

УДК 581.526.54:502.753(477.75)

## Биоэкологические особенности облигатных гляреофитов осыпей верхнего пояса Горного Крыма

*Никифоров А. Р., Корженевский В. В., Никифоров А. А.*

*Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН  
Ялта, Республика Крым, Россия  
nikiforov.a.r.01@mail.ru*

Дифференциация петрофитов на элементы облигатной и факультативной природы обусловлена их генетической разнородностью. Это же обстоятельство является причиной дифференциации облигатных петрофитов на экологические группы, одной из которых являются «растения осыпей» – гляреофиты. Гляреофиты описывают как вегетативно подвижные засухоустойчивые многолетние растения с мощными главными и боковыми корнями, корневищами, запасующими органами, ползучими в щелбе придаточными корнями и побегами, удлинёнными цветочными. Подобные представления о биоэкологических признаках гляреофитов обусловлены предположением о том, что эти растения способны снижать подвижность коллювия. Реальные же облигатные гляреофиты Горного Крыма являются малолетними коротко-стержнекорневыми растениями, которые никак не изменяют среду своего существования. Проведен анализ онтоморфогенеза, сезонного развития и структурных особенностей представителей облигатных гляреофитов Горного Крыма. Изучение облигатных гляреофитов как оригинальной группы видов проведено впервые.

*Ключевые слова:* петрофит, гляреофит, осыпь, Горный Крым, биоморфологическая структура.

### ВВЕДЕНИЕ

Местообитания петрофитов в ботанической литературе обозначают расплывчатым термином «скалы и осыпи». Мозаичную и разреженную растительность «скал и осыпей» определяют как «петрофитон» (Голубев, 1978; Гречушкина, 2011). В составе группировок петрофитов распознают элементы различного эколого-ценотического происхождения: способные к развитию в широком спектре экологических условий (факультативные петрофиты), а также петрофиты облигатной природы (Шхагапсоев, 1988). Кроме этого, в числе облигатных петрофитов выделяют группы видов, которые идентифицируют по их экологической сопряженности с особыми типами каменистых экотопов, в частности, растения осыпей – гляреофиты (Шхагапсоев, 1988; Ковалева, 2012). Облигатные гляреофиты никогда не выходят за пределы осыпных склонов и тем самым указывают на генетическую оригинальность растительности осыпей. Соответственно, растительность осыпей рассматривают как особый вариант петрофитона – «подвижный петрофитон» или же специфический тип петрофитной растительности – «гляреофитон» (Голубев, 1992; Гречушкина, 2011)

Считается, что первичные условия осыпей экстремальны для развития высших сосудистых растений (Голубев, 1982, 1992; Гречушкина, 2011; Джураев, 1974, 1975; Стешенко, 1974). Поэтому в состав пионерных групп на осыпных склонах включают ограниченное число видов. Это или растения с длинными поземными корневищами (Голубев, 1992; Джураев, 1974; Стешенко, 1974) или нагорные ксерофиты – древесные, полудревесные и травянистые растения с чертами ксероморфизма в габитусе (Арустамова, 1973). Именно этим растениям приписывают возможность преобразования первичных условий осыпей. Весьма популярны умозрительные схемы того, как разреженные группировки и единичные растения гляреофитона полностью трансформируют азональную осыпь в поясной ландшафт, а гляреофитон – в растительное сообщество зонально-поясного типа (Голубев, 1982, 1992; Джураев, 1974; Стешенко, 1974; Шхагапсоев, 1988). Тем не менее реальность существования облигатных гляреофитов, условием существования которых является среда, формируемая преимущественно эдафическими факторами, опровергает

подобные представления. Причины локализации популяций этих видов на коллювии осыпных склонов также остаются невыясненными.

Объект наших исследований – растения *Lamium glaberrimum* (K. Koch) Taliev и *Scrophularia exilis* Popl.

Цель исследования – выявить комплекс ключевых морфологических признаков и адаптаций, характерных для облигатных гляреофитов осыпей верхнего пояса Горного Крыма.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Осыпной склон как геоморфологический объект всегда включает две структурные части: денудационную поверхность и собственно осыпь – зону аккумуляции коллювия (Леонтьев, Рычагов, 1988). В Горном Крыму на коллювиальных чехлах и шлейфах локализованы популяции *Lamium glaberrimum* (K. Koch) Taliev (*Lamiaceae*) и *Scrophularia exilis* Popl. (*Scrophylariaceae*). Популяции этих видов обнаружены на высоте 1200–1400 м н. у. м.: Шаган-Кая, Гурзуфская яйла (1280–1350 м н. у. м.), Джунын-Кош (Ялтинская яйла, 1250–1350 м н. у. м.), Яман-Дере, Бабуган-яйла (1300–1400 м н. у. м.) и отдельно *L. glaberrimum* – у подножия г. Эклизи-Бурун, Чатыр-Даг (около 1200–1400 м н. у. м.) (Красная книга..., 2016).

Облигатный гляреофит *Lamium glaberrimum* в статусе диагностического вида включен в ассоциацию *Sobolewskio sibiricae* – *Heracleetum* ass. nova и субассоциацию *S. s.* – *H. lamietosum glaberrimi subass. nova* – растительность осыпей верхнего пояса (Рыфф, 2007). Экологическую природу *Scrophularia exilis* выявили совсем недавно, благодаря чему был восстановлен оригинальный таксономический статус этого ранее упраздненного вида (Fatoryga et al., 2013).

Растения изучали *ex situ* и *in situ*. Фиксировали их развитие с момента прорастания семян до отмирания. Исследовали онтоморфогенез, поземные и надземные органы, сезонные ритмы, закономерности и последовательность в реализации системы цветonoсных осей и порядок цветения. Зонально-функциональную структуру побегов изучали по стандартной методике (Борисова, Попова, 1990). Тип соцветия определяли согласно общепринятой классификации (Федоров и Артюшенко, 1979).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проростки облигатных гляреофитов имеют схожее строение, общей чертой которого является удлинённый гипокотиль: для того, что бы семядоли достигли поверхности, гипокотиль должен вынести их через слой щебня толщиной 10 см и более (рис. 1, 2, I).

Семядоли и первые листья формируют первичную розетку, присущую для ювенильных и имматурных особей. У *L. glaberrimum* первичную розетку образуют округлые семядоли и две пары пальчаторассеченных черешковых листьев (рис. 1, II). У *S. exilis* аналогичную розетку составляют ромбовидные семядоли, первые пары округлых листьев эллиптической и обратнойцевидной формы, а выше – две пары слаборассеченных листьев (рис. 2, II, III). Растения виргинильного возрастного состояния характеризует появление вторичной розетки листьев, которую отделяет от нижней розетки удлинённое междоузлие (рис. 1, II; 2, III). У *S. exilis* вторичную розетку образуют лировидно рассеченные листья, характерные для зрелых растений, а у *L. glaberrimum* – черешковые листья, подобные первым листьям в нижней розетке.

В результате контактильной деятельности главного корня, который обычно не достигает глубины более 5 см и развивается в субгоризонтальной плоскости, первичная розетка с удлинённым междоузлем втягивается в глубину щебня. При этом вторичная розетка оказывается на уровне поверхности осыпи (рис. 1, III; 2, IV). В этот же момент на главной оси формируется удлинённое междоузлие, выше которого образуется третья – терминальная – розетка листьев. В отличие от предшествующих листьев, листья в третьей розетке не имеют черешков.

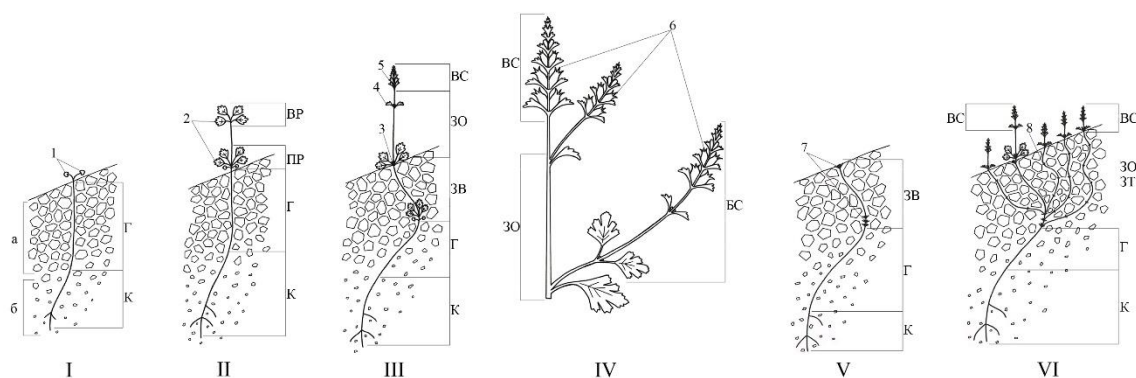


Рис. 1. Онтоморфогенез *Lamium glaberrimum*

I – проросток; II – растение виргинильного возрастного состояния; III – генеративная особь первого сезона жизненного цикла, зонально-функциональная структура растения; IV – синфлоресценция; V – габитус растения в период зимовки; VI – генеративная особь второго сезона жизненного цикла. К – корень, Г – гипокотиль; ВС – верхушечное соцветие; БС – боковое соцветие; ЗО – зона обогащения; ЗВ – зона возобновления; ЗТ – зона торможения. 1 – семядоли; 2 – листья; 3 – верхушечная почка; 4 – кроющие листья соцветия; 5 – бутоны; 6 – цветки; 7 – почки; 8 – чешуйчатые листья; ПР – первичная розетка; ВР – вторичная розетка.

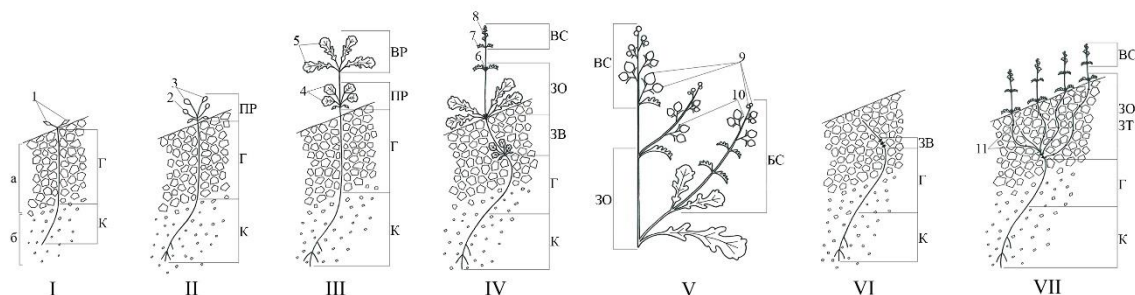


Рис. 2. Онтоморфогенез *Scrophularia exilis*

I – проросток; II – ювенильное растение; III – растение виргинильного возрастного состояния; IV – генеративная особь первого сезона жизненного цикла, зонально-функциональная структура растения; V – синфлоресценция; VI – габитус растения в период зимовки; VII – генеративная особь второго сезона жизненного цикла. К – корень, Г – гипокотиль; ВС – верхушечное соцветие; БС – боковое соцветие; ЗО – зона обогащения; ЗВ – зона возобновления; ЗТ – зона торможения. 1 – семядоли; 2 – первая пара округлых листьев; 3 – вторая пара округлых листьев; 4 – слабо рассеченные листья; 5 – рассеченные листья зрелых растений; 6 – сидячие листья; 7 – кроющие листья соцветия; 8 – бутоны; 9 – цветки; 10 – брактей; 11 – чешуйчатые листья; ПР – первичная розетка; ВР – вторичная розетка.

Появление третьей розетки листьев синхронизировано с переходом растений в генеративное состояние – заложением генеративных зачатков верхушечного соцветия. Верхушечное соцветие главной оси побега *L. glaberrimum* определяется как мутовчатый колос (Федоров и Артюшенко, 1979). Мутовка цветков при паре супротивных сидячих листьях является простейшим элементом данного соцветия (рис. 1, IV). Верхушечное соцветие *Scrophularia exilis* представляет собой двойную закрытую кисть (диботрий) (Федоров и Артюшенко, 1979). Элементы этой кисти – диады – состоят из верхушечного и бокового цветков (рис. 2, V).

В пазухах нижерасположенных сидячих листьев закладываются и раскрываются почки, дающие начало боковым ответвлениям, повторяющим строение верхушечного соцветия и ветвящиеся из пазух сидячих листьев и брактей (рис. 1, IV; 2, V). В результате главный побег растений этих видов дифференцируется на плотное верхушечное соцветие (BC) и растянутую зону обогащения (ЗО) (рис. 1, III; 2, IV).

В верхушечных соцветиях степень развития сидячих листьев и бутонов уменьшается в акропетальном направлении: полностью сформированы только нижние элементы, ближе к верхушке размер листовых пластинок уменьшается, а на верхушке расположены недоразвитые листочки с зачатками бутонов (*S. exilis*) или без таковых (*L. glaberrimum*). По мере растяжения междоузлий и цветения элементы соцветия разрезаются в акропетальном порядке. Боковые же частные (парциальные) соцветия (BC), напротив, развиваются в базипетальном порядке (рис. 1, IV; 2, V). Степень ветвления боковых соцветий увеличивается также в базипетальном порядке: лишь первый (верхний) боковой побег повторяет строение верхушечного соцветия. Следующие за ним ответвления ветвятся посредством почек в пазухах брактей (рис. 1, IV; 2, V). Подобный ход цветения у растений указанных видов чрезвычайно растягивает период этого процесса (до двух месяцев и более).

Синхронно с цветением верхушечного соцветия и боковых соцветий главного побега в пазухах черешковых листьев вторичной розетки развиваются почки, в которых закладываются зачаточные структуры, повторяющие строение главного побега, – одноосные побеги с зачатками нижних черешковых, средних и верхних сидячих листьев. Происхождением и строением одноосные побеги отличаются от боковых ответвлений главного побега – это побеги зоны возобновления (ЗВ). У *Lamium glaberrimum* большая часть почек вторичной розетки сохраняется в покое, а у *Scrophularia exilis* все одноосные побеги в зоне вторичной розетки реализуются уже в первый сезон жизненного цикла.

После наступления устойчивых заморозков генеративное развитие цветущих и плодоносящих растений с бутонами, цветками и плодами прекращается. Накануне зимовки все надземные органы растений отмирают. Сохраняются и зимуют только приземно-подземно (*L. glaberrimum*) и подземно (*S. exilis*) расположенные части растений (рис. 1, V; 2, VI). Соответственно, зона возобновления у зимующих растений состоит из тех их частей, где имеются аксиллярные почки: в зоне первичной розетки (*S. exilis*) и в зоне вторичной и первичной розеток (*L. glaberrimum*) (рис. 1, V; 2, VI).

Весной, по мере повышения среднесуточной температуры воздуха, начинается рост одноосных побегов весенней генерации из перезимовавших аксиллярных почек. Эти побеги имеют удлиненный до 30 см участок с чешуйчатыми листьями, почки в пазухах которых, как правило, недоразвиты, и верхний участок, который достигает поверхности и возвышается над ней (зоны верхушечного соцветия и обогащения) (рис. 1, VI; 2, VII). Таким образом, у одноосных побегов весенней генерации зона обогащения частично или полностью преобразуется в зону торможения (ЗТ). По этой причине генеративная фаза второго сезона сравнительно кратковременна и завершает жизненный цикл развития растений указанных видов.

## ВЫВОДЫ

1. Определенное сходство в развитии и структуре *Lamium glaberrimum* и *Scrophularia exilis* свидетельствует об эколого-генетической близости этих двух видов.

2. Комплекс признаков облигатных гляреофитов полностью соответствует их развитию в условиях среды коллювиальных чехлов с погребенным под щебнем увлажненным мелкоземом.

3. Ключевыми признаками изученных облигатных гляреофитов являются краткий жизненный цикл, семенное возобновление, наличие удлиняющихся органов, зимовка органов возобновления в толще щебня.

4. Облигатные гляреофиты никак не изменяют среду своего существования и являются автохтонами осыпных склонов.

### Список литературы

- Арустамова Д. М. О понятии «нагорные ксерофиты» и объеме типа нагорно-ксерофитной растительности // Вестник Московского университета. География. – 1973. – № 3. – С. 57–62.
- Борисова И. В., Попова Т. А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Ботанический журнал – 1990. – Т. 75, № 10. – С. 1420–1426.
- Голубев В. Н. Эколого-биологические особенности растений и растительных сообществ крымской яйлы // Биоэкология растений и фитоценозов Крыма: Труды Никитского ботанического сада. – 1978. – Т. 74. – С. 5–70.
- Голубев В. Н. Первичное зарастание и восстановительная сукцессия растительности на Никитской яйле в условиях заповедности // Труды Никитского ботанического сада. – 1982. – Т. 86. – С. 7–26.
- Голубев В. Н. Подвижный петрофитон в высокогорьях Крыма // Труды Никитского ботанического сада. – 1992. – Вып. 74. – С. 5–9.
- Гречушкина Н. А. Петрофитная растительность и ее классификация // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2011. – Т. 20, № 1. – С. 14–31.
- Джураев А. Д. Растительность первичных осыпей высокогорий Гиссарского хребта и ее роль в их закреплении // Проблемы ботаники: Растительный мир высокогорий и его освоение. – 1974. – Т. 12. – С. 142–144.
- Джураев А. Д. Биолого-экологические группы и жизненные формы растительности первичных осыпей Гиссарского хребта // Вопросы интродукции и биологии растений. – 1975. – С. 38–50.
- Ковалева О. А. К классификации петрофитов флоры Российского Кавказа // Биоразнообразие, биоресурсы, биотехнологии и здоровье населения Северо-Кавказского региона. Материалы 57-й научно-методической конференции «Университетская наука региону». – Ставрополь, 2012. – С. 159–164.
- Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы. Издание второе, исправленное / [отв. ред. А. В. Ена, А. В. Фатерыга]. – Симферополь, 2016. – 480 с.
- Стешенко А. П. О сезонном ритме развития и морфологии растений каменистых осыпей высокогорий Памира // Проблемы ботаники: Растительный мир высокогорий и его освоение. – 1974. – Т. 12. – С. 213–219.
- Рыфф Л. Э. Редкие растения осыпей Крыма // Труды Никитского ботанического сада. – 2001. – Т. 120. – С. 58–63.
- Рыфф Л. Э. *Sobolewskio sibiricae* – *Heraclietum* (*Thlaspietea rotundifolii*) – новая ассоциация растительности приайлинских осыпей Горного Крыма // Бюллетень Никитского ботанического сада. – 2007. – Вып. 94. – С. 9–13.
- Федоров Ал. А., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветия. – Л.: Наука, 1979. – 296 с.
- Шхагапсоев С. Х. Растительность и процессы зарастания осыпей альпийского пояса в Кабардино-Балкарии // Известия Северо-Кавказского научного центра высшей школы. Естественные науки. – 1988. – № 2. – С. 5–9.
- Fateryga A. V., Ryff L. E., Nikiforov A. R., Svirin S. A. Rediscovery of the endemic *Scrophularia exilis* (Scrophulariaceae) in the Crimean Mountains and comments on its taxonomic status // Willdenowia. – 2013. – Vol. 43, N 2. – P. 251–256.

**Nikiforov A. R., Korzhenevsky V. V., Nikiforov A. A. Biological and ecological features of the obligate glyareophytes on the upper zone rock scree in Mountain Crimea // Ekosistemy. 2018. Iss. 15 (45). P. 67–71.**

Differentiation of petrophytes into the elements of obligate and facultative nature is determined by their genetic heterogeneity. This is also the reason for the differentiation of obligate petrophytes into ecological groups, one of which is "scree plants" - glareophytes. Glareophytes are described as vegetative mobile, drought-resistant perennial plants with well-developed main and lateral roots, rhizomes, storing organs, creeping adventitious roots and shoots, elongated peduncles. Such concept of glareophytes bioecological features is due to the assumption that these plants are able to reduce the mobility of colluvium. The real obligate glareophytes of the Mountain Crimea are plants with short taproot and they do not change their natural habitat. The analysis of ontomorphogenesis, seasonal development and structural features of the obligate glareophytes of the Mountain Crimea was carried out. The studies of obligate glareophytes as an original group of species has been performed for the first time.

*Key words:* petrophyte, glareophyte, talus, Mountain Crimea, morphological structure.

Поступила в редакцию 25.05.18