

ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

А. Н. ПОНОМАРЕВ и А. И. БУКИНА

СУТОЧНЫЙ РИТМ ЦВЕТЕНИЯ И ОПЫЛЕНИЯ ЗЛАКОВ

(Представлено академиком В. Н. Сукачевым 5 XI 1952)

Цветение и опыление злаков характеризуется весьма любопытными биологическими особенностями — эфемерностью, приуроченностью к определенному периоду суток, зависимостью от условий погоды, однократностью и быстротечностью цветения отдельных цветков, ветроопылением или, у некоторых видов, самоопылением их и т. д. Эти важнейшие черты биологии цветения и опыления злаков общеизвестны (10, 13—16). Среди них особенно замечательное и мало изученное явление представляет суточный ритм цветения и опыления. По этому поводу в литературе имеются только отрывочные сведения, относящиеся лишь к немногим видам злаков (1—3, 5, 7, 9—12, 16).

Наблюдения за цветением и опылением злаков производились нами в Троицком лесостепном заповеднике в 1951—1952 гг., а отчасти и в предшествующие годы. Они касались преимущественно суточной ритмики (режима и темпа) цветения и опыления злаков. Всего было изучено цветение и опыление 25 видов луговых и степных злаков. Ниже излагаются основные результаты этих наблюдений.

Цветение и опыление злаков в течение суток осуществляется в основном в два срока: на исходе ночи и утром — с 3 до 9—10 час. и в предвечернее и вечернее время — с 14—15 до 20 час. В пределах этих сроков цветение каждого вида злаков протекает в довольно строго факсированное время. В околополуденные часы — с 10 до 14 час., а также поздно вечером и в первую половину ночи — с 20 до 3 час. — цветение злаков затухает, почти совсем прекращается.

Таким образом, в суточном ритме цветения злаков имеют место две волны цветения — утренняя и вечерняя — и две паузы цветения — полуденная и полуночная.

Особенно многочисленны злаки, цветущие и опыляющиеся утром. Одни из них начинают цвести в конце ночи, еще до восхода солнца, тогда как цветение других начинается уже после восхода солнца, причем у некоторых даже в поздние часы утра.

К группе злаков, цветущих на исходе ночи и рано утром, относятся: *Stipa capillata* (с 3 до 9—12 час.), *St. sareptana* (с 3 до 9—10 час.), *St. stenophylla* (с 3 до 9—10 час.), *Coeleria gracilis* (с 3—4 до 10 час.), *Poa angustifolia* (с 3 до 10 час.), *Phleum pratense* (с 2—3 до 9 час.), *Phl. phleoides* (с 3 до 9 час.). У этих злаков цветение начинается и заканчивается примерно одновременно и продолжается очень долго — 6—8 час. Пыление же у них более быстротечно. У ковылей оно происходит большей частью на рассвете или вскоре после восхода солнца — между 4 час. и 5 час. 30 мин., но при наличии росы сдвигается на более поздние часы (6—7 час.). У келерии и узколистного мятлика пыление происходит

между 4 и 6 час., а в затишье от ветра нередко продолжается до 7 час. У луговой тимофеевки пыление начинается иногда с 2—3 час. ночи, но массовое пыление у нее, так же как и у степной тимофеевки, осуществляется с 5 до 7—8 час.

К группе рано цветущих злаков следует отнести *Stipa Zalesskii* и *St. Joannis*. В 1948 г., когда проводились наблюдения за ними, они цвели вследствие засухи клейстогамно. Однако самоопыление в закрытых цветках этих ковылей происходило тоже в ранние утренние часы. В это время в таких закрытых цветках можно обнаружить только что опорожненные пыльники, свежие бахромчатые рыльца, луковицеобразно вздутые лоцикулы и бороздку между слегка раздвинувшимися краями нижней цветочной чешуи.

После восхода солнца зацветают последовательно один за другим следующие злаки: *Festuca pratensis* (с 4—5 до 10 час.), *Dactylis glomerata* (с 5—6 до 10—12 час.), *Alopecurus ventricosus* (с 6 до 10 час.), *Brachypodium pinnatum* (с 6—7 до 10 час.), *Agropyrum tenerum* (с 7—8 до 10 час.), *Lolium perenne* (с 9 до 12 час.). Продолжительность цветения у этих злаков около 3—5 час. Пыление наступает вскоре после начала цветения, но массовое пыление в основном происходит у овсяницы луговой с 6 до 8 час., у ежи с 6 до 8 час. (иногда несколько дольше), у коротконожки с 8 до 9 час., у пырея бескорневищного с 8 до 9 час., у плевела многолетнего с 9 до 10 час.

В околополуденное время, примерно с 10 до 14 час., как уже сказано, наступает полуденная пауза в цветении злаков. Предвестником наступления вечерней волны цветения является зацветание *Roegneria fibrosa* и отчасти *Hordeum brevisubulatum*. Рогерния обычно цветет и пылит с 13 до 14—15 час. У ячменя короткоостистого цветение иногда начинается вскоре после 12 час., но большей частью оно происходит между 14—15 и 18 час.

Вечерняя волна цветения злаков выражена очень резко. В предвечерние и вечерние часы цветут: *Festuca sulcata* (с 15 до 19—20 час.), *Bromus inermis* (с 16 до 20 час.), *Agropyrum pectiniforme* (с 15—16 до 17—18 час.), *A. repens* (с 16 до 19 час.), *Avenastrum Schelliana* (с 15 до 18 час.), *Hordeum brevisubulatum* (с 12—14 до 18 час.), а также *Agrostis alba* и *A. syreistschikowii*. Продолжительность цветения этих злаков колеблется от 1 до 3—4 час. в сутки, а массовое цветение и пыление обычно происходит: у типчака между 16 и 18 час., у костра между 17 и 18 час., у житняка между 15 час. 30 мин. и 17 час., у пырея ползучего между 16 час. 30 мин. и 18 час., у полевицы белой около 14—15 час. и у полевицы Сырейщикова в 17—18 час.

Цветение злаков затухает и все цветки у них закрываются к 19—20 час., изредка несколько позже. Наступает ночная пауза цветения. Однако в светлых сумерках позднего вечера и начала июньской ночи цветет и пылит еще *Aneurolepidium Paboanum* (с 21—22 до 24 час. ночи) *.

Между суточным режимом цветения и экологическим характером изученных нами злаков нельзя уловить какой-либо связи. В самом деле, на исходе ночи и рано утром цветут одновременно как ксерофитные степные злаки — ковыли, так и типичные луговые мезофиты, например тимофеевка и овсяница луговая. То же следует сказать и относительно злаков, цветущих вечером. Систематически близкие виды злаков обла-

* Цветение хлебных злаков, в том числе и самоопылителей в случае раскрытия у них цветков, обнаруживает подобный же суточный ритм. У ячменя и пшеницы имеется утренний и вечерний максимум цветения. Виды *Avena* цветут во вторую половину дня: *A. sativa* и *A. bysantina* с 14 час., а *A. strigosa* и *A. brevis* около 19 час. Цветение ржи и проса начинается с 6—7 час., массовое цветение у ржи в 7—8 час., у проса — от 10 до 11 час., а затем оно постепенно затухает (4, 6, 8).

дают, повидимому, сходным суточным режимом цветения (ковыли, тимофеевки, полевицы и др.).

Характер и продолжительность цветения и опыления злаков во время утренней и вечерней волны цветения различны. Эти отличия обусловлены, вероятно, особыми метеорологическими условиями раннего утра (высокая относительная влажность воздуха, нередко роса, безветрие, утренняя прохлада), отличными от условий в предвечернее и вечернее время (низкая относительная влажность и высокая температура воздуха).

Цветение злаков в предрассветные и ранние утренние часы происходит замедленным темпом. Оно наступает не сразу, а нарастает постепенно, в результате последовательного зацветания новых соцветий и раскрытия в последних одного цветка за другим. Цветение этих злаков длительно; оно продолжается у ковылей, луговой и степной тимофеевки, келерии, узколистного мятлика, овсяницы луговой и т. д. примерно 5—6, а иногда и более часов. Пыление, даже массовое, осуществляется у них также в течение нескольких часов (от 1,5 до 3 час.).

Цветение злаков в предвечерние и вечерние часы протекает в более быстром темпе. У многих злаков, цветущих в это время, например у костра, житняка, пырея ползучего и регнерии, а возможно, и у других, происходит одновременное, стремительное, массовое раскрытие цветков. Сначала у этих злаков появляются немногие раскрытые цветки — проблески близящегося цветения, а затем внезапно наступает взрыв цветения.

В качестве примера опишем ход цветения у костра безостого в вечерние часы жаркого солнечного дня 26 VI 1952 г. с максимальной температурой 27°. До 16 час. 40 мин. костер не цвел. В 16 час. 40 мин. появились единичные раскрытые цветки, но до 17 час. 25 мин. цветение в сущности отсутствовало, так как раскрылось очень немного цветков. Между 17 час. 25 мин. и 17 час. 30 мин. при температуре 26° осуществился взрыв цветения. В течение 3—5 мин. произошло одновременное, стремительное и массовое раскрытие цветков в каждом соцветии и каждом колоске. Сразу же началось пыление, продолжавшееся всего лишь 15—20 мин. Цветки закрылись к 19 час. 30 мин. при температуре воздуха 23°.

Цветение злаков, цветущих под вечер, весьма быстротечно: оно продолжается у регнерии 1—1,5 часа, у житняка 1,5—2 часа, у пырея ползучего 2—3 часа, у овсеца Шелля около 3 час., у костра 3—4 часа, иногда меньше, у типчака около 4 час. Пыление у них эфемерно; у злаков с ясно выраженным взрывом цветения оно длится всего лишь 15—20—30 мин.

Экология цветения и опыления злаков не изучена. Требуются еще специальные исследования условий температуры и относительной влажности воздуха, необходимых для осуществления цветения у отдельных видов. Цветение и опыление злаков происходит только в сухую и теплую погоду. Указанные выше сроки характеризуют суточный ритм цветения и опыления злаков лишь в солнечные жаркие и теплые дни, когда температура была в 5 час. от 10—11 до 16°, в 8 час. от 17 до 21°, в 14 час. от 24 до 31° и в 20 час. от 24 до 20°. Прохладная пасмурная погода, особенно с дождем, причем не только в данный, но и в предшествующие дни, а также отклонение метеорологических элементов от нормального суточного хода, обуславливают либо полное отсутствие цветения, либо вызывают нарушение его суточной ритмики. В последнем случае имеет место смещение сроков цветения на другое время дня. Так, например, овсяница луговая цвела 19 VI 1952 г. не утром, как обычно, а с 16 до 19 час. вследствие того, что накануне и в первую половину дня стояла пасмурная холодная погода с морозящим дождем (температура 13,8—15,6°), но с 15 час. сделалось ясно и тепло (температура до 22°). В эти два дня совсем не цвели житняк, костер, типчак, келерия, вострец Пабо и др.

Приуроченность цветения злаков к определенному периоду суток, осуществление его только при наличии определенных условий погоды,

эффемерность цветения и опыления, особенно ярко проявляющаяся в форме взрыва цветения, выражают высокую степень совершенства перекрестного ветрового опыления злаков как приспособления к среде, а также обеспечивают эффективность его.

Молотовский государственный университет
им. А. М. Горького

Поступило
5 XI 1952

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ В. С. Богдан, Тр. Краснодарск. селекц. опытн. ст., 2 (1937). ² А. Керпер, Жизнь растений, 2, 1902. ³ М. Г. Косарев, Житняк, 1941. ⁴ А. И. Мальцев, Прилож. 38 к Тр. по прикл. бот. (1930). ⁵ Малешевский, Бюлл. Казанск. обл. опытн. ст., отд. селекции, № 6 (1924). ⁶ А. И. Носатовский, Пшеница, 1950. ⁷ И. Н. Оловяникова, Научно-метод. зап., Гл. упр. по заповедн., 12 (1940). ⁸ Г. М. Попова, Частная селекция полевых культур, 1951. ⁹ А. Н. Пономарев, Л. Ф. Зворигина, Уч. зап. Молотовск. ун-та, 5, 1 (1949). ¹⁰ Р. Ю. Рожевиц, Злаки, 1937. ¹¹ А. Ф. Суслов, Сов. агрономия, 4 (1950). ¹² Сборн. тимOFFевка луговая, 1949. ¹³ E. Askanasy, Verhandl. des nat.-hist.-med. Vereins zu Heidelberg, p. ser., 2, 4 (1879). ¹⁴ E. Hackel, Bot. Ztg., 25 (1880). ¹⁵ E. Hackel, Öster. Bot. Z., 56, 3, 4, 5 (1906). ¹⁶ P. Khuth, Handb. d. Blütenbiologie, 2, 2 (1899).