

**Министерство природных ресурсов
Российской Федерации**



**Тебердинский
государственный
биосферный
заповедник**



**Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова
Биологический факультет
Факультет Почвоведения**

**Альпийские экосистемы: структура и
механизмы функционирования**

**Труды Тебердинского государственного
биосферного заповедника**

Выпуск 30

**Москва
2005**

ББК 57(069)
В93

Альпийские экосистемы: структура и механизмы функционирования / Под ред. В.Н. Павлова, В.Г. Онипченко и Т.Г. Елумеевой. – М., 2005. – 205 с. – (Тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника, вып. 30).

ISBN 5-8125-0740-6

В коллективной монографии представлены результаты многолетних комплексных экологических исследований высокогорных (главным образом альпийских) сообществ Тебердинского заповедника (северо-западный Кавказ). Рассмотрены закономерности структуры и динамики высокогорных фитоценозов в естественных и экспериментальных условиях, а также эколого-биологические особенности альпийских растений. Монография предназначена для специалистов, изучающих высокогорья, ботаников, почвоведов, экологов.

Редакционная коллегия: В.Н. Павлов, Д.С. Салпагаров, А.Д. Салпагаров, Н.Н. Поливанова, В.Г. Онипченко

Научные редакторы выпуска: В.Н. Павлов, В.Г. Онипченко, Т.Г. Елумеева

Alpine ecosystems: structure and functions. V.N. Pavlov, V.G. Onipchenko, T.G. Elumeeva (eds.) // Transactions of the Teberda Reserve. Issue 30. Moscow, 2005. – 205 p. (Russian, English summary). ISBN 5-8125-0740-6

В настоящем издании публикуются результаты научных исследований, выполненных при финансовой поддержке РФФИ, гранты № 05-04-63067, 04-04-496464, 05-04-48578, гранта NWO 047.011.2004.005, программы «Университеты России», грант № УР.07.03.068, и гранта Президента РФ для поддержки ведущих научных школ № НШ 2125.2003.4.

ББК 57(069)

ISBN 5-8125-0740-6

© Тебердинский государственный
биосферный заповедник, содержание, 2005

11. Антэкология восьми видов альпийских злаков

А. С. Курашев

11.1. Введение

Семенное размножение ветроопыляемых альпийских растений находится в тесной зависимости от эффективности опыления. Сильные ветры, неустойчивость погодных условий, высокая пестрота растительного покрова создают особые сложности для успешного переноса пыльцы таких растений. Одним из способов повышения эффективности опыления и сокращения избыточных затрат пыльцы выступает синхронизация цветения особей одного вида и расхождение по периодам цветения между разными видами растений.

Изучение антэкологии ветроопыляемых видов высокогорий довольно сложно, поскольку требует длительного наблюдения за фиксированными особями. Поэтому сведения по экологии цветения высокогорных растений Кавказа весьма немногочисленны. Подробно суточная ритмика цветения исследована только у одного из высокогорных злаков северо-западного Кавказа – *Bromus variegatus* (Жененко, 1979). По некоторым видам есть отрывочные сведения (Новожилова, 1984). На отсутствие полных данных по антэкологии анемофилов указывал еще А.Н. Пономарев (1960).

Целью нашей работы было исследовать ритмику цветения восьми видов злаков альпийского пояса Тебердинского заповедника.

В задачи работы входило: 1) проследить суточную ритмику цветения; 2) оценить длительность и интенсивность цветения в течение вегетационного периода; 3) проследить связь динамики цветения с погодными условиями; 4) разделить изученные виды на группы по типу цветения в течение суток.

Наблюдения проводили на альпийском стационаре МГУ в Тебердинском государственном биосферном заповеднике, расположенном на г. Малая Хатипара в интервале абсолютных высот 2650 – 2800 м н.у.м. Сбор данных производили в полевой сезон 2004 года (с 13 июля по 19 августа).

11.2. Объекты исследования

В качестве объектов исследования были взяты 8 видов злаков наиболее характерных для альпийских сообществ района исследования (табл. 11.1). Латинские названия приведены по флоре Тебердинского заповедника (Воробьева, Онипченко, 2001). Все представленные виды являются ветроопыляемыми.

Таблица 11.1. Исследованные виды злаков АЛП – альпийские пиццачниковые пустоши; ПЛ – пестроцветные луга; ГКЛ – гераниево-копеечниковые луга. $N_{\text{поб}}$ – общее число побегов у исследуемых растений; $N_{\text{цв}}$ – общее число изученных цветков у исследуемых растений (включая неотцветшие); % неотцв – процент цветков, не раскрывшихся к концу наблюдения 19.08.04.

Вид	Сообщество	$N_{\text{поб}}$	$N_{\text{цв}}$	% неотцв.
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	ПЛ	174	6879	0
<i>Bromus variegatus</i> Bieb.	АЛП	20	551	25
<i>Catabrosella variegata</i> Tzvel.	ГКЛ	142	9617	0
<i>Festuca brunnescens</i> Galushko	ПЛ	51	1147	<1
<i>Festuca ovina</i> L.	АЛП	70	630	39
<i>Festuca varia</i> Haenke	ПЛ	261	7016	33
<i>Helictotrichon versicolor</i> Pilgler	АЛП	33	573	7
<i>Phleum alpinum</i> L.	ГКЛ	136	8344	22

11.3. Методика исследования

Наблюдения проводили по общепринятой методике антэкологических исследований (Пономарев, 1960) с незначительными изменениями.

На территории исследований были выбраны сходные по жизненности куртины (дерновины) изучаемых видов. Общее количество куртин составило 75 (5 дерновин для *Festuca varia*, образовавшей большое число генеративных побегов в 2004 году и по 10 – для остальных видов). Каждую куртину помечали этикеткой для удобства дальнейших наблюдений. Активное слежение за всеми куртинами начинали после обнаружения распутившихся цветков хотя бы на одной из куртин исследуемого вида.

Учет распутившихся цветков производили методом удаления пыльников с раскрывшихся цветков. Этот учет проводили каждые 2 часа. Двухчасовые интервалы были выбраны соответственно истинному полудню, который в районе наблюдений приходится примерно на 13 час 15 мин московского летнего времени. Интервалы наблюдений были следующие 7 час 15 мин – 9 час 15 мин, 9¹⁵ – 11¹⁵, 11¹⁵ – 13¹⁵, 13¹⁵ – 15¹⁵, 15¹⁵ – 17¹⁵, 17¹⁵ – 19¹⁵, 19¹⁵ – 21¹⁵. В утренний интервал (7¹⁵ – 9¹⁵) часто наблюдалось уже обильное цветение, поэтому выборочно учет проводился в более ранние часы – 5⁰⁰ – 6⁰⁰.

Параллельно с учетом распутившихся цветков визуально отмечали погодные условия: скорость ветра, наличие осадков, тумана и облачности.

В день окончания наблюдений (19 августа) все не полностью отцветшие побеги изучаемых растений были срезаны и в лабораторных условиях подсчитано число нераспутившихся цветков (табл. 11.1)

Обработка полученных данных произведена в табличном редакторе Excel. Рассчитана общая длительность цветения исследуемых растений (от распускания первых цветков до завершения пыления), показана

динамика цветения по дням и времени суток. Гистограммы пыления растений в течение суток представлены нами как в целом для всех исследованных цветков (независимо от их принадлежности отдельным колоскам или побегам), так и отдельно для колосков (рис. 11.2, 11.3). Колосок считался цветущим, если в нем в данный момент времени был отмечен хотя бы один цветок, выпускающий тычинки. Для оценки возможных изменений суточной ритмики распускания цветков в течение сезона построены также гистограммы суточной ритмики отдельно для первой и второй половины всего срока цветения (рис. 11.4). Разделение срока цветения было произведено приблизительно на основании медианного значения дат цветения.

11.4. Результаты и обсуждение

11.4.1. Длительность цветения

За период наблюдений только два из изученных видов полностью завершили пыление, поэтому для них мы смогли прямо оценить продолжительность цветения. Она составила для *Anthoxanthum odoratum* 26 дней – с 13 июля по 7 августа и для *Catabrosella variegata* 21 день – с 18 июля по 7 августа. Для остальных видов длительность оценена на основе прогностических данных. Они получены следующим образом. Составлялась пропорция на основании данных трех измерений: число отпыливших цветков, время за которое это количество цветков раскрылось, число не раскрывшихся цветков на срезанных побегах. Соответственно мы могли вычислить предполагаемый срок окончания цветения. Данные прогностичны, так как на цветение влияет множество факторов и цветение могло быстро закончиться или продлиться чуть большее время.

Эта оценка составила для *Bromus variegatus* – 13 дней, *Festuca brunnescens* – 10 дней, *Festuca ovina* – 16 дней, *Festuca varia* – 16 дней, *Helictotrichon versicolor* – 11 дней, *Phleum alpinum* – 15 дней. Интересно отметить, что наиболее длительный период цветения отмечен у двух видов злаков более продуктивных альпийских лугов (*Anthoxanthum odoratum*, *Catabrosella variegata*), в то время как растения низкопродуктивных альпийских пустошей (*Festuca ovina*, *Helictotrichon versicolor*, *Bromus variegatus*), где снежный покров отсутствует или сходит очень рано (в апреле-мае), цветут позднее и в течение более короткого промежутка времени.

11.4.2. Динамика цветения в течение вегетационного периода

Цветение в течение вегетационного периода характеризуется неравномерностью (рис. 11.1). При анализе полученных данных следует иметь в виду, что в некоторые дни (2.08; 3.08; 4.08; 19.07; 26.07) наблюдения не проводили, поэтому увеличение числа раскрывшихся цветков на следующий день может быть связано с этим

обстоятельством. На оси времени эти даты пропущены. Однако, некоторое увеличение числа открытых цветков в такие дни наблюдалось лишь в четырех случаях: 20.07 и 27.07 у *Catabrosella variegata*, 14.08 у *Bromus variegatus* и наиболее резко 27.07 у *Anthoxanthum odoratum*.

На гистограммах видны как спады, так и пики цветения. Причины такой динамики этого могут быть как эндогенными, т.е. регулируемые внутренними процессами в самих растениях, либо экзогенными, например, погодными условиями, которые оказывают сильное влияние на ритмику цветения.

Естественная динамика выражается в постепенном наращивании количества раскрывающихся цветков, т.е. усиления цветения, а затем его спадом. Индивидуальные различия имеются в резкости наступления той или иной фазы или в отсутствии одной из них. Более четко такая динамика (в виде одновершинной «колоколообразной» кривой) наблюдается у *Anthoxanthum odoratum*, *Festuca brunnescens*, *Phleum alpinum*, *Catabrosella variegata*, *Festuca varia* (рис. 11.1). У *Helictotrichon versicolor* и *Bromus variegatus* нет постепенного начала, и весь короткий период цветения характеризуется относительной равномерностью. К тому же у большинства видов не отмечено резких однодневных пиков и в середине срока цветения (кроме *Anthoxanthum odoratum* и *Catabrosella variegata*). Спады в интенсивности цветения, видимо, обусловлены и погодными причинами. У *Helictotrichon versicolor* и *Bromus variegatus* равномерность нарушается в отдельные неблагоприятные дни. Изменение погодных условий (дождь) снижает интенсивность цветения почти до нуля. В то же время в благоприятных условиях цветение происходит довольно равномерно.

Действие неблагоприятных условий довольно специфично. Часто мы наблюдали снижение интенсивности цветения не в тот же день, когда появились ограничивающие факторы, а на следующий день. Например, у *Anthoxanthum odoratum* и *Catabrosella variegata* уменьшение количества раскрывшихся цветков отмечено 24.07 и 28.07, после дождливых дней соответственно 23.07 и 27.07. У других видов цветение снизилось 12.08, хотя дождь начался 11.08 и продолжался 12.08. Видимо, такое запоздание связано с невозможностью для исследуемых растений быстро реагировать на изменение погодной обстановки, хотя такая реакция имеет большое адаптивное значение, предотвращая бесполезное расходование пыльцы. В связи с этим очень интересен случай, когда *Anthoxanthum odoratum* активно цвел 23 июля во время весьма редкого для этого времени интенсивного снегопада.

Конечно, абсолютная высота пиков цветения напрямую зависит от общего количества колосков в наблюдаемых куртинах. У *Festuca varia* и *Anthoxanthum odoratum* это количество доходит до 2000-3500 цветков, в то время как у *Bromus variegatus* и *Helictotrichon versicolor* оно составило лишь 20-40.

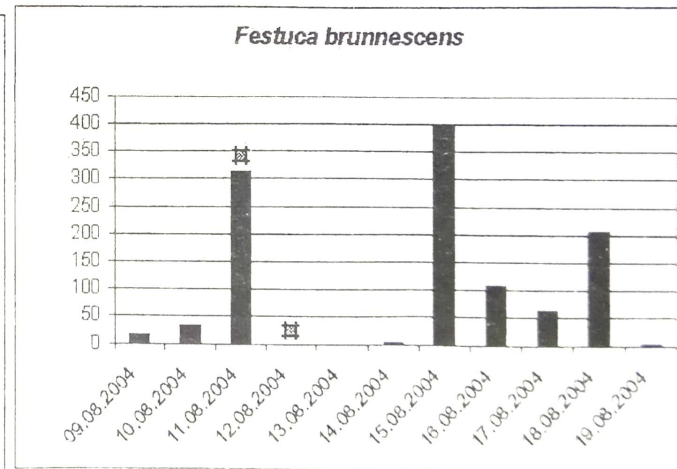
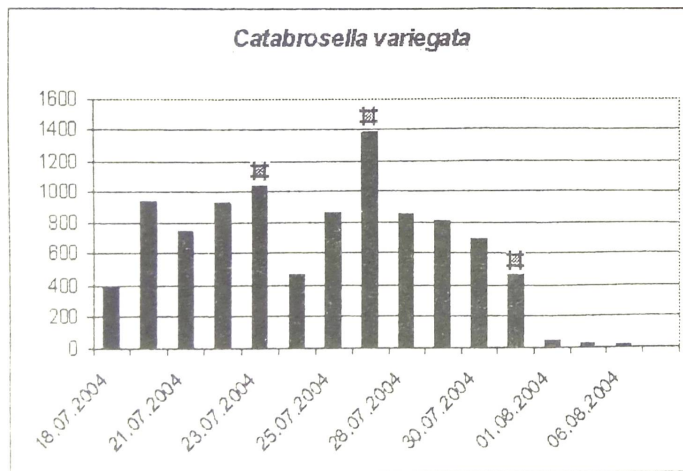
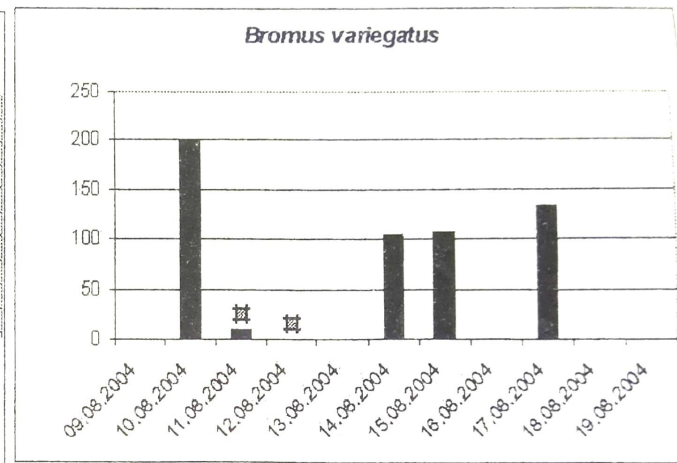
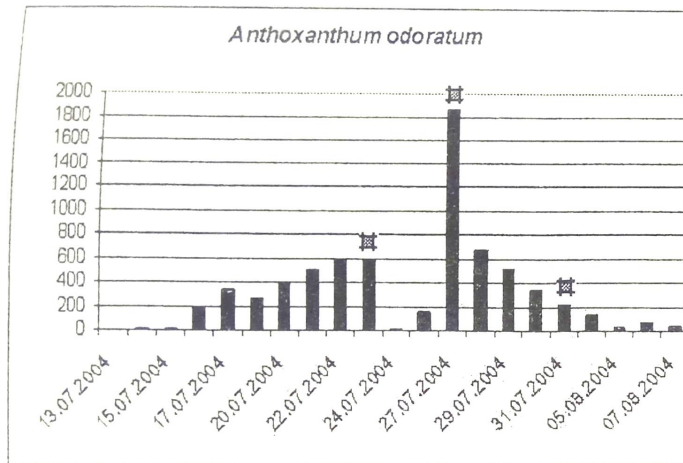


Рис. 11.1. Динамика цветения в течение всего периода вегетации.



- обильные осадки. По оси ординат – число пылящих цветков

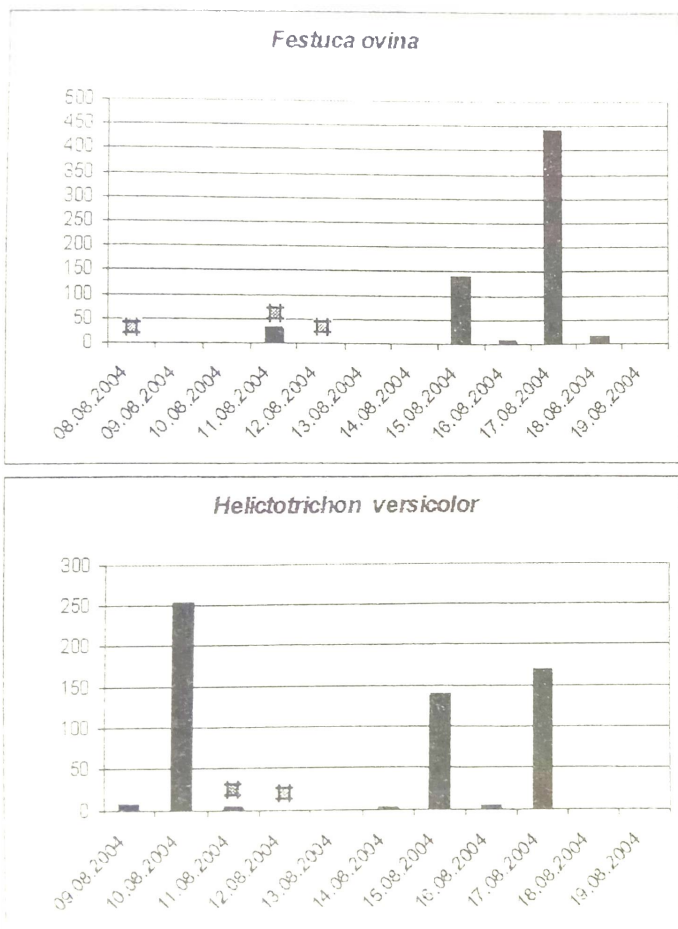
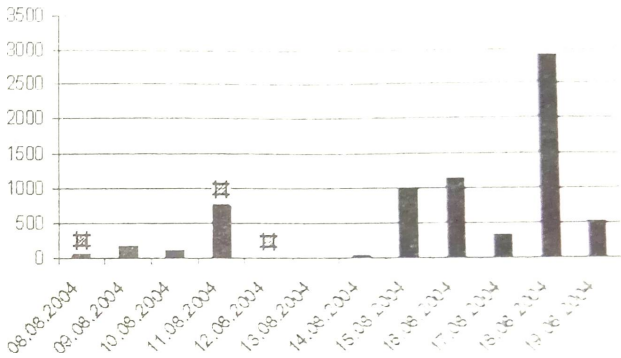
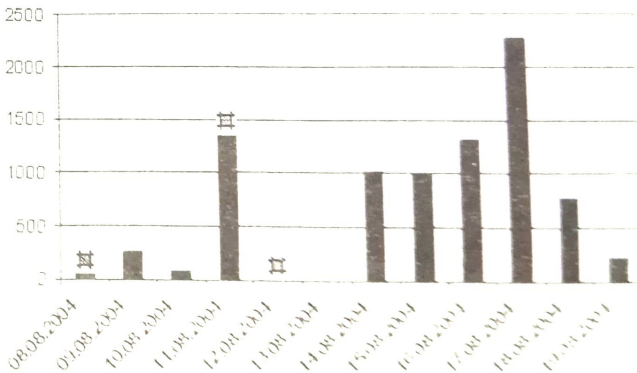


Рис. 11.1 (окончание)

Festuca varia



Phleum alpinum



11.4.3. Суточная ритмика цветения

Суточная динамика цветения показана нами на основании общего количества цветущих колосков (рис. 11.2) и цветков (рис. 11.3) в каждом временном интервале за весь период цветения. Данные по этим параметрам получились схожими, так как количество колосков с распустившимися цветками примерно пропорционально количеству распустившихся цветков. Поэтому дальнейшее обсуждение суточной ритмики мы будем проводить на основании анализа распускания цветков (рис. 11.3).

Все данные в интервале 21^{15} - 7^{15} следует относить к утренним наблюдениям 5^{00} - 7^{15} . Поэтому промежуток 21^{15} - 7^{15} на рис. 11.2 – 11.4 отсутствует и принят за начало цветения интервал 5^{00} - 7^{15} . Цветение после 21^{15} не наблюдалось ни у одного из изученных нами видов.

Анализируя полученные гистограммы, можно заметить большие различия между видами по суточной динамике цветения. Все исследованные виды можно разделить на несколько групп по характеру цветения. Мы выделили три таких группы:

I группа – злаки с утренним цветением, постепенно затухающим к полудню (*Phleum alpinum*, *Festuca varia*, *Festuca brunnescens*, *Festuca ovina*);

II группа – с вечерним пиком цветения около 18^{00} (*Bromus variegatus*, *Helictotrichon versicolor*);

III-я группа – с цветением, растянутым на весь день (*Catabrosella variegata*, *Anthoxanthum odoratum*), но максимумом, приходящимся на утренние часы. Интересно отметить, что они выделяются среди исследованных видов как наиболее растянутым по сезону периоду цветения, так и сильно растянутым суточным периодом пыления. Возможно, что эти признаки могут быть скоррелированы друг с другом.

Полученные данные по ритмике цветения *Bromus variegatus* хорошо согласуются с таковыми, выявленными С. С. Жененко (1979) при детальном исследовании анэкологии этого вида. Было установлено, что *Bromus variegatus* характеризуется порциальным распусканьем цветков, приуроченным ко второй половине дня, а именно к 13-18 часам.

Картина суточной ритмики цветения отдельных видов отражает, с одной стороны, наследственные адаптации, характерные для близкородственных видов, а с другой – адаптации к условиям конкретных биотопов. Суточные изменения метеорологических факторов в высокогорьях носят закономерный характер. Наибольшее значение для переноса пыльцы может иметь скорость ветра, облачность и влажность воздуха. В районе наших исследований относительная влажность воздуха обычно снижена в первой половине дня и увеличивается после полудня. Скорость ветра минимальна в утренние (6^{00} – 7^{00}) часы, затем возрастает и достигает максимума в районе истинного полудня (13^{15}), постепенно снижаясь к вечеру, хотя в вечерние часы она в 2-3 раза выше, чем в утренние.

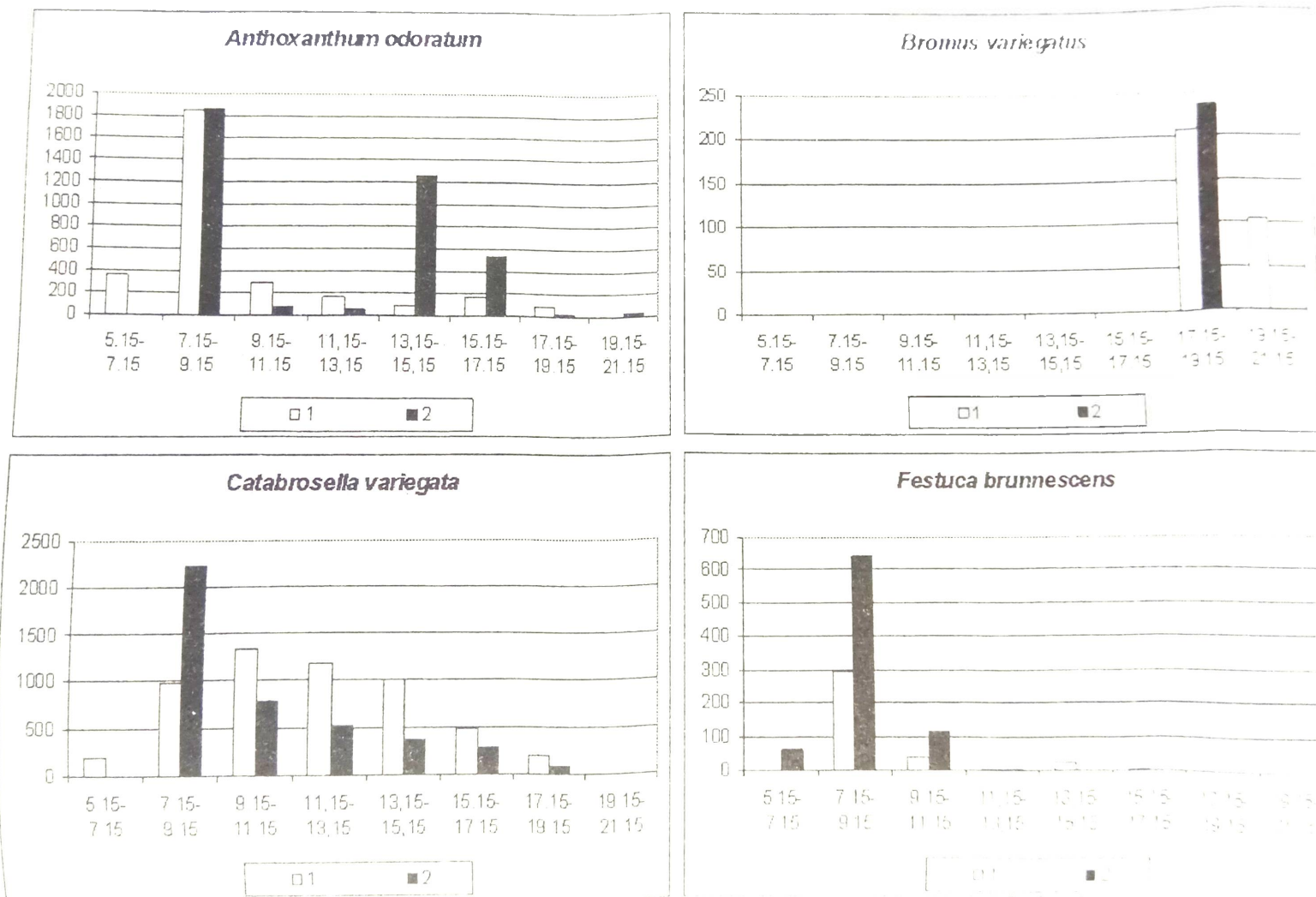


Рис. 11.2. Динамика цветения по часам. По оси ординат – число пылящих цветков. Весь период цветения разбит на 2 периода (1 и 2). Даты разбивки: *A. odoratum*: 1 – до 25.07, 2 – после 25.07; *B. variegatus*: 1 – до 14.08, 2 – после 14.08; *C. variegata*: 1 – до 25.07, 2 – после 25.07; *F. brunnescens*: 1 – до 14.08, 2 – после 14.08.

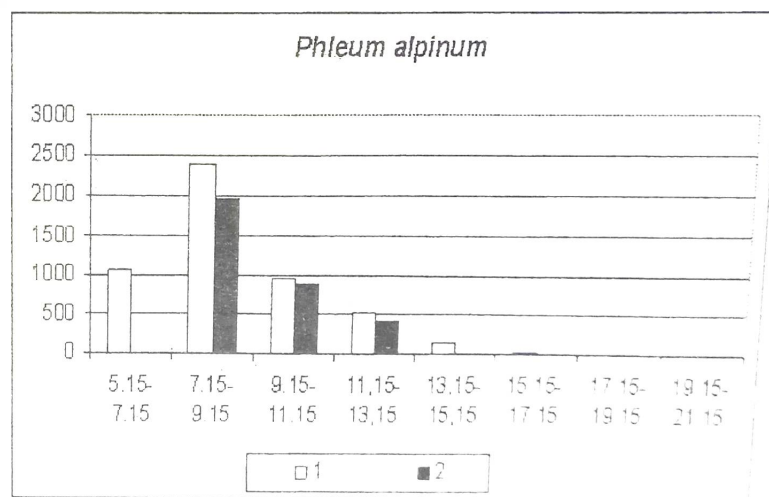
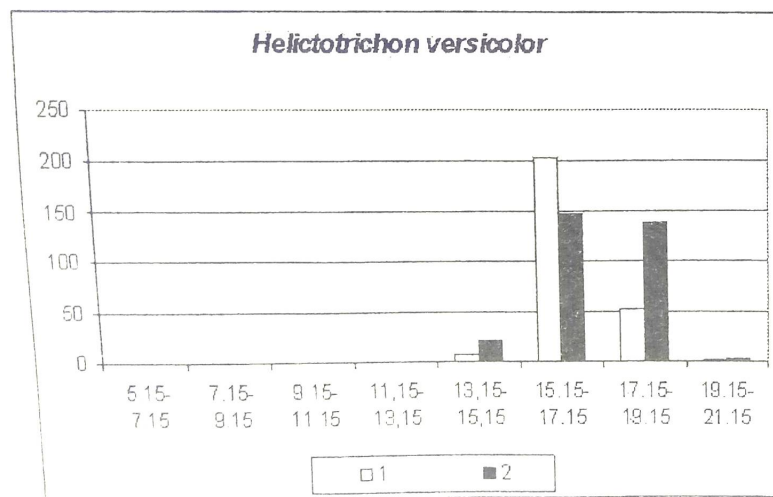
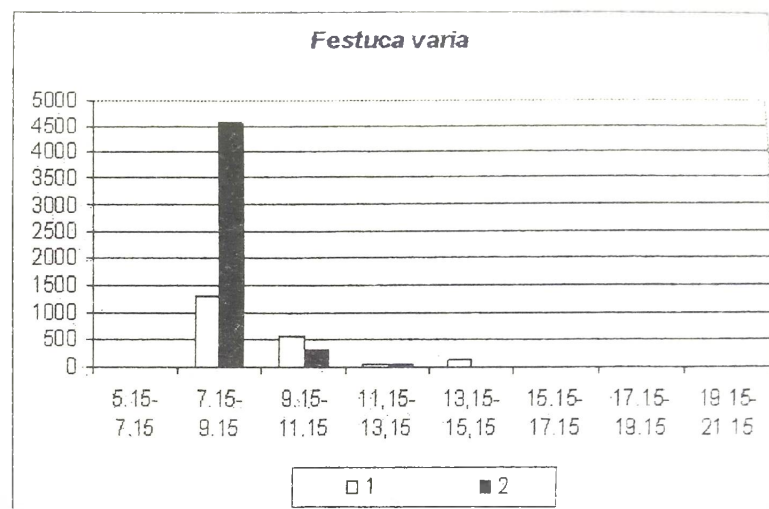
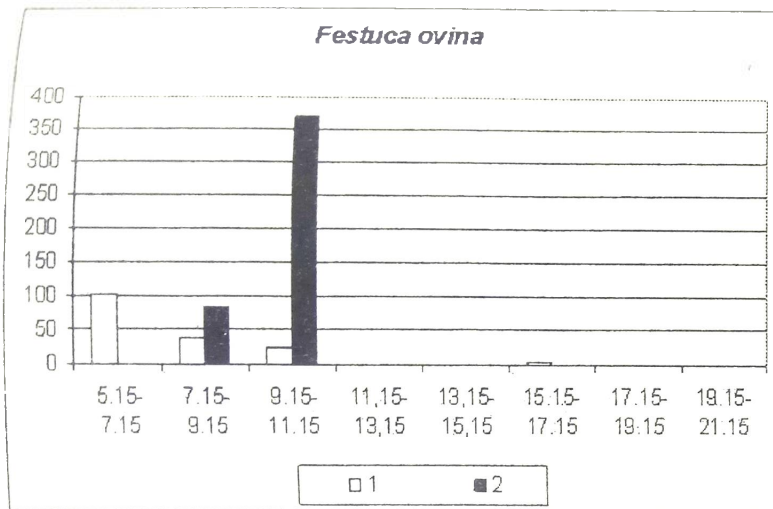


Рис. 11.2 (продолжение). Даты разбивки: *F. ovina*: 1 – до 16.08, 2 – после 16.08; *F. varia*: 1 – до 15.08, 2 – после 15.08; *H. versicolor*: 1 – до 16.08, 2 – после 16.08; *P. alpinum*: 1 – до 16.08, 2 – после 16.08.

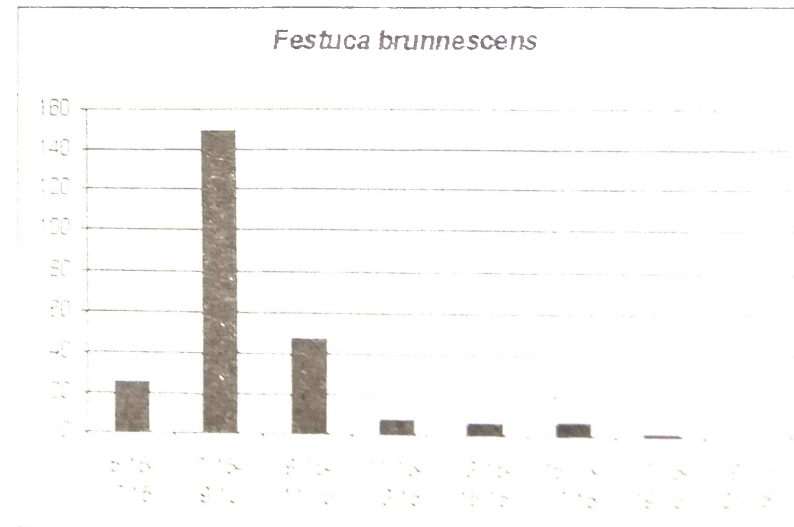
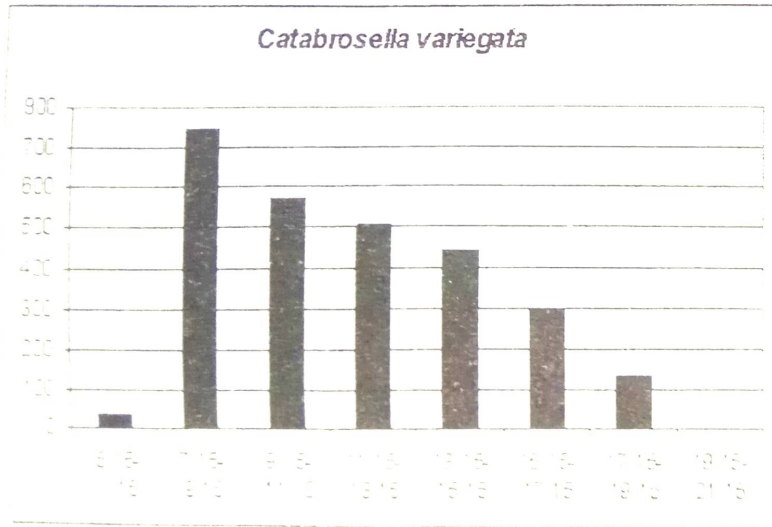
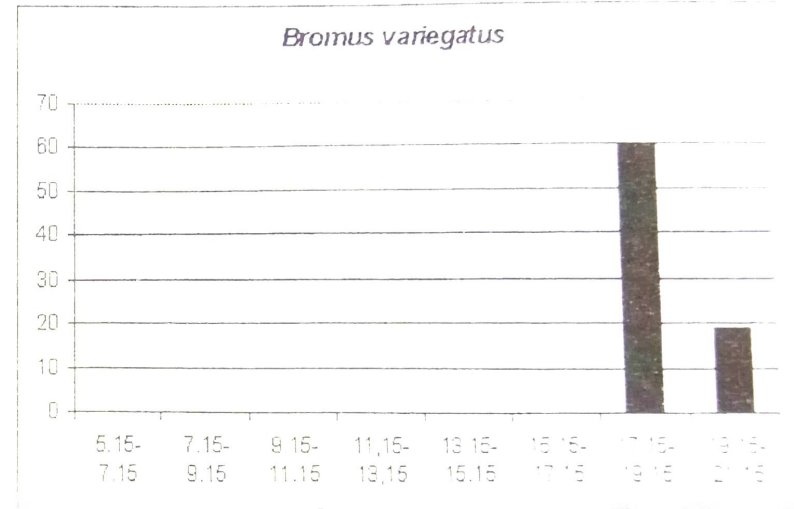
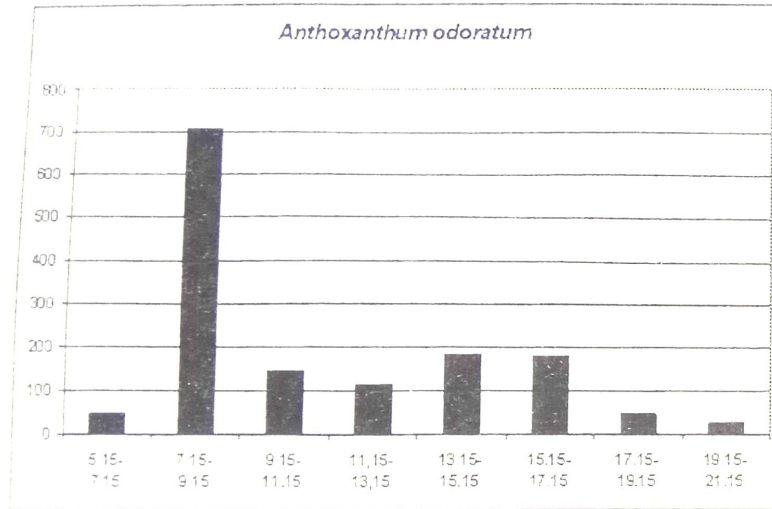


Рис. 11.3. Динамика цветения по часам за весь период цветения (по оси ординат – число распустившихся колосков)

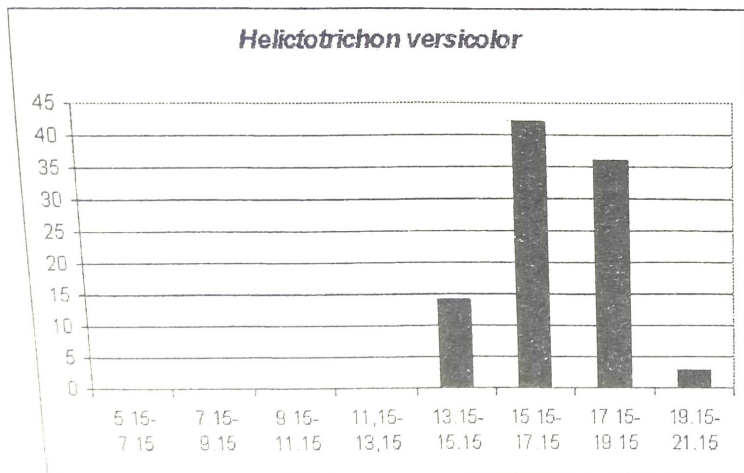
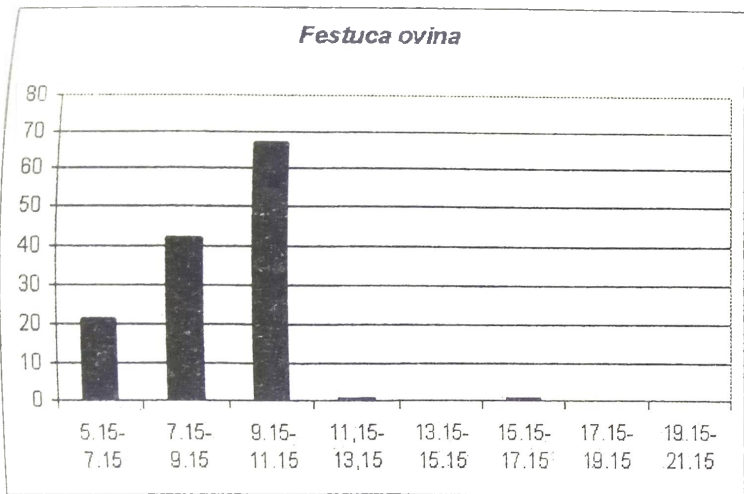
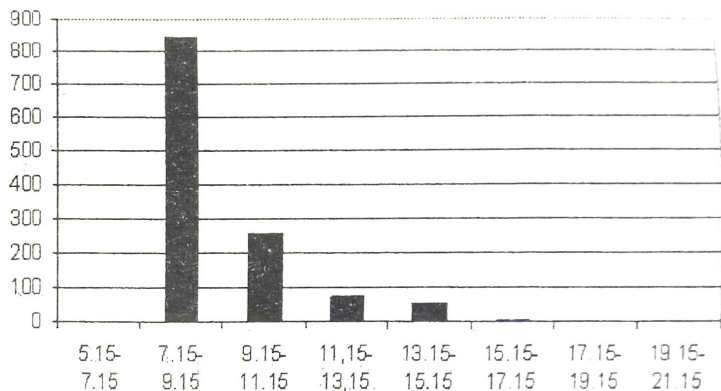
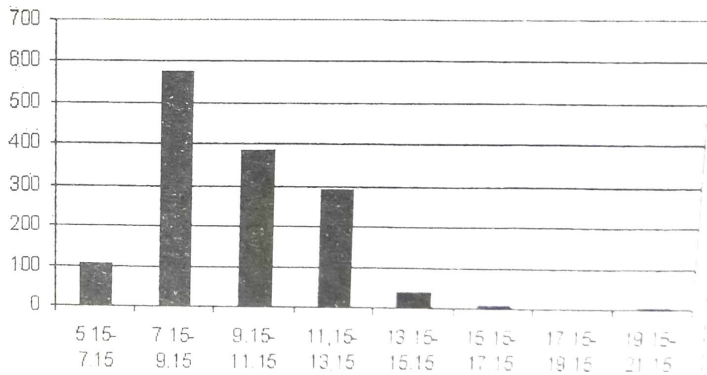


Рис. 11.3 (окончание)

Festuca varia



Phleum alpinum



Облачность имеет тенденцию непрерывного роста с 6 часов утра до 18 часов, а затем начинает снижаться (Онищенко, Онищенко, 1986). Наибольшая скорость ветра в полуденные часы, видимо, неблагоприятна для опыления изучаемых видов, поскольку может приводить к неоправданной трате пыльцы. Поэтому ни один из исследованных видов не имеет максимума пыления в это время.

Установлено, что строение цветков, цветковых чешуй, соцветий, их рыхлость, упругость стеблей отражает способность анемофильных растений за счет этого создавать и регулировать своеобразные аэродинамические условия в непосредственной близости от соцветия, благоприятствующие улавливанию пыльцы своего вида (Niklas, 1987). Возможно, в нашем случае, если сравнивать группы 1 и 2, видно, что сообразно с изменением силы ветра изменяется и морфология цветков и соцветий. У группы с утренним цветением цветки относительно не крупные, соцветия более или менее рыхлые (исключение составляет *Phleum alpinum*), но упругие. У группы с вечерним пиком цветения цветки крупные, цветковые чешуи сухие, соцветие рыхлое. К тому же эти виды (*Bromus variegatus*, *Helictotrichon versicolor*) растут в основном на гребнях и обдуваемых крутых склонах, где скорость ветра наиболее велика.

Следует уточнить, что при опылении имеет значение появление не только тычинок, но и пестиков. Появление рылец пестиков происходило одновременно с появлением тычинок. Расхождения не велики, так как при учете тычинок рыльца всегда были уже выпущены. Таким образом, для исследованных видов свойственна некоторая степень протогинии (более раннее появление рылец пестиков), которая снижает роль гейтеногамии (опыления внутри соцветия). Кроме того, препятствием самоопылению могут служить длинные тычиночные нити, на которых пыльники свешиваются ниже пестиков.

Интересен вопрос о том, каким образом происходит раскрытие цветков в соцветии, т.е. порядок распускания (Пономарев, 1960). У *Phleum alpinum* наблюдалась некоторая приуроченность в начале цветения к раскрытию верхних цветков в соцветии, но далее цветение шло равномерно по всему соцветию. У остальных видов наблюдалась относительно равномерное раскрытие цветков. Следует сказать, что причины определенной последовательности раскрытия могут быть тоже связаны с приспособлением к опылению, так как, скорее всего, соцветие к началу пыления созревает полностью, т.е. имеет готовые к раскрытию цветки. Но возможно, что у некоторых видов цветки открываются неравномерно на всем соцветии. Для получения более детальных данных необходимы дальнейшие исследования.

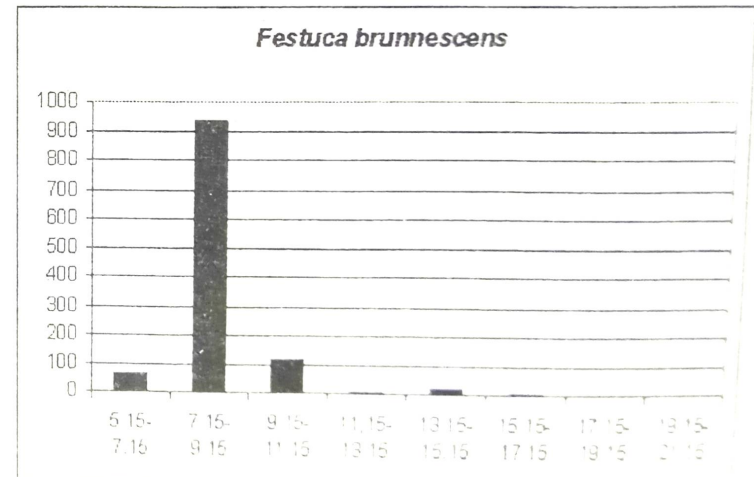
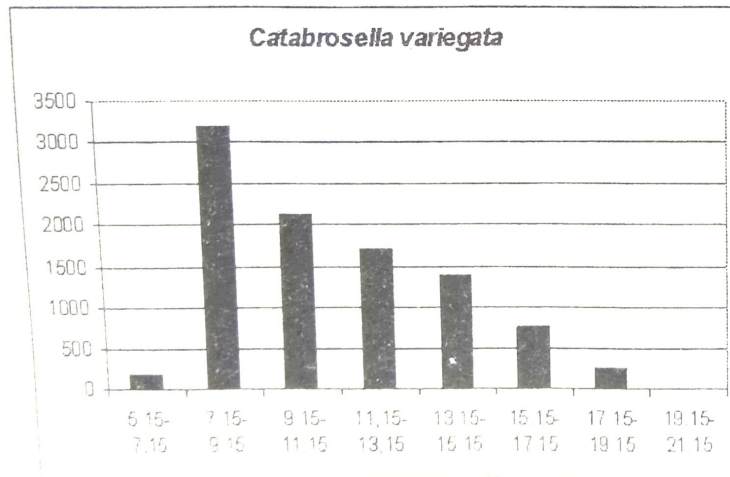
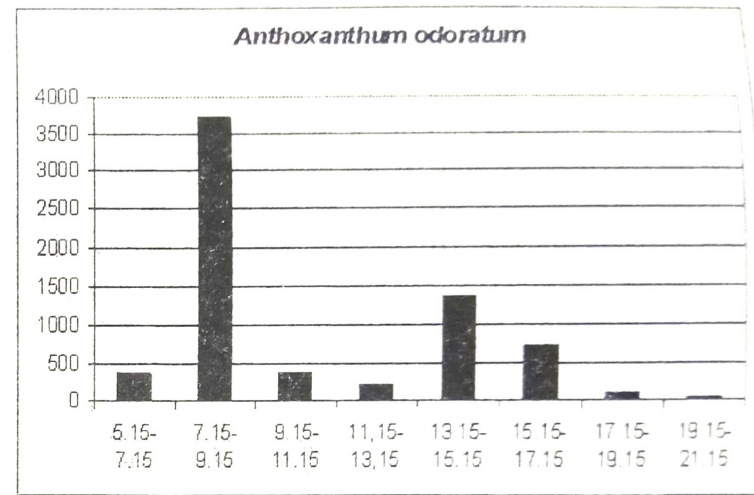
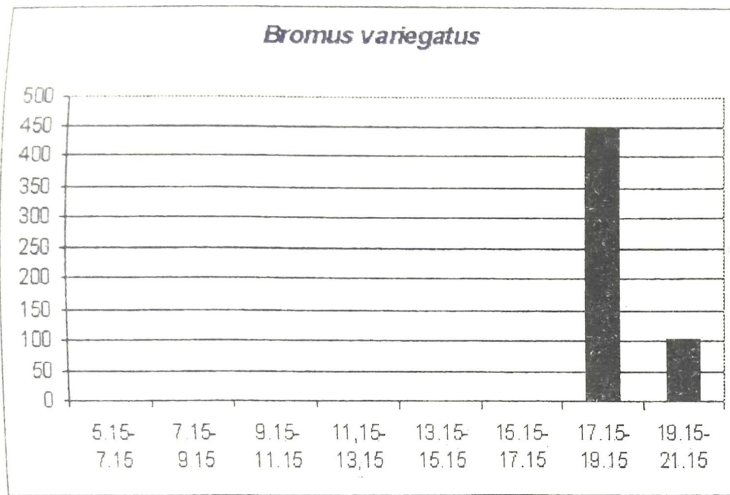


Рис.11.4. Динамика цветения по часам за весь период цветения (по оси ординат – число пылящих цветков)

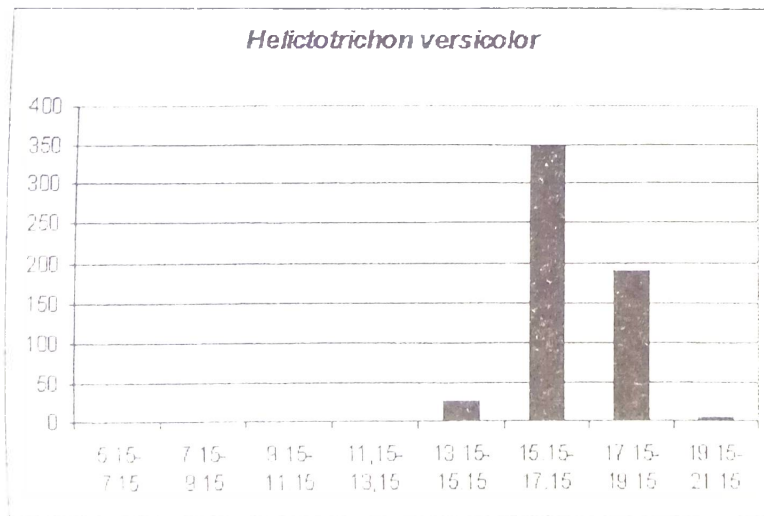
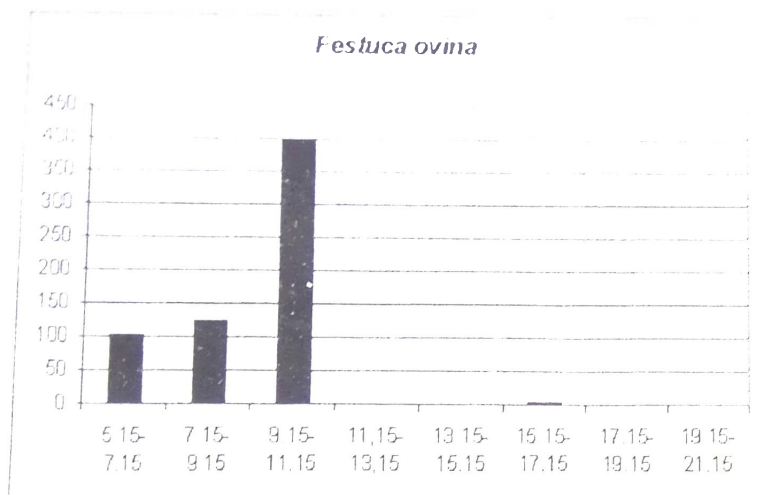
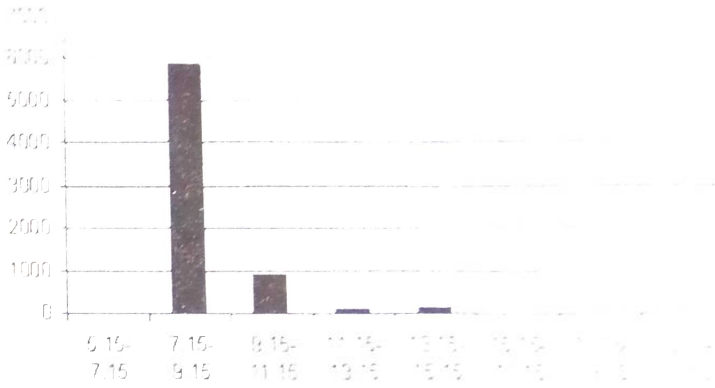
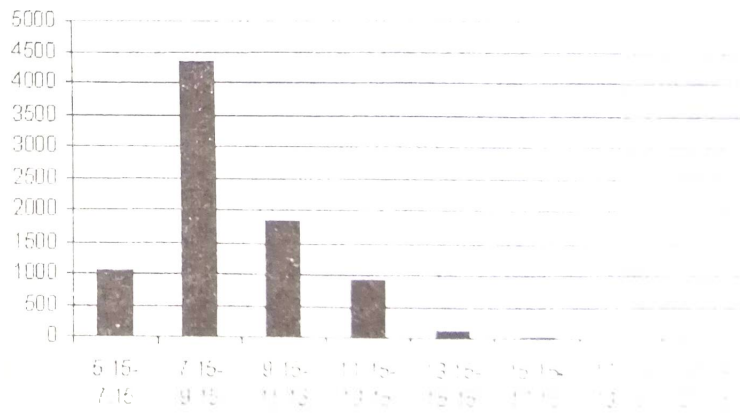


Рис. 11.4 (окончание).

Festuca varia



Phleum alpinum



Как же растения поступают при ухудшении погодных условий? Следовало бы ожидать смещение ритмов цветения на более благоприятные часы. Но наши наблюдения говорят о противоположном. Время цветения сохраняется полностью, но интенсивность падает или цветение прекращается совсем. Поэтому можно предположить, что время раскрытия цветков злаков не регулируется прямо погодными факторами, последние лишь влияют на количество раскрывающихся цветков в данный день.

Происходит ли изменение суточной ритмики цветения злаков по сезону? Мы разбили период цветения на два временных отрезка таким образом, чтобы на каждый пришлось примерно равное количество раскрывшихся цветков (рис. 11.4). Общие закономерности суточной ритмики сохраняются в течение периода цветения, но в ряде случаев наблюдается тенденции смещения времени цветения. Во второй половине периода цветения наблюдается небольшое смещение на более поздние часы у *Anthoxanthum odoratum*, *Festuca ovina*, *Festuca brunnescens*, *Helictotrichon versicolor* и на более ранние часы у *Bromus variegatus*, *Catabrosella variegata*, *Festuca varia*. Для подтверждения этих тенденций необходимы дальнейшие наблюдения в течение нескольких лет.

11.5. Выводы

Изучена сезонная и суточная динамика цветения 8 видов злаков альпийского пояса Тебердинского заповедника. По длительности и времени цветения исследованные виды можно разделить на 2 группы:

1) ранне- и длительноцветущие виды с невыраженным максимумом пыления по сезону: *Anthoxanthum odoratum* и *Catabrosella variegata*;

2) поздне- и быстроцветущие виды: все виды р. *Festuca*, *Phleum alpinum*, *Helictotrichon versicolor*, *Bromus variegatus*.

По типу суточной динамики все исследованные виды разделены на три группы:

1) злаки с утренним цветением, постепенно затухающим к полудню (*Phleum alpinum*, *Festuca varia*, *Festuca brunnescens*, *Festuca ovina*);

2) злаки с вечерним пиком цветения около 18⁰⁰ (*Bromus variegatus*, *Helictotrichon versicolor*);

3) злаки с цветением, растянутым на весь день, но максимумом, приходящимся на утренние часы (*Catabrosella variegata*, *Anthoxanthum odoratum*).

Погодные условия также влияют на изменение цветения, но только как останавливающий фактор, а не смещающий время цветения.