

УДК 581.162.3

АНТЭКОЛОГИЯ ЗЛАКОВ АЛЬПИЙСКОГО ПОЯСА СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

А.С. Курашев

В результате двухлетнего исследования получены данные о ритмике цветения 11 видов злаков альпийского пояса Тебердинского заповедника. Средняя длительность цветения популяций изученных видов составляет 14 дней. Особи в популяции зацветают с разной степенью неодновременности. Снижение интенсивности цветения в конкретные дни связано с выпадением осадков. Исследована суточная ритмика цветения. Виды разделены на группы по типу суточной ритмики: утренние (*Festuca brunnescens*, *Festuca varia*, *Deschampsia flexuosa*, *Hyalopoa pontica*, *Agrostis vinealis*), вечерние (*Bromus variegatus*, *Helictotrichon versicolor*), цветущие весь день (*Catabrosella variegata*, *Anthoxanthum odoratum*) и виды с двумя пиками цветения (*Phleum alpinum*, *Festuca ovina*).

Ключевые слова: ветроопыление, ритмика цветения, Poaceae, *Festuca*, *Deschampsia*, *Hyalopoa*, *Agrostis*, *Bromus*, *Catabrosella*, *Anthoxanthum*, *Phleum*.

Семенное размножение высокогорных альпийских растений сильно зависит от эффективности опыления. Сильные ветры, неустойчивость погодных условий и высокая пестрота растительного покрова создают особые сложности для успешного переноса пыльцы ветроопыляемых растений.

Эффективность опыления, в том числе и в высокогорных условиях, повышается при одновременном цветении особей одного вида, поскольку повышается концентрация пыльцы этого вида в воздухе (Банникова, 1964; Пономарев, 1966).

Изучение ритмики цветения и экологии опыления растений актуально не только для понимания ритмов развития сообществ. Эти исследования помогают выявить механизмы перекрестного опыления и дифференциации видов в сообществах. Знание сроков цветения растений в сообществах, пригодных для сенокоса, позволяет выбрать оптимальные сроки укосов с учетом различной питательной ценности растений на разных стадиях фенологического развития.

Выбранные для исследования виды альпийских растений Кавказа (*Bromus variegatus*, *Festuca ovina*, *Helictotrichon versicolor*, *Agrostis vinealis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Deschampsia flexuosa*, *Festuca brunnescens*, *Festuca varia*, *Catabrosella variegata*, *Phleum alpinum*, *Hyalopoa pontica*) недостаточно изучены с точки зрения экологии опыления. Для одного из исследованных нами видов (*Bromus variegatus*) показано порционное распускание цветков, приуроченное ко второй половине дня (13–18 ч) (Жененко, 1979). Раскрывание

цветков этого вида происходит при прогревании почвы на глубине 5 см до 15–17°C. В ходе исследования установлена продолжительность цветения – до трех часов. Продолжительность цветения ценопопуляции составляет 19–35 дней.

Для *Anthoxanthum odoratum* в Пермском крае показано двукратное цветение в течение суток: утреннее цветение обильное и постоянное, а вечернее – редкое и слабое (Пономарев, 1966).

Anthoxanthum odoratum, *Deschampsia flexuosa* и *Festuca ovina* обладают низкой автофертильностью и рассматриваются в качестве строгих перекрестников. Высокая автофертильность характерна для *Poa alpina* (Пономарев, 1964).

Цель нашей работы состояла в исследовании ритмики цветения злаков, наиболее характерных для альпийских сообществ Тебердинского заповедника.

Были поставлены следующие задачи: 1) оценить длительность и интенсивность цветения в течение вегетационного периода; 2) проследить за суточной ритмикой цветения; 3) сравнить суточную ритмику цветения в первой и во второй половинах срока цветения; 4) разделить изученные виды на условные группы по типу цветения в течение суток.

Район исследования расположен на территории Тебердинского государственного природного биосферного заповедника, находящегося в Карачаево-Черкесской республике. Участки располагаются на северо-восточных отрогах г. Малая Хатипара на высоте 2750 м над ур. моря. Географические координаты стационара – 43°27' с.ш., 41°41' в.д.

В качестве объектов исследования были выбраны 11 видов ветроопыляемых растений (табл. 1) – представителей семейства Poaceae. Латинские названия приведены по «Флоре Тебердинского заповедника» (Воробьева, Онипченко, 2001). Исследование ант-экологии ветроопыляемых видов проводили в 2004 и 2005 гг.

Полевые наблюдения

Для изучения ритмики цветения применяли общепринятую методику антэкологических исследований, предложенную А.Н. Пономаревым (1960).

Для наблюдений были выбраны сходные по жизненности куртины (дерновины) (далее – учетные единицы) изучаемых видов. В 2004 г. исследовано 75 учетных единиц для 8 видов (по 10 учетных единиц на каждый вид, кроме *Festuca varia*, образовавшей в 2004 г. большое число генеративных побегов; для этого вида по причине методической сложности подсчета было выбрано только пять учетных единиц), а в 2005 г. – 110 учетных единиц для 11 видов (по 10 учетных единиц на каждый вид). 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.

Для учета распустившихся цветков использовали метод удаления пыльников, выброшенных цветком. Этот учет проводили каждые два часа. Двухчасовые интервалы были выбраны так, чтобы одно из наблюдений совпало с истинным полднем, который в районе исследований 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 утреннее время (7 ч 15 мин – 9 ч 15 мин) довольно часто уже происходит обильное цветение, поэтому выборочно учет проводили и в более ранние часы (5 ч 00 мин – 6 ч 00 мин).

Наблюдения за каждым видом проводили на относительно небольшой территории (не более 100 м², а для большинства видов не более 15 м²).

Обработка полученных данных

Для более точного определения длительности цветения мы использовали среднюю длительность цветения учетной единицы, а не абсолютную длительность цветения особей ценопопуляции. Данные по длительности цветения популяции и по средней длительности цветения учетных единиц приведены в табл. 1 (колонки 5, 6).

Несмотря на близость расположения изучаемых особей одного вида, они имеют различные даты начала цветения и разную длительность цветения. Исходя из этих соображений, мы использовали показатель неодновременности (несогласованности) зацветания (НЗ) (обратный понятию – «дружность» зацветания). Рассчитывали его по формуле:

$$НЗ = (\text{Max}_{\text{y.e.}} - \text{Min}_{\text{y.e.}}) / \text{Av}_{\text{y.e.}} \cdot 100\%,$$

где $\text{Max}_{\text{y.e.}}$ – самая поздняя дата зацветания учетной единицы, которая зацвела последней, $\text{Min}_{\text{y.e.}}$ – самая ранняя дата зацветания учетной единицы, которая зацвела первой, $\text{Av}_{\text{y.e.}}$ – средняя длительность цветения учетной единицы. Чем выше значение показателя НЗ, тем больше несогласованность начала цветения, тем ниже «дружность» зацветания учетных единиц. Чем ниже значение, тем выше «дружность» зацветания. Если даты цветения учетных единиц не перекрываются, показатель НЗ будет больше 100%. Показатель НЗ позволяет получить сравнимые данные по видам, так как он нивелирует разницу в длительностях цветения.

Проведено разделение срока цветения каждого вида по дате, разделяющей этот период на две равные половины. Это было сделано в целях выявления смещения максимумов интенсивности цветения и сравнения интенсивности цветения в первой и второй половинах срока цветения растений.

Длительность цветения растений

Средняя длительность цветения популяций изученных видов и учетных единиц – 14 и 9 дней соответственно. Из этого следует, что особи в популяции зацветают с разной степенью одновременности. Данные по неодновременности зацветания (НЗ) для разных видов приведены в табл. 1 (колонка 7). Выявлены виды (2005), у которых цветение отдельных учетных единиц может не пересекаться вообще (НЗ > 100%): *Agrostis vinealis*, *Festuca ovina*. Особи *Helictotrichon versicolor* зацветают единовременно (НЗ = 0%). Виды со средним разбросом дат начала цветения мы разделили на две группы: НЗ < 50% (виды с пересечением дат зацветания и тенденцией к более одновременному зацветанию) и НЗ > 50% (виды с пересечением дат зацветания и тенденцией к меньшей степени одновременности зацветания), по 4 на каждую группу. Подавляющее большинство видов зацветают не «дружно» 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 индиви-

Таблица 1

Сводные данные по результатам исследования

Вид	Сообщество	Начало цветения		Окончание цветения		Длительность цветения популяции, дни		Средние длительности цветения учетных единиц, дни				Разница между датами (дни) и не-согласованность зацветания (НЗ) в скобках			
		2004 г.		2005 г.		2004 г.		2005 г.		2004 г.		2005 г.			
		n	av	sd	n	av	sd	n	av	sd	n	av	sd		
<i>Bromus variegatus</i>	АЛП	10,08	29,07	17,08	05,08	9	11	10	8	0,6	10	10	1,5	0 (0)	1 (10)
<i>Festuca ovina</i>		11,08	05,08	18,08	25,08	11	21	10	6	2,0	10	10	5,5	4 (67)	10 (100)
<i>Helictotrichon versicolor</i>		09,08	30,07	17,08	05,08	9	7	10	7	2,5	10	7	0	1 (14)	0 (0)
<i>Agrostis vinealis</i>	ПЛ	–	17,08	–	25,08	–	9	–	–	–	6	2	3,3	–	8 (400)
<i>Anthoxanthum odoratum</i>		14,07	13,07	07,08	01,08	25	20	10	18	4,7	10	13	1,4	13 (72)	8 (62)
<i>Deschampsia flexuosa</i>		–	16,08	–	27,08	–	12	–	–	–	10	9	2,2	–	8 (89)
<i>Festuca brunnescens</i>	ГКЛ	09,08	05,08	19,08	19,08	11	15	10	7	2,3	10	10	2,1	7 (100)	3 (30)
<i>Festuca varia</i>		08,08	05,08	19,08	24,08	12	20	5	12	0	10	14	3,2	0 (0)	2 (14)
<i>Catabrosa varia</i>		18,07	24,07	06,08	07,08	20	15	10	16	2,3	10	10	2,0	0 (0)	7 (70)
<i>Phleum alpinum</i>	АК	08,08	06,08	19,08	25,08	12	20	10	10	2,4	10	14	2,9	8 (80)	6 (43)
<i>Hyalopoa pontica</i>		–	24,08	–	29,08	–	6	–	–	–	10	5	1,6	–	3 (60)

Примечания. АЛП – альпийские лишайниковые пустоши, ПЛ – пестроосянничевые луга, ГКЛ – гераниево-копеечниковые луга АК – альпийские ковры. Начало цветения – дата открытия первого цветка на одном из растений цветения – дата закрытия последнего цветка на одном из растений цветения. Длительность цветения – период с первого открытого цветка до последнего закрытого. n – число учетных единиц, av – средняя длительность цветения учетных единиц, sd – стандартное отклонение. Разница между датами – разница между самой поздней и самой ранней датой зацветания.

дуальную дату зацветания – биологические особенности каждой особи (степень сформированности генеративных органов, жизненность).

Максимальный разброс в длительностях цветения (табл. 1, колонка б) отмечен у *Anthoxanthum odoratum* (2004 г.) и *Festuca ovina* (2005 г.). Минимальный отмечен у *Festuca varia* (2004 г.), *Helictotrichon versicolor* (2005 г.), *Bromus variegatus* (2004 г.).

Ритмика цветения растений в течение периода вегетации

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 тенденция характерной для него ритмики цветения. У большинства видов можно обнаружить либо однодневный пик, либо максимум в течение нескольких дней цветения.

Кривая цветения, максимально приближенная к «колоколообразной», наблюдается у *Anthoxanthum odoratum* (2004–2005 гг.), *Catabrosella variegata* (2004–2005 гг.), *Phleum alpinum* (2005 г.). Интересно отметить, что у этих видов наблюдаются максимальные значения числа цветков в соцветии. 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* (2004–2005 гг.) и *Bromus variegatus* (2004–2005 гг.), характеризующаяся коротким периодом цветения с несколькими пиками (порциями) цветения 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 цветения до конца периода цветения.

Снижение, а иногда и приостановка цветения происходит на следующий после обильных осадков день. На графике ритмики цветения (рис. 1) 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 снижения интенсивности цветения, а порой в эти дни наблюдается увеличение интенсивности цветения. Такая реакция не совсем ясна, так как цветение в дождь не оправдано и не эффективно и может привести к бесполезному расходованию пыльцы. Лишь на следующий после дождя день интенсивность цвете-

ния резко снижается, что, видимо, связано 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 и вовсе не наступить (Бадритдинова, 1969), для *Phleum pretense* показано, что в прохладную и дождливую погоду опыление прекращается или сдвигается на более поздние часы (Банникова, 1980), то же показано и для *Festuca pratense* (Банникова, 1964а, 1964б).

Пики цветения для раннецветущих видов (табл. 2) в 2004 г. (*Catabrosella variegata* (гераниево-копеечниковые луга) и *Anthoxanthum odoratum* (пестроовсянищевые луга)) приходились на 27 июля; для поздноцветущих вечерних видов (*Bromus variegatus*, *Helictotrichon versicolor* (альпийские пустоши) – на 10 августа); для 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. 2) 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 ви-

Т а б л и ц а 2

Даты пиков цветения видов, изученных в 2004, 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

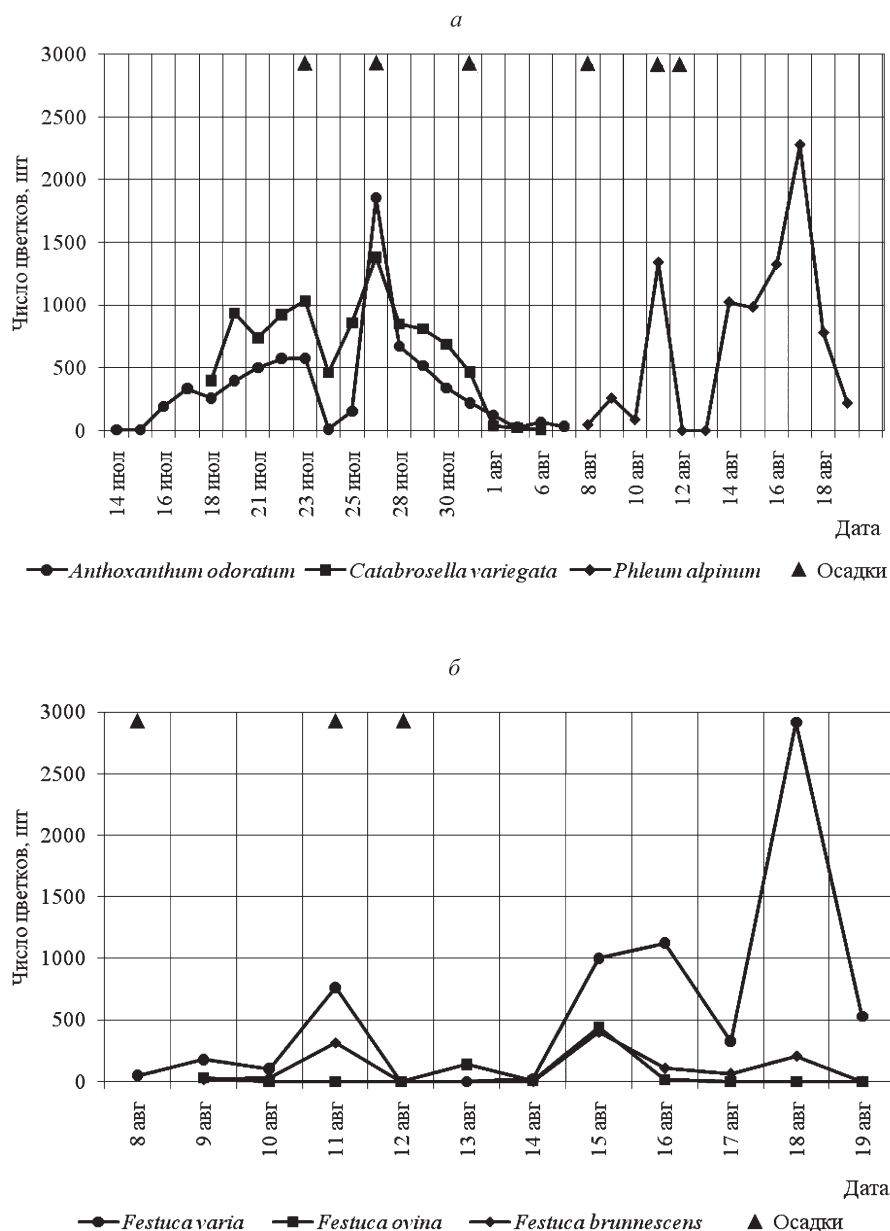


Рис. 1. Ритмика цветения некоторых видов злаков в течение вегетационного периода в 2004 г.

дов: *Festuca brunnescens* (пестроовсянищевые луга), *Bromus variegates*, *Helictotrichon versicolor* (альпийские пустоши).

Цветение в течение сезона для большинства видов (кроме *Bromus variegatus* и *Catabrosella variegata* в 2004 г.) характеризуется ритмикой со смещением медианы относительно моды в сторону более поздних сроков. Для *Catabrosella variegata* характерно цветение, пик которого приходится почти на середину срока цветения. Наиболее сильно мода смещена относительно медианы у *Agrostis vinealis* (2005 г.), характеризующейся парциальным цветением.

Варьирование вида кривой (наличие или отсутствие выраженного пика цветения) от года к году, и даже ее инверсия (изменение какого-либо свойства кривой в противоположную сторону по сравнению с другим годом исследований; например, в один год вид имеет кривую цветения с максимумом интенсивности, приходящимся на первую половину срока цветения, а в следующие года – на вторую половину срока цветения), могут отражать изменения значений факторов, регулирующих цветение. Наши исследования показали, что ухудшение условий (а именно выпадение осадков) снижало пиковые зна-

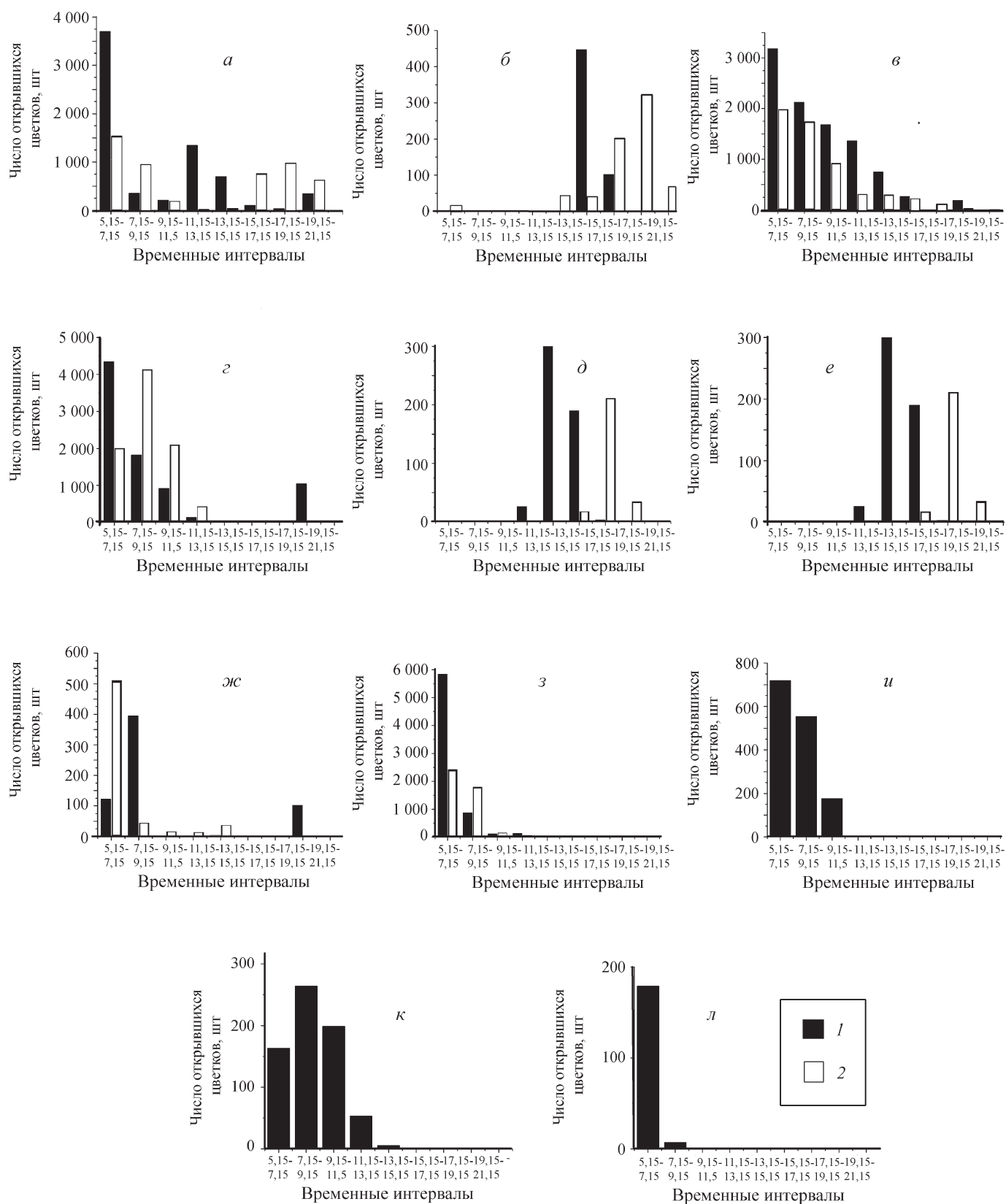


Рис. 3. Суточная ритмика цветения: а – *Anthoxanthum odoratum*, б – *Bromus variegatus*, в – *Catabrosella variegata*, г – *Phleum alpinum*, д – *Helictotrichon versicolor*, е – *Festuca brunnescens*, ж – *Festuca ovina*, з – *Festuca varia*, и – *Deschampsia flexuosa*, к – *Hyalopoa pontica*, л – *Agrostis vinealis* (1 – 2004 г., 2 – 2005 г.)

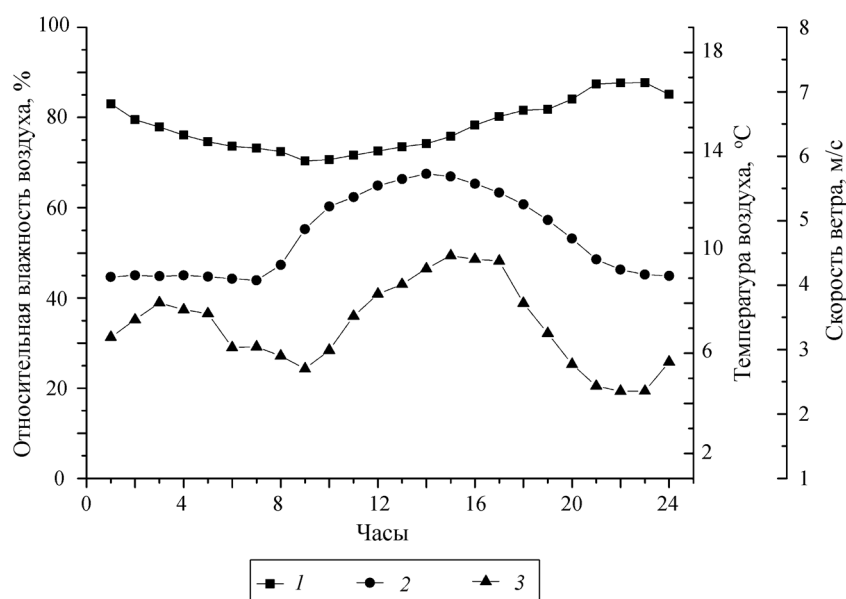


Рис. 2. Изменение погодных факторов в течение суток (1 – влажность, 2 – температура, 3 – скорость ветра). Средние данные за 2006 и 2008 гг., полученные с помощью автоматической метеорологической станции MiniMet (Skye Instruments LTD, UK)

чения интенсивности цветения у исследованных растений.

Суточная ритмика цветения растений

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) (рис. 3). 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 районе исследования нескольких групп видов, различающихся по типу цветения в течение суток. К первой группе – цветущие утром злаки – отнесены – *Festuca brunnescens*, *Festuca varia*, *Deschampsia flexuosa*, *Hyalopoa pontica*, *Agrostis vinealis*.

Некоторые виды, отнесенные к утреннему типу, имели добавочное цветение и после полудня. Следует сказать, что типы суточной ритмики выделены по на-

личию 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. Тем не менее наличие цветения и в послеполуденные часы является важным и его не следует упускать из виду.

Сравнение хода суточного цветения с изменением погодных факторов (температуры воздуха, относительной влажности воздуха и скорости ветра) в течение суток позволяет выявить периоды суток с благоприятным для цветения того или иного вида набором значений факторов (рис. 2). Таковых выделено три: 1 – основной для утренних злаков (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 двухразовым цветением (с 19 ч 15 мин до 21 ч 15 мин).

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 понижена, 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 (2–3 м/с).

Интервал времени 15 ч 15 мин – 19 ч 15 мин характеризуется противоположными (по сравнению с предыдущим) значениями факторов – высокие температура, относительная влажность воздуха и скорость ветра. К видам, имеющим пик цветения именно в эти часы, относятся *Bromus variegatus* и *Helictotrichon versicolor*. Условия, упомянутые выше, для цветения не благоприятны, но эти виды имеют свойство, которое позволяет им выживать в таких условиях. У них наблюдается взрывчатое (резкое и сильное) и порционное (несколько взрывов) цветение, и главное, эти взрывы происходят одновременно в локальной популяции. Благодаря этому цветение вечерних видов также интенсивно, как и цветение утренних.

Дополнительный максимум цветения у некоторых видов, приходящийся на интервал времени с 19 ч 15 мин до 21 ч 15 мин, выражен не сильно. Чаще всего он проявляется у видов, цветущих утром, что верно и в нашем случае (*Festuca brunnescens*, *Festuca ovina*, *Phleum alpinum*). Возникает такое цветение при наличии благоприятных условий в это время.

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

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, ванн 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, которые, вероятно, просто своей массовостью снижали бы эф-

фективность опыления. Возможно, поэтому и возникла временная дифференциация в суточной ритмике у разных видов.

Сравнение суточной ритмики цветения в первой и второй половинах срока цветения (ПСЦ)

Виды, цветущие вечером. У *Helictotrichon versicolor* и *Bromus variegatus* пик цветения в разных ПСЦ приходился на разное время. Например, в 2005 г. у *Bromus variegatus* максимумы интенсивности цветения наблюдались в первой ПСЦ в интервал времени 19 ч 15 мин – 21 ч 15 мин, а во второй ПСЦ в 17 ч 15 мин – 19 ч 15 мин.

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: *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: *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 ч 15 мин – 21 ч 15 мин) 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 годы может иметь разные варианты соотношения интенсивности цветения в первой и второй ПСЦ. Видимо такие смещения интенсивности цветения зависят от особенностей погодных условий каждого года и общих закономерностей, если они существуют, их можно зарегистрировать только при многолетних исследованиях.

Таким образом, средняя длительность цветения популяции у изученных видов составила 14 дней. Зацветание у разных видов происходит с разной степенью одновременности. Особи лишь одного вида (*Helictotrichon versicolor*) зацветают в один день. Два вида (*Agrostis vinealis* и *Festuca ovina*) наоборот имеют не перекрывающиеся даты зацветания в пределах небольших популяций. Факторами, снижающими или приостанавливающими открытие цветков, являются

выпадение осадков и высокая относительная влажность воздуха. Такие погодные условия делают невозможным перенос пыльцы ветроопыляемых видов. Для изученных видов растений ритмика цветения в течение суток четко выражена и видоспецифична. По типу суточной ритмики цветения выделены группы видов: утренние, вечерние, цветущие весь день и виды с двумя пиками цветения. Большая часть видов цветет утром, когда цветению благоприятствуют многие факторы: пониженная температура (9–10°C), высокая влажность воздуха (более 70%) и оптимальная скорость ветра (2,5–3,0 м/с). Обнаружено, что у растений

в первой и второй половинах срока цветения пик цветения может приходиться на разные временные интервалы, но в пределах характерного суточного периода цветения (например, у *Bromus variegatus* максимумы интенсивности цветения наблюдались в первой ПСЦ в интервал времени 19.15–21.15, а во второй ПСЦ в 17.15–19.15).

Выражаю благодарность В.Г. Онопченко за возможность работать на научном стационаре и чуткое руководство исследованием, помощь в сборе материалов и ценные советы по написанию настоящей статьи и в поле.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 08-04-00344 и 08-04-92890).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- СБанникова В.А. Порционное цветение ржи // Биол. науки. 1964. № 2. С. 107–110.
- Банникова В.А. О раскрытии цветков и удлинении тычиночных нитей у злаков // Бот. журн. 1964а. Т. 49. № 5. С. 735–739.
- Банникова В.А. О цветении луговых злаков // Ученые записки Пермского государственного университета им. А.М. Горького. Пермь, 1964б. Вып. 114. С. 97–104.
- Банникова В.А. Цветение и опыление тимофеевки луговой // Экология опыления растений. Межвуз. сб. научн. тр. Пермский университет. 1980. С. 81–86.
- Банникова В.А., Гузик М.Б. Антэкологические особенности трибы Phalarideae (Poaceae) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 9. С. 1221–1225.
- Бадритдинова Р.С. Ритм и экология цветения некоторых растений крупнозлаковой полусаванны // Вопросы антэкологии. Материалы к симпозиуму по антэкологии. Пермь / Под ред. В.Ф. Шамурина. Л., 1969. С. 10–11.
- 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.
- Жененко С. Экология цветения и опыления костреца пестрого (*Bromopsis variegata* (Bieb) Holub.) в условиях высокогорий Северного Кавказа // Систематика, анатомия и экология растений европейской части СССР. Л., 1979. С. 34–52.
- Левковский В.П., Тихменев Е.А. Экология опыления некоторых арктических овсяниц // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 1. С. 35–42.
- Павлов В.Н., Онопченко В.Г., Салпагаров Д.С. и др. Итоги комплексных исследований высокогорных экосистем Тебердинского заповедника // Тр. Теберд. гос. зап. / Под ред. В.Н. Павлова 1999. Вып. 15. С. 9–13.
- Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника, Т. 2. М., 1960.
- Пономарев А.Н. Цветение и опыление злаков // Ученые записки. Пермский гос. ун-т им. А.М. Горького. 1964. Т. 114. С. 115–179.
- Пономарев А.Н. Некоторые приспособления злаков к опылению ветром // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 1. С. 28–39.
- Фегри К., ван дер Пэйл Л. Основы экологии опыления. М., 1982.

Поступила в редакцию 08.12.11

ANTHECOLOGY OF GRASSES IN THE ALPINE NORTHWEST CAUCASUS

A.S. Kurashev

The data on the rhythm of flowering of 11 species of grasses in alpine Teberda Reserve provided during the two-year study. The average duration of flowering populations of the species is 14 days. Individuals in a population bloom, with varying degrees of non-simultaneity. Reduction in the intensity of flowering in particular days was associated with precipitation. Investigated the daily rhythms of flowering, species were divided into three groups of the daily rhythm - the morning (*Festuca brunne-scens*, *Festuca varia*, *Deschampsia flexuosa*, *Hyalopoa pontica*, *Agrostis vinealis*), evening (*Bromus variegates*, *Helictotrichon versicolor*), blooming throughout the day (*Catabrosella variegata*, *Anthoxanthum odoratum*) and species with two peaks of flowering (*Phleum alpinum*, *Festuca ovina*).

Key words: wind pollination, flowering phenology, Poaceae, *Festuca*, *Deschampsia*, *Hyalopoa*, *Agrostis*, *Bromus*, *Catabrosella*, *Anthoxanthum*, *Phleum*.

Сведения об авторе: Курашев Антон Сергеевич – аспирант кафедры геоботаники биологического факультета МГУ (antohabio@gmail.com).