

© А. Р. Никифоров

**РЕЛИКТОВЫЕ ЭНДЕМИКИ ФЛОРЫ ГОРНОГО КРЫМА
В СОСТАВЕ ПЕТРОФИТОНА И ГЛЯРЕОФИТОНА**Никитский ботанический сад — Национальный научный центр РАН
298648 Россия, АР Крым, г. Ялта, пгт. Никита, Никитский спуск, 52

E-mail: nikiforov.a.r.01@mail.ru

Поступила 13.05.2015

Окончательный вариант получен 10.07.2016

Выяснено, что в верхнем поясе Крымских гор местообитаниями реликтовых эндемиков — облигатных хазмофитов и гляреофитов, а также видов двойной природы являются склоны отседания и осыпные склоны. Установлены признаки облигатных гляреофитов, которые соответствуют условиям экологической среды осыпного склона: относительная термо- и мезофильность, краткий жизненный цикл растений, для которых характерны быстро удлиняющиеся органы, короткостержневая корневая система, семенное возобновление и диссеминация вблизи материнских особей. Локализация популяций реликтовых эндемиков в рельефе верхнего пояса Горного Крыма произошла в результате образования азональных литогенных ландшафтов с характерной для них растительностью.

Ключевые слова: облигатный петрофит, реликтовый эндемик, Горный Крым.

A. R. Nikiforov

**RELICT ENDEMIC SPECIES OF THE FLORA OF MOUNTAIN CRIMEA
AS PARTS OF PETROPHYTON AND GLAREOPHYTON**

Nikitsky Botanical Gardens — National Research Center

298648 Yalta, Republic of Crimea, Russia

E-mail: nikiforov.a.r.01@mail.ru

In the upper zone of the Crimean Mountains, the relict endemics — obligate chasmophytes and glareophytes, as well as the species of double nature, were found to inhabit scree and settling slopes. The features of obligate glareophytes that correspond to the environmental conditions of scree slopes are specified: relative mesophily, thermophily, short life cycle plants with rapid elongation of their organs, short taproot system, dissemination and seed reproduction near to maternal plants. Localization of relict endemic plant populations in the relief of the upper zone of the Crimean Mountains have resulted from the formation of azonal lithogenic landscapes with their typical vegetation.

Key words: obligate petrophyte, relict endemic plant, Mountain Crimea.

Растительность местообитаний, особенности экологической среды которых обусловлены свойствами горной породы в разной степени ее дезинтеграции, определяют как петрофитон (Doluchanov, 1969; Kamelin, 1973). В составе петрофитона различают растения, не выходящие за пределы каменистых местообитаний (петрофиты облигатной природы) и элементы растительности различного эколого-ценотического происхождения, способные к развитию в широком спектре экологических условий, в том числе и на щебнисто-каменистых субстратах (факультативные петрофиты) (Shkhagapsoev, 1987). Все эти разнородные виды, представленные различными жизненными формами, объединяет комплекс признаков, позволяющий растениям поддерживать жизнедеятельность в условиях среды каменистых экотопов и формировать здесь мозаичные и разреженные группировки.

Представления о происхождении, особенностях структуры и состава петрофитона основаны на следующих тезисах:

— петрофитон формируется на первично свободных от органической жизни субстратах;

— экологические условия сопряженной с петрофитомом среды экстремальны для развития большинства высших сосудистых растений;

— состав петрофитона в основном определяется экологическим отбором растений;

— петрофиты изменяют ход геоморфологических процессов и в прямом смысле «готовят почву» для поселения все более требовательных к плодородию растений;

— петрофитон — промежуточный этап первичной сукцессии, завершающейся формированием фитоценоза зонально-поясного типа;

— состав и структура петрофитона определяются условиями развития растений в экологической среде ландшафтов литогенного типа (Magak'ian, 1947; Kharadze, 1960; Karamysheva, 1963; Dzhuraev, 1974, 1975; Gadzhiev, Efendiev, 1977; Norin et al., 1982; Shkhagapsoev, 1983, 1987; Tomaselli, Rossi, 1989; Valachovič, 1990).

Эти общие представления послужили основой для изучения петрофитона верхнего пояса Горного Крыма: истории развития местных петрофитов как особой экологической группы видов и анализа их современного состояния (Golubev, 1978; Didukh, 1992).

Обособление облигатных петрофитов в составе растительности Горного Крыма (высшая точка горы Роман-Кош 1545 м над ур. м.) связывают с трансформацией реликтового флорогенетического комплекса — плиоценового прашибляка (Didukh, 1992). Предполагают, что дифференциация элементов этого комплекса на «исторические свиты» (Zozulin, 1973) была обусловлена образованием карбонатных субстратов, альпийской складчатостью, регрессией Тетиса, аридизацией климата (Didukh, 1992). Исходя из этого облигатные петрофиты Горного Крыма определяют как единую по происхождению биоэкологическую группу растений — петрофитно-фриганоидную свиту, представленную в основном полудревесными биоморфами: полукустарниками, полукустарничками, а также кустарничками и некоторыми травянистыми поликарпиками (Didukh, 1992).

Облигатные петрофиты обычно отождествляют с нагорными ксерофитами — древесными, полудревесными и травянистыми растениями с чертами ксероморфизма в габитусе и, несмотря на это, проявляющими своеобразную избирательность в отношении мест своего распространения. Замечают, что «если в целом нагорные ксерофиты приурочены к более сухой части Средиземноморской (в широком смысле) области, то в пределах своего развития они связаны с участками, характеризующимися относительным обилием осадков» (Tolmachev, 1986: с. 172). Такую двойственность природы поясняют генетической приуроченностью этих видов к климату с зимним максимумом осадков и летним засушливым периодом, в продолжение которого нагорные ксерофиты, тем не менее, оказываются обеспеченными необходимой для их развития влагой (Tolmachev, 1986). Известно также, что нагорные ксерофиты произрастают на эродированных почвах или особом субстрате-мелкозем, который скапливается на коре выветривания коренных пород. В указанных выше климатических и эдафических условиях нагорные ксерофиты образуют оригинальный тип зональных сообществ (*Steppae petrophile*), а в горных системах Древнего Средиземья — пояс нагорно-ксерофильной или фриганоидной растительности (*Tomillares*) (Tolmachev, 1948, 1986; Rubtsov, 1956; Arustamova, 1973; Didukh, 1983, 1992; Volkova, 1995).

В Горном Крыму нагорные ксерофиты широко распространены в составе сообществ петрофитной и петрофитно-луговой степи на высоте 900—1545 м над ур. м., где они образуют группировки типа томилляров-тимьянников (*Tomillares*

substepposus), а также численно преобладают среди компонентов петрофитона (Golubev, 1978; Didukh, 1983, 1992). Это преобладание, видимо, стало причиной восприятия петрофитона как частного варианта нагорно-ксерофильной растительности: «...увеличение крутизны каменистых склонов и их обнажение ведет к разреживанию томиллярных группировок и замене их наскальной растительностью, которую мы называем петрофитомом» (Didukh, 1992: с. 83), а также трактовки его становления в качестве пионерного и субклимаксового комплекса: «Пионерами в освоении первично свободных горных пород являются петрофиты, создающие среду для поселения лугово-степных видов. ... Большая часть группировок, в которых обильны петрофитные виды, представляет собой переходную стадию между петрофитной и луговой степью» (Golubev, 1978: с. 8).

Очевидным фактом является своеобразие той экологической среды, условия которой определяют постоянство структуры и состава петрофитона. «На щебнисто-каменистых грунтах и выходах известняка развиваются группировки петрофитной степи или фриганоидная (полукустарничковая) растительность. В собственном смысле петрофитная растительность как коренной тип, формирующийся на первично свободных местоположениях, представляет собой изреженную растительность скал и осыпей с преобладанием полукустарничков, но включающую ряд травянистых петрофитов и отчасти примесь других эколого-ценотических элементов. В таком понимании петрофитные группировки существуют, по-видимому, с момента образования горных поднятий и, следовательно, являются весьма древними» (Golubev, 1978: с. 19). Из этого следует вывод о том, что «скалы и осыпи» не только заселяются растениями-мигрантами, но и являются естественной средой развития автохтонов: «Скалы и осыпи представляют собой внеконкурентную резервацию петрофитов, из которых при соответствующих условиях они могут производить экспансию на соседние территории» (Golubev, 1978: с. 19).

Связь автохтонов каменистых местообитаний с естественной для них экологической средой проявляется через биоэкологические особенности растений. Если растения лугово-степных видов органично развиваются в условиях сомкнутого травостоя и плотной дернины (Golubev, 1982), то, напротив, одиночный способ существования облигатных петрофитов или их развитие в составе разреженных группировок указывает на приуроченность этих видов к экологической среде, условия которой складываются вне влияния фитоценотических факторов (Maleev, 1931; Golubev, 1978, 1982). Исходя из этого выясняется, что способность нагорных ксерофитов к формированию растительных сообществ обусловлена присущим для них широким адаптационным потенциалом, включающим возможность ценотических взаимодействий.

Действительно, помимо нагорных ксерофитов среди облигатных элементов петрофитона выделяют группы видов, которые идентифицируют только по их экологической сопряженности с особыми типами каменистых экотопов: «растения трещин» — хазмофиты, «растения осыпей» — гляреофиты и т. п. (Shkharpsoev, 1987; Kovaleva, 2012a, б). В число подобных видов входят реликтовые эндемики (Lukina, 1948; Tolmachev, 1974). В отличие от реликтов, феномен присутствия которых в составе современных флор поясняют глобальными трансформациями климата и как следствие коренным преобразованием зональной растительности (Tolmachev, 1974; Didukh, 1988), условием выживания реликтовых эндемиков является стабильность среды обитания, обуславливаемая постоянством основных экологических параметров азональных ландшафтов (Tolmachev, 1974). Устойчивость экологических условий в таких ландшафтах определяют постоянно действующие средообразующие процессы и специфические эдафические фак-

торы, которые препятствуют формированию почвенного покрова и как следствие исключают возможность для появления ценологических связей между облигатными и пришлыми факультативными элементами растительности. Поэтому среда азональных ландшафтов, где активны геоморфологические процессы, экстремальна для видов, зависящих в своем развитии от влияния фитоценологических факторов, но приемлема и благоприятна для петрофитов различных экологических групп, в том числе и реликтовых эндемиков.

Местообитания облигатных петрофитов в ботанической литературе обозначают терминами «скалы, осыпи, щебнистые склоны». Из этого следует, что основанием для разделения облигатных петрофитов на экологические группы является фактическая сопряженность растений с мелкоземом, формирующимся на коре выветривания разного происхождения: на пролювии (перемещенных водотоками обломках), делювии (смытом грунте), коллювии (осыпающихся продуктах выветривания), деляпсии (оползающих с грунтом обломках), обвальных (дерупционных) отложениях (Leontiev, Rychagov, 1988), а также в трещинах на выходах коренных пород (Shkhagapsoev, 1987; Kovaleva, 2012a, б). Происхождение коры выветривания и трещин, несомненно, влияет на свойства мелкозема: мощность, объем, глубину слоя, расположение относительно обломков, степень скелетности, удельный вес глинистых частиц и частиц почвы, их связность, плотность, режим увлажнения, наличие элементов минерального питания и органического вещества и т. п. Эти и другие качества влияют на плодородие субстрата и соответственно на возможность его освоения растениями. Вопрос же геоморфологической идентификации форм рельефа как единственно возможных местообитаний реликтовых эндемиков в данном аспекте остается невыясненным. Причины экологической локализации реликтовых эндемиков в пределах азональных горных ландшафтов до последнего времени также не изучались.

Петрофитон и гляреофитон (Shkhagapsoev, 1988) традиционно воспринимают как единый по происхождению тип растительности: «петрофитную растительность», «скально-осыпной флороценологический комплекс» (Poplavskaia, 1948; Doluchanov, 1969; Golubev, 1978; Shkhagapsoev, 1983, 1987; Gagnidze, Shtekauri, 1988; Shtekauri, 1989; Didukh, 1992; Volkova, 1995; Onipchenko, 2002; Ermolaeva, 2007; Grechushkina, 2011). При этом подразумевают, что этот комплекс составляют одни и те же компоненты: нагорные ксерофиты и факультативные петрофиты, которые попадают на «изначально безжизненные скалы и осыпи» из петрофитных группировок или из состава сообществ зонального типа, после чего эти растения постепенно осваивают свободное пространство (Garty, Benyamini, 1990; Stebaev, Pivovarova, 1992; Grechushkina, 2011). Различия видят в окончательной структуре вариантов скально-осыпной растительности: если стабильность параметров петрофитона вполне очевидна (Golubev, 1978; Tomaselli, Rossi, 1989), то осыпь якобы, в конце концов, «зарастает» (Schroeter, 1926; Magak'ian, 1947; Dzhuraev, 1974, 1975; Steshenko, 1974; Golubev, 1982, 1992; Norin et al., 1982; Shkhagapsoev, 1983, 1987; Ellenberg, 1986; Kosiński, 1994; Grechushkina, 2011). Реальность присутствия реликтовых эндемиков в составе петрофитона и гляреофитона при этом никак не учитывается.

Цель работы — обосновать биоэкологическое своеобразие и выявить закономерности в развитии реликтовых эндемиков верхнего пояса Горного Крыма. Для этого провести геоморфологический анализ местообитаний облигатных петрофитов и идентифицировать соответствующие этим местообитаниям типы склонов; раскрыть основные биоэкологические признаки растений реликтовых эндемиков; раскрыть причины экологической локализации их популяций.

Материал и методика

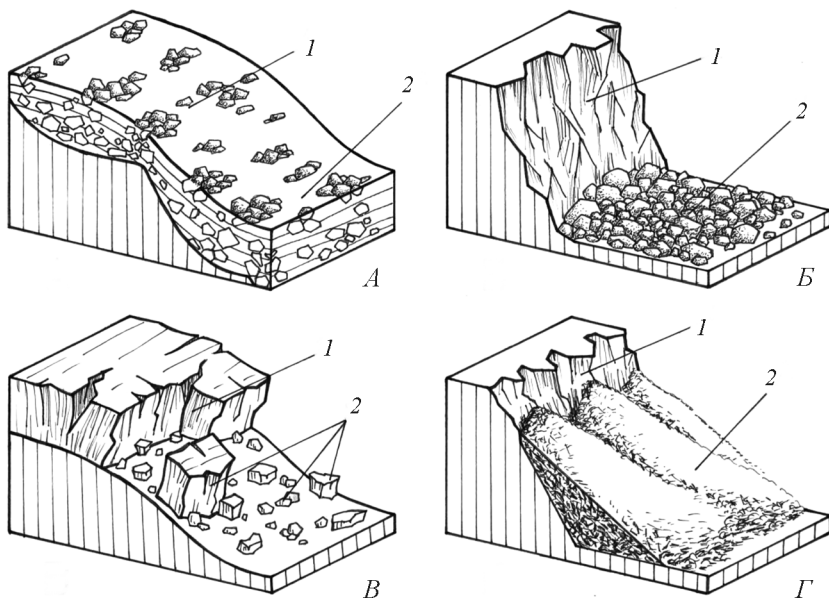
Склоны классифицировали согласно их структурным геоморфологическим признакам. Онторморфогенез и признаки растений исследовали в 2005—2015 гг. в верхнем поясе южного макросклона Главной гряды Горного Крыма: на северо-восточной бровке Никитской яйлы (скалистые отроги на высоте 1200—1350 м над ур. м.), а также на осыпях у подножия скалы Шаган-Кая (Гурзуфская яйла, 1300—1450 м над ур. м.) и у скалы Эклизи-Бурун (Чатыр-Даг, 1400—1450 м над ур. м.). Кроме этого, растения изучали в условиях *ex situ* на высоте 300 м над ур. м. (Никитский ботанический сад). Сезонное развитие растений наблюдали в разных гидротермических режимах. Выявляли термические условия для прорастания семян, заложения и раскрытия почек, роста побегов, формирования генеративных структур, цветения и плодоношения, а также органы возобновления растений и способы диссеминации. Среднедекадную температуру воздуха *in situ* определяли по данным метеостанции «Ай-Петри» (1180 м над ур. м.), *ex situ* — по данным метеостанции «Никитский сад» (208 м над ур. м.).

Результаты и обсуждение

В верхнем поясе южного макросклона куэстообразной Главной гряды Горного Крыма, где четко выражена зона срыва, имеются склоны всех основных типов: собственно гравитационные (обвальные и осыпные); блоковых движений (оползневые, оплывно-оползневые, склоны отседания) и делювиальные (плоскостного смыва) (Leontiev, Rychagov, 1988). В структуру всех этих типов склонов входят зоны денудации и аккумуляции, а различия между ними обусловлены морфологией поверхностей и ведущими рельефообразующими процессами. В частности, происхождение и строение денудационной части склона влияет на особенности формирования, перемещения, накопления продуктов разрушения и на их параметры (Leontiev, Rychagov, 1988), что, в свою очередь, определяет происхождение и состав петрофитно-лугово-степной растительности, петрофитона и гляреофитона.

Для более или менее пологих склонов плоскостного смыва (см. рисунок, А), также как и для оползневых склонов, постоянными процессами являются дефлюкция (выдавливание увлажненных масс на поверхность), децерация (разрыв поверхностного покрова на фрагменты и их сползание) и поверхностный размыв (Leontiev, Rychagov, 1988). Эти процессы приводят к эрозии почвы и нарушают целостность ее слоя. На фрагментах почвенного покрова здесь поселяются лугово-степные растения, а нагорные ксерофиты сохраняются на подвергшейся эрозии почве и на мелкоземной коре выветривания. В результате совместного развития этих разнородных растений на указанных склонах образуются смешанные петрофитно-лугово-степные или петрофитно-степные сообщества, параметры которых определяют по доминантам, эдификаторам, ярусности, проективному покрытию травостоя и типу взаимоотношений ценоза со средой (Golubev, 1978, 1982).

Петрофитон обвальных склонов (см. рисунок, Б) представлен разреженными группировками и одиночными растениями. Такая структура растительности обусловлена последствиями регулярных обвалов: мгновенным сносом материала со скальной поверхности и постоянным разрушением почвенного покрова в зоне аккумуляции (Leontiev, Rychagov, 1988). Мелкозем формируется здесь заново, а растения попадают сюда извне. Те из них, которые оказываются наиболее адап-



Типы склонового рельефа (по: Leontjev, Rychagov, 1988).

A — оползневой склон, *Б* — обвальный склон, *В* — склон отседания, *Г* — осыпной склон. 1 — денудационная поверхность (зона денудации); 2 — продукты разрушения горной породы (зона аккумуляции): для *A* — оползневые отложения (деляпсий), для *Б* — обвальные отложения (дерущий), для *В* — блоки отседания (отторженцы), для *Г* — коллювий (десерпций).

Types of slopes (after Leontjev, Rychagov, 1988).

A — landslide slope, *Б* — precipitous slope, *В* — slope of downfall, *Г* — talus slope. 1 — denudation zone; 2 — rock debris (accumulation zone): for *A* — precipitated deposits, for *Б* — downfall blocks, for *Г* — colluvium.

тированными к экологическим условиям обвального склона, постепенно осваивают субстрат и пространство обновляющегося ландшафта. В результате в составе петрофитона обвальных склонов преобладают способные к миграциям и практически не взаимодействующие друг с другом растения: нагорные ксерофиты и факультативные петрофиты.

Реликтовые эндемики в составе петрофитно-лугово-степных фитоценозов делювиальных, оползневых склонов и в растительности обвальных склонов отсутствуют. Следовательно, их биоэкологический потенциал реализуется в экологической среде иных горных ландшафтов, на склонах других структурно-генетических типов.

Примером реликтового эндемика флоры Горного Крыма является полукустарничек с глубокой (до 30 см) стержнекорневой системой, утолщенным каудексом и линейными опушенными листьями *Silene jailensis* N. I. Rubtsov (*Caryophyllaceae*) (Ena An., Ena Al., 2001; Nikiforov, 2011, 2013б). Для этого вида, который по экологической приуроченности определяется как облигатный хазмофит (Nikiforov, 2012a), свойственна сопряженность развития с особыми эдафическими и микроклиматическими условиями бровок отвесных скал верхнего пояса. При этом три из четырех популяций *S. jailensis* обнаружены в верхних частях склонов отседания (см. рисунок, *В*), где склон составляет крутая вертикальная поверхность (бровка стенки срыва), а также глубокие рвы, длинные продольные и короткие поперечные трещины сейсмического происхождения (Leontiev, Rychagov, 1988).

Одним из биологических признаков, указывающим на органическую связь биоэкологического потенциала данного вида с экологической средой бровок склонов отседания, является наиболее эффективный способ диссеминации *S. jailensis* (Nikiforov, 2013a), когда семена в результате баллистохории осыпаются вблизи материнской особи (Levina, 1987). Другой гораздо менее результативный способ — перенос семян внутри плодов-коробочек на сотни метров — нивелируется отсутствием пригодных условий для поселения и выживания растений за пределами исходного местообитания (Nikiforova, Nikiforov, 2014). Выяснено, что для развития в летний засушливый период растениям вида требуется особый режим увлажнения, когда конденсируемая из воздуха влага скапливается в трещинах, увлажняет мелкозем и медленно испаряется в дневное время суток (Nikiforov, 2012a). В результате этот вид тяготеет к полузатененным бровкам скал, чаще всего северо-восточной экспозиции, где в локальных группах поддерживается минимальная численность особей, необходимая для устойчивого воспроизведения популяций, и лишь небольшая часть растений распространена единично по отвесным поверхностям (Nikiforov, 2012a). Популяции *S. jailensis* поколениями занимают одни и те же местообитания, практически не распространяясь за их пределы (Nikiforov, 2013a). Они изолированы друг от друга в пространстве, а общая численность особей в их составе не превышает 500 экз. (Nikiforov, 2012a).

Из этого следует то, что структура поверхностей склонов отседания сохраняется без особых изменений со времени формирования этих форм рельефа (иначе бы популяции *Silene jailensis* здесь исчезли). О достаточно медленном разрушении бровок и стабильности вертикальных поверхностей склонов отседания свидетельствует то, что вторая по численности популяция *S. jailensis* сохранилась в верхней северо-восточной части стенки срыва отторженца Парагильмен (800—835 м над ур. м.) (Ena, Ena, 2001).

Одна из популяций *Silene jailensis* была обнаружена на бровке северо-восточного контрфорса скалы Шаган-Кая (*locus classicus*, Гурзуфская яйла, 1430 м над ур. м.) (Ena, Ena, 2001). Этот склон представляет собой осыпь с зонами денудации и аккумуляции (Nikiforov, 2014a; Nikiforova, Nikiforov, 2014). Зона денудации охватывает отвесную поверхность восточной экспозиции, подверженную морозному выветриванию, а зона аккумуляции у подножия скалы включает конусы и шлейф коллювия (см. рисунок, Г). Здесь в пределах чехлов щебня локализованы популяции реликтовых эндемиков — облигатных гляреофитов: *Lamium glaberrimum* (K. Koch) Taliev (*Lamiaceae*), *Scrophularia exilis* Popl. (*Scrophulariaceae*). Здесь же распространены виды двойной экологической природы, популяции которых локализованы как на коллювиальных чехлах, так и на бровках скал: *Heracleum ligusticifolium* M. Bieb. (*Apiaceae*), *Lagoseris callicephalala* Juz. (*Asteraceae*).

Эти же виды обнаружены в пределах других крупных осыпей верхнего пояса Горного Крыма: на южном склоне Ялтинской яйлы у подножия вершины Джуньин-Кош (около 1350 м над ур. м.) в районе горы Лапата (1410 м над ур. м.): *Heracleum ligusticifolium*, *Lagoseris callicephalala*, *Lamium glaberrimum*, *Scrophularia exilis*; вдоль подножия (около 1450 м над ур. м.) горы Эклизи-Бурун (1527 м над ур. м.) яйлы Чатыр-Дага: *H. ligusticifolium*, *L. callicephalala*, *L. glaberrimum* и здесь же распространен реликтовый эндемик *Sobolewskia sibirica* (Willd.) P. W. Ball (*Brassicaceae*), а также в урочище Яман-Дере (ущелье на северо-восточном склоне Бабуган-яйлы, примерно 1350—1400 м над ур. м.): *H. ligusticifolium*, *L. callicephalala*, *L. glaberrimum*. Кроме этого, популяции *Heracleum ligusticifolium* и *Sobolewskia sibirica* выявлены на осыпях к западу (перевал Шайтан-Мердвен, около

800 м над ур. м.) и к востоку (восточный склон Караби-Яйлы, около 800 м над ур. м.) от района высоких яйл (Lukina, 1948; Ryff, 2001; Red data book., 2009). Скопление реликтовых эндемиков на осыпях позволяет постулировать относительно стабильность параметров среды, характерную для склонов отседания, в качестве особенности и осыпного ландшафта.

Считается, что скально-осыпной тип растительности достаточно хорошо изучен (Valachovič, 1989, 1990; Valachovič et al., 1997; Kosiński, 1994; Grechushkina, 2011). Большое число эндемиков в составе растительности скал и осыпей (Sochadze, 1982; Tomaselli, Rossi, 1989; Ryff, 2001; Tribsch, 2004) объясняют активными процессами видообразования (Shvedchikova, 1982; Valachovič, 1990; Didukh, 1992). Скалам и осыпям также приписывается функция «убежища» для реликтов, растения которых «не выдерживают конкуренции в более выгодных местообитаниях», при попадании в указанные экотопы проходят жесткий экологический отбор и, все равно, произрастают здесь в «экстремальных условиях» (Golubev, 1978, 1992; Sochadze, 1982; Didukh, 1988, 1992; Shkhagapsoev, 1988; Valachovič, 1990; Kosiński, 1994; Tribsch, 2004; Grechushkina, 2011).

Процесс видообразования в рефугиуме предполагает высокую степень постоянства условий и факторов местной экологической среды. В отношении осыпей ее обычно обозначают через понятие «феномен осыпей» (Valachovic, 1990; Grechushkina, 2011). Своеобразие же гляреофитона подчеркивают термином «подвижный петрофитон» (Golubev, 1992). В его составе, впрочем, различают исключительно пришлые растения — нагорные ксерофиты и факультативные гляреофиты, которые попадают на изначально «безжизненную» и подвижную осыпь и постепенно изменяют ее эдафические условия вплоть до полного преобразования азонального ландшафта в стабильный склон с сообществом зонально-поясного типа (Schroeter, 1926; Magak'ian, 1947; Dzhuraev, 1974, 1975; Steshenko, 1974; Ellenberg, 1986; Shkhagapsoev, 1988; Kosinski, 1994).

Основные адаптации гляреофитов к среде осыпного склона видят в их способности к быстрому возобновлению после засыпания, засухоустойчивости, специфических формах роста побегов и корневищ в условиях подвижного субстрата, миграционных способностях и т. д. (Dzhuraev, 1974, 1975; Steshenko, 1974; Ellenberg, 1986; Valachovič, 1990; Golubev, 1992; Kosiński, 1994; Grechushkina, 2011). Реальный гляреофитон как растительность единой по происхождению и строению формы рельефа (см. рисунок, Г) представляет собой комплекс весьма разнообразных по структуре и составу растительных группировок: от одиночных растений на скалах и глыбах до мозаичных групп на коллювиальных чехлах, а также фрагментов фитоценозов на террасах с выходящим из-под щебня почвенным покровом. Попытки дифференциации этой растительности по эколого-ботаническим критериям, возможно, и привели к предположению о том, что локальный фитоценоз — это конечный результат «зарастания» расположенного тут же шлейфа коллювия или какого-либо другого каменистого экотопа (Karamysheva, 1963; Dzhuraev, 1974; Norin et al., 1982). Объективным же свидетельством того, что экологическая среда коллювиальных чехлов весьма стабильна, являются развивающиеся здесь популяции облигатных гляреофитов (Nikiforov, 2014a), которые отличаются по ключевым биоэкологическим признакам от других экологических групп петрофитов, из-за присутствия которых гляреофитон генетически и по составу элементов не отождествим с петрофитом любого происхождения.

Так, облигатный гляреофит *Scrophularia exilis* (Fateryga et al., 2013) представляет собой травянистый двулетник, цветущий с первого года жизненного цикла. Надземную структуру растения составляют одноосные полурозеточные побеги с

соцветием — сложной кистью. Ксероморфные внешние признаки у растений отсутствуют. Прорастание семян охватывает весь теплый сезонный период с мая по сентябрь. Гипокотиль проростка выносит семядоли сквозь щебень на высоту 10 см и выше. Главный корень сохраняет доминирующее положение, нарастает дугообразно, достигая глубины 10 см. Развитие надземных органов прямо зависит от среднесуточной температуры воздуха: формирование розеточных вегетативных побегов, заложение зачаточной генеративной сферы побега, цветение и плодоношение наблюдается при среднесуточных температурах воздуха от +10—15 °С и выше. Плод — синкарпная коробочка, вскрывающаяся узкой щелью. Способ диссеминации — баллистохория: выпадение семян из коробочки вследствие расклевывания побегов (Levina, 1987). Осенью с понижением температуры до +10 °С развитие растений замедляется и полностью тормозится при ее дальнейшем понижении, когда отмирают листья розеточных побегов. Функцию возобновления выполняют аксиллярные почки при листьях главного побега или уже сформировавшиеся боковые розеточные побеги, верхушечные почки которых зимуют у поверхности. Вегетативно-генеративные розетки и генеративные побеги второй генерации формируются при устойчивом росте среднесуточной температуры воздуха до +10—11 °С и выше. К концу лета второго сезона жизненного цикла растения полностью отмирают.

Выявленные у растений *S. exilis* биоморфологические структуры и признаки в общих чертах характерны и для других облигатных гляреофитов — *Lamium glaberrimum* (Nikiforov, 2012б, 2014а) и *Sobolewskia sibirica* (Nikiforov, 2010). Отличия между ними заключаются в особенностях зимовки органов возобновления. У *L. glaberrimum* органы возобновления — аксиллярные почки, заложенные в зоне между семядольным узлом и узлами первых супротивно расположенных листьев одноосных побегов (Nikiforov, 2012б). Зона возобновления втягивается в глубь коллювиального чехла и поэтому растения этого вида индифферентны к смещениям щебня на поверхности. Растения *Sobolewskia sibirica* относятся к облигатным двулетникам, цветущим на второй год жизненного цикла. Аксиллярные почки конодия (Nukhimovsky, 1969) зимуют у поверхности, а адвентивные почки (гипокотили и корней) — в погребенном под щебнем слое мелкозема. Корневая система *S. sibirica* внешне напоминает подземное корневище — главный и несколько мощных боковых корней способны развиваться как в вертикальной, так и в горизонтальной плоскостях. В последнем случае поверхности достигают генеративные побеги, берущие начало даже из корневых почек (Nikiforov, 2010).

Еще один реликтовый эндемик — монокарпический травянистый многолетник *Heracleum ligusticifolium* — имеет двойную экологическую природу и представляет особый интерес, поскольку различные условия произрастания отражаются на типе приспособительной структуры жизненной формы (Nikiforov, 2014б).

На осыпях популяции *H. ligusticifolium* весьма многочисленны. Здесь при повышении среднесуточной температуры воздуха выше +10 °С (в мае, июне) гипокотиль проростка выносит семядоли сквозь чехол щебня на высоту до 10 см и выше. В течение нескольких лет у растений развивается вегетативная розетка, формируемая очередными листьями с удлинненным до 18 см черешком. При засыпании надземной части растения такие листья всегда достигают поверхности. Поздней осенью листья отмирают. Верхушечная почка зимует погребенная под щебнем на глубине 5—7 см. В очередной сезон после возобновлении вегетации в апреле и при росте среднесуточной температуры воздуха до +10 °С и выше (в конце мая и начале июня) растение переходит в генеративное состояние. Гене-

ративный побег, удлиняясь, выводит зачаточное соцветие на поверхность. Фазы цветения и плодоношения сопряжены с температурой воздуха +12—14 °С и выше (в июне, июле). После плодоношения растение полностью отмирает. Плоды *H. ligusticifolium* — двураздельные семянки (вислоплодники) — в основном осыпаются с засохших побегов, но часть их после отламывания побега переносится ветром, когда усохший цветонос перемещается по типу «перекати-поле».

На покрытых трещинами бровках скал северо-восточной ориентации формируются малочисленные (до нескольких десятков особей) популяции. В любых условиях произрастания у растений *Heracleum ligusticifolium* образуется стержнекорневая система с доминирующим главным корнем (глубина до 15 см). У растений в трещинах резко сокращается длина гипокотыля и черешков листьев: гипокотиль достигает высоты 4 см, а длина черешков не превышает 5 см. К началу зимовки сезонный прирост розеточного побега втягивается в субстрат. Верхушечная почка зимует ниже уровня поверхности. Втягивание в субстрат сезонных приростов у растений вида на скалах является, вероятнее всего, вторичным признаком, возникшим в качестве альтернативы механическому засыпанию их надземной части щебнем.

На скалах популяции реликтовых эндемиков двойной экологической природы локализованы в тех же условиях, что и популяции *Silene jailensis*: на северо-восточных бровках (Nikiforov, 2014б). Тем самым *Heracleum ligusticifolium* и *Lagoseris callicephala* в ландшафтах, представленных разными формами рельефа, и в среде, формируемой различными эдафическими факторами, проявляют себя как индикаторы каких-то общих экологических параметров, характерных только для этих локальных местообитаний. С учетом эдафических отличий скал и осыпей определенные черты экологического сходства между ними могут быть обусловлены факторами микроклимата.

Известно, что летом погребенный под слоем коллювия мелкозем постоянно увлажняется конденсируемой из воздуха влагой (Varanov, 1925). Кроме этого, осыпные склоны восточной экспозиции отличает высокая степень крутизны (30—40°), что обеспечивает дополнительный прогрев данных поверхностей. Следовательно, гидротермический режим отвесных бровок скал северо-восточной ориентации и коллювиальных чехлов крутых восточных склонов характеризует количественное увеличение притока тепла и усиленное летнее увлажнение. Весенне-раннелетнее тепло, получаемое при прогреве прямыми лучами свободных от растительного покрова склонов, влияет на ускорение вегетативного роста перезимовавших в состоянии глубокого биологического покоя растений реликтовых эндемиков и на сроки формирования у них зачаточной генеративной сферы побегов. Генеративное развитие растений в климате яйлы приходится на период сезонного термического максимума, совпадающего с минимумом осадков. При этом дефицит необходимой для развития этих видов влаги компенсирует ее конденсация из воздуха, накопление и слабое испарение как в трещинах полузатененных скал, так и под щебнем.

Зависимость развития реликтовых эндемиков от гидротермических условий всесторонне раскрыта в опыте многолетнего выращивания растений изученных видов в безморозном климате *ex situ* (при обеспечении регулярного полива в засушливый период) (Nikiforov, 2009, 2010, 2011, 2012б, 2013б). У растений *Silene jailensis* здесь резко ускоряется онтогенез (Nikiforov, 2011), сезонное развитие осуществляется по средиземноморскому типу вегетации (Nikiforov, 2013б): с активным ростом весной и осенью, а также депрессией летом и зимой. Этот же ритм присущ и для *Heracleum ligusticifolium* и *Lagoseris callicephala*.

Среднемноголетние фенологические даты фаз цветения и плодоношения растений реликтовых эндемиков-петрофитов в условиях *in situ* и *ex situ*

Long-term average phenological dates for blossom and fruiting of relict endemic petrophyte plants *in situ* and *ex situ*

Виды Species	Средняя продолжительность цветения Average time interval from beginning to end of blossom		Средняя продолжительность плодоношения Average time interval from beginning to end of fruiting	
	<i>in situ</i>	<i>ex situ</i>	<i>in situ</i>	<i>ex situ</i>
<i>Heracleum ligusticifolium</i>	10.06—10.07	20.04—1.06	10.07—10.08	1.06—20.06
<i>Lagoseris callicephalala</i>	15.06—29.07	10.05—20.06	15.07—2.08	15.06—25.07
<i>Lamium glaberrimum</i>	1.06—10.09	1.05—10.12	1.07—1.9	1.06—10.11
<i>Scrophularia exilis</i>	1.06—10.09	1.05—10.12	1.07—1.09	1.06—10.11
<i>Sobolewskia sibirica</i>	10.06—30.07	15.04—10.12	1.07—10.08	15.06—1.9
<i>Silene jailensis</i>	25.06—30.07	17.05—22.06	15.07—1.09	25.06—30.07

У растений этих видов ростовые процессы заканчиваются при понижении среднесуточной температуры воздуха ниже +7 °С и возобновляются при ее увеличении выше +7 °С. Весенний рост температуры воздуха до +14—15 °С приводит к сравнительно раннему вступлению растений в фазу цветения с ее завершением накануне засушливого периода, когда среднесуточная температура воздуха превышает +20 °С (см. таблицу). У зрелых растений *Lamium glaberrimum*, *Sobolewskia sibirica* и *Scrophularia exilis*, которые *ex situ* зимуют с зелеными листьями, генеративное развитие начинается при температуре воздуха +10—11 °С и тормозится лишь осенью при этой же температуре, когда цветки и плоды не завязываются, а цветение уже сформировавшихся цветков продолжается (см. таблицу).

Итак, в условиях стабильного увлажнения развитие *Silene jailensis*, *Lagoseris callicephalala* и *Heracleum ligusticifolium* прямо зависит от сезонного периода с ростом температуры воздуха от +7 до +14—15 °С и выше, а видов-малолетников — от сезонного периода с температурой воздуха выше +10 °С. Выявленные закономерности сезонного развития растений позволяют рассматривать относительную мезофильность и термофильность в качестве интегральных экологических характеристик указанных реликтовых эндемиков Горного Крыма.

Литогенные ландшафты верхнего пояса Горного Крыма образовались в результате взаимодействия эндогенных и экзогенных геоморфологических процессов. Группировки растений здесь складывались из разнообразных комбинаций петрофитов-мигрантов и, несомненно, включали также облигатные элементы исходной растительности первичных ландшафтов схожего типа. «Становление высокогорного ландшафта в подавляющей массе случаев (исключение составляют лишь быстро образующиеся горы вулканического происхождения) связано не с заселением растениями какого-то новоявленного свободного субстрата (как это имеет место, например, при поднятии участка морского дна над уровнем моря, или при освобождении суши при таянии материкового льда), но является следствием преобразований, которым подвергался предшествующий ландшафт уже заселенной растениями части земной поверхности. Участки ее возносятся на определенные высоты вместе со своей растительностью, которая изменяется соответ-

ственно изменению условий по мере поднятия гор» (Tolmachev, 1986: С. 174). Аналогично в ходе формирования современного рельефа Горного Крыма осыпи и склоны отседания оказались единственно возможными ландшафтами с условиями для выживания реликтовых эндемиков и развития популяций этих видов. В этой связи облигатные гляреофиты раскрывают себя в качестве извечных обитателей осыпных склонов, а облигатные хазмофиты являются автохтонами склонов отседания со времени их образования в рельефе верхнего пояса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Arustamova] Арустамова Д. М. 1973. О понятии «нагорные ксерофиты» и объеме типа нагорно-ксерофитной растительности. *Вестник Московского университета. География*. 3: 57—62.
- [Baranov] Баранов П. А. 1925. К познанию растительности горных каменистых осыпей. *Бюллетень Средне-Азиатского университета*. 9: 1—17.
- [Didukh] Дидух Я. П. 1983. Опыт классификации ксерофильной полукустарничковой и травянистой растительности Горного Крыма. *Ботанический журнал*. 68(11): 1456—1466.
- [Didukh] Дидух Я. П. 1988. Эколого-ценотические особенности поведения некоторых реликтовых и редких видов в свете теории оттеснения реликтов. *Ботанический журнал*. 73(12): 1686—1698.
- [Didukh] Дидух Я. П. 1992. *Растительный покров Горного Крыма (структура, динамика, эволюция и охрана)*. Киев. 256 с.
- [Doluchanov] Долуханов А. Г. 1969. О некоторых особенностях скально-осыпной высокогорной растительности в верховьях Большой Лиахвы. *Бюллетень МОИП. Отд. биологии*. 74(6): 86—93.
- [Dzhuraev] Джураев А. Д. 1974. Растительность первичных осыпей высокогорий Гиссарского хребта и ее роль в их закреплении. *Проблемы ботаники: Растительный мир высокогорий и его освоение*. 12: 142—144.
- [Dzhuraev] Джураев А. Д. 1975. Биолого-экологические группы и жизненные формы растительности первичных осыпей Гиссарского хребта. *Вопросы интродукции и биологии растений*. Душанбе, с. 38—50.
- Ellenberg H. 1986. *Vegetation ecology of Central Europe*. 4th ed. Cambridge, 732 p.
- [Ena An., Ena Al.] Ена Ан. В., Ена Ал. В. 2001. Генезис и динамика метапопуляции *Silene jailensis* N. I. Rubtzov (*Caryophyllaceae*) — реликтового эндемика флоры Крыма. *Украинский ботанический журнал*. 58(1): 27—34.
- [Ermolaeva] Ермолаева О. Ю. 2007. Петрофитные сообщества высокогорных известняковых массивов Западного Кавказа. *Растительность России*. 10: 23—37.
- Fateryga A. V., Ryff L. E., Nikiforov A. R., Svirin S. 2013. A Rediscovery of the endemic *Scrophularia exilis* (*Scrophulariaceae*) in the Crimean Mountains and comments on its taxonomic status. *Willdenowia*. 43(2): 251—256.
- [Gadzhiev, Efendiev] Гаджиев В. Д., Эфендиев П. М. 1977. Флора и растительность скальных обнажений Бабадагского массива. *Проблемы ботаники: Флора и растительность высокогорий СССР и их хозяйственное использование*. 13: 49—55.
- [Gagnidze, Shtekauri] Гагнидзе Р. И., Шетекаури Ш. К. 1988. Анализ высокогорного скально-осыпного и каменисто-россыпного флороценотических комплексов южных склонов Центрального Кавказа (Сванетии, Рача-Лечхуми, Юго-Осетии). *Растительный мир высокогорных экосистем СССР*. Владивосток, с. 202—226.
- Garty J., Benyamini N. 1990. Establishment of pioneer litho-microorganisms on chalk rocks after severe forest fire in Israel. *Environmental and Experimental Botany*. 30(2): 127—139.
- [Golubev] Голубев В. Н. 1978. Эколого-биологические особенности растений и растительных сообществ крымской яйлы. *Биоэкология растений и фитоценозов Крыма: Труды Никитского ботанического сада*. 74: 5—70.
- [Golubev] Голубев В. Н. 1982. Первичное зарастание и восстановительная сукцессия растительности на Никитской яйле в условиях заповедности. *Труды Никитского ботанического сада*. 86: 7—26.
- [Golubev] Голубев В. Н. 1992. Подвижный петрофитон в высокогорьях Крыма. *Бюллетень Никитского ботанического сада*. 74: 5—9.
- [Grechushkina] Гречушкина Н. А. 2011. Петрофитная растительность и ее классификация. *Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии*. 20(1): 14—31.
- [Kamelin] Камелин Р. В. 1973. *Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии*. Л. 355 с.

- [Karamysheva] Карамышева З. В. 1963. Первичные сукцессии на каменистых местообитаниях в Центрально-Казахстанском мелкосопочнике. *Труды БИН. Геоботаника*. М.; Л. 3(16): 146—158.
- [Kharadze] Харадзе А. Л. 1960. Эндемичный гемиксерофильный элемент высокогорий Большого Кавказа. *Проблемы ботаники: Материалы по изучению флоры и растительности высокогорий*. Т. 5. М.; Л., с. 115—126.
- Kosiński M. 1994. Roslinność piargów wysokogórskich: ekologia i zróżnicowanie. *Wiadomości Botaniczne*. 38(3—4): 45—52.
- [Kovaleva] Ковалева О. А. 2012а. Распределение экологических групп петрофитов Российского Кавказа по высотным растительным поясам. *Актуальные проблемы биологической и химической экологии. Сборник материалов международной научно-практической конференции*. М., с. 29—31.
- [Kovaleva] Ковалева О. А. 2012б. К классификации петрофитов флоры Российского Кавказа. *Биоразнообразие, биоресурсы, биотехнологии и здоровье населения Северо-Кавказского региона. Материалы 57-й научно-методической конференции «Университетская наука — региону»*. Ставрополь, с. 159—164.
- [Leontev, Rychagov] Леонтьев О. К., Рычагов Г. И. 1988. *Общая геоморфология*. М. 319 с.
- [Levina] Левина Р. Е. 1987. *Морфология и экология плодов*. Л. 160 с.
- [Lukina] Лукина Е. В. 1948. Реликтовые эндемики флоры Крыма. *Труды Никитского ботанического сада*. 25(1—2): 161—177.
- [Magak'ian] Магак'ян А. К. 1947. *Этапы развития высокогорных лугов Закавказья*. Ереван. 199 с.
- [Maleev] Малеев В. П. 1931. Растительность района Новороссийск—Михайловский перевал. *Записки Никитского ботанического сада*. 13(2): 71—174.
- [Nikiforov] Никифоров А. Р. 2009. Вторичное цветение растений реликтового эндемика Горного Крыма *Silene jailensis* N. I. Rubtsov (*Caryophyllaceae*). *Украинский ботанический журнал*. 66(6): 815—820.
- [Nikiforov] Никифоров А. Р. 2010. Особенности развития и морфоструктура растений реликтового эндемика Горного Крыма *Sobolewskia sibirica* (Willd.) P. W. Ball. (*Brassicaceae*). *Украинский ботанический журнал*. 67(2): 231—236.
- [Nikiforov] Никифоров А. Р. 2011. Сезонное развитие и онтогенез растений реликтового эндемика Горного Крыма *Silene jailensis*. *Ботанический журнал*. 96(2): 231—237.
- [Nikiforov] Никифоров А. Р. 2012а. Состав и динамика популяции *Silene jailensis* N. I. Rubtsov (*Caryophyllaceae*) на юго-восточном склоне Никитской яйлы. *Украинский ботанический журнал*. 69(2): 211—217.
- [Nikiforov] Никифоров А. Р. 2012б. Синфлоресценция и побегообразование *Lamium glaberrimum* (*Lamiaceae*) — реликтового эндемика флоры Горного Крыма. *Ботанический журнал*. 97(8): 95—99.
- [Nikiforov] Никифоров А. Р. 2013а. Семенное размножение и возобновление популяции *Silene jailensis* N. I. Rubtsov (*Caryophyllaceae*) на юго-восточном склоне Никитской яйлы Горного Крыма. *Украинский ботанический журнал*. 70(3): 336—341.
- [Nikiforov] Никифоров А. Р. 2013б. Особенности развития пазушных побегов у растений *Silene jailensis* (*Caryophyllaceae*) — эндемика Горного Крыма. *Ботанический журнал*. 98(8): 1032—1039.
- [Nikiforov] Никифоров А. Р. 2014а. Гляреофитон и биоэкологическая природа облигатных гляреофитов верхнего пояса Горного Крыма на примере *Lamium glaberrimum* (*Lamiaceae*). *Украинский ботанический журнал*. 71(1): 336—341.
- [Nikiforov] Никифоров А. Р. 2014б. Реликтовый эндемик флоры Горного Крыма *Lagoseris calliscephala* (*Asteraceae*) как облигатный элемент скальных и осыпных группировок растительности верхнего пояса Крымских гор. *Ботанический журнал*. 99(11): 1250—1258.
- [Nikiforova, Nikiforov] Никифорова А. А., Никифоров А. Р. 2014. Особенности осыпи Шаган-Кая в верхнем поясе Главной гряды Горного Крыма и реликтовый эндемик флоры Горного Крыма *Silene jailensis* N. I. Rubtsov (*Caryophyllaceae*). *Геополитика и экодинамика регионов. Научный журнал*. Симферополь. 10(1): 763—765.
- [Norin, Kitsing, Mikhailova, Savvon, Ustinova] Норин Б. Н., Китсинг Л. И., Михайлова О. И., Саввон М. С., Устинова Н. В. 1982. Растительность каменистых осыпей плато Путорана (север Среднесибирского плоскогорья). *Ботанический журнал*. 67(12): 1609—1617.
- [Nukhimovsky] Нухимовский Е. Л. 1969. О термине и понятии «каудекс». Сообщение 3. Многообразии каудексов и отличие их от других структурных образований. *Вестник МГУ*. 2: 71—78.
- [Onipchenko] Онипченко В. Г. 2002. Типификация некоторых ассоциаций скально-осыпной растительности Северо-Западного Кавказа. *Бюллетень МОИП. Отд. биологии*. 3: 88—89.
- [Poplavskaja] Поплавская Г. И. 1948. Растительность Горного Крыма. *Труды Ботанического института им. Комарова. Сер. 3. Геоботаника*. 5: 7—88.
- [Red data book...] *Червона книга України. Рослинний світ*. 2009. Київ, 912 с.

[Rubtsov] Рубцов Н. И. 1956. Ксерофитные редколесья, нагорные ксерофиты и субтропические степи. *Растительный покров СССР. Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР»*. М.; Л., с. 573—594.

[Ryff] Рыфф Л. Э. 2001. Редкие растения осыпей Крыма. *Труды Никитского ботанического сада*. 120: 58—63.

[Shkhagapsoev] Шхагапсоев С. Х. 1983. *Анализ флоры и формирование растительности на скалах и осыпях в Кабардино-Балкарском высокогорном государственном заповеднике*. Ростов-на-Дону. 247 с.

[Shkhagapsoev] Шхагапсоев С. Х. 1987. Географический анализ скально-осыпной флоры Кабардино-Балкарского высокогорного государственного заповедника. *Горные регионы: природа и проблема рационального использования ресурсов*. Орджоникидзе, с. 51—56.

[Shkhagapsoev] Шхагапсоев С. Х. 1988. Растительность и процессы зарастания осыпей альпийского пояса в Кабардино-Балкарии. *Известия Северо-Кавказского научного центра высшей школы*. 2: 5—9.

[Shetekauri] Шетекаури Ш. К. 1989. Вопросы охраны высокогорных флороценологических комплексов и их компонентов Центрального Кавказа. *Проблемы экологии горных регионов: Тезисы докладов секции прикладной экологии Всесоюзной научно-практической конференции*. Душанбе, с. 13—19.

[Shetekauri] Шетекаури Ш. К. 2001. Закономерности высотного распространения высокогорного петрофитона на Центральном и Восточном Кавказе (Большой Кавказ). *Тезисы докладов 3-й Международной конференции «Биологическое разнообразие Кавказа»*. Нальчик, с. 47—49.

[Shvedchikova] Шведчикова Н. К. 1982. Нагорно-ксерофитная растительность района Судака в восточном Крыму. М. 12 с. Деп. в ВИНТИ 1982, № 4656—82.

[Sochadze] Сохадзе Е. В. 1982. *Известняки и растительность (ботанико-географический анализ на примере Евразии)*. Тбилиси. 162 с.

[Stebaev, Pivovarova] Стебаев И. В., Пивоварова Ж. Ф. 1992. Возникновение и развитие биогеоценозов на скалах. *Журнал общей биологии*. 53(5): 714—729.

[Steshenko] Стешенко А. П. 1974. О сезонном ритме развития и морфологии растений каменистых осыпей высокогорий Памира. *Проблемы ботаники: Растительный мир высокогорий и его освоение*. Т. 12. Л., с. 213—219.

Schroeter C. 1926. *Das Pflanzenleben der Alpen*. Zurich. 1288 s.

[Tolmachev] Толмачев А. И. 1948. Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов северного полушария. *Ботанический журнал*. 33(2): 161—180.

[Tolmachev] Толмачев А. И. 1974. *Введение в географию растений*. Л. 244 с.

[Tolmachev] Толмачев А. И. 1986. *Методы сравнительной флористики и проблема флорогенеза*. Новосибирск. 195 с.

Tomaselli M., Rossi G. 1989. The rockcrevice vegetation of the Pietra di Bismantova (northern Apennines — Italy). *Archivio Botanico Italiano*. 65(1—2): 1—16.

Tribsch A. 2004. Areas of endemism of vascular plants in the Eastern Alps in relation to Pleistocene glaciation. *Journal of Biogeography*. 31(5): 747—760.

Valachovič M. 1989. Zur kenntnis der Felsschuttvegetation an den südlichen Hängen des Pršivec-Berger (Bohinjsko jezero, Jugoslawien). *Acta Botanica Croatica*. 48: 103—106.

Valachovič M. 1990. Historický vývoj názorov na vyššic syntaxóny radu Thlaspietalia rotundifoliae v Európe a na Slovensku. *Preslia*. 62(2): 131—137.

Valachovič M., Dierssen K., Dimopoulos P., Hadač E., Loidi J., Mucina L., Rossi G., Valle Tendoro F., Tomaselli M. 1997. The vegetation on screes — a synopsis of higher syntaxa in Europe. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*. 32(2): 173—192.

[Volkova] Волкова Е. А. 1995. К вопросу о типологии высокогорной растительности. *Ботанический журнал*. 80(10): 24—29.

[Zozulin] Зозулин Г. М. 1973. Исторические свиты растительности европейской части СССР. *Ботанический журнал*. 58(8): 1081—1092.

REFERENCES

Arustamova D. M. 1973. About the concept «mountain-xerophytes» and the volume of mountain-xerophyte vegetation type. *Vestnik Moscovskogo Universiteta. Geography*. 3: 57—62. (In Russ.).

Baranov P. A. 1925. To the cognition of the mountain screes vegetation. *Bulletin Sredne-Asiatskogo Universiteta*. 9: 1—17. (In Russ.).

Didukh Ia. P. 1983. Experience of xerophyte subshrubs and herbaceous vegetation classification in the Crimean Mountains. *Botanicheskii Zhurnal*. 68(11): 1456—1466. (In Russ.).

- Didukh Ia. P. 1988. Ecological and coenological features in some relict and rare species behavior according to the theory of pushing relics. *Botanicheskii Zhurnal*. 73(12): 1686—1698. (In Russ.).
- Didukh Ia. P. 1992. *The vegetation of the Crimean Mountains (structure, dynamics, evolution and conservation)*. Kiev, 256 p. (In Russ.).
- Dolukhanov A. G. 1969. Some features of rocky-scrub alpine vegetation in the upper reaches of Big Liakhvi. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Department of Biology*. 74(6): 86—93. (In Russ.).
- Dzhuraev A. D. 1974. Vegetation of primary alpine talus in Hissar Ridge and its role in their consolidation. *Problems of Botany. Flora of the High Mountains and its Development*. 12: 142—144. (In Russ.).
- Dzhuraev A. D. 1975. Biological and ecological groups and life forms of vegetation in primary talus of Hissar Ridge. *Questions of Introduction and Plant Biology*. Dushanbe, p. 38—50. (In Russ.).
- Ellenberg H. 1986. *Vegetation ecology of Central Europe.*, 4th ed. Cambridge, 732 p.
- Ena An. V., Ena Al. V. 2001. Genesis and dynamics of the metapopulation of *Silene jailensis* N. I. Rubtsov (*Caryophyllaceae*) — relict endemic of the Crimean flora. *Ukrainskii Botanicheskii Zhurnal*. 58(1): 27—34. (In Russ.).
- Ermolaeva O. Iu. 2007. Petrofit community of the mountainous limestone massifs of the Western Caucasus. *Vegetation of Russia*. 10: 23—37. (In Russ.).
- Fateryga A. V., Ryff L. E., Nikiforov A. R., Svirin S. 2013. A Rediscovery of the endemic *Scrophularia exilis* (*Scrophulariaceae*) in the Crimean Mountains and comments on its taxonomic status. *Willdenowia*. 43(2): 251—256.
- Gadzhiev V. D., Efendiev P. M. 1977. Flora and vegetation of the rocky outcrops in the Babadag Mountains. *Problems of Botany. Flora and Vegetation of the Highlands in the USSR and their Practical Use*. 13: 49—55. (In Russ.).
- Gagnidze R. I., Shetekauri Sh. K. 1988. Analyses of the high mountain rocky-talus and stone-deposit floro-coenotic complexes of the southern slope of the Central Caucasus (Svanetia, Racha-Lechhumi, South Ossetia). *Plant World of the Highland Ecosystems in the USSR*. Vladivostok, p. 202—226. (In Russ.).
- Garty J., Benyamini N. 1990. Establishment of pioneer litho-microorganisms on chalk rocks after severe forest fire in Israel. *Environmental and Experimental Botany*. 30(2): 127—139.
- Golubev V. N. 1978. Ecological and biological features of plants and plant communities on the Crimean Yayla. *Crimean Plant and Coenoses Bioecology: Works Nikita Botanical Garden*. 74: 5—70. (In Russ.).
- Golubev V. N. 1982. Plant primary overgrowth and recovery succession on Nikita Yayla under the preservation conditions. *Zapiski of Nikita Botanical Garden*. 86: 7—26. (In Russ.).
- Golubev V. N. 1992. Moving petrofiton in the highlands of the Crimea. *Bulletin of Nikita Botanical Garden*. 74: 5—9. (In Russ.).
- Grechushkina N. A. 2011. Petrofit vegetation and its classification. *Samara Bend: Regional and Global Environmental Problems*. 20(1): 14—31. (In Russ.).
- Kamelin R. V. 1973. *Florogenetic analysis of the native flora in the mountainous Central Asia*. Leningrad, 355 p. (In Russ.).
- Karamysheva Z. V. 1963. Primary successions on rocky habitats in Central Kazakhstan sandstones. *Proceedings of BIN. Geobotany*. Moscow; Leningrad. 3(16): 146—158. (In Russ.).
- Kharadze A. L. 1960. Endemic hemixerophyte element in highlands of the Greater Caucasus. *Problems of Botany. Materials for the study of highlands flora and vegetation*. 5: 115—126. (In Russ.).
- Kosiński M. 1994. Roslinność piargów wysokogórskich: ekologia i zróżnicowanie. *Wiadomości Botaniczne*. 38(3—4): 45—52.
- Kovaleva O. A. 2012a. Distribution of petrophytes' ecological groups of Russian Caucasus at altitude vegetation zones. *Actual Problems of Biological and Chemical Ecology. Materials of the International Scientific and Practical Conference, November 26—29*. Moscow, p. 29—31. (In Russ.).
- Kovaleva O. A. 2012b. For the classification of the petrophyt flora of Russian Caucasus. *Biodiversity, Biological Resources, Biotechnology and Health of the Population of the North Caucasus Region. Proceedings of the 57th Scientific and Methodological Conference «University Science — the Region»*. Stavropol, p. 159—164. (In Russ.).
- Leontiev O. K., Rychagov G. I. 1988. *General geomorphology*. Moscow, 319 p. (In Russ.).
- Levina R. E. 1987. *Morphology and ecology of fruits*. Leningrad, 160 p. (In Russ.).
- Lukina E. V. 1948. Relict endemic in flora of the Crimea. *Trudy of Nikita Botanical Gardens*. 25(12): 161—177. (In Russ.).
- Magaki'an A. K. 1947. *Stages of high-altitude meadows development in the Transcaucasia*. Yerevan, 199 p. (In Russ.).
- Maleev V. P. 1931. Vegetation of Novorossiysk Michael's Pass area. *Zapiski of Nikita Botanical Garden*. 13(2): 71—174. (In Russ.).
- Nikiforov A. R. 2009. Re-flowering of the Crimean Mountains relict endemic plant *Silene jailensis* N. I. Rubtsov (*Caryophyllaceae*). *Ukrainskii Botanicheskii Zhurnal*. 66(6): 815—820. (In Russ.).

Nikiforov A. R. 2010. Some special features of development and morphostructure in relict endemic plants of the Crimean Mountains *Sobolewskia sibirica* (Willd.) P. W. Ball. (*Brassicaceae*) *Ukrainskii Botanicheskii Zhurnal*. 67(2): 231—236. (In Russ.).

Nikiforov A. R. 2011. Seasonal development and ontogeny of endemic relic plants of the Crimean Mountains *Silene jailensis*. *Botanicheskii Zhurnal*. 96(2): 231—237. (In Russ.).

Nikiforov A. R. 2012a. Composition and dynamics of *Silene jailensis* N. I. Rubtzov (*Caryophyllaceae*) populations in the south-eastern slope of Nikita Yayla. *Ukrainskii Botanicheskii Zhurnal*. 69(2): 211—217. (In Russ.).

Nikiforov A. R. 2012b. Sinforestsentsiya and shoot formation in *Lamium glabberimum* (*Lamiaceae*) — relict endemic of the Crimean Mountains flora. *Botanicheskii Zhurnal*. 97(8): 95—99. (In Russ.).

Nikiforov A. R. 2013a. Seed reproduction and renewal of *Silene jailensis* N. I. Rubtzov (*Caryophyllaceae*) populations in the south-eastern slope of Nikita Yayla in the Mountain Crimea. *Ukrainskii Botanicheskii Zhurnal*. 70(3): 336—341. (In Russ.).

Nikiforov A. R. 2013b. Features of axillary shoots development in *Silene jailensis* (*Caryophyllaceae*) plants — Mountain Crimea endemic. *Botanicheskii Zhurnal*. 98(8): 1032—1039. (In Russ.).

Nikiforov A. R. 2014a. Glyareofiton and bioecological origin of obligate glyareofits of the upper zone of the Crimean Mountains on the example of *Lamium glabberimum* (*Lamiaceae*). *Ukrainskii Botanicheskii Zhurnal*. 71(1): 336—341. (In Russ.).

Nikiforov A. R. 2014b. Relict endemic of the Crimean Mountains flora *Lagoseris callicephal* (*Asteraceae*) as an obligatory element of rock and talus vegetation groups in the upper zone of the Crimean Mountains. *Botanicheskii Zhurnal*. 99(11): 1250—1258. (In Russ.).

Nikiforova A. A., Nikiforov A. R. 2014. Features of Shagan-Kaya scree in the upper zone of the Main Ridge of the Crimean Mountains and relict endemic of the Crimean Mountains flora *Silene jailensis* N. I. Rubtzov (*Caryophyllaceae*). *Geopolitics and Ecological Dynamics of Regions. Science Magazine. Simferopol*. 10(1): 763—765. (In Russ.).

Norin B. N., Kitsing L. I., Mikhailova O. I., Savvon M. S., Ustinova N. V. 1982. Scree vegetation in the plateau Putoran (North of the Central Siberian Plateau). *Botanicheskii Zhurnal*. 67(12): 1609—1617. (In Russ.).

Nukhimovsky E. L. 1969. About term and conception «caudex». Message 3. Caudex variety and their differences from the other structural formations. *Vestnik of Moscow State University*. 2: 71—78. (In Russ.).

Onipchenko V. G. 2002. Typification of some rocky-talus vegetation associations in the Northwest Caucasus. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Department of Biology*. 3: 88—89. (In Russ.).

Poplavskaja G. I. 1948. Vegetation of Mountain Crimea. *Works of V. L. Komarov Botanical Institute. Ser. 3. Geobotany*. 5: 7—88. (In Russ.).

Rubtsov N. I. 1956. Xerophyt woodland, upland xerophytes and subtropical steppe. *Vegetation cover of the USSR. The explanatory text to «Geo-botanical map of the USSR»*. Moscow—Leningrad, p. 573—594. (In Russ.).

Ryff L. E. 2001. Rare plants in the Crimean talus. *Zapiski of Nikita Botanical Garden*. 120: 58—63. (In Russ.).

Shetekauri Sh. K. 2001. Patterns of high-altitude distribution of alpine petrofiton in the Central and East of Caucasus (Greater Caucasus). Abstracts of the 3rd International Conference Biodiversity of the Caucasus. Nalchik, p. 47—49. (In Russ.).

Shetekauri Sh. K. 1989. Some questions of florocoenotic high-mountain complexes and their components protection in the Central Caucasus. *Problems of Mountain Regions Ecology: Abstracts of the Reports on the Section of Applied Ecology. The USSR Scientific and Practical Conference*. Dushanbe, p. 13—19. (In Russ.).

Shkhagapsoev S. H. 1983. *Analysis of flora and vegetation formation on rocks and scree in the Kabardino-Balkarian Mountain State Reserve*. Rostov-na-Donu, 247 p. (In Russ.).

Shkhagapsoev S. H. 1987. Geographical analysis of rocky-talus flora in Kabardino-Balkaria Mountain State Reserve. *Mountain Regions: Nature and the Problem of Rational Use of Resources*. Ordzhonikidze, p. 51—56. (In Russ.).

Shkhagapsoev S. H. 1988. Vegetation and processes alpine zone talus overgrown in the Kabardino-Balkaria. *News of North-Caucases Scientific Center of Nature Science Higher School*. 2: 5—9.

Shvedchikova N. K. 1982. Mountain xerophyt vegetation in Sudak area in the eastern Crimea. Moscow. 12 p. Deposited in VINITI 1982, No. 4656—82. (In Russ.).

Sokhadze E. V. 1982. *Limestone and vegetation (botanical and geographic analysis on the example of Eurasia)*. Tbilisi, 162 p. (In Russ.).

Stebaev I. V., Pivovarova Zh. F. 1992. Origin and development of ecosystems on the rocks. *Zurnal obshchei biologii*. 53(5): 714—729. (In Russ.).

Steshenko A. P. 1974. On the seasonal rhythm of development and morphology of scree plants in High Pamir. *Problems of Botany. vol. 12: Flora of the high mountains and its development.* Leningrad, p. 213—219. (In Russ.).

Schroeter C. 1926. *Das Pflanzenleben der Alpen.* Zurich, 1288 s.

The Red data book of Ukraine. Plant World. 2009. Kiev, 912 p. (In Russ.).

Tolmachev A. I. 1948. The main ways of mountainous landscapes vegetation forming in the northern hemisphere. *Botanicheskii Zhurnal.* 33(2): 161—180. (In Russ.).

Tolmachev A. I. 1974. *Introduction to plant geography.* 244 p. (In Russ.).

Tolmachev A. I. 1986. *Methods of comparative floristics and florogenesis problem.* Novosibirsk, 195 p. (In Russ.).

Tomaselli M., Rossi G. 1989. The rockcrevice vegetation of the Pietra di Bismantova (northern Apennines — Italy). *Archivio Botanico Italiano.* 65(1—2): 1—16. (In Ital.).

Tribsch A. 2004. Areas of endemism of vascular plants in the Eastern Alps in relation to Pleistocene glaciation. *Journal of Biogeography.* 31(5): 747—760.

Valachovič M. 1989. Zur kenntnis der Felsschuttvegetation an den südlichen Hängen des Pršivec-Berger (Bohinjsko jezero, Jugoslawien). *Acta Botanica Croatica.* 48: 103—106.

Valachovič M. 1990. Historický vývoj názorov na vyššic syntaxóny radu Thlaspietalia rotundifolii v Európe a na Slovensku. *Preslia.* 62(2): 131—137.

Valachovič M., Dierssen K., Dimopoulos P., Hadač E., Loidi J., Mucina L., Rossi G., Valle Tendendo F., Tomaselli M. 1997. The vegetation on screes — a synopsis of higher syntaxa in Europe. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica.* 32(2): 173—192.

Volkova E. A. 1995. To the question of the highlands vegetation typology. *Botanicheskii Zhurnal.* 80(10): 24—29. (In Russ.).

Zozulin G. M. 1973. Historical formation of vegetation of the European part of the USSR. *Botanicheskii Zhurnal.* 58(8): 1081—1092. (In Russ.).

УДК 581.9 (470.44)

Бот. журн., 2016 г., т. 101, № 9

© Т. Б. Решетникова,¹ А. Г. Еленевский,² М. А. Березуцкий¹

ФЛОРОГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПЕТРОФИТНОГО ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОГО КОМПЛЕКСА ФЛОРЫ ЮЖНОЙ ЧАСТИ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

¹ Саратовский национальный исследовательский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
410012 Россия, Саратов, ул. Астраханская, 83
E-mail: rtb-55@mail.ru

² Московский педагогический государственный университет
119278 Россия, Москва, ул. Кибальчича, 6, корп. 5
Поступила 28.04.2015

Предпринята попытка проведения флорогенетического анализа 10 видов петрофитного фитоценотического комплекса флоры южной части Приволжской возвышенности (в границах Саратовской обл.), относящихся к различным систематическим группам. Предполагается, что становление петрофитного комплекса осуществлялось в общем русле развития степной флоры. Изучение систематико-географических отношений 10 видов овражно-балочных петрофитов выявило разнообразную картину. Большинство видов петрофитного комплекса сформировалось в результате длительной изоляции на базе древнесредиземноморской флоры в конце плиоцена—начале плейстоцена и принадлежат к древним компонентам флоры.

Ключевые слова: Приволжская возвышенность, флора, флорогенетический анализ, петрофитный фитоценотический комплекс, древнесредиземноморская флора.