

УДК 574.2:581.4.(477.75)

ТИПЫ ПОБЕГООБРАЗОВАНИЯ У РАСТЕНИЙ В СОСТАВЕ ГЛЯРЕОФИТОНА ВЕРХНЕГО ПОЯСА ГОРНОГО КРЫМА

А.Р. НИКИФОРОВ, В.В. КОРЖЕНЕВСКИЙ

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр, г. Ялта

Гляреофитон – растительность осыпей – составляют различные по биоэкологической природе и ценотической принадлежности виды. Преобладают здесь факультативные петрофиты, которые попадают на осыпи из растительных сообществ поясных типов, а также из скальных группировок – факультативные гляреофиты. Особую группу видов в составе гляреофитона составляют облигатные гляреофиты – растения подвижных щебнистых чехлов. По комплексу биоморфологических признаков облигатные гляреофиты отличаются от петрофитов и видов другого экологического происхождения. Эти различия обусловлены как комплексом генетически закрепленных признаков, так экологической средой, в которой происходит развитие растений различных экологических групп. Если для облигатных гляреофитов подвижные чехлы обломков являются единственно возможной средой обитания, то для развития петрофитов эти условия экстремальны.

Ключевые слова: *Горный Крым, осыпь, гляреофиты, жизненная форма*

Введение

Образование **осыпи**, как коренной формы горных ландшафтов, происходит в результате выветривания скалистой поверхности, денудации горной породы, последующего перемещения и аккумуляции обломков (коллювия) на прилегающем к скале склоне. Хотя на таких склонах имеются более или менее пологие участки, где слой коллювия выражен слабо, а на поверхность выходит каменистая почва или же горная порода, собственно под осыпью обычно подразумевают слой сыпучего коллювия. Подвижность обломков здесь обусловлена превышением уклона коллювия над углом естественного откоса склона. Скорость же накопления слоя обломков зависит от интенсивности выветривания горной породы [10].

Особый рельеф, необычный экологический режим и оригинальную растительность коллювиальных чехлов в ботанике обобщенно обозначают через понятие «феномен осыпей». Растительность осыпей, как правило, состоит из изолированных в пространстве разреженных группировок и одиночных растений. Мозаичность и специфика состава растительности осыпей, всюду представленных видами немногих и схожих жизненных форм, привела к представлениям об экстремальности этих условий для формирования растительности. К экстремальным для развития растений экологическим факторам осыпей относят безжизненность и сыпучесть дробной горной породы, слабое плодородие погребенного мелкозема, аномальную амплитуду температурных показателей в суточном и годовом сезонных циклах, своеобразный световой, тепловой, ветровой и водный режим и т. д. [6, 12, 13, 15, 17].

Тем не менее, очевидно, что на осыпях произрастают только те растения, которые адаптированы именно к этой конкретной экологической среде [14]. Эти растения определяют как гляреофиты, а растительность осыпей в целом обозначают через термины «гляреофитон» [14] или «подвижный петрофитон» [4]. По критерию экологической приуроченности к условиям местообитаний гляреофиты подразделяют на факультативные виды, распространенные также вне осыпей и облигатные – для растений которых подвижные чехлы обломков являются единственной средой развития [14]. Факультативные гляреофиты представляют собой константные и спорадические элементы в составе растительности осыпей. Это виды различной ценотической

принадлежности и разного биоэкологического генезиса: на неоднородные по экологическим условиям участки осыпей водой, ветром, животными и оползающей почвой заносится большое число диаспор растений из растительных сообществ поясных типов, а также из группировок петрофитов в пределах ближайших скал и щебнистых склонов. В результате экологического отбора на осыпях закрепляются растения с особыми приспособлениями. Адаптации факультативных гляреофитов к условиям осыпей видят в способности возобновления после засыпания надземных органов растений щебнем, развитии мощных корневых систем или корневищ, засухоустойчивости [2, 6, 12, 14, 4, 15]. Приспособительные признаки облигатных гляреофитов никогда не изучались.

Объекты и методы исследования

Объект исследования – растения коллювиальных чехлов осыпей у подножия скалы Шаган-Кая (1436 м н. ур. м) – юго-восточный склон Гурзуфской яйлы и под скалой Эклизи-Бурун на юго-восточном склоне Чатыр-Дага (1527 м над ур. м.). В жизненном цикле растений-гляреофитов *Rumex scutatus* L. (*Polygonaceae*), *Sobolewsia sibirica* (Willd.) P.W. Ball (*Brassicaceae*), *Lamium glaberrimum* (K. Koch) Taliev (*Lamiaceae*) и *Viola oreades* Vieb. (*Violaceae*) наблюдали формирование корневой системы, гипокотиля, системы побегов, а также способ размножения и диссеминации. По почкам возобновления выявляли соответствующую функциональную зону одноосных побегов и растений в целом, анализировали особенности ее расположения относительно поверхности щебня. Особенности размещения зоны возобновления особой трактовали как приспособительный признак растений конкретных видов к подвижному коллювию и к погребенному плодородному субстрату. Исходя из полученных данных, определяли ключевые приспособления гляреофитов, а также различия в признаках факультативных и облигатных гляреофитов.

Результаты и обсуждение

Поверхностный слой коллювия представляет собой бесплодный каменисто-щебнистый покров, под которым на глубине от 5 до 15 см погребен более или менее плодородный субстрат – мелкозем (рисунок). Мелкозем с мощностью профиля около 15 – 20 см отличает высокая степень скелетности (щебень составляет не менее 90% состава), диффузность элементов плодородия и питания растений, водопроницаемость, оптимальная аэрация и теплопроводность. Для погребенного слоя мелкозема характерен особый гидротермический режим. Если на поверхности экстремальную контрастность температурных условий и ветровой режим определяет резкий перепад высоты от вершины скалы к подножию, то внутри чехла этот фактор уже не столь выражен. В теплое время года в дневное время суток поверхность коллювия оптимально нагревается, а ночью резко остывает. Это приводит к конденсации влаги из воздуха. Просочившаяся сквозь обломки влага отсюда почти не испаряется. Поэтому летом внутри чехла формируется особая влажная и прохладная среда.

В весьма схожих конструкциях этапов заселения подвижных осыпей различными по биоморфологии группами растений исходят из представления о «первичной безжизненности» коллювиальных чехлов [1, 6, 7, 12, 14, 15, 16, 17], а в качестве пионерного элемента гляреофитона рассматривают виды с подземным корневищем [3, 4, 6, 12, 16] – гипогеогенным ризомом [11]. В Горном Крыму такой тип корневища имеет травянистый многолетник-микротерм *V. oreades*. У растений *V. oreades* в ранней фазе онтогенеза стержневой корень втягивает гипокотиль и почки семядольного узла в грунт, где формируются корневищные оси с чешуевидными листьями, почками возобновления и придаточными корнями [3] (рисунок А).

Укорененные в почве или мелкозем осей выводят на поверхность вегетативные почки, из которых развиваются надземные побеги с зелеными листьями и генеративными органами. Подземное корневище имеет функции возобновления и вегетативного расселения. Слабое семенное возобновление вида из-за повреждений плодов-коробочек насекомыми, растения компенсируют чрезвычайной вегетативной подвижностью. При постоянном ветвлении осей особь быстро осваивает оптимальную для ее развития площадь.

Указанный тип корневища адаптирует *V. oreades* к условиям каменистых почв и разреженного растительного покрова, а также засыпанию надземных органов любым рыхлым субстратом. Растения с подземными корневищами, как правило, приурочены к лесным экосистемам [11]. Растения *V. oreades* в верхнем поясе Горного Крыма также в основном развиваются на влажных и прохладных северо-восточных склонах под пологом *Pinus sylvestris* L. В Горном Крыму *V. oreades* вообще не входит в группу гляреофитов.

Другим характерным биоморфологическим типом для растений гляреофитона считается многолетник с глубокой стержнекорневой системой. В Горном Крыму эту группу представляет *R. scutatus* – летне-зимнезеленое растение, которое размножается посредством семян. Созревшие летом плоды осыпаются вблизи материнского растения и попадают сквозь щебень в слой мелкозема. Семена прорастают весной. У проростков формируется удлинённый до 10 см и более гипокотиль, который выносит главный побег на уровень слоя щебня. Здесь образуется первичная система побегов, а главный корень конической формы вертикально вкручивается в мелкозем. Побеги у растений чрезвычайно удлинённые (до 40 см) стелящиеся и приподымающиеся верхушками. К зиме удлинённые части генеративных и вегетативных побегов отмирают, а базальные укороченные части с многочисленными пазушными почками сохраняются на уровне поверхности щебня. Со временем плагиотропные части побегов формируют каудекс. У зрелых растений стержнекорневая система состоит из мощного главного корня и массы боковых корешков, утолщённый гипокотиль пронизывает слой щебня, каудекс с почками возобновления расположен у его поверхности, а зимующие части побегов с пазушными почками – на уровне щебня (рисунок Б). На протяжении жизни растения приземная зона возобновления сохраняет стабильное расположение относительно поверхности коллювия.

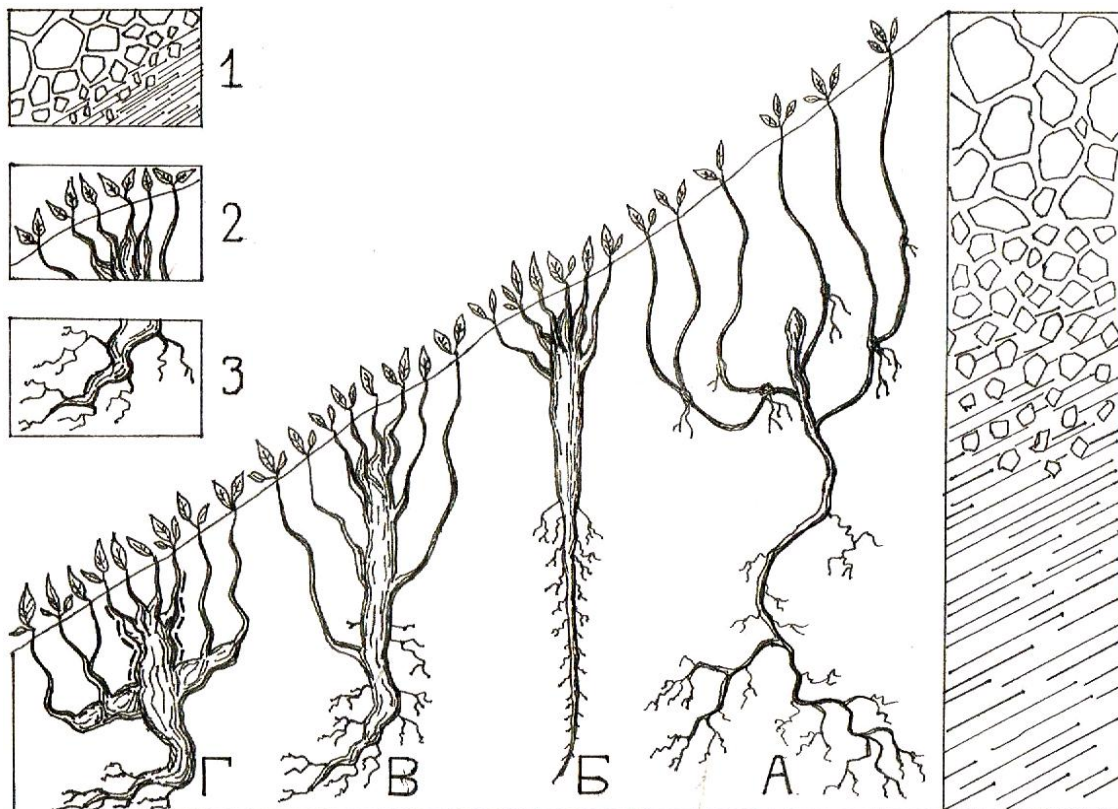
Приспособительные признаки многолетних растений такого типа адаптируют их к поселению не только на погребенном под щебнем мелкоземе, но и в любых более или менее плодородных и увлажненных летом аэрируемых рыхлых твердых субстратах с глубоким профилем. Плод *R. scutatus* снабжен небольшими крыловидными придатками. Эти аэродинамические приспособления при высыхании плодов на щебне или на побегах способствуют их переносу ветром на различные расстояния как внутри осыпей, так и на каменисто-щебнистые и скалистые экотопы, где, впрочем, этот вид встречается очень редко. Судя по комплексу биоэкологических признаков, *R. scutatus* генетически не связан ни с осыпями (хотя он здесь обычен и сравнительно обилён), ни с каменистыми местообитаниями в целом. Этот вид, скорее, относится к факультативным петрофитам и, соответственно, факультативным гляреофитам.

Особый интерес представляют виды, растения которых никогда не встречаются вне осыпей, признаки которых раскрывают особую биоэкологическую природу облигатных гляреофитов.

У травянистого двулетника-монокарпика *S. sibirica* во второй год жизненного цикла плоды – односемянные стручки – осыпаются вблизи материнских растений и попадают сквозь щебень в мелкозем. Семена прорастают весной. У проростков гипокотиль удлиняется до 10 см и выше, вынося главный побег к поверхности щебня.

Главный корень под углом вкручивается в мелкозем на глубину до 7 см. Несколько мощных боковых корней разрастаются в горизонтальной плоскости. Первичная система побегов состоит из приземных и надземных розеточных вегетативных побегов: главного побега и боковых побегов из пазушных почек. Побеги также развиваются из придаточных почек гипокотыля и корневой системы [8]. Зона возобновления в жизненном цикле этого облигатного гляреофита включает приземно-надземную и подземную части (рисунок В).

На подвижных чехлах коллювия локализован также травянистый малолетник *L. glaberrimum*. Орешковидные эремы *L. glaberrimum* осыпаются летом, а семена прорастают весной следующего года. У проростка гипокотиль удлиняется до 10 см и более, пока не пронизывает слой щебня и не выносит главный побег к его поверхности. Главный корень углубляется в мелкозем примерно на 5 см. Первичная система надземных органов состоит из главного и двух боковых одноосных побегов, берущих начало из почек семядольного узла [9]. В первый год жизненного цикла зона возобновления растения расположена на уровне поверхности щебня и ограничена узлами нижних укороченных междоузлий первых побегов. В конце первого сезона жизненного цикла после отмирания удлиненных до 30 см частей побегов: зон обогащения, торможения и надземного верхушечного соцветия, укорененный в мелкоземе главный корень втягивает сохранившиеся части побегов с почками возобновления в глубину слоя щебня. Весной из почек возобновления развивается вторая генерация одноосных побегов. Их удлиненная зона торможения пронизывает погребенный прохладный летом слой щебня, а зона обогащения размещается у оптимально прогреваемой днем поверхности. Длина паракладий увеличивается в базипетальном порядке, поэтому все они также преодолевают слой щебня и выводят боковые соцветия выше его поверхности. В жизненном цикле растений *L. glaberrimum* зона возобновления изменяет расположение относительно поверхности щебня: ее функционирование включает начальную приповерхностную и вторичную более глубокую фазы (рисунок Г).



Из приведенных примеров видов выясняется, что от других экологических групп петрофитов факультативные гляреофиты отличает, главным образом, мезофильность и наличие быстро удлиняющихся органов: гипокотили, монокарпических побегов, подземных корневищных осей. Оригинальными же признаками облигатных гляреофитов являются краткость жизненного цикла, короткая стержнекорневая система, пластичность в расположении зоны возобновления относительно поверхности щебня за счет придаточных почек возобновления или втягивания зоны возобновления в субстрат. Указанный комплекс признаков адаптирует исследованные растения к условиям перекрытого подвижным щебнем слоя мелкозема. Эти признаки позволяют облигатным гляреофитам устойчиво развиваться независимо от скорости аккумуляции обломков и их периодического осыпания. Экологическая приуроченность облигатных гляреофитов к осыпным чехлам проявляется также в единственном способе размножения – диссеминации и в единственном способе диссеминации – барохории: осыпании плодов и семян в непосредственной близости к материнской особи.

Считается, что факультативные гляреофиты, постепенно заселяя подвижную осыпь, способны кардинально изменить динамические и иные параметры этого ландшафта: преобразовать его в стабильный щебнистый склон с почвой и луговой растительностью [1, 6, 7, 12, 14, 15, 16, 17]. При этом очевидно, что малочисленность и разреженность растений на осыпях, вплоть до единичных особей, полностью исключает вероятность каких-либо направленных биотических воздействий на этот ландшафт. Влияние растительности здесь несопоставимо с мощными геоморфологическими процессами. Существование облигатных гляреофитов, как особой по генезису и биоэкологической природе группы растений, в этих схемах также никак не учитывается.

Отметим также, что на осыпи Чатыр-Дага *S. sibirica* весьма обилен, а на осыпи у подножия Шаган-Кая – отсутствует; популяции же *L. glaberrimum* выявлены на всех крупных осыпях верхнего пояса Горного Крыма. Данное обстоятельство указывает на то, что изоляция популяций этих облигатных гляреофитов на осыпях, вероятнее всего, произошла синхронно с орогенезом Крымских гор и формированием здесь осыпных ландшафтов. Гипотетическое преобразование подвижных чехлов коллювия – единственно возможной экологической среды для развития облигатных гляреофитов – в стабильные склоны с развитым растительным покровом привело бы к полному исчезновению группы узкоспециализированных облигатных гляреофитов.

Выводы

Таким образом, облигатные гляреофиты генетически, экологически и биоморфологически отличаются от других групп петрофитов в составе гляреофитона. Биологический комплекс признаков облигатных гляреофитов полностью соответствует внешним условиям их развития. Подвижные коллювиальные чехлы извечны как экологическая ниша для развития популяций облигатных гляреофитов.

Список литературы

1. Альпер В.Н. Краткий очерк флоры и растительности известнякового массива Фишта и Оштена // Тр. Кавк. гос. заповедника. – Майкоп, 1960. – Вып. 6. – С. 3–56.
2. Баранов П.А. К познанию растительности горных каменистых осыпей // Бюл. Средне-Азиат. ун-та. – 1925. – Вып. 9. – С. 1–17.
3. Голубев В.Н. К биоэкологии фиалки скальной в Крыму // Бюл. Никит. бот. сада. – 1989. – Вып. 68. – С. 5–9.

4. Голубев В.Н. Подвижный петрофитон в высокогорьях Крыма // Бюл. Никит. бот. сада. – 1992. – Вып. 74. – С. 5–9.

5. Гречушкина Н.А. Петрофитная растительность и ее классификация // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2011. – Т. 20, № 1. – С. 14–31.

6. Джураев А.Д. Растительность первичных осыпей высокогорий Гиссарского хребта и ее роль в их закреплении // Проблемы ботаники. – Т. 12: Растительный мир высокогорий и его освоение. – 1974. – С. 142–144.

7. Магакьян А.К. Этапы развития высокогорных лугов Закавказья. – Ереван, 1947. – 199 с.

8. Никифоров А.Р. Особенности развития и морфоструктура растений реликтового эндемика Горного Крыма *Sobolewsia sibirica* (Willd.) P.W. Ball. (*Brassicaceae*) // Укр. ботан. журн. – 2010. – Т. 67, № 2. – С. 231–236.

9. Никифоров А.Р. Синфлоресценция и побегообразование *Lamium glaberrimum* (*Lamiaceae*) – реликтового эндемика флоры Горного Крыма // Бот журн. – 2012. – Т. 97, № 8. – С. 95–99.

10. Леонтьев О.К., Рычагов Г.И. Общая геоморфология. – М.: «Высшая школа» – 1988. – 319 с.

11. Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И. О двух типах формирующихся корневищ у травянистых многолетников // Бюл. Моск. о-ва Испытателей природы. Отд. биол. – 1965. – Т. 70, № 2. – С. 67 – 81.

12. Стешенко А.П. О сезонном ритме развития и морфологии растений каменистых осыпей высокогорий Памира // Проблемы ботаники. – 12: Растительный мир высокогорий и его освоение. – 1974. – С. 213–219.

13. Шхагансоев С.Х. Географический анализ скально-осыпной флоры Кабардино-Балкарского высокогорного государственного заповедника // Горные регионы: природа и проблема рационального использования ресурсов. – 1987. – С. 51–56.

14. Шхагансоев С.Х. Растительность и процессы зарастания осыпей альпийского пояса в Кабардино-Балкарии // Изв. Сев.-Кавк. научного центра высшей школы Естеств. науки. – 1988. – № 2. – С. 5–9.

15. Kosiński M. Roslinność piargów wysokogórskich: ekologia i zróżnicowanie // Wiad. Bot. – 1994. – V. 38, № 3–4. – S. 45–52.

16. Schroeter C. Das Pflanzenleben der Alpen. – Zurich, 1926. – 1288 s.

17. Valachovič M. Historický vývoj názorov na vyššic syntaxóny radu *Thlaspietalia rotundifolii* v Európe a na Slovensku // Preslia. – 1990. – V. 62, № 2. – S. 131–137.

Nikiforov A.R., Korzhenevsky V.V. Plants in glareophyton of Mountain Crimea upper belt and their shoot formation types // Works of the State Nikit. Botan. Gard. – 2014. – V. 139. – P. 67 – 72.

The vegetation of specific types, various according to their bioecological nature and coenotic value, is glareophyton. It has been formed on the screes. Mainly glareophyton consists of petrophytes, which get on screes from phytocenosis of zonal types and rock groups, so-called facultative glareophytes. Besides it glareophyton contains plants ecologically belonged to unstable debris covers – obligate glareophytes. Obligate glareophytes, petrophytes and other ecological origin types have quite a number of biomorphological distinctive features. These distinctions take place due to complex of genetic characteristics and environment where development of plant belonged to diverse ecological group happens. If for obligate glareophytes unstable debris covers are the only habitat, for petrophytes these conditions are extreme.

Key words: Mountain Crimea, scree, glareophytes, life form.