

УДК 581.522.5:551.435.64(477.75)

## БИОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ РАСТЕНИЙ КАМЕНИСТЫХ ОСЫПЕЙ ГОРНОГО КРЫМА

*Рыфф Л.Э.*

### ВВЕДЕНИЕ

Каменистые осыпи – это высокоспециализированные экосистемы, характеризующиеся высоким уровнем связи между абиотическими и биотическими компонентами, что позволяет использовать их в качестве эталонных при изучении моделей организации экосистем. Экстремальность условий, складывающихся на осыпях, обуславливает своеобразие их растительного покрова и позволяет говорить о так называемом “феномене осыпей”.

Осыпи сильно варьируют по степени подвижности, гранулометрическому составу, типу горной породы, из которой они сложены, мощности слоя коллювия и другим параметрам. В Крыму осыпной процесс проявляется в горах и на побережье: на обрывах хребтов и массивов, склонах долин, оврагов и карстовых воронок, на стенках срыва оползней, активных клифах, уступах карьеров и откосах дорог, сложенных податливыми, среднестойкими и стойкими породами [10].

Основными ограничивающими факторами для поселения растений являются подвижность субстрата, отсутствие почвенного покрова и глубокое расположение мелкозема, большие колебания температурных показателей в суточном и годовом циклах. В то же время на осыпях складывается более благоприятный по сравнению с соседними склонами водный режим, который даже в условиях аридного климата делает возможным произрастание как типичных ксерофитов, так и мезофитов.

Осыпи как изначально свободные от растительности субстраты создают простор для поселения видов, не выдерживающих конкуренции на более выгодных местообитаниях. С другой стороны, жесткие условия существования приводят к экотопическому отбору, который могут выдержать лишь немногие жизненные формы. В результате на осыпях сложились высокоспециализированные сообщества видов, генотипически и фенотипически приспособленных к обитанию в данных условиях среды и обладающих особыми жизненными стратегиями. Они получили название гляреофиты.

Экологические и биоморфологические приспособления растений к подвижному щебнисто-каменистому субстрату и периодическому засыпанию надземных побегов изучались в различных горных регионах и описаны в многочисленных публикациях [1, 9, 12, 13-16]. В Крыму большое внимание этому вопросу уделил В.Н.Голубев [2, 3, 5-7]. На основании представлений о том, что в результате экотопического отбора каждый вид занял на осыпях свою экологическую нишу, неоднократно предпринимались попытки подразделить гляреофиты на биоэкологические группы в зависимости от формы роста и характера воздействия на осыпную среду

[9, 11, 15, 16]. Данная работа представляет собой, очевидно, первую попытку такого рода на крымском материале, целью которой является доказательство, с одной стороны общности адаптационных механизмов для существования на осыпях у растений из различных регионов, а с другой – наличия определенной биолого-экологической структуры и упорядоченности в растительном покрове осыпных экосистем. Это важно в связи с тем, что фитоценозы осыпей являются одними из самых редких и уникальных в растительности Крымского полуострова, включают в свой составы большое число эндемиков (в том числе реликтовых) и раритетов, поэтому требуют всестороннего изучения и охраны.

## ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектом исследований является флора каменистых осыпей Горного Крыма, в составе которой отмечено 325 видов высших сосудистых растений, относящихся к 199 родам и 50 семействам. Однако значительную их часть составляют случайные для данных местообитаний растения. В этой статье мы рассматриваем лишь виды, неоднократно зарегистрированные нами в соответствующих экотопах и выработавшие специальные морфологические адаптации к жизни на осыпях.

Фактический материал в виде флористических списков, геоботанических описаний и гербарных образцов собирался с 1995 по 2003 гг. по стандартной методике [8] во всех высотных поясах и ботанико-географических районах Горного Крыма на осыпях, сложенных обломками разных горных пород, а именно: верхнеюрских, меловых и эоценовых известняков, магматических (интрузивных и эффузивных) и пирокластических пород, глинистых сланцев таврической серии и средней юры, верхнеюрских конгломератов, роговиков. Для уточнения биоморфологических особенностей растений использовались данные «Биологической флоры Крыма» [4] и материалы гербария Никитского ботанического сада – Национального научного центра (YALT).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате анализа флористического состава растительности каменистых осыпей, биоморфологических адаптаций растений к жизни в осыпной среде и на основании разработанных ранее для других регионов классификационных схем мы предлагаем выделить следующие биоэкологические группы гляреофитов Горного Крыма.

А. Растения с преобладанием плагиотропных побегов.

I. Растения, “путешествующие” в теле осыпи:

- 1) вегетативно-подвижные;
- 2) “прячущиеся” между камнями.

II. Растения, стелющиеся по осыпи (осыпепокровные).

III. Растения, образующие куртины (латки).

V. Растения с преобладанием ортотропных побегов.

IV. Растения, пронзающие тело осыпи.

V. Якорные и шлотинные:

- 1) якорные;

2) плотинные.

VI. Задернители.

VII. Минигляреофиты.

Дадим более подробную характеристику каждой группы.

**Растения, “путешествующие” в теле осыпи** – это растения, которые образуют плагиотропные побеги, распространяющиеся в толще коллювия, так что генеративные органы этих растений оказываются существенно удаленными от места их укоренения. При этом в большинстве случаев плагиотропные побеги разрастаются вверх по склону или вдоль склона, чтобы уменьшить возникающее в их тканях напряжение на разрыв, связанное с перемещением коллювия сверху вниз. Подобное явление наблюдается и в направлении роста корневых систем, что давно было подмечено исследователями [1].

**Вегетативно-подвижные** – растения, образующие два типа побегов: более или менее длинные плагиотропные – достаточно прочные, с хорошо развитой механической тканью, шнуровидные (столонovidные), с очень удлинненными междоузлиями, этиолированные или одревесневающие (у полукустарничков), которые являются органами вегетативного расселения, и ортотропные, которые развиваются единично или группами из придаточных почек на плагиотропных побегах в местах их выхода на дневную поверхность и несут нормально развитые листья и генеративные органы. К этой подгруппе относятся *Lamium glaberrimum* (C.Koch) Taliev, *Rumex scutatus* L., *Scutellaria orientalis* L., *Viola oreades* Bieb. Они являются облигатными гляреофитами и произрастают на глыбовых и щебнисто-глыбовых осыпях верхнего горного пояса. Растения этой подгруппы легко переносят засыпание обломками породы и механические повреждения, реагируя на это быстрым формированием новых плагиотропных и ортотропных побегов.

**“Прячущиеся” между камнями** – лиановидные, как правило, однолетние растения с однотипными слабыми, вьющимися или ползучими, большей частью зелеными побегами, удлинненные междоузлия которых располагаются среди обломков коллювия, а немногочисленные разреженные узлы с листьями и генеративными органами вынесены к свету. К этой подгруппе относятся *Galium aparine* L., *Lathyrus saxatilis* (Vent) Vis., *L. setifolius* L., *Pisum elatius* Bieb., *Theligonum cynocrambe* L., *Veronica cymbalaria* Bod., *Veronica hederifolia* L., *Vicia anatolica* Turrill, *V. cordata* Wulf. ex Hoppe, *V. dasycarpa* Ten., *V. grandiflora* Scop., *V. hirsuta* (L.) S.F.Gray, *V. hybrida* L., *V. pilosa* Bieb. Эти виды занимают аналогичную предыдущей подгруппе экологическую нишу, но распространены они в условиях более теплого и сухого климата нижнего горного пояса. Большинство представителей этой подгруппы являются факультативными гляреофитами, т.е. могут расти и в других местообитаниях.

**Растения, стелющиеся по поверхности осыпи (осыпепокровные)** – кустарники или многолетние травы простратной формы с мощной корневой системой, у которых лишь нижняя, относительно небольшая часть стебля (у кустарников, как правило, одревесневшая), проходит через тело осыпи, а основная масса побегов располагается почти горизонтально на поверхности коллювия, способствуя стабилизации его верхнего, наиболее подвижного слоя. В Горном Крыму к данной группе относятся следующие виды: *Capparis herbacea* Willd.,

## БИОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ РАСТЕНИЙ КАМЕНИСТЫХ ОСЫПЕЙ ГОРНОГО КРЫМА

не относятся следующие виды: *Capparis herbacea* Willd., *Clematis vitalba* L., *Convolvulus arvensis* L., *C. scammonia* L., *Cotinus coggygria* Scop., *Cynanchum acutum* L., *Hedera helix* L., *Rubus caesius* L., *Rubus paratauricus* Juz., *R. tauricus* Schlecht. ex Juz., *Vitis sylvestris* C.C.Gmel., *V. vinifera* L.

**Растения, образующие куртины (латки)** – многолетние травы и полукустарнички, образующие многочисленные тонкие побеги (без удлинённых междоузлий), которые вначале стелются по субстрату под слоем коллювия, а при наличии “окна” изменяют направление роста и поднимаются вертикально вверх к свету. К этой группе можно отнести *Asperula supina* Bieb., *Cruciata taurica* (Pall. ex Willd.) Soo, *Teucrium chamaedrys* L., *T. jaiiae* Juz., *T. polium* L., *Veronica multifida* L., *V. taurica* Willd. Растут на щебнистых участках осыпей, где мощность и подвижность коллювиального слоя невелика. Являются петрофитами широкого экологического диапазона.

**Растения, пронзающие тело осыпи** – обычно геофиты, луковицы, клубни и корневища которых располагаются в слое мелкозема на ложе осыпи, являясь не только запасными органами и органами вегетативного размножения, но и своеобразным якорем, удерживающим растение на одном месте в условиях перемещающегося субстрата, а ортотропный генеративный побег, попетляв немного между обломками, за относительно короткое время пробивается сквозь слой коллювия, вынося соцветие гораздо выше поверхности осыпи. Основные представители этой группы на осыпях Горного Крыма это *Allium erubescens* C.Koch, *A. paniculatum* L., *A. rupestre* Stev., *A. saxatile* Bieb., *A. sphaerocephalon* L., *Asparagus verticillatus* L., *Bunium ferulaceum* Smith, *Bupleurum exaltatum* Bieb., *B. woronowii* Manden., *Eremurus tauricus* Stev., *Asphodeline lutea* (L.) Reichenb., *Asphodeline taurica* (Pall. ex Bieb.) Kunth, *Gladiolus imbricatus* L., *Muscari neglectum* Guss., *Scilla autumnalis* L., *Sobolewskia sibirica* (Willd.) P.W.Ball, *Tulipa monticola* E. Wulf, *Tulipa sylvestris* L., *Scorzonera hispanica* L., *Linaria pontica* Kuprian. Очевидно, что преобладают однодольные из сем. *Alliaceae* и *Liliaceae*. Несколько особняком располагается в этой совокупности *Sobolewskia sibirica* – однолетник из сем. *Brassicaceae*, имеющий сходные адаптационные механизмы, в частности, удлинённое нижнее междоузлие, способное извиваться между камнями, длинные и тонкие черешки нижних листьев, и занимающий промежуточное положение между видами этой группы и минигляреофитами.

**Якорные и плотинные** – крупные растения с мощной стержневой корневой системой и прочными побегами, способными выдержать механическое воздействие обломков. Их появление на осыпях обычно приводит к снижению скорости движения обломков и постепенной стабилизации.

**Якорные** – деревья, травянистые двулетники и многолетники обычно с одним мощным ортотропным побегом и глубоко идущим стержневым корнем, выполняющим функцию якоря. Видовой состав этой подгруппы достаточно обширен и наряду с типичными петрофитами включает и ряд эвритофитных видов: *Tilia begoniifolia* Stev., *Sorbus aucuparia* L., *S. domestica* L., *S. graeca* (Spach) Lodd. ex Schauer, *S. taurica* Zinserl., *Padellus mahaleb* (L.) Vass., *Celtis glabrata* Stev. ex Planch., *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle, *Heracleum ligusticifolium* Bieb., *H. stevenii*

*Manden.*, *Laserpitium hispidum* Bieb., *Seseli dichotomum* Pall. ex Bieb., *S. gummiferum* Pall. ex Smith, *S. lehmannii* Degen, *Verbascum pyramidatum* Bieb., *Astrodaucus littoralis* (Bieb.) Drude, *A. orientalis* (L.) Drude, *Ferulago galbanifera* (Mill.) Koch, *Steptorhamphus tuberosus* (Jacq.) Grossh., *Brassica sylvestris* (L.) Mill., *Isatis littoralis* Stev. ex DC. На щебнисто-дресвяных осыпях берегового клифа аналогичную экологическую роль играет однолетник *Rapistrum rugosum* (L.) All.

**Плотинные** - кустарники, полукустарники, полукустарнички и каудексовые травянистые поликарпики, образующие мощную корневую систему и более или менее многочисленные, достаточно высокие ортотропные побеги, собранные в компактную группу, которая является препятствием для движения обломочной массы. Также достаточно многочисленная и разнородная группа, в состав которой нами включены следующие виды: *Amelanchier ovalis* Medik., *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt., *Spiraea hypericifolia* L., *Berberis vulgaris* L., *Ligustrum vulgare* L., *Prunus spinosa* L., *Rosa canina* L., *R. tshatyrdagi* Chrshan., *Rhus coriaria* L., *Colutea cilicica* Boiss. et Bal., *Coronilla emeroides* Boiss. et Sprun., *Spartium junceum* L., *Jasminum fruticans* L., *Oberna cserei* (Baumg.) Ikonn., *Ptilostemon echinocephalus* (Willd.) Greuter, *Senecio bicolor* (Willd.) Tod., *Cephalaria coriacea* (Willd.) Steud., *Coronilla varia* L., *Melilotus neapolitanus* Ten., *M. tauricus* (Bieb.) Ser., *Glaucium flavum* Crantz, *Galium album* Mill., *Antirrhinum majus* L., *Scrophularia bicolor* Smith, *Scrophularia goldeana* Juz., *Centaurea sterilis* Stev.

**Задернители** – в основном, рыхлокустовые и корневищно-рыхлокустовые злаки с многочисленными тонкими корневищами, располагающимися в слое мелкозема на ложе осыпи, и большим числом ортотропных побегов, располагающихся между камнями одиночно или небольшими рыхлыми дерновинками. На осыпях Горного Крыма это такие виды, как *Elytrigia scythica* (Nevski) Nevski, *E. strigosa* (Bieb.) Nevski, *Bromopsis cappadocica* (Boiss. et Bal.) Holub, *B. riparia* (Rehm.) Holub, *Melica monticola* Prokud., *Poa sterilis* Bieb., *Galium biebersteinii* Ehrend., *Elytrigia elongata* (Host) Nevski, *E. nodosa* (Nevski) Nevski, *Achnatherum bromoides* (L.) Beauv., *Cleistogenes serotina* (L.) Keng, *Melica taurica* C. Koch, *Piptatherum holciforme* (Bieb.) Roem. et Schult., *Ephedra distachya* L., Развиваются на стабилизирующихся осыпях по направлению с краев к центру. Их появление индицирует стадию начала превращения осыпи в каменистый склон.

**Минигляреофиты** – однолетние растения, обладающие рядом биоморфологических адаптаций к жизни на осыпях (удлинение нижних междоузлий и черешков нижних листьев, рассеченность листовой пластинки и т.д.), но из-за своих незначительных размеров способные существовать только на маломощных однослойных осыпях-пятнах или на щебнисто-дресвяных участках более крупных осыпей. В эту группу нами включены такие виды, как *Orlaya daucoides* (L.) Greuter, *Scandix australis* L., *S. pecten-veneris* L., *S. stellata* Banks et Soland., *Cardamine graeca* L., *Geranium lucidum* L., *G. purpureum* Vill., *Papaver rhoeas* L., *P. dubium* L., *Lolium loliaceum* (Bory et Chaub.) Hand.-Mazz., *Nigella damascena* L., *Centranthus calcitrapa* (L.) Duf., *Valerianella falconida* N. Schved., *Lens ervoides* (Brign.) Grande, *Lathyrus sphaericus* Retz., *Vicia ervilia* (L.) Willd.

Целый ряд типичных обитателей каменистых осыпей Горного Крыма, в том числе и облигатных гляреофитов, не вписывается ни в одну из вышеуказанных групп. Так, в отдельную подгруппу можно выделить *Lagoseris callicephala* Juz., *L. purpurea* (Willd.) Boiss., *Scariola viminea* (L.) F.W. Schmidt, *Chondrilla juncea* L., *Scorzonera crispa* Bieb. – растения, образующие розетки, из которых в дальнейшем

## БИОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ РАСТЕНИЙ КАМЕНИСТЫХ ОСЫПЕЙ ГОРНОГО КРЫМА

развивается облиственный или безлиственный цветоносный побег. В результате формирования каудексоподобной структуры с удлинненными, но достаточно толстыми и прочными побегами, размещающимися в теле осыпи, а также свойственной некоторым из этих видов корнеотпрысковости, одна зрелая особь может формировать несколько розеток, более или менее удаленных друг от друга. Таким образом, эти виды по своим биоморфологическим характеристикам занимают промежуточное положение между видами подгрупп I(1) и IV(2).

*Asperula taurica* Pacz., являясь облигатным гляреофитом, обладает способностью формировать длинные тонкие побеги, далеко распространяющиеся от места укоренения, но при этом в местах выхода на поверхность образует куртинки, то есть сочетает биоморфологические особенности как видов подгруппы I(1), так и группы III.

*Iberis taurica* DC. – облигатный гляреофит, образует розетку и несмотря на небольшие размеры выполняет роль плотинного растения на щебнистых осыпях нижнего и среднего горного пояса, занимая нишу между видами V(2) и VII групп.

*Cynodon dactylon* (L.) Pers. занимает экологическую нишу между видами групп I(1) и VI, образуя корневища в ложе осыпи и длинные этиолированные столонообразные побеги в толще коллювия. Произрастает преимущественно на древесно-щебнистых сланцевых осыпях нижнего пояса.

*Scutellaria albida* L. и *Amygdalus nana* L. образуют в мелкоземистом или теле осыпи достаточно длинные корневища, от которых отходят единичные прочные ортотропные побеги, что сближает их как с якорными и плотинными видами (V), так и с растениями-задержателями (VI).

Каждая биоэкологическая группа может существовать на осыпях лишь на ограниченном участке сукцессионного тренда и является индикатором определенной стадии зарастания осыпей. С другой стороны одновременно на одной и той же осыпи встречаются представители нескольких групп, что свидетельствует о разнообразии условий, складывающихся в данных местообитаниях и способствующих формированию различных экологических ниш.

Еще одним важным моментом является воздействие самих растений на осыпную среду и постепенное ее преобразование. Однако несмотря на частое априорное упоминание в литературе, ход и все составляющие этого процесса фактически пока слабо изучены и требуют серьезных многолетних наблюдений и экспериментальных исследований.

### ВЫВОДЫ

Таким образом, в результате проведенных исследований установлено следующее.

1. Основными биоморфологическими адаптациями к жизни на осыпях являются: способность формировать длинные плагиотропные побеги или корневища, мощная корневая и побеговая система, удлинение нижних междоузлий и черешков нижних листьев, способность к быстрому отрастанию после засыпания и механического повреждения, увеличение поверхности листовой пластинки за счет ее рассеченности и др.

2. В зависимости от характера биоморфологических приспособлений к жизни на осыпях гляреофиты Горного Крыма могут быть распределены в несколько биоэкологических групп.

3. Наличие определенных биоэкологических групп, растений с промежуточными признаками, а также различия между видами в пределах каждой группы свидетельствуют об активности процесса дифференциации ниш в экосистеме каменистых осыпей.

В данной работе мы рассмотрели лишь биоморфологические особенности гляреофитов. Для правильного понимания характера организации и функционирования осыпных экосистем необходимо изучение и других адаптационных механизмов растительного покрова: фенологии, антропоэкологических особенностей, способов распространения плодов и семян, вегетативного размножения растений, их внутривидовых и филогенетических взаимосвязей, типов жизненных стратегий в целом, степени воздействия на абиотическую среду и т.д. Выяснение этих вопросов позволит предложить рациональную систему охраны как данных уникальных экосистем в целом, так и их отдельных раритетных компонентов.

#### Список литературы

1. Баранов П.А. К познанию растительности горных каменистых осыпей // Бюл. Средне-Азиат. ун-та. - 1925. - Вып. 9. - С. 1-17.
2. Голубев В.Н. К биоэкологии фиалки скальной (*Viola oreades* Bieb.) в Крыму // Бюл. Никит. ботан. сада. - 1989. - Вып. 68. - С. 5-9.
3. Голубев В.Н. Подвижный петрофитон в высокогорьях Крыма // Бюл. Никит. ботан. сада. - 1992. - Вып. 74. - С. 5-9.
4. Голубев В.Н. Биологическая флора Крыма. - 2-е изд. - Ялта: ГНБС, 1996. - 86 с.
5. Голубев В.Н. Эколого-фитоценологические особенности крымского петрофитона // Бюл. Никит. ботан. сада. - 1996. - Вып. 75. - С. 5-10.
6. Голубев В.Н. Подвижный петрофитон нижнего пояса южного бережья Крыма // Бюл. Никит. ботан. сада. - 2003. - Вып. 87. - С. 5-7.
7. Голубев В.Н., Голубева И.В. Среднегорный подвижный петрофитон на южном макросклоне Главной гряды Крымских гор // Бюл. Никит. ботан. сада. - 1992. - Вып. 74. - С. 9-16.
8. Голубев В.Н., Корженевский В.В. Методические рекомендации по геоботаническому изучению и классификации растительности Крыма. - Ялта: ГНБС, 1985. - 38 с.
9. Джураев А.Д. Биолого-экологические группы и жизненные формы растительности первичных осыпей Гиссарского хребта // Вопросы интродукции и биологии растений. - Душанбе, 1975. - С. 38-50.
10. Корженевский В.В., Клюкин А.А. Биоиндикация современных процессов рельефообразования: Учеб. пособие. - Ялта: ЯИМ, 2000. - 128 с.
11. Магакян А.К. Этапы развития высокогорных лугов Закавказья. - Ереван, 1947. - 199 с.
12. Поплавская Г.И. Экология растений. - М.: Сов. наука, 1948. - 296 с.
13. Штещенко А.П. О сезонном ритме развития и морфологии растений каменистых осыпей высокогорий Памира // Проблемы ботаники. - Т. 12: Растительный мир высокогорий и его освоение. - Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1974. - С. 213-219.
14. Шагапсов С.Х. Растительность и процессы зарастания осыпей альпийского пояса в Кабардино-Балкарии // Изв. Сев.-Кавк. науч. центра высш. шк. Естеств. науки. - 1988. - № 2. - С. 5-9.
15. Ellenberg H. Vegetation ecology of Central Europe. - 4-d ed. - Cambridge: University Press, 1986. - 732 p.
16. Kosiński M. Roslinność piargów wysokogórskich: ekologia i zróżnicowanie // Wiad. Bot. - 1994. - Vol. 38, № 3-4. - S. 45-52.