

Номер 6

ISSN 0367-0597

Ноябрь - Декабрь 1995

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ЭКОЛОГИЯ

**Главный редактор
В.Н. Большаков**

МАИК "НАУКА"



"НАУКА"

УДК 581.412;581.522.5;581.527.4

ФОРМИРОВАНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ВЫСОКОГОРНОГО ПОДУШКОВИДНОГО ПОЛУКУСТАРНИЧКА *Gypsophila uralensis* Less. В ХОДЕ ОНТОГЕНЕЗА¹

© 1995 г. П. Л. Горчаковский, А. В. Степанова

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

Поступила в редакцию 30.05.95 г.

Прослежены изменения морфологической структуры в большом жизненном цикле одного из наиболее характерных для высокогорий Урала эндемичных растений, выявлены особенности и адаптивные черты биоморфы подушковидного каудексного полукустарничка.

Качим уральский *Gypsophila uralensis* Less. – один из характерных представителей уральских высокогорных эндемиков. Распространен от Полярного Урала до Южного. Произрастает преимущественно в высокогорьях, в горнотундровом и подгольцовом поясах, на каменных россыпях и в горных тундрах, реже встречается на более низких уровнях гор, преимущественно на известняковых обнажениях по берегам рек (Горчаковский, 1969, 1975). Высокогорья были первичными местами произрастания этого вида; появление его на прибрежных обнажениях скал – результат более поздних миграций. Как и многие другие эндемичные растения Урала, качим уральский относится к числу наиболее уязвимых компонентов местной флоры, тесно связан с определенным типом субстрата, распространен прерывисто и представлен малочисленными изолированными популяциями.

Для разработки мер по охране качима уральского, организации мониторинга его популяций необходимо знание морфолого-экологических особенностей этого вида, проявляющихся, в частности, в особенностях биоморфы и этапах прохождения большого жизненного цикла. Результаты такого исследования составляют содержание предлагаемой статьи. Исходный материал был собран на Северном Урале – горы Семичеловчий Камень и Третий Бугор (район Косьвинского Камня) и на Южном Урале – горы Большой и Малый Ирмель. В этом же плане исследования ранее были проведены по отношению к ряду других эндемичных растений (Горчаковский, Зуева, 1993; Горчаковский, Степанова, 1994а, б).

ОНТОГЕНЕЗ

В большом жизненном цикле качима уральского (см. рисунок) можно выделить следующие возрастные состояния: проросток (pl), ювенильное (j), имматурное (im), молодое генеративное

(g₁), средневозрастное генеративное (g₂), старое генеративное (g₃) и сенильное (s).

Проросток в первый год жизни имеет выносимый на поверхность гипокотиль с двумя ланцетовидными семядолями и короткий надсемядольный побег с несколькими линейными листьями. Вскоре после появления первых листьев семядоли отмирают. На конце надсемядольного побега закладывается верхушечная почка, а в пазухах листьев – пазушные почки. Листья функционируют только один сезон, осенью они отмирают, но их остатки еще долго сохраняются на побеге. В течение последующих 2 - 3 лет главный побег нарастает моноподиально, на нем ежегодно формируется верхушечная почка, дающая начало проросту следующего года. Образования боковых побегов еще не происходит, пазушные почки, прикрытые остатками отмерших листьев, остаются в состоянии покоя. Корень проростка стержневой, очень тонкий, в несколько раз превышающий по длине надземную часть.

Ювенильные особи. Моноподиальное нарастание главного побега заканчивается обычно к 4 - 5-му году жизни особи. К этому времени верхушечная почка отмирает, а из пазушных почек, находящихся в зоне прироста прошлых лет, появляется несколько боковых побегов. Трогаются в рост далеко не все пазушные почки; часть их переходит в состояние спящих, надолго сохраняя жизнеспособность. Боковые побеги (оси второго порядка) нарастают в течение нескольких лет также моноподиально, расположены радиально, они дуговидно изогнутые, приподнимающиеся. Вскоре боковые побеги выравниваются с главным побегом или превосходят его по длине. Корень становится более разветвленным.

У имматурных особей появляется несколько новых боковых осей второго порядка из спящих почек, находящихся у основания главного побега. Кроме того, на осях второго порядка из пазушных почек возникают побеги третьего порядка, которые в свою очередь дают начало побегам

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 93-04-6495).



Возрастные состояния качима уральского (условные обозначения см. в тексте).

четвертого порядка и т.д. Все вновь возникающие побеги нарастают моноподиально в течение 3 - 4 лет, затем верхушка их отмирает, но утолщение и удлинение многолетней ветви может продолжаться за счет появления побегов более высокого порядка. Так происходит постепенное формирование куста. К этому времени намечается основа будущей подушки, состоящая из 6 - 10 многолетних ветвей. Главный побег, ранее прекративший рост, уже трудно различим, нередко смещен к периферии куста. Корень хорошо развит, иногда с ясно выраженными боковыми ответвлениями.

Молодые генеративные особи. Надземная часть имеет форму подушки диаметром от 6 до 12 см. Четко выделяются многолетние ветви, многократно разветвленные и несущие на концах многочисленные молодые побеги. Периферические ветви располагаются плагитропно. Основания многолетних ветвей погружены в субстрат. Это – результат как стягивающей активности корня (о чем свидетельствуют поперечные морщины в его базальной части), так и привноса и задерживания подушкой мелкозема. Внутри подушки накапливаются остатки отмерших листьев и стеблей, поселяются мхи. Над слоем мелкозема, органических остатков и мхов возвышаются молодые облиственные части вегетативных побегов и генеративные побеги. Годичный прирост вегетативных побегов от 0.6 до 1.2 см; число листьев на годичном побеге от 6 до 12, длина листьев 1.6 - 3.0 см. Число генеративных побегов колеблется от 1 до 45, их длина – от 10 до 15 см. Нижние части многолетних ветвей одревесневшие. Уже ясно различим многоглавый стеблекорень-каудекс. Корень относительно мощный, разветвленный, глубоко уходящий в расщелины между каменными глыбами и щебнем.

Средневозрастные генеративные особи. Вегетативная и генеративная сферы достигают наибольшего развития. К этому времени ясно выражена партикуляция куста; формируется несколько обособленных друг от друга частей куста – партикул, или скелетных ветвей. Партикуляция является следствием многократного разветвления и увеличения в размерах части сохранившихся многолетних ветвей, тогда как другие многолетние ветви отмирают. Скелетные ветви несут на себе многочисленные вегетативные и генеративные побеги. Ортотропная ориентация периферических ветвей подушки постепенно сменяется плагитропной. Базальные части скелетных ветвей одревесневающие, погруженные в субстрат, покрытые опавшими листьями, остатками стеблей и моховиной. Заметны основания отмерших побегов второго, третьего и последующих порядков.

Куст – в виде слабо выпуклой компактной довольно плотной подушки диаметром от 15 до 35 см, в вертикальной проекции обычно овальной формы. Самые молодые вегетативные побеги возвышаются над субстратом и моховиной на 4 - 5 см; именно они и создают видимую снаружи часть подушки. Годичный прирост вегетативных побегов 0.7 - 2.0 см, число листьев на годичном побеге 10 - 16, длина листьев 2.2 - 4.5 см. Число генеративных побегов от 25 до 100, в редких случаях до 350, длина их от 10 до 17 см. После интенсивного плодоношения отдельные ветви отмирают, взамен их появляются побеги следующих порядков. Каудекс хорошо развит. Корень мощный, с развитыми боковыми ответвлениями, глубоко уходящий в расщелины скал.

У старых генеративных особей в надземной части процессы отмирания постепенно

начинают преобладать над процессами новообразования. Часть партикул полностью или почти полностью отмирает. Взамен их от основания сохранившихся жизнеспособность скелетных ветвей или их частей из спящих почек образуются новые более тонкие многолетние ветви. Партикуляция куста иногда становится менее выраженной. На многолетних ветвях видны многочисленные основания отмерших побегов низших порядков. Образование новых почек возобновления сокращается. Вследствие отмирания части скелетных ветвей подушка становится менее плотной, целостность ее нарушается, в вертикальной проекции она теряет правильную форму. Отмирают и некоторые периферические ветви более высокого порядка. Все это приводит к уменьшению диаметра подушки до 10 - 28 см.

В кусте преобладают молодые побеги, остающиеся в вегетативном состоянии. Годичный прирост вегетативных побегов снижается и составляет 0.7 - 1.2 см; число листьев на годичном побеге 8 - 12, длина листьев 1.8 - 2.0 см. В связи с ослаблением годичного прироста уменьшается до 2.5 - 3 см высота надземной части подушки. Значительно сокращается число генеративных побегов (2 - 20), уменьшается и их длина (7.5 - 9 см). Каудекс утолщается, корень становится более мощным и сильнее разветвленным, отдельные ответвления его по толщине и длине лишь немного уступают стержневой части.

Сенильные особи. Большая часть партикул отмерла и отделилась от растения. Сохраняются лишь основания нескольких ветвей и побегов низших порядков. Обычно остаются жизнеспособными только основания 1 - 2 скелетных ветвей; на них из почек возобновления, долго находившихся в состоянии покоя или возникших 2 - 3 года назад, образуются немногочисленные побеги, остающиеся в вегетативном состоянии. Величина годичного прироста уменьшается до 0.3 - 0.7 см, число листьев на годичном побеге 6 - 10, листья становятся более мелкими (0.8 - 1.7 см). Общая поверхность листьев и масса вегетативных органов сильно сокращаются. Подушка почти полностью разрушена, оставшаяся ее часть имеет диаметр всего лишь от 7 до 10 см; форма подушки неправильная. Каудекс и корень обычно поражены гнилью и частично подвержены разрушению.

СТРУКТУРА ПОДУШКОВИДНОГО КУСТА

Надземная часть подушковидного полукустарничка достигает своего наиболее полного выражения у средневозрастных генеративных особей. Структурную основу сформировавшейся подушки составляют обособленные друг от друга многолетние сильно разветвленные скелетные ветви (партикулы), представляющие собой систему разновозрастных побегов, соединенных общим основанием (Стешенко, 1960). В ходе онтогенеза формирование многолетней ветви начинается образованием бокового побега (ось второго

порядка), отходящего от главного побега (ось первого порядка). Когда верхушка бокового побега отмирает, на нем из пазушных почек образуются оси третьего порядка, на них - четвертого и т.д.

На ответвлениях высшего порядка располагаются молодые монокарпические олиственные побеги. Полный цикл развития монокарпического побега включает вегетативную и генеративную фазы. Прирастает он моноподиально, причем сначала в течение одного года или двух лет нарастает его вегетативная часть (вегетативный побег), несущая листья с укороченными междуузлиями, а затем генеративная часть (генеративный побег). На генеративной части монокарпического побега у ее основания располагаются листья с укороченными междуузлиями, затем 2 - 3 (4) пары супротивных листьев с удлинненными междуузлиями и на конце - соцветие в виде щитковидной метелки. После плодоношения и диссеминации верхушка монокарпического побега отмирает, моноподиальное нарастание прекращается, но из почек, расположенных в пазухах листьев в его вегетативной части, на приросте предыдущих лет появляются новые монокарпические побеги следующего порядка. Однако не все монокарпические побеги проходят полный цикл развития. В случае неполного развития монокарпический побег функционирует лишь как вегетативный ассимилирующий, в течение 1 - 3 (4) лет нарастает моноподиально лишь его вегетативная часть, затем верхушка его отмирает, а из почек в пазухах листьев симподиально возникают новые побеги более высокого порядка.

На скелетной ветви монокарпические побеги, прошедшие полный или неполный цикл развития, ежегодно заменяются новыми побегами более высокого порядка, возникающими симподиально из пазушных почек. Расчленение ветви, усложнение ее структуры осуществляются обычно до тех пор, пока большая часть побегов высших порядков не достигнет стадии плодоношения. После этого скелетная ветвь отмирает, но из спящих почек, расположенных у основания скелетных ветвей, обычно возникают новые побеги. Некоторые из них могут заменить отмершую многолетнюю ветвь. Так в течение жизни особи происходит замена части многолетних скелетных ветвей. По мере возрастания порядка ветвления скелетных ветвей увеличиваются размер и плотность подушки.

Обособление многолетних особей и партикуляция куста начинаются в молодом генеративном состоянии и достигают наибольшего выражения в средневозрастном генеративном. Для старого генеративного состояния характерно появление новых многолетних ветвей взамен отмирающих, а для сенильного - массовое отмирание многолетних ветвей без замены их новыми.

БИОМОРФА

Качим уральский относится к биоморфе подушковидных полукустарничков, образующих

исследователями, в последнее время главным образом в аридных регионах Центрального Казахстана (Беспалова, 1960; Рачковская, 1957; Юнатов, Лавренко, 1969). В системе биоморф полукустарнички занимают промежуточное положение между кустарничками и травянистыми растениями. Это растения, у которых нижние части многолетних ветвей в той или иной степени одревесневающие, а верхние – травянистые, с годичными побегами, отмирающими в конце первого сезона их нарастания или сохраняющими жизнеспособность в течение нескольких лет.

У качима уральского надземная часть имеет форму довольно плотной подушки с неукореняющимися побегами. Подушковидная форма роста обеспечивает выживание этого вида в суровых условиях каменистых горных тундр, каменных россыпей, обнажений скал, останцев и осыпей.

Внутри подушки создается более благоприятный микроклимат, уменьшается транспирация, выравниваются резкие колебания температуры в течение суток, накапливается влага, уменьшается сила ветра, что дает возможность побегам лучше противостоять его иссушающему и вымораживающему действию.

У основания скелетных ветвей накапливается мелкозем, сносимый тальными и дождевыми водами по склону, а также большое количество мертвого органического материала – остатков отмерших листьев и стеблей. Нередко внутри подушки поселяются мхи. Поэтому нижние части многолетних ветвей со спящими почками на них оказываются хорошо защищенными от вымерзания и других неблагоприятных воздействий окружающей среды. Именно эти почки возобновления, расположенные в базальной части многолетних ветвей и способные длительное время находиться в состоянии покоя, составляют резерв, обеспечивающий замену отмирающих ветвей новыми многолетними ветвями.

Над слоем мелкозема, растительных остатков и моховины на поверхность выходят лишь молодые побеги с листьями и соцветиями. Защитой находящихся на этих побегах почек возобновления от иссушающего действия ветра и вымерзания служит густое расположение побегов и прикрытие почек отмершими листьями, не опадающими в течение нескольких лет. Нарастание скелетных ветвей в высоту сопровождается все большим погребением их нижних частей в слой мелкозема и растительных остатков.

Если подушка отмирает со стороны, наиболее подверженной действию ветра, то она интенсивно прирастает с противоположной стороны. Поэтому в большинстве случаев подушки в вертикальной проекции имеют овальную форму.

Задержание подушкой продуктов выветривания горных пород, сносимых по склону, а также органического материала создает для растения более благоприятные локальные почвенно-грунтовые условия (накопление влаги, мелкозема и гумуса), что имеет для растений большое значе-

ние в экстремальных условиях существования на каменистых местах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Качим уральский *Gypsophila uralensis* как самостоятельный вид сформировался, по-видимому, на основе предка, сходного с ним и с качимом Самбука *Gypsophyla sambukii* Schischk., распространенным в арктической Сибири на каменистых обнажениях. В филогенетическом плане морфогенез качима уральского осуществлялся в высокогорьях Урала, в горных тундрах и на каменных россыпях, в условиях сильно сокращенного сезона роста, недостатка тепла, низких температур в течение сезона роста, продолжительной суровой зимы, малой мощности снежного покрова, сильных ветров, вызывающих летом иссушение побегов, а зимой способствующих их вымерзанию, бедности и малой мощности почвы.

Именно этим условиям наиболее соответствовала адаптивная стратегия исходной формы, приведшая к формированию приземистого подушковидного кустарничка с ежегодным отмирающими частями молодых побегов, развитым каудексом, глубоко уходящим в расщелины скал корнем, многочисленными древеснеющими у основания ветвями, частично погруженными в мелкозем, переживающими суровые условия зимы под прикрытием опавших листьев, моховины и снежного покрова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беспалова З.Г. К биологии полукустарничков – эдификаторов фитоценозов Ногайских пустынных степей и сухих степей Центрального Казахстана // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 10. С. 1462 - 1475.
- Горчаковский П.Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск: Урал. филиал АН СССР, 1969. 286 с.
- Горчаковский П.Л. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 283 с.
- Горчаковский П.Л., Зуева В.Н. Онтогенез, структура и динамика популяций южноуральского эндемика *Onostma guberlinensis* Dobroc. et V. Vinorg. // Экология. 1993. № 3. С. 24 - 29.
- Горчаковский П.Л., Степанова А.В. Уральские эндемичные виды рода *Minuartia* L.: онтогенез, структура и динамика популяций // Экология. 1994а. № 3. С. 22 - 30.
- Горчаковский П.Л., Степанова А.В. Уральский скально-горностепной субэндемик *Dianthus acicularis* Fisch ex Ledeb.: онтогенез и структура популяций. Экология. 1994б. № 6. С. 3 - 11.
- Рачковская Е.Н. К биологии пустынных полукустарничков // Труды Ботанического ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. 3 (геоботаника). 1957. Вып. 11. С. 5 - 87.
- Стешенко А.П. О методах определения возраста и длительности жизни пустынных полукустарничков // Полевая геоботаника. Т. 2. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 263 - 278.
- Юнатов А.А., Лавренко Е.М. (ред.) Биоконплексные исследования в Казахстане. Ч. 1. Биоконплексная характеристика основных ценозообразователей Центрального Казахстана. Л.: Наука, 1969. 336 с.