

УДК 581.5

## ПАРАМЕТРЫ СЕМЕННОГО ВОЗОБНОВЛЕНИЯ АЛЬПИЙСКИХ МАЛОЛЕТНИКОВ И ИХ СРАВНЕНИЕ С МНОГОЛЕТНИМИ РАСТЕНИЯМИ

<sup>1</sup>Е.С. Казанцева, <sup>2</sup>В.Г. Онипченко, <sup>3</sup>В.А. Богатырев, <sup>4</sup>А.М. Кипкеев, <sup>5</sup>Е.Н. Лидер

Изучены параметры семенного возобновления девяти альпийских малолетников в Карачаево-Черкесской Республике (гора Малая Хатипара, 2800 м над ур. моря). По результатам шести лет наблюдений для *Sedum tenellum* отмечена самая высокая семенная продуктивность (210±16 семян на генеративный побег), самые высокие численность побегов (194±33 побегов на 1 м<sup>2</sup>) и урожай семян (41 967±8 339 на 1 м<sup>2</sup>). Самые крупные семена (3,39 и 3,25 мг – воздушно-сухая и абсолютно сухая масса одного семени соответственно) отмечены у *Anthyllus vulneraria*, самые мелкие – у *Sedum tenellum* (0,03 и 0,02 мг). Семена *Draba hispida* и *Murbeckiella huetii* имели высокую лабораторную всхожесть (более 50%), семена *Anthyllus vulneraria*, *Eritrichium caucasicum* и *Sedum tenellum* – низкую всхожесть (менее 10%). У большинства исследуемых видов семена начинали прорастать в первые дни эксперимента. При сопоставлении семенной продуктивности и массы семян между малолетними и многолетними растениями высокогорий Тебердинского заповедника значимых отличий выявлено не было, но при этом у малолетников наблюдалась тенденция к снижению массы семян по сравнению с многолетниками.

**Ключевые слова:** семенная продуктивность, численность генеративных побегов, урожай семян, масса семян, всхожесть, альпийские растения, малолетники, многолетники.

Роль семени в жизни цветковых растений чрезвычайно велика. Если даже многолетники, возобновляющиеся преимущественно вегетативным путем, время от времени прибегают к семенному размножению, то у малолетних растений семя незаменимое звено в цепи поколений (Марков, 1990, 2012). В сообществах холодных биомов многие растения не способны к вегетативному размножению (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984; Pokarzhevskaya, 1995; Körner, 2003), поэтому поддержание устойчивости высокогорных фитоценозов прямо связано с успехом семенного размножения растений (Логвиненко, Онипченко, 1999а).

«Малолетние растения» или «малолетники» – это монокарпики и поликарпики с продолжительностью онтогенеза от 1 года до 15 лет (Жмылев и др., 2005). На вопрос, что такое малолетние растения, М.В. Марков (1990) дает следующий ответ:

1) это биологическая группа растений, выделенная по продолжительности жизни; 2) особая жизненная форма как совокупность приспособи-

тельных морфологических черт, т.е. своеобразный адаптивный габитус; 3) тип эколого-ценотической стратегии.

Если говорить о типах стратегий, то малолетние растения тяготеют к эксплорентам (по: Раменский, 1935) или рудералам (по классификации: Grime, 2001), но поскольку растения способны произрастать в разных фитоценозах, то они могут быть представлены популяциями, демонстрирующими разные варианты стратегий (Марков, 1990; Жукова, 1995). Так, Ф. Грайм с соавторами (Grime et al., 1988) классифицировали некоторые однолетники и малолетники как конкуренты-рудералы или стресс-толеранты-рудералы.

Принято считать, что для малолетников характерна высокая семенная продуктивность, однако М.В. Марков (1990) отметил, что для многих видов, особенно для сорных растений, этот показатель сильно завышен. При сопоставлении 96 видов малолетников (Марков, 2012) отмечено, что очень высокой плодовитостью (свыше 30 000 семян на

<sup>1</sup>Казанцева Елена Сергеевна – аспирант кафедры геоботаники МГУ имени М.В. Ломоносова, мл. науч. сотр. отдела флоры ГБС РАН (biolenok@mail.ru); <sup>2</sup>Онипченко Владимир Гертрудович – зав. кафедрой геоботаники биологического факультета, докт. биол. наук (vonipchenko@mail.ru); <sup>3</sup>Богатырев Василий Александрович – аспирант кафедры геоботаники МГУ имени М.В. Ломоносова, начальник проектного отдела ООО «Экоперспектива» (vasilb@inbox.ru); <sup>4</sup>Кипкеев Алий Магомедович – аспирант Карачаево-Черкесского государственного университета им. У.Д. Алиева (kipkeev\_ali@mail.ru); <sup>5</sup>Лидер Елена Николаевна – аспирант кафедры геоботаники биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова (Elena\_kuraz@mail.ru).

особь) обладают около 14% изученных видов. Для большинства видов (более 55%) характерна плодовитость менее 5000 семян на особь. Широкое варьирование семенной продуктивности и массы семян малолетних растений показано и в ряде других работ (Доброходов, 1961; Stevens, 1932; Grubb, 1976; Gross, Warner, 1982; During et al., 1985).

М.В. Марков (1990) доказал силу влияния фитоценотической среды на плодовитость растений. Невысокая семенная продуктивность (менее 100 семян на побег) отмечена у значительной части видов на некоторых высокогорных лугах Кавказа, в тундрах Таймыра, подушечниках Памира (Логвиненко, Онипченко, 1999а). В то же время в приледниковой флоре Алтая и Альп широко представлены виды с высокой плодовитостью – от 500 до 10 000 семян на особь (Логвиненко, Онипченко, 1999а). Пионерные виды альпийских тундр штата Нью-Гэмпшир (Белые Горы, США, Marchand, Roach, 1980) образуют семенной дождь от 53 до 1200 семян на 1 м<sup>2</sup> за вегетационный сезон.

Размер и масса семян имеют большое экологическое значение, от них зависит жизнеспособность всходов, длительность сохранения всхожести семян в почве и многие другие черты популяционной жизни растений (Аджиева, Онипченко, 2008). Как правило, мелкосемянные растения производят больше семян на единицу площади, а всходы крупносемянных растений более конкурентоспособны (Moles, Westoby, 2004). Интересно, что размер семян может уменьшаться с увеличением возраста особей (*Carex secalina*, Lembicz et al., 2011). Мелкие семена – часто результат отбора на непоедимость позвоночными (Онипченко, 2013). Большинство видов альпийских растений могут образовывать либо много мелких, либо немного крупных семян, что связано с ограниченностью ресурсов (Аджиева, Онипченко, 2008). В контексте обсуждения стратегий можно предположить, что многолетние растения имеют мало крупных, а малолетние – много мелких семян, что подтверждено экспериментально (Silvertown, 1981; Chambers, 1993). Однако Э. Салисбур (Salisbury, 1942, 1973) доказал, что связь массы семени с типом местообитания более тесная, чем с типом онтогенеза.

При изучении некоторых видов растений альпийских лишайниковых пустошей доказано, что более высокорослые виды при дополнительном минеральном питании увеличивают семенную продуктивность, а относительно низкорослые – уменьшают (Логвиненко, 2002). Лимитирующими элементами при образовании генеративных побегов у растений пустошей являются азот и фосфор (Судзиловская, 2005). В результате

наблюдений за *Saxifraga moschata* в Австрийских высокогорьях Альп установлено, что на число генеративных побегов и семенную продуктивность особей этого вида положительно влияет ранний сход снега, а отрицательно – жаркое и засушливое лето (Ladining, Wagner, 2005).

По мнению В. Биллингс и Г. Муней (Billings, Mooney, 1968), у арктических и альпийских растений длительный покой семян не выражен. Семена хорошо прорастают после скарификации, стратификации, воздействия света или по прошествии времени. Их предположение было доказано другими авторами (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984; Павлов, Онипченко, 1987; Bell, Bliss, 1980; Douglas, 1995; Schwienbacher et al., 2011). Контроль прорастания семян растений холодных биомов происходит за счет зимних низких температур и позднего созревания семян в конце вегетационного сезона, поэтому большая часть семян прорастает только весной, после схода снега (Billings, Mooney, 1968). Тем не менее семена могут долго сохранять всхожесть после глубокой заморозки в почве или ледниках, например, семена *Lupinus arcticus*, найденные в Юконе на северо-западе Канады, взошли после 10 000 лет нахождения в вечно-мерзлотной почве (Billings, Mooney, 1968). Изучая покой семян растений Центральных Альп Э. Швиенбахер с соавторами (Schwienbacher et al., 2010) заключили, что альпийские виды растений представляют собой широкий спектр стратегий в отношении выраженности покоя семян.

Ранее были представлены следующие сведения по параметрам семенного размножения альпийских растений Тебердинского заповедника: по семенной продуктивности, численности генеративных побегов и урожаю семян [О.А. Логвиненко и В.Г. Онипченко (1999а, 1999б), V.G. Onipchenko (2004)]; по массе семян [Р.Б. Аджиева и В.Г. Онипченко (2011), Р.К. Аджиев (2012)]; по всхожести [Р.К. Аджиев и В.Г. Онипченко (2009, 2011), Р.К. Аджиев (2012), Аджиев с соавторами (2012)].

Цель настоящей работы – изучение параметров семенного возобновления альпийских малолетних растений Северо-Западного Кавказа на примере Тебердинского заповедника, выявление отличий семенного возобновления между малолетними и многолетними видами.

### Методика

Исследования проведены в Карачаево-Черкесской Республике на территории Тебердинского государственного природного биосферного заповедника на горе Малая Хатипара (2800 м над ур. моря). Исследования для каждого вида проводили

в пределах одного фитоценоза: *Anthyllis vulneraria* (на малоподвижной осыпи), *Murbeckiella huetti* (на подвижной осыпи), *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 пестроовсянищевого луга), *Trifolium badium* (на ненарушенных участках пестроовсянищевого луга).

Изучение параметров семенного возобновления альпийских малолетников проводили по общепринятым методикам (Левина, 1981; Полевая геоботаника, 1960; Злобин, 2000; Ходачек, 2000). Для подсчета семенной продуктивности (число семян на один генеративный побег) отбирали без выбора по 100 генеративных побегов в 2009 г. и по 50 в 2010–2014 гг. У каждого побега путем прямого подсчета определяли число завязавшихся семян (незадолго до созревания). Подсчет проводили каждый год в конце августа в течение 6 лет в период с 2009 по 2014 гг., для *Murbeckiella huetti* – 4 года, с 2011 по 2014 гг.). Численность генеративных побегов для каждого вида учитывали на постоянных площадках, заложенных в пределах указанных выше сообществ. Общая площадь составляла для *Anthyllis vulneraria*, *Androsace albana*, *Eritrichium caucasicum* и *Murbeckiella huetti* по 0,625 м<sup>2</sup>, для *Sedum tenellum* – 0,5 м<sup>2</sup>, для *Minuartia recurva* и *Trifolium badium* – 0,375 м<sup>2</sup>, для *Carum meifolium*, *Draba hispida* – 0,25 м<sup>2</sup>.

Урожай семян определяли как произведение среднего числа генеративных побегов (на 1 м<sup>2</sup>) на среднюю семенную продуктивность отдельного побега. Воздушно-сухую массу семян определяли взвешиванием 100 нормально развитых семян в пятикратной повторности на аналитических весах. Для определения абсолютно сухой массы семена помещали в сушильный шкаф с температурой 80 °С на 36 ч, затем их вновь взвешивали.

В 2012 и 2013 гг. мы провели эксперимент по проращиванию семян в условиях, приближенных к естественным условиям произрастания вида. Для этого в климатических камерах был установлен режимы: 10 °С, отсутствие света в течение 8 ч – «ночь»; 25 °С, свет в течение 16 ч – «день». Перед проращиванием семена стратифицировали в течение 6 месяцев. Сто семян каждого вида в пятикратной повторности проращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге, смоченной дистиллированной водой. Эксперимент продолжался 30 дней. В 2012 г. в чашки Петри с семенами мы добавили немного почвы, приве-

зенной с альпийского стационара, в 2013 г. почву не добавляли.

### Статистическое сравнение параметров семенного размножения малолетних и многолетних альпийских видов

Данные по многолетним видам мы получили из литературных источников (Онипченко, 2004; Аджиева, Онипченко, 2011; Аджиев, 2012) и баз данных В.Г. Онипченко. Из состава изученных нами девяти видов малолетников была исключена *Minuartia recurva*, так как в ходе наших наблюдений (Казанцева и др., 2016) стала очевидной принадлежность этого вида к типичным многолетникам. В итоге, для анализа были отобраны 8 малолетних видов, а также 97 видов многолетников по семенной продуктивности (число семян на один побег) и 38 видов по абсолютно сухой массе семян. Все количественные данные были проверены на нормальность тестом Колмогорова–Смирнова в программе Statistica 8.0. Тест подтвердил нормальность распределения, поэтому для проверки значимости различий параметров семенного размножения малолетников от многолетников мы использовали *t*-критерий в программе Microsoft Excel.

### Результаты

Малолетние альпийские растения производят различное число семян на побег в разные годы (табл. 1). Самые высокие показатели семенной продуктивности, численности побегов и урожая семян были отмечены для *Sedum tenellum* (табл. 1, 2). Для *Draba hispida* и *Murbeckiella huetti* эти показатели были также высокими, а для *Androsace albana*, *Anthyllus vulneraria*, *Eritrichium caucasicum*, *Minuartia recurva* и *Trifolium badium* – низкими. У *Carum meifolium* отмечены высокая семенная продуктивность (125±7 семян на один побег), высокий урожай (2885±982 семян на 1 м<sup>2</sup>), но численность генеративных побегов была не высока (24±8 побегов на 1 м<sup>2</sup>). Одна особь *Murbeckiella huetti* может образовывать 4±1 генеративных побега и продуцировать 697±251 семян за вегетационный сезон (табл. 2).

Самые крупные семена среди изученных малолетних видов отмечены у *Anthyllus vulneraria* (воздушно-сухая масса одного семени составила 3,39 мг, а абсолютно сухая – 3,25 мг) (табл. 3). К растениям с семенами среднего размера (более 0,5 мг, но менее 2 мг) мы отнесли *Androsace albana*, *Eritrichium caucasicum* и *Trifolium badium*. К мелкосемянным растениям (с массой семени менее 0,5 мг) относятся *Draba hispida*, *Minuartia*

Таблица 1

Динамика семенной продуктивности альпийских малолетних растений ( $n = 100$  в 2009 г.,  $n = 50$  в 2010–2014 гг.)

Вид	Число семян на 1 генеративный побег в разные годы (2009–2014)					
	2009	2010	2011	2012	2013	2014
	ср. (ош.)	ср. (ош.)	ср. (ош.)	ср. (ош.)	ср. (ош.)	ср. (ош.)
<i>Androsace albana</i>	63 (8)	65 (7)	43 (3)	40 (3)	34 (2)	35 (4)
<i>Anthyllus vulneraria</i>	16 (1)	18 (2)	21 (1)	18 (2)	12 (1)	15 (1)
<i>Carum meifolium</i>	– (–)	111 (9)	119 (8)	146 (11)	133 (11)	114 (9)
<i>Draba hispida</i>	181 (33)	53 (4)	33 (4)	82 (8)	123 (13)	77 (7)
<i>Eritrichium caucasicum</i>	17 (1)	23 (2)	20 (1)	5 (1)	9 (1)	2 (1)
<i>Minuartia recurva</i>	32 (3)	20 (2)	22 (3)	– (–)	– (–)	– (–)
<i>Murbeckiella huetii</i>	– (–)	– (–)	276 (30)	71 (8)	235 (22)	118 (11)
<i>Sedum tenellum</i>	176 (25)	245 (18)	225 (18)	155 (12)	258 (22)	199 (18)
<i>Trifolium badium</i>	30 (6)	75 (4)	2 (1)	27 (4)	28 (3)	41 (3)

Обозначения:  $n$  – повторность, ср. – среднее, ош. – ошибка.

Таблица 2

Средние по годам показатели семенной продуктивности (число семян на 1 побег, число побегов на 1 особь, число семян на 1 особь, число генеративных побегов на 1 м<sup>2</sup>, урожай семян – число образованных семян на 1 м<sup>2</sup>)

Вид	$n$	Число семян на 1 побег		Число побегов на 1 особь		Число семян на 1 особь		Число побегов			Урожай семян	
		ср.	ош.	ср.	ош.	ср.	ош.	$S$	ср.	ош.	ср.	ош.
<i>Androsace albana</i>	6	47	6	3	1,1	138	33	0,625	17	5	792	217
<i>Anthyllus vulneraria</i>	6	17	1	2	0,4	35	3	0,625	83	32	1235	392
<i>Carum meifolium</i>	5	125	7	1	0	125	7	0,25	24	8	2885	982
<i>Draba hispida</i>	6	91	22	2	0,5	171	39	0,25	134	46	9500	3371
<i>Eritrichium caucasicum</i>	6	13	4	2	0,5	24	7	0,625	44	7	466	109
<i>Minuartia recurva</i>	3	25	3	5	1,5	106	29	0,375	92	7	1981	189
<i>Murbeckiella huetii</i>	4	175	48	4	0,8	697	251	0,625	177	19	33756	11981
<i>Sedum tenellum</i>	6	210	16	3	0,8	657	105	0,5	194	33	41967	8339
<i>Trifolium badium</i>	6	34	10	2	0,3	75	20	0,375	58	27	1438	774

Обозначения:  $n$  – повторность (число лет наблюдений),  $S$  – площадь учета численности побегов (м<sup>2</sup>), ср. – среднее, ош. – ошибка.

*recurva*, *Murbeckiella huetii* и *Sedum tenellum*. Низкая всхожесть семян (менее 10%) была отмечена у *Anthyllus vulneraria*, *Eritrichium caucasicum* и *Sedum tenellum* (табл. 3). Средняя всхожесть (11–50%) зафиксирована у *Androsace albana*, *Minuartia recurva* и *Trifolium badium*, а высокая (более 50%) – у *Draba hispida* и *Murbeckiella*

*huetii*. Семена *Carum meifolium* не проросли. У большинства из исследуемых видов семена стали прорастать вскоре после начала эксперимента – на 4–7 день (табл. 3). Первые проростки *Androsace albana* и *Eritrichium caucasicum* появились ближе к середине (или даже концу) эксперимента – на 12–22 день.

Т а б л и ц а 3

**Воздушно-сухая и абсолютно сухая масса 1 семени (мг), всхожесть семян альпийских малолетних растений (%), день появления первых проростков (для всех параметров повторность  $n = 5$ )**

Вид	Воздушно-сухая масса семени, мг		Абсолютно сухая масса семени, мг		Всхожесть семян, %				День появления первого проростка	
					2012 г.		2013 г.		2012 г.	2013 г.
	ср.	ош.	ср.	ош.	ср.	ош.	ср.	ош.	ср.	ош.
<i>Androsace albana</i>	0,73	0,004	0,70	0,004	48	7,4	19	5,2	12	22
<i>Anthyllus vulneraria</i>	3,39	0,047	3,25	0,038	5	1,2	5	1,2	5	6
<i>Carum meifolium</i>	1,37	0,023	1,32	0,023	0	0	0	0	–	–
<i>Draba hispida</i>	0,07	0,003	0,07	0,001	88	0,5	91	4,2	5	5
<i>Eritrichium caucasicum</i>	1,21	0,006	1,15	0,004	2	0,6	2	1,2	17	17
<i>Minuartia recurva</i>	0,17	0,002	0,16	0,004	54	3,5	22	2,6	4	5
<i>Murbeckiella huetii</i>	0,1	0,001	0,09	0,003	67	5,9	37	9,7	7	5
<i>Sedum tenellum</i>	0,03	0,001	0,02	0,002	3	1,5	1	0,5	18	5
<i>Trifolium badium</i>	0,56	0,017	0,53	0,014	57	6,7	16	2,2	5	6

О б о з н а ч е н и я: ср. – среднее, ош. – ошибка.

### Обсуждение

**Параметры семенного возобновления альпийских малолетников.** По результатам наших наблюдений, *Anthyllus vulneraria* образует самые крупные семена среди изученных видов малолетников, при этом семенная продуктивность генеративных побегов низкая (17 семян на 1 побег), всхожесть семян также низкая (5%), прорастают семена рано – в первой декаде эксперимента. Наши результаты согласуются с опубликованными ранее данными. По данным З.В. Акуловой (1994), масса одного семени этого вида составляет 2,8 мг, по данным Р.К. Аджиева (2012), – 3,2 мг. Первые всходы появляются на 8–10-й день после посева (Польша, Kossowski, 1963). Всхожесть семян варьирует от 2,7% (в лабораторных условиях) до 21,7% (на открытом воздухе после зимнего хранения семян на поверхности почвы) (Аджиев, 2012). Резкое возрастание всхожести этого вида происходит после механического повреждения кожуры семян: полевая и лабораторная всхожесть после скарификации наждачной бумагой составляет соответственно 34,7 и 86,3%, а без скарификации – 1 и 0,5% (Акулова, 1994). Положительный эффект скарификации на прорастание семян растений из семейства бобовые был подтвержден ранее (Grime et al., 1981; Flueler, 1992). Интересно отметить, что свежесобранные семена *Anthyllus vulneraria* имеют высокую всхожесть (33%) по

сравнению с другими альпийскими видами, однако после хранения в почве более трех лет семена этого вида не прорастают (Аджиев, 2012).

Семенная продуктивность генеративных побегов *Trifolium badium* низкая (34 семени на один побег), масса семян средняя (0,53 мг), всхожесть средняя (16–57%), семена прорастают рано. По результатам исследования Р.К. Аджиева (2012), лабораторная всхожесть для этого вида составляет 11,7%, а всхожесть свежесобранных семян – 1,3%. После хранения в почве более трех лет семена не прорастают. Абсолютно сухая масса одного семени составляет 0,53 мг.

Среди изученных малолетников *Sedum tenellum* обладает самой высокой семенной продуктивностью (210 семян на 1 побег) и самыми мелкими семенами (0,02 мг). Всхожесть семян этого вида в лабораторных условиях была крайне низкой (1–3%), что отмечено и в ряде более ранних работ. Так, по данным Р.К. Аджиева (2012), всхожесть *Sedum tenellum* после сухого хранения составляет 3,3%, после холодного хранения – 0,3%. Масса одного семени 0,02 мг. По данным К.А. Шинковской (2007), при осеннем посеве семян, не подвергшихся стратификации, их всхожесть составила 3,2%, а в результате весеннего посева ни одно из семян не взошло. По нашим наблюдениям, несмотря на низкую лабораторную всхожесть, проростки этого вида обильны в альпийском поясе в местах зоогенных нарушений.

Семенная продуктивность *Androsace albana* и *Eritrichium caucasicum* низкая, размер семян средний, всхожесть средняя и низкая соответственно, первые проростки появляются поздно (табл. 2, 3). В связи с поздним прорастанием семян *Androsace albana* и сильным заражением семян *Eritrichium caucasicum* грибами во время проращивания в лабораторных условиях всхожесть этих видов может быть недооценена. Проведенные ранее исследования также показали очень низкую (0,3–0,7%) всхожесть семян *Eritrichium caucasicum* (Аджиев и др., 2012). По данным О.А. Логвиненко и В.Г. Онипченко (1999а), семенная продуктивность *Eritrichium caucasicum* составляет 11,7 семян на один генеративный побег, что согласуется с нашими результатами. Лабораторная всхожесть *Androsace albana* (Аджиев, 2012) после сухого хранения составляет 32%, после холодного хранения – 35%. Свежесобранные семена не взошли, всхожесть на открытом воздухе после зимнего хранения на поверхности почвы составляет 7,7%, масса одного семени 0,78 мг. По нашим результатам, семенная продуктивность *Androsace albana* составляет 47±6 семян на 1 побег, а по данным М.Г. Шихэмирова (1984), – 9 семян, столь существенная разница может быть связана с климатическими условиями, например, снегопад во время цветения может существенно снизить число успешно завязавшихся семян.

По нашим данным, семенная продуктивность *Minuartia recurva* низкая (25 семян на 1 генеративный побег), масса семян низкая (0,16 мг), всхожесть средняя (22–54%), прорастает на 4–5-й день после начала эксперимента. Наши результаты сходны с данными, полученными в других исследованиях. В работе Р.К. Аджиева (2012) всхожесть свежесобранных семян этого вида составила 16,7%, на открытом воздухе после зимнего хранения на поверхности почвы – 43%. После погребения в почву на один год проросли 91% семян, после двухлетнего погребения – 8%. Семенная продуктивность *Minuartia recurva* составляла 16,1 семян на 1 генеративный побег (Логвиненко, Онипченко, 1999а), что близко к полученным нами данным.

У мелкосеменных *Draba hispida* и *Murbeckiella huetii* семенная продуктивность и всхожесть высокие, первые проростки появляются рано (табл. 2, 3). По литературным данным (Аджиев, 2012), лабораторная всхожесть *Draba hispida* после сухого хранения составляет 53,7%, после холодного хранения – 49%, всхожесть свежесобранных семян 6,3%, масса одного семени 0,07 мг, что

согласуется с нашими результатами. Параметры семенного возобновления *Murbeckiella huetii* в нашей работе изучены впервые.

У *Carum meifolium* семенная продуктивность высокая (125±7 семян на 1 генеративный побег), масса семян средняя (1,32 мг). Сходные показатели были отмечены и другими исследователями: семенная продуктивность 112 семян на один генеративный побег (Логвиненко, Онипченко, 1999а), масса одного семени 1 мг (Аджиев, 2012). В нашем эксперименте семена этого вида не проросли. По данным Р.К. Аджиева (2012), всхожесть семян этого вида была крайне низкой (1,3 и 0,7% после сухого и холодного хранения соответственно). Низкая всхожесть семян зонтичных в лабораторных условиях была отмечена и ранее (Robinson, 1954; Grime et al., 1981). Однако, по нашим наблюдениям, *Carum meifolium* образует высокое число всходов в альпийском поясе на местах зоогенных нарушений.

**Сравнение параметров семенного размножения малолетних и многолетних альпийских видов.** По результатам наших наблюдений, исследуемые виды альпийских малолетников могут образовывать как очень крупные, так и очень мелкие семена (табл. 3). Число семян на 1 побег варьирует от 13±4 для *Eritrichium caucasicum* и до 210±16 для *Sedum tenellum* (табл. 2). В связи с этим малолетники сложно отнести к особой когорте, отличной от многолетних видов. Для уточнения нашего предположения мы сравнили статистически данные по семенной продуктивности и массе семян многолетних растений альпийских высокогорий Тебердинского заповедника с нашими результатами. Среднее значение для малолетников абсолютно сухой массы 100 семян составило 89±38 мг, а для многолетних этот показатель равен 184±38 мг ( $t$ -критерий = 0,1). Среднее значение семенной продуктивности малолетников составляет 87±25 семян на 1 генеративный побег, а у многолетних этот показатель равен 104±36 ( $t$ -критерий = 0,7). В обоих случаях по  $t$ -критерию значимых отличий выявлено не было. Это подтверждает наше предположение о том, что по параметрам семенного возобновления (а именно, по семенной продуктивности и массе семян) малолетние альпийские растения не имеют значимых отличий от многолетних альпийских растений, но хотелось бы отметить, что по результатам статистической обработки у малолетников наблюдается тенденция к снижению массы семян по сравнению с многолетниками.

Авторы выражают благодарность профессору Йошихару Фудзии (Professor Yoshiharu

FUJII, Tokyo University of Agriculture and Technology, Japan) за возможность провести в 2013 г. эксперимент по проращиванию семян в его лаборатории.

Полевые работы выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 11-04-01215 и № 14-04-00214).

Обработка материалов и написание статьи осуществлены при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 14-50-00029).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

## [REFERENCES]

- Аджиев Р.К.* Экспериментальное изучение всхожести семян альпийских растений Северного Кавказа / Дис. ... канд. биол. наук. М., 2012. 141 с. [*Adzhiev R.K.* Eksperimental'noe izuchenie vskhozhesti semyan al'piiskikh rastenii Severnogo Kavkaza / Dis. ... kand. Boil. nauk. M., 2012. 141 s.].
- Аджиев Р.К., Онипченко В.Г.* Влияние погребения в почву на всхожесть семян альпийских растений Северо-Западного Кавказа // Почвы и растительный мир горных территорий / Отв. ред. Ф.А. Темботова и др. М., 2009. С. 105–107. [*Adzhiev R.K., Onipchenko V.G.* Vliyanie pogrebeniya v pochvu na vskhozhest' semyan al'piiskikh rastenii Severo-Zapadnogo Kavkaza // Pochvy i rastitel'nyi mir gornyx territorii / Отв. red. F.A. Tembotova i dr. M., 2009. S. 105–107].
- Аджиев Р.К., Онипченко В.Г.* Экспериментальное изучение всхожести погребенных семян альпийских растений // Юг России: экология, развитие. 2011. № 2. С. 17–23 [*Adzhiev R.K., Onipchenko V.G.* Eksperimental'noe izuchenie vskhozhesti pogrebennykh semyan al'piiskikh rastenii // Yug Rossii: ekologiya, razvitie. 2011. № 2. S. 17–23].
- Аджиева Р.Б., Онипченко В.Г.* Связь массы семян с эколого-морфологическими параметрами альпийских растений Северо-Западного Кавказа // Экологический вестник Северного Кавказа. 2008. Т. 4. № 2. С. 82–87 [*Adzhieva R.B., Onipchenko V.G.* Svyaz' massy semyan s ekologo-morfologicheskimi parametrami al'piiskikh rastenii Severo-Zapadnogo Kavkaza // Ekologicheskii vestnik Severnogo Kavkaza. 2008. T. 4. № 2. S. 82–87].
- Аджиев Р.К., Онипченко В.Г., Текеев Д.К.* Сохранение жизнеспособности погребенных семян в альпийских фитоценозах Северо-Западного Кавказа: итоги пятилетнего эксперимента // Журн. общ. биол. 2012. Т. 73. № 6. С. 453–458. [*Adzhiev R.K., Onipchenko V.G., Tekeev D.K.* Sokhranenie zhiznesposobnosti pogrebennykh semyan v al'piiskikh fitotsenozakh severo-zapadnogo Kavkaza: itogi pyatiletnego eksperimenta // Zhurn. obshch. biol. 2012. T. 73. № 6. S. 453–458].
- 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].
- Доброхотов В.Н.* Семена сорных растений. М., 1961. 464 с. [*Dobrokhотов V.N.* Semena sornykh rastenii. M., 1961. 464 s.].
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпукхина Е.А., Баландин С.А.* Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. 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.* Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с. [*Zhukova L.A.* Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rastenii. Ioshkar-Ola, 1995. 224 s.].
- Злобин Ю.А.* Потенциальная семенная продуктивность // Эмбриология. Терминология и концепции. Системы репродукции. СПб., 2000. Т. 3. С. 258–261 [*Zlobin Yu.A.* Potentsial'naya semennaya produktivnost' // Embriologiya. Terminologiya i kontseptsii. Sistemy reproduksii. SPb., 2000. T. 3. S. 258–261].
- Казанцева Е.С., Онипченко В.Г., Кипкеев А.М.* Возраст первого цветения травянистых альпийских малолетников Северо-Западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2016. Т. 121. Вып. 2. С. 73–80 [*Kazantseva E.S., Onipchenko V.G., Kipkeev A.M.* Vozrast pervogo tsveteniya travyanistykh al'piiskikh maloletnikov severo-zapadnogo Kavkaza // Bul. MOIP. Отд. биол. 2016. T. 121. Vyp. 2. S. 73–80].
- Левина Р.Е.* Репродуктивная биология семенных растений (Обзор проблемы). М., 1981. 96 с. [*Levina R.E.* Reproductivnaya biologiya semennykh rastenii (Obzor problemy). M., 1981. 96 s.].
- Логвиненко О.А., Онипченко В.Г.* Семенная продуктивность альпийских растений // Высокогорные экосистемы Тебердинского заповедника: состав, структура и экспериментальный анализ механизмов организации / Тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника. Вып. 15. М., 1999а. С. 51–63 [*Logvinenko O.A., Onipchenko V.G.* Semennaya produktivnost' al'piiskikh rastenii // Vysokogornye ekosistemy Teberdinskogo zapovednika: sostav, struktura i eksperimental'nyi analiz mekhanizmov organizatsii / Tr. Teberdinskogo gos. biosfernogo zapovednika. Vyp. 15. M., 1999a. S. 51–63].
- Логвиненко О.А., Онипченко В.Г.* Связь показателей семенного размножения альпийских растений с весом семян и их запасом в почве // Алиевские чтения. Тез. докл. научной сессии преподавателей и аспирантов университета (19–24 апреля 1999). Карачаевск, 1999б. С. 285–286 [*Logvinenko O.A., Onipchenko V.G.* Svyaz' pokazatelei semennogo razmnozheniya al'piiskikh rastenii s vesom semyan i ikh zapasom v pochve // Alievskie chteniya. Tezisy dokladov nauchnoi sessii prepodavatelei i aspirantov universiteta (19–24 aprelya 1999). Karachae-vsk, 1999b. S. 285–286].
- Логвиненко О.А.* Влияние минерального питания и полива на семенную продуктивность альпийских растений // Алиевские чтения. Тез. докл. научной сессии преподавателей и аспирантов университета. Карачаевск, 2002. С. 369–370 [*Logvinenko O.A.* Vliyanie mineral'nogo pitaniya i poliva na semennuyu produktivnost' al'piiskikh rastenii // Alievskie chteniya. Tez. Dokl. nauchnoi sessii prepodavatelei i aspi-

- rantov universiteta. Karachaevsk, 2002. S. 369–370].
- Марков М.В. Популяционная биология растений. М., 2012. 387 с. [Markov M.V. Populyatsionnaya biologiya rastenii. M., 2012. 387 s.]
- Марков М.В. Популяционная биология розеточных и полурозеточных малолетних растений. Казань, 1990. 185 с. [Markov M.V. Populyatsionnaya biologiya rozetochnykh i polurozetochnykh maloletnikh rastenii. Kazan'. 1990. 185 s.]
- Нахуцишвили 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. Функциональная фитоценология: синэкология растений. М., 2013. 576 с. [Onipchenko V.G. Funktsional'naya fitotsenologiya: sinekologiya rastenii. M., 2013. 576 s.]
- Павлов В.Н., Онипченко В.Г. Растительность высокогорий // Итоги науки и техники (ВИНИТИ). Ботаника. 1987. Т. 7. С. 3–83 [Pavlov V.N., Onipchenko V.G. Rastitel'nost' vysokogorii // Itogi nauki i tekhniki (VINITI). Botanika. 1987. T. 7. S. 3–83].
- Полевая геоботаника / Под ред. Е.М. Лавренко и А.А. Корчагина. М., Л., 1960. Т. 2. 500 с. [Polevaya geobotanika / Pod red. E.M. Lavrenko i A.A. Korchagina. M., L., 1960. T. 2. 500 s.]
- Раменский Л.Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Сов. ботаника. 1935. № 4. С. 25–40 [Ramenskii L.G. O printsipial'nykh ustanovkakh, osnovnykh ponyatiyakh i terminakh proizvodstvennoi tipologii zemel', geobotaniki i ekologii // Sov. botanika. 1935. № 4. S. 25–40].
- Судзиловская Н.А. Изменение численности генеративных побегов при снятии ресурсного лимитирования на альпийских лишайниковых пустошах // Алиевские чтения. Мат-лы научной сессии (18–23 апреля 2005 г.) Карачаевск, 2005. С. 281–284. [Sudzilovskaya N.A. Izmenenie chislennosti generativnykh pobegov pri snyatii resursnogo limitirovaniya na al'piiskikh lishainikovykh pustoshakh // Alievskie chteniya. Mat-ly nauchnoi sessii (18–23 aprelya 2005 g.) Karachaevsk, 2005. S. 281–284].
- Ходачек Е.А. Популяционные и ценотические аспекты изучения репродукции растений в условиях Арктики // Эмбриология цветковых растений (терминология и концепции). СПб., 2000. Т. 3. С. 432–439 [Khodachek E.A. Populyatsionnye i tsenoticheskie aspekty izucheniya reproduksii rastenii v usloviyakh Arktiki // Embriologiya tsvetkovykh rastenii (terminologiya i kontseptsii). SPb., 2000. T. 3. S. 432–439].
- Шинковская К.А. Эколого-морфологические особенности *Sedum tenellum* Vieb. в высокогорьях Тебердинского заповедника // Состав и структура высокогорных экосистем Тебердинского заповедника. Тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника. Вып. 27. М., 2007. С. 131–135 [Shinkovskaya K.A. Ekologo-morfologicheskie osobennosti *Sedum tenellum* Vieb. v vysokogor'yakh Teberdinskogo zapovednika // Sostav i struktura vysokogornykh ekosistem Teberdinskogo zapovednika. Tr. Teberdinskogo gos. biosfernogo zapovednika. Vyp. 27. M., 2007. S. 131–135].
- Шихэмиров М.Г. Семенная продуктивность горно-луговых экосистем на Восточном Кавказе. М., 1984. 59 с. [Shikhemirov M.G. Semennaya produktivnost' gorno-lugovykh ekosistem na Vostochnom Kavkaze. M., 1984. 59 s.]
- Bell K.L., Bliss L.C. Plant reproduction in a High Arctic Environment // Arctic and Alpine Research. 1980. Vol. 12. N 1. P. 1–10.
- Billings W.D., Mooney H.A. The ecology of arctic and alpine plants // Biol. Rev. 1968. Vol. 43. Issue 4. P. 481–529.
- Chambers J.C. Seed and vegetation dynamics in an alpine herb field: effects of disturbance type // Canadian J. of Botany. Vol. 71. N 3. 1993. P. 471–485.
- Douglas D.A. Seed germination, seedling demography, and growth of *Salix setchelliana* on glacial river gravel bars in Alaska // Canadian J. of Botan. 1995. Vol. 73. P. 673–679.
- During H.J., Schenkeveld A.J., Verkaar H.J., Willems J.H. Demography of short-lived forbs in chalk grassland in relation to vegetation structure // The Population Structure of Vegetation, Handbook of Vegetation Science. 1985. Vol. 3. P. 341–370.
- Flueeler R.P. Experimental studies on the germination behaviour and early developmental phases of alpine Leguminosae // Veroffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH. Stiftung Rubel. Zurich, 1992. Vol. 110. 149 p.
- Grime J.P., Mason G., Curtis A.V., Rodman J., Band S.R., Mowforth M.A.G., Neal A.M., Shaw S. A comparative study of germination characteristics in a local flora // J. of Ecol. 1981. Vol. 69. P. 1017–1059.
- 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. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. Chichester, 2001. 417 p.
- Gross K.L., Werner P.A. Colonizing abilities of “biennial” plant species in relation to ground cover: implications for their distributions in a successional sere // Ecol. 1982. Vol. 63. N 4. P. 921–931.
- Grubb P.J. A theoretical background to the conservation of ecologically distinct groups of annuals and biennials in the chalk grassland ecosystem // Biological Conservation. 1976. Vol. 10. Issue 1. P. 53–76.
- 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. Wplyw terminu siewu na wzrost i rozwój przelotu // Hodowla roslin aklimatyzacja i nasiennictwo. 1963. Vol. 7. Zeszyt 2. P. 143–173.
- Ladinig U., Wagner J. Sexual reproduction of the high mountain plant *Saxifraga moschata* Wulfen at varying lengths of the growing season // Flora. 2005. Vol. 200. P. 502–515.
- Lembicz M., Olejniczak P., Zukowski W., Bogdanowicz A.M. Effect of mother plant age on germination and size of seeds and seedlings in the perennial sedge *Carex secalina* (Cyperaceae) // Flora. 2011. Vol. 206. P. 158–163.
- Marchand P.J., Roach D.A. Reproductive Strategies of Pioneering Alpine Species: Seed Production, Dispersal, and Germination // Arctic and Alpine Research. 1980. Vol. 12. N 2. P. 137–146.
- Moles A.T., Westby M. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature // J. of Ecol. 2004. Vol. 92. Issue 3. P. 372–383.
- Onipchenko V.G. (ed.) Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus. Dordrecht, 2004. 407 p.



- Pokarzhevskaya G.A.* Morphological analysis of alpine communities of the North-Western Caucasus // *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*. 1995. Vol. 30. N 2. P. 197–210.
- Robinson R.W.* Seed germination problems in the Umbelliferae // *The Botanical review*. 1954. Vol. 20. N 9. P. 531–550.
- Salisbury E.J.* The reproductive capacity of plants: studies in quantitative biology. L., 1942. 244 p.
- Salisbury E.* Seed Size and Mass in Relation to Environment // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. 1974. Vol. 186. N 1083. P. 83–88.
- Schwienbacher E., Marcante S., Erschbamer B.* Alpine species seed longevity in the soil in relation to seed size and shape – A 5-year burial experiment in the Central Alps // *Flora*. 2010. Vol. 205. P. 19–25.
- Schwienbacher E., Navarro-Cano J.A., Neuner G., Erschbamer B.* Seed dormancy in alpine species // *Flora*. 2011. Vol. 206. P. 845–856.
- Silvertown J.W.* Seed Size, Life Span, and Germination Date as Coadapted Features of Plant Life History // *The American Naturalist*. 1981. Vol. 118. N 6. P. 860–864.
- Stevens O.A.* The number and weight of seeds produced by weeds // *Amer. J. Botan.* 1932. Vol. 19. N 9. P. 784–794.

Поступила в редакцию / Received 25.02.2015  
Принята к публикации / Accepted 17.03.2016

## FEATURES OF SEXUAL REPRODUCTION OF ALPINE SHORT-LIVED HERBACEOUS PLANTS AND THEIR COMPARISON WITH ALPINE LONG-LIVED PLANTS (NORTH-WEST CAUCASUS, RUSSIA)

<sup>1</sup>E.S. Kazantseva, <sup>2</sup>V.G. Onipchenko, <sup>3</sup>V.A. Bogatyrev, <sup>4</sup>A.M. Kipkeev, <sup>5</sup>E.N. Lider

Most of short-lived plants are non-clonal and population survival of these kinds of species totally depends on the success in seed reproduction. 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 studied productivity, mass and germination of seeds of nine alpine short-lived plants. We found out that *Sedum tenellum* had the highest seed productivity (210±16 seeds per generative shoot, hereinafter «±» is Standard error), the highest number of generative shoots (194±33 shoots per m<sup>2</sup>) and seed yield (41 967±8 339 seeds per m<sup>2</sup>). Seed productivity also was high (more than 100 seeds per generative shoot) for *Draba hispida* and *Murbeckiella huetii*. Seed productivity was low (less than 100 seeds) for *Androsace albana*, *Anthyllus vulneraria*, *Eritrichium caucasicum*, *Minuartia recurva*, *Trifolium badium*. The biggest seed belonged to *Anthyllus vulneraria* (3.25±0.038 mg – dry mass of one seed), *Sedum tenellum* seed was the smallest – 0.02±0.002 mg. Seed germination was low (less 10%) for *Anthyllus vulneraria*, *Eritrichium caucasicum*, *Sedum tenellum*, high (more 50%) for *Draba hispida*, *Murbeckiella huetii*. Generally the seeds started to germinate at the beginning of laboratory experiment – on 4–7th day. Moreover, we found out that seed productivity and seed mass of alpine short-lived plants do not have significant differences with seed productivity and seed mass of alpine long-lived plants. The mean of absolute dry mass of 100 seeds for short-lived plants was 89±38 mg ( $n = 8$ ), long-lived – 184±38 mg ( $n = 38$ ). The mean of seed productivity (number of seeds per generative shoot) for short-lived plants was 87±25 ( $n = 8$ ), long-lived – 104±36 ( $n = 97$ ).

**Key words:** sexual reproduction, seed productivity, generative shoot, germination, seed mass, alpine short-lived, long-lived plants, North-West Caucasus.

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

<sup>1</sup> Kazantseva Elena Sergeevna, Geobotany Department of M.V. Lomonosov Moscow State University, researcher at the Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin of the Russian Academy of Sciences (biolenok@mail.ru); <sup>2</sup> Onipchenko Vladimir Gertrudovich, Department of Geobotany, Faculty of Biology, Lomonosov MSU (vonipchenko@mail.ru); <sup>3</sup> Bogatyrev Vasily Aleksanrovich, Department of Lomonosov MSU, head of the project department Ltd. “Ekoperspektiva”; <sup>4</sup> Kipkeev Aliy Magomedovich, Karachay-Circassian State University named after U.D. Alieva (kipkeev\_ali@mail.ru); <sup>5</sup> Lider Elena Nikolaevna, Geobotany Department of Lomonosov MSU (Elena\_kuraz@mail.ru).