

Literatura

1. *Bazilevich N.I., Titljanova A.A.* Bioticheskiy krugovorot na pjati kontinentah: azot i zol'nye jelementy v prirodnyh nadezmnyh jekosistemah. – Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2008. – 381 s.
2. *Ershova E.A.* Estestvennye kormovye ugod'ja // Rastitel'nyj pokrov i estestvennye kormovye ugod'ja Tuvinskoj ASSR. – Novosibirsk: Nauka, 1985. – S. 196–208.
3. *Zibzeev E.G., Sambyla Ch.N.* Struktura fitomassy rastitel'nyh soobshhestv gumidnyh vysokogorij Vostochnogo Sajana (na primere hr. Kryzhina) // Sibirskij jekologicheskij zhurnal. – 2011. – № 3. – S. 395–403.
4. *Zlotin R.I.* Zhizn' v vysokogor'jah – M.: Mysl', 1975. – 239 s.
5. *Kazanceva T.I.* Produktivnost' zonal'nyh rastitel'nyh soobshhestv stepej i pustyn' Gobijskoj chasti Mongolii. – M.: Nauka, 2009. – 336 s.
6. *Kononova M.M.* Organicheskoe veshhestvo pochvy. – M.: Izd-vo AN SSSR, 1963. – 314 s.
7. *Kuminova A.V.* Rastitel'nyj pokrov Altaja. – Novosibirsk: Izd-vo SO RAN AN SSSR, 1960. – 459 s.
8. *Pavlov V.N., Onipchenko V.G.* Rastitel'-nost' vysokogorij // Itogi nauki i tehniki (VINITI AN SSSR). Ser. «Botanika». T. 7 (Geobotanika). – M., 1987. – 83 s.
9. *Polevaja geobotanika.* – M.; L.: Nauka, 1972. – T. 4. – 336 s.
10. *Sambyla Ch.N.* Zavisimost' struktury fitomassy rastitel'nyh soobshhestv vysoko-gorij Tuvy ot jekspozicii sklona // Vestn. KrasGAU. – 2016. – № 10. – S. 77–83.
11. *Sambyla Ch.N.* Lishajniki i mhi v zapase nadzemnoj fitomassy tundrovnyh soobshhestv vysokogorij Tuvy // Izv. Samarskogo nauch. centra RAN. – 2014. – T. 16. – № 5. – S. 85–92.
12. *Sedel'nikov V.P.* Vysokogornaja rastitel'nost' Altae-Sajanskoj gornoj oblasti. – Novosibirsk: Nauka, 1988. – 223 s.
13. *Sedel'nikov V.P.* Rastitel'nost' vysokogorij // Rastitel'nyj pokrov i estestvennye kormovye ugod'ja Tuvinskoj ASSR. – Novosibirsk: Nauka, 1985. – S. 48–68.
14. *Steshenko A.P.* Osobennosti stroenija podzemnyh organov rastenij predel'nyh vysot proizrastanija na Pamire // Polevaja geobotanika. – M.; L.: Izd-vo Akademija nauk SSSR. – 1960. – T. 2. – S. 284–300.
15. *Titljanova, A.A., Mironycheva-Tokareva N.P., Romanova I.P.* i dr. Produktivnost' stepej // Stepi Central'noj Azii. – Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2002. – S. 95–165.
16. *Cherepnin V.L.* Zavisimost' produktivnosti rastitel'nosti ot klimaticheskikh faktorov // Botan. zhurnal. – 1968. – № 7. – T. 53. – S. 881–889.

М.А.-М. Астамирова, М.У. Умаров, М.А. Тайсумов

АНАТОМО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ КРИОФИЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ
ЦЕНТРАЛЬНОЙ И ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ГЛАВНОГО КАВКАЗСКОГО ХРЕБТА

М.А.-М. Astamirova, M.U. Umarov, M.A. Taysumov

ANATOMICAL AND PHYSIOLOGICAL ADAPTATIONS OF CRYOPHILIC PLANTS
OF CENTRAL AND EASTERN MAIN CAUCASUS RIDGE

Астамирова М.А.-М. – канд. биол. наук, ст. науч. сотр. отдела биологии и экологии Академии наук Чеченской Республики, г. Грозный. E-mail: astamirova@bk.ru

Умаров М.У. – д-р биол. наук, зав. отделом биологии и экологии Академии наук Чеченской Республики, г. Грозный. E-mail: umarovbiolog@mail.ru

Тайсумов М.А. – д-р биол. наук, гл. науч. сотр.

Astamirova M.A.-M. – Cand. Biol. Sci., Senior Staff Scientist, Department of Biology and Ecology, Academy of Sciences, Chechen Republic, Grozny. E-mail: astamirova@bk.ru

Umarov M.U. – Dr. Biol. Sci., Head, Department of Biology and Ecology, Academy of Sciences, Chechen Republic, Grozny. E-mail: umarovbiolog@mail.ru

Taysumov M.A. – Dr. Biol. Sci., Chief Staff Scien-

отдела биологии и экологии Академии наук Чеченской Республики, г. Грозный. E-mail: musa_taisumov@mail.ru

tist, Department of Biology and Ecology, Academy of Sciences, Chechen Republic, Grozny. E-mail: musa_taisumov@mail.ru

Нигде так ярко не выявляются адаптивные возможности криофильных растений, взаимоотношения между видами, как в крайних условиях жизни, каковыми для исследуемых видов растений является Главный Кавказский хребет (ГКХ). Цель исследования – выявление и изучение адаптаций криофильных видов Кавказа и их связей с комплексом других адаптаций, определяющих стратегии существования растений в различных условиях высокогорного пояса. Анализ полученных данных показал, что субнивальные виды растения, произрастающие в условиях ГКХ и относящиеся к различным экологическим группам, имеют как признаки сходного анатомического строения, так и существенно отличаются по целому ряду признаков. У большей части растений листья имеют очень мелкие клетки эпидермиса, главная причина ксероморфных изменений и мелкоклеточности в строении растений – угнетающее влияние недостатка воды на рост клеток в фазе растяжения. В вегетационный период растения в условиях ГКХ испытывают значительный недостаток влаги, что определяется ничтожным количеством осадков, выпадающим в это время. Атмосферная засуха усугубляется наличием сильных и сухих ветров. Высокогорные растения в процессе длительной эволюции выработали высокую адаптивную способность выживать и размножаться при экстремальных нагрузках. У растений ГКХ в процессе эволюции выработались многообразные приспособления. Травянистые растения отличаются миниатюрностью, имеют розеточную или полурозеточную форму роста. В результате у них формируются компактные жизненные формы, образующие растения-подушки. Большинство растений ГКХ имеет мощно развитые корневые системы, 78 % растений этой группы имеет стержневую корневую систему, которая развивается и у полукустарничков, и у однолетних озимых монокарпиков. В связи с криофильными условиями величина побегов сокращается, они залегают, а вид приобретает про-

стратную форму (*Primula baierii*, *Podospermum meyeri*, *Symphiogloma glaveolens*, *Pseudovesicaria digitata*, *Scrophularia minima* и др.). Основной цикл у прямостоячих видов растения сокращается, простратных – увеличивается, замещается циклом развития их ортотропных частей, который оказывается равным основному циклу и имеет тенденцию к сокращению в криофильных условиях. Параллельно увеличивается процесс побегообразования.

Ключевые слова: адаптация, Главный Кавказский хребет, криофильный пояс.

The Main Caucasian Ridge is a unique place where adaptive capacity of cryophilic plants, the relationship between organisms in extreme living conditions for the studied species of plants of the Greater Caucasus Ridge (GCR) can be revealed. The research objective was the identification and studying of adaptations of cryophilic views of the Caucasus and their communications with the complex of other adaptations defining the strategy of existence of plants in various conditions of a mountain belt. The analysis of data shows that subnival plants growing in the Main Caucasian Ridge conditions and relating to various environmental groups, have both signs of similar anatomical structure, and differ significantly in a number of grounds. Most of the plant leaves have very small cells of epidermis, the main reason of xeromorphic changes and tiny cell leaf structure as the oppressing influence of the lack of water on the growth of cells of extension phase. During vegetative period of the plant in the conditions of GCR test a considerable lack of moisture that is defined by the minute quantity of rainfall which is dropping out at this time. The atmospheric drought is aggravated with the existence of strong and dry winds. Mountain plants in the course of long evolution developed high adaptive ability to survive and breed at extreme loadings. In GCR plants in the course of evolution diverse adaptations were developed. Herbaceous plants are miniature, or have a rosette or a semi-rosette growth form. As a result they form the compact vital

forms forming plants pillows. Most plants of the Main Caucasian Ridge have powerfully developed root system, 78 % of the plants of this group have a taproot system that develops in dwarf shrubs and annual winter monocarp ones. Due to cryophilic conditions the magnitude of shoots reduces, they lie down, and the variety receives spatial form (Primula baierii, Podospermum meyeri, Symphiogloma glaveolens, Psedovesicaria digitata, Scrophularia minima et al.). The main cycle at the erect plant types is reduced, at the prostrate ones is increased, replacing the cycle of development of their orthotropic parts, which is equal to the basic cycle and tends to decrease in cryophilic conditions. At the same time, the process of shoot formation is increased.

Keywords: *adaptation, Main Caucasian Ridge, cryophilic belt.*

Введение. Несмотря на значительное количество работ по морфологии и экологии криофильных растений, до сих пор о них нет достаточной информации и единого мнения о функциональных особенностях различных морфофизиологических структур растений высокогорий. Частично эта проблема решается с привлечением сведений об особенностях экологии растений криофильного пояса, что актуально, исходя из принадлежности большинства высокогорных растений к группе гекистотермов (холодостойких растений). В то же время сравнительный экологический анализ криофильной полосы показывает не столько их существенные отличия в целом, сколько разнообразие субстратов и флоры, не позволяющее проводить обобщенные сопоставления. Отсюда возникает необходимость не только изучения мест обитания растений, но и выявления их специфики по высотным поясам и в различных высокогорных экосистемах. Эти и другие вопросы, по нашему мнению, могут быть разрешены только в рамках обобщения значительного количества фактов, накопленных в научной литературе, и выработки новых подходов и методов к решению проблемы изучения биоморфологического разнообразия высокогорных ландшафтов. Это связано с рядом научных проблем фундаментального и прикладного характера, в том числе с изучением биоразнообразия и эволюции видов, интродукцией, охраной и управлением окружаю-

щей средой. В последнее время по причине процессов глобальных изменений климата особую актуальность представляет исследование проблем адаптации видов растений и соответствия их среде обитания. Знание закономерностей функционирования видов позволяет не только индцировать трансформацию экосистем Земли, но и прогнозировать эти процессы [1].

Цель исследования: выявление и изучение адаптаций криофильных видов Кавказа и их связей с комплексом других адаптаций, определяющих стратегии существования растений в различных условиях высокогорного пояса.

Реализация данной цели потребовала постановки и решения ряда следующих **задач:**

- выявить многообразие морфологофизиологических и анатомических адаптаций криофильных растений, изучить их целесообразность в различных местообитаниях высокогорий и корреляцию с другими экологобиологическими особенностями;
- разработать новые подходы к изучению разнообразия жизненных форм криофильных растений в различных типах высокогорных ландшафтов.

Материалы и методы исследования. В основу работы легли материалы экспедиционных исследований, проведенных в течение нескольких полевых сезонов (2009–2015 гг.) в различных районах центральной и восточной части Главного Кавказского хребта в рамках НИР по исследованию флоры Северного Кавказа в целях рационального использования и охраны.

Объектом исследования явилась флора центральной и восточной части Главного Кавказского хребта. В результате исследований собран обширный гербарный материал.

Полученные данные позволяют расширить представление о роли географической изоляции в видообразовании на ограниченной и относительно изолированной территории. Выявлены виды, перспективные для хозяйственного использования – лекарственные, пищевые, кормовые, декоративные, а также виды, подлежащие охране.

Образцы видов для анатомических исследований нами были собраны на разных склонах исследуемой территории. Изучались осевые органы травянистых видов растений (срезы и мацерированный материал).

Результаты исследования и их обсуждение. Изучение внутреннего строения растений способствует познанию их онтогенеза и эволюции, необходимых для уточнения систематики отдельных таксонов, их экологии. Анатомические данные используются в селекционной и растениеводческой работах. Общеизвестно и их познавательное значение.

Анатомия и биоэкология многих видов, в том числе и криофильных растений, к сожалению, крайне слабо изучены, хотя несомненна ценность подобных исследований для решения вопросов систематики, экологии и адаптации растений к экстремальным условиям высокогорий. С учетом сказанного, мы, наряду с комплексными биоэкологическими исследованиями, изучили особенности анатомического строения вегетативных органов криофильных видов растений центральной и восточной части Главного Кавказского хребта.

Выполненные морфолого-анатомические исследования позволяют обоснованно и уверенно говорить о структурных особенностях видов криофильной флоры, их макро- и микроструктурах, о путях микроэволюции внутри каждого вида и процессах гибридизации, имеющих место в природе [1].

Анатомическая структура листьев высокогорных видов весьма разнообразна, обусловлена различиями в адаптивных стратегиях видов. Выражаются они в ксероморфной структуре, характеризующейся значительной редукцией размеров листовой пластинки, мелкоклеточностью эпидермиса, обилием устьиц, изолатеральным или дорсовентральным типом строения мезофилла листа, хорошо развитой палисадной паренхимой, а у некоторых видов и формированием склеренхимных волокон и водозапасающей ткани. Отмеченные признаки анатомического строения листа обеспечивают устойчивое развитие растений в неблагоприятных криофильных условиях. Кроме того, в листьях таких видов представлена механическая ткань, преобладают пучки I типа, т. е. простые пучки – наиболее примитивные по структуре и состоящие из одних гистологических элементов: только из трахеид (в листьях, ближе к их краям) или ситовидных трубок (в цветочных стрелках лука). На втором месте по численности стоят пучки II типа (по наличию или отсутствию кам-

бия: открытые – между ксилемой и флоэмой присутствует камбий; закрытые – без пучкового камбия). Редко встречаются пучки III типа – коллатеральные и биколлатеральные. В подэпидермальном слое снизу и по краям листовой пластинки формируются склеренхимные тяжи. Сосудистые пучки центральных жилок обычно с двойной обкладкой, более развитой эндодермальной и менее развитой паренхиматозной. Другие виды имеют отдельные пучки боковых жилок. Довольно сильно развиты (как правило, в количестве 4–5) пузыревидные (моторные) клетки.

Благодаря исследованиям О.В. Заленского [2], в анатомии растений утвердился метод, дающий возможность с большей объективностью выявлять взаимоотношения между растением и средой, чем применение лишь качественных методов анатомического исследования.

Среди видов семейства *Lamiaceae* (*Lamium tomentosum*, *Ziziphora puschkini*, *Thimus caucasicus*) форма черешков на поперечном сечении сердцевидная, полукругло-седло-видная, округло-седловидная, уплощенно-крылатая. Проводящая система черешков – с одним проводящим пучком или пучкового дорсовентрального типа. Пучки элементарные и агрегатные коллатеральные. Устьичные аппараты эпидермы листа диацитного типа. Антиклинальные стенки основных клеток эпидермы листовых пластинок извилистые, сами основные клетки вытянутые и изодиаметрические.

У изученных видов семейства *Campanulaceae* (*Campanula besenginica*, *C. bellidifolia*, *C. petrophila*, *C. saxifraga* и др.) форма черешков на поперечном сечении округло-крыловидная, полукругло-крыловидная, квадратно-крыловидная. Проводящая система черешков пучкового дорсовентрального, непучкового типа или представлена одним элементарным проводящим пучком. Устьичные аппараты эпидермы листовых пластинок аномоцитного, гемипарацитного и анизоцитного типа. Основные клетки эпидермы листовых пластинок вытянутые и изодиаметрические, антиклинальные стенки их прямые и извилистые.

У видов *Boraginaceae* (*Myosotis alpestris*, *Trigonocaryum involucreatum*, *Eritrichium caucasicum*, *Cynoglossum holosericeum*) форма черешков на поперечном сечении полукругло-седловидная и округло-крыловидная. Проводя-

щая система черешков пучкового дорсовентрального типа или пучки коллатеральные. Устьичные аппараты эпидермы листовых пластинок аномоцитного и анизоцитного типа. Антиклинальные стенки основных клеток эпидермы листовых пластинок извилистые и прямые. Основные клетки эпидермы листа изодиаметрические.

В семействе *Asteraceae* (*Anthemis iberica*, *Aster alpinus*, *Erigeron venustus*, *Leontodon caucasicus*, *Pyrethrum aromaticum*) форма черешков на поперечном сечении треугольно-крыловидная, дугообразная, треугольно-седло-видная, широко-треугольная, уплощенно-треугольная, полукругло-седловидная, округло-крылатая. Проводящая система черешков пучкового дорсовентрального типа, пучки коллатеральные, армированы со стороны флоэмы, со стороны ксилемы, со стороны флоэмы и ксилемы или кольцеобразно. Устьичные аппараты эпидермы листовых пластинок аномоцитного и анизоцитного типа. Основные клетки эпидермы листа изодиаметрические, их антиклинальные стенки прямые и извилистые.

В семействе *Fabacae* (*Trifolium ambiguum*, *Vicia alpestris*, *Lupinaster polyphyllum*=*Trifolium polyphyllum*, *Trifolium ambiguum*) форма черешков на поперечном сечении округло-треугольная, овальная, округлая, квадратная, полукругло-седловидная, треугольно-седловидная, полукруглая, округло-седловидная, обратно-яйцевидная, треугольно-крылатая, ромбовидная, сердцевидная, плоская, уплощенно-треугольная, ладьевидная. Проводящая система черешков пучкового радиального типа, непучкового типа, пучкового дорсовентрального типа. Проводящие пучки элементарные коллатеральные и синтетические коллатеральные, армированы со стороны флоэмы, со стороны флоэмы и ксилемы или кольцеобразно. Устьичные аппараты эпидермы листовых пластинок аномоцитного, парацитного, гемипарацитного, анизоцитного типов. Антиклинальные стенки основных клеток эпидермы листовых пластинок прямые и извилистые, а основные клетки эпидермы вытянутые и изодиаметрические.

Обращает внимание простое устройство (из однородных клеток) нижнего эпидермиса, двурядное, однорядное расположение устьиц, иногда полное отсутствие последних.

У представителей семейства *Ranunculaceae* (*Ranunculus caucasicus*, *R. buhei*, *R. argunensis*, *R. radianus*) на поперечном сечении форма черешков: дугообразная, овальная, округлая и сердцевидная. Проводящая система черешков дорсовентрального и радиального типа. Проводящие пучки коллатеральные, армированы со стороны флоэмы или кольцеобразно. Устьичные аппараты эпидермы листовых пластинок аномоцитного типа. Антиклинальные стенки основных клеток эпидермы листовых пластинок прямые и извилистые. Основные клетки эпидермы листовых пластинок вытянутые и изодиаметрические.

В семействе *Violaceae* (*Viola caucasica*, *V. minuata*, *V. oreades*) форма черешков на поперечном сечении полукругло-седловидная. Проводящая система черешков пучкового дорсовентрального типа. Проводящие пучки коллатеральные, армированы со стороны флоэмы. Устьичные аппараты эпидермы листовых пластинок анизоцитного типа. Антиклинальные стенки основных клеток эпидермы листовых пластинок прямые и извилистые. Основные клетки эпидермы листовых пластинок изодиаметрические [1, 3, 4].

В свое время О.В. Заленский [5] с особой определенностью указал на существование тесной зависимости количества и размеров анатомических элементов листа от характера естественного местообитания того или другого вида растения. Чем суше и сильнее освещается солнцем место произрастания растения, тем больше устьиц и гуще сеть жилок будет на листьях этого растения по сравнению с растением того же самого вида, но произрастающим в менее сильно инсолируемом и более увлажненном месте. Даже у одного и того же растения: чем выше расположен лист на стебле, тем больше развивается устьиц на единицу его площади и тем длиннее общая протяженность жилок, рассеянных на пространстве этой же площади.

Анатомия стебля изученных видов злаковых (*Alopecurus caucasicus*, *A. glacialis*, *A. dasianthus*, *Calamagrostis caucasica*, *Poa caucasica*) отличается выраженным кольцом склеренхимы. Отдельные участки ее, чередуясь с неодинаковыми по величине участками хлоренхимы, входят до эпидермиса; центральная и внутренняя части ее окружают 1–1,5 круга сосудисто-

волоконных пучков, расположенных ближе к периферии. Внутренний круг более крупных пучков окружен довольно крупными паренхимными клетками сохранившейся части сердцевинны, по ширине в 3-4 раза превышающей склеренхимное кольцо.

В стебле двудольных (*Thlaspi perfoliatum*, *Th. pumila*) первичная кора состоит из клеток разной величины, более мелкими клетками примыкает к эпидермису и центральному цилиндру. Эндодермальный слой слабо выражен.

Над флоэмными участками проводящих пучков склеренхимные волокна имеют размеры, превышающие размеры межпучковой склеренхимы.

Пучки пазушной почки видов сразу прилегают к сосудисто-волоконным пучкам стебля. У одних видов в центральной части стебля 5 проводящих пучков, у других – по 3 проводящих пучка.

Исследуя криофильную флору центральной и восточной части Главного Кавказского хребта, мы коснулись анатомических особенностей некоторых видов и считаем, что не существует общего типа внутренней структуры высокогорных видов растений.

Растения альпийского пояса Кавказа характеризуются не только крупными размерами клеток мезофилла, но и более мясистыми тканями, обычно составленными из многочисленных клеток крупных размеров. Принципиальных отличий от равнинных растений нет. Но виды криофильного пояса характеризуются значительной редукцией размеров листовой пластинки, мелкоклеточностью эпидермы с многочисленными устьицами, изолатеральным или дорсовентральным типом строения мезофилла листа, хорошо развитой палисадной паренхимой, развитием у некоторых видов склеренхимных волокон и водозапасающей ткани.

В криофильном поясе мы выделяем различные типы местообитаний: сравнительно засушливые каменистые субстраты, умеренно увлажненные альпийские луга и обильно увлажненные участки близ протоков талых вод. В соответствии с этим можно выделить три группы растений, характеризующиеся определенными чертами структуры – **криоксерофиты**: *Alopecurus glacialis*, *Oxyria digyna*, *O. elatior*, *Cerastium undulatifolium*, *C. polymorphum*, *Silene*

ruprechtii, *S. pygmaea*, *Gypsophila tenuifolia*, *Saxifraga moschata*, *S. sibirica*, *Alchemilla retinervis*, *A. tephroserica*, *Potentilla nivea*, *Hedysarum caucasicum*, *Myosotis alpestris*, *Erytrichium caucasicum*, *Campanula ardonensis*, *C. ciliata*, *Anthemis marschalliana*, *A. iberica* и др.; **криомезофиты**: *Silene lychnideae*, *Draba supranivalis*, *Sedum tenellum*, *Potentilla gelida*, *Oxytropis owerinii*, *Emperum caucasicum*, *Anthemis iberica*, *Antennaria caucasica*, *Erigeron alpinus*, *Taraxacum crepidiphorme*, *T. porphyranthum*, *Tripleuros-permum caucasicum* (*T. subnivale*) и др.; **криогигрофиты**: *Alopecurus dasianthus*, *Festuca primae*, *Poa alpine*, *Cerastium undulatifolium*, *Minuartia imbricata*, *M. Inamoena*, *Eremogone lychnideae* (*Arenaria lychnideae*), *Gypsophila tenuifolia*, *Delphinium caucasicum*, *Draba bryoides*, *D. hispida*, *Saxifraga juniperifolia*, *Alchemilla retinervis*, *Potentilla divina*, *Carydalis alpestris*, *C. conorhiza*, *Oberna lacera*, *O. pubicaulis*, *Primula bayernii*, *P. ruprechtii*, *P. meyeri*, *Thymus caucasicus*, *Veronica minuta*, *Valeriana saxicola*, *Campanula saxifraga* и др.

В суровых условиях высокогорий различия между криомезофитами, криоксерофитами и криогигрофитами сглаживаются, представители различных биотипов приобретают некоторые общие черты. Как правило, они низкорослы, отличаются мелкоклеточностью и плотным расположением клеток. Для двудольных характерно раннее завершение работы камбия, очень быстрый переход апикальных меристем к образованию флоральных апексов, максимальное ускорение онтогенеза вегетативных органов. Виды цветут на той стадии вегетативного развития, которая у растений нижних широт соответствует самым ранним этапам развития растений криофильной полосы; резко укорачивается междоузлие, сужается диаметр стебля, что происходит в основном за счет уменьшения диаметра сердцевинны и значительной редукции меристематической активности. Проводящая ткань сильно редуцируется, первичная кора в большей степени сохраняет свои размеры. Листья растений этой зоны почти не отличаются либо тоньше, чем у тех же или близких видов альпийского пояса. Размеры цветков убавляются в меньшей степени при значительном сокращении их числа.

Криофильные условия благоприятствуют возникновению высокогорных видов. Однако в

структуре альпийских растений нет ничего, что выходило бы за рамки изменчивости близких видов, произрастающих в равнинных условиях. При заселении высокогорных областей каждое растение в рамках своих возможностей использует тот запас морфогенетических особенностей, который заложен в его геноме. При этом особо важную роль играет ускорение генеративного развития, которое начинается на все более ранних стадиях становления вегетативной фазы. Тем самым явления неотении (или педоморфоз) обнаруживаются здесь с особой четкостью [1, 3].

Атмосферная засуха усугубляется наличием сильных и сухих ветров. Относительная влажность воздуха утром обычно самая высокая – выше 0–10 см, самая низкая – на высоте 200 см от поверхности почвы. К полудню уровень относительной влажности воздуха на разных высотах – 50 и 200 см от поверхности почвы – снижается и становится близким по величине, в то время как на высоте 10 см резкое снижение относительной влажности отмечается раньше. В вечерние часы относительная влажность воздуха на всех точках наблюдений поднимается и достигает наибольших величин на высоте 200 см от поверхности почвы.

Судя по представленным таутохронам¹, в течение дня самая высокая температура воздуха наблюдается (с 12–13 до 16–17 ч) на высоте 0 и 10 см от поверхности почвы, самая низкая – на высоте 200 см.

Температура поверхности почвы поднимается до очень высоких величин, а на глубине 10–20 см в течение дня остается низкой. Утром температура поверхности почвы почти всегда отрицательная.

В криофильном поясе довольно резко выражены сезонные колебания температур воздуха и почвы. Так, например, в разгар вегетации растений в утренние часы на почве отмечаются заморозки от –2 до –13 °С, тогда как дневные максимальные температуры – положительные (от +20 до +46 °С).

У видов третьей группы клеточные стенки пронизаны многочисленными порами, между которыми имеются сильно утолщенные «четко-

видные» оболочки. Подобное явление строения боковых стенок в клетках эпидермиса наблюдалось ранее [6–9] у *Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium uliginosum*, *Asarum europaeum*, *Laurus nobilis*.

Наши исследования лишь подтверждают, что у высокогорных видов *Arctostaphylos caucasica*, *Rhodococcum vitis-idea*, *Vaccinium murtilus*, *V. arctostaphylos* «четковидные» утолщения сохраняются на оболочках клеток в течение всего вегетационного сезона.

Исходя из изложенного, мы можем предположить, что подобное строение клеточных оболочек у зимнезеленых растений связано с процессом их адаптации к жизни с зелеными листьями в условиях длительной зимы. Кроме того, в высокогорьях в позднеосенний и зимний периоды в клетках эпидермиса всех изученных нами зимнезеленых растений (кроме *Allysum gehamense* и видов рода *Androsace*) обнаружено сильное обособление протоплазмы. Мы полностью согласны с мнением П.А. Генкеля [6] о том, что обособление протоплазмы, являющееся выражением ее физико-химических свойств, в этих условиях предохраняет протоплазму от образования льда. Хотя обособление протоплазмы, согласно исследованиям Н.Е. Павловой [10], не является универсальным условием защиты растений. В ее работах показано, что в клетках некоторых зимнезеленых видов в течение всей зимы сохраняются плазмодесмы, т. е. протоплазма полностью не обособляется и, следовательно, растения остаются живыми. В высокогорьях Кавказа в период вегетации в клетках эпидермиса видов рода *Allysum*, *Gentiana*, *Thlaspi* сохраняются многочисленные капли масла, которые выполняют защитную функцию и придают тканям озимых побегов устойчивость. У видов рода *Allysum gehamense*, *A. andinum* устойчивость к сильному обезвоживанию и низким температурам в неблагоприятный период достигается за счет образования в тканях озимых побегов очень прочного хлорофилл-белково-липоидного комплекса.

Выводы. Высокогорные растения в процессе длительной эволюции выработали высокую адаптивную способность выживать и размножаться при экстремальных нагрузках. Основными приспособительными механизмами этих растений являются следующие:

¹ Таутохрона – математическая кривая, при скольжении по которой под действием гравитации время достижения нижней точки не зависит от положения начальной точки.

– использование пространства как контактным, так и индивидуальным распределением растений среди скал, осыпей и ледников (только в более или менее защищенных от ветра местах);

– образование растениями различных специализированных форм роста, обеспечивающих защиту от влияния неблагоприятных условий среды;

– завершение полного цикла сезонного развития растений в более короткий период вегетации;

– раннее заложение почти всех органов растения, в том числе всех частей цветка, в почках возобновления;

– полное формирование листьев лишь при наступлении наиболее благоприятных экологических условий;

– большая потенциальная возможность всхожести семян для воспроизведения нового поколения;

– высокая резистентность листьев в отношении резких суточных колебаний температуры;

– высокая температура листьев и одновременно их терморегуляторная способность, обеспечивающие активную ассимиляционную деятельность и водный обмен растений;

– хорошо выраженная регуляция физиологических процессов (транспирация, фотосинтез) диффузионным сопротивлением листьев;

– тенденция к образованию суккулентных листьев для оптимального поддержания водного баланса и ассимиляционной деятельности;

– возможность длительного пребывания растений под глубоким снежным покровом, благодаря обильному накоплению в подземных органах запасов органических веществ;

– резкое различие между видами в накоплении и распределении фитомассы в надземной и подземной сферах, свидетельствующее о различных тенденциях приспособительной эволюции к использованию экологической ниши;

– многообразие жизненных форм, фено- и трофоритмотипов в пределах сильно ограниченной территории как проявление способности организмов занять и освоить свою экологическую нишу.

В связи с криофильными условиями величина побегов сокращается, побеги залегают, а вид приобретает простратную форму (*Primula*

baiernii, *Pod ospermum meyeri*, *Syphiogloma glaveolens*, *Psedovesicaria digitata*, *Scrophularia minima* и др.). Основной цикл у прямостоячих видов растения сокращается, у простратных – увеличивается, замещая циклом развития их ортотропных частей, который оказывается равным основному циклу и имеет тенденцию к сокращению в криофильных условиях. Параллельно увеличивается процесс побегообразования.

Литература

1. Астамирова М.А.-М. Анатомические особенности некоторых высокогорных видов растений центральной и восточной части Главного Кавказского хребта // Закономерности распространения, воспроизведения и адаптаций растений и животных: мат-лы Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, посв. 50-летию биологического факультета ДГУ. – Махачкала, 2014. – С. 23–26.
2. Заленский О.В. О температурном и водном режиме растений-подушек // Бот. журн. – 1948. – Т. 33, № 6. – С. 571–581.
3. 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.
4. Галкин М.А., Безроднова Е.И., Джумьрко С.Ф. Элементы структурной эволюции магнолиописид. – Пятигорск, 2010. – 152 с.
5. Заленский О.В. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза и проблема его взаимоотношения с дыханием: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Л., 1982. – 48 с.
6. Генкель П.А. Современное состояние проблемы засухоустойчивости растений (морозоустойчивость, засухоустойчивость и соленоустойчивость). – М., 1960.
7. Двораковский М.С. Экология растений. – М.: Высш. шк., 1983. 190 с.
8. Иванская Э.Н. Основные пути приспособительной эволюции высокогорных растений // IV Моск. совещание по филогении растений (12–15 октября 1971 г.): тез. докл. – М., 1971. – С. 15–16.

9. Никитин А.А., Панкова Н.А. Анатомический атлас полезных и некоторых ядовитых растений. – Л.: Наука, 1982. – 768 с.
10. Павлова Н.Е. Эколого-физиологические особенности перезимовки степных травянистых многолетников Забайкалья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Иркутск, 1986. – 21 с.
4. Galkin M.A., Bezrodnova E.I., Dzhumyrko S.F. Jelementy strukturnoj jevoljucii magnoliopsid. – Pjatigorsk, 2010. – 152 s.
5. Zalenskij O.V. Jekologo-fiziologicheskie aspekty izuchenija fotosinteza i problema ego vzaimootnoshenija s dyhaniem: avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk. – L., 1982. – 48 s.
6. Genkel' P.A. Sovremennoe sostojanie problemy zasuhoustojchivosti rastenij (morozoustojchivost', zasuhoustojchivost' i solenoustojchivost'). – M., 1960.
7. Dvorakovskij M.S. Jekologija rastenij. – M.: Vyssh. shk., 1983. 190 s.
8. Ivanskaja Je.N. Osnovnye puti prisposobitel'noj jevoljucii vysokogornyh rastenij // IV Mosk. soveshhanie po filogenii rastenij (12–15 oktjabrja 1971 g.): tez. dokl. – M., 1971. – S. 15–16.
9. Nikitin A.A., Pankova H.A. Anatomicheskij atlas poleznych i nekotoryh jadovityh rastenij. – L.: Nauka, 1982. – 768 s.
10. Pavlova N.E. Jekologo-fiziologicheskie osobennosti перезимовки степных травянистых многолетников Забайкалья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Иркутск, 1986. – 21 с.

Literatura

1. Astamirova M.A.-M. Anatomicheskie osobennosti nekotoryh vysokogornyh vidov rastenij central'noj i vostochnoj chasti Glavnogo Kavkazskogo hrebta // Zakonomernosti rasprostraneniya, vosпроизvedeniya i adaptacij rastenij i zhivotnyh: mat-ly Vseros. nauch.-prakt. konf. s mezhdunar. uchastiem, posv. 50-letiju biologicheskogo fakul'teta DGU. – Mahachkala, 2014. – S. 23–26.
2. Zalenskij O.V. O temperaturnom i vodnom rezhime rastenii-podushek // Bot. zhurn. – 1948. – T. 33, № 6. – S. 571–581.
3. Astamirova M.A.-M. Jekologicheskie adaptacii vysokogornyh rastenij Central'nogo i Vostochnogo Kavkaza // Biologicheskoe raznoobrazie Kavkaza i juga Rossii: mat-ly

УДК 581.5:581.19:581.4:581.8

А.Я. Тамахина, Х.М. Назранов,
Ж.Р. Локьяева

АДАПТАЦИОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ ДЕВЯСИЛА ГЕРМАНСКОГО (*INULA GERMANICA* L.)

А. Ya. Tamakhina, Kh.M. Nazranov,
Zh.R. Lokiyeva

ADAPTATION FEATURES OF GERMAN ELECAMPANE (*INULA GERMANICA* L.)

Тамахина А.Я. – д-р с.-х. наук, проф. каф. товаро-ведения и туризма Кабардино-Балкарского государственного аграрного университета им. В.М. Кокова, г. Нальчик. E-mail: aida17032007@yandex.ru

Назранов Х.М. – д-р с.х. наук, проф. каф. пло-доовощеводства и виноградарства Кабардино-Балкарского государственного аграрного университета им. В.М. Кокова, г. Нальчик. E-mail: alla@mail.ru

Tamakhina A.Ya. – Dr. Agr. Sci., Prof., Chair of Merchandizing and Tourism, Kabardino-Balkarian State Agrarian University named after V.M. Kokov, Nalchik. E-mail: aida17032007@yandex.ru

Nazranov Kh.M. – Dr. Agr. Sci., Prof., Chair of Fruit-and-Vegetable and Wine Growing, Kabardino-Balkarian State Agrarian University named after V.M. Kokov, Nalchik. E-mail: alla@mail.ru