

УДК 582. 681.2:581.5:581.43

БИОЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ПРИРОДА *VIOLA OREADES* (VIOLACEAE) И ПОДВИЖНЫЙ ПЕТРОФИТОН

А.Р. НИКИФОРОВ

Никитский ботанический сад, г. Ялта, Республика Крым, РФ

Исследованы эколого-биологические признаки растений *Viola oreades*. По биоэкологической природе *V. oreades* относится к мезофитам–микротермам с корневищем подземного происхождения. Этот вид индуцирует прохладные, влажные, слабо задернованные условия местообитаний. Термин «подвижный петрофитон», которым обычно обозначают растительность осыпей, не отражает специфику гляреофитона. Эту специфику определяют три различные по происхождению биоэкологические группы растений: факультативные и облигатные петрофиты, адаптированные к произрастанию на щебнистой почве, факультативные гляреофиты–петрофиты с широким приспособительным потенциалом и облигатные гляреофиты, для которых чехлы щебня являются единственной средой существования.

Ключевые слова: *подвижный петрофитон, Viola oreades, осыпь, коллювий*

Введение

Подвижный петрофитон, по В.Н. Голубеву, представляет собой особый тип петрофитона: «...растения и сообщества действующих осыпей...несут в своей структуре и биологии своеобразные динамические особенности, позволяющие...весь комплекс подвижного каменистого субстрата с населяющим его растительным миром назвать подвижным петрофитоном» [3:С. 6]. Подразумевается, что растения здесь адаптированы к засыпанию надземных органов обломками горной породы, а также способны укореняться в специфическом субстрате – мелкозем, который погребен в слое щебня [2, 3]. Приспособительную структуру, «общую для растений, произрастающих в условиях подвижного каменисто-щебенчатого субстрата», В.Н. Голубев выявил у *Viola oreades* Vieb. (фиалки скальной) [2, 3].

Тем не менее, приспособительные признаки, адаптирующие растения к засыпанию какой-либо дробной горной породой или любым другим рыхлым субстратом, еще не указывают на их петрофитную и, тем более, гляреофитную природу. Такие приспособления имеются у псаммофитов и, очевидно, у видов подобного биоэкологического генезиса. Цель работы – выяснение биоэкологических особенностей растений, представленных как модельные виды каменисто-щебнистых осыпей, и соответствия термина «подвижный петрофитон» в отношении гляреофитона.

Объекты и методы исследования

Объект исследования – биологические признаки растений *V. oreades* и других корневищных растений, приспособления гляреофитов к условиям осыпей. Биоморфологические признаки растений, их экологическую приуроченность устанавливали по литературным данным и собственным наблюдениям. Исследования проводили в 2011 – 2013 гг. Определение «текущего щебня», как экологической среды, установили через анализ геоморфологических процессов и адекватных им терминов.

Результаты и обсуждение

По В.Н. Голубеву, типичным примером «подвижного петрофитона» в Горном Крыму является сообщество у северо-восточного борта скалы Шаган-Кая у бровки Гурзуфской яйлы (примерно 1400 м н.у.м): щетинистопырейно-лигустиколистноборщевиково-скальнофиалковая ассоциация (*Elytrigia strigosa* + *Heracleum ligusticifolium* – *Viola oreades*) [3]. Ранее В.Н. Голубев выяснил, что структурную основу корневища растений *V. oreades* составляет паренхиматозный стержневой корень с боковыми корнями. Начальное звено корневища располагается в слое «неподвижного щебня», а от него к поверхности отходят ветвящиеся длинные укореняющиеся оси. Они покрыты корой, а внутри имеют склеренхимные тяжи, что повышает их механические свойства [2]. Побеги корневища выходят к поверхности, где развиваются розетки листьев и цветоносы [2, 3]. «Со всей убедительностью выступает приспособительный характер описанной структуры к условиям «текучего», подвижного щебенчато-каменистого субстрата» [2:С. 8]. «Описанные черты биоморфоструктуры растений подвижного петрофитона в той или иной степени выражены у всех видов, укореняющихся в слое гумусированного мелкозема и перекрытых сверху щебнистой осыпью. Только такие приспособительные особенности способствуют выживанию и закреплению растений на вначале безжизненной голой осыпи» [3:С. 8].

Известно, что корневищные растения различают по двум основным генетическим типам корневищ. Корневища, оси которых начинают развитие как надземные побеги (в фотофильной фазе), определяют как эпигеогенные ризомы – «погружающиеся корневища» [6]. У таких растений старые части надземных побегов с почками возобновления втягиваются в почву или же засыпаются субстратом, приобретая при этом функцию корневища. Корневищные оси в этом случае не являются специализированными подземными структурами, так как дают побеги не только с чешуевидными, но и с ассимилирующими листьями. Второй тип корневищ формируется иначе. Это изначально специализированная подземная структура с осями подземного происхождения и с чешуевидными листьями. Лишь в завершающей фазе развития, когда верхушка оси выходит на поверхность, здесь образуются зеленые листья [6].

Корневищные оси у растений *V. oreades* формируются на второй год жизненного цикла. Судя по рисунку [2], первым звеном корневища является семядольный узел. Кроме этого, подземные оси берут начало из придаточных почек корня. Стержневой корень углубляется в почву, куда втягивается и корневище (по данным В.Н. Голубева, на 1 м) [2]. По мере втягивания корневища в глубину увеличивается длина корневищных осей. В подземной фазе развития это побеги с чешуевидными листьями, почками возобновления и придаточными корнями. Они выводят на поверхность почки, из которых в начале лета развиваются надземные побеги [2]. Их циклический прирост (годовой побег) формируется с начала июня по конец августа. Генеративные зачатки в пазушной почке образуются летом. Растение зимует с зелеными листьями, зачаточным интеркалярным соцветием, верхушечной почкой. Цветение приурочено к маю и началу июня. После отмирания надземных органов подземная часть оси остается в составе корневища. Развитие подземно-надземной оси *V. oreades* разделено на следующие фазы: подземная почка возобновления, специализированный подземный побег, надземный вегетативно-генеративный побег с безлистной подземной частью, безлистной подземный фрагмент оси. Таким образом, подземное корневище *V. oreades* (гипогеогенный ризом [6]) выполняет функции распространения, возобновления и вегетативного размножения.

Популяции *V. oreades* распространены на высоте не ниже 1200 м н.у.м. на северо-восточных склонах, часто в затенении крон *Pinus sylvestris* L. или же в тени

скал, в карстовых воронках. Здесь склоны даже летом слабо прогреваются и быстро остывают [2]. Такая избирательность экологических условий для развития растений указывает на облигатную микротермную и мезофильную природу *V. oreades*. Растения приурочены к слабо задернованным почвам [2, 3]. Задернованию в местах развития *V. oreades* препятствуют эдафические факторы, в частности, и периодическое засыпание поверхностей субстратом различного происхождения: почвой, ветошью, камнями, щебнем, а также тень. Посредством быстро разрастающегося подземного корневища и плотных надземных куртин растения *V. oreades* активно осваивают такие экотопы.

Отсюда следует, что *V. oreades* вовсе не индуцирует условия «подвижного каменисто-щебенчатого субстрата». Экологическая сопряженность с условиями «подвижного щебня», даже если понимать под этим слой щебня вообще, у этого вида отсутствует. Растения *V. oreades* в карстовой воронке [2] и у северо-восточного подножия скалы [3] действительно засыпаны щебнем. Но здесь оси корневища преодолевают щебень точно так же, как и в других более характерных для экологии вида условиях – слой почвы.

Как виды со схожими с *V. oreades* приспособлениями к «подвижному щебню» В.Н. Голубевым упомянуты злаки: *Elytrigia strigosa* (Bieb.) Nevski, *Poa sterilis* Bieb. [3]. У растений этих видов зона кушения образуется надземно и лишь со временем погружается в почву, преобразуясь в корневище. Эти растения, в принципе, экологически несовместимы с условиями более или менее глубокого чехла обломков горной породы: поверхностный слой, в котором должна развиваться их корневая система и, в дальнейшем, корневище, состоит из сухого щебня, который лишен каких-либо элементов плодородия.

Очевидно, что корневищные растения, выбранные В.Н. Голубевым как модельные биоэкологические типы гляреофитона Горного Крыма, не индуцируют специфическую экологическую среду щебнистой осыпи или же вообще не имеют приспособлений к развитию в условиях более или менее глубокого слоя щебня. Подземное корневище *V. oreades* проявляется как адаптация к погребению и засыпанию любым сыпучим субстратом и также не имеет функции исключительного приспособления к слою щебня.

По В.Н. Голубеву, подвижный петрофитон – это изначально безжизненный «поток щебня», на котором заново поселяются растения, формирующие растительные группировки [3, 4]. Появление на склонах щебня и камней обусловлено денудацией горной породы в различных формах скалистого рельефа и аккумуляцией продуктов разрушения на склонах. С «потоком щебня» в этой связи можно ассоциировать глыбовые обвалы, сели, оползни, камнепады и т.п. Здесь «поток щебня» представляет собой мгновенно обрушившуюся горную породу, которая покрывает поверхность склона, частично или полностью уничтожая коренную растительность [4]. Образовавшаяся обвально-осыпная масса из несортированных обломков начинает оползневое перемещение к подножию склона. При этом в верхней части осыпи остается щебенчатый и дресвяный материал, а крупные глыбы смещаются на периферию конуса. Освоение растениями подобной экологической среды (зарастание, вторичная сукцессия) будет зависеть от многих факторов: высоты горного пояса, размеров отпавших обломков, ориентации и крутизны склона, мощности отложений, глубины погребения почвы, наличия мелкозема, состава окружающей склон растительности.

Этапы восстановительной сукцессии растительности на эродированных щебнистых склонах яйлы В.Н. Голубев выявил через анализ эколого-биологических признаков растений двух биоэкологических типов яйлы: петрофитного и лугово-степного [1]. По В.Н. Голубеву, биологические признаки и приспособления петрофитов обеспечивают им внеконкурентное развитие на скалах и в трещинах, поэтому при

первичном зарастании эродированного щебнистого склона формируются группировки петрофитов с вкраплениями лугово-степных растений. Позже, синхронно с изменением экологических условий, при накоплении мелкозема, задернования, в составе группировок начинают доминировать лугово-степные виды, а роль петрофитов снижается. Конечной стадией зарастания склона является образование здесь сообщества горной луговой степи [1]. Очевидно, что такой же процесс должен проходить на склонах после обвалов, причем подвижность обломков никак на него не влияет: условия для восстановительной сукцессии растительности на любых эродированных склонах остаются неизменными.

В отличие от обвала осыпь, растительность которой обычно приводят как пример «подвижного петрофитона» и почему-то ассоциируют с эродированными склонами [1], формируется постепенно [5]. Образование осыпи обусловлено процессом физического выветривания достаточно объемной денудационной поверхности (высокой и широкой скалы), сноса и постепенного накопления обломков горной породы на прилегающем к поверхности аккумулятивном склоне. Здесь формируется слой отложений коллювий, параметры которого: скорость накопления, глубина, мощность, энергия и др. – зависят от активности денудации скальной поверхности и условий аккумуляции [5]. Разнообразные факторы, которые определяют особенности скопления обломочного материала на склоне (активность выветривания, крутизна поверхности, размер обломков и т.п.), дифференцируют осыпь на элементы микрорельефа: гряды, лотки, конусы, шлейф. Чехлы щебня здесь соседствуют с поверхностями, где слой коллювия маломощен или почти не выражен. В последнем случае почва слабо перекрыта щебнем или выходит на поверхность. Растительность образует здесь оригинальные сочетания разнородных по происхождению растений: петрофитов, лугово-степных, луговых, лесных видов, которые распространены в ближайших к осыпи сообществах зонального типа. Соответственно, эти растения приспособлены к постоянно действующим экологическим факторам конкретного высотного пояса и имеют признаки для произрастания на склонах с каменисто-щебнистой почвой. Кроме этого, в составе группировок всегда имеются виды, популяции которых полностью изолированы на осыпях и отсутствуют в ценозах зональной растительности.

В наибольшей степени экологическую специфику осыпей характеризуют крутые части склонов, перекрытые чехлом щебня. Эту среду воспринимают как весьма динамичную. Тем не менее, накопление щебня на аккумулятивных поверхностях не определяет автоматически свойство его подвижности. Подвижность щебня обусловлена тем, что при его постоянном скоплении угол откоса слоя обломков в какой-то момент начинает превышать угол крутизны склона. Тогда верхний слой щебня теряет равновесие и для смещения обломков достаточно даже слабых внешних воздействий. После мгновенного выравнивания угла откоса щебень возвращается в прежнее относительно устойчивое состояние. Внутри слоя коллювия на некоторой глубине (обычно 10 см) имеется мелкозем – специфический субстрат с элементами плодородия. Мелкозем состоит из глинистых крупниц, минерализовавшихся остатков растений, а иногда и прослоев почвы. Семена некоторых петрофитов, которые обычно произрастают и вне осыпей (факультативные гляреофиты), могут прорасти и укорениться в слое погребенного мелкозема. На поверхность их надземные органы выносит удлиненный гипокотиль, а мощная стержнекорневая система развивается в слое мелкозема. Зона возобновления у таких растений уже в начале онтогенеза и в дальнейшем константно расположена на уровне поверхности щебня. Растения развиваются, пока этот уровень стабилен, но, если он существенно смещается (осыпается, засыпается), растения погибают. В отличие от факультативных

гляреофитов приспособления к различным изменениям уровня поверхности чехла имеют растения другой биоэкологической природы – облигатные гляреофиты.

Итак, гляреофитон Горного Крыма составляют различные по биоэкологическому генезису элементы: факультативные и облигатные петрофиты, адаптированные к произрастанию на щебнистой почве; факультативные гляреофиты – петрофиты с широким приспособительным потенциалом и облигатные гляреофиты, для которых чехлы щебня являются единственной средой существования. Присутствие в составе гляреофитона облигатных гляреофитов, представленных изолированными на осыпях популяциями, свидетельствует об экологической сопряженности этих растений к условиям осыпей.

Выводы

Растения *V. oreades* и другие корневищные виды не индуцируют специфическую экологическую среду подвижного слоя щебня с погребенным под ним мелкоземом.

Термин «подвижный петрофитон» не отражает биоэкологическую специфику растительности осыпей.

Разнообразие растений на осыпях и присутствие здесь изолированных популяций и популяций облигатных гляреофитов опровергает тезис об изначальном отсутствии на осыпях высших сосудистых растений. Растения различных биоэкологических типов распределяются по осыпи в процессе дифференциации экологических ниш.

Список литературы

1. Голубев В.Н. Первичное зарастание и восстановительная сукцессия растительности на Никитской яйле в условиях заповедности // Тр. Гос. Никит. бот. сада. – 1982. – Т. 86. – С. 7 – 25.
2. Голубев В.Н. К биоэкологии фиалки скальной в Крыму // Бюл. Гос. Никит. бот. сада. – 1989. – Вып. 68. – С. 5 – 9.
3. Голубев В.Н. Подвижный петрофитон в высокогорьях Крыма // Бюл. Гос. Никит. ботан. сада. – 1992. – Вып. 74. – С. 5 – 9.
4. Голубев В.Н., Голубева И.В. Среднегорный подвижный петрофитон на южном макросклоне Главной гряды Крымских гор // Бюл. Гос. Никит. ботан. сада. – 1992. – Вып. 74. – С. 9 – 16.
5. Леонтьев О.К., Рычагов Г.И. Общая геоморфология. – М.: Высшая школа. – 1988. – 319 с.
6. Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И. О двух типах формирующихся корневищ у травянистых многолетников // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1965. – Т. 70, Вып. 2. – С. 67 – 89.

Статья поступила в редакцию 12.12.2013 г.

NIKIFOROV A.R

Nikitsky Botanical Gardens, Jalta, Crimea

BIOLOGICAL NATURE OF *VIOLA OREADES* (VIOLACEAE) AND MOBILE PETROPHYTON

Ecological and biological characteristics of *Viola oreades* plants have been investigated. According to biological nature *V. oreades* belongs to mezophites-microterma with roots of underground origin. This species induces cool, wet, lightly turf-covered conditions of habitat. The term mobile petrophyton, which usually used for

vegetation of screes, doesn't reflect the specificity of glareophyton. This specificity is determined by three originally different biological groups of plants: facultative and obligate petrophytes, adapted to growing on rubble soil; facultative glareophytes – petrophytes with wide adaptational potential and obligate glareophytes for which the rubble soil is the only way to exist.