

СЕМЕННАЯ РЕПРОДУКЦИЯ И ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ

© 2010 Е.А.Тихменев

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, г. Магадан

Поступила в редакцию 04.05.2010

Излагаются результаты исследований репродуктивных особенностей типичных видов растительных сообществ зональных и горных тундр, лиственничных лесов и редколесий северо-востока Азии. Обсуждаются особенности структуры и биологии цветка (соцветия), оценивается эффективность различных способов опыления растений. Приводятся данные об уровне завязывания плодов и регулярности плодоношения видов естественных и регенерационных сообществ. Рассматривается возможность использования ресурсов природной флоры при создании сеяных лугов и рекультивации нарушенных ландшафтов в специфических условиях региона.

Ключевые слова: *растительность, тундра, лес, покрытосеменные, семенное размножение, фитоценозы, интродукция, травосеяние, рекультивация*

Суровые климатические условия, горный рельеф, повсеместное распространение многолетней мерзлоты, охлаждающее влияние омывающих территорию морей являются характерными чертами природной обстановки северо-востока Азии [2]. В таких условиях основным способом размножения северных растений является семенная репродукция, и данное обстоятельство определяет особую актуальность изучение их онтогенеза [10, 11]. Будучи критической стадией в цикле семенного размножения, цветение и опыления растений издавна, начиная с Ч. Дарвина, являются предметом пристального внимания со стороны исследователей [3, 5]. Антропоэкологические исследования выполнялись нами по методике, предложенной А.Н. Пономаревым [4]. Основное внимание уделялось особенностям функционирования генеративной сферы, фертильности цветка и соцветий, определению способов опыления и уровня плодоношения видов естественных сообществ зональных и горных тундр, лиственничных лесах и редколесий северо-востока Азии [9-11]. Изучение особенностей естественного формирования растительных комплексов техногенных образований выполнялось в бассейне р. Колымы и её крупнейшего притока – р. Омолон, нарушенных при освоении месторождений полезных ископаемых. Экспериментальная оценка перспективности исследованных видов для интродукции, созданию сеяных лугов и рекультивации нарушенных ландшафтов выполнена на Нюрбинском НПС института биологии ЯНЦ СО РАН [14] и в горнопромышленных районах региона [6, 12].

Тихменев Евгений Александрович, кандидат биологических наук, доцент, заведующий лабораторией геоботаники. E-mail: etikhmenev@north-east.ru

Результаты и их обсуждение.

Репродуктивные особенности северных растений. Проведенные наблюдения и эксперименты позволили выявить удивительную гибкость опылительных систем северных растений. Особенности функционирования репродуктивной сферы покрытосеменных обеспечивает успешное прохождения сезонного развития, включая цветение и опыление, завязывание плодов и семян в жестких условиях многолетней мерзлоты [11]. В изучавшихся растительных сообществах имеются все предпосылки для успешного перекрестного опыления (ксеногамии), в той или иной степени реализуемых растениями в суровой природной обстановке. Самоопыление в форме авто- и гейтоногамии широко распространено среди исследованных видов, являющихся обычно доминантами растительного покрова. Автогамия северных растений выступает действенным фактором поддержания биоразнообразия и стабильности изучавшихся фитоценозов. В естественных сообществах существует определенное соотношение между ксеногамией и самоопылением, подверженное значительным колебаниям в зависимости от погодных условий и биоценотической обстановки местообитаний. Наибольшее число видов, способных к самоопылению, насчитывают семейства камнеломковые (Saxifragaceae), капустные (Brassicaceae), лютиковые (Ranunculaceae) и астровые (Asteraceae). В то же время в этих семействах обнаружены облигатные ксеногамы и апомикты. В изучавшихся растительных сообществах до последнего времени не отмечены облигатные автогамы, вопреки ранее существовавшему мнению о преимущественном самоопылении северных растений. При этом отмечена обширная группа энтомофильных видов, которые не завязывают семена без участия насекомых. Облигатные

энтомофилы составляют не менее трети изучавшихся видов покрытосеменных. Это бобовые (Fabaceae), норичниковые (Scrophulariaceae), ивы (Salicaceae), большая часть вересковых (Ericaceae) и отдельные виды из других семейств [10, 11]. Генеративная сфера облигатных энтомофилов отличается высокой фертильностью, цветки и соцветия обильно продуцируют нектар и/или пыльцу. Эти виды обычно произрастают группами и клонами, что заметно повышает привлекательность для антофильных насекомых [9].

В растительных сообществах от опылительной активности антофилов, главным образом двукрылых (Diptera) и перепончатокрылых (Hymenoptera), составляющих основу антофильного энтомокомплекса, зависит благополучие не менее 35% видов растительных сообществ. При этом облигатные энтомофилы формируют почти треть суммарной фитомассы зональных сообществ. Другая группа видов является факультативными энтомофилами и в специфической природной обстановке территории свободно реализуют свою способность к самоопылению в случаях затруднений с ксеногамией. Достаточное обилие опылителей даже в высокоширотной Арктике обеспечивает ксеногамию растений-энтомофилов [6, 8].

Успешность опыления ветроопыляемых растений определяется в значительной степени условиями абиотической среды. Свойственная изучавшимся злакам динамическая анемофилия имеет высокую биологическую ценность, являясь действенным фактором симпатрического видообразования [5]. Характерная для анемофилов южных широт четко выраженная суточная периодичность процесса опыления в условиях Севера часто нарушается неблагоприятными погодными условиями. В этом случае у изучавшихся видов суточный ритм цветения и опыления злаков и осоковых тесно сопряжен с суточным ходом температуры воздуха. Лишь небольшая группа злаков проявляет относительно четко выраженный суточный ритм опыления. Это *Hierochloë alpina*, *H. pauciflora*, *Alopecurus alpinus*, *A. aequalis*, *Deschampsia borealis*, *D. caespitosa*, *Poa pratensis*, *P. annua*, *Beckmania syzigachne*, массовое цветение которых происходит в утренние часы, а в оставшуюся часть времени суток цветение обычно прекращается. Массовое цветение и опыление в послеполуденные и вечерние часы отмечено в популяциях *Festuca baffinensis*, *F. brachyphylla*, *F. lenensis*, *Trisetum spicatum*, *Elymus interior*, *E. sibiricus*, *Phippsia algida*, *Bromopsis pumPELLIANA* и некоторых других видов.

Обильное и регулярное плодоношение свойственно видам семейства Poaceae, таким как *Arctagrostis latifolia*, *A. arundinaceae*, *Elymus interior*, *E. sibiricus*, *E. mutabilis*, *E. confusus*, *Alopecurus alpinus*, *Hierochloë alpina*, *H.*

pauciflora, *Poa abbreviata*, *Poa arctica*, *P. pratensis*, *Dupontia fisheri*, *Deschampsia borealis*, *Festuca rubra*, *Calamagrostis holmii*, *C. langsdorffii*. Благодаря высокому уровню завязывания плодов, регулярности плодоношения и зимостойкости эта группа видов наиболее перспективна для создания сеяных лугов на мелиорированных и нарушенных землях, в том числе на техногенных образованиях. Из энтомофильных видов такими свойствами обладают *Vicia macrantha*, *Senecio cannabifolius*, *Medicago falcata*, *Ribes dikusha*, *Ribes triste* и еще целый ряд видов, которые могут стать перспективными для кормопроизводства и интродукции, в том числе и с целью создания ягодников.

Формирующиеся на техногенных образованиях растительные группировки становятся местом сосредоточения жизнедеятельности почвенной микрофлоры, стимулирующей генезис почв и формирование устойчивых регенерационных фитоценозов [6]. В условиях изреженного растительного покрова на нарушенных участках ландшафта анемофилия свободно реализуется, и нарушенные земли наиболее активно заселяются злаками, осоками и другими ветроопыляемыми видами [7, 8]. На нарушенных участках обильно и регулярно плодоносят злаки *Alopecurus alpinus*, *Hierochloë alpina*, *H. pauciflora*, *Poa abbreviata*, *Poa arctica*, *P. pratensis*, *Dupontia fisheri*, *Arctagrostis latifolia*, *A. arundinaceae*, *Deschampsia borealis*, *Elymus interior*, *E. sibiricus*, *E. mutabilis*, *E. confusus*, *Festuca rubra*, *Calamagrostis holmii*, *C. langsdorffii* [11]. Регулярное и обильное плодоношение в нарушенных экосистемах является характерной чертой древесных и кустарниковых видов-анемофилов из сем. Salicaceae (*Chosenia arbutifolia*, *Populus suaveolens*), сем. Betulaceae (*B. exilis*, *B. middendorffii*, *B. platyphylla*, *Duschekia fruticosa*). Обилие сыпучей пыльцы и круглосуточное насыщение ей приземного слоя воздуха, длительное сохранение фертильности генеративной сферы, произрастание сомкнутыми группами – все это способствует успешному плодоношению видов на разных стадиях сукцессионных процессов.

В результате деятельности горной промышленности в бассейне р. Колыма масштабы нарушений природной среды достигли ландшафтного уровня. Исследование сукцессионных процессов на техногенных образованиях показывают, что видам-пионерам зарастания свойственен высокий уровень фертильности пыльцы (табл. 1). В фазе цветения пыльца полностью сформирована и сохраняет способность прорастать на средах до 2-3 и более суток. Характерное произрастание куртинами и плотными группами обеспечивает «рентабельность» опылительной деятельности насекомых на нарушенных участках ландшафтов. В условиях же дефицита антофильных насекомых или неблагоприятных

условиях среды большинство видов регенерационных сообществ легко переходят к самоопылению, чем обеспечивается их относительно регулярное плодоношение [12]. Как выше обсуждалось, наличие эффективных опылителей является обязательным условием для успешного семенного размножения представителей семейств Fabaceae, Scrophulariaceae и Salicaceae. Вероятнее всего, именно дефицит насекомых-опылителей на техногенных образованиях определяет невысокую численность облигатных энтомофилов в сложении регенерационных сообществ, особенно на начальных стадиях развития.

Определение жизнеспособности семян ряда

видов показало, что энергия и период прорастания семян типичных видов пойменных лесов и видов-пионеров зарастания техногенных образований вполне сравнимы. Однако в отдельных случаях жизнеспособность семян растений техногенных образований, таких как *Salix pulchra*, *S. schwereni*, *Populus suaveolens* и *Saxifraga funstonii* может быть выше [6]. Большое число видов регенерационных комплексов благодаря высокому уровню теплообеспеченности нарушенных земель более успешно проходят онтогенез, включая диссеминацию, в сравнении с естественными сообществами, где уровень теплообеспеченности местообитаний значительно ниже.

Таблица 1. Жизнеспособность пыльцы типичных видов растений техногенных местообитаний

Виды растений	Число повторностей	Обилие проросшей пыльцы, %	Длина пыльцевых трубок, мкм	Продолжительность жизни, часов
<i>Chosenia arbutifolia</i>	10	94,3	1200	42
<i>Salix pulchra</i>	15	30,5	390	96
<i>S. schwereni</i>	10	84,3	600	120
<i>S. krylovii</i>	10	89,0	480	96
<i>Populus suaveolens</i>	10	68,7	695	96
<i>Duschekia fruticosa</i>	15	80,7	210	72
<i>Betula middendorffii</i>	10	61,8	650	78
<i>Lonicera edulis</i>	10	80,7	550	110
<i>Ledum decumbens</i>	10	90,2	1050	96
<i>L. palustre</i>	10	96,5	750	96
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	15	68,3	680	72
<i>Loiseleuria procumbens</i>	15	92,8	270	124
<i>Phyllodoce caerulea</i>	10	96,4	930	72
<i>Cassiope ericoides</i>	15	92,1	208	48

Широкий спектр условий для поселения и развития растений на техногенных образованиях находит свое отражение в структуре и продуктивности растительного покрова [7, 8]. Сукцессионные процессы в восстанавливающихся растительных сообществах непосредственно зависят от количества и качества мелкозема, режима влажности в корнеобитаемом слое, а также отдаленности техногенных образований от примыкающих природных сообществ, как источников семян и спор. Исследования показали, что в большинстве случаев на нарушенных участках формируются устойчивые растительные комплексы, состав которых определяется составом семенного «дождя». В регенерационных сообществах обычно отмечается 1-2 доминанты, в качестве которых нередко выступают виды, обычно не занимающие ведущих позиций в природных сообществах [12].

Основные техногенные образования на рудных месторождениях – карьеры и отвалы крупнообломочных материалов, характеризуются

практически полным отсутствием инициальной растительности. У подножий отвалов в микропонижениях рельефа изредка поселяются единичные экземпляры разнотравья и кустарниковых берез. Такие техногенные объекты подлежат обязательной рекультивации с использованием ресурсов местной флоры [13].

Опыт интродукции растений. Изучения формирующихся растительных комплексов с оценкой их видового состава и устойчивости составляют надежную основу технологических приемов ускоренного восстановления растительного покрова, в том числе и создание сеяных лугов на нарушенных землях. Создание высокопродуктивных сеяных лугов, как одного из путей решения проблемы кормопроизводства на Севере, сдерживается в значительной степени отсутствием достаточного опыта травосеяния и семеноводства. Создание сеяных лугов с использованием семян многолетних трав местной флоры экологически более целесообразно в специфических условиях повсеместного

распространения многолетней мерзлоты. Доказана агроэкологическая возможность успешного возделывания многолетних трав в криолитозоне [1]. В условиях интродукции лучше адаптируются виды местной флоры и с продвижением на север число видов и сортов травянистых многолетников, которые можно успешно использовать

для создания сеяных лугов и рекультивации, даже возрастает. Данное обстоятельство определяет актуальность введения в культуру значительное число видов к гарантированной продуктивности и необходимости совершенствования технологии создания искусственных фитоценозов.



Рис. 1. Рекультивации нарушенных земель месторождения Кубака с использованием семян видов местной флоры (бассейн р. Омолон)

На мелиорированных землях в бассейне р. Сугой, притоке р. Колыма (подзона светлехвойной тайги) согласно нашим рекомендациям были созданы 120 га высокопродуктивных сеяных лугов для целей семеноводства [6]. Для получения семян собственной репродукции местным сельскохозяйственным предприятием были закуплены 2 зерноуборочных комбайна, получен первый урожай семян, показавших высокую результативность при проведении биологической рекультивации на горнодобывающих предприятиях. Однако в период перестройки совхоз был ликвидирован, работы по семеноводству в регионе прекращены. В настоящее время на сеяных лугах травостой постепенно замещается видами из природных сообществ, при этом оставаясь надежными источниками сена и зеленой массы для фермерских хозяйств.

Неприхотливость и гарантированная зимостойкость многолетних трав селекции НИС «Нюрбинский» института северного луговодства ЯНЦ СО РАН показали свою перспективность для рекультивации нарушенных земель в зоне деятельности ГОК «Кубака», расположенного в бассейне р. Омолон. На нарушенных землях предприятия проведена рекультивация противозероизонного направления на площади более

100 га. Многолетние травы в смеси с семенами древесных видов местной флоры высевались на поверхность рекультивируемых образований с землеванием потенциально-плодородными грунтами вскрышных пород. Посев семян осуществлялся вместе с минеральными удобрениями гидросеятелем FINN T-90 [13].

Выводы: биоразнообразие и стабильность видового состава северных сообществ обеспечивается высоким уровнем адаптации генеративной сферы исследованных видов к специфической природной обстановке криолитозоны. Низкие пороговые температуры функционирования цветков и соцветий, высокой жизнеспособностью пыльцы, и наличие эффективных опылителей позволяют растениям, хотя и не во всех местообитаниях регулярно, приносить, зрелые семена. Наличие у северных покрытосеменных альтернативных способов опыления (ксеногамия, гейтоногамия и автогамия), а у ветроопыляемых видов также и динамической анемофилии предопределяют успешное семенное размножение исследованных видов. Экспериментальные исследования по интродукции ряда видов показали перспективность их практического использования для создания сеяных лугов и рекультивации нарушенных земель.

Вся практика северного луговодства убедительно свидетельствует о несомненной перспективности кормопроизводства на Севере. В условиях потепления климата можно предвидеть неизбежное продвижение травосеяния на северные окраины материка, в том числе и в зону повсеместного распространения многолетней мерзлоты северо-востока Азии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

1. Денисов, Г.В. Экология и эволюция сеяных лугов в криолитозоне / Г.В. Денисов, В.С. Стрельцова. – Якутск: Изд-во ЯНЦ СО РАН, 2005. – 240 с.
2. Клюкин, Н.К. Климат // Север Дальнего Востока. – М.: Наука, 1970. – С. 101-132.
3. Левина, Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы. – М.: Наука, 1981. – 96 с.
4. Пономарев, А.Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника, 2. – М.- Л.: АН СССР, 1960. – С. 8-16.
5. Пономарев, А.Н. Динамическая анемофилия злаков и ее значение для таксономии и видообразования / А.Н. Пономарев, Ю.Н. Прокудин // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. – 1975. – Т. 80 (№4). – С. 93-104.
6. Пугачев, А.А. Состояние, антропогенная трансформация и восстановление почвенно-растительных комплексов Крайнего Северо-Востока Азии / А.А. Пугачев, Е.А. Тихменев. – Магадан: Северо-Восточный госуниверситет, 2008. – 182 с.
7. Пугачев, А.А. Региональные особенности восстановления техногенных ландшафтов Северо-Востока Азии / А.А. Пугачев, Е.А. Тихменев, П.Е. Тихменев // Проблемы региональной экологии. – 2004. - №5. – С. 55-63.
8. Пугачев, А.А. Естественное восстановление техногенных ландшафтов лиственничных редколесий Северо-Востока России / А.А. Пугачев, Е.А. Тихменев, П.Е. Тихменев // Экология. – 2005. - № 6. – С. 32-38.
9. Тихменев, Е.А. Опыление и самоопылятельный потенциал энтомофильных растений арктической и горной тундр Северо-Востока СССР // Экология. – 1984. - № 4. – С. 8-15.
10. Tikhmenev, E.A. Reproductive features of the northern angiosperms as a factor of the plant diversity and community stability // Opera Botanica. – 1997. - №132. – P. 67-76.
11. Тихменев, Е.А. Антэкологические особенности северных покрытосеменных как фактор биоразнообразия и стабильности растительных сообществ // Наука на Северо-востоке России (К 275-летию Российской Академии наук). – Магадан: СВНЦ ДВО РАН. – 1999. – С. 226-234.
12. Тихменев, Е.А. Закономерности формирования растительного покрова на нарушенных землях месторождения «Кубака» и проблемы рекультивации / Е.А. Тихменев, П.Е. Тихменев // Университетский комплекс – стратегический фактор социально-экономического развития северного региона. Мат. научно-практ. конф. (г. Магадан, 2003). – Магадан: СМУ, 2003. – С. 212-215.
13. Тихменев, Е.А. Новые технологии в противозерозионной рекультивации рудных месторождений золота криолитозоны России / Е.А. Тихменев, П.Е. Тихменев // Междун. экологический конгресс (3-я междун. научно-техническая конф. «Экология и безопасность жизнедеятельности промышленно-транспортных комплексов - ELPIT 2007»). – Тольятти, Россия (20-23 сентября 2007 г.). Сб. трудов. – 2007. – Т. 1. – С. 199-104.
14. Травосеяние в Якутии. Коллективная монография. – Якутск: Якутское кн. изд-во, 1989. – 224 с.

SEED REPRODUCTION AND FEATURES OF FORMATION THE VEGETATIVE COMMUNITIES OF NORTHEAST OF ASIA

© 2010 E.A. Tihmenev

Institute of Biological Problems of North FEB RAS, Magadan

Results of researches the reproductive features of typical kinds of vegetative communities of zonal and mountain tundras, larch forests and light forests of northeast of Asia are stated. Features of structure and biology of flower (inflorescence) are discussed, efficiency of various ways of plants pollination is estimated. Data about level of infructescence and regularity of fructification at kinds of natural and reclaiming communities are cited. The opportunity of use the resources of natural flora at creation the artificial grasslands and recultivation of derelict landscapes in specific conditions of region is considered .

Keywords: *vegetation, tundra, forest, angiospermae, seed duplication, phytocenoses, plant introduction, gross growing, recultivation*