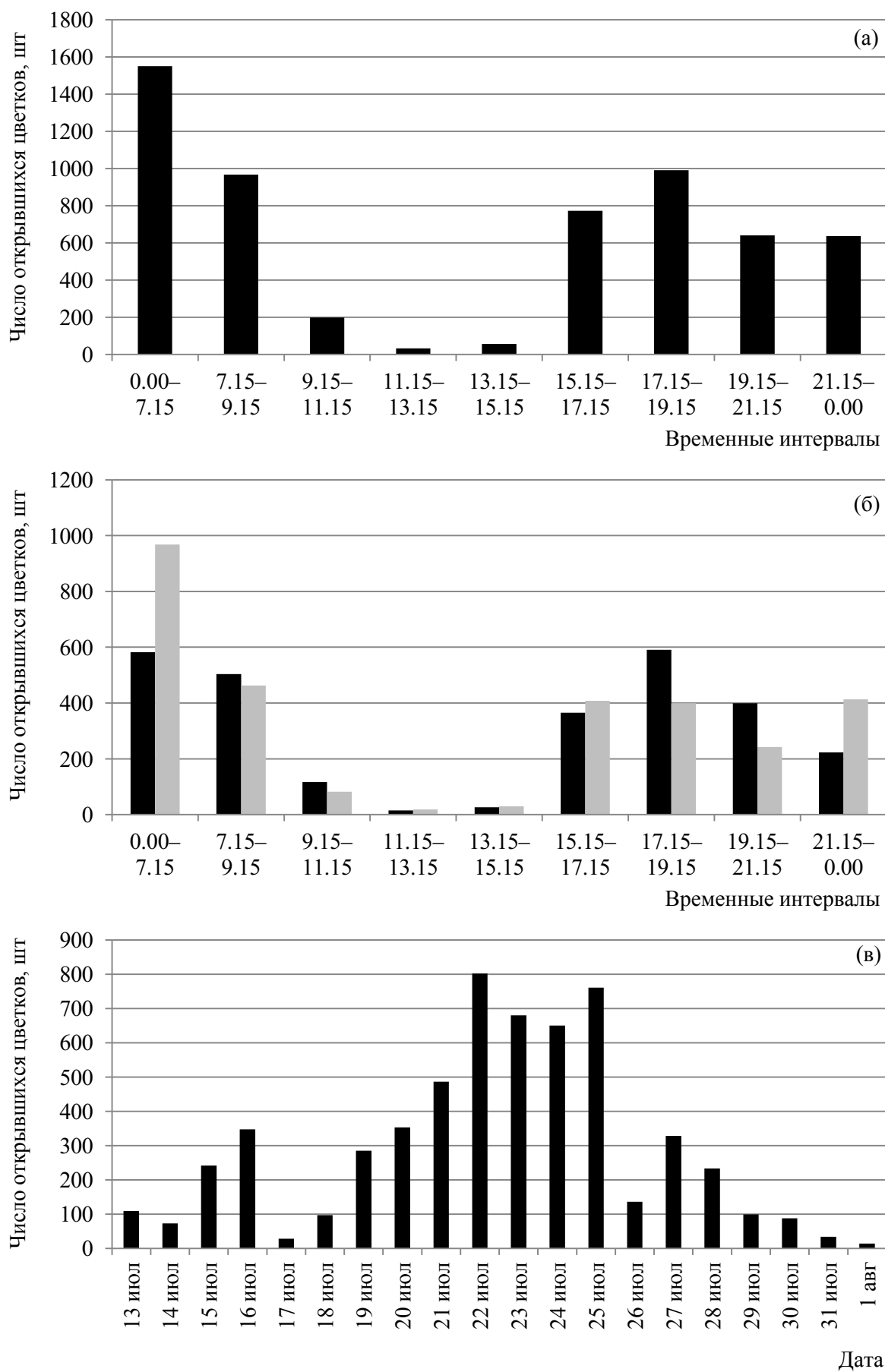


Рис. 29. Ритмика цветения *Anthoxanthum odoratum* в 2005 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (▒) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

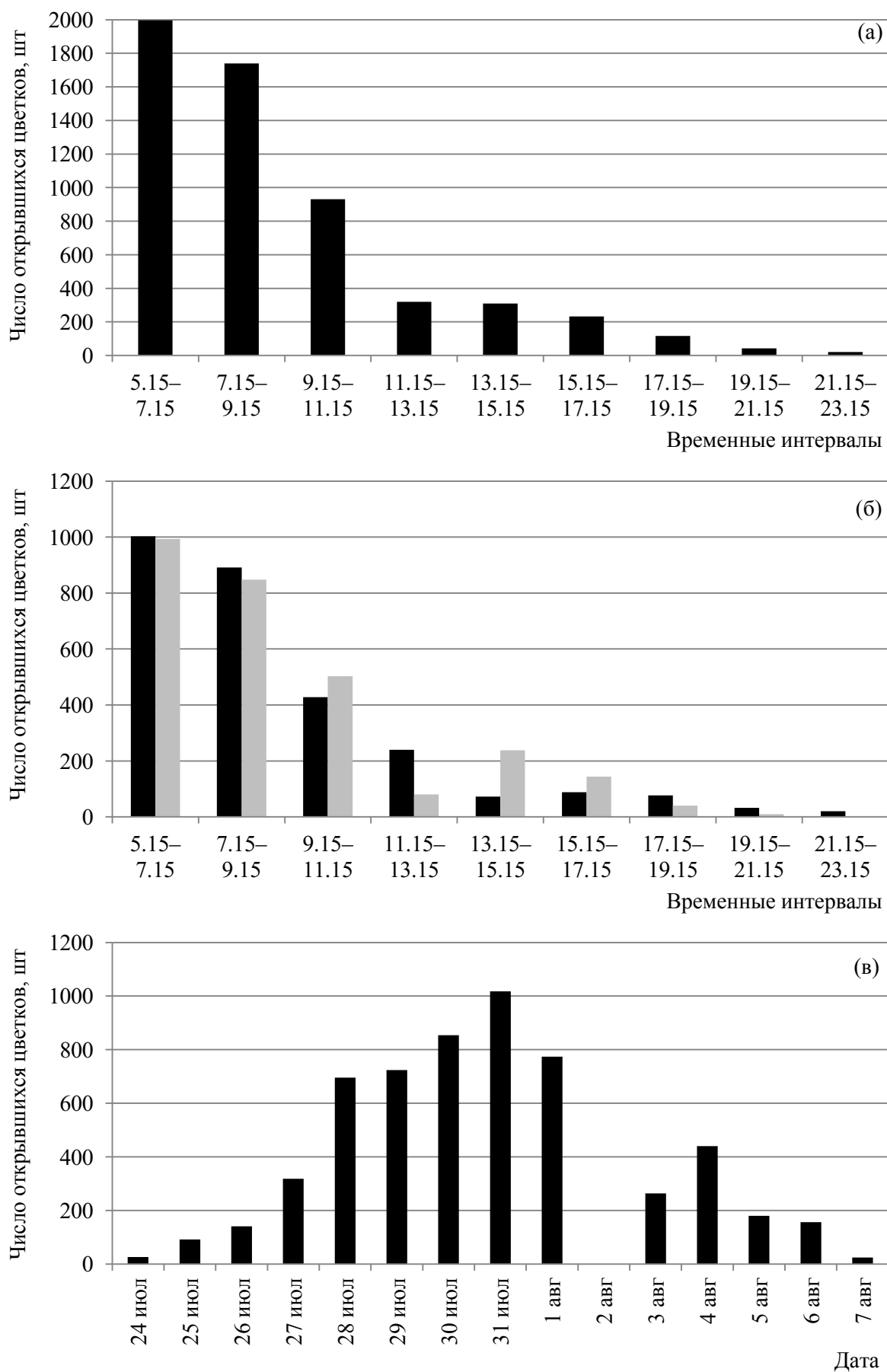


Рис. 30. Ритмика цветения *Catabrosella variegata* в 2005 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (■) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

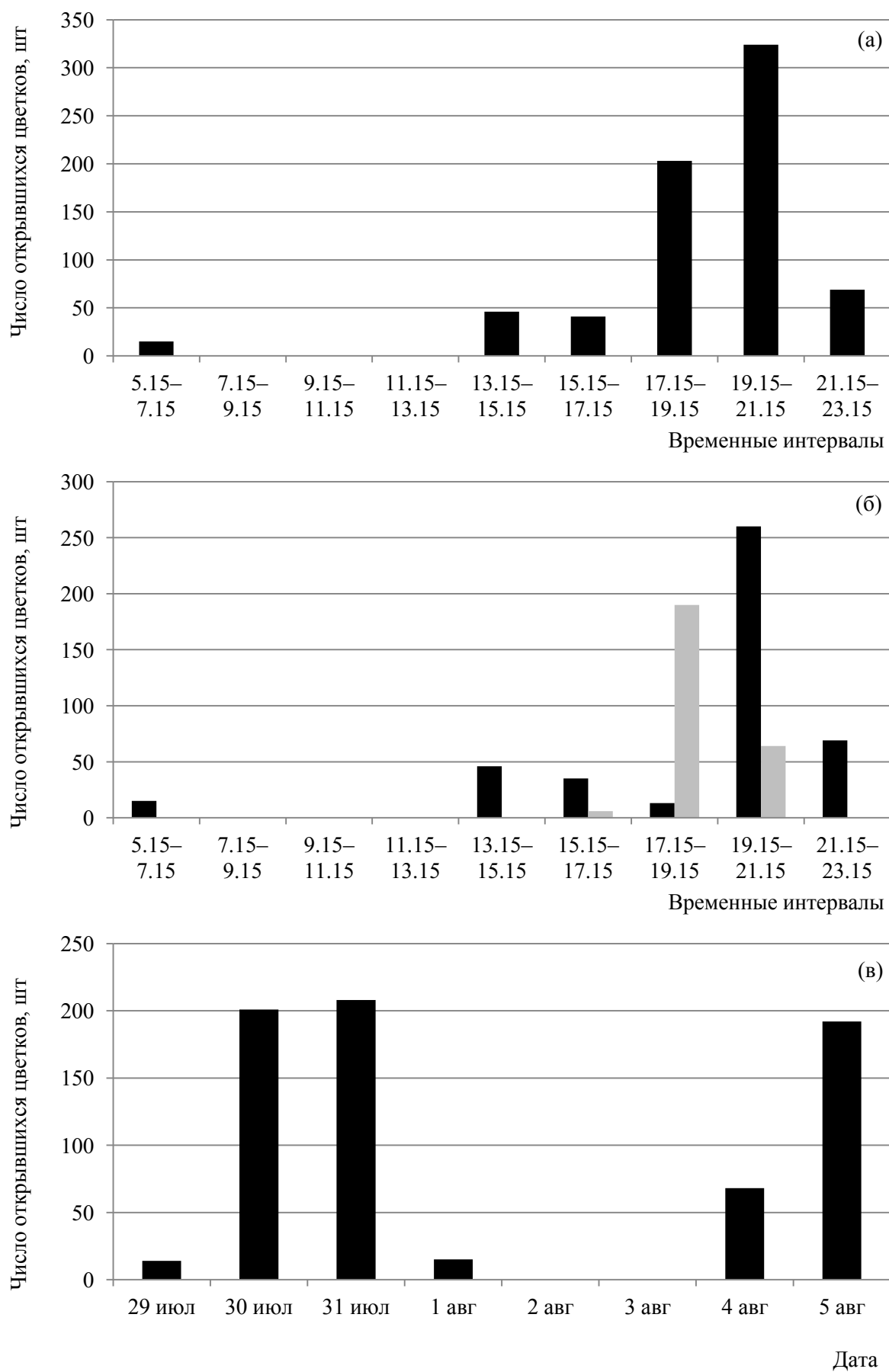


Рис. 31. Ритмика цветения *Bromus variegatus* в 2005 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (■) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

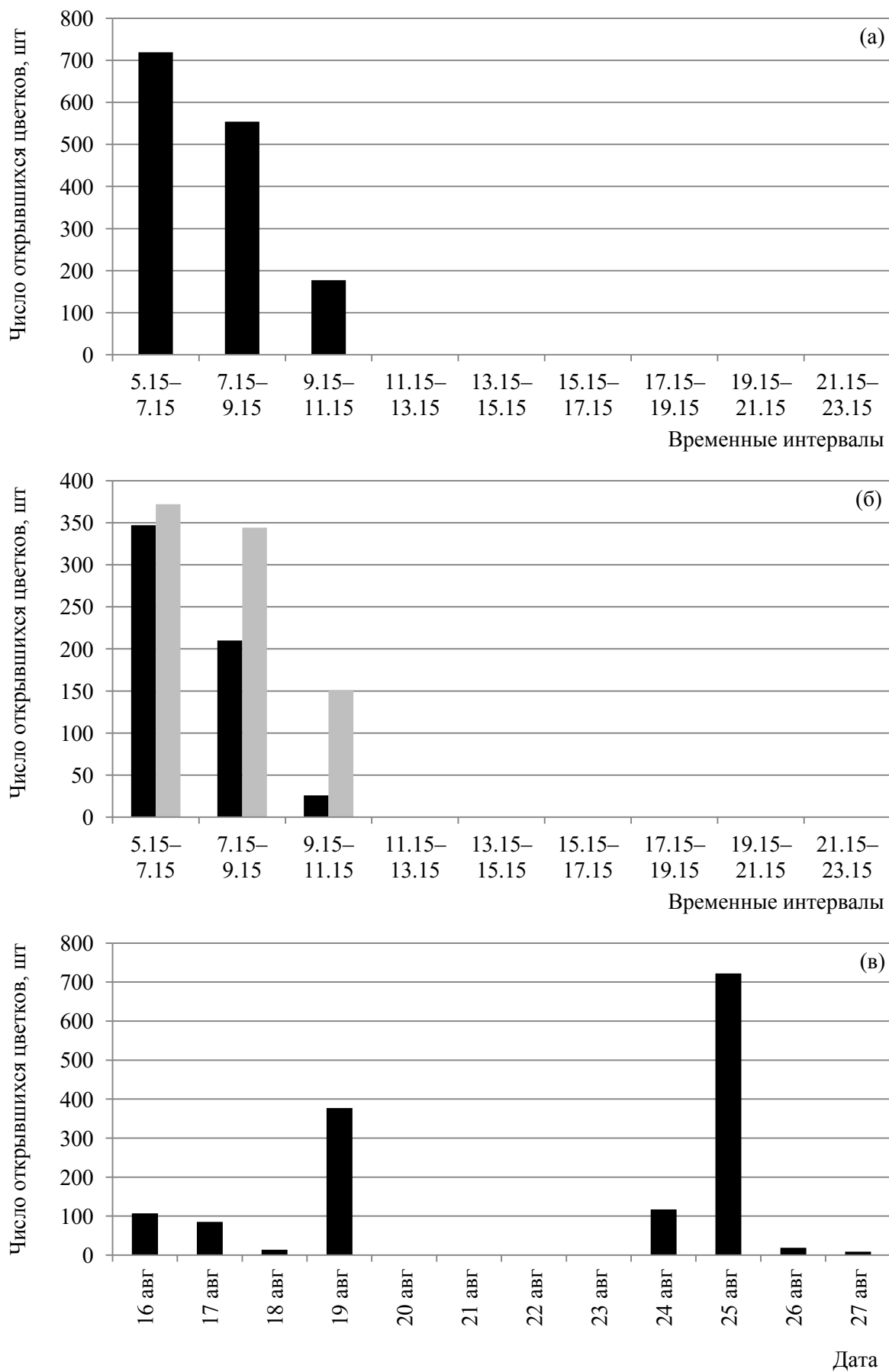


Рис. 32. Ритмика цветения *Deschampsia flexuosa* в 2005 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (■) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

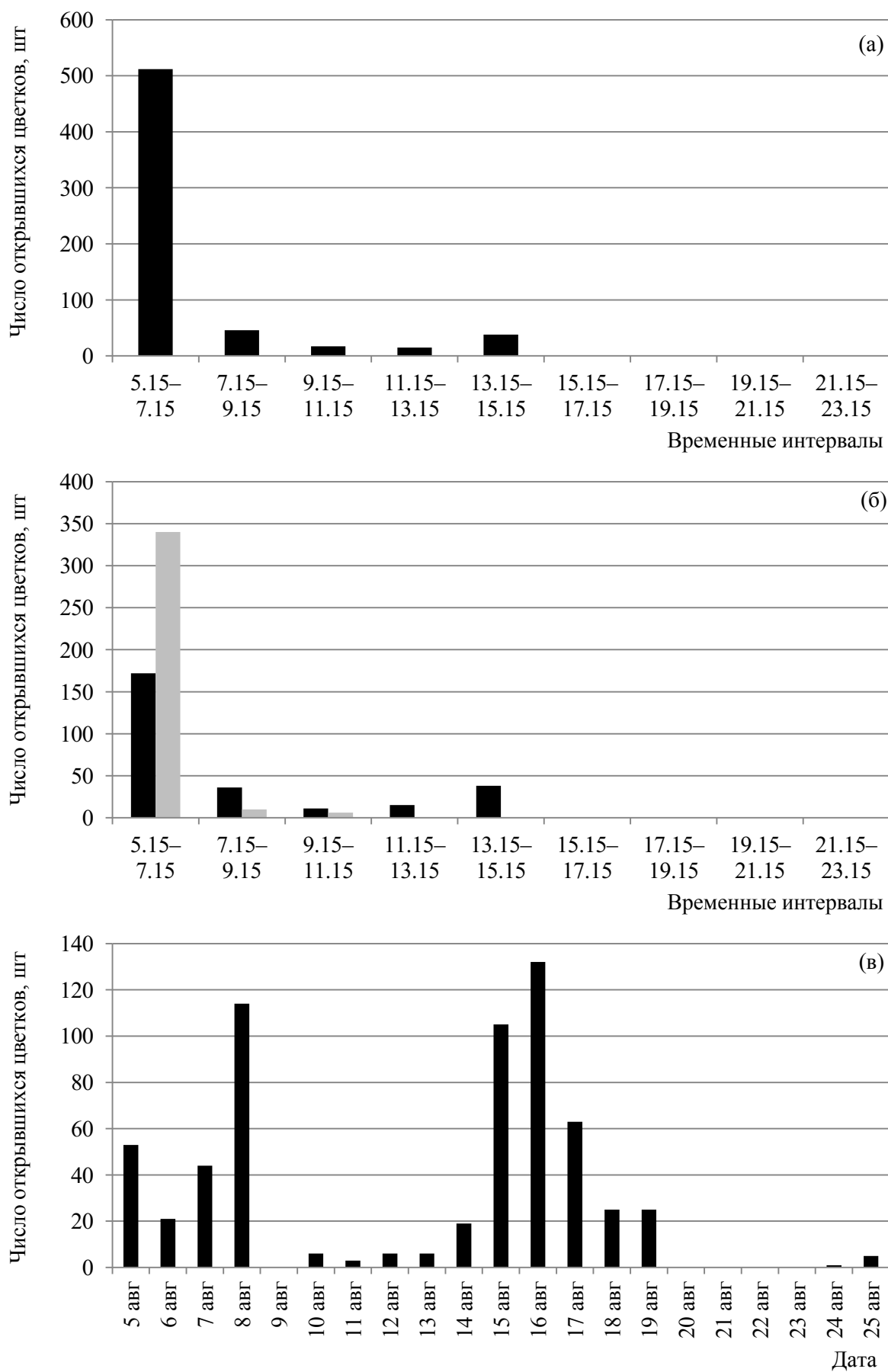


Рис. 33. Ритмика цветения *Festuca ovina* в 2005 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (■) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

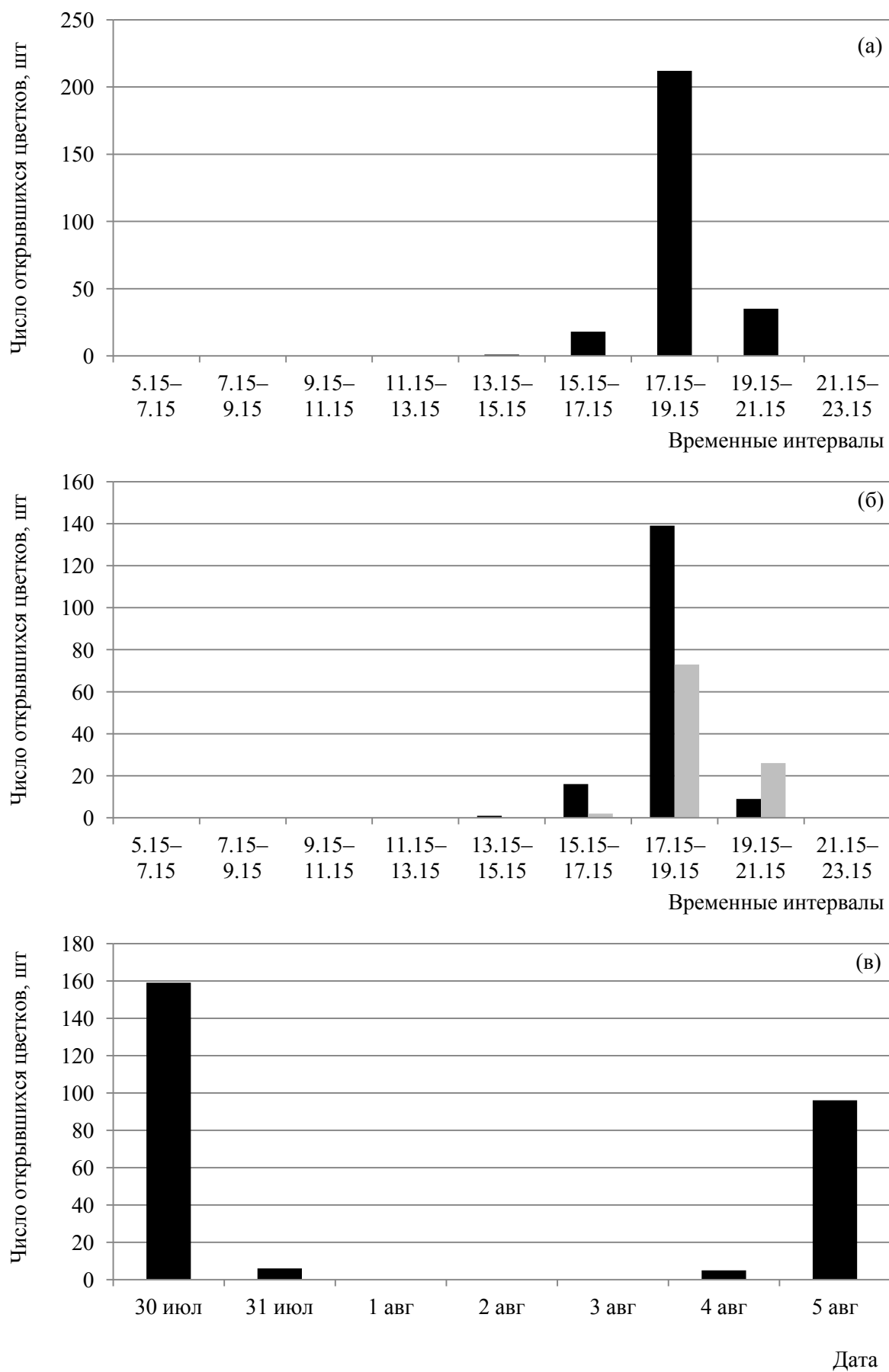


Рис. 34. Ритмика цветения *Helictotrichon versicolor* в 2005 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (■) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

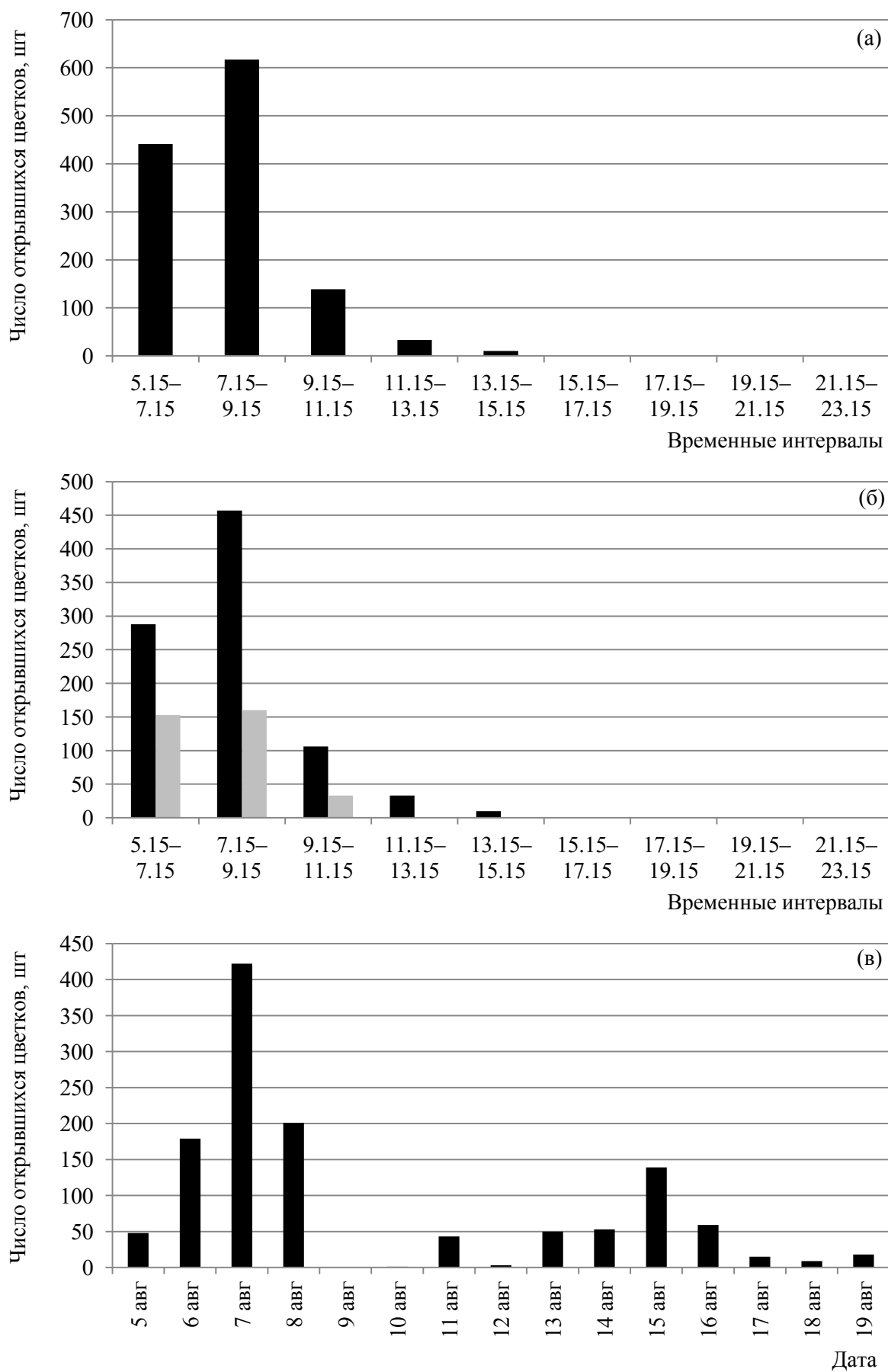


Рис. 35. Ритмика цветения *Festuca brunnescens* в 2005 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (■) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

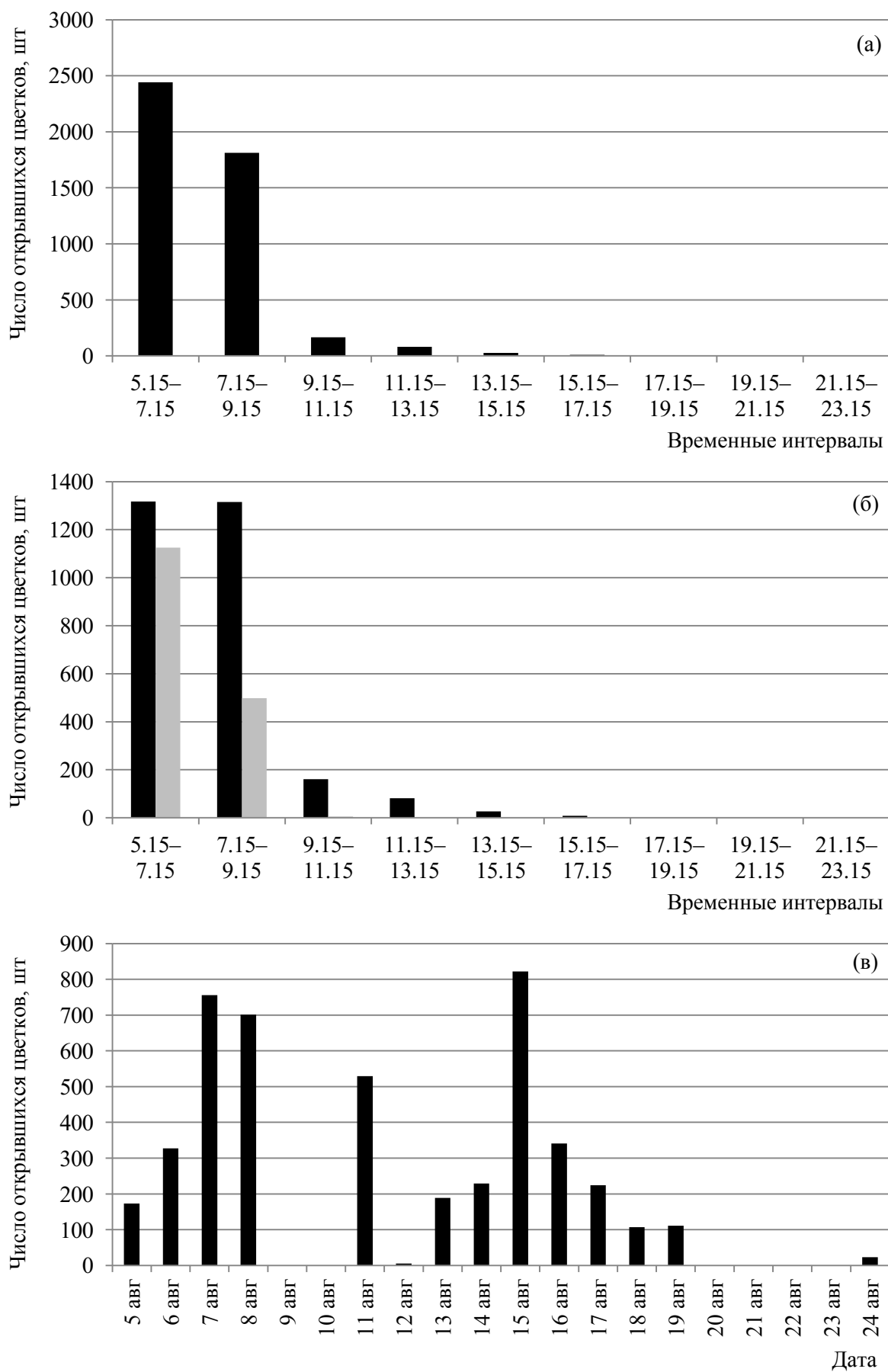


Рис. 36. Ритмика цветения *Festuca varia* в 2005 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (■) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

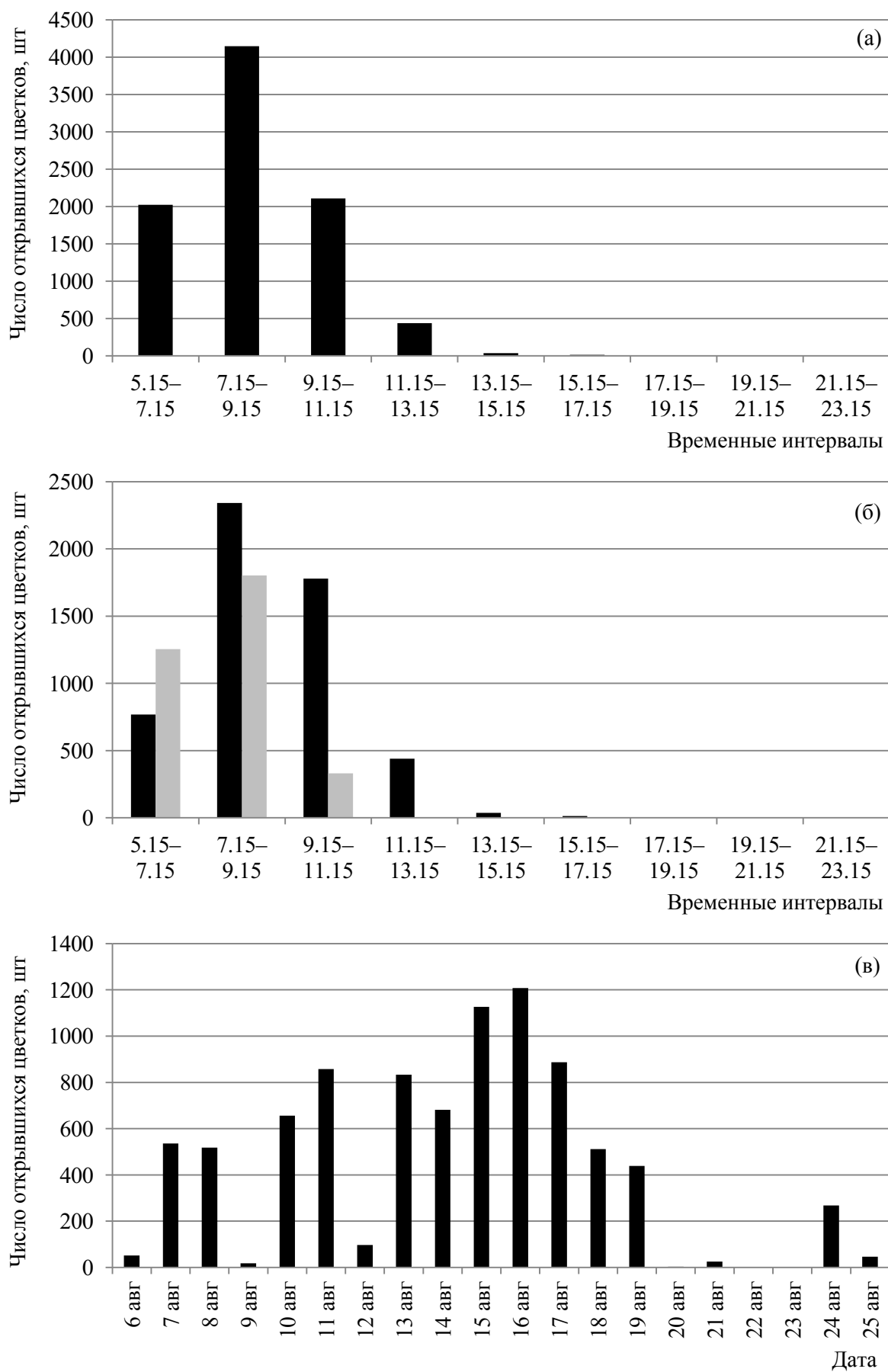


Рис. 37. Ритмика цветения *Phleum alpinum* в 2005 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (■) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

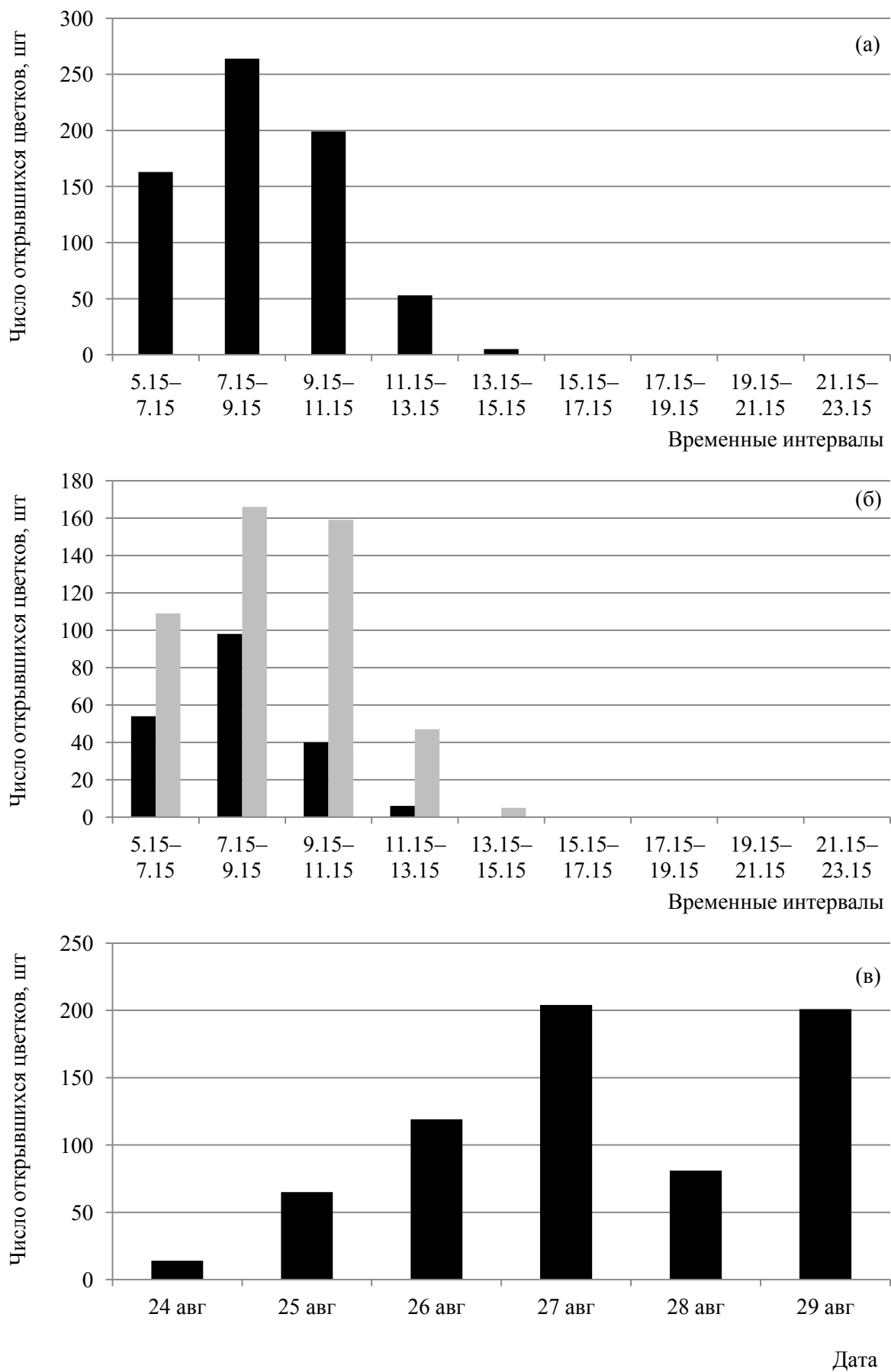


Рис 38. Ритмика цветения *Hyalopoa pontica* в 2005 г.: в течение суток (а), медиана (суточная ритмика в первой (■) и во второй (■) половине периода цветения) (б), в течение сезона (в)

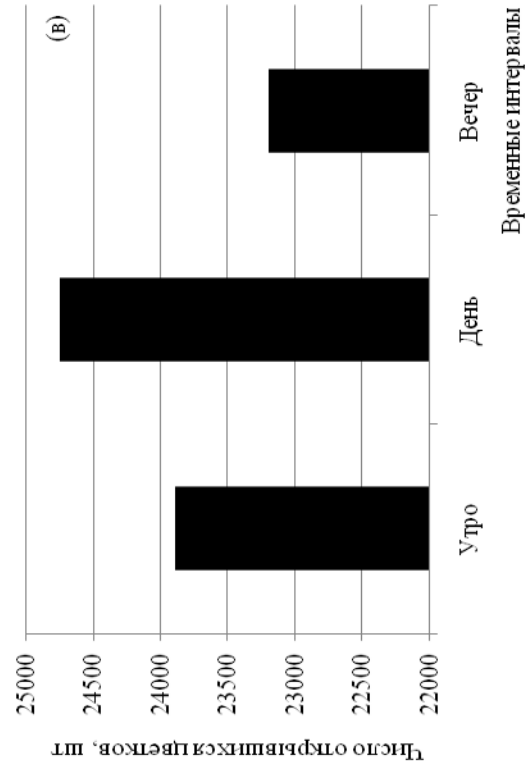
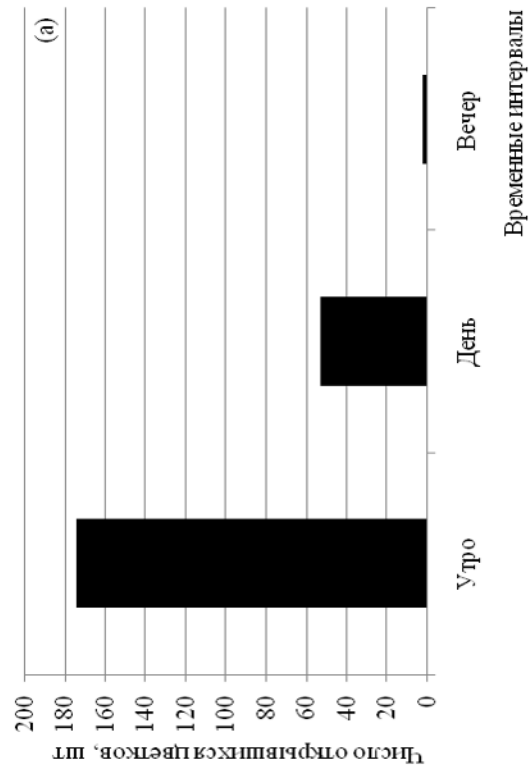
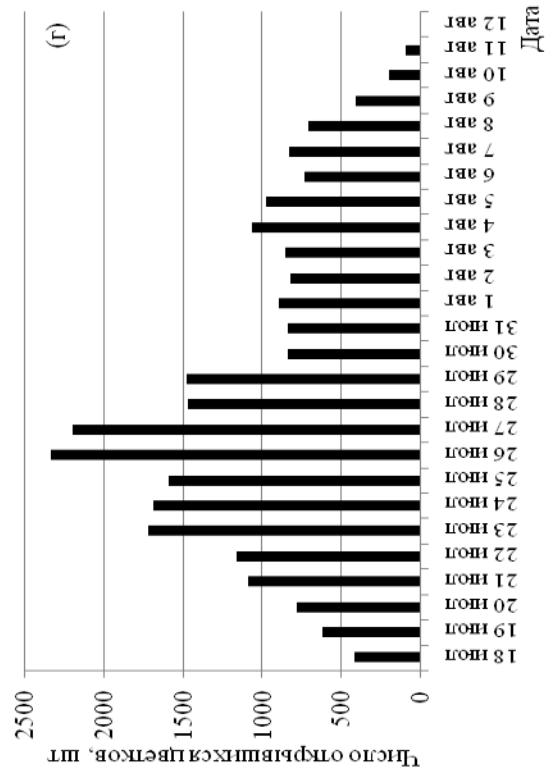
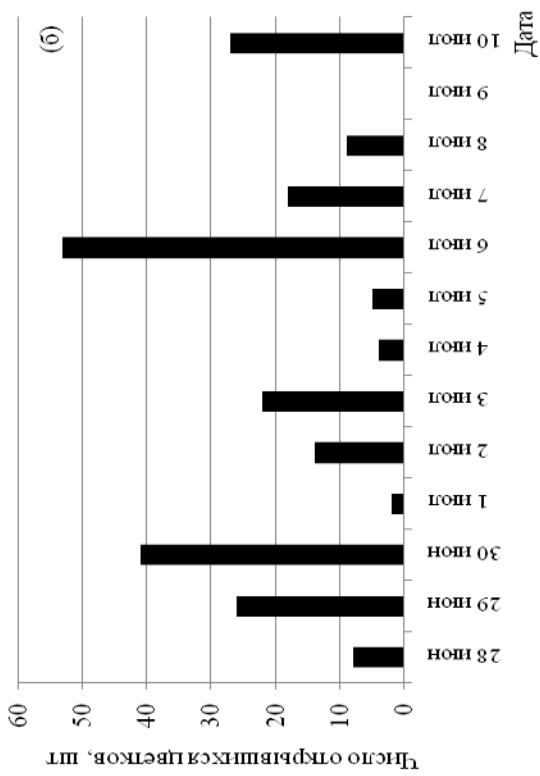


Рис. 39. Ритмика цветения в 2008 г. *Plantago atrata* (суточная ритмика (а) и ритмика в течение вегетационного периода (б)), *Rumex alpestris* (суточная ритмика (в) и ритмика в течение вегетационного периода (г))

ПРИЛОЖЕНИЕ 3. Сезонная ритмика цветения энтомофильных видов растений

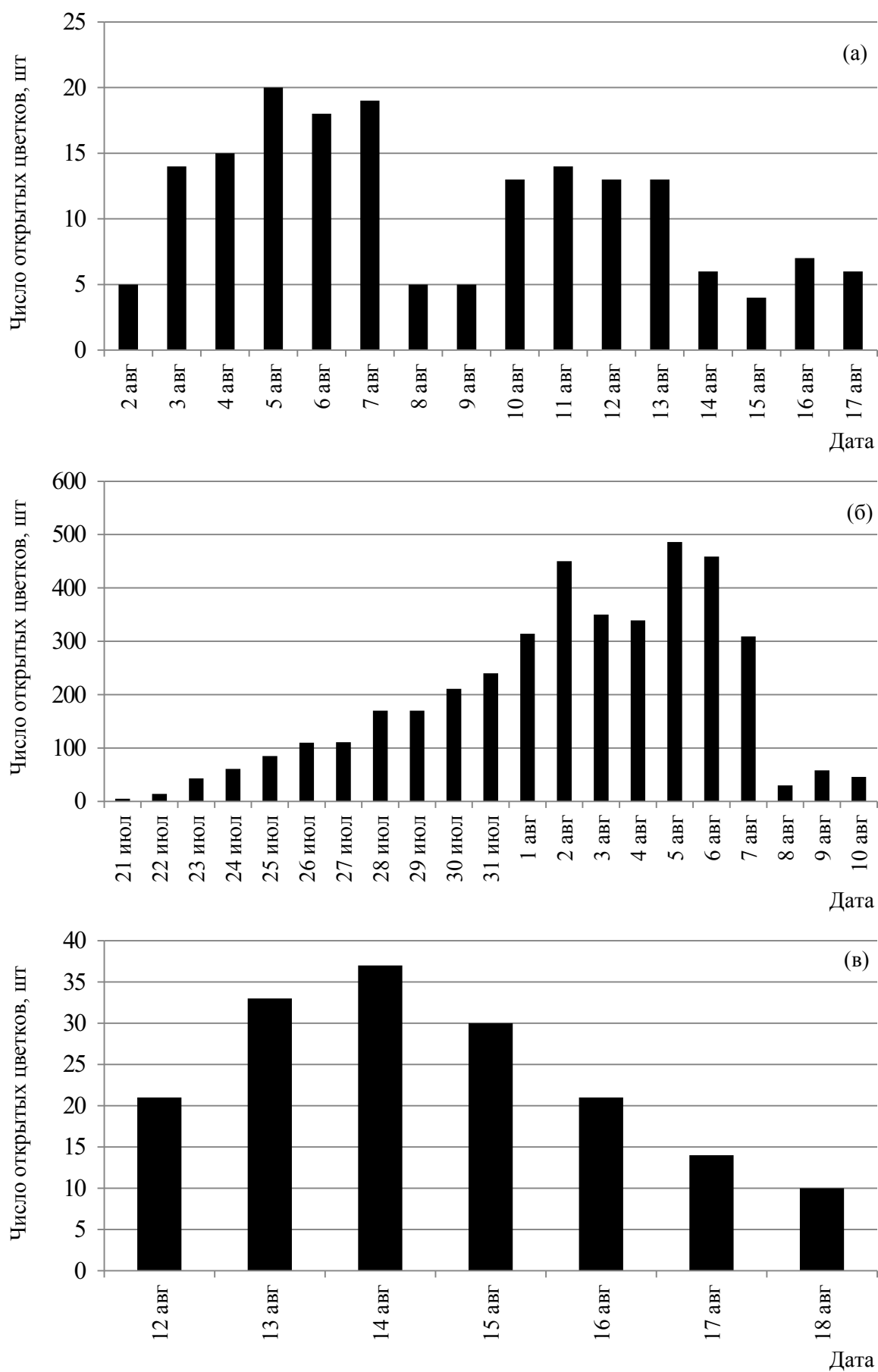


Рис. 40. Ритмика цветения в 2006 г.: *Minuartia circassica* (а), *Carum caucasicum* (б), *Campanula collina* (в)

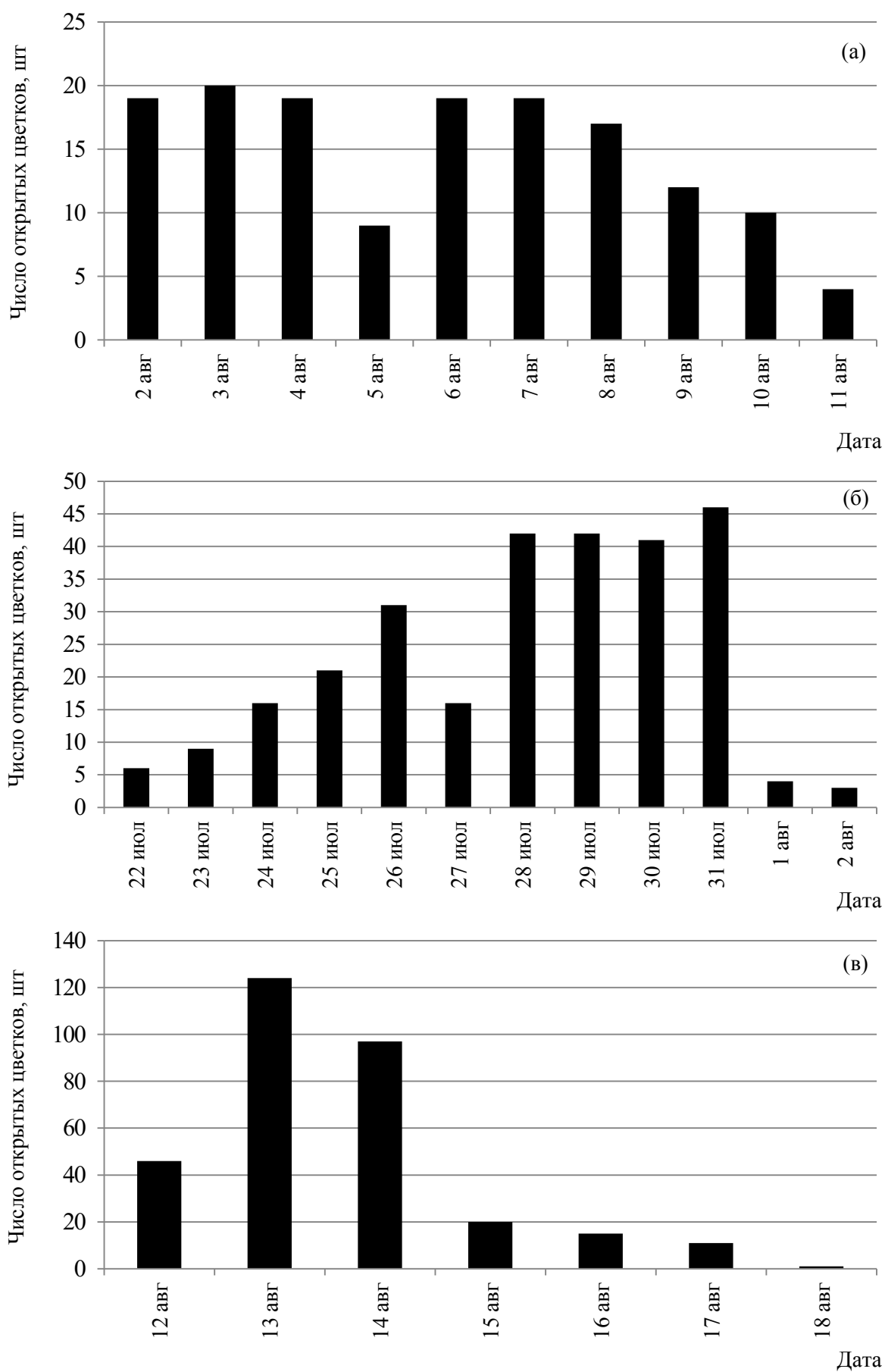


Рис. 41. Ритмика цветения в 2006 г.: *Arenaria lychnidea* (а), *Sedum tenellum* (б), *Trifolium polyphyllum* (в)

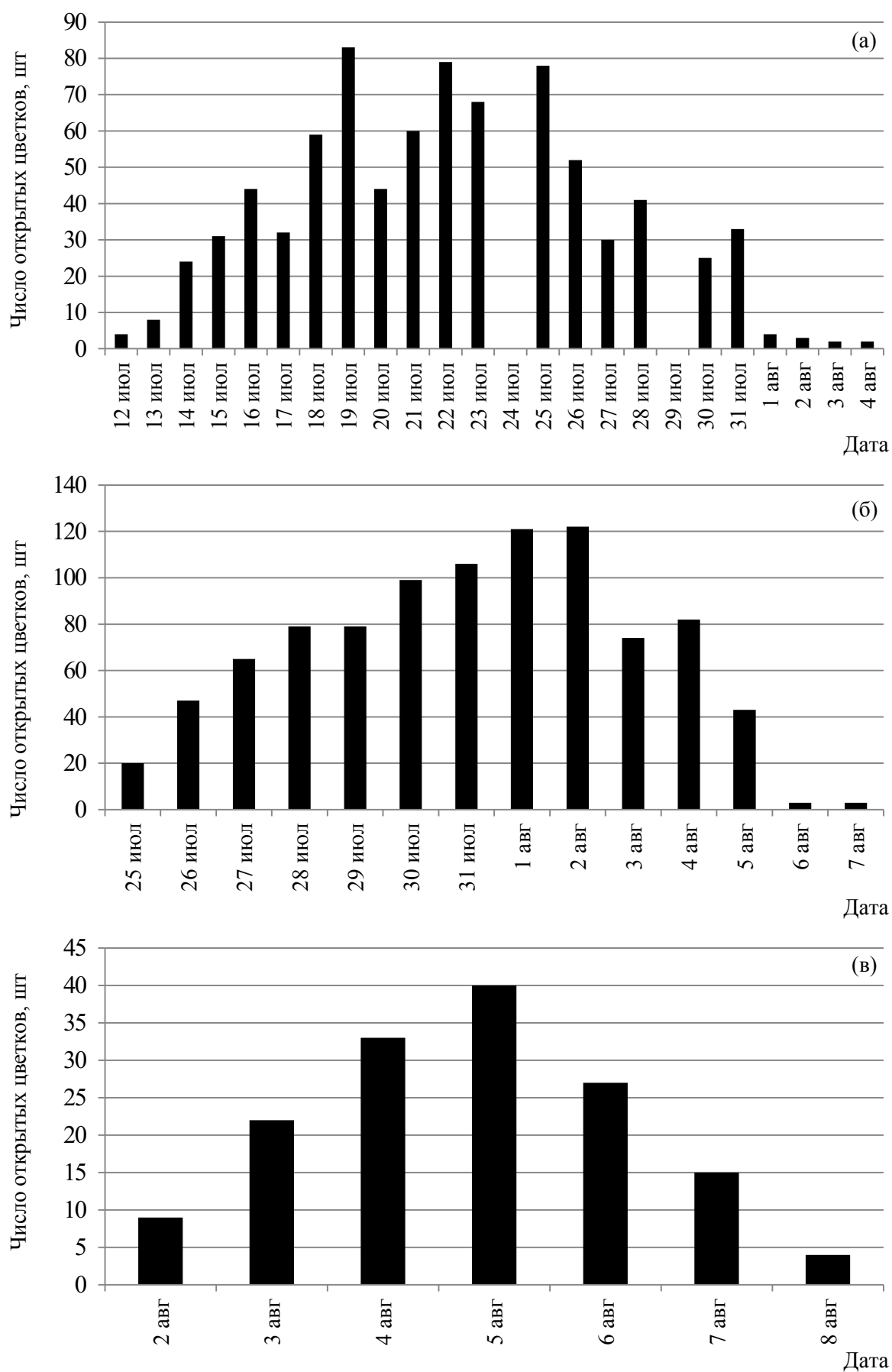


Рис. 42. Ритмика цветения в 2006 г.: *Veronica gentianoides* (а), *Oxytropis kubanensis* (б), *Sibbaldia procumbens* (в)

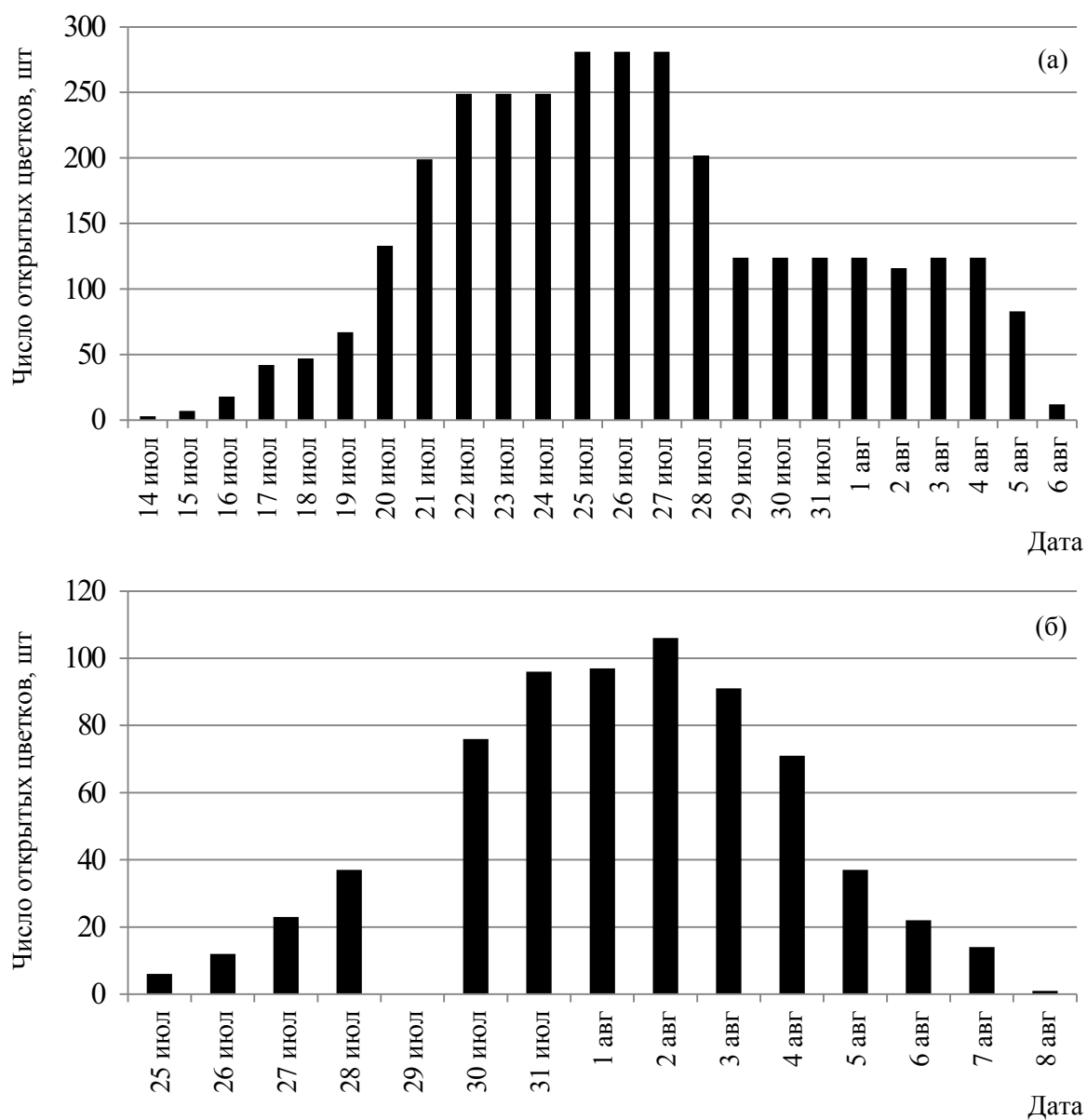


Рис. 43. Ритмика цветения в 2006 г.: *Hedysarum caucasicum* (а), *Pedicularis nordmanniana* (б)

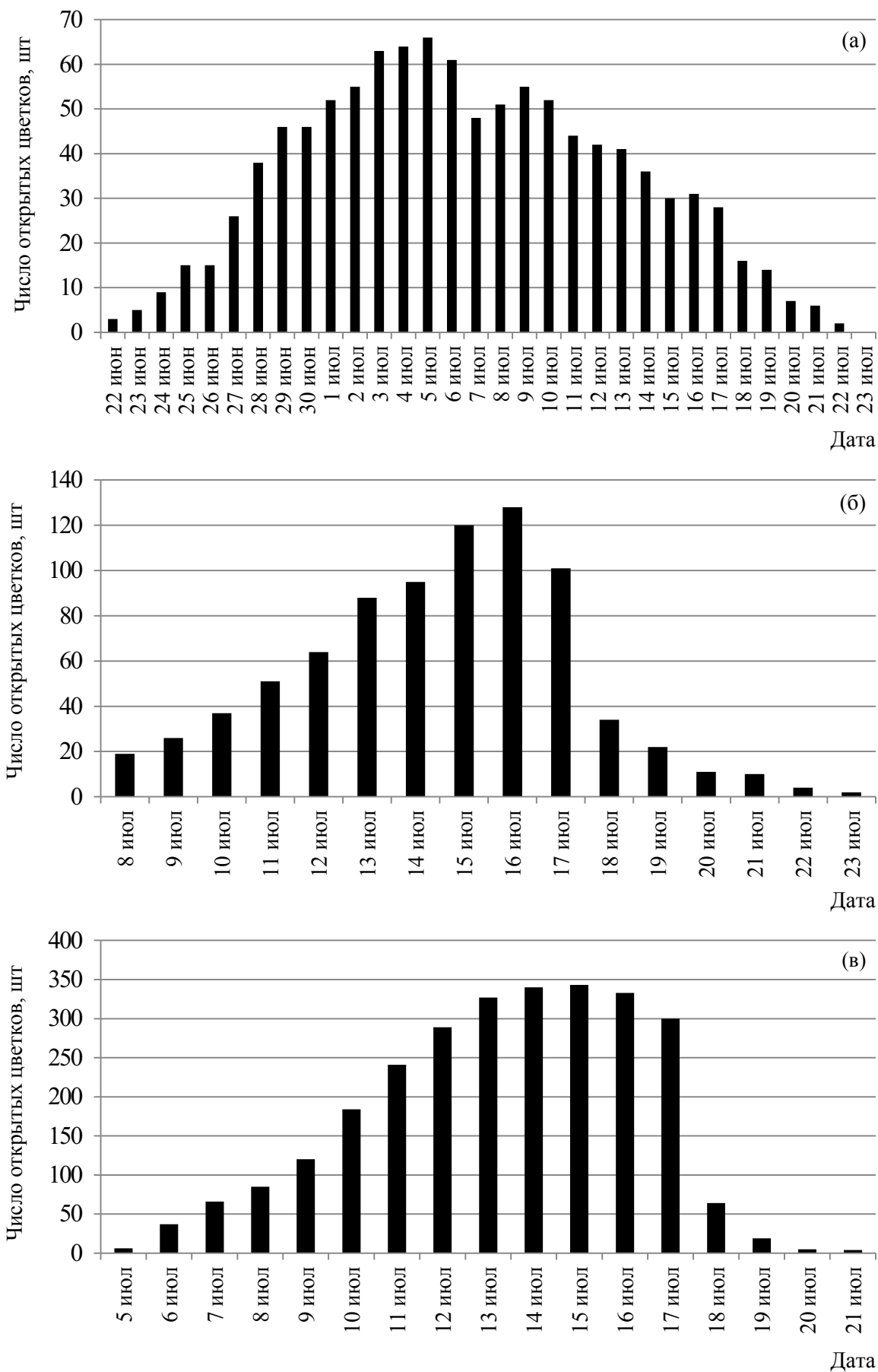


Рис. 44. Ритмика цветения в 2008 г.: *Primula algida* (а), *Pedicularis comosa* (б), *Pedicularis condensata* (в)

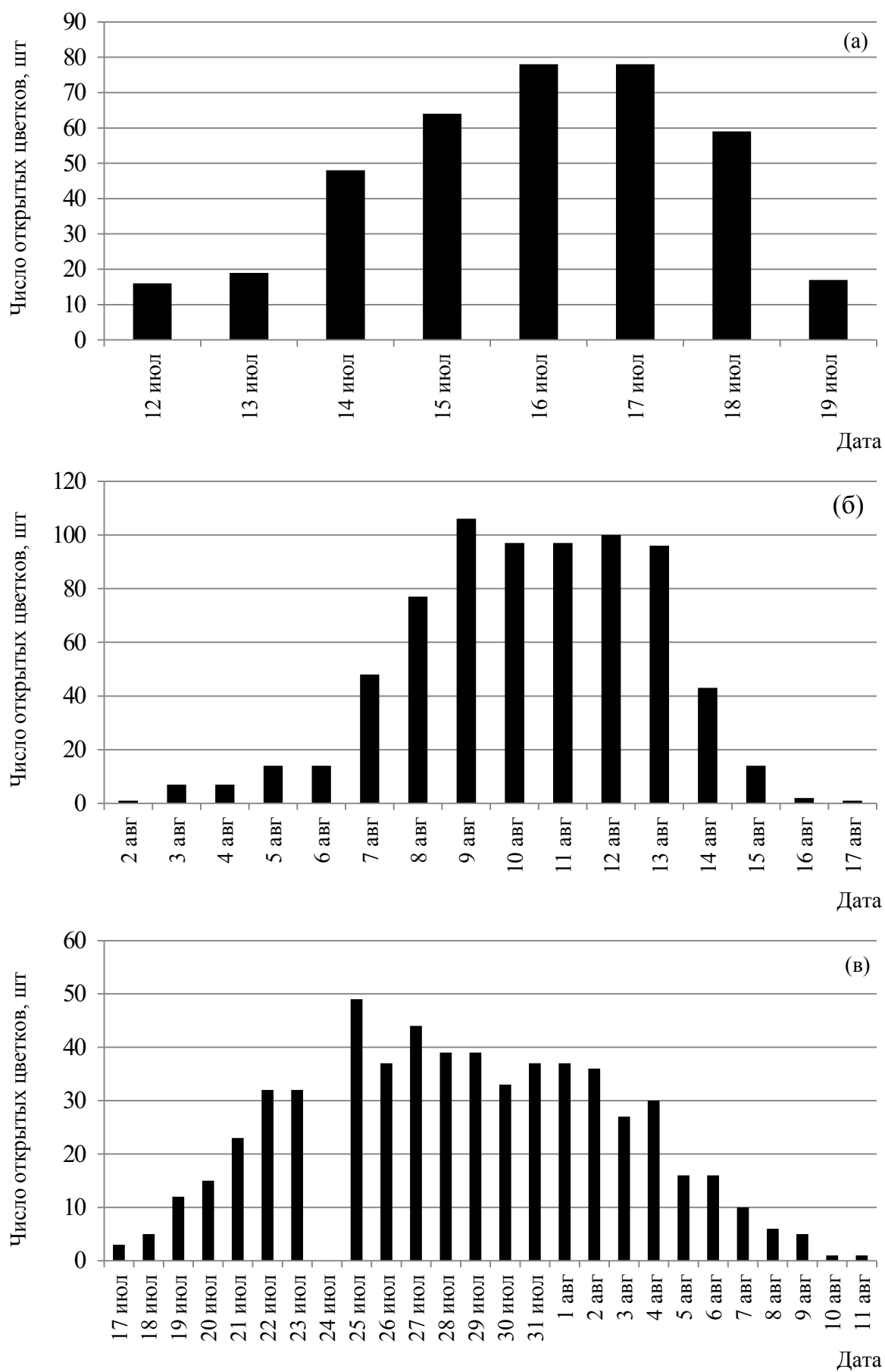


Рис. 45. Ритмика цветения в 2006 г.: *Corydalis conorhiza* (а), *Thymus nummularius* (б), *Geranium gymnocaulon* (в)

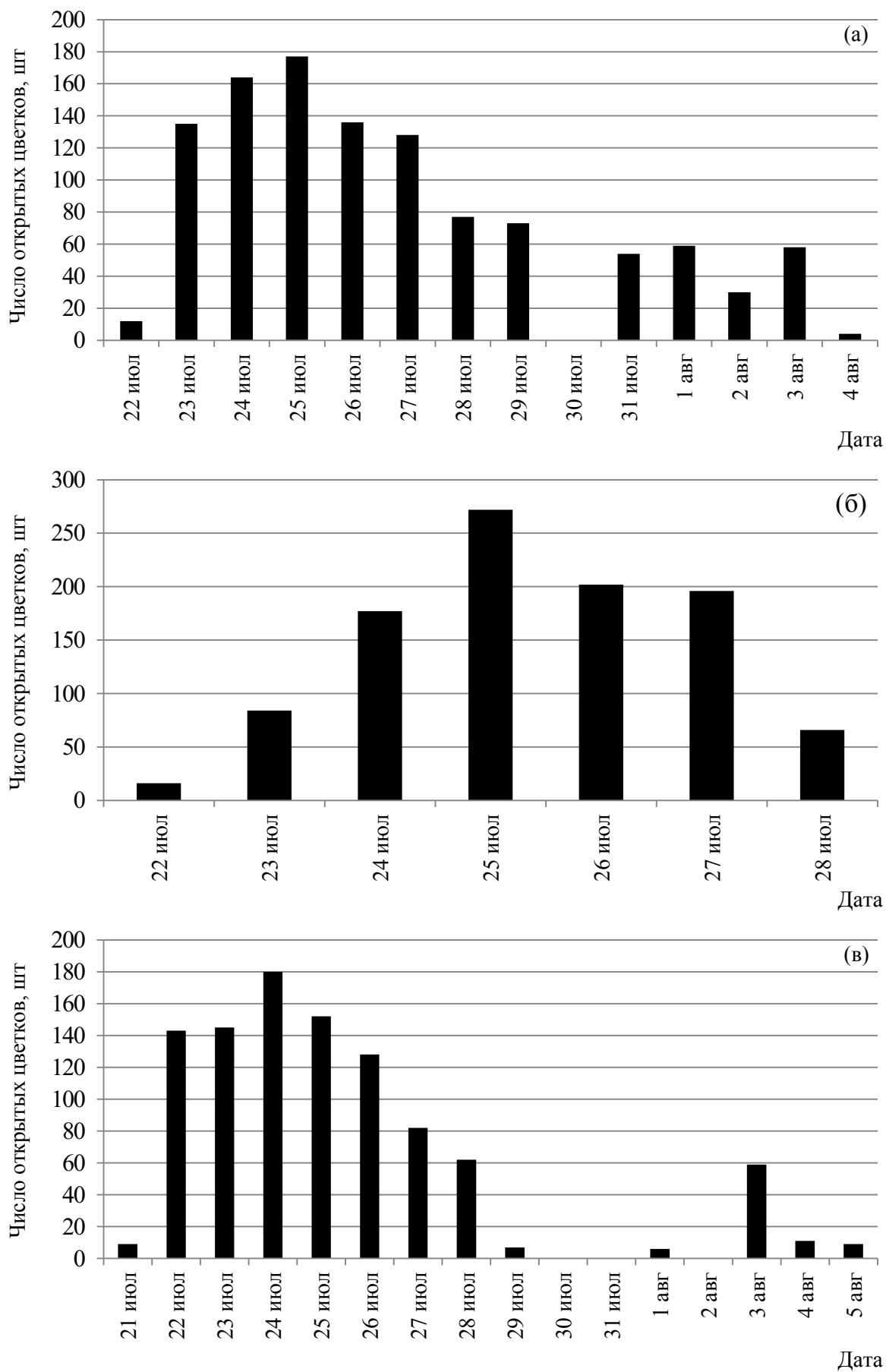


Рис. 46. Ритмика цветения в 2008 г.: *Erigeron alpinus* (а), *Scorzonera cana* (б), *Matricaria caucasica* (в)

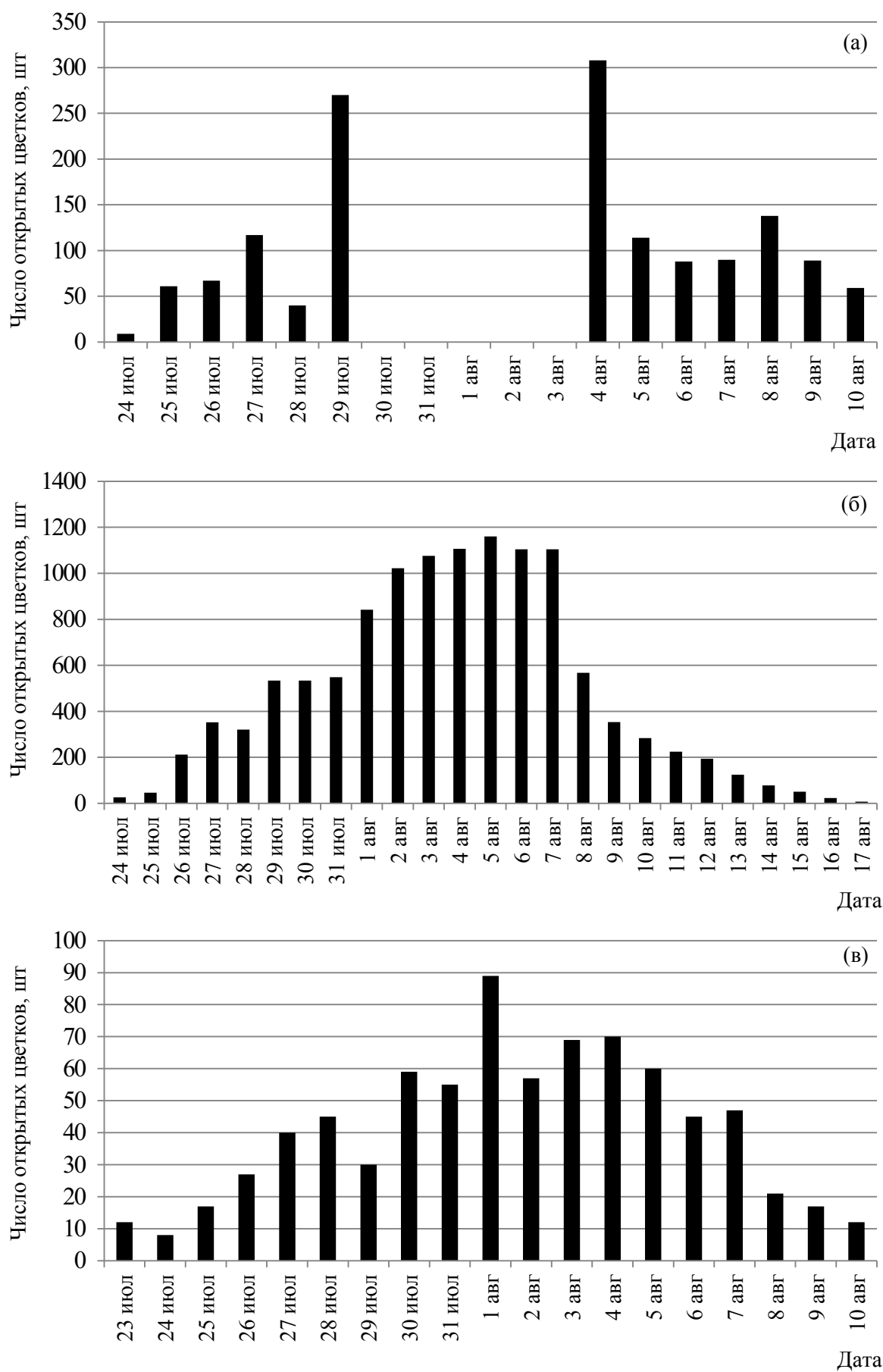


Рис. 47. Ритмика цветения в 2008 г.: *Erigeron caucasicus* (а), *Hedysarum caucasicum* (б), *Veronica gentianoides* (в)

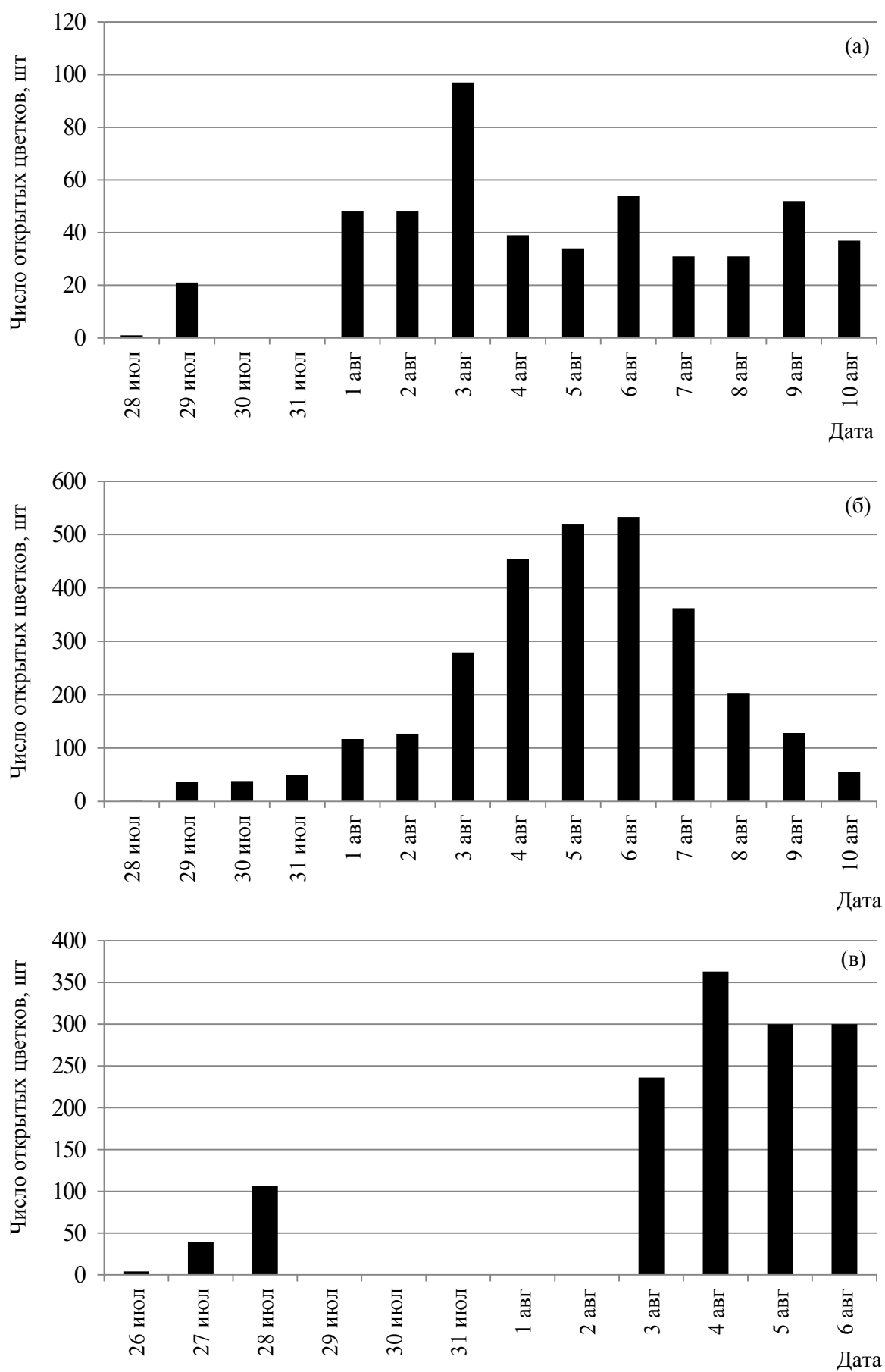


Рис. 48. Ритмика цветения в 2008 г.: *Senecio kolenatianus* (а), *Aster alpinus* (б), *Leontodon hispidus* (в)

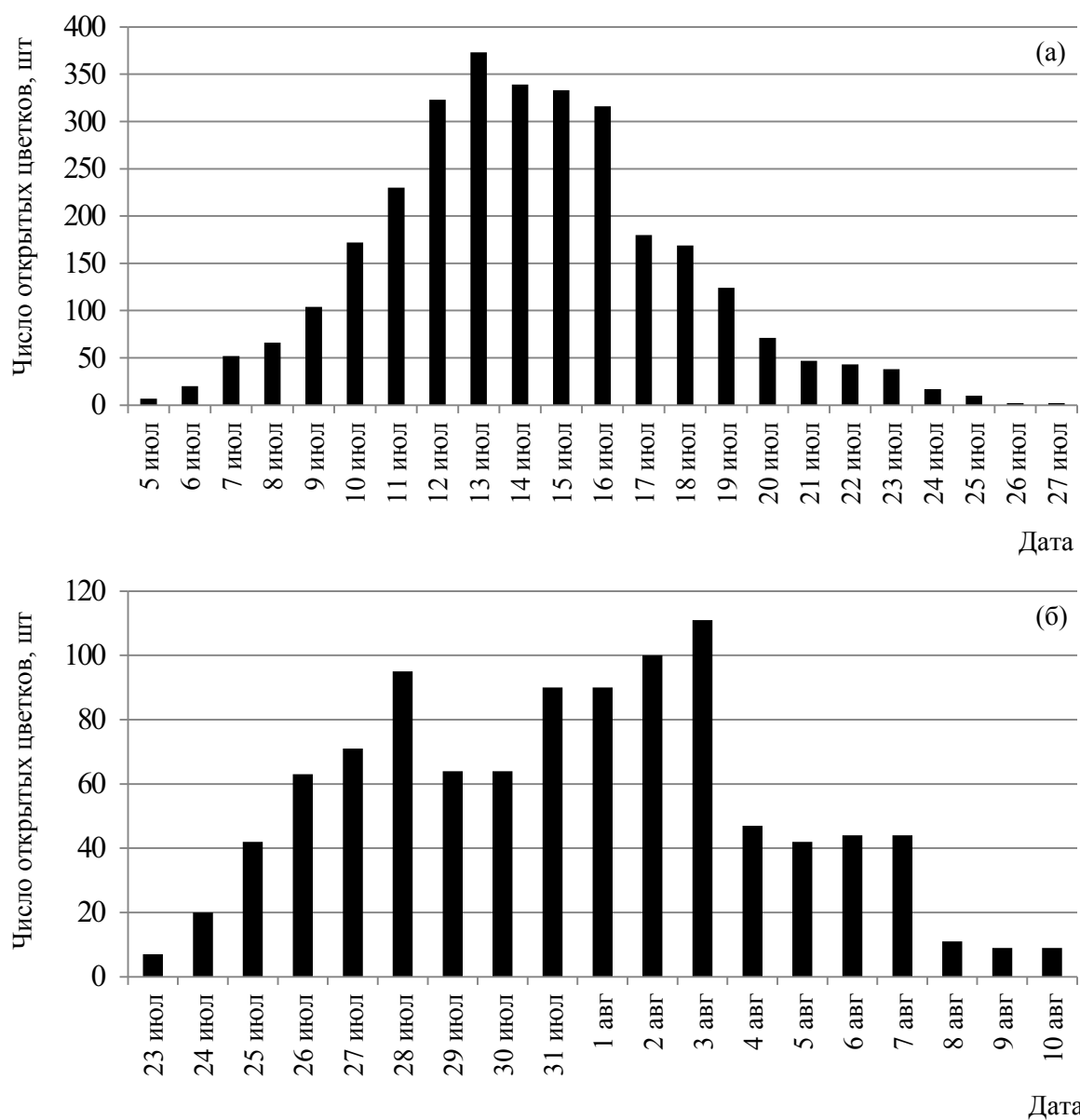


Рис. 49. Ритмика цветения в 2008 г.: *Ajuga orientalis* (а), *Geranium gymnocaulon* (б)

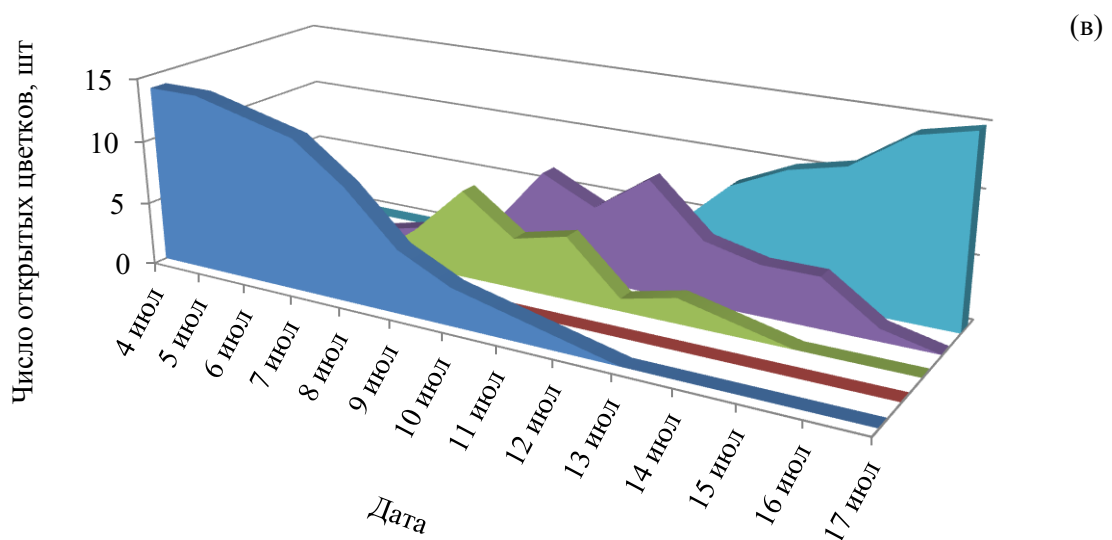
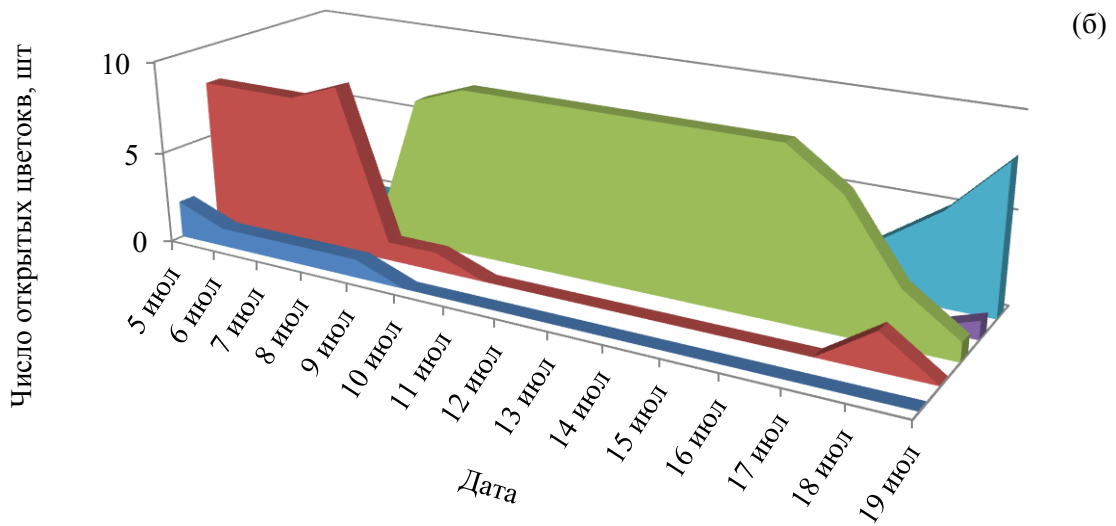
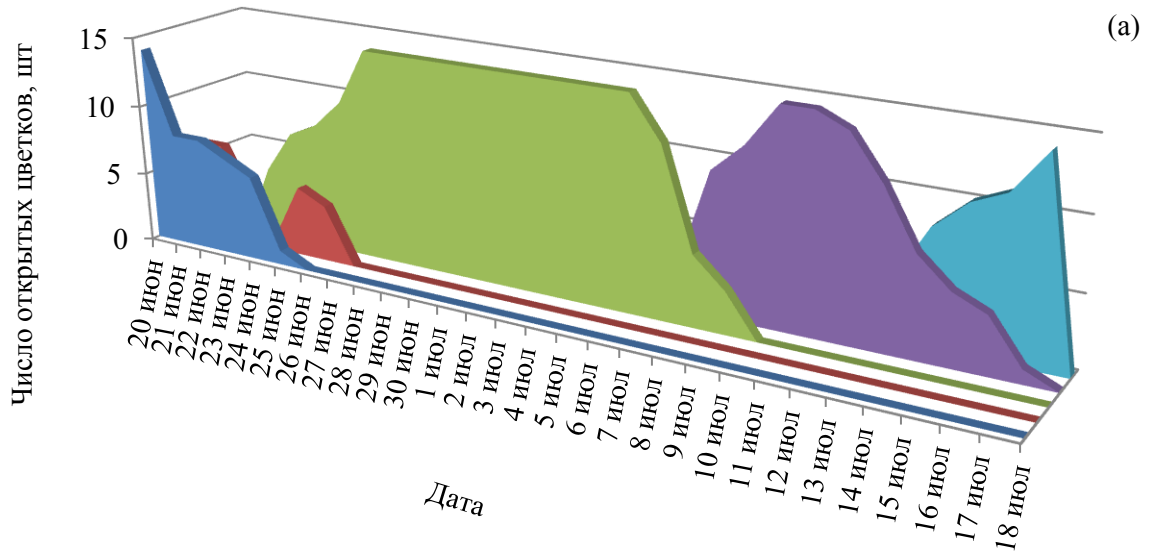


Рис. 50. Ритмика цветения в 2008 г.: *Anemone speciosa* (а), *Pulsatilla aurea* (б), *Campanula tridentata* (в). Цветами обозначены стадии распускания цветка: синий – бутон, красный – цветок приоткрыт, зеленый – цветок открыт, фиолетовый – завядание цветка, голубой – полное завядание

ПРИЛОЖЕНИЕ 4. Фотографии растений

Автором фотографий является В.Г. Онопченко, если не указано иное.

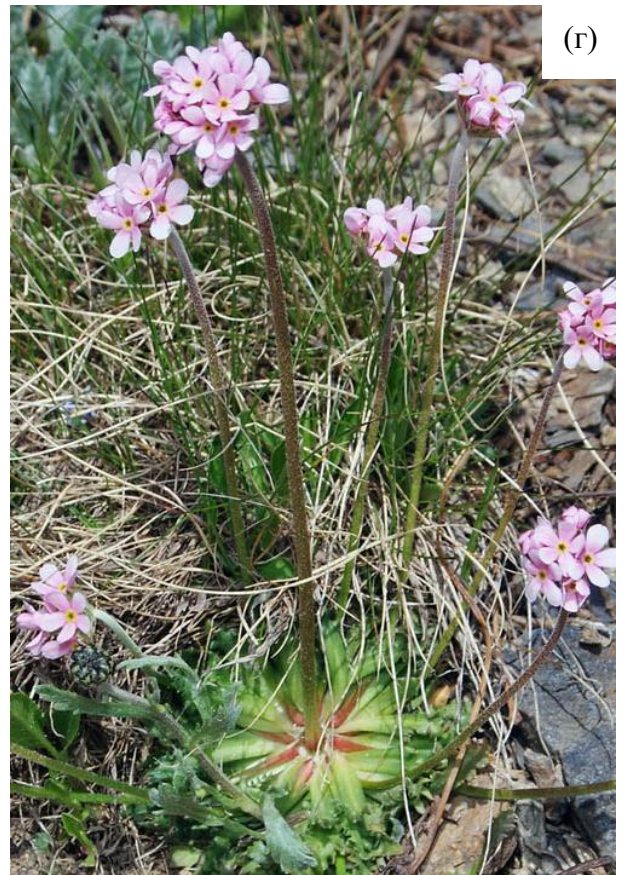


Рис. 51. *Aconitum nasutum* (а), *Alchemilla vulgaris* (б), *Ajuga orientalis* (в), *Androsace albana* (г)
(Комаров, 2011)



Рис. 52. *Anemone speciosa* (a), *Anthemis marshalliana* (б), *Anthemis cretica* (B), *Anthyllus vulneraria* (Г)



(a)



(б)



(в)



(г)

Рис. 53. *Arenaria lychnidea* (a), *Betonica macrantha* (б), *Aster alpinus* (в), *Campanula bellidifolia* (г)



(a)



(б)



(в)



(г)

Рис. 54. *Campanula ciliata* (a), *Campanula tridentata* (б), *Campanula collina* (в), *Carum caucasicum* (г)



Рис. 55. *Carum meifolium* (a), *Cerastium cerastoides* (б), *Centaurea cheiranthifolia* (B), *Cerastium purpurascens* (Г)

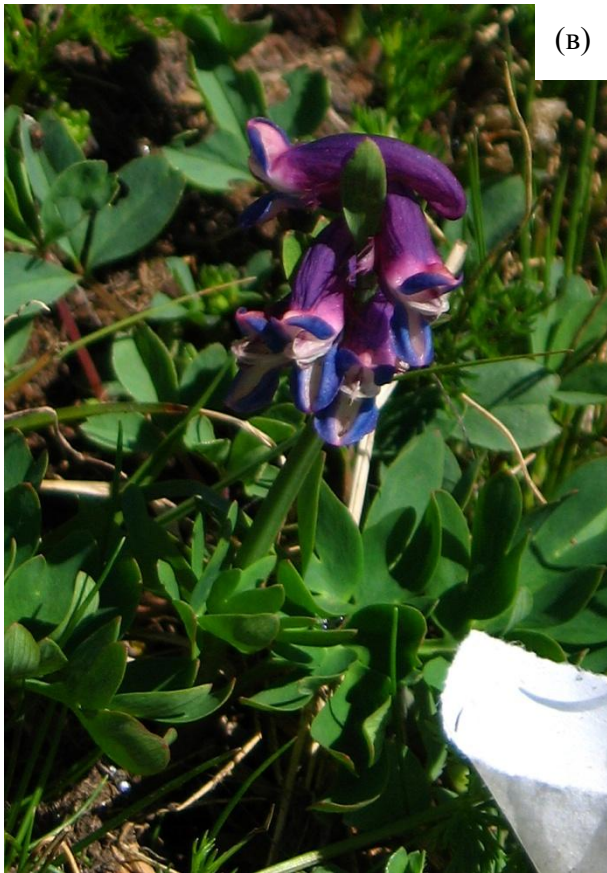
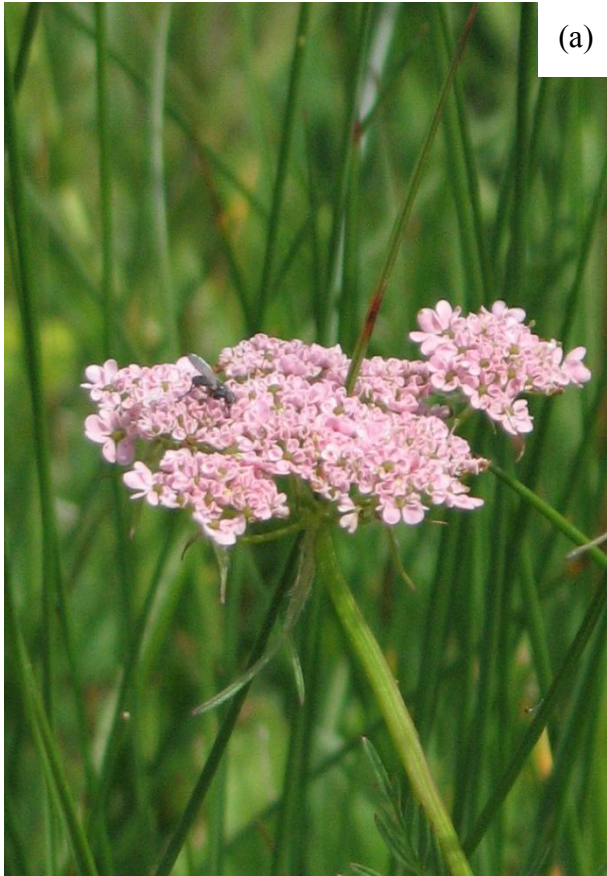


Рис. 56. *Chaerophyllum roseum* (a), *Dactylorhiza euxina* (б), *Corydalis conorhiza* (в), *Erigeron alpinus* (г)
(Godayol, 2004)



Рис. 57. *Erigeron caucasicus* (а), *Fritillaria collina* (б), *Eritrichium caucasicum* (в), *Gagea fistulosa* (г)



Рис. 58. *Gentiana pyrenaica* (а), *Gentiana verna* (б), *Gentiana septemfida* (в), *Geranium gymnocaulon* (г)



Рис. 59. *Geranium renardii* (а), *Hedysarum caucasicum* (б), *Gymnadenia conopsea* (в), *Hieracium lactucella* (г)



(a)



(б)



(в)



(г)

Рис. 60. *Hieracium laevigatum* (a), *Hypericum linarioides* (б), *Hieracium umbellatum* (в), *Kemulariella caucasica* (г)

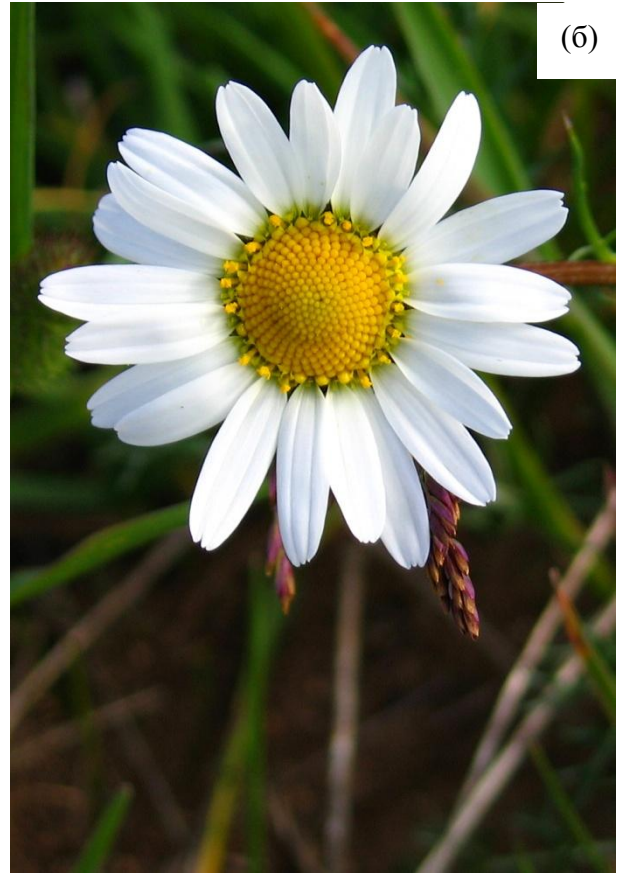


Рис. 61. *Leontodon hispidus* (а), *Matricaria caucasica* (б), *Lloydia serotina* (в), *Minuartia aizoides* (г)

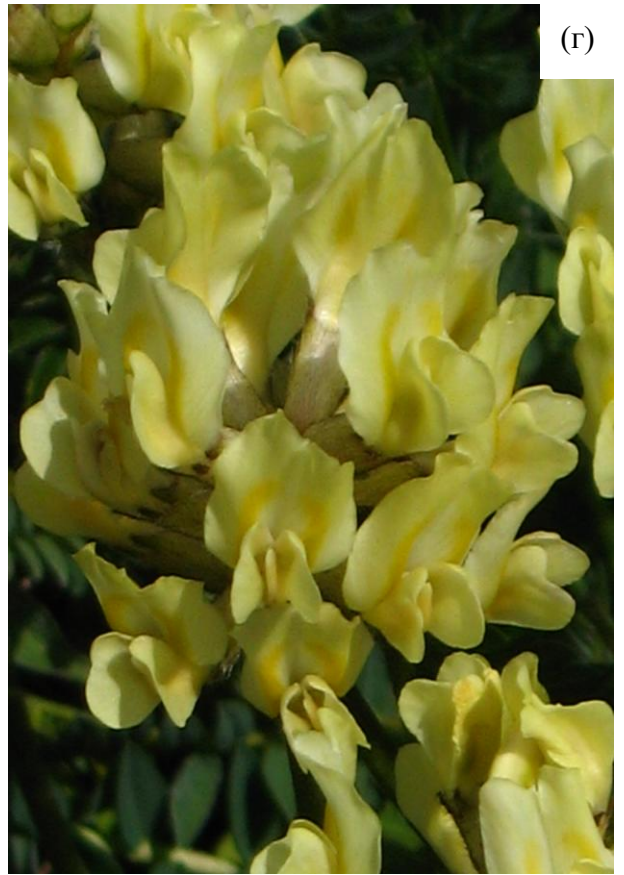


Рис. 62. *Minuartia circassica* (а), *Myosotis alpestris* (б), *Minuartia recurva* (в), *Oxytropis kubanensis* (г)



(a)



(б)



(в)



(г)

Рис. 63. *Pedicularis caucasica* (a), *Pedicularis condensata* (б), *Pedicularis comosa* (в), *Pedicularis nordmanniana* (г)



Рис. 64. *Polygonum bistorta* (a), *Potentilla gelida* (б), *Potentilla divina* (в), *Potentilla verna* (г)

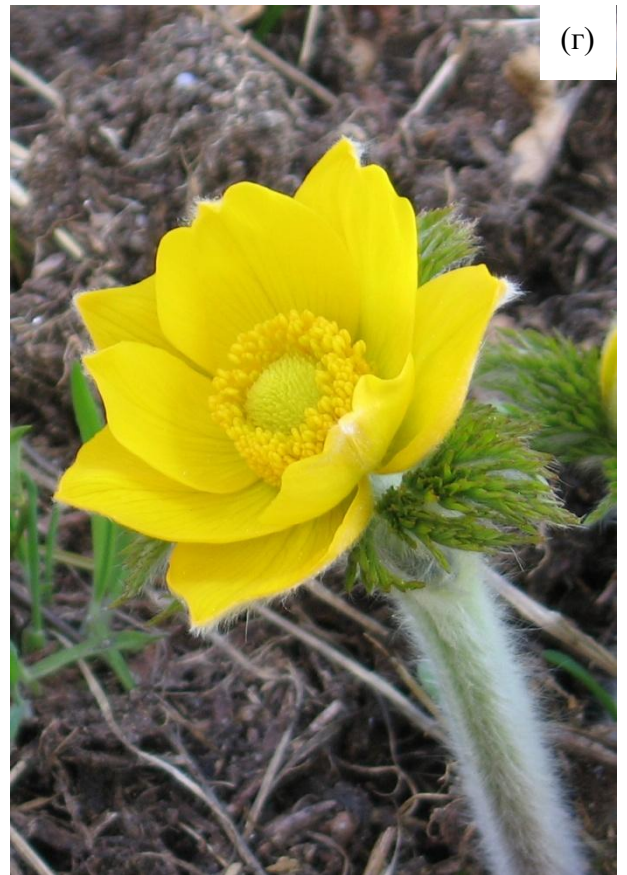


Рис. 65. *Primula algida* (a), *Psephellus caucasicus* (б), *Primula ruprechtii* (B), *Pulsatilla aurea* (Г)



Рис. 66. *Ranunculus oreophilus* (а), *Scabiosa caucasica* (б), *Rhododendron caucasicum* (в), *Scorzonera cana* (г)

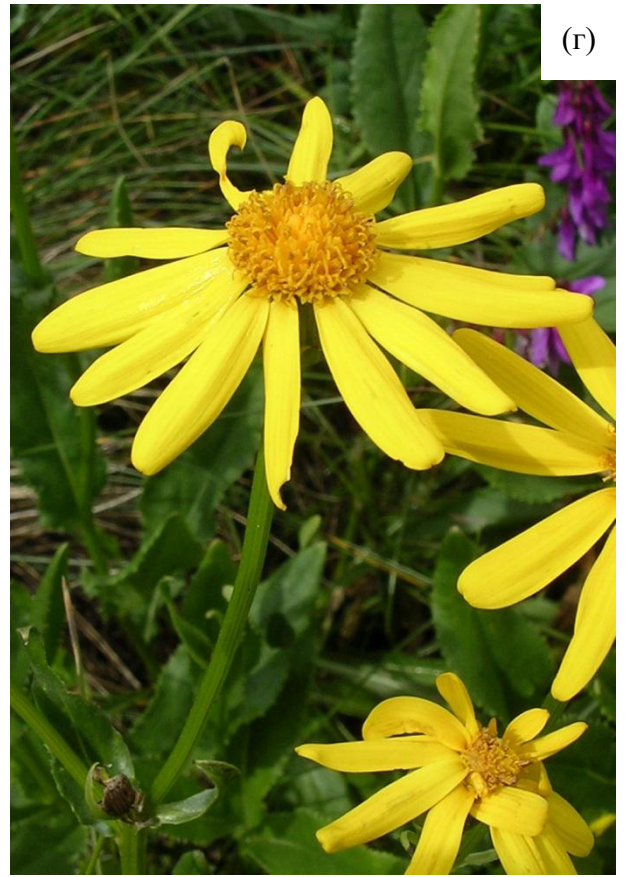


Рис. 67. *Sedum tenellum* (a), *Senecio aurantiacus* (б), *Sempervivum caucasicum* (в), *Senecio kolenatianus* (г)



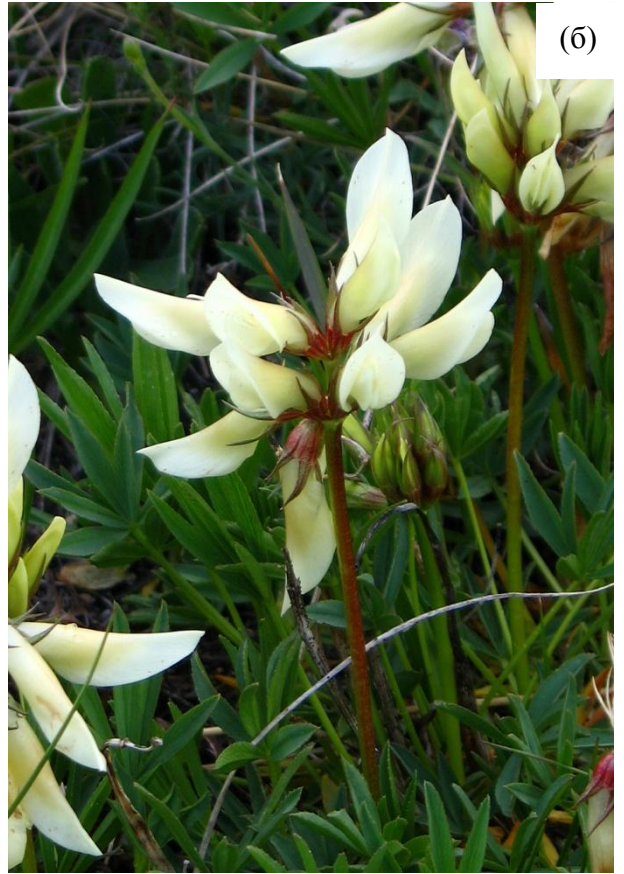
Рис. 68. *Senecio taraxacifolius* (а), *Sibbaldia procumbens* (б), *Seseli alpinum* (в), *Silene saxatilis* (г)



Рис. 69. *Silene vulgaris* (а), *Taraxacum porphyranthum* (б), *Taraxacum confusum* (в), *Taraxacum stevenii* (г)



(a)



(б)



(B)



(Г)

Рис. 70. *Thymus nummularius* (a), *Trifolium polyphyllum* (б), *Traunsteinera globosa* (B), *Vaccinium myrtillus* (Г)



Рис. 71. *Vaccinium vitis-idaea* (а), *Veronica gentianoides* (б), *Valeriana alpestris* (в), *Viola altaica* (г)



Рис. 72. *Agrostis vinealis* (а), *Bromus variegatus* (б), *Anthoxanthum odoratum* (в), *Catabrosella variegata* (г)



(a)



(б)



(в)



(г)

Рис. 73. *Deschampsia flexuosa* (а), *Festuca ovina* (б), *Festuca brunnescens* (в), *Festuca varia* (г)



(a)



(б)



(в)



(г)

Рис. 74. *Helictotrichon versicolor* (a), *Phleum alpinum* (б), *Hyalopoa pontica* (в), *Plantago atrata* (г) (Kruk, Szymańska, 2008)



Рис. 75. *Rumex alpestris*