

УДК 502.75+574.3:292.471

ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ВОЗРАСТНЫХ СОСТОЯНИЙ КРЫМСКОГО ЭНДЕМИКА *SAXIFRAGA IRRIGUA*

Вахрушева Л. П., Бирюлева Э. Г., Сибирякова А. П., Абдулганиева Э. Ф.

Таврический национальный университет имени В. И. Вернадского, Симферополь, vakhl@inbox.ru, eabdulganieva@mail.ru

Анализируются эколого-морфологические признаки, характеризующие различные возрастные состояния *Saxifraga irrigua* M. Vieb., указываются длительность протекания различных фаз онтогенеза данного вида и его численность в различных эколого-географических точках Горного Крыма.

Ключевые слова: *Saxifraga irrigua*, эндемик, возрастные состояния, ценопопуляция, Крым.

ВВЕДЕНИЕ

Род *Saxifraga* L. – один из наиболее многочисленных и полиморфных таксонов сем. Saxifragaceae, насчитывающий около 450 видов [5]. Согласно классификации П. Ю. Жмылева [6], род содержит 26 секций и 5 подродов. Для территории Украины отмечено 14 видов рода *Saxifraga*, 10 из которых вошли в последнее издание Красной книги Украины [12], хотя предыдущее издание Красной книги [11] содержало только 5 видов этого рода, что, к сожалению, свидетельствует о негативных тенденциях в отношении возрастания угроз для таксона. На территории Крыма произрастают 2 вида камнеломок: *Saxifraga irrigua* M. Vieb. и *Saxifraga tridactylites* L. В настоящее время оба вида имеют достаточную численность и не включены в охранные документы и списки. Камнеломковые, будучи облигатными петрофитами, подразделяются на литофиты, гляреофиты и хасмофиты [5]. К последней, весьма специфичной и легко уязвимой экологической группе, относится *S. irrigua*, являющаяся эндемиком Крыма [4]. Это важно учитывать при разработке мер сбережения данного вида. Современные темпы нарастания антропогенных угроз для всех экосистем Горного Крыма могут создать реальную угрозу и для эндемичной *S. irrigua*. Изучение некоторых эндемиков Крыма с точки зрения состояния их ценопопуляций показало, что нормальная структура этих ценопопуляций сохраняется только в отдельных фрагментарных локалитетах – остатках прежнего ареала [1; 2]. В настоящее время в естественных местообитаниях *S. irrigua* охраняется в Крымском природном заповеднике и Ялтинском горно-лесном природном заповеднике [8]. Одна из попыток введения этого вида в культуру была осуществлена в Главном Ботаническом саду АН России из семян, собранных в Крыму в 1963 году. Этот эксперимент оказался недостаточно эффективным: в интродукции растения теряли устойчивость, и популяция легко вырождалась [7]. Отсюда понятна важность исследования *S. irrigua* в ее естественных местах произрастания и сбережение природных экотопов, служащих местами локализации одного из красивейших эндемичных растений крымской флоры.

Цель наших исследований – изучить эколого-морфологические особенности *S. irrigua*, выявить признаки, характеризующие различные возрастные состояния, установить длительность протекания различных фаз онтогенеза данного вида и его численность в разных эколого-географических точках Горного Крыма.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Saxifraga irrigua M. Bieb. (камнеломка орошенная), в соответствии с полной биоморфологической характеристикой, – многолетний травянистый поликарпик, мезофит, по гелиоморфе – гелиосциофит, по среде обитания – литофит, по особенностям ритмики сезонного развития растение является летне-зимнезеленым флористическим элементом [3]. Поскольку местообитания вида весьма специфичны и незначительны по площади (1–10 м²), для каждого избранного места произрастания по общепринятым геоботаническим методам производилось изучение наскальных флористических комплексов и исследование растительных сообществ, произрастающих на прилегающих к скалам территориях [10].

Изучение популяций *S. irrigua* включало установление численности особей этого вида в каждой ценопопуляции и качественно-количественную оценку морфологических признаков надземной сферы растений с целью выявления возрастно-морфологических критериев для каждой фазы онтогенеза. Параллельно производилось исследование процессов самоподдержания ценопопуляций [9].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В течение вегетационных периодов 2010–2013 гг. были исследованы две популяции: № 1 – на скалах в Орлином ущелье; № 2 – в привходовой части пещеры Долгоруковской яйлы. Скалы Орлиного ущелья, где развита популяция № 1, располагаются под пологом леса, в пределах формации *Fageta sylvaticae* ssp. *moesiaca* и приурочена к ассоциации *Carpineto-Fagetum dentariosum*. На Долгоруковской яйле, на стенах пещеры Голубиная и прилегающих скальных стенах развита популяция № 2. Здесь лесной полог отсутствует, и растения камнеломки располагаются по вертикальным стенам пещеры, а также в многочисленных трещинах скал. На окружающей территории развита типичная для яйлы растительность. В данном месте она принадлежит к формации *Festuceta valesiaca* и представлена развитой вокруг пещеры ассоциацией *Festucetum helianthosum*. Непосредственно на поверхности скал развит моховой покров и единично произрастают экземпляры *Chelidonium majus*, *Asperula vestita*, *A. stevenii*, *Lamium purpureum*, *Thlaspi perfoliatum*, *Th. macronatum*. В достаточно влажные периоды возобновляют вегетацию единичные экземпляры *Ceterach officinarum*, *Asplenium ruta-muraria*.

Рассмотрим морфометрические характеристики возрастных состояний объекта нашего исследования – *S. irrigua*. Основной способ самоподдержания популяции – семенной. Семена появляются в конце августа – начале сентября, очень мелкие (около 1–1,2 мм длиной и 0,2 мм шириной), овальной формы, симметричные, с заострением на обоих концах. При растрескивании тонких стенок коробочки

высыпаются, распространяются ветром или потоками воды. Если осень теплая и достаточно влажная, то семена камнеломки практически не проходят период покоя и прорастают в этот же сезон, в октябре – ноябре. Перезимовывают только те проростки, которые прорастают в локусах мха, либо прямо на старых высохших листьях розетки взрослого растения субсенильного или сенильного возраста. В случае засушливой осени проростки появляются только во влажный весенний период, при условии отсутствия в это время резких перепадов положительных и отрицательных температур. У проростков (р) образуется два листа, округлой формы размером $3,0 \times 3,2$ мм. На стадии проростка листовая пластинка у *S. irrigua* цельная и цельнокрайняя. Длина листового черешка 0,5 мм. Корневище только намечается и в этом возрасте имеет длину до 5 мм (рис. 1 а). К окончанию зимы, в конце февраля – начале марта особи *S. irrigua* переходят в ювенильное состояние (рис. 1 б). В имматурном возрасте особи *S. irrigua* пребывают не менее одного года, к осени второго года они становятся взрослыми вегетативными (виргинильными) растениями.

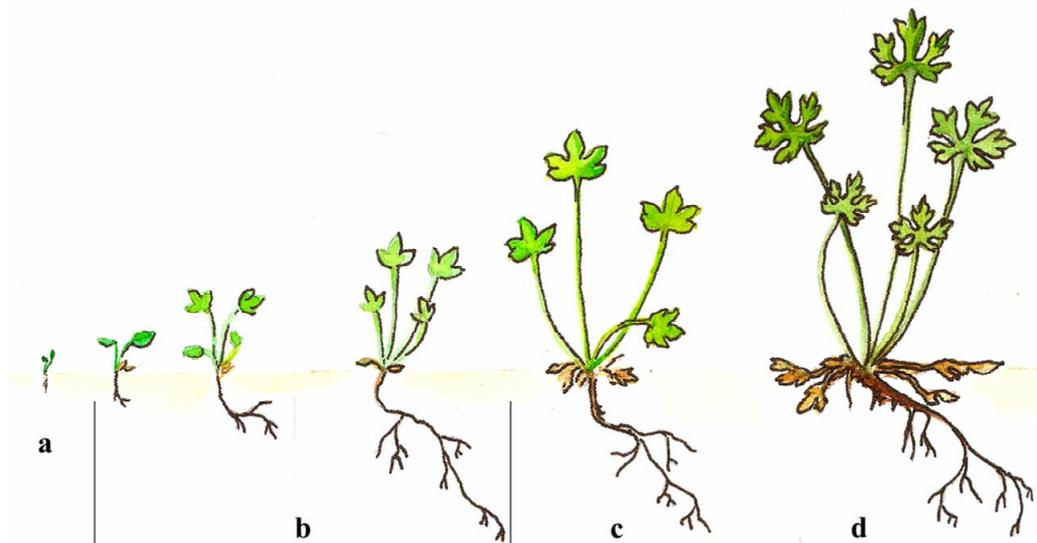


Рис. 1. Прегенеративные возрастные состояния *Saxifraga irrigua* (а – проростки; б – ювенильные растения; с – имматурные; d – виргинильные)

Особи ювенильного возраста (j) характеризуются сохраняющимися двумя цельными листьями и развитием 3–4 длинночерешковых листьев, листовые пластинки которых округлые, трехлопастные, цельнокрайние, жилкование пальчато-краспедодромные. Длина черешка листа составляет 15–25 мм. Уже на этой стадии начинает прослеживаться разница в характере роста корневища, в зависимости от субстрата: у части растений корневища ортотропные, использующие для проникновения вглубь каверны скалы, трещины и небольшие неровности, у других – они плагиотропные, растущие под некоторым углом к

субстрату. Эпигеогенные корневища камнеломки погружаются в субстрат только в том случае, если на пути их роста оказываются некоторые углубления в скалах. Длина корневища у ювенильных растений достигает 10–20 мм (рис. 1 б).

При нормальном ходе онтогенеза к осени будущего года, т.е. через год после прорастания семян, ювенильные растения достигают имматурного возрастного состояния. Имматурные особи (im) характеризуются процессом дальнейшего расчленения лопастей листовой пластинки. Имеет место появление у боковых лопастей двух дополнительных фрагментов, при этом центральная лопасть у ювенильных растений остается цельной. В имматурном возрасте в большом количестве образуются придаточные корни. Корневище продолжает рост в длину, достигая размеров 17–40 мм. Прикорневая розетка листьев имеет диаметр 5 см (рис. 1 с). В имматурном возрастном состоянии особи *S. irrigua* пребывают не менее одного года, к осени второго года они достигают развития взрослых вегетативных (виргинильных) растений.

Виргинильные (v) характеризуются дальнейшим расчленением листовой пластинки. Каждый фрагмент листовой пластинки (их к моменту перехода в виргинильное состояние пять) делится еще на три сегмента-зубца, и лишь самые боковые фрагменты имеют не три сегмента, а всего два. Так будут выглядеть и листья взрослых растений. Черешок у виргинильных особей уже составляет 35–40 мм в длину, а листовая пластинка шириной до 10–15 мм, длиной 7–12 мм. Количество листьев – от 5 до 7. Переход от имматурного до виргинильного состояния продолжается год. В зависимости от субстрата корневище может вырасти до 5–7 см, а розетка – до 10 см.

Виргинильные растения накапливают жизненные силы для трансформации в генеративное возрастное состояние не менее 2–3 лет, и это успешно происходит только в том случае, если нет экстремальных колебаний температур (отрицательные – положительные) и отсутствует длительная экстремальная засуха, что имело место в последние годы в Крыму. Генеративные особи (g) характеризуются появлением цветоносного побега высотой 10–17 см, на котором формируется соцветие кисть (рис. 2 а).

Наращение побегов происходит симподиально. Растение в генеративном возрасте имеет полурозеточную структуру надземных побегов. Все оно опушено довольно крупными простыми, кроющими, многоклеточными и железистыми трихомами. Они особенно обильны на черешках и ближе к краю листовой пластинки (рис. 3 а и б).

Полная дифференциация опушения у данного вида наблюдается уже в виргинильном возрасте. К этому возрастному состоянию формируются и структуры всех внутренних органов, которые соответствуют по степени сформированности взрослому генеративному растению. Листья растений этой возрастной группы имеют дорзовентральное строение. Наружные стенки крупных клеток верхней эпидермы слегка утолщены. Мезофилл дифференцирован на палисаду и губчатую ткань. Палисада образована двумя слоями рыхло расположенных почти округлых клеток. Между клетками губчатого мезофилла развиты крупные межклетники (рис. 4).



Рис. 2. Генеративное (а) и сенильное (б) возрастные состояния *Saxifraga irrigua*

Установленные мезоморфные (дорзовентральность, крупноклетность и обилие межклетников) и некоторые ксероморфные черты (обильное и дифференцированное опушение, утолщение стенок эпидермы и др.), отражают направление экологической эволюции камнеломок – мезофильное, ксерофильное и криофильное. Сочетание мезоморфных и ксероморфных признаков позволяют растениям адаптироваться к довольно часто повторяющимся экстремальным сменам погоды: длительной засухе, особенно в летне-осенние периоды, и к резким перепадам температур в зимнее время, поскольку по ритмике сезонного развития *S. irrigua* принадлежит к летне-зимнезеленым растениям [3]. Поэтому в данном случае, наличие густого и четко выраженного опушения может рассматриваться и как один из адаптационных признаков защиты от низких температур.

С возрастом высота цветоносных побегов может достигать 25–28 см, их количество изменяется от 2–4 до 5–6 штук, а число цветков в каждой соцветии колеблется от 2–5 до 10–15 штук. Размер прикорневой розетки листьев имеет

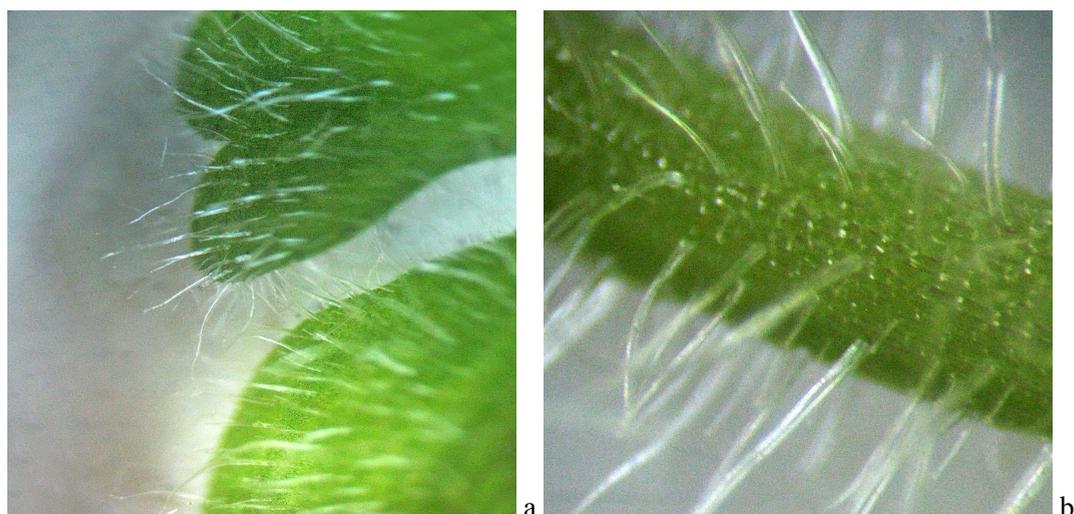


Рис. 3. Трихомы на листе (а) и черешке (b) *Saxifraga irrigua*

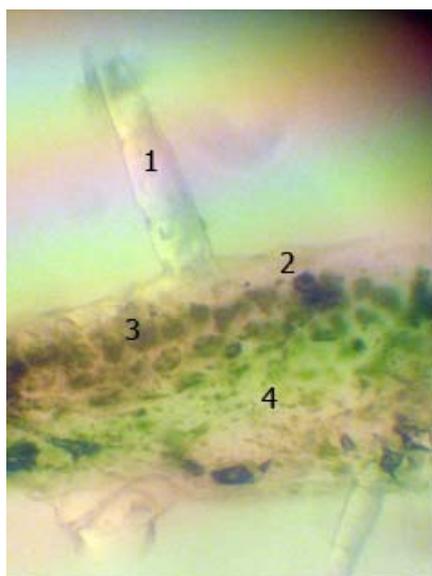


Рис. 4. Анатомическое строение листа
Saxifraga irrigua в виргинильной
фазе развития

1 – трихомы; 2 – эпидерма; 3 – палисада;
4 – рыхлая ткань.

диаметр 15–23 см. Листовые пластинки заметно крупнее тех, что развиваются у виргинильных растений, но форма и характер рассечения сохраняются такими же. С возрастом (через 4–5 лет) у генеративных растений начинают проявляться признаки сенильности: корневище становится массивным, начинает стелиться по поверхности субстрата, растет почти параллельно ему. Очевидно, в этом возрасте у камнеломки орошенной снижается способность растворять скалистый грунт, что создает преграды для проникновения корневища вглубь скалы. Создается впечатление, что растение приподнято над субстратом. На корневище возникает большое количество

придаточных корней разного диаметра, что можно оценить, как определенное «стремление» растения усилить приток необходимых веществ для продления жизни. Однако, как правило, после появления признаков старения, в следующий вегетационный период растение переходит в сенильное возрастное состояние.

Сенильная фаза (s) характеризуется окончательным отмиранием листьев. Хотя случается, что еще весной, при достаточном количестве влаги, и даже влажным летом будут, хотя бы частично, развиваться листья, но среди них практически отсутствуют листья с типичным для вида рассечением листовой пластинки: большая часть листьев имеет не совсем правильные очертания, а количество зубцов на их долях не отличается строгой симметричностью. Цветоносные побеги не формируются. В этот же год осенью или после зимы растение отмирает окончательно, остается только сухая розетка листьев, которая представляет собой благоприятный субстрат для перезимовки и прорастания семян.

На 1 м² исследуемых популяций *S. irrigua* в популяции № 1 (Орлиное ущелье) в 2013 г. имела следующие показатели: p – 35,0±2,3 особей; j – 17,0±1,3; im – 10,0±1,2; g – 12,0±1,5; s – 15,0±1,7. Численность особей на 1 м² колебалась в пределах 87–93 штук. В популяции № 2 (Долгоруковская яйла) соотношения возрастных групп были такими: p – 23,0 ±1,4 особей; j – 13,0±1,4; im – 10,0±1,7; g – 10,0±1,1; s – 9,0±1,7. На 1 м² в этой популяции численность была несколько меньшей и составляла 62–74 растения.

ВЫВОДЫ

1. *Saxifraga irrigua* в природных популяциях характеризуется как довольно обильный вид: суммарная численность в популяции № 1 на 1 м² составила 87–93 особей, в популяции № 2 – 62–74 особи.

2. Основными критериями подразделения особей прегенеративного возрастного состояния на проростки, ювенильные, имматурные и виргинильные растения являются следующие признаки: число листьев и степень рассеченности листовых пластинок; дополнительными – длина листовых черешков и длина корневища.

3. Листья генеративных и сенильных растений отличаются характером рассеченности листовых пластинок и нарушением симметричности их формы у сенильных особей.

4. Особенности анатомического строения листа, являющиеся результатом действия глубоких адаптационных механизмов, позволяют *S. irrigua* проявлять устойчивость в резко меняющихся условиях обитания.

5. Основной способ самоподдержания популяций *S. irrigua* – семенной. Важную роль в этом процессе играют сенильные растения и локусы мха на скальных комплексах.

6. Обе популяции (в Орлином ущелье и на Долгоруковской яйле) являются нормальными, полночленными, содержат особи всех возрастных состояний, возрастной спектр имеет левостороннюю тенденцию. Для сохранения вида *in situ* следует сберечь естественные экотопы, которые в настоящее время еще достаточно распространены.

Список литературы

1. Вахрушева Л. П. Возрастная структура ценопопуляции *Pulsatilla taurica* на Долгоруковской яйле (Крым) / Л. П. Вахрушева, О. Л. Имрякова // III науч. конф. Заповедники Крыма. Биоразнообразие, экоразнообразие.: матер. – Симферополь, 2005. – Часть 1 (География). – С. 151–154.
2. Вахрушева Л. П. Возрастные спектры ценопопуляций *Onobrychis pallasii* (Willd.) M. Bieb. в различных эколого-ценотических условиях Крымского предгорья / Л. П. Вахрушева, Д. А. Складенко, Е. А. Брынза // Экосистемы Крыма их оптимизация и охрана (тематич. сб. науч. тр.). – Симферополь, 2005. – Вып. 15. – С. 44–50.
3. Голубев В. Н. Биологическая флора Крыма / В. Н. Голубев. – Второе изд. – Ялта, 1996. – 85 с.
4. Ена А. В. Природная флора Крымского полуострова / А. В. Ена. – Симферополь: Н. Орианда, 2012. – 231 с.
5. Жмылев П. Ю. Эволюция жизненных форм растений: суждения и предположения / П. Ю. Жмылев // Журн. общ. биол. – 2004. – Т. 65, № 3. – С. 232–249.
6. Жмылев П. Ю. Род *Saxifraga* (Saxifragaceae): биоморфология, систематика и эволюция жизненных форм: автореферат дисс. ... док. биол. наук / П. Ю. Жмылев; МГУ. – М., 2004. – 46 с.
7. Интродукция растений природной флоры СССР. Справочник. – М.: Наука, 1979 [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://flower.onego.ru/book/tan00.html>.
8. Руденко М. И. Анализ флоры высших сосудистых растений Крымского природного заповедника / М. И. Руденко // Экосистемы, их оптимизация и охрана (тематич. сб. науч. тр.). – Симферополь, 2007. – Вып. 17. – С. 11–21.
9. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т. А. Работнов // Тр. Ботан. ин-та им. В. А. Комарова. – Москва, 1950. – Сер. 3, вып. 6. – С. 7–204.
10. Работнов Т. А. Фитоценология / Т. А. Работнов. – М.: МГУ, 1992. – 352 с.
11. Червона книга України. Рослинний світ / [ред. Ю. Р. Шеляг-Сосонко]. – К.: Українська енциклопедія, 1996. – 602 с.
12. Червона книга України. Рослинний світ / [ред. Я. П. Дідуха]. – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 912 с.

Вахрушева Л. П., Бирюлева Э. Г., Сибирякова А. П., Абдулганиева Э. Ф. Эколого-морфологические признаки возрастных состояний крымского эндемика *Saxifraga irrigua* // Экосистемы, их оптимизация та охрана. Симферополь: ТНУ, 2013. Вип. 9. С. 102–109.

Аналізуються екологічні та морфологічні ознаки, які є характерними для різних вікових станів *Saxifraga irrigua* M. Bieb., вказується термін протікання різних фаз онтогенезу даного виду та чисельність у різних еколого-географічних точках Гірського Криму.

Ключові слова: *Saxifraga irrigua*, ендемік, вікові стани, ценопопуляція, Крим.

Vakhrusheva L. P., Biryuleva E. G., Sibirjakova A. P., Abdulganieva E. F. The ecological and morphological criteria of age stages of the Crimean endemic *Saxifraga irrigua* // Optimization and Protection of Ecosystems. Simferopol: TNU, 2013. Iss. 9. P. 102–109.

The morphological and ecological criteria which are specific for different age stages of *Saxifraga irrigua* M. Bieb. are analyzed. The duration of different ontogenetic phases of this species and its number are revealed in different ecological and geographical conditions of the Mountain Crimea.

Key words: *Saxifraga irrigua*, endemic, age stages, coenopopulyciya, Crimea.

Поступила в редакцію 02.09.2013 г.