



## ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 582.918+633.2

### АНТЭКОЛОГИЯ ЭНТОМОФИЛЬНЫХ АЛЬПИЙСКИХ РАСТЕНИЙ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА. I. МОРФОЛОГИЯ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ<sup>2</sup>

© 2012 А.С. Курашев

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

Среди энтомофилов преобладают растения с желтой и белой окраской венчика, 37% и 24% соответственно. Цветки растений большинства изученных видов – актиноморфные (70%). Средняя высота расположения генеративных органов в сообществах составляет от 7 см на альпийских коврах до 22 см на гераниево-копеечниковых лугах. Широкое варьирование и нескоррелированность морфологических параметров растений может говорить о большом разнообразии адаптаций растений к опылению и об отсутствии у них четко выраженных синдромов опыления.

Plants with yellow and white color dominated, 37% and 24%, respectively. The flowers of most species of plants - actinomorphic (70%). Most species have actinomorphic flowers (70%). The average height of the generative organs in communities varies from 7 to 22 cm. Wide variation and lack of correlation between morphological parameters of plants can talk about a wide variety of plants' adaptations to pollinate, and they have no distinct syndromes of pollination.

**Ключевые слова:** цветение, окраска венчика, энтомофилия, симметрия цветка, аспекты сообщества.

**Keywords:** flowering, corolla's color, entomophily, symmetry of flower, aspects of community

#### ВВЕДЕНИЕ

При изучении антэкологии растений цветение можно рассматривать с нескольких сторон. Изучение морфологических особенностей органов генеративного размножения – окраски цветка, симметрии, высоты расположения генеративных органов над почвой – позволяет выявить способы повышения эффективности опыления.

*Строение генеративных органов* растений призвано обеспечивать успешное выполнение функции размножения. Заметность цветка для опылителей связана с его размером и окраской. Уменьшение размеров цветка часто понижает шансы растения на успешное опыление [1]. Важнейшими приспособлениями для опыления у энтомофилов служат наличие нектара и открытие цветков (соцветий) в разное время суток [2]. При отсутствии нектара, опылителей может привлекать пыльца, или цветки могут использоваться в качестве убежища. В работе D.A. Moeller [3] 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.

Ю.А. Насимович [4] отмечает преобладание той или иной окраски цветка в разные периоды цветения сообществ. В Центральной Европе максимум видов с белой окраской цветка наблюдается весной. Смены преобладающей окраски связаны со многими факторами, главным из которых является изменение набора насекомых-опылителей.

Имеются данные о том, что в сообществах умеренных широт в течение сезона меняется преобладающая окраска цветка [5]. Желтая и белая окраска в начале сезона цветения сменяется антоциановой (красной, синей, фиолетовой) в конце сезона [4]. В большинстве сообществ умеренного пояса максимальное число видов с антоциановой окраской венчика (красной, голубой, синей, фиолетовой) цветет в середине июля. Ю.А. Насимович [4] предполагает, что разнообразие окраски цветков с преобладанием антоциановых оттенков объясняется интенсивным отбором на разнообразие вследствие цветения сразу большого числа видов.

Некоторые растения способны закрывать соцветия или цветки, временно прерывая цветение. Это помогает избежать воздействие неблагоприятных факторов среды (осадки, пониженная температура). В исследованиях В.Ф. Шапурина [6] показано, что ведущим фактором в раскрытии корзинок *Taraxacum* является свет, а для *Gentiana algida* указывается первостепенное влияние температуры на закрывание и раскрытие цветка.

<sup>2</sup> Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проект № 11-04-01215.



Генеративные органы растений располагаются на различной высоте, что отражается на вертикальной структуре сообществ. Для анемофильных растений фактор высоты имеет первостепенное значение, что связано со специфичностью опыления. Располагаясь в самом верхнем ярусе, анемофилы получают достаточно возможностей для опыления благодаря беспрепятственному доступу ветра к соцветиям, а также позволяет им совершать колебательные движения, которые способствуют лучшему улавливанию пыльцы [7, 8, 9].

Для растений некоторых семейств (*Asteraceae*, *Dipsacaceae* и др.) характерно образование соцветий, внешне схожих с цветком – антодиев. Такие соцветия имеются у растений, которые, предположительно, опыляются насекомыми. Антодии распространены не только у перекрестноопыляемых растений, но и у растений с самоопылением и апомиксисом. Соцветия-антодии обычно разноцветковые; имеются группы цветков, отвечающие за выполнение той или иной функции (плодоношение, привлечение насекомых опылителей). Некоторые цветки, теряют функцию плодоношения, становясь стерильными, при этом они выполняют функцию привлечения и могут цвести дольше, чем не стерильные, заканчивая свое цветение после опыления последних [2, 10]. К. Фегри и Л. ван дер Пейл [11] прямо указывают на то, что единицей опыления может служить как отдельный цветок, так и соцветие; поведение насекомого-опылителя существенно отличаться не будет в цветке, являющимся единицей опыления и в соцветии-антодий.

Ввиду малой изученности антропоэкологии альпийских растений, нами было проведено исследование, цель которого состояла в изучении морфологических особенностей генеративных органов растений, связанных с процессом цветения.

В своей работе мы решали задачу изучения морфологии генеративных органов растений: окраску венчика, симметрию цветка, размеры цветка, высоту генеративных органов над почвой, а также параметры смены аспектов сообществ.

#### 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. Географические координаты района исследования — 43°27' с.ш., 41°41' в.д.

Мы исследовали 84 вида энтомофильных растений. Они относятся к разным систематическим группам и являются типичными компонентами растительных сообществ высокогорий северо-западного Кавказа. Латинские названия видов приведены по Ф.М. Воробьевой, В.Г. Онипченко [12].

Исследования проводили в сообществах 4-х типов: альпийские лишайниковые пустоши (АЛП), гераниево-копеечниковые луга (ГКЛ), пестроовсяницевые 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.

Данные по морфологическим свойствам изучаемых растений получили путем прямых наблюдений в природе. Полевые исследования проводили в 2010–2011 гг.

**Морфологические свойства.** На исследуемых участках случайно выбирали 25 особей того или иного вида. На них производили замер морфологических параметров (высота генеративных органов над почвой, ширина, глубина и длина цветка, число цветков на побеге и/или особи). Для растений в пределах сообществ рассчитывали высоту травостоя — среднее значение высот генеративных побегов растений, произрастающих в сообществе.

**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  $\pm$  стандартное отклонение). 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, их анализировали с помощью коэффициента корреляции Спирмена ( $r$ ), непараметрического дисперсионного анализа (ANOVA, дополнительного критерия Манна-Уитни для попарного сравнения) и критерия хи-квадрат ( $\chi^2$ ).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

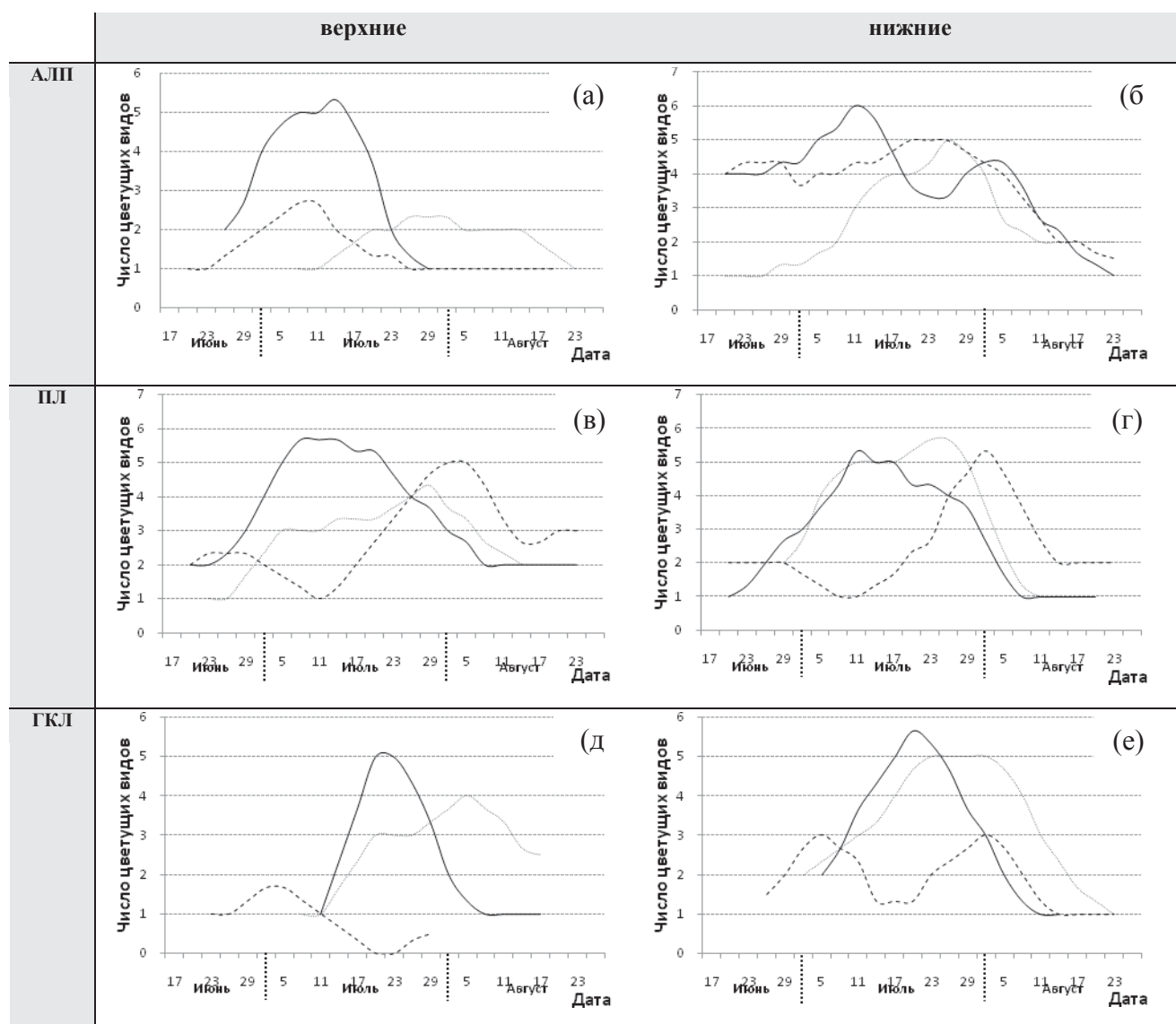
**Окраска цветков.** Представленность той или иной окраски венчика среди изученных видов следующая: **желтый** (37%), **белый** (24%), **фиолетовый** (13%), **красный** (13%), **синий** (11%), **голубой** (7%), **оранжевый** (1%), **венчик отсутствует** (1%). По мнению Ю.А. Насимовича [4] растения с желтой и белой окраской венчика преобладают в весенней флоре и флоре северных областей и связано это с тем, что цветки с такой окраской видны всем опылителям. Погодные условия в высокогорьях часто неблагоприятны для лета опылителей, поэтому узкая специализация растений к тому или иному опылителю не выгодна. Более оправдано наличие такой окраски, которая воспринимается большинством опылителей данного региона. Белая и желтая окраска цветков также характерна для арктических областей [13, 14].



Динамика цветения видов с желтой окраской цветков отличается в разных сообществах (рис. 1). На верхних участках альпийских лишайниковых пустошей (рис. 1, а) максимум цветущих видов с желтой окраской смещен на начало июля: в случае АЛП<sub>низ</sub> (рис. 1, б) этот период продолжается около месяца с самого начала цветения (кривая имеет форму плато). На пестроовсяницевых лугах (рис. 1, в, г) только в начале августа число цветущих видов с желтой окраской цветка становится максимальным. На ГКЛ<sub>верх</sub> (рис. 1, д) максимум цветущих видов смещен к началу июля, а на ГКЛ<sub>низ</sub> (рис. 1, е) кривая имеет два максимума в начале июля и в начале августа. На АК<sub>верх</sub> (рис. 1, ж) кривая имеет выраженный максимум в середине июля, а на АК<sub>низ</sub> (рис. 1, з) кривая имеет максимум в начале августа.

Число видов с белой окраской практически на всех сообществах имеет максимум в самом конце июля. Белая окраска цветка в экологическом плане сходна с желтой. Антоциановая окраска преобладает в середине срока цветения сообществ; этот период длится от 5 до 30 дней.

**Симметрия цветка.** Из изученных видов, 70% видов имеют актиноморфный цветок и 30% зигоморфный. Возможно, преобладание актиноморфного типа цветка связано также с возможностью опыления практически всем видами опылителями. 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 — отвернутые доли рыльца, которые полностью прикрывают вход в цветок, занимают весь внутренний диаметр венчика. Большинство зигоморфных цветков имеет сложное строение и требует специализированных опылителей, умеющих «обращаться» с такими цветками (перепончатокрылые, чешуйчатокрылые и др.). Более или менее открытые зигоморфные цветки имеют *Rhododendron caucasicum*, *Veronica gentianoides*, *Viola altaica*.



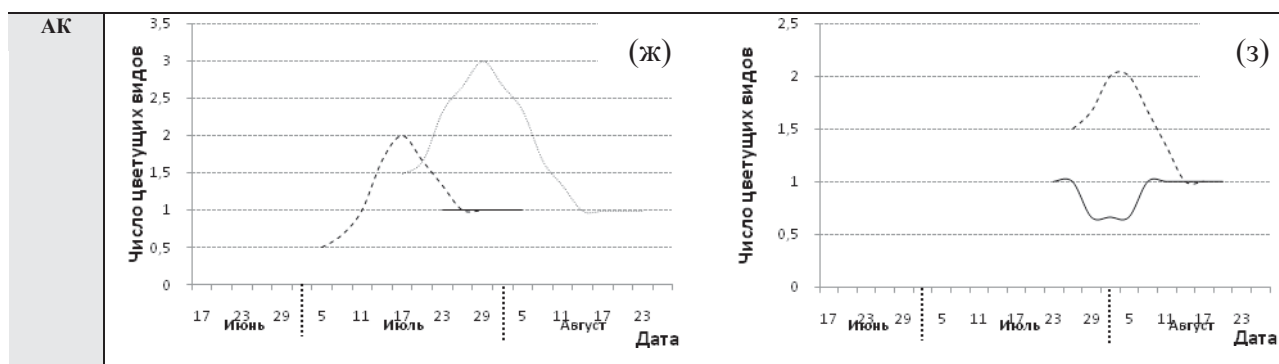


Рис. 1. Сглаженные кривые цветения альпийских сообществ, сгруппированные по цветовой группе венчика.  
АЛП — альпийские лишайниковые пустоши, ПЛ — пестроовсянищевые луга, ГЛ — гераниево-копеечниковые луга,  
АК — альпийские ковры. Окраска венчика: ———— — антоциановая, - - - - — желтая, ..... — белая.

**Закрывание цветка.** Гемерантами называют цветки, закрывающиеся на ночь или в течение дня [15]. Среди исследованных нами растений, 4 вида закрывают цветки и 8 закрывают соцветия. Как и в исследованиях Н.Н. Новожиловой [15] к гемерантам относятся виды родов *Gentiana*, *Taraxacum*, и виды *Scorzonera cana*, *Leontodon hispidus*. Вероятное объяснение такой функции растений — снижение колебаний температуры около генеративных органов. Известно [16], 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, необходимым для успешного опыления.

В наших исследованиях обнаружено, что каждый цветок *Veronica gentianoides* цветет всего один день. В своих исследованиях Н.Н. Новожилова [15] называла такие растения эфемергемерантами.

**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. Самая низкая средняя высота отмечена у растений альпийских ковров —  $7 \pm 4$  см. Далее по возрастанию высоты следуют альпийские лишайниковые пустоши —  $14 \pm 12$  см, затем пестроовсянищевые луга —  $17 \pm 14$  см и гераниево-копеечниковые луга —  $22 \pm 12$  см.

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

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

**Направление цветка.** Свойством растений, возможно, имеющим значение в повышении эффективности опыления является направление цветка в пространстве. Большинство изученных видов имеет цветки, направленные вверх (60%), боковое направление отмечено у 33% видов, а 7% имеют цветки, направленные вниз. Для последней группы характерны венчики колокольчатой формы (виды родов *Campanula*, *Vaccinium* и *Fritillaria collina*). Боковое 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, включая в себя виды с простыми чашевидными венчиками и виды семейства *Asteraceae*. Зависимость между окраской венчика и направлением цветка не обнаружена ( $\chi^2 = 14,33$ ,  $df = 14$ ,  $p > 0,05$ ).

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

Широкое варьирование и нескоррелированность описанных выше параметров растений может говорить о большом разнообразии адаптаций растений к опылению и об отсутствии у них четко выраженных синдромов опыления.



## ВЫВОДЫ

У исследованных нами видов альпийского пояса Тебердинского заповедника преобладает желтая и белая окраска венчика (37 и 24% соответственно).

Из изученных видов, 70% видов имеют актиноморфный цветок и 30% зигоморфный.

Среди исследованных нами растений, 4 вида закрывают цветки и 8 закрывают соцветия в течение суток.

Сообщества можно расположить в следующий ряд по увеличению средней высоты травостоя: альпийские ковры, альпийские лишайниковые пустоши, пестроовсянищевые луга, гераниево-копеечниковые луга.

Большинство изученных видов имеет цветки, направленные вверх (60%), боковое направление отмечено у 33% видов, а 7% имеют цветки, направленные вниз.

Широкое варьирование и нескоррелированность морфологических параметров растений может говорить о большом разнообразии адаптаций растений к опылению и об отсутствии у них четко выраженных синдромов опыления.

## Библиографический список

- 1.Берг Р.Л. Стандартизирующий отбор в эволюции цветка // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 3. С. 318–334.
- 2.Федоров А.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. М.: Наука, 1975. 352 с.
- 3.Moeller D.A. Facilitative interactions among plants via shared pollinators // Ecology. 2004. V. 85. № 12. P. 3289–3301.
- 4.Насимович Ю.А. Биологическое значение окраски цветка // Бюлл. МОИП. Отдел биол. 1986. Т. 91. Вып. 5. С. 82–93.
- 5.Сенянинова-Корчагина М.В., Корчагин А.А. Влияние географической среды на формообразование у растений // Учен. зап. Лeningr. ун-та. Сер. биол. 1951. № 30.
- 6.Шамурин В.Ф. О суточном ритме и экологии цветения некоторых арктических растений // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 8. С. 1183–1191.
- 7.Friedman J., Harder L.D. Inflorescence architecture and wind pollination in six grass species // Functional Ecol. 2004. V. 18. № 6. P. 851–860.
- 8.Linder H.P., Midgley J. Anemophilous plants select pollen from their own species from the air // Oecologia. 1996. V. 108. P. 85–87.
- 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.Письякуова В.В. К вопросу о возникновении соцветий-антодиев у насекомоопыляемых растений // Сов. бот. 1939. № 8. С. 89–99.
- 11.Фегри К., ван дер Пайл Л. Основы экологии опыления. Москва. Мир, 1982.
- 12.Воробьева Ф.М., Онищенко В.Г. Сосудистые растения Тебердинского заповедника (аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников. Вып. 99 / Под ред. И.А. Губанова М. 2001.
- 13.Тихомиров Б.А. Очерки по биологии растений Арктики. М., Л., 1963.
- 14.Шамурин В.Ф. Сезонный ритм и экология цветения растений тундровых сообществ на севере Якутии // Приспособление растений Арктики к условиям среды. Вып. 8. М., Л., 1966
- 15.Новожилова Н.Н. Суточный ритм цветения высокогорных растений восточного Памира // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 11. С. 1502–1509.
- 16.Горышина Т.К. Экология растений. М.: Высшая школа. 1979. 368 с.

## Bibliography

1. Berg R.L. The standardizing selection in the evolution of flower // Bot. jourm. 1956. V. 41. № 3. P. 318–334.
- 2.Fedorov A.A., Artyushenko Z.T. The Atlas of descriptive morphology of higher plants. flower. M.: Nauka. 1975. 352 p.
- 3.Moeller D.A. Facilitative interactions among plants via shared pollinators // Ecology. 2004. V. 85. № 12. P. 3289–3301.
- 4.Nasimovich Yu.A. The biological significance of flower color // Bull. MOIP. Otdel biol. 1986. V. 91. №. 5. P. 82–93.
- 5.Senaninova-Korchagina M.V., Korchagin A.A. The influence of geographical environment on morphogenesis in plants // Uchen. zap. Leningrad. univ. Ser. biol. 1951. № 30.
- 6.Shamurin V.F. On the diurnal rhythm and ecology of some arctic plants flowering // Bot. jourm. 1958. V. 43. № 8. P. 1183–1191.
- 7.Friedman J., Harder L.D. Inflorescence architecture and wind pollination in six grass species // Functional Ecol. 2004. V. 18. № 6. P. 851–860.
- 8.Linder H.P., Midgley J. Anemophilous plants select pollen from their own species from the air // Oecologia. 1996. V. 108. P. 85–87.





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 КAVKAZA. II. ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ И РИТМИКА ЦВЕТЕНИЯ<sup>3</sup>

© 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,

<sup>3</sup> Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проект № 11-04-01215.