



9. 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.
10. Pisyaukova V.V. On the occurrence of like flower inflorescence in entomophilous plants // Sov. bot. 1939. № 8. P. 89–99.
11. Fegri K., van der Peijl L. Basics of pollination ecology. Moskva. Mir 1982.
12. Vorobyova F.M., Onipchenko V.G. Vascular plants Teberda Reserve (an annotated list of species) // Flora and Fauna Reserves. № 99 / Ed. I.A. Gubanov. M., 2001.
13. Tichomirov B.A. Essays on the Biology of the Arctic plants. M., L., 1963.
14. Shamurin V.F. The seasonal rhythm of flowering plants and ecology of tundra communities in the north of Yakutia // Adaptation of plants to environmental conditions in the Arctic. № 8. M., L., 1966.
15. Novozilova N.N. Diurnal rhythm of flowering alpine plants of the eastern Pamirs // Bot. journ. 1984. T. 69. № 11. P. 1502–1509.
16. Gorishina T.K. Plants ecology. M.: Vishaya shkola. 1979. P. 368.

УДК 582.918(479)

АНТЭКОЛОГИЯ ЭНТОМОФИЛЬНЫХ АЛЬПИЙСКИХ РАСТЕНИЙ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА. II. ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ И РИТМИКА ЦВЕТЕНИЯ³

© 2012 А.С. Курашев

Аспирант, Биологический факультет, МГУ им. М.В. Ломоносова

Изучены антэкологические особенности 84 видов альпийских энтомофильных растений северо-западного Кавказа. Продолжительность цветения альпийских растений варьирует в широких пределах. Цветок открыт в среднем 6–7 дней; минимальное значение имеет *Veronica gentianoides* (1 день), а максимальное *Dactylorchiza euxina* (17 дней). Средняя продолжительность цветения цветков на побеге — 12 дней; наименьшее значение у *Taraxacum stevenii* (3 дня), наибольшее у *Carum meifolium* (26 дней). Кривые цветения сообществ имеют одновершинную форму. Зацветание видов в сообществе не одновременное. Синхронность зацветания не зависит от типа сообщества.

We studied anthecological features of 84 species of alpine entomophilous plants northwest Caucasus. Duration of flowering alpine plants varies widely. Flower opened in average 6–7 days minimum has *Veronica gentianoides* (1 day), and the maximum *Dactylorchiza euxina* (17 days). Flower opened in average 6–7 days; *Veronica gentianoides* has a minimum value (1 day), and *Dactylorchiza euxina* has a maximum value (17 days). Average duration of a flower blooming on the shoot - 12 days minimum value in *Taraxacum stevenii* (3 days), the highest in *Carum meifolium* (26 days). Flowering curves of communities have unimodal shape. Species begin to blossom in the community at different times. Synchronicity of flowering is independent of the type of community.

Ключевые слова: Цветение, продолжительность цветения, энтомофилия, фенология

Key words: Flowering, duration of flowering, entomophily, phenology

ВВЕДЕНИЕ

Цветение — один из важнейших этапов сезонного развития растений и один из самых динамичных периодов в развитии сообщества [1]. 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.

Для большинства исследованных видов отсутствуют данные по продолжительности цветения. Для *A. speciosa* показано, что цветок открыт около 20 дней, причем имеет место протерандрия: пыльники созревают на несколько дней раньше, чем пестики [2]. У Н.М. Деевой [3] *Vaccinium vitis-idaea* отнесен к растениям со средней продолжительностью цветения (10–20 дней).

Фенологические исследования на северо-западном Кавказе ранее проводили в 1983–1993 гг. [4, 5]. В этих работах построены кривые фенологических фаз развития сообществ, включая и фазу цветения для сообществ высокогорий. Показана характерная одновершинная форма кривой цветения,

³ Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проект № 11-04-01215.



которая также свойственна и альпийским коврам Арагаца [6], высокогорным лугам полярного Урала [7], высокогорным сообществам Тянь-Шаня [1].

В ранних исследованиях [5] указывается, что в сообществах с большим снегонакоплением максимум цветения смещается на более поздние сроки. Разница между пиками цветения разных сообществ может достигать 5–15 дней, при разнице в датах схода снега в 20–25 дней. Объясняется это ускорением сезонного развития сообществ, дольше находящихся под снегом, так как их развитие идет при более высокой температуре окружающей среды [8].

Постепенное зацветание растений в сообществе — это отражение дифференциации растений по сезонному развитию. В период цветения у растений повышается потребность во влаге и элементах минерального питания. Одновременное цветения всех видов сообщества неизбежно обострило бы конкуренцию между ними. Соответственно цветение в порядке экологической очереди снижает межвидовую конкуренцию в сообществе [9, 10].

Актуальным является вопрос о том, насколько быстро и в какой последовательности растения начинают цвести после таяния снега. Естественно, что виды растения зацветают не в один день и, возможно, это связано с особенностями закладки генеративных органов у растений. В работе Т.Н. Кишковского [11] показано, что сроки зацветания видов на Памире зависят от степени сформированности генеративного органа в зимующей почке в осенний период (в том числе в период выпавшего снега). Фенологические исследования на г. Малая Хатипара [4, 5] также показали, что генеративные побеги растений, в частности представителей альпийских лишайниковых пустошей, закладываются в год, предшествующий цветению, и степень сформированности различается от вида к виду. Выявлена закономерность — чем раньше цветет растение, тем лучше сформированы его генеративные побеги зимой. Даже виды одного сообщества имеют разную степень сформированности генеративных побегов, а, следовательно, и разные даты начала цветения.

Ритмика цветения отдельных видов растений северо-западного Кавказа мало изучена. Для *Senecio taraxacifolius* известно, что пик числа распустившихся цветков приходится на утренние часы [12]. Особенности сезонной ритмики изучены у *Sedum tenellum*; наблюдается падение интенсивности цветения в конце вегетационного периода [13].

Насекомые опылители не всегда используют пути доступа к нектару, «предусмотренные» растением. В этом случае они проделывают отверстия и через него добывают нектар. Такая деятельность насекомых может снижать число опыленных цветков на растении. В обзоре R.E. Irwin [14] приводятся данные о наличии *воровства нектара* у *Aconitum* spp., *Corydalis* spp., *Trifolium* spp., *Vaccinium* spp. и у *Antyllus vulneraria*.

Ввиду малой изученности антэкологии альпийских растений, нами было проведено исследование, цель которого состояла в познании ритмики и продолжительности цветения энтомофильных видов растений северо-западного Кавказа.

В своей работе мы решали следующие *задачи*: получить данные о продолжительности цветения отдельного цветка, побега и особи альпийских энтомофильных растений, описать порядок зацветания растений.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Район исследований расположен на территории Тебердинского государственного природного биосферного заповедника, Карачаево-Черкесская республика. Участки изученных сообществ располагаются на северо-восточных отрогах г. Малая Хатипара на высоте 2750 м н.у.м.

Всего было исследовано 84 вида энтомофильных растений. Латинские названия приведены по Ф.М. Воробьевой, В.Г. Онипченко [15].

Продолжительность цветения. На исследуемых участках были выбраны сходные по жизненности особи. Для наблюдений было отобрано по 15 особей (из-за повреждения животными, сильного дождя, града, заморозков — число исследуемых особей у некоторых видов при дальнейшей работе снижалось). Производили маркировку нумерованными этикетками особей (или побегов) и цветков. Каждый день все особи проверяли, и фиксировали состояние цветка и особи (побега) — бутонизация, цветение, окончание цветения.



Ритмика цветения сообщества. 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), пестроовсянищевые луга (ПЛ), альпийские ковры (АК). В каждом сообществе отмечалось по два участка — верхний (верх), с более ранним освобождением от снега и нижний (низ), с более поздним освобождением от снега.

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

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 — число групп деления.

Для разделения видов на группы по степени неодновременности зацветания особей в популяции использовали показатель *несогласованности зацветания особей* [16]. Формула расчета показателя неодновременности зацветания (НЗ): $\text{НЗ} = (\text{Max} - \text{Min}) / \text{Av} \times 100\%$, где Max — дата зацветания последней особи, Min — дата зацветания первой особи, Av — средняя длительность цветения особи. Чем выше значение показателя НЗ, тем больше несогласованность зацветания особей. Чем ниже значение, тем выше синхронность зацветания. Если даты цветения особей не перекрываются, показатель НЗ будет больше 100%.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Продолжительность цветения. 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. Максимальное значение по этому параметру отмечено у *Viola altaica* — 15 дней, минимальное *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. 1).

Таблица 1.

Длительность цветения цветка (соцветия типа антодий), побега, особи и НЗ (НЗ — неодновременность зацветания особей; указана разница в датах зацветания особей и значение НЗ в скобках; формула расчета приведена в тексте статьи). n — выборка, Av. — среднее значение, Sd — стандартное отклонение.

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> aggr.	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 saxifraga</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 conorhiza</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	–	–	–	–
<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	–	–	–	–	–	–	–
<i>Vaccinium vitis-idaea</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>Aethopappus 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)

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

У 49 видов удалось проследить продолжительность цветения особи, которая в среднем составила 12 ± 7 дней. Дольше всего цветут особи *Carum meifolium* — 26 дней, а растение *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 синхронное, 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. Можно предположить, что цветок на одноцветковых побегах и на многоцветковых имеет для растений разную ценность. С другой стороны это может свидетельствовать о различном промежутке времени, необходимым 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 цве-



ток, тем дольше будет цвести и побег. Происходит это ввиду 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 (*Leontodon hispidus*, *Scorzonera cana*, *Taraxacum confusum*, *Hieracium* spp.) говорит о возможности сравнения данных о длительности цветения цветка у растений, не имеющих соцветия 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).

Ритмика цветения растений в сообществе. Цветение растений в сообществах изучали на постоянных площадках. Оценить длительность цветения популяции удалось у 52 видов, растения которых зацвели после начала наблюдений и закончили цвести, когда наблюдения еще продолжались. Кривые цветения сообществ построены на анализе 81 вида (включая анемофильные) (рис. 1).

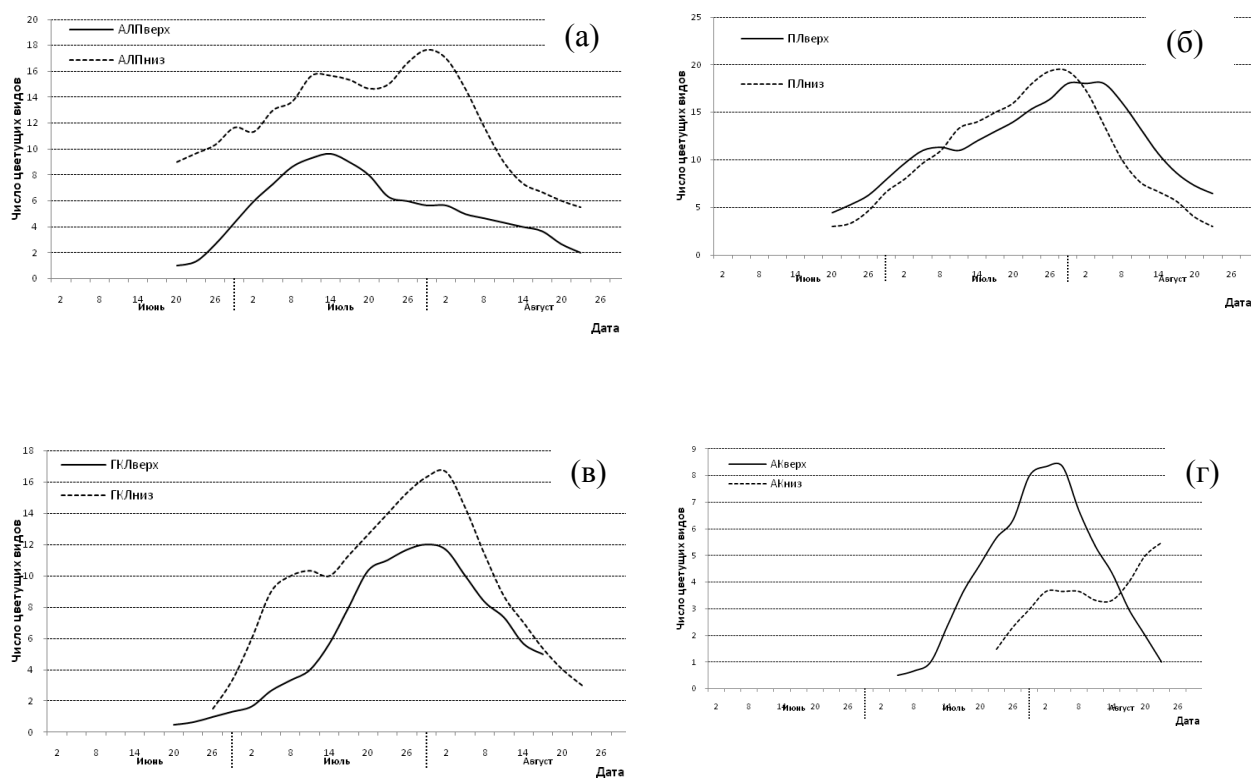


Рис. 1. Сглаженные кривые цветения альпийских сообществ.
(а) альпийские лишайниковые пустоши (АЛП), (б) пестроовсянцевые луга (ПЛ),
(в) гераниево-копеечниковые луга (ГКЛ), (г) альпийские ковры (АК).
Варианты сообществ — верхние (верх) и нижние (низ).

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 [16]. Такая относительная одновременность разворачивания листьев может быть связана с коротким периодом вегетации растений в изучаемом районе.



Мы предположили, что в разных сообществах синхронность зацветания растений различается. Однако зависимость между типом сообщества и разницей между датами начала цветения видов в сообществе оказалась не значимой ($p > 0,05$, $n = 197$). Возможно, что более длительные исследования подтвердили бы наше предположение о сокращении разниц между датами начала цветения в сообществах с более коротким периодом вегетации. Парное сравнение показало значимое различие по этой характеристике между АК_{низ} и АЛП_{низ}, ПЛ_{верх}, ПЛ_{низ}, ГКЛ_{верх}, сообществами АК_{верх} и ПЛ_{верх}. Исходя из средних значений, можно построить ряд сообществ по уменьшению разниц дат начала цветения видов в сообществе: АЛП → ПЛ → ГКЛ → АК. Этот ряд соответствует ряду по увеличению снегонакопления и срокам начала вегетации видов в сообществе. Возможно, уменьшение вегетационного периода сообщества влечет и сокращение пауз между зацветанием видов, т.е. виды начинают цвести более одновременно.

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*. Не различаются 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%).

Непараметрический дисперсионный анализ не показал значимой связи между сообществами по длительности цветения популяций изученных видов растений ($p > 0,05$, $n = 124$). Для выявления различий между парами сообществ использовали критерий Манна-Уитни. Длительность цветения популяций растений сообщества АК_{верх} значимо отличается от таковой всех сообществ, кроме АК_{низ} и ГКЛ_{верх}. Для АК_{низ} не показано значимого различия в длительностях цветения популяций с АЛП_{верх}, ПЛ_{низ}, ГКЛ_{верх} и АК_{верх}.

Общая форма полученных кривых цветения сообществ имеет одновершинную форму, при этом наблюдаются довольно резкие спады и подъемы в числе цветущих видов. Одновершинность кривой цветения так же обнаружена в более ранних исследованиях В.Г. Онипченко [4] и В.Г. Онипченко и Я.А. Устиновой [5].

В сообществе АЛП_{верх} (рис. 1, а) растения довольно резко и массово начинают цвести, достигая максимума и постепенно отцветая. В других сообществах наблюдается обратная картина: зацветание происходит медленно, а отцветание после максимума довольно быстрое. Интересно, что в сообществе АЛП_{верх} растения зацветают наименее синхронно, так как периоды цветения некоторых видов не пересекаются.

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.

Воровство нектара. Под воровством нектара понимается процесс изъятия насекомыми опылителями нектара без прохождения ими стандартного маршрута [18]. Обычно это происходит путем прокусывания венчика с внешней стороны вблизи нектарников. При этом отсутствует контакт насекомого опылителя с пыльцой и, соответственно, уменьшаются шансы на опыление. Причины воровства могут быть различными. Например, в цветках, *Betonica macrantha* имеется довольно узкая и длинная трубка венчика (32,8 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 тычинок и пестика данных видов.

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: *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, сделанные шмелями, для доступа к нектару. У *Gentiana verna* узкая и длинная трубка венчика, и во время неблагоприятных погодных условий цветок закрывается, 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

Средняя продолжительность цветения отдельного цветка составила (среднее значение \pm стандартное отклонение) 6 ± 4 и 7 ± 4 дней, у видов с единственным цветком на побеге и видов с многочисленными цветками на побеге, соответственно. Максимальная продолжительность отмечена у *Viola altaica* — 15 дней и у *Dactylorchiza euxina* — 17 дней, а минимальная — у *Campanula ciliata* — 4 дня и у *Veronica gentianoides* — 1 день.

Продолжительность цветения побега в среднем составляет 12 ± 6 дней, она минимальная у *Taraxacum stevenii* — 3 дня и максимальная у *Carum meifolium* — 26 дней.

Все изученные сообщества характеризуются одновершинной кривой цветения. Зацветание растений в разной степени не одновременное. Синхронность зацветания не зависит от типа сообщества.

Доля поврежденных трубок венчиков в связи с воровством нектара может достигать 95% (*Betonica macrantha*).

Библиографический список

1. 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. Вып. 2.
2. Кондрашов А.С., Онопченко В.Г., Язвенко С.Б. О гибридной зоне между *Anemone speciosa* L. и *A. speciosa* Adams ex Pritzel (Ranunculaceae Juss.) в Тебердинском заповеднике // Бюлл. МОИП. Отдел биол. 1986. Т. 91. № 1. С. 88–95.
3. Деева Н.М. Сезонное развитие растений северо-запада плато Путорана // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 5. С. 682–693.
4. Онопченко В.Г. Сезонная динамика фитоценоза альпийской пустоши на северном Кавказе // Бюлл. МОИП. Отдел биологический. 1983. Т. 88. Вып. 5. С. 106–114.
5. Онопченко 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.
6. Зироян А.Н. Сезонная ритмика основных видов полупустынных, лугово-степных и альпийских растений горы Арагац // Биол. журн. Армении. 1983. Т. 36. № 3.
7. Игошева Н.И. Фенологическая ритмика околоснежных высокогорных лугов Полярного Урала // Растительные сообщества Урала и их антропогенная деградация. Свердловск, 1984.
8. Балоян С.А. Сезонная динамика альпийских фитоценозов горы Арагац. Ереван. // ВИНТИ. № 3639-B87 Деп. 1987.
9. Ларин И.В. Очередные задачи геоботанических исследований кормовых площадей // Бот. журн. 1936. Т. 21. № 2. С. 244–252.
10. Миркин Б.М. Экология естественных и сеяных лугов // Сельское хозяйство. № 8. М.: Знание, 1991. 64 с.
11. Кишковский Т.Н. К биологии высокогорных растений Памира // Бот. журн. 1951. Т. 36. № 5. С. 523–527.
12. 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.
13. Шинковская К.А. Эколого-морфологические особенности *Sedum tenellum* Vieb. в высокогорьях Тебердинского заповедника // Тр. Теберд. гос. зап. Вып. 27 / Под ред. В.Н. Павлова, В.Г. Онопченко, Т.Г. Елумеевой. 2007. С. 131–135.
14. Irwin R.E., Bronstein J.L., Manson J.S., Richardson L. Nectar robbing: ecological and evolutionary perspectives // Annu. Rev. Ecol. Syst. 2010. V. 41. P. 271–292.
15. Воробьева Ф.М., Онопченко В.Г. Сосудистые растения Тебердинского заповедника (аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников. Вып. 99 / Под ред. И.А. Губанова М., 2001.
16. Курашев А.С. Антэкология злаков альпийского пояса северо-западного Кавказа // Бюлл. МОИП. Отдел биол. 2012. Т. 117. № 2. С. 55–63.
17. Эркенова М.А., Онопченко В.Г. Динамика разветвления и отмирания листьев альпийских растений гераниево-копеечниковых лугов // Тр. Теберд. гос. зап. Вып. 27 / Под ред. В.Н. Павлова, В.Г. Онопченко, Т.Г. Елумеевой. 2007. С. 136–142.



18. Фегри К., ван дер Пэйл Л. Основы экологии опыления. Москва. Мир, 1982.

Bibliography

1. Linov Yu.S. Ecological and phenological characteristics of flowering plants and plant communities in the midlands and the highlands of western Tien-Shan. // Bull. MOIP. Otdel biol. 1986. V. 91. № 2.
2. Kondrashov A.S., Onipchenko V.G., Yazvenko S.B. On the hybrid zone between *Anemone speciosa* L. and *A. speciosa* Adams ex Pritzl (Ranunculaceae Juss.) in the Teberdinsky Reserve // Bull. MOIP. Otdel biol. 1986. V. 91. № 1. P. 88–95.
3. Deeva N.M. Seasonal plant development northwest of Putorana // Bot. journ. 1990. V. 75. № 5. P. 682–693.
4. Onipchenko V.G. Seasonal dynamics of alpine heath communities in the northern Caucasus // Bull. MOIP. Otdel biol. 1983. V. 88. № 5. P. 106–114.
5. Onipchenko V.G., Ustinova Ya.A. Seasonal dynamics of alpine communities Teberda Reserve (NW Caucasus) // Bull. MOIP. Otdel biol. 1993. V. 98. № 6. P. 71–79.
6. Ziroyan A.N. Seasonal rhythms of the main types of semi-desert, meadow-steppe and alpine plants of Mount Aragats // Biol. journ. Armenii. 1983. V. 36. № 3.
7. Igosheva N.I. Phenological rhythm of snow near the alpine meadows of the Polar Ural Mountains // Plant communities of the Urals and human-induced degradation. Sverdlovsk, 1984.
8. Baloyan S.A. Seasonal dynamics of alpine plant communities of Mount Aragats. Yerevan. // VINITI. № 3639-B87 Dep. 1987.
9. Larin I.V. The Immediate Tasks of geobotanical studies of forage area // Bot. journ. 1936. V. 21. № 2. P. 244–252.
10. Mirkin B.M. Ecology of natural and sown grasslands // Agriculture. № 8. M.: Znanie, 1991. 64 p.
11. Kishkovskij T.N. On the biology of alpine plants of the Pamirs // Bot. journ. 1951. V. 36. № 5. P. 523–527.
12. Zhgenti K. Anthecological studies of Central Caucasus alpine plants. // Ecological and geobotanical studies at the Kazbegi high-mountain station (Central Caucasus). Tbilisi, 1991. P. 28–30.
13. Shinkovskaya K.A. Ecological and morphological characteristics of *Sedum tenellum* Bieb. in the highlands of the reserve Teberdinsky // Tr. Teberd. gos. zapoved. № 27 / Ed. V.N. Pavlov, V.G. Onipchenko, T.G. Elumeeva. 2007. P. 131–135.
14. Irwin R.E., Bronstein J.L., Manson J.S., Richardson L. Nectar robbing: ecological and evolutionary perspectives // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2010. V. 41. P. 271–292.
15. Vorobyova F.M., Onipchenko V.G. Vascular plants Teberda Reserve (an annotated list of species) // Flora and Fauna Reserves. № 99 / Ed. I.A. Gubanov. M., 2001
16. Kurashev A.S. Anthecology of cereals in alpine zone of northwest of the Caucasus // Bull. MOIP. Otdel biol. 2012. V. 117. № 2. P. 55–63.
17. Erkenova M.A., Onipchenko V.G. The dynamics of the deployment and dying leaves of alpine plants of geranium-hedysarum meadows // Tr. Teberd. gos. zapov. № 27 / Ed. V.N. Pavlov, V.G. Onipchenko, T.G. Elumeeva. 2007. P. 136–142.
18. Fegri K., van der Peijl L. Basics of pollination ecology. Moskva. Mir, 1982.

УДК 581.9(282.247.444)

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ СОСТАВ ФЛОРЫ ДЕЛЬТЫ ТЕРЕКА И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ЕЕ ОХРАНЫ

© 2012 *Сатуева Л.Л., Теймуров А.А., Лорсанова Я.Э., Солтанмурадова З.И.*
Дагестанский государственный университет, г.Махачкала

В статье подводятся предварительные итоги таксономического разнообразия флоры дельты Терека. Выявлено 791 вид из 410 родов и 105 семейств. Из видового разнообразия флоры 43 таксона включены в федеральную и региональные Красные книги.

In article preliminary results taxonomical diversity of flora of delta of Terek are brought. 791 kind from 410 genera and 105 families is revealed. From species diversity of flora 43 taxons are included in federal and regional red books.

Ключевые слова: дельтовые экосистемы, флора, охрана растений
Keywords: River-delta ecosystems, flora, plant protection

Дельта Терека представляет собой юго-западную часть Прикаспийской низменности. Более 2/3 ее площади располагается ниже уровня Мирового океана. По физико-географическому районированию Н.А. Гвоздецкого (1968, 1986) исследуемая дельта относится к Терско-Кумскому округу. В геоморфологическом отношении Терско-Кумский округ подразделяется на три района: