

УДК 581.522.4+581.543
ББК Е581+Д891

О. А. Попова

Адаптационные особенности ранневесенних раннецветущих растений Восточного Забайкалья¹

Для Восточного Забайкалья выявлено 55 видов растений, цветущих в ранневесенний период, который начинается 25 апреля и заканчивается 10 мая. Раннецветущие растения демонстрируют высокую способность к биологической адаптации, что необходимо для их нормального развития под воздействием как экстремально низких, так и высоких температур ранневесеннего периода. Биоморфологические адаптации раннецветущих растений являются комплексной составляющей их приспособления к условиям существования.

Ключевые слова: раннецветущие растения, адаптации растений, Восточное Забайкалье.

О. А. Попова

Adaptation Characteristics of Prevernal Early-Blooming Plants of Eastern Zabaikalye

Fifty-five species of plants blooming in prevernal period which begins on April 25 and finishes on May 10 were revealed for Eastern Zabaikalye. Early-blooming plants show high ability to biological adaptation that is necessary for their regular development under exposure to both extremely low and high temperatures of prevernal period. Biomorphological adaptations of early-blooming plants are the complex part of their adaptation to the living conditions.

Key words: early-blooming plants, adaptations of plants, Eastern Zabaikalye.

Растения, развивающиеся и цветущие в ранневесенний период, можно использовать для познания закономерностей адаптации растений к экстремальным условиям жизни. Нигде так четко не выявляются адаптивные возможности растений, взаимоотношения между организмами, как в крайних условиях жизни, каковым для Забайкалья является ранневесенний период.

В Забайкалье ранневесенний период начинается с 25 апреля и заканчивается 10 мая. В этот период устанавливается переход среднесуточных температур через 0°. В это время в нашем регионе отмечается очень резкая смена температурных условий в течение суток и в разные дни. Оттепели с дневными температурами +15°...+18° сменяются холодной погодой с ночными заморозками до -5°...-10°. В отдельные теплые дни в степях приземный слой воздуха днем прогревается до +20°, а поверхностный слой почвы прогревается до +25°. Устанавливается стойкий положительный радиационный баланс. Фенологически ранневесенний подсезон в степи начинается с зацветания *Pulsatilla turczaninovii* Krylov et Serg., *Gagea pauciflora* (Turcz. ex Trautv.) Ledeb., *Physochlaina physaloides* (L.) G. Don, *Euphorbia karoi* Freyn, на лугах – *Cimicifuga aquatica* (L.) Zuev; *C. pseudoaquatica* (Kusn.) Zuev, *Primula farinosa* L. [20], а в лесах – *Populus tremula* L., *Rhododendron dauricum* L., *Pulsatilla multifida* (G. Pritzel) Juz. [21]. В этот период цветет 55 видов ранневесенних раннецветущих растений.

Ранневесенние раннецветущие растения на всех стадиях развития должны быть устойчивы к таким климатическим воздействиям, как низкая температура и влажность воздуха и почвы в начале вегетации, значительные перепады ночных и дневных температур воздуха и почвы, в степных сообществах сильно прогреваемый субстрат, постоянные

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке Аналитической ведомственной целевой программы «Развитие научного потенциала высшей школы» за 2011 г.

северо-западные ветра. В связи с этим у них выработались многообразные приспособления, которые охватывают морфологические адаптации растений и их способность к росту и развитию при экстремальных нагрузках (адаптации, обеспечивающие устойчивость). Вероятно, эволюция ранневесенних раннецветущих растений Забайкалья в большей мере направлена на отбор через жизнедеятельность в трудных климатических условиях среды и в меньшей мере – на конкуренцию видов. Ранневесенние раннецветущие растения, развивающиеся в экстремальных условиях, могут нормально функционировать лишь в том случае, когда отдельные виды приспособлены к суровым условиям жизни. Наша основная задача заключалась в выявлении закономерностей приспособления растений к росту и развитию в крайних условиях жизни (Попова, 1997, 2000) [17; 18; 19].

Жизнь растений в ранневесенний период ограничена, в основном, физическими компонентами окружающей среды. Особенно это характерно для растений экотопических пациентов, обычно не испытывающих конкурентного давления со стороны других растений, выносливых к неблагоприятным для их жизни условиям и заселяющих самые суровые среды на Земле. Раннецветущие растения демонстрируют достаточно высокую способность к биологической адаптации, что необходимо для их нормального функционирования под воздействием экстремально низких и высоких температур в ранневесенний период.

С другой стороны, экстремальные условия ранневесеннего периода являются ограничивающими к тем организмам, которые к ним неприспособлены. Климатический стресс в условиях ранневесеннего периода является стимулом адаптации и селективным фильтром для растений. Поэтому не удивительно, что в крайне неблагоприятных условиях ранневесеннего периода лишь небольшое число видов растений к ним адаптировалось.

Для понимания биологии ранневесенних растений необходимо более подробно ознакомиться с их особенностями, которые обеспечивают возможность специфического образа жизни в ранневесенний период. Ранневесенние растения выработали комплекс адаптаций, способствующих как их сохранению и максимальному использованию тепла при его недостатке, так и устойчивости к перегреву под воздействием сильного солнечного излучения и высокой температуры субстрата и недостаточному количеству осадков. Биоморфологические адаптации ранневесенних раннецветущих растений являются комплексной составляющей приспособления их к условиям их существования. Они более явно выражены и легче поддаются учету, что позволяет рассматривать их более подробно.

Ниже приводится комплекс основных адаптационных особенностей ранневесенних раннецветущих растений.

1. И. Г. Серебряков [24; 26; 28] по степени сформированности почек разделил растения на три группы и выяснил следующую закономерность, чем неблагоприятнее условия для роста и развития растений, тем больше во флоре видов, в зимующих почках которых заранее заложены цветки и соцветия, т. е. растений I группы. Подтверждением этого положения являются высокогорные растения [11; 14], у которых в почках цветки закладываются за год до их распускания. Некоторые высокогорные растения закладывают цветки за два года вперед. Исследования А. А. Горшковой [4] показали, что в степных ассоциациях Забайкалья среди многолетних растений по степени сформированности побегов в почках возобновления преобладают виды, принадлежащие к I и II группе. В почках возобновления они имеют полностью сформированные побеги, включая цветки и соцветия (I группа) или полностью сформированную вегетативную часть побега (II группа). По степени сформированности побега в почке можно определить время цветения растений [1; 25]. У раннецветущих растений бутоны и цветки формируются в почке в конце лета. Этот процесс никак не зависит от погодных условий, т. е. побег все равно формируется к концу лета при любых условиях. Зато с наступлением весны и началом внепочечного роста побега прохождение основных фаз растения непосредственно связано с условиями погоды. Появившиеся бутоны могут долго не раскрываться при наступлении похолодания. У ранневесенних раннецветущих растений Забайкалья в зимующих почках возобновления цветки и соцветия

закладываются также заранее, что является существенным признаком их адаптации. В Восточном Забайкалье, несмотря на суровые условия зимы, почки возобновления травянистых ранневесенних раннецветущих растений открыты и защищены от воздействия неблагоприятных факторов по-разному (рис. 1):

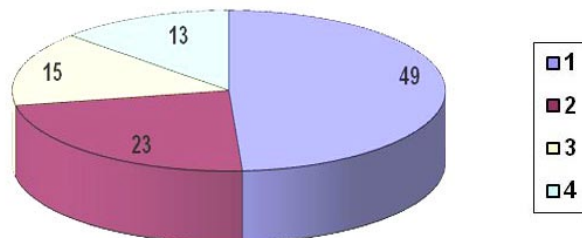


Рис. 1. Соотношение видов растений по способу защищенности почек у ранневесенних раннецветущих растений:

1 – открытые почки защищены остатками отмерших частей растений; 2 – открытые почки защищены зелеными листьями прикорневых розеток; 3 – открытые почки погружены в верхний слой почвы; 4 – закрытые почки

- остатками отмерших частей растений и влагищами их листьев (49%) (*Amblyotropis verna* (Georgi) Kitag., *Astragalus galactites* Pallas, *A. versicolor* Pallas, *Oxytropis caespitosa* (Pallas) Pers., *O. mixotriche* Bunge, *Pulsatilla multifida*, *P. tenuiloba* (Turcz.) Juz., *P. turczaninovii*, *Pulmonaria mollis* Wulfen ex Hornem. и др.);

- зелеными листьями прикорневых розеток (23%) (*Thlaspi cochleariforme* DC., *Draba nemorosa* L., *Androsace incana* Lam., *Primula farinosa* L., *Saxifraga bronchialis* L., *Ranunculus rigescens* Turcz. ex Ovcz., *Ajuga multiflora* Bunge, *Potentilla acaulis* L., *Cimicifuga aquatica*, *C. pseudoaquatica* и др.);

- погружены в почву (15%) (*Euphorbia fischeriana* Stendel; *E. karoi* Freyn, *Scorzonera austriaca* Willd., *S. curvata* (Popl.) Lipsch, *Tulipa uniflora* (L.) Besser ex Baker, *Gagea pauciflora* (Turcz. ex Trautv.) Ledeb., *Physochlaina physaloides* (L.) G. Don fil. и др.);

- закрытые почки имеются только у деревьев (13%) (*Ulmus pumila* L., *Populus tremula*), кустарников (*U. macrocarpa* Hance, *Spiraea aquilegifolia* Pallas, *Rhododendron dauricum*, *Armeniaca sibirica* (L.) Lam.).

2. В группе ранневесенних раннецветущих растений из 55 видов преобладают растения степного комплекса. Они составляют 46 видов (83,4 %). Степной комплекс видов включает растения всех четырех поясно-зональных групп. При этом по степени участия они делятся на две неравные части. К первой относятся лесостепные (с 7 видами) и пустынно-степные (с 2 видами) виды. Незначительное участие видов лесостепной группы среди ранневесенних раннецветущих растений определяется скорее всего тем, что растения этой группы предпочитают расти и развиваться в условиях большей влагообеспеченности, чем наблюдается в ранневесенний период. Пустынно-степная группа во флоре раннецветущих растений Восточного Забайкалья представлена всего 7 видами. Из них только два являются ранневесенними раннецветущими видами: *Physochlaina physaloides* и *Tulipa uniflora* и относятся к группе эфемероидов. Вторая часть более многочисленная. В ней горно-степная группа содержит 20 видов, а собственно степная – 17. Горно-степные виды свойственны горным территориям и характеризуются своеобразным набором адаптационных признаков [16]. Для них характерна небольшая, приземистая, подушковидная форма роста с хорошо развитыми мощными многоглавыми корнями. Это позволяет горно-степным видам хорошо переносить резкие суточные колебания температуры (от -10^0 в ночные часы до $+25^0$ в дневные часы), свойственные ранневесеннему периоду Забайкалья. Большая часть горно-степных видов (14 видов из 20) является петроксерофитами, один – *Euphorbia fischeriana* петромезоксерофитом. То есть эти виды растут на южных, сухих, хорошо прогреваемых

солнцем каменисто-щебнистых степных склонах. Они отличаются хорошо сбалансированным водным режимом, а в анатомической структуре листьев несут ярко выраженные признаки ксероморфной структуры.

Группа собственно степные видов состоит из растений, обычных в формациях настоящих степей, которые располагаются на равнинах или равнинно-холмистых местоположениях. Группа собственно степных ранневесенних раннецветущих растений, в отличие от горно-степных видов, неоднородна. Она составлена растениями трех экологических групп, представленных практически в равном количестве: петроксерофитами, ксерофитами и ксеромезофитами.

3. В результате проведенных многолетних наблюдений нами отмечено, что в ранневесенний период для степных травянистых ранневесенних раннецветущих растений характерна тенденция к обитанию в укрытиях: понижениях рельефа, щелях между камнями. Голая поверхность субстрата быстрее реагирует на климатические изменения, нежели вышеприведенные укрытия, сохраняющие относительно постоянную температуру и влажность. Используя для продления вегетации все положительные моменты микроклиматических условий южных степных склонов – раннее разрушение и испарение снежного покрова, преобладание прямой солнечной радиации и установление уже в конце апреля стойкого положительного радиационного баланса – ранневесенние раннецветущие растения Восточного Забайкалья начинают здесь в первой декаде мая активно вегетировать и цвести. Возможность раннего цветения в условиях Забайкалья обеспечивается тем, что южные степные открытые склоны весной прогреваются очень рано. Как показали исследования [15], положительные температуры почв на них наступают гораздо раньше, чем положительные температуры воздуха. Неудивительно, что все травянистые ранневесенние раннецветущие виды образуют весной карликовые, жмушщиеся к земле, формы. Древесные степные виды (*Armeniaca sibirica*, *Ulmus macrocarpa*, *Ulmus pumila*, *Spiraea aquilegifolia*) также предпочитают поселяться на южных каменистых горных склонах, в местах так называемых «рефугиумов». Причина этого кроется в том, что эти виды очень чувствительны к недостатку тепла и предпочитают теплые, защищенные от холодных ветров, южные склоны. Лесной вид *Rhododendron dauricum* может расти на склонах разных экспозиций. Но у этого вида даты начала цветения на склонах южной экспозиции различаются по срокам на 5–7 дней по сравнению с северной [10].

4. В условиях Восточного Забайкалья значительные колебания дневных и ночных температур особенно резко проявляются в ранневесенний период и в результате охлаждения в ночное время местообитания ранневесенних раннецветущих растений получают в сумме наименьшее количество тепла за сезон. Малое количество тепла приводит к подавлению ростовых процессов у растений, в результате в синузии травянистых ранневесенних раннецветущих растений доминируют низкорослые виды. Нами отмечено, что травянистые ранневесенние раннецветущие растения в растительных сообществах образуют III ярус. Этот же признак отмечал В. В. Сапожников [23] для высокогорных растений, которые отличаются приземистым ростом, распластаны по земле и поэтому не так быстро охлаждаются в морозные ночи, как вышележащая атмосфера. Миниатюризация – одна из главных адаптивных черт, связанных с обитанием растений в экстремальных условиях. Уменьшение размеров растений является следствием нехватки энергетических и материальных ресурсов. Возникшая как пассивная реакция на ухудшение условий существования, миниатюризация приводит к более компактному расположению побегов, образованию стелющихся или прижатых к субстрату форм, уменьшению размеров.

У большинства травянистых ранневесенних раннецветущих растений, цветки раскрываются у самой поверхности почвы (рис. 2). Такое явление отмечалось некоторыми авторами для растений, произрастающих в экстремальных условиях существования в тундровой зоне [30], в высокогорьях Памира [29] и в степях Забайкалья [22]. К периоду плодоношения, когда температура окружающей среды значительно повышается, генеративные побеги заметно вытягиваются, что способствует распространению семян и плодов.

Наши исследования показали, что у *Arctogeron gramineum* (L.) DC., *Pulsatilla turczaninovii*, *Astragalus galactites* цветки и соцветия на начальной стадии цветения плотно прижаты к поверхности почвы, а у остальных видов они приподняты над ней в среднем на 1 см (рис. 2). Кроме того, у *Pulsatilla Turczaninovii* цветки окружены плотно сомкнутыми, сильно опушенными прицветными листьями, которые окружают бутоны и цветки прострела и защищают их от резких колебаний температуры воздуха. Листья у прострела развиваются в период полного цветения растений, поэтому их называют проантовыми [2; 4; 7].

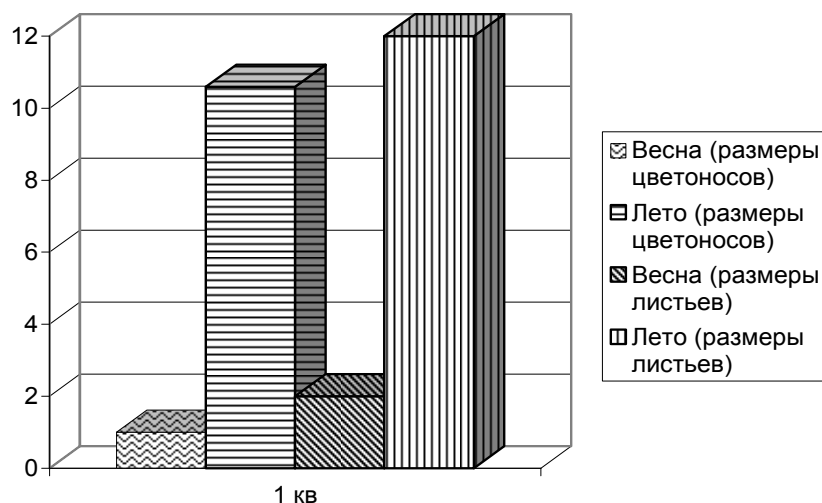


Рис. 2. Размеры цветоносов и листьев ранневесенних раннецветущих растений на разных этапах развития растений

Следует также обратить внимание на незначительные размеры листьев ранневесенних раннецветущих растений в период цветения (рис. 2). В дальнейшем к периоду плодоношения размеры листьев увеличиваются в 5–6 раз, и у растений формируется хорошо развитый листовой аппарат. Таким образом, в ранневесенний период растения растут и развиваются за счет запасных питательных веществ, накопленных в подземных органах в предыдущий год. Поэтому им не требуется большая площадь листовой поверхности для обеспечения пластическими веществами, и тем самым в весенний период они уменьшают поверхность испарения и защищают себя от излишней потери влаги. А во второй половине лета за счет развившихся листьев в растениях происходит интенсивный процесс фотосинтеза и накопления питательных веществ в подземных органах на следующий год. Степные ранневесенние раннецветущие деревья и кустарники *Armeniaca sibirica*, *Spiraea aquilegifolia*, *Ulmus macrocarpa*, *U. pumila* в период цветения также для уменьшения процесса испарения имеют неразвитые или слабо развитые листовые пластинки.

5. В Восточном Забайкалье среди ранневесенних растений отмечено незначительное участие однолетних видов [20]. Их всего 4 вида: (*Ciminalis aquatica*, *C. pseudoaquatica*, *Ajuga multiflora*, *Draba nemorosa*). Они относятся к группе озимых монокарпиков (7,2 %). Образование с осени зимующей под снегом прикорневой розетки листьев со сформированными на ней цветочными почками можно рассматривать как адаптацию к довольно короткому вегетационному периоду. Это позволяет растениям приступать к фотосинтезу сразу после таяния снега. Но таких растений в связи с суровыми малоснежными зимами в условиях Забайкалья немного.

Высокая продолжительность жизни растений является одной из форм адаптаций к короткому вегетационному периоду и вообще к экстремальным условиям. Поэтому большая часть видов ранневесенних раннецветущих растений относится к многолетним растениям (92,8 %). Из 55 видов, составляющих группу ранневесенних раннецветущих расте-

ний, 10 видов (18,2 %) относится к древесным и полудревесным формам. Все оставшиеся виды группы ранневесенних растений относятся к длительно вегетирующим поликарпикам, среди которых незначительное участие принимают луковичные (3,7 %), корневищные (12,7 %) и стержнекорневые безрозеточные (5,5 %) поликарпики. Розеточные и полурозеточные виды составляют 52,7 %, причем группа полурозеточных растений немногочисленна по составу и включает только 9 %. Таким образом, большинство ранневесенних раннецветущих растений имеет розеточную форму роста. Наши исследования показали [17; 19], что в весенний и осенний периоды розеточная форма роста побегов для растений Восточного Забайкалья биологически более выгодна, так как в приземном слое воздух гораздо теплее, что обуславливает более раннее развитие растений и более позднее ее прекращение. Многие ранневесенние раннецветущие растения приземистые, низкорослые и способны уменьшать процессы испарения и охлаждения путем сучивания листьев, что способствует формированию особой микросреды, предохраняющей растения от иссушения. Эволюционно сложившаяся розеточная форма роста имеет большое экологическое значение и целый ряд преимуществ. За счет нее уменьшается расход воды на транспирацию, полнее используется тепло приземного слоя воздуха и поверхности почвы и обеспечивается наиболее благоприятная перезимовка и защита молодых побегов. Благодаря розеточной форме роста растения получают значительно больше тепла у поверхности почвы, и это позволяет им проходить цикл генеративного развития в мае при неблагоприятных погодных условиях. Преобладание розеточных и полурозеточных растений в группе ранневесенних раннецветущих растений Забайкалья свидетельствует о существенной заторможенности процессов роста в условиях холодного и сухого климата весеннего периода.

6. Характерной особенностью травянистых ранневесенних раннецветущих растений является тенденция к сокращению поверхности их контакта с окружающей средой. У них образуются очень компактные жизненные формы, образующие плотные дерновины и растения-подушки. Г. Ш. Нахуцришвили [13], М. С. Двораковский [6], И. В. Волков [3] рассматривают подушковидную форму растений как адаптацию к различным экстремальным факторам среды, то есть эта жизненная форма возникла в результате приспособительной эволюции. Их исследования показали, что подушковидные растения обладают высокой степенью автономности. Подушковидные растения имеют минимальную относительную поверхность контакта с окружающей средой и стабильный температурный режим внутри подушек как результат высокой теплоемкости этих растений. Внутреннее тепло сглаживает перепады температуры на поверхности подушки. Стабильный температурный режим внутри подушки играет свою роль в суммарной устойчивости этих растений как к высоким температурам, так и к холоду.

В горно-степном поясе подушковидную жизненную форму образуют растения-ксерофиты. Как писала Г. А. Пешкова [16], приуроченность многих растений-подушек к каменисто-щебнистым горным склонам является, вероятно, реликтовой чертой. В процессе становления флоры Алтае-Ангарской страны в конце плейстоцена оголение склонов шло постоянно и наряду с этим происходил интенсивный отбор особых жизненных форм, способных выжить в этих условиях (нагорных ксерофитов, подушечников, растений-куртинок). Эту форму можно рассматривать как адаптацию к обитанию в условиях резких перепадов суточных температур, в целом, при низких, но периодически высоких температурах вегетационного периода, стабильном дефиците влаги и иссушающем действии ветров. Как отмечали А. А. Горшкова и др. [5], Б. И. Дулепова [8; 9], в степных сообществах Забайкалья встречается своеобразная специализированная группа подушковидных розеточных растений, формирующих плотные дерновины-подушки. В эту группу были включены следующие виды: *Arctogeron gramineum*, *Astragalus galactites*, *A. scaberrimus* Bunge, *Oxytropis caespitosa* (Pallas) Pers., *O. filiformis* DC., *O. myriophylla* (Pallas) DC. Все они цветут в ранневесенний период. И это связано с тем, что подушковидная форма роста приспособлена к перенесению неблагоприятного действия жары и засухи, а также переживанию сухой и

холодной весны. Растения этой группы имеют более или менее развитую стержнекорневую систему со значительным запасом воды и питательных веществ. Кроме того, как отмечала в своих исследованиях Б. И. Дулепова [9], подушковидные растения могут «маневрировать» в зависимости от увлажнения, уменьшая или увеличивая количество побегов, но при этом они сохраняют площадь своего обитания.

У подушковидных стержнекорневых поликарпиков высокие показатели обливия отмечаются на вершинных местообитаниях каменистых южных склонов, на выходах щебня в равнинных степях. Здесь в зимний период практически отсутствует снежный покров, наблюдается дефицит влаги в почве почти весь вегетационный сезон, а тепловой запас в почвах обнаруживает наиболее существенные сезонные колебания [12]. Дерновинные растения, как и растения-подушки, обладают способностью к захвату и длительному удержанию жизненноважного пространства. Дерновины, как плотные жизненные формы с достаточно большой теплоемкостью к высокой динамике температурных показателей в окружающей среде, регулируют температурный режим растений.

7. В настоящее время установлено, что на длительность цикла развития побегов значительное влияние оказывают условия существования растений. В работе И. Г. Серебрякова [27] показано, что у растений в условиях достаточно длительного вегетационного периода формируются побеги моноциклического типа, а побеги полициклического типа – при укороченном вегетационном периоде и неблагоприятных условиях среды. Им установлено, что растениям таежной и тундровой зоны, а также горно-тундрового пояса свойственна полициклическость, а степным, лесостепным и полупустынным – моноциклическость побегов. Исследования А. А. Горшковой [4] показали, что видовой состав степей юго-восточного Забайкалья, сформировавшийся в условиях резко континентального климата, недостаточного увлажнения и среднегорного характера рельефа представлен в основном видами, имеющими полициклические побеги. В разных ассоциациях их число колеблется от 56,4 до 81,2 %. По этому признаку степи Забайкалья существенно отличаются от степей Европейской части России, где преобладают растения с моноциклическими побегами. Нами установлено, что у степных растений, включенных нами в группу ранневесенних раннецветущих растений, таких как *Amblynotus rupestris* (Pallas ex Georgi) M. Popov ex Serg., *Androsace incana*, *Astragalus galactites*, *Chamaerhodos trifida* Ledeb., *Gagea pauciflora*, *Iris ivanovae* V. Doronkin; *I. potaninii* Maxim., *I. uniflora* Pallas ex Link, *Oxytropis filiformis* DC., *O. grandiflora* (Pallas) DC., *O. myriophylla*, *Potentilla acaulis* L., *P. leucophylla* Pallas, *P. sericea* L.; *P. verticillaris* Stephan ex Willd., *Pulsatilla tenuiloba* (Turcz.) Juz.; *P. turczaninovii*, *Euphorbia karoi*, *Sibbaldianthe adpressa* (Bunge) Juz. и др. образуются полициклические побеги. Достаточно отметить, что среди степных растений, цветущих в мае, нет ни одного вида растений с моноциклическими побегами [4]. В процессе исследований мы выяснили, что период цветения ранневесенних раннецветущих растений приходится на сухой период, который по степени увлажнения приближается к условиям полупустыни. После цветения большинства этих видов, за исключением небольшого числа эфемеров и эфемероидов, у них не только сохраняются листья, но и происходит значительное увеличение размеров растений, они длительное время продолжают активно вегетировать. Этот период в развитии растений приходится на вторую теплую и влажную половину лета, когда наблюдается счастливое совпадение по времени двух природных явлений: выпадает наибольшее количество осадков и температура воздуха достигает положительных максимальных величин. Формирование ассимиляционной листовой поверхности в наиболее благоприятное по погодным условиям время вегетационного периода имеет для растений большое приспособительное значение. Благодаря этому ранневесенние раннецветущие растения во второй половине лета активно фотосинтезируют и накапливают в подземных органах достаточный запас пластических веществ, необходимый для их роста и развития в следующий весенний период, погодные условия которого экстремальны для их развития. Поэтому весной ранневесенним раннецветущим растениям пластических веществ, накопленных с осени, бывает достаточно для

их роста и развития. Весной эти виды миниатюрны, развивают небольшие листья или их листья вообще не отрастают, что в свою очередь защищает растения от излишнего испарения. Следовательно, у ранневесенних раннецветущих растений, благодаря полициклическим побегам и длительному периоду вегетации, так же как и у летнецветущих растений, вегетация приходится на самый благоприятный для их роста и развития летний период, когда сочетается максимальная сумма осадков с высокими температурами воздуха.

Таким образом, у ранневесенних раннецветущих растений Забайкалья в зимующих почках так же, как у раннецветущих растений Европейской части России, цветки и соцветия закладываются осенью, что является существенным признаком их адаптации к раннему развитию. Вместе с тем у ранневесенних раннецветущих растений в экстремальных условиях Восточного Забайкалья в процессе эволюции выработались многообразные приспособления, способствующие их нормальному росту и цветению в ранневесенний период. Большинство ранневесенних раннецветущих растений в этот период предпочитает степные сообщества и растет в них, на южных каменистых, хорошо прогреваемых склонах. Травянистые растения являются миниатюрными растениями III яруса. Они прижаты к почве, благодаря чему используют для своего развития тепло приземного слоя. Большая часть травянистых растений имеет розеточную или полурозеточную форму роста, благодаря которой они получают значительно больше тепла у поверхности почвы, и это позволяет им проходить цикл генеративного развития в мае при неблагоприятных погодных условиях. Характерной особенностью ранневесенних раннецветущих растений является сокращение поверхности их контакта с окружающей средой и значительное уменьшение площади испарения. У них образуются компактные жизненные формы, образующие плотные дерновины и растения-подушки. Эту форму можно рассматривать как адаптацию к обитанию в условиях резких перепадов суточных температур, стабильного дефицита влаги и иссушающего действия ветров. Ранневесенние раннецветущие растения имеют полициклические побеги. У них после периода цветения продолжается активный рост. Поэтому период вегетативного роста и развития (в отличие от периода цветения) приходится на вторую, значительно более теплую и влажную, половину лета. Это имеет большое адаптационное значение, т. к. ранневесенние раннецветущие растения успевают накопить достаточный запас пластических веществ, необходимых растению в следующий весенний вегетационный период.

Список литературы

1. Артюшенко З. Т. К методике прогнозирования феноспектров // Тр. фенологического совещания. Л.: Гидрометиздат, 1960. С. 299–304.
2. Борисова И. В., Попова Т. А., Буевич З. Г. Фенология степных сообществ Монголии // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 2. С. 177–189.
3. Волков И. В. Введение в экологию высокогорных растений. Томск, 2002. 171 с.
4. Горшкова А. А. Биология степных и пастбищных растений Забайкалья. М., 1966. 271 с.
5. Горшкова А. А., Копытова Л. Д., Спивак А. И. Особенности биоморфологии и некоторых процессов жизнедеятельности у степных растений Забайкалья // Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья и сопредельных областей: материалы Первой науч. конф. Чита, 1970. С. 7–9.
6. Двораковский М. С. Экология растений. М.: Высшая школа, 1983. 189 с.
7. Дулепова Б. И. Ритмы развития раннецветущих степных видов Титовской сопки // В сб.: Материалы к XVII научной конференции. Чита, 1966. С. 85–87.
8. Дулепова Б. И. Экобиоморфы степных растений Даурии // Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья. Иркутск, 1984. С. 3–19.
9. Дулепова Б. И. Степи горной лесостепи Даурии и их динамика. Чита, 1993. 395 с.
10. Куриганова П. М. Ритмы роста и развития рододендрона даурского в условиях Бурятской АССР // Уч. зап. Бурятского гос. пед. института. 1963. Вып. XXV. С. 134–141.
11. Лархер В. Цели, методы и результаты фитоэкологических исследований в горных экосистемах Тирольских Альп // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 8. С. 1114–1133.

12. Мартыанова Г. Н. Динамика теплового состояния степных фаций Забайкалья // Вещество и энергия в естественных и преобразуемых геосистемах. Иркутск: Изд-во АН СССР, 1978. С. 104–113.
13. Нахуцришвили Г. Ш. Особенности структуры и ритма развития высокогорных растений // Жизненные формы: структура, формы, эволюция. М.: Наука, 1981. С. 249–264.
14. Нахуцришвили Г. Ш., Гамцемлидзе З. Г. Жизнь растений в экстремальных условиях высокогорий (на примере Центрального Кавказа). Л.: Наука, 1984. 123 с.
15. Ногина Н. А. Почвы Забайкалья. М.: Наука, 1964. 314 с.
16. Пешкова Г. А. Степная флора Байкальской Сибири. М.: Наука, 1972. 207 с.
17. Попова О. А. Биология некоторых раннецветущих растений Восточного Забайкалья // Экология растений Забайкалья: сб. информ. матер. для педагогов-экологов. Чита, 1997. Вып. 2. С. 5–8.
18. Попова О. А., Бутина Н. А. Виды рода *Ulmus* как перспективные виды для озеленения городов Сибири. // Проблемы озеленения городов Сибири и сопредельных территорий: материалы междунар. науч.-практ. конф. Чита, 2009. С. 145–147.
19. Попова О. А., Лескова О. А., Якимова Е. П. Эколого-биологические особенности раннецветущих растений Восточного Забайкалья // Вестник БГУ. Вып. 4. Улан-Удэ: Изд-во БГУ, 2008. С. 130–135.
20. Попова О. А. Ритмы сезонного развития раннецветущих растений Восточного Забайкалья // В сб.: Труды VII Международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. М.: МГПУ, 2004. С. 202–203.
21. Радыгина В. И. Сезонные явления в сосновом лесу // Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья и сопредельных областей: материалы Первой науч. конф. Чита, 1970. С. 60–61.
22. Решиков М. А. Реликты и редкие растения лесостепи Забайкалья и их охрана // Охрана природы и воспроизводство естественных ресурсов. Чита, 1972. Вып. 2. С. 65–67.
23. Сапожников В. В. У верхней черты растительности: сб. науч. тр., посвящ. К. А. Тимирязеву и его ученикам. М., 1916. С. 85–102.
24. Серебряков И. Г. О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов // Вестник Моск. ун-та. 1947. № 6.
25. Серебряков И. Г. Ритмика сезонного развития и метеорологические условия // Бюл. МОИП. Отд. биологии. 1951. Т. LVI. № 2. С. 63–67.
26. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Наука, 1952. 391 с.
27. Серебряков И. Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Ученые записки Моск. гор. пед. ин-та, 1959. Вып. 5. С. 45–53.
28. Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. С. 146–208.
29. Станюкович К. В. Зависимость возрастного состава популяций пустынных полукустарничков и их возобновление от воздействия различных факторов внешней среды на Памире // Сообщения Таджикск. филиала АН СССР, 1948. Вып. 9.
30. Тихомиров Б. А. О соотношении высоты стебля у растений Крайнего Севера во время цветения и плодоношения // Природа. 1951. № 5. С. 14–17.