

Волков Игорь Вячеславович

**Подушковидные растения
Юго-Восточного Алтая**

Научная монография

Томск 2003

УДК 581.522.4 + 581.9(23)
ББК 28.58

Волков И.В. Подушковидные растения Юго-Восточного Алтая. Томск: Из-во. ТГПУ, 2003. 199 с.

Электронная версия научной монографии отличается от печатной версии добавлением ряда фотографий.

Эта работа представляет собой результат обработки обширного материала исследований подушковидных растений в горах Алтая, иллюстрированная примерами из различных литературных источников и собственных наблюдений в других уголках мира. В работе рассматриваются вопросы происхождения, экологии и распространения подушковидных растений и их сообществ, представляющие общетеоретический интерес в изучении адаптации организмов к экстремальным условиям обитания, биогеографии и эволюции растительного покрова.

Для биологов и географов, а также для студентов и аспирантов естественнонаучных специальностей вузов.

Рецензенты: д.б.н., профессор А.С. Ревушкин
д.б.н., профессор Е.П. Прокопьев

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение

Глава. 1. ПОДУШКОВИДНЫЕ РАСТЕНИЯ КАК ОБЪЕКТ БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

1.1. Биоморфологические понятия. Вопросы терминологии.

1.2. Определение подушковидной жизненной формы растений

1.3. Распространение подушковидных растений

1.4. Таксономический обзор подушковидных растений

1.5. Место подушковидных растений

в классификациях жизненных форм

1.6. К проблеме классификации подушковидных растений

1.2. Определение подушковидной жизненной формы растений

1.3. Распространение подушковидных растений

1.4. Таксономический обзор подушковидных растений

1.5. Место подушковидных растений

в классификациях жизненных форм

1.7. К проблеме классификации подушковидных растений

Глава 2. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ ЮГО-ВОСТОЧНОГО АЛТАЯ

2.1. Основные географические особенности

Юго-Восточного Алтая

2.2. Климат Юго-Восточного Алтая

и влияние его на растительность

2.2.1. Климат высокогорий

2.2.2. Климат межгорных котловин

2.3. Эдафические условия Юго-Восточного Алтая

2.4. Растительность

Глава 3. ПОДУШКОВИДНЫЕ РАСТЕНИЯ

ЮГО-ВОСТОЧНОГО АЛТАЯ

3.1. Морфологическое строение подушковидных растений

3.2. Обзор подушковидных растений

Юго-Восточного Алтая

3.3. Таксономический анализ подушковидных растений Юго-Восточного Алтая

3.4. Поясное распределение подушковидных растений

3.5. Хорологический анализ

Глава 4. ЭКОЛОГИЯ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ

ПОДУШКОВИДНЫХ РАСТЕНИЙ

4.1. Подушковидные растения в горах

- 4.1.1. Крйофитные подушковидные растения
 - 4.1.2. Ксерофитные подушковидные растения
 - 4.2. Происхождение и экологические особенности подушковидных растений
 - 4.2.1. Происхождение и особенности подушковидной жизненной формы (литературный обзор)
 - 4.2.2. Геометрический аспект строения и размеры подушковидных растений
 - 4.2.3. Температурный режим подушковидных растений Юго-Восточного Алтая
 - 4.2.4. Особенности субстратов в сообществах подушечников и локальное почвообразование связанное с плотными формами растений
 - 4.2.5. Особенности обитания подушковидных растений на склонах
 - 4.2.6. Подушковидные растения как пример пространственной стратегии растений
 - 4.2.7. Облигатные и факультативные подушковидные растения
 - 4.2.8. Подушковидное растение как консорция
 - 4.2.9. Происхождение и особенности подушковидной жизненной формы (продолжение)
- Глава 5. ПОДУШЕЧНИКИ ЮГО-ВОСТОЧНОГО АЛТАЯ И ДРУГИХ ВНУТРИКОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ГОРНЫХ СИСТЕМ
- 5.1. Крйофитные подушечники
 - 5.2. Ксерофитные подушечники
 - 5.3. Анализ распространения крйофитных и ксерофитных подушечниковна территории Средней Азии, Казахстана и Южной Сибири
 - 5.4. Некоторые особенности распространения подушечников на других континентах
- ВЫВОДЫ**
- ЛИТЕРАТУРА**

ПРЕДИСЛОВИЕ

Подушковидные растения – оригинальнейшая жизненная форма, блестящий пример почти идеального приспособления растений к экстремальным экологическим условиям. Это утверждение принадлежит одному из известных исследователей природы Севера Владимиру Борисовичу Куваеву. Действительно, в оригинальности подушковидным растениям не откажешь, внешне они мало напоминают обычные растения, скорее их можно сравнить замшелыми сферическими или полусферическими валунами, дернинами мха, огромными подушками, утыканными острыми иголками или с пасущимися на склоне стадами овец, недаром в Новой Зеландии подобные растения часто называют растительными овцами. Эти растения можно встретить в горах, полярных тундрах и холодных пустынях, то есть там, где условия существования для живых организмов не назовёшь благоприятными. Подушковидные растения давно интересовали учёных, не без основания видевших в них объект, изучение которого могло раскрыть многие тайны мира растений. Исследованию подушковидных растений посвящено не мало работ, но, тем не менее, до сих пор остаются вопросы, касающиеся их происхождения, и распространения. Пока нет однозначных критериев, позволяющих чётко идентифицировать подушковидные растения среди многообразия жизненных форм растительного мира, нет однозначных ответов, объясняющих их функциональные особенности, довольно слабо изучены сообщества подобных растений, так называемые подушечники. Выяснению этих и других вопросов, связанных с этими оригинальными объектами мира растений и посвящена эта работа.

Пользуясь случаем, хочу выразить благодарность А.Л. Эбелю, Н.А. Рудой и другим коллегам, с кем мне посчастливилось участвовать в полевых исследованиях в горах Алтая. Хочу также выразить глубокую признательность за ценные советы сотрудникам Гербария имени П.Н. Крылова ТГУ С.Н. Выдриной и В.И. Курбацкому, заведующему кафедрой географии ТГУ В.В. Севастьянову и профессору ТГУ Е.П. Прокопьеву. Большое спасибо заведующему кафедрой почвоведения ТГУ С.П. Кулижскому за помощь в обработке почвенных образцов. Большую роль для завершения последней главы работы играли консультации профессора ТГПУ А.Н. Рудого, которому автор выражает свою глубокую признательность. Особую благодарность хочется выразить профессору ТГУ А.С. Ревушкину, чьи консультации и поддержка на всех этапах работы во многом способствовали созданию этой книги.

1. ПОДУШКОВИДНЫЕ РАСТЕНИЯ КАК ОБЪЕКТ БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

1.1. Биоморфологические понятия Вопросы терминологии

«Жизненная форма» является одним из ключевых понятий в биоморфологии и ботанике в целом, исходя из чего, в этой работе, посвящённой оригинальной жизненной форме растений, имеет смысл более подробно остановиться на вопросах, связанных с пониманием биоморфологических терминов.

В работах различных авторов (Серебряков, 1962; Хохряков, 1981; Кирпотин, 1997, и др.) подробно освещены вопросы становления учения о жизненных формах и различные подходы к их изучению. Но, не смотря на достаточно большое внимание уделявшейся этой проблеме до сих пор нет чётких, устоявшихся критериев в определении этого и других биоморфологических терминов. Разнообразие толкований «жизненной формы» вызвано не только различным объёмом его трактовки, но и различием задач, которые ставили перед собой те или иные авторы. Можно согласиться с мнением Дю Рие (Du Rietz, 1931) о целесообразности разработки нескольких систем жизненных форм различного служебного назначения, но в этом случае необходимо конкретизировать как терминологию, так и цель исследования (Кирпотин, 1997).

Во многих ранних классификациях жизненные формы наделяются признаками таксонов и экологических групп, а также смешиваются с типами жизненных стратегий. Мысль о связи экологических приспособлений с систематическим положением растений подчёркивается Ю.С. Григорьевым (1955), который считает, что таксономические единицы, например, подсекции, секции, роды есть «жизненные формы высшего порядка», ибо относятся к тому же «эколого-систематическому типу». Еще в более резкой форме эта позиция выражена в утверждении В.Н. Голубева (1959) о том, что каждый вид растений является определённой жизненной формой. Такой подход не только нивелирует само понятие жизненной формы, но и отрицает процесс конвергенции в растительном мире (Кирпотин, 1997). Так, например, довольно широко известно биолого-морфологическое и габитуальное сходство в вегетативной сфере подушковидных, розеточно-суккулентных и суккулентно-стеблевых жизненных форм, включающих виды из различных семейств покрытосеменных. Конечно, степень конвергенции не следует преувеличивать, имея в виду специфичность проявления приспособительных наследственных свойств в каждой из филогенетических групп (Drude, 1913; Келлер, 1933; Braun-Blanquet, 1951; Серебряков, 1962). Но, так или иначе, понятия жизненных форм и видов не совпадают, и проблемы их классификации лежат как бы в различных плоскостях и даже в разных измерениях. Таксоны, в силу своего определения призваны отмечать факт более или менее тесного родства организмов независимо от их внешнего вида.

Жизненные же формы, по мнению А.П. Хохрякова (1981), призваны отмечать факт сходства адаптаций (по нашему мнению, прежде всего морфологических), которые, естественно, могут быть тем полнее, чем более родственны организмы, но которые, тем не менее, могут претерпевать существенные изменения в онтогенезе одного организма и тем более в процессе смены поколений. Таким образом, жизненные формы растений не идентичны таксонам, что предполагает различное содержание этих понятий. С другой стороны, нельзя противопоставлять эти понятия, так как систематическое положение, несомненно, накладывает свой отпечаток развитие тех или иных морфологических особенностей в различных таксономических группах растений в процессе становления жизненных форм. Так, у однодольных растений не встречается типичная подушковидная жизненная форма, которую мы можем наблюдать во многих таксонах класса двудольных, но злаки и осоки, например, часто формируют плотные дерновины (так называемые дерновинные подушки), конвергентно сходные с типичными подушковидными растениями из класса двудольных. Особенности строения дерновины и «подушки» имеют достаточно много отличий, чтобы отнести их к различным жизненным формам, хотя в приспособительном плане их развитие шло в одном направлении – к созданию физиономически сходной плотной структуры (см. раздел 4.2.6). Как отмечали И.Г. Серебряков и Т.И. Серебрякова (1972) – попытка расположить крупные категории ЖФ в эволюционный ряд неминуемо приводит к построению нескольких различных рядов, нередко отражающих параллелизм развития тех или иных признаков. Другую картину можно наблюдать внутри класса двудольных, во многих таксонах которого появились аналогичные жизненные формы. Примером тому являются подушковидные растения, возникшие независимо, но на сходной морфологической базе, под которой мы понимаем генетически обусловленный общий план строения и развития (ароморфный уровень), служащий основой для близких архитектурных моделей (Волков, 2002б) (см. раздел 3.1.). Исходя из этого, вряд ли можно объединять в одну группу жизненные формы растительных организмов, возникших в крупных, систематически обособленных таксонах, например, подушковидные растения, кустистые лишайники и сфагновые мхи, так как в этом случае внешнее сходство не имеет под собой сходной эволюционно обусловленной морфологической базы. Включение подобных систематически обособленных групп растений в рамки одной группы жизненных форм (как, например, сделал Браун-Бланке (Braun-Blanguet, 1951), отнесший их к группе хамефитов), имеет смысл лишь для решения специальных задач, например, фитоценологического назначения, но и в этом случае можно сомневаться в целесообразности такой классификации. Таким образом, систематическое положение растений вносит свои естественные ограничения на эволюцию биоморф. С этой позиции становится понятным мнение некоторых авторов (Drude, 1913; Келлер, 1933), которые под жизненными формами понимают экологически сходные группы растений важнейших филогенетических рядов растительного мира, выделенных с морфолого-физиономической точки зрения.

По нашему мнению, и в этом мы соглашаемся с И.Г. Серебряковым (1962), нельзя рассматривать жизненные формы как выражение приспособленности растений к господствующим условиям произрастания, что смешивает их с экологическими группами растений. Но, вместе с тем, трудно согласиться с мнением некоторых авторов (Поплавская, 1937, 1948; Шенников, 1950, 1964; Ярошенко, 1961; Серебряков, 1962; Двораковский, 1983; Жмылёв и др., 2002), что жизненные формы отражают приспособленность растений ко всему комплексу факторов внешней среды, что приближает понимание этого термина к понятию организма, с акцентом на его адаптационных особенностях. Как отмечает С.Н. Кирпотин (1997), любые формы адаптивны и несут на себе отпечаток воздействия среды. Однако использовать адаптационные и экологические признаки при классификации форм недопустимо. “Формы должно классифицировать на морфологической основе” (Кирпотин, 1997, с. 50). Габитус растения, несомненно, несёт приспособительное значение, но, не отражает всей совокупности адаптаций растений к условиям окружающей их среды. Кроме морфологических, можно выделить физиологические, анатомические и биоритмологические адаптации, не всегда находящиеся в прямой корреляции с внешним обликом, комплексное значение которых для растений довольно трудно оценить. Экологические особенности растений зависят от всего комплекса имеющихся адаптаций, но, на наш взгляд, неприемлемо смешивать их в понятии “жизненная форма”. Такой подход малопродуктивен с точки зрения корреляционного анализа различных механизмов адаптаций организма, индивидуальное развитие которого складывается по принципу компромисса между их противоречивыми функциями. Исходя из этого, трудно согласиться с мнением А.П. Шенникова (1950) о том, что жизненные формы являются экологическими единицами (тип адаптации) в экологии растений. По нашему мнению, жизненная форма у растений является генетически детерминированной габитуальной формой освоения пространства (надземного и подземного) и продуктом интегрального взаимодействия ответных реакций на действие факторов внешней среды, как в филогенезе, так и в онтогенезе. Несомненно, жизненные формы растений отражают эволюционные тенденции в освоении окружающей среды, но судить по ним о приспособительной эволюции растений так же неверно, как отождествлять размеры айсберга с размером его надводной части. Кроме того, растения, относящиеся к одной жизненной форме, могут существовать в различных условиях, что не позволяет говорить о соответствии жизненной формы и экологической единицы. Даже такие специализированные жизненные формы, как подушковидные растения можно встретить высоко в горах, в северной тундре, в пустынях, на морских побережьях, что позволяет говорить о многофункциональности жизненных форм растений, или их экологической толерантности, размеры которой измеряются толерантностью всех видов растений, имеющих подобную жизненную форму (Волков, 2002б).

Нет никаких оснований смешивать понятие “жизненная форма” с типами жизненных (эколого-ценотических) стратегий, которые отражают, по

Б.М. Миркину (1985), выживаемость и устойчивость видов в фитоценозе, способность противостоять конкуренции и захватывать тот или иной объём гиперпространства ниш, переживать стрессы, вызванные абиотическими или биотическими факторами. Тип стратегии – это динамическая характеристика вида, его характер, отражающий поведение растения в пространстве и во времени (Кирпотин, 1997).

На определённом этапе своего развития учение о жизненных формах заметно трансформировалось, что связано с его экологизацией и биологизацией (Серебряков, 1962). В результате термин “жизненная форма” был, как бы заменён на термин “экобиоморфа”, имеющий другой объём. Ряд исследователей (Зозулин, 1976; Голубев, 1981; Крылов, 1984; Мазуренко, 1986; Антропова, 1987 и др.) отождествляют понятия “биоморфа” (= жизненная форма) и “экобиоморфа”. Между тем, как пишет И.В. Борисова (1991), судя по мнению учёных, предложивших термин “экобиоморфа” (Быков, 1962; Лавренко, 1964, 1965; Лавренко, Свешникова, 1965), эти понятия не идентичны и включают разный набор признаков. Б.А. Быков своей монографии о доминантах растительного покрова СССР (1962) предложил понимать “экобиоморфу” как неразрывное единство биоморф и экоморф, то есть жизненные формы, каждая из которых представляет собой группу видов со сходной экологией и морфологией. В последующих работах (Быков, 1973, 1978) это понятие уточнялось, и экобиоморфа определяется как совокупность видов (иногда и внутривидовых таксонов), имеющих сходные формы роста, биологические ритмы, а также эколого-физиологические, в том числе приспособительные и средообразовательные (медиопативные), особенности. В работах других авторов (Лавренко, 1964; Лавренко, Свешникова, 1965; Свешникова, Лавренко, 1969) наметилось несколько иное понимание термина: экобиоморфы являются типовыми адаптационными организменными системами, существующими в определённых условиях среды. Экобиоморфы устанавливаются не только на основе морфологии и биологии, но также с учётом анатомического строения, водного режима, фотосинтеза, дыхания, минерального питания, теплоустойчивости клеток растений. Таким образом, в отличие от Б.А. Быкова, названные авторы вкладывают в понятие “экобиоморфа” более комплексное (синтетическое) содержание, значительно более узкое, но более ёмкое, с более широким набором признаков. Подобное понимание экобиоморфы очень близко к экологическому аспекту характеристики вида, и по, логике авторов, при комплексной характеристике организма мы, сужая рамки признаков, неизбежно выйдем на определённый вид как типовую адаптационную систему, существующую в определённых условиях среды. Классификация экобиоморф по многим признакам довольно трудоёмка и требует длительной обработки материала, а большая база данных может привести к громоздким классификациям, что делает их практически непригодными для пользователя (Волков, 2002б).

Таким образом, логично предположить, что жизненная форма (биоморфа) растений является более обширным понятием, в рамках которого можно выделить ряд экобиоморф. Например, биоморфа подушковидных

растений на территории Юго-Восточного Алтая включает в себя экобиоморфы (в понимании Б.А. Быкова) криофитных и ксерофитных подушковидных растений.

Понятие “архитектурная модель” предложено французскими ботаниками (Halle, Oldeman, 1970; Halle, 1975), изучавшими архитектуру и динамику роста деревьев тропического леса. Ими было выделено более 20 качественно отличающихся “стратегий роста”, названных авторами “архитектурными моделями” (Борисова, 1991). По определению, данному П.Ю. Жмылёвым с соавторами (2002), архитектурная модель у растений – видимое выражение генетической программы развития, проявляющейся во взаимном расположении модулей (побегов) в пределах общей “конструкции” взрослых растений. Архитектурные модели не связаны ни с размерами растений, ни с жизненными формами и не зависят от экологических условий. На базе этих моделей путём последующих приспособительных изменений образуются разнообразные жизненные формы, то есть архитектурная модель является структурной основой для жизненных форм. С другой стороны, сходные жизненные формы могут возникнуть на базе разных архитектурных моделей. Возможная иерархия этих понятий изображена на рис. 1.

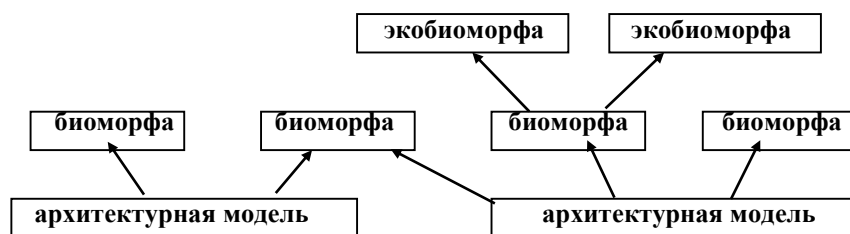


Рис. 1. Иерархическая схема основных биоморфологических понятий (по: Волков, 2002б)

Необходимо отметить, что существенные различия в системе биоморфологических понятий имеются в отечественной и европейской научной литературе. Я. Баркман (Barkman, 1979, 1988) полагает, что жизненная форма отражает адаптацию организма к определённому типу местообитаний, а система форм роста имеет чисто морфологические посылки и свободна от требований соответствовать определённому комплексу условий среды (Миркин, Наумова, 1998). Как отмечает К. Кёрнер (Körner, 1999), форма роста является планом, а жизненная форма является взаимодействием между планом и окружающей средой. Необходимо отметить, что «план» является больше теоретической концепцией, так как растение не может существовать без влияния окружающей среды. Возможно благодаря этому, в современной науке о растительном покрове понятия «жизненная форма» и «форма роста» в значительной мере дивергировали по содержанию (Миркин, Наумова, 1998) (наверное, все-таки больше в российской научной традиции), кроме того, понятие архитектурной модели во многом перекрывает понятие формы роста. Исходя из чего, в данной работе мы не разделяем жизненные формы и формы

роста, хотя применение этих понятий было бы весьма целесообразно, особенно в разделе 4.2.7.

В последнее время к приведённым выше биоморфологическим категориям добавились функциональные типы растений, отражающие более прагматический подход в развитии биоморфологии. Система функциональных типов растений (ФТР) – это наиболее интегрированный вариант системы жизненных форм, ориентированной на установление ограниченного числа типов как доминантов биомов (Миркин, Наумова, 1988). Функциональные типы растений – это по существу то же, что и жизненные формы, но с особым акцентом на признаки, отражающие физиологию (метаболизм) растений: продуктивность, индекс листовой поверхности, скорость роста, сезонную ритмику, адаптацию к стрессам и нарушениям и т. д. Принципиально никакой разницы между жизненными формами и функциональными типами роста нет, так как эти категории отражаются на тех же параметрах функции, которые отражаются во внешнем облике растений (Миркин, Наумова, 1988). Исходя из вышеизложенного подхода к понятию жизненной формы, с этим довольно сложно согласиться. По нашему мнению, функциональные типы растений существенно дополняют биоморфологический аппарат и позволяют систематизировать данные в понимании функциональной значимости жизненной формы по принципу орган – функция. Интегральная адаптационная целостность любого растения во многом зависит от его морфологической структуры (жизненной формы), определяющей стратегию освоения пространства и корректировку этой стратегии во времени, что позволяет выделять в рамках функциональных типов растений функциональные морфотипы (ФМР), которые отражают особенности приспособления жизненных форм к условиям обитания в конкретных биомах. Для каждого биома количество функциональных морфотипов растений можно считать равным сумме жизненных форм. ФМР во многом тождественны экобиоморфам, но ориентированы, прежде всего, на исследование функциональной значимости жизненных форм в определённых экологических условиях (Волков, 2002б).

1.2. Определение подушковидной жизненной формы растений

Какие растения называются подушковидными? По определению, данному в Биологическом энциклопедическом словаре (1989), подушковидные растения (ПР) – это многолетние травянистые, реже деревянистые или полудревесные растения, обычно вечнозеленые, с укороченными, обильно ветвящимися и тесно расположенными побегами без явно выраженного главного ствола. Рост побегов в длину крайне ограничен, что приводит к образованию общей, как бы подстриженной поверхности растения (рис. 2). Подушковидные растения распространены в зонах с крайне неблагоприятным климатическими или почвенными условиями, на освещенных, открытых местообитаниях – в тундрах, высокогорьях, холодных пустынях (например, на Памире), на океанических побережьях (антарктические острова). Высота ПР от нескольких сантиметров (мак

полярный, виды *Eritrichium* и др.) до 1 м при диаметре нескольких метров (например, *Ruscophyllum* в Андах). Жизненная форма по Раункиеру – хамефиты.

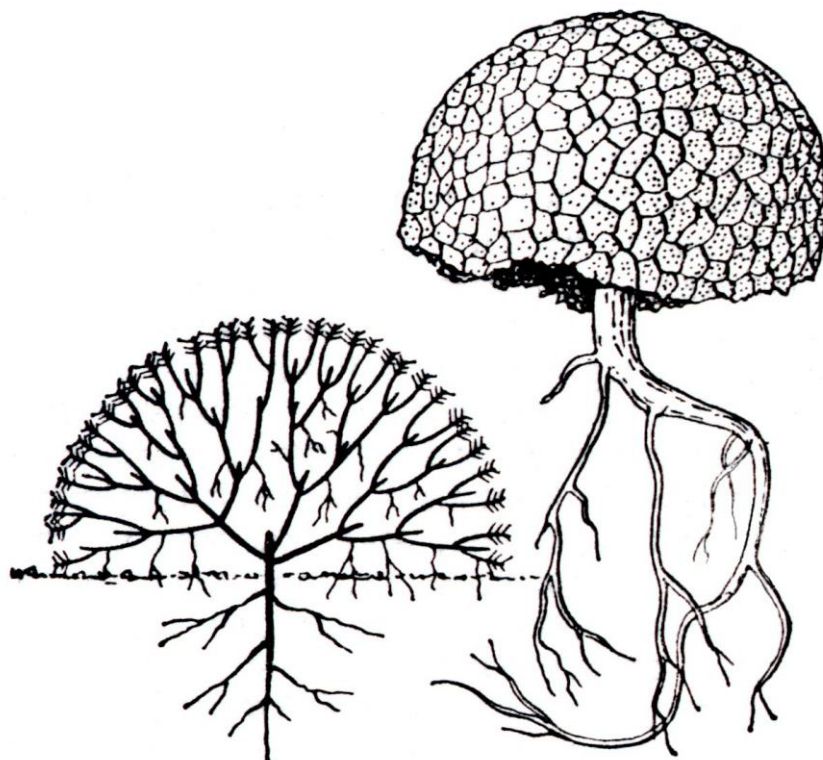


Рис. 2. Подушковидное растение *Azorella* и схема её строения (по: Биологический..., 1989)

По определению И.Г. Серебрякова (1962), подушковидные растения представляют собой многолетние, травянистые, реже древесные растения, в большинстве вечнозелёные, с едва заметной главной осью (у основания подушки) и многочисленными, радиально и этажами расположенными боковыми ветвями, верхушки которых, вследствие одинакового и всегда ничтожного прироста в длину (несколько миллиметров в год) образуют общую для всей подушки более или менее плотную ровную поверхность полушаровидной или плоскокровлеобразной формы, выше которой могут подниматься лишь отдельные ветви, соцветия и цветки. Стебли подушковидных растений с крайне короткими междоузлиями плотно покрыты мелкими, чаще простыми, сидячими ассимилирующими листьями, более или менее длительно сохраняющимися при подсыхании. Живые растущие стебли и ассимилирующие листья располагаются лишь на поверхности подушки, в её «коровой» части, а внутренний объём подушки между её ветвями обычно заполнен торфянистой массой из выветривающихся листьев, пронизанной питающими придаточными корнями. По мнению В.В. Алёхина (1950), подобные жизненные формы получаются в результате образования многочисленных побегов и их повторных ветвлений. Так как рост побегов очень ограничен, то получаются приземистые

очень плотные подушки. Побеги, несущие листья, многолетние, несущие цветки к зиме отмирают. Действительно, типичная подушковидная форма у растений образуется благодаря уменьшению относительной длины побегов и ветвлению нескольких порядков с акротонным усилением, самое верхнее из которых способствует созданию плотной поверхности. Но, как показали исследования (см. раздел 3.1.), «подушки» могут также возникать в результате полимеризации многочисленных одревесневающих в той или иной степени, не ветвящихся или слабо ветвящихся побегов, исходящих из одного или нескольких оснований (кущение), между которыми накапливается субстрат. Такие подушки можно встретить в высокогорьях на обдуваемых гребнях хребтов, где рост их побегов также крайне ограничен. Плотность таких подушек достигается не за счёт повторного ветвления побегов, а путём увеличения относительного количества побегов и листьев (полимеризация) и накопления в подушке субстрата, состоящего из органических остатков самого растения и неорганического материала, принесённого извне. Поверхностная часть у таких растений может иметь достаточно плотную, ровную поверхность (Волков, 2002г). Наличие ровной и более или менее плотной поверхности и заполняющего материала внутри подушки С. Schroter, Н. Hauri (1914) считают обязательным признаком настоящих растений-подушек (Polsterpflanzen), в отличие от растений со сходной формой роста, но без этих признаков, которые авторы предлагают называть Kissenpflanzen (Серебряков, 1962). Наличие общей плотной поверхности у подушек А.П. Хохряков считает более важным признаком этой жизненной формы, чем особенности её строения: «если общей поверхности нет, нет и самой подушки» (Хохряков, 1994, с. 37). Исследования ПР *Paraquilegia grandiflora* в высокогорьях Киргизии (Барыкина и др., 1991), показали, «что формирование общей, слегка выпуклой поверхности подушки достигается, с одной стороны, синхронным ростом и ветвлением одновозрастных побегов, с другой – контрактильностью и своеобразием их анатомического строения, возникающего в ходе вторичного утолщения центрального цилиндра» (с. 15).

По определению, данному П.Ю. Жмылёвым и др. (2002), подушковидное растение – это многолетнее стержнекорневое, травянистое или деревянистое (кустарники, кустарнички), реже полудревесное (полукустарники, полукустарнички), обычно вечнозелёное, с облигатной (ПР настоящие или растения-подушки) или факультативной (растения ложноподушковидные) подушковидной формой роста, характеризующейся плотным «этажированным» расположением побегов с незначительным ежегодным приростом и часто акротонным ветвлением, в результате чего формируется надземная, однородная и ровная (в виде «подушки») сферическая или более менее плоская поверхность побеговой системы роста растений, внутренний объём которой заполнен в той или иной степени торфянистой массой (из выветривающихся листьев) и придаточными корнями. Среди ПР – хамефитов, распространённых, главным образом, в высокогорьях и тундрах, по форме поверхности различают радиально-шаровидные и радиально-плоские подушки (рис. 9), по компактности и наличию заполняющего материала – плотные, рыхлые и воздушные (не заполненные

подушки). В более широком смысле к ПР относят также невысокие деревья (деревья подушковидные) и травянистые кистекорневые растения с плотным расположением побегов возобновления: растения дерновинные (подушки дерновинные) и растения розеточные (подушки розеточные или подушки-сообщества).

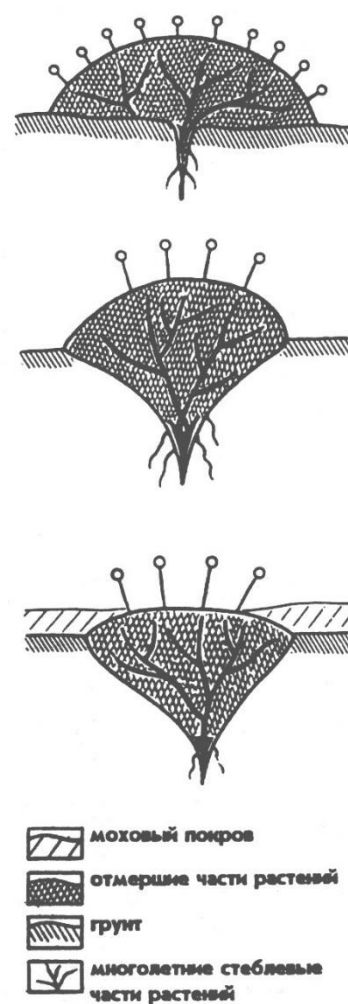
В данном определении подушковидных растений смешиваются признаки нескольких жизненных форм (кустарников, кустарничков, полукустарников, полукустарничков), что, конечно же, отражает эволюционные связи этих ЖФ и подушковидных растений (рис. 11). Порой действительно бывает трудно отнести растение к той или иной жизненной форме, но всё-таки такой подход вряд ли целесообразен. В ботанике понятие «подушковидных растений» как оригинальной жизненной формы уже не вызывает особых споров, вопрос только в признаках, по которым можно чётко их идентифицировать среди многообразия жизненных форм растений.

По данным Л.Е. Гатцук (1974, 1976), деревянистые и травянистые подушки в сезонном климате различаются между собой не длительностью циклов развития осей, а плотностью: рыхлые – деревянисты, так как их многолетние оси находятся в воздушной среде, плотные – травянисты, потому что их наружная поверхность аналогична поверхности субстрата и многолетние оси как бы погружены в почву. Деревянистость ПР чаще менее выражена из-за слабой градиации и образования внутripодушечной среды, позволяющей даже прорасти в ней семенам с образованием подушек-агрегатов (Халиков, Стешенко, 1973; Барыкина и др., 1991). А.П. Хохряков (1981) относит подушковидные растения к деревянистым независимо от их плотности, так как, во-первых, невозможно провести границу между рыхлыми и плотными подушками, и, во-вторых, у них отсутствует существенное проявление цикличности в развитии осевых систем. Образованию нового годичного прироста не сопутствует ни отмирание предшествующих побегов, ни втягивающая деятельность корней, что автор использует как основной критерий травянистости. В дальнейшем А.П. Хохряков (1994) разделяет ПР на деревянистые и травянистые. У деревянистых ПР побеги – твёрдые, деревянистые, у травянистых ПР – мягкие, сочные. Анализ критериев отнесения к травянистым или деревянистым растениям, по нашему мнению, не позволяет чётко идентифицировать эти группы среди ПР. Кроме того, даже погружённые в субстрат тонкие побеги «травянистых» подушек одревесневают. Осознавая противоречивость понятия «одревеснение» в качестве критерия для выделения древесных растений (что отмечается Л.Е. Гатцук, 1976), мы, тем не менее, считаем, что ПР относятся к древесным или полудревесным растениям. В пользу этого мнения можно привести тот факт, что в сезонном климате у ПР ежегодно отмирают лишь листья (древесные ПР) или годичные побеги, ежегодно отрастающие от многолетней деревянистой скелетной основы подушки (полудревесные ПР), в отличие от внешне сходных травянистых ЖФ, таких как *Stellaria dichotoma*, которое в Юго-Восточном Алтае образует своеобразные мягкие однолетние травянистые «подушки», которые нельзя относить к ПР.

Другим признаком, позволяющим различать травянистые и деревянистые ПР, А.П. Хохряков (1994) считает морфологические особенности корневых систем ПР: у деревянистых подушек корень не способен ни к каким движениям и только медленно утолщается соответственно возрасту всего растения. Травянистый же стержневой корень способен скручиваться как штопор и за счёт этого сокращаться в линейных размерах, втягивая всё растение в грунт, в результате чего нижняя часть подушки приобретает форму конуса, обращённого остриём вглубь субстрата (рис. 3). В зависимости от степени втянутости в грунт, меняется и верхняя поверхность подушковидного растения, которая становится всё более и более плоской, и, наконец, может сравняться с грунтом, а иногда даже формируется вогнутая поверхность. Подобные полупогружённые и погружённые подушки существуют в самых экстремальных условиях (Хохряков, 1994). Как отмечает сам автор, подобные растения, напоминающие плоский блин, часто даже с вогнутой поверхностью, трудно заподозрить в принадлежности к ПР.

По нашим наблюдениям, для Алтая в целом не отмечена сильная втягивающая деятельность корневых систем ПР, связанная с контрактильностью и их скручивания (рис. 21). Это можно объяснить с одной стороны достаточно благоприятными условиями существования этих растений на Алтае, а с другой стороны «предпочтением» ими каменистых субстратов, где контрактильная деятельность может проявляться лишь локально по системам трещин. Лишь на

Рис. 3. Ряд, отражающий «степень втянутости» подушковидных растений в субстрат (по: Хохряков, 1994)



мелкощепнистых и дресвяных субстратах у верхней высотной границы распространения этих растений наблюдается плоская, вдавленная в субстрат форма. На более грубом субстрате плоская форма подушек формируется, в основном, за счёт минимального прироста побегов и «расползания» по субстрату. В менее экстремальных местообитаниях «втягивающая» деятельность корней может быть компенсирована относительно быстрым вертикальным ростом побегов (рис. 21 № 3, 5), в результате чего ПР растения сохраняют полусферическую форму.

Наличие у подушковидных растений сильно развитой и длительно функционирующей системы главного корня отмечают многие авторы (Палибин, 1914; Troll, 1937 и др.). У некоторых подушек (особенно у обитающих высокогорьях), кроме того, с возрастом развивается мощная

система придаточных корней (рис. 4 № 5, 6, рис. 27), которая часто заменяет главный корень, что может способствовать возрастной партикуляции ПР.

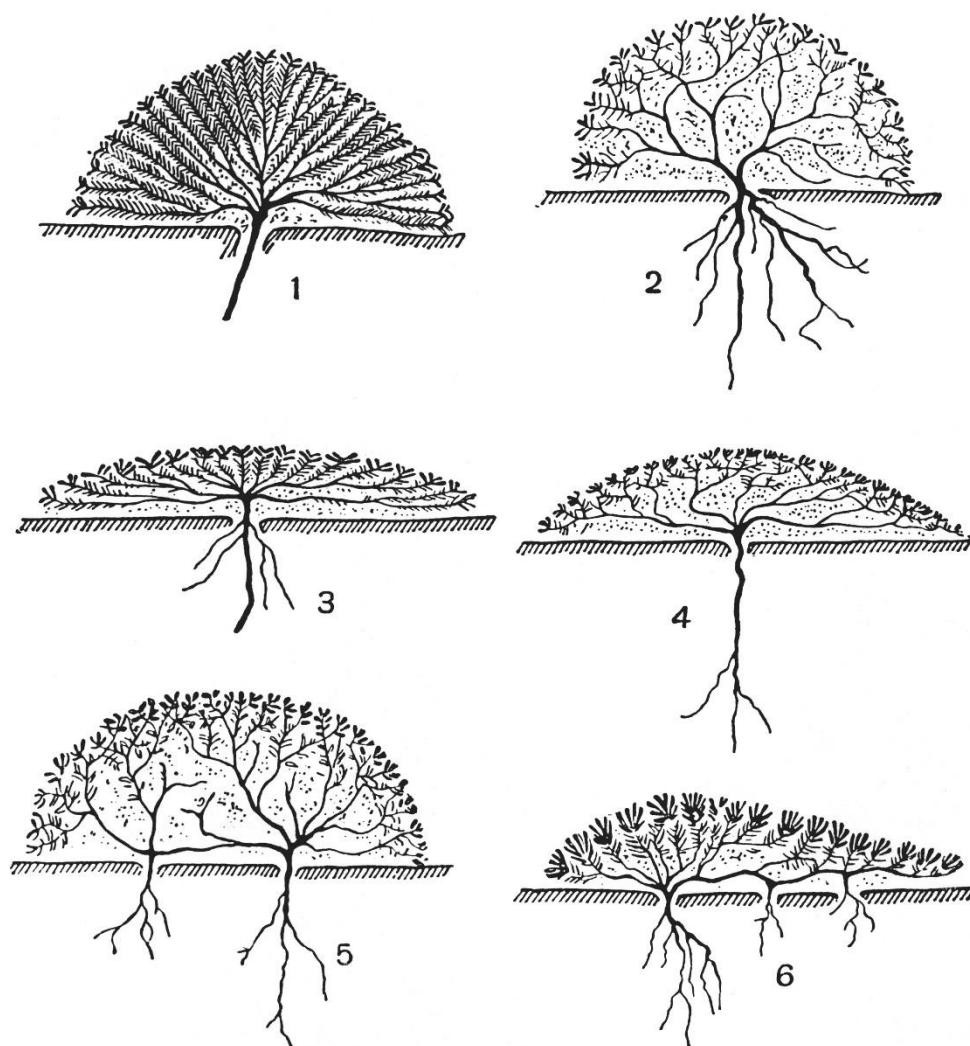


Рис. 4. Схематические разрезы через различные типы растений-подушек (по: Алёхин, 1950)

1 – *Androsace helvetica*; 2 – виды *Saxifraga*; 3 – *Silene acaulis*; 4 – её более старый экземпляр; 5 – *Androsace alpina*; 6 – *Carex firma*, молодой экземпляр.

Большинство авторов (Raunkiaer, 1907; Braun-Blanquet, 1951; Двораковский, 1983; Жмылёв и др., 2002 и др.) относят ПР к группе хамефитов. Это, несомненно, так и есть в большинстве случаев, но как отмечает М.Т. Мазуренко (1986), у некоторых, максимально заполненных субстратом ПР, почки возобновления находятся на поверхности заполняющего растение субстрата и даже в его глубине, что позволяет нам отнести их к группе гемикриптофитов. Конечно, субстрат внутри ПР, в той или иной степени, отличается от субстрата, подстилающего эти растения, но, в случае расположения покоящихся почек на его поверхности или в поверхностном слое, такое растение безусловно необходимо отнести к группе гемикриптофитов.

Таким образом, различные авторы идентифицируют ПР по разным признакам, что, соответственно, сказывается и на различии подходов к

выделению объёма данной группы растений. Действительно, в группу ПР включают достаточно разные по внешнему виду и строению растения (рис. 4, 5).

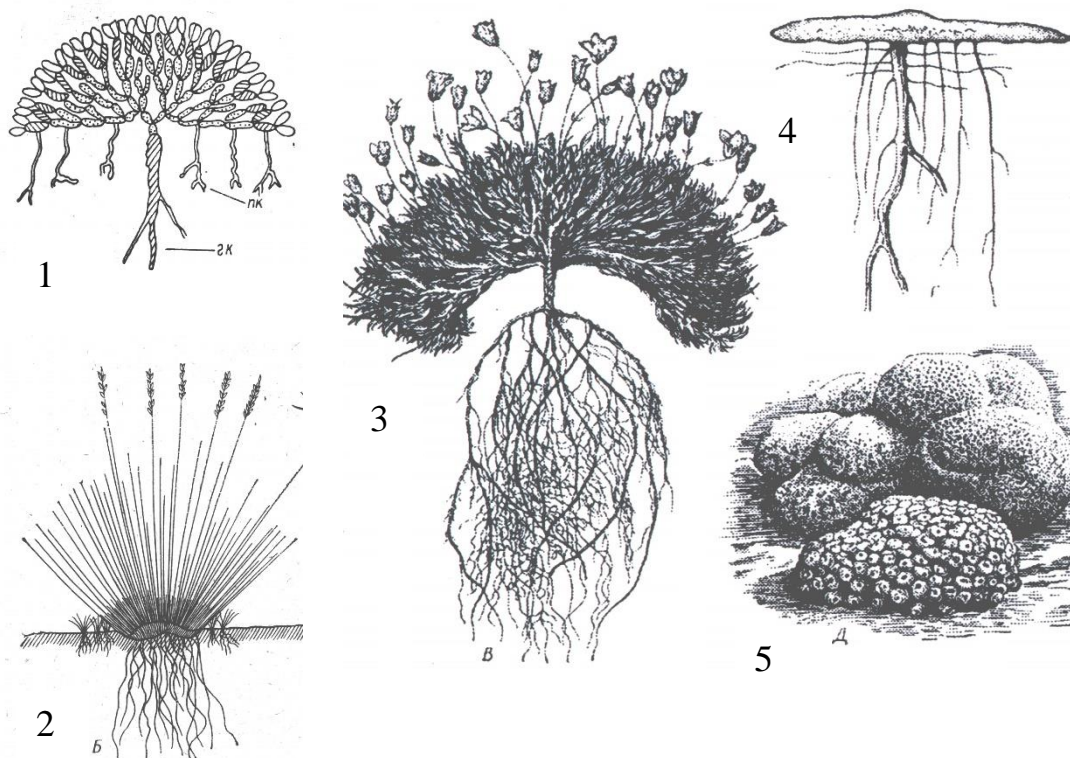


Рис. 5. Подушковидные растения (по: Горышина, 1979; Удалова, 1978): 1 – схема образования суккулентной подушки *Opuntia*; 2 – высокогорный африканский злак (*Festuka pilgeri*) с подушковидной дерновиной; 3 – арктическое подушковидное растение минуарция (*Minuartia arctica*); 4 – высокогорное памирское подушковидное растение акантолимон (*Acantholimon diapensioides*); 5 – гигантские подушковидные «растения-овцы» в горах Австралии

Исходя из анализа различных определений этой группы растений и собственных исследований, можно принять, что подушковидные растения – это особая жизненная форма многолетних древесных или полудревесных растений с укороченными, обильно ветвящимися или плотно расположенными неветвящимися побегами (без явно выраженного главного ствола), между которыми накапливается субстрат, состоящий из отмерших частей растения и привнесённого извне материала. Тело таких растений обычно имеет более или менее плотную почти сферическую, полусферическую или плоскосферическую форму с относительно ровной поверхностью, образующую основу (подушку), над которой иногда могут возвышаться отдельные генеративные и вегетативные органы растения. Как правило, у ПР имеется длительно функционирующая система главного корня, которая у некоторых видов со временем может дополняться или заменяться системой придаточных корней. Обычно подушковидные растения встречаются в районах с крайне неблагоприятными климатическими и

почвенными условиями, на освещённых открытых местообитаниях – в тундрах, пустынях, горах, океанических побережьях. По классификации Раункиера ПР относятся к хамефитам и гемикриптофитам.

1.3. Распространение подушковидных растений

Подушковидные растения можно встретить на всех континентах и во всех географических широтах, от Арктики до субантарктических островов. Правда, в тропиках ПР приурочены лишь высокогорному альпийскому поясу (Серебряков, 1962). Мы можем найти подушковидные растения в горных и высокогорных областях сухого и влажного типа от тропиков до арктических широт, в тундрах, пустынях, как в условиях типично континентального, так и морского климата. Подушковидные растения не встречаются в тропических низменностях, не характерны они, за некоторым исключением, и для лесных и луговых биомов. Перечень их местообитаний включает в себя болота Южной Америки, Новой Зеландии и субантарктических островов, мокрые и засоленные почвы высокогорий и тундр, предельно иссушённые почвы высокогорий Центральной Азии, прибрежные скалы, песчано-щебнистые территории жаркой Сахары, каменистые осыпи пояса полупустынь и горных степей Малой Азии, Ирана и среднеазиатских республик (Заленский, 1948). Очагами повышенной концентрации ПР являются гумидные области Субантарктики, многие высокогорные районы внетропической Евразии, а в пределах Арктики – прибережнгийские территории (Юрцев, 1976).

По данным С. Schroter, H. Nauri (1914), из ПР 40 % видов встречается в Южной Америке, особенно в Андах, Патагонии и на Фолклендских островах. Следующее место занимают Гималаи, нагорья Центральной Азии, Малая Азия и Кавказ (24 %). Они найдены в Новой Зеландии и на острове Кергелен (17 %), в горах Европы (12,5 %) и Северной Америке (1 %), в Капской области, Сахаре и Сахарском Атласе (2,5%). Наконец, 6 видов растений-подушек (3 %) распространены в Арктике (Палибин, 1914).

В северо-западной части Антарктиды одно из двух найденных здесь цветковых растений – *Colobanthus crassifolius* (из Гвоздичных) встречается в виде плотных подушек. Другое растение – щучка антарктическая – образует отдельные дернинки и до нескольких десятков квадратных метров (Короткевич, 1972; Голубчиков, 1996).

Подушковидные растения особенно часто являются характерным элементом ландшафта различных горных стран. Наибольшее развитие их сообществ – подушечников наблюдается в высокогорьях субтропической и тепло-умеренной зон. Как можно судить по литературным данным, не редки они и в тропиках (Станюкович, 1960).

В горах аридных стран, в частности, Памира, в основном господствуют кустарниковые подушковидные растения (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). В нижней части сухих и очень сухих высокогорий широко распространены сообщества, образованные колючими подушками. Сообщества колючеподушечников встречаются в Средней Азии, Иране, Турции,

Афганистане, Монголии, Греции, Албании, Испании, Франции (Кривоногова, 1960). Колючие подушки образуют некоторые виды колючелистника (*Acanthopyllum*), произрастающие в основном в Южном Закавказье, Иране, Афганистане и Средней Азии (Жизнь растений, 1980). В горах средней и южной Греции и южной Албании, виды рода *Acantholimon* и трагакантовые астрагалы образуют с можжевельником и овсяницей пояс, простирающийся от 1800 до 2500 метров над ур. м. (Кривоногова, 1960). В высокогорьях центрального Афганистана широко распространены трагакантово-эспарцетовые и трагакантово-акантолимоновые группировки и господством *Onobrychys echidna*, трагакантовых астрагалов, видов рода *Acantholimon* (Кривоногова, 1960).

В Андах во влажной Пуне господствуют жизненные формы растений-подушек (например, *Plantago rigida*, виды *Azorella (Umbelliferae)* (рис. 1) и *Pycnophyllum (Caryophyllaceae)* (Pavlich, Tovar, 1977; Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). В типичной растительности Пуны основные жизненные формы – подушковидные суккулентные кактусы из родов *Thephrocactus*, *Oroya* и др. Наибольшее число подушковидных кактусов в основном из подсемейства Опунциевых (*Opuntioideae*) (рис. 5 №1) встречается в Андах Северного Перу, Боливии, Чили и Северо-Западной Аргентины. В Перу, например, на высоте 3400–4600 м на огромных площадях развивается растительная формация, носящая название «кактусовая пуна» (Rauh, 1958; Удалова, 1978), с господством подушковидных форм из рода *Thephrocactus* (Удалова, 1978). В Андах встречаются одни из самых высокогорных растений рода пикнофиллум (*Pycnophyllum*) из семейства Гвоздичных. Некоторые из них образуют круглые, напоминающие куртины мха, подушки диаметром до 1 метра, которые могут расти вблизи границы вечного снега. Другое подушковидное растение из того же семейства, песчанка туполистная (*Arenaria obtusifolia*) произрастает в горах Колорадо (США) (Жизнь растений, 1980).

Очень густые и плотные подушкообразные дерновины до 4 метров в поперечнике образуют многочисленные виды азореллы (рис. 2), распространённые в высокогорьях южноамериканских Анд и Антарктике. Особенно богато ими Чили, где встречается около 30 видов этого замечательного рода, внешне очень похожего на подушки, образуемые камнеломками северного полушария (Жизнь растений, 1981). Различные виды азореллы можно встретить в холодных полупустынях и в самом верхнем поясе гор, у снеговой линии, где она произрастает с другими плоскими подушками позоы, ларетии (все из семейства Зонтичных) (Вальтер, 1975).

Для Анд характерен эндемичный род антобриум, все четыре вида которого являются подушковидными растениями, произрастающими в высокогорьях до 4000 метров, например, антобриум трёхтычиночный (Жизнь растений, 1981).

В условиях гумидных высокогорий умеренных зон, как-то Альп, Кавказа, Скалистых гор, Алтая, Саян, Урала, Хибин и др., значительную роль

играют хионофобные подушковидные растения (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984).

На острове Кергелен на серой, усеянной скальными глыбами почве, словно зелёные кочки, выступают то одиночные, высотой до полуметра, то расположенные группами подушки *Azorella selago*, достигающие метра в поперечнике (Вальтер, 1975). Здесь же, в каменистых пустошах на высоте 100–300 метров над уровнем моря, в поясе «ветровой пустыни» произрастает другое интересное подушковидное растение из семейства Гекторелловых (*Hectorellaceae*) – лайаллия кергеленская (*Lyallia kerguelensis*). Другой вид из этого семейства – гекторелла дернистая (*Hectorella caespitosa*) произрастает на юге острова Южный в Новой Зеландии, где растёт в альпийском поясе, поднимаясь до высоты 2300 метров над уровнем моря. Эти низкорослые, многолетние растения, очень похожие на мох, образуют плотные подушки, не продуваемые сильными ветрами, и хорошо приспособлены к жизни в очень холодном климате под воздействием сильных ветров (Жизнь растений, 1980). Для каменистых субстратов и щебнистых осыпей альпийского пояса Новой Зеландии так же характерны светло-жёлтые подушки *Haastia pulvinaris*, прозванные поселенцами «растительными овцами» (рис. 5 №.5) (Ильинский, 1937). В Тасмании уже на высоте 900 метров над уровнем моря встречаются ПР *Phyllachne* (Кист, 1980).

Интересным примером распространения подушковидных растений в областях с аридным климатом является произрастание их в каменистых пустынях Сахары, например, фредолии аретиевидной (*Fredolia aretioidees*) из семейства Маревых (Жизнь растений, 1980) и многих других (Сахара, 1990). Подушковидные растения отмечены в южно-американских полупустынях Патагонии (Вальтер, 1975). Кустарники вроде милинума колючего (*Mulinum spinosum*) образуют в Патагонии колючие, похожие на ежей, подушки. Подушки *Bolax gummifera* настолько плотны и упруги, что на них не только не остаётся следа от ноги человека или копыта лошади, они даже не пробиваются револьверной пулей (Ильинский, 1937). В глинистых и каменистых пустынях Казахстана, Джунгарии, Монголии и пустынно-степных котловинах Тувы доминирует тас-биюргун (*Nanophyton erinaceum*) (рис.5.1.), имеющий подушковидный габитус (Данилов, 1999).

Встречаются подушковидные растения и в северных тундрах, причем распространены они циркумполярно. Примерами таких растений являются *Silene acaulis*, *Diapensia lapponica* и др.



Рис. 5.1. *Nanophyton erinaceum* возле Кызыла (фото автора)

На территории бывшего СССР самым крупным центром распространения ПР является Средняя Азия. По подсчётам К.П. Попова и Э.М. Сейфулина (1994), в Средней Азии «флора подушек» Тянь-Шаня, Памиро-Алая и Копетдага включает 148 видов из 24 родов. Приходится признать, что в этом отношении горная Средняя Азия не знает себе равных среди всех региональных флор планеты (Попов, Сейфулин, 1994). В Копетдагском заповеднике колючеподушечники образованы дионисиями Косинского и подушковидной, акантолимонами (не менее семи видов), астрагалами (около пяти видов) (Заповедники СССР, 1990). Всего во флоре Копетдага насчитывается 26 видов подушковидных растений (Попов, Сейфулин, 1994). Богат растениями-подушками Памиро-Алай, только в пределах Таджикистана насчитывается 70 видов этих растений, относящихся к 15 родам (Попов, Сейфулин, 1994). На Памире подушковидные растения встречаются практически по всему профилю высотной поясности, но наиболее богат ими пояс пустынно-подушечных пустынь (рис. 6).

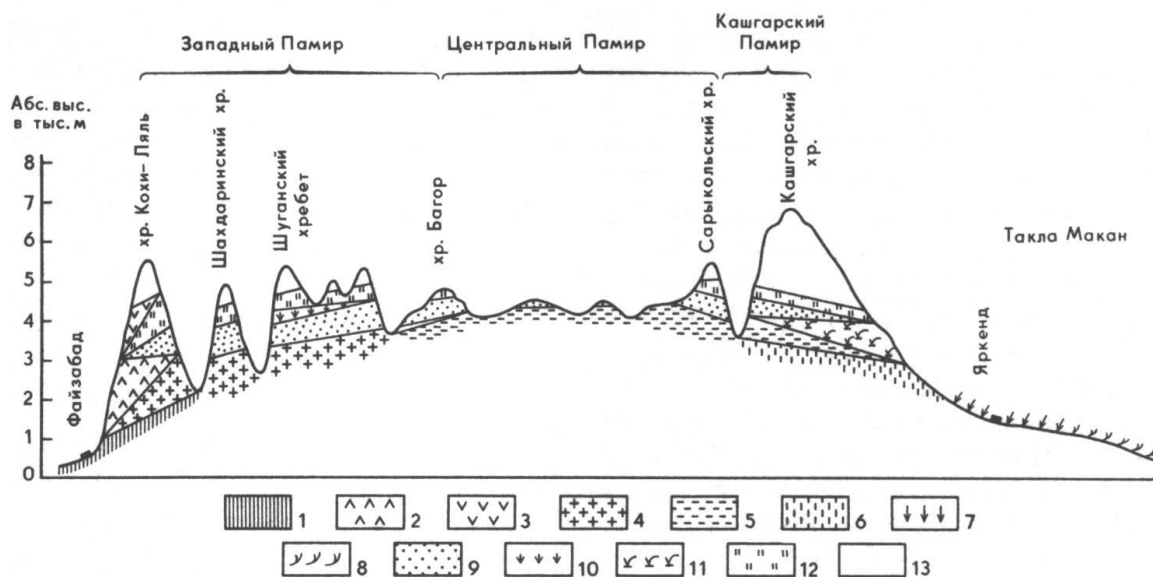


Рис. 6. Геоботанический широтный профиль через Памир (по: Бабаев и др., 1986). 1 – эфемеровые пустыни, 2 – лесной пояс, 3 – луговой пояс, 4 – пояс полынных пустынь, 5 – пояс полынно-терескеновых пустынь, 6 – пояс солякково-эфедровых каменистых пустынь, 7 – солякковые пустыни с пятнами тограковых лесов, 8 – песчаные пустыни, 9 – пояс пустынно-подушечных пустынь, 10 – пояс колючетравных степей, 11 – пояс высокогорных холодных остепнённых полупустынь, 12 – пояс криофильного разнотравья, 13 – нивальный пояс. * Центральный Памир в данной работе приводится как Восточный Памир

Сообщества ПР акантолимона диапенсиевидного (*Acantholimon diapensioides*), памирского (*A. pamirica*) и гипсофилы (*Gypsophila capituliflora*) принимают существенное участие в формировании растительности холодных пустынь, господствующих в Восточном Памире. Пояс пустынно-подушечных пустынь и полупустынь на Западном Памире распространён на высотах от 3200 до 4100 метров над ур. м. (Бабаев и др., 1986), здесь на осыпях располагается подлинное царство подушек, среди которых доминируют смеловския чашечная, лапчатка памиро-алайская и разные виды остролодочников. Здесь, как нигде более в горных системах, развиты колючеподушечники (Попов, Сейфулин, 1994) акантолимонов (*Acantholimon diapensioides*, *A. lehmanniana*), эспарцета (*Onobrychis echidna*), нута (*Cicer acantophyllum*, *C. fedtschenkoi*) в смеси с колючетравьем (Бабаев и др., 1986). На Восточном Памире холодные подушечные пустыни встречаются в диапазоне высот от 4000 до 4200 метров над ур. м. Для наибольших высот типичны карликовые виды подушковидных растений, типа аянии тибетской (*Ajania tibetica*) (Попов, Сейфулин, 1994). Учитывая политопность (неоднородность) растительности Памира, связанную с аридностью климата и относительно большими абсолютными высотами, не удивительно, что практически во всех поясах здесь можно встретить ПР.

Менее заметны подушки в Тянь-Шане, где они встречаются только в альпийском поясе (криофитные подушечники), образуя сообщества с преобладанием дриадоцвета (*Dryadanthe tetrandra*) и акантолимона тяньшаньского (*Acantholimon tianshanicum*) и некоторых видов остролодочника

(Попов, Сейфулин, 1994). В Северном Тянь-Шане в сообществах подушечников преобладает *Thylacospermum caespitosum* (рис. 7), который, по наблюдению М.Б. Кривоноговой (1960), входит в число ценозоообразователей сообществ подушковидных растений Центрального Тянь-Шаня.



Рис. 7. Подушковидное растение *Thylacospermum caespitosum* в Северном Тянь-Шане (хр. Кюнгей-Ала-Тоо) (фото автора)

В Средней Азии довольно много эндемичных видов ПР. Наиболее богат подушками-эндемиками Копетдаг, есть они на Тянь-Шане и Памиро-Алае. Необычайно высокая оригинальность копетдагских подушек связана с близостью Иранского нагорья – одного из центров формирования нагорно-ксерофитной флоры (Агаханянц, 1981).

Таким образом, ПР встречаются в широком спектре местообитаний, единственным общим фактором для которых является свободный доступ света (Заленский, 1948). По С. Schroter, Н. Nauri (1914), большинству ПР свойственны физиологически сухие местообитания, в то время как в типично засушливых условиях встречается только небольшой процент видов (Заленский, 1948). Все местообитания ПР (особенно в местах их массового развития) характеризуются крайней неблагоприятностью условий для роста наземных органов растений. В различных типах местообитаний ПР ограничивающими рост могут быть различные факторы: то это низкая температура воздуха и почвы (высокогорные области, Арктика и субантарктические острова), то это крайняя сухость почвы и низкая влажность воздуха, то это тормозящее рост действие холодных штормовых ветров, то чаще всего сочетание перечисленных неблагоприятных факторов, подавляющих рост наземных побегов (Серебряков, 1962).

1.4. Таксономический обзор подушковидных растений

Растения подушковидной жизненной формы относятся к различным систематическим группам. В определённой степени подушковидную жизненную форму можно рассматривать как пример конвергентного сходства отдельных растений в различных неродственных таксонах при приспособлении к сходным условиям существования. Аналогичные структуры во многом свидетельствуют о сходстве путей эволюции различных таксономических групп и целесообразности данной жизненной формы.

В научной литературе содержатся довольно многочисленные сведения о распространении подушковидных растений в различных таксономических группах. Подсчёт, произведённый Гаури и Шрётером (Hauri, Schroter, 1914), показал, что подушковидная форма роста встречается у представителей 34 семейств в 78 родах растений, причём типичные подушки с радиально-шаровидным строением отмечены у 26 семейств. Всего на земном шаре зарегистрировано около 200 видов цветковых растений-подушек (Заленский, 1948). В группу ксерофитных подушковидных растений относят растения из 26 семейств (Вальтер, 1975). Ниже приведён обзор некоторых семейств, в которых встречаются подушковидные растения с наиболее типичными их представителями.

Семейство Маковые (*Papaveraceae*). Для Арктики характерны подушковидные маки, которых нет в субарктических, не говоря уж о более южных высокогорьях (Хохряков, 1994).

Семейство Гвоздичные (*Caryophyllaceae*). В этом семействе довольно много растений, для которых характерна подушковидная жизненная форма. Колючие подушки образуют некоторые виды колючелистника (*Acanthopyllum*). Очень плотные подушки образует качим аретиевидный (*Gypsophila aretioides*). Одним из самых высокогорных видов цветковых растений, произрастающих в виде подушки, является пикнофиллум (*Pycnophyllum*) (Жизнь растений, 1980). В Северном Казахстане встречаются два вида подушковидных растений из семейства Гвоздичных – *Dianthus acicularis* и *Gypsophila patrinii* (Борисова, 1962).

Семейство Гекторелловые (*Hectorellaceae*). В семействе Гекторелловых всего два монотипных рода, имеющих очень маленькие ареалы в южном полушарии: род гекторелла (*Hectorella caespitosa*) произрастает на юге острова Южный в Новой Зеландии, род лайаллия (*Lyallia kerguelensis*) – на архипелаге Кергелен (Жизнь растений, 1980).

Семейство Маревые (*Chenopodiaceae*). Плотные подушки в пустынях Казахстана образуют тас-биюргун (*Nanophyton erinaceum*) и саксаульчик длинноприцветниковый (*Arthrophytum longibracteatum*), в песках Каракумов и Кызылкума – саксаульчик Лемана (*A. lehmannianum*), в каменистых пустынях Сахары – фредолия аретиевидная (*Fredolia aretioides*) (Жизнь растений, 1980).

Семейство Плюмбаговые (*Plumbaginaceae*). К этому семейству относятся своеобразные растения-колючие подушки – виды рода акантолимон

(*Acantholimon*), характерные для ксерофитной подушковидной растительности Средней Азии (Жизнь растений, 1980).

Семейство Крестоцветные (*Brassicaceae*). Очень много ПР в роде крупка (*Draba*), например, *D. barbata* и др. (Хохряков, 1994).

Семейство Франкениевые (*Frankeniaceae*). ПР рода антобриум (*Anthobryum*) эндемичны для кордильер Боливии, Северного Чили и Аргентины. Некоторые виды поднимаются в высокогорьях до 4000 м (Жизнь растений, 1981).

Семейство Диапенсиновые (*Diapensiaceae*). Представитель семейства – диапенсия лапландская (*Diapensia lapponica*) – ПР, характерное для Арктики и Субарктики, а также для северных гор (Жизнь растений, 1981).

Семейство Первоцветные (*Primulaceae*). Наиболее плотные подушки образует дионисия моховидная (*Dionysia bryoides*) и дионисия диапенсиелистная (*D. diapensiifolia*), у последнего вида они достигают в диаметре 1 м. Подушковидными растениями являются так же некоторые виды проломников, например, проломник швейцарский (*Androsace helvetica*) (Жизнь растений, 1980). Подушки образует проломник охотский (*Androsace ochotensis*) – до 20 см в диаметре и до 5 см высотой (Хохряков, 1994)

Семейство Камнеломковые (*Saxifragaceae*). Некоторые виды этого преимущественно горного семейства, например, *Saxifraga oppositifolia*, образуют подушки диаметром до 1 м (Жизнь растений, 1980).

Семейство Розоцветные (*Rosaceae*). Много видов ПР в родах лапчатка (*Potentilla*), например, *P. elegans*, *P. uniflora* и др. (Хохряков, 1994). Очень характерное ПР, принадлежащее этому семейству – *Dryadanthe tetrandra*, широко распространённое в высокогорьях внутриконтинентальной Азии.

Семейство Зонтичные (*Apiaceae*). Очень густые и плотные подушки образуют многочисленные виды азореллы (рис. 2). В Чили встречается около 30 видов этого растения. Некоторые виды азореллы растут на антарктических островах, например, на острове Кергелен, где покрывают значительную часть суши (Жизнь растений, 1980).

Семейство Синюховые (*Polemoniaceae*). В роде флокс имеется группа многолетних высокогорных видов, образующих подушкообразные дерновины, с побегами, покрытыми очень мелкими и узкими листьями. У принадлежащего к этой группе флокса моховидного покрытые войлочком побеги по внешнему виду и размерам напоминают побеги мха (Жизнь растений, 1980).

Семейство Стилидиевые (*Stylidiaceae*). Виды рода филлахна (*Phyllachne*) образуют низкие плотные подушки, приспособленные к высокогорному или субантарктическому климату (Жизнь растений, 1981).

Семейство Сложноцветные (*Asteraceae*). Хаастия подушковидная (*Haastia pulvinaris*), растущая в в субальпийском и альпийском поясах Новой Зеландии, образует подушки диаметром 2 м и высотой 60 см. Хаастия вместе с другим подушковидным сложноцветным – раулией необыкновенной (*Raoulia eximia*) – благодаря своему светлому, густому опушению хорошо выделяется среди камней (Жизнь растений, 1981).

Кроме того, ПР отмечены в семействе кактусовых (*Cactaceae*) (Rauh, 1939; Удалова, 1978) и в других семействах двудольных растений.

Таким образом, даже из этого далеко не полного списка таксонов, в которых встречаются ПР, видно, что эти растения характерны для довольно большого количества семейств цветковых растений, часто не имеющих близкородственных связей (относящихся к разным подклассам). Наибольшее число видов ПР, по мнению Гаури и Шрётера (Hauri, Schroter, 1914), встречается в семействах *Caryophyllaceae*, *Cruciferae*, *Saxifragaceae*, *Malvaceae*, *Umbelliferae*, *Primulaceae*, *Plantaginaceae*, *Compositae*. К этим семействам принадлежат, по подсчетам авторов, около 77 % всех ПР из покрытосеменных.

1.5. Место подушковидных растений в классификациях жизненных форм

Вопрос классификации жизненных форм восходит к работам Александра фон Гумбольдта (1769–1859). Считается, что Гумбольдт заложил основы физиономического направления в изучении жизненных форм. Правда, сам Гумбольдт понятие жизненной формы не использовал, но его основные типы близки к этому термину. Он выделил 16, а затем 19 основных форм (Серебряков, 1962). Последователи Гумбольдта, работающие в рамках физиономического направления, дополнили и расширили его классификацию. В частности, А. Гризбах (1874–1877) выделил уже 54 формы растений. В последующий период было предложено множество классификаций жизненных форм, которые, прежде всего, отражали взгляд исследователей на сам предмет классификации. Исходя из этого, целесообразно привести положение ПР в классификациях различных авторов, что позволяет рассмотреть объект исследования с различных точек зрения.

Одной из первых классификаций, включающих подушковидные растения, является классификация О. Друде (Drude, 1896, 1913), где автор относит их к травам с периодом покоя (Гатцук, 1976).

Дю Рие (Du Riez, 1931) относит ПР к группе древесных растений в одном ряду с деревьями, кустарниками, кустарничками и древесными лианами.

В.В. Алёхин (1950) относит растения-подушки наряду с полукустарниками, суккулентами, вечнозелёными травами, зимнезелёными травами и лианами в группу жизненных форм переходного типа между деревянистыми и травянистыми, или имеющими представителей обоих типов. Как отмечает М.В. Сенянинова-Корчагина (1949), такой подход вряд ли представляется удачным, лианы не могут быть отнесены к переходным формам между деревянистыми и травянистыми, так как среди них есть и те, и другие. То же самое относится к подушкам (по нашему мнению ПР относятся к древесным или полудревесным растениям, см. раздел 1.2)

В классификации О.В. Смирновой, подушковидные растения относятся к моноцентрическим биоморфам (прот. – явнополицентрическая биоморфа), в конце онтогенеза которых присутствует частичная морфологическая дезинтеграция, т. е. побеги, корни и почки возобновления взрослых особей,

которых сосредоточены в одном центре (центре разрастания особи). Эти растения, главным образом, вегетативно неподвижные. В рамках моноцентрических биоморф, ПР относятся к группе с частичной, поздней, неспециализированной дезинтеграцией (совместно с кустарниками, полукустарниками, деревьями и стержнекорневыми травами) (Жмылёв и др., 2002).

К. Раункиер (Raunkiaer, 1907) в своей известной классификации, основанной на положении почек или верхушек побегов в течение неблагоприятного времени года по отношению к поверхности почвы, относит подушковидные растения к группе хамефитов, то есть растений с почками или верхушками побегов, расположенными в неблагоприятное время года близ поверхности почвы. Эта биоморфа рассматривается в частных классификациях (по Раункиеру) К.В. Станюковича (1949) и Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1951). В классификации Станюковича, применённой к растениям Восточного Памира, в группу хамефитов включены кустарнички, полукустарнички и растения-подушки трёх типов. В классификации Браун-Бланке, исходящей из принципа параллельной дивергенции развития различных систематических групп растений, наряду с подушковидными многолетниками в группу хамефитов входят суккулентные и лазящие многолетники, а также ползучие мхи, кустистые лишайники, ползучие травы, сфагновые мхи, дерновинные злаки, шпалерные кустарники, полукустарнички, кустарнички. Как отмечалось ранее, выделение подушковидных растений в группу хамефитов вполне обосновано, но у отдельных ПР почки возобновления могут находиться в поверхностном слое субстрата, заполняющего растения, что позволяет отнести их к группе гемикриптофитов.

Г. Гамс (Gams, 1918) в своей классификации живых организмов, основанной на смешанных признаках (характер местообитания, способ питания, способность к передвижению и др.) выделяет подушковидные растения в тип укореняющихся организмов, живущих в разнородной среде, органы переживания которых находятся невысоко над землёй, и в группу воспринимающих воду надземно и подземно.

В классификации П. Данзеро (Dansereau, 1951) растения-подушки относятся к группе специальных форм наряду с эпифитами, лианами, суккулентами, пальмами, бамбуками, водными растениями и древовидными папоротниками.

В системе М.С. Шалыта (1955) подушковидные растения наряду с суккулентами и перекати-поле вообще не включаются в основную классификацию. Такая точка зрения вряд ли приемлема, во всяком случае в отношении ПР, которые, хотя и кажутся довольно экзотичной группой растений, но, являясь, на наш взгляд, итогом особого направления в эволюции растений, что не сопоставимо с такими частными приспособлениями, как перекати-поле, представляющем собой не вегетирующее растение, а приспособление для расселения, которое возникает

на определённой стадии онтогенеза. Вегетирующую форму перекасти-поля вполне возможно отнести к другой биоморфе.

В эколого-морфологической системе жизненных форм, разработанной И.Г. Серебряковым (1962), подушковидные растения отнесены к двум отделам:

Отдел А – Наземные и эпифитные древесные растения, II Тип – Кустарники, I Класс – Кустарники с полностью одревесневшими удлинёнными побегами, I Подкласс – Прямостоячие кустарники, Группа А – Аэроксильные кустарники, Подгруппа Б – Подушковидные аэроксильные кустарники. Они характеризуются ничтожным и одинаковым для всех побегов годичным приростом и плотным расположением осей и ветвей. Верхушки ветвей образуют более или менее ровную поверхность подушки. Пример: виды рода *Astragalus* из секции *Tragacantha*.

Отдел В. Наземные травянистые растения, V Тип – Травянистые поликарпики, I Класс – Травянистые поликарпики с ассимилирующими побегами несуккулентного типа (многолетние травы обычного типа), I Подкласс – Стержневые травянистые поликарпики, Группа Г – Подушковидные травянистые поликарпики. Характеризуются ничтожным и одинаковым у всех вегетативных побегов приростом, вследствие чего поверхность подушки оказывается более или менее ровной и над ней могут возвышаться лишь цветоносные побеги. Приурочены к альпийским, арктическим и реже аридным областям. Примеры: *Silene acaulis* и некоторые виды *Saxifraga*, *Draba*, *Arabis* и др. Помимо того, автор выделяет подушковидные растения в неклассификационную группу «специализированных гомологов». В данном подходе отражена параллельность эволюционного развития ПР в группах древесных и травянистых растений.

1.6. К проблеме классификации подушковидных растений

Присутствие ПР в различных систематических группах и существование их в различных экологических условиях способствовало развитию многообразия типов и форм «подушек», что вызвало проблему их классификации.

К. Reiche (1893) выделял среди подушковидных растений кровлеобразные (*Deckenpolster*, плоские подушки) и дерновинные растения (*Holstenpflanzen*) из *Gramineae* и *Juncaceae*. L. Diels (1897) подразделяет подушковидные растения исходя не из их общего типа роста, а из структуры листьев, выделяя *Aretia*-тип (подушковидные растения с опушёнными листьями) и *Azorella*-тип (подушковидные растения с голыми кожистыми листьями). С. Schroter (1908) выделяет наиболее типичные подушковидные растения, классифицируя их по форме: шарообразные (*Vollkugelpolster*) и плоские подушки (*Vollflachpolster*). Более детально классифицирует подушковидные растения Н. Hauri (Hauri, 1912). Он различает подушки-сообщества (*Gesellschaftspolstern*) и подушки-индивиды (*Individualpolstern*).

По величине, компактности и наличию заполняющего материала последние подразделяются, с одной стороны, на шаровидные кустарники (*Kugelstrauchee*) и воздушно-шаровидные подушки (*Luftkugelpolstern*), и подушковидные растения в узком смысле с другой. В свою очередь, среди этих растений выделяются 12 групп. С. Schroter и Н. Hauri (1914) выделяют группу настоящих подушек «*Polster*» и группу полых шаровидных подушек (*Hohlkugelkissen*) и розеточно-подушковидных растений (*Rosettenkissen*), которым дают название «*Rissen*». Наиболее полно разработанная классификация подушковидных растений предложена W. Rauh (1939) (по Серебрякову, 1962).

1. Настоящие подушковидные растения

Подушковидный рост настоящих растений-подушек закреплён наследственно в отличие от ложно-подушковидных растений и не меняется существенно при изменении внешних условий, лишь усиливаясь или ослабляясь. Основные особенности подушковидных растений связаны с симметрией их побегов, с ежегодным повторением акротонно-гипотонного усиления ветвей. Боковые ветви плотно облиственны и обладают одинаковым ничтожным ростом. Они располагаются более или менее плотно в общей поверхности, выше которой поднимаются лишь соцветия. Плотность подушки зависит от наполнения её заполняющим материалом. Подушки с рыхлым расположением ветвей не имеют заполняющего материала, он свойственен лишь компактным подушкам. Вода и минеральные соли поглощаются мощным главным корнем, деятельность которого усиливается придаточными всасывающими корнями в заполняющей массе подушки.

1. Радиально-шаровидные подушки (рис. 8, 9)

Поверхность подушки сильно выпуклая и имеет форму полушария, заполненного внутри радиально и поэтажно расположенными боковыми ветвями. Заполняющий материал имеется или отсутствует.

а) Подушковидные деревья (*Polsterbaume*). Подушка расположена на более или менее высоком, лишённом боковых ветвей стволе (рис. 8). Ветви расположены рыхло. Заполняющая масса отсутствует. Примеры: *Dracena draco*, *Euphorbia dendroides*. Образование подушек не удаётся связать с интенсификацией каких-либо циклов развития. Скорее всего, это свидетельствует о древности данной формы роста. Действительно, крупные подушки по своему облику напоминают деревья и деревца с очень коротким стволом (Серебряков, 1962; Гатцук, 1974). По степени ветвистости имеются переходы между наиболее примитивными толстоствольными (розеточными, мегафильными) деревьями и деревцами и подушками.

б) Шаровидные кустарники. Достигают 1 м высоты, имеют едва заметную главную ось и радиально расположенные ветви. Характерен ежегодный листопад. Листья не превращаются в заполняющую массу. Примеры: *Vupleurum fruticosum*, *Daphne glandulosa*, *Thymelaea argentea*, *Daphne sericea*, *Euphorbia acanthothamnus*, *Ruta corsica*, *Poterium spinosum* и др.

с) Незаполненные шаровидные подушки. Древесные или травянистые растения, сходные с предыдущей группой: виды *Astragalus*, *Acantholimon* и др.

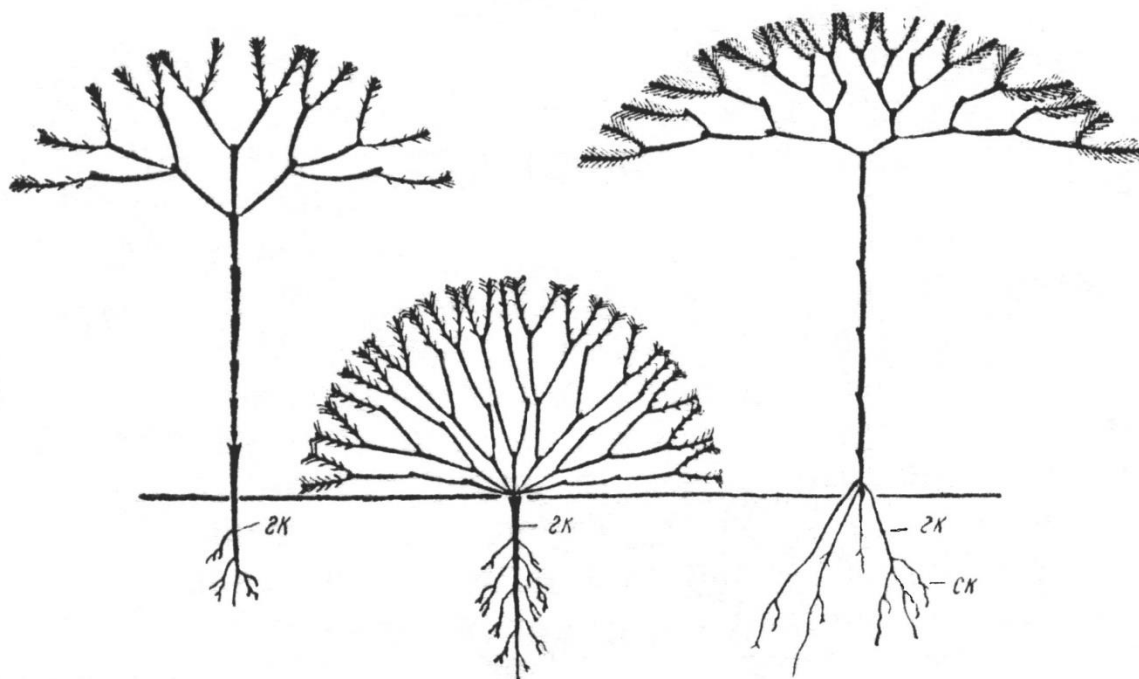


Рис. 8. Схема формирования радиально-шаровидной подушки (по: Рау, 1939; Серебряков, 1962)

г. к. – главный корень, с. к. – стеблеродные корни

д) Заполненные шаровидные подушки. Подушковидные растения в узком смысле слова. Вершины радиально расположенных ветвей смыкаются вместе в общую поверхность. Отмирающие листья остаются на стеблях и превращаются в торфянистую массу, пронизанную придаточными питающими корнями.

а) Симподиальные подушки

*) с одревесневшими побегами: *Raoulia rubra*;

**) с травянистыми побегами: виды *Azorella*, *Saxifraga* и др.

б) Моноподиальные подушки, например, *Oxalis compacta*, виды *Androsace*.

2. Радиально – плоские подушки (рис. 9 - Б)

Поверхность подушки слабо выпуклая, и поднимается лишь на несколько сантиметров над уровнем почвы. Не резко ограничены от шаровидных подушек, и связаны с ними переходными формами.

а) незаполненные плоские подушки: *Lucilia*, *Briomorpha* и др.;

б) заполненные плоские подушки: *Silene acaulis* (в молодом возрасте), *Alsine sedoides*, *Plantago subulata* и др.

3. Дерновинные подушки

Дерновинным подушкам свойственна организационная структура подушковидных растений, но они отличаются отсутствием многолетнего главного корня. Он отмирает уже в молодом состоянии растения и заменяется сильным придаточным. По этому признаку эти подушки становятся сходными

с дерновинными растениями. Сюда W. Rauh (1939) относит многие осоки и злаки.

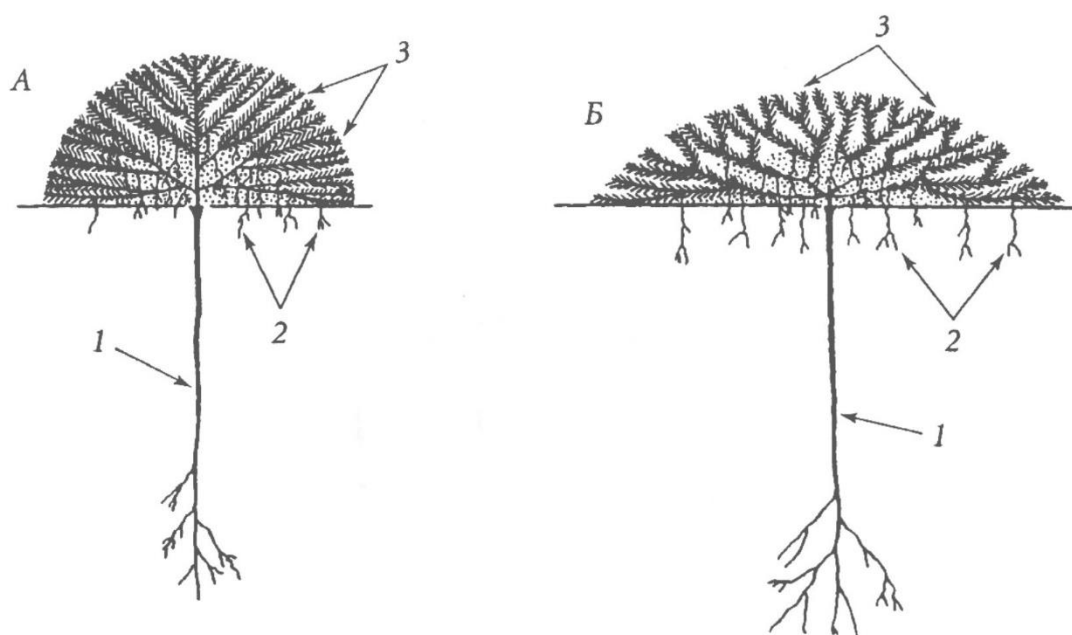


Рис 9. А – радиально-шаровидная подушка, Б – радиально-плоская подушка (1 – главный корень, 2 – придаточный корень, 3 – система акротонно ветвящихся побегов) (по: Ботаника..., 1988)

4. Розеточные подушки

Подушка не сохраняется как целое, так как отдельные побеги отмирают по отцветании. Они заменяются укореняющимися побегами возобновления, типа самостоятельных особей (подушки-сообщества по Нанги, 1912). Инновации образуются в таком количестве, что, примыкая, друг к другу, формируют компактную подушку. Примером могут служить некоторые виды *Saxifraga*.

5. Суккулентные подушковидные растения *Opuntia floccosa*, виды *Mamillaria* (рис. 10).

6. Подушковидные мхи *Grimmia*, *Sphagnum* и др.

II. Гапаксантные подушковидные растения – ложноподушковидные

К этой группе относят растения без организационных признаков подушковидных растений. Под воздействием факторов среды, особенно механически повреждающего действия ветра, они принимают подушковидную форму, что связано большей частью с отмиранием верхушек. Примеры: *Helianthemum oelandicum*, *Cerastium latifolium*, *Calycotome spinosa* и др. Подушковидный рост их вызван торможением его внешними факторами. Как только тормозящее действие факторов устраняется, растения начинают развиваться по свойственному им плану строения.

Несомненно, классификация подушковидных растений В. Рау является наиболее детально разработанной из всех известных классификаций подушковидных растений. Широкая трактовка подушковидных растений, по-

видимому, отражает взгляд автора на сходство габитуса различных групп растений, что отчасти можно объяснить конвергентной эволюцией различных групп цветковых растений. Не логично, на наш взгляд, включение мохобразных в группу подушковидных растений. Хотя это отчасти оправдано с точки зрения внешнего габитуального сходства, но, в силу больших различий в строении, биологии мхов и семенных растений, проведение таких аналогий затруднительно.

Не совсем обоснованно и разделение радиально-шаровидных и радиально-плоских подушковидных растений (рис. 9), тем более что автор признает их близость. В сыртах Памира под воздействием сильных и постоянных ветров, дующих в одном направлении, по наблюдениям К.В. Станюковича (1973), формируются подушечники, состоящие из ПР в форме полумесяца или бархана, которые, следуя логике Рау, следовало бы выделить в отдельную группу. С другой стороны, наблюдающаяся у некоторых ПР смена форм в онтогенезе, от радиально-шаровидных в более молодом возрасте до радиально-плоских по мере разрастания, не имеет столь принципиального значения. Поэтому радиально-плоские и радиально-шаровидные подушки можно считать модификациями одного типа ПР.

Дерновинные подушки (или тусок), по нашему мнению, отражают параллельные эволюционные тенденции в группе дерновинных растений, приведшие к образованию плотных жизненных форм, конвергентно сходных с подушковидными растениями. Несомненно, близость этих жизненных форм растений, по мнению А.П. Хохрякова, подтверждается теоретической возможностью трансформации подушек в дерновинные формы травянистых растений при отмирании главного корня и формировании достаточно мощной системы придаточных корней, при условии, если их приросты перестанут удаляться от своих корней (Хохряков, 1981). Но, вместе с тем, имеющиеся морфологические различия между этими группами растений довольно существенны, что не позволяет безоговорочно относить их к одной жизненной форме при изменении корневой системы в онтогенезе.

Розеточные подушки (как подушки-сообщества, так и отдельные особи), по нашему мнению, являются наиболее близкими к шаровидным подушкам, отличаясь от них лишь уровнем ветвления побегов. У шаровидных подушек ветвление, в основном, с акротонным (верхушечным) усилением, у розеточных ПР ветвление происходит у основания растения (кущение), и, в результате увеличения количества метамеров, образуются конвергентно сходные внешне с шаровидными ПР плотные структуры, в которых может накапливаться субстрат, что позволяет отнести их к одной жизненной форме, образовавшейся на базе различных архитектурных моделей (рис. 19). Как правило, между этими двумя типами существуют переходные формы.

Некоторые авторы (Серебряков, 1954; Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984) противопоставляют розеточную и подушковидную жизненные формы: «У подушковидных растений имеется целый ряд специфических особенностей. В отличие от розеточных, здесь образуется ничтожный прирост побега не только в вегетативной, но обычно и в генеративной сфере. Листья

здесь обычно мелкие, долго сохраняются на стеблях, так что внутри подушек образуется плотная масса органического вещества, находящегося в различной степени минерализации. Розеточные растения обычно слабо ветвятся, подушки же отличаются многократным ветвлением с образованием большого количества боковых побегов» (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984, С.21). Малый прирост генеративных побегов, по-видимому, нельзя считать отличительной чертой ПР. Так, у некоторых типичных ПР на Алтае, например, у *Silene turgida* (рис. 21), генеративные побеги достигают значительных размеров, в то время как у многих розеточных ПР, особенно обитающих в субнивальном поясе гор, генеративные органы не возвышаются над общей поверхностью растения. В экстремальных условиях гор у розеточных ПР годовой прирост вегетативных побегов также минимален. При достижении определённых размеров у этих растений между многочисленными, плотно расположенными побегами, верхушки которых создают более или менее плотную фотосинтезирующую поверхность, накапливается субстрат. Это делает их внешне похожими на ветвящиеся ПР. Единственной чертой, отличающей их от ветвящихся подушек, является отсутствие ветвления, или слабое ветвление побегов. Но это компенсируется большим числом побегов, исходящих от одного или нескольких оснований. В данном случае накопление субстрата между побегами растения можно считать чертой, отличающей розеточные подушковидные растения от плотно розеточных растений. Создание подушковидной жизненной формы на базе различных архитектурных моделей отражает параллельные тенденции приспособительной эволюции растений для обитания в условиях перигляциала.

Можно согласиться с мнением И.Г. Серебрякова (1962) о противоестественности включения подушковидных деревьев (Polsterbaume), в число подушковидных растений и о противопоставлении деревьев и подушек. Действительно, морфологически подушковидные деревья отличаются от ПР наличием ствола, выносящего их в другой горизонт воздуха (рис. 8). Конечно, подушковидные деревья и другие подушковидные растения не сравнимы с точки зрения экологии. Отсутствие явно выраженного ствола, позволяет ПР прижиматься к субстрату, определяя их экологические особенности, но плотную структуру кроны подушковидных деревьев, по-видимому, можно считать аналогом плотной подушки, своеобразной адаптацией к специфическим условиям обитания в тропических широтах (см. раздел 4.2.6.). Кроме того, между этими жизненными формами видимо, имеются эволюционные связи (рис. 30). Именно с учётом этих соображений мы включаем подушковидные деревья в рамки группы подушковидных растений (в широком смысле) (рис. 11).

Образование суккулентных подушковидных растений связано с ярко выраженным акротонным симподиальным ветвлением и одинаковым приростом в длину боковых членистых, плоских или бочковидных побегов (Rauh, 1939). Однако среди кактусов встречаются подушковидные формы, образованные и в результате моноподиального ветвления (рис. 10) (Удалова,

1978). Отличие суккулентных подушек от несуккулентных состоит в том, что компактность подушки достигается за счет накопления шаровидных, равномерно ветвящихся побегов с рудиментарными листьями, а не за счёт побегов с черепитчато расположенными листьями (рис. 5 № 1, 10) (Rauh, 1939; Удалова, 1978).

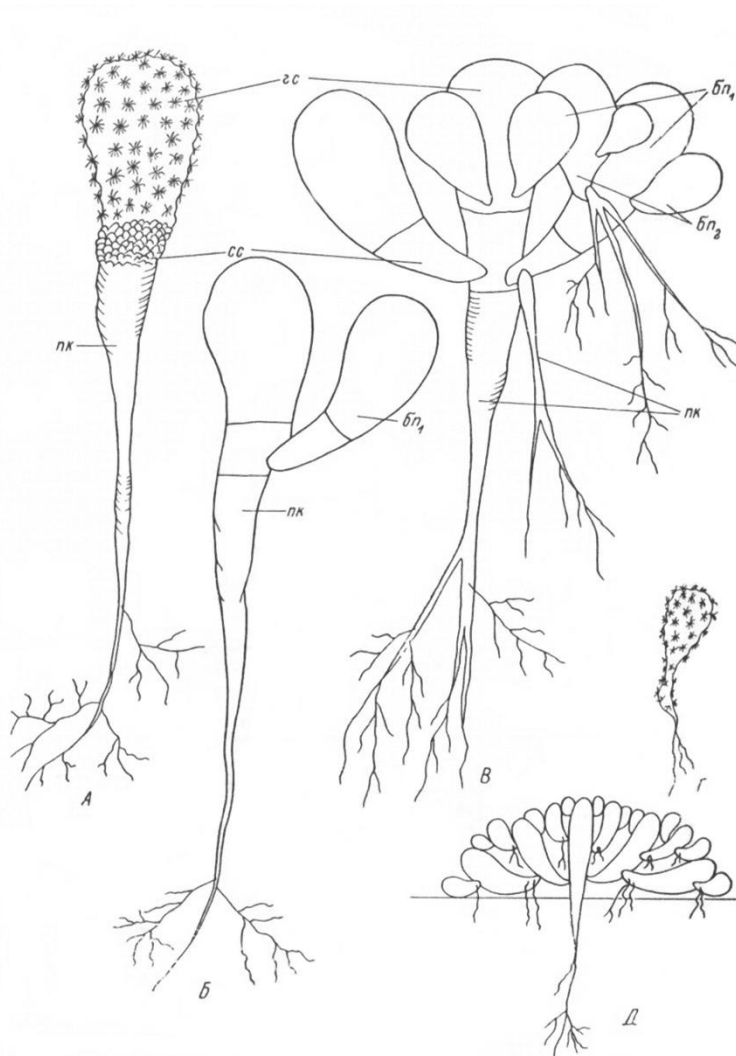


Рис. 10. Стадии образования подушки у *Mammillaria multiceps* (по: Удалова, 1978) (А – В).

бп₁ – боковые побеги 1 порядка, *бп₂* – боковые побеги 2 порядка, *гс* – главный стебель, *пк* – придаточные корни, *сс* – старые засыхающие сосочки. Г – молодой побег с вытянутой нижней частью стебля, Д – схема образования моноподиальной подушки у кактусов

Группа гапаксантных – ложноподушковидных растений во многом совпадает с группой факультативных подушковидных растений (см. раздел 4.2.7.). Но хотелось бы отметить, что у некоторых из них формирование подушковидной формы происходит не только за счёт торможения ростовых процессов под воздействием факторов внешней среды, но и за счёт увеличения общего количества побегов в процессе полимеризации и заполнения какой-то части объёма растения субстратом. Так, например, *Dendranthema sinuatum*

встречается как в форме кустарников, так и в форме заполненных субстратом плоских подушек, и мы можем говорить о широкой морфологической изменчивости (адаптивности) вида, способствующей заселению новых местообитаний. Растения из этой группы в зависимости от типа габитуса можно относить как к ПР, так и к иной жизненной форме.

Вариант классификации подушковидных растений применительно к горным растениям приводит Элленберг (Ellenberg, 1986). Эта классификация во многом подобна системе подушковидных растений Рау (Rauh, 1939). В данной классификации выделяются:

1) Розеточные подушки (Rosettenpolster), например, *Saxifraga paniculata* и род *Sempervivum*, у которых старые листья отмирают, способствуя образованию гумуса.

2) Стелющиеся подушки (Kriechpolster), например, *Saxifraga oppositifolia* и *S. bryoides*, образующие сферическую поверхность и накапливающие тонкий слой гумуса. Их формы роста способствуют вегетативному распространению, особенно крайних ветвей, благодаря различным формам движения субстрата.

3) Газонные подушки (Rasenpolstern), например, *Carex firma*, и *Saxifraga androsacea*. Для этого типа характерно отмирание главного корня и ежегодно также старых придаточных корней, придаточные корни пронизывают гумус, проходя внутри более или менее выпуклого тела растения.

4) Радиально-поверхностные подушки (Radial-Flachpolster), например, *Silene acaulis* и *Minuartia sedoides*, подобно газонным подушкам позднее теряют главный корень. Их часто относят к следующему типу.

5) Радиально-полусферические подушки (Radial-Halbkugelpolster) (Рау называл их полно шаровидными) растут одинаково быстро вверх и в стороны, образуя идеально сферическую поверхность. Как правило, они имеют длинный разветвлённый деревянистый корень, с помощью которого закрепляются в трещинах горной породы. Эти подушки наилучшим образом защищены от иссушения среди всех пяти типов.

Типы 1 и 5 в первую очередь заселяют скалы, в то время как для других типов ПР характерно предпочтение щебнистых субстратов.

Данная классификация отражает функционально-морфологические типы подушковидных растений и акцентирует внимание на особенности корневой системы и субстрата, на котором они могут произрастать.

К.В. Станюкович (1948а) выделяет следующие типы ПР, в зависимости от степени заполнения субстратом промежутков между побегами подушек:

1) Плотные, когда растение представляет собой плотную, компактную массу, состоящую из растения и его остатков.

2) Рыхлые, когда промежутки между побегами заполнены субстратом.

3) Воздушные, когда между побегами есть свободное воздушное пространство; листья таких растений склероморфны и заканчиваются шипами.

Хотелось бы отметить, что довольно трудно разделить качество заполняющего подушку материала, который у многих ПР образуется одновременно из субстрата и органических остатков самого растения, что

часто затрудняет отнесение их к какой-либо группе. Воздушные подушки частично могут заполняться субстратом, что делает их название довольно условным. Кроме того, названия рыхлых и плотных ПР не отражают действительную плотность самого растения, рыхлые ПР часто фактически бывают гораздо плотнее плотных. Данное положение вступает в противоречие с пониманием плотных и рыхлых подушек у В. Рау (Rauh, 1939), последние из которых лишены заполняющего материала (Серебряков, 1962).

На рисунке 11 представлена схема возможных эволюционных отношений группы ПР с другими близкими типами жизненных форм.

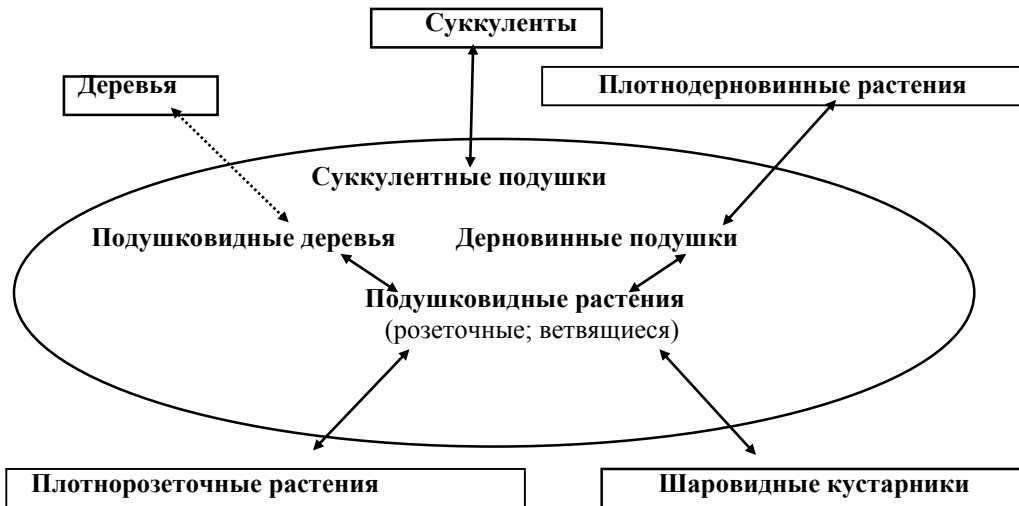


Рис. 11. Эволюционные связи ПР с другими типами жизненных форм растений. Стрелками показаны связи морфологически сходных групп, пунктиром – не явная связь. Суккуленты на схеме рассматриваются не как экологическая группа растений, а, прежде всего, как растения, обладающие характерными габитуальными признаками – толстыми и мясистыми листьями и побегами. В группу плотнодерновинных растений отнесены также и кочкообразующие ЖФ, к группе плотнорозеточных растений отнесены переходные к подушковидным розеточные и полурозеточные ЖФ, не заполненные субстратом, но с многочисленными, плотно расположенными побегами. Шаровидные кустарники здесь понимаются как кустарники и полукустарники, плотно расположенные побеги которых формируют шаровидную поверхность. Внутри такого растения обычно не накапливается субстрат, а рыхлая структура таких растений не позволяет отнести их к группе ПР.

Как видно из представленной схемы, ПР представляют собой морфологически неоднородную группу растений, относимую к одной жизненной форме. Периферийные группы растений, кроме деревьев и суккулентов, можно рассматривать как переходные к подушковидным жизненные формы.

По нашему мнению, ПР (суккулентные ПР, подушковидные деревья, типичные ПР (шаровидные подушки по Рау) и розеточные ПР), а также дерновинные подушки, плотно розеточные растения, шаровидные кустарники и др., можно включить в особую группу жизненных форм растений с особой стратегией размещения своих надземных органов. Эту группу растений можно назвать «компактными» или «закрытыми» жизненными формами в отличие от

«рыхлых» жизненных форм с иной стратегией размещения своих надземных, в том числе фотосинтезирующих, органов (см. раздел 4.2.6.).

2. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ ЮГО-ВОСТОЧНОГО АЛТАЯ

Экология подушковидных растений, безусловно, связана с особенностями среды их обитания, без знания специфики, которой невозможно достоверно говорить об адаптационных способностях этой биоморфы. Поэтому в данном разделе приведена физико-географическая характеристика сред их обитания в Юго-Восточном Алтае.

2.1. Основные географические особенности Юго-Восточного Алтая

Алтай – это горная страна, расположенная вблизи центра Евразии на стыке трёх флористических провинций, двух областей и двух подцарств, представляющая собой своеобразный «мост» между аридными внутриконтинентальными горами Азии и холодными просторами Сибири. В пределах Алтайской горной страны, на фоне очень сложной и высококонтрастной ландшафтной обстановки, пестроты костной среды, происходит взаимодействие двух принципиально различных биот – горно-среднеазиатской и горносибирской, осложняемой зональным положением этой территории в зоне полупустынь и пустынь (Камелин, 1998). Наиболее комплексный характер природы имеет район, включающий юго-восточную часть Русского Алтая, северо-западную часть Монголии и юго-западную часть Тувы, являющийся естественным переходом между Бореальным и Древним Средиземноморским подцарствами. Эта территория выделена Н.А. Рудой (2001) в отдельный Южно-чуйско-Западно-монгольский флористический округ в пределах Алтае-Хангайской подпровинции (по районированию А.С. Ревушкина, 1987). Сюда же входит район, занимающий юго-восточную часть Республики Алтай – так называемый Юго-Восточный Алтай, расположенный в системе верховьев реки Чуи и её притоков. Географически он охватывает Чуйскую и часть Курайской депрессий и окружающие их хребты в пределах $87^{\circ}30' - 88^{\circ}00'$ восточной долготы и $49^{\circ}30' - 50^{\circ}30'$ северной широты (рис. 12). Эта территория непосредственно граничит с горными системами Монгольского Алтая и Тувы.

Основным типом рельефа на Юго-Восточном Алтае является горный рельеф, на фоне которого значительно слабее развит аккумулятивный рельеф. Горный рельеф здесь представлен высокогорно-альпийскими формами поверхности (рис. 13) и широко распространёнными нагорьями. Реже здесь встречается среднегорный рельеф и совершенно отсутствует низкоргорный (Смирнов, 1950). Современный горный рельеф Алтая образован главным образом неогеново-четвертичными сводовыми поднятиями (Долгушин, Осипова, 1989). В плане строения поверхности он представляет собой систему высоких хребтов и межгорных котловин. Самая крупная на Алтае межгорная котловина, Чуйская (рис. 13.1.), располагается в верховьях реки Чуи на высоте

1750–1900 метров. Это обширная полого вдавленная межгорная депрессия с постепенным, ступенчатым ростом высот от центра впадины к окружающим её горам, расчленённая на ряд плоско-выпуклых водораздельных пространств с неширокими, но отчётливо врезанными поймами боковых притоков реки Чуи.



Рис. 12 . Географическое положение Юго-Восточного Алтая (1)



Рис. 13. Альпийские формы рельефа в долине Актру (Северо-Чуйский хребет)
(фото автора)



Рис. 13.1. Чуйская котловина (Алтай) с окружающими горными хребтами (фото автора)

По мере приближения к горам и роста абсолютных высот местности, рельеф приобретает формы плоских ступенчатых террас и мягко оконтуренных всхолмлений. С севера Чуйская котловина окаймляется Курайским хребтом с относительными высотами 3200–3400 метров над ур. м., на западе – Северо-Чуйским (3000–3900 метров над ур. м., г. Маашей-Баш – 4173 м) и Южно-Чуйским (3400–3800 м, г. Ирбисту – 3960 м), на юге – хребтом Сайлюгем, и на востоке – хребтом Чихачёва (3700–4000 м). Курайская котловина, расположенная во впадине по среднему течению реки Чуи на высоте 1500–1800 метров над ур. м. (рис. 14), представляет собой равнину с общим падением к реке Чуе. Более выровненная восточная часть котловины в западной части постепенно замещается полого всхолмленной поверхностью. С севера Курайская котловина окаймляется северно-западной частью Курайского хребта, с юга – западной частью Северо-Чуйского хребта. Чуйская и Курайская котловины соединяются неширокой долиной, по которой протекает река Чуя. Гребни названных выше хребтов, кроме Сайлюгема, характеризуются в основном резкими эрозионно-ледниковыми (альпийскими) формами рельефа. Хребет Сайлюгем имеет слабо рассечённый плоский водораздельный гребень и, по сути, представляет собой высокогорное плато.

В настоящее время на территории Юго-Восточного Алтая находятся два мощных центра оледенения: горный узел Биш-Иирду в Северо-Чуйском хребте и Талдурино-Аккольский в Южно-Чуйском хребте (Горный Алтай, 1971).



Рис. 14 . Курайская степь и склон северной экспозиции Северо-Чуйского хребта
(фото автора)

В пределах Талдуринского-Аккольского центра расположены крупнейшие ледники Алтая: Большой Талдуринский (длина – 7,5 км, площадь – 28,2 км) и Софийский (длинной 7,9 км с площадью 17,6 км) (Долгушин, Осипова, 1989).

Снеговая линия на северных склонах Северо-Чуйского и Южно-Чуйского хребтов проходит на высоте 2500–2800 метров, на южных склонах поднимается до 2700–3300 м (Модина, 1997).

2.2. Климат Юго-Восточного Алтая и влияние его на растительность

Положение Алтая в центре азиатского континента определяет в целом континентальный характер его климата. Юго-Восточный Алтай в силу своего положения испытывает наибольшее влияние Центральной Азии, поэтому климат его является наиболее континентальным из климатов Русского Алтая. Изменения, внесённые его рельефом в зональный климат, проявляются в формировании вертикальной поясности. Здесь можно выделить два типа климатов – климат горных массивов (высокогорий) и климат межгорных котловин (среднегорий).

2.2.1. Климат высокогорий

Своеобразие природных условий гор проявляется, прежде всего, в комплексе физико-географических показателей сред, изменяющихся с

увеличением абсолютной высоты над уровнем моря. В горах наблюдается преобладание отрицательных температур над положительными, и с увеличением высоты возрастает общая суровость климата и сокращается вегетационный период. В Горном Алтае средняя годовая температура изменяется от $+3^{\circ}\text{C}$ в наиболее тёплых районах до -6°C на высокогорных водоразделах (Модина, 1997). Вертикальный температурный градиент на Алтае изменяется по сезонам года. Летом он составляет $0,5-0,6^{\circ}\text{C}$ на 100 м высоты. Днём падение температуры с высотой сильнее, чем ночью (Берг, 1938). Зимой влияние рельефа на температурный режим весьма усложняется, а градиент часто приобретает отрицательные значения.

Увеличение высоты на 100 метров над уровнем моря означает, в среднем, сокращение вегетационного периода на 6–7 дней. Высокогорное лето на Алтае обычно начинается с третьей декады июня и продолжается до третьей декады августа. В летний период самым тёплым месяцем является июль. Средняя температура июля в котловинах Юго-Восточного Алтая около $13-14^{\circ}\text{C}$, на высокогорных водоразделах около 6°C (Модина, 1997). Дней со среднесуточной температурой 15°C за сезон в приледниковой зоне практически не бывает, количество дней со среднесуточной температурой более 10°C составляет 35–50. Наибольшее число дней с температурой более 10°C отмечается в июле. В районе метеостанций Мульта-2 (2300 метров над ур. м) и Кара-Тюрек (2600 м), расположенных в районе, примыкающем к Юго-Восточному Алтаю, преобладают дни со среднесуточной температурой более 5°C . Если рассматривать лето как сезон со среднесуточной температурой более 10°C , то можно сказать, что на верхних станциях его нет совсем, и очень короткое оно в долинах (Ревякин и др., 1973).

Высота местности над уровнем моря не оказывает влияния на продолжительность освещения. Интенсивность же его в горах закономерно увеличивается с высотой, с последовательным уменьшением толщины слоя атмосферы и возрастанием её прозрачности. Благодаря малому количеству молекул водяного пара и атмосферных примесей, в высокогорьях существенно возрастают потоки прямой солнечной радиации со значительной долей длинноволнового инфракрасного и коротковолнового ультрафиолетового излучений. Доля ультрафиолетовой радиации в полуденные часы в высокогорье может достигать 15–20 % от приходящей суммарной радиации (Насыров и др., 1972). Доля рассеянной радиации в световом спектре с увеличением высоты уменьшается. Однако облачность существенно снижает приход прямой радиации. При облачной погоде летом снижение прямой радиации происходит на 30–40 %, зимой на 70–80 % (Модина, 1997).

Интенсивность света значительно увеличивается благодаря снегу. Снежное поле со слегка подмёрзшей поверхностью отражает до 89 % света, поэтому растения, ассимилирующие при низкой температуре, пользуются необыкновенно интенсивным фактором света (Людденгорд, 1937). С высотой альbedo увеличивается, что связано с более длительным залеганием снежного покрова и чистотой поверхности снега. Однако, вопреки распространённому мнению, интенсивность солнечного света летом в альпийских высотах далеко

не всегда чрезмерно большая. Во многих горных системах в летнее время часто преобладает дождливая и облачная погода. Например, в высокогорных районах Катунского хребта число пасмурных дней достигает 60 за сезон (Ревякина, 1996). М. В. Тронов (1949) писал, что когда над Курайской и Чуйской степями голубое небо и сияет солнце, горы стоят окутанные облаками, и чем выше горы, тем чаще их вершины скрываются в пелене облаков. Наибольшая продолжительность солнечного сияния на Алтае характерна для обширных полупустынных котловин Юго-Восточного Алтая (в Кош-Агаче 2634 часа в год). На водоразделах число часов солнечного сияния уменьшается из-за большой облачности (метеостанция Кара-Тюрек–2296 часов) (Модина, 1997).

Температура почв определяется теми же факторами, что и температура воздуха, но, как отмечает А.В. Дорошенко (1925), в горных условиях температура почвы всегда выше температуры воздуха. Как отмечает С. Schroter (1926), с подъёмом вверх по склонам гор происходит понижение температуры воздуха и почвы, но первая понижается быстрее второй. Так, на высоте 3000 м почва на глубине 1,2 м в среднем на 2,9°C теплее воздуха, а на высоте 600 м разница равна только 0,5°C (Ellenberg, 1986). Кроме того, степень нагреваемости и охлаждения почв в горах при освещении различной интенсивности в большей степени зависит от физических свойств почвы и, в первую очередь, от её теплоёмкости и степени увлажнения: с увеличением влажности почвы увеличивается её теплопроводность. На тёмной поверхности почвы температура может подниматься выше 65°C, конечно, причиняя вред корням и молодым растениям (Kronfus, 1972; Ellenberg, 1986). Отмечены ещё более высокие температуры поверхности почвы, например, на голых участках вблизи границы леса она достигала 80°C (Turner, 1958; Körner, 1999). Для гор так же характерна высокая динамика колебаний температур почв. В сухих высокогорьях суточные колебания температуры почвы достигают 60°C, годовые – 100°C (Голубчиков, 1996).

Существенное значение для прогревания поверхности имеет также и экспозиция склона, и его крутизна, причём роль экспозиции в континентальных районах ощущается гораздо сильнее. Так, например, при высоте солнца 10° северный склон получает 68 %, а южный – 128 % от прихода радиации на горизонтальную поверхность (Модина, 1997). Разница в температуре южных и северных склонов достигает 10 и более градусов, причём эта разница увеличивается с крутизной склонов. Крутизна склонов влияет на температуру, так как угол падения солнечного луча очень важен для интенсивного прогревания поверхности. Разница между температурами теневых и освещённых склонов может превышать 20 градусов, причём, если температуры на солнце положительны, в тени они часто могут быть отрицательными (Голубчиков, 1996). На Алтае, испытывающем сильное влияние западного переноса влажных воздушных масс, как правило, наиболее сухими являются склоны южной и восточной экспозиции. На характер увлажнения, кроме того, большое влияние оказывают особенности местного рельефа, во многом обуславливающие характер локальных климатов (Волков, 2002б).

С высотой сокращаются в размерах и плакорные участки, возрастает крутизна склонов и, следовательно, обостряются противоположности, обусловленные экспозицией (Вальтер, 1975). В действительности данное положение характерно для наиболее высоких горных систем, вершины которых превышают высотную границу распространения растений. Для относительно невысоких гор с выположенными вершинами, таких как хребет Сайлюгем в Юго-Восточном Алтае, количество плакорных участков на наибольших абсолютных высотах возрастает (Волков, 2002б).

В формировании термического режима почв в зимний период исключительно большую роль играет величина снежного покрова (при его наличии), о чём свидетельствует величина снежно-температурного коэффициента Г. Д. Рихтера

$$k = \frac{10T}{H}$$

где T – средняя температура воздуха

H – средняя высота снежного покрова за период со снежным покровом выше 1 см.

Величина коэффициента возрастает от 2,5 на северо-востоке Горного Алтая до 35 в котловинах Юго-Восточного Алтая. Столь высокие значения снежно-температурного коэффициента свидетельствуют о весьма суровых условиях формирования температурного режима почв (Модина, 1997).

Горный климат представляет для растений сильно изменяющиеся условия, главным образом, в отношении температуры. С утончением слоя воздуха с ростом высоты ночное излучение в атмосферу растёт. Поэтому приход ночных заморозков в высокогорьях чаще, чем на незначительных высотах над уровнем моря, особенно в весенние и осенние месяцы. Причём на верхней ступени высотной поясности ночные заморозки являются скорее правилом. Таким образом, в высокогорьях Алтая, на водоразделах и в долинах, несмотря на обилие солнечной радиации, безморозный период практически отсутствует (Модина, 1997). В противоположность континентальному климату низменностей, в высокогорьях часты летние циклоны, ведущие к наступлению снегопадов и морозов, обусловленные вторжением холодного воздуха. По наблюдениям В.В. Севастьянова (1974), на Алтае в районе Актру на высоте 3050 м число дней с твёрдыми осадками в июле составляет 8, в августе – 10. Отношение суммы твёрдых осадков к месячной сумме в июле 48 %, в августе – 64 %. Часто периоды непогоды продолжаются значительное время. К примеру, в высокогорьях Катунского хребта периоды холодной погоды могут продолжаться от 3 до 6 дней и сопровождаться снегопадами и метелями (Ревякина, 1978). Но, с другой стороны, периоды холодной погоды могут носить кратковременный характер. Летом температура в высокогорьях может существенно изменяться несколько раз в течение дня и это, скорее, является правилом, чем исключением. Например, в высокогорьях Курайского хребта (2900 метров над ур. м.) в июле, в середине довольно тёплого для этой высоты дня (без заморозков) в течение полутора часов нами наблюдался перепад температуры приземного слоя воздуха на 10,2°C. Подобных перепадов с

несколько меньшей амплитудой температур в этот день было ещё несколько (Волков, Ревушкин, 2000; Волков, 2002б). В случае наступления заморозков, перепады температур, несомненно, ещё выше. Резкие перепады температур негативно влияют на жизнедеятельность растений. При внезапных скачках температуры в 10–15 градусов у растений возникает шок, который выражается в периодических колебаниях проницаемости плазмы для воды (Людденгорд, 1937). Исследования высокогорных растений Восточного Памира показали, что периодически наблюдающиеся утренние заморозки имеют глубокое вредное влияние на ряд физиологических процессов растений. Так, после заморозка, достигавшего $-2\dots, -6^{\circ}\text{C}$, резко снижается интенсивность поглощения веществ корнями (Зайцева, 1956; Семихатова, 1962), интенсивность фотосинтеза (Заленский, 1944; Филипова, 1959; Семихатова, 1962), нарушается нормальный ход дыхания (Семихатова, 1953, 1962), почти прекращается рост (Тюрина, 1957; Семихатова, 1962), причем подобное воздействие заморозка сказывается несколько часов. Нормальный среднесуточный прирост побегов после внезапного заморозка восстанавливается лишь через несколько дней (Семихатова, 1962). Несомненно, фотосинтезирующий аппарат высокогорных растений приспособлен к резким перепадам температуры, но в этом случае происходит приостановка процесса ассимиляции, что, в условиях короткого вегетационного периода, ведёт к малой продуктивности (Волков, 2002б).

В течение вегетационного периода низкие ночные температуры способствуют тому, что только незначительная часть ассимиляционного вещества напрасно теряется при дыхании, и лишь часть ассимиляционного сахара превращается в крахмал. Это позволяет растениям избегать потерь при дыхании в тёмный период суток. Высокое относительное содержание сахара повышает резистентность листьев к холоду и способствует образованию антоцианов (Ellenberg, 1986).

Почва днём остаётся теплее, чем ближний слой воздуха. С другой стороны, ночью почва может сильно выхолаживаться, и её температура может быть гораздо ниже температуры воздуха.

По-видимому, особенности радиационного режима высокогорий играют основную роль для растений в плане изменения температурного режима самих растений, почв и прилегающего к ним слоя воздуха. Температура растений в горах, в условиях интенсивного излучения может быть существенно выше температуры окружающего воздуха. Во многом благодаря увеличению доли прямой радиации в высокогорьях, температурные контрасты между солнечными и теневыми сторонами, даже разделёнными небольшими пространствами, возрастают. Прямой солнечный свет значительно богаче красными лучами, чем рассеянный свет, что благоприятствует фотосинтезу и нагреванию высокогорных растений. Часто велика также разница между температурами воздуха и поверхности почвы. Припочвенный слой воздуха при солнечном излучении имеет более высокие температуры, чем можно было бы ожидать. С увеличением высоты над уровнем моря возрастают отличия климатических показателей воздуха у поверхности почвы и более высоких его слоёв, что связано, в первую очередь, с режимом инсоляции. Как правило, в

высокогорьях у земли и в её верхнем слое днём создаётся своеобразный микроклимат с более высокими средними температурами и иными величинами колебаний метеорологических элементов, чем на высоте метеобудки. Различия в климатических показателях приземного слоя воздуха и воздуха на высоте 2 м над субстратом возрастают с увеличением абсолютной высоты и уменьшением влажности. Зону, в которой в таком микроклимате создаются относительно благоприятные условия, обеспечивающие в умеренном поясе существование высокогорной растительности, можно назвать “высокогорным герпетобием” (Волков, 2001; Волков, 2002б). Размеры и свойства “высокогорного герпетобия” изменяются с высотой в зависимости от общего типа климата и, в частности, от ситуационных изменений погоды. Сужение слоя жизни – широко распространённая черта, обострённая в аридных горах (Агаханянц, 1981), связана с уменьшением вертикального объёма пространства, в котором возможно её проявление. На формирование микроклимата “высокогорного герпетобия” оказывает влияние и теплоёмкость, и отражающая способность поверхности субстрата. Хотя теплоёмкость субстрата способствует поддержанию более высокой температуры в приземном слое воздуха, но в длительные периоды непогоды и в ночной период температуры у поверхности субстрата могут быть даже ниже, чем на высоте двух метров над её поверхностью.

Как правило, с увеличением абсолютной высоты увеличивается количество осадков. Годовой ход относительной влажности воздуха в горах иной, чем на равнине. На равнине наименьшая относительная влажность бывает летом, наибольшая – осенью. В горах максимум её отмечается летом, а минимум – осенью и зимой.

Высокогорье с его ледниковой зоной хорошо доступно ветрам свободной атмосферы и, стало быть, лучшему увлажнению во все сезоны (Ревякина, 1996). Обильные и частые осадки в период после стаивания снега во многих относительно гумидных горных системах способствуют тому, что водный баланс высокогорных растений почти всегда уравновешен. В высокогорьях (кроме аридных), почти все мелкозёмные почвы содержат в весенние месяцы большой запас воды, достаточный для начальной фазы вегетационного периода. Постепенное таяние снежников означает для многих растительных сообществ дополнительное водное обеспечение. По-видимому, некоторое количество влаги становится доступно растениям по мере оттаивания мёрзлых грунтов (это особенно важно для растений, растущих в постоянно сухих высокогорьях) и в результате конденсации влаги на камнях, что становится особенно актуально во второй половине вегетационного периода, в условиях уменьшения притока влаги по мере стаивания снежников. Но, несмотря на то, что количество осадков увеличивается с увеличением высоты примерно до 4000 метров над ур. м., горные растения довольно часто страдают от физиологического и фактического недостатка воды. Изменение годового количества осадков на разных высотах связано, в основном, с местными особенностями циркуляции воздуха, но, в целом, сезонное распределение осадков в горах более равномерное, чем на равнинах. Как принято считать, общей закономерностью изменения климата от

нижней к верхней ступени высокогорного пояса является снижение дефицита влажности и увеличение дефицита тепла (Седельников, 1988). Это утверждение актуально для относительно влажных высокогорий. Но, вместе с тем, на дне многих котловин и долин высоких нагорий годовое количество осадков сравнимо с количеством осадков в пустынях Азии. На Юго-Восточном Алтае котловины с относительно засушливым климатом (110 мм осадков в Чуйской степи) соседствуют с ледниковыми зонами хребтов, где годовые суммы осадков не менее 1500–2000 мм. Но даже при высокой годовой сумме осадков в высокогорьях растения на хорошо дренированных склонах могут испытывать периодический дефицит влаги, что говорит о большой роли рельефа в её локальном перераспределении. Более того, даже такие “переувлажнённые” сообщества, как нивальные луговины, в конце вегетационного периода, после стаивания питающих их снежников, могут напоминать высохшие степи. Подобную картину можно наблюдать в высокогорьях Юго-Восточного Алтая (Волков, 2002б). Таким образом, недостаток влаги может являться фактором, реально сокращающим период вегетации высокогорных растений.

Атмосферное давление с увеличением высоты на каждые 100 метров падает на 6–10 мм ртутного столба, при этом абсолютное содержание углекислого газа в атмосфере уменьшается. Пониженное давление влияет не только на общие закономерности климата, но и на отдельные его факторы: свет, тепло, осадки. В частности, разреженная атмосфера создаёт предпосылки для повышенного испарения воды как непосредственно с поверхности почвы, так и листьями растений. Кроме того, понижение атмосферного давления в горах усиливает газообмен, что, по-видимому, способствует более интенсивному процессу ассимиляции при меньшем абсолютном содержании углекислого газа в атмосфере (Эколого-физиологические..., 1971).

В высокогорье большое влияние на микроклиматические особенности местообитаний в вегетационный период часто оказывают снежники и ледники. Большая затрата тепла на таяние снега и льда определяет постоянные температурные инверсии над снежниками и ледниками и формирование охлаждённого воздуха, стекающего с них на окружающие пространства. В результате этого часть горных склонов оказывается в зоне с особыми микроклиматическими условиями, главным из которых является постоянный стоковый ветер и низкий температурный фон (Ревякина, 1978).

На длительность вегетационного периода большое влияние оказывает толщина снежного покрова. Снежный покров местообитания оказывает глубокое влияние на всю совокупность сопряжённых с ним факторов среды и, тем самым, определяет видовой состав и структуру растительных сообществ. В высокогорьях Алтая величина снежного покрова достигает 92 см (Модина, 1997). Процесс накопления снега существенно зависит от рельефа местности и направления господствующих ветров. Под изолирующей снежной поверхностью мощностью более 50 см температура редко падает ниже нуля (Rubel, 1912; Ellenberg, 1986). Под защитой снега растения могут выдерживать даже сильные морозы. В достатке проникающий до земли свет способствует ассимиляции углекислого газа зелёными растениями, особенно если снег

пористый и незначительно задерживает газообмен. В зависимости от толщины снежного покрова изменяется пропускающая способность снега. Снег толщиной 20 см пропускает 20 % излучения. При 30 см снежного покрова проникает в среднем менее 1 % света. Даже на глубину 200 см снег пропускает свет и, хотя он и голубой (то есть не относится к спектру фотоактивной радиации), но пробуждает образование хлорофилла и, таким образом, стимулирует рост (Salisbury, 1975; Ellenberg, 1986). Представляется маловероятным, что подснежный фотосинтез вносит значительный вклад в годовой углеродный баланс высших растений, длительное время находящихся под снежным покровом. Прибыль углерода в отдельные ясные дни, возможно, больше, чем сумма подснежного фотосинтеза за всю зиму (Hamerlynck, Smith, 1994; Körner, 1999), но, в любом случае, зелёные части растений под снегом защищены от морозного высыхания, благодаря чему они не столь быстро желтеют и отмирают (Волков, 2002б). Сохраняющийся в них запас питательных веществ быстро мобилизуется при начале сокодвижения для развития молодых почек возобновления, что отмечал для арктических растений Б.А. Тихомиров (1963).

Важным климатическим фактором местного значения является ветер, который во многом определяет циркуляцию атмосферного воздуха. Большинство горных областей подвержено воздействию ветров жестокой силы. В некоторых местообитаниях, благодаря сильному ветру и сильному нагреванию, водный баланс растений становится временно напряжённым, в особенности, если корневая система ещё мёрзлая (Tranouillini, 1974; Ellenberg, 1986).

К механическим факторам, влияющим на растительность, относится также снежное шлифование (снежная нивелировка). На поверхности снега образуются твёрдые ледяные кристаллы, действующие, когда их срывает ураган, как шлифовальный порошок. При этом ветви выше поверхности снега страдают или уничтожаются, в то время как защищённые снегом образуют плотную и ровную, как бы подстриженную поверхность.

Зимой под влиянием ветра в высокогорьях происходит перераспределение снега. С некоторых мест ветры полностью сдувают снег, а в других – надувают крупные снежки. Отрицательные формы рельефа при этом долгое время лежат под толстым слоем снега, а вершины часто бывают свободны от снега всю зиму. Снег также переносится с подветренных склонов и скапливается на наветренных. При активной ветровой деятельности в приледниковье образуется сложная мозаика снежного покрова, имеющего в зимний период высоту от нескольких сантиметров до многометровых толщ в забойных снежниках (Ревякина, 1996). Вследствие этого мозаика растительных сообществ часто отражает мозаику продолжительности залегания снежного покрова. В аридных горах мощность снежного покрова уменьшается, сухой снег интенсивно перевивается ветром в долины и в результате чрезвычайно затрудняется перезимовка растений.

Широко распространённым типом циркуляции воздуха в горах являются горно-долинные ветры. Так называют периодически сменяющиеся ветры,

которые днём направлены по склонам вверх и вдоль долины к её верховью (долинный низовой ветер), а ночью со склонов вниз в долину (горный верховой ветер). Особенности строения рельефа Горного Алтая свидетельствуют о наличии благоприятных условий для развития периодических ветров. Горнодолинные ветры оказывают влияние на формирование особенностей местных климатов долин (Модина, 1997). Сила этих ветров может достигать значительных величин.

Для гор характерны также фёны – тёплые и сухие порывистые ветры, способствующие альпийской оттепели, эффективно действующие выше границы леса и повышающие температуру возле тающих снежников. На Алтае фёновые явления характерны как для высокогорных водоразделов, так и для меридионально ориентированных, глубоко врезаемых долин высокогорного и среднегорного поясов рельефа. С фёнами связана большая сложность в распределении тепла. В зависимости от наличия фёнов долины, расположенные на одном морфометрическом уровне, по средней температуре зимних месяцев различаются на 10°C и более. На склонах и водоразделах высокогорного Алтая, благодаря фёнам, устойчивый период с температурой ниже –20°C отсутствует, а в прилегающих межгорных котловинах продолжительность этого периода достигает от 80 до 120 дней (Модина, 1997). При фёнах наблюдаются экстремально высокие температуры. Часто с фёнами связаны оттепели. В фёновых районах наблюдается снижение (в том числе и экстремальное) относительной влажности воздуха на 15–80 %. С фёнами могут быть связаны повышенные скорости ветра. На водоразделах скорость ветра при фёнах может достигать ураганной силы (Севастьянов, Севастьянова, 2000). В тёплый период года во время действия фёнов нарушается ассимиляционный режим растений, происходит обезвоживание растительных организмов. Интенсивность транспирации с поверхности растений возрастает в несколько раз. В весенний период частая повторяемость фёнов приводит к иссушению почвенных горизонтов. В некоторых местностях фёны накладывают определённый отпечаток на процесс формирования растительности. В долинах с большой повторяемостью фёнов развиваются ландшафты, не свойственные высотным поясам рельефа в данной местности.

Близкими по природе к верховым ветрам являются упомянутые выше температурные инверсии, проявляющиеся, в основном, локально. Суть этого явления состоит в скатывании холодного воздуха с положительных форм рельефа и накопление его в отрицательных, особенно в замкнутых котловинах. В некоторых случаях в горах благодаря температурной инверсии наблюдается повышение температуры с высотой, особенно зимой. В районе Чуйской и Курайской котловин зимой разница температур на склонах и днищах котловин достигает утром и вечером 23°C, днём 18°C (Модина, 1997). В результате температурных инверсий иногда развивается так называемая обратная поясность, в результате чего пояса высокогорной растительности, обычно развивающиеся на более высоких абсолютных высотах, оказываются ниже более теплолюбивых растительных сообществ. Благодаря температурным

инверсиям в Горном Алтае можно встретить долины, в которых лес занимает склоны, а сами долины заняты кустарниковыми тундрами.

2.2.2. Климат межгорных котловин

Климат межгорных котловин Юго-Восточного Алтая, несмотря на относительно небольшие абсолютные высоты, очень суровый. В посёлке Кош-Агач (Чуйская котловина) средняя месячная температура января $-32,5^{\circ}\text{C}$ и в июле $13,8^{\circ}\text{C}$. Средняя годовая температура $-6,7^{\circ}\text{C}$. Температура зимой в отдельные годы опускается до -62°C , а летом максимум достигает 31°C . В среднем, продолжительность безморозного периода составляет всего 68 дней. Причем понятие «безморозный период» довольно условно, так как даже в середине лета отмечаются отрицательные температуры (Модина, 1997). Из всех районов Горного Алтая климат Чуйской и Курайской степей наиболее континентальный.

Амплитуда суточных колебаний температур на поверхности почвы в середине лета может достигать $38-40^{\circ}$ (от $-2\dots, -5^{\circ}\text{C}$ до $+35\dots, +38^{\circ}\text{C}$). Безусловно, подобные местообитания, где температура поверхностных слоёв почвы опускается ниже нуля довольно часто за вегетационный период, можно квалифицировать как регионы с развитием сухой мерзлоты (Намзалов, Королук, 1991). Мощность снегового покрова в Чуйской и Курайской котловинах не превышает 10 см (Модина, 1997). Минимальный снежный покров в котловинах наряду с низкими зимними температурами способствует распространению вечной мерзлоты, несмотря на относительно высокие температурные показатели поверхностного слоя почвы, отмечаемые иногда в летний период. По многолетним данным, экстремальные значения температуры почвы колеблются от -63°C до $+58^{\circ}\text{C}$, то есть годовая амплитуда по этим значениям достигает 121°C (Горный Алтай, 1971). Резкие контрасты температуры воздуха и поверхности почвы в Чуйской и Курайской степях, как летней и зимней, так и дневной и ночной, объясняются не столько их высотным положением, сколько сильным выхолаживанием при безоблачном небе.

В среднем, по многолетним наблюдениям в Кош-Агаче выпадает менее 110 мм осадков в год. Наибольшее их количество выпадает летом (около 70%) (рис. 15). На склонах окружающих гор и по периферии осадков выпадает больше. В Улагане 170 мм в год, в долине Талдуры – 160 мм, в Чаган-Узуне – 200 мм осадков. В Курае средняя годовая сумма осадков – 240 мм (Горный Алтай, 1971). Климат склонов окружающих гор иной. Прежде всего, с подъемом в горы значительно увеличивается влажность. На склонах окружающего котловину Южно-Чуйского хребта выпадает до 1000 мм осадков в год (Тронов, 1949). Среди важнейших особенностей экотопа криофитных степей следует отметить высоко дренируемые щебнистые грунты, испытывающие дефицит влажности почти весь вегетационный период и очень слабо выраженный снежный покров (Намзалов, Королук, 1991).

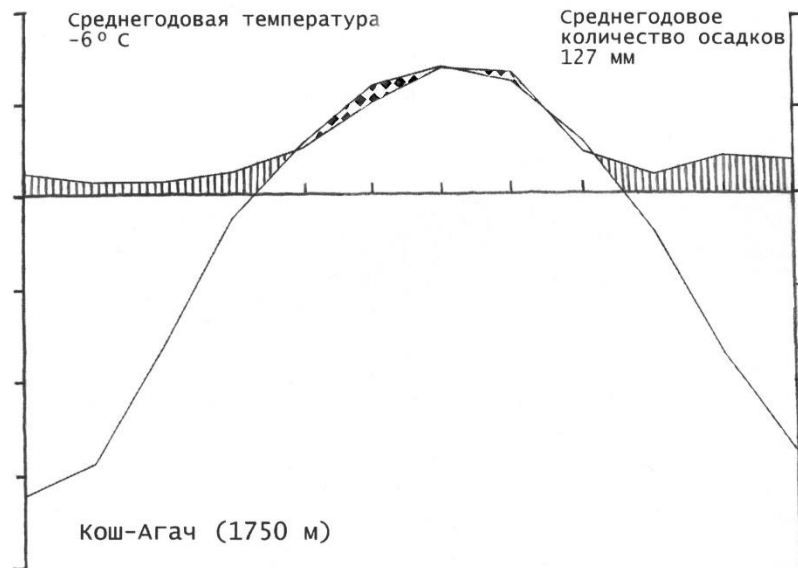


Рис. 15. Климатодиаграмма Кош-Агача

Для Кош-Агача характерно, что значительную часть времени года здесь стоит штилевая погода (до 44 % времени), и сильные ветры бывают сравнительно редко. В Чуйской и Курайской котловинах фёны практически отсутствуют, благодаря господству на их днищах антициклонов и сопутствующим им температурным инверсиям. Благодаря температурным инверсиям Чуйской и Курайской котловин зимой разница температур на склонах и днищах котловин достигает утром и вечером 23°C, днём 18°C (Модина, 1997). Температурный режим окружающих склонов более мягкий, чем в Чуйской степи, что можно объяснить тем, что в котловине застаивается холодный воздух. Ветровой режим на склонах связан с циркуляцией горно-долинных ветров. Климат южных склонов Курайского хребта, обрамляющего Чуйскую котловину сравнительно засушливый, благодаря чему здесь наблюдается своеобразный тип поясности. Лесной пояс выпадает из состава поясов, и горностепной пояс постепенно переходит в пояс высокогорной растительности, не имея чёткой границы. Только в районе Курайской котловины, в силу некоторого понижения аридности по сравнению с Чуйской котловиной, климат склонов более мягкий. Это позволяет разреженной древесной растительности произрастать на южном мегасклоне Курайского хребта и формировать широкий лесной пояс на северном мегасклоне Северо-Чуйского хребта, в то время как днище котловины занято преимущественно степными сообществами (рис. 14).

Необходимо отметить, что в Юго-Восточном Алтае ксерофитные ПР находятся на северной границе своего ареала во внутриконтинентальных горах Азии, и климат этого района в целом сходен с климатом Центральной Азии, что естественно сказывается на характере природы этого района и позволяет ряду авторов (Камелин, 1998 и др.) относить Чуйскую степь к Центральной Азии.

2.3. Эдафические условия Юго-Восточного Алтая

Своеобразие растительного покрова, геоморфологических, геологических и климатических условий Юго-Восточного Алтая наложило определённый отпечаток на формирование почвенного покрова данного района. И хотя географическое положение этого района соответствует зоне южных степных чернозёмов и каштановых почв на равнине, почвы здесь существенно отличаются от почв равнинных регионов. Почвы Юго-Восточного Алтая отличаются довольно большим разнообразием, и распространение их связано с высотной поясностью, так как совокупность факторов почвообразования имеет свою специфику в каждом высотном поясе. Вертикальная зональность почв в Юго-Восточном Алтае, по Б.Ф. Петрову (1952), включает: выше 2300 м – горно-тундровые почвы; 2300–2200 м – горно-луговые чернозёмовидные на южных склонах и горно-подзолистые на северных; 2200–2000 м – горно-луговые чернозёмные почвы; ниже 2000 м – горно-каштановые почвы. Предложенная схема в целом отражает общие закономерности поясного распределения почв в Юго-Восточном Алтае, но сложность горного рельефа и сопутствующие ему процессы денудации и аккумуляции вносят существенные коррективы в распределение почв. Наиболее пространственно однородными являются почвы межгорных депрессий.

Основными почвами, развитыми в Чуйской котловине, являются бурые и каштановые галечниковые почвы. По периферии, ближе к горам встречаются чернозёмы (Панфилов, 1956). Степь расчленена мелкими притоками р. Чуи и выслана галечниковыми отложениями, причём галька в изобилии встречается на самой поверхности. Ближе к реке встречаются солончаки и болотные почвы. Почвы Курайской степи, главным образом, светло- и тёмнокаштановые, сменяющиеся южными чернозёмами в понижениях при переходе к горам (Горшенин, 1955).

Горнолесной пояс выражен фрагментарно и приурочен, в основном, к северным склонам хребтов. Под лесами развиты горнолесные бурые и горнолесные сезонно-промерзающие торфянистые и грубогумусовые оподзоленные почвы (Модина, 1997).

В высокогорьях, на склонах гор хорошо выражена мозаика почвенного покрова. Почвы распространены здесь локально и приурочены, в основном, к участкам с ровной поверхностью. Здесь развиты горно-луговые почвы, которые характеризуются накоплением довольно большого количества органического вещества (в горно-луговых альпийских почвах содержание гумуса составляет 7–16%, в субальпийских – 10–19%), наличием дернового горизонта, выщелоченностью профиля и отсутствием признаков оподзоленности, кислой реакцией среды. Под травостоем остепнённых субальпийских лугов на склонах южной экспозиции развиваются горные лугово-степные почвы (Рагим-Заде, 1964, 1973). На более увлажняемых склонах, где происходит интенсивный дерновый процесс, формируются горные лугово-степные чернозёмовидные почвы, напоминающие развитые в

котловинах чернозёмы. Горные лугово-степные каштановые почвы развиваются под травостоем высокогорных степей.

Верхние части высокогорного пояса занимают горно-тундровые почвы, которые в зависимости от характера увлажнения разделяют на автоморфные и гидроморфные. Характер субстрата, на котором растут горные растения, может быть различен и часто представлен скалами, остановленными или движущимися осыпями, на которых мелкозём скапливается локально и в небольших количествах. Почвообразующие породы в высокогорьях обычно представлены элювием или мореными отложениями. В высокогорьях сколь угодно мощные почвы обычно развиваются на плакорных участках. Особенности почвообразования на склонах, в основном, лимитируются гравитационным переносом мелкозёма и обломочной горной породы, на который влияет не только крутизна склонов, но и особенности влагообеспечения, температурный режим и другие факторы. Такие особенности субстрата, как подвижность, характер слагающих пород, кислотность, механический состав, тип почвы (серозём, коричневый, чернозём, луговой) оказывают очень большое влияние на растительность (Станюкович, 1973).

Чем выше поднимаешься в горы, тем в строении окружающего ландшафта большую роль играют скалы и щебнистые осыпи. Основной тип выветривания на больших высотах – морозное, происходящее при замерзании и оттаивании горных пород. Вблизи границы снежного покрова, там, где наиболее часто происходит смена температур, образуются мелкозёмные субстраты, состоящие из частиц относительно крупного размера. Разрушение пород под воздействием воды и ветра, в результате движения ледников, оползней, падения скал, пучения под воздействием мороза, процесса разрыхления (то есть пропитывания током воды мелкозёмных субстратов) и других подобных процессов чрезвычайно эффективно в молодых горах. В результате этих процессов в горах накапливается довольно значительное количество мелкофракционного субстрата (мелкозёма).

Помимо бедности для высокогорных субстратов, как правило, характерны: 1) микротермные условия, 2) периодическое нагревание поверхностного слоя (иногда до экстремальных для растений температур), в результате чего усиливается вертикальный температурный градиент, 3) высокая динамика температур, связанная с периодическим замерзанием и оттаиванием, что так же существенно влияет на процесс почвообразования. Особенно это характерно для субстратов тёмного цвета (Волков, 2002б).

Суровые условия в высокогорьях способствует локализации и минимизации процесса почвообразования на больших относительных высотах, что ведёт к абсолютному преобладанию фрагментарных почв. По степени развития выделяют неразвитые и сформированные фрагментарные почвы. Неразвитые почвы характеризуются разобщёнными гнёздами мелкозёма на поверхности дезинтегрированной горной породы. При более благоприятных условиях происходит аккумуляция мелкозёмистой массы и обособление фрагментарных генетических горизонтов. В условиях некоторого преобладания накопления мелкозёма над его смывом верхняя часть профиля может быть

лишена грубых обломков, то есть фрагментарной будет лишь нижняя часть профиля (Добровольский, 1999). Но даже полно сформированные почвы в высокогорьях имеют малую мощность генетических горизонтов и всего профиля.

С уменьшением абсолютной высоты уменьшается роль совокупности факторов, сдерживающих почвообразование, что проявляется в значительном распространении почв со слабо дифференцированным или полно сформированным профилем. Но и здесь биологическое разрушение органических веществ происходит очень медленно, а из их скоплений ниже границы снеговой линии на плакорных участках и пологих склонах под альпийскими лугами возникают альпийские гумусированные или торфянистые почвы с довольно высоким содержанием гумуса (до 12–20 %). Обильные осадки и талые воды интенсивно вымывают минеральные вещества, образовавшиеся в результате выветривания (прежде всего известь), и поэтому такие почвы становятся кислыми. Подобные почвы обычно бедны усвояемыми растениями формами азота.

Наиболее общей особенностью почвенного покрова горных стран служит преобладание примитивных почв-литосолей (Розанов, 1977; Добровольский, 1999). Это обусловлено тем, что почвенный покров беспрестанно смывается и состав почв обновляется за счёт обломочного материала коренных пород. В грубообломочной массе формирование генетических горизонтов (за исключением торфянистого и отчасти дернового) затруднено, поэтому на грубых обломках профиль почвы развит плохо (Добровольский, 1999).

Горные ландшафты отличаются от равнинных, как правило, большей динамичностью, с характерными для них более интенсивными русловыми, склоновыми, эрозионно-денудационными и гравитационными процессами. Действие силы тяжести на склонах сопровождается транспортировкой обломков горных пород. На перемещение обломочного материала влияет степень крутизны склона, характер составляющего его материала, увлажнение, растительный покров, влияние человеческой деятельности, мерзлотные процессы и т. п. Вместе с большой энергией рельефа молодых гор, альпийский и субальпийский климат делает многие местообитания механически нестабильными, что часто препятствует заселению их растениями по всему высотному профилю. Прежде всего это относится к склонам, которые занимают значительные площади гор. Склоны различаются по крутизне, характеру слагающих пород, форме профиля (прямые, вогнутые, выпуклые, вогнуто-выпуклые, ступенчатые). В зависимости от местоположения в рельефе, крутизны склонов, характера слагающих пород и степени их разрушения, материал склонов может быть представлен скальной породой либо покрыт продуктами её разрушения – осыпями, почвами, что очень сильно влияет на характер растительности. Склоны можно разделить на покрытые плащом мелкозёмного субстрата и открытые, основой поверхности которых служит каменистая материнская порода. Вторую группу можно разделить на монолитные скальные склоны и склоны, покрытые чехлом грубообломочной породы, находящейся в разной степени подвижности или остановленной

(Волков, 2002б). В высокогорьях склоны часто имеют сложное строение, образуемое соседствующими открытыми участками и участками, покрытыми мелкозёмом, контрастно различающимися составом растущих на них растений. На относительно пологих поверхностях осыпи могут полностью покрывать склоны. При более значительной крутизне склонов осыпи концентрируются в их отрицательных элементах (кулуарах, лощинах), и в нижней части склонов формируются так называемые конуса выноса, которые часто сливаются и образуют единый фронт обломочного материала, отделяющий дно долины от склона (рис. 16). Обычно выделяют остановленные, или “мёртвые”, осыпи и подвижные осыпи, для которых характерен процесс гравитационной сортировки материала, выражающийся в фракционном разделении обломков породы в различных частях осыпи (Волков, 2002б).



Рис. 16. Осыпи, формирующие конусы выноса в нижней части склонов долины Актру (Северо-Чуйский хребет) (фото автора)

Частые температурные изменения в горах способствуют многочисленным, нередко носящим катастрофический характер, процессам резкого и очень быстрого движения снега и/или обломков горных пород на склонах – обвалам, лавинам, оползням. Этому способствует и значительное водяное насыщение почв при таянии снегов. Их дополняют менее заметные, но не менее эффективные вязотекучие и вязопластичные сползания почвогрунтов – от медленного крипа (дефлюкции) до часто принимающих катастрофический характер грязекаменных селей (крайнее выражение солифлюкции). Солифлюкция, то есть вязопластичное течение подмоченных

водой тонкодисперсных грунтов и почв склонов, не обязательно связана с мерзлотой (Гвоздецкий; Голубчиков, 1987). В высокогорьях этот процесс часто связан с талыми водами снежников, которые пропитывают продукты выветривания и способствуют развитию солифлюкционных процессов. В результате процесса солифлюкции на склонах образуются террасы солифлюкции. Промокший поверхностный слой почвы временами течёт по склону и принимает вид слоистого газона. В промоченных массах щебня может возникнуть медленное текучее движение, хотя в сухом состоянии, при такой же крутизне склона, масса оставалась бы неподвижной. Под сомкнутой дерновиной может возникнуть более медленное, чем при солифлюкции, пластичное движение вниз по склону увлажненных грунтовых масс, именуемое дефлюкцией. Близок по характеру к дефлюкции так называемый крипп – медленное сползание вниз по склону рыхлого покрова.

Перечисленные процессы, повсеместно распространённые в горах, существенно влияют на специфику местообитаний склонов, обеспечивая комплекс ситуационных изменений, существенно влияющих на развитие растительности.

Подвижность субстрата является одним из основных лимитирующих факторов в жизни горных растений. На наиболее подвижных осыпях из мелкой фракции растения не могут существовать из-за постоянного повреждения и засыпания их движущимися обломками. Но при более низких скоростях подвижки субстрата на осыпях можно встретить отдельные специализированные к существованию в подобных условиях растения. Другим важным фактором является присутствие в осыпи мелкозёма, являющегося источником поступления питательных веществ и влаги для растущих на ней растений. Особенности накопления мелкозёма в осыпях зависят от многих факторов – глубины осыпи (то есть расстояния до неподвижной скальной породы), особенностей движения влаги в осыпи, источников поступления мелкозёма и др. Накоплению мелкозёма в осыпи может препятствовать вымывание его водой, особенно в период интенсивного снеготаяния. С другой стороны, вода может транспортировать мелкозём сверху и способствовать перераспределению его в осыпи, в местах с наименьшей скоростью потока. Селевые потоки могут способствовать значительному насыщению осыпей иловой фракцией (Волков, 2002б).

При визуальном обследовании каменистые склоны в высокогорьях часто представляются слишком сухими для роста растений. Это может быть действительно так при большой глубине осыпи и отсутствии мелкозёма в её верхней части. С другой стороны, камни, расположенные на поверхности осыпи, могут прикрывать мелкозём от прямого солнечного излучения, благодаря чему под слоем сухих камней часто можно обнаружить субстрат, насыщенный влагой. Режим увлажнения на осыпях благодаря гравитационному перемещению воды сильнее зависит от колебаний количества осадков или воды из тающих ледников и снежников (Волков, 2002б).

Исследования П.А. Баранова (1925) осыпей в горах Чимгана показали, что субстрат под слоем камня более влажный и холодный, чем на окружающих

склонах. Низкие температуры корневой зоны местообитаний растений на осыпях являются существенным фактором, лимитирующим их жизнедеятельность. Указанное обстоятельство объясняет случаи появления в субальпийском поясе растений осыпей альпийского пояса.

2.4. Растительность

Географическое положение, высокая степень аридности климата, и относительно большие высоты над уровнем моря определяет удивительное разнообразие природы Юго-Восточного Алтая. Современный растительный покров Юго-Восточного Алтая сформировался под влиянием весьма сложного комплекса факторов (истории развития природной среды, географического положения района, абсолютной высоты над уровнем моря, положения в рельефе и т.д.). Резкие колебания абсолютных высот местности, варьирующие от 1500 до 4000 метров над уровнем моря, обуславливают ярко выраженную вертикальную поясность растительности этого района. Для Юго-Восточного Алтая характерны, в основном, два типа поясности*. (*Необходимо отметить, что для Алтайской горной страны ещё не имеется общепринятой системы поясности, что в определённой мере связано с комплексным (переходным) положением этой горной страны и принимая в этой работе терминологию, характеризующую систему поясности Европейских гор мы, тем не менее, осознаём существенные отличия поясной структуры растительности этих горных систем).

Альпийско-субальпийско-лесостепной тип поясности в этом районе характерен в основном для более увлажнённых северных склонов Северо-Чуйского (рис. 14), Южно-Чуйского, Курайского хребтов, в меньшей степени для хребта Чихачёва, и лишь фрагментарно представлен на хребте Сайлюгем. Другой тип поясности – альпийско-горно-степной – характерен для склонов гор, обращённых к Чуйской котловине, в северо-западной части которой распространены сообщества растений, характерные для Монгольского Алтая.

В районах, примыкающих к Монголии, лес выпадает из состава растительности, иногда сохраняясь фрагментарно лишь в прирусловых участках. В межгорных котловинах доминирует горно-степная растительность. Отчётливо выражена зависимость в смене типов растительности и её состава от экспозиции горных склонов. Северные мегасклоны хребтов в их нижней части часто покрыты лесом, в то время как противоположные склоны покрывают степи, часто проникающие в вышележащие пояса. Иногда на южных склонах гор, например, на Курайском хребте, обрамляющем Курайскую «степь», развиваются остепнённые редкостойные лиственничные насаждения – так называемые “парковые леса”.

Плакорные местоположения Чуйской котловины заняты группировками опустыненных галечниково-ковыльковых (*Stipa glareosa*) степей. По окраинам Чуйской депрессии на высоте 2000–2500 м над ур. м. преобладают формации мелкодерновинно-злаковых степей: типчаковые (*Festuca valesiaca* и *F. tschujensis*) мятликовые (*Poa botryoides*), тонконоговые (*Koeleria cristata*). По шлейфам склонов обычны ковыльные степи (*Stipa*

capillata и *S. krylovii*) (Пешкова, 2001). А.В. Куминова (1960) отмечает крайнюю скудность степной растительности её разреженный и низкий травостой. Для сухих склонов характерны сообщества караган (*Caragana bungei*, *C. pugnata*, *C. spinoosa*), а на каменистых склонах – заросли спирей, часто поднимающиеся в субальпийский пояс. Вдоль русел рек на валунно-галечниковых отложениях распространены своеобразные кустарниковые заросли, образованные видами мирикарии и курильского чая (*Pentaphylloides fruticosa*). В некоторых сухих долинах вдоль водотоков можно встретить своеобразные заросли сабельника Залесова (*Comarum salesovianum*). На склонах встречаются низкорослые можжевельники (*Juniperus sabina*), образующие заросли, поднимающиеся в высокогорья. А.В. Куминова (1960) и Р.В. Камелин (1998) относят их к арчевникам, характерным для гор Средней Азии. Иногда на крутых и выпуклых участках склонов, окружающих котловины гор, с ними соседствуют своеобразные сообщества, состоящие из колючих подушковидных растений из рода *Oxytropis* (рис. 17), – так называемые “трагакантники”, аналогичные колючеподушечникам Средней Азии.



Рис. 17. Сообщество колючих подушковидных растений *Oxytropis tragacanthoides* на южном склоне Курайского хребта (фото автора)

Наиболее сухие участки склонов в нижней части профиля занимают различные полупустынные полынно-терескеновые сообщества, характерные для наиболее аридных гор Центральной Азии. В Чуйской котловине распространены различные варианты опустыненных и настоящих степей, местами (в северо-западной части) распространены «горные пустыни», характерные для Монгольского Алтая, например, сообщества баглура

(*Anabasis brevifolia*) и оригинальные сообщества с доминированием мари кустарниковой.

На надречных терассах реки Чуи в условиях временного избыточного увлажнения и накопления солей в верхнем горизонте развивается солончаковая растительность. Луговые сообщества в котловинах Юго-Восточного Алтая фрагментарны и приурочены, в основном, к поймам рек и другим хорошо увлажняемым местам. В отдельных местах, где наблюдается повышенная влажность грунта, развиваются низинные болота, но в связи с высокой аридностью климата они не имеют широкого распространения.

Высокогорная растительность Юго-Восточного Алтая неоднородна, и ее состав зависит от климатических показателей и деятельности человека. Так, остепнение высокогорной растительности на Сайлюгеме проявляется в практически полном замещении комплекса субальпийских растений горными степями и значительном остепнении альпийского пояса, что проявляется в появлении так называемых высокогорных или криофитных степей, где часто группировки степной и высокогорной растительности соседствуют, образуя своеобразную мозаику, что отмечал В.В. Сапожников (1916). Благодаря этому наиболее аридные районы Юго-Восточного Алтая не имеет чётко выраженной поясной структуры. О.Е. Агаханянц (1981) рассматривал мозаичность, расплывчатость поясных границ в качестве черты, свойственной аридным горам. Следствием мозаичности является типологическая расплывчатость сообществ, проявляющаяся в глубоком взаимопроникновении одних типов растительности в сообщества других типов. Степная растительность на высокогорных плато совместно с высокогорными растениями образует так называемые криофитные степи (крылово-типчачковая, оттянуто-мятликовая) (Пешкова, 2001). Близкими по экологии к криофитным степям являются «кобрезники» – своеобразные растительные сообщества, характерные для высокогорий холодных аридных гор внутриконтинентальной Азии, относимые А.В. Куминовой (1960) к травянистым тундрам.

С другой стороны, в более увлажнённых районах с хорошо выраженным нивальным поясом, субальпийский и альпийский пояса достаточно чётко выделяются. Например, на Северо-Чуйском хребте в районе Актру, где выделению высокогорий способствует хорошо развитый лесной пояс, верхняя граница которого является чётким индикатором начала этой зоны.

Выше лесного пояса обычно начинается субальпийский пояс, растительность которого представлена зарослями кустарников (ерников), в которых доминирует берёзка круглолистная (*Betula nana* subsp. *rotundifolia*), зарослями жимолости, смородины и кустарниковых ив. Между кустарниковыми зарослями часто встречаются участки высокотравья, в которых преобладают высокие широколистные мезоморфные растения типа *Saussurea frolovii*, *Vupleurum longifolium*, как правило, встречающиеся на лугах в горнолесном поясе. Выше кустарников подобные растения образуют красочные высокотравные субальпийские луга.

Растительность альпийского (вернее альпинотипного) пояса имеет комплексный характер переходный между гольцами Восточной Сибири и

более увлажнёнными горами типа Альп и Кавказа. Альпийские луга представлены здесь среднетравными лугами, характерными для более низких выровненных участков с холодным, умеренно подточным или проточным увлажнением и относительно высокой в период вегетации температурой воздуха, и низкотравными лугами, развивающимися возле тающих снежников в условиях холодного подточно-застойного увлажнения и низких температур в период вегетации (Седельников, 1988; Ревушкин, 1988). Как правило, альпийские луга развиваются вблизи водотоков, в наиболее увлажнённых местах. Более широко распространены горные тундры, приуроченные в основном к обширным, приподнятым высокогорьям. На Алтае выделяют мохово-лишайниковые, кустарничковые, травянистые тундры (Куминова, 1960). В верхней части альпийского пояса на пологих гребнях хребтов и на каменистых склонах и осыпях можно встретить своеобразные сообщества криофитных подушечников – характерной растительности внутриконтинентальных высокогорий Азии, находящиеся здесь на северном пределе распространения. В самых суровых условиях распространены высокогорные холодные пустыни со скудной дезинтегрированной растительностью из мхов и лишайников, и немногочисленных цветковых растений. На самых высоких хребтах верхним пределом развития растительности обычно является снеговая линия, но и выше её встречаются отдельные растения, приуроченные, в основном, к выходам скал и поверхностям, с которых сдувается снег.

Иногда в высокогорьях среди тундры и на склонах в месте выхода грунтовых вод встречаются зачатки торфяных болот. На скальных и осыпных склонах по всему профилю гор часто развиваются специализированные формы растительности, состоящие из специализированных к данным местообитаниям растений – петрофитов. Причём на подвижных осыпях существуют растения-гляреофиты имеющие комплекс биоморфологических адаптаций, способствующих существованию в условиях постоянного механического повреждения и засыпания обломками породы.

Таким образом, растительность Юго-Восточного Алтая, расположенного на стыке различных климатических зон и крупных биогеографических выделов, несёт на себе ярко выраженный комплексный характер.

3. ПОДУШКОВИДНЫЕ РАСТЕНИЯ ЮГО-ВОСТОЧНОГО АЛТАЯ

3.1. Морфологическое строение подушковидных растений

В классификациях ПР используются различные критерии: морфологические (форма, величина, характер поверхности, наличие и качество заполняющего подушки материала, плотность, характер опушения, характер ветвления, особенности строения корневых систем (в том числе в онтогенезе), эколо-биологические (степень вегетативной подвижности, способность к партикуляции, наследственно закреплённому росту и возможности его изменения под влиянием среды) и т. д. (см. раздел 1.5.). Различные подходы к классификации отражают различные подходы к изучению ПР. Однако, несмотря на достаточно большую историю изучения этой группы растений, не было предложено классификации строения побеговых систем или скелетной основы, отражающей сущность растительной морфы. Конечно, плотность, характер ветвления, строение корневых систем имеют большое значение, но они являются частными признаками, которые находят отражение в морфологической схеме растения. Именно морфологический подход к изучению жизненных форм является той основой, на которой может базироваться её изучение по принципу орган – функция (Волков, 2002г).

Морфологические особенности подушковидных растений наиболее полно выявляются при изучении их формирования в онтогенезе. Довольно подробно этот вопрос раскрыт И.Г. Серебряковым (1962), на примере формирования подушковидной ЖФ у *Silene acaulis* (рис. 18). К наиболее существенным выявленным особенностям ПР относятся следующие:

1) Преобладание роста корня над ростом главного побега, прирост которого ничтожен.

2) Ветвление главной оси посредством верхушечных почек происходит на втором и третьем году, боковые ветви сначала располагаются под прямым углом к главной оси и отходят от неё радиально, прилегая к субстрату. Боковые ветви второго и следующих лет располагаются на главной оси под острым углом к ней.

3) Все боковые побеги в течение первых лет нарастают моноподиально и лишь при усилении начинают ветвиться, боковые ветви на них более сильно нарастают на нижней стороне (гипотония ветвления), причём это выражено тем сильнее, чем больше угол отхождения боковой материнской ветви от главной оси.

4) При достижении возраста цветения, на каждом побеге формируется верхушечный цветок, и только периферийные побеги часто остаются вегетативными. С началом цветения прекращается моноподиальное ветвление и дальнейшее ветвление происходит симподиально.

5) Внутри растения со временем накапливается торфянистая заполняющая масса.

Приведённая схема образования ПР в ходе онтогенеза не является единственно возможной, конвергентно сходные подушковидные растения могут возникнуть на основе различных сценариев развития и архитектурных моделей. Кроме того, даже на основе одной архитектурной модели могут возникнуть различные модификации ПР, вплоть до других ЖФ у факультативных ПР.

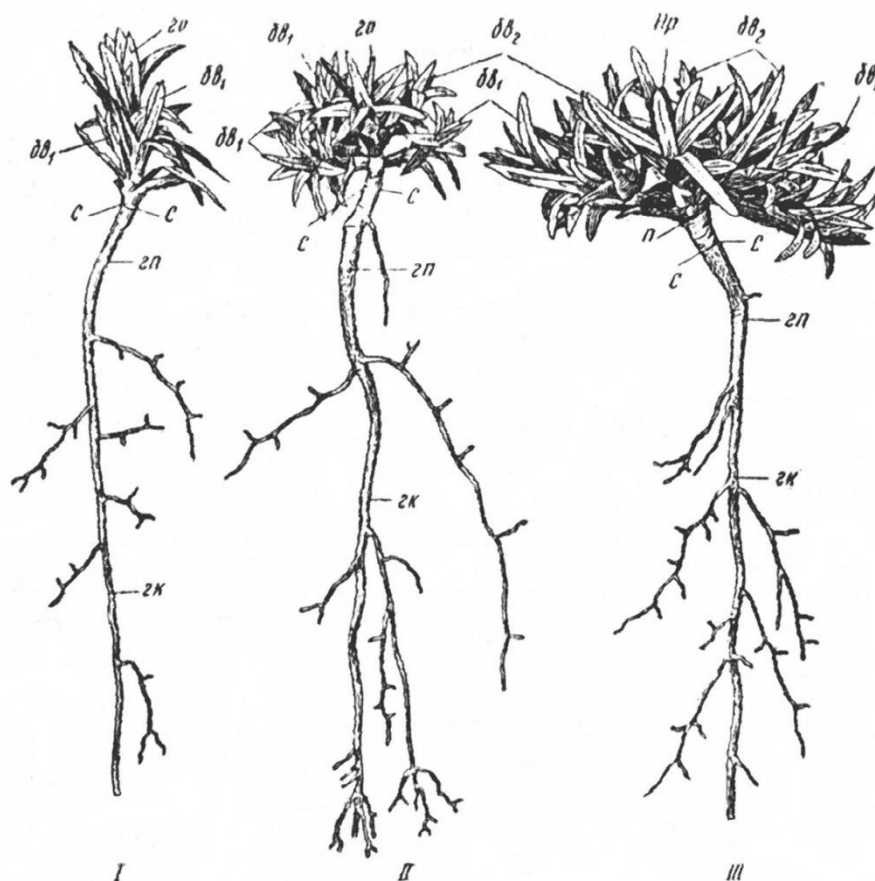


Рис. 18. *Silene acaulis*. Формирование плоской подушки (По: Рау, 1939; Серебрякову, 1962): I – сеянец в начале второго года, II и III – трёхлетние растения; zo – главная ось, бв – боковые ветви, с – семядоли, зпк – гипокотиль, зк – главный корень.

Типичная подушковидная форма у растений образуется благодаря полимеризации побеговых систем, уменьшению общей длины побегов и ветвлению нескольких порядков, самое верхнее из которых способствует созданию плотной поверхности. Классическим примером подушковидных растений такого типа являются представители рода *Azorella* (рис. 1). На территории Юго-Восточного Алтая подобную структуру имеют *Silene turgida* (рис. 21), *Potentilla biflora* (рис. 27) и др. «Подушки» могут также образоваться в результате полимеризации многочисленных одревесневающих в той или иной степени побегов, исходящих из одного или нескольких оснований, между

которыми накапливается субстрат – например у *Rhodiola coccinea* (рис. 21), *Saxifraga androsacea* (рис. 19). Причём, поверхностная часть таких растений может быть достаточно плотной и ровной. Плотность структуры достигается как путём увеличения относительного количества побегов и листьев (полимеризация), так и накоплением в подушке субстрата, состоящего из органических остатков самого растения и неорганического материала.

В ходе изучения строения ПР Юго-Восточного Алтая было выявлено шесть типов подушек (Волков, 2002г).

1. *Saxifraga androsacea* (рис. 19) по типу строения можно отнести к розеточным (полурозеточным, по Жмылёву и др., 2002) растениям. Но внутри неё, у основания неветвящихся, плотно расположенных побегов, усаженных мелкими листьями, на определенной стадии развития накапливается субстрат, состоящий из отмерших листьев и мелкообломочного материала, в результате чего растение приобретает форму плотной подушки. В этом случае накопление субстрата в основании растения можно считать чертой, отличающей ПР от плотных розеточных и полурозеточных форм. Сходное строение с *Saxifraga androsacea* имеют *Eritrichium pulviniforme* (рис. 19), *Saxifraga oppositifolia*, что позволяет нам отнести их к одному морфологическому типу ПР. В этом случае довольно тонкие древесные побеги растений, усаженные мелкими листьями, которые также отмирают и перегнивают в глубине подушки, имеют ветвящийся характер. Подобный тип морфологического строения мы определяем, как Eritrichium-тип (Е-тип). Плотно расположенные побеги и листья у подобных небольших ПР создают компактные «травянистые подушки», причём зона живых листьев обычно не превышает нескольких сантиметров, и при увеличении размеров подушки, появляется и растёт зона, в которой скапливаются отмершие листья и частицы субстрата. При небольших размерах подушки (4–5 см в диаметре) листья могут функционировать по всей толще подушки, но при увеличении размеров подушки плотно расположенные листья в верхней части затеняют нижние, что, по-видимому, и является причиной их отмирания. Как видно из рис. 19, у ПР этого типа плотная поверхность формируется не в результате усиления ветвления побегов в «коровой части» подушки, а, в основном, за счёт их компактного расположения и огромного количества мелких листьев, заполняющих промежутки между ними.

2. По-другому происходит формирование подушки *Ferulopsis hystrix* – Ferulopsis-тип (F-тип). У этого растения опорной основой подушки являются листья, отходящие от укороченных побегов. В этом случае зимующие почки возобновления находятся у основания прошлогодних листьев (ближе к проксимальной части побега), черешки которых одревесневают и остаются на растении в течении ряда лет, образуя плотную розетку. Новые листья растут между прошлогодними черешками, некоторое время находясь под их защитой. Внутри подобной структуры часто накапливается субстрат, состоящий из отмерших листьев и заносимых ветром частиц пыли и песка, в результате чего создаются довольно плотные подушки (рис.19).

3. Среди ПР, относимых нами к группе розеточных, имеются растения, в формировании плотной структуры которых также большую роль играют одревесневшие черешки (рахисы) прошлогодних листьев, остающиеся на растении. В этом случае они располагаются на побегах ниже почек возобновления. Между черешками в таких растениях также может накапливаться субстрат, состоящий из отмерших частей растения и занесённого извне материала. Подобную структуру имеет, например, *Paraquilegia anemonoides* (рис. 19). Очень сходную структуру образуют и растения из рода *Rhodiola*, но в этом случае одревесневают годовичные побеги, лишённые листьев: они остаются на растении, в последующие годы играя такую же роль, что и одревесневающие черешки листьев у *Paraquilegia*, что можно рассматривать как пример конвергентного сходства. Такой тип морфологической структуры мы выделяем как *Rhodiola*-тип (R-тип).

4. Сходный тип морфологической структуры, в формировании которой принимают участие одревесневшие рахисы листьев, создающие колючую поверхность подушки, имеют *Oxytropis tragacanthoides* (рис. 20, 21), *O. Polyphylla*. Однако на определённой стадии развития у этих растений формируются ветвящиеся “воздушные”, сильно одревесневающие подушки, в разной степени заполняемые субстратом. На ранних стадиях развития эти растения можно отнести к R-типу, как и другое колючее растение, обычно не достигающее в своём развитии стадии «воздушных» подушек – *Oxytropis kossinskyi*. Таким образом, *Oxytropis tragacanthoides*-тип у ПР можно рассматривать как дальнейшее развитие *Rhodiola*-типа в процессе онтогенеза. Такие растения, формирующие облик сообществ ксерофитных колючеподушечников мы выделяем как *Oxytropis tragacanthoides*-тип (Ot-тип).

5. Некоторые подушковидные растения имеют строение, напоминающее строение полушаровидных кустарников или кустарничков, но с более плотной структурой, создаваемой компактно расположенными ветвящимися побегами, и с довольно сомкнутой фотосинтезирующей поверхностью. Внутри подобных подушек накапливаются отмершие листья и побеги, образующие субстрат, с занесённым ветром внешним материалом. Такое строение в Юго-Восточном Алтае имеют виды рода *Minuartia* (рис. 19). Этот тип строения мы выделяем как *Minuartia*-тип (M-тип). Такие растения имеют переходный характер от шаровидных кустарников и кустарничков к следующему типу ПР.

6. Наибольшего совершенства подушковидная структура достигает у группы растений, которую можно назвать типичными ПР. Для этих растений характерно чёткое разделение двух зон: зоны, заполненной субстратом, и зоны, где располагаются фотосинтезирующие и генеративные органы, причём обычно первая превышает по размерам вторую. Система побегов у таких растений имеет специфический радиально-ветвящийся характер нарастания с акротонным усилением, в результате чего формируется более или менее полусферическая поверхность. Именно такая структура характерна для растений *Silene turgida*, *Potentilla biflora*, *Eremogone formosa* (рис. 19 № 6), которые мы относим к *Silene turgida*-типу (St-тип). Поверхность таких

растений формируется плотно расположенными розетками миниатюрных листьев, формирующими довольно плотную поверхность.

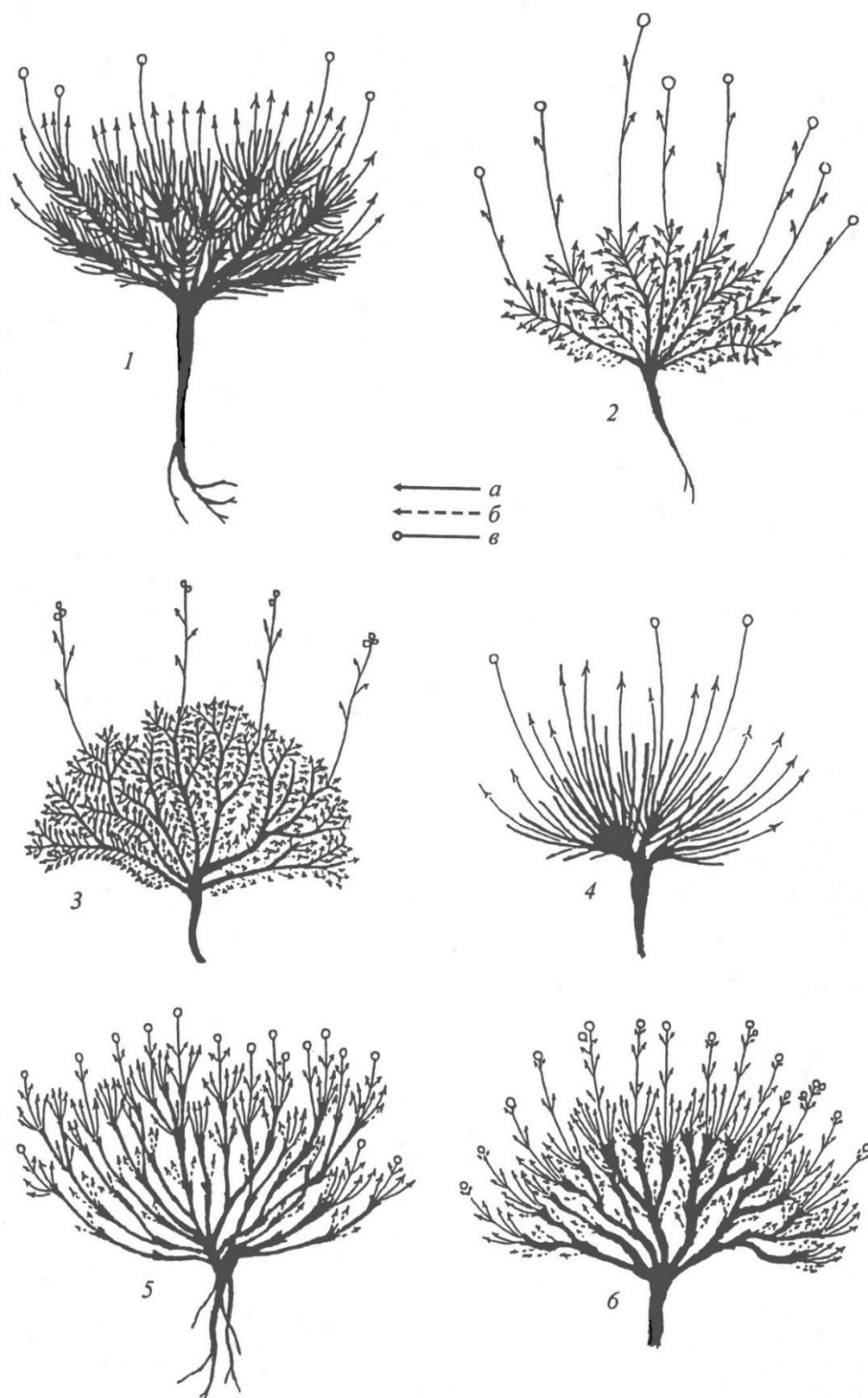


Рис. 19. Морфологические типы подушковидных растений Юго-Восточного Алтая (по: Волков, 2002г): 1 – Rhodiola-тип (*Paraquilegia anemonoides*), 2 – Eritrichium-тип (*Saxifraga androsacea*), 3 – Eritrichium-тип (*Eritrichium pulviniforme*), 4 – Ferulopsis-тип (*Ferulopsis hystrix*), 5 – Minuartia-тип (*Minuartia arctica*), 6 – *Silene turgida*-тип (*Eremogone formosa*). а – листья, б – отмершие листья, в – цветки

Таким образом, при выделении типов ПР на территории Юго-Восточного Алтая, были использованы специфические комплексы признаков, характеризующие строение этих растений. В основу выделения признаков положен принцип аналогии, позволяющий выделять сходные особенности строения растений вне зависимости от их происхождения (рахисы и годичные побеги у ПР *Rhodiola*-типа). Конвергентно сходные структуры, возникшие из различных органов, в систематически обособленных группах цветковых растений отражают общие тенденции приспособительной эволюции растений, ярким примером чему являются ПР Юго-Восточного Алтая (Волков, 2002г).

Субстрат, накапливающийся внутри ПР, является частью их структуры, что позволяет рассматривать эту специфическую жизненную форму как комплекс, состоящий не только из живых и неживых структурированных тканей растения, но и из неорганического материала, носящего неструктурированный характер, который придаёт этим растениям специфические особенности. Характер строения и длительность жизни ПР способствуют накоплению отмерших органических остатков растения и задержанию занесённого ветром мелкого обломочного материала и пыли, которые довольно быстро заполняют относительно небольшой объём подушки между плотно расположенными побегами. В отдельных случаях часть заполняющего материала может попадать внутрь подушки в результате контрактивной деятельности корневой системы. Таким образом, субстрат накапливающийся внутри ПР, является одним из характерных признаков этой ЖФ. В отдельных случаях, как было описано раньше, небольшие молодые растения, например, *Eritrichium pulviniforme* (рис. 19 № 3), не имеют заполняющего субстрата, и критериями отнесения их к ПР является морфологическая схема строения, форма и плотность структуры. Внутри таких растений с увеличением размеров, как правило, все же начинает накапливаться субстрат (Волков, 2002г).

Другой характерной особенностью ПР, упоминаемой многими авторами, является создание плотной ассимиляционной поверхности. Надо отметить, что этот признак довольно четко выявляется у облигатных ПР, достигающих больших размеров – *Potentilla biflora*, *Oxytropis tragacanthoides* и т. д. Но, даже у этих типичных ПР размеры ассимиляционной поверхности могут существенно варьировать. Например, у *Oxytropis tragacanthoides*, в зависимости от района произрастания и климата сезона сложные листья имеют от двух до семи пар листочков, что сказывается на толщине фотосинтезирующего слоя, но в целом существенно не меняет габитус растения.

У других ПР характер фотосинтезирующих органов может сильно варьировать не только в зависимости от возрастной стадии, но и от местообитания и особенностей вегетационного периода. Например, *Eremogone formosa* в зависимости от местообитания или климатических условий вегетационного периода может иметь различную величину ассимиляционной поверхности, выражающуюся в степени развития фотосинтезирующих органов: от небольшого слоя на поверхности подушки до

побегов и листьев, в несколько раз превышающих диаметр подушковидного основания растения, вплоть до полной деформации подушковидной структуры (рис. 41). Такие растения мы относим к группе факультативных ПР (см. раздел 4.2.7.).

Для подушковидной ЖФ характерен комплекс морфологических особенностей, которые можно выявить в ходе онтогенеза типичного ПР, либо при сравнении ПР и переходных к ним жизненных форм.

1) Происходит перемещение фотосинтетически активных органов на периферию. Этот процесс отражён у различных видов растений Юго-Восточного Алтая следующим образом:

а) фотосинтезирующие органы занимают большую часть надземного объёма, занимаемого растением (*Caragana bungei* (рис.20));

б) фотосинтезирующие органы обычно занимают не более половины диаметра подушки (*Oxytropis tragacanthoides* (рис. 20), *Rhodiola coccinea*);

в) фотосинтезирующие органы занимают тонкий поверхностный слой подушки (*Silene turgida* (рис. 20), *Potentilla biflora*).

Внутри тела подушковидного растения выделяются три зоны, отличающиеся по физико-химическим свойствам и характеру биологических процессов. Нижняя зона, заполненная органо-минеральным субстратом (10–30 % от объёма – рыхлые кустарники-подушки, 30–60 % – рыхлые и воздушные подушки, 60–90% – плотные подушки), характеризуется утилизацией мёртвых органических остатков и образованием почвоподобного субстрата. Средняя зона заполняется воздухом и обеспечивает эффективную деятельность гетеротрофов первой зоны и фотосинтез располагающихся по периферии органов растения (у экстраплотных подушек эта зона отсутствует). Наружный слой, состоящий из фотосинтезирующих органов, варьирует от 90 % (подушковидные кустарники) до 5–10 % (плотные подушки) от объёма подушки и выполняет дополнительную защитную функцию (Волков, 2002г).

2) По строению фотосинтезирующие органы можно разделить на следующие типы:

а) скученные розетковидные многолетние побеги с миниатюрными листьями (*Silene turgida*, *Potentilla biflora*);

б) более крупные побеги с зелёными листьями в верхней части, рахис листа которых или сам побег превращается в колючку (*Oxytropis tragacanthoides*, *Rhodiola coccinea*);

в) зелёные побеги или листья, отрастающие в вегетационный период от древесного основания и образующие фотосинтезирующую поверхность, отстоящую от многолетнего подушковидного основания растения (*Astragalus testiculatus*).

По характеру расположения генеративных органов можно выделить следующие типы ПР:

1) генеративные органы располагаются на поверхности подушки (*Potentilla biflora*);

2) генеративные органы поднимаются над поверхностью субстрата на неспециализированных фотосинтезирующих побегах (*Rhodiola coccinea*);

3) генеративные органы поднимаются над поверхностью субстрата на специализированных побегах (*Silene turgida*).

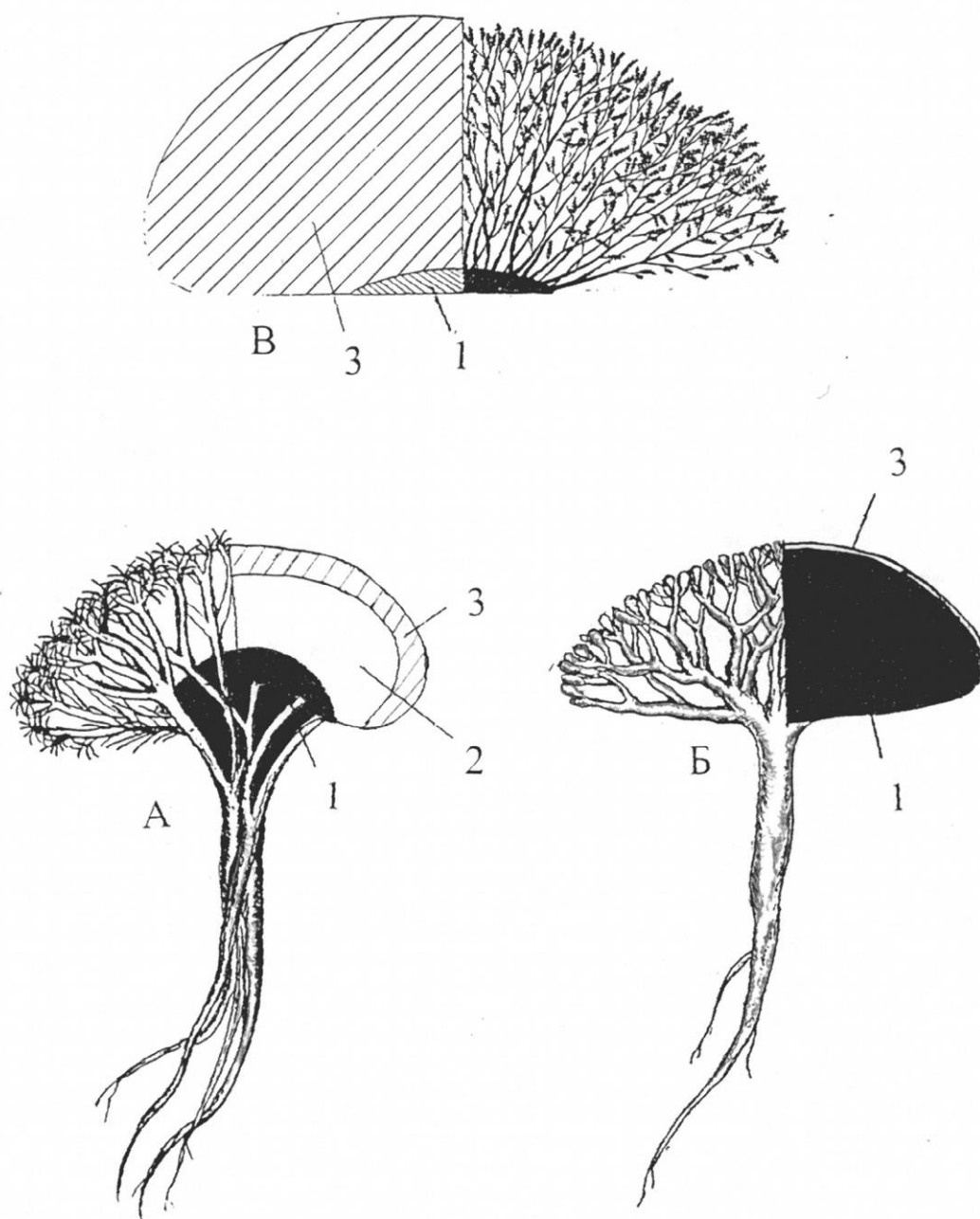


Рис. 20. Соотношение зон внутри некоторых растений Юго-Восточного Алтая (по: Волков, 2002г): А – *Oxytropis tragacanthoides*, Б – *Silene turgida*, В – *Caragana bungei*: 1 – зона, заполненная органо-минеральным субстратом, 2 – воздушная зона, 3 – фотосинтезирующий слой

Характер расположения генеративных органов, по-видимому, не только отражает общие эволюционные тенденции различных таксонов, к которым относятся подушковидные растения, но и несёт адаптивную функцию.

Исходя из вышеизложенного, классификация ПР Юго-Восточного Алтая была проведена по следующим критериям:

- 1) криофитные или ксерофитные ПР (см. разделы 4.1.1. и 4.1.2.);
 - 2) облигатные или факультативные ПР (см. раздел 4.2.7.);
 - 3) тип морфологической структуры (Е-, Р-, R-, Ot-, М- или St-типы);
 - 4) по величине фотосинтезирующего слоя обычно характерного для ПР:
 - а – фотосинтезирующие органы занимают значительную часть объёма растения,
 - б – занимают не более половины диаметра подушки,
 - в – занимают тонкий поверхностный слой подушки;
 - 5) по строению фотосинтезирующих органов:
 - а – скупенные многолетние побеги с розеткой миниатюрных листьев на конце,
 - б – годовичные облиственные побеги, рахис листа которых древеснеет;
 - в – зелёные травянистые, ежегодно отмирающие побеги над многолетней деревянистой основой подушки;
 - г – растения с плотно расположенными листьями и побегами по типу розеточных;
 - б) по характеру расположения генеративных органов:
 - а – генеративные органы располагаются на уровне поверхности подушки,
 - б – генеративные органы поднимаются над поверхностью подушки на неспециализированных побегах,
 - в – генеративные органы поднимаются над поверхностью подушки на специализированных (генеративных) побегах.
- В целом, для ПР можно выделить сочетания следующих признаков:
- 1) слабое развитие главной оси (Troll, 1937; Серебряков, 1952; Борисова, 1962);
 - 2) радиальное расположение основных скелетных осей (Борисова, 1962);
 - 3) регулярное многократное ветвление побегов (с акротонным усилением), носящее этажированный характер (Борисова, 1962) у ветвящихся ПР или плотное расположение многочисленных побегов у розеточных ПР, и, как следствие, наличие одновременно развивающихся точек роста (Заленский, 1948; Зайцева, 1949; Удалова, 1978), результатом чего является компактность и образование единой плотной ассимиляционной поверхности (Палибин, 1914; Troll, 1937; Хохряков, 1994);
 - 4) частичное или полное заполнение тела ПР субстратом, что усиливает общую плотность структуры ПР;
 - 5) слабое и медленное одревеснение годовичных побегов (Радкевич, 1928; Василевская, 1940; Серебряков, 1954; Борисова, 1962), характерное для многих ПР, заполняемых субстратом;
 - 6) незначительный прирост побегов, составляющий несколько миллиметров (Борисова, 1962; Хохряков, 1994) для облигатных ПР, растущих в экстремальных условиях высокогорий, и обычно несколько больший прирост у ПР, растущих в местах, где вегетационный период более

длительный. Некоторые ПР, например, F- и R-типов, в благоприятный вегетационный период могут иметь значительный прирост фотосинтезирующих листьев или годичных побегов, которые затем отмирают, при этом скелетные побеги в размерах увеличиваются незначительно;

7) сближенное расположение побегов (Schroter, Hauri, 1914; Палибин, 1914; Заленский, 1948; Борисова, 1962);

8) образование мелких листьев (Schröter, Hauri, 1914; Серебряков, 1954; Борисова, 1962). Однако у некоторых растений, относимых нами к группе факультативных ПР, размеры листьев в зависимости от условий произрастания могут существенно варьировать;

9) перезимовывание с открытыми почками, находящимися над поверхностью почвы или на небольшой высоте (хамефиты, реже нанофанерофиты) (Schroter, Hauri, 1914; Rauh, 1939; Борисова, 1962), либо в верхней части заполняющего растение субстрата (гемикриптофиты) (Мазуренко, 1986);

10) сохранение главного корня в течение всей жизни, а в случае отмирания его у взрослых особей – образование придаточных корней (Борисова, 1962);

3.2. Обзор подушковидных растений Юго-Восточного Алтая

Обзор ПР составлялся на основе материалов, собранных автором на территории Горного Алтая, анализа фондов Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета и литературных данных (“Флора Сибири”, “Флора Западной Сибири” П.Н. Крылова и др.). В обзоре приведены виды подушковидных растений, выявленные на территории Юго-Восточного Алтая. Представлены как облигатные подушковидные растения, произрастающие в генеративном состоянии обычно в подушковидной форме, так и факультативные ПР, которые могут произрастать в виде других жизненных форм (см. раздел 4.2.7.). Для факультативных ПР рассматривается строение только подушковидной биоморфы. Кроме того, в список внесены растения, склонные к образованию подушковидной формы, но отнесение которых к группе подушковидных растений показалось нам довольно спорным. Для каждого вида ПР дана краткая характеристика морфологических особенностей (в виде предложенной формулы, в которой последовательно указывается принадлежность к морфологическому типу, относительный объем фотосинтезирующих органов в подушке, строение фотосинтезирующих органов, строение генеративных побегов (буквенные обозначения морфологических признаков приводятся в разделе 2.1). В обзоре также кратко указана эколого-ценотическая характеристика вида, приуроченность к ботанико-географическим поясам, распространение на территории Горного Алтая, частота встречаемости, обилие. Семейства и роды располагаются по системе А. Энглера, виды в порядке букв латинского алфавита.

CHENOPODIACEAE

Anabasis brevifolia С.А. Meyer Фл. Сиб. 5: 180; Крылов, Фл. Зап. Сиб. 4: 962.

Своеобразное ксерофитное суккулентное облигатное ПР (St-тип, б, в, б) (рис. 20.1.). Образует подушки небольших размеров (диаметр до 40 см, обычно меньше), одревесневшая часть которых часто заполняется субстратом. На довольно многочисленных одревесневших ветвях располагаются суккулентные листья. Корневая система толстая, стержневая, слабо ветвящаяся. Характерен для аридных ландшафтов Центральной Азии. В Юго-Восточном Алтае растёт в горностепном поясе на щебнистых и глинисто-солонцеватых субстратах. Встречается довольно часто в западной части Чуйской котловины. Местами обилен.



Рис. 20.1. *Anabasis brevifolia* в Чуйской котловине (Алтай) (фото автора)

Kochia prostrata (L.) Schrader Фл. Сиб. 5: 165; Крылов, Фл. Зап. Сиб. 4: 914.

Ксерофитное факультативное ПР (St-тип, б, в, в). Часто образует очень плотные, заполняемые субстратом подушки небольших (диаметр 10–15 см) размеров (рис. 21). Побеги одревесневшие, ветвящиеся, часто формирующие плотную структуру, что позволяет отнести его к ветвящимся подушковидным растениям. Корневище толстое, шнуровидное, непропорционально большое по сравнению с надземными органами. Растёт в солонцеватых, каменистых и песчаных степях, на песках и каменистых склонах в пределах горностепного пояса. Встречается довольно часто в различных районах Чуйской и Курайской котловин. Местами довольно обилен.

Иногда довольно близкую к ПР структуру образует *Ceratoides papposa* Botsch. et Koppicov, что позволяет отнести его к группе растений факультативно переходных к ПР.

CARYOPHYLLACEAE

Stellaria petraea Bunge Фл. Сиб. 6: 26; Крылов, Фл. Зап. Сиб. 5 : 1003.

Криофитное облигатное ПР (St-тип, б, а, а). Образует относительно плотные, ветвящиеся подушки небольших размеров (диаметром до 15 см), в нижней части которых накапливается субстрат, состоящий большей частью из растительного опада. Корневая система преимущественно стержневая (корней один или несколько). Растёт на каменистых склонах, скалах в высокогорных степях, в субальпийском и альпийском поясах. Встречается часто на Сайлюгеме, Северо-Чуйском, Южно-Чуйском и Курайском хребтах. Малообилен.

Minuartia arctica (Stev. ex Ser) Graebn. Фл. Сиб. 6: 42; Крылов, Фл. Зап. Сиб. 5: 1023.

Криофитное факультативное ПР (М-тип, а-б, а, а) (рис. 19). Довольно часто образует плотные жизненные формы (до 30 см диаметром), отдельные экземпляры, заполняемые в нижней части субстратом (состоящим в основном из растительного опада), можно отнести к довольно рыхлым розеточным ПР. В арктических областях образует довольно плотные подушковидные структуры (рис 3 № 3). Растёт в щебнисто-лишайниковой и дриадовой тундрах, на щебнистых и каменистых склонах. Довольно редко встречающийся на всей территории Юго-Восточного Алтая вид. Малообилен.

M. biflora (L.) Schinz. et Thell. Фл. Сиб. 6: 42; Крылов, Фл. Зап. Сиб. 5: 1027.

Криофитное факультативное ПР (М-тип, а, б, а). Часто образует небольшие, довольно плотные розеточные подушки небольших размеров (до 20 см диаметром), до половины заполненные субстратом. Растёт на альпийских лугах и нивальных луговинах, в мохово-лишайниковой и каменистой тундрах. Довольно часто встречающийся на всей территории вид. Малообилен.

Eremogone formosa (Fisch. ex Ser.) Fenzl. Фл. Сиб. 6: 49; – *Arenaria formosa* Fischer ex Ser. Крылов, Фл. Зап. Сиб. 5: 1032.

Криофитное факультативное ПР (St-тип, а-б, а, в) (рис. 19). На деревянистом, ветвящемся, заполняемом субстратом довольно плотном основании растения, в зависимости от условий произрастания, формируются фотосинтезирующие органы различной величины: от 3/4 всего объёма растения в наиболее благоприятных условиях до небольшого поверхностного слоя в экстремальных условиях (рис. 41). Растёт на скалах, осыпях, в кобрезиевых пустошах, в щебнисто-лишайниковой и дриадовой тундрах. Широко распространённый вид. Обычно мало обилен.

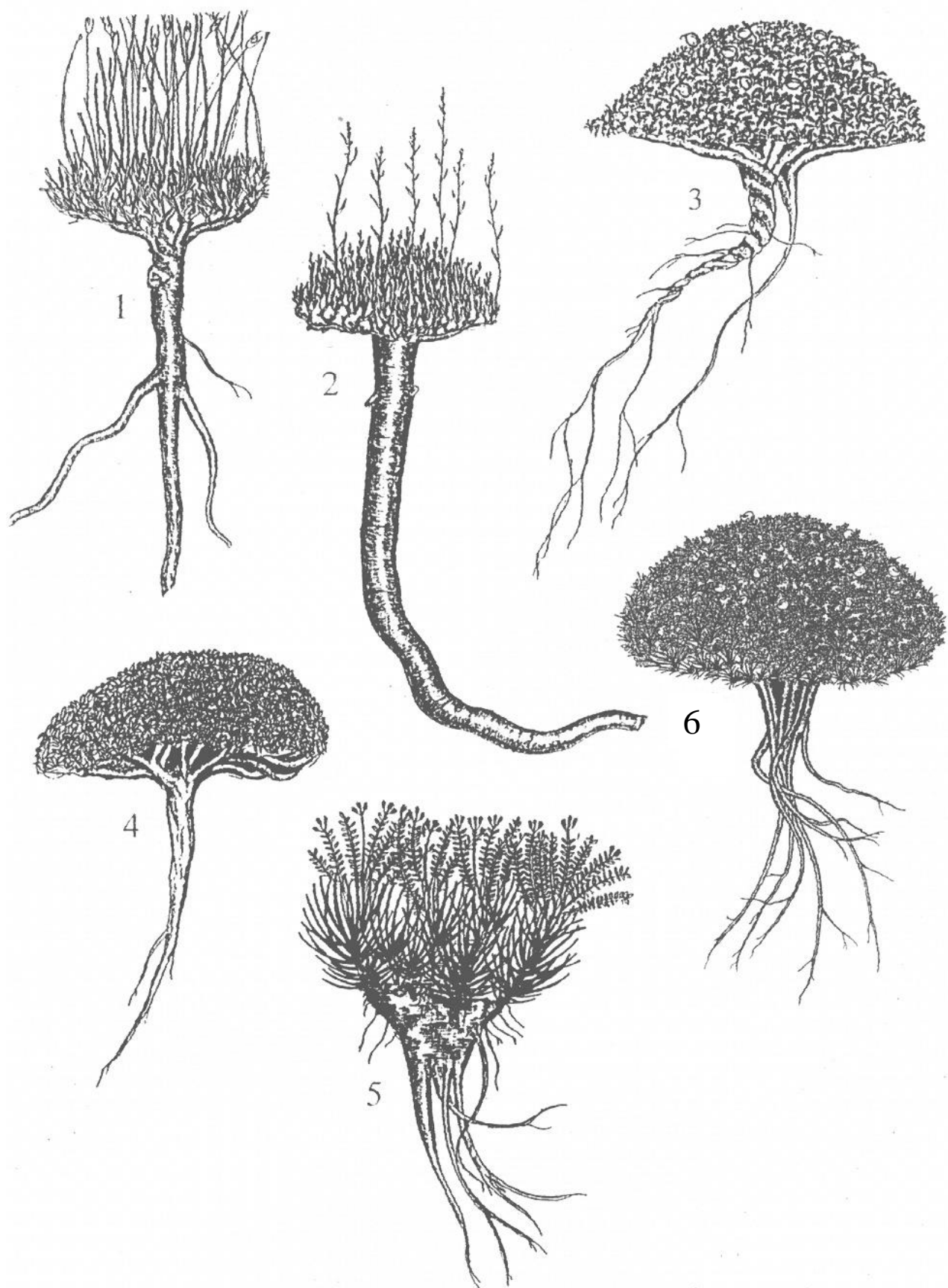


Рис. 21. Подушковидные растения Юго-Восточного Алтая: 1 – *Dianthus versicolor*; 2 – *Kochia prostrata*; 3 – *Oxytropis trichophysa*; 4 – *Silene turgida*; 5 – *Rhodiola coccinea*; 6 – *Oxytropis tragacanthoides*

E. mongolica (Schischkin) Ikonn. Фл. Сиб. 6: 50; – *Arenaria mongolica* Сергиевская, Фл. Зап. Сиб. 12, 2:3271.

Ксерофитное облигатное ПР (St-тип, б, а, в). По строению близок к предыдущему виду. Образует небольшие плотные подушки до 15 см диаметром. Растёт в петрофитных степях в горностепном поясе на хр. Сайлюгем. Необилен.

Silene graminifolia Otth. Фл. Сиб. 6 : 65; Крылов, Фл. Зап. Сиб. 5 : 1058.

Криофитное факультативное ПР (St-тип, б, б, в). Встречается иногда в виде достаточно плотных розеточных подушек, в нижней части которых между короткими одревесневшими побегами накапливается субстрат. Линейные или линейноланцетные листья собраны розетками на концах побегов. Корень довольно толстый стержневой. Растёт в высокогорьях на скалах, каменистых склонах, в щербисто-лишайниковой и дриадовой тундрах. Заходит в нижележащие пояса. Широко распространённый вид. Малообилен.

S. jeniseensis Willd. Фл. Сиб. 6: 66; Сергиевская, Фл. Зап. Сиб. 12, 2: 3272.

Ксерофитное факультативное ПР (St-тип, б, б, в). Достаточно часто образует сходные с предыдущим видом подушки, отличающиеся обычно несколько большими размерами и плотностью структуры. Между более толстыми одревесневшими побегами накапливается субстрат. Корень толстый, стержневой. Растёт в степях, разреженных лесах, на степных склонах, иногда заходит в высокогорье. Встречается редко на хребтах Чихачёва и Сайлюгем. Необилен.

S. turgida Vieb ex Bunge. Фл. Сиб. 6:70; Крылов, Фл. Зап. Сиб. 5:1051.

Ксерофитное облигатное ПР (St-тип, в, а, в). Образует чрезвычайно плотные, на 80–90% заполненные субстратом ветвящиеся подушки (диаметр до 1,2 м, высота до 50 см) (рис. 21). Корневище толстое ветвистое, выпускающее несколько стеблей. На скалах и каменистых склонах в горностепном поясе, иногда выше. Довольно редко встречается на склонах хребтов, окружающих Чуйскую и Курайскую котловины. Местами довольно обилен, иногда является ценозообразователем или содоминантом в сообществах ксерофитных подушечников.

Gypsophila patrinii Ser. Фл. Сиб. 6:85; Крылов, Фл. Зап. Сиб. 5:1089.

Ксерофитное факультативное ПР (St-тип, а, а, в). В Юго-Восточном Алтае обычно встречается в форме рыхлых розеток, лишь некоторые экземпляры принимают форму рыхловатых розеточных подушек, в нижней части заполняющихся субстратом, что позволяет отнести их к группе факультативных подушковидных растений. В Средней Азии часто принимает форму типичного подушковидного растения. Корень толстый, искривлённый, с укороченными деревянистыми побегами. Растёт в каменистых степях, по склонам, среди галечника, по берегам рек. Довольно часто встречающийся в районе Чуйской и Курайской степей вид. Малообилен.

Dianthus versicolor Fischer ex Link. Фл. Сиб. 6:94; Крылов, Фл. Зап. Сиб. 5:1103.

Ксерофитное факультативное ПР (M-тип, а, а, в). Очень редко формирует довольно плотные подушковидные формы (рис. 21). У основания

растения между ветвящимися одревесневающими побегами скапливается небольшое количество субстрата. Корень толстый, стержневой. Растёт на южных каменистых склонах, сухих лугах, скалах. Встречается довольно часто в среднегорье и субальпийском поясе по всей территории. Малообилен.

Кроме перечисленных видов в семействе Гвоздичных на территории Юго-Восточного Алтая встречаются некоторые виды растений, факультативно-переходные к подушковидным жизненным формам. Вполне возможно, что в определённых условиях они могут образовывать подушковидные жизненные формы. Это такие виды, как *Minuartia verna* L., *Silene chamarensis* Turcz. и др. Кроме того, *Stellaria dichotoma* L. часто образует своеобразные рыхлые, “мягкие”, дихотомически ветвящиеся, травянистые подушки диаметром до одного метра, которые после отрыва от основания могут превращаться в “перекати поле”.

RANUNCULACEAE

Paraquilegia anemonoides (Willd.) Ulbr. Фл. Сиб. 6: 112; Крылов, Фл. Зап. Сиб. 5:1127.

Криофитное облигатное ПР (R-тип, б, б, в) (рис. 19). Розеточное подушковидное растение, часто формирует довольно плотные подушки относительно небольших размеров, большая часть которых заполняется субстратом. Корень толстый, многоглавый. Растёт в трещинах скал, на каменистых склонах и осыпях в субальпийском и альпийском поясах Северо-Чуйского и Южно-Чуйского хребтов. Довольно редко встречается. Малообилен.

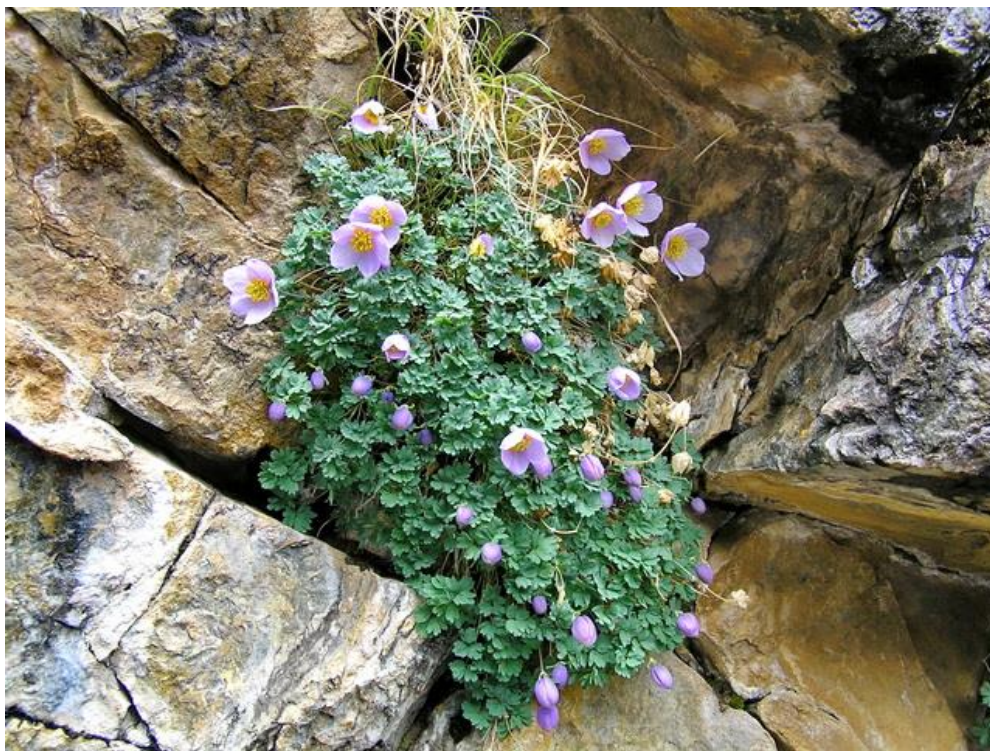


Рис. 21.1. *Paraquilegia anemonoides* (фото автора)

P. microphylla (Royle) Drum. Фл. Сиб. 6: 112.

Криофитное облигатное ПР (R-тип, б, б, в). Розеточное подушковидное растение, формирует небольшие плотные подушки, сходные с предыдущим видом. Растёт в трещинах скал, на каменистых склонах и осыпях в субальпийском и альпийском поясах высокогорий Северо-Чуйского и Южно-Чуйского хребтов. Малообилен.

BRASSICACEAE

Smelowskia calycina (Steph) С. А. Меу. Н. Буш.; Фл. Сиб. 7: 64; Крылов, Фл. Зап. Сиб. 6:1334.

Криофитное факультативное ПР (St-тип, а, в, б). Растение часто встречается в виде небольших розеточных подушек (рис. 22), которые наибольших размеров и плотности достигают в районе хребта Сайлюгем. В нижней части подушки скапливается растительный опад, задерживающийся остатками листовых черешков. Корневая система длинная, толстая. Растёт на скалах, щебнистых россыпях, моренах ледников в каменистой и щебнистой лишайниковой тундре в альпийском поясе. Довольно часто встречается в высокогорной зоне на всех хребтах. Малообилен.

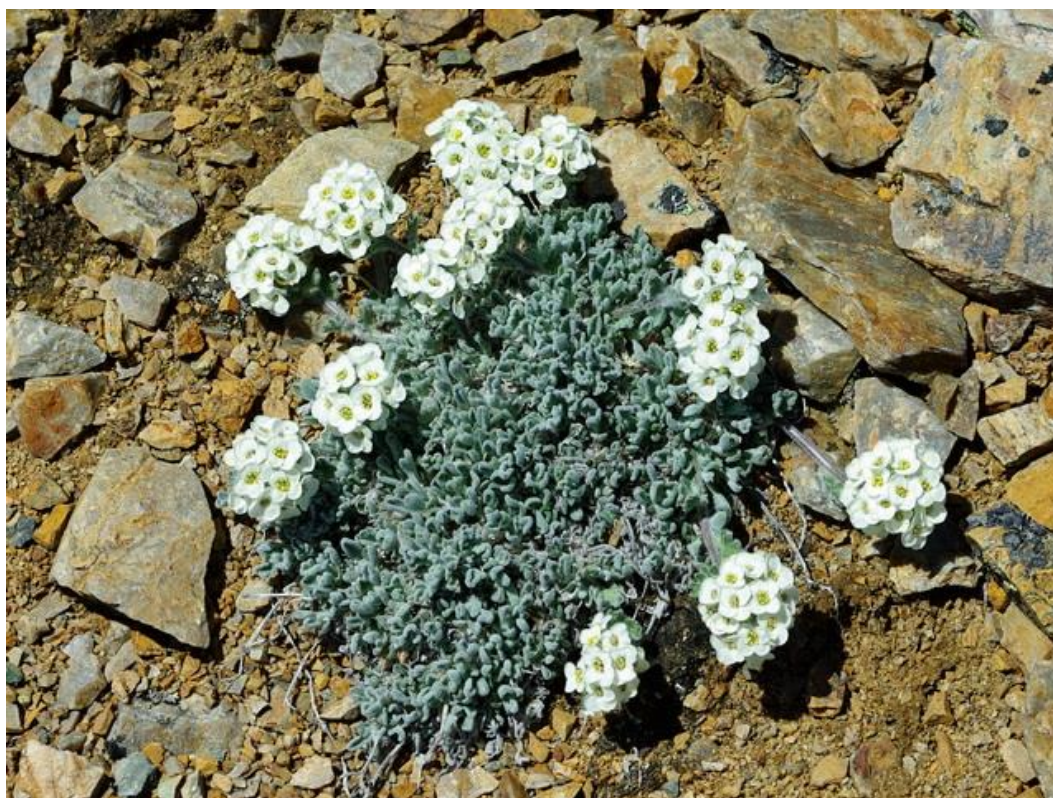


Рис. 22. *Smelowskia calycina* (фото автора)

Кроме этого вида из семейства Крестоцветных на территории Юго-Восточного Алтая встречаются некоторые виды растений, образующих небольшие, довольно плотные розеточные жизненные формы, в нижней части которых может накапливаться субстрат, отнесённые нами к группе

факультативно-переходных к ПР жизненным форм. Это такие виды, как *Draba alpina*, *D. fladnizensis*, *D. oreades*, *Chorispora bungeana*.

CRASSULACEAE

Rhodiola coccinea (Royle) Boriss. Фл. Сиб. 7: 154.

Криофитное облигатное ПР (R-тип, б, б, а). Суккулентное подушковидное растение, которое по типу строения можно отнести к розеточным ПР. От деревянистого основания отходят многочисленные одревесневающие побеги, между которыми накапливается субстрат (рис. 21). Образует довольно большие, часто до 2/3 заполненные субстратом подушки. Корень толстый, скрученный, часто узловатый, поперечно-морщинистый, на верхушке многоглавый. Растёт в сухих высокогорьях выше 2300 метров над ур. м. в альпийском поясе на каменных россыпях, крупнокаменистых склонах, скалах, иногда встречается на альпийских лугах. Довольно обычный для высокогорий Горного Алтая вид. Местами обилен, может выступать в роли доминанта в сообществах криофитных подушечников.



Рис. 22.1. Родиола кровавокрасная (*Rhodiola coccinea*) (фото автора)

)
Rh. quadrifida (Pall.) Fisch. et Mey. Фл. Сиб. 7: 154; Крылов, Фл. Зап. Сиб. 6 : 1405.

Криофитное, облигатное ПР (R-тип, б, б, а). Суккулентное ПР, похожее на предыдущий вид, но более компактное, отличающееся более плотным расположением стеблей. Корень толстый длинный, почти не узловатый, поперечно-морщинистый, на верхушке часто многоглавый. Растёт на крупнокаменистых склонах, скалах в щебнисто-лишайниковых тундрах в

альпийском поясе. В Юго-Восточном Алтае встречается, в основном, на северных макросклонах Северо- и Южно-Чуйского хребтов. Местами обилен, отмечены сообщества, состоящие практически на 90 % из данного вида.

SAXIFRAGACEAE

Saxifraga androsacea L. Фл. Сиб. 7: 174; Крылов, Фл. Зап. Сиб. 6: 1420.

Криофитное облигатное ПР (Е-тип, б, а, в) (рис. 19). Образует небольшие (диаметр до 15 см), но довольно плотные розеточные подушки, большей частью заполненные субстратом, состоящим, в основном, из опавших листьев с нижних частей побегов. Растёт в мохово-лишайниковой тундре, на скалах, нивальных луговинах в альпийском поясе, реже встречается в субальпийском поясе. Встречается изредка на Северо-Чуйском и Южно-Чуйском хребтах. Необилен.

S. oppositifolia L.; Фл. Сиб. 7: 192; Крылов, Фл. Зап. Сиб. 6: 1428.

Криофитное облигатное ПР (Е-тип, в, а, а). Своеобразное ветвящееся растение, образующее достаточно плотные подушки, большей частью заполненные остатками листьев, отмирающих в нижней части плотно расположенных побегов. Корневая система стержневая. В Юго-Восточном Алтае растёт на скалах, осыпях, каменистых склонах в альпийском поясе. Довольно обычный для высокогорий вид, встречающийся, в основном, в верхней части альпийского пояса. Местами довольно обилен.



Рис. 22.2. Камнеломка супротивнолистная (*Saxifraga oppositifolia*) (фото автора)

S. terektensis Bunge in Ledeb. Фл. Сиб. 7: 199; Крылов, Фл. Зап. Сиб. 6 : 1419.

Криофитное облигатное ПР (Е-тип, б, в, в). Образует небольшие (диаметром до 15 см), но довольно плотные розеточные подушки, заполненные большей частью субстратом, состоящим, в основном, из растительного опада. Растёт на скалах, каменистых склонах в альпийском поясе. Встречается изредка на всей территории. Необилен.

К группе факультативно-переходных к ПР жизненных форм можно отнести *Saxifraga hirculus* L., образующие вблизи снеговой линии довольно плотные розеточные жизненные формы. В Средней Азии этот вид отмечается как ПР (Стешенко, 1965).

ROSACEAE

Potentilla astragalifolia Bunge in Ledeb. Фл. Сиб. 8: 65; Крылов, Фл. Зап. Сиб. 7: 1511.

Ксерофитное факультативное ПР (St-тип, а, в, в). На деревянистом, плотном, розеточном основании, которое часто заполняется субстратом, располагаются фотосинтезирующие побеги, которые могут занимать более половины объёма растения. В районах с наиболее аридным типом климата принимает форму типичных ПР. Растёт в опустыненных степях, по щебнистым склонам в Чуйской котловине. Необилен.

P. biflora Willd. ex Schlecht. Фл. Сиб. 8: 46; Крылов, Фл. Зап. Сиб. 7: 1490.

Криофитное облигатное ПР (St-тип, в, а, а). Ветвящееся подушковидное растение, образует большие (диаметр до 80 см, высота до 25 см), очень плотные, до 80 % заполненные субстратом подушки (рис. 27). Редкое на Алтае растение, отмеченное на Курайском хребте в верховьях рек Ортолык и Кубадру и на Северо-Чуйском хребте возле ледника Куркурек. Растёт на выположенных водоразделах, скалах, моренах и каменистых склонах в альпийском поясе. В местах своего распространения является ценозоообразователем криофитных подушечников.

P. kryloviana Th. Wolf Крылов, Фл. Сиб. 8: 66; Фл. Зап. Сиб. 7: 1510.

Криофитное факультативное ПР (R-тип, б, б, в). Розеточное деревянистое основание растения часто заполняется субстратом, и растение приобретает компактную форму, что позволяет отнести его к розеточным ПР. Растёт на щебнистых склонах в каменистой тундре. Встречается изредка на юге Шапшальского хребта, на Курайском хребте, Сайлюгеме. Малообилен.

P. nivea L. Фл. Сиб. 8: 60; Крылов, Фл. Зап. Сиб. 7 :1501.

Криофитное факультативное ПР (St-тип, б, в, в). От деревянистого заполняемого субстратом, основания растения отходят фотосинтезирующие побеги. В высокогорьях часто приобретает розеточную подушковидную форму, которая в наиболее экстремальных условиях достигает наибольшей плотности (*var. pulviniformis* Kurbatsky) (рис. 40). Растёт на скалах, осыпях, каменистых склонах, альпийских лугах, в остепнённых редколесьях. Встречается часто в высокогорьях, но иногда спускается ниже лесного предела. Широко распространённый вид. Малообилен.



Рис. 22.3. Лапчатка двухцветковая (*Potentilla biflora*) (фото автора)

P. sericea L. Фл. Сиб. 8: 53; Крылов, Фл. Зап. Сиб. 7 : 1496.

Ксерофитное факультативное ПР (St-тип, а, г, в). Иногда принимает форму небольшой подушки, в основании заполняемой субстратом, что позволяет отнести его к факультативным розеточным ПР. Растёт на скалах, каменистых склонах, в петрофитных степях во всех поясах. Широко распространённый вид. Малообилен.

Sibbaldia procumbens L. Фл. Сиб. 8: 83.

Криофитное факультативное ПР (Е-тип, в, а, а). Иногда образует относительно плотные подушки довольно больших размеров. Растёт вблизи снеговой линии на щебнистых склонах, каменистых тундрах в верхних уровнях гор. Встречается изредка на всех хребтах. Местами обилен.

Dryadanthe tetrandra (Bunge) Juz. Фл. Сиб. 8: 83; – *Sibbaldia tetrandra* Bunge Крылов, Фл. Зап. Сиб. 7 :1532.

Криофитное облигатное ПР (Е-тип, в, а, а). Часто образует плотные ветвящиеся подушки больших размеров (диаметр до 1 м 50 см, высота до 20 см), которые заполняются субстратом, состоящим, в основном, из отмерших листьев с нижней части побегов, которые цементируются заносным материалом. Растёт на щебнистых склонах, каменистых тундрах в верхних уровнях гор (рис. 23). Встречается довольно часто на всех хребтах. Часто является ценозообразователем криофитных подушечников или выступает в роли содоминанта.



Рис. 23. Подушковидное растение дриадоцвет (*Dryadanthé tetrandra*) (фото автора)

Chamaerhodos altaica (Laxm.) Bunge. Фл. Сиб. 8: 86; Крылов, Фл. Зап. Сиб. 7: 1534;.

Ксерофитное факультативное ПР (St-тип, б, а, а). Образует небольшие (5-15 см), часто заполняемые субстратом ветвящиеся подушки. Корень стержневой. Растёт на южных каменистых склонах и скалах. Встречается изредка в степном поясе. В районах с сухим климатом поднимается в высокогорье. Встречается на хребтах Северо-Чуйском и Сайлюгем. Малообилен.

FABACEAE

Astragalus aksaicus Schischkin Фл. Сиб. 9: 34; Крылов, Фл. Зап. Сиб. 7: 1654.

Ксерофитное облигатное ПР (St-тип, б, в, в). Растёт на галечниках в долинах горных рек (р. Аксай, р. Уландрык, р. Юстыд). Редок. Обычно не обилен.

A. brevifolius Ledeb. Фл. Сиб. 9: 62; Крылов, Фл. Зап. Сиб. 7: 1654.

Ксерофитное облигатное ПР (M-тип, б, в, а). Образует небольшие, плоские, заполненные субстратом розеточные подушки. Растёт в опустыненных степях по долинам горных рек в Чуйской степи и на склонах Северо-Чуйского, Южно-Чуйского хребтов и хребта Сайлюгем. Малообилен.

A. hypogaeus Ledeb. Фл. Сиб. 9: 63.

Ксерофитное факультативное ПР (St-тип, а-б, в, а). Образует довольно плотные, в нижней части заполненные субстратом розеточные подушки, над которыми поднимаются зелёные травянистые побеги. Растёт в степях на открытых каменистых склонах, в степных долинах горных рек в Чуйской котловине. Малообилен.



Рис. 23.1. *Chamaerhodos altaica* (фото автора)

A. testiculatus Pallas Фл. Сиб. 9: 64.

Ксерофитное факультативное ПР (St-тип, а-б, в, а). Образует довольно плотные, частью заполненные субстратом небольшие подушки (рис. 29). Растёт в степях по каменистым склонам, приречным пескам, степным лугам, залежам в Чуйской и Курайской степях. Малообилен.

Oxytropis eriocarpa Bunge Фл. Сиб. 9: 118; Крылов, Фл. Зап. Сиб. 7 : 1753.

Криофитное факультативное ПР (St-тип, б, в, а). Основание подушки образовано сближенными одревесневшими ветвями каудекса, между которыми накапливается субстрат. Черешки листьев одревесневают и после отмирания остаются на растении, задерживая субстрат и уплотняя структуру. Корневище толстое, в основном стержневое. Встречается в высокогорном поясе, на сухих каменистых и щебнистых склонах, кобрезиевых пустошах и травянистых тундрах, в высокогорных степях. Встречается нередко по всей территории. Необилен.

O. intermedia Bunge Фл. Сиб. 9: 119.

Ксерофитное факультативное ПР (St-тип, б, в, а). Основание подушки образовано сближенными одревесневшими ветвями каудекса, между которыми накапливается субстрат. Черешки листьев часто одревесневают и после отмирания остаются на растении, задерживая субстрат и уплотняя структуру. Корневая система стержневая. В горностепном поясе в пустынно-степных долинах горных рек Чуйской и Курайской степей, на сухих каменистых и щебнистых склонах хребтов Сайлюгем и Южно-Чуйского. Довольно редок. Необилен.

O. kossinskyi V. Fedtsch. et Basil. Фл. Сиб. 9: 148.

Ксерофитное облигатное ПР (R-тип, б, б, а). Образует небольшие плотные колючие подушки (25–30 см в диаметре), до половины и больше заполняемые субстратом. Растёт в опустыненных степях, на щебнистых склонах в районе Чуйской котловины. Довольно редок. Необилен.

O. oligantha Bunge. Фл. Сиб. 9: 131; Крылов, Фл. Зап. Сиб. 7: 1721.

Криофитное факультативное ПР (St-тип, б, в, а). От плотных небольших розеточных подушек до рыхлых, переходных к подушковидным жизненным формам. Основание подушки образовано сближенными одревесневшими ветвями каудекса, заполняемыми субстратом. Корневая система стержневая. Растёт в высокогорьях на каменистых и щебнистых субстратах, скалах по всей территории. Местами обилен.

O. physocarpa Ledeb. Фл. Сиб. 9: 144.

Криофитное облигатное ПР (St-тип, б, в, а). Образует относительно небольшие розеточные подушки, частично заполняемые субстратом. Растёт в щебнистой тундре, на всей территории. Встречается довольно редко по всей территории. Необилен.

O. polyphylla Ledeb. Фл. Сиб. 9: 147; Крылов, Фл. Зап. Сиб. 7: 1758.

Ксерофитное облигатное ПР (Ot-тип, б, б, а). Образует довольно большие колючие ветвящиеся «воздушные» подушки, частично заполняемые субстратом. Растёт на сухих каменистых склонах, скалах, каменистых россыпях, по пустынно-степным долинам горных рек на хребтах Курайском и Чихачёва. Встречается в степном и субальпийском поясах. Редок. Местами довольно обилен.

O. setosa (Pallas) DC. Фл. Сиб. 9: 123.

Ксерофитное факультативное ПР (St-тип, б, в, в). Образует розеточные подушки, между одревесневшими ветвями каудекса которых накапливается субстрат. В горностепном поясе на каменистых и щебнистых склонах, скалах в районе Чуйской и Курайской степей. Редок. Необилен.

O. setosa subsp. *aigulak* Saposhn. Фл. Сиб. 9: 124.

Ксерофитное облигатное ПР (St-тип, б, в, в). Образует небольшие розеточные подушки, между одревесневшими ветвями каудекса которых накапливается субстрат. В горностепном поясе на сухих галечниках (хр. Айгулак, долина р. Чуи, близ устья р. Айгулак, Курайский хр., долина р. Узун-Терек). Редок. Необилен.

O. squamulosa DC. Фл. Сиб. 9: 142.

Ксерофитное факультативное ПР (R-тип, б, б, а). Образует довольно большие розеточные подушки с одревесневшими ветвями каудекса, между которыми накапливается субстрат. Отмершие, одревесневшие, плотно расположенные черешки листьев задерживают растительный опад и уплотняют структуру растения. Корневая система стержневая. В горностепном поясе на сухих, щебнистых склонах, на солонцеватых почвах, в опустыненных степях в районе Чуйской котловины. Довольно редок. Необилен.

O. tragacanthoides Fisch. Фл. Сиб. 9: 144; Крылов, Фл. Зап. Сиб. 7: 1757.

Ксерофитное облигатное ПР (Ot-тип, б, б, а). Образует большие (диаметром до 1,5 м) колючие ветвящиеся «воздушные» подушки, которые до 2/3 могут заполняются субстратом (рис. 21). Растёт на каменистых и глинистых склонах, скалах в степном и субальпийском поясах. Встречается часто на склонах гор, окружающих котловины Юго-Восточного Алтая. Основной цензообразователь ксерофитных подушечников.



Рис. 23.2. Остролодочник трагакантовый *Oxytropis tragacanthoides* (фото автора)

O. trichophysa Bunge. Фл. Сиб. 9: 146; Крылов, Фл. Зап. Сиб. 7: 1765.

Ксерофитное облигатное ПР (St-тип, в, а, а). Образует очень плотные, до 90 % заполненные субстратом дихотомические подушки довольно большого размера (диаметр до 1 м) (рис. 21). Растёт на каменистых склонах в горностепном поясе. Изредка заходит в субальпийский пояс. Встречается в районах с наиболее сухим климатом на хребтах Сайлюгем и Монгун-Тайга. Довольно редко встречающийся вид. Малообилен.

Кроме перечисленных видов в семействе Бобовых на территории Юго-Восточного Алтая встречается много видов растений, отнесённых нами к группе факультативно-переходных к подушковидным жизненным формам. Это такие виды, как *Astragalus arcalycensis* Bunge, *A. dilutus* Bunge, *Oxytropis alpestris* B. Schischkin, *O. alpina* Bunge, *O. altaica* (Pallas) Pers., *O. ladyginii* Krylov, *O. macrosema* Bunge, *O. nivea* Bunge, *O. oligantha* Bunge, *O. strobilacea* Bunge и др.

BIBERSTENIACEAE

Bibersteinia odora Steph. Фл. Сиб. 10: 22; Крылов, Фл. Зап. Сиб. 8: 1838.

Криофитное облигатное ПР (R-тип, б, б, а). Образует довольно большие (диаметром больше метра) рыхлые плоские подушки, до половины заполненные субстратом, состоящим, в основном, из растительного опада. Отдельные экземпляры нередко оказываются верхними частями единого сильноодревесневающего и ветвящегося под слоем осыпи ствола, нарастающего на площади до десятка квадратных метров (Камелин, 1998). Растёт на скалах, каменистых склонах, моренах в субальпийском и нижней части альпийского пояса на Северо-Чуйском и Курайском хребтах. Довольно редко встречающийся вид. Местами довольно обилен.

APIACEAE

Vupleurum bicaule Helm. Фл. Сиб. 10: 142; – *V. pusillum* Kryl. Крылов, Фл. Зап. Сиб. 8: 2009.

Ксерофитное факультативное ПР (M-тип, а, в, в). Растёт в степях Центрального и Юго-Восточного Алтая. Встречен в подушковидной форме, которая для этого вида в целом не характерна. Растёт в долинах реки Чуи и её притоков, по окраинам Чуйской степи. Необилен.

Ferulopsis hystrix (Bunge) Pimenov. Фл. Сиб. 10: 182; – *Peucedanum hystrix* Bunge Крылов, Фл. Зап. Сиб. 8: 2052.

Ксерофитное, облигатное ПР (F-тип б, б, г) (рис. 19). Образует довольно плотные, наполовину заполненные субстратом, розеточные подушки. Растёт на сухих, щебнистых склонах в юго-восточных районах Алтая. Довольно редко встречается на склонах Северо- и Южно-Чуйского, Курайского хребтов и хребта Чихачёва. Обычно необилен, но иногда может выступать в качестве содоминанта в сообществах ксерофитных подушечников.

PRIMULACEAE

Androsace dasyphylla Bunge Фл. Сиб. 11: 32; Крылов, Фл. Зап. Сиб. 9: 2137.

Ксерофитное облигатное ПР (E-тип, а, в, а). Образует небольшие плотные ветвящиеся подушки, заполняемые в нижней части субстратом, состоящим, в основном, из отмирающих по мере нарастания побегов листьев. Поверхность образована скученными плотно облиственными розеточными побегами, над которыми едва возвышаются генеративные побеги. Образует ряд форм от плотных подушек до переходных к подушковидным. Редкое

растение на Алтае. Растёт по степным каменистым склонам и скалам в долине реки Чуи. Необилен.

BORAGINACEAE

Eritrichium altaicum М. Роров Фл. Сиб. 11: 145.

Ксерофитное факультативное ПР (Е-тип, а, а, в). Образует небольшие (до 20 см) довольно плотные ветвящиеся подушки, наполовину заполненные субстратом, состоящим, в основном, из отмерших листьев. Образует ряд переходных форм от розеточных до подушковидных, отличающихся, в основном, размерами вегетативных и генеративных органов. На щебнистых и каменистых склонах в степном поясе на всей территории. Довольно редок. Необилен.

E. pectinatum (Pall.) DC. Фл. Сиб. 11: 146; Крылов, Фл. Зап. Сиб. 9: 2255.

Ксерофитное факультативное ПР (Е-тип, а, а, в). Образует небольшие ветвящиеся подушки, по форме и строению сходные с предыдущим видом. Растёт на скалах, каменистых склонах в лесном и субальпийском поясах на Северо-Чуйском и Катунском хребтах и в районе Чуйской степи. Довольно редок. Необилен.

E. pulviniforme М. Роров Фл. Сиб. 11: 147.

Криофитное облигатное ПР (Е-тип, а, а, в) (рис. 19). Образует довольно большие (до 30 см) ветвящиеся плотные подушки, часть которых по мере роста заполняется субстратом, состоящим, в основном, из отмирающих у основания подушки листьев. Встречается в высокогорных щебнистых и каменистых степях, на осыпях, в щебнистых и дриадовых тундрах по всей территории. Редок. Необилен.

К группе факультативно-переходных к ПР видов можно отнести *E. villosum* (Ledeb.) Bunge, который иногда встречается в довольно плотной розеточной жизненной форме. Е.А. Волкова (1994) относит этот вид на Монгольском Алтае к факультативным ПР.

LAMIACEAE

Dracocephalum imberbe Bunge Фл. Сиб. 11: 176; Крылов, Фл. Зап. Сиб. 9: 2322.

Криофитное факультативное ПР (St-тип, а, в, в.). Иногда встречается в виде довольно рыхлых подушек (рис 23). В нижней части растения накапливается субстрат. Корневище восходящее, толстое. Растёт на скалах, крупнокаменистых склонах, нивальных лужайках в альпийском и субальпийском поясах. Встречается нередко по всем высокогорьям. Местами довольно обилен.

Thymus mongolicus (Ronn.) Ronn. Фл. Сиб. 11: 214; – *T. asiaticus* Serg. Крылов, Фл. Зап. Сиб. 9: 2386

Ксерофитное факультативное ПР (М-тип, а, в, б). Образует довольно плотные розеточные подушки. Растёт на щебнистых южных склонах, скалах,

галечниках. Встречается нередко в степном поясе по всей территории. Иногда поднимается в субальпийский пояс. Необилен.

К группе факультативно-переходных к ПР видов в этом семействе можно отнести *Dracocephalum origanoides* Steph., и *Ziziphora clinopodioides* Lam. встречающиеся иногда в форме довольно рыхлых розеточных подушек.



Рис. 23.3. Змееголовник безбородый (*Dracocephalum imberbe*) (фото автора)

ASTERACEAE

Rhinactinidia eremophila (Bunge) Novopokr. ex Botsch. Фл. Сиб. 13: 28; – *Krylovia eremophila* (Bunge) Schischk. Крылов, Фл. Зап. Сиб. 11 : 2671.

Ксерофитное облигатное ПР (St-тип, б, а, в). Образует небольшие, но довольно плотные подушки. Растёт в пустынных степях, на сухих щебнистых склонах. Довольно редко встречается в районе Курайской и Чуйской степей. Необилен.

Dendranthema sinuatum (Ledeb.) Tzvei. Фл. Сиб. 13: 86; Крылов, Фл. Зап. Сиб. 11 : 2742.

Ксерофитное факультативное ПР (М-тип, а-б, в, в). Изредка образует довольно рыхлые подушки, переходные к шаровидным кустарникам. Растёт на скалах и каменистых склонах в среднегорье и субальпийском поясе по всей территории. Довольно редок. Необилен.

Saussurea pricei Sims. Фл. Сиб. 13: 193; *Saussurea sumnevicii* Serg. Крылов, Фл. Зап. Сиб. 11: 2924.

Ксерофитное факультативное ПР (F-тип, а, г, в). Растёт на щебнистых склонах в степном и субальпийском поясах. Встречается часто по всей территории. Местами обилен.

К группе факультативно-переходных к ПР видов из семейства Сложноцветных можно отнести несколько видов полыни, существующих в виде шаровидных полукустарников: *Artemisia altajensis* Krasch., *A. gmelinii* Web. ex Stechm., *A. rutifolia* Steph. ex Spreng., *A. santolinifolia* (Pamp.) Turcz. *Waldheimia tridactyltes* Kar. et Kir. формирует распластанные шпалерные переходные к подушковидным жизненные формы. Довольно часто в высокогорьях можно встретить довольно плотные “подушечки” *Crepis nana* Pop. et Schischk. и *C. karelinii* Richards., которые мы относим к розеточным переходным к подушковидным жизненным формам. Для Центрального Тянь-Шаня как ПР указывается *Saussurea alpina* (L.) DC. (Станюкович, 1973), а для Монгольского Алтая *Saussurea leucophylla* Schrenk (Волкова, 1994) для Юго-Восточного Алтая такая жизненная форма у этих видов нами не отмечена.

Из семейства Papaveraceae в высокогорьях Алтая близкую к ПР форму иногда принимает *Papaver pseudocanescens* M. Popov.

На территории Юго-Восточного Алтая выявлено 54 вида и 1 подвид подушковидных растений. Семь видов ПР внесены в “Красную книгу” Республики Алтай (*Rhodiola coccinea*, *Rh. quadrifida*, *Potentilla kryloviana*, *Astragalus aksaicus*, *Oxytropis trichophysa*, *Dendranthema sinuatum*, *Rhinactinidia eremophila*) (Красная ..., 1996).

При морфологическом анализе криофитных и ксерофитных ПР Юго-Восточного Алтая выяснилось, что St-, E-, M-, R-типы строения характерны для обеих групп растений, F- и Ot-типы являются специфичными для ксерофитных ПР. В процентном отношении соотношение выделенных морфологических групп среди ПР Юго-Восточного Алтая выглядит следующим образом. Среди ПР преобладают растения с St-типом морфологического строения – 48 %. Среди ПР St-типа криофитных – 10 видов, ксерофитных – 16 видов. ПР E-типа составляют 17 % (криофитных – 6, ксерофитных – 3 вида), M-типа – 13 % (2 и 5 видов соответственно), R-типа – 15 % (6 и 2 вида соответственно), Ot-типа и F-типа – по 4% (Волков, 2002г).

3.3. Таксономический анализ подушковидных растений Юго-Восточного Алтая

Подушковидные растения Юго-Восточного Алтая относятся к 14 семействам и 28 родам. Больше всего подушковидных растений отмечено в трёх семействах: Бобовых, Гвоздичных и Розоцветных (14, 10 и 8 видов соответственно) (рис. 24), на долю этих семейств приходится 59 % всех видов ПР во флоре Юго-Восточного Алтая. По литературным данным (Станюкович, 1973 и др.), именно представители этих семейств играют большое значение в формировании подушковидной растительности, особенно во внутриконтинентальной Азии. В Юго-Восточном Алтае представители семейств Бобовых, Розоцветных и Гвоздичных играют роль основных доминантов в подушковидных сообществах.

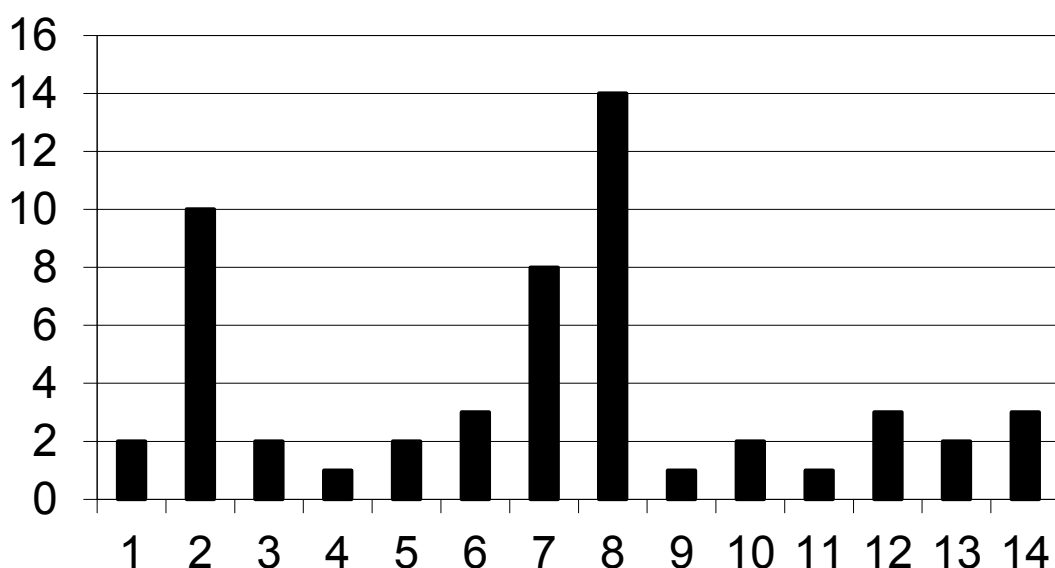


Рис. 24. Количество видов ПР (по шкале ординат) в различных семействах на территории Юго-Восточного Алтая (семейства (по шкале абсцисс): 1 – Chenopodiaceae, 2 – Caryophyllaceae, 3 – Ranunculaceae, 4 – Brassicaceae, 5 – Crassulaceae, 6 – Saxifragaceae, 7 – Rosaceae, 8 – Fabaceae, 9 – Biebersteniaceae, 10 – Apiaceae, 11 – Primulaceae, 12 – Boraginaceae, 13 – Lamiaceae, 14 – Asteraceae).

Всего нами на исследуемой территории выделено 24 вида криофитных ПР и 30 видов ксерофитных ПР. Анализ таксономического состава этих групп показывает, что участие различных семейств в их формировании на исследуемой территории имеет свою специфику. Так, семейство Гвоздичных в равной мере принимает участие в формировании обеих групп (по 5 видов). Известно, что Гвоздичные часто играют значительную роль в формировании азиатской ксерофитной подушковидной растительности, например, виды колючелистника (*Acanthophyllum*). В тоже время одними из самых высокогорных цветковых растений являются виды рода пикнофиллум (*Pycnophyllum*), некоторые из которых образуют в Андах вблизи границы снега подушки диаметром до 1 м. Семейство Розоцветных также представлено пятью видами криофитных ПР и пятью видами ксерофитных. Представитель Розоцветных *Dryadanthe tetrandra* часто является ценотически наиболее значимыми видом криофитных подушечников внутриконтинентальной Азии (Данилов, 1999). Семейство Бобовых принимает существенное участие в формировании группы ксерофитных ПР Юго-Восточного Алтая (11 видов) и имеет меньше значение в группе криофитных ПР (3 вида). К Бурачниковым относятся один вид криофитных и два вида ксерофитных ПР. В семействе Губоцветных отмечено по одному виду криофитных и ксерофитных ПР. Для групп криофитных и ксерофитных ПР характерны семейства, не отмеченные в другой группе, например, для криофитных это Камнеломковые (3 вида),

Лютиковые, Толстянковые (по 2 вида), Крестоцветные, Биберштениевые (по 1 виду).

Только ксерофитные ПР отмечены в семействах Сложноцветных (3 вида), Маревых, Зонтичных, (по 2 вида). Как известно, таксономический состав в некоторой степени отражает особенности среды обитания. Так, представители семейства Маревых характерны, в основном, для районов с аридным типом климата, а Камнеломковые встречаются в горах. Однако большинство семейств имеет своих представителей в различных климатических зонах и типах ландшафта. С другой стороны, в результате конвергентной эволюции в различных таксономических группах часто вырабатывались сходные адаптации, проявляющиеся в том числе и в морфологическом облике, примером чему являются подушковидные растения.

3.4. Поясное распределение подушковидных растений

На исследуемой территории ПР встречаются, в основном, в субнивальном, альпийском и горностепном поясах (в субальпийском поясе ПР встречаются редко и только на осыпях и курумах). На верхней ступени они чаще распространены на границе альпийского и субнивального поясов, где образуют сообщества – криофитные подушечники. Ксерофитные подушечники (сообщества ксерофитных ПР) распространены в горностепном поясе, в основном, на склонах гор, окружающих Чуйскую и Курайскую котловины. Таким образом, в Юго-Восточном Алтае эти две группы в целом имеют довольно хорошо выраженную поясную дифференциацию. Поясное распространение служит довольно хорошим критерием разделения ПР на две экологические группы, так как условия, в которых произрастают эти растения на верхних уровнях гор и в горностепном поясе, имеют существенные различия. Необходимо отметить, что разделение на криофитные и ксерофитные ПР не всегда носит чётко выраженный характер, довольно много ПР можно встретить по всему высотному профилю, особенно в районах с более аридным климатом. Например, такое характерное ксерофитное ПР, как *Oxytropis tragacanthoides*, было встречено на высоте 2800 метров над ур. м. С повышением степени аридности климата поясные рубежи сдвигаются вверх, поэтому высота над уровнем моря не всегда является чётким индикатором поясности, характер проявления которой часто зависит от особенностей местных климатов. В этом случае более надёжным критерием вертикальной поясности становится растительный покров, в том числе и ПР. Некоторые ПР растения занимают промежуточное положение между поясными выделами, например, *Bibersteinia odora*, встречающаяся, в основном, в нижней части альпийского и верхней части субальпийского пояса на каменистых осыпях. Это растение-петрофит, более характерное для комплекса криофитной растительности, мы относим к группе криофитных ПР. В наиболее аридных районах причиной, усложняющей разделение подушковидных растений на экологические группы, является расплывчатость поясных рубежей (см. раздел 5.3.)

Для растений, факультативно произрастающих в форме подушек, при отнесении к экологическим группам необходимо рассматривать, где они обитают в форме ПР. Например, *Potentilla nivea* (рис. 40) встречается в горно-степном поясе, но подушковидная жизненная форма характерна для этого растения, в основном, на верхних пределах его распространения в альпийском поясе, что позволяет отнести его к группе криофитных ПР. Другое растение из этого рода, *P. sericea*, также может быть встречено по всему высотному профилю, но более характерно оно для горно-степных ландшафтов, где иногда образует подушковидную ЖФ, что позволяет отнести его к группе ксерофитных ПР. Таким образом, критерии разделения ПР на группы криофитных и ксерофитных в Юго-Восточном Алтае не для всех растений достаточно объективны, и отнесение некоторых из них к той или иной группе часто носит субъективный характер.

3.5. Хорологический анализ

Анализ распространения видов, слагающих флору, помогает выделить некоторые черты её генезиса, связи данной флоры с другими флорами, пути и источники её формирования (Ревушкин, 1988). В нашем случае мы имеем дело со специфичной группой растений, и общепринятые методики проведения хорологического анализа и выделения хорологических групп позволяют выявить особенности этой группы по сравнению с общими особенностями флоры исследуемой территории и дают возможность судить о её происхождении. Существенные различия в экологии криофитных и ксерофитных ПР в Юго-Восточном Алтае предполагают различные пути происхождения этих групп, что делает целесообразным их сравнительный хорологический анализ.

С этой целью мы выделяем следующие хорологические группы:

1. Голарктическая группа содержит виды, распространённые в Европе, Азии и Северной Америке.

2. Евразийская группа охватывает виды, обитающие как в Европе, так и в Азии.

3. Североамериканско-азиатская группа включает виды, встречающиеся на территории Азии и Северной Америки.

4. Азиатская группа представлена видами, не выходящими, в основном, за пределы Азии. Сюда же отнесены сибирские виды, заходящие в восточные и северо-восточные районы Европы.

4.1. Североазиатская подгруппа носит сборный характер, поскольку включает виды, широко распространённые в Северной Азии, и ряд видов, ареал которых охватывает Восточную Сибирь и Северо-Восток Азии.

4.2. Южносибирско-центральноазиатская подгруппа охватывает те виды, ареал которых располагается, главным образом, в горах Центральной и Средней Азии. Горы Сибири составляют лишь небольшой фрагмент довольно больших ареалов этих видов.

4.3. Центральноеазиатско-южносибирская подгруппа содержит виды с более ограниченным ареалом, охватывающим горы Южной Сибири и северные районы более южных горных систем.

4.4. Южносибирская подгруппа видов включает растения, не выходящие за пределы Алтае-Саянской горной области и Забайкалья. Среди них велика доля эндемиков Алтае-Саянской провинции.

Хорологические группы идентичны приведённым в работе А.С. Ревушкина (1988).

Для ксерофитных и криофитных ПР хорологический анализ представлен в виде гистограммы на рис. 25.

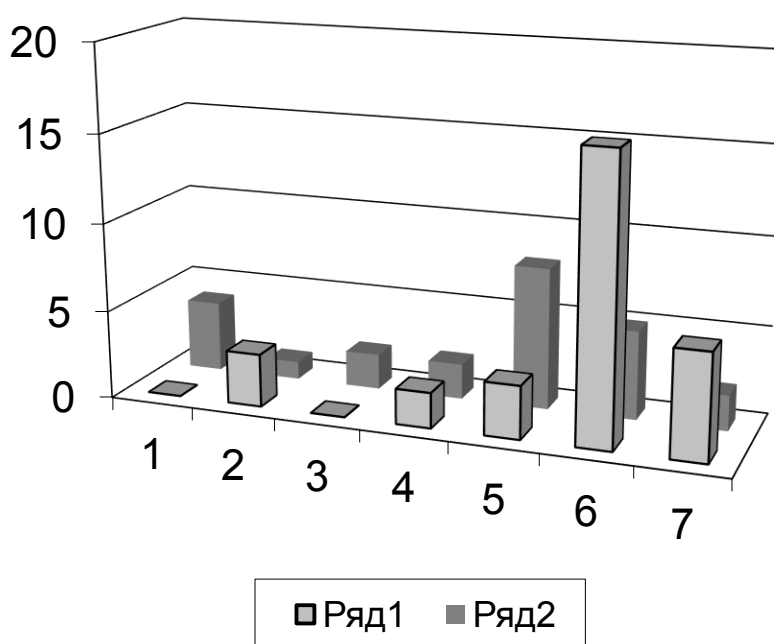


Рис. 25. Соотношение хорологических групп ксерофитных (Ряд 1) и криофитных (Ряд 2) ПР Юго-Восточного Алтая. По оси ординат – количество видов, по оси абсцисс – хорологические группы.

1 – Голарктическая группа, 2 – Евразийская группа, 3 – Североамериканско-азиатская группа, 4 – Североазиатская подгруппа, 5 – Южносибирско-центральноазиатская подгруппа, 6 – Центральноеазиатско-южносибирская подгруппа, 7 – Южносибирская подгруппа.

Анализируя полученное распределение, отмечаем следующие особенности:

1) Среди ксерофитных ПР Юго-Восточного Алтая отсутствуют растения с голарктическим и североамериканско-азиатским ареалом.

2) В составе ксерофитных ПР значительно повышена роль более локальных подгрупп – центральноеазиатско-южносибирской и южносибирской, что позволяет сделать вывод о большей степени автохтонности ксерофитных ПР, по сравнению с криофитными. Ещё больше эта тенденция проявляется при сравнении облигатных криофитных и облигатных ксерофитных ПР, как более экологически специализированных видов (рис. 26). Таким образом, можно говорить о существенных различиях в происхождении этих групп на

исследуемой территории. Если для криофитных ПР более значительна роль миграционных процессов, которые способствовали созданию этой группы, то у ксерофитных ПР, по-видимому, большую роль в формировании играли процессы видообразования на территории Юго-Восточного Алтая и прилегающих территорий.

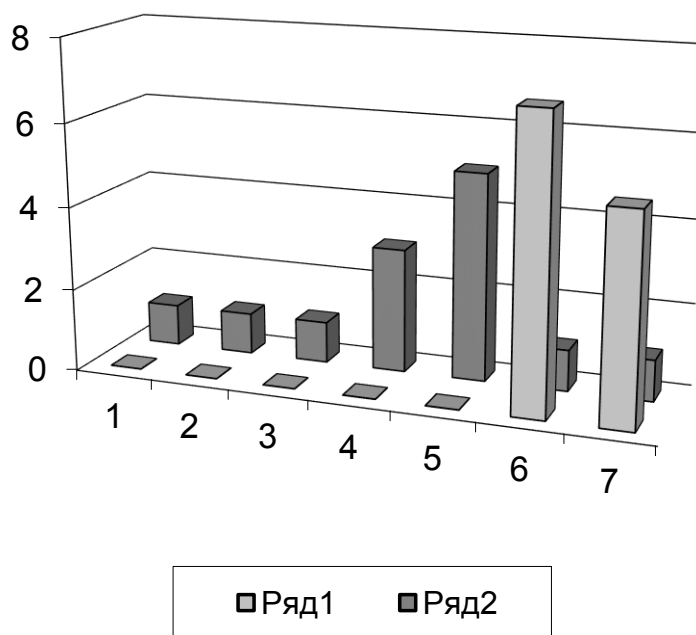


Рис. 26. Соотношение хорологических групп - ксерофитных (Ряд 1) и криофитных (Ряд 2) облигатных подушковидных растений Юго-Восточного Алтая. По оси ординат – количество видов, по оси абсцисс – хорологические группы.

1 – Голарктическая группа, 2 – Евразийская группа, 3 – Североамериканско-азиатская группа, 4 – Североазиатская подгруппа, 5 – Южносибирско-центральноазиатская подгруппа, 6 – Центральноазиатско-южносибирская подгруппа, 7 - Южносибирская подгруппа.

Сравнительный анализ высокогорной флоры Алтая и группы криофитных подушечников, которая является её составной частью, показывает, что среди криофитных ПР группы азиатских и североамериканско-азиатских видов представлены богаче, чем в высокогорной флоре в целом (72,7 % и 62,1 % для азиатской группы соответственно, и 10,3 % и 2,6 % – для североамериканско-азиатской) Количество голарктических видов в исследуемой группе сравнительно меньше (12,8 % и 20,4 % соответственно), ещё меньшее участие в ней принимают евразийские виды (4,2 % при 14,4 % евразийских видов в высокогорной флоре Алтая).

4. ЭКОЛОГИЯ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПОДУШКОВИДНЫХ РАСТЕНИЙ

4. 1. Подушковидные растения в горах

4.1.1. Кривофитные подушковидные растения

Как отмечает О.Е. Агаханянц (1981), в силу неспецифичности адаптаций разделение растений на группы ксерофитов и кривофитов часто встречает затруднения. С подобного рода затруднениями сталкиваются исследователи, изучающие растения в аридных горных системах. Причиной этого является не только неспецифичность признаков этих экологических групп, но и крайняя степень политопности (неоднородности) растительного покрова, свойственная аридным горам. Подобную картину можно наблюдать и в отдельных, наиболее аридных районах Юго-Восточного Алтая (см. раздел 5.3). Но в целом для растительности Русского Алтая эта тенденция не характерна, что отражает достаточно гумидный характер климата этой горной страны, способствующий довольно чёткой дифференциации различных типов растительности по высотным поясам. Экологические группы растений здесь почти всегда разделены пространственно: кривофитные подушковидные растения встречаются в верхней части альпийского и субнивальном поясах, ксерофитные ПР – в горно-степном поясе. Таким образом, говоря о кривофитных ПР, мы подразумеваем прежде всего растения-подушки, растущие на обдуваемых гребнях хребтов, осыпях и тому подобных местообитаниях в верхних поясах гор, часто вблизи высотной границы распространения цветковых растений (см. раздел 5.1). Для цветковых растений, по мнению Н.В. Ревякиной (1996), в наиболее суровых условиях жизни – на водоразделах, склонах долин и каров, над ледниками – характерна, в основном, шпалерная форма, к которой можно добавить некоторые максимально уплощённые ПР. Кроме шпалерных, для верхнего предела распространения цветковых растений в горах характерны также миниатюрные растения, во внешнем виде которых нет ничего такого, что привычно для альпийцев (ни опушения, ни подушковидности), которые на Восточном Памире поднимаются выше других цветковых растений (Станюкович, 1948б). Наличие в высокогорьях отдельных гиперкривофильных видов, в строении которых отсутствуют явные приспособительные особенности, отмечает В.Н. Павлов (1987). Благодаря миниатюрным размерам, такие растения существуют в различного рода углублениях, щелях между камнями, где колебания температур не столь высоки и скапливается некоторое количество почво-субстрата (Волков, 2002б). Подушковидные растения обычно значительно превышают по размерам подобные миниатюрные растения (рис. 27), но это объясняется не конкурентными преимуществами, а особой

стратегией освоения пространства, характерной для плотных жизненных форм растений в экстремальных условиях высокогорий (см. раздел 4.2.6).

Для криофитных подушковидных растений характерны различные формы – от практически идеальной полусферы до плоскосферической или плоскокровлеобразной, которая особенно характерна для растений, обитающих в наиболее суровых условиях. На разных возрастных стадиях криофитные ПР также могут иметь различную форму – от идеальной полусферической у более молодых экземпляров, до плоскосферической у разросшихся образцов. Причиной этого является ограничение вертикальных размеров микроэктопа в высокогорьях, определяемых вертикальным температурным градиентом, снежной нивелировкой и др. (Волков, 2002б). Вследствие этого, при достижении определённой высоты ПР дальше продолжают расти только в горизонтальной плоскости, в результате чего и образуется плоскосферическая форма. С подъёмом в горы вертикальные размеры подушек уменьшаются вплоть до образования совершенно плоских форм, что, по-видимому, отражает не только увеличение суровости климата, но и уменьшение до минимума вертикальных размеров микроэктопа, в котором могут обитать растения. Уменьшение горизонтальных размеров ПР может происходить двумя способами: либо за счёт уменьшения горизонтального роста надземных побегов, либо за счёт активизации втягивающей деятельности корней (см. раздел 1.2). Но, как правило, самые высоко поднимающиеся в горы ПР, например, *Dryadanthе tetrandra* и *Saxifraga oppositifolia* в наиболее экстремальных условиях имеющие высоту подушки несколько сантиметров, распластаются по поверхности субстрата, не образуя погружённых подушек (см. раздел 1.2).

Подушковидные растения одного или нескольких видов, произрастающие рядом, часто смыкаются и образуют как бы единую поверхность. В Средней Азии ПР принимают вид концентрических колец, заключённых одно в другое (Станюкович, 1960). К.В. Станюковичем (1973) описан еще один тип роста ПР, характерный для *Dryadanthе tetrandra*, – представляющий собой как бы растительные волны. Длинными валиками, расположенными через равные промежутки, покрывают они всю поверхность высокогорного плато, причем крутая отмирающая часть этих живых волн обращена в сторону господствующих ветров, а нарастание их идет в противоположную сторону. Такую картину можно наблюдать на высокогорных плато, где дуют непрерывные ветры, например, на сыртах Средней Азии. Как отмечает К.В. Станюкович (1973), ветер в сыртах является своего рода скульптором, который лепит формы растений. Он придает растениям именно такую форму, которая удобна для существования в условиях непрерывных, жестоких ветров. Здесь мы сталкиваемся с векторным воздействием экологического фактора, напрямую влияющего на форму растения, которое стремится под воздействием внешней силы принять форму с наименьшим сопротивлением. Низкая, плотная, обтекаемая подушка легче переносит воздействие ветра, однако ветры большой силы и продолжительности способны негативно влиять на ПР. Отрицательное

воздействие ветра на подушковидные растения наблюдается и в полярных районах, например, внимательный осмотр подушек *Azorella* на острове Кергелен также подтверждает предположение об отрицательной роли ветра. Западная наветренная часть их менее развита, чем другие, особенно восточная часть (Вальтер, 1975). Для Алтая такая форма подушек не столь характерна, хотя векторное воздействие сильных ветров иногда вызывает асимметрию подушек.

Растения-подушки в высокогорьях обычно имеют высоту 3–5 сантиметров, но в отдельных случаях их размеры значительно больше. Так, например, дриадоцвет (*Dryadanthe tetrandra*) на Памире, растущий на песчаных субстратах, в отдельных случаях достигает высоты 60–80 сантиметров при 5–8 метрах длины и 1–2 метрах ширины. Подушки *Oxytropis poncensii* на Памире имеют полушаровидную форму и достигают высоты 50–70 сантиметров при диаметре свыше одного метра (Станюкович, 1960). В Заилийском Алатау ПР *Thylacospermum caespitosum* иногда достигают полутораметровой длины при высоте 60 см (рис. 7). Обычно таких размеров ПР достигают в более благоприятных местообитаниях. На Алтае, на водоразделе Курайского хребта (2900 метров над ур. м.), высота ПР *Potentilla biflora* обычно не превышает 15–25 см, а диаметр – 80 см (рис. 27). Средняя высота подушек *P. biflora* около 5–10 см, а ПР *Rhodiola coccinea* здесь обычно имеют несколько меньшие размеры.

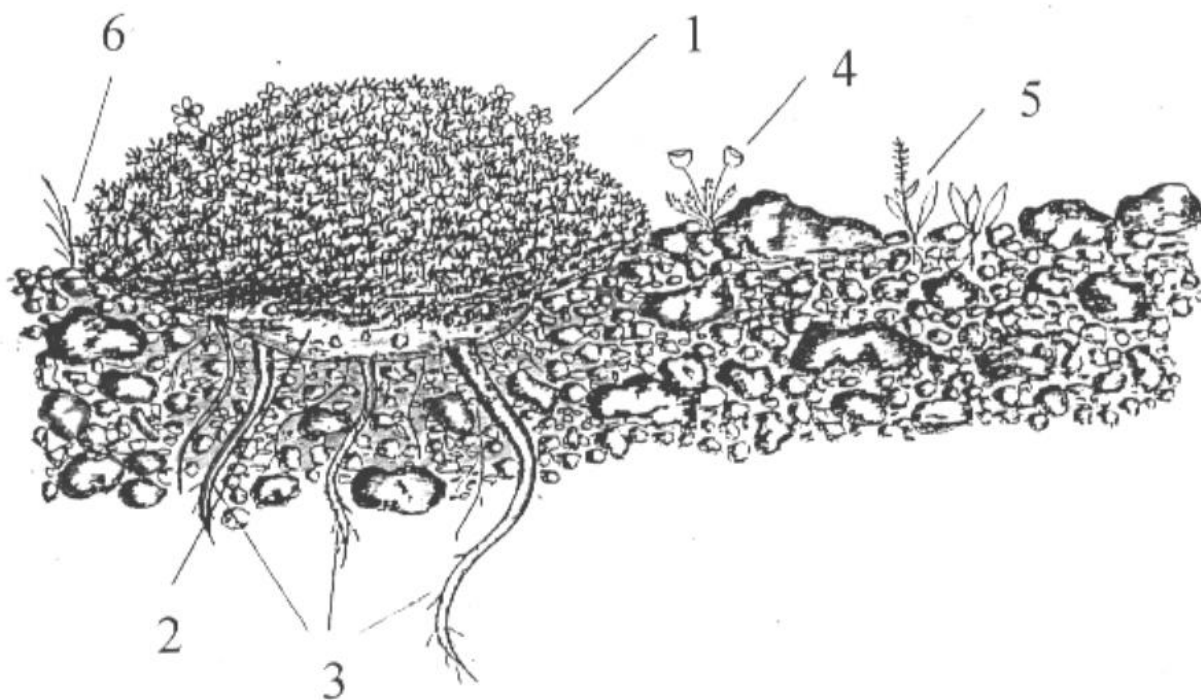


Рис. 27. Кривофитное подушковидное растение и растения других жизненных форм на выположенном водоразделе Курайского хребта, на высоте 2950 м над ур. м. (по: Волков, 2001).

1 - *Potentilla biflora*, 2 – основание подушковидной лапчатки, заполненное субстратом, 3 – корневая система, 4 – *Papaver pseudocanescens*, 5 – *Lagotis integrifolia*, 6 – *Poa altaica*

Вследствие медленного развития подушки могут иметь весьма большой возраст. Например, возраст подушек *Acantholimon* исчисляется несколькими сотнями лет (Заленский, 1948). Возраст особи *Dryadante (Sibbaldia) tetrandra* размером 20x23 см равен 95–100 лет (Стешенко, 1973). На центральном Тянь-Шане этот вид образует подушки в виде концентрического круга с диаметром до 10–12 метров, и возраст этих подушек превышает тысячу лет (Станюкович, 1960). По мнению И.В. Палибина (1914), ПР могут быть древнее старых толстых деревьев наших лесов, и какой-нибудь могучий дуб в степном лесу может быть гораздо моложе компактной подушки, обитающей на высоких горах Азии. Более того, если принять среднюю скорость нарастания *Dryadante tetrandra* по работе А.П. Стешенко (1973) для этих растений диаметром 12 метров, то получится абсолютный возраст порядка 5200 лет! Можно сомневаться, что эти растения могут жить столь продолжительное время, но, по-видимому, ПР не только являются самыми долгоживущими растениями высокогорий, но и могут составить конкуренцию многим известным растениям-долгожителям, в частности, сосне остистой, максимальный доказанный возраст которой составляет 4700 лет.

В отличие от ксерофитных, у криофитных подушковидных растений отсутствуют колючие органы и в завершённом виде, и в онтогенезе. Напротив, листья и побеги сохраняют продолжительное время мягкую структуру. Анатомические исследования некоторых памирских ПР показали сравнительно слабое развитие в их органах (листьях и побегах) склеренхимы и преобладание в структуре мягких тканей. Эта деталь хорошо координируется с биохимическим составом криофильных подушек. Данные исследований свидетельствуют об относительно повышенной роли белков в их азотистом обмене. Памирские подушковидные растения накапливают в органах в повышенных количествах жиры, белки и углеводы (Радкевич, 1926; Василевская, 1940).

Криофиты, в том числе и ПР, проявляют склонность к образованию придаточных корней, что, по-видимому, является следствием улучшенного водоснабжения и низких температур в высокогорьях (Свешникова, 1952). Это можно наблюдать на примере *Potentilla biflora*, у больших экземпляров которой хорошо развита система придаточных корней (рис. 27).

Практически для всех криофитных ПР характерно обильное образование цветков. В фазе цветения (флоральной фазе) ПР бывают почти сплошь покрыты цветками, что, по мнению А.П. Хохрякова (1994), свидетельствует о процветании этих растений в довольно экстремальных условиях существования. Однако, семенное возобновление цветковых растений на высотном пределе их распространения, по-видимому, происходит не каждый год. В неблагоприятные по климатическим показателям годы растения могут не образовывать фертильные семена, либо отмирать в стадии проростка или в ювенильной фазе (риск для семенного размножения). Это подтверждает отсутствие в некоторых высокогорных сообществах всех возрастных поколений растений (например, в сиббальдиево-лапчатковых сообществах на гребне Курайского хребта на Алтае в 1998 году отсутствовали ювенильные

особи растений – ценозообразователей, а молодые растения – подушки в генеративной фазе развития были примерно одного возраста). В более благоприятные годы, в которые растения с семенным способом размножения способны давать жизнеспособные генерации потомков, в высокогорьях, по-видимому, не так часты, что приводит к скачкообразной смене поколений. Ясно, что в подобных условиях преимущественно распространены долгоживущие растения, способные “дождаться” периода, благоприятного для семенного возобновления (Волков, 2002б). Как отмечает К.В. Станюкович (1960), среди высокогорных ПР встречаются растения, у которых почти не происходит семенное возобновление, например, *Acantholimon diapensioides*. Таким же образом обстоит дело с дриадоцветом, у которого весь генеративный аппарат находится в состоянии сильной деградации, и семенное возобновление встречается редко (Станюкович, 1960). Причиной деградации семенного возобновления у высокогорных растений может быть уязвимость генеративного аппарата к влиянию постоянных колебаний температуры или увеличение плоидности, как следствия постоянных стрессов. Для энтомофильных растений, по мере их проникновения в горы, возможна потеря насекомых-опылителей, не способных существовать в таких условиях, вследствие чего растения вынуждены перейти к апомиксису или только к вегетативному размножению (Волков, Эбель, 2002).

Таким образом, имеются противоречивые сведения, касающиеся вопроса генеративного возобновления криофитных ПР. Исходя из того факта, что вегетативное возобновление для ПР в целом не характерно, следует предполагать, что деградация генеративного аппарата, отмечаемая у некоторых подушковидных растений, скорее всего, связана с неблагоприятными климатическими условиями текущего года или ряда предшествующих лет, или характерна для отдельных растений. Для поддержания существования популяций ПР в высокогорьях достаточно, чтобы условия, благоприятные для семенного возобновления и закрепления молодых растений в ценозах, складывались даже раз в десять лет.

4.1.2. Ксерофитные подушковидные растения

В отличие от криофитных подушковидных растений, ксерофитные ПР на территории Горного Алтая имеют более ограниченный ареал, приуроченный к его Юго-Восточной части, где встречаются в основном в пределах горностепного (среднегорного) пояса, являющегося самым нижним в поясной структуре этой территории. Относительно небольшие абсолютные высоты (1700–2500 метров над ур. м.) обуславливают отличие характера их местообитаний от местообитаний сообществ криофитных ПР. По сути дела, особенности местообитаний горных степей являются производными от условий зональных степей и высокогорий. В общих чертах климат горностепного пояса от верхних поясов гор (высокогорий) отличается более высокими температурами и меньшим количеством осадков, а от климата зональных степей ещё более высокой динамикой температур. Типичными местообитаниями

ксерофитных подушечников в Юго-Восточном Алтае являются каменистые склоны хребтов, обращённые к Чуйской котловине. Сообщества криофитных степей, к которым некоторые авторы относят трагакантовоостролодочниковую формацию, приурочены к денудационным типам рельефа – каменистым склонам и поверхностям выравнивания сухих высокогорий Тувы и Юго-Восточного Алтая (Намзалов, Королюк, 1991).

Подушковидные растения встречаются как в горах, так и в пустынях. По имеющимся данным, подушки мало характерны для так называемых «жарких пустынь» и встречаются в основном в «холодных» каменистых пустынях типа гамад, горных пустынях или нагорьях. Основной причиной этого, по видимому, являются особенности ПР, не приспособленных к абсолютной аридизации местообитаний (см. раздел 4.3). По данным Г. Вальтера (1968) у подушковидных растений, растущих в Сахаре имеется чрезвычайно глубокая корневая система, позволяющая относить эти ПР к группе глубококорневых ложных ксерофитов (рис. 28). Большинство подушковидных ПР Алтая также обладают мощными корневыми системами (рис. 21).

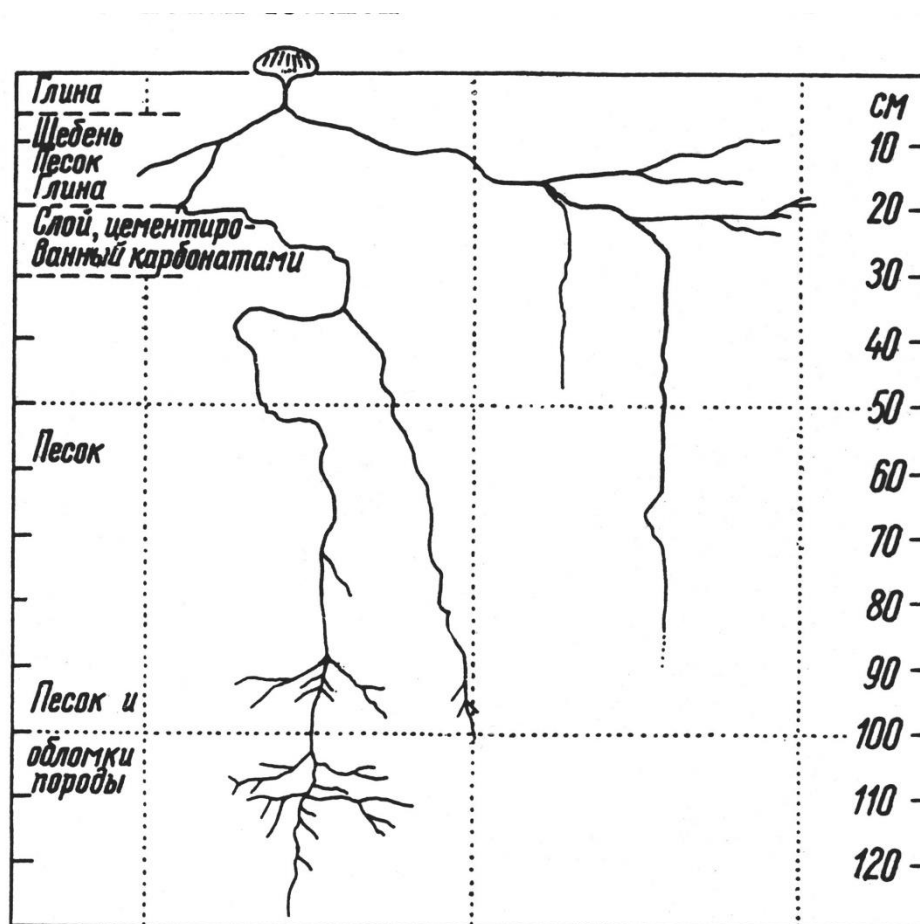


Рис. 28. Корневая система подушковидного растения *Freodolia* (*Anabasis*) *aretioides* в северо-западной Сахаре

С другой стороны, подушковидная структура в условиях семиаридного климата имеют свои преимущества. Благодаря сферической форме такие растения имеют небольшую испаряющую поверхность. По мнению А.И.

Коровина (1962), сложение нагорных ксерофитов, равно как и детали в устройстве их вегетативных органов свидетельствуют о приспособленности их к засушливым условиям климата путём уменьшения потерь воды через транспирацию. В этом случае испаряющая поверхность растения сильно сокращается. Растение не прекращает роста, прогрессивно накапливая растительную массу, увеличивая при этом сравнительно мало испаряющую поверхность (Коровин, 1962). Подушковидная форма накладывает своеобразный отпечаток на биологический состав нагорных ксерофитов. Отдельно от нее, но в некоторой конструктивной связи, находится не менее характерная форма колючелистных кустарников – трагакантов (“воздушных” подушек, по Станюковичу, 1960). Колючие ПР несут густо расположенные склерофильные листья, стержень которых превращается в колючку, и долго сохраняется на растении. Колючка представляет собой остаток сложного листа, у которого отпали листья, и сохранился только одревесневший рахис. Колючие ПР растут гораздо быстрее, чем плотные ПР, и, по некоторым измерениям, годовой прирост их равен 1–2 сантиметра. Самые крупные ксерофитные ПР, судя по литературным данным, встречаются в Средней Азии. Наиболее крупные по диаметру подушки, достигающие размера 1,5 метров, встречаются на Копетдаге. Это *Gypsophila aretioides* из семейства Гвоздичных (Коровин, 1962). Представители колючих ПР на Алтае – это, в основном, растения из рода *Oxytropis* (рис. 21), образующие своеобразные сообщества, где они зачастую выступают доминантами. Часто отдельные экземпляры *Oxytropis tragacanthoides* достигают значительных размеров (метр в диаметре). Примером ксерофильных ПР, не имеющих колючек, является *Silene turgida* (рис. 21). Это растение-петрофит в определенных условиях способно образовывать чрезвычайно плотные, заполненные субстратом подушки значительных размеров (до 1,2 м), например, в районе Чуйской степи. Как уже отмечалось, в Юго-Восточном Алтае *Silene turgida*-, *Eritrichium*-, *Minuartia*-, *Rhodiola*-типы строения характерны как для криофитных, так и для ксерофитных ПР, а *Ferulopsis*- и *Oxytropis tragacanthoides*-типы являются специфичными для ксерофитных ПР. Отсутствие подобных типов среди криофитных ПР можно объяснить их экологическими особенностями. Рыхлое строение подушки здесь оказывается более выгодным для растения, чем компактное, так как в условиях летней засухи и сильной инсоляции снижается опасность перегрева её поверхности (Горышина, 1979). Подобные «воздушные» ПР являются высокоспециализированными структурами, адаптированными к условиям каменистых склонов в пределах горностепного пояса гор. В то же время, ксерофитные ПР обычно не ограничены так «жёстко» вертикальными размерами микроэктопа, как криофитные ПР, и в благоприятные периоды некоторые ПР способны формировать довольно большую систему фотосинтезирующих побегов над подушковидным основанием растения (*Astragalus hypogaeus*, *A. testiculatus*) (рис. 29), благодаря чему способны максимально эффективно использовать период с благоприятными для жизнедеятельности условиями. Вероятно, зелёные листья, отрастающие в вегетационный период и образующие фотосинтезирующую поверхность,

отстоящую от многолетнего подушковидного основания растения, также защищают растение от перегрева. Размеры этого фотосинтезирующего, ежегодно отмирающего слоя, могут существенно варьировать в зависимости от типа местообитания или характера вегетационного сезона, в результате чего такие растения могут адекватно реагировать на особенности среды обитания, создавая большую фотосинтезирующую поверхность в более благоприятных условиях (рис. 29, а) и небольшой зелёный слой на поверхности подушки в – менее благоприятных (рис. 29, б) (Волков, 2002г). В этом случае растения максимально используют преимущества модульного строения, имея потенциальные возможности для существования в различных типах местообитаний и менее зависеть от особенностей вегетационного периода.

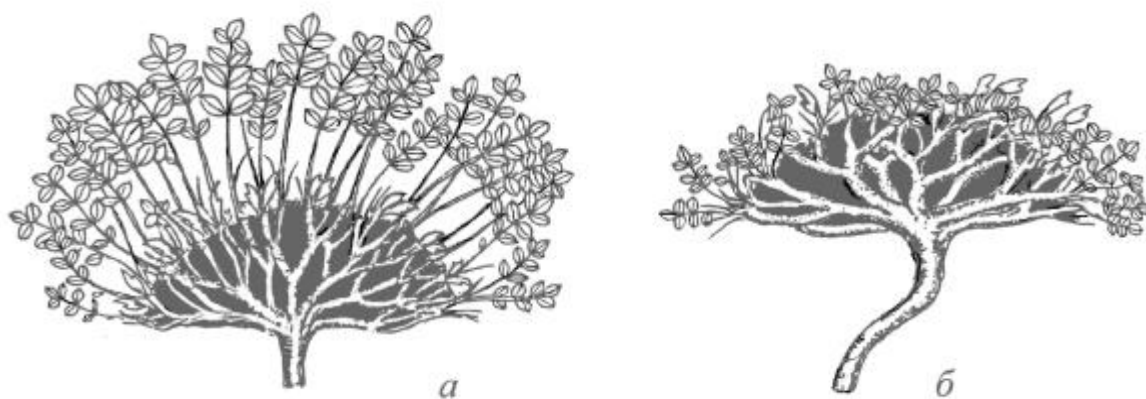


Рис. 29. Морфологическая изменчивость *Astragalus testiculatus* (а, б) (по: Волков, 2002г).

4.2. Происхождение и экологические особенности подушковидных растений

4.2.1. Происхождение и особенности подушковидной жизненной формы (литературный обзор)

Проблема существования подушковидных растений довольно широко освещена в научной литературе, но до сих пор нет единой точки зрения на происхождение и функциональные особенности этих растений.

В литературных источниках имеются две точки зрения на происхождение подушковидного роста растений. Первая из них, высказанная К. Reiche (1893) и в дальнейшем поддержанная в работах О. Helborn (1925) и А. Weberbauer (1931), принимает за основную причину возникновения подушек угнетение верхушечного роста, происходящее в результате действия низкой температуры, иссушающего действия ветра и так далее. При этом, изменения в строении растений (в первую очередь, характер ветвления), в конечном итоге приводящие к образованию подушек, рассматриваются как коррелятивно связанные с угнетением верхушечного роста. О.В. Заленский (1948) рассматривает растения-подушки как жизненную форму, возникшую в

условиях высокогорий под влиянием специфического для них режима солнечной радиации, изменяющей многие важные для формообразования особенности биосинтеза.

С другой точки зрения, авторы рассматривают ПР как адаптацию к экстремальным условиям среды. Например, W. Rauh (1939) рассматривал ПР как генотипически обусловленную форму роста, не являющуюся фенотипическим откликом, связанным с влиянием окружающей среды.

По мнению А.П. Хохрякова (1981), возникновение подушек в условиях высокогорий вызвано интенсификацией ветвления и незначительными годичными приростами. Подушки, обладающие хотя и медленно, но постоянно нарастающими побегами, могут превратиться в травянистое растение, если их конечные приросты перестанут удаляться от своих корней. Произойти это может в результате развития достаточно мощной системы придаточных корневых образований (рис. 30, а).

Подушковидная жизненная форма могла появиться в результате трансформации одной из четырёх исходных групп ЖФ растений – розеточной стержнекорневой – в результате усиления втягивающего действия корней и развития ветвистости, то есть не только от розеточных мегафитов к ПР, но, прежде всего, от розеточных растений к «подушкам» (рис. 30, б). Представляется, что подобный путь трансформации биоморф характерен для большинства криофитных ПР. В результате трансформации розеточно-придаточнокорневой группы ЖФ образуются и дерновины, сходные внешне с подушковидными растениями, но отличающиеся от них отсутствием стержневой корневой системы. Причём дерновины могут возникать и в результате образования придаточных корней у подушек. Такие вторичные дерновины следует отличать от изначально возникших дерновин, например, у злаков, так как в этом случае на лицо не только различие в происхождении, но и в морфологии (трансформация корневой системы у ПР, несомненно, частный признак и не изменяет биологической сущности растения). По нашему мнению, ПР могли возникать и в результате трансформации безрозеточной стержнекорневой группы ЖФ в результате усиления кущения при уменьшении прироста побегов и заполнения части растения субстратом, что отражено в ряду трансформации биоморф (рис. 30 г). Представляется, что такой путь эволюции более характерен для ряда ксерофитных ПР. К примеру, некоторые полыни, например, *Arthemisia rutifolia* и *A. santolinifolia*, образуют шаровидные кустарники, переходные к ПР. На Юго-Восточном Алтае многие растения в результате усиления кущения образуют довольно плотные жизненные формы (кустарники, кустарнички) довольно сходные внешне с ПР. В этом случае можно говорить об особой стратегии освоения пространства растениями (см. раздел 4.2.6).

Функциональные особенности ПР широко обсуждаются в научной литературе, анализ которой позволяет разбить этот материал на несколько блоков:

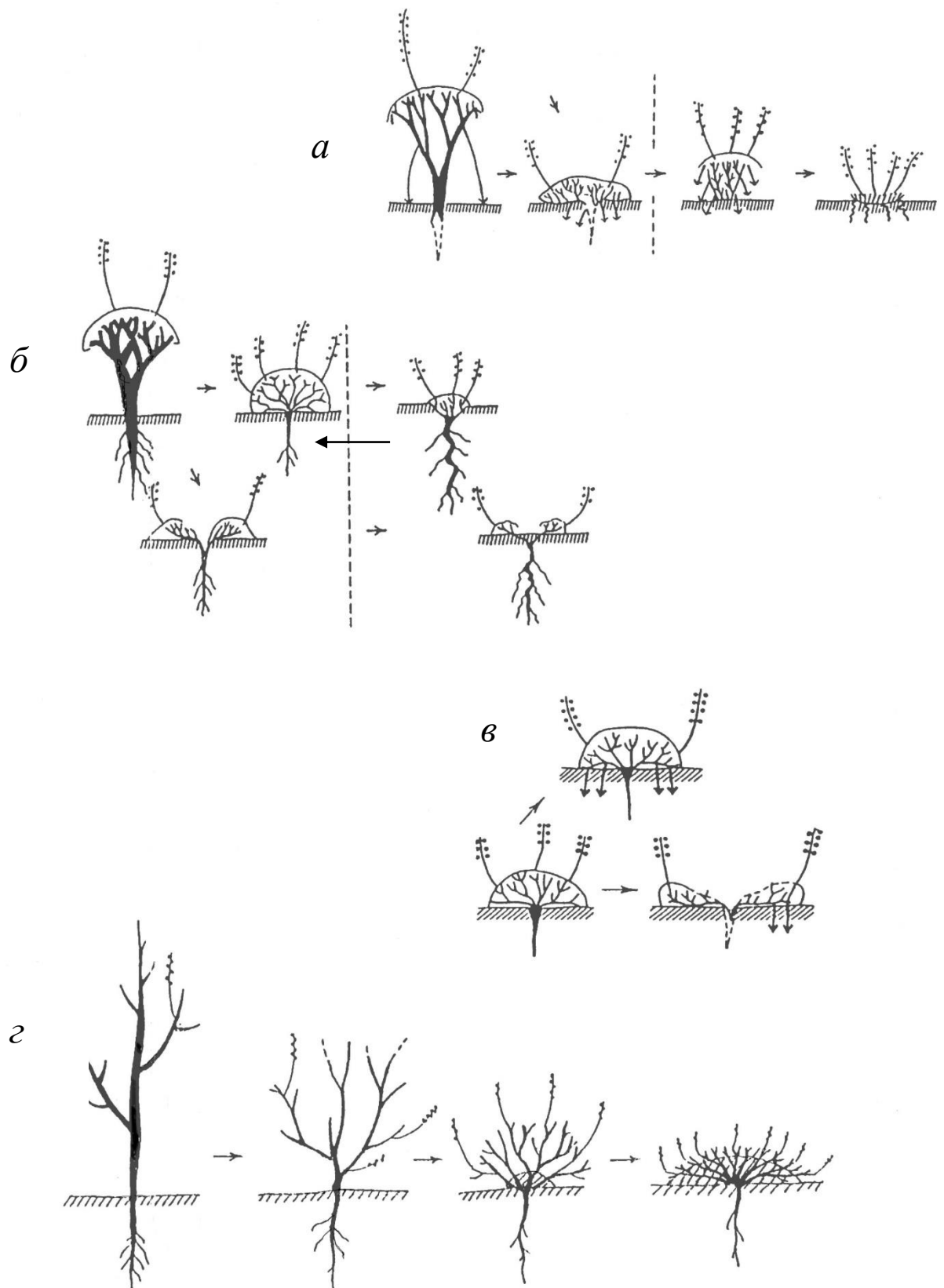


Рис. 30. Трансформация подушковидных ЖФ: а – розеточный придаточнокорневой ряд; б – розеточный стержнекорневой ряд, в – трансформация подушковидных ЖФ в травянистые (по: Хохряков, 1981), г – безрозеточный стержнекорневой ряд

Водный режим ПР. Некоторые авторы (Н. Schenc (1905), О.В. Заленский (1948), А.И. Коровин (1962) и др.) рассматривают растения-подушки как приспособление к ксерофильному образу жизни. А.И. Толмачёв (1948) предполагает, что своеобразная полусферическая форма у ксерофитных ПР может являться приспособлением к накоплению и задержанию снега и лучшему сохранению запаса влаги в период интенсивного таяния. Н. Hauri (1912) на основании исследования мёртвых подушек *Anabasis aretioides* приходит к заключению, что общее морфолого-анатомическое строение ПР означает стремление к удержанию воды и экономному её расходованию. Подушка *Anabasis aretioides* из Сахары удерживает 70 % воды (Заленский, 1948). На способность подушек удерживать воду указывает и С. Schroter (1926), по приведённым им данным, подушка *Androsace helvetica* удерживает 157 % воды от своего сухого веса (Заленский, 1948). W. Rauh (1939) подвергал подушку *Silene acaulis* subsp. *excapa*, собранную в Альпах на высоте 2900 метров над ур. м., высушиванию в течении одного месяца без достижения летального исхода. Как считает Ch. Körner (1999), так как подушки глубоко укоренены, запасание влаги в их толще является скорее побочным продуктом аккумуляции опада и грубого гумуса, выгодного для обмена веществ, чем специальной адаптацией для водного баланса растения. Как было показано Кёрнером и Мораесом (Körner, Moraes, 1979), потери влаги на единицу площади поверхности подушки являются минимальными за счёт присущего им низкого листового индекса, и водный потенциал не падает ниже 0,6 мПа даже в течении ясной летней погоды. Это хорошо соотносится с данными Свешниковой (1973), показывающими, что даже в условиях аридного климата Памира ПР не демонстрировали признаков тканевого водного запасаения (Körner, 1999).

Температурный режим ПР. К. Goebel (1891) отмечал более сильное дневное нагревание и более медленное ночное охлаждение подушек по сравнению с почвой парамо в Южной Америке. У ПР *Asorella* на острове Кергелен и у *Silene acaulis* в Арктике нашли, что температура подушек днём выше не только воздуха, но и почвы (Заленский, 1948). Ch. Körner (1999), с помощью инфракрасного ручного термометра в течении дня измерял ход температур на поверхности *Silene acaulis* (рис. 31). Исследование этого же вида в Норвегии показало, что температурный градиент листья – воздух может составлять 24,5° (t листьев достигает 45,5°С при температуре воздуха 21°С) (Gauslaa, 1984; Körner, 1999).

Наблюдения над растением-подушкой песчанкой туполистной (*Arenaria obtusifolia*) в горах Колорадо (США) показали, что у неё температура листьев может быть на 12°С выше температуры окружающей среды (Жизнь растений, 1980). Д.Н. Кашкаров, Н.А. Жуков и К.В. Станюкович (1937) показали, что в холодной пустыне Тянь-Шаня температура в подушке *Sibbaldia* равна 23°С, тогда как температура поверхности почвы была только 16°С. На способность подушковидных растений в высокогорьях облучаться интенсивнее, чем пряморастущие растения, указывают F.V. Salisbury и G.G. Spommer (1964). В противоположность этому, исследователи, работавшие в жарких странах,

считают, что температура растений-подушек днём ниже температуры окружающей их почвы и воздуха (Zederbauer, 1906; Harder, 1930; Заленский, 1948). К. Reiche (1893) установил, что в Чилийских Кордильерах на высоте 2300 м температура обитающих там растений-подушек в полдень ниже температуры почвы, но выше температуры воздуха (Заленский, 1948). Г.Ш. Нахуцришвили и З.Г. Гамцемлидзе (1984) при исследовании высокогорных ПР пришли к выводу, что подушковидные растения своеобразным, усиленным оротропным ветвлением и сферическим расположением листьев создают свою микросреду и таким образом регулируют температурный режим и физиологические процессы при напряжённых метеорологических условиях.

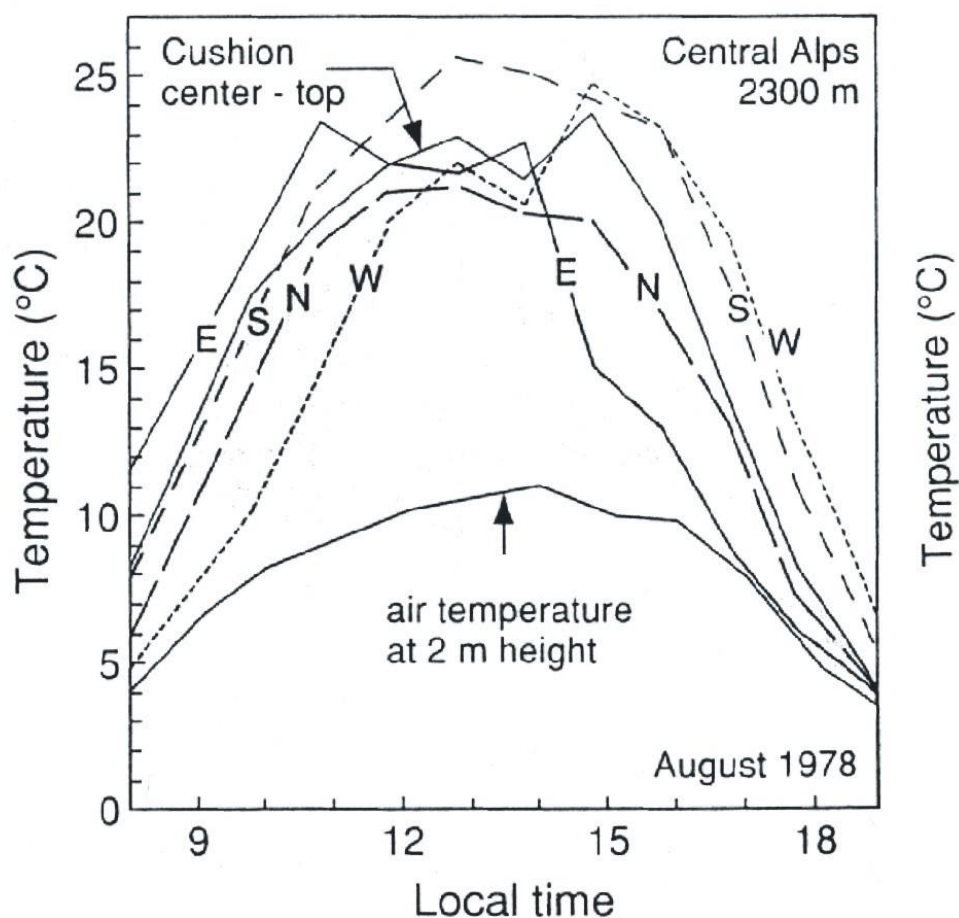


Рис. 31. Дневной ход температур поверхности подушковидного растения *Silene acaulis*, измеренная в ясный день на высоте 2300 м в Альпах. Буквами обозначена экспозиция точки измерения (по Körner, 1999)

Устойчивость к низким температурам. В. Лархер (1981) отмечал высокую морозостойкость ПР *Silene acaulis*, измеренную в лабораторных условиях и достигающую -196°C (рис. 32), что позволяет предполагать, что в приспособлении к обитанию в экстремальных условиях верхнего пояса гор не последнюю роль играет физиологическая устойчивость ПР к низким температурам.

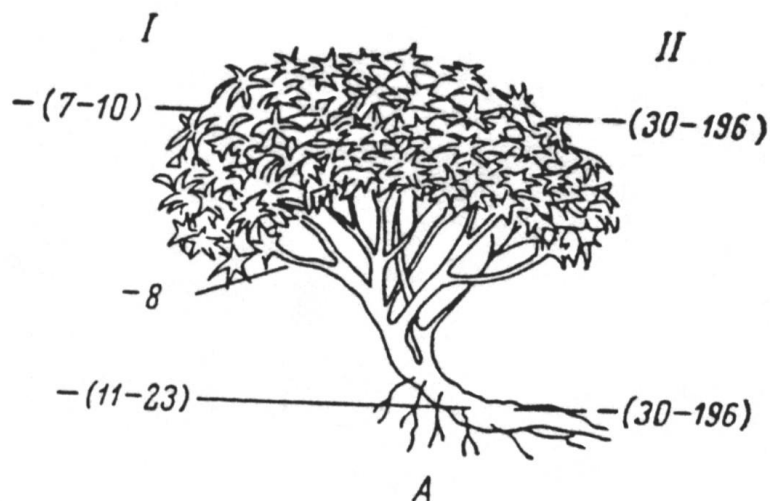


Рис. 32. Минимальная и потенциальная морозостойкость хионофобного подушковидного растения *Silene acaulis* летом (I) и зимой (II). В качестве показателя морозоустойчивости приводится температура ($^{\circ}\text{C}$), при которой наступает 50 %-е повреждение (по: Лархер, 1981).

Локальное почвообразование в сфере ПР. Как считает К. Кёрнер (Körner, 1999), ПР должны в первую очередь рассматриваться как ловушки для растительного опада, создающие очень благоприятную среду внутри подушки для микроорганизмов-деструкторов и придаточных корней. Благодаря этим особенностям ПР представляют собой компромисс между внутренним циклом обмена веществ и внешним циклом, через опад и почву.

Устойчивость к векторным воздействиям окружающей среды. Г. Вальтер (1975), С.Н. Кирпотин (1997) отмечают, что ПР устойчивы к действию сильных ветров и несомых ими частиц. Ветер и влекаемые им частицы проходят по отношению к полусфере, прижатой к почве, всегда по касательной, отражаясь от её поверхности и не причиняя растению особого вреда (Кирпотин, 1997). Но, как отмечалось раньше, постоянные, сильные ветра могут вызывать изменение (диссимметрию) подушковидной формы.

Комплексные особенности ПР. Ряд авторов рассматривают подушковидную жизненную форму как приспособление к комплексу экологических факторов. С. Schroter (1926) описывает ряд особенностей температурного режима подушек, позволяющего им противостоять неблагоприятному действию ветра и низких температур (Заленский, 1948). А.П. Ильинский (1932) считает, что подушковидный рост растений способствует уменьшению испарения, сглаживанию температурных амплитуд, кроме того, подушки активно всасывают и удерживают воду. Р.А. Удалова (1978) образование подушковидных кактусов в условиях высокогорных областей Перу объясняет вероятным воздействием нескольких факторов: огромными разницами в температуре воздуха в течение суток (днём $+38^{\circ}\text{C}$, ночью -7°C); на протяжении полугода (с мая по ноябрь) осадки в этих районах выпадают в виде града или снега. Скученность побегов у ПР

защищает конусы нарастания от неблагоприятных условий внешней среды (Двораковский, 1983).

Таким образом, существует довольно много исследований, посвящённых проблемам происхождения и адаптационной ценности подушковидной жизненной формы растений, но результаты исследований различных ПР, произведённых в различных местообитаниях, дают довольно разноплановый материал и, на первый взгляд, не дают права уверенно говорить о целесообразности подобной жизненной формы для каких-то конкретных местообитаний. Можно утверждать, что подушковидная форма даёт определенные преимущества растениям, обитающим в экстремальных условиях. Основным доводом в пользу этого утверждения является тот факт, что подобные растения с генетически детерминированной подушковидной формой роста (облигатные ПР) конвергентно возникли во многих семействах цветковых растений, а также то, что подобные растения встречаются в экстремальных условиях, характеризующихся различными комплексами лимитирующих факторов, то есть прошли довольно жёсткий экотопический отбор. В этом случае нельзя говорить об “эволюционном балласте” в виде подобной жизненной формы, так как в экстремальных условиях морфологические признаки ПР в комплексе с другими особенностями несут адаптивное значение. С другой стороны, существование факультативных ПР позволяет говорить о большом, даже определяющем, влиянии внешних факторов на развитие габитуса этой группы ПР. Поэтому нельзя экстраполировать ту или иную гипотезу в целом на эту большую группу конвергентно сходных, но различных по экологии растений. Необходимо отделять причину возникновения подобных жизненных форм от их особенностей, так как это различные, хотя, несомненно, связанные между собой вопросы. Происхождение подушковидной жизненной формы имеет большое значение в плане изучения эволюции растительного мира, но не представляется возможным достоверно аргументировать ту или иную точку зрения на происхождение ПР без знакомства с особенностями этих растений.

4.2.2. Геометрический аспект строения и размеры подушковидных растений

Для подушковидных растений, прежде всего, характерно некоторое физиономическое сходство. Общая форма этих растений является производной такой геометрической фигуры, как шар, и обычно они имеют форму полусферы. Геометрическая фигура шар имеет ряд особенностей. Так, по сравнению с другими геометрическими фигурами, шар при наименьшей площади поверхности (S), имеет наибольший объем (V). При увеличении диаметра шара площадь поверхности его увеличивается в квадратической функции, а увеличение объема происходит в кубической функции. Следовательно, чем больше диаметр шара, тем больше соотношение объема к площади поверхности (V/S). К примеру, величины V/S для шаров радиусом 1 см, 10 см и 100 см составляют соответственно 0,33...; 3, 33...; и 33,33..., то

есть при увеличении диаметра шара на один порядок увеличение объёма происходит в десять раз быстрее, чем увеличение площади поверхности. Очень часто ПР достигают довольно больших размеров, например, очень крупные подушки образуют гекторелла дернистая (*Hectorella caespitosa*) и качим аретиевидный (*Gypsophila aretioides*), достигающие в диаметре двух метров, причём обитают они в совершенно различных условиях (Жизнь растений, 1980; 1981). Масса подушки качима аретиевидного иногда достигает 150 кг. Ясно, что относительная поверхность контакта с окружающей такие растения средой в наземной сфере минимальна. Если мы рассматриваем форму правильной полусферы, то эти закономерности так же будут иметь силу, если не учитывать площадь основания (у растений полусферической формы основание обычно контактирует с субстратом). При любом отступлении от формы сферы или уменьшении её размеров соотношение V/S уменьшается, то есть увеличивается относительная площадь поверхности контакта с окружающей средой. Чаще всего подушковидные растения не имеют формы правильной полусферы, и поверхность их никогда не бывает гладкой, что следует учитывать для определения соотношения V/S , которое у таких растений все же гораздо выше, чем у других жизненных форм растений. Здесь следует говорить об общей характерной для подушковидных растений тенденции к возрастанию величины соотношения V/S по мере приближения их формы тела к полушаровидной и увеличения общих размеров. Это хорошо объяснимо с точки зрения уменьшения контакта с окружающей средой и создания внутренней среды, режим показателей которой существенно отличается от внешних, а также устойчивости к векторным воздействиям среды. Адаптационные свойства подушковидных растений в значительной мере определяются их геометрической формой и структурой. Полушаровидная форма этих растений оптимальна по соотношению объёма и площади поверхности (Ревушкин, Волков, 1996), с точки зрения уменьшения контакта с экстремальной окружающей средой (Волков, 2001).

С другой стороны, не для всех ПР характерна тенденция к формированию строго полушаровидных форм. Данная проблема была изучена рядом авторов. М.Г. Зайцева (1949) изучала соотношение средних радиусов подушек и их высот. Отношение радиуса к высоте (r/h) характеризует “выпуклость” подушки. Для правильной полусферы $r=h$; чем меньше отношение r/h , тем более она приближается к “конусовидной” форме (Культиасов, 1962). И.М. Культиасовым (1962) было произведено измерение 140 подушек эспарцета рогообразного, и в результате обобщения полученного материала было установлено, что по мере увеличения размеров увеличивается и отношение r/h , то есть с возрастом подушка всё более уплощается. Данная тенденция особенно характерна для криофитных ПР, что вполне объяснимо с точки зрения их экологии. У ксерофитных ПР эта закономерность имеет место не для всех видов. Например, на Алтае встречаются подушки остролодочника трагакантового почти конусовидной формы высотой 95 см при диаметре основания 60 см ($r/h=0,63$), но чаще всего для этого вида характерна полушаровидная форма со значениями r/h , приближающимися к единице.

Надо отметить, что на верхней границе своего распространения, в субальпийском поясе, этот вид принимает более уплощённую форму.

4.2.3. Температурный режим подушковидных растений Юго-Восточного Алтая

Температура является важнейшим элементом из совокупности факторов среды обитания. В горах и полярных районах температура часто лимитирует процессы жизнедеятельности растительных организмов. Но, необходимо отметить, что температура связана с комплексом взаимозависимых факторов среды (влажность, освещение, эдафический и др.), действие которых на растения необходимо рассматривать совместно, и выделение одного фактора без учёта совокупности других носит довольно условный характер. Например, влияние относительной влажности на растения различно при разных температурах; то же можно сказать об усвояемости питательных веществ. В пользу выделения температуры как отдельно исследуемого фактора может говорить тот факт, что в горных и полярных средах, в условиях, когда растительные организмы находятся на «пределе толерантности», в основном, под влиянием экстремальных температур, комплекс других экологических факторов часто не имеет столь выраженного влияния на их жизнедеятельность. Растения высокогорий находятся в условиях, когда именно изменения температуры окружающей среды приостанавливают процессы жизнедеятельности. В горах растения отличаются устойчивостью как к низким, так и к высоким температурам, исходя из чего, можно предположить, что большинство горных растений, по-видимому, являются эвритермными организмами со смещённой в сторону отрицательных температур зоной оптимума. Кроме того, они способны переносить частые заморозки в течение вегетационного периода без существенных последствий для целостности структуры. Но, кроме пассивной устойчивости к неблагоприятным температурам, многие растения выработали комплекс активных адаптаций, способствующих формированию относительно благоприятного температурного режима в сфере их жизнедеятельности, одной из которых является терморегуляция ПР.

Известно, что ПР распространены, в основном, в зонах с крайне неблагоприятными климатическими и почвенными условиями. На Алтае криофитные подушечники встречаются преимущественно в верхней части альпийского пояса на водоразделах, плакорных участках и осыпях. Ксерофитные подушечники приурочены, в основном, к бортам обширных котловин с относительно засушливым климатом. С другой стороны, климат Горного Алтая имеет свои особенности, связанные с географическим положением. Необходимо отметить, что в местах распространения криофитных подушковидных растений в Горном Алтае, как правило, выпадает больше осадков, чем в районах распространения ПР в Средней Азии. Например, в долине Актру среднегодовое количество осадков превышает 700 мм. Осадки на хребтах, особенно близ их осевых частей, довольно обильны.

Годовые суммы их оцениваются нередко 1500–2000 мм (Горный Алтай, 1971). По нашим наблюдениям, в середине лета на Северо-Чуйском и Курайском хребтах на высотах около 3000 м, в местах распространения криофитных ПР, осадки могут выпадать по несколько раз за сутки. Кроме того, высокая влажность воздуха и резкие перепады температур способствуют конденсации влаги на камнях и растениях. Это может служить дополнительным источником водного питания в относительно редкие периоды без осадков. Ещё одним источником влаги может являться таяние мёрзлых грунтов. Относительно большое количество влаги в местах распространения криофитных ПР на Алтае позволяет предполагать, что в подобных местообитаниях дефицит её чаще возникает в результате замерзания, чем её фактического отсутствия, что позволяет говорить об актуальности приспособлений растений к физиологическому недостатку влаги.

Наши исследования температурного режима ПР проводились в сообществах криофитных и ксерофитных подушечников. Исследования криофитных подушечников проводились на выположенном водоразделе Курайского хребта, в верховьях р. Ортолык на высоте около 2950 метров над ур. м. Сообщества криофитных подушечников с доминированием *Potentilla biflora* (рис. 27, 42) распространены здесь на каменистых субстратах. Ксерофитные подушечники (рис. 43) с доминированием *Oxytropis tragacanthoides* (рис. 21) изучались нами в долине р. Чаган-Узун на высоте 1750 м, где они распространены, в основном, на глинисто-щебнистых субстратах.

В ходе исследований учитывался фактор нестабильности температурных показателей климата в высокогорьях. Эта нестабильность выражается в частых колебаниях температур, которые на фоне относительно невысоких средних дневных температур являются, по нашему мнению, сильным стрессовым фактором, влияющим на жизнедеятельность растений. Следовательно, средние дневные температуры без учёта данного фактора не являются объективным показателем температурного режима экотопов, в которых произрастают растения высокогорий.

Для измерения температуры использовался четырёхканальный электронный термометр. Температурные измерения в сообществах криофитных подушечников проводились с интервалом 30 минут в 3-х точках: непосредственно над поверхностью подушки, на поверхности подушки и в толще подушки на разной глубине. Измерялась температура подушковидных растений *Potentilla biflora* различных размеров (большое растение – длина 75 см, ширина 52 см, высота 15 см, и малое – диаметр около 23 см, высота 10 см). Периодически также измерялась температура поверхности субстрата и растений других жизненных форм. На рисунке 33 показаны изменения температуры двух экземпляров *Potentilla biflora* и температуры воздуха на разной высоте в течение дня.

Проводились также сравнительные измерения температуры подушковидных растений *Potentilla biflora* и *Rhodiola coccinea* одинаковых

размеров (диаметр 30 см). Результаты измерений представлены в виде графиков на рисунке 34.

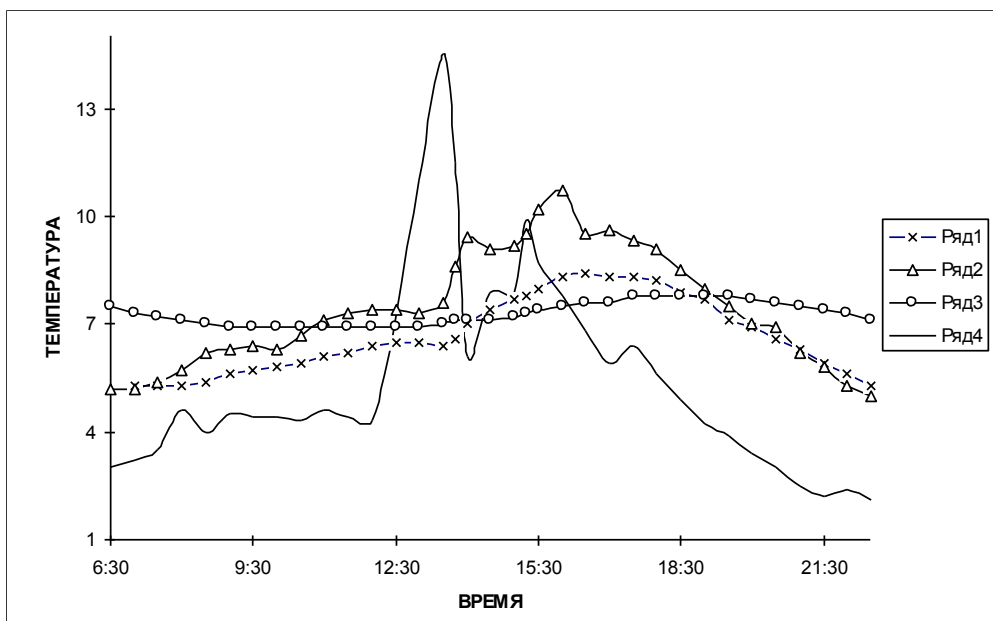


Рис. 33. Температурный режим двух экземпляров *Potentilla biflora* 14.07.98 (по: Волков, Ревушкин, 2000). Динамика дневных температур: ряд 1 – в малой “подушке” на глубине 10 см; ряд 2 – в большой “подушке” на глубине 2 см; ряд 3 – в большой “подушке” на глубине 14 см; ряд 4 – воздуха над поверхностью “подушки” (2 см). По оси ординат – температура в градусах по Цельсию, по оси абсцисс – время в часах.

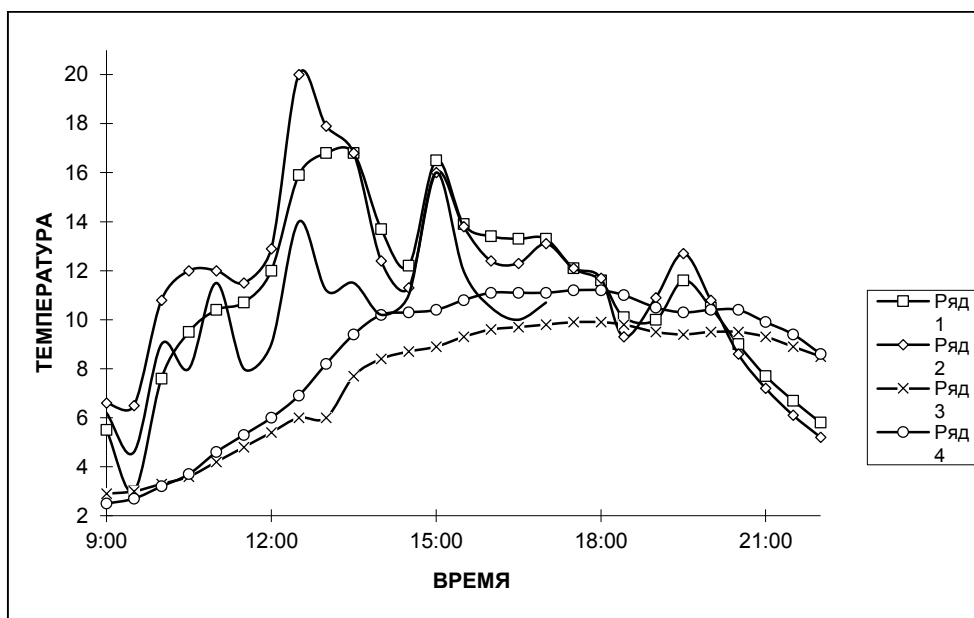
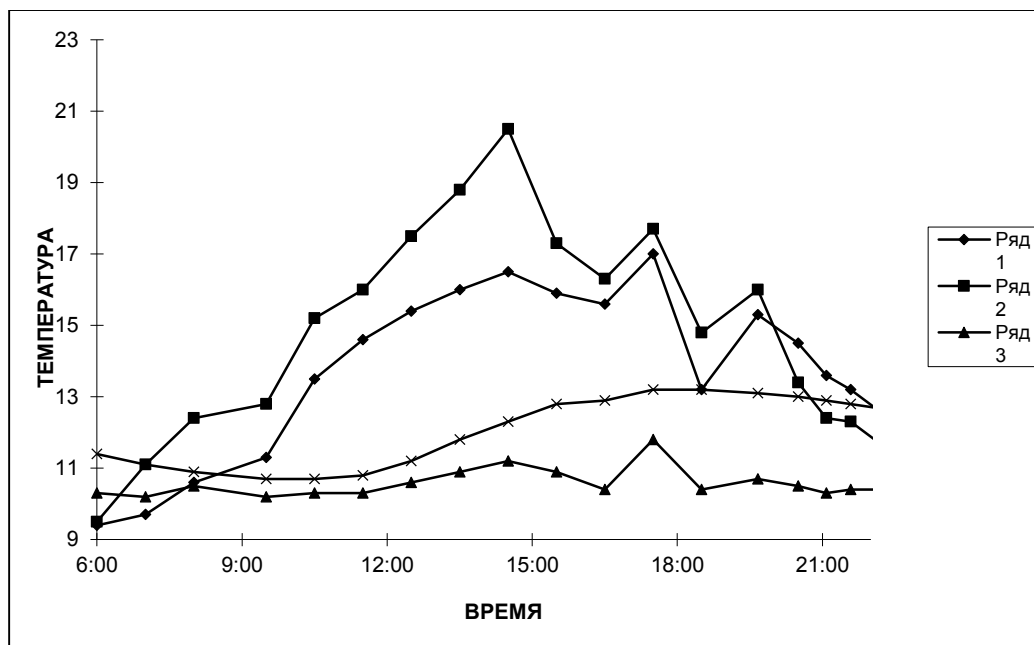


Рис. 34. Температурный режим подушковидных растений *Potentilla biflora* и *Rhodiola coccinea*. 15.07.98. Динамика дневных температур: ряд 1 - в подушке *P. biflora* на глубине 1см; ряд 2 – в подушке *Rh. coccinea* на глубине 1см; ряд 3 – в подушке *P. biflora* на глубине 8см; ряд 4 – в подушке *Rh. coccinea* на глубине 8см; ряд 5 – температура воздуха на высоте 20см. По оси ординат температура в градусах по Цельсию, по оси абсцисс – время в часах

В сообществах ксерофитных подушечников в течение трёх дней на разных глубинах с часовым интервалом измерялась температура внутри подушковидного растения *Oxytropis tragacanthoides* (диаметр – 70 см, высота – 50 см), температура воздуха и температура субстрата. На рисунке 35 в виде графиков показаны примеры изменения температур в “подушке” остролодочника и окружающей среде.

А



Б

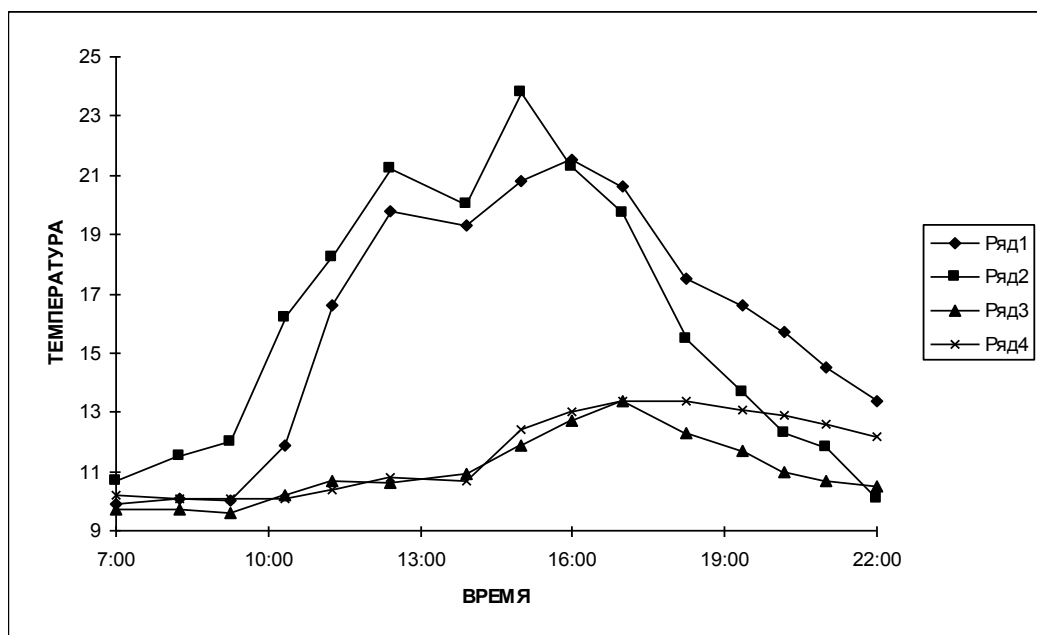


Рис. 35. Температурный режим *Oxytropis tragacanthoides*: А – 19. 07. 98, Б – 20.07.98. Динамика дневных температур: 1 - поверхности субстрата рядом с растением; 2 - воздуха на высоте 20-30 см; 3 - в толще подушки на глубине 10 см; 4 - в толще подушки на глубине 20 см. По оси ординат - температура в градусах по Цельсию, по оси абсцисс - время в часах

Анализ результатов исследований температурного режима ПР.

Прежде всего, необходимо отметить, что температурный режим внутри подушковидных растений более стабилен, чем у прилегающего слоя воздуха. Разница между максимальной и минимальной температурой в толще подушки крупного экземпляра *Potentilla biflora* на глубине 14 см, измеренной в течение дня, не превышает 2,2°C; в несколько меньшем экземпляре на глубине 10 см соответственно 3°C. Разница между максимальной и минимальной температурой поверхностного слоя крупной подушки на глубине 2 см достигала 5,4°C. На этом фоне амплитуда дневных колебаний температур прилегающего к растению слоя воздуха достигает 12°C, причём в течение полутора часов температура воздуха изменялась на 10,2°C.

Надо отметить, что в тот день, когда проводились измерения, не было заморозков, довольно часто отмечаемых на больших высотах не только ночью, но и днём, в результате которых перепады температур могут достигать гораздо больших значений. Средние температуры внутри подушковидного растения *P. biflora* оказались выше средней температуры окружающего воздуха примерно на 2°C. В ходе исследований была выявлена интересная особенность исследуемых растений. Вопреки ожиданиям, после холодной ночи в 6 часов 30 минут утра (температура почвы была значительно ниже 0°C, вода покрылась льдом) внутри крупных подушковидных растений сохранялась температура 7,5°C. В то же время температура на поверхности подушки составляла -0,4°C,

температура травянистых растений *Papaver pseudocanescens* и *Saxifraga hirculus*, соответственно -1,4°C и -0,4°C (Волков, Ревушкин, 2000).

Измерения дневного температурного режима двух особей *P. biflora* различного размера показывают, что при приблизительно одинаковых средних температурах внутри подушек (6,69°C в малой и 7,2°C в большой), температурный режим большого растения более стабилен по сравнению с меньшим экземпляром. Сравнительные исследования температур внутри ПР *Potentilla biflora* и *Rhodiola coccinea* приблизительно равных размеров показал, что при более-менее одинаковых показателях динамики температурного режима внутри растений температурный режим *P. biflora* несколько более стабилен. Это позволяет предположить, что температурный режим ПР в какой-то мере зависит от особенностей их строения (Волков, Ревушкин, 2000).

Изучение температурного режима ксерофитных ПР на примере *O. tragacanthoides* показало, что температурный режим внутри этого подушковидного растения более стабилен, чем температурный режим ближайшего слоя воздуха и поверхности субстрата. Разница колебаний температур внутри подушки днём по результатам трёхдневных измерений не превышает 3,3°C, в то время как разница максимальных и минимальных температур воздуха и субстрата на глубине 4–5 см за тот же период достигали соответственно 13,7°C и 11,6°C. Средние температуры внутри подушковидного растения на глубине 10 сантиметров меньше средних показателей температуры поверхности субстрата и прилегающего воздуха на 3–4°C (Волков, Ревушкин, 2000).

На Памирской биологической станции с 1939 г. О.В. Заленским с коллегами осуществлялось изучение температурного режима растений-подушек в плане комплексного эколого-физиологического исследования данной жизненной формы и сравнения его с температурой внешней среды. Измерения температуры подушек, почвы и воздуха проводились термоэлектрическим методом с использованием медноконстантовых термопар. Отмечалось, что ПР слабее прогреваются днём и охлаждаются ночью, хотя ни в общем характере изменений температур, ни в их абсолютных значениях между подушкой и почвой не имеется существенных различий. Исходя из полученных данных, утверждается, что своеобразное морфологическое строение растений-подушек не создаёт им каких-либо экологических преимуществ в отношении изученных факторов, по сравнению с другими распространёнными здесь жизненными формами (Заленский, 1948). Анализ приведённых в статье данных показал, что измерения температурного режима, проводимые с большим временным интервалом (3 часа), не отражают в полной мере фактор нестабильности температурного режима в высокогорьях, поэтому полученные автором результаты, по нашему мнению, не совсем корректно отражают температурный режим растений.

Проводимые нами на территории Горного Алтая исследования по изучению температуры ПР с помощью электронного термометра позволяют сделать несколько другие выводы. Исходя из полученных данных, можно утверждать, что подушковидные растения Юго-Восточного Алтая обладают способностью к относительной терморегуляции, что подтверждает предположение о способности ПР к поддержанию благоприятного температурного режима. Внутри подушковидных растений создаётся довольно стабильный температурный режим, способствующий нивелированию резких колебаний температуры, благодаря чему растения подобной жизненной формы в какой-то мере избегают температурных стрессов в экстремальных условиях (Волков, Ревушкин, 2000). Внутреннее тепло сглаживает перепады температуры на поверхности подушки, а также позволяет быстро восстанавливать после заморозков функционирование «корового» слоя подушки (Волков, 2002б). Необходимо отметить, что в высокогорьях, в условиях близких к пределу существования высших растений, данная адаптационная особенность ПР может иметь очень большое значение для выживания растений в условиях нестабильного температурного режима высокогорий (Волков, Ревушкин, 2000).

Таким образом, перед нами механизм терморегуляции ПР, в основе которого лежит повышение теплоёмкости, что позволяет растениям достигать значительной автономности температурного режима от высоких колебаний температуры окружающей среды. Кроме того, при дефиците тепла криофитные ПР способны в некоторой степени повышать среднюю температуру, и наоборот, ксерофитные ПР способны снижать среднюю температуру в условиях, когда им грозит перегрев.

4.2.4. Особенности субстратов в сообществах подушечников и локальное почвообразование, связанное с плотными формами растений

Субстрат в сообществах криофитных ПР, чаще всего, представляет собой элювий, находящейся на различных стадиях выветривания или представлен моренами. Очень часто криофитные ПР встречаются на более или менее подвижных осыпях.

Сообщества ксерофитных ПР произрастают на более разнообразных типах субстратов – от каменистых элювиальных до примитивных почв. Например, сообщества с доминированием *Oxytropis tragacanthoides* (рис. 21 № 6) на Юго-Восточном Алтае были отмечены нами на глинисто-щебнистых алювиально-пролювиальных отложениях различного состава, на элювии, коллювии, галечниках, на различных супесях и ленточных глинах.

Исследования субстратов в сообществах криофитных и ксерофитных подушковидных растений проводились в сфере жизнедеятельности отдельных подушек, как и на максимальном удалении от них (контроль). В сообществах криофитных подушечников, на примере подушковидных растений *Potentilla biflora* (Курайский хребет, высота 2950 метров над ур. м.) и *Saxifraga oppositifolia* (Северо-Чуйский хребет, высота 3050 метров над ур. м.) были проведены исследования почвенного субстрата, в том числе и заполняющего сами подушки.

У *Potentilla biflora* (длина 75 см, ширина 52 см) были взяты пробы заполняющего подушку субстрата из верхней части подушки, из середины подушки и субстрата под самим растением, а также выше и ниже по склону. Кроме того, была взята контрольная проба субстрата между подушками, на удалении, позволяющем утверждать, что влияния подушковидных растений уже не значительно (рис. 36).

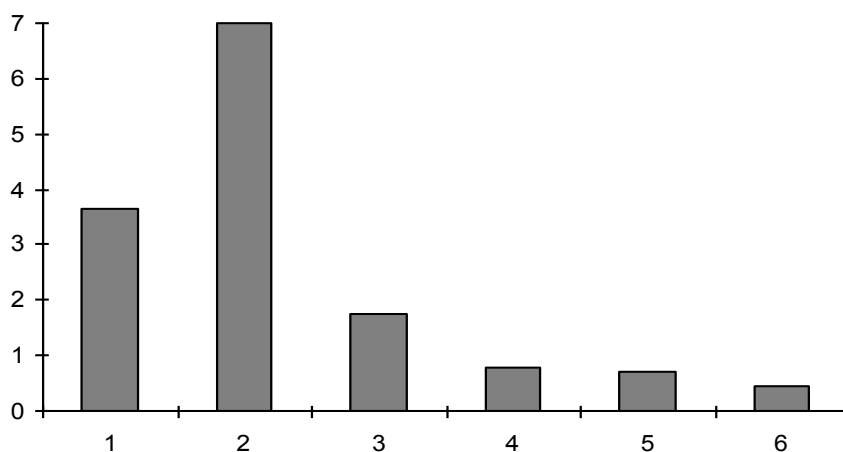


Рис. 36. Соотношение количества гумуса в образцах почв, взятых в сообществах криофитных подушечников Юго-Восточного Алтая (по: Волков, 2002б). 1 – образец заполняющего подушку *Potentilla biflora* субстрата из верхней ее части; 2 – образец субстрата из толщи подушки *P. biflora*; 3 – образец субстрата из-под подушки; 4 – образец субстрата у основания подушки ниже по склону; 5 – то же, выше по склону; 6 – образец субстрата между подушками. По оси ординат – относительное содержание гумуса, по оси абсцисс – номера проб

Были взяты пробы субстрата из подушковидного растения *Saxifraga oppositifolia* (длина 50 см, ширина 35 см), в десяти сантиметрах от подушки и контрольная проба в месте, где на расстоянии 3–4 метров по окружности не было цветковых растений (контроль) (табл. 1).

Таблица 1

Особенности субстрата в сообществах подушковидных растений
Saxifraga oppositifolia

№ образца	Место отбора образца	Гумус %	Потеря при прокаливании %	Гидролитическая кислотность Мг экв /100 г	P, %	N, %
1	Из подушки	1,05	6,36	0,59	0,018	0,048
2	10 см от подушки	0,85	5,15	0,48	0,014	0,039
3	Контроль	0,24	1,45	0,13	0,004	0,011

В сообществах ксерофитных подушечников (окраины Чуйской степи), так называемых трагакантниках, в долине реки Чаган-Узун близ устья (табл. 2) были проведены исследования субстрата, накапливающегося внутри подушковидного растения *Oxytropis tragacanthoides* диаметром 60 см, и в непосредственной близости (7–10 см) выше и ниже его по склону.

Таблица 2

Особенности субстрата в сообществах подушковидных растений
Oxytropis tragacanthoides

№ образца	Место отбора образца	Гумус, %	Потеря при прокаливании %	Гидролитическая кислотность, Мг экв/100 г	P,%	N,%
1	Ниже подушки	1,884	16,852	1,093	0,038	0,06
2	Выше подушки	1,772	25,812	0,875	0,036	0,03
3	Из подушки	3,900	23,621	2,187	0,041	0,11

Анализ результатов исследований субстрата в сообществах ПР.

Прежде всего, необходимо отметить, что субстрат из подушки по своему составу существенно отличается от субстрата, окружающего растения. Содержание гумуса, фосфора и азота варьирует в больших пределах (рис. 36; табл. 1, 2). Наибольшее количество гумуса содержится в субстрате, заполняющем подушковидное растение, что объясняется большим количеством растительного опада со значительным содержанием органического вещества, которое теряется при прокаливании. Содержание гумуса увеличивается от верхних слоев подушки к ее основанию, где происходит более длительное перегнивание органического материала. В верхней части подушки, самый верхний слой которой заполнен засохшим листовым опадом, много отмерших и не перегнивших частей растения. Более

высокое содержание гумуса в субстрате, подстиляющем растение, и у его основания, по сравнению с субстратом между растениями, объяснимо миграцией гумуса в результате его вымывания из подушки по градиенту силы тяжести.

Для ксерофитных ПР характерна закономерность, выявленная у криофитных ПР: существенное отличие субстрата, на котором растут ПР и находящегося внутри них, и прежде всего существенное увеличение количества гумуса внутри подушек по сравнению с субстратом возле ПР.

Как уже говорилось выше, растения-подушки по экологической стратегии относятся к пациентам и часто являются пионерами растительного мира. В основном такие растения растут на каменистом субстрате, бедном питательными веществами. Питательные вещества могут содержаться в небольшом количестве почвы между камнями, куда попали семена. По-видимому, некоторое количество питательных веществ приносится ветром и оседает в виде атмосферной пыли. Закрепившись на субстрате, ПР активно преобразовывает среду, участвуя в процессе локального почвообразования. Особенностью ПР является то, что они могут активно создавать собственные ресурсы, образуя внутripодушечную первичную почву, возникающую в результате перегнивания отмерших листьев и побегов, цементируемых заносным материалом (Волков, 2002б). Придаточные корни, которые (у некоторых криофитных ПР) пронизывают внутренность подушки, используют минеральные вещества, высвободившиеся в результате гниения, но, по-видимому, главное их значение – обеспечение постоянного бесперебойного питания подушковидных растений в условиях периодического замерзания воды вне подушки. Часть продуктов разложения мигрирует в область корневой системы и используется растением. Возможно, процесс гниения является дополнительным источником тепла. Следует заметить, что этот процесс может начаться при довольно высокой, достаточной для этого, общей температуре внутри подушки, но затем может приобретать некоторую автономность, поддерживаемый выделением тепла в ходе самого процесса, благодаря чему достигается некоторая температурная стабильность всего растения. Вероятно, процесс гниения является причиной некоторого повышения средних температур внутри подушки *Potentilla biflora*, по сравнению с окружающим воздухом, отмеченного нами в ходе температурных исследований ПР. В результате процесса гниения внутри таких растений могут возникать относительно благоприятные, стабильные условия для деятельности организмов-деструкторов. И локальный процесс почвообразования может быть довольно существенным, чему способствует также относительно большой срок жизни растений-подушек.

Характер процесса первичного почвообразования внутри подушек зависит в значительной мере от их размеров, формы, длительности жизни, плотности и типа морфологической структуры. Чем больше размеры и чем ближе форма тела ПР приближается к сферической, тем больше соотношение V/S и, следовательно, выше степень автономности внутренней среды растения

по отношению к факторам внешней среды. Чем больше срок жизни ПР, тем, естественно, дольше длится процесс почвообразования.

Плотность ПР зависит от степени полимеризации побеговых систем растения, количества листьев на побегах и качества заполняющего растение субстрата. Морфологическая структура ПР непосредственно связана с качеством внутриподушечного субстрата. У многих ПР Е-типа, например, *Saxifraga oppositifolia*, субстрат, образующийся внутри подушки, состоит, в основном, из листьев, отмирающих и перегнивающих в нижней части растения. Довольно плотная структура поверхности этого растения в значительной мере препятствует попаданию внутрь переносимого ветром или перемещающегося под действием сил гравитации мелкообломочного материала. С другой стороны, структура ПР F- и R-типа с торчащими как щётка отмершими и одревесневшими побегами или черешками листьев способствует удержанию мелких обломков горных пород, которые составляют значительную часть внутриподушечного субстрата. Например, внутри десятисантиметровой подушки R-типа *Rhodiola quadrifida* было собрано 25 граммов мелкообломочного материала горных пород. Обломки диаметром выше 2 мм составляют 29 %, диаметром от 0,25 до 1 мм – 50 %, от 0,125 до 0,25–20 %, и менее 0,125–1 %. Фракция крупнее 2 мм, скорее всего, попала внутрь подушки в результате осыпания склона, на котором росло ПР. Более мелкие обломки, по-видимому, были внесены ветром, водой или при осыпании склонов.

На Алтае часто можно наблюдать, что другие растения поселяются на разрушающихся подушках *Oxytropis tragacanthoides* и других ПР, используя субстрат, созданный в результате жизнедеятельности подушковидных растений. Подобная картина наблюдается и в горах Средней Азии (Станюкович, 1957). Довольно трудно оценить почвообразующую деятельность подушковидных растений в высокогорьях без специальных исследований, но, на наш взгляд, она довольно значительна. Например, объём торфянистого субстрата в области корневой системы *Thylacospermatum caespitosum* (Заилийский Алатау) (рис. 7), образовавшегося в результате жизнедеятельности, превышал объём надземной части растения. В результате отмирания таких ПР, часто достигающих значительных размеров, остаются значительные участки торфянистой, перегнивающей массы, которые довольно активно заселяются другими растениями. Появление на моренах растений альпийских лугов, например, *Doronicum* sp. (рис. 37) можно объяснить обогащением мелкозёма, присутствующего в морене продуктами жизнедеятельности ПР. Во всяком случае, при исследовании морены на перевале Озёрный в Заилийском Алатау, в основании альпийских растений были найдены остатки ПР, или они росли на живых ПР. Необходимо отметить, что роль подушковидных растений в образовании почвы в высокогорьях тем значительней, чем неблагоприятней условия для процесса почвообразования. Это позволяет предполагать значительную роль ПР в увеличении биологического разнообразия местообитаний высокогорий, в которых отсутствуют почвы.



Рис. 37. *Doronicum sp.* и другие растения, растущие на подушковидных растениях *Dryadanthé tetrandra* на старой морене вблизи перевала Озёрный (Заилийский Алатау) (фото автора)

4.2.5. Особенности обитания подушковидных растений на склонах

Подушковидная форма в горных условиях является, прежде всего, адаптацией к контрастному и суровому климату и бедности субстратов, но растения, обладающие такой морфологической структурой, извлекают из нее определенную выгоду при обитании на осыпях. Каменистые осыпи, особенно состоящие из мелких обломков горных пород, при определённых условиях

имеют достаточно большую подвижность, что грозит растениям отрывом корней и механическими повреждениями. Многие ПР, например, *Rhodiola coccinea*, имеют строение корневой системы, препятствующее отрыву от субстрата – это толстый, шнуровидный корень (корни), "заякоривающий" растение и препятствующий (вернее замедляющий) снос его перемещающимися камнями. На осыпях этот корень отходит от растения вверх по склону. Плотная форма тела максимально способствует защите растения от механических повреждений камнями или сводит эти повреждения к минимуму. Необходимо отметить, что подобное строение корневой системы могут иметь и растения других жизненных форм, произрастающие на осыпях, но ПР, в силу своего строения, приобретают повышенную устойчивость к механическим повреждениям благодаря плотной, обтекаемой форме, имеющей наименьшее сопротивление потоку камней, а обратноконическая форма основания подушек препятствует их погребению под осыпью.

Однако и эта совершенная с аэродинамической точки зрения форма в определённых условиях может деформироваться. Такие условия создаются на крутых, почти отвесных мелкощепнистых склонах. Здесь часть подушки, обращённая к выше расположенным уровням склона, под влиянием постоянно осыпавшегося щебня начинает отмирать, образуя характерную выемчатую форму диссимметричных подушек (рис. 38) (Кирпотин, 1997).

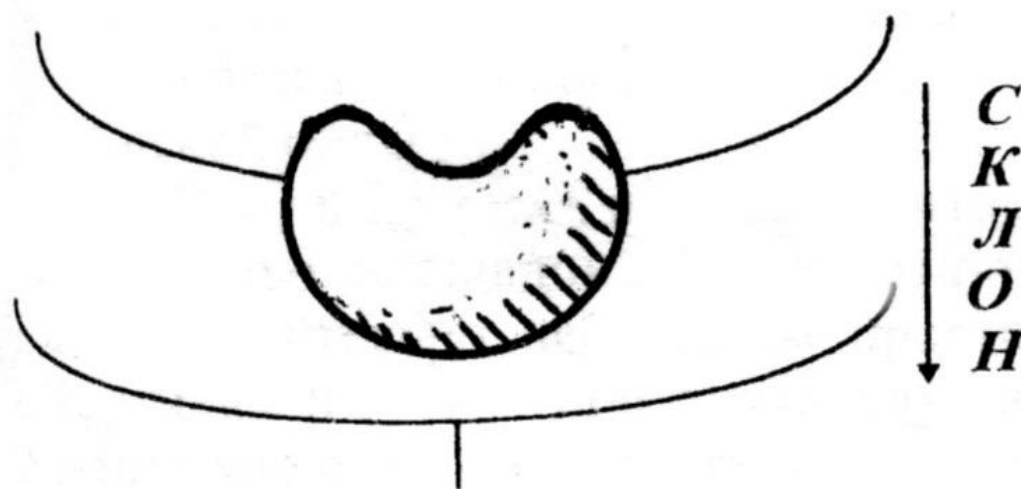


Рис. 38. Диссимметричные выемчатые подушки на крутых склонах (по: Кирпотин, 1997)

Хорошо развитая корневая система ПР способствует их водообеспечению на осыпях. Особенности строения ПР предполагают их некоторую устойчивость при солифлюкции и дефлюкции. Подушковидные растения, в силу своих особенностей, имеют большое значение в закреплении склонов, препятствуя их разрушению.

Экологические особенности подушковидных растений способствуют освоению ими крутых скальных поверхностей. Например, в Заилийском Алатау ПР *Thylacospermum caespitosum* могут произрастать на абсолютно вертикальных скальных стенках и боковых поверхностях валунов, причём достигать здесь относительно больших размеров (60–70 см). Это можно объяснить лишь способностью к локальному почвообразованию этих растений, благодаря чему они достигают абсолютной независимости от почвенных субстратов и по способности к освоению скальных поверхностей приближаются к накипным лишайникам. Эта особенность имеет существенное значение для распространения ПР, которые не только могут осваивать «открытые» местообитания высокогорий, не доступные другим высшим растениям, но и обитать на скалах, валунах, каменистых склонах среди луговой растительности.

4.2.6. Подушковидные растения как пример пространственной стратегии растений

Тенденцию создания промежуточной среды и обособления её от внешней, проявляющуюся в полимеризации побеговых систем и уплотнении общей структуры, можно наблюдать не только у ПР, но и у некоторых других жизненных форм растений. На основании этих морфологических изменений можно построить эволюционные ряды жизненных форм, отражающих степень приспособленности растений к обитанию в гипердинамичных средах, путём создания плотной структуры. Примерами таких жизненных форм, кроме подушковидных, являются плотные розеточные и дерновинные растения, произрастающие в экстремальных условиях. Такие растения можно отнести к группе “закрытых”, или плотных, жизненных форм. Следует отметить, что данная тенденция в развитии габитуальных признаков характерна не для всех растений, обитающих в горах, чаще всего она присуща растениям – экотопическим пациентам, живущим в экстремальных местообитаниях, близко к пределу существования высших растений. Растения, не создающие подобных структур, в таких условиях вынуждены сокращать пространственные и временные показатели своих микроэкотопов и тратить значительную часть энергии на репарационные процессы, что, как правило, является причиной их минимальных размеров и продолжительности жизни и ведёт к преобладанию плотных жизненных форм растений (Волков, 2001). Повышенную роль жизненных форм с густыми, плотно расположенными надземными частями – плотнoderновинных, подушечных, розеточных – в гольцовых пустынях отмечает В.Б. Куваев (1985). Подушковидные растения преобладают в некоторых высокогорьях умеренной зоны, например, на выположенном водоразделе Курайского хребта в Горном Алтае.

Стратегия ограничения контакта с экстремальной средой обитания характерна и для растений, растущих в экстремальных условиях, характеризующихся другой суммой лимитирующих факторов среды. Например, у суккулентов отдельные органы или все надземное тело растений

по форме часто приближается к сфере, уменьшая тем самым испаряющую поверхность и увеличивая относительный объём водозапасающих тканей. Конечно, только этим не исчерпываются адаптации суккулентов, способствующие сохранению влаги в условиях её дефицита, но в этом случае сферическая форма гармонично сочетается с особенностями их метаболизма. В высокогорьях суккуленты, например, кактусы, способны формировать подушковидные жизненные формы, описанные W. Rauh (1939) и Р.А. Удаловой (1978), что позволяет говорить об универсальных тенденциях в развитии некоторых жизненных форм растений при освоении высокогорных сред.

Существуют растения, способность которых к заселению максимально возможного объёма пространства ограничивается, в основном, лишь конструктивными особенностями их строения и конкурентными взаимоотношениями с другими растениями, например, в тропическом лесу. Относительно стабильный, благоприятный температурный режим и высокая влажность тропического леса (кроме самого верхнего яруса эмерджентов) способствуют созданию жизненных форм растений, имеющих максимальную площадь фотосинтезирующих тканей и минимум барьерных структур и механизмов. Жизненные формы таких растений можно назвать “открытыми”, для них характерна тенденция к максимально возможному освоению пространства, условия которого наименьшим образом контрастируют с их внутренней средой. Подобные условия создаются в определённое время года и в других районах, например, в умеренном поясе, в зоне широколиственных лесов, что проявляется в преобладании мезоморфных растений.

Между крайними группами “закрытых” и “открытых” жизненных форм существует множество переходных, составляющих основное богатство жизненных форм растительного мира (табл. 3).

Другой важной характеристикой среды является гетерогенность, то есть неоднородность её показателей в пространстве. Для гор характерно резкое изменение температурных градиентов на разной высоте над уровнем субстрата с увеличением абсолютной высоты над уровнем моря. Надземные части растений экстремальных местообитаний высокогорий прижимаются к поверхности субстрата, заселяя приземный слой воздуха, где создаются благоприятные микроклиматические условия (высокогорный герпетобий), поэтому их можно назвать «экотопическими герпетофитами» (Волков, 2001). Подобную картину можно наблюдать также в арктической тундре и, в более выраженной форме, в полярных и гольцовых пустынях. Как отмечалось ранее, в наиболее суровых условиях поверхность подушковидных растений часто уплощается и может сравняться с субстратом (Хохряков, 1994).

Пространственные стратегии растений (по: Волков, 2001)

Типы сред по степени экстремальности	Благоприятные среды	Умеренно экстремальные среды	Крайне экстремальные среды
Типы преобладающих пространственных стратегий у растений	"Захватчики" – открытые формы	Промежуточные формы	"Ограничители" – закрытые формы
Преобладающие жизненные стратегии растений	Виоленты, эксплеренты	Виоленты, эксплеренты,	Экотопические пациенты
Экологические группы растений по отношению к температуре и влажности	Мезофильные мезотермы и мегатермы	Промежуточные группы	Ксерофиты- мегатермы, психрофиты, криофиты
Видовая насыщенность сообществ	Как правило высокая	Варьирует в широких пределах	Не высокая
Конкурентные взаимоотношения в сообществах	Высокий уровень межвидовой и внутривидовой конкуренции	Уровень конкурентных взаимоотношений варьирует	Практически отсутствуют. Роль селективного фильтра играет экотопический отбор
Почвенные условия	Как правило дефицит питательных веществ из-за интенсивного использования их растениями	От бедных до богатых почв	Обычно почвы слабо сформированы или практически отсутствуют
В каких биомах и сообществах преобладают (примеры)	Влажные тропические леса (нижний и средний ярусы) Широколиственные леса, леса умеренной зоны, луга	Бореальные хвойные леса, степи, саванны, маккия	Пустыни, арктические тундры, верхний пояс растительности гор

Интересным примером горизонтального освоения пространства являются древовидные растения из рода *Senecio* в тропических высокогорьях, которые представляют собой плотную розетку листьев на толстом стебле высотой от 3 до 5 (12) метров (рис. 39). Ассимилирующие листья у таких растений играют роль отсутствующих почечных чешуй, сохраняя почку от сухости (Christ, 1885; Гатцук, 1976). Эти растения не прижимаются к земле, а, наоборот, выносят свои генеративные и вегетативные органы на определенную высоту над поверхностью почвы. Очевидно, что они “стремятся” оторваться от поверхности субстрата, температура которого под лучами солнца нагревается до экстремальных значений. Разницы температур на поверхности субстрата и на высоте метеобудки на горе Килиманджаро (3600 м над ур. м.) днём достигают 60–80°C (Голубчиков, 1996). Можно предположить, что на высоте нескольких метров в местообитаниях таких жизненных форм создаются условия, сходные с условиями приземного слоя воздуха в высокогорьях умеренной зоны. В благоприятные периоды подобные растения раскрывают розетки и закрывают их при непогоде и ночью,

предохраняя тем самым молодые и чувствительные сердцевинные розетки (рис. 39). В дополнение к этому, некоторые из этих видов выделяют через поры внутри розетки значительное количество воды, тепловая ёмкость которой компенсирует ночное снижение температуры в почке (Beck et al., 1982; Körner, 1999). Ночью замерзает лишь поверхностный слой воды, а конусы нарастания оказываются защищёнными от мороза в своеобразной “ванне” (Горышина, 1979).

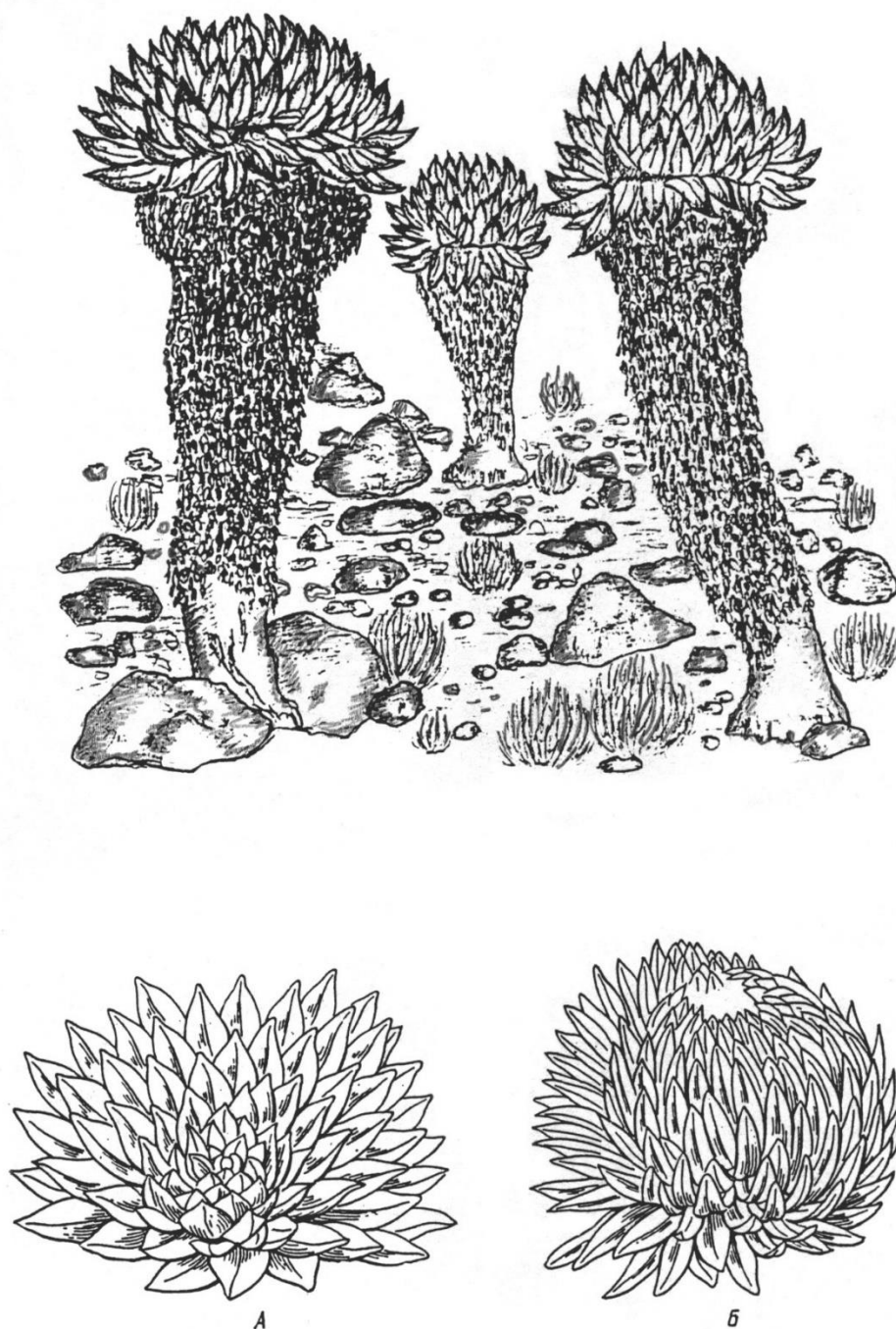


Рис. 39. Розеточные мегафиты в высокогорьях Восточной Африки (вверху – сообщество мегафитов «парамос» в горах восточной Африки (рис. по: Мир географии, 1984), внизу – розетка листьев розеточного мегафита (высокогорья Кении, 4500 м над ур. моря): А – днём, Б – ночью (по: Горышиной, 1979)

Таким образом, структура розеточных мегафитов тропических высокогорий (как и ПР) способствует повышению теплоёмкости структур, защищающих наиболее уязвимые органы. К этому необходимо добавить подобие «шубы» из отмерших листьев, покрывающих стволы деревьев, защищая их тем самым от понижения температур, и пронизанных стеблевыми придаточными корнями. Благодаря этому розеточные мегафиты используют питательные вещества, высвободившиеся в результате перегнивания листьев на стволе растения (Beck, 1994; Körner, 1999) (удивительная аналогия с придаточными корнями, пронизывающими толщу некоторых криофитных ПР). В подобных условиях некоторые розеточные мегафиты иногда принимают форму подушковидных деревьев (см. раздел 1.6), которые вполне приспособлены к климату тропических высокогорий, сходство ряда факторов среды, которых с высокогорьями умеренных зон (таких, как Памир), по мнению Л.Е. Гатцук (1976), позволяет предполагать, что есть общие черты в происхождении хотя бы некоторых тропических розеточных деревьев (и кустарников) и подушковидных растений из континентальных районов умеренной зоны. Подобные жизненные формы, например, *Dracaena draco*, W. Rauh (1939) не без основания причислял к “подушковидным деревьям”.

Стратегия выживания растений в экстремальных условиях во многом зависит от комплекса имеющихся адаптаций. Необходимо дифференцировать негативные экологические факторы в силу того, что реакция растений на них не одинакова при различных их сочетаниях. Так, при постоянно низких температурах в течение вегетационного периода у растений преобладают физиологические адаптации, так как растения как пойкилотермные организмы практически не могут регулировать температуру в длительные периоды похолодания и вынуждены приспосабливаться к ним путём увеличения холодостойкости, которая часто сопровождается изменением окраски органов, повышающей усвоение теплового излучения. Как отмечалось выше, подушковидные растения при кратковременных колебаниях температуры способны смягчать их негативное влияние с помощью морфологических приспособлений, способствующих созданию “внутриподушечной” среды.

Таким образом, на основании морфологического строения растений в различных средах можно выделить два вида стратегий освоения пространства, или пространственных стратегий: максимальное освоение пространства-времени (количественное), и минимальное (с акцентом на качестве). В любом случае, размеры растений и качество освоения пространства максимально целесообразны для условий, создающихся в данном временном интервале в конкретном местообитании, и преобладающие типы пространственных стратегий у растений могут служить довольно чётким индикатором степени экстремальности среды и её гетерогенности. Пространственные стратегии растений не зависят от их размеров. Для растений, ориентированных на максимальное освоение пространства, характерны, как правило, относительно большая поверхность контакта со средой (в том числе и фотосинтезирующая) и минимум морфологических структур и механизмов, ограничивающих их метаболизм. Для растений, ориентированных на “качественное” освоение

пространства, обычно характерны относительно небольшая поверхность контакта со средой (в том числе и эффективно фотосинтезирующая поверхность (как отмечают Ch. Körner и De Moraes (1979), индекс листовой поверхности (LAI) подушковидных растений составляет от 1 до 2 м² листовой площади на каждый квадратный метр поверхности), анатомо-морфологические (развитие толстой кутикулы, уменьшение количества устьиц и др.) и физиологические особенности (САМ метаболизм толстянковых), способствующие сохранению максимально благоприятных условий для их жизнедеятельности.

При рассмотрении растительности различных климатических зон некоторые авторы отмечают закономерное изменение процентного соотношения жизненных форм (по Раункиеру), отражающих изменение среды. В таком случае репрезентативная выборка жизненных форм может свидетельствовать о степени экстремальности среды довольно условно. В более благоприятных средах увеличивается количество фанерофитов, а в менее благоприятных средах увеличивается доля гемикриптофитов и геофитов. Однако на соотношение тех или иных групп влияют не только особенности вегетационного периода, но и высота снежного покрова, зимняя сухость, стадия сукцессии, история формирования флоры и т. п. Ряд жизненных форм Раункиера не отражает в полной мере приспособления растений к климатическим условиям окружающей среды по мере нарастания степени её экстремальности. Являясь частным признаком, расположение почек возобновления удачно отражает морфологическую классификацию жизненных форм, но не отражает в полной мере степень приспособленности растения к внешним условиям. По мнению G. Mangenot, (1969), биологические типы Раункиера соответствуют универсальной реальности, но отражают не просто приспособительные реакции, а общие эволюционные тенденции, и дифференцировались в ещё очень давний период истории Земли, вероятно, в девоне.

Классификация жизненных форм растений в соответствии с критериями, наиболее полно коррелирующими с окружающей средой, позволяет существенно дополнить экологическую оценку растительного покрова и определить преобладающие негативные климатические факторы. На наш взгляд, одним из таких критериев может являться степень и качество освоения пространства растениями, причём в благоприятных средах преобладает количественное освоение пространства, коррелирующее, как правило, с минимумом барьерных структур и механизмов, а в неблагоприятных средах растения-пациенты вынуждены ограничивать контакт с деструктивной средой либо изменять пространственно-временные показатели своей жизнедеятельности.

Пространственные стратегии растений непосредственно связаны с временным компонентом освоения пространства. В экстремальных средах у растений есть “выбор”: создавать эффективные, но более уязвимые открытые формы, либо максимально использовать благоприятные для жизнедеятельности промежутки времени, создавая менее эффективные, но

более защищённые закрытые. Стратегию временного освоения пространства по первому типу имеют, например, эфемероиды, максимально использующие благоприятные промежутки вегетационного периода. В гипердинамичных средах растения-“ограничители” способны за счёт уменьшения эффективности структуры существенно увеличить время её функционирования и уходить от чрезмерной затраты энергии на репарационные процессы, что позволяет им в некоторых сообществах преобладать над “захватчиками” (рис. 27). Присутствие таких жизненных форм является признаком экстремальных местообитаний (Волков, 2001).

4.2.7. Облигатные и факультативные подушковидные растения

Существуют настоящие растения-подушки, жизненная форма которых закреплена наследственно, и такие, которые имеют подушковидный рост только в условиях высокогорий, в других же, менее суровых, условиях не образуют подушковидных форм (Станюкович, 1948а). К первой группе относится такое типичное ПР как *Acantholimon diapensioides*, не меняющие свою жизненную форму под влиянием изменившихся условий. К другой группе можно отнести растения, которые при перенесении из альпийского пояса высокогорий в субальпийский изменяют свою подушковидную форму на типичную для травянистых растений. Например, *Potentilla pamiroalaica* в субальпийском поясе (на высоте 3800 метров над ур. м.) ведёт себя как типичный травянистый многолетник с развитыми вегетативными и генеративными побегами, достигающими высоты 10–15 (20) см и образующими надземную, рыхлую дерновину с хорошо выделяющимся стержневым корнем. В альпийском поясе (на высоте 4760 м) этот вид, разрастаясь вдоль поверхности почвы, имеет подушкообразную форму. Годичные побеги его не превышают 2–3 (5) см высоты, скелетные ветви погружены в поверхностный горизонт почвы и по всей их длине развиваются придаточные корни. При перенесении в субальпийский пояс из альпийского также изменяют свою форму *Oxytropis immersa*, *Saxifraga hirculus*, *Leontopodium ochroleucum*, *Smelovskia calycina* (Стешенко, 1965). Некоторые доминанты криофитных подушечников Монгольского Алтая – *Oxytropis oligantha*, *Saussurea leucophylla*, *Eritrichium villosum*, *Smelovskia calycina* и др. – образуют подушковидную форму только в условиях самых суровых местообитаний, тогда как в других экотопах они не формируют ярко выраженную подушку (Волкова, 1994). Подобные особенности позволяют ряду авторов выделять среди ПР закреплённые (облигатные) и незакреплённые (факультативные) формы (Schroeter, 1926; Станюкович, 1948а и др.).

а) Облигатные подушковидные растения.

Это растения, имеющие генетически детерминированную подушковидную форму как следствие приспособительной эволюции. Для таких растений обычно характерна низкая степень морфологической изменчивости и, как правило, узкая экологическая специализация. Они

встречаются в местообитаниях, условия которых довольно суровы, и где они часто доминируют или являются содоминантами. Большая часть облигатных подушковидных растений Юго-Восточного Алтая – петрофиты, способные обитать на обломочном грунте (хасмофиты), осыпях (гляреофиты) или скальных субстратах (литофиты). По своей экологической стратегии облигатные ПР – безусловные пациенты. Н Юго-Восточном Алтае для этой группы характерно образование всех морфологических типов ПР. Примером облигатных подушечных растений на Алтае являются *Oxytropis tragacanthoides* (рис. 21), *Dryadanthé tetrandra* (рис. 23), *Silene turgida* (рис. 21). Всего на Алтае нами отмечено 25 видов облигатных ПР. Из них криофитов – 13 видов, ксерофитов – 12 видов. При рассмотрении выделенных морфологических типов ПР в этой группе выявилось следующее: среди облигатных ПР растений St-тип морфологической структуры имеют 9 видов (среди них 3 криофитных ПР и 6 ксерофитных), E-тип структуры имеют 6 видов ПР (криофитных – 5; ксерофитных – 1 вид), M-тип имеет одно ксерофитное ПР, R-тип – 6 (5 криофитных ПР, 1 ксерофитное ПР), Ot-тип – 2 ксерофитных ПР и F-тип – одно ксерофитное растение.

б) Факультативные подушковидные растения.

К этой группе относятся растения, которые в зависимости от условий местообитаний могут принимать либо подушковидную, либо другую жизненную форму. Это связано с высокой степенью морфологической адаптивности этих растений к различным, в том числе и экстремальным, условиям, в которых они принимают подушковидную форму. В менее суровых условиях они могут принимать другую жизненную форму (рис. 40, 41).

Это возможно благодаря способности к генетически детерминированной модификационной изменчивости. Жизненная форма таких растений генетически не «закреплена», эти растения относительно «свободны в выборе», который является отражением условий внешней среды. Именно эта группа растений принимает подушковидную жизненную форму в результате угнетения верхушечного роста и коррелятивно связанного с ним изменения характера ветвления под воздействием негативных факторов внешней среды. Например, *Dianthus versicolor* при произрастании в парковых лиственничниках имеет форму ксеромезофитного травянистого растения. При произрастании на сухих каменистых склонах в районе Курайской степи – это растение иногда принимает вид довольно плотной подушки (рис. 21).

У факультативных ПР высокий уровень полиморфизма способствует большой экологической амплитуде. Эти растения, как правило, могут встречаться в различных местообитаниях в разных поясах гор. Обычно факультативные ПР образуют довольно рыхлые подушки, не всегда полностью соответствующие определению подушковидной формы. Но и в этом случае можно говорить о существенном уплотнении структуры растения, что может проявляться в полимеризации побеговых систем, уменьшении размеров вегетативных органов и более компактном их расположении. Некоторые факультативные ПР, например, *Eremogone formosa*, в определённых условиях способны формировать довольно большие и плотные

подушки, заполняемые субстратом, которые по этим параметрам могут не уступать облигатным ПР (рис. 19, 41).

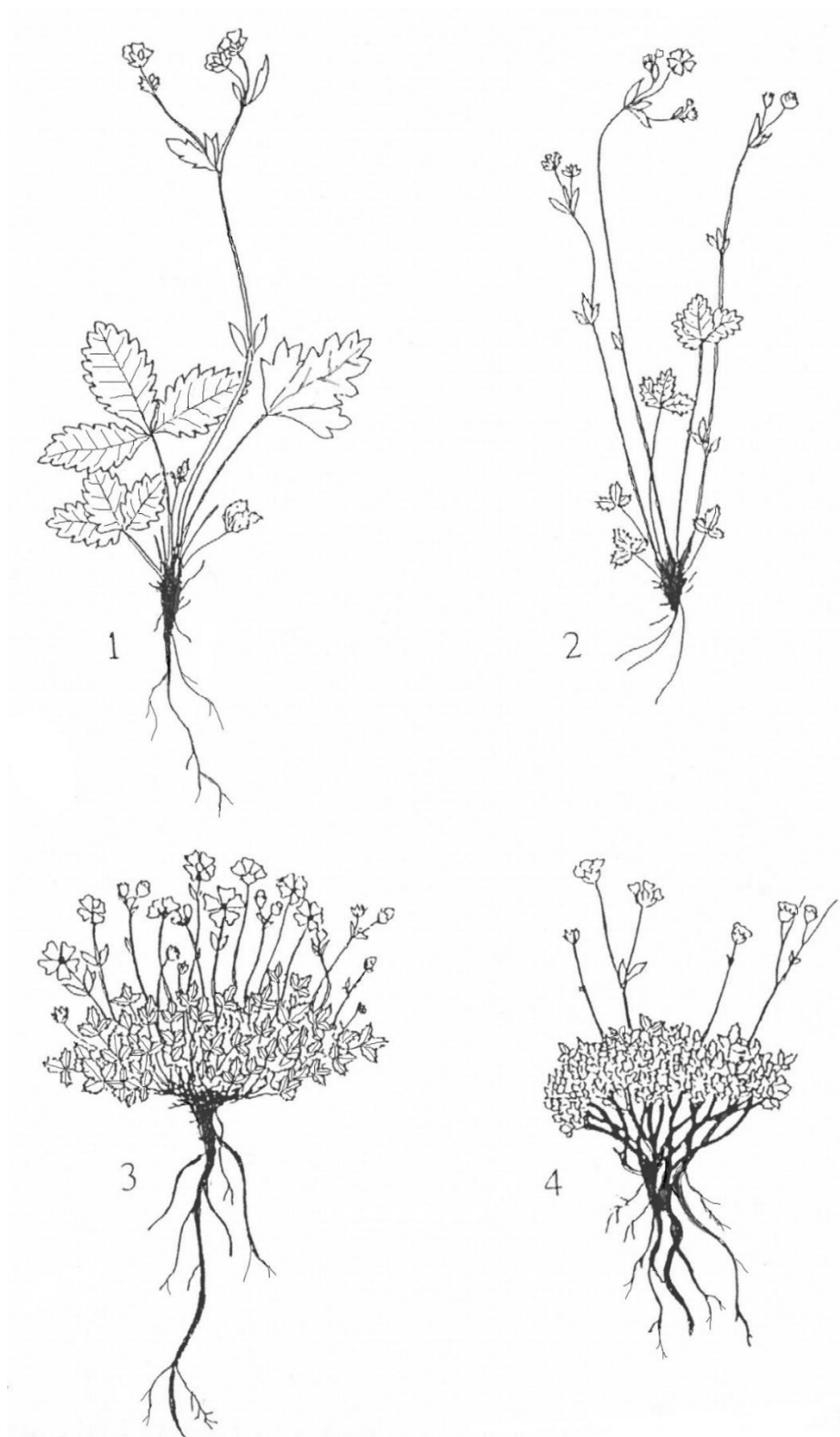


Рис. 40. *Potentilla nivea* на Алтае принимает в зависимости от местообитаний различные ЖФ (по: Волков, 2001, 2002б).

1 – лиственное редколесье, 2 – субальпийский луг, 3 - скальные обнажения, 4 – каменная тундра (3300 м над ур. м.) (в одном масштабе)

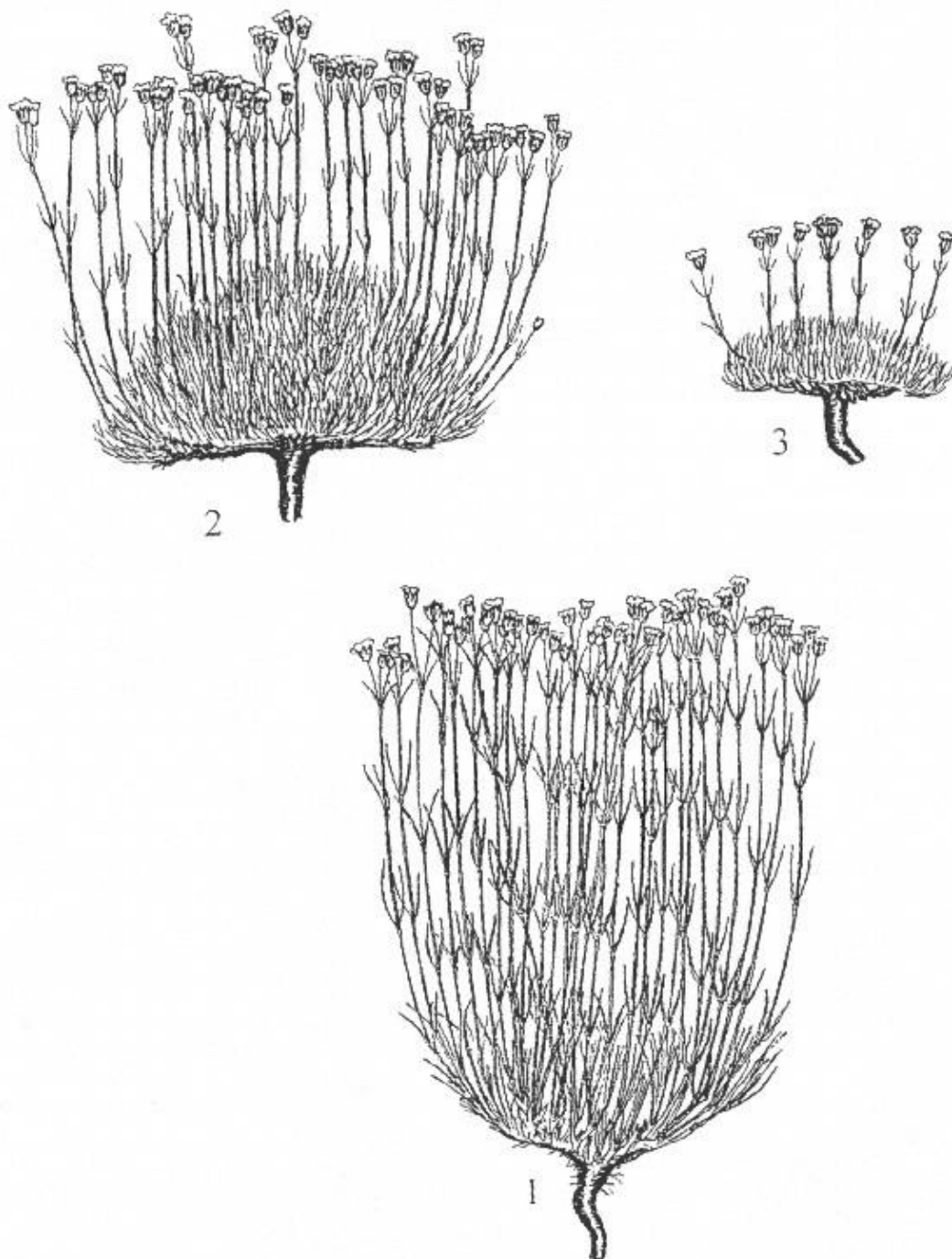


Рис. 41. Морфологическая изменчивость *Eretogone formosa* (по: Волков, 2002б). 1 – долина р. Калгуты, равнина, 2 – верховья р. Юстыт, 3 – верховья р. Калгуты, терраса у ледников (в одном масштабе)

Экологические стратегии (виоленты–пациенты) таких растений могут существенно различаться в зависимости от характера местообитаний. В более благоприятных местообитаниях подобные растения могут произрастать в форме травянистых растений, кустарничков, полукустарничков. Для этих

жизненных форм характерны относительно большая площадь поверхности и соответственно малое значение отношения объема растения к площади его поверхности V/S . Это, естественно, выгодно для растения, так как увеличивается относительная фотосинтезирующая поверхность и, как следствие, растёт биологическая продуктивность, а, следовательно, и способность к конкуренции в растительных сообществах. В более экстремальных местообитаниях эти растения под воздействием негативных факторов среды принимают подушковидную или близкую к ней форму с относительно большими величинами соотношения V/S . В этом случае уменьшается поверхность контакта с окружающей средой, уменьшается относительно активная площадь фотосинтезирующей поверхности, что, наряду с часто неблагоприятными условиями для жизнедеятельности, несомненно, сказывается на биологической продуктивности. Однако в природе получение биомассы не имеет для растений такого значения, как выживание и репродукция (Körner, 1999). Особенно это характерно для растений-эктопических пациентов, обычно не испытывающих конкурентного давления со стороны других растений и заселяющих самые суровые среды на Земле. В биологическом смысле растения, растущие и размножающиеся в высокогорьях, не менее благополучны, чем огромные деревья в тропических лесах (Волков, 2002б).

На Алтае нами отмечено 29 видов факультативных ПР. Из них 11 видов криофитов и 18 видов ксерофитов. При рассмотрении выделенных морфологических типов ПР в этой группе выявилось следующее: среди факультативных ПР St-тип морфологической структуры имеют 17 видов (7 криофитов, 10 ксерофитов), E-тип – 3 вида ПР (1 криофит, 2 ксерофита), M-тип 6 видов (2 криофита, 4 ксерофита), R-тип – 2 вида (1 криофит, 1 ксерофит) и один вид ПР F-типа (ксерофит).

Таким образом, перед нами представлено два результата эволюции ПР: имеющих генетически закреплённую подушковидную форму и принимающих подушковидную форму в экстремальных местообитаниях. Первые обычно занимают ограниченную экологическую нишу и имеют высокий уровень морфологической специализации к условиям своего местообитания. Они представляют собой яркий пример адаптации растений к экстремальным условиям высокогорий. Вторые имеют более широкую экологическую амплитуду, благодаря которой могут существенно расширять спектр местообитаний, но меньшую морфологическую специализацию, и характеризуются высокой степенью адаптивности. В группе облигатных ПР Юго-Восточного Алтая присутствуют все выделенные нами морфологические типы ПР. В группе факультативных ПР отмечены все типы кроме Ot-типа, но, вместе с тем, можно отметить, что ПР M-типа характерны в основном для факультативных ПР, что позволяет говорить о переходном характере этого типа между ПР и другими жизненными формами.

4.2.8. Подушковидное растение как консорция

Подушковидное растение, создающее свою внутреннюю среду, и организмы, использующие его как среду обитания, можно рассматривать как своеобразную консорцию, ядром которой является само ПР. В качестве членов сообщества могут выступать представители различных систематических групп растительного и животного мира – микроорганизмы, беспозвоночные, лишайники, мхи и другие растения. Подушковидные растения могут являться агрегатами, предоставляющими для других организмов подходящую среду обитания, в том числе и внутри подушки. Внутри подушек возможно возобновление и прорастание других растений, жизнь грибов и животных. В ряде территорий, где очень сильны ветры, подушкообразные растения нередко являются как бы заслоном, под прикрытием которого развиваются другие не подушкообразные менее ветростойкие растения (Станюкович, 1973). Иногда внутри большой (концентрической) подушки, под ее защитой, развивается масса менее выносливых растений. Получается своеобразная клумба или оазис (Станюкович, 1957). На плотных, заполненных субстратом подушковидных растениях часто поселяются другие растения различных жизненных форм. Например, по наблюдениям Р.И. Злотина (1975), в Центральном Тянь-Шане большинство сопутствующих дриадоцвету (*Dryadanthè tetrandra*) растений произрастает на его подушках. По его наблюдениям, на подушках дриадоцвета, покрывающих всего 16 % поверхности почвы, поселяется 76 % всех особей цветковых растений и мхов. Растения, образующие “агрегаты” с дриадоцветом, имеют более крупные размеры и характеризуются ускоренным развитием, что обусловлено более благоприятными по сравнению с открытым грунтом гидротермическими и эдафическими условиями, которые создаются в подушках (Злотин, 1975). На Алтае в сиббалдиево-лапчатковых сообществах на крупных экземплярах *Potentilla biflora* растут травянистые и полукустарничковые растения, такие как *Papaver pseudocanescens*, *Saxifraga hirculus*, *S. sibirica*, *Gastrolychnis tristis* и некоторые другие. Однако, без специальных исследований нельзя утверждать о наличии каких-либо симбиотических отношений. Несколько большие размеры и большая концентрация не подушковидных растений возле подушек может быть объяснима повышенной концентрацией гумуса и других компонентов почв возле подобных растений. В несколько другом плане представляются нам взаимоотношения некоторых подушковидных растений и мхов. Например, на северном склоне Курайского хребта, в верхней части альпийского пояса, на каменистых осыпях, растут небольшие экземпляры *Rhodiola quadrifida*, образующие подушки совместно со мхами. Один из таких экземпляров диаметром около 10 см представлял собой единую плотную поверхность из 13 видов зелёных и печеночных мхов (*Dicranum spadiceum*, *Rhytidium rugosum*, *Ptilidium ciliare*, *Pohlia nutans*, *Poyitrichum gracile*, *Orthodicranum montanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Hypnum pallescens*, *Sanionia uncinata*, *Abietinella abietina*, *Barbilophozia lycopodioides*, *Lophocolea heterophylla*, *Blepharostoma trichophillum*), через которую местами проникали побеги *R. quadrifida*, а на

поверхности подушки росли два вида цветковых растений и лишайники (Волков, Волкова, 2001). Довольно сложно без специальных исследований определить характер взаимоотношений между этими видами (мутуализм, комменсализм), но ясно, что подобное сообщество не случайно, так как довольно подвижная каменистая осыпь, на которой росло растение, была совершенно лишена растительного покрова. В другом случае в подушке *Saxifraga terectensis* также был найден, наряду с зеленым мхом *Sanionia uncinata*, печёночник *Blepharostoma trichophillum* – растение микроскопических размеров, тенелюбивый гигромезофит. Бриофиты способствуют уплотнению структуры подобных сообществ, препятствуя продуванию ветром и способствуя сохранению влаги. Отмирающие части мхов вносят свой вклад в образование гумуса. Можно утверждать, что преимущества, получаемые растениями в результате подобного симбиоза, гораздо значительней, чем потери от возможной конкуренции за ресурсы. В результате подобные сообщества приобретают определённые свойства, благодаря чему такие формы сообитания растений можно рассматривать как своеобразные надорганизмы, или конфасции, в которых мохообразные усиливают адаптационные свойства всей структуры при обитании в экстремальных условиях высокогорий. Надо также отметить, что среди перечисленных выше мохообразных большая часть является тенелюбивыми мезофитами, предпочитающими поселяться на гнилой древесине и у основания стволов деревьев в лесных и болотных биомах гипарктической и бореальной зон. Представляется вполне возможным, что некоторые из этих растений находят себе подходящий комплекс условий в высокогорьях именно внутри плотных ЖФ растений или клонов, где создаются специфические условия. В некоторых местообитаниях высокогорий подобные организмы с определёнными экологическими требованиями к среде обитания могут обитать лишь внутри растений-подушек и плотнодерновинных растений (Волков, Волкова, 2001).

Кроме защиты от ветра, для растений, прячущихся в высокогорьях в подушках, была обнаружена лучшая обеспеченность влагой и питательными веществами, а также защита от повышенных температур (Griggs, 1956; Callaghan, Emanuelsson, 1985; Pyšek, Lyska, 1991; Cavierens et al., 1998; Nuñez et al., 1999; Cavieres et al., 2002). Защищённые подушками растения могут не только повышать температуру на 1–2°C (Carlsson, Callaghan, 1998), что важно для растений, существующих на нижней границе температурного минимума (Körner, Larcher, 1988), но и избегать стрессов, связанных с резкими изменениями температуры. Эффект «няньки» для подушковидных растений был найден рядом исследователей в разных районах (Alliede, Hoffman, 1985 и др.). С другой стороны, ПР могут представлять собой эффективные ловушки, задерживающие семена и как следствие концентрирующие растительную жизнь (Cavieres et al., 2002). Обладая такими особенностями, подушковидные растения могут играть ключевую роль в определении структуры альпийских сообществ, особенно на больших высотах (Cavieres et al., 2002).

Консортивные связи в сообществах ПР могут принимать различные формы. В высокогорьях Алтая мы неоднократно встречали сомкнутые группы ПР одного или нескольких видов, создающих своеобразную “подушку” с общей поверхностью. Это такие растения, как *Rhodiola coccinea*, *Potentilla biflora*, *Dryadanthë tetrandra*. Представляется весьма возможным, что растения извлекают выгоду из такого соседства, уменьшая относительную поверхность контакта с агрессивной средой, прикрываясь соседями от ветра, лучше сохраняя влагу, гумус и стабильный температурный режим внутри таких сообществ.

Данная тема требует дополнительных исследований с привлечением микробиологов, энтомологов и других специалистов. На данном этапе можно высказать предположение, что подушковидные растения, создающие свою микросреду, являются узловыми точками биоты, и уже, поэтому могут представлять интерес для экологов.

4.2.9. Происхождение и особенности подушковидной жизненной формы (продолжение)

Исходя из приведённого материала, ясно, что нельзя противопоставлять различные гипотезы происхождения ПР, так как эта группа растений неоднородна, и гипотеза о происхождении подушковидной жизненной формы путём угнетения роста (миниатюризация) и изменения характера ветвления (полимеризация) в онтогенезе под воздействием экстремальных условий среды применима к группе факультативных ПР. Для таких растений свойственна высокая степень морфологической пластичности, проявляемой в зависимости от условий среды. В форме подушки такие растения приобретают особенности этой жизненной формы, благодаря чему могут расширять спектр местообитаний. Гипотеза, в которой ПР рассматриваются как генотипически обусловленная жизненная форма, не являющаяся фенотипическим откликом, связанным с влиянием окружающей среды, полностью подходит для группы облигатных ПР, специализированных для обитания в экстремальных условиях. Возникшая как пассивная реакция на «экстремализацию» условий существования, «подушка» оказалась выгодна для определённого комплекса пионерных местообитаний. Подобные «плотные» растения получали некоторые преимущества как растения-пациенты, что отразилось в их специализации и закреплении признаков ПР в генотипе. Для этой группы растений, как правило, характерно образование типичных, чрезвычайно плотных подушек, что обусловлено крайне малым годичным приростом побегов. Но, вопрос отнесения ПР к факультативным или облигатным, по-видимому, не всегда может быть решён однозначно. Например, *Thylacospermum caespitosum*, представляет собой чрезвычайно плотное ПР Eritrichium-типа. «Подушка» этого растения, состоящая из плотно прижатых друг к другу многочисленных побегов с чешуйчатыми листочками, так тверда, что на неё можно встать или ударить кулаком, нимало не изменяя её формы (Сапожников, 1916). По мнению М.П. Данилова (1999), морфологические

изменения *T. caespitosum* в связи с его адаптацией к суровым условиям жизни высокогорьях Центральной Азии зашли наиболее глубоко. Активно вегетирующая верхняя часть побегов этого растения, по-видимому, не превышает размеров 1 сантиметра, причём размер годовичного прироста побегов составляет 0,3–0,5 см. У экземпляра этого растения, лежавшего в сухом месте около двадцати дней после сбора, наблюдался активный рост побегов, высота которых достигала за это время 1 см. Это обстоятельство позволяет предполагать, что размеры годовичного прироста у этого вида определяются не только геномом, но и условиями местообитаний. Так как это растение не встречается ниже 3000 м над ур. м., можно говорить о том, что формирование его морфологической структуры происходит в условиях высокогорий, лимитирующих годичный прирост побегов.

Подушковидная жизненная форма может рассматриваться как адаптация растений к экстремальным условиям среды, как у растений с генетически закреплённым подушковидным ростом (облигатные ПР), так и у растений, принимающих подобную биоморфу в определённых условиях под воздействием внешней среды (факультативные ПР). С другой стороны, авторы, рассматривающие ПР как адаптацию к экстремальным условиям среды, интерпретируют их структурные особенности как приспособление к тем или иным условиям среды, но, как правило, не учитывают универсальность адаптаций, т. е. преадаптацию одних и тех же структурных особенностей к различным условиям, и интеграцию адаптаций, под которой понимается сочетание адаптационных структур и механизмов (физиологических, морфологических, репродуктивных и биоритмологических), обеспечивающих растениям индивидуальные стратегии существования в пространстве-времени (Волков, 2002б). Например, стабильный температурный режим внутри подушек, как результат высокой теплоёмкости этих растений, а также, возможно, и процесса гниения, развивающегося в глубине подушек:

а) препятствует замерзанию, а, следовательно, способствует поглощению воды и питательных веществ корневой системой (у некоторых подушковидных растений придаточные корни пронизывают всю толщу подушек). Внутреннее тепло сглаживает перепады температуры на поверхности подушки, а также позволяет быстро восстанавливать после заморозков функционирование “корового” слоя подушки (чем подушковидные растения выигрывают перед другими растениями, корни которых часто находятся в мёрзлом субстрате). Сравнительные исследования особенностей структуры фотосинтетического аппарата древесных растений Восточного Памира (Пьянков, Кондрачук, 1998) показали, что подушковидные растения, по сравнению с кустарничками и полукустарничками, отличались наиболее мелкими и толстыми листьями, крупными клетками и максимальным количеством хлоропластов в единице объёма листа. В результате этого они имели наибольшие значения индексов мембран клеток и хлоропластов, свидетельствующие об их высокой

функциональной активности, достигаемой при относительно небольшой фотосинтетической поверхности (см. раздел 4.2.6);

б) способствует процессам гумусообразования внутри подушек, даже при замерзании поверхностного фотосинтезирующего слоя. Данное обстоятельство позволяет ПР поддерживать жизнедеятельность микоорганизмов-деструкторов внутри тела подушки несмотря на частые заморозки. С другой стороны, экзотермные процессы гниения внутри ПР способствуют устойчивости всей структуры в микротермных условиях высокогорий. Процессу гумусообразования так же способствуют запасы влаги внутри подушек.

Особенности терморегуляции и накопления питательных веществ в сфере жизнедеятельности, позволяет говорить о высокой степени автономности ПР от экстремальных условий среды обитания.

Таким образом, анализ экологических особенностей ПР не позволяет рассматривать эту жизненную форму как адаптацию к воздействию только какого-то одного фактора среды. Подушковидная жизненная форма, возникшая независимо в различных систематических группах цветковых растений и различных условиях может рассматриваться как адаптация к целому спектру факторов окружающей среды различных экстремальных местообитаний. Эти растения можно встретить на обдуваемых хребтах высоких гор, каменистых склонах в пределах горно-степного пояса, на плакорах северных тундр, океанических побережьях полярных морей и т. д. Так, представляется, что в сыртах Памира или ветровых пустынях Антарктических островов основным лимитирующим фактором, действующим на растения, является ветер, и в таких условиях ПР, несомненно, можно рассматривать, в первую очередь, как жизненную форму, устойчивую к действию этого векторного фактора, проявляющегося на фоне низких температур краткого вегетационного периода. В других местообитаниях, в которых существуют ПР, сумма воздействующих на них факторов может быть другой. Исходя из этого, целесообразно выделение нескольких экобиоморф ПР – криофитные ПР, ксерофитные ПР, эоловые ПР и т.д. В каждом случае подушковидную структуру растения можно рассматривать как приспособление к определённым местообитаниям, то есть особым функциональным морфотипом растений (ФМР) (Волков, 2002б). Например, подушковидную жизненную форму у криофитных ПР можно рассматривать как адаптацию к комплексу факторов среды, характеризующих определённые местообитания альпийского пояса гор (высокая динамика температурного режима при крайне низких средних температурах, чрезвычайно краткий вегетационный период, частый физиологический недостаток влаги, сильные ветра, иссушающие и повреждающие растения, отсутствие сформированных почв и т. д.). В горностепном поясе подушковидную жизненную форму у ксерофитных ПР можно рассматривать как адаптацию к обитанию в конкретных условиях высокой динамики температурного режима при в целом низких, но периодически высоких температурах вегетационного периода, периодическому недостатку влаги в результате действия высоких температур

и иссушающему действию ветров на фоне семиаридного климата, отсутствию сформированных почв и так далее. Кроме того, подушковидные растения устойчивы к механическому повреждению, что позволяет им осваивать незакрепленные склоны. В каждом случае сумма лимитирующих факторов, способствует модификационной изменчивости подушковидной жизненной формы у ПР, заселяющих различные местообитания.

Один из вероятных путей происхождения ПР – это возникновение подушек вследствие угнетения верхушечного роста (миниатюризации) и процессов полимеризации и геофитизации (до определённого уровня), характерных для растений высоких широт и высокогорий, в результате чего на базе различных ЖФ и архитектурных моделей в различных таксонах растений появились плотные структуры, которые меньше продувались ветром, и внутри которых создавался особый микроклимат и субстрат. Наиболее вероятна связь подушковидных растений и розеточных ЖФ. Нельзя также отрицать другие пути происхождения ПР в цепи трансформации жизненных форм в ходе эволюции растительного покрова горных районов, хотя можно сомневаться в эволюционных связях деревьев, кустарников и ПР. В пользу этого можно привести мнение В.А. Недолужко (из устного сообщения) о том, что таксономический анализ подушковидных растений Юго-Восточного Алтая ясно указывает на то, что «настоящие» деревья и кустарники не были предками подушковидных растений, так как подавляющее большинство таксонов в «подушечной» флоре представлены семействами типично травянистых растений. С другой стороны, в ходе исследований в Юго-Восточном Алтае были выявлены растения *Minuartia*-типа, например, *Dendranthema sinuatum*, которые исходя из строения, нельзя отнести к типичным подушкам. Но подобные структуры, возникшие в результате трансформации безрозеточных растений, в определённых экологических условиях приобретают внешнее и функциональное сходство с «подушками», что позволило нам отнести их к числу ПР в широком смысле.

Розеточные деревья экваториальных высокогорий, исходя из гипотезы Карлкви́ста (Carlquist, 1965), являются прямыми потомками розеточных травянистых растений умеренной зоны, которые без потери розетки, благодаря потере способности втягиваться в почву, развили сильный ствол. Интересно, что при сравнении травянистых видов британских *Senecio*, внутренняя структура их стебля представляет копию в миниатюре молодого гигантского *Senecio* из Африканских высокогорий, то есть, можно сказать, что это древовидные травы (Гатцук, 1976). Исходя из этого, нельзя отождествлять гипотезу происхождения ПР от деревьев и кустарников (рис. 30, *г*) и от розеточных мегафитов (рис. 30, *б*) в ряду эволюционной трансформации биоморф. Последняя гипотеза происхождения ПР вполне вероятна для тропических высокогорий, в пользу чего говорит отмеченная ранее близость розеточных мегафитов и подушковидных деревьев, которые могли превратиться в ПР в результате редукции ствола.

Таким образом, ПР представляют собой итог трансформации различных жизненных форм как следствия приспособления к освоению экстремальных

местообитаний путём изменения пространственной стратегии и, следовательно, экологии растений. Но, говоря о различных гипотезах возникновения ПР, необходимо понимать, что любая теоретически возможная концепция развития природных тел (в данном случае ЖФ) не всегда может быть реализована в ходе их эволюционного развития.

Близость экологических условий, в которых существуют группы криофитных и ксерофитных ПР в горах, несомненно, способствовала взаимообогащению различных пульвинофлор, особенно в районах их контакта. Однако представляется, что появились эти группы растений независимо друг от друга (кроме самых аридных горных систем), свидетельством чему является разница в их таксономическом составе и особенностях географического распространения.

Ксерофитные ПР, судя по всему, представляют собой более древнюю группу (палеоген-неоген), сформировавшуюся во внутриконтинентальных горных районах Евразии в фазу постепенной криофитизации климата третичного периода. Оледенения плейстоценового периода разобщили эту группу ПР и способствовали активному видообразованию в горных изолятах, причиной чего является высокий уровень эндемизма, выявленный на Алтае для этой группы растений.

Криофитные ПР, по-видимому, представляют собой несколько более молодую группу, которая, скорее всего, достигала максимума своего распространения в эпоху плейстоценовых оледенений. Именно тогда видимо произошло проникновение криофитных ПР на территорию Алтая, где, как отмечает В.П. Седельников (1988), у этой группы растений отсутствуют чёткие ценоотические связи с другими группами высокогорной растительности. Тогда же и произошло слияние и взаимообогащение горных и северных пульвинофлор, что сказалось на существовании в горах группы арктоальпийских ПР (*Silene acaulis*, *Saxifraga oppositifolia* и др.).

5. ПОДУШЕЧНИКИ ЮГО-ВОСТОЧНОГО АЛТАЯ И ДРУГИХ ВНУТРИКОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ГОРНЫХ СИСТЕМ

Изучение растительного покрова горных областей земного шара не перестает привлекать к себе внимание исследователей. Происхождение и история развития растительности гор связана с довольно хорошо изученными вопросами флорогенеза отдельных горных областей, в том числе и Алтая. Традиционно меньше внимания уделялось выяснению условий образования растительности высокогорий и самого хода преобразований слагающих её элементов. Эти вопросы тесно связаны как с экологией отдельных растений, так и целых сообществ, из которых и формируется растительный покров. Особенно это актуально при изучении растительности в крайних для существования растений условиях, например, в высокогорьях. Именно здесь наиболее явна связь адаптаций растений с их распространением и фитоценотической значимостью (Волков, 2002б). Экологические особенности высокогорных

растений проявляются как в габитусе, так и в их распределении в пространстве, благодаря чему такой существенный компонент ландшафта высокогорий, как растительный покров, часто имеет специфические черты, определяющие его характерный облик. Универсальность приспособительной эволюции организмов в сходных условиях находит своё отражение в конвергентном развитии одинаковых адаптаций у горных растений, независимо от их генетического родства. Это во многом является причиной сходства растительного покрова высокогорий в различных областях Земли.

В настоящее время типология горной растительности остаётся одной из сложнейших проблем фитоценологической классификации. Это объясняется как большим разнообразием горных сообществ, так и недостаточной степенью их изученности. Единственной наиболее полной классификацией растительности всех горных систем бывшего СССР является классификация К.В. Станюковича (1973). Для Алтае-Саянской горной области следует упомянуть классификацию высокогорной растительности В.П. Седельникова (1988). Наиболее полной сводкой растительности Алтая остаётся монография А.В. Куминовой (1960). В данной работе мы придерживаемся взгляда на типологию высокогорной растительности, изложенного в статье Е.А. Волковой (1995). Типы высокогорной растительности, более соответствующие флороценотипам П.Н. Овчинникова (1947), как более мелкие категории входят в типы растительного покрова, соответствующие “типу растительности” в его широкой трактовке (Сочава, 1964; Александрова, 1979; Рачковская, 1989; Волкова, 1995). Рассматриваемые в этой работе сообщества подушковидных растений, или «подушечники», относятся к оригинальным типам специфической горной растительности, но, вместе с тем, не охватывают всего разнообразия подобной растительности в мире. На территории Алтая подушечники находятся на северной границе своего распространения в горных системах внутриконтинентальной Азии. Ареал этой уникальной для Сибири растительности охватывает Европу и через малоазиатские нагорья и горы Ирана, Афганистана тянется до восточной оконечности Тибета – Сино-Тибетских гор. Наиболее разнообразна эта растительность в горах с аридным и семиаридным климатом, например, на Памире, где подушковидные растения являются наиболее заметными элементами горного ландшафта. При выделении подушечников основными критериями являются структурно-физиономические свойства, выражающиеся в жизненных формах слагающих его растений, что хорошо согласуется с взглядами авторов (Сукачёв, 1938; Лавренко, 1940; Александрова, 1969) на выделение крупных единиц при классификации растительности.

5.1. Кривофитные подушечники

Кривофитные подушечники (или пульвинаты) были выделены в самостоятельный тип растительности П.Н. Овчинниковым (1941). Ценозообразователями такой растительности являются кривофитные виды ПР, которые обычно имеют полусферическую или лепешковидную жизненную

форму, состоящую из переплетения отдельных веточек, долго сохраняющих на себе остатки листьев, между которыми обычно имеется большее или меньшее количество мелкозема, щебня или песка. Поверхность подушки из живых листьев представляет собой как бы единую ассимиляционную поверхность (Станюкович, 1948а). Сообщества подушечников обычно представляют собой равномерно разбросанные по площади растения-подушки разной величины, между которыми растут растения других жизненных форм (рис. 27). В других случаях ПР имеют характер концентрических колец, заключенных одно в другое. В местах с сильными ветрами, дующими в одном направлении, например, на сыртах Средней Азии, растения-подушки могут представлять собой как бы растительные волны (Станюкович, 1973). Этот тип растительности характерен для верхних ступеней высоких, наиболее аридных гор (Восточный Памир, Северо-Восточный Гиндикуш, Тибет), засушливых гор (Западный Памир, Западный Памиро-Алай, Внутренний Тянь-Шань, Монгольский Алтай и др.). Подобная растительность также встречается в переменнно-влажных (Северный Тянь-Шань, Русский Алтай, Тува) и постоянно-влажных высокогорьях (Альпы, западная и центральная части Большого Кавказа). По данным, приведённым Е.А. Волковой (1995), в Евразии, от южных районов Алтае-Саянской горной страны на севере до Гималаев на юге, примерно вдоль линии раздела между Западносибирско-Переднеазиатским, Восточносибирско-Центральноазиатским и Приокеанским биоклиматическими секторами, находится основная область распространения криофитных подушечников. Судя по современному распространению этого специфического высокогорного типа растительности, можно считать, что, сформировался он, в основном, в условиях сухих и умеренно влажных, в меньшей степени средневлажных, высокогорий, на каменистых и скальных субстратах (Станюкович, 1960).

В настоящее время этот тип растительности высокогорий не имеет единого названия. К.В. Станюкович (1960) дает этому типу растительности обобщающее название "подушечники", отделяя его от другого, физиономически сходного, типа растительности, свойственного, в основном, более низкогорным местообитаниям, – колючеподушечников. Обоснованность разделения этих типов подчёркивается и другими исследователями, так как ПР оказались экологически и географически слишком разными для объединения их в один тип (Ухачёва, 1971; Агаханянц 1981). Некоторые изменения взглядов К.В. Станюковича на эту растительность находят отражение в его классификации 1973 года: колючеподушечники, в составе которых имеются и не колючие подушки, получили название гемикриофитных подушечников, а подушечники – эукриофитных (по поясам, в которых они распространены). В работе Р.В. Камелина (1979) эта растительность имеет название криоксерофильные подушечники. Р.И. Злотин (1975) вслед за Н.Д. Кожевниковой (1960) называет подобные сообщества на Тянь-Шане высокогорными тундровидными подушечниками, отмечая тем самым их близость к высокогорным тундрам. В.Н. Павлов (1980) сохраняет за этим типом растительности название

“криофитные подушечники”. Положение подобной растительности в системе высокогорных типов растительности не определено. Разные исследователи относят эти растительные группировки к холодным пустыням, горным тундрам или сохраняют за ними специальные названия. Надо отметить, что сообщества подушковидных растений на территории СССР изучались, в основном, в Средней Азии и на Кавказе, то есть на территориях, занимающих большую площадь и неоднородных по своим климатическим условиям. В районе Восточного Памира, отличающегося высокой степенью аридности климата, данный тип растительности вполне может отвечать названию «криоксерофильные подушечники». В районе Центрального Тянь-Шаня, высокогорья которого в целом имеют более влажный климат, для данного типа растительности оправдано название «криофитные подушечники». Таким образом, на территории Евразии к этому типу растительности относятся сообщества, обитающие в экологически различных условиях, что выражается, прежде всего, в видовом составе, и, характеризуя эту растительность на разных территориях, более корректно использовать различную терминологию, например, криоксерофитные, криофитные и, может быть, даже криопсихрофитные подушечники. Но, исходя из физиономического и, в целом, экологического единообразия этой растительности, достаточного для включения в рамки одного типа, а также учитывая авторский приоритет, в данной работе эта растительность приводится под названием «криофитные подушечники».

В системах высочайших гор Тибета, Кунь-Луны, Памира и Центрального Тянь-Шаня, абсолютная высота которых превосходит 5000 м, криофитные подушечники с осоково-злаковой синузией образуют пояс растительности, расположенный выше криофитных лугов и степей, непосредственно контактируя с разреженными группировками ультраореофитов субнивального пояса – верхнего предела жизни сосудистых растений (Овчинников, 1941; Станюкович, 1973; Вальтер, 1975; Ладыгина, 1995; Данилов, 1999). Для Тибета в качестве доминантов подушечников указывается *Thylacospermum caespitosum*, *Dryadanthe tetrandra*, *Androsace tapete* (Vegetation map..., 1979; Волкова, 1994). Ценозообразователями в сообществе криофитных подушечников в Средней Азии являются *Dryadanthe tetrandra* (Заравшанский, Туркестанский хребты, Западный и Восточный Памир, Центральный Тянь-Шань, Кюнгей и Терскей-Алатау, Заилийский и Джунгарский Алатау), *Thylacospermum caespitosum* (Центральный Тянь-Шань, Заилийский Алатау), *Oxytropis immersa* (Затавшанский и Туркестанский хребты) и другие виды (Кривоногова, 1960). В подобных сообществах на Тянь-Шане пятна оголённого субстрата чередуются с пятнами сплошных подушек или сомкнутыми дернинами разнотравья. Обычны дриадоцветно-разнотравные ассоциации, где с подушками дриадоцвета (*Dryadanthe tetrandra*), сомкнувшегося в куртины, чередуются другие подушки, как *Oxytropis immersa*, *Smelowskia calicina*, к которым прибавляется много криофитного разнотравья. В наиболее увлажнённых и защищённых от ветров местообитаниях наибольшей сомкнутости достигают ассоциации, где

дриадоцвет сочетается с кобрезиями и осоками. Другие формации подушечников, в частности остролодочниковая, размещают свои ассоциации на более щебнистых и более сухих почвах, где обычно имеют содоминантов из числа степняков и даже представителей пустынь. Встречаются и богатые разнотравно-остролодочниковые ассоциации. В непосредственной близости к снегам (гиперкриофитная разреженная растительность) на скалах и осыпях на небольших пятнах мелкозёма можно видеть или единичные карликовые растения, или их группы: небольшие подушечки дриадоцвета и остролодочника, *Oxygraphis glacialis*, камнеломки *Saxifraga setigera*, *Chorispora bungeana* (Станюкович, 1973). В Заилийском Алатау наиболее обычны группировки с преобладанием *Dryadanthe tetrandra* и *Thylacospermum caespitosum* (Данилов, 1999). В Монгольском Алтае к доминантам криофитных подушечников относятся *Stellaria pulvinata*, *Eremogone (Arenaria) formosa*, *Oxytropis oligantha*, *Saussurea leucophylla*, *Eritrichium villosum*, *Smelowskia calycina* (Волкова, 1994).

Проективное покрытие подушечных ценозов весьма различно: в Западном Тянь-Шане на гребне Пскемского хребта в верховье реки Чоралма (3300 метров над ур. м.) покрытие *Oxytropis savellanica* составляет 40 %, на склонах Кураминского хребта тот же вид формировал сообщества с покрытием 60–70 % (Сидоренко, 1953). В горном Бадахшане (4200–4800 метров над ур. м.) проективное покрытие в сообществах подушечников от 15 до 50 % (Станюкович, 1973). Криофитные подушечники в Заилийском и Джунгарском Алатау обычно разрежены, но бывают участки со значительным проективным покрытием, достигающим 60–70 % (Данилов, 1999). Сообщества дриадоцвета (*Dryadanthe tetrandra*) на Пскемском хребте (3600 метров над ур. м.) имели покрытие 30–40 % и типичное агрегатное состояние – на почти безжизненных осыпях дриадоцвет образовывал пятна площадью до двух-трех квадратных метров. Очень редко растения-подушки смыкаются, покрывая почву сплошь (Злотин, 1975; Павлов, 1980). Степень проективного покрытия резко возрастает в местах выхода на поверхность грунтовых вод и на склонах, где скапливается снег (Злотин, 1975). Количество видов высших сосудистых растений, принимающих участие в создании ассоциации подушечников, обычно невелико. Так, на Памире количество видов в одной ассоциации 8–10, на Тянь-Шане, особенно северном, количество видов больше, и встречаются ассоциации с участием 20–25 видов (Станюкович, 1960).

На территории Горного Алтая этот тип растительности довольно слабо изучен. К.В. Станюкович (1973) в монографии, посвящённой классификации растительного покрова гор СССР, хотя и отмечает некоторые ПР на Алтае, но совершенно не упоминает для этой территории подушечники как растительность, отмечая их как характерный элемент растительности Средней Азии. А.В. Куминова (1960) в своей монографии, посвящённой изучению растительного покрова Алтая, отмечала, что среди экологических форм тундровых растений широко развиты растения-подушки, но отдельно эту растительность она не выделяла. В то же время ряд авторов отмечают наличие этого типа растительности или его элементов на высоких хребтах Алтае-

Саянской горной страны (Степанова, 1962; Грубов, 1982; Шауло, Курбатский, 1984; Данилов, 1986; Ревушкин, 1988; Седельников, 1988; Артёмов, 1993; Губанов, 1996; Камелин, 1998). В.П. Седельников (1988), М.П. Данилов (1999) отмечают, что данный тип растительности на Алтае находится на своей северной границе распространения.

На Алтае криофитные подушечники тяготеют к его южной и юго-восточной частям. Эта растительность отмечена на хребтах Курайском, Чихачёва, южной оконечности Шапшальского, Северо-Чуйском, Южно-Чуйском, Катунском, Сайлюгем и примыкающих к ним Монгун-Тайге и Монгольском Алтае (Степанова, 1962; Грубов, 1982; Шауло, Курбатский, 1984; Данилов, 1986; Ревушкин, 1988, Артёмов, 1993; Губанов, 1996, Данилов, 1999). Максимальная плотность местонахождений подушечников отмечается на высоких хребтах, обрамляющих сухие межгорные котловины: Курайскую, Чуйскую, плато Укок (Данилов, 1999). Отдельные виды криофитных подушковидных растений встречаются на более северных хребтах, например, на Чулышманском нагорье.

Особенности высотного распространения подобной растительности хорошо отражают общую зависимость распространения растительного покрова от характера климата горной системы. В Западном Тянь-Шане подобная растительность встречается на высотах от 3200 до 3700 метров (Павлов, 1980). В Заилийском Алатау (северный Тянь-Шань) на северном макросклоне отдельные группировки *Thylacospermum caespitosum* встречаются уже на высоте 3000 м над ур. м. занимая каменистые склоны и берега рек, на которых отсутствует луговая растительность. Отдельные формации подушечников, таких, как формация акантолимона диапенсевидного (*Acantholimon diapensioides*), поднимаются в сухих, резко континентальных высокогорьях Памира на высоту до 4500 метров (Станюкович, 1960). На Алтае криофитные подушечники спорадически встречаются на верхнем пределе существования сосудистых растений, выше пояса горных тундр (Седельников, 1988; Ревушкин, 1988), здесь эта растительность распространена на высотах более 2900 метров (Седельников, 1988). По данным М.П. Данилова (1999), на северных склонах хребтов сообщества криофитных ПР могут встречаться, начиная с высоты 2700 м.

На Алтае основными ценозообразователями сообществ криофитных подушечников являются *Dryadanthë tetrandra* (рис. 23), *Potentilla biflora* (рис. 27, 42), *Rhodiola quadrifida*, *R. coccinea* (рис. 21), *Saxifraga oppositifolia*, кроме них в составе содоминантов в подобных сообществах довольно часто выступают растения других жизненных форм – *Papaver pseudocanescens* и др.

Примером криофитных подушечников на Алтае могут являться сиббальдиево-лапчатковые сообщества (*Potentilla biflora* + *Sibbaldia (Dryadanthë) tetrandra*), встречающиеся на Алтае локально на Курайском и Северо-Чуйском хребтах (рис. 42).



Рис. 42. Подушковидные растения *Potentilla biflora* в сиббальдиево-лапчатковых сообществах на гребне Курайского хребта (фото автора)

Эти растительные сообщества в пределах Алтае-Саянской горной системы были исследованы В.П. Седельниковым в Республике Тыва на нагорье Сангилен, на водоразделе рек Балыктыг-Хем и Каргы на высоте 2820 метров над ур. м. Мы исследовали такие сообщества на Алтае на Курайском и Северо-Чуйском хребтах. На выположенном водоразделе Курайского хребта в верховьях рек Ортолык и Кубадру на высоте 2950 метров над ур. м. в сиббальдиево-лапчатковых сообществах нами было зафиксировано 37 видов высших сосудистых растений (в Тыве – 25 (Седельников, 1988)). Сравнение показало довольно высокую степень сходства флористического ядра этих сообществ на Алтае и Тыве, в формировании которого кроме видов, определяющих их название (*Dryadanthë tetrandra* в подобных сообществах на Алтае не всегда встречается и часто имеет небольшое обилие), с высоким постоянством (80–100 %) встречаются *Saxifraga oppositifolia* и *Poa altaica*. Такие характерные для этих сообществ в Тыве виды, как *Rhodiola quadrifida* и *Saxifraga flagellaris*. на Курайском хребте замещают географически викарирующие виды *Rhodiola coccinea* и *Saxifraga macrocalyx*. *Eritrichium villosum*, отмеченный в Тыве как сопутствующий вид, на Алтае входит в флористическое ядро. Кроме него, с высоким постоянством на Алтае в этих сообществах встречаются виды, не отмеченные в Тыве – *Papaver pseudocanescens*, часто выступающий в роли содоминанта, *Saxifraga sibirica*, *S. hirculus*, *Lagotis integrifolia*, *Cerastium pusillum*. С менее высоким

постоянством (60–80 %) встречаются *Saxifraga melaleuca*, *Gastrolychnis tristis*. По сравнению с Тывой, понижается степень постоянства присутствия *Potentilla nivea*, *Minuartia arctica*, *Lloydia serotina*. Сиббальдиево-лапчатковые сообщества на Алтае обычно представляют собой разбросанные по поверхности ПР, между которыми растут другие растения, часть которых размещается иногда на самих подушках. Большую роль в формировании этих сообществ на Алтае играют лишайники и мхи (до 30 % проективного покрытия). Характерно, что мхи группируются по микропонижениям и временным водотокам, где к ним часто примыкают такие влаголюбивые цветковые растения как *Claytonia joanneana*. Подушковидные растения, как правило, растут на положительных формах микрорельефа. Но, в целом, распределение не подушковидных цветковых растений по микроместообитаниям в пределах геоботанического описания здесь не носит ярко выраженного характера, что, по-видимому, связано с достаточной степенью увлажнённости этих сообществ. Общее проективное покрытие исследованных нами на Алтае сиббальдиево-лапчатковых фитоценозов 10–35 %, в Тыве – 25–50 %.

Гораздо шире сиббальдиево-лапчатковых сообществ на Алтае распространены другие типы криофитных подушечников, например, дриадоцветники с доминированием *Dryadanthe tetrandra* и сообщества родиолы (*Rhodiola coccinea*, *Rh. quadrifida*), часто формирующие смешанные сообщества с дриадоцветом. К примеру, на «живых» слабозакрепленных каменистых осыпях, в верхней части альпийского пояса Северо-Чуйского хребта встречаются сообщества, где доминантом выступает *Rhodiola quadrifida*. Такие сообщества имеют вид разбросанных по поверхности осыпи небольших (10–15 см) подушек родиолы, на которых часто поселяются другие высшие растения, мхи и лишайники.

Видовой состав криофитных подушечников изменялся по высотному профилю. Например, на водоразделе Курайского хребта и прилегающих к нему каменистых склонах доминируют сиббальдиево-лапчатковые сообщества. На склоне южной экспозиции, с уменьшением абсолютной высоты и постепенным уменьшением фитоценотической роли *Potentilla biflora*, *Dryadanthe tetrandra*, *Saxifraga oppositifolia*, увеличивается фитоценотическая роль другого ПР – *Rhodiola coccinea*, которое на осыпях становится абсолютным доминантом. В нижней части профиля распространения криофитных подушечников в качестве содоминантов могут выступать *Bibersteinia odora* и другие растения. На северном склоне сиббальдиево-лапчатковые сообщества спускаются значительно ниже, чем на южном.

5.2. Ксерофитные подушечники

Значение сообществ колючих подушковидных растений для Средиземноморья и нагорий Малой Азии отмечали многие ботаники (Markgraf, 1934; Культиасов, 1962 и др.). Этот тип растительности,

характерный для внутриконтинентальных районов Азии был выделен Н.И. Кузнецовым (1909, 1910б) под названием нагорных ксерофитов. Нагорные ксерофиты встречаются в высокогорных районах юга Средней Азии, Афганистана, Ирана, Малой Азии и Армянского нагорья, северо-западной Африки и юга Испании, Сицилии, Балканского полуострова. Яркими представителями этого типа растительности являются компактные подушковидные формы, очень часто колючие, принадлежащие к родам *Astragalus*, *Genista*, *Onobrychis*, *Acantholimon* (Толмачёв, 1948).

А.П. Ильинский (1937) называет сообщества колючих подушковидных растений фриганами по аналогии с подобной средиземноморской растительностью, Е.П. Коровин (1934) и А.И. Толмачев (1948) сохранили за ними название нагорных ксерофитов, П.Н. Овчинников (1977) именует их трагакантами. "Трагакантники" как особую группу выделял М.Н. Смирнов (1950), отмечая, что они характеризуют наиболее крио-ксерофильные местообитания растительности. К.В. Станюкович (1960) описывает их под названием «колючеподушечников», подразумевая тип растительности, в котором доминируют кустарники, имеющие жизненную форму полушаровидных колючих "воздушных" подушек. В дальнейшем в своей работе, посвящённой классификации растительного покрова, подобные сообщества он отнес к группе гемикриофитных подушечников (Станюкович, 1973). Как справедливо отмечает О.Е. Агаханянц (1981), разные названия этой растительности обуславливаются тем, что различные авторы включали в него и кустарники, и томиляры, и колючетравья, и пульвинатные экобиоморфы. Но, анализ этой группы позволяет оставить в типе нагорных ксерофитов лишь нетравянистые хамефиты широкого термоэкологического диапазона, геофильные, тесно связанные со скелетными, хорошо дренированными грунтами нижних денудационных ярусов рельефа гор, замещающие только аридные типы растительности (Агаханянц, 1970; 1981).

На Кавказе (Армения, Дагестан) эта растительность подробно описана И.Н. Кузнецовым (1909, 1910), А.А. Гроссгеймом (1925, 1928) и другими исследователями (Тахтаджян, 1937; Культиасов, 1962). В Средней Азии подобную растительность исследовали Е.Г. Черняковская (1927), Е.П. Коровин (1934), С.А. Невский (1937), И.М. Культиасов (1962) и ряд других исследователей. На Алтае А.В. Куминова (1960) выделяла в степной растительности трагакантовые формации, не придавая этой растительности статус типа. Подобного взгляда придерживаются и другие исследователи (Намзалов, Королюк, 1991), относя петрофитно-степную трагакантовоостролодочниковую формацию к группе криофитных степей, отмечая, вместе с тем, её самобытность и отдалённые флорогенетические связи с нагорно-степной растительностью Средней Азии. На наш взгляд, более логично относить сообщества колючеподушечников к ксерофитным подушечникам* (* (ксерофитные подушечники или сообщества ксерофитных ПР в данной работе соответствуют типу нагорных ксерофитов, хотя логично рассматривать сообщества ксерофитных подушечников, как часть нагорных ксерофитов, специфического типа растительности засушливых и сухих гор, включающего не только сообщества ПР) внутриконтинентальных районов Азии,

находящихся на Алтае на северной границе своего ареала. Причём эта общность не столько генетического, сколько биоморфологического и экологического характера.

На Алтае эта растительность как компонент поясных выделов была отмечена Р.В. Камелиным (1998) под названием трагакантников. В Юго-Восточном Алтае эту растительность можно было бы выделить под названием колючеподушечников, так как это название несет наибольшую смысловую нагрузку, учитывая, что обычно доминантами и ценообразователями таких сообществ являются колючие ПР из рода *Oxytropis*. Типичными колючеподушечниками здесь являются трагакантники, или трагакантовоостролодочниковые сообщества (рис. 43) с доминированием *Oxytropis tragacanthoides* (рис. 21).

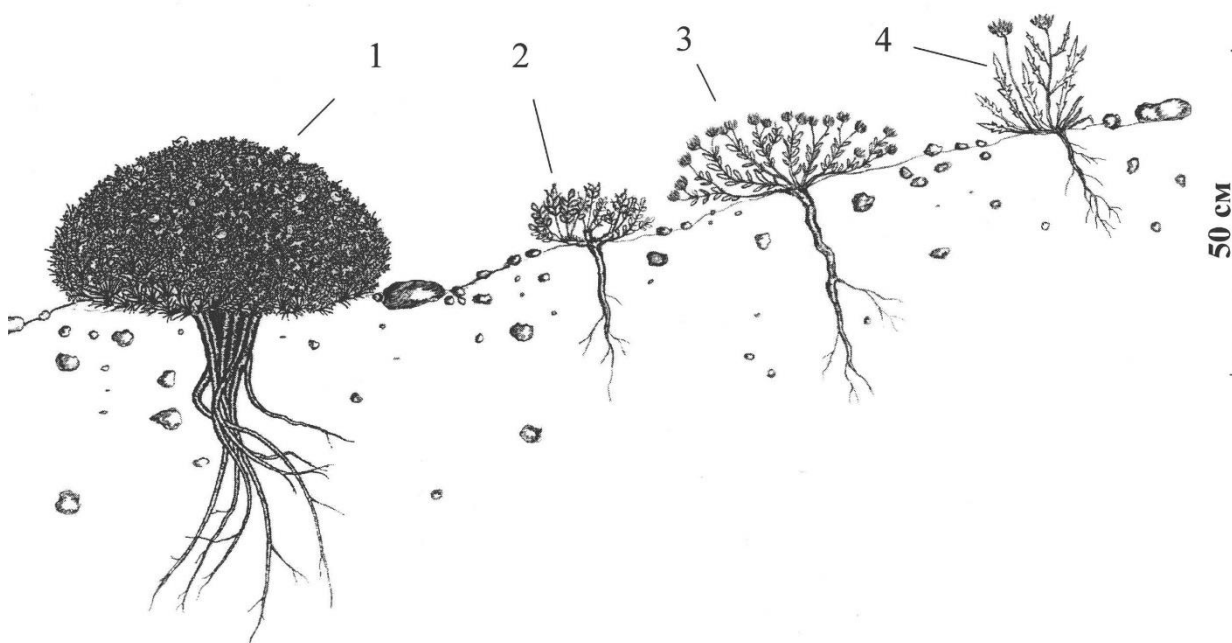


Рис. 43. Вертикальная структура фрагмента трагакантовоостролодочникового сообщества на южном макросклоне Курайского хребта в долине реки Узун-Терек (2150 м над ур. м.): 1 – *Oxytropis tragacanthoides*, 2 – *Astragalus dilutus* Bunge, 3 – *Heteropappus altaicus* (Willd.) Novopocr., 4 – *Saussurea pricei* Simps.

С другой стороны, следует учитывать, что доминантами или содоминантами этого типа растительности могут быть, в отдельных случаях, не колючие подушковидные растения. Поэтому логичнее называть эту растительность на Алтае ксерофитными подушечниками, что с одной стороны показывает отличие этого типа растительности от высокогорных криофитных подушечников, а с другой отражает экологическую связь с подобной растительностью внутриконтинентальной Азии. Вместе с тем, следует принимать во внимание, что, большинство ПР-индикаторов этой растительности не являются типичными настоящими ксерофитами в традиционном понимании этого термина. Эти растения, растущие в специфических условиях аридных и семиаридных низко- и среднегорий, адаптированы не столько к дефициту влаги, сколько к комплексу факторов,

обуславливающих специфику подобных местообитаний. Аналогичная растительность в дальнейшем будет приводиться под авторскими названиями.

При выделении нагорных ксерофитов, в первую очередь, во внимание принимают экологические признаки (Культиасов, 1962). Н.И. Кузнецов (1909, 1910б) ведущими экологическими признаками этого типа растительности считал сухость климата и скалистую меловую почву. Как отмечает А.И. Толмачев (1948), для областей развития нагорных ксерофитов характерно:

а) наличие резко выраженной летней засухи, вследствие которой вегетация растений осуществляется при полном или почти полном отсутствии осадков;

б) относительное (а не редко и абсолютное) обилие зимних осадков, выпадающих в форме снега и образующих более или менее мощный снеговой покров, за счёт таяния, которого создаётся запас влаги, используемый растениями;

в) нагревание нижних слоев воздуха и почвы в летнее время, достаточное для удовлетворения потребностей в тепле умеренно-термофильных растений.

Трагакантовоостролодочниковые сообщества на Юго-Восточном Алтае представляют собой картину более или менее равномерно разбросанных полушаровидных или почти шаровидных подушек, между которыми располагаются другие элементы растительного покрова. Характер субстрата, на котором произрастают трагакантовоостролодочниковые сообщества, довольно разнообразен. Подобные сообщества были отмечены на глинисто-щебнистых алювиально-пролювиальных отложениях различного состава, на элювии, коллювии, галечниках, на различных супесях и ленточных глинах, на примитивных горностепных почвах.

Количество видов в сообществах ксерофитных подушечников в Средней Азии доходит до 25–30, а иногда и больше (Станюкович, 1973). На Алтае количество видов в сообществах с доминированием *Oxytropis tragacanthoides* достигает 15–20. Видовой состав трагакантовоостролодочниковых сообществ очень сильно варьирует в зависимости от района произрастания и характера местообитания. В состав флористического ядра данного сообщества входит крайне ограниченное количество видов. Причина этого состоит в том, что определяющим в сообществах ПР является не ценотический, а экотопический отбор. В сообществах криофитных подушечников, произрастающих в верхних уровнях гор, экотопический отбор определяет относительно небольшое, но более постоянное количество асоциальных видов-пациентов, способных выжить рядом с растениями-подушками. Изменение видового обилия ксерофитных подушечников в различных частях ареала связано, прежде всего, с индивидуальной экологической амплитудой и особенностями распространения конкретных видов. В условиях горностепного пояса, видовой состав трагакантовоостролодочниковых сообществ отражает большее разнообразие субстратов, на которых они обитают, и относительно менее экстремальные климатические условия. Ксерофитные подушечники также

образуются, в основном, асоциальными или факультативно-ассоциальными видами растений.

Общее проективное покрытие в сообществах колючеподушечников в Бадахшане достигает 40–50 % (Станюкович, 1973). На Алтае в трагакантовоостролодочниковых сообществах общее проективное покрытие достигает 35–40 %.

5.3. Анализ распространения криофитных и ксерофитных подушечников на территории Средней Азии, Казахстана и Южной Сибири

Приведённый в литературных источниках материал (Станюкович, 1973; Агаханиянц, 1981 и др.) и материал предыдущих глав позволяет рассмотреть некоторые закономерности пространственного распространения и экологические особенности сообществ подушковидных растений, определяющие их положение в системе растительности семиаридных и аридных гор внутриконтинентальной Азии.

Криофитные подушечники в Средней Азии, Казахстане и на Алтае распространены в верхних поясах гор, причём наибольшие высоты распространения подобной растительности характерны для Восточного Памира (4200–4800 метров над ур. м.). На Северном Памиро-Алае они встречаются на высотах 3400–4200 м, в Центральном Тянь-Шане – 2800–3400 м, в Западном Тянь-Шане – 3000–3200 м) (Станюкович, 1973). В Юго-Восточном Алтае криофитные подушечники встречаются на высотах 2700 – 3100 м. Высотное распространение этой растительности хорошо соотносится с характером климата горных систем. В районах с наиболее континентальным климатом и меньшим количеством осадков эта растительность распространена гипсометрически выше, что, в целом, соответствует общим особенностям поясной зональности. Интересным представляется характер распространения криофитных подушечников в различных горных системах. Так, на Восточном Памире они тяготеют к наиболее увлажнённым местам, а в наиболее гумидной его северо-западной части (район ледника Федченко) предпочитают более сухие, так же, как и в Тянь-Шане, например, на Ферганском хребте (Станюкович, 1973). Нельзя достоверно судить об увлажнении местообитаний подобных сообществ только по общему количеству осадков на территории их произрастания без специальных исследований. Но материал о характере распространения и составе подушковидных сообществ, несомненно, несёт информацию об их экологических особенностях.

Экология ПР достаточно хорошо изучена в Средней Азии (Заленский, 1948; Кривоногова, 1960). Отмечается, что криофитные подушечники распространены как в районах с достаточно большой суммой годовых осадков (300 мм), так и в районах, где сумма осадков может не превышать 100 мм. Средние месячные температуры вегетационного периода могут не превышать 1–4 градусов (рис. 44).

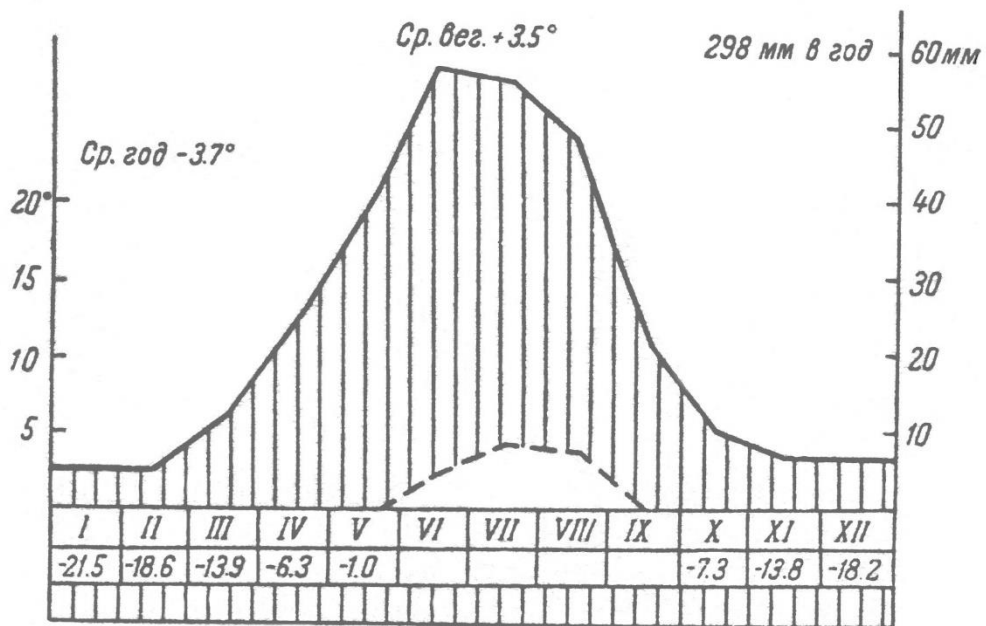


Рис. 44. Климадиagramма, отражающая климатические условия, при которых в растительном покрове широко развиты сообщества криофитных подушечников (Центральный Тянь-Шань, 3672 м над ур. м.) (по: Кривоногова, 1960).
Условные обозначения те же, что и на рис. 45.

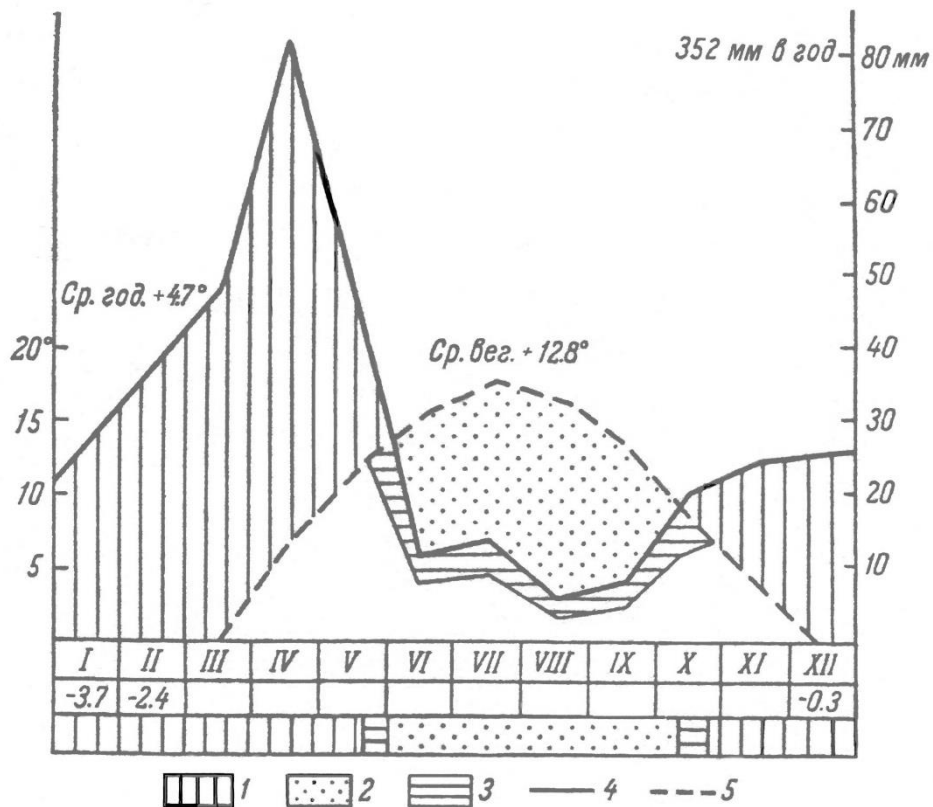


Рис. 45. Климадиagramма, отражающая климатические условия, при которых в растительном покрове господствуют сообщества ксерофитных подушечников (Копет-Даг, 2027 м над ур. м.) (по: Кривоногова, 1960).

1 – влажный период; 2 – засушливый период; 3 – умеренно засушливый период; 4 – кривая средних месячных норм осадков; 5 – кривая средних месячных температур

Ксерофитные подушечники распространены в районах с выраженным засушливым периодом, который продолжается около 4 месяцев. Для достаточно широкого развития сообществ с преобладанием ксерофитных подушковидных растений необходимо, чтобы в течение года выпадало 300–400 мм осадков, причем распределяться они должны таким образом, чтобы большая часть осадков выпадала в зимний период (Кривоногова, 1960) (рис. 45).

В Средней Азии подушковидная растительность имеет территориальную специфику, что связано с различиями физико-географических условий различных её регионов. На Восточном Памире, судя по литературным источникам (Станюкович, 1973; Агаханянц, 1981 и др.), подобная растительность сильно ксерофитизирована и вполне отвечает названию, данному Р.В. Камелиным (1979) – “криоксерофильные подушечники”. По-видимому, именно подобную растительность М.Б. Кривоногова (1960) относит к группе криофитных подушечников, развивающихся в условиях крайне ограниченного количества осадков. Следует отметить, что относительно низкие температуры, препятствующие чрезмерному испарению воды в горных пустынях, способствуют тому, что коэффициент увлажнения (отношение суммы осадков к испаряемости) в горных пустынях выше, чем на равнинах. На Памире он варьирует от 0,11 до 0,41, тогда как на прилегающих аридных равнинах коэффициент увлажнения обычно бывает ниже 0,1 (Бабаев, Зонн и др., 1986). Данные исследований по водному балансу свидетельствуют о том, что, несмотря на общую большую сухость, обеспечение водой очень скудной памирской растительности вполне достаточно (Вальтер, 1975). С другой стороны, для кустарников в холодных высокогорных пустынях Памира отмечено впитывание влаги из воздуха (Горышина, 1979). Это не позволяет однозначно говорить о реальном влагообеспечении растительности аридных гор, исходя только из суммы осадков. Кроме того, приуроченность подушечников аридных районов Восточного Памира к наиболее увлажнённым местообитаниям также свидетельствует о том, что влагообеспечение этих сообществ реально большее. Но всё-таки, можно сомневаться, что в экстрааридных условиях Восточного Памира, сообщества ПР можно безоговорочно отнести к группе криофитных подушечников. В качестве подтверждения этого можно привести следующее: в условиях крайне аридного климата пустыни заходят на большие высоты, например, во Внутреннем Тянь-Шане – до высоты 3400 метров над ур. м., и до 4200 м на Восточном Памире (Агаханянц, 1981), что обеспечивает проникновение ксерофитных растений в верхние пояса гор. По мнению А.И. Толмачёва (1948), на севере Ирана (хр. Эльбурс) и в некоторых горных хребтах Памиро-Алая почти типичный альпийский ландшафт развивается на основе преобразования исторически более древнего в этих горах нагорно-ксерофитного комплекса. Формирование подушковидной растительности в аридных горах Средней Азии, скорее всего, связано с процессами криофилизации исходно ксерофитных элементов, «поднятых» в результате процесса орогенеза в высокогорную зону, и, по-видимому, миграционные процессы в этом играли относительно небольшую роль.

Как отмечает О.Е. Агаханянц (1981), часто ксерофилизация и криофилизация растительного покрова проявляются столь неспецифично, что их порой бывает трудно отличить. Как показали исследования (см. раздел 3.1), ксерофитные ПР (за исключением колючих подушек) структурно необычайно сходны с криофитными, что должно способствовать их экологической преадаптации к обитанию в верхних поясах гор. В целом, благодаря этим обстоятельствам, пространственная дифференциация и отличие групп криофитных и ксерофитных ПР в наиболее аридных горах выражены слабее. О.Е. Агаханянц (1978, 1981) отмечает прямую корреляцию между значениями коэффициента увлажнения и степенью типологической расплывчатости растительных сообществ, рассматривая мозаичность, расплывчатость поясных границ в качестве черты, свойственной аридным горам. Это по-видимому, позволило ему включать типичные криофитные ПР, вроде *Sibbaldia (Dryadanthe) tetrandra*, в состав нагорных ксерофитов (не выделяя криофитных подушечников вообще). Подобную картину мы наблюдали на Юго-Восточном Алтае, где обычно дифференциация типов подушковидной растительности носит наиболее выраженный характер вплоть до пространственного разделения. Только в отдельных горных массивах, климат которых, по-видимому, носит более засушливый характер, можно наблюдать картину, более характерную для аридных районов Средней Азии. Так, в районе верховьев реки Талдудюргун (отроги Северо-Чуйского хребта), на отдельно стоящем горном массиве, примыкающем к Чуйской котловине, представители криофитных и ксерофитных ПР встречаются в пределах одного геоботанического описания. Но и здесь, как правило, криофитные ПР группируются в микрорельефе с северной стороны, а ксерофитные ПР – с южной. Например, с северной стороны небольшого камня растёт *Dryadanthe tetrandra* (криофитное ПР), а с другой – *Oxytropis tragacanthoides* (ксерофитное ПР). Несомненно, требования к характеру местообитаний у подобных растений различны, и встречаемость их на небольшом участке в пределах одного сообщества подтверждает вывод о крайней степени мозаичности местообитаний в аридных горах, степень которой повышается с повышением высоты и увеличением степени аридности и континентальности климата. Другие растения из групп криофитных и ксерофитных ПР, требования к характеру местообитаний, которых не столь отличны, могут формировать общие подушки (Волков, 2002а; 2002в). Типологическая расплывчатость свойственная растительности аридных гор, по-видимому, определяет комплексность подушковидной растительности, затрудняя её типологию. В мозаичности и расплывчатости поясных границ, повышающихся с увеличением аридности видимо и состоит причина сродства различных типов сообществ ПР в наиболее сухих высокогорьях Центральной Азии, в то время как в более гумидных районах в силу ослабления мозаичности местообитаний и их укрупнения, дифференциация ПР по экологическим параметрам ослабевает. Экологически различные экобиоморфы ПР тяготеют к более морфологически выраженным формам рельефа вплоть до дифференциации по поясам, и подушковидная растительность принимает более экологически однородный характер. Подобные закономерности носят

универсальный характер и свойственны и другим типам растительности (Волков, 2002а; 2002в).

В условиях несколько большего увлажнения Западного Памира наблюдается существенная дифференциация двух поясов подушечников, что выражается в составе доминантов, а также в возрастании количества ксерофитных ПР по направлению к нижней части пояса. Ксерофитные подушечники начинают играть большую фитоценотическую роль, доминируя в гемикриофитном поясе. Но, вместе с тем, здесь существуют виды ПР, характерные почти для всего высотного профиля распространения подушковидных растений, например, *Acantholimon diapensioides* (Станюкович, 1973). Подушечники Северного Памиро-Алая, климат высокогорий которого несколько более влажный, сильнее отличаются от подушечников Восточного Памира. Здесь отмечается некоторая экологическая дифференциация ПР – некоторые характерные для эукриофитного пояса Западного и Восточного Памира растения (*Oxytropis immersa*, *O. poncinsii*) здесь становятся более широко представлены в ниже лежащем гемикриофитном поясе, гораздо более широкое распространение приобретают дриадоцветники, что отражает большую гумидность климата. В Центральном Памиро-Алае подушечники менее значительны и имеют специфический, характерный для региона характер (Станюкович, 1973). На Тянь-Шане подушечники имеют свои особенности. На наиболее аридном Кураминском хребте криофитные подушечники, из-за небольших относительных высот представляют собой аналог подобной растительности нижней части эукриофитных поясов Памиро-Алая. Характерно, что здесь соседствуют элементы растительности, характерные для ксерофитных (колючеподушечники) и криофитных подушечников. Наиболее специализированный характер криофитные подушечники имеют на Центральном и Северном Тянь-Шане. Особенно большую роль играют дриадоцветники, приуроченные, в основном, к более влажным и высокогорным восточным районам Центрального Тянь-Шаня (Станюкович, 1973). В целом в Средней Азии криофитные подушечники по-видимому в большей степени свойственны засушливым, чем постоянно сухим горным системам.

Таким образом, степень гумидности климата гор сказывается на отличиях между сообществами криофитных и ксерофитных подушечников. Но, вместе с тем, виды ПР, характерные почти для всего высотного диапазона распространения подушковидных растений казалось бы не позволяют говорить о существенной дифференциации различных типов подушечников. Это может быть объяснимо тем, что скорее всего в различных высотных поясах один эвритопный вид растений может находить ряд экологически равноценных местообитаний, обязанных своим существованием экспозиции, крутизне склона, характеру субстрата и др. Как отмечает А.П. Хохряков в Юго-Западном Закавказье некоторые типичные ксерофитные ПР поднимаются достаточно высоко в горы (до 3 тыс. м.). Однако и здесь они сохраняют специфику местообитаний: криофитные ПР приурочены в основном к скалам и ровным каменистым местам, а ксерофитные – к щебенчатым склонам южных экспозиций (Хохряков, 1994). В целом же, по наблюдениям А.П. Хохрякова

(1994), в Юго-Западном Закавказье, подушечники носят явно двойственный характер. Подушковидные растения здесь сосредоточены, с одной стороны, в высокогорьях (на высоте 2500 м и выше), а с другой – в ксерофитных низкогорьях. В аридном климате различия местообитаний на одной гипсометрической отметке гораздо существеннее чем в гумидном, и наличие большого количества видов, имеющих большую высотную амплитуду распространения, как раз может свидетельствовать о существенной аридности климата горной системы.

Распространение ксерофитных подушечников в высокогорьях Юго-Восточного Алтая, климат которых относительно влажный, имеет специфику, отмеченную для более гумидных гор Средней Азии. Ксерофитные ПР здесь тяготеют к более сухим каменистым местообитаниям верхней части альпийского пояса со сдуваемым в зимний период ветрами снегом – выположенным водоразделам, скалистым склонам, моренам и т.п. Особенности экологии ПР позволяют им образовывать сообщества на слабо подвижных осыпях. Отдельные экземпляры ПР можно встретить на камнях и скалах среди альпийских лугов. Ксерофитные подушечники обычно приурочены к бортам обширных котловин в пределах горностепного пояса. То есть, в основном эти сообщества на Алтае довольно хорошо пространственно изолированы.

На территории Юго-Восточного Алтая ксерофитные подушечники исследованы нами на примере сообществ с доминированием *Oxytropis tragacanthoides* (рис. 43), в распространении которых по исследуемой территории выявлен ряд закономерностей, обусловленных экологическими особенностями основного растения-ценозообразователя.

Трагакантовоостролодочниковые сообщества на исследованной нами территории встречаются, преимущественно, на склонах крутизной от 15 до 45°, часто на подвижных осыпях. Сообщества с доминированием *Oxytropis tragacanthoides* занимают, в основном, склоны северной и западной экспозиции, в то время как на южных склонах часто распространены сообщества, в которых доминируют шаровидные кустарники *Artemisia santolinifolia*, *A. rutifolia*, *Caragana bungei* и другие растительные сообщества, более характерные для полупустынь Центральной Азии. На верхнем высотном пределе своего распространения трагакантовоостролодочниковые сообщества предпочитают склоны южной экспозиции, в то время как противоположные северные склона может занимать лесная растительность (Волков, 2002а). Характер распространения трагакантовоостролодочниковых сообществ в Юго-Восточном Алтае позволяет говорить об экстразональном характере этой растительности на этой территории, но преимущественное распространение их на склонах северной и западной экспозиции не укладывается в рамки «правила предварения», что позволяет говорить о специфике распространения ксерофитных подушечников. В больших долинах с местным типом циркуляции горно-долинных ветров, изменяющих климат, экспозиция склонов не имеет определяющего значения, и распространение трагакантовоостролодочниковых сообществ зависит от местных особенностей.

Таким образом, на территории Юго-Восточного Алтая ксерофитные подушечники занимают обособленную экологическую нишу в составе растительного покрова – обитают там, где не может существовать сомкнутая злаковая горностепная растительность, но наиболее сухие местообитания уступают более засухо- и жароустойчивым растительным сообществам – полынным, терескеновым и др. В некоторых местообитаниях тарагакантовоостролодочниковые сообщества имеют сильно остепнённый характер. В подобных сообществах в годы с наибольшим количеством осадков злаковая растительность преобладает, и, по-видимому, начинает вытеснять остролодочник трагакантовый. Именно в таких сообществах были отмечены конусовидные, максимально вытянутые в высоту экземпляры *Oxytropis tragacanthoides* (см. раздел 4.2.2), которые можно рассматривать как следствие конкуренции подушек со злаками за световой ресурс. Вполне вероятно, что в таких местообитаниях ксерофитные ПР могут существовать лишь при наличии сухих периодов, или выпаса скота, которые угнетают злаковую растительность (Волков, 2002а). Подобную картину можно наблюдать и в Средней Азии. Так, В.Н. Никитина (1954) в составе формации подушкообразных нагорных ксерофитов выделяет экологический ряд ассоциаций: ассоциация подушковидных ксерофитов с полным отсутствием дерновинных злаков; ассоциация подушковидных ксерофитов с ковылём кавказским (начальная стадия остепнения); ассоциация типчаково-нагорно-ксерофитная с преобладанием эспарцета рогообразного; ассоциация типчаково-ковыльная с полным вытеснением подушковидных растений (Культиасов, 1962). О.Е. Агаханянц (1981), пользуясь коэффициентом увлажнения В.С. Мезенцева (1973), отражающим степень аридности климата, рассчитал коэффициенты увлажнения различных типов растительности Памиро-Алая, Ферганской котловины и Тянь-Шаня. Например, горные терескеновые пустыни в более сухих местообитаниях имеют крайние значения $K_{увл} - 0,10-0,35$, нагорные ксерофиты и колючетравья – $0,15-0,50$, горные степи – $0,35-0,60$. Закономерность в сменах различных типов растительности, прослеживаемая в различных климатических и флористических зонах, несомненно, имеет связь с морфологическим составом растительности или преобладающими жизненными формами. Характер распространения ксерофитных подушечников имеет явную связь с их экологией. Ксерофитные подушечники в силу своих экологических особенностей более устойчивы к недостатку влаги, чем злаковая растительность, имеют широкий предел толерантности в отношении субстрата (способны произрастать на хорошо дренированных каменистых субстратах без выраженного почвенного горизонта). Это определяет их широкое распространение в аридных и семиаридных горных районах, где всегда имеется достаточное количество эродированных поверхностей. Особенности подушковидной ЖФ способствуют толерантности этих растений в отношении высокой динамичности климата характерной для горных районов. В целом наличие ПР может свидетельствовать о криофилизации растительного покрова, к отличительным особенностям которого, ряд авторов (Стешенко, 1965;

Агаханянц, 1981 и др.) относят преобладание в экосистемах подушечных и партикулирующих экобиоморф.

Видовой состав ПР–ценозообразователей подушковидных сообществ тоже имеет свои особенности. Нельзя не заметить, что многие криофитные ПР Средней Азии, Казахстана и гор Южной Сибири имеют довольно обширный ареал. Например, *Dryadanthé tetrandra* (рис. 23) распространён в горах Южной Сибири, Монголии, Средней Азии, Тибета и Гималаев. В горах Средней Азии этот вид встречается от крайне аридных гор Памира до менее аридных горных систем Тянь-Шаня, где, по-видимому, находится его экологический оптимум в этом регионе. Другим характерным криофитным подушковидным растением является *Potentilla biflora* (рис. 27, 42), ареал которой разорванной дугой охватывает с запада территории Центральной Азии и по высокогорьям Восточной Сибири достигает Чукотки и Аляски (Камелин, 1969). Другие ПР – доминанты криофитных подушечников, широко распространенные в пределах Среднеазиатских горных систем (*Oxytropis immersa*) и даже шире (*Smelowskia calycina*).

Отмечается так же (Седельников, 1988; Данилов, 1999), что в Южной Сибири у криофитных подушечников отсутствуют чёткие ценофитические связи с другими типами высокогорной растительности, что позволяет предполагать преобладание миграционных процессов в формировании этого типа растительности на данной территории. Эта растительность, по мнению М.П. Данилова (1999), имеет реликтовый характер и является дериватом флористического комплекса криоксеротических стадий плейстоцена. В процессе дегляциации криофитные подушечники были втянуты в верхние пояса гор, где нашли комплекс подходящих «открытых» местообитаний на водоразделах, каменистых склонах и осыпях, которые они смогли освоить благодаря своим экологическим особенностям.

Другая картина наблюдается у ксерофитных ПР. Ареал сообществ с доминированием отдельных видов на исследуемой территории часто более локален. Так, основной вид, доминирующий в Юго-Восточном Алтае в подобных сообществах, *Oxytropis tragacanthoides*, является эндемиком Алтае-Саянской горной области, а другой вид, иногда выступающий содоминантом в ксерофитных остролодочниковых сообществах на скальных выходах – *Silene turgida* является ещё более локальным эндемиком. Характерно, что некоторые ксерофитные ПР Средней Азии также обычно имеют сравнительно небольшой ареал, например, *Onobrychis echidna* не выходит на запад дальше самых западных отрогов Туркестанского хребта. Не выходит он и на восток дальше Западного Тянь-Шаня (Культиасов, 1962). С другой стороны, ряд видов-ценозообразователей ксерофитных подушковидных сообществ имеют более широкий ареал, но они характерны, в основном, для более южных районов Средней Азии, причём основная часть их ареала расположена в районе Ирана и Афганистана.

Ксерофитные подушечники, во флорогенезе которых на территории Азии явно преобладали автохтонные процессы, по-видимому, являются более древним элементом флоры, для которого события плейстоцена играли скорее

негативную роль, способствуя их дифференциации и локализации во время максимума оледенений, что способствовало их видовой дифференциации и локальному флорогенезу. Например, *Silene turgida* (рис. 21) – вид, стоящий особняком (причём во флоре не только Сибири, но и всей Северной Евразии), ближайшее родство, которого обнаруживается только на Северном Кавказе (Камелин, 1998).

История развития ксерофитных подушечников Юго-Восточного Алтая представляет интерес в виду сложной истории развития нижних поясов гор этого региона в плейстоцене. В эпоху оледенений среднеглобальное понижение температуры приземного слоя воздуха составляло 5–6°C (Вронский, Войткевич, 1997). Это само по себе существенно изменяло термический режим в котловинах Юго-Восточного Алтая. Кроме того, необходимо учитывать влияние мощных ледниковых комплексов на окружающих горах, которые способствовали ещё большему снижению температур. Существование ледниково-подпрудных озёр на территории Юго-Восточного Алтая и связанных с ними катастрофическими прорывами продуцировавшими мощные гляциальные суперпаводки-фладстримы по М.Г. Гросвальду (Гросвальд, Рудой, 1996), сильно трансформировавшие исходную поверхность, разрушавших нормальный ход сукцессий и обеднявших состав флоры, именно в условиях среднегорий Алтая (Камелин, 1998). Высокий уровень воды в ледниково-подпрудных водоёмах (максимальная абсолютная высота озёрных террас превышает 2200 метров, следы дилювиальных потоков обнаружены на перевалах на отметках 2400 м.) с одной стороны, и депрессия снеговой линии, во всяком случае, во время максимума оледенений, ниже зеркала водоёма (Рудой, 1995, 2001, Рудой и др. 2000), предполагают, как минимум, крайнюю деградацию растительного покрова Юго-Восточного Алтая или даже полное его исчезновение за исключением отдельных группировок ультраореофитов на не покрытых ледником поверхностях-оазисах. Это на первый взгляд противоречит довольно большому современному флористическому богатству этой территории. Однако флора Алтая имеет ряд специфических особенностей, помогающих снять это противоречие. Одной из подобных особенностей является бедность оригинальных элементов скальной флоры, отмеченная Р.В. Камелиным (1998). Причём отмечают два важных обстоятельства – обилие скальных видов папоротников (в основном в среднегорьях) и значительный набор видов сем. *Crassulaceae*. Если относительное богатство первых объясняется лёгким разносом спор, то сохранение толстянковых объяснимо их возможностью укоренения целыми растениями после любого по продолжительности переноса водой (Камелин, 1998). Таким образом, эти обстоятельства косвенно подтверждают, что события плейстоцена способствовали резкому обеднению флоры Алтая, и особенно Юго-Восточного Алтая. Следовательно, можно предполагать, что современное богатство флоры является следствием прежде всего мощных миграционных процессов, которым способствовали изменения природной обстановки в послеледниковый период. Отсутствие устоявшихся, климаксовых сообществ растений в постгляциальный период способствовало

проникновению различных комплексов растений на территорию Алтая и распространению сохранившихся. По-видимому, это является одной из причин гетерогенности скальной флоры Алтая, различной по родственным связям, возрасту происхождения, что отмечено Р.В. Камелиным (1998) и некоторой гетерогенности флоры Алтая в целом. Практически любые территориальные совокупности видов растений обусловлены экологически и исторически, то есть не только современными экологическими условиями данной территории, но и совокупностью процессов эволюции, расселения и взаимодействия видов растений на той же территории, соседних и весьма удалённых территориях в прошлые геологические эпохи (в иных ландшафтно-климатических и экологических условиях (Юрцев, Камелин, 1991). С другой стороны, разнообразие флоры Алтая, наряду с её гетерогенностью может свидетельствовать о сложности процессов флорогенеза, и по-видимому географическое положение на стыке крупных биогеографических выделов и разнообразие экологических обстановок этой горной системы, не являются единственными их причинами. Скорее всего, события плейстоцена, «освободившие» на территории Алтая пути для миграции различных групп растений, также являются одной из предпосылок его флористического богатства.

В отношении ксерофитных подушечников, логично искать связи с более южными горными регионами. Значение этих связей для формирования флоры Юго-Восточного Алтая подтверждается включением этой территории Н.А. Рудой (2002) наряду с Северо-Западной Монголией и Юго-Западной Тувой в Южно-чуйско-Западно-монгольский флористический округ. Вместе с тем, трудно согласиться с мнением последнего исследователя об изоляции Чуйской котловины горными хребтами, поднявшимися на границе неогена и плейстоцена и ставшими естественными преградами для флор пустынных котловин Центральной Азии и Юго-Восточного Алтая. Эта точка зрения, по мнению некоторых авторов (Пяк, Бородавко, 1999; Пяк, 2003), обосновывает возможность сохранения в Чуйской котловине различных комплексов ксерофитной растительности, что противоречит выше описанному сценарию развития природы этого района в плейстоцене. Это противоречие делает необходимым подробнее рассмотреть этот вопрос, безусловно, связанный с историей развития ксерофитных подушечников в Юго-Восточном Алтае.

Для оценки возможных сценариев развития растительного покрова Чуйской котловины попробуем разделить растительность её горностепного пояса на три экологические группы:

1. Ксерофитный комплекс, индикатором которого можно считать наиболее ксерофильные (полупустынные) растительные сообщества *Anabasis brevifolia*, *Kochia prostrata*, *Chenopodium frutescens* (рис. 14), *Ceratoides papposa*, а также сообщества *Artemisia santolinifolia*, *A. rutifolia* и др. встречающиеся в основном в северо-западной части Чуйской котловины.

2. Нагорно-ксерофитный комплекс, включающий трагакантовоостролодочниковые и другие сообщества, занимающие переходную экологическую нишу между предыдущей и следующей группой.

3. Горностепной комплекс, к характерным элементам которого относятся мелкодерновинно-злаковые и криофитные степи.

Данное подразделение не несёт никакой синтаксономической информации, а отражает экологический ряд по градиенту уменьшения «ксерофильности» сообществ растений. Так же, эта схема не претендует на обобщение всего экологического разнообразия растительности, встречающейся на территории котловин Юго-Восточного Алтая, а включает лишь некоторые ее элементы с целью анализа их происхождения, связанного с историей развития природы этого района.

Современное распространение первой группы растений, находящихся в Юго-Восточном Алтае на северном пределе своего распространения, связано, прежде всего, с северо-западной частью Чуйской межгорной впадины, где подобные сообщества произрастают на субстрате из дочетвертичных отложений, аллювиально-пролювиальных отложениях плейстоцена, литифицированном докайнозойском (преимущественно – палеогеновом) субстратом, а также на осыпных склонах южной экспозиции.

Трагокантовоостролодочниковые сообщества, индицирующие вторую группу растительности, распространены в Юго-Восточном Алтае более широко, встречаясь по всему периметру Чуйской котловины на нижних гранях ее бортов, а также фрагментарно в Курайской впадине, в основном в нижней части южного мегасклона Курайского хребта. Высотное распространение этой растительности обычно ограничено абсолютными отметками 2500 м (*Oxytropis tragacanthoides* был обнаружен на высоте 2800 м).

Третья группа занимает в настоящее время значительную часть территории межгорных котловин, сильно «остепняя» растительность верхней части хребтов Сайлюгем и Чихачёва и проникая в высокогорья других хребтов. Эта группа в наибольшей степени соответствует современному климату гор и более устойчива к понижению температур. Однако представляется, что вышеописанный сценарий событий в любом случае препятствовал сохранению всего горностепного комплекса на территории Юго-Восточного Алтая в течение, по крайней мере, верхнего плейстоцена. Это явствует из анализа развития природы Чуйской котловины в период последнего оледенения.

При горном типе оледенения, который, по мнению большинства учёных, (особенно ботаников) существовал в плейстоцене на Алтае, всегда остаются свободные ото льда территории, на которых могут сохраниться отдельные виды или сообщества растений, но в этом случае следует акцентировать внимание на видовом составе. В условиях перигляциала, которые (как минимум) существовали в Юго-Восточном Алтае на абсолютных высотах выше современного распространения ксерофитного комплекса (то есть выше уровня палеоводоёма, на высотах 2400–2500 м над ур. м. (Пяк, Бородавко, 1999; Пяк, 2003), явно не могли сохраниться растения, которые и в нынешних гораздо более мягких условиях не достигают высоты его уреза. Не состоятельным кажется нам и тезис об «отепляющем» эффекте гигантского палеоводоёма (Бородавко, 2001; Пяк, 2003). Простые расчёты показывают, что

при современной динамике падения температур с ростом абсолютной высоты, составляющей 0,5–0,6°C с подъёмом на 100 м высоты (Берг, 1938), для того, чтобы условия теплообеспечения местообитаний, на высоте 2400 м над ур. м., приблизились к современным на днище котловины (1750–1900 м над ур. м.) где обитают сообщества ксерофитного комплекса растений, необходимо как минимум повышение средних температур на 2,5–3°C, а с учётом компенсации общего похолодания климата не менее 7°C. Ясно, что никакой «отепляющий» эффект палеоводоёма не мог обеспечить подобное повышение температур вегетационного периода в период глобального похолодания. Да и вряд ли можно говорить об отепляющем влиянии палеоводоёма с «шельфовыми ледниками», который сам существовал благодаря подпруживанию стока ледником (мы не рассматриваем крайний вариант развития событий, в результате которого палеоводоём определённое время мог круглогодично не выходить из-под льда) (рис. 46). Эта картина слабо увязывается с существованием на берегах подобного водоёма, который, по сути, представлял собой ледяную ванну, комплексов пустынно-степных растений. Следовательно, современный флористический комплекс горностепного пояса Юго-Восточного Алтая не мог пережить озерноледниковые события плейстоцена, носившие часто катастрофический характер, а является, скорее всего, дериватом флористического комплекса, сохранившегося в более южных районах, распространившимся в Юго-Восточном Алтае в голоцене. Господство пустынных ландшафтов на юге Монголии в течение всего плейстоцена (Мурзаев, 1966; Агаханянц, 1981), предполагает наличие на южных склонах Монгольского Алтая сходной с современной нагорно-ксерофитной флоры, откуда она могла проникнуть на территорию Чуйской депрессии после деградации оледенения и связанных с ним ледниково-подпрудных озёр.

Согласно заключению А.Н. Рудого (1988), обнаружившего растительные остатки в разрезе одного из бугров пучения – тебелеров в центральной части Чуйской межгорной котловины, позднее 4000 лет ледниково-подпрудного озера здесь уже не существовало (абс. возраст древесных остатков, по определению В.А. Панычева и Л.А. Орловой – 3810 ± 105 лет). Окончательное исчезновение ледниково-подпрудных озёр в межгорных впадинах Алтая произошло, вероятно, позднее 5 тыс. л. н., когда обширные некогда приледниковые водоёмы распались на ряд небольших озёр, реликты которых сохранились и поныне (Рудой, 1988).

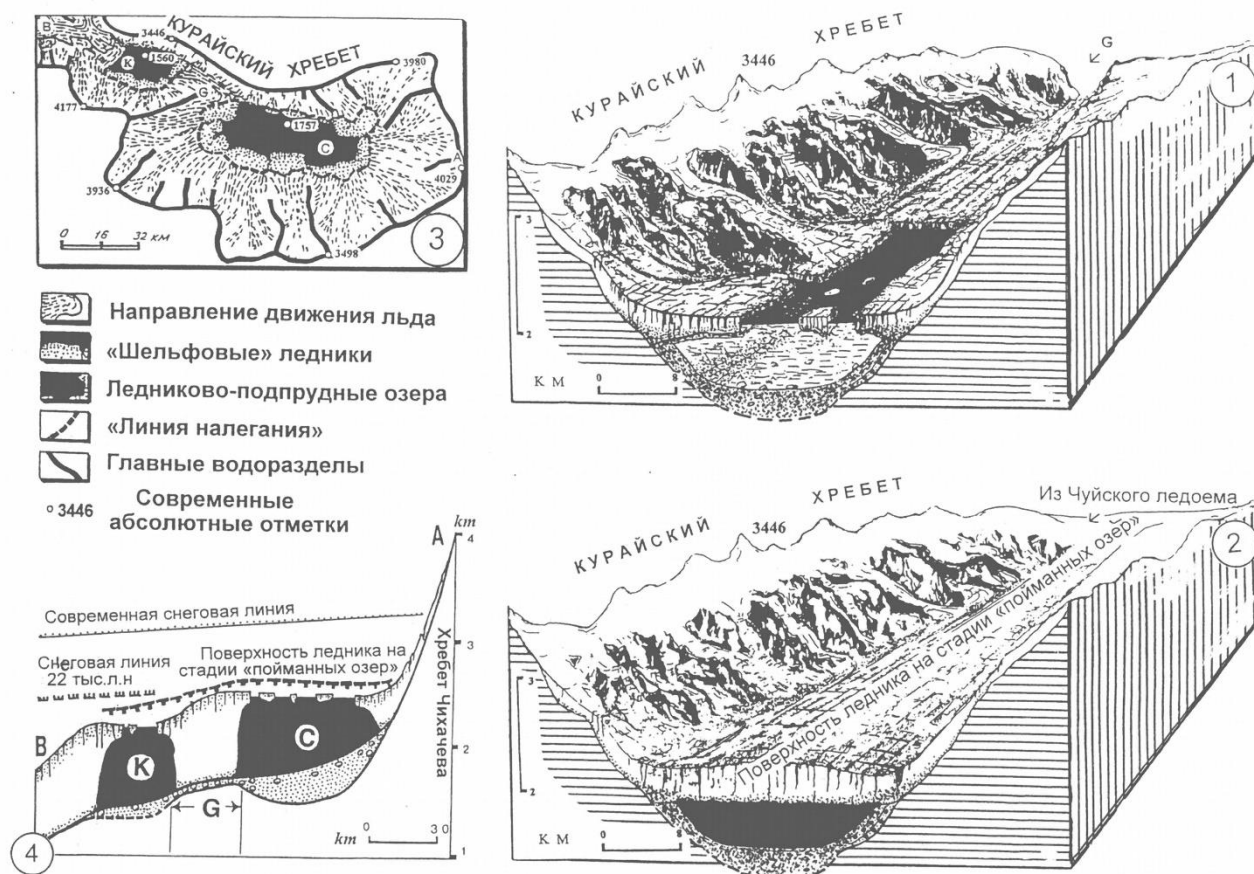


Рис. 46. Этапы формирования «пойманных озёр» в межгорных котловинах Южной Сибири 22–25 тыс. л. н. (К) и (С) – Курайское и Чуйское ледниково-подпрудные озёра; G – ущелье р. Чуи между Чуйской и Курайской впадинами (по: Рудой, 2001).

(1) – трансгрессии ледниково-подпрудных озёр в межгорных впадинах были синхронны наступлению ледников. В максимум трансгрессии горные ледники достигали уровня озёр в котловинах и всплывали (25–22 тыс. л. н.).

(2) – соединившиеся на плаву «шельфовые» ледники полностью бронировали поверхность ледниково-подпрудных озёр, которые трансформировались в «пойманные озёра» (22–20 тыс. л. н.). дальнейшее снижение снеговой линии (около 20–18 тыс. л. н.) приводило к тому, что в межгорных впадинах возникали самостоятельные ледниковые центры, состоящие из линзы озёрных вод, перекрытой ледниковыми, озёрными и наледными льдами и снежно-фирновой толщей.

(3) – схема позиции (1) в плане.

(4) – профиль по линии А–В через Чуйскую и Курайскую котловины.

Таким образом, примерно около четырёх тысяч лет на территории дна бывшего позднечетвертичного Чуйского озера существовали растительные сообщества. Наиболее вероятным источником экспансии ксерофитной растительности является Монгольский Алтай. Высокий уровень сходства растительного покрова Чуйской степи и южной части Котловины Больших озёр Монгольского Алтая (Буян-Орших, 1999), предполагает наличие связей между этими территориями. Слияние (через очень невысокие водоразделы) растительных комплексов Чуйской «степи» с близкими комплексами северной части монгольского Алтая, а через них – также с Убсанорской котловиной и котловиной Больших озёр отмечает Р.В. Камелин (1988). Хребет Сайлюгем,

представляющий собой довольно пологое обезлесенное плоскогорье с выположенными перевалами порядка 2600–2800 метров над ур. м., в настоящее время не является преградой для горностепного комплекса растений. Сильное «остепнение» верхних уровней растительности этого района отмечал ещё В.В. Сапожников (1916). В тоже время, хребет Сайлюгем в настоящее время является относительной преградой для миграции таргакантовоостролодочниковых сообществ, и существенной преградой для ксерофитного комплекса растений произрастающих в горных котловинах Юго-Восточного Алтая на высоте около 1700–2000 метров над ур. м. Более того, в северо-западной части Чуйской котловины существуют некоторые элементы растительности, миграция, которых абсолютно не возможна в современных условиях. Такие элементы сгруппированы в районе слияния рек Чеган-Узун и Чуя, где на поверхность выходят обширные фрагменты дочетвертичных кайнозойских отложений. Это *Erodium tibetanicum* который встречается исключительно на склонах южной (или близкой к южной) экспозиции в пределах 1750 до 1900 метров над ур. м. (Пяк, Бородавко, 1999), *Chenopodium frutescens* и другие растения ксерофитного комплекса, встречающиеся локально на пестроцветных выходах дочетвертичных (главным образом – палеогеновых и неогеновых) кайнозойских отложений и каменистых субстратах.

В поздне- и послеледниковое время климат на территории Юго-Восточного Алтая претерпел существенные изменения. По мнению В.П. Галахова (2001), для того чтобы распалось такое значительное оледенение, которое существовало на Алтае в конце плейстоцена, был необходим «тепловой удар», то есть резкое, сильное и скачкообразное, повышение температуры воздуха. Пользуясь методом пыльцевого анализа отложений различных горизонтов торфяников, скандинавские учёные Блитт и Сернандер впервые установили, что в течение голоцена происходили заметные изменения климата: неоднократно сменялись волны тепла и холода, влажности и сухости (Шумилова, 1979). В настоящее время существенная динамика климата в течение голоцена не вызывает сомнения, разногласия в основном вызывает лишь ход изменения климатических показателей (рис. 47, 48).

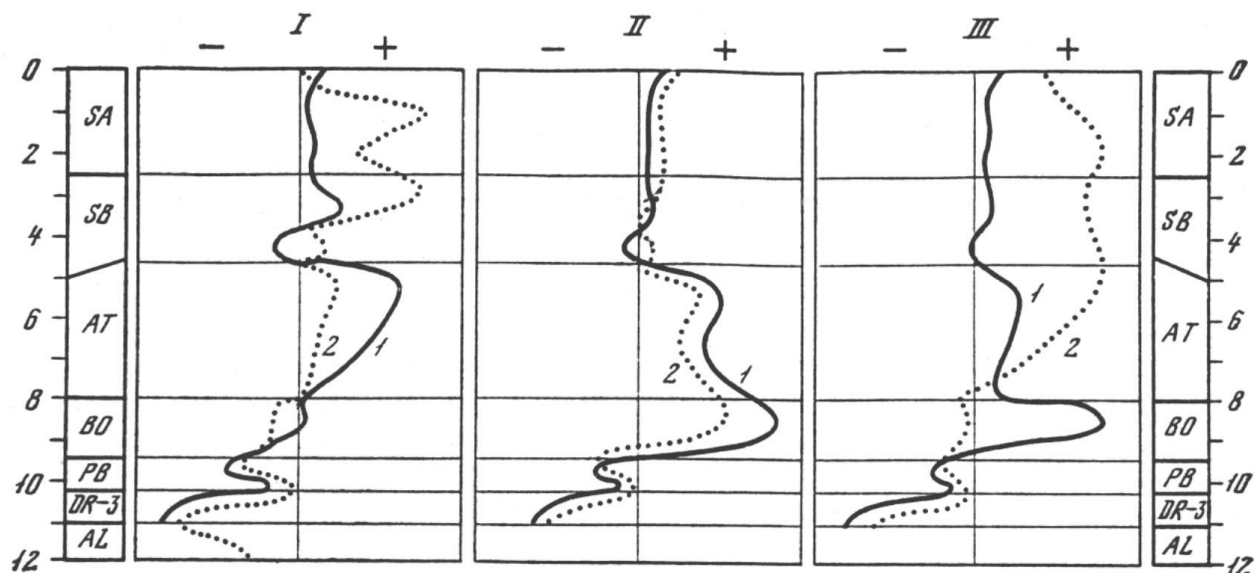


Рис. 47. Климатические колебания в голоцене (по: Хотинский, 1977). I – атлантико-континентальный тип (Русская равнина); II – континентальный тип (Сибирь); III – океанический тип (Камчатка, Сахалин). 1 – температура; 2 – увлажнённость

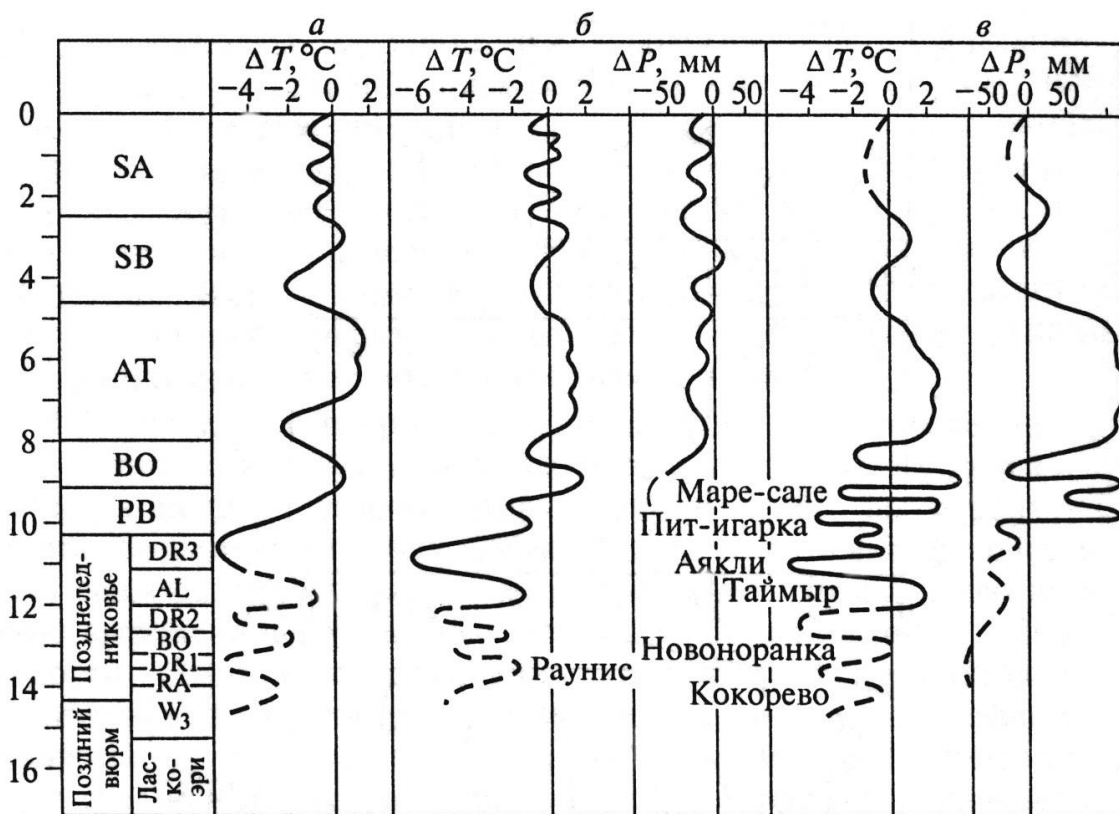


Рис. 48. Ход температуры и осадков за последние 12 тыс. лет. (Восстановлено по палинологическим данным В.А. Климановым. приводится по: Галахов, 2001) а – для Северо-Западной Европы, б – для северо-западной части Русской равнины, в – для Сибири

Можно полагать, что в голоцене существовали периоды с более аридным климатом, так называемые ксерические стадии, наступлению

которых в Юго-Восточном Алтае способствовала близость к географическому центру континента, обуславливающая преобладание влияния антициклона на формирование климата и наличие обширных горных районов на севере и западе ослабляющих влияние азиатского циклона. В аридном климате границы поясов растительности в горах сдвигаются вверх, причём высокая степень полнотности растительного покрова, обусловленная усилением дифференциации местообитаний с ростом абсолютной высоты и усилением аридности (Волков, 2002б), способствует проникновению группировок пустынных растений на значительные высоты. Эти обстоятельства могли способствовать экспансии ксерофитной Центральноазиатской флоры в Чуйскую котловину, в ксерические стадии голоцена. Для нас важно знать, какая амплитуда изменения климата достаточна для проникновения ксерофитного комплекса растений на перевалы хребта Сайлюгем. Пользуясь закономерностью изменения температур с ростом абсолютной высоты, которые Алтае падают на $0,5-0,6^{\circ}\text{C}$ с подъёмом на 100 м высоты (Берг, 1938), можно рассчитать какое повышение средних температур необходимо для приближения теплообеспечения перевалов хребта Сайлюгем и дна Чуйской котловины. Для того, чтобы средняя сумма температур на высоте 2000 м над ур. м. приблизилась к сумме температур на высоте 2600 м над ур. м. необходимо расчётное повышение температур вегетационного периода на $3-3,6^{\circ}\text{C}$. Конечно, необходимо учитывать роль рельефа в формировании климата выположенных водоразделов и замкнутой котловины, но в целом при теоретическом увеличении среднегодовых температур примерно на 4 градуса, теплообеспечение на перевалах Сайлюгема приблизится к теплообеспечению дна Чуйской депрессии. На рисунке 49 в виде климадиаграммы представлена реконструкция климата Чуйской котловины при гипотетическом увеличении среднемесячных температур на четыре градуса. Для сравнения приведена климадиаграмма современного климата Памира.

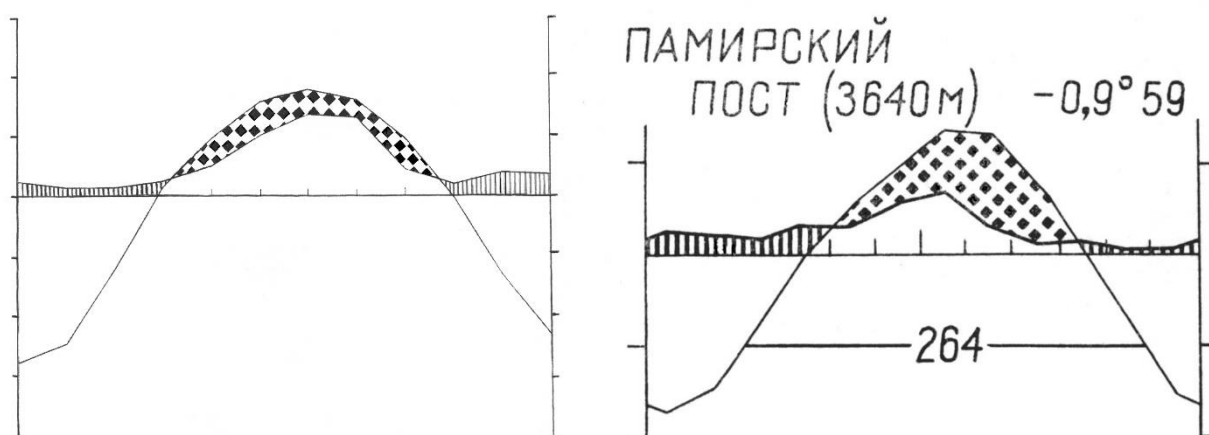


Рис. 49. Гипотетическая климадиаграмма Кош-Агача (Центральная часть Чуйской котловины) построенная исходя из превышения средних температур на 4°C по сравнению с современными температурами (на рис. 15). С права для сравнения приведена климадиаграмма Памира (по: Вальтер, 1975)

Сходство климадиаграмм предполагает аналогию в высотном распространении растительности, что объясняет значительное повышение высотных границ распространения ксерофитного комплекса в ксерическую фазу, повышение температур для которого могло сыграть роль своеобразного «климатического катализатора» обусловившего его миграцию через Сайлюгем из Котловины Больших озёр. Сообщества ксерофитного комплекса в подобных условиях вполне могли произрастать выше уровня, деградирующего палеоводоёма. Последующее похолодание климата (4000–4500 лет н.) способствовало снижению высоты и локализации «ксерофитного» элемента флоры в специфических местообитаниях на дне осушенных к тому времени котловин и в целом современному преобладанию горностепной растительности (см. раздел 2.4.). По-видимому, этот сценарий развития может объяснить и характер распространения сообществ ксерофитных подушечников на территории Юго-Восточного Алтая. Но, как отмечалось раньше, экологически эта группа не однородна. Такие ксерофитные ПР, как центральноазиатский *Anabasis brevifolia*, и так и нагорноазиатские *Ferulopsis hystrix*, *Chamaerhodos altaica*, тяготеющие к ксерофитному комплексу и представленные в Юго-Восточном Алтае изолированным участком своего ареала, по-видимому, являются реликтом наиболее ксерической стадии развития растительного покрова. В то же время такие виды ПР, как *Oxytropis tragacanthoides* вполне могли расселиться и в условиях экологически близких к современным, чему способствует наличие лёгких плодов, переносимых ветром. Заселению территории Чуйской котловины с территории Монголии так же мог способствовать перенос семян не только ветром, но и дикими животными, а в дальнейшем и с перемещающимися кочевыми племенами жителей степной ойкумены. Другие виды ксерофитных ПР, например, *Silene turgida*, способны существовать в условиях перигляциала, что экологически сближает их с группой криофитных ПР, вполне могли пережить события плейстоцена на не покрытых ледниками поверхностях, которые всегда остаются при горном типе оледенения в виде оазисов или обширных нунатаков. Таким образом, генезис группы ксерофитных ПР в Юго-Восточном Алтае вполне может быть сложным, чему способствует асоциальность большинства входящих в неё видов.

Ещё одной интересной особенностью растительного покрова Юго-Восточного Алтая, является резкое различие набора пустынно-степных, сухостепных элементов центрально-азиатских видов в Чуйской и Курайской «степях» и далее по течению Чуи (Камелин, 1988). Этот факт вступает в противоречие с флористической близостью Чуйской котловины и Северной Монголии, разделённых горным хребтом. Это тем более странно, что эта территория расположена в рамках одного горного речного бассейна и до впадения Чуи в Катунь и далее днище её долины практически на всём протяжении имеет степные участки на речных террасах. Это противоречие легко объяснимо, исходя из выше приведённого сценария развития природы. Логично предположить, что после последнего катастрофического прорыва мощный гляциальный суперпаводок «освободил» нижнюю часть долины Чуи

от растительности, что должно было способствовать экспансии ксерофитных комплексов из Чуйской котловины вниз по долине Чуи. В этом случае логично было бы ожидать высокую степень континуальности растительного покрова степных котловин долины Чуи, вместо современной дискретности. Это ещё раз свидетельствует о том, что ксерофитная растительность в Чуйской «степи» во время описываемых событий отсутствовала, а ксерофитные комплексы растительности в среднем и нижнем течении Чуи являются, скорее всего, следствием экспансии «местных», то есть сохранившихся в течение плейстоцена в Центральном Алтае в качестве компонентов поясных комплексов ксерофитных сообществ. В таком случае, миграция ксерофитных комплексов растений из Монгольского Алтая в ксерическую стадию голоцена, осваивавших специфические местообитания на берегах пересыхающего палеоводоёма, и не способных к оккупации уже занятых территорий, способствовала дискретности растительного покрова долины Чуи.

Другой важной особенностью растительного покрова Юго-Восточного Алтая позволяющей интерпретировать историю его происхождения является степень систематической обособленности или уровень эндемизма его флористического комплекса. Сценарий, предусматривающий сохранение ксерофитной растительности в Юго-Восточном Алтае в период плейстоценового оледенения предполагает её изоляцию, что в свою очередь должно способствовать процессу локального видообразования. Длительный период изоляции обычно способствует появлению эндемичных видов, и чем больше период изоляции, тем сильнее должны проявиться признаки систематической обособленности флоры. В данном случае нас интересуют, прежде всего, виды ксерофитного комплекса, которые могли бы сохраниться в Котловинах Юго-Восточного Алтая в плейстоцене. Анализ эндемиков Чуйской и Курайской степей выделенных Н.А. Рудой (2001) в составе Южно-чуйской группы показал следующие результаты:

Из четырёх видов, лишь два вида *Corispermum erosum* и *Alchemilla pinguis* не относятся к высокогорным, и лишь первый с некоторой степенью натяжки можно включить в состав ксерофитного комплекса.

Corispermum erosum выделен М.М. Ильиным в 1929 году. По мнению М.Н. Ломоносовой (со слов А.Л. Эбеля), обрабатывавшей этот род во «Флоре Сибири» (1992) данный вид, а также, *Corispermum crylovii* и ряд др. видов, выделенных Ильиным можно отнести к одному виду *Corispermum hissofolium*, выделенному Линнеем. Это утверждение основано на экспериментальных посадках семян М.Н. Ломоносовой, которые показали, что в культуре, признаки, служащие для определения видов сильно варьируют.

Alchemilla pinguis выделен С.В. Юзепчуком в 1954. Автором отмечается, что вид имеет сродство с *A. retropilosa* и *A. lipschitzii*. Последний вид произрастает в Горном Алтае. Различаются эти виды характером опушения, величиной зубцов на листьях, насыщенностью окраски прилистников, величиной надразов листьев между лопастями (Юзепчук, 1954). Необходимо отметить, что морфологическая изменчивость рода *Alchemilla* общеизвестна, и ссылаясь на мнение С.Н. Выдриной, обрабатывавшей этот род во «Флоре

Сибири» (1988), при более строгом подходе к выделению видов возможно объединение значительного количества видов этого рода в рамках более крупных видов.

Тенденции развития современного видообразования можно отметить и среди группы ПР. *Oxytropis setosa* subsp. *aigulak* (см. раздел 3.2) явно является, более молодым подвидом, возникшим в результате адаптивной эволюции вида при специализации к обитанию в горных условиях, что отразилось в закреплении подушковидного габитуса в геноме и позволило отнести подвид к облигатным ПР в отличие от исходного вида.

Можно утверждать, что в нагорно-ксерофитном комплексе Юго-Восточного Алтая отсутствуют ярко обособленные виды-эндемики данного региона, возраст которых позволяет отнести их к третичным или плейстоценовым реликтам. Это обстоятельство указывает на относительную молодость локализации горностепного пояса растительности на данной территории.

Таким образом, выше приведённые материалы указывают на то, что ксерофитный комплекс и значительная часть ксерофитных подушечников в растительном покрове Юго-Восточного Алтая являются дериватом подобных сообществ, распространённых в Монгольском Алтае (возможно и других сопредельных территорий). Миграция этих группировок растительности в Юго-Восточный Алтай, скорее всего, связана с ксерической стадией (стадиями) голоцена.

В целом же, в становлении ксерофитных подушечников по сравнению с криофитными на территории Средней Азии, Казахстана и гор Южной Сибири, явно преобладали автохтонные процессы. По-видимому, в развитии криофитных подушечников автохтонное видообразование на базе местных флористических элементов дополнялось широкими миграционными процессами, которые, скорее всего, связаны с событиями плейстоцена, в отдельные периоды которого существовали условия, способствующие более широкому развитию подобной растительности. С другой стороны, ландшафтноклиматические и тектонические события плейстоцена способствовали дезинтеграции древней ксерофильной флоры внутриконтинентальной Азии и её локальному флорогенезу, что сказалось на её высоком уровне эндемизма. Криофилизация климата в недавнее время ещё больше способствовала изоляции более древних ксерофитных элементов и локализации их в специфических местообитаниях нижних поясов гор континентальной Азии. А.И. Толмачёв (1948) отмечает характерное слабое развитие эндемизма для флоры альпийского пояса некоторых гор Средней Азии, в то время как те же горы на более низких уровнях служат пристанищем большого количества и, причём, весьма эндемичных форм.

Как отмечает К.В. Станюкович (1973), колючеподушечники в Средней Азии часто распространяются на склоны, ранее занимаемые другими сообществами при усилении пастбищной нагрузки. Широкое распространение колючих подушек *Mulinum spinisum* (зонтичные) в предандийских районах Патагонии связываются с интенсивным выпасом домашних овец (Вальтер,

1975). По-видимому, подобные тенденции имеют место и на территории Горного Алтая, что в отдельных случаях объясняет широкое распространение трагакантовоостролодочниковых сообществ в некоторых долинах. Как отмечают Б.Б. Намзалов и А.Ю. Королюк (1991), эта ценофлора нередко индицирует дигрессионные процессы, и особенно чутко на интенсивный выпас реагирует характерный содоминант трагакантовоостролодочниковых сообществ – полынь туполопостная, которая обильно разрастается.

5.4. Некоторые особенности распространения подушечников на других континентах

Закономерности распространения сообществ подушечников Евразии, позволяют в какой-то мере реконструировать историю развития этой растительности на других материках. Если малое количество подушковидных растений в Африке (см. раздел 1.2) можно объяснить отсутствием значительных горных систем (а так же других специфических местообитаний), климат, которых благоприятен для развития подушковидной растительности, то малое количество ПР и практически полное отсутствие ксерофитных подушечников в Северной Америке, наряду с большим количеством этих растений в Южной Америке объяснимо скорее историей развития растительного покрова в западном полушарии. Известно, что в Северной Америке, в период максимального оледенения в плейстоцене, ледники занимали около 65 % территории и доходили до 40° с. ш. (Гросвальд, 1999). Североамериканские Кордильеры были покрыты мощными ледниками, спускавшимися во Внутренние плато, в результате чего грабены Стикина и Фрейзера имеют обработанную ледником поверхность (Гвоздецкий, Голубчиков, 1987). Колумбийское плато, так же, покрыто конечно-моренными отложениями, поверх которых залегают мощные толщи дилuvia, образование которых связано с грандиозными фладстримами, возникшими в результате прорыва ледниково-подпрудных озёр и образовавших грандиозные каньоны, так называемые «кули», исполиновы котлы и другие формы североамериканского скэбленда (Рудой, 2000).

Большая часть Береговых равнин и Большого Бассейна была занята мощными зандровыми потоками и гигантскими приледниковыми озёрами. Площадь пресных ледниково-подпрудных озёр на территории Большого Бассейна превышала площадь современных Великих озёр (Власова, 1976). Таким образом, развитие природы Северной Америки вполне могло препятствовать сохранению нагорно-ксерофитной растительности, в том числе и ксерофитных подушечников. Многие особенности растительного покрова континента, например, практически полное отсутствие широколиственных лесов на западном побережье, связываются, с эпохами оледенений. Но, в то же время относительная устойчивость континента и характер движения воздушных масс в течение длительного периода давали основу для продолжительного существования пустынных областей Северной Америки с раннего кайнозоя (Гвоздецкий, Голубчиков, 1987). Эти

обстоятельства позволяют полагать, что природная обстановка в период плейстоцена в Северной Америке была значительно контрастней, что в свою очередь, позволяет предполагать своеобразие широтной зональности этого периода. Распространение Лаврентийского и Кордильерского ледниковых покровов глубоко на юг в значительной степени нивелировало ряд широтных поясов. Лесные формации на отдельных участках, примыкавших к Северной Атлантике, вероятно могли подступать к фронтальным частям ледникового покрова, что можно наблюдать сейчас и в Новой Зеландии, и в нивально-гляциальной зоне самого Алтая, и на Аляске. Одновременно леса, по-видимому, значительно дальше распространялись и на юг, полностью занимая не занятую озерами территорию Большого Бассейна и Колорадо, почти примыкая, к зоне пустынь. Таким образом, в эпоху оледенений в Северной Америке, по-видимому отсутствовала зона внутриконтинентальных горных районов с аридным и семиаридным климатом, где могла бы сохраниться нагорно-ксерофитная растительность. В то же время, явно существовали районы, где сохранилась степная растительность, например, на юге Великих Равнин, где, скорее всего, степные растения входили в состав лесостепи. Вероятно, часть исходно степных видов могла сохраниться в составе других типов растительности, например, в так называемых «тундростепях» или «холодных лесостепях», которые могли появиться, как это показано для Евразии (Шумилова, 1979), во внутриконтинентальных районах у кромки ледника под влиянием формирующегося над центром ледникового покрова антициклона.

То обстоятельство, что относительно богатая флора жарких пустынь Северной Америки миоценового, а может быть ещё более древнего возраста (Вронский, Войткевич, 1997), сохранилась в период оледенения, позволяет говорить, что природные условия на территории южной Калифорнии и Мексики, в этот период не претерпели существенных изменений. Климат Мексиканского нагорья, расположенного в субтропических и тропических широтах в области пассатов, характеризуется дождливым летним периодом, среднегодовые температуры на большей части территории превышают 14–15°C (Гвоздецкий, Голубчиков, 1987). Такие климатические условия не являются подходящими для ксерофитных подушечников. Очевидно, что ксерофитные подушечники, как специфическая нагорная растительность, не могла сохраниться в «жаркой» пустыне Чиуауа. В то же время, современные условия северной части Большого Бассейна (суровая зима, сравнительно прохладное лето, резкие суточные перепады температур, при 100–330 мм осадков, большая часть которых выпадает в зимний период (Бабаев и др., 1986), наличие колоссальных осыпей, являющихся следствием интенсивного физического выветривания и активной денудации) вполне подходит для широкого распространения сообществ ксерофитных подушечников и других сообществ нагорно-ксерофитных растений. Но, по-видимому, вышеописанные события способствовали заселению этой территории лишь полупустынными полынно-лебедовыми сообществами с примесью сложноцветных (Бабаев и др., 1986), что сказалось на бедности её

флористического состава, что особенно заметно на фоне флористического разнообразия, расположенных южнее «жарких пустынь» Мохаве, Сонора и Чиуауа.

Криофитные подушковидные растения, встречающиеся в горах Северной Америки, адаптированные к условиям перегляциала безусловно пережили период оледенения, на «нунатаках» или на других свободных от ледников территориях, но сравнительно большие его масштабы, по-видимому всё же способствовали «выпадению» значительной части криофитных ПР из состава растительности, что естественно сказалось на малом видовом богатстве этой группы ПР на этом континенте.

В Южной Америке события истории для сообществ подушковидных растений, по-видимому, были более благоприятными, что сказалось в широком развитии этой растительности в различных частях, этого континента. Причиной чему служит географическое положение Южной Америки обуславливающее расположение Северных Анд в субэкваториальном и экваториальном поясах, а центральных Анд в тропическом поясе, который, кроме того, приурочены к наиболее широкой части континента, это обуславливало более скромные масштабы плейстоценового оледенения в северной части этой грандиозной горной системы. Чилийско-Аргентинские и Южные Анды в период ледниковых максимумов плейстоцена, несомненно, имели более мощные формы горного оледенения, чем сейчас. Но, ясно, что оледенение в Южной Америке не имело столь катастрофических последствий для сообществ подушковидных растений и в целом для нагорно-ксерофитной растительности, как в Северной Америке. Сообщества подушковидных растений могли сохраниться на обширном Центральноандийском нагорье и (или) на предандийских плоскогорьях пустыни Атакама. Широкое развитие ксерофитных подушечников в приандийском секторе Патагонских полупустынь вполне может быть, следствием их «отступления» из горных районов в ледниковые эпохи.

ВЫВОДЫ

На основании приведённых в работе материалов, можно определённо утверждать, что:

– подушковидная жизненная форма, возникшая в ходе эволюции в различных группах цветковых растений, является следствием тенденции к сокращению контакта растений с экстремальной средой обитания. Данная тенденция является универсальной и проявляется на различных морфологических уровнях в цепи трансформации биоморф в ходе приспособления растений к различным типам экстремальных местообитаний;

– подушковидной форма растений определяют ряд их экологических особенностей, способствующих адаптации к условиям сурового и нестабильного климата высокогорий и относительной бедности субстрата питательными веществами. Температурный режим внутри подушковидных

растений отличается значительно большей стабильностью, чем вне «подушки», что обеспечивает благоприятный режим для физиологических процессов и процессов разложения растительного опада, скапливающегося между плотно расположенными побегами. Почво-субстрат, образующийся внутри подушковидных растений в результате разложения растительного опада, содержит значительное количество питательных веществ, часть которых поступает в область их корневой системы, а у некоторых видов также поглощаются придаточными корнями, пронизывающими толщу «подушек». К другим значимым адаптациям подушковидных растений можно отнести относительную устойчивость к векторным воздействиям окружающей среды (сильные ветра, подвижки субстрата) и относительно «экономное» расходование влаги;

– благодаря особенностям своего строения: скапливающемуся внутри субстрату и относительно стабильному температурному режиму, на фоне крайне суровой внешней среды, подушковидные растения представляют собой структуры, благоприятные для поселения других организмов (мхов, цветковых растений, беспозвоночных и др.), благодаря чему они часто становятся ядром консорции и узловыми точками биоты;

– подушковидная структура у растений формируется на базе различных морфологических схем строения: путём ветвления с акротонным усилением или в результате ветвления по типу кущения и заполнения всей структуры субстратом. При морфологическом анализе подушковидных растений Юго-Восточного Алтая было выявлено 54 вида подушковидных растений, отнесённых к шести морфологическим типам;

– наибольшее количество подушковидных растений на этой территории относится к семействам *Fabaceae* (14), *Caryophyllaceae* (10), *Rosaceae* (8). В процентном отношении они включают 59 % видов от всего количества подушковидных растений;

– среди подушковидных растений Юго-Восточного Алтая встречаются облигатные виды подушковидных растений, в генеративной фазе развития практически всегда имеющие подушковидную жизненную форму (25 видов), и факультативно принимающие подушковидную форму в экстремальных условиях (29 видов). Для факультативных подушковидных растений отмечены пять типов морфологического строения из шести описанных для подушковидных растений Юго-Восточного Алтая;

– подушковидные растения Юго-Восточного Алтая отнесены к двум экологическим группам – криофитных (24 вида) и ксерофитных (30 видов) подушковидных растений, образующих соответственно два типа растительности. Криофитные подушечники представляют собой растительность верхних поясов различных горных систем, где приурочены к каменистым гребням хребтов и склонам. Ксерофитные подушечники являются растительностью среднегорий и низкогорий аридных и семиаридных гор, занимающие местообитания слишком сухие для развития сомкнутой степной растительности, но более увлажнённые, чем это необходимо для развития пустынных сообществ растений. Развитию сообществ подушковидных

растений благоприятствует наличие эродированных каменистых поверхностей, широко распространённых в горных системах;

– в криофитных подушечниках на территории Юго-Восточного Алтая, в основном, доминируют виды из семейств *Rosaceae*, *Crassulaceae* и *Saxifragaceae*. В ксерофитных подушечниках доминанты относятся к семействам *Fabaceae* и *Caryophyllaceae*;

– в наиболее аридных горных системах криофитные и ксерофитные ПР могут образовывать смешанные сообщества, но при этом они сохраняют специфику местообитаний, дифференцируясь в микрорельефе. В менее аридных горах, экологически различные подушковидные растения дифференцируются в системе высотных поясов, вплоть до образования двух типов растительности – криофитных и ксерофитных подушечников;

– сравнительный хорологический анализ групп криофитных и ксерофитных подушковидных растений Юго-Восточного Алтая показал, что они имеют существенные различия. В составе криофитных подушковидных растений преобладают растения с широкими азиатскими ареалами, и имеется довольно большое количество видов с голарктическим и североамериканско-азиатским ареалом. Среди ксерофитных, преобладают, в основном, растения с более локальными ареалами – субэндемики и эндемики. Это позволяет сделать вывод о преобладании автохтонных тенденций в формировании группы ксерофитных ПР, по сравнению с криофитными, имеющими генетические связи с подобной растительностью внутриконтинентальной Азии. В становлении подушковидной растительности Внутриконтинентальной Азии, по-видимому, большое значение сыграли события плейстоцена, в результате чего более древняя группа ксерофитных подушечников была разобщена и локализована, что послужило толчком к процессу локального флорогенеза в горных изолятах. С другой стороны, похолодание и повышение аридности климата в отдельные фазы ледникового периода, по-видимому, способствовало более широкому распространению криофитных подушковидных растений и формированию криофитной подушковидной растительности.

Можно предполагать, что:

– распространение большинства ксерофитных ПР на территории Юго-Восточного Алтая связано с миграцией в составе нагорно-ксерофитного комплекса из Монгольского Алтая в одну из ксерофитных стадий голоцена 5–10 тысяч лет назад, в результате чего растительность этих территорий имеет относительно большую степень современного сходства;

– экологические особенности подушковидной жизненной формы растений в значительной мере лимитируют экологический диапазон сообществ подушечников, что не только позволяет объяснять современные особенности распространения подобной растительности, но и реконструировать её историю и роль в формировании растительного покрова континентов.

ЛИТЕРАТУРА

- Агаханянц О.Е.* Аридные горы СССР. М., 1981. 268 с.
- Агаханянц О.Е.* Нагорные ксерофиты // Природные условия и реконструкция растительности Памира. Душанбе, 1970.
- Агаханянц О.Е.* Экологическая схема высотной поясности Памиро-Алая // Экология. 1978. № 5.
- Александрова В.Д.* Классификация растительности. Л., 1969. 275 с.
- Александрова В.Д.* Проект классификации растительности Арктики // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 12. С. 1715–1729.
- Алехин В.В.* География растений. М., 1950. 420 с.
- Антропова Г.Л.* Онтогенез и жизненная форма двух лапчаток – *Potentilla stripularis*, *P. iguinans* (Rosaceae) – с верховьев Колымы // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 7. С. 59–64.
- Артёмов И.А.* Флора Катунского хребта (Центральный Алтай). Новосибирск, 1993. 112 с.
- Бабаев А.Г. и др.* Пустыни, М., 1986. 318 с.
- Баранов П.А.* Очерки растительности Чимгана // Изв. Туркестан. отдел. РГО. 1925. Т. 1.
- Барыкина Р.П. и др.* К морфолого-анатомической характеристике подушковидных растений // Современные проблемы экологической анатомии растений. Сб. науч. тр. Владивосток, 1991. С. 14–17.
- Берг Л.С.* Природа СССР. М., 1938. 312 с.
- Бигон М., Харпер Дж.* Экология. М., 1989. Т. 1. 660 с.
- Биологический энциклопедический словарь. М., 1989. 864 с.
- Борисова И.В.* Биолого-морфологическая характеристика травянистых подушковидных растений Северного Казахстана // Проблемы ботаники. М.;Л., 1962. Т. VI. С. 336–345.
- Борисова И.В.* О понятиях «биоморфа», «экобиоморфа» и «архитектурная модель» // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 10. С. 1360–1367.
- Ботаника: Морфология и анатомия растений / А.Е. Васильев и др. М., 1988. 480 с.
- Быков Б.А.* Геоботаника. Алма-Ата, 1978. 287 с.
- Быков Б.А.* Геоботанический словарь. Алма-Ата, 1973. 215 с.
- Быков Б.А.* Доминанты растительного покрова Советского Союза. Алма-Ата, 1962. Т. 2. 436 с.
- Буян-Орших Х.* О формациях с доминированием и участием *Chenopodium frutescens* С.А. Мейер в Северо-Западной Монголии // Сиб. бот. журн. Krynovia. 1999. № 1. С. 26–36.
- Вальтер Г.* Растительность земного шара. М., 1975. Т. 3. 428 с.
- Василевская В.К.* Анатомио-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии // Уч. зап. ЛГУ. Сер.: Биол. наук - вып. 14, 1940.
- Власова Т.В.* Физическая география материков (с прилегающими частями океанов). М. 1976. 318 с

Волкова Е.А. Ботаническая география Монгольского и Гобийского Алтая. С-Пб., 1994. 131 с.

Волкова Е.А. К вопросу типологии высокогорной растительности // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 10. С. 24–29.

Волков И.В. Анализ распространения криофитных и ксерофитных подушечников в горах Алтая // Состояние и развитие горных систем: Мат-лы международной научной конференции по монтологии. С-Пб., 2002 [а]. С. 66–69.

Волков И.В. Введение в экологию высокогорных растений. Томск. 2002 [б]. 171 с.

Волков И.В., Волкова И.И. К исследованию ценологических связей различных биологических групп высокогорных растений // Сиб. бот. журн. Krylovia. 2001. Т. 3. № 1. С. 114–116.

Волков И.В. К вопросу об экологической неоднородности высокогорной растительности // Вестник ТГУ. 2002 [в]. № 2. С. 154–157.

Волков И.В. К пространственному подходу в изучении жизненных форм растений // Сиб. бот. журн. Krylovia. 2001. Т. 3. № 2. С. 7–13.

Волков И.В. Морфологическое строение подушковидных растений Юго-Восточного Алтая // Бот. журн. 2002 [г]. Т. 87. № 8. С. 81–88.

Волков И.В., Ревушкин А.С. К изучению температурного режима подушковидных растений Юго-Восточного Алтая // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 3. С. 105–108.

Волков И.В., Эбель А.Л. Эволюционные аспекты, связанные с бесполом и половым размножением горных растений // Вестник Томского гос. пед. ун-та, 2002. Выпуск 2 (30). С. 46–50.

Вронский В.А., Войткевич Г.В. Основы палеогеографии. Ростов на/Д., 1997. 576 с.

Гатцук Л.Е. Геммаксилярные растения и система соподчинённых единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. № 1.

Гатцук Л.Е. Содержание понятия “травы” и проблема их эволюционного положения // Проблемы экологической морфологии растений: Сб. науч. тр. М. 1976. С. 55–130.

Гвоздецкий Н.А., Голубчиков Ю.Н. Горы. М., 1987. 396 с.

Голубев В. Н. О некоторых особенностях морфогенеза жизненных форм травянистых растений лесолуговой зоны в связи с их эволюцией // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 12. С. 1136–1144.

Голубев В.Н. Методические рекомендации к составлению региональных биологических флор. Ялта, 1981. 29 с.

Голубчиков Ю.Н. География горных и полярных стран. М., 1996. 303 с.

Горный Алтай. Томск, 1971. 251 с.

Горшенин К.П. Почвы южной части Сибири. М., 1955. 592 с.

Горышина Т.К. Экология растений. М., 1979. 368 с.

Григорьев Ю.С. Сравнительно-экологическое исследование ксерофиллизации высших растений. М.;Л., 1955. 159 с.

- Гризобах А.* Растительность земного шара. М., 1874–77. Ч.1, 2.
- Гросвальд М.Г.* Евразийские гидросферные катастрофы и оледенение Арктики. – М., 1999. 120 с.
- Гросвальд М.Г., Рудой А.Н.* Четвертичные ледниково-подпрудные озера в горах Сибири // Изв. РАН. Сер.: Географ. 1996. Вып. 4. С. 112–126.
- Гросгейм А.А.* Краткий очерк растительного покрова ССР Армении // Мат-лы по районир. 1928. II
- Гросгейм А.А.* Типы растительности северной части Нагорного Дагестана. 1925.
- Грубов В.И.* Определитель сосудистых растений Монголии. Л., 1982. 442 с.
- Губанов И.А.* Конспект флоры внешней Монголии (сосудистые растения). М., 1996. 136 с.
- Данилов М.П.* Конспект флоры Курайского хребта. Новосибирск, 1986. 149 с.
- Данилов М.П.* Криофитные подушечники в растительном покрове гор Казахстана и Южной Сибири // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 2. С. 99–105.
- Двораковский М.С.* Экология растений. М., 1983. 190 с.
- Добровольский В.В.* География почв. М., 1999. 385 с.
- Долгушин Л.Д., Осипова Г.Б.* Ледники. М, 1989. 447 с.
- Дорошенко А.В.* Влияние горного климата на растения: Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1925 Т. 15, Вып. 5. С. 115–123.
- Жизнь растений. М., 1980. Т. 5. Ч. 1. 431 с.
- Жизнь растений. М., 1981. Т. 5. Ч. 2. 512 с.
- Жмылёв П.Ю. и др.* Биоморфология растений (Ил. Слов.). М., 2002. 240 с.
- Зайцева М.Г.* Исследования процессов поглощения азота и фосфора корневыми системами растений Памира в связи с температурным и световым режимом высокогорий // Тр. ин-а. бот. АН Тадж. ССР. 1956. № 47.
- Зайцева М.Г.* О развитии формы растений-подушек // Сообщ. Таджикск. ФАН СССР. 1949. № 17.
- Заленский О.В.* О температурном и водном режиме растений-подушек // Бот. журн. 1948. Т. 33. №6. С. 571–581.
- Заленский О.В.* Фотосинтез и дыхание культурных растений в условиях Восточного Памира // Изв. Тадж. ФАН СССР. 1944. № 8.
- Заповедники СССР. Заповедники Кавказа. М., 1990. 368 с.
- Заповедники СССР. Заповедники Средней Азии и Казахстана. М. 1990. 400 с.
- Злотин Р.И.* Жизнь в высокогорьях. М., 1975. 239 с.
- Зозулин Г.М.* Аспекты учения о жизненных формах растений в биосферном плане // Проблемы экологической морфологии растений: Сб. науч. тр. М., 1976. С. 45–54.
- Ильинский А.П.* Растительность Земного Шара. М., 1937. 459 с.
- Камелин Р.В.* Кухистанский округ горной Средней Азии (ботанико-географический анализ). Л., 1979. 117 с.

Камелин Р.В. Материалы к флоре Памиро-Алая. *Potentilla biflora* Willd // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 3. С. 380–388.

Камелин Р.В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул, 1998. 239 с.

Кашкаров Д.Н. и др. «Холодная пустыня» Центрального Тянь-Шаня. Результаты эксп. Ленингр. гос. ун-та Л., 1934.

Келлер Б.А. Об изучении жизненных форм при геоботанических исследованиях // Сов. бот. 1933. № 2. С. 39–44.

Кирпотин С.Н. Геометрический подход к изучению пространственной структуры природных тел (симметрия и диссимметрия в живой природе). Томск, 1997. 111 с.

Кист А. Австралия и острова Тихого океана. М., 1980. 301 с.

Коровин А.И. Роль температуры в минеральном питании растений. Л., 1962. 283 с.

Коровин Е.П. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. М., 1934. 480 с.

Короткевич Е.С. Полярные пустыни. Л., 1972. 420 с.

Красная книга Республики Алтай (растения). Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. Новосибирск, 1996. 131 с.

Кривоногова М.Б. Подушечники и колючеподушечники, их географическое распространение и основные особенности // Проблемы ботаники. 1960. № 5. С. 243–253.

Крылов А.Г. Жизненные формы лесных фитоценозов. Л., 1984. 181 с.

Крылов П.Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1930–1939. Т. 4–10.

Кузнецов Н.И. Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции // Зап. Имп. АН. 1909. VIII сер. Т. 26. № 1.

Кузнецов Н.И. Нагорный Дагестан и его значение в истории развития флоры Кавказа // Изв. Р ГО. 1910 [а]. Т. 46. № 6–7.

Кузнецов Н.И. К вопросу о происхождении нагорно-ксерофитной флоры Кавказа // Тр. бот. муз. Имп. АН. 1910 [б]. № 7.

Культиасов И.М. Эколого-морфологические особенности подушковидных эспарцетов Средней Азии // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 5. С. 645–656.

Куминова А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.

Лавренко Е.М. Степи СССР // Растительность СССР. М.; Л. 1940. Т. 2. С. 265 с.

Ладыгина Г.М. Криофитные подушечники // Растительность Казахстана и Средней Азии (в пределах Пустынной области). Пояснительный текст и легенда к карте. СПб., 1995. С. 11.

Лавренко Е.М. Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова // Изв. АН СССР. Сер. Биол. 1964. № 1. С. 32–46.

Лавренко Е.М. Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова // Проблемы современной ботаники. М.; Л. 1965. Т. 2. С. 364–378.

Лавренко Е.М., Свешникова В.М. О синтетическом изучении жизненных форм на примере степных дерновинных злаков (предварительное сообщение) // *Общ. Биол.* 1965. Т. 26. № 3. С. 261–275.

Лархер В. Цели, методы и результаты фитоэкологических исследований в горных системах тирольских Альп // *Бот. журн.* 1981. Т. 66. № 8. С. 1115–1133

Людденгорд Г. Влияние климата и почвы на жизнь растений. М., 1937. 338 с.

Мазуренко М.Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера: Автореф. дис. ... до-ра биол. наук. Новосибирск, 1986. 41 с.

Мезенцев В.С. Водный баланс. Новосибирск, 1973.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности. Уфа, 1998. 413 с.

Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М., 1985. 135 с.

Модина Т.Д. Климаты Республики Алтай. Новосибирск, 1997. 176 с.

Намзалов Б.Б., Королюк А.Ю. Классификация степной растительности Тувы и Юго-Восточного Алтая. Новосибирск, 1991. 84 с.

Насыров Ю.С. и др. Действие ультрафиолетовой радиации на фотосинтетические и ферментативные реакции фотосинтеза // *Теоретические основы фотосинтетической продуктивности.* М., 1972.

Нахуришвили Г.Ш., Гамцемлидзе З.Г. Жизнь растений в экстремальных условиях высокогорий (на примере Центрального Кавказа). Л., 1984. 124 с.

Невский С.А. Материалы к флоре Кугитана и его предгорий // *Тр. бот. ин-а АН СССР. Сер. I, «Флора и систематика высших растений»*, 1937. № 4.

Никитина В.И. Растительность восточного Копет-Дага в связи с её поясностью // *Тр. ин-а биол. АН Туркм. ССР.* 1954. Т. 1.

Овчинников П.Н. О принципах классификации растительности // *Сообщ. Тадж. фил. АН СССР.* 1947. Вып. 2. С. 18–23.

Овчинников П.Н. Пастбища и сенокосы Таджикистана. Душанбе, 1977. 304 с.

Овчинников П.Н. *Sibbaldia tetrandra* Bunge и вопросы происхождения криофильной растительности Средней Азии // *Сов. бот.* 1941. С. 145–152.

Павлов В.Н. Особенности растений в экстремальных условиях высокогорий Средней Азии // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 1987. Т. 92. Вып. 5. С. 89–95.

Павлов В.Н. Растительный покров Западного Тянь-Шаня. М., 1980. 246 с.

Палибин И.В. Растения-подушки // *Природа.* 1914. № 12. С. 1441–1450.

Панфилов В.П. Краткая характеристика почвенного покрова Горно-Алтайской автономной области // *Тр. биол. ин-та АН СССР.* Новосибирск, 1956. Выпуск 2.

Петров Б.Ф. Почвы Алтае-Саянской области // *Труды Почв. ин-та им. В. В. Докучаева.* М., 1952. Т. 35. 247 с.

Пешикова Г.А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск, 2001. 192 с.

- Поплавская Г.И.* Экология растений. М., 1948. 295 с.
- Попов К.П., Сейфулин Э. М.* Подушковидные растения Средней Азии // Природа. 1994. № 6. С. 42–44.
- Пьянков В.И., Кондрачук А.В.* Мезоструктура фотосинтетического аппарата древесных растений Восточного Памира различных экологических групп // Физиол. растений. 1998. Т. 45. № 4. С. 567–577.
- Пяк А.И., Бородавко П.С.* Особенности распространения реликтовых элементов флоры Юго-Восточного Алтая и их сообществ в связи с эволюцией Чуйско-Курайской лимносистемы // Сиб. бот. журн. Krylovia. 1999. № 1. С. 49–60.
- Пяк А.И.* Петрофиты Русского Алтая. Томск, 2003. 200 с.
- Рагим-Заде Ф.К.* Горные лугово-степные почвы // Почвы Горно-Алтайской автономной области. Новосибирск. 1973, С. 101–119.
- Рагим-Заде Ф.К.* О горных лугово-степных почвах Горного Алтая и Малого Кавказа // Генезис почв Западной Сибири. Новосибирск, 1964. С. 37–43.
- Радкевич О.Н.* Соотношение мягких и твёрдых тканей у травянистых и полукустарниковых гелиофитов Средней Азии // Изв. гл. бот. сада. 1928. Т. 27. Вып. 4.
- Рачковская Е.И.* Растительность гобийских пустынь МНР (география и классификация): Автореф. дис. ... до-ра биол. наук. Ташкент, 1989. 41с.
- Ревушкин А.С., Волков И.В.* Ксерофитные подушковидные растения Алтая как пример адаптации к экстремальным условиям // Мат-лы науч. конф., посвящённой памяти и 90-летию со дня рождения профессора В.А. Пегеля. Томск, 1996. С. 38–39.
- Ревушкин А.С.* Высокогорная флора Алтая. Томск, 1988. 318 с.
- Ревушкин А.С.* Материалы к флористическому районированию Алтай-Саянской провинции // Флора, растительность и растительные ресурсы Сибири. Томск, 1987. С. 32–47.
- Ревякин В.С. и др.* Горно-ледниковые бассейны Алтая. Томск, 1979. 307с.
- Ревякин В.С. и др.* Метеорологический режим лета на северном склоне Катунского хребта // Тр. ЗС НИГМИ (Климатология и агрометеорология). М., 1973. Вып. 12. С. 88–95.
- Ревякина Н.В.* Приледниковая флора Катунского хребта (Центральный Алтай). Дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1978. 285 с
- Ревякина Н.Ф.* Современная приледниковая флора Алтае-Саянской горной области. Барнаул, 1996. 310 с.
- Рудой А.Н.* Геоморфологический эффект и гидравлика позднеплейстоценовых йокульлаупов ледниково-подпрудных озёр Южной Сибири // Геоморфология. 1995. Вып. 4. С. 61-76.
- Рудой А.Н.* О возрасте тебелеров и времени окончательного исчезновения ледниково-подпрудных озёр на Алтае // Известия Всесоюзного географического общества. 1988. Т. 120. Вып. 4. С. 344–348.

Рудой А.Н. Ледниковые катастрофы в новейшей истории Земли // Природа. 2000. Вып. 9. С. 36–45.

Рудой А.Н., Лысенкова З.В., Рудский В.В., Шишин М.Ю. Укок (прошлое, настоящее, будущее) / Науч. ред. В.В. Рудский и А.Н. Рудой. Барнаул, 2000. 174 с.

Рудой А.Н. Четвертичные ледоемы гор Южной Сибири // Мат. гляциологических исследований. 2001. Вып. 90. С. 40–49.

Рудая Н.А. К изучению эндемиков и субэндемиков флоры Юго-Восточного Алтая и Северо-Западной Монголии // Ст. по мат-лам III Всерос. экологич. конф. «Чтения памяти Ю.А. Львова». Томск, 2001. С. 3–14.

Розанов Б.Н. Почвенный покров Земного Шара. М., 1977. 248 с.

Сапожников В.В. У верхней черты растительности // Сб. науч. тр., посвящ. К.А. Тимирязеву и его ученикам. М., 1916. С. 1–18 с.

Сахара. Золотой фонд биосферы. М., 1990. 424 с.

Свешникова В.М. Водный режим почв и корневая система растений Восточного Памира // Известия Таджикской Ф.А.Н. СССР, 1952. № 7.

Свешникова В.М., Лаврененко Е.М. Значение комплексных исследований компонентов растительных сообществ // Биоклиматическая характеристика основных ценозообразователей растительного покрова Центрального Казахстана. Сб. науч. тр.: Л., 1969. С. 7–10.

Севастьянов В.В. О выделении факторов таяния поверхности снежного покрова и ледников в нивальной зоне Алтая (на примере Актру) // Мат-лы I конф. молодых учёных. Томск, 1974. Вып. 2.

Севастьянова Л.М., Севастьянов В.В. Фёны Горного Алтая. Томск, 2000. 140 с.

Седельников В.П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск, 1998. 221 с.

Семихатова А.О. О некоторых особенностях кислородного дыхания у растений высокогорий Памира // Тр. БИН АН СССР. Сер. IV (экспер. бот.). 1953. № 9.

Семихатова А.О. О причине большой интенсивности дыхания высокогорных растений Памира // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 5. С. 636–644.

Сенянинова-Корчагина М. В. К вопросу о классификации жизненных форм // Учён. зап. ЛГУ. Сер. Геогр. науки, 1949. Вып.5.

Сергиевская Л.П. Флора Западной Сибири. Томск, 1961–1964. Т. 12. Ч.1, 2. С. 3071–3550.

Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1954. 300 с.

Серебряков И.Г., Серебрякова Т. И. Некоторые вопросы эволюции цветковых растений // Бот. журн. 1972 Т. 57. № 5. С. 417–433.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.

Сидоренко Г. Растительные и кормовые ресурсы Кураминского хребта. Сталинабад, 1953.

Смирнов М.Н. Растительность и кормовые ресурсы Юго-Восточного Алтая: Дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1950. 347 с.

- Сочава В.Б.* Макет новой карты растительности Мира. М.; Л., 1964. С. 3–16.
- Станюкович К.В.* Альпийские подушечники как своеобразный тип высокогорной растительности // *Природа*, 1948 [а]. № 12. С. 57–90.
- Станюкович К.В.* Растительность высокогорий СССР. Душанбе, 1973. 309 с.
- Станюкович К.В.* Растительность высокогорий СССР. Сталинабад, 1960. 169 с.
- Станюкович К.В.* Растительные пояса на Восточном Памире в связи с количеством осадков и высотой вечных снегов // *Бот. журн.* 1948 [б]. Т. 33, № 3. С. 372–375.
- Станюкович К.В.* Растительный покров Восточного Памира. М., 1949.
- Степанова Е.Ф.* Растительность и флора хребта Тарбагатай. Алма-Ата, 1962. 434 с.
- Стешенко А.П.* Определение возраста растений-подушек (*SIBBALDIA TETRANDBRA BUNGE*) в условиях высокогорий Памира // *Бот. журн.* 1973. Т. 58. № 7. С. 1004–1011.
- Стешенко А.П.* Основные морфолого-биологические особенности растений высокогорий Памира // *Пробл. бот.* 1965. Т. 7. С. 42–60.
- Сукачѳв В.Н.* Главнейшие понятия из учения о растительном покрове // *Растительность СССР*. М.; Л., 1938. Т. 1. С. 15–37.
- Тахтаджян А.Л.* Ксерофильная растительность скелетных гор Армении // *Тр. Армян. ФАН СССР. Сер. Биолог.* 1937. № 2.
- Тихомиров Б.А.* Очерки по биологии растений Арктики. М.; Л., 1963. 571 с.
- Толмачѳв А.И.* Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов северного полушария // *Бот. журн.* 1948. Т. 33. № 2. С. 161–180.
- Тронов М.В.* Очерки оледенения Алтая. М., 1949. 376 с.
- Тюрина М.М.* Исследование морозостойкости растений в условиях высокогорий Памира. Тр. инст. бот. АН Тадж. 1957. 50.
- Удалова Р.А.* Морфологический анализ некоторых подушковидных кактусов // *Бот. журн.* 1978. Т. 63. № 2. С. 256–263.
- Ухачѳва В.Н.* О «криофильных подушечниках» Средней Азии // Тез. докл. совещания по классификации растительности, Л., 1971.
- Филипова Л.А.* Дневные и сезонные изменения интенсивности фотосинтеза у растений Восточного Памира // Тр. БИН АН СССР. 1959. Сер. IV. Экспер. бот. № 13.
- Флора Сибири. – Новосибирск, 1992–1997. Т. 5–11.
- Халиков М.К., Стешенко А. П.* Морфолого-анатомические особенности аянии тибетской // *Пробл. биол. и с. х. Памира*. Душанбе, 1975. С. 68–82.
- Хохряков А.П.* Активная, а не пассивная жизненная форма // *Природа*. 1994. № 6. С. 36–41.
- Хохряков А.П.* Эволюция биоморф растений. М., 1981. 168 с.

- Шалыт М.С.* Система жизненных форм степных растений // Уч. Зап. Тадж. гос. уни-та. 1955. Т. 6. Вып. 1.
- Шауло Д.Н., Курбатский В.И.* Сем. 56. Розоцветные – *Rosaceae* Juss. Определитель растений Тувинской АССР. Новосибирск, 1984. С. 125–140.
- Шенников А.П.* Введение в геоботанику. Л., 1964. 447 с.
- Шенников А.П.* Экология растений. М., 1950. 376 с.
- Шумилова Л.В.* Фитогеография. Томск, 1979. 338 с.
- Черняковская Е.Г.* Очерк растительности Копет-Дага // Изв. Главн. бот. сада. 1927. Т. 26. № 3.
- Эколого-физиологические исследования горных растений. Алма-Ата, 1971. 94 с.
- Юзепчук С.В.* Новые манжетки Европейской части СССР, Сибири и Средней Азии // Бот. мат-лы гербария Ботанического ин-та имени В.Л. Комарова. 1954. Т. 16. С. 133–183.
- Юрцев Б.А.* Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники // Проблемы экологической морфологии растений. М., 1976. С. 9–44.
- Юрцев Б.А., Камелин Р.В.* Основные понятия и термины флористики. Пермь, 1991. 80 с.
- Ярошенко П.Д.* Геоботаника. М.; Л., 1961. 474 с.
- Alliende M., Hoffmann A.* Plants intruding *Laretia acaulis* (Umbelliferae), a high Andean cushion plant. 1985. Vegetatio. 69. P. 151–156.
- Barkman J.J.* The investigation of vegetation texture and structure // The study of vegetation. 1979. P. 125–160.
- Barkman J.J.* New systems of plant growth forms and phenological plant types // Plant form and vegetation structure. 1988. P. 9–44.
- Besk E. et al.* Frost avoidance and freezing tolerance in afroalpine giant rosette plants // Plant Cell Environ. 1982. 5. P. 215–222.
- Beck E.* Turnover and conservation of nutrients in the pachycauls *Senecio keniodendron* // Tropical alpine environments. Cambridge, 1994. P. 77–110.
- Braun-Blanquet J.* Pflanzensoziologie. Vien, 1951.
- Callaghan T.V., Emanuelsson U.* Population structure and processes of tundra plants and vegetation // The population structure of vegetation. 1985. P. 1985.
- Carlquist Sh.* Ysland live. N. Y., 1965.
- Carlsson B., Callaghan T.V.* Positive plant interactions in tundra vegetation and importance of shelter // J. Ecol. 1998. 79. P. 973–983.
- Cavieres L.A. et al.* Efecto nodriza de *Laretia acaulis* en plantas de la zona andina de Chile central. 1998. Rev. Chil. Hist. Nat. 71. P. 337–347.
- Cavieres L.A. et al.* Nurse effect of *Bolax gummifera* cushion plants in the alpine vegetation of the Chilean Patagonian Andes // Vegetation science. 2002. Volume 13. Issue 4. P. 547–554.
- Christ H.* Vegetation und Flora der Canarischen Inseln // Englers bot., 1885. Jahrb., 6.
- Dansereau P.* Description and recording of\ vegetation upon a structural basis // Ecologi. V. 32. № 2. 1951.
- Diels L.* Vegetationsbiologie von Neuseeland. // Engl. bot. 1897. № 22.

- Du Rietz G. E.* Life-forms of terrestrial flowering plants. Upsala, 1931.
- Drude O.* Deutschlands Pflanzengeographie. Stuttgart, 1896. I Teil
- Drude O.* Ökologie der Pflanzen. Braunschweig, 1913. Bd. 50.
- Ellenberg H.* Vegetation mitteleuropas mit den Alpen. Stuttgart, 1986. 989 s.
- Gams H.* Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Begriffsklarung und Methodik der Biocoenologie // Vierteljahrsschrift der Naturforsch. Ges. in Zurich, 63. 1918.
- Gauslaa Y.* Heat resistance and energy budget in different Scandinavian plants // Holarct. Ecol. 1984. № 7. P. 1–78.
- Goebel K.* Pflanzenbiologische Schilderungen. 1891. I.
- Griggs R.E.* Competition and succession on a Rocky Mountain boulderfield. Ecology. 1956. 37. P. 8–20.
- Hamerlynck E. P., Smith W. K.* Subnivean and emergent microclimate, photosynthesis and growth in *Erythronium grandiflorum* Pursh, a snowbank geophyte // Arct. Alp. Res. 1994. № 26. P. 21–28.
- Halle F., Oldeman R..A.* Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Pa., 1970. 178 p.
- Halle F.* The concept of architectural models in vascular plants // XII Междунар. ботан. Конгресс: Тез. докл. Л., 1975. Т. 1. С.216.
- Harder R.* Beobachtungen über die Temperatur der Assimilationsorgane sommergrüner Pflanzen der algerischen Wüste // Ztschr. 1930. F. Bot. № 23.
- Hauri H.* *Anabasis aretioides* Mog. Et Coss. – eine Polster pflanze der algerschen Sahara // «Beih. Zum Bot. Ctbl.». 1912. 28, 1.,
- Helborn O.* Contributions to the ecology of the Ecuadorian paramos with special reference to cushion plants and osmotic pressure. // Svensk Botanisk Tidskrift. 1925. Bd 19. S. 157–164.
- Körner Ch.* Alpine Plant Life. Berlin, 1999. 338000000p.
- Körner Ch., De Moraes JAPV.* Water potential and diffusion resistance in alpine cushion plants on clear summer days // Oecol Plant. 1979. № 14. P. 109–120.
- Körner Ch., Larcher W.* Plant life in cold climates // Plants and temperature. Cambridge, 1988. P. 25–57.
- Kronfuss H.* Kleinklimatische Vergleichsmessungen an zwei subalpinen Standorten. Mitt. Forstl. // Bundes-Versuchsanst. Wien, 1972. № 96. S. 159–176.
- Markgraf Fr.* Genetische Beziehungen der Mittelmeerflora // Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. 52, 1. 1934.
- Nunez C., Aizen M., Ezcurra C.* Species associations and nurse effects in patches of high-Andean vegetation. J. Veg. Sci. 1999. 10. P. 357–364.
- Pavlich M., Tovar O.* Ecomorfología de algunas plantas de la puna de Peru Central // Arch. Biol. Andina, 1977. 7, N. 1. P. 28–53.
- Pysek P., Lyska J.* Colonization of *Sibbaldia tetrandra* cushions on alpine scree in the Pamiro-Alai mountains, Central Asia // Arct. Alp. 1991. Res. 23. P. 263–272.
- Rauh W.* Über polsterförmigen Wuchs. Ein Beitrag zur Kenntnis der Wuchsformen der höheren Pflanzen // Nova Acta Leopoldina. 1939. Bd. 7. 49. S. 289–462.

- Rauh W.* Beiträge Kenntnis der peruvianischen Kakteenvegetation. 1958.
- Raunkiaer C.* Planterigetets Livsformer og deres Betydning for Geografien. Koebenhavn og Kristiania, 1907.
- Reiche K.* Über polster – und dekenformigwachsende Pflanzen // «Verh. Wiss. Verz. Santjago». 1893. Bd. II. S. 5–6.
- Rubel E.* Pflanzengeographische Monographie des Berninagebites. Leipzig, 1912. 615 S.
- Salisbury F.B. Spommer G.* Leaf temperature of alpine plants in the field // *Planta*. 1964. № 60. P. 497–505.
- Salisbury F.B.* The active growth of plants under snow. 12. Invernat. Botan. Congr. (Leningrad) Abstr. 1975. № 1. P. 166.
- Schenc H.* Vergleichende Darstellung der Pflanzengeogr. der subantarkt. Inseln Wissenschaftliche. // *Erg. d. Deutschen Tiefsee – Exped. 1905.* Bd II.
- Schroter C.* Das Pflanzenleben der Alpen. Zurich, 1908.
- Schroter C.* Pflanzenleben der Alpen // Zurich, 1926. 2 Aufl.
- Schroter C., Hauri H.* Versuch einer Übersicht der siphonogamen Polsterpflanzen // *Engler Botan. Jahrbucher*. 1914. Bd. L.
- Tranquillini W.* Der Einfluss von Seehöhe und Länge der Vegetationszeit auf das cuticulare Transpirationsvermögen von Fichtensamlingen im Winter. Berlin, 1974. Ges. 87. S. 175–184.
- Troll W.* Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Berlin, 1937. Bd. 1
- Turner H.* Maximaltemperaturen oberflächennaher Bodenschichten an der alpinen Waldgrenze // *Watter Leben*. 1958. № 10. S. 1–12.
- Vegetation map of China. S. 1:4000 000. Peking, 1979.
- Weberbauer A.* Über die Polsterpflanze *Pycnophyllum aristatum* und die Polsterpflanzen im allgemeinen // *Ber. D. Bot.* 1931. Ges. 49. S. 29.
- Zederbauer E.* Vegetationsbilder aus Kleinasien. 1906.

ИНТЕРНЕТ РЕСУРСЫ

Седельников В.П. Сиббальдиево-лапчатковые криофитные подушечники (*Potentilla biflora* + *Sibbaldia tetrandra*). <http://www.ict.nsc.ru/win/elbib/bio/green/191.html>, 1998.