

2. Лесное ресурсоведение/ А.И. Жукова, И.В. Григорьев, О.И., Григорьева [и др.]. – СПб.: СПб ГЛТА, 2008.
3. Гофаров М.Ю., Кутинов Ю.Г., Болотов И.Н. Ландшафты Беломорско-Кулойского плато: тектоника, подстилающие породы, рельеф и растительный покров. – Екатеринбург, 2006. – 167 с.
4. Кутинов Ю.Г., Чистова З.Б., Гофаров М.Ю. Выявление индикационных признаков, перспективных на поиски коренных источников алмазов в условиях Архангельской алмазоносной провинции // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса: физические основы, методы и технологии мониторинга окружающей среды, потенциально опасных явлений и объектов. – 2011. – Т. 8. – № 2. – С. 150–156.
5. Беляев В.В., Кутинов Ю.Г., Чистова З.Б. Влияние узлов пересечения тектонических дислокаций на характер выпадения осадков в лесных экосистемах // Вестн. Помор. гос. ун-та. Сер. Естественные и точные науки. – 2009. – № 2. – С. 45–50.
6. Шенников А.П. Введение в геоботанику. – Л., 1964. – 447 с.
7. ОСТ 56-63-83. Площади пробные лесостроительные. Метод закладки. – М., 1983. – 60 с.
8. Методика определения запасов лекарственных растений. – М., 1986. – 52 с.
9. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. – СПб.: Мир и семья, 1995. – 990 с.
10. Беляев В.В., Кутинов Ю.Г., Дурынин С.Н. Морфометрические показатели растений брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) на территории Лекшмозерского тектонического узла // Вестн. Сев. (Арктич.) федер. ун-та. Сер. Естественные и точные науки. – 2014. – № 4. – С. 61–67.
11. Терехин А.А., Вандышев В.В. Технология возделывания лекарственных растений: учеб. пособие. – М.: РУДН, 2008. – 201 с.



УДК 581.1

*М.А.-М. Астамирова, М.У. Умаров, М.А. Тайсумов,  
А.С. Абдурзакова, Ф.С. Омархаджиева, С.А. Исраилова,  
Р.С. Магомадова, Ш.А. Кушалиева, Б.А. Хасуева*

#### **МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КРИОФИЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ ЦЕНТРАЛЬНОЙ И ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ГЛАВНОГО КАВКАЗСКОГО ХРЕБТА**

*В статье обобщены результаты многолетних исследований по адаптации криофильных растений центральной и восточной части Главного Кавказского хребта. Подробно рассмотрены факторы, влияющие на изменение габитуса таксона.*

**Ключевые слова:** адаптации, жизненные формы, Центральный и Восточный Кавказ.

*M.A.-M. Astamirova, M.U. Umarov, M.A. Taisumov,  
A.S. Abdurzakova, F.S. Omarkhadgieva, S.A. Israilova,  
R.S. Magomadova, Sh. A. Kushaliyeva, B.A. Hasuyeva*

#### **MORPHOLOGICAL PECULIARITIES OF CRYOPHILIC PLANTS IN THE CENTRAL AND EASTERN PART OF THE MAIN CAUCASIAN RIDGE**

*The results of the many-years research on the cryophilic plant adaptation in the Central and Eastern part of the Main Caucasian ridge are generalized in the article. The factors influencing the changing of the taxon habitus are considered in detail.*

**Key words:** adaptation, life forms, Central and Eastern Caucasus.

Растения, развивающиеся и цветущие в высокогорных условиях, необходимо изучать для познания их закономерностей адаптации к экстремальным условиям жизни. Нигде так ярко не выявляются адаптивные возможности растений, взаимоотношения между организмами, как в крайних условиях жизни, каковым для криофильного пояса является весь вегетационный период.

Растения центральной и восточной части Главного Кавказского хребта на всех стадиях развития должны быть устойчивы к таким климатическим воздействиям, как низкая температура, влажность воздуха и

почвы в начале вегетации, значительные перепады ночных и дневных температур воздуха и почвы а в высокогорных сообществах сильно прогреваемый субстрат, постоянные ветра. В связи с этим у растений выработались многообразные приспособления, которые охватывают морфологические адаптации, адаптации на уровне анатомического строения листьев и способность к росту и развитию при экстремальных нагрузках (адаптации, обеспечивающие устойчивость). Вероятно эволюция этих растений в большей мере направлена на отбор через жизнедеятельность в трудных климатических условиях среды и в меньшей мере – на конкуренцию видов. Высокогорные растения, развивающиеся в экстремальных условиях, могут нормально функционировать лишь в том случае, когда отдельные виды приспособлены к суровым условиям жизни.

Жизнь растений, произрастающих в экстремальных условиях, ограничена в основном физическими компонентами окружающей среды. Особенно это характерно для криофильного пояса, где обычно отсутствует конкурентное давление со стороны других растений, выносливых к неблагоприятным для их жизни условиям и заселяющих самые суровые среды на Земле. Высокогорные растения демонстрируют достаточно высокую способность к биологической адаптации, что необходимо для их нормального функционирования под воздействием экстремально низких и высоких температур в ранневесенний период.

С другой стороны, экстремальные условия высокогорий являются ограничивающими для неадаптированных к ним организмов. Климатический стресс в течение всего вегетационного периода служит стимулом адаптации и селективным фильтром для растений. Поэтому неудивительно, что к экстремальным условиям высокогорий адаптировалось лишь небольшое число видов.

Температура в условиях центральной и восточной части Главного Кавказского хребта является важнейшим элементом из совокупности факторов среды обитания. Так, например, в пользу выделения температуры как отдельного исследуемого фактора может говорить тот факт, что в криофильных сообществах (где происходит развитие и формирование большинства видов криофильного пояса) растительные организмы выходят за «пределы толерантности» в основном под влиянием экстремальных температур, комплекс других факторов часто имеет соподчиненное значение. По нашим наблюдениям, за развитием растений в вегетационный период (с 2006 по 2013 г.) на различных высотах Главного Кавказского хребта – Эльбруса, Чегет, Архыз, Баба-даг, Базар-дюзи, Шалбуздаг и других – показали, что самым неблагоприятным для цветения растений оказался период таяния ледников [1].

Мы считаем необходимым более детальное исследование биологических особенностей криофильных растений, обеспечивающих возможность специфического образа жизни в вегетационный период. Виды исследуемого пояса выработали комплекс адаптаций, способствующих их сохранению и максимальному использованию тепла при его недостатке, устойчивости к перегреву под воздействием сильного солнечного излучения и высокой температуры субстрата, а также к дефициту осадков. Морфофизиологические адаптации этих растений являются комплексной составляющей приспособления их к суровым условиям существования. Они более явно выражены и легче поддаются учету.

Ниже приводится комплекс основных морфофизиологических адаптационных особенностей видов криофильных растений центральной и восточной части Главного Кавказского хребта.

**Почка.** Почка, будучи видоизмененным побегом, приспособленным к неблагоприятным условиям жизни, является органом возобновления. Как бы ни были разнообразны органы вегетативного размножения, во всех случаях она служит органом, дающим начало дочерним растениям [2].

Особенности формирования почек возобновления в экстремальных условиях изучались рядом исследователей [3–10]. В условиях центральной и восточной части Главного Кавказского хребта этот вопрос до сих пор остается слабоизученным [1].

По степени сформированности почек виды растений мы разделили на три группы и выяснили следующую закономерность: чем неблагоприятные условия роста и развития растений, тем больше в высокогорной флоре видов, в зимующих почках которых заранее заложены цветки и соцветия. Подтверждением этого положения является большинство растений высокогорий [11, 12], которые закладывают свои цветки уже за год до их распускания. Некоторые высокогорные растения закладывают цветки за два года вперед. Чем короче вегетационный период, тем больший процент в составе флоры имеют виды с заранее заложенными в почках цветками и соцветиями. Это обеспечивает им более быстрое прохождение цикла сезонного развития. Исследования А.А. Горшковой [13] показали, что в экстремальных условиях среди многолетних растений по степени сформированности побегов в почках возобновления преобладают виды, в почках возобновления которых полностью сформированны побеги, включая цветки и соцветия или полностью сформированную вегетативную часть побега. По степени сформированности побега в почке можно определить время цветения растений задолго до цветения [14, 15]. У растений высокогорного пояса главные морфологические черты побега (появление бутонов и цветков) формируются в почке в конце лета. Этот процесс ни-

как не зависит от погодных условий, т.е. побег все равно формируется к концу лета при любых условиях. Зато с наступлением весны и началом внепочечного роста побега прохождение основных фаз непосредственно связано с условиями погоды. Появившиеся бутоны могут долго не раскрываться при наступлении похолодания. У криофитов Кавказского хребта, как и у растений Европейских Альп, в зимующих почках цветки и соцветия закладываются заранее, что является существенным признаком адаптации этих растений. Несмотря на суровые условия зимы, почки возобновления травянистых растений открытые и по-разному защищены от воздействия неблагоприятных факторов: у одних видов открытые почки защищены остатками отмерших частей растений (*Oberna pubicaulis*, *O. wallichiana*, *Silene kubanensis*, *S. pygmaea*, *Jurinea ingushetica*, *J. subacaulis*, *Symphyloloma graveolens*, *Helianthemum buschii*, *Primula acaulis*, *P. sibthorpii*, *Trollius ranunculinus*, *Pulsatilla violacea*, *Aconogonon panjutinii*, *Dryas caucasica*, *Thymus daghestanicus*); у других открытые почки защищены зелеными листьями прикорневых розеток (*Viola caucasica*, *Anthemis sosnovskyana*, *Papaver lisae*, *Draba bryoides*, *Draba ossetica*, *Silene humilis*, *Oberna lacera*, *Pulsatilla albana*, *Pedicularis kaufmannii*, *Ranunculus arachnoideus*, *R. ruprechtiana*, *Saxifraga exarata* и др.); у третьих открытые почки погружены в верхний слой почвы (*Potentilla gelida*, *Alchemilla sericea*, *A. Chlorosericea*, *Tripleurospermum subnivale*, *Alopecurus glacialis*, *Senecio karjaginii*, *S. sosnowskyi*, *S. taraxacifolius*, *Lamium tomentosum*, *Cerastium polymorphum*); у четвертых почки закрытые или находятся глубоко в почве (*Delphinium caasicum*, *Saxifraga sibirica*, *Rhododendron caasicum*).

В криофильных условиях Кавказского хребта значительные колебания дневных и ночных температур особенно резко проявляются в течение всего вегетационного периода, и в результате охлаждения в ночное время местообитания цветущих растений получают в сумме наименьшее количество тепла за сезон. Малое количество тепла приводит к подавлению ростовых процессов, в результате в сообщества травянистых цветущих растений доминируют низкорослые виды с сильно распростертыми по земле вегетативными побегами (*Silene humilis*, *Gentiana angulosa*, *G. annae*, *Pulsatilla violacea*, *Nepeta supina*, *Primula bayernii*, *Podospermum meyeri*, *Symphyloloma graveolens*, *Pseudovesicaria digitata*, *Scrophularia minima* и др.). Немало шпалерных видов с прижатыми к земле ползучими побегами (*Veronica minuta*, *Lamium tomentosum*, *Galium elbrussicum*, *Tripleurospermum subnivale*, *Silene lychnidea*, *Oberna lacera* и др.).

Многие низкорослые виды имеют поверхностную корневую систему, уходящую на глубину не более 60 см. Их цветение в ранние сроки связано с более благоприятными условиями увлажнения и интенсивным прогреванием верхних горизонтов почвы. Исключение составляют некоторые растения со средней и глубокой по проникновению корневой системой. Ранний цикл их сезонного развития объясняется морфологическими особенностями, в частности, высокой специализацией цветоносных побегов.

Большинство высокогорных растений имеют хорошо развитые корневые системы как результат приспособления к низким температурам, их резким колебаниям и перенесению периодов с недостатком влаги. Большинство видов верхнеальпийского пояса имеют более мощную корневую систему. Такая корневая система есть у стержнекорневых розеточных, полурозеточных и безрозеточных поликарпиков, у полукустарничков, кустарничков и у однолетних озимых монокарпиков.

По глубине проникновения корневых систем нами выделены следующие группы высокогорных растений:

– **длинностержнекорневые**: *Chaerophyllum humile* Stev., *Draba bryoides* DC., *Jurinea moschus* (Habl.) Bobr., *J. subacaulis* (Fisch. et Mey.) Ilijin., *Phryne huetii* (Boiss.) O. Schulz., *Podospermum meyeri* C. Koch, *Saxifraga ruprechtiana* Manden., *S. scleropoda* Somm. et Lev., *Scrophularia minima* Bieb., *Symphyloloma graveolens* C.A. Mey., *Ziziphora puschkini* Adam. и др.;

– **короткостержнекорневые**: *Cerastium kasbek* Parrot., *Saxifraga exarata* Vill., *Saxifraga moschata* Wulf., *Taraxacum porphyranthum* Boiss., *T. stevenii* DC. и др.;

– **нитевидностержнекорневые**: *Androsace albana* Stev., *Draba siliquosa* Bieb., *Pseudovesicaria digitata* (C. A. Mey.) Rupr. и др.;

– **корневищно-стержнекорневые**: *Aetheopappus caasicus* Sosn., *Arenaria lychnidea* Bieb., *Campanula saxifraga* Bieb., *Cerastium cerastioides* (L.) Britt., *Cerastium multiflorum* C. A. Mey., *C. undulatifolium* Somm. et Lev., *C. polymorphum* Rupr., *Draba supranivalis* Rupr., *Eunomia rotundifolia* C. A. Mey., *Galium elbrussicum* Pobed., *Minuartia trautvetteriana* Sosn. et Char., *M. inamoena* (C. A. Mey.) Woronow., *Minuartia imbricata* (Bleb.) Woronow., *Minuartia ruprechtiana* Char., *Potentilla gelida* C. A. Mey., *Sedum tenellum* Bieb., *Sibbaldia parviflora* Willd., *Sibbaldia semiglabra* C. A. Mey., *Silene marcowiczii* Schischk. и др.;

– **короткостержнекорневые**: *Alchemilla sericea* Willd., *Alchemilla chlorosericeae* Buser., *Alchemilla caucasica* Buser., *Anthemis sosnovskyana* Fed., *Myosotis alpestris* Schmidt, *Senecio karjaginii* Sof., *S. taraxacifolius* (Bieb.) DC., *Silene lychnidea* C. A. Mey., *Tripleurospermum caasicum* (Willd.) Hayek, *T. subnivale* Pobed. и др.;

– **длиннокорневищные:** *Anthemis iberica* Bieb., *Delphinium caucasicum* C. A. Mey., *Lamium tomentosum* Willd., *Nepeta supina* Stev., *Sedum involucratum* Bieb., *S. stevenianum* Rauy et Camus, *Silene humilis* C. A. Mey., *Trisetum buschianum* Sered., *Viola minuta* Bleb. и др.;

– **столонообразующие:** *Saxifraga flagellaris* Willd. ex Sternb.;

– **кистекорневые:** *Primula meyeri* Rupr., *Senecio sosnowskyi* Sof., *Veronica minuta* C. A. Mey. и др.;

– **клубневые:** *Corydalis alpestris* C. A. Mey., *C. emanueli* C. A. Mey. и др.;

– **луковичные:** *Lloydia serotina* (L.) Reichb.;

– **плотнoderновинные:** *Colpodium versicolor* (Stev.) Schmalh., *Trisetum spicatum* (L.) Richt. и др.;

– **рыхлoderновинные:** *Alopecurus dasyanthus* Trautv., *A. glacialis* C. Koch., *Luzula spicata* (L.) DC., *Poa alpina* L., *P. caucasica* Trin. и др.

Некоторые виды растений (*Saxifraga ruprechtiana*, *S. Scleropoda*, *Vavilovia formosa*, *Empetrum caucasicum*, *Vaccinium myrtillis*, *Saix caprea*, *Salix kazbekensis*) предпочитают поселяться на каменистых склонах, в местах так называемых «минирефугиумов». Причина этого кроется в том, что они очень чувствительны к недостатку тепла и предпочитают теплые, защищенные от холодных ветров, склоны. Есть виды, которые встречаются на склонах разных экспозиций – *Rhododendron caucasicum*, *Salix kazbekensis*, *Rhodococcum vitis-idaea*, *Empetrum caucasicum*, *Carex tristis*, *Festuca supina* и др. Поэтому начало цветения на склонах южной экспозиции по сравнению с северной различается по срокам на 10–15 дней.

У криофильных видов Центральной и Восточной части Главного Кавказского хребта степень формирования побега в почке определяется временем цветения растений. Так, каждый вид растений находится в определенном и постоянном сочетании микроклиматических факторов (тепло, свет, влажность воздуха и др.). Общность среды обитания этих видов растений, расположенных на одной высоте или склоне, приводит к отбору видов с общими биоморфологическими и экологическими признаками.

В результате многолетних наблюдений в высокогорьях центральной и восточной части Главного Кавказского хребта нами отмечено, что в вегетационный период для некоторых растений высокогорий характерна тенденция к обитанию в укрытиях: понижениях рельефа, щелях между камнями. Голая поверхность субстрата быстрее реагирует на климатические изменения, нежели вышеприведенные укрытия, сохраняющие относительно постоянную температуру и влажность. Используя для продления вегетации все положительные моменты микроклиматических условий южных склонов (разрушение и испарение снежного покрова, преобладание прямой солнечной радиации и установление уже в конце мая стойкого положительного радиационного баланса), растения высокогорного пояса начинают здесь в первой декаде июня активно вегетировать и цвести. Возможность цветения здесь обеспечивается тем, что южные открытые склоны весной прогреваются очень рано. Положительные температуры осыпей и щебня на них наступают гораздо раньше, чем положительные температуры воздуха [16]. Виды высокогорного пояса центральной и восточной части Главного Кавказского хребта образуют карликовые, жмушщиеся к субстрату, формы: *Scrophularia minima*, *Saxifraga flagellaris*, *Ziziphora puschkini*, *Carydalis alpestris*, *Chaerophyllum humile*, *Campanula petrophila*, *Primula acaulis*, *Primula sibthorpii*, *Delphinium caucasicum*, *Vavilovia formosa*, *Trigonocaryum involucratum*, *Sedum stevenianum*, *Dryas caucasica*, *Viola minuta*, *Oberna lacera*, *Ranunculus arachnoideus* и др.

Эдификаторами в группе криофильных растений являются многолетние травянистые виды – *Aetheorappus caucasicus* Sosn., *Alchemilla sericea* Willd., *A. chlorosericeae* Buser., *A. caucasica* Buser., *Alopecurus dasyanthus* Trautv., *A. glacialis* C. Koch., *Androsace albana* Stev., *Anthemis iberica* Bieb., *A. sosnovskyana* Fed., *Senecio karjagii* Sof., *Lamium tomentosum* Willd., *Arenaria lychnidea* Bieb., *Campanula saxifraga* Bieb., *Cerastium cerastioides* (L.) Britt., *Cerastium multiflorum* C. A. Mey., *C. undulatifolium* Somm. et Lev., *C. polymorphum* Rupr., *C. kasbek* Parrot., *Chaerophyllum humile* Stev., *Colpodium versicolor* (Stev.) Schmalh., *Corydalis alpestris* C. A. Mey., *C. emanueli* C. A. Mey., *Delphinium caucasicum* C. A. Mey., *Draba bryoides* DC., *D. supranivalis* Rupr., *Draba siliquosa* Bieb., *Eunomia rotundifolia* C. A. Mey., *Galium elbrussicum* Pobed., *Jurinella moschus* (Habl.) Bobr., *J. subacaulis* (Fisch. et Mey.) Iljin., *Lamium tomentosum* Willd., *Lloydia serotina* (L.) Reichb., *Luzula spicata* (L.) DC., *Minuartia trautvetteriana* Sosn. et Char., *M. inamoena* (C. A. Mey.) Woronow., *M. imbricata* (Bleb.) Woronow, *M. ruprechtiana* Char., *Myosotis alpestris* Schmidt, *Nepeta supina* Stev., *Phryne huetii* (Boiss.) O. Schulz., *Poa alpina* L., *P. caucasica* Trin., *Podospermum meyeri* C. Koch., *Primula meyeri* Rupr., *Potentilla gelida* C. A. Mey., *Pseudovesicaria digitata* (C. A. Mey.) Rupr., *Saxifraga exarata* Vill., *S. moschata* Wulf., *Saxifraga flagellaris* Willd. ex Sternb., *Saxifraga sibirica* L., *Scrophularia minima* Bieb., *Sedum tenellum* Bieb., *S. involucratum* Bieb., *S. stevenianum* Rauy et Camus, *Senecio karjagii* Sof., *Senecio sosnowskyi* Sof., *S. taraxacifolius* (Bieb.) DC., *Silene humilis* C. A. Mey., *Silene lychnidea* C. A. Mey., *S. marcowiczii* Schischk., *Symphyloma graveolens* C. A. Mey., *Taraxacum porphyranthum* Boiss., *T. stevenii* DC., *Trisetum spicatum* (L.) Richt., *T. buschianum* Sered., *Tripleurospermum caucasicum* (Willd.) Hayek, *T. subnivale* Pobed., *Viola minuta*

*Bleb.*, *Veronica minuta* C. A. Mey., а также эфемеры однолетники с коротким весенним периодом развития и эфемероиды – корневищные или луковичные многолетники с коротким периодом вегетации – *Leucopoa krivotulenkoae*, *Festuca sommieri*, *Sempervivum album*, *S. borissovae*, *Saxifraga mollis*, *Eunomia rotundifolia*, *Apterigia pumila*, *Pseudovesicaria digitata*, *Bupleurum subnivale*, *Primula bayernii*, *Scutellaria karatschaica*, *S. paradoxa*, *Thymus lipskyi*, *Linaria baxanensis*, *Campanula sommieri*, *Vavilovia formosa*, *Viola meyerana* и др.

Значительное количество из них изначально более мелкие растения – *Leucopoa krivotulenkoae*, *Festuca sommieri*, *Sempervivum altum*, *S. borissovae*, *Saxifraga mollis*, *Eunomia rotundifolia*, *Apterigia pumila*, *Pseudovesicaria digitata*, *Bupleurum subnivale*, *Primula bayernii*, *Scutellaria karatschaica*, *S. paradoxa*, *Thymus lipskyi*, *Linaria baxanensis*, *Campanula sommieri*, *Vavilovia formosa*, *Viola meyerana* и др. Об этом признаке в свое время говорил В.В. Сапожников [17]. Высокогорные растения, которые отличаются приземистым ростом, распластаны по земле, поэтому они не так быстро охлаждаются в морозные ночи, как вышележащая атмосфера. Мы считаем, что карликовая форма – одна из главных адаптивных черт, связанных с обитанием растений в экстремальных условиях. Уменьшение размеров растений является следствием нехватки энергетических и материальных ресурсов. Возникшая как пассивная реакция на ухудшение условий существования миниатюризация приводит к более компактному расположению побегов, образованию стелющихся или прижатых к субстрату форм, уменьшению размеров.

У большинства криофильных растений, цветущих в конце мая – начале июня, цветки раскрываются у самой поверхности почвы. Такое явление отмечалось некоторыми авторами в экстремальных условиях существования в тундровой зоне [17], в высокогорьях Памира [18, 19]. Это связано с крайне низкими температурами почвы и окружающей среды. К периоду плодоношения, когда температура значительно повышается, генеративные побеги заметно вытягиваются, что способствует распространению семян и плодов. Наши исследования показали, что у *Saxifraga exarata*, *S. ruprechtiana*, *Pedicularis caucasica*, *Dryas caucasica*, *Genciana angulosa* и других цветки и соцветия на начальной стадии цветения плотно прижаты к поверхности почвы, а у остальных видов они приподняты над ней. Кроме того, у *Scrophularia minima*, *Senecio karjaginii*, *Alchemilla sericea*, *A. chlorosericea* и другие цветки окружены плотно сомкнутыми, сильно опушенными прицветными листьями, которые защищают их от резких колебаний температуры воздуха.

Огромное значение имеют незначительные размеры листьев растений в период цветения, которые в дальнейшем увеличиваются в размерах в несколько раз, и к периоду плодоношения формируется хорошо развитый листовой аппарат. Таким образом, растения растут и развиваются за счет запаса питательных веществ, накопленных в подземных органах в предыдущий год. Поэтому им не требуется большая площадь листовой поверхности для обеспечения пластическими веществами, тем самым в начальный период вегетации они уменьшают поверхность испарения и защищают себя от излишней потери влаги. А во второй половине лета за счет развившихся листьев в растениях происходит интенсивный процесс фотосинтеза и накопления питательных веществ в подземных органах на будущий год. Практически все кустарнички и полукустарнички *Salix kazbekensis*, *Rhodococcum vitis-idaea*, *Empetrum caucasicum*, *Rubus saxatilis*, *Vaccinium myrtillus*, *Daphne mezereum* в период цветения также для уменьшения процесса испарения имеют неразвитые или слабо развитые листовые пластинки. При биоморфологическом анализе криофитов важное значение имеет характер расположения листьев на побеге. Мы вслед за Г.Ш. Нахуцрашвилли [19], по расположению листьев на побеге среди криофитов выделили следующие группы растений:

– **с розеточным расположением листьев:** *Androsace albana* Stev., *Festuca supina* Schur, *Carex huetiana* Boiss., *C. meishauseniana* V. Krecz., *Chamaescidium acaule* (Bieb.) Boiss., *Gagea alexeenkoana* Miscz., *Draba supranivalis* Rupr., *D. siliquosa* Bieb., *D. hispida* Willd., *Jurinella moschus* (Habl.) Bobr., *J. subacaulis* (Fisch. et Mey.) Iljin, *Jurinea filicifolia* Boiss., *Oxyria digyna* (L.) Hill. *O. elatior* R.Br.ex Meisn., *Oxytropis overina* Bunge, *Podospermum meyeri* C. Koch., *Primula meyeri* Rupr., *Primula bayernii* Rupr., *P. algida* Adams, *Scrophularia minima* Bieb., *Symphyloloma graveolens* C. A. Mey., *Senecio kolenatianus* C. A. Mey., *Taraxacum porphyranthum* Boiss., *T. stevenii* DC., *Trifolium polyphyllum* C. A. Mey., *Viola minuta* Bleb.; *Veronica gentianoides* Vahl., *V. minuta* C. A. Mey.;

– **полурозеточным расположением листьев:** *Alopecurus dasyanthus* Trautv., *A. glacialis* C. Koch, *Anemonastrum speciosum* (Adams ex G.Printz.) Galushko= (*Anemone speciosa* Adams ex G.Printz.), *Alchemilla retinervis* Bus., *A. sericeae* Willd., *A. tephroserica* (Bus.) Juz., *A. chlorosericeae* Buser., *A. caucasica* Buser., *Anthemis iberica* Bieb., *A. sosnovskyana* Fed., *Antennaria caucasica* Boriss., *Aetheopappus caucasicus* Sosn., *Arnica lychnidea* Bieb., *Bromopsis variegata* (Bieb) Holub, *Festuca woronovii* Hack., *Delphinium caucasicum* C. A. Mey., *Eritrichum caucasicum* (Albov) Grossh., *Erigeron alpinus* L., *E. uniflorus* L., *Erigeron venustus* Botsch.,

*Eunomia rotundifolia* C. A. Mey., *Carex caucasica* Stev., *Cerastium purpurascens* Adams, *Cerastium cerastioides* (L.) Britt., *Carydalis conorrhiza*, *C. alpestris* C. A. Mey., *C. emanueli* C. A. Mey., *Carum caasicum* (Bieb.) Boiss., *Campanula ardonensis* Fomin, *C. biebersteiniana* Schult., *C. ciliata* Stev., *C. saxifraga* Bieb., *Campanula saxifraga* Bieb., *Chaerophyllum humile* Stev., *Colpodium versicolor* (Stev.) Schmalh., *Lloydia serotina* (L.) Reichenb., *Lomatogonium carinthiacum* (Wulf.) Reichenb., *Luzula spicata* (L.) DC., *Myosotis alpestris* F.W. Schmidt., *Matricaria caucasica* (Willd.) Poir., *Nepeta supina* Stev., *Oxytropis owerinii* Bunge, *Polygonum carneum* C. Koch = *Bistoria carnea* (C. Koch) Kom., *P. viviparum* L.=*Bistoria viviparia* (L.) S.F. Gray, *Primula meyeri* Rupr., *Poa alpina* L., *P. caucasica* Trin., *Potentilla divina* Albov, *P. nivea* L., *Pedicularis crassirostris* Bunge, *P. nordmanniana* Bunge, *P. subrostrata* C.A. Mey., *Pseudovesicaria digitata* (C A. Mey.) Rupr., *Phryne huetii* (Boiss.) O. Schulz., *Ranunculus brachylobus* Boiss., *Gentiana caucasica* Bieb. = *Gentianella caucasea* Lodd. ex Sims., *Gypsophila tenuifolia* Bieb., *Silene lychnidea* C A. Mey., *S. ruprechtii*, *S. marcoviczii* Schischk., *Saxifraga flagellaris* Willd. ex Sternb., *S. mollis* Smith. = *S. sibirica* L., *Sedum tenellum* Bieb., *S. involucratum* Bieb., *S. stevenianum* Raub et Camus, *Sibbaldia parviflora* Willd., *Senecio caasicum* (Grossh.) Boriss.=*Hylotelephium caasicum* Grossh., *S karjagii* Sof. = *Tephroses karjagii* (Sof.) Holub., *S. kolenatianus* C.A. Mey., *S. taraxacifolius* (Bieb.) DC., *Senecio sosnowskyi* Sof., *Taraxacum crepidiforme* Dc., *T. porphyranthum* Boiss., *Tripleurospermum caasicum* (Will.) Hayek, *T. subnivale* Pobed., *Thymus caasicus* Willd ex Ronn., *Trisetum spicatum* (L.) Richt., *T. buschianum* Sereb., *Valeriana saxicola* C. A. Mey, *Veronica minuta* C. A. Mey. и др.;

– **безрозеточным расположением листьев:** *Antoxanthum odoratum* L., *Asperula cristata* Somm. et Levier., *Cerastium multiflorum* C. A. Mey., *C. undulatifolium* Somm. et Lev., *C. polymorphum* Rupr., *C. kasbek* Parrot., *Galium elbrussicum* Pobed., *Gentiana septemfida* Pall., *Lamium tomentosum* Willd., *Potentilla gelida* C. A. Mey., *Pedicularis chroorrhycha* Vved., *Rhinanthus schischinii* Vass., *Rhododendron caasicum* Pall., *Senecio taraxacifolius* (Bieb.) DC., *Sibbaldia parviflora* Willd., *S. semiglabra* C. A. Mey., *Silene humilis* C. A. Mey., *Ziziphora puschkini* Adam., *Hedysarum caasicum* Bieb., *Vaccinium vitis-idaea* L., *V. myrtillus* L. и др.;

– **плотноподушковидным расположением листьев:** *Draba bryoides* DC., *Saxifraga exarata* Vill., *S. moschata* Wulf., *S. ruprechtiana* Manden., *S. scleropoda* Somm. et Lev.;

– **рыхлоподушковидным расположением листьев:** *Minuartia inamoena* (C A. Mey.) Woronow., *Minuartia imbricata* (Bleb.) Woronow, *Minuartia ruprechtiana* Char., *Minuartia trautvetteriana* Sosn. et Char., *Minuartia aizoides*.

Стебли видов изучаемых растений делятся на 2 группы:

– **с одревесневающими побегами** *Sibbaldia parviflora* Willd., *Sibbaldia semiglabra* C A. Mey., *Ziziphora puschkini* Adam., *Saxifraga ruprechtiana* Manden., *S. scleropoda* Somm. et Lev. и др.;

– **травянистыми побегами:** *Aetheorappus caasicus* Sosn., *Alchemilla sericea* Willd., *Alchimilla chlorosericeae* Buser., *Alchimilla caucasica* Buser., *Alopecurus dasyanthus* Trautv., *A. glacialis* C. Koch., *Androsace albana* Stev., *Anthemis iberica* Bieb., *A. sosnovskyana* Fed., *Senecio karjagii* Sof., *Lamium tomentosum* Willd., *Arenaria lychnidea* Bieb., *Campanula saxifraga* Bieb., *Cerastium cerastioides* (L.) Britt., *Cerastium multiflorum* C. A. Mey., *C. undulatifolium* Somm. et Lev., *C. polymorphum* Rupr., *C. kasbek* Parrot., *Chaerophyllum humile* Stev., *Colpodium versicolor* (Stev.) Schmalh., *Corydalis alpestris* C. A. Mey., *C. emanueli* C. A. Mey., *Delphinium caasicum* C A. Mey., *Draba bryoides* DC., *D. supranivalis* Rupr., *Draba siliquosa* Bieb., *Eunomia rotundifolia* C. A. Mey., *Galium elbrussicum* Pobed., *Jurinella moschus* (Habl.) Bobr., *J. subacaulis* (Fisch. et Mey.) Ijin., *Lamium tomentosum* Willd., *Lloydia serotina* (L.) Reichb., *Luzula spicata* (L.) DC., *Minuartia trautvetteriana* Sosn. et Char., *M. inamoena* (C. A. Mey.) Woronow., *Minuartia imbricata* (Bleb.) Woronow, *M. ruprechtiana* Char., *Myosotis alpestris* Schmidt, *Nepeta supina* Stev., *Phryne huetii* (Boiss.) O. Schulz., *Poa alpina* L., *P. caucasica* Trin., *Podospermum meyeri* C. Koch, *Primula meyeri* Rupr., *Potentilla gelida* C. A. Mey., *Pseudovesicaria digitata* (C. A. Mey.) Rupr., *Saxifraga exarata* Vill., *S. moschata* Wulf., *Saxifraga flagellaris* Willd. ex Sternb., *Scrophularia minima* Bieb., *Sedum tenellum* Bieb., *S. involucratum* Bieb., *S. stevenianum* Raub et Camus, *Senecio karjagii* Sof., *Senecio sosnowskyi* Sof., *S. taraxacifolius* (Bieb.) DC., *Silene humilis* C. A. Mey., *Silene lychnidea* C. A. Mey., *S. marcoviczii* Schischk., *Symphyoloma graveolens* C. A. Mey., *Taraxacum porphyranthum* Boiss., *T. stevenii* DC., *Trisetum spicatum* (L.) Richt., *T. buschianum* Sereb., *Tripleurospermum caasicum* (Willd.), *T. subnivale* Pobed., *Viola minuta* Bleb., *Veronica minuta* C. A. Mey. и др.

Исследователи Г.Ш. Нахуцришвили, Е. Варминг, В.В. Сапожников [20, 21, 22] указывали на то, что шелковистые, бархатистые и шерстистые покровы растений могут принимать на себя функцию ослабления света, а также предохранять растения от чрезмерного испарения. Исследования Г.Ш. Нахуцришвили,

З.Г. Гамцемлидзе [20, 23] показали, что у высокогорных растений (из 91 вида субнивальной флоры Центрального Кавказа 46 видов имеют растения с опушенными листьями) опушение предохраняет их от сильного воздействия солнечной радиации и значительного перегрева листьев. Функции волосков очень многообразны. «Волоски, – как отмечает Е. Варминг, – представляют собой экран, защищающий растение от солнца, смягчающий внезапные колебания температуры и, подобно войлоку, задерживающий испарение» [20]. Они защищают растения от иссушающего действия ветра, от низких температур и от нагревания прямыми солнечными лучами. Как отмечал Б.А. Тихомиров [18], арктические растения по сравнению с альпийскими имеют слабоопушенные листья. По-видимому признак опушенности листьев можно отнести к одному из характерных адаптивных признаков высокогорных растений.

Опушение листьев помогает растениям защищаться от низких и высоких температур, так как улучшает температурный режим листьев при облучении их солнечными лучами и препятствует выдуванию сильными ветрами теплого прилегающего к листу слоя воздуха. Таким образом, любое увеличение сопротивления пограничного слоя листьев посредством их опушения защищает устьичный аппарат от стрессового воздействия сухого воздуха и ветра.

По мнению В.В. Сапожникова [22], обычной защитой от холода и горячих солнечных лучей для видов высокогорных растений является опушение, которое у одного и того же вида увеличивается по мере подъема в высоту. Мы считаем, что значение опушения и как защиты от испарения у растений, испытывающих физиологический дефицит влаги в результате низких температур, без сомнения, позволяет говорить об универсальном значении опушения, играющего у высокогорных растений разную роль в различных условиях. Например, беловойлочное опушение способствует отражению радиации, тем самым предохраняя растение от перегрева и защищая от избыточной радиации. При этом опушение также препятствует выдуванию пограничного слоя воздуха, находящегося в непосредственной близости к растению, т.е. препятствует его охлаждению. Существующее противоречие, по-видимому, решается при максимальной силе воздействия экологических факторов. Экстремально высокие температуры в высокогорьях, как правило, связаны с прямым солнечным излучением. В таких условиях опушение, существенно увеличивая отражающую способность растения, защищает его от перегрева и негативного воздействия ультрафиолета. В периоды похолодания опушенные растения, сохраняющие приповерхностный слой воздуха, сильнее защищены от охлаждения, особенно в ветреную погоду. В любых климатических условиях опушение препятствует потере влаги растением [4].

Помимо видов с опушенными стеблями, в высокогорьях встречаются и виды с гладкими стеблями. В этом случае у них появляются другие признаки, например между эпидермисом и ксилемой у таких растений расположена паренхима первичной коры с большими воздушными полостями, которые и защищают стебель от неблагоприятных воздействий. Таким образом, благодаря межклетникам паренхимы первичной коры (пнк), система полостей с плохим проводником тепла за день на ярких лучах солнца сильно нагревается, ночью задерживая теплоотдачу живых частей растения. По образному выражению В.В. Сапожникова, «в системе воздушных ходов нужно видеть внутреннее опушение, это меховая подкладка на костюме, который снаружи кажется легким» [22].

К тому же виды с голыми стеблями заселяют в высокогорьях различные склоны и мини-лощины, растут по берегам ручьев и снежных полей с влажной почвой, т.е. они, как правило, не испытывают недостатка во влаге. Внутреннее строение стебля подобных растений имеет ряд характерных анатомических особенностей [14]. Отсутствие опушения коррелирует с внутренним строением стебля растения, предоставляя возможность солнечным лучам свободно проникать в ткани и нагревать их и воздух межклетников. У некоторых из этих растений мезофилл листьев имеет такое же рыхлое строение мезофилла, например, у *Dasystephana algida* [2]. Растения с таким строением обычно сравнивают с термосом.

Проведенные нами исследования позволяют считать, что теплоемкость этих растений вряд ли достаточно высока, чтобы сохранять тепло в длительные промежутки похолодания, но представляется вполне возможным, что такое строение позволяет им благополучно переживать кратковременные, но довольно резкие перепады температур, столь характерные для высокогорий [4]. Кроме того, можно предположить, что подобное анатомическое строение растений связано с довольно высоким осмотическим давлением, характерным для криофильных видов растения, и способностью повышать его при дефиците влаги. В этом случае снижение тургора способствует уменьшению парциального давления пара в межклетниках и соответственно увеличению сосущей силы растения. Этот эффект по принципу действия можно сравнить с вакуумным насо-

сом, что хорошо коррелирует с толстостенным кутикуляризированным эпидермисом, лишенным устьиц и препятствующим выравниванию давления с окружающей атмосферой. Подобные особенности наряду с увеличением концентрации клеточного сока при обезвоживании растения способствуют увеличению сосущей силы корней.

По характеру пушения листьев криофильные виды Главного Кавказского хребта делятся:

– на **сильноопушенные**: *Aetheopappus caucasicus* Sosn., *Alchemilla sericea* Willd., *Anthemis iberica* Bieb., *A. sosnovskyana* Fed., *Senecio karjaginii* Sof., *Lamium tomentosum* Willd.;

– **среднеопушенные**: *Alchemilla caucasica* Buser, *Campanula saxifraga* Bieb., *Cerastium multiflorum* C. A. Mey., *C. undulatifolium* Somm. et Lev., *C. polymorphum* Rupr., *C. kasbek* Parrot., *Delphinium caucasicum* C. A. Mey., *Minuartia trautvetteriana* Sosn. et Char., *M. inamoena* (C. A. Mey.) Woronow., *Myosotis alpestris* Schmidt, *Nepeta supina* Stev., *Senecio sosnovskyi* Sof., *S. taraxacifolius* (Bieb.) DC., *Sibbaldia parviflora* Willd., *Silene humilis* C. A. Mey., *Galium elbrussicum* Pobed.;

– **слабоопушенные**: *Androsace albana* Stev., *Potentilla gelida* C. A. Mey., *Minuartia ruprechtiana* Char., *Primula meyeri* Rupr., *Draba siliquosa* Bieb., *Potentilla gelida* C. A. Mey., *Viola minuta* Bleb., *Veronica minuta* C. A. Mey.;

– **опушенные по краям листа**: *Minuartia imbricata* (Bleb.) Woronow, *Primula bayernii* Rupr., *Saxifraga flagellaris* Willd. ex Sternb., *Silene lychnidea* C. A. Mey., *S. marcowiczii* Schischk., *Draba bryoides* DC., *D. supranivalis* Rupr.;

– **сильноопушенные, без опушения на верхней стороне листа**: *Alchemilla chlorosericeae* Buser., *Jurinea moschus* (Habl.) Bobr., *J. subacaulis* (Fisch. et Mey.) Ijin, *Jurinea filicifolia* Boiss.

– **слабоопушенные, без опушения на верхней стороне листа**: *Sibbaldia semiglabra* C. A. Mey.;

– **с голыми листьями**: *Alopecurus dasyanthus* Trautv., *A. glacialis* C. Koch, *Arenaria lychnidea* Bieb., *Cerastium cerastioides* (L.) Britt., *Chaerophyllum humile* Stev., *Colpodium versicolor* (Stev.) Schmalh., *Corydalis alpestris* C. A. Mey., *C. emanueli* C. A. Mey., *Eunomia rotundifolia* C. A. Mey., *Lloydia serotina* (L.) Reichb., *Luzula spicata* (L.) DC., *Phryne huetii* (Boiss.) O. Schulz., *Poa alpina* L., *P. caucasica* Trin., *Podospermum meyeri* C. Koch, *Pseudovesicaria digitata* (C. A. Mey.) Rupr., *Saxifraga exarata* Vill., *S. moschata* Wulf., *S. ruprechtiana* Manden., *S. scleropoda* Somm. et Lev., *Scrophularia minima* Bieb., *Sedum tenellum* Bieb., *S. involucratum* Bieb., *S. stevenianum* Raub et Camus, *Symphyloloma graveolens* C. A. Mey., *Taraxacum porphyranthum* Boiss., *T. stevenii* DC., *Trisetum spicatum* (L.) Richt., *T. buschianum* Sereb., *Tripleurospermum caucasicum* (Willd.), *T. subnivale* Pobed., *Ziziphora puschkini* Adam.

Таким образом, виды криофильного пояса в процессе формирования подвергались различным стрессам, вызванным колебаниями температур. Они являлись свидетелями и вулканической деятельности Кавказских гор. Высокая морфофизиологическая адаптация к относительно большому числу внешних факторов способствует их выживанию при экстремальных нагрузках, что позволяет считать виды криофильного пояса самыми древними растениями высокогорий Кавказа.

Специфика природных условий криофильного пояса и, в частности, экстремальные значения целого ряда жизненно важных для растений экологических факторов, несомненно, отразились на морфологических, эколого-физиологических и других свойствах и особенностях растений.

По совокупности показателей высокогорные растения выделяют в отдельную экологическую группу – криофиты. Сюда же можно отнести и растения, холодных, плохо прогреваемых, склонов гор. Форма растений криофитов многообразна и зависит как от природы организмов, так и от разностороннего воздействия окружающей среды.

Среди криофитов встречаются представители различных семейств: осоковые, гвоздичные, крестоцветные, сложноцветные, большое количество видов семейства вересковые. Криофиты живут в очень суровых условиях, что накладывает особый отпечаток на их облик. Большей частью это приземистые или стелющиеся кустарнички с мелкими, обычно вечнозелеными кожистыми листьями. Общим для них является также особое строение листьев: они мелкие и завернуты краями вниз, прикрывая нижнюю поверхность листа с устьицами. Листья в основном мелкие, эпидерма однослойная с блестящей толстой кутикулой, часто с густыми волосками на нижней стороне пластинки. Число устьиц на единицу поверхности невелико. Мезофилл листа в ряде изученных нами видов гетерогенный, иногда имеет только губчатую ткань с большим количеством межклетников. Сеть жилок негустая, проводящие ткани пучков слабо развиты, механические ткани неярко выражены.



## Литература

1. Астамирова М.А.-М. Экологические адаптации высокогорных растений Центрального и Восточного Кавказа // Биологическое разнообразие Кавказа и юга России: мат-лы XV Междунар. конф. – Махачкала, 2013. – С. 238–241.
2. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. – М., 1952. – 391 с.
3. Кишковский Т.Н. Условия обитания растений у верхнего предела их распространения на Восточном Памире // Ботан. журн. – 1950. – Т. 35. – № 6. – С. 657–664.
4. Кишковский Т.Н., Артюшенко З.Т. К биологии высокогорных растений Памира // Ботан. журн. – 1951. – Т. 36. – № 5. – С. 523–527.
5. Серебряков И.Г. Ритм сезонного развития растений Хибинских тундр // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд-ние биол. – 1961. – Т. 16. – Вып. 5. – С. 78–96.
6. Серебряков И.Г. Сравнительный анализ некоторых признаков ритма сезонного развития растений различных ботанико-географических зон СССР // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд-ние биол. – 1964. – Т. 19. – Вып. 5. – С. 62–74.
7. Яшина А.В. Подснежное развитие растений // Роль снежного покрова в природных процессах. – М., 1961. – С. 137–165.
8. Holway S.C., Ward R.T. Phenology of alpine plants in northern Colorado. – Ecology. – 1965. – Vol. 46. – № ½. – P. 73–83.
9. Стешенко А.П. Особенности сезонного ритма роста и развития растений предельных высот произрастания на Памире // Растительность и растениеводческое освоение Памира. – Душанбе, 1967. – Т. 1. – С. 170–203.
10. Восканян В.Е. О некоторых биологических особенностях растений верхней части альпийского пояса горы Арагац // Ботан. журн. – 1966. – Т. 51. – № 2. – С. 257–265.
11. Лархер В. Цели, методы и результаты фитоэкологических исследований в горных экосистемах Тирольских Альп // Ботан. журн. – 1981. – Т. 66. – № 8. – С. 1114–1133.
12. Нахуцришвили Г.Ш., Гамцелидзе З.Г. Жизнь растений в экстремальных условиях высокогорий. – Л., 1984. – 123 с.
13. Горшкова А.А. Биоморфология и продуктивность степных растений Забайкалья. – Новосибирск: Наука, 1979. – 218 с.
14. Серебряков И.Г. Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд-ние биол. – 1955. – Т. 60. – Вып. 3. – С. 77–91.
15. Артюшенко З.Т., Федоров Ал.А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод. – Л.: Наука, 1986. – 392 с.
16. Астамирова М.А.-М. Генезис флоры некоторых районов Центрального Кавказа // Актуальные проблемы биологии и экологии: мат-лы III Всерос. науч.-практ. конф. – Грозный, 2014. – С. 16–26.
17. Сапожников В.В. У верхней черты растительности: сб. науч. тр. посвящ. К.А. Тимирязеву и его ученикам. – М., 1916. – С. 1–18.
18. Нахуцрашвили Г.Ш. Экология высокогорных растений и фитоценозов Центрального Кавказа. – Тбилиси, 1974. – 192 с.
19. Тихомиров Б.А. Очерки по биологии растений Арктики. – М.; Л., 1963. – 154 с.
20. Нахуцришвили Г.Ш. Особенности структуры и ритма развития высокогорных растений // Жизненные формы структура, спектры и эволюция. – М., 1981. – С. 249–264.
21. Варминг Е. Введение в изучение растительных сообществ. – М., 1901. – 287 с.
22. Сапожников В.В. У верхней черты растительности (Отдельный оттиск). – М., 1914. – 23 с.
23. Гамцелидзе З.Г. Биоэкологические и цеотические особенности субнивальных растений Казбеги // Высокогорная экосистема Казбеги. – М.; Тбилиси, 1977. – С. 44–49.