УДК 581.5

ВОЗРАСТ ПЕРВОГО ЦВЕТЕНИЯ ТРАВЯНИСТЫХ АЛЬПИЙСКИХ МАЛОЛЕТНИКОВ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

Е.С. Казанцева[1], *В.Г. Онипченко*[2], *А.М. Кипкеев*[3]

Возраст первого цветения (ВПЦ) у травянистых растений имеет большое биологическое значение как показатель скорости онтогенеза и может различаться у растений разных эколого-ценотических стратегий. Изучение ВПЦ альпийских малолетников проводили в Карачаево-Черкесской республике на горе Малая Хатипара на высоте 2800 м над ур. моря. По результатам шестилетнего мониторинга было установлено, что особи исследуемых видов зацветали несинхронно в течение нескольких лет, что является признаком поливариантности. Например, ВПЦ для особей *Anthyllis vulneraria* может наступать на 2-й, 3-й и 4-й годы жизни, для особей *Carum meifolium* – на 3-й, 4-й, 5-й и 6-й. Ранее всех (на второй год) зацветают *Anthyllis vulneraria, Murbeckiella huetii* и *Trifolium badium*. На третий – *Carum meifolium, Draba hispida* и *Sedum tenellum*. Не ранее четвертого зацветает *Eritrichium caucasicum*. Позднее всех (на шестой год жизни) зацветает *Androsace albana*. В результате высокой смертности всходов и ювенильных растений не многие особи доживали до перехода в генеративную стадию. Например, из 146 проростков *Androsace albana* до шестого года жизни дожило 9 растений, из которых только одно растение зацвело. Короткий прегенеративный период *Anthyllis vulneraria, Draba hispida, Carum meifolium, Murbeckiella huetii, Sedum tenellum* подтверждает их принадлежность к видам рудеральной стратегии.

Ключевые слова: возраст первого цветения, альпийские малолетние виды, малолетники, длительность прегенеративного, препрепродуктивного периода, Северо-Западный Кавказ.

Сохранение видового разнообразия − одна из основных проблем современной экологии. В связи с этим актуально его всестороннее исследование в целях познания механизмов функционирования сообществ и самоподдержания популяций. Рассматриваемые в настоящей работе виды альпийских малолетних растений являются постоянными компонентами высокогорных фитоценозов Кавказа. Малолетние растения или малолетники – понятие, которое обычно используют для обозначения монокарпиков, длительность жизни которых не превышает 1–2 лет, но в более широком смысле к малолетникам относятся монокарпики и поликарпики с продолжительностью онтогенеза 5–15 лет (Жмылев и др., 2005). Длительный жизненный цикл – типичная черта альпийских растений, и известно совсем немного видов, чей полный цикл в условиях высокогорий составлял бы менее 3 лет (Körner, 2003). В связи с этим изучение возраста первого цветения альпийских малолетников в естественной среде обитания требует продолжительного мониторинга.

Возраст первого цветения (ВПЦ) у травянистых растений имеет большое биологическое значение как показатель скорости онтогенеза, которая зависит от биологических особенностей вида, его поливариантности, условий среды, межвидовой и внутривидовой конкуренции (Жукова, 1986; Работнов, 1950а; von Arx et al., 2006) и мало зависит от филогенетического положения того или иного таксона (Burns et al., 2010). ВПЦ дифференцирует растения различных популяционных стратегий – он может быть очень небольшой у видов рудеральной стратегии (эксплерентной), в то время как у стресс-толерантов (патиентов) и конкурентов (виолентов) период до первого цветения обычно составляет значительную часть жизненного цикла (Романовский, 1989, 1998; Grime et al., 1988; Grime, Pierce, 2012).

[1]Казанцева Елена Сергеевна – аспирант кафедры геоботаники биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, мл. науч. сотр. отдела флоры Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (biolenok@mail.ru); [2]Онипченко Владимир Гертрудович – зав. кафедрой геоботаники биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, докт. биол. наук (vonipchenko@mail.ru); [3]Кипкеев Алий Магометович – аспирант Карачаево-Черкесского государственного университета им. У.Д. Алиева (kipkeev_ali@mail.ru).

Длительность пререпродуктивного периода малолетних растений в условиях высокогорий мало изучена. Это может быть связано не только с тем, что исследования требуют длительного мониторинга, но и с тем, что доля видов с коротким жизненным циклом в сообществах холодных биомов невелика (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984; Павлов, Онипченко, 1987; Bliss, 1971; Chabot, Billings, 1972; Jackson, Bliss, 1982; Reynolds, 1984). В умеренных и субарктических горах такие виды составляют 1 или 2% от всей локальной альпийской флоры. Сравнительно много однолетников встречается в альпийском поясе горной системы Сьерра-Невада в Калифорнии (Bliss, 1971; Jackson, Bliss 1982) или в субтропических горах с более продолжительным вегетационным сезоном, где однолетники могут составлять до 12% от всех видов (Ram et al., 1988).

Бóльшая часть литературы по изучению ВПЦ посвящена культивированным растениям и некоторым дикорастущим многолетникам (Bender et al., 2000; Inghe, Tamm, 1985; Harper, White, 1974; Rundel, Witters, 1994). Одни из первых экспериментов по установлению ВПЦ многолетних растений в естественной среде обитания были проведены в Финляднии в 1935 г., где показатель длительности пререпродуктивного периода варьировал от 2 лет для *Prunella vulgaris* до 8 лет для *Geum rivale* (Harper, White, 1974). К классическим трудам по изучению ВПЦ относятся работы Т.А. Работнова (1946, 1950а, 1950б), в которых он установил, что для *Anemone fasciculata* на субальпийском лугу ВПЦ составляет 20–30 лет, а для *Libanotis montana* на разнотравно-злаковом лугу – более 5 лет. Мартин Бендер с соавторами (Bender et al., 2000), суммируя данные по изучению 247 многолетников в естественной среде обитания и 1432 культивируемых видов, заключили, что наиболее распространенный ВПЦ для диких и культивируемых растений – второй год жизни. Растения с коротким пререпродуктивным периодом имеют короткую продолжительность жизни, растения с длительным пререпродуктивным периодом имеют более длительный жизненный цикл и продолжительный репродуктивный период (Bender et al., 2000). В научных изданиях «Онтогенетический атлас растений» и «Биологическия флора московской области» дана полная информация о ходе онтогенеза с упоминанием ВПЦ многих растений. Например, длительность пререпродуктивного периода *Carum carvi* составляет от 1 месяца до 2 лет, а при неблагопрятных условиях до 7 лет (Ермакова, 2003). Генеративный период для *Sedum acre* наступает на 2-й или 3-й год жизни (Бабак, 2007).

ВПЦ в онтогенезе высокогорных растений Кавказа в естественных условиях мало изучен. Для трех видов вегетативно неподвижных поликарпиков альпийских пустошей показана следующая длительность пререпродуктивного периода: *Anemone speciosa* 10 лет, *Campanula tridentata* 11 лет, *Carum caucasicum* 9 лет (Онипченко, Комаров, 1997; Sizov et al. 2004; Onipchenko, 2004). В долговременном эксперименте с реципрокными пересадками участков дернины ВПЦ для 26 видов, возобновляющихся как вегетативным так и генеративным путем, составлял от 2 лет у *Antennaria dioica* до 14 у *Taraxacum stevenii* (Кипкеев и др., 2014; Kipkeev et al., 2015).

Методика

Исследования проводили в Карачаево-Черкесской Республике на территории Тебердинского государственного природного биосферного заповедника на горе Малая Хатипара (2800 над ур. моря). В 2009 г. для каждого вида были заложены постоянные площадки, число и размер которых варьировали в зависимости от плотности популяций видов, при этом мы старались охватить не менее 100 особей (Работнов, 1964). Для *Anthyllis vulneraria*, *Androsace albana* и *Eritrichium caucasicum* заложены по 2 трансекты размером 1,25×0,25 м (в каждой по 5 площадок размером 0,25×0,25 м), для *Sedum tenellum* – 2 трансекты размером 1×0,25 м (в каждой по 4 площадки размером 0,25×0,25 м), для *Carum meifolium*, *Draba hispida* – по 4 площадки размером 0,25×0,25 м, для *Minuartia recurva* и *Trifolium badium* – по 6 площадок размером 0,25×0,25 м. В 2011 г. для *Murbeckiella huetti* было заложено 10 площадок размером 0,25×0,25 м.

Для каждого вида площадки закладывали в пределах одного фитоценоза. Так, исследования *Anthyllis vulneraria* проводили на малоподвижной осыпи, *Murbeckiella huetti* – на подвижной осопи, *Androsace albana* и *Eritrichium caucasicum* – на альпийской лишайниковой пустоши, *Draba hispida* и *Carum meifolium* – на зоогенно нарушенных участках разнотравного гераниево-копеечникового альпийского луга, *Minuartia recurva* и *Sedum tenellum* – на зоогенно нарушенных участках пестроовсяницевого луга, *Trifolium badium* – на ненарушенных участках пестроовсяницевого луга.

Все особи изучаемых видов на площадках были закартографированы. Мониторинг проводили каждый год в конце августа в течение 6 лет

(2009–2014). Мониторинг для *Murbeckiella huetti* проводили 4 года (2011–2014). В работе использовалась периодизация онтогенеза, предложенная Т.А. Работновым (1950а) и дополненная А.А. Урановым (1975).

Результаты

Исследованные особи видов зацветали несинхронно в течение нескольких лет, что является проявлением поливариантности. ВПЦ для особей *Anthyllis vulneraria* может наступать на 2-й, 3-й и 4-й годы жизни, у *Carum meifolium* – на 3-й, 4-й, 5-й и 6-й (таблица). Ранее всех, на второй год, зацветают *Anthyllis vulneraria, Murbeckiella huetii* и *Trifolium badium.* На третий – *Carum meifolium, Draba hispida* и *Sedum tenellum.* Не ранее четвертого – *Eritrichium caucasicum*. Позднее всех, на шестой год жизни, зацветает *Androsace albana* (одна особь). ВПЦ для *Minuartia recurva* установить не удалось. В результате высокой смертности всходов и ювенильных растений не многие особи доживали до перехода в генеративную стадию. Например, из 146 проростков *Androsace albana* до шестого года жизни дожили 9 растений, из которых только одно растение зацвело (таблица). У *Draba hispida* из 509 проростков до третьего года дожили 64 растения, из которых 17 зацвели. Для некоторых видов, например для *Anthyllis vulneraria,* доля погибших особей была не так высока – из 432 проростков до второго года жизни дожили 210 растений, из которых 20 зацвели. К шестому году наблюдений часть особей *Eritrichium caucasicum* еще не зацвела, поэтому средний ВПЦ для этого вида может быть недооценен.

Обсуждение

Первое цветение *Anthyllis vulneraria*, по результатам наших наблюдений, может произойти на 2-й год жизни (таблица). Растения с жизненным циклом длительностью более 5 лет отмечены не были. Согласно литературным источникам, *Anthyllis vulneraria* – это травянистый дву- или многолетний стержнекорневой моно- или поликарпик (Юзепчук, 1945; Акулова, 1994; Маевский, 2006; Antonetti et al., 2006). Результаты опытов, проведенных в Пулавском институте (Польша, Kossowski, 1963), показали отчетливую зависимость между сроком посева и дальнейшим развитием особей. При посеве в период с ранней весны до второй декады июля *Anthyllis vulneraria* зацветает на второй год жизни, после чего погибает; при посеве в период с конца июля до первой декады сентября часть особей этого вида зацветает на второй год, а часть особей (значительная) может зацвести на третий год жизни, после чего растения отмирают; при посеве во второй половине сентября и позднее растения в течение второго года жизни кустятся, наращивая вегетативную сферу, на третий год зацветают, а после цветения погибают (Kossowski, 1963). Аналогичные результаты были показаны в экспериментах, прове-

Число особей малолетников Северо-Западного Кавказа, зацветших в разном возрасте

Вид	Возраст первого цветения, год*				
	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й
Androsace albana	0 / 167 / 555	0 / 86 / 401	0 / 61 / 267	0 / 34 / 217	1 / 9 / 146
Anthyllis vulneraria	20 / 210 / 432	63 / 118 / 354	10 / 34 / 256	0 / 2 / 87	0 / 0 / 53
Carum meifolium	0 / 283 / 858	1 / 128 / 723	3 / 63 / 489	2 / 21 / 330	1 / 3 / 130
Draba hispida	0 / 137 / 549	17 / 64 / 509	7 / 57 / 455	4 / 13 / 292	0 / 6 / 104
Eritrichium caucasicum	0 / 313 / 625	0 / 176 / 525	1 / 101 / 329	1 / 50 / 179	1 / 35 / 148
Minuartia recurva	0 / 65 / 223	0 / 26 / 184	0 / 14 / 170	0 / 8 / 133	0 / 0 / 125
Murbeckiella huetii	10 / 130 / 506	11 / 25 / 302	0 / 5 / 33	нет наблюдений	нет наблюдений
Sedum tenellum	0 / 400 / 961	4 / 105 / 894	4 / 25 / 414	1 / 11 / 225	0 / 1 / 174
Trifolium badium	3 / 116 / 436	7 / 52 / 348	5 / 12 / 207	1 / 2 / 98	0 / 0 / 54

*Первая цифра – общее число особей, достигших генеративной фазы в рассматриваемом возрасте по всем годам наблюдений; вторая цифра – общее число выживших особей одного возраста с зацветшими; третья цифра – исходное число проростков в когорте с зацветшими особями. Для *Murbeckiella huetii* нет наблюдений на 5-й и 6-й год жизни, так как эксперимент проводили с 2011 по 2014 г.

денных в Ленинградской обл., где этот вид развивался по типу двух жизненных форм: двулетника и поликарпического трехлетника (Акулова, 1994). По данным А.А. Стерка (Sterk, 1975), *Anthyllis vulneraria* в естественной среде обитания зацветает на второй год, а продолжительность жизни этого вида составляет пять лет. Наши наблюдения подтверждают эти закономерности. Используя данные по параметрам листового аппарата и метод, предложенный Симоном Пирсом (Шидаков, Онипченко, 2007; Pierce et al., в печати) *Anthyllis vulneraria* относится к R/CR-стратегам. Короткий прегенеративный период этого вида подтверждает его принадлежность к видам рудеральной (R) стратегии.

По нашим наблюдениям, *Anthyllis vulneraria* в условиях альпийского пояса Северо-Западного Кавказа проявляет поливариантность онтогенеза и может зацвести не только на второй год жизни, но и на третий, и на четвертый, что может являться адаптивной чертой данного вида к суровым условиям высокогорий. Известно, что растения под воздействием неблагоприятных условий могут зацветать позднее, оставаясь долгое время вегетативными, и многие однолетние растения, нередко становятся двулетними или даже многолетними (Работнов, 1946, 1949, 1950a; Harper, White, 1974; Körner, 2003; Bender et al., 2000). Например, розеточный вегетативный побег *Leontopodium alpinum* при культивации на низких высотах зацветает на первый год жизни, в благоприятных естественных условиях – на второй, а в условиях альпийских высокогорий – на третий или четвертый годы (Keller, Vittoz, 2015).

Sedum tenellum зацветает на третий год жизни, что совпадает с предположением К.А. Шинковской (2007), которая изучала эколого-морфологические особенности данного вида в высокогорьях Тебердинского заповедника. *Sedum tenellum* – эксплерент, характерен для участков мелкомасштабных нарушений гераниево-копеечниковых лугов, возникающих вследствие роющей деятельности кустарниковых полевок и диких кабанов (Onipchenko, Rabotnova, 1994). По данным параметров листового аппарата (Шидаков, Онипченко, 2007; Pierce et al., в печати) *Sedum tenellum* относится к S/SR-стратегам. Небольшой ВПЦ (а три года для условий альпийских высокогорий можно считать небольшим (Онипченко, Комаров, 1997; Кипкеев и др., 2014; Sizov et al. 2004; Onipchenko, 2004)) подтверждает принадлежность *Sedum tenellum* к видам рудеральной (эксплерентной) стратегии.

В работе А.М. Кипкеева с соавторами (2014) минимальный и максимальный ВПЦ для *Eritrichium caucasicum* составлял 3 года и 20 лет, что сопоставимо с нашими результатами (таблица). *Eritrichium caucasicum* – травянистый дву- или малолетний полурозеточный поликарпик (Попов, 1953; Ахметжанова и др., 2009). По данным параметров листового аппарата (Шидаков, Онипченко, 2007) *Eritrichium caucasicum* относится к S/SR-стратегам (Pierce et al., в печати). Несмотря на небольшой ВПЦ *Eritrichium caucasicum* сложно отнести к видам рудеральной стратегии, так как только единичные особи зацветают на 4–6-й годы жизни (таблица), кроме того, этот вид очень медленно восстанавливается после нарушений, его семенная продукция невысока и вегетативное размножение отсутствует (Батчаева, 2005).

Carum meifolium – травянистый дву- или малолетний полурозеточный монокарпик с утолщенным корнем (Пояркова, 1950; Ахметжанова и др., 2009). По данным параметров листового аппарата (Шидаков, Онипченко, 2007) *Carum meifolium* относится к SR/CSR-стратегам (Pierce et al., в печати). Минимальный и максимальный ВПЦ для *Carum meifolium*, по наблюдениям А.М. Кипкеева с соавторами (2014), составляет 3 и 5 лет. Согласно результатам наших исследований, ВПЦ *Carum meifolium* составляет от 3 до 6 лет. *Carum meifolium* – монокарпичный вид, следовательно минимальная продолжительность его жизненного цикла в условиях высокогорий Кавказа составляет три года.

Minuartia recurva – травянистый многолетний рыхло подушковидный корневищно-стержнекорневой поликарпик (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984; Шхагапсоев, 1999). Несмотря на маленький семенной банк (Semenova, 2004), этот вид был отнесен к экспелерентам (Onipchenko, Rabotnova, 1994), но по данным параметров листового аппарата (Шидаков, Онипченко, 2007; Pierce et al., в печати) *Minuartia recurva* принадлежит к S-стратегам. ВПЦ для *Minuartia recurva* установить не удалось, все отмеченные молодые особи (проростки и ювенильные растения) в силу погодных условий погибли, не достигнув шестилетнего возраста (таблица). Тем не менее, некоторые крупные генеративные особи неоднократно цвели или вегетировали в течение шести лет. Вероятно, *Minuartia recurva* нецелесообразно относить к малолетникам, так как растения этого вида живут долго и зацветают поздно.

ВПЦ для *Androsace albana, Draba hispida, Murbeckiella huetii, Trifolium badium* был определен впервые.

Androsace albana − травянистый двулетний розеточный стержнекорневой монокарпик (Шишкин, Бобров, 1952; Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984; Шхагапсоев, 1999). Вид включен в «Красную книгу Краснодарского края» (2007) и «Красную книгу Республики Адыгея» (2012). По данным параметров листового аппарата (Шидаков, Онипченко, 2007) *Androsace albana* относится к SR-стратегам (Pierce et al., в печати). В условиях альпийских пустошей Северо-Западного Кавказа этот вид развивается очень медленно, и ВПЦ наступает не ранее шестого года жизни (таблица), после цветения растение погибает. *Androsace albana* тяготеет к сообществам с низкой сомкнутостью трав и кустарничков. Обладает маленькой амплитудой по высоте (Егоров и др., 2012).

Trifolium badium – травянистый дву- или многолетний стержнекорневой моно- или поликарпик (Бобров, 1945; Stoklin, Baumler, 1996; Antonetti et autr., 2006). По данным параметров листового аппарата (Шидаков, Онипченко, 2007), *Trifolium badium* относится к SR/CSR-стратегам (Pierce et al., в печати). Несмотря на короткий ВПЦ, *Trifolium badium* сложно отнести к видам эксплерентной стратегии, так как он обладает низкой семенной продуктивностью и медленным развитием проростков (Krautzer, Graiss, 2006).

Draba hispida – травянистый малолетний розеточный корневищно-стержнекорневой поликарпик (Толмачев, 1939; Ахметжанова и др., 2009). Этот вид имеет короткий прегенеративный период (таблица) и является типичным экспелерентом (Rabotnova, Onipchenko, 1994) или видом рудеральной стратегии (Шидаков, Онипченко, 2007; Pierce et al., в печати). Характерен для участков мелкомасштабных нарушений гераниево-копеечниковых лугов, возникающих вследствие роющей деятельности кустарниковых полевок и диких кабанов (Rabotnova, Onipchenko, 1994).

Murbeckiella huetii – многолетнее травянистое растение, эксплерентный вид, произрастающий на открытой почве после недавних нарушений растительного покрова. С течением времени при отсутствии новых нарушений замещается более конкурентоспособными видами (Буш, 1939; Ахметжанова и др., 2009; Егоров и др., 2012). В соответствии с параметрами листового аппарата, измеренными нами, *Murbeckiella huetii* относится к S/SR-стратегам (Шидаков, Онипченко, 2007; Pierce et al., в печати). Растения этого вида, зацветая на второй или третий год жизни (таблица), хорошо проявляют свою принадлежность к видам рудеральной стратегии.

Заключение

Мы установили, что малолетние виды в условиях альпийских высокогорий Северо-Западного Кавказа зацветают не ранее второго года жизни (таблица), обладают значительной поливариатностью онтогенеза, которая проявляется в варьировании ВПЦ. Довольно большая часть особей погибает, не достигнув генеративной стадии. Короткий прегенеративный период *Anthyllis vulneraria, Draba hispida, Carum meifolium, Murbeckiella huetii, Sedum tenellum* подтверждает их принадлежность к видам рудеральной стратегии. Минимальный возраст для *Androsace albana* составил 6 лет, для *Carum meifolium* – 3 года.

Полевые работы выполнены при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 11-04-01215, 14-04-00214), обработка материалов и написание статьи осуществлено при финансовой поддержке РНФ (проект 14-50-00029).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ
[REFERENCES]

Акулова З.В. Онтогенез и некоторые биологические особенности видов рода Anthyllis L., выращиваемых в Ленинградской области // Растительные ресурсы. 1994. Т. 30. Вып. 3. С. 25–34 [*Akulova Z.V.* Ontogenez i nekotorye biologicheskie osobennosti vidov roda *Anthyllis* L., vyrashchivaemykh v Leningradskoi oblasti // Rastitel'nye resursy. 1994. T. 30. Vyp. 3. S. 25–34].

Ахметжанова А.А., Онипченко В.Г., Семенова Е.В., Елумеева Т.Г., Герасимова М.А. Атлас сосудистых растений альпийского стационара Тебердинского заповедника. М., 2009. 117 с. [*Akhmetzhanova A.A., Onipchenko V.G., Semenova E.V., Elumeeva T.G., Gerasimova M.A.* Atlas sosudistykh rastenii al'piiskogo statsionara Teberdinskogo zapovednika. M., 2009. 117 s.].

Бабак Т.В. Онтогенез очитка едкого (*Sedum acre* L.) // Онтогенетический атлас растений: научное издание. Т. 5. Йошкар-Ола, 2007. 372 с. [*Babak T.V.* Ontogenez ochitka edkogo (*Sedum acre* L.) // Ontogeneticheskii atlas rastenii: nauchnoe izdanie. T. 5. Ioshkar-Ola, 2007. 372 s.].

Батчаева О.М. Восстановительная динамика и горизонтальная структура альпийских фитоценозов Северо-Западного Кавказа (на примере Тебердинского заповедника) // Автореф. дис. … канд. биол. наук. Ставрополь, 2005. 23 с. [*Batchaeva O.M.* Vosstanovitel'naya dinamika i gorizontal'naya struktura al'piiskikh fitotsenozov Severo-zapadnogo Kavkaza (na primere Teberdinskogo zapovednika) // Avtoref. dis. …. kand. biol. nauk. Stavropol', 2005. 23 s.].

Бобров Е.Г. Род *Trifolium* // Флора СССР / Под ред. В.Л.

Комарова. Т. 11. М.; Л., 1945. 432 с. [*Bobrov E.G.* Rod *Trifolium* // Flora SSSR / Pod red. V.L. Komarova. T. 11. M.; L., 1945. 432 s.].

Буш Н.А. Сем. Cruciferae // Флора СССР / Под ред. В.Л. Комарова. Т. 8. М.; Л., 1939. 694 с. [*Bush N.A.* Sem. Cruciferae // Flora SSSR / Pod red. V.L. Komarova. T. 8. M.; L., 1939. 694 s.].

Егоров А.В., Онипченко В.Г., Текеев Д.К. Экологические характеристики высокогорных растений Тебердинского заповедника. Теберда, 2012. 256 с. (Тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника. Вып. 52). [*Egorov A.V., Onipchenko V.G., Tekeev D.K.* Ekologicheskie kharakteristiki vysokogornykh rastenii Teberdinskogo zapovednika. Teberda, 2012. 256 s. (Tr. Teberdinskogo gos. biosfernogo zapovednika. Vyp. 52)].

Ермакова И.М. Тмин обыкновенный // Биологическая флора Московской области / Под ред. В.Н. Павлова. Вып. 15. М., 2003. 224 с. [*Ermakova I.M.* Tmin obyknovennyi // Biologicheskaya flora Moskovskoi oblasti / Pod red. V.N. Pavlova. Vyp. 15. M., 2003. 224 s.].

Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. Учебное пособие. М., 2005. 256 с. [*Zhmylev P.Yu., Alekseev Yu.E., Karpukhina E.A., Balandin S.A.* Biomorfologiya rastenii: illyustrirovannyi slovar'. Uchebnoe posobie. M., 2005. 256 s.].

Жукова Л.А. Поливариантность онтогенеза луговых растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М., 1986. С. 104–114. [*Zhukova L.A.* Polivariantnost' ontogeneza lugovykh rastenii // Zhiznennye formy v ekologii i sistematike rastenii. M., 1986. S. 104–114].

Кипкеев А.М., Онипченко В.Г., Текеев Д.К., Эркенова М.А., Салпагарова Ф.С. Возраст первого цветения альпийских многолетников Северо-Западного Кавказа // Журнал общей биологии. 2014. Т. 75. Вып. 4. С. 315–323 [*Kipkeev A.M., Onipchenko V.G., Tekeev D.K., Erkenova M.A., Salpagarova F.S.* Vozrast pervogo tsveteniya al'piiskikh mnogoletnikov Severo-Zapadnogo Kavkaza // Zhurnal obshchei biologii. 2014. T. 75. Vyp. 4. S. 315–323].

Красная книга Краснодарского края. (Растения и грибы) / Отв. ред. С.А. Литвинская. Краснодар, 2007. 640 с. [Krasnaya kniga Krasnodarskogo kraya. (Rasteniya i griby) / Otv. Red. S.A. Litvinskaya. Krasnodar, 2007. 640 s.].

Красная книга Республики Адыгея: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения объекты животного и растительного мира. Ч. 1: Растения и грибы / Отв. ред. А.С. Замотайлов. Майкоп, 2012. 340 с. [Krasnaya kniga Respubliki Adygeya: Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoi ischeznoveniya ob»ekty zhivotnogo i rastitel'nogo mira. Ch. 1: Rasteniya i griby / Otv. red. A.S. Zamotailov. Maikop, 2012. 340 s.].

Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. М., 2006. 600 с. [*Maevskii P.F.* Flora srednei polosy evropeiskoi chasti Rossii. M., 2006. 600 s.].

Нахуцришвили Г.Ш., Гамцемлидзе З.Г. Жизнь растений в экстремальных условиях высокогорий (на примере Центрального Кавказа). Л., 1984. 123 с. [*Nakhutsrishvili G.Sh., Gamtsemlidze Z.G.* Zhizn' rastenii v ekstremal'nykh usloviyakh vysokogorii (na primere Tsentral'nogo Kavkaza). L., 1984. 123 s.].

Онипченко В.Г., Комаров А.С. Длительность жизни и динамика популяций растений в высокогорьях: опыт оценки на примере трех альпийских видов Северо-Западного Кавказа // Журн. общ. биол. 1997. Т. 58. Вып. 6. С. 64–75 [*Onipchenko V.G., Komarov A.S.* Dlitel'nost' zhizni i dinamika populyatsii rastenii v vysokogor'yakh: opyt otsenki na primere trekh al'piiskikh vidov Severo-Zapadnogo Kavkaza // Zhurn. obshch. biol. 1997. T. 58. Vyp. 6. S. 64–75].

Павлов В.Н., Онипченко В.Г. Растительность высокогорий // Итоги науки и техники (ВИНИТИ). Ботаника. 1987. Т. 7. С. 3–38. [*Pavlov V.N., Onipchenko V.G.* Rastitel'nost' vysokogorii // Itogi nauki i tekhniki (VINITI). Botanika. 1987. T. 7. S. 3–38].

Попов М.Г. Сем. Boraginaceae // Флора СССР / Под ред. Б.К. Шишкина. Т. 19. М.; Л., 1953. 752 с. [*Popov M.G.* Sem. Boraginaceae // Flora SSSR / Pod red. B. K. Shishkina. T. 19. M.; L., 1953. 752 s.].

Пояркова А.И. Род *Carum* // Флора СССР / Под ред. Б.К. Шишкина. Т. 16. М.; Л., 1950. 648 с. [*Poyarkova A.I.* Rod *Carum* // Flora SSSR / Pod red. B.K. Shishkina. T. 16. M.; L., 1950. 648 s.].

Работнов Т.А. Длительность виргинильного периода жизни травянистых многолетников в естественных ценозах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1946. Т. 51. Вып. 2. С. 917. [*Rabotnov T.A.* Dlitel'nost' virginil'nogo perioda zhizni travyanistykh mnogoletnikov v estestvennykh tsenozakh // Byul. MOIP. Otd. biol. 1946. T. 51. Vyp. 2. S. 917].

Работнов Т.А. Основные вопросы и методы изучения жизненного цикла многолетних травянистых растений и состава их популяций // Научно-метод. зап. гл. упр. по заповедникам РСФСР. 1949. Вып. 12. С. 41–48. [*Rabotnov T.A.* Osnovnye voprosy i metody izucheniya zhiznennogo tsikla mnogoletnikh travyanistykh rastenii i sostava ikh populyatsii // Nauchno-metod. zap. gl. upr. po zapovednikam RSFSR. 1949. Vyp. 12. S. 41–48].

Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Геоботаника. М.; Л., 1950а. Вып. 6. Сер. 3. С. 7–204. [*Rabotnov T.A.* Zhiznennyi tsikl mnogoletnikh travyanistykh rastenii v lugovykh tsenozakh // Tr. BIN AN SSSR. Geobotanika. M.; L., 1950a. Vyp. 6. Ser. 3. S. 7–204].

Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяции для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. 1950б. Вып. 1. С. 465–483. [Rabotnov T.A. Voprosy izucheniya sostava populyatsii dlya tselei fitotsenologii // Problemy botaniki. 1950b. Vyp. 1. S. 465–483].

Работнов Т.А. Определение возрастного состава популяций видов в сообществе // Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л., 1964. С. 132–145. [*Rabotnov T.A.* Opredelenie vozrastnogo sostava populyatsii vidov v soobshchestve // Polevaya geobotanika. T. 3. M.; L., 1964. S. 132–145].

Романовский Ю.Э. Конкуренция за флуктуирующий ресурс: эволюция и экологические последствия // Журн. общ. биологии. 1989. Т. 50. Вып. 3. С. 304–315. [*Romanovskii Yu.E.* Konkurentsiya za fluktuiruyushchii resurs: evolyutsiya i ekologicheskie posledstviya // Zhurn. obshch. biologii. 1989. T. 50. Vyp. 3. S. 304–315].

Романовский Ю.Э. Стратегии жизненного цикла: синтез эмпирического и теоретического подходов // Журн. общ. биол. 1998. Т. 59. Вып. 6. С. 565–585. [*Romanovskii Yu.E.* Strategii zhiznennogo tsikla: sintez empiricheskogo i teoreticheskogo podkhodov // Zhur. obshch. biol. 1998. T. 59. Vyp. 6. S. 565–585].

Толмачев А.И. Род *Draba* // Флора СССР / Под ред.

В.Л. Комарова. Т. 8. М.; Л., 1939. 694 с. [*Tolmachev A.I.* Rod *Draba* // Flora SSSR / Pod red. V.L. Komarova. T. 8. M.; L., 1939. 694 s.].

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. Вып. 2. С. 7–34. [*Uranov A.A.* Vozrastnoi spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov // Biol. nauki. 1975. Vyp. 2. S. 7–34].

Шидаков И.И., Онипченко В.Г. Сравнение параметров листового аппарата растений альпийского пояса Тебердинского заповедника // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2007. Т. 112. Вып. 4. С. 42–50 [*Shidakov I.I., Onipchenko V.G.* Sravnenie parametrov listovogo apparata rastenii al'piiskogo poyasa Teberdinskogo zapovednika // Byul. MOIP. Otd. biol. 2007. T. 112. Vyp. 4. S. 42–50].

Шинковская К.А. Эколого-морфологические особенности *Sedum tenellum* Bieb. в высокогорьях Тебердинского заповедника // Состав и структура высокогорных экосистем Тебердинского заповедника. Тр. Тебердинского государственного биосферного заповедника. Вып. 27. М., 2007. С. 131–135 [*Shinkovskaya K.A.* Ekologo-morfologicheskie osobennosti *Sedum tenellum* Bieb. v vysokogor'yakh Teberdinskogo zapovednika // Sostav i struktura vysokogornykh ekosistem Teberdinskogo zapovednika. Tr. Teberdinskogo gosudarstvennogo biosfernogo zapovednika. Vyp. 27. M., 2007. S. 131–135].

Шишкин Б. К., Бобров Е. Г. Род *Androsace* // Флора СССР / Под ред. Б.К. Шишкина и Е.Г. Боброва. Т. 18. М.; Л., 1952. 802 с. [*Shishkin B.K., Bobrov E.G.* Rod *Androsace* // Flora SSSR / Pod red. B.K. Shishkina i E.G. Bobrova. T. 18. M.; L., 1952. 802 s.].

Шхагапсоев С.Х. Морфоструктура подземных органов растений первично обнаженных склонов Кабардино-Балкарии / Министерство общего и профессиональн. образования РФ, КБГУ им. Х.М. Бербекова. Нальчик, 1999. 72 с. [*Shkhagapsoev S.Kh.* Morfostruktura podzemnykh organov rastenii pervichno obnazhennykh sklonov Kabardino-Balkarii / Ministerstvo obshchego i professional'n. obrazovaniya RF, KBGU im. Kh.M. Berbekova. Nal'chik, 1999. 72 s.].

Юзепчук С.В. Род *Anthyllis* // Флора СССР / Под ред. В.Л. Комарова. Т. 11. М.; Л., 1945. 432 с. [*Yuzepchuk S.V.* Rod *Anthyllis* // Flora SSSR / Pod red. V.L. Komarova. T. 11. M.; L., 1945. 432 s.].

Antonetti P., Brugel E., Kessler F., Barbe J.-P., Tort M. Atlas de la Flore d'Auvergne / Conservatoire botanique national du Massif central. Chavaniac-Lafayette, 2006. 984 p.

Bender M.H., Baskin J.M., Baskin C.C. Age of maturity and life span in herbaceous, polycarpic perennials // The Botanical Review. 2000. Vol. 66. N 3. P. 311–349.

Bliss L.C. Arctic and alpine plant life cycles // Annual Review of Ecology and Systematics. 1971. Vol. 2. P. 405–438.

Burns J.H., Blomberg S.P., Crone E.E., Ehrlen J., Knight T.M., Pichancourt J.B., Ramula S., Wardle G.M., Buckley Y.M. Empirical tests of life-history evolution theory using phylogenetic analysis of plant demography // Journal of Ecology. 2010. Vol. 98. N 2. P. 334–344.

Chabot B.F., Billings W.D. Origins and Ecology of the Sierran Alpine Flora and Vegetation // Ecological Monographs. 1972. Vol. 42. P. 163–199.

Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R. Comparative plant ecology: a functional approach to common British species. L., 1988. 742 p.

Grime J.P., Pierce S. The evolutionary strategies that shape ecosystems. Chichester, 2012. 244 p.

Harper J.L., White J. The demography of plants // Annual Review of Ecology and Systematics. 1974. Vol. 5. P. 419–463.

Inghe O., Tamm C.O. Survival and flowering of perennial herbs. IV. The behavior of *Hepatica nobilis* and *Sanicula europaea* on permanent plots during 1943–1981 // Oikos. 1985. Vol. 45. N 3. P. 400-420.

Jackson L.E., Bliss L.C. Distribution of ephemeral herbaceous plants near treeline in the Sierra Nevada, California, USA // Arctic and Alpine Research. 1982. Vol. 14. N 1. P. 33–42.

Keller R., Vittoz P. Clonal growth and demography of a hemicryptophyte alpine plant: *Leontopodium alpinum* Cassini / Alpine Botany. 2015. Vol. 125. Issue 1. P. 31–40.

Kipkeev A.M., Onipchenko V.G., Tekeev D.K., Erkenova M.A., Salpagarova F.S. Age of maturity in alpine herbaceous perennials, the North-West Caucasus // Biology Bulletin Reviews. 2015. Vol. 5, N 5. P. 505–511.

Körner C. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. Second edition. Berlin, 2003. 350 p.

Kossowski M. Badania nad wzrostem I roswojem przelotu – *Anthyllis vulneraria* L. Cz. 1. Wpływ terminu siewu na wzrost i rozwój przelotu // Hodowla roslin aklimatyzacja i nasiennictwo. 1963. Vol. 7. Zeszyt 2. P. 143–173.

Krautzer B., Graiss W. Seed production and use of subalpine and alpine legumes // COST 852 "Quality Legume-Based Forage Systems for Contrasting Enviroments". Raumberg-Gumpenstein, 2006. P. 49.

Onipchenko V.G. (ed.) Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus. Dordrecht, 2004. 407 p.

Onipchenko V.G., Rabotnova M.N. Natural "gaps" in alpine meadows and plant population strategies // Experimental investigation of alpine plant communities in the Northwestern Caucasus / Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH. Stiftung Rübel. Zürich, Heft 115. 1994. P. 83–88.

Pierce S., Negreiros D., Cerabolini B.E.L., Kattge J., Díaz S., Kleyer M., Shipley B., Wright S.J., Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G., van Bodegom P.M., Frenette-Dussault C., Weiher E., Pinho B.X., Cornelissen J.H.C., Buffa G., Nyakunga O.C., Reich P.B., Caccianiga M., Mangili F., Ceriani R.M., Brusa G., Siefert A., Barbosa N. P.U., Chapin III F.S., Cornwell W.K., Fang J., Fernandes G.W., Garnier E., Stradic S.L., Louault F., Medlyn B., Peñuelas J., Melo F.P.L., Slaviero A., Tabarelli M., Tampucci D. A global view and measurement of plant ecological strategies from leaf economics and size traits (в печати).

Semenova G.V. Soil seed banks // Alpine Ecosystems in the Northwestern Caucasus / Ed. by V.G. Onipchenko. Dordrecht, 2004. P. 194–212.

Sizov I.E., Mikhailova N.V., Mikhailov A.V., Onipchenko V.G., Komarov A.S. Age structure and adaptation of the populations of three non-clonal alpineperennial plants // Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus / Ed. by V.G. Onipchenko. Dordrecht, 2004. P. 181–194.

Sterk A.A. Demographic studies of *Anthyllis vulneraria* L. in the Netherlands // Acta Botanica Neerlandica. 1975. Vol. 24. P. 315-337.

Stoklin J., Baumler E. Seed rain, seedling establishment and clonal growth strategies on a glacier foreland // Journal of Vegetation Science. 1996. Vol. 7. N 1. P. 45–56.

Ram J., Singh S.P., Singh J.S. Community level phenology of grassland above treeline in Central Himalaya // Arctic and Alpine Research. 1988. Vol. 20. P. 325–332.

Reynolds D.N. Populational dynamics of three annual species of alpine plants in the Rocky Mountains // Oecologia. 1984. Vol. 62. Issue 2. P. 250–255.

Rundel P.W., Witter M.S. Population dynamics and flowering in a Hawaiian alpine rosette plant, *Argyroxiphium sandwicense* // Tropical Alpine Environments: Plant Form and Function / Ed. by P.W. Rundel, A.P. Smith, F.C. Meinzer. Great Britain, 1994. P. 295–306.

von Arx G., Edwards P.J., Diertz H. Evidence for the life history changes in high-altitude populations of three perennial forbs // Ecology. 2006. Vol. 87. N 3. P. 665–674.

Поступила в редакцию / Received 14.04.2015
Принята к публикации / Accepted 21.09.2015

AGE OF MATURITY OF ALPINE SHORT-LIVED HERBACEOUS PLANTS, NORTH-WEST CAUCASUS, RUSSIA

E.S. Kazantseva[1]*, V.G. Onipchenko*[2]*, A.M. Kipkeev*[3]

Age of maturity or pre-reproductive period is an interval between seed germination and first flowering shoots appearance. Short-lived plants germinate and produce seeds within short period of time, less than 1–2 years, but due to severe habit conditions it can be extended over 5-15 years. Our observations were conducted in 2009–2014 in alpine plant communities of Teberda Reserve, the North-West Caucasus, Russia, 2800 m above sea level. We found out that *Anthyllis vulneraria, Murbeckiella huetii* and *Trifolium badium* start blossoming not earlier than on the second year of life, *Carum meifolium, Draba hispida* and *Sedum tenellum* – the third, *Eritrichium caucasicum* – the fourth, *Androsace albana* – the sixth. Most of species showed ontogenetic multiplicity. For example, some of individuals of *Anthyllis vulneraria* can start the first flowering on the 2, 3 or 4th year of life, *Carum meifolium* – 3, 4, 5 or 6. Seedling death-rate was high and the most of individuals could not reach a maturity age. For instance, from 146 seedlings of *Androsace albana* 9 individuals survived and 1 started the flowering in 6 years after germination. Short pre-reproductive period of *Anthyllis vulneraria, Draba hispida, Carum meifolium, Murbeckiella huetii, Sedum tenellum* confirmed their belongings to species of ruderal strategy.

Key words: age of maturity, pre-reproductive period, alpine short-lived plants, North-West Caucasus.

Acknowledgment. The field work was supported by RFBR (project 11-04-01215, 14-04-00214), long-term data analysis and paper preparation by RNF (project 14-50-00029).

[1]Kazantseva Elena Sergeevna, M.V. Lomonosov Moscow State University, The Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin of the Russian Academy of Sciences (biolenok@mail.ru); [2]Onipchenko Vladimir Gertrudovich, Department of Geobotany, Faculty of Biology, M.V. Lomonosov Moscow State University (vonipchenko@mail.ru); [3]Kipkeev Aliy Magomedovich, Karachay-Circassian State University named after U.D. Alieva (kipkeev_ali@mail.ru).