

Волков Игорь Вячеславович

Введение в экологию высокогорных растений

Учебное пособие

Рекомендовано Учебно-методическим объединением по классическому университетскому образованию в качестве учебного пособия для студентов, обучающихся по биологическим специальностям

Томск 2005
УДК 581.522 + 581.524
ББК 28.58я73

Волков И.В. Введение в экологию высокогорных растений: Учебное пособие. – 2-е изд., перераб. и доп. – Томск: Из-во ТГПУ, 2006. 416 с.

В пособии подробно рассмотрены вопросы адаптации растений к обитанию в высокогорьях, представляющие общетеоретический интерес в вопросах приспособления организмов к экстремальным условиям. Обсуждаются некоторые вопросы экологии сообществ высокогорных растений.

Книга рекомендуется студентам и аспирантам естественнонаучных специальностей вузов, экологам-практикам и всем, кто интересуется проблемами изучения и сохранения окружающей среды.

Рецензенты: д.б.н., профессор Е.П. Прокопьев
к.б.н., доцент С.Н. Кирпотин

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение

Глава 1. Эколого-географическая характеристика высокогорий

1.1. Основные понятия

1.2. Климат гор, его локальные проявления и влияние на растения

1.3. Особенности эдафотопов высокогорий

1.4. Высокогорные ландшафты как среда обитания растений

1.4.1. Типы высокогорных ландшафтов

1.4.2. Комплексность и мозаичность высокогорных ландшафтов, и ее проявление в растительном покрове

1.4.3. Сообщества-двойники или о причинах, ограничивающих применение бионического подхода к выделению высокогорных ландшафтов

1.5. Основные отличия высокогорий и Севера как сред обитания растений

Глава 2. Жизнь растений в высокогорьях

2.1. Концепция лимита (ограничения)

2.2. Особенности высотного распространения растений в горах

2.3. Адаптации высокогорных растений

2.3.1. Температурный режим высокогорных растений

2.3.2. Особенности обмена веществ и транспортных систем высокогорных растений

2.3.3. Значение снегового покрова и укрытий в микрорельефе для высокогорных растений

2.3.4. Способность растений к локальному почвообразованию

2.3.5. Ритмы роста и развития высокогорных растений

2.4. Экологическая биоморфология высокогорных растений

2.4.1. Биоморфологические понятия. Вопросы терминологии

2.4.2. Основные морфологические адаптации высокогорных растений

2.4.3. Пространственные стратегии растений как модусы биоморфологической эволюции

2.4.4. Интенсификация и замедление жизненных процессов и морфологическая эволюция растений в высокогорьях

2.4.5. Морфологическая изменчивость высокогорных растений

2.4.6. Жизненные формы высокогорных растений

2.4.7. Функциональные морфотипы растений высокогорий и их распределение в высокогорных ландшафтах

2.5. Эколого-биологические аспекты, связанные с размножением высокогорных растений

2.6. Ценотические связи различных биологических групп высокогорных растений

2.7. Адаптивные комплексы и значение адаптаций для жизни растений в высокогорьях

Приложения

Литература

Словарь терминов

ПРЕДИСЛОВИЕ

Экология растений, изучающая закономерности в отношениях между растениями и средой их обитания на разных уровнях организации, является одной из фундаментальных дисциплин цикла экологических наук, так как растительное население представляет собой важнейший компонент абсолютного большинства экосистем и биосферы в целом.

Представленная Вашему вниманию книга создана на базе курса лекций по экологии высокогорных растений, чтение которого осуществлялось автором в течение ряда лет в рамках спецкурса «Экология растений» в Томском государственном университете. Структура и уровень подачи материала предполагает определённую подготовленность читателя и знакомство его с общими вопросами экологии.

Автор выражает глубокую признательность профессорам кафедры ботаники Томского государственного университета А.С. Ревушкину, Е.П. Прокопьеву, доценту кафедры ботаники ТГУ С.Н. Кирпотину за консультации и советы. Автор благодарит заведующего кафедры почвоведения ТГУ профессора С.П. Кулижского за помощь в обработке почвенных образцов и профессора кафедры почвоведения ТГУ А.Н. Рудого за консультации и советы. Большое спасибо сотрудникам и студентам кафедры ботаники ТГУ, принимавшим участие в совместных экспедиционных исследованиях. Особую благодарность хочу выразить своей жене Волковой И.И. за постоянную поддержку на всех этапах работы над книгой.

ВВЕДЕНИЕ

Экология растений зародилась в XVIII веке в трудах ученых, исследовавших растительный покров Земли. Особую роль в становлении науки о горных растениях имели представления, заложенные в работах выдающегося немецкого ученого Александра фон Гумбольдта об основных географических закономерностях, лежащих в основе выделения перигляциальных сред и поясности в горах. Он так же открыл взаимосвязь между широтой и высотой над уровнем моря, обуславливающую сходство арктической и высокогорной растительности. Основатель эволюционной теории Чарльз Дарвин в работе «Происхождение видов в результате естественного отбора» отмечал близость альпийских растений с арктическими, упоминая вместе с тем о самобытности многих альпийских растений и существовании близкородственных видов, замещающих друг друга в различных областях горных цепей. Представления, заложенные в трудах ученых этой эпохи великих открытий, явились фундаментом, на котором шло бурное развитие новых концепций естествознания, оформляющихся в самостоятельные научные направления.

По мере изучения разнообразия растений в горах, эмпирически накапливались сведения об особенностях их распространения, включая абсолютную высоту сбора, приуроченность к определенным типам сообществ,

особенности субстратов и др. Попытка вскрыть причины зависимости распространения растений от особенностей местообитаний – один из старейших примеров казуально-экологической постановки вопроса. Еще в начале XVIII столетия Ф. Унгер, исходя из наблюдений над горной флорой Тироля, пытался объяснить эту зависимость (Лархер, 1978). И это, наверное, не случайно, так как самобытность и индивидуальность горных растений по сравнению с растениями равнин настолько явно выражена, что не могла не обратить на себя внимание. Как отмечает В. Лархер (1981) – ни одна форма ландшафта не представляет экологу более заманчивых возможностей, чем горы с их разнообразием жизненных сред, находящихся на небольшом расстоянии друг от друга.

Первые достаточно полные научные представления об экологических особенностях высокогорных растений оформилась на рубеже девятнадцатого и двадцатого веков в работах ученых (G. Bonnier, A. Kerner и др.) изучавших жизнь растений в европейских горах. Эти работы во многом заложили фундамент развития экологии растений в целом. Из работ российских ученых хотелось бы отметить исследования профессора Томского Императорского университета В.В. Сапожникова, открывшего в начале двадцатого века некоторые ботанико-географические закономерности развития растительности внутриконтинентальных гор Азии, и описавшего ряд адаптаций растений к обитанию в высокогорьях (см. приложение 3).

В последнее время, благодаря накоплению сведений об особенностях существования растений в условиях Арктики и высокогорий, появились фундаментальные работы, в которых подробно рассматриваются эколого-биологические особенности растений перигляциальной зоны (Тихомиров, 1963; Злотин, 1975; Горчаковский, 1975; Агаханянц, 1981; Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984; Ellenberg, 1986, Körner 1999 и др.). Как свидетельствует Ch. Körner (1999), количество известных ему работ, посвященных изучению функциональных аспектов жизни высокогорных растений и биологии границы леса, к 1997 г. насчитывало не менее тысячи. В русскоязычной научной литературе имеется значительное количество публикаций, посвященных изучению растительного мира высокогорий, но до сих пор существует дефицит обобщающих работ, специально посвященных экологии высокогорных растений. Данная работа призвана в какой-то мере, заполнить этот пробел, обобщая фактический материал о жизни растений в высокогорьях на основе современных представлений об экологии растений.

По мнению В. Лархера (1978), экология растений вычленяет растения из тесно переплетенного комплекса организмов биосферы и исследует характерное поведение отдельных видов в зависимости от условий окружающей среды и влияния внешних факторов на состав растительного покрова и конкуренцию между отдельными растениями в фитоценозе. Соответственно, задача эколога состоит в том, чтобы вскрыть многочисленные взаимосвязи между организмами и факторами местообитания, объяснить, обобщить и отобразить эти связи во всей их сложности и изменчивости. Еще И.К. Пачоский (1917) отмечал, что без знания

биологии отдельных элементов сообщества (прежде всего видов) невозможно понять его в целом (Тихомиров, 1963). Совокупность морфолого-физиологических, биоритмологических, популяционных и других особенностей вида определяют специфику его образа жизни в определенных условиях среды. Многообразие адаптационных механизмов растений велико, но каждый вид имеет свой индивидуальный набор адаптаций, обеспечивающий его самобытность и, как следствие, собственный гиперобъем экологической ниши. Особенно ярко значение адаптаций проявляется в так называемых экстремальных условиях. Любая среда, в которой организм «чувствует» себя дискомфортно, по-видимому, является для него экстремальной. Пустынные кактусы, не смогут жить в тропическом лесу, который является для них экстремальной средой обитания. Естественной средой обитания большинства кактусов являются раскаленные пустыни Америки – одно из самых суровых мест для жизни на Земле. Являются ли пустыни экстремальными для кактусов? По-видимому, подобный вопрос можно задать и в отношении высокогорных растений, растущих и размножающихся в условиях, которые, безусловно, являются крайне суровыми. Сильный холод, краткий вегетационный период, избыток ультрафиолетовой радиации, губительные перепады температур не благоприятствуют жизни в высокогорьях. Выживают здесь организмы, сумевшие приспособиться к прямым атакам солнца, дождя, ветра и мороза и очень динамичной среде. Как отмечает А.Г. Долуханов, физико-географические условия субниваального пояса должны рассматриваться как сугубо экстремальные. Однако для некоторых, специфических для этого пояса растений условия существования в нем – оптимальные, ибо именно к ним лучше всего адаптирована стратегия жизни популяций соответствующих видов (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). Такие растения в высокогорьях не только выживают, но и процветают, создавая устойчивые сообщества, поражающие обилием цветковых оттенков. Удивительна способность растений, приспособившись к условиям жизни на больших высотах, где температуры поднимаются выше нуля лишь на считанные часы в течение дня, а вегетационный период длится едва больше месяца. Растительные организмы не могут так активно бороться за тепло, как борются они за влагу в жарких пустынях. Основным направлением эволюции растений в высокогорьях является увеличение интенсивности протекания физиологических процессов при сохранении максимально благоприятного температурного режима. Не менее замечательной представляется способность некоторых растений к существованию на субстратах, не имеющих даже признаков почв и, к тому же, часто подвижных, например, на осыпях. Для существования в подобных условиях растения имеют комплекс специфических морфологических, анатомических, физиологических, ритмологических адаптаций, наличие которых позволяет им существовать в условиях близких к пределу существования растительной жизни. Наличие специальных морфологических структур или физиологических и биохимических механизмов, отсутствующих у близкородственных видов и требующих определенных затрат – либо

энергетических, либо в виде компенсаторных изменений в биологии организма, потребовавшихся для приспособления к такой среде, может быть, является наиболее разумным определением экстремальных условий (Бигон, Харпер, 1989б). Ценность конкретных адаптаций для существования в определенных условиях вносит коррективы в эволюцию высокогорных растений, для которых приспособленность к окружающей абиотической среде часто имеет определяющее значение. Это относится, прежде всего, к экотопическим пациентам, то есть растениям обитающих в самых экстремальных условиях. Подобные особенности, благодаря которым растения избегают воздействия неблагоприятных факторов абиотической среды или уменьшают их действие до размеров, позволяющих поддерживать уровень гомеостаза достаточный для их положительного углеродного баланса, рассматриваются здесь как экотопические адаптации. В более благоприятных условиях высокогорий, в сомкнутых растительных сообществах, например, в альпийских или субальпийских лугах, большую роль играют конкурентные взаимоотношения растений, требующие и биотических адаптаций.

Существуют растения, способные обитать в разнообразных условиях среды и обладающие широкой экологической валентностью (эвритопные виды). С другой стороны, существуют и высоко специализированные организмы, приспособленные к существованию в строго определенных условиях (стенотопные виды). Высокий уровень специализации не только обеспечивает стенотопным организмам должную степень адаптации к среде обитания, но ограничивает диапазон экологической амплитуды, что, как правило, ограничивает их распространение и эволюционные перспективы. Вместе с тем, эвритопные организмы, обладая большим диапазоном экологической амплитуды, часто способны варьировать совокупность своих биологических свойств под воздействием внешней среды, что, прежде всего, проявляется в их морфологической изменчивости. Широко известным примером подобной изменчивости является болотная форма сосны обыкновенной, значительная морфологическая изменчивость которой вряд ли может рассматриваться как пример адаптации. С другой стороны, горы представляют нам еще более яркие примеры морфологической изменчивости растений под влиянием условий окружающей среды, которые изменяют функциональные свойства растений и повышают их устойчивость к обитанию в более экстремальных условиях.

Приспособительная эволюция растений может идти как путем экологической дивергенции, выражающейся, в том числе и в огромном видовом разнообразии растительного мира, так и конвергентно, что выражается в сходстве адаптационных механизмов, возникших в различных, часто не родственных таксонах растений, обитающих в сходных условиях. Данная тенденция положена в основу выделения функциональных типов растений (ФТР). Но, было бы неверно думать, что адаптивная эволюция растений при приспособлении их к конкретным местообитаниям идет только параллельно. На самом деле приспособление к одним и тем же условиям обитания может базироваться на различных комплексах адаптаций и стратегий, что, в первую

очередь выражается в богатстве жизненных форм в отдельно взятом фитоценозе. Изучение особенностей приспособления растений к среде обитания в сомкнутых растительных сообществах довольно сложная задача, так как необходимо учитывать взаимовлияние растений. Кроме того, среда обитания растений во многом трансформируется самим фитоценозом. Основные закономерности адаптации растений к абиотической среде гораздо легче выявляются при изучении их в условиях, сводящих влияние других живых организмов к минимуму. Это возможно в лабораториях, либо в природных условиях, обеспечивающих максимальную разреженность растительных сообществ. Подобные растительные группировки возникают при пионерном заселении растениями вновь возникающих территорий (например, в результате вулканической деятельности) или в экстремальных условиях на пределе существования растительной жизни. Необходимо отметить, что не все адаптации пионерных растений актуальны в других, менее экстремальных условиях, но их познание помогает понять, каким образом растения могут существовать в крайне неблагоприятных средах, что имеет большое значение для биологии.

В работах по экологии часто приводятся противоречивые точки зрения авторов на те или иные особенности горных растений (например, проблему ксероморфизма). Исходя из того, что, одни и те же особенности растений могут являться адаптацией к различным условиям, а так же возникнуть под воздействием комплексов различных факторов, в данной работе рассматриваются различные, часто противоречивые мнения авторов. Вместе с тем, нельзя не отметить, что разнообразие условий обитания в горах часто не позволяет обобщенно интерпретировать те или иные адаптационные особенности для всего многообразия обитающих в них растений.

ГЛАВА 1. ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВЫСОКОГОРИЙ

1.1. Основные понятия

Изучение растений высокогорий предполагает знание специфики условий, в которых они обитают. Тем более это необходимо для познания их экологических особенностей, во многом зависящих от этой специфики. Поэтому перед изложением основного материала, целесообразно остановиться на основных понятиях, используемых в данной работе.

Горы занимают около 40 % площади суши Земного шара. Уже этот факт позволяет рассматривать горные ландшафты как крупнейшие составляющие мировой экосистемы (географической оболочки). Под понятием «горы» мы подразумеваем более или менее обширные участки земной поверхности, приподнятые над уровнем океана или соседней равнины, характеризующиеся обычно большими и резкими колебаниями высот. Горы часто сопровождаются предгорьями – невысокими, как правило, до 500–700 м над ур. моря, в разной

степени расчлененными поверхностями, понижающимися в сторону соседних равнин и имеющих мягкие очертания.

Можно выделить три основных компонента строения гор: 1) водоразделы – поверхности хребтов, 2) склоны, ограничивающие возвышенности, сопряженные с 3) долинами и котловинами, подразделяющими хребты. Данные формы связаны не только пространственно, но и в своем развитии, поэтому их можно рассматривать, как единые геоморфологические системы (водораздел – склон – долина) (Костенко, 1999).

В горах, с их часто резкими формами рельефа, обусловленными значительными перепадами высот, высотный профиль от долины до водораздела может пересекать несколько высотных поясов, обуславливая различия местообитаний растений в различных компонентах макрокотены. Это отражается на характере изменений растительного покрова, для которого характерна смена поясов от основания горного хребта до его вершины или верхней границы жизни, если вершина поднимается за пределы существования растений (Воронов и др., 1985). Еще А. фон Гумбольдт отметил соответствие высотной и поясной зональности (рис. 1).

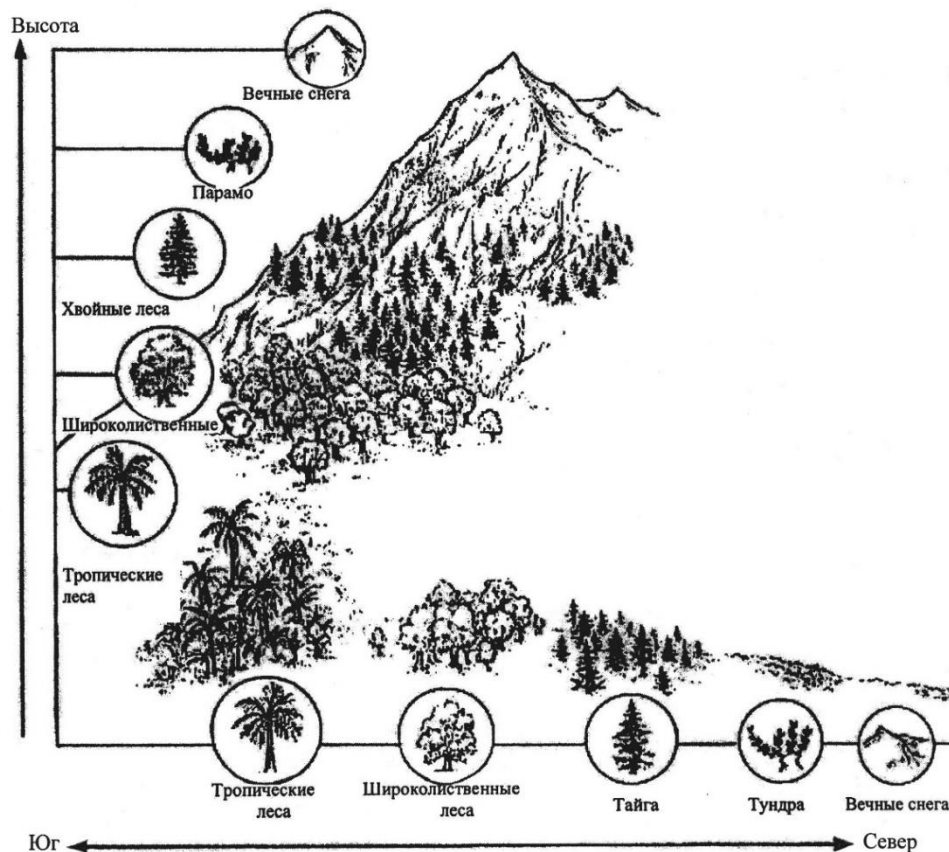


Рис. 1. Зеркальное отображение широтных зон в высотных поясах гор (по: Петров, 2001)

Выделяя в Андах зону «тера фриа», он рассматривал ее, как крохотный ступок и отражение великой полярной зоны. От каждой точки земного шара вверх по широте и высоте убывают температура и продолжительность теплого

периода. Наконец, выше определенного уровня, условия круглый год становятся благоприятными для существования воды в твердой фазе. Та часть тропосферы, где при подходящих условиях рельефа возможно существование многолетних ледников и снежников, называется хионосферой. Нижняя ее граница получила название снеговой линии. Снеговая линия поднимается в теплых и засушливых районах, и снижается в холодных и влажных районах. На плато Чангтан в Тибете снеговая линия поднимается до 6000 м над ур. м., а в Центральных Андах (западный склон вулкана Льюльяльяко) высота снеговой линии превышает 6500 м – это наивысшее положение снеговой линии на Земле (Гвоздецкий, Голубчиков, 1987).

Хотя, основным фактором, определяющим высотное положение снеговой линии, является климат, реальное положение границы вечных снегов часто определяется совокупностью местных орографических факторов. Например, высота гор в данных климатических условиях не достигающая, или едва достигающая снеговой линии и рельеф в виде островершинных пиков и скалистых гребней на которых плохо удерживается снег, препятствуют формированию мощных многолетних ледников и снежников, способствуют повышению снеговой линии. С другой стороны, хорошие условия накопления снега на обширных плато приводят к понижению снеговой линии (Костенко, 1999).

Ниже снеговой линии в горах, вплоть до холодных пределов лесов господствуют перигляциальные пространства, являющиеся естественной зоной высокогорной растительности (включая отдельные местообитания выше снеговой линии, где растут растения, и анклавы высокогорной растительности в верхней части лесного пояса). На рисунке 2 темным цветом выделена зона высокогорий Мира.

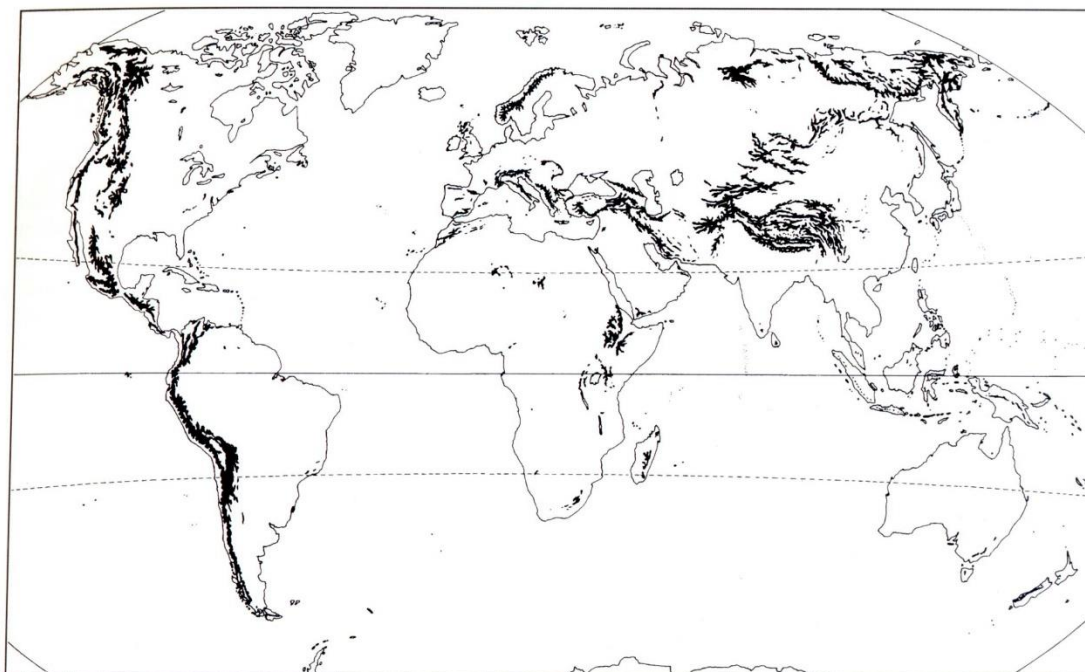


Рис. 2. Высокогорные зоны Мира (по Körner, 1999)

В англоязычной литературе, в частности, в фундаментальной работе К. Кернера (Körner, 1999), высокогорная зона отождествляется с альпийской зоной жизни, но существенные отличия растительности аридных гор континентальной Азии или гольцов Восточной Сибири от растительности Альп не позволяет использовать трафарет альпийской растительности применительно ко всем высокогорьям. Именно с этой точки зрения в данной работе мы применяем более обширные понятия: высокогорья, высокогорные растения, высокогорная растительность и растительный покров, что отражает разнообразие растительной жизни в высоких горах.

Определения высокогорных областей неизбежно произвольны. В.В. Сапожников (1916) отмечал, что высокогорная или альпийская, зона обычно начинается там, где кончается лес, верхняя линия которого является нижней границей горной области, отмечая вместе с тем, что этот признак применим далеко не везде. Случается, нередко, что в более сухих частях хребта лесная зона совсем выпадает и в этом случае при выделении альпийской области приходится руководствоваться составом травянистого покрова (Сапожников, 1916). По мнению немецкого ученого К. Тролля (Troll, 1973; Голубчиков, 1996), основными критериями высокогорий являются: верхняя граница леса, снеговая граница эпохи плейстоцена и нижняя граница современных перигляциальных процессов. По критериям Тролля, нижняя граница высокогорий в Северной Скандинавии проходит на высоте нескольких сот метров над уровнем моря, в центральной Европе 1600–1700 м, в Скалистых горах на 40 градусах северной широты примерно на 3300 м, в экваториальных Андах – 4500 м над ур. моря. В засушливой Центральной Азии, где лес отсутствует, единственно возможный критерий выделения высокогорий – геоморфологическое строение поверхности и состав растительности. Ю.Н. Голубчиков (1996) в аридных, безлесных горах к перигляциалу предлагает относить внеледниковые ландшафты со среднегодовой температурой ниже 0°C и температурой самого теплого месяца ниже 12–13°C. Другой комплексный подход учитывает высоту над уровнем моря, широту положения горных систем, а также тип ландшафта. Для южной части умеренного и субтропического поясов в Северном полушарии можно принять приблизительные границы низкогорья – до 1000 м, среднегорья до 2000 м, высокогорья – более 2000 м над ур. моря (Голубчиков, 1996). Такую же среднюю высоту верхней линии леса на Алтае приводит В.В. Сапожников (1916). В целом, снеговая линия и холодные пределы лесов в горах являются основными рубежами выделения высокогорных сред.

Зарубежными исследователями выделяется два типа холодных пределов лесов – переход между лесными и безлесными пространствами (timberline), и собственно граница леса (forestline) как предел непрерывных лесов. Там, где переход резок, эти две границы совпадают между собой (Голубчиков, 1996). Кроме того, деревья на верхней границе леса несут на себе все признаки полярного криволесья; они приземисты и наклонены по направлению главенствующих ветров и порой принимают ползучую форму (кедр, пихта); кедровые деревья обычно теряют все ветви со стороны ветра и принимают однобокий вид

(Сапожников, 1916); там же можно встретить юбочные формы деревьев. Подобные криволесья, именуемые немецким термином «крумхольц» (krumholzline) можно рассматривать как нижнюю часть высокогорий, отделяя ее от границы распространения прямостоячих деревьев или древесной границы (treeline). Вблизи верхней границы леса можно встретить множество стволов отмерших деревьев, выше которых часто зеленеют молодые деревья наступающего на высокогорья леса, что отражает глобальное изменение климата.

Верхняя граница леса, как и снеговая линия, существенно повышается в аридных и континентальных областях и снижается в океанических. В экстрааридных условиях Памира (38–39° с. ш.) верхняя граница леса достигает высоты 4200 м над ур. моря, в Восточном Тибете 4700 м, а в Западной Боливии 4900 м (Wardle, 1974, Голубчиков, 1996).

В пределах одной горной страны границы высокогорий могут существенно варьировать, что определяется, прежде всего, особенностями локальных климатов. Например, в Юго-Восточном Алтае с резко континентальным, семиаридным климатом, граница леса проходит на высоте 2400 м над ур. м., (в наиболее аридных районах Юго-Восточного Алтая (хребет Талдуаир, 50° с. ш.) нижняя граница лесного пояса, отделяющая его от степи, проходит на высоте 2170, сомкнутая верхняя граница леса проходит на высоте 2410 м, а отдельные стланиковые формы деревьев достигают высоты 2570 м над ур. м.), а в расположенных на той же широте районах Южного и Центрального Алтая – на высоте 2000 м (Ревушкин, 1988). В то же время, на западном макросклоне Кузнецкого Алатау, являющегося северным отрогом Алтае-Саянской горной системы, в условиях гумидного климата (по данным П.С. Шпиня, 1980 в высотном гляциальном поясе гор здесь выпадает 3000–3500 мм осадков в год), на высоте 1350 м над ур. м. развиты пятнистые горные тундры, а граница леса расположена на 150–200 м ниже (Волков, 2002 [а]).

Даже на отдельном хребте границы высотных поясов редко проходят на одной высоте, обычно они характеризуются значительными отклонениями или даже существенными отличиями на склонах различной экспозиции. Как правило, на склонах южной экспозиции высотные пояса сдвинуты вверх (рис. 3). Экспозиция склона по отношению к солнцу и господствующим ветрам может изменять положение поясных границ на 300–800 м и более (Рябчиков, 1968). Верхняя граница леса всегда ниже на наветренных и затененных склонах и выше на подветренных и солнечных. Чем массивнее горный хребет, тем выше забирается лес, а ближе к главной оси горной системы лесная граница поднимается выше, чем по её отрогам (Голубчиков, 1996).

По вертикали расстояние между снеговой линией и верхними пределами древесной растительности может сильно варьировать. Например, на Алтае вертикальное расстояние между снеговой линией и древесной растительностью колеблется около 800–1000 м, а в Альпах – от 500 до 980 м (Алехин, 1961). С повышением аридности климата и повышением средних годовых температур, нижняя граница высокогорий гипсометрически повышается и одновременно повышается и граница снеговой линии. При этом,

как правило, снеговая линия повышается значительно больше, чем нижняя граница высокогорий, что в целом увеличивает вертикальные размеры высокогорной зоны.

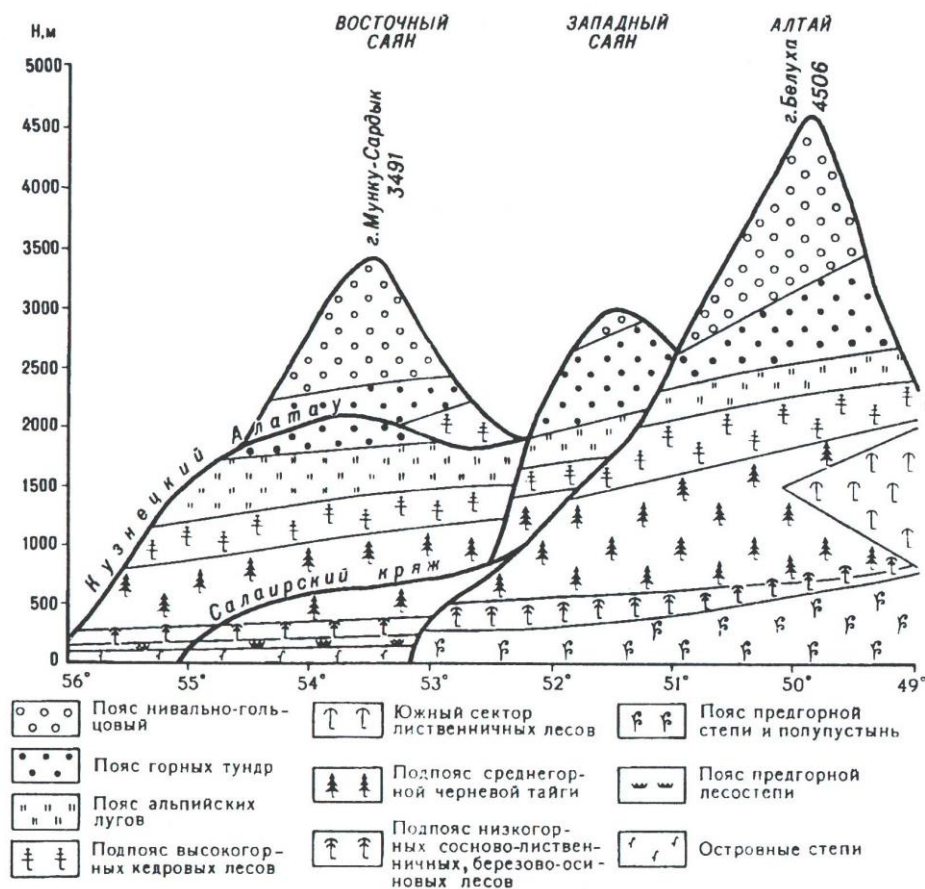


Рис. 3. Схема высотной поясности Алтайско-Саянской страны (по: Раковская, Давыдова, 2001).

Высокая влажность сильно снижает положение снеговой линии, что значительно сокращает вертикальные размеры высокогорной зоны, определяя сокращение или даже выпадение верхних высотных поясов. По мнению А.Г. Долуханова, верхняя граница сомкнутой растительности зависит главным образом от термических особенностей климата, а нижняя граница снеговой линии в значительной степени (большей, чем граница луговой растительности) зависит от количества атмосферных осадков. Поэтому субнивальный пояс лучше выражен и занимает более широкую по вертикали полосу в горах с более сухим климатом. В горах, особенно богатых атмосферными осадками, он и вовсе выклинивается (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). Например, во влажных горах Колхиды, линия вечных снегов опускается до уровня доступного развитию альпийских лугов (Долуханов, 1969), тем самым значительно нивелируя зону высокогорий. В горах Аляски темнохвойные леса чуть ли не граничат со снеговой линией, которая лежит здесь очень низко, опускаясь до 500 м (Голубчиков, 1996).

Вертикальные размеры высокогорной зоны во многом определяют систему высотных поясов. Полночленная «альпийская» система поясности

развивается, прежде всего, в высоких семиаридных или умеренно влажных горах умеренной и субтропической зон (рис. 4). В аридных (рис. 5) и экваториальных и тропических горах (рис. 6) система высотной поясности имеет свою специфику. В суровых северных горах система пояности редуцирована в основном за счет выпадения поясов луговой растительности.

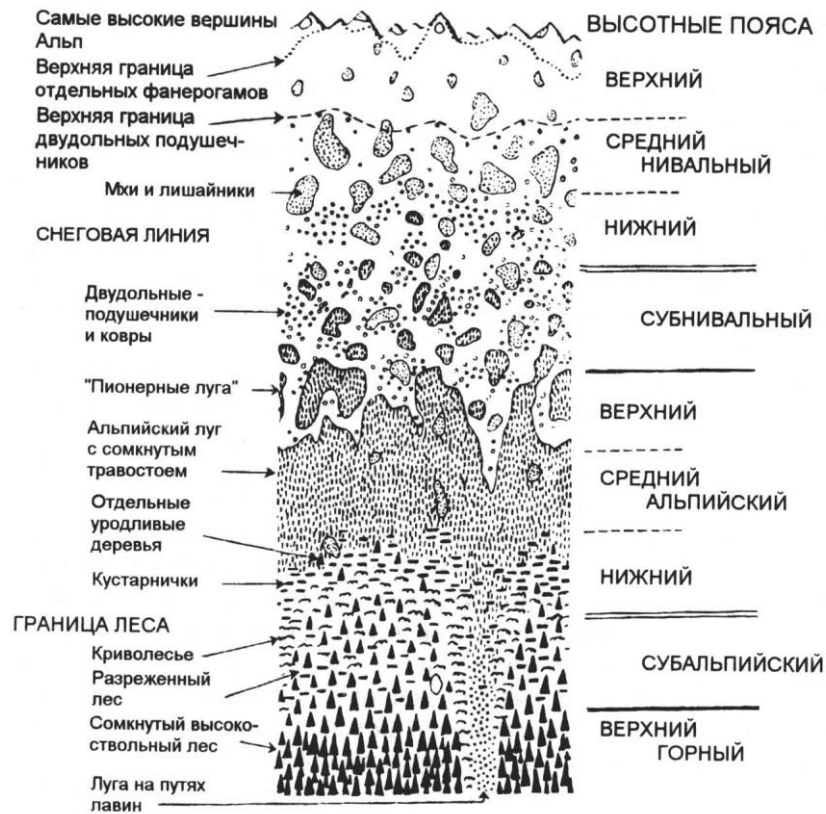


Рис. 4. Схема высотной поясности Альп (по: Вальтер, 1975)

Горы являются одним из центров видообразования и, как правило, обладают более богатым флористическим разнообразием, чем окружающие их равнины. Это связано с сохранением в горных убежищах реликтов, с высотной поясностью, обилием горных изолятов в которых протекают процессы видообразования. Так, флора горных районов Средней Азии оценивается в 5500 видов, из них 25–30 % – эндемичны, в то время как на равнинах южных пустынь насчитывается около 2000 видов растений (Агаханянц, 1986). В целом, в горах растительный и животный мир в 2–5 раз богаче видами, чем на равнинах (Мир географии, 1984).

Как правило, видовое богатство гор по направлению от низкогорий к высокогорьям уменьшается, но эта закономерность носит достаточно частный характер и характеризует вертикальную поясность в горах средней полосы с благоприятным климатом. В условиях пустынь (к примеру, в горах Хангая или Монгольского Алтая) изменение видового богатства подчиняется параболической кривой с максимумом в средней части градиента (Миркин и др., 2001).

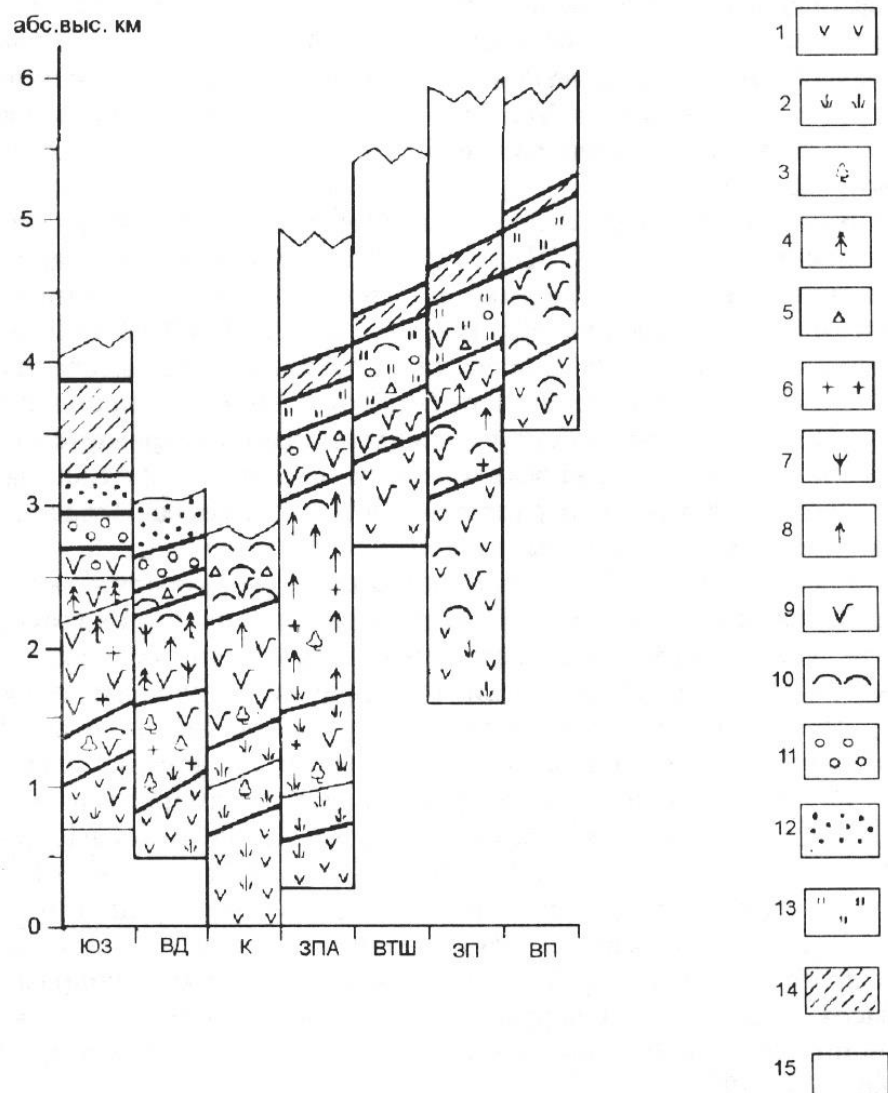


Рис. 5. Высотно-поясная структура аридных гор Евразии (по: Агаханянц, 1981): ЮЗ – Южное Закавказье; ВД – Внутренний Дагестан; К – Копетдаг; ЗПА– Западный Памиро-Алай; ВТШ – Внутренний Тянь-Шань; ЗП – Западный Памир; ВП – Восточный Памир: Поясные типы растительности: 1 – предгорные и горные пустыни; 2 – зфемеры; 3 – аридные редколесья; 4 – можжевельниковые редколесья; 5 – криофитные редколесья и стланики; 6 – ксерофитные кустарники; 7 – мелколиственные леса; 8 – светлохвойные леса; 9 – горные степи; 10 – нагорные ксерофиты; 11 – луга; 12 – альпийские ковры; 13 – криофиты (остролодки, лапчатки) 14 – субнивальная растительность; 15 – нивальный пояс

По мнению А.И. Толмачева (1948) – в сложении высокогорных флор, даже весьма отдаленных областей, выдающуюся роль играют представители, в общем, весьма ограниченного числа родов высших растений. Как отмечает Ch. Körner (1999) – в мире существует всеобщая альпийская (то есть высокогорная в нашем понимании) флора, включающая от 8 до 10 тысяч высших растений (100 семейств, 2000 родов), что составляет около 4 % от количества всех известных высших растений. Наиболее важными семействами в альпийской флоре являются *Asteraceae*, *Rosaceae*, *Cyperaceae*, *Poaceae* и *Ranunculaceae*. Растения из семейств *Gentianaceae*, *Apiaceae*, *Lamiaceae*, как правило, имеют меньшее значение, и менее регулярно

встречаются в горах растения из семейств *Primulaceae*, *Polygonaceae*, и *Campanulaceae*. Среди кустарничков в альпийской растительности преобладают представители семейств *Ericaceae* и *Asteraceae*. Семейства *Fabaceae* и *Orchidaceae* в горах менее представлены (Köner, 1999), за исключением, может быть, внутриконтинентальных горных систем Азии, где семейство *Fabaceae* входит в число одного из ведущих семейств высокогорной флоры, занимая, например, по количеству видов третье место в высокогорных флорах Алтая и Тянь-Шаня (Ревушкин, 1988).

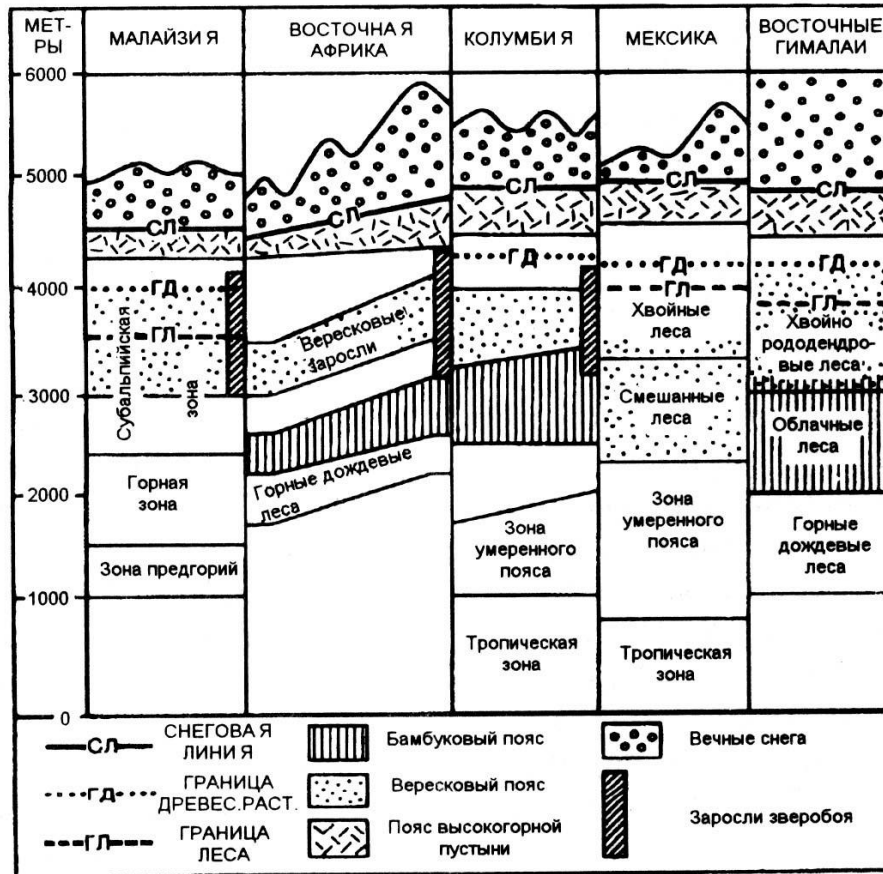


Рис. 6. Спектры высотной зональности низкоширотных высокогорий (по: Price, 1981; Голубчиков, 1996)

Существование ряда видов, широко распространённых в горных системах Азии, находящихся в различных климатических зонах, биогеографические барьеры между которыми исключает контакт в современных условиях, позволяет сделать вывод о существовании в прошлые эпохи условий способствующих подобным связям. Для реконструкции возможности подобных миграций необходимо знать особенности растений, обуславливающие объём не только их реализованной, но и фундаментальной экологической ниши. Таким образом, при флористических исследованиях растительного покрова гор методы экологии растений являются важным инструментом, позволяющим понять особенности флорогенеза.

1.2. Климат гор, его локальные проявления и влияние на растения

В горах наблюдается *преобладание отрицательных температур* над положительными, и с увеличением высоты возрастает общая суровость климата и сокращается вегетационный период. На Западном Памире, по расчётным данным, среднегодовые температуры воздуха на гребнях семитысячников должны быть близки к -25°C . Это самые низкие значения на пространстве бывшего СССР (Горбунов, 1978; Голубчиков, 1996). В Горном Алтае средняя годовая температура изменяется от $+3^{\circ}\text{C}$ в наиболее тёплых районах до -6°C на высокогорных водоразделах (Модина, 1997). В сухом воздухе с подъёмом на каждые 100 метров температура падает на 1 градус по Цельсию, а во влажном – на 0,6 градуса (Бигон, 1989 [а]). В избыточно увлажнённых районах Горного Алтая, с увеличением высоты на 100 м температура снижается на $0,4^{\circ}\text{C}$, в то время как в аридных районах Юго-Восточного Алтая высотный температурный градиент достигает $0,7^{\circ}\text{C}$ (Поликарпов и др., 1986). В горных районах Восточной Сибири в целом, температура летом понижается на $0,5-0,8^{\circ}\text{C}$ с увеличением высоты на каждые 100 м (Щербакова, 1961). Вертикальный температурный градиент изменяется по сезонам года. 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 ур. моря означает, в среднем, сокращение вегетационного периода на 3–4 дня. В высокогорьях Алтая вегетационный сезон 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 м над ур. моря) и Кара-Тюрек (2600 м над ур. моря) 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). Вблизи верхней границы распространения растений температуры вегетационного периода могут быть еще меньше. Так, средняя температура вегетационного периода на метеостанции Ледник Федченко (4200 м) в Средней Азии составляет $1,6^{\circ}\text{C}$, в то время как, растения в этом районе не поднимаются выше 4500–4500 м над ур. моря (Станюкович, 1948 [б]). В Гималаях выше 5 км, температура воздуха обычно не поднимается выше точки замерзания. Даже в течение короткого лета (6–8 недель), температура воздуха днем падает ниже -10°C , в ночные часы она всегда ниже нуля (Насимович, 1964).

Микротермные условия непосредственно отражаются на структуре листа. Мезофилл листа большинства высокогорных растений гомогенный, клетки мезофилла крупные, слабо вакуолизированные, близкие к меристематическим, листья мелкие, по величине недоразвитые. Это связано с широко распространённым в условиях низких температур явлением эндополиплоидии. Суть его – в разобщении холодом митоза и циклокинеза: способность к митозу ещё сохраняется, а циклокинез подавлен. В результате ростовые потенциалы клеток почти не реализуются, а стадия растяжения (вакуолизации) сведена к минимуму (Гамалей, 2000).

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 ее прозрачности. Так, **увеличение интенсивности солнечной радиации** на хребте Заилийский Алатау в Тянь-Шане происходит при подъеме на каждый километр (первые 3000 м) в среднем на 10 % (Эколого-физиологические исследования... 1971). По расчетам И.И. Борзенковой (1967), выполненным для горных районов Средней Азии, суммарная инсоляция при ясном небе с увеличением высоты от 500 м до 4000 м увеличивается на 26 % (Радченко, 1966). Интенсивность света значительно увеличивается благодаря снегу. Снежное поле со слегка подмерзшей поверхностью отражает до 89 % света, поэтому растения, ассимилирующие при низкой температуре, пользуются необыкновенно интенсивным фактором света (Люнденгорд, 1937). С высотой альбедо увеличивается, что связано с более длительным залеганием снежного покрова и чистотой поверхности снега.

Радиация, достигающая почвы или растительного покрова на уровне моря, лишь на половину может состоять из прямых лучей, беспрепятственно прошедших через атмосферу; остальная часть – рассеянный свет. Благодаря относительно малому количеству молекул водяного пара и атмосферных примесей и более тонкому слою атмосферы, 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. Соотношение прямой и рассеянной радиации определяется также высотой солнцестояния в различное время суток. В полдень, возрастает относительное количество прямой радиации в солнечном свете. На Восточном Памире на высоте 4000 м в полдень интенсивность излучения в области 290–320 нм в сорок раз больше чем на уровне моря (Культиасов, 1982). Доля рассеянной радиации в световом спектре с увеличением высоты в целом уменьшается (но абсолютное количество ее увеличивается).

Облучение растений ультрафиолетом приводит к заметному снижению интенсивности фотосинтеза (на 20–25 % по сравнению с контролем), а также подавляет биосинтез крахмала, вследствие чего в листьях накапливаются растворимые формы углеводов, а это способствует устойчивости растений к низким температурам (Насыров и др., 1972). Интенсивное излучение вызывает

появление ксероморфных форм на склонах солнечной экспозиции, вызывает у них изменение хлорофилла и тем частично вредит им (Turner, 1970; Tranquillini 1974; Ellenberg, 1986).

С другой стороны, W. Brzoska (1973) доказал опытным путем, что свет редко является ограничивающим фактором для фотосинтеза, особенно в облачные дни. Высокогорные растения вполне приспособлены к сильному свету, ассимиляция ими углекислого газа начинается при более высокой интенсивности света, чем у растений, растущих на равнине (Ellenberg, 1986). Исследования американских учёных, показали, что у *Oxyria digina*, взятой с высоты 3700 метров над ур. м., фотосинтез продолжает возрастать при усилении интенсивности света до 56000 лк, тогда как фотосинтез растений этого вида, взятых на высоте 1740 метров над ур. м., достигает насыщения при 20000 лк (Нахуцришвили, 1974 [а]). Эксперимент, проведенный над этим растением, показал, что в идентичных условиях высокогорные популяции этого вида оказались значительно лучше адаптированными к экстремальным воздействиям УФ-излучения, чем популяции из Арктики (Franz, 1979; Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). Коротковолновая радиация в горах активизирует заложение новых почек, активизирует рост растений и отложение питательных веществ (Культиасов, 1982).

Эти данные позволяют относить растения высокогорий к гелиофитам. Недостаток солнечной радиации может иметь большое значение для продукции высокогорных растений, даже в условиях разреженного растительного покрова. Например, взаимное затенение даже в низкотравных (3–5 см) альпийских осочниках (*Carex curvula*) снижает продуктивность этого вида на 20 % по сравнению с потенциальной (Körner, 1982; Аксенова, Онопченко, 2003). По-видимому, приспособлением к световому режиму является развитие у многих высокогорных растений палисадной ткани (Вальтер, Алёхин, 1936). Листья гелиофитов содержат относительно меньше мелких по размерам и бедных хлорофиллом хлоропластов. Однако у мелкоклеточных листьев на единицу объема, в общем, приходится больше хлоропластов, чем у теневыносливых растений с их более крупными клетками (Культиасов, 1982). Хлоропласты у высокогорных растений «светового типа» с низким содержанием хлорофиллов и высоким содержанием защищающих их от избытка света ксантофиллов (Maslova, Popova, 1993; Гамалей, 2000). Кроме того, при очень высоких интенсивностях света хлоропластам свойственен фототаксис – они переходят на боковые стенки клетки и «подставляют» лучам свои боковые грани (Культиасов, 1982).

С другой стороны, солнечная радиация в высокогорьях далеко не всегда имеет столь высокую интенсивность. Облачность существенно снижает приход прямой радиации. Во многих горных системах в летнее время часто преобладает дождливая и облачная погода. Например, в высокогорных районах Катунского хребта (Центральный Алтай) 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).

Свет, прошедший через облака значительно обеднён коротковолновыми ультрафиолетовыми, сине-фиолетовыми и инфракрасными лучами, поэтому процент более полезных для фотосинтеза оранжево-красных лучей в рассеянном свете более высок, чем в прямом солнечном свете (Двораковский, 1983). При облачной погоде летом снижение прямой радиации происходит на 30–40 %, зимой на 70–80 % (Модина, 1997). Поэтому, вопреки распространенному мнению, интенсивность солнечного света летом в альпийских высотах далеко не всегда чрезмерно большая. Так, если принять общие суммы радиации в Вене (202 м над ур. моря) за 100 %, то в Альпах при средней облачности она составит: зимой приблизительно 200–250 % (на высоте 2600–3000 м даже 250–300 %), а в разгар лета лишь 110–120 или 120–130 % (Вальтер, 1975). Значительное число дней на больших высотах характеризуется условиями, сокращающими период активного фотосинтеза в течение дня. Так, Мозер (Moser, 1973) для субнивального пояса Тирольских Альп (3211 м над ур. м.) приводит следующую статистику: из 4600 наблюдений 62 % приходятся на освещенность ниже 20 клк, 21 % – между 20–60 клк и лишь 17 % – выше 6 клк. Из этого числа измерений 60 % приходится на температуру между –5 и +5°C, 18,8 % – в пределах 5 и 10°C, 17,6 % – между 10 и 20°C и 3,6 % – при 20–35°C (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984).

Горный климат представляет для растений *сильно изменяющиеся во времени условия*, главным образом, в отношении температуры. С утончением слоя воздуха с ростом абсолютной высоты ночное излучение в атмосферу, главным образом, растет. Поэтому приход ночных заморозков в высокогорьях чаще, чем на незначительных высотах над уровнем моря, особенно в весенние и осенние месяцы. На верхней ступени высотной поясности ночные заморозки в период вегетации являются скорее правилом. В субнивальном поясе Кавказа, даже в течение самых теплых месяцев наблюдаются температуры воздуха до –10°C (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). В.В. Сапожников (1916) в июле в сыртах центрального Тянь-Шаня в летний период отмечал падение температуры у поверхности почвы до –9,5°C. Для высокогорных пустынь Анд, расположенных на высоте 3000–4000 м над ур. м., характерны резкие контрасты температуры дня и ночи. Суточные колебания температуры воздуха составляют 20°C, а на поверхности почвы достигают 45°C (днем +38°C, ночью –7°C) (Жизнь растений, 1980). В Пуна-де Атакама на юго-западном окончании Альтиплано зарегистрированы высочайшие значения суточных перепадов температур на Земле в 48,7°C (Альфельд, 1984; Голубчиков, 1996). На плато Альтиплано в Южном Перу на высоте 4377 м над ур. моря был отмечен 321 день в году с ночными заморозками. В высокогорьях Алтая, на водоразделах и в долинах, несмотря на обилие солнечной радиации, безморозный период практически отсутствует (Модина, 1997). В противоположность

континентальному климату изменчивостей, в высокогорьях часты летние циклоны, ведущие к наступлению снегопадов и морозов, обусловленные вторжением холодного воздуха. 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). С другой стороны, периоды холодной погоды могут носить кратковременный характер. После периода непогоды лишь искрящийся, быстро тающий под солнечными лучами снег, бурные, мутные ручьи да удаляющаяся темная туча могут напомнить о бушевавшей здесь недавно буре. Но, даже в безморозный период температура в высокогорьях может существенно изменяться несколько раз в течение дня и это, скорее, является правилом, чем исключением. Например, в высокогорьях Курайского хребта (2900 м над ур. моря) в июле в середине довольно теплого для этой высоты дня (без заморозков), в течение полутора часов наблюдался перепад температуры приземного слоя воздуха на $10,2^{\circ}\text{C}$, и подобных перепадов с несколько меньшей амплитудой температур в этот день было еще несколько. В случае наступления заморозков, перепады температур, несомненно, еще выше. В высокогорьях нередко теплая, солнечная погода может быстро смениться холодом, сопровождающимся ветром, дождем, часто переходящим в град и снег. Представление о климате верхней части высокогорной зоны можно дать климатограмма субнивального пояса Казбеги (рис. 7), судя по которой даже в течение самых теплых месяцев наблюдаются температуры воздуха до -10°C (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). По наблюдениям В.В. Севастьянова (1974), на Алтае в районе Актру на высоте 3050 м число дней с твердыми осадками в июле составляет 8, в августе – 10. Отношение суммы твердых осадков к месячной сумме в июле 48 %, в августе – 64%.

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), причем колебания интенсивности всасывания наблюдаются уже после того, как растение выйдет из «шока» (Культиасов, 1982). Исследования высокогорных растений Восточного Памира показали, что периодически наблюдающиеся утренние заморозки имеют глубокое вредное влияние на ряд физиологических процессов растений. Так, после заморозка, достигавшего $-2, -6^{\circ}\text{C}$, 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, что фотосинтезирующий аппарат высокогорных растений приспособлен к резким перепадам температуры, но в этом случае происходит

приостановка процесса ассимиляции, что, в условиях короткого вегетационного периода, ведет к малой продуктивности (устойчивость растений к воздействию температур рассматривается в разделе 2.3.1.).

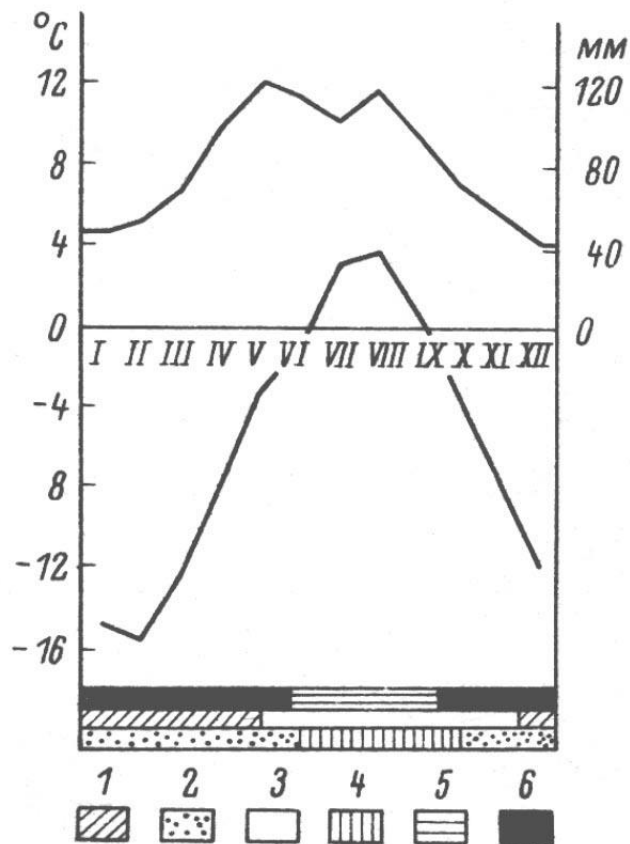


Рис. 7. Климатодиаграмма верхней части субнивального пояса Казбеги, 3650 м над ур. м. (по: Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984): 1 – абсолютный минимум температуры воздуха от -42 до -20°C ; 2 – от -10 до -20°C ; 3 – от 0 до -10°C ; 4 – абсолютный максимум от 10 до 16°C ; 5 – период отсутствия снежного покрова; 6 – период устойчивого снежного покрова (средняя многолетняя)

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 больших потерь при дыхании в темный период суток.

В высокогорьях, **температура почв** является важнейшим фактором расчленения субальпийского и альпийского поясов (Нахуцришвили, 1974 [а]). Температура почв (или субстратов) определяется теми же факторами, что и температура воздуха, но, гораздо больше зависит от режима и интенсивности солнечной радиации. Степень нагреваемости и охлаждения почв в горах при освещении различной интенсивности в большей степени зависит от физических свойств почвы и, в первую очередь, от ее теплоемкости и степени увлажнения: с увеличением влажности почвы увеличивается ее теплопроводность. Днем сухие почвы в результате слабой отдачи тепла в боле

глубокие слои сильнее нагреваются, а ночью из-за плохого потока тепла из более глубоких слоев сильнее выхолаживаются. В высокогорьях на темной поверхности почвы температура может подниматься выше 65°C, конечно, причиняя вред корням и молодым растениям (Kronfus, 1972; Ellenberg, 1986). Отмечены еще более высокие температуры поверхности почвы, например, на голых участках вблизи границы леса она достигала 80°C (Turner, 1958; Körner, Cochrane, 1983; Körner, 1999).

Суточные колебания температуры почвы достигают в сухих высокогорьях 60°C, годовые – 100°C (Голубчиков, 1996). В межгорных котловинах, амплитуда температур может быть больше, например, в Чуйской котловине экстремальные значения температуры поверхности почвы колеблются от –63°C до +58°C, то есть годовая амплитуда по этим значениям достигает 121°C (Горный Алтай, 1971). Примеры годовой динамики хода средних температур поверхности почвы для высокогорий (Кара-Тюрек, 2750 м, Катунский хребет) и для высокогорных котловин (Кош-Агач, 1757 м) Алтая приведены в таблице 1.

Таблица 1.

Температура поверхности почвы (по: Модина, 1997)

Станции	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Год
Кош-Агач	-32	-29	-16	1	11	18	20	17	8	-5	-17	-27	-4
Кара-Тюрек	-21	-20	-16	-10	-2	7	9	7	0	-8	-15	-19	-6

Обычно почва остается теплее, чем ближний слой воздуха, и нигде не увидишь так часто гутирующие растения, как в высокогорьях (Frey-Wyssling, 1941; Ellenberg, 1986). Как отмечает А.В. Дорошенко (1925), в горных условиях температура почвы всегда выше температуры воздуха, причем эта разница достигает немислимых для равнинных территорий контрастов. Например, в Гималаях, на высоте 4350 м над ур. м., днем при температуре воздуха 6°C, поверхность субстрата, освещенного солнцем, может нагреваться до 70°C и более (Насимович, 1964). В горах Средней Азии, разность между температурами воздуха на высоте 2 м и у поверхности почвы, измеренными на южном склоне на высоте 2000 м над ур. моря, составила 41°C (Радченко, 1966). На горе Килиманджаро, на высоте 3600 м различия между температурой нагретой поверхности почвы и температуры холодного воздуха на высоте метеобудки в дневные часы достигают 60–80°C (Голубчиков, 1996). Скорее всего, эти данные получены при величинах солнечного излучения близких к максимальным. Но, при этом необходимо учитывать тот факт, что температура субстрата и приземного слоя воздуха (до 10–15 см от поверхности земли) в высокогорьях резко колеблется от часа к часу, или даже от минуты к минуте, в зависимости от освещенности данного участка (Насимович, 1964). Ночью почва может сильно выхолаживаться, и ее температура может быть гораздо ниже температуры прилегающего слоя воздуха. В периоды непогоды и ночью почва в высокогорьях может сильно охлаждаться и даже замерзать. В верхней

части высокогорной зоны, в период вегетации замерзание верхних слоев почвы происходит практически каждую ночь. Хотя имеются данные о том, что некоторые растения могут поглощать воду при охлаждении почвы почти до 0°C или даже из частично замерзшей почвы (Лархер, 1978), из теплых почв растения извлекают воду гораздо легче, чем из холодных. Холодная почва уменьшает поглощение воды вследствие понижения проницаемости воды для корней, а также косвенно, так как увеличивается связанность воды, что замедляет ее передвижение, как через почву, так и через корни. В результате совместного действия этих факторов при понижении температуры от 25°C до 5°C сопротивление току воды через корни приблизительно удваивается (Крамер, Козловский, 1983; Касьянова, 2004). Но, при этом следует учитывать, что корневая система психрофитов менее требовательна по отношению к температуре, чем корневая система мезофитов. Особенностью психрофитов является не только их высокое осмотическое давление, но и способность повышать его под действием низкой температуры почв, что позволяет этим растениям поглощать нужное количество воды (Касьянова, 2004).

Недостаток аэрации и холодная почва, уменьшающие снабжение растений азотистыми органическими соединениями, вызывают ослабление роста побегов (Касьянова, 2004). Низкие температуры, видимо, существенно не задерживают поглощение азота корнями, но они препятствуют его продвижению по растению, восстановлению нитратов, то есть переводению азота в органические соединения необходимые в процессе ассимиляции (Культиасов, 1982). Последствия заморозка проявляются в замедлении синтеза сложных соединений в растениях и изменении ритма и скорости оттока ассимилятов, что в последующем влияет на поглотительную деятельность корней, в том числе фосфора и азота (Семихатова, 1965). Кроме того, при низких температурах уменьшается водопроницаемость протоплазмы, и, прежде всего, ухудшается рост корней, который чрезвычайно важен для продвижения корней в более богатые водой слои почвы (Лархер, 1978).

Однако, в целом, температурный режим почв в период вегетации имеет более высокие средние значения температур, чем прилегающий слой воздуха. Наблюдения в Швейцарских Альпах также показали, что средняя температура поверхности почвы выше средней температуры воздуха: на высоте 1600 м – на 2,4°C, на высоте 1900 м – на 3°C, и на высоте 2200 м – на 3,6°C. По данным Шретера (Schroter, 1926; Ellenberg, 1986), с подъемом 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. Таким образом, температурный режим почв для растений в высокогорьях, несмотря на резкие колебания, обычно оказывается более благоприятным по сравнению с температурой воздуха, причем значение этого фактора возрастает с ростом абсолютной высоты и соответственно с увеличением дефицита тепла.

С другой стороны, чрезвычайно низкие годовые температуры в субнивальном поясе высокогорной зоны способствуют зимнему (часто и многолетнему) промерзанию почво-грунтов (преимущественно в горах с

незначительным снеговым покровом или на поверхностях где снег не накапливается). В результате летом оттаивает относительно небольшой поверхностный слой (0–10 см), который прогревается довольно сильно, в то время как на глубине 10–20 см в течение дня температура остается низкой (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). Поэтому разветвленные подземные органы растений субнивального пояса в большинстве случаев сконцентрированы в верхнем слое почвы и обеспечивают активное всасывание воды утром, сразу же после оттаивания почвы. В этих условиях даже самые длинные подземные органы растений с определенной глубины (20–30 см) принимают горизонтальную форму (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). Сосредоточение корневой системы высокогорных растений преимущественно в верхних горизонтах почвы следует объяснить относительно благоприятными температурными условиями в них за счет дневного нагрева верхних слоев почвы (Нахуцришвили, 1981).

При анализе температурного режима почв в верхней части высокогорной зоны необходимо учитывать воздействие ночных заморозков. По наблюдениям Т.Н. Кишковского (1950), на Восточном Памире (4760 м над ур. м.), оттаявший днем верхний слой почвы ночью может покрываться мерзлой коркой, толщина которой к утру достигает 3–6 см. Таким образом, корневая система растений ультраореофитов более 12 часов оказывается между двумя (в пределах (3)5–12 см) мерзлыми слоями почвы. Следовательно, корневая система растений попадает в «двойной блок» из отрицательных температур, между которыми располагается незамерзающий слой. Температура незамерзающего слоя имеет незначительные колебания и повышается выше 1°C только после того, как полностью оттаяла корка. Так как вегетация начинается в то время, когда почти вся корневая система оказывается в мерзлой почве, водное и минеральное питание растений осуществляется в основном из тонкого незамерзающего слоя почвы (Кишковский, 1950).

В формировании термического режима почв в зимний период исключительно большую роль играет величина снежного покрова (при его наличии), о чем 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). Минимальный снеговой 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.

Большое значение для формирования термического режима почв играет растительность. Сомкнутый растительный покров может значительно понизить дневную температуру почв и повысить ночную.

При исследовании температуры в горах, прежде всего, выявляется высокая степень ее изменчивости в пространстве и времени. Амплитуды колебаний температуры или ее изменений называются температурными градиентами. Градиенты подвержены изменению во времени и в пространстве, как по величине, так и по направлению. Эти свойства градиентов определяют многообразие сторон температурного режима среды и растений, а также путей приспособления растений к ним. Еще Карл Бэр (Baer, 1838), анализируя результаты своих исследований на Новой Земле, указывал, что обычные метеорологические наблюдения не дают представления о температурных условиях жизни растений, и следует измерять температуру поверхности почвы и воздуха на разных высотах не защищенным от солнца термометром (Тихомиров, 1963). Непосредственные изменения температуры листьев показали, что в альпийском поясе сведения о климате, получаемые на основе метеорологических данных, отражают истинный климат растений еще меньше, чем в Арктике (Вальтер, 1975). 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, образуя вертикальный температурный градиент, который отображает изменение температуры как с подъемом над поверхностью почвы, так и с возрастанием глубины субстрата. Отличительной чертой приземного слоя воздуха в высокогорьях являются исключительно большие вертикальные градиенты температуры, а также влажности и скорости ветра. Припочвенный слой воздуха при солнечном излучении имеет более высокие температуры, чем можно было бы ожидать. Например, измерения температур воздуха в Восточном Таджикистане (4000 м над ур. м.) в полдень показали, что температура приземного воздуха на высоте 5–10 см на 5–8°C может быть выше температуры воздуха на высоте двух метров над поверхностью почвы (Павлов, 1974). Как правило, в высокогорьях у земли и в ее верхнем слое днем создается своеобразный микроклимат с более высокими средними температурами и иными величинами колебаний метеорологических элементов, чем на высоте метеобудки. С увеличением высоты над уровнем моря возрастают отличия климатических показателей воздуха у поверхности почвы и более высоких его слоев, что связано, в первую очередь, с режимом инсоляции. Различия в климатических показаниях приземного слоя воздуха и воздуха на высоте 2 м возрастают с увеличением абсолютной высоты и уменьшением влажности (Волков, 2002 [а]).

Вертикальные микроклиматические градиенты не могут быть постоянными и изменяются от места к месту (в горизонтальном направлении). Разнообразие вертикальных температурных градиентов способствует увеличению разнообразия микроэкоотопов. Для гор характерны максимальные

дневные температурные контрасты между температурами относительно холодного воздуха на высоте метеобудки и температурами сильно нагреваемых интенсивным солнечным излучением почв (отрицательный вертикальный температурный градиент). С другой стороны, в горах температурные инверсии днем, в местах, недоступных прямому солнечному излучению, могут способствовать формированию локального положительного вертикального температурного градиента, который, по-видимому, встречается довольно редко. Ночью при обратном тепловом потоке с поверхности субстрата в горах, который на больших высотах, как правило, охлаждаются сильнее, чем приземный слой воздуха, наблюдается повышение температуры с высотой, способствующее формированию положительного температурного градиента.

Существует градация температур в высокогорьях, обусловленная различными физическими свойствами объектов. Г.Ш. Нахуцришвили, и З.Г. Гамцемлидзе (1984) установили достаточно резко выраженную градацию между температурами горных пород различного размера, среди которых находят свое убежище нивальные и субнивальные растения (рис. 8). Несколько меньше известно о температурных изменениях почвы (субстрата) в горах с увеличением глубины. Известно, что в вегетационный период общая сумма температур почв с увеличением глубины уменьшается. В различных высокогорных экотопах существует разница лишь в величинах температурных градиентов почв.

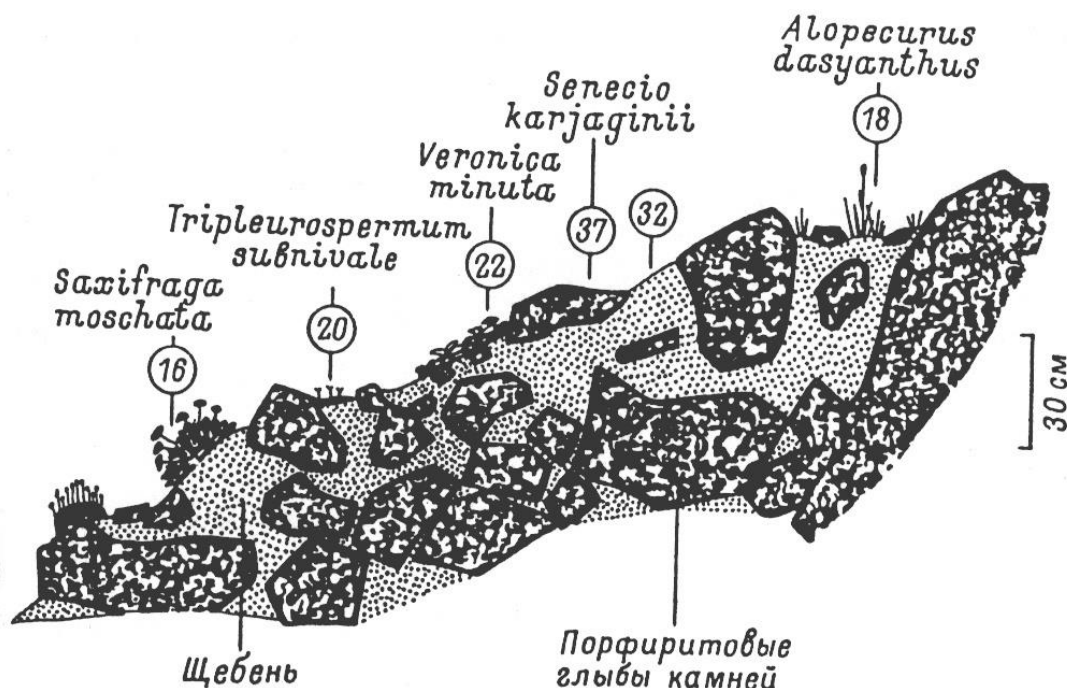


Рис. 8. Схема распределения растений, температура растений и субстрата (цифры в кружках – °C) в субнивальном поясе Эльбруса, 3500 м над ур. м. 16–22 VIII 1979. (по: Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984)

Высокая степень нестабильности климата гор, особенно в высокогорьях, способствует весьма сложному пространственному и временному расходу и приходу тепла. В почве, особенно в верхних ее горизонтах, всегда можно обнаружить тепловую «мозаику». Здесь причиной ее может быть растительный покров, пестрота и качество структуры почвы, характер распределения органического вещества и влаги в почве и т.д. (Радченко, 1966).

Для высокогорных местообитаний при относительно высоких колебаниях температуры характерна относительно невысокая их сумма, то есть температурные градиенты высокогорий можно отнести к группе «холодных». Зона с наибольшими суммами тепла в вегетационный период сосредоточена возле поверхности прогреваемого солнцем субстрата. Все это позволяет считать климаты высокогорий по температурным показателям наиболее контрастными климатами на Земле (Волков, 2002 [а]).

Температура растений в горах во многом определяется температурой микроместообитаний, которая может значительно изменяться на расстоянии даже десяти сантиметров по горизонтали и вертикали. Во многом благодаря увеличению доли прямой радиации в высокогорьях, температурные контрасты между солнечными и теневыми сторонами, даже разделенными небольшими пространством, возрастают, что является основной причиной высоких горизонтальных пространственных температурных градиентов.

Прямой солнечный свет значительно более богатый красными лучами, нагревая поверхность субстрата и растений (температурный режим растений подробно рассматривается в разделе 2.3.1.) создают теплый приповерхностный слой. Кар Бэр (Baer, 1838) сделал вывод о том, что в высокоарктическом климате, вся растительность приурочена к самому верхнему слою почвы и к самому нижнему слою воздуха, которые летом теплее, чем вышележащий воздух и нижележащая почва (рис. 9) (Тихомиров, 1963). То же самое можно наблюдать и в высокогорьях, в экстремальных условиях которых жизнедеятельность растений контролируется главным образом температурой приземного слоя воздуха. Судя по представленным на рисунке 10 таутохронам, в течение дня самая высокая температура воздуха в субнивальном поясе наблюдается (с 12–13 до 16–17 ч) на высоте от 0 до 10 см от поверхности почвы, самая низкая – на высоте 200 см (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). Падение температур воздуха при подъеме над поверхностью нагретого солнцем субстрата наблюдалось нами на Алтае (2900 м над ур. м.) – 16,5°C на высоте 1 см и 12°C на высоте 5 см. Благодаря этому, растения Арктики и высокогорий, которые растут вплотную к почве, имеют более благоприятный тепловой режим и могут достаточно активно поддерживать обмен веществ и рост, несмотря на постоянно низкие температуры воздуха (Лархер, 1978). Зону, в которой в таком микроклимате создаются относительно благоприятные условия, обеспечивающие существование высокогорной растительности, можно назвать «высокогорным герпетобием» (Волков, 2001). Размеры и свойства «высокогорного герпетобия» изменяются с высотой в зависимости от теплоёмкости субстрата, экспозиции и крутизны склона, общего типа климата и, в частности, от

ситуационных изменений погоды. Сужение слоя жизни – широко распространенная черта, обостренная в аридных горах (Агаханянц, 1981), связана с уменьшением вертикального объема пространства, в котором возможно ее проявление. На формирование микроклимата «высокогорного герпетобия» оказывает влияние и теплоемкость, отражающая способность поверхности субстрата, наличие мерзлоты, характер растительности и т.д. Таким образом, каждое растение высокогорий существует не только в данном климате в целом, но и в своем микроклимате, особенности которого с ростом высоты над уровнем моря все больше отличаются от общих особенностей климата, но все-таки не настолько, чтобы не зависеть от них (Волков, 2002 [а]).

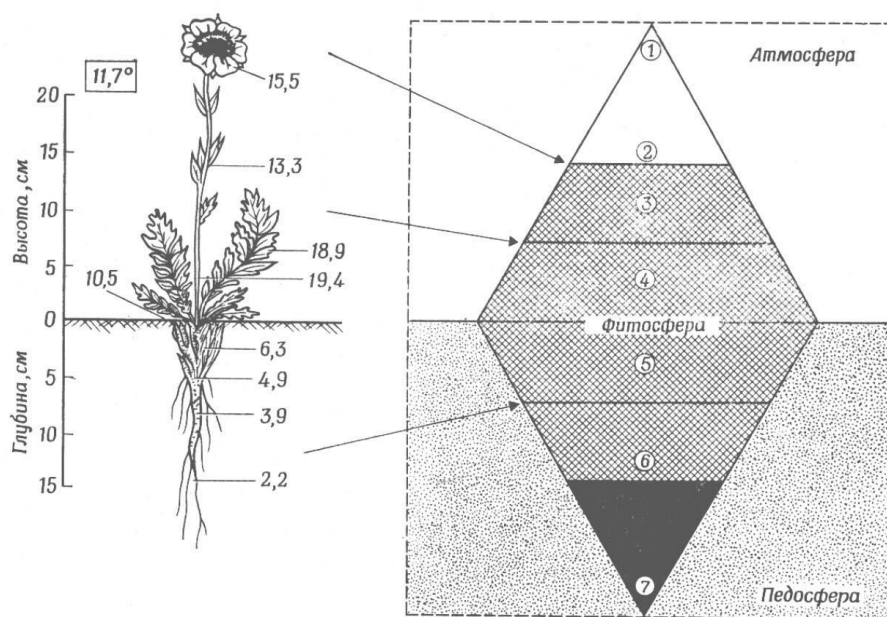


Рис. 9. Распределение температур в розеточном растении арктической тундры (*Novosieversia glacialis*) в солнечное утро при температуре воздуха 11,7°C: Справа – зависимость от температуры интенсивности процессов жизнедеятельности в арктической биосфере: 1 – самый холодный слой воздуха; 2 – верхняя граница зоны прироста побегов; 3,4,5 – зона наибольшей активности жизненных процессов и максимального накопления органического вещества; 6 – уровень вечной мерзлоты и нижняя граница укоренения; область наиболее низких температур почвы (по: Тихомиров, 1963; Лархер, 1978)

Хотя солнечная радиация способствует поддержанию более высокой температуры в приземном слое воздуха, но в длительные периоды непогоды и в ночной период температуры у поверхности субстрата могут быть ниже, чем на высоте двух метров над ее поверхностью. Но при этом необходимо учитывать тот факт, что высокогорные растения весьма устойчивы к низким температурам, в то же время низкие температуры снижают интенсивность дыхания в ночной период, что, в конечном счете, положительно сказывается на их энергетическом балансе.

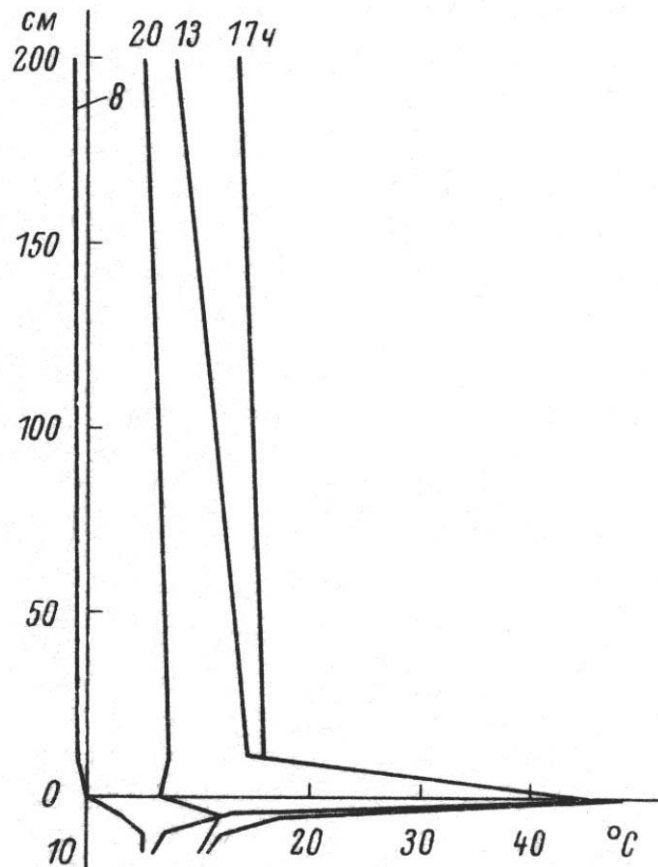


Рис.10. Таутохроны температур воздуха и почвы. Эльбрус, 3500 м над ур. м. 16–19 VIII 1982 (по: Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984)

Как правило, с увеличением абсолютной высоты увеличивается **количество осадков**. В Европе, как правило, с увеличением высотного положения местности на каждые 100 м среднегодовое количество осадков возрастает на 50–70 мм (Растительный..., 1982). Одновременно с увеличением абсолютной высоты всё большая часть осадков выпадает в виде снега. Эта зависимость обычно носит линейный характер, но представление о том, что увеличение осадков до предела (максимального количества осадков) происходит до какой-то определенной высоты, является правилом, в которое вносится большое количество исключений (Гвоздецкий, Голубчиков, 1987). Абсолютная влажность воздуха с подъемом на определенную высоту (выше 4000 м) начинает понижаться (на больших высотах в связи с резким понижением температуры содержание водяных паров в воздухе понижается, отсюда понижается и количество осадков). На большой высоте (6 км и выше) количество влаги резко уменьшается, и на высотах 9–10 км имеет весьма малые значения (Костенко, 1999). В горах Кавказа самым влажным является субальпийский пояс, и особенно его нижняя часть, у верхней границы леса. Эта полоса наибольшей облачности, сильных туманов и чрезвычайно обильных рос. В альпийском поясе влажность уменьшается, а, кроме того, здесь влияние влажности парализуется холодностью климата, вызывающей в

течение значительной части года физиологическую сухость почв (Ярошенко, 1969). Абсолютные величины осадков в Европейских горах на высоте 2000 м достигают 2500 мм в год (подавляющая часть в виде снега), а на высоте 3000 м выпадает около 1500 мм, причем их распределение больше зависит от орографии и экспозиции склонов (в альпийских долинах выпадает всего 500–800 мм) (Исаченко, Шляпников, 1989).

Годовой ход относительной влажности воздуха в горах иной, чем на равнине. На равнине наименьшая относительная влажность бывает летом, наибольшая – осенью. В горах максимум ее отмечается летом, а минимум – осенью и зимой. Причина в том, что летом вместе с восходящими токами теплого воздуха верхние воздушные слои получают большие запасы влаги. Благодаря этому, летом климат горных высот отличается большей степенью облачности, более сильными туманами, чем на равнине. Осенью и зимой господствующие нисходящие токи уносят влагу вниз, понижая относительную влажность высот. 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 мелкоземные почвы выше границы леса содержат в весенние месяцы большой запас воды, достаточный хотя бы для начала вегетационного периода. Таяние снежников означает для многих растительных сообществ дополнительное водное обеспечение. По-видимому, некоторое количество влаги становится доступно растениям по мере оттаивания мерзлых 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 (Волков, 2002 [а]).

Несмотря на то, что количество осадков увеличивается с увеличением высоты примерно до 4000 м над ур. моря, горные растения довольно часто страдают от физиологического и фактического недостатка воды. Вблизи верхнего предела высокогорной зоны, по мере уменьшения суммы температур определяющей преобладающее состояние воды в твердой фазе, и уменьшения общего количества осадков, физиологическая сухость может становиться для растений основным лимитирующим фактором. В Гималаях на большой высоте растения страдают от сухости воздуха и отсутствия воды в жидкой фазе, так как выпадающий снег часто переходит в пар путем возгонки, минуя жидкую фазу. Таким образом, на верхнем высотном пределе распространения растительной жизни в горах отсутствие доступной влаги становится фактором, лимитирующим распространение растений. На предельных высотах обитания растения могут существовать на участках, где вода, стекая с вышележащих снежных полей, пропитывает почву у подножий скал и обочин камней, где после снегопада снег, благодаря нагреву их темной

поверхности лучами солнца, тает быстрее и пропитывает почву, когда в других местах снег сразу переходит в пар (Насимович, 1964).

На более низких абсолютных высотах, даже при высокой годовой сумме осадков, растения на хорошо дренированных склонах могут испытывать периодический дефицит влаги, что говорит о большой роли рельефа в ее локальном перераспределении. Увлажнение почвы в гумидных областях, как правило, обратно пропорционально крутизне склона (Виноградов, 1998).

Стаивание снежников или сокращение их размеров к концу высокогорного лета так же является важным фактором, ограничивающим влагообеспечение многих высокогорных растительных сообществ. Даже такие «переувлажненные» 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, 2002 [а]). Таким образом, недостаток влаги может являться фактором, реально сокращающим период вегетации высокогорных растений.

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 осадков часто выпадает меньше, чем в самых сухих пустынях Азии. Например, в южной части плато Альтиплано в Южном Перу на высоте выше 4000 м над ур. моря выпадает 100–200 мм осадков в год, а на юго-западном окончании Альтиплано, в Пуна-де Атакаме, в отдельные годы вообще не выпадает осадков. Снег здесь выпадает редко и быстро испаряется от чрезмерной сухости, так как в постоянно сухих высокогорьях относительная влажность воздуха ниже, чем в ряде азиатских пустынь – 40–45 % (Голубчиков, 1996). На Памире снеговой покров маломощен и легко сдувается и испаряется. При таянии снега, вода, соприкасаясь с холодной почвой, снова замерзает, сковывая и делая непроницаемыми ее верхние слои. Поэтому талые воды большей частью стекают по поверхности мерзлой почвы и проникают вглубь там, где почва рано оттаивает. Увлажненная только с поверхности, почва весной быстро высыхает, что определяет медленное развитие растений в начальной фазе вегетационного периода (Вальтер, 1973). По-видимому, основным источником влаги для растений в подобных условиях является выпитывание ее из воздуха, что отмечено для кустарничков в холодных высокогорных пустынях Памира (Горышина, 1979), а также получение ее в результате оттаивания мерзлых грунтов и конденсации связанной с резкими перепадами температур.

Порой горный рельеф играет определяющую роль в перераспределении осадков. В районе восточнопамирского озера Каракуль выпадает около 60 мм

годовых осадков – это меньше, чем где бы то ни было в бывшем СССР и даже меньше, чем в Сахаре. И всего в нескольких десятках километров, в ледниковой зоне, количество осадков превышает 1000 мм (Голубчиков, 1996). На 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.

Существенное значение для прогревания и увлажнения поверхности имеет также и *экспозиция и крутизна склона*. Так, например, при высоте солнца 10° северный склон получает 68 %, а южный – 128 % от прихода радиации на горизонтальную поверхность (Модина, 1997). В среднеевропейских горах благодаря этому даже в зимние месяцы на южных склонах могут зацвести некоторые виды растений, в то время как на северных склонах снег лежит иногда до половины лета или до осенних снегопадов (Культиасов, 1982). Разница в температуре южных и северных склонов достигает 10 и более градусов, причем эта разница увеличивается с крутизной склонов. Крутизна склонов влияет на температуру, так как угол падения солнечного луча очень важен для интенсивного прогревания поверхности. Летом в полдень при высоте солнца около 68° , наиболее количество солнечной радиации получает склон с уклоном 22° , весной и осенью – 45° , а зимой при высоте солнца примерно 22° , наиболее освещен склон с уклоном 68° (Культиасов, 1982). Кроме того, на крутых склонах, как правило, меньше задерживается снег и влага в период вегетации, что определяет уменьшение расхода тепла на таяние и испарение и положительно сказывается на тепловом балансе местообитаний.

Для северного полушария обычно теплыми и сухими являются южные, затем западные склоны, более холодными и влажными – северные, затем восточные (Станюкович, 1973). На Алтае, испытывающем сильное влияние западного переноса влагоносных воздушных масс, как правило, наиболее сухими являются склоны южной и восточной экспозиции. В приморских областях прямое влияние экспозиции нередко сводится на нет действием влажных морских ветров и туманов; влажнее здесь бывают (независимо от экспозиции) склоны, обращенные к морю. Обратное действие может оказывать климат обширных сухих пустынь (Ярошенко, 1969).

Значение экспозиции возрастает по мере увеличения абсолютной высоты и соответственно увеличения доли прямой солнечной радиации при общем уменьшении суммы температур. Разница между температурами теневых и освещенных склонов может превышать 20 градусов, причем, если температуры на солнце положительны, в тени они часто могут быть отрицательными (Голубчиков, 1996). Увеличение разницы температур в тени и на солнце с увеличением абсолютной высоты демонстрируют результаты измерения температуры, приведенные в таблице 2.

Так же роль экспозиции гораздо сильнее ощущается в районах с аридным климатом, что обусловлено общим дефицитом влаги, обостряющимся на склонах южной экспозиции. Это, как правило,

обуславливает более резкие различия растительности на склонах южной и северной экспозиции в аридных горных районах по сравнению с гумидными.

Таблица 2.

**Величина инсоляции в ясные дни в горах на различной высоте
(по: Вальтер, 1975)**

Пункт измерений, высота над ур. моря	Температура на солнце	Температура в тени	Разность
2980 м Дяволицца	59,5	6,0	53,5
1800 м Понтрезина	44,0	26,5	17,5
20 м Уитби, Англия	37,8	32,7	5,1

На характер увлажнения, большое влияние оказывают особенности местного рельефа, во многом обуславливающие характер локальных климатов. С высотой обычно 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 (пригребневых) участков на наибольших абсолютных высотах возрастает (Волков, 2002 [а]).

Атмосферное давление с увеличением высоты на каждые 100 метров падает на 6–10 мм ртутного столба. На высоте 6000 м оно составляет всего 52 % от его величины на уровне моря (Голубчиков, 1996). При этом абсолютное содержание углекислого газа в атмосфере уменьшается. Некоторые исследователи физиологии горных растений считают, что уменьшение атмосферного давления с высотой обуславливает самое большое различие между климатом гор и равнин. Пониженное давление влияет не только на общие закономерности климата, но и на отдельные его факторы: свет, тепло, осадки. В частности, разреженная атмосфера создает предпосылки для повышенного испарения воды как непосредственно с поверхности почвы, так и листьями растений. У высокогорных растений высокая степень транспирации обусловлена так же сильной солнечной радиацией и ветром, что наряду с примитивностью структуры проводящих пучков растений (что отмечается Ю.В. Гамалеем (2000)), может создавать временные затруднения в водоснабжении, которые грозит высокогорным растениям даже при полном достатке влаги в корневой зоне. В связи с этим, несмотря на значительное количество атмосферных осадков и увлажнение почвы тающими снегами, высокогорные растения часто имеют ксероморфный облик, характерный для растительности более сухих местообитаний. Повышающаяся при ксероморфозе плотность жилок листа сопровождается более мощным развитием водопроводящих путей (Культиасов, 1982), что наряду с низкой испаряющей поверхностью и более устойчивой к диффузии водяных паров

плотной структурой листьев может препятствовать чрезмерному обезвоживанию тканей высокогорных растений. Кроме того, при сходных условиях сухости менее плотные листья развивают меньшую сосущую силу и поэтому быстрее высыхают (Культиасов, 1982).

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 исследования... 1971). По-видимому, понижение давления положительно отражается на функциональном статусе растений до высоты 2500 м над ур. м., выше этого уровня влияние низких температур оказывается более сильным. Подавляющее действие низких температур на растяжение клеток растений частично компенсируется противоположным влиянием на этот признак пониженного давления, что может определять несколько более низкую плотность мезофилла у высокогорных растений по сравнению растениями Севера. Тем не менее, судя по увеличению плотности устьиц и сети жилкования, редукция листьев (как следствие описанного ранее действия низких температур), такая же или почти такая же, как у растений тундр (Гамалей, 2000).

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 охлажденного 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. **Снеговой покров** местообитания оказывает глубокое влияние на всю совокупность сопряженных с ним факторов среды и, тем самым, определяет видовой состав и структуру растительных сообществ. В сезонных горах снеговой покров может достигать значительных величин. Например, в Гиссаро-Алае, на Западном Памире и Центральном Гиндукуше обильные снегопады и ветры местами создают снеговой покров мощностью 5–6 м (Голубчиков, 1996). На западном склоне Сьерра-Невады за месяц накапливалось более 9 метров снега (Дайсон, 1966). В высокогорьях Алтая величина снежного покрова достигает 92 см, в то время как в Чуйской и Курайской котловинах она не превышает 10 см (Модина, 1997). На субальпийском высокотравном лугу в Кузнецком Алатау (северного отрога Алтая), во второй декаде января снеговой покров может превышать отметку 200 см (Демиденко, 2005).

Процесс накопления снега существенно зависит от рельефа местности и направления господствующих ветров. 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 снегового покрова, имеющего в зимний период высоту от нескольких сантиметров до многометровых толщ в забойных снежниках (Ревякина, 1996).

Неравномерное распределение снегового покрова в высокогорьях, определяет разнообразие местообитаний для растений связанных с этим фактором (по: Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984):

1) местообитания с ничтожным, часто сдуваемым снеговым покровом. В подобных местообитаниях встречаются в основном небольшое количество хионофобных растений, способных переносить сильное обезвоживание и низкие температуры. С другой стороны, отсутствие снежного покрова способствует тому, что у большинства хионофобов наблюдается самое раннее начало возобновления вегетации.

2) местообитания, с маломощным и неустойчивым снеговым покровом в которых встречается большое количество подушковидных, плотно-розеточных, плотнoderновинных и максимально геофитизированных «псевдотравянистых» (см. раздел 2.4.4.) растений.

3) местообитания со значительным устойчивым снеговым покровом, в которых даже в субнивальном поясе преобладают растения – «альпийцы». Так как снег в подобных местообитаниях тает, когда солнце стоит уже по-летнему высоко, альпийские растения в начале вегетационного периода получают значительные количества тепла.

4) местообитания с мощным, поздно стаивающим снеговым покровом занимает в основном бриофиты и небольшое количество цветковых растений способных довольствоваться минимальным 3-, 4-недельным бесснежным вегетационным периодом.

Толщина снегового покрова в высокогорьях часто определяет длительность периода активной вегетации растений, что становится более важным фактором по мере увеличения абсолютной высоты и соответственно уменьшения длительности вегетационного периода. Там, где снега меньше, он обычно тает раньше, что позволяет растениям дольше вегетировать. В то же время снеговой покров сглаживает колебания средних дневных и годовых температур и увеличивает влажность воздуха. Таким образом, по мере уменьшения толщины снегового покрова значительно возрастают такие показатели как средняя температура вегетационного периода и континентальность (дневные и годовые амплитуды колебания температур воздуха и влажности) (Герасимова и др., 2003). Вследствие этого мозаика высокогорных растительных сообществ часто отражает мозаику продолжительности залегания снегового покрова (см. раздел 1.4.2). В лесном поясе проявление ее реже, потому что снег в массе задерживается деревьями и кустарниками.

Наличием длительно залегающего снегового покрова высокогорья сезонных гор принципиально отличаются от экваториальных и субэкваториальных высокогорий, в которых сезонные колебания изменения температур у снеговой линии редко превышают 2–3°, зато суточные перепады достигают 10–30° (Голубчиков, 1996).

Мощный снеговой покров в высокогорьях препятствует возникновению вечной мерзлоты и проявлению мерзлотных процессов, что положительно влияет на растения. Под изолирующей снежной поверхностью мощностью более 50 см температура редко падает ниже нуля (Rubel, 1912; Ellenberg, 1986). На субальпийских лугах Кузнецкого Алатау (1100 м над ур. м.), после выпадения снега напочвенный покров прогревается до $+0,16^{\circ}\text{C}$ и в течение зимы не остывает ниже $-0,13^{\circ}\text{C}$. Корнеобитаемый слой почвы не промерзает в течение холодного периода года (Демиденко, 2005). Под защитой снега растения высокогорий могут выдерживать даже сильные морозы. Колебания температуры под слоем снега и в его слое очень невелики, но сама поверхность снега и тонкий слой воздуха, прилегающий к ней, очень сильно охлаждаются. Поэтому «высунувшиеся» из-под снега части растения часто гибнут (Культиасов, 1982).

У отдельных водорослей и лишайников фотосинтез протекает лучше под слоем снега толщиной в треть метра: приглушенный им свет способствует фотосинтезу, а слишком сильная радиация подавляет его (Рэй, Маккормик-Рэй, 1988). У альпийских и антарктических лишайников для фотосинтеза оптимальна температура около 5°C ; заметный фотосинтез удается обнаружить у них даже при -10°C . Даже в Антарктиде в летнее время температура лишайников бывает выше нуля под слоем снега более 30 см (Горышина, 1979). 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 преимущественно голубой (то есть не относится к менее фотосинтетически активному спектру солнечной радиации), но пробуждает образование хлорофилла и, таким образом, стимулирует рост (Salisbury, 1975; Ellenberg, 1986). М.С. Двораковский отмечает (1983) положительное влияние синего спектра радиации на интенсивность и ход фотосинтеза, и образование в хлоропластах белков.

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). Гораздо более важную роль снеговой покров имеет, как защита от ветров и морозов. Зеленые части растений под снегом защищены от морозного высухания, благодаря чему они не столь быстро желтеют и отмирают. 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).

В защищенных от влагонесущих воздушных потоков горах с континентальным климатом мощность снежного покрова уменьшается, сухой снег интенсивно перевивается ветром в долины и в результате чрезвычайно затрудняется перезимовка большинства растений.

Важным климатическим фактором местного значения является *ветер*, который во многом определяет циркуляцию атмосферного воздуха. Большинство горных областей подвержено воздействию ветров жестокой силы. Каждый месяц в высокогорьях бывает непогода со скоростью ветра, превышающей 40 м/с. На горе Вашингтон в Северных Аппалачах зафиксирован мировой рекорд скорости ветра. В порыве он достигал 104 м/с или 371 км/ч. Здесь же средняя скорость ветра выше верхней границы леса составляет 16 м/с (Bliss, 1963; Ellenberg, 1986).

За счет скольжения по оледенелым поверхностям, ветры переносят на большие расстояния даже гравий и щебень. Сортирующее воздействие ветра, видимо, вносит свой вклад в формирование каменных россыпей, нередко располагающихся на ветроударных склонах (Вильямс, 1950). Интенсивные эоловые процессы формируют дефляционные ячеи и ниши в скалах, иссушают и корродируют растения (Голубчиков, 1996).

К механическим факторам, влияющим на растительность, относится снежное шлифование (снежная нивелировка). На поверхности снега образуются твердые ледяные кристаллы, действующие, когда их срывает ураган, как шлифовальный порошок. При этом ветви выше поверхности снега практически полностью уничтожаются, в то время как защищенные снегом соединяются в плотный зеленый стол. Но не все столовые формы можно рассматривать как жертвы климатических условий, часто причиной такого роста является выпас скота (Ellenberg, 1986).

В некоторых местообитаниях, благодаря сильному ветру и сильному нагреванию, водный баланс растений становится временно напряженным, в особенности, если корневая система еще мерзлая (Tranguillini, 1974; Ellenberg, 1986). По мнению О. Stocker и М. Stalfelt (1924), ксероморфное строение растений можно рассматривать как защиту от механического действия ветра (Ellenberg, 1986). Избегая иссушения, растения вынуждены ограничивать транспирацию. Например, *Rhododendron ferrugineum* уже на ветер скоростью около 1 м/с реагирует движением устьиц, и при хорошем водном снабжении они смыкаются при скорости ветра более 1,5 м/с (Galgwell, 1970; Ellenberg, 1986). Таким образом, ветер может существенно ограничивать продуктивность растений даже в благоприятный для фотосинтеза период. Ещё большее иссушение грозит растениям зимой, когда лишь немногие из них способны выжить на замёрзшей бесснежной почве в незащищённых от ветра местах. К таким растениям относится *Loiseleuria procumbens*, которая способна обходиться без воды две недели, благодаря тому, что зимой может всасывать незначительное количество влаги, из задерживающегося между листьями снега, тающего при ярком солнечном освещении (Растительный ..., 1982).

Для растений важен тот факт, что скорость ветра возрастает постепенно с высотой над поверхностью почвы. У поверхности почвы она сильно снижается, особенно если развит травянистый покров или растения защищены формами микрорельефа. Кроме непосредственного воздействия на растения, ветер часто определяет характер местообитаний и, следовательно, распределение растительных группировок. Как отмечает Ларчер (Larcher, 1980), направление

ветра в высокогорьях определяет значительные различия местообитаний по тепловому и водному режиму растений и почвы (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). Зимой под влиянием ветра происходит перераспределение снега. С некоторых мест ветры полностью сдувают снег, а в других – надувают крупные снежники.

Широко распространенным типом циркуляции воздуха в горах являются горно-долинные ветры. Так называют периодически сменяющиеся ветры, которые днем направлены по склонам вверх и вдоль долины к ее 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. Горно-долинные ветры оказывают влияние на формирование особенностей местных климатов долин (Модина, 1997). Сила этих ветров может достигать значительных величин. Для прибрежных гор характерны бризы, переходящие иногда в мощные штормовые порывы. Для гор характерны также фены – теплые и сухие порывистые ветры, способствующие альпийской оттепели, эффективно действующие выше границы леса и повышающие температуру возле тающих снежников. На Алтае феновые явления характерны как для высокогорных водоразделов, так и для меридионально ориентированных, глубоко врезанных долин высокогорного и среднегорного поясов рельефа. В высокогорных Чуйской и Курайской котловинах фены практически отсутствуют, благодаря господству на их днищах антициклонов и сопутствующим им температурным инверсиям. С фенами связана большая сложность в распределении тепла. В зависимости от наличия фенов, долины, расположенные на одном морфометрическом уровне, по средней температуре зимних месяцев различаются на 10°C и более. На склонах и водоразделах высокогорного Алтая, благодаря фенам, 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 фенах наблюдаются экстремально высокие температуры. Часто с фенами связаны оттепели. В феновых районах наблюдается снижение (в том числе и экстремальное) относительной влажности воздуха на 15–80 %. С фенами могут быть связаны повышенные скорости ветра. На водоразделах скорость ветра при фенах может достигать ураганной силы (Севастьянов, Севастьянова, 2000). В теплый период года во время действия фенов нарушается ассимиляционный режим растений, происходит обезвоживание растительных организмов. Интенсивность транспирации с поверхности растений возрастает в несколько раз. В весенний период частая повторяемость фенов приводит к иссушению почвенных горизонтов. В некоторых местностях фены накладывают определенный отпечаток на процесс формирования растительности. В долинах с большой повторяемостью фенов развиваются ландшафты, не свойственные высотным поясам в данной местности.

Близкими по природе к верховым ветрам являются упомянутые выше температурные инверсии, проявляющиеся, в основном, локально. Суть этого явления состоит в стекании 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 ночное время погружение плотного холодного воздуха на дно горной долины может привести к тому, что там будет на 31 градус холоднее, чем на краю долины всего лишь на 100 м выше (Бигон, 1989 [а]). В районе Чуйской и Курайской котловин зимой разница температур на склонах и днищах котловин достигает утром и вечером 23°C, днем 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. Например, на склонах Саян развиты сообщества карликовой берёзы – ерников – не только выше пояса леса, но и на днищах котловин – ниже темнохвойных лесов, растущих по склонам этих котловин (Воронов и др., 1985). Благодаря температурным инверсиям в Горном Алтае можно встретить долины, в которых лес занимает склоны, а сами долины заняты тундровидными сообществами (рис. 10.1).



Рис. 10.1. Температурная инверсия способствует формированию «обращенной поясности» в результате чего тундровидные сообщества занимают пологие днища межгорных котловин (долина Яхонсору, Алтайский заповедник) (фото автора)

Гамс (Gams, 1927) показал, что в замкнутых котловинах, в которых на дне скапливается стекающий со склонов холодный воздух, весеннее пробуждение природы начинается не на дне долин, а несколько выше по склонам, и лишь за этой оптимальной зоной возрастание высоты закономерно связано с запаздыванием в развитии растений (Айрапетян, 1969). Схема Гамса (рис. 11) сохраняет своё значение и по ныне, но следует отметить одну допущенную им ошибку. Этот автор считает, что по мере подъёма вверх постепенно выклиниваются летние этапы сезонного развития растений, и в альпийском поясе весна непосредственно переходит в осень. Как показали исследования, у высокогорных растений есть летние фазы развития (Айрапетян, 1969). Анализ климата высокогорий Алтая позволяет выделять три основных сезона периода вегетации растений – весну (активное таяние снега), лето (самый благоприятный период для роста растений) и осень (конец вегетации). Исследования Г.Ш. Нахуцришвили и З.Г. Гамцемлидзе (1984) позволили выделить в субнivalном поясе Кавказа от пяти до семи хорошо различающихся фаз развития фитоценозов. Эти данные подтверждают правильность высказывания некоторых авторов (Александрова, Жадринская, 1963; Стешенко, 1967 и др.) о наличии смен фаз сезонного состояния даже в крайних условиях жизни Севера и высокогорий (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984).

Таким образом, *для высокогорных растений характерно прохождение всех основных фенологических фаз развития*, длина которых зависит от абсолютной высоты местности, общеклиматической характеристики года и влияния местных факторов (экспозиция, рельеф и т.д.).

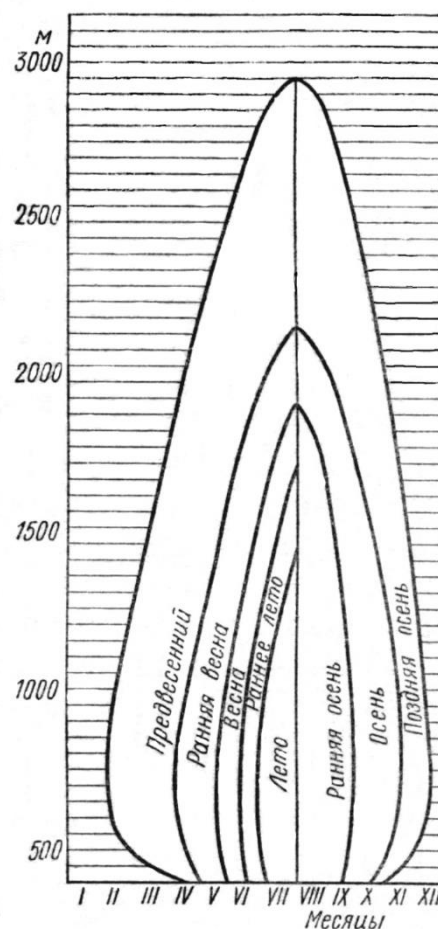


Рис. 11. Изменение длительности фенологических явлений по мере подъема в горы (схема Гамса). Заштриховано – продолжительность периода зимнего покоя (по: Культиасов, 1982)

1.3. Особенности эдафотопов высокогорий

Характер субстрата является важнейшей характеристикой местообитаний растений. Такие особенности субстрата как подвижность, характер слагающих пород, кислотность, механический состав, тип почвы

(серозем, коричневый, чернозем, луговой) оказывают очень большое влияние на растительность (Станюкович, 1973).

Почвообразующие породы в высокогорьях обычно представлены элювием, коллювием, делювием или мореными отложениями, в той или иной степени обогащенными мелкоземом, принесенным ветром. 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 мелкоземных субстратов) и других подобных процессов чрезвычайно эффективно в молодых горах (Ellenberg, 1986). В результате подобных процессов в горах накапливается довольно значительное количество мелкофракционного субстрата (мелкозема). Окраска мелкозема обычно разнообразна и сильно зависит от почвообразующей горной породы: на гранитах формируется мелкозем светло-серого и светло-бурого цвета, изредка с преобладанием рыжего, связанного с ожелезнением; на сланцах – мелкозем преимущественно темно-бурого цвета, либо темно-серого цвета (Зенякин, Макаров, 2003).

Ch. Körner (1999) выделяет четыре вектора, которые определяют местную аккумуляцию мелкофракционного субстрата в альпийских высокогорьях.

1. Эрозия материнской породы (на месте).
2. Перемещение под воздействием гравитации на нижележащие склоны.
3. Седиментация водой и снегом.
4. Седиментация ветром.

Отдельно можно рассматривать эрозию горных пород под воздействием ледников и седиментацию ее в аллювиальных отложениях ниже по течению рек.

Среди эффектов альпийского почвообразования феномен замораживания играет центральную роль (Troll, 1944; Johnson и Billings, 1962; Smith, 1978; Körner, 1999). Смена сильного нагревания охлаждением благоприятствует энергичному морозному выветриванию и образованию трещин в породах. В результате на местах, не покрытых вечными снегами, широко распространены каменные поля, каменные глетчеры, осыпи. Довольно широко в высокогорьях распространены мерзлотные процессы, и сопутствующие им явления: полигоны, каменные кольца, пятна-медальоны, лед в виде клиньев по трещинам, мерзлотное пучение и тому подобные образования свойственные, прежде всего, гольцовому типу ландшафта. Частое чередование циклов попеременного промерзания и протаивания почв ведет к интенсивному росту кристаллов игольчатого (стебелькового) типа, препятствующих нормальной жизнедеятельности корневых систем растений (Голубчиков, 1996). Характерно, что количество этих циклов гораздо больше в высокогорных районах низких широт, чем в холодных высокоширотных областях (Неспокойный ландшафт, 1981). Стебельки льда весьма активны на голой поверхности почвы или на буграх пучения. Разрастаясь вверх, они разрывают поверхность почвы и поднимают к поверхности мелкие комочки

грунта, тем самым, увеличивая ее эродлируемость. Ледяные иглы могут отделять верхние слои почвы от нижележащих на 10 см. Вспучивание на 1–3 см довольно обычно в высокогорьях (Körner, 1999). Если стебельковый лед в своем развитии ограничивается верхним слоем почвы, то второй тип грунтового льда, линзы, образуются на большей глубине, и представляют собой плотное скопление неправильных ледяных пластинок толщиной не более 1 мм, расположенных параллельно поверхности почвы (Неспокойный ландшафт, 1981). Ледяные клинья образуются в результате заполнения водой трещин, образовавшихся в результате сжатия грунта во время промерзания и дальнейшего замерзания в них. В результате образуются вертикальные клинья льда. Из-за замерзания содержащейся в почве влаги происходит увеличение объема почвы, и поверхность ее вспучивается. Достаточно интенсивное пучение грунта, вызванное ледяными стебельками, линзами и ледяными клиньями, обуславливает развитие своеобразного микрорельефа – полигонов и медальонов и часто сопровождается сортировкой грунта. Суть этого явления состоит в том, что в результате морозного пучения из грунта постепенно выталкиваются крупные обломки, которые часто скатываются в стороны, образуя каменные круги. В центре такого каменного круга лежит тонкозернистый материал. Проявление таких криопедогенетических процессов происходит во всех высокогорьях, включая тропические. При развитии мерзлоты возникают силы, выталкивающие растения из почвы, при этом происходит оголение и обрыв корней.

Мерзлотные явления играют значительную роль в дифференциации растительности, как в результате прямого воздействия криоструктур на распределение растений, так и воздействия на растительность путем дифференциации субстрата. Например, при обследовании распределения субстрата в медальонных тундрах Кузнецкого Алатау, было обнаружено, что относительное количество гумуса на краю «медальона», под растениями, оказалось в двадцать (!) раз выше, чем в песчаном субстрате из его центра (соответственно 8,705 и 0,435 %) (рис. 11.1.) (Волков, 2002 [а]). В литературе существует довольно много примеров мозаики распределения растительности, вызванной мозаикой субстрата в результате мерзлотных процессов. S. Jonasson и S.E. Sköld (1983), например, отмечали базифильные сосудистые растения и криптогамы на полигональной почве, которая отсутствовала в окружающих бедных питательными веществами кустарничковых пустошах. Они смогли объяснить этот феномен более высоким содержанием питательных веществ в зоне пучения, а также механической нестабильностью полигональных почв (Körner, 1999).

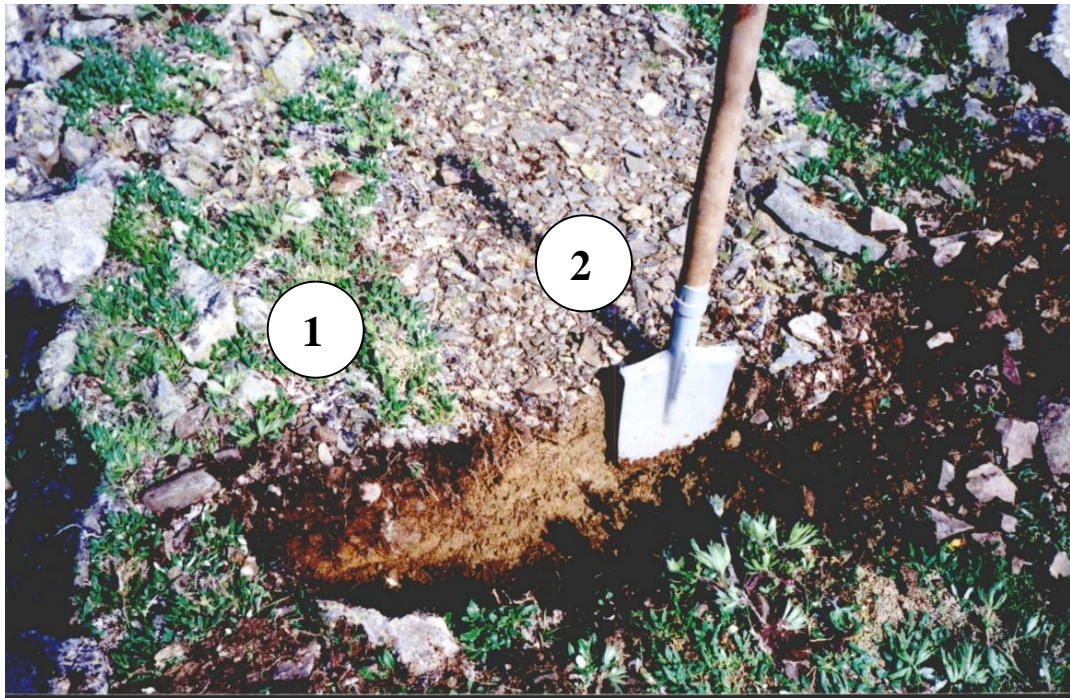


Рис. 11.1. Разрез в медальонной тундре Кузнецкого Алатау: 1 – место отбора субстрата на краю медальона; 2 – место отбора субстрата в центре медальона

Мерзлота задерживает проникновение корневых систем растений на большие глубины, хотя экспериментальным путем показано, что окончания корневых систем многих культурных и дикорастущих видов могут углубляться в слой вечной мерзлоты, однако их основная масса распределяется (как и в естественных условиях) в поверхностном горизонте почв (Дадыкин, 1952). Мерзлота в высокогорьях может лимитировать корневую деятельность и влагообеспеченность растений на мелкоземных субстратах, расположенных поверх слоя замороженного грунта, что было описано G.S. Rawat и Y.P.S. Pangtey (1987) для растений, растущих на 5600 м над ур. моря в Гималаях (Körner, 1999). Поскольку мерзлота лучше развита в более континентальных сухих горах, то, вопреки ожиданиям, высокогорные почвы здесь часто более переувлажнены, чем в циклонических районах (Малышев, 1965).

В альпийских горах мерзлота приурочена, в основном, к поверхностям, где не происходит накопление снега – гребням хребтов и другим положительным формам рельефа, расположенных, прежде всего, на подветренных склонах. Поверхности, надежно защищенные снежным покровом от проявления мерзлотных процессов, представляют собой не только особые местообитания для растений (см. раздел 2.3.3.), но и отличаются спецификой процесса почвообразования. Как только поверхность почвы освобождается от стаявшего снега, начинается вегетация растений, и активизация биологических процессов в почве. Чем больше снеговой покров, тем короче вегетационный период и меньше роль биологического фактора в формировании почвы. Вблизи границы снегового покрова, там, где наиболее часто происходит смена температур, образуются мелкоземные субстраты,

состоящие из относительно крупных компонентов. В почве, формирующейся в ложбине под снежником, отмечается высокое содержание органического углерода и высокие значения гидролитической кислотности, что связано с большим содержанием неразложившегося органического вещества. В то же время талые слабоминерализованные воды выщелачивают и выносят подвижные соединения за пределы почвенной толщи (Зенякин, Макаров, 2003).

Важным компонентом аккумуляции тонкозернистого субстрата является эоловая, (то есть с помощью ветра) седиментация (Jenny, 1926; Franz, 1979; Körner, 1999). Эоловому накоплению пыли способствуют сильные ветры и бури. В центральноазиатских и центральноандийских горах случается, что весь пейзаж бывает, окутан несущейся пылью. В воздух поднимается даже песок и мелкая галька (Голубчиков, 1996). Накопление пыли в горах связано с большим количеством эродированных поверхностей, обеспечивающих ее постоянный источник. Накопление пыли может достигать значительных величин; так, например, в Центральных Альпах, отложения пыли достигают 70–80 г на м² в течение периода залегания снега и 15–30 г в летний период. Средняя скорость накопления мелкозема достигает 80 мм за тысячелетие и 10 см за весь послеледниковый период (Gruber, 1980; Körner, 1999). Но, как правило, в высокогорьях, накопление мелкозема на открытых поверхностях – довольно редкое явление. Однако это не значит, что мелкозем не присутствует в грубо каменистых субстратах. В обломочных материалах, покрывающих большие площади высокогорий, мелкозем аккумулируется снизу-вверх и может не достигать поверхности очень долгое время (рис. 12). Это часто объясняет богатую растительную жизнь на грубо-каменистых полях, где тонкий субстрат захоронен под слоем обломков горных пород (Körner, 1999).

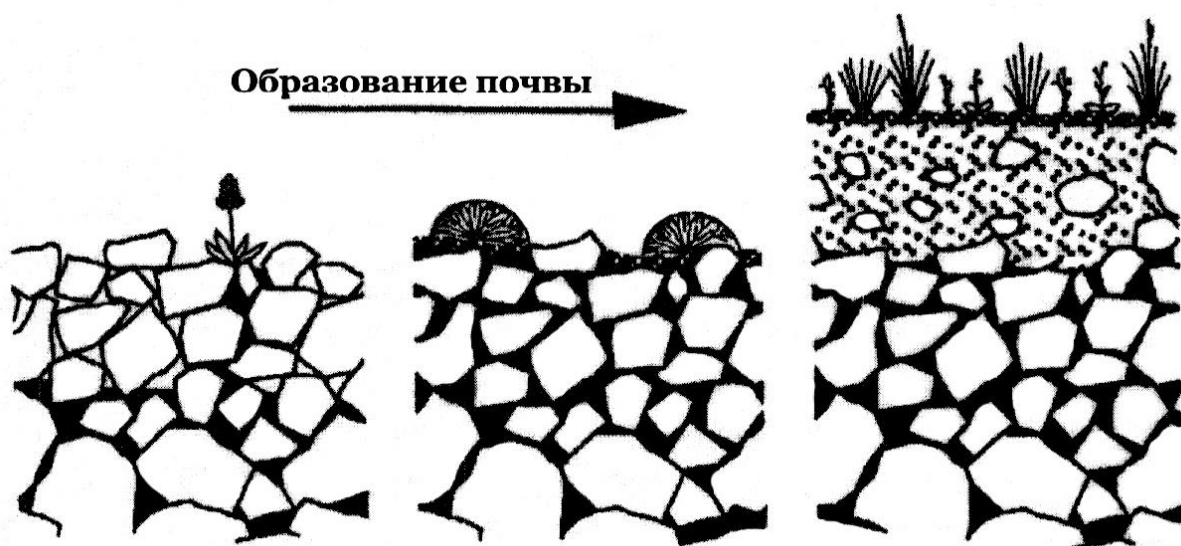


Рис. 12. Аккумуляция мелкозёмной фракции в обломочной горной породе (по Körner, 1999)

На распределение мелкозема в горах большое влияние оказывает рельеф. Горные ландшафты отличаются от равнинных, как правило, большей

динамичностью, с характерными для них более интенсивными русловыми, склоновыми, эрозионно-денудационными и гравитационными процессами. Чем выше поднимаешься в горы, тем в строении окружающего ландшафта большую роль играют скалистые склоны, и щебнистые осыпи на которых мелкозем скапливается локально и в небольших количествах. Склоны различаются по крутизне, экспозиции, 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 ее разрушения – осыпями, почвами, что очень сильно влияет на характер растительности. Склоны можно разделить на покрытые плащом мелкоземного субстрата и открытые, основой поверхности которых служит каменистая материнская порода. Вторую группу можно разделить на монолитные скальные склоны и покрытые чехлом грубообломочной породы, находящейся в разной степени подвижности или остановленной. В высокогорьях склоны часто имеют сложное строение, образуемое соседствующими открытыми участками и участками, покрытыми мелкоземом, 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. Обычно выделяют остановленные, или «мертвые» осыпи и подвижные осыпи, для которых характерен процесс гравитационной сортировки материала, выражающийся во фракционном разделении обломков породы в различных частях осыпи.

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. Температурные изменения способствуют многочисленным, нередко носящим катастрофический характер, процессам резкого и очень быстрого движения снега и/или обломков горных пород на склонах – обвалам, лавинам, оползням и др. (рис. 13). Этому способствует значительное насыщение почв водой при таянии снегов.

Воздействие лавин на растительный покров огромно. Устремляющаяся вниз масса снега уничтожает деревья, а на открытых пространствах сдирает дерн. В местах регулярного схода лавин исчезают растения с длительным периодом вегетации, в лесном поясе появляются виды, свойственные более высоким ландшафтными поясам (Заповедники СССР, 1190).

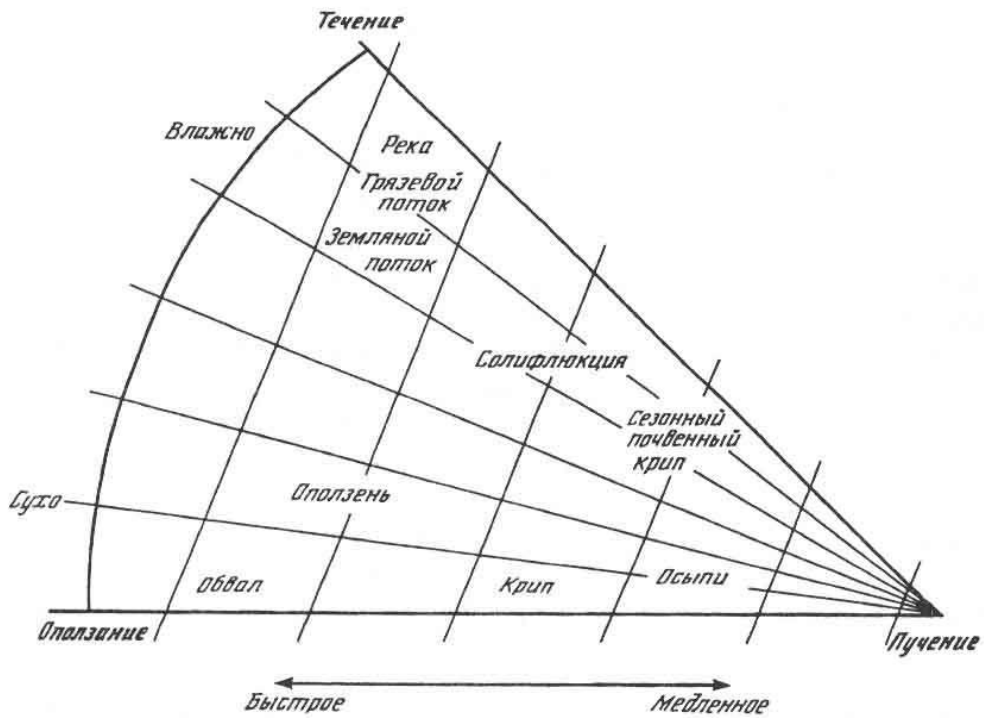


Рис. 13. Классификация процессов движения масс (по: Carson, Kirkby, 1972; Владыченский, 1998)

Действие обвалов и оползней на растительный покров, обычно менее выражено. Их дополняют менее заметные, но не менее эффективные вязкотекучие и вязкопластичные сползания почвогрунтов – от медленного крипа (дефлюкции) до часто принимающих катастрофический характер грязекаменных селей (крайнее выражение солифлюкции). Этому способствует широко распространенный в горных почвах процесс тиксотропии (Куваев, Сонникова, 2002). В результате процесса солифлюкции на склонах образуются террасы солифлюкции. Промокший поверхностный слой почвы временами течет по склону и принимает вид слоистого газона (рис. 14) (Ellenberg, 1986). В результате солифлюкции образуются погребенные и слоистые (полициклические) почвы (рис. 15), в расположении почвенных горизонтов которых не отмечается какой-либо закономерности, их чередование хаотично (Владыченский, 1998).

Seslerio-Sempervivretum

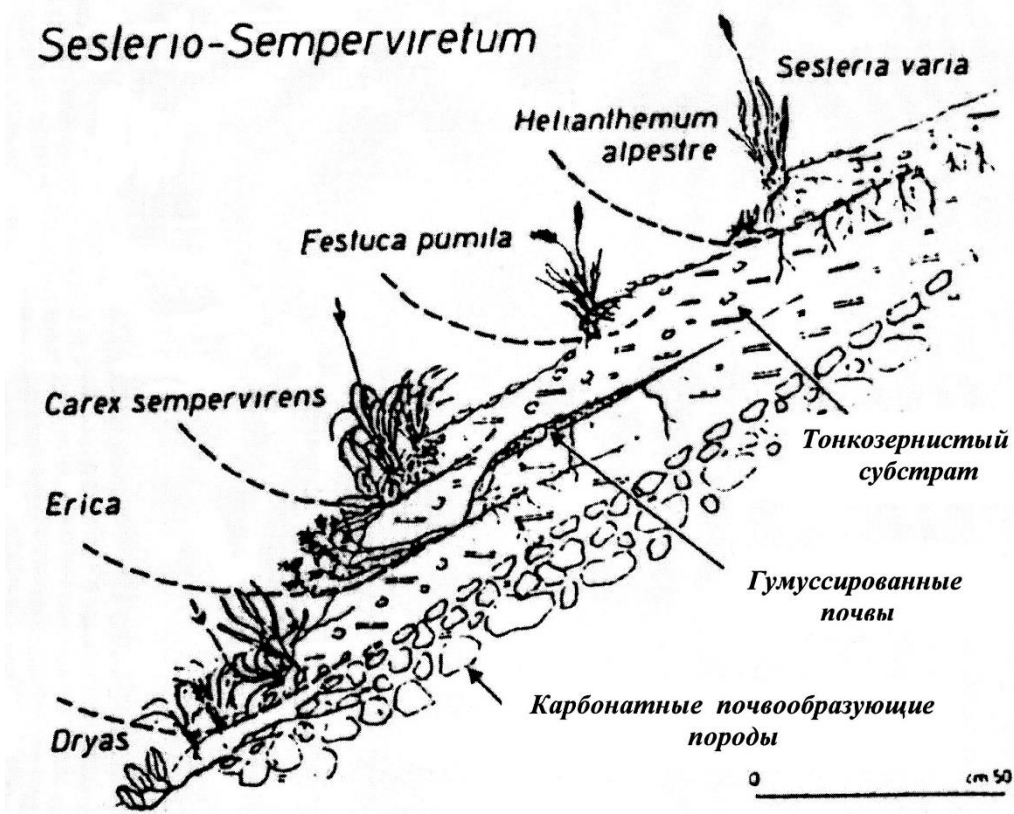


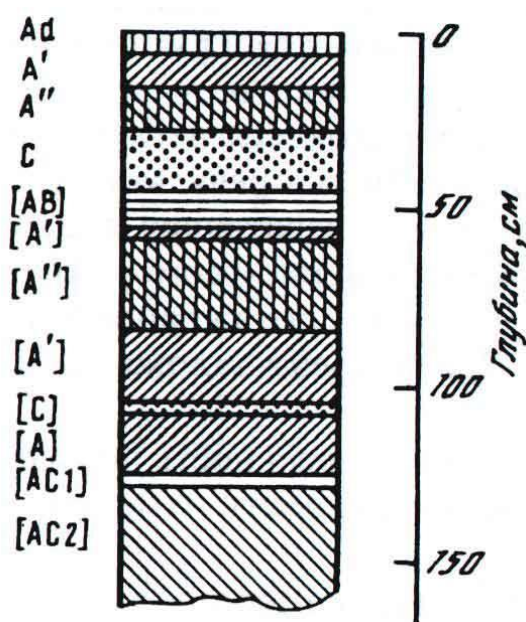
Рис. 14. Строение «слоистого газона» образованного в результате солифлюкции (по: Ellenberg, 1986)

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

Вместе с большой энергией рельефа молодых гор, климат высокогорий 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. 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 (см. раздел 2.4.2). Растения каменистых осыпей по местообитаниям можно разделить на следующие три группы: незакрепленных (подвижных), сравнительно закрепленных каменисто-щебнистых и крупнокаменистых осыпей (Стешенко, 1969). Другим важным фактором является присутствие в осыпи мелкозема, являющегося источником поступления питательных веществ и влаги для растущих на ней растений. Особенности накопления

мелкозема в осыпях зависят от многих факторов – глубины осыпи (то есть расстояния до неподвижной скальной породы), особенностей движения влаги в осыпи, источников поступления мелкозема и др. Накоплению мелкозема в осыпи может препятствовать вымывание его водой, особенно в период интенсивного снеготаяния. С другой стороны, вода может транспортировать мелкозем сверху и способствовать перераспределению его в осыпи, в местах с наименьшей скоростью потока. Селевые потоки могут способствовать значительному насыщению осыпей иловой фракцией (Волков, 2002 [а]).

Рис. 15. Полициклический профиль почвы дна лавинного желоба (Юго-Западный Тянь-Шань) (по: Владыченский, 1998)



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 мелкозема в ее верхней части. Многие, кто передвигался по осыпям в горах, могли слышать журчание воды под камнями, но порой добраться до воды бывает очень трудно. Автор этой книги принимал участие в попытке раскопать осыпь и добраться до

воды в горах Гиндукуша. Работы были прекращены, когда стало ясно, что вода, шум которой слышен на поверхности осыпи, находится на глубине, превышающей два метра. Режим увлажнения на осыпях благодаря гравитационному перемещению воды сильнее зависит от колебаний количества осадков или воды из тающих ледников и снежников. С другой стороны, камни, расположенные на поверхности осыпи, могут прикрывать мелкозем от прямого солнечного излучения, благодаря чему под слоем сухих камней часто можно обнаружить субстрат, насыщенный влагой.

В целом осыпи заметно отличаются от окружающих каменистых склонов особенностями водного режима. В засушливых условиях они, как правило, оказываются более увлажненными, а при избыточном увлажнении, наоборот, отличаются лучшей дренируемостью мелкозема (Пяк, 2003).

Исследования П.А. Барановым (1925) осыпей в горах Чимгана показали, что субстрат под слоем камня более влажный и холодный, чем на окружающих склонах. Указанное обстоятельство объясняет случаи появления в субальпийском поясе растений осыпей альпийского пояса. Низкие температуры корневой зоны местообитаний растений на осыпях являются существенным фактором, лимитирующим их жизнедеятельность. С другой стороны, в солнечные дни на Памире температура субстрата поверхности

каменистых осыпей (10–15 см) может превышать температуры пустынных и луговых почв (Стещенко, 1969).

Воздействие растительных организмов на элювиальные породы на высотах, близких к пределу их распространения, невелико по сравнению с физическим выветриванием. Но имеющиеся научные данные опровергают прежнее представление о том, что выветривание массивно-кристаллических пород, превращение их в рыхляк и мелкозём в начальных стадиях – есть процесс, происходящий без участия живых организмов (Горчаковский, 1975). Первыми горные породы заселяют микроскопические бактерии и водоросли. Под их воздействием на скальных и других обнаженных поверхностях образуется незначительное количество мелкозема – органоминеральной микробной пыли. Некоторое количество мелкозема приносится ветром и оседает в виде атмосферной пыли. Пыль сдувается ветром, накапливаясь в трещинках и микроуглублениях попеременно с эоловым и нивально-эоловым мелкоземом. На этом субстрате поселяются диатомовые, зеленые, сине-зеленые автотрофные водоросли и накипные лишайники. Отмирая, они создают полупочвенные образования – первичные черные почво-натёки, почво-пленки и почвы пятен (Голубчиков, 1996). Многие скалы покрыты железомарганцевыми пленками, образуемыми отмершими сине-зелеными водорослями (Назаров, 1974). Бактерии и водоросли разрушают поверхность скал, выделяя продукты жизнедеятельности – углекислоту, вызывающую разрушение не только известковых, но и бескарбонатных горных пород. Некоторые бактерии и плесневые грибы выделяют ещё более сильные кислоты – масляную, щавелевую, уксусную и др., что ещё больше активизирует процессы разрушения горных пород. Диатомовые водоросли способны разрушать стойкое каолиновое ядро алюмосиликатов. Особая группа «сверлящих» зелёных и сине-зелёных водорослей, выделяя органические кислоты, проникают в породы на глубину до 10 мм и более, образуя сеть канальцев, в которых обильно разрастаются (Горчаковский, 1975). Ещё больше этот процесс ускоряется с появлением лишайников, гифы которых выделяют лишайниковые вещества, размягчающие твёрдые породы. Кроме того, лишайники механически воздействуют на горную породу. Слоевище лишайника в месте соприкосновения отрывает мелкие твёрдые частички, которые обволакиваются гифами и погружаются в слоевище, а гифы проникают всё глубже в образовавшиеся ямки (Горчаковский, 1975). Подобные особенности позволяют отнести эти организмы к группе литофагов.

По Б.Б. Польшину (1945), последовательность в смене растительности и включающих ее микроландшафтов представляется в таком виде: первыми поселяются накипные лишайники; они подготавливают субстрат для листовых лишайников, под которыми всегда имеется некоторый, хотя и ничтожный, слой порошкообразного вещества – это «мелкозем под лишайниками». Когда субстрат уже подготовлен, глыбы заселяются листоватыми и кустистыми лишайниками, под слоевищем которых всегда имеется слой порошкообразного вещества. Лишайники сменяются мхами, под которыми можно обнаружить более заметный слой темного мелкозема – «мелкозема под мхом».

Порошкообразный материал в трещинах представляет собой смесь, с одной стороны, продуктов гумификации и минерализации лишайников и мхов, а с другой – остаточных элементов породы после разрушения ее лишайниками и мхами. Таков процесс освоения кислой горной породы в предгорной зоне с континентальным климатом. Подобные процессы имеют место и в высокогорной зоне (Ярилова, 1947). И.А. Ассинг (1949), продолжая работу Польшова, исследовала начальную стадию почвообразования в альпийской зоне Кавказского государственного заповедника и более подробно изучила процесс первичного почвообразования, отметив, в том числе, высокое содержание гуминовых кислот в органическом материале, образовавшемся в результате жизнедеятельности лишайников и мхов. Из-за малой продуктивности первичных высокогорных растительных сообществ рост слоя гумуса замедлен (Ассинг, 1949). Согласно исследованиям М.А. Глазовской (1952) в нивальной зоне Тянь-Шаня (хр. Терскей-Ала-Тоо), процессы выветривания массивно-кристаллических пород идут при участии различных организмов, и ведут к образованию различного рода глинистых минералов, отсутствующих в породе и почвах горнолесной и горно-лугово-степной зон. Во много раз, например, увеличивается количество кальцита, которым, как правило, инкрустированы колонии зеленых, сине-зеленых водорослей и лишайников (Голубчиков, 1996). Как отмечает Т.Ф. Урушадзе, для гор характерны специфические почвообразовательные процессы, не встречающиеся на равнинах (Владыченский, 1998). Таким образом, процесс биологического разрушения материнской породы в высокогорьях ведет к образованию гумифицированного мелкозема, который при перемещении его током воды и ветром включается в процесс седиментации мелкозема, образованного в результате физического выветривания горных пород (Волков, 2002 [а]).

Совокупность вышеперечисленных процессов в высокогорьях способствует локализации и минимизации процесса почвообразования на больших относительных высотах, что ведет к абсолютному преобладанию фрагментарных (грубоскелетных) почв (рис. 16). По степени развития выделяют неразвитые и сформированные фрагментарные почвы. Неразвитые почвы характеризуются разобщенными гнездами мелкозема на поверхности, дезинтегрированной горной породы. При более благоприятных условиях происходит аккумуляция мелкоземистой массы и обособление фрагментарных генетических горизонтов. В условиях некоторого преобладания накопления мелкозема над его смывом верхняя часть профиля может быть лишена грубых обломков, то есть фрагментарной будет лишь нижняя часть профиля (Добровольский, 1999). Сформированные фрагментарные почвы по степени развития можно разделить на три ступени. Первая ступень, когда все горизонты почв профиля фрагментарны, вторая, – когда верхняя часть горизонта А выходит из состояния фрагментарности, третья ступень – весь горизонт А не фрагментарен. Сформированные фрагментарные почвы уже имеют ярко выраженный зональный (ландшафтный) аспект. На третьей стадии своего развития фрагментарные почвы утрачивают свои признаки и сближаются с зональными почвами на рыхлых почвообразующих породах (Богатырев, 1959).

Существенным различием горных почв от зональных является, как правило, хорошо выраженная скелетность нижних горизонтов почвенного профиля и малая мощность генетических горизонтов и всего профиля. Как отмечает М.С. Игнатов (1995), часто следует иметь в виду, что слой почвы в горах (особенно в высокогорьях) столь тонок, что решение, как написать на этикетке – «на почве» или на «мелкоземе поверх камней», принимается без особых правил. Поэтому, говоря о субстратах, на которых растут высокогорные растения, часто нельзя называть их почвами в общепринятом понимании этого термина. Содержание гумуса в примитивных почвах весьма малое: в верхнем горизонте горнолуговых примитивных почв – 0,4–0,8 % (данные для субнивального пояса Казбегского района) (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984).

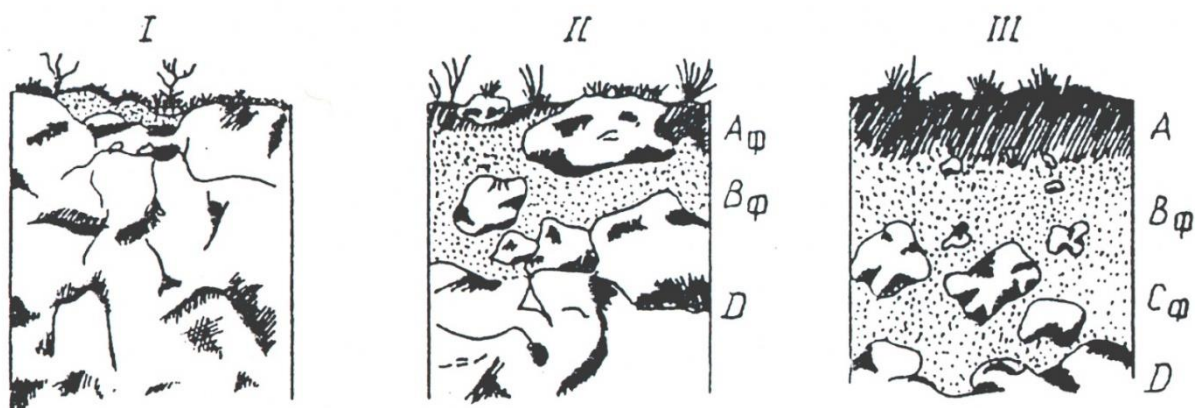


Рис. 16. Строение фрагментарных почв: I – неразвитой, II – со слабо дифференцированным профилем; III – полно сформированной (по: Добровольский (1999))

Помимо бедности для высокогорных почво-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 темного цвета.

Особенности почвообразования на склонах, в основном, лимитируются гравитационным переносом мелкозема и обломочной горной породы, на который влияет не только его крутизна, но и особенности влагообеспечения, температурный режим и другие факторы. Сколько-нибудь мощные почвы в высокогорьях обычно развиваются на плакорных участках. В моренах и коллювиальных тонкозернистых сборных почвах (у основания склонов), как и в карстовых западинах и других подобных местах, встречается продвинутое почвообразование. Это можно считать ничем иным, как автохтонной и редкой конечной стадией. В Центральных Альпах иногда слой мелкой земли, даже как остаток третичного почвообразования, имеет вид редких красных почв на известковом мелу (Ellenberg, 1986). Подобную картину можно встретить и в Юго-Восточном Алтае, где местами мелкоземным почвенным покровом,

который образует на скалах тонкий разорванный слой, покрыты другие древние почвенные горизонты.

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 счет 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). Другим процессом, препятствующим формированию почвенных горизонтов является криотрубация, возникающая в результате частых в горах процессов замерзания и протаивания почв. Криотрубация проявляется в почвенном профиле в виде завихрений, изгибов и колец почвенных горизонтов.

С уменьшением абсолютной высоты уменьшается роль совокупности факторов, сдерживающих почвообразование, что проявляется в значительном распространении почв со слабо дифференцированным или полно сформированным профилем (рис. 16). Но и здесь биологическое разрушение органических веществ происходит очень медленно, а из их скоплений на плакорных участках и пологих склонах под альпийскими лугами возникают высокогорные горно-луговые гумусированные почвы с высоким содержанием гумуса (до 12–20 %). В качестве примера можно привести описание таких почв для Талас-Сусамырского района Киргизии (по: Аболин, Советкина, 1930; Алёхин, 1938) (характеристика типов горных почв приведена в приложении 2).

Горизонт A_1 – дерновый, мощностью 7–10 см, буровато-чёрного или матово-чёрного цвета, хорошо задернённый, пылевато-торфянистый, мажущийся. Ни структуры, ни следов деятельности роющих животных или червей незаметно.

Горизонт A_2 – поддерновый, мощностью 11–20 см, бурого или темно-бурого цвета, всегда значительно светлее A_1 , иногда с сероватым оттенком. Часто удаётся подметить слабо выраженную зернисто-комковатую структуру. Корней ещё много, но задернённости нет.

Горизонт B_1 – мощностью 12 – 16 см, во влажном состоянии имеет более тёмную окраску, чем горизонт A_2 . Потемнение этого горизонта особенно характерно для альпийских почв, но иногда имеет место и в субальпийских почвах; при высыхании тёмная окраска почти исчезает, и почва принимает тёмно-серый тон.

Общая мощность $A_1+A_2+ B_1=30-45$ см. Ниже идёт сильно щебнистый горизонт, переходящий на глубине 55–70–80 см в крупный щебень и валуны.

Почвы субальпийского пояса помимо большей мощности отдельных горизонтов отличаются ещё некоторыми признаками:

Горизонт A_1 – дерновый, мощностью 10–18 см, чёрно-бурого или буровато-чёрного цвета, сильно зернистый, дерн легко рассыпается; иногда полуторфянистый от обилия мелких корешков и полуразложившихся перегнойных частиц. Часто довольно хорошо выражена зернистая структура.

Горизонт A_2 – поддерновый, мощностью 11–20 см. Немного светлее A_1 , с более хорошо выраженным бурым оттенком. Очень характерна гороховидная структура, вследствие чего почва почти целиком распадается на структурные отдельности. Корней ещё много, иногда заметны камеры и ходы дождевых червей и насекомых.

Горизонт В₁, мощностью 18–25 см, значительно светлее верхних, сероватый, иногда с тёмными гумусовыми языками и пятнами. Обычно имеет мелкокомковатую структуру, иногда сильно пористый, мало связанный, но следов оподзоленности подметить не удаётся. Заметны необильные следы деятельности червей и роющих животных.

Горизонт В₂, мощностью 20 – 30 см, почти такого же света, как и В₁, иногда слегка коричневатый, что зависит, по-видимому, от обилия хряща того же оттенка.

Мощность горизонтов А+В = около 60–80 см, т. е. почти вдвое больше, чем у альпийских почв.

Глубже чаще всего залегают щебень и крупные камни с небольшим количеством мелкозёма.

Содержание гумуса, как в альпийских, так и субальпийских почвах колеблется почти в тех же пределах: в горизонте А₁ – около 11–14 % (субальпийские почвы) и 9–13 % (альпийские почвы), и соответственно в горизонте А₂ – 5–12 % и 6–9 %, в горизонте В – 0,5–1,5 % и 1–3 %. Горно-луговые альпийские почвы характеризуются специфическим гумусным состоянием, отличным от равнинных почв под травянистой растительностью. Это выражается в относительно большом содержании фульвокислот в составе гумуса (Владыченский, 1998). Обращает на себя внимание резкое падение содержания гумуса от А к В, что сильно отличает горно-луговые почвы от почв чернозёмных (Аболин, Советкина, 1930; Алёхин, 1936).

При более низких температурах активность почвенных организмов снижается, и разложение гумусовых соединений происходит медленно, зато на поверхности под влиянием интенсивной ультрафиолетовой радиации происходит их усиленная фотохимическая деструкция. Органические остатки в микротермных условиях разлагаются обычно очень медленно и не до конца (наличие большого количества слабо разложившейся органики препятствует извлечению питательных веществ корнями высших растений), что сопровождается выделением большого количества растворимых органических кислот. Поэтому такие почвы часто становятся кислыми, особенно если они развиваются на гранитах. Кислые почвы беднее доступными макроэлементами N, P, K, S, Mg, Ca, чему способствуют обильные осадки, и талые воды, интенсивно вымывающие минеральные вещества (прежде всего известь). Несмотря на большое количество органики, такие почвы часто оказываются обедненными доступными для растений элементами минерального питания, депонированными в медленно разлагающихся остатках растений, и быстро удаляющихся талыми и дождевыми водами. Кроме того, пониженные температуры и краткий вегетационный период могут препятствовать использованию растениями даже этого небольшого количества доступных питательных веществ. Это ведёт к образованию торфянистых горизонтов. В крайнем своем выражении этот процесс наблюдается в зарослях рододендрона, являющегося мощным торфообразователем. Толстые слои грубого, слабо разложившегося, плохо аэрируемого торфа под его пологом пригодны далеко не для всяких растений, поэтому число сопутствующих ему видов относительно невелико (Заповедники СССР, 1990). Таким образом, в горах можно наблюдать не болотный тип оторфовывания почв.

Особенно плохо повышение кислотности сказывается на азотном питании, поскольку нитрификация идет в довольно узких границах рН, близких к нейтральным (Культиасов, 1982). Поэтому растениям на таких субстратах часто свойственен ксероморфный (вернее пейноморфный) облик, связанный с недостатком доступного азота. Но, если в почве повышается его содержание, на ней развивается растительность иного состава.

На кислых почвах типичные растения известковых почв повреждаются, вероятно, свободными ионами железа, марганца и, прежде всего алюминия, содержание которых в этих условиях повышено. Растворимый алюминий в основном влияет на корневую систему – она становится укороченной, с уменьшенным количеством корневых волосков. Свободные Al и Mn значительно разрушают углеводный, фосфорный и азотный обмен, способствуют образованию трудно растворимых фосфатов этих элементов, а это ведет к обеднению почвы легкодоступной фосфорной кислотой, и если корни растений не имеют микоризообразующих грибов, облегчающих поступление P, то наблюдается их голодание по фосфору (Культиасов, 1982).

Растения, избегающие богатых известью почв (кальцефобы), способны связывать ионы тяжёлых металлов в виде комплексных соединений, так что им не вредит их избыток, но испытывают явление недостаточности (например, хлороз из-за недостатка железа) если такие растения пересаживают на известковую почву, где микроэлементы содержатся в очень малой концентрации (Лархер, 1978).

Химический состав известковых почв, в которых повышено содержание Ca^{2+} и HCO_3 , обеспечивает буферность в области высоких значений рН и, следовательно, нейтральную и слабощелочную реакцию. Азот в известковых почвах минерализуется быстрее, P, Fe, Mn и тяжелые металлы менее доступны, чем в кислых почвах (Лархер, 1978).

Для почвенного покрова горных стран, как и для растительности характерна закономерная смена почв с изменением высоты – вертикальная зональность (поясность). Это обусловлено изменением физико-географических особенностей и состава растительности в вертикальном профиле с увеличением абсолютной высоты над уровнем моря. Название того или иного растительного сообщества указывает не только на характер растительного покрова, но одновременно на весь комплекс факторов почвообразования, в частности особенности гидротермического режима (Владыченский, 1998).

Нижний пояс горных почв определяется условиями той природной зоны, на площади которой находятся горы (Добровольский, 1999). С ростом абсолютной высоты специфика почвообразования все больше зависит от поясных физико-географических особенностей, что отражается в структуре вертикальной поясности почв. В некоторых случаях порядок смены поясов нарушается. Происходит инверсия почвенных зон, когда одна зона оказывается выше, чем следовало бы по аналогии с горизонтальными. Так, например, в Лорийской степи в Закавказье черноземы расположены выше лесных почв (Добровольский, 1999). Для гор так же характерно выклинивание

и выпадение отдельных почвенных зон – «интерференция», и смещение почвенных зон и проникновение одной из них в другую – «миграция». С высотой, площади, занимаемые почвенным покровом, в общем, уменьшаются, вплоть до образования фрагментарных почв, и в распределении почвенного покрова большую роль играют местные особенности рельефа.

1.4. Высокогорные ландшафты как среда обитания растений

Ландшафт представляет собой природный географический комплекс, в котором все основные элементы: рельеф, климат, воды, почвы, растительность и животный мир находятся в сложном взаимодействии и взаимообусловленности, образуя однородную по условиям развития единую неразрывную систему (Раймерс, 1990). Впрочем, однозначного определения ландшафта нет и, по-видимому, не будет. Данное определение ландшафта, взятое из словаря «Природопользование» Н.Ф. Раймерса является пятым из восьми приведенных. Это является как следствием многообразия подходов к исследованию этого явления, так и сложности изучения ландшафтов как комплексных природных единиц. Наверное, самое общее, что объединяет различные представления о ландшафте – это преобладающее представление о ландшафте как типологическом, многокомпонентном понятии. Обычно ландшафт понимается как геосистема с единым происхождением, общей историей развития, формирующаяся в условиях однородного геологического фундамента, одного преобладающего типа рельефа, одинакового климата, с характерным сочетанием почв, растительных сообществ и геосистем локального уровня (Исаченко, Шляпников, 1989).

Горы представляют собой группу ландшафтов, которые, располагаясь в различных климатических поясах и природных зонах Земли, обладают в тоже время целым рядом общих свойств. Среди них в первую очередь следует назвать рельеф, характер которого определяет резкое изменение экологических условий на небольших расстояниях, через массоперенос по склонам, степень дренируемости, экспозиционной дифференциации (Владыченский, 1998) и другие процессы, масштабы которых и роль в дифференциации ландшафтов в горах во многом контролируется макроклиматом горной системы. Таким образом, в горах ведущее ландшафтоформирующее значение принадлежит рельефу и климату. Взаимовлияние этих ведущих элементов в ходе развития горного ландшафта в основном определяет его современный облик. Развитие других элементов горного ландшафта находятся во взаимосвязи с рельефом и климатом, причем характер этой взаимосвязей смещается в сторону большего влияния ведущих ландшафтоформирующих элементов на другие элементы ландшафта по мере увеличения абсолютной высоты.

1.4.1. Типы высокогорных ландшафтов

Еще Г.Н. Высоцкий (1909) указывал на возможность использовать растений в качестве индикатора экологических условий: «Находясь в

зависимости от тех же естественных элементов местности, первобытная дикая растительность является, так сказать, наружным выражением той или иной комбинации их» (с. 8) (Петров, 2001). Как отмечает Б.Б. Полынов, элементарный ландшафт в каждый момент своего существования покрыт определенным растительным сообществом (Алексеев, 2000), то есть растительный покров современного ландшафта, показывает сходство на уровне преобладающих типов растительности, которые являются отражением современных ландшафтообразующих процессов. Подобная обусловленность растительного покрова, проявляющаяся, прежде всего в его облике, определяемом распределением и составом биоморф, позволяет типизировать природные ландшафты по преобладающим сообществам растений – ландшафт тайги, ландшафт степей и т.д. Для высокогорий такой биономический подход был применен А.И. Толмачевым (1948) выделившим пять основных типов ландшафтов – альпийский, гольцовый, а также ландшафт нагорных ксерофитов и ландшафт нагорных степей и высокогорных пустынь, характерные для нагорий Азии с резко континентальным климатом, и ландшафт параморфный для экваториальных и субэкваториальных гор Северной Америки и Африки. Следуя этому подходу, в данной работе выделено девять типов высокогорных природных ландшафтов:

Альпийский ландшафт (рис. 16.1., 16.2.) характерный для Альп, Кавказа, Северного Тянь-Шаня и некоторых других горных систем, где имеет место более или менее равномерное выпадение осадков в течение года, при относительном их обилии (Толмачев, 1948).



Рис. 16.1. Альпийский ландшафт на хребте Большой Тетон (Скалистые Горы США) (по: National parks, 1999)



Рис. 16.2. Альпийский ландшафт на Катунском хребте (Республика Алтай)
(фото автора)

Характерными чертами альпийского ландшафта являются (по: Толмачев, 1948 с изменениями): а) обильный снеговой покров, защищающий большинство местообитаний от зимнего холода и определяющий временем своего залегания период активной вегетации растений; б) в целом достаточное увлажнение основных местообитаний, как за счет влаги образующейся в результате таяния снежного покрова, так и за счет постепенного таяния длительно сохраняющихся снежников и притока вод из выше лежащего нивального пояса; в) почти повсеместный хороший дренаж, обеспечивающий быстрый сток поверхностных вод и препятствующий широкому распространению процессов заболачивания; г) отсутствие широкого распространения вечной мерзлоты, благоприятствующей застою вод и лимитирующей корневую деятельность растений.

В растительном покрове альпийского ландшафта преобладает луговая растительность, развивающаяся в условиях низких среднегодовых температур при плавных их изменениях в течение года со сравнительно небольшой амплитудой, относительно низкими зимними и невысокими летними температурами (Владыченский, 1998).

Климат, способствующий развитию альпийских и субальпийских травянистых сообществ, благоприятствует и развитию оледенения, являющегося основным экзогенным фактором формирования альпийского рельефа посредством ледниковой эрозии. Для альпийского типа рельефа характерны острые формы хребтов, и такие связанные с деятельностью ледников элементы рельефа, как кары, троговые долины, «бараньи лбы»), морены и т.п. Низкое положение снеговой линии, связанное с высокой суммой

осадков часто ограничивает вертикальные размеры зоны альпийских ландшафтов.

В общепринятом представлении альпийский ландшафт с его пышной растительностью связывается с величественными горами, покрытыми шапками вечных снегов и льдов. Но в отдельных случаях формирование альпийского типа растительности связано с общеклиматическими особенностями высокогорий. В условиях достаточного увлажнения альпийские группировки могут преобладать и при практическом отсутствии характерного альпийского рельефа и выраженного нивального пояса, например, в Карпатах. В некоторых горных системах выделяется один альпийский ландшафтный пояс. Например, в горах Кузнецкого Алатау субальпийский пояс непосредственно сменяется горно-тундровым.

В более засушливых внутриконтинентальных горах умеренного и субтропического поясов, где развитие альпийского ландшафта ограничено малым количеством осадков, развитие альпийской растительности обычно связано с достижением вершинами гор снеговой линии и формировании хорошо выраженного нивального пояса, влияющего на совокупность экологических условий ниже лежащих поясов растительности. Это хорошо выражено в высоких семиаридных горах Юго-Восточного Алтая, где альпийские комплексы растительности развиваются в одном профиле с горностепными комплексами на более низких высотах. В семиаридных горах, не достигающих своими вершинами хионосферы, луговая растительность развивается локально и обычно связана со снежниками (рис. 16.3).



Рис. 16.3. Луговая растительность, развивающаяся на месте недавно стаявшего снежника на выположенном хребте Ельбентуларкыр (Чулышманское нагорье, Алтай) (фото автора)

В районах с субарктическим климатом альпийская растительность не развивается даже при наличии довольно значительного оледенения (хребты Сунтар-Хаята, Верхоянский, Черского) из-за суровости климата, уступая место тундровым ценозам.

Обращает на себя внимание большое физиономическое сходство альпийско-лугового ландшафта в различных пределах альпийской зоны северного полушария, например, Агульские Белки Восточного Саяна, Северный склон Большого Кавказского хребта (Тибердинский заповедник) и северо-западной части США (полуостров Олимпик гора Рейньер), но при сходстве жизненных форм имеются значительные отличия в видовом и даже в родовом составе флоры (Малышев, 1977). Пространственная разобщённость лугового типа природной среды является важным его признаком, отражающая преобладание общих черт природы над локально-региональными по мере приближения к снеговой линии (Голубчиков, 1996).

В нижней части альпийских ландшафтов выделяют субальпийский пояс выше которого, обычно располагается альпийский пояс (рис. 4). Для субальпийского пояса Алтая характерным элементом являются высокотравные фитоценозы, слагающиеся почти исключительно поликарпическими травами (из двудольных). Эти травы характеризуются закладкой почек возобновления глубже поверхности почвы (очень редко почти над поверхностью), но при этом они обычно не развивают особо специализированных запасующих подземных органов. Они мощно растут, развивают большую массу и мало теряют ее к концу вегетации. Высокотравные фитоценозы часто смешивают с лугами (и иногда классифицируют как субальпийские луга), однако от лугов их отличают такие важные признаки как практически полное отсутствие злаков (или их мало), развитие ценозов начинается не сразу после схода снега, а лишь при достаточном прогревании верхних горизонтов почвы (которые никогда не промерзают). Подстилка и дерн в таких сообществах не образуются, и сочная фитомасса почти нацело сгнивает под снегом. Естественно, что подобные ценозы могут развиваться только в условиях достаточного увлажнения (но не заболачивания) в течение всего сезона и при высоком снеговом покрове. Этот тип растительности развит в Алтае и Саянах, а также на Кавказе, Средней Азии и в меньшей степени в Альпах (Камелин, 1998). В растительности субальпийских фитоценозов Средней Азии основной фон создают луговые злаки, определяющие почти полную задернованность (Вальтер, Алехин, 1936), что оправдывает название этих сообществ – субальпийские луга.

Весьма интересными представляются взаимоотношения злаков и двудольного разнотравья в альпийских ландшафтах. В.В. Алехин (1938) считает, что злаки, благодаря мощному задернению почв, являются конечной (климаксовой) стадией развития луговой растительности высокогорий Средней Азии, тогда как разнотравье является промежуточной (сукцессионной) стадией развития высокогорных лугов. В то же время, в альпийских ландшафтах Алтая злаки обычно не входят в число доминирующих видов высокотравных и среднетравных фитоценозов. Это, по-

видимому, объяснимо существованием условий, в которых злаки не могут конкурировать с разнотравьем из двудольных (см. раздел 2.4.4.). Вероятно, в более аридных условиях Средней Азии, где двудольные растения не могут реализовать свой фитоценотический потенциал, злаки получают преимущество как более ксероморфные формы, что и обеспечивает их преобладание. Такие сообщества можно считать переходными к лугостепям. В целом в альпийских ландшафтах усилению аридности климата соответствует ряд: высоко-, среднетравье из двудольных (часто с примесью не дерновинных злаков) – высоко-, среднетравные луга – лугостепи. Существование различных вариантов луговой (здесь и дальше – в широком смысле) альпийской растительности может быть связано с деятельностью человека, например, широкое распространение сообществ белоуса на Кавказе, как следствие высокой пастбищной нагрузки.

В целом, в субальпийских и альпийских лугах преобладают мезоморфные травянистые поликарпики с оротропными побегами (двудольные, широколистные злаки), формирующее сомкнутые фитоценозы. В случае, когда снеговая линия опускается до уровня их развития, подобные сообщества могут преобладать абсолютно по всему профилю высокогорий.

В верхней части зоны альпийского ландшафта можно встретить низкотравные альпийские луга (рис. 16.4., 16.5.) (или альпийские ковры, маты (Matten)), с доминированием небольших, преимущественно розеточных и шпалерообразных биоморф, образующих сомкнутый, почти одноярусный травянистый покров (5–8 (10) см высоты).



Рис. 16,4. Низкотравный альпийский луг на Северо-Чуйском хребте (Алтай) (фото автора)

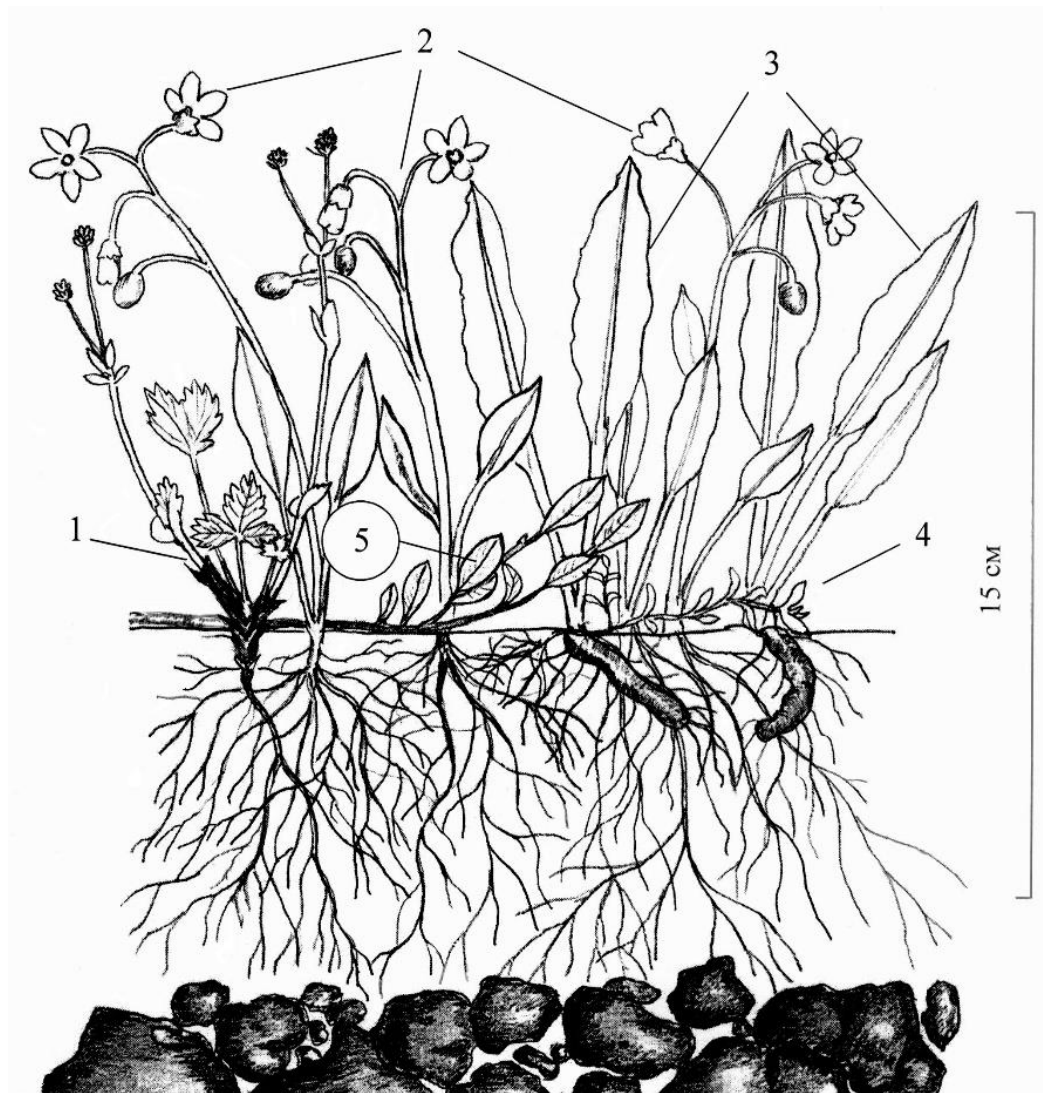


Рис. 16.5. Вертикальная структура фрагмента низкотравного луга на склоне западной экспозиции (отроги Северо-Чуйского хребта (Алтай), 2400 м над ур. м.): 1 – *Potentilla gelida*, 2 – *Claytonia joanneana*, 3 – *Bistorta officinalis*; 4 – *Cerastium subciliatum*; 5 – *Salix rectijulis* (рис. автора)

Обычно подобные сообщества формируются в условиях достаточного увлажнения возле тающих снежников, образуя небольшие по площади участки – «нивальные луговинки», которые можно встретить по всему высотному профилю гор. Особенно контрастно такие сообщества с миниатюрными растениями смотрятся на фоне высоких трав и деревьев в верхней части лесного пояса. Только в верхней части альпийского пояса эти сообщества могут занимать довольно большие площади, являясь поясной растительностью – «нивальными лугами». Здесь нивальные луга приурочены к местообитаниям, где накапливаются мелкие эродированные частицы горных пород, сносимые тальми водами. Для формирования типичного ковра необходима почва мощностью 30–60 см (Наринян, 1960), подточное или застойное увлажнение тальми холодными водами и низкие в период вегетации температуры воздуха. В таких условиях сомкнутые ковровые группировки являются устойчивыми (климаксовыми сообществами).

На первом этапе формирования почв, на маломощной почве, образующейся на поверхности камней, в сообществе могут преобладать злаки и другие виды с мочковатыми и неглубокими корнями. Однако по мере дальнейшего развития почвы преобладание переходит к ковровым доминантам с глубокой корневой системой, пока не сформируется сообщество типичного альпийского ковра (рис. 17). В зависимости от местообитания в образовании структуры коврового дерна могут преобладать или корневищные, или корневые задернители. В некоторых случаях растения альпийских ковров взаимно переплетаются корневищами, образуя общий дерн (рис. 18). Это свойство становится решающим фактором в устойчивости фитоценозов в условиях интенсивно протекающей эрозии в высокогорьях, где победителем в борьбе за существование выходит то растительное сообщество, у которого индивидуальные дернины проявляют наибольшую степень взаимосплетения. Образовавшийся ковровый дерн в дальнейшем сам принимает активное участие в накоплении влаги путем быстрой инфильтрации поверхностных вод. Ковровая растительность в дальнейшем благодаря губчатости своего дерна сама принимает активное участие в накоплении и сохранении влаги (Микеладзе, 1960), что становится важным фактором существования подобных сообществ в семиаридных горных системах.

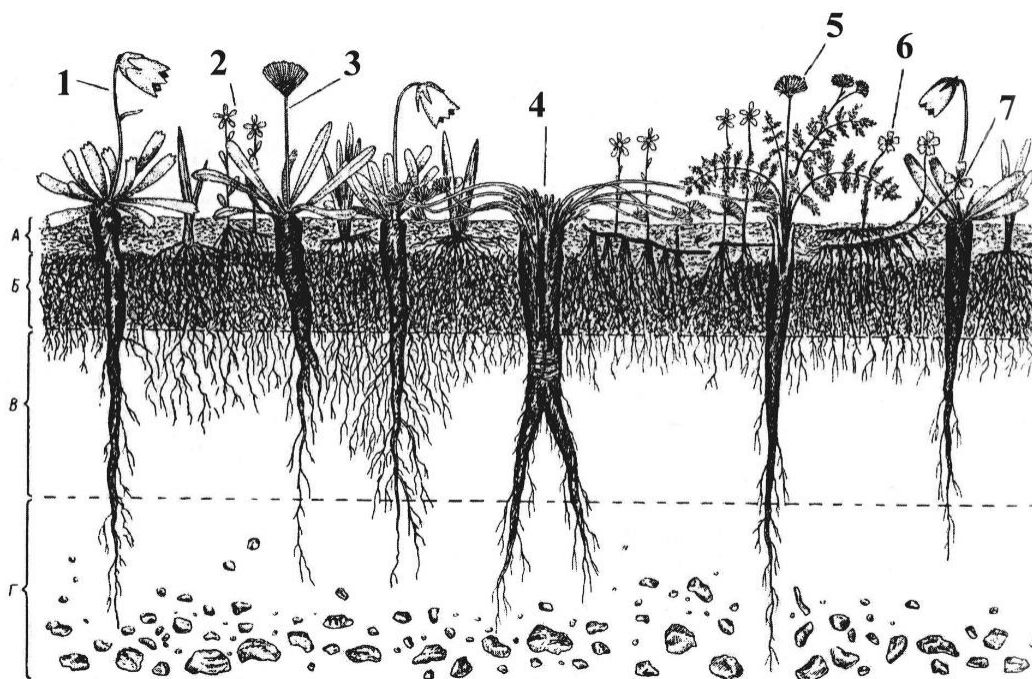


Рис. 17. Вертикальный профиль ковровых видов и горизонты их распределения на горе Арагац (Армения) (по: Наринян, 1960): 1 – *Campanula tridentata*; 2 – *Minuartia aizoides*; 3 – *Taraxacum steveni*; 4 – *Chamaesciadim acaule*; 5 – *Carum caucasicum*; 6 – *Cerastium cerastioides*; 7 – *Sibbaldia parviflora*. А – труха (0,3 см); Б – войлочный слой (сплетение живых и мертвых корешков); В – зона кистекорневых видов; Г – зона стержнекорневых видов

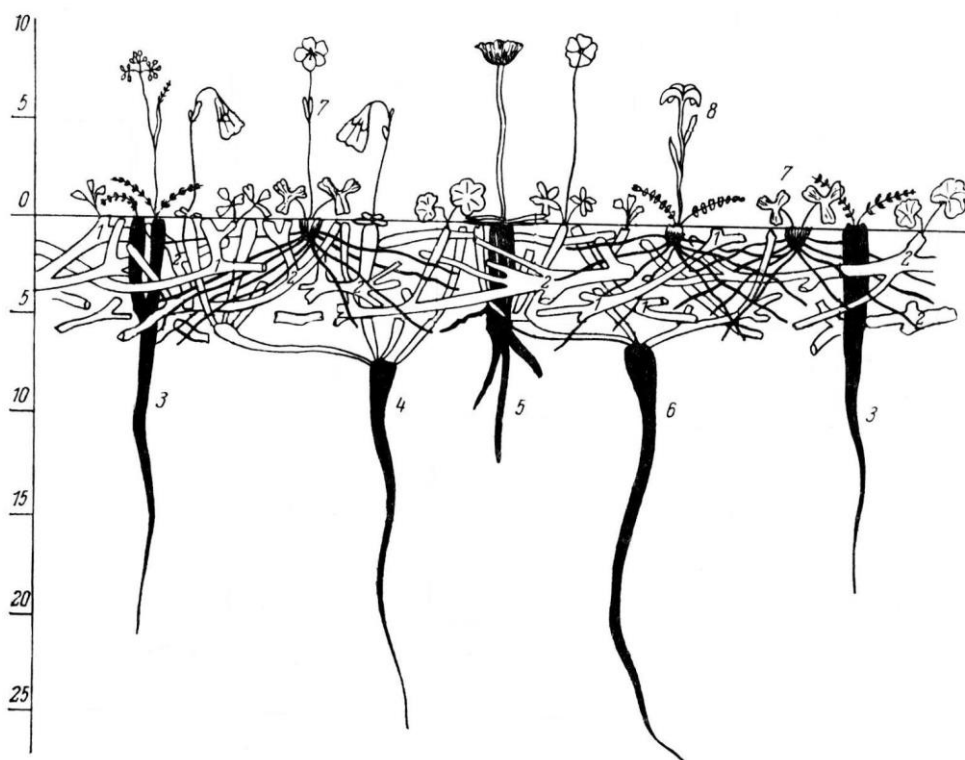


Рис. 18. Структура коврового дерна (по: Микеладзе, 1960): 1 – *Sibbaldia semiglabra*; 2 – *Alchimilla retinervis*; 3 – *Carum caucasicum*; 4 – *Campanula tridens*; 5 – *Taraxacum steveni*; 6 – *Potentilla crantzii*; 7 – *Ranunculus oreophilus*; 8 – *Pedicularis nordmanniana*

Альпийские ковры (или нивальные луга) часто образуют мозаику с другими типами высокогорной растительности, занимая ложбинки и понижения. На Алтае они часто соседствуют с тундровой растительностью или петрофитными группировками растений (большая часть из 84 выявленных на нивальных лугах Алтая видов цветковых растений не являются специфическими для этих сообществ). На массиве Арагац альпийские ковры тяготеют к понижениям микрорельефа, в то время как злаково-разнотравные луга приурочены к положительным формам рельефа (Наринян, 1960).

Гольцовый (горно-тундровый) ландшафт развивается в основном на базе гольцового рельефа, характерного, например, для гор Восточной Сибири и Северного Урала, поднимающихся выше высотного предела лесов, но не настолько высоко, чтобы достигнуть снеговой линии. Для гольцового рельефа характерны пологие, более или менее выровненные формы вершин, образующиеся во многом благодаря процессам разрушения атмосферными воздействиями выдающихся элементов рельефа (при лимитирующем влиянии морозного выветривания), которые преобладают над водной эрозией, способствующей развитию контрастных форм рельефа (Толмачев, 1948). За счет проникновения воды в трещины материнской породы и раскалывания последней на глыбы при образовании льда происходит перемещение глыб к периферии горной вершины, что приводит к уплощению вершин и террасированию склонов. Этот процесс возможен только на высотах, где имеется чередование оттаивания и замерзания воды, и нет растительного

покрова (Куваев, 1985). Отмеченное А.И. Толмачевым (1948), относительно большое количество летних осадков характерное для гольцовых ландшафтов, является необходимым условием для морозного выветривания, разрушающего монолитные горные породы. Россыпи камней, образующиеся в результате этих процессов на вершинах гор, дают начало «каменным рекам», или курумам, спускающимся с вершин в долины.

Довольно часто сходный с гольцовым рельеф связан с горообразовательными процессами. Например, рельеф с плоскими формами может быть образован в результате эрозии высоко поднятых в результате горообразовательных процессов древних поверхностей выравнивания. На Алтае и Саянах подобные уцелевшие от размыва палеогеновые поверхности выравнивания называют «тасклы» или «сарамы». На Тянь-Шане перемещенные по разломам отдельные блоки образовали на высотах 3000–4000 м серии платообразных поверхностей с прямолинейными уступами («сырты»), над которыми более чем на 1000 м высятся обрывистые утесы альпинотипных скалистых вершин (Голубчиков, 1996). Не всегда выположенные формы рельефа связаны с развитием горных тундр. Например, в пригребневой части Карпат – относительно невысокой горной системы, развит денудационный рельеф с относительно мягкими (гольцовыми) формами, возникший на основе исходной пенепленизированной поверхности миоценового возраста. Древние ледниковые формы, развитые на противоположных склонах наиболее высокого массива Черногора не соединились своими задними стенками и не образовали как это характерно для высокогорного альпийского рельефа, острых гребней (Гвоздецкий, Голубчиков, 1987). Как отмечалось ранее, в высокогорьях Карпат преобладает альпинотипная растительность, как отражение современного климата высокогорий этой горной системы.

Климат, способствующий развитию гольцового рельефа, благоприятствует развитию горно-тундровой растительности. В типичном случае подобная растительность характерна для невысоких (не достигающих или едва достигающих своими вершинами снеговой линии) внутриконтинентальных гор Евразии и Северной Америки с суровым, континентальным климатом. По мнению А.И. Толмачева (1948), область развития гольцов характеризуется суровостью зим и умеренностью или просто скудностью (часто – резко выраженной) зимних осадков. Как отмечает П.Л. Горчаковский (1975) – горные тундры в отличие от альпийских ландшафтов характеризуются более продолжительным дневным освещением в период вегетации, менее интенсивной солнечной радиацией, большой облачностью, гораздо более низкими температурами, менее обильным снабжением влагой, вечной мерзлотой. Но, далеко не всегда преобладание тундровой растительности можно объяснить зональными характеристиками климата гор, часто развитие этого компонента тундрового ландшафта можно связать с другими причинами. Например, широкое развитие тундр в горах Кузнецкого Алатау (рис. 18,1.) при значительном количестве зимних осадков, позволяет

предполагать, что сумма зимних осадков в формировании подобных сообществ и ландшафтов не всегда играет решающую роль.



Рис. 18.1. Гольцовый (горно-тундровый ландшафт) в Кузнецком Алатау (фото автора)

В данном случае, небольшие абсолютные высоты, даже при большом количестве осадков не позволяют сформироваться мощным ледниковым узлам и соответственно альпийскому типу рельефа. Снег сдувается с плоских горных вершин, что благоприятствует проявлению процессов морозного выветривания и развитию тундровой растительности. Кроме того, широкому развитию лугов в высокогорьях Кузнецкого Алатау, являющимся северным отрогом Алтайской горной страны, препятствует общая суровость климата. В результате чего здесь отсутствует сплошной пояс альпийских лугов, а альпийско-субальпийские луга, образуя своеобразную мозаику с древесной растительностью, напрямую контактируют с горной тундрой, которая развивается на выположенных вершинах. В типичных гольцах пояс альпийской растительности отсутствует, и тундры развиваются сразу выше верхней границы леса. Закономерности и причины формирования подобного типа поясности хорошо выявляются в Горном Алтае – горной системы находящегося на восточной границе основного ареала высокогорных альпийских ландшафтов и на юго-западной границе распространения гольцовых ландшафтов. В более низких горах Алтая обычно преобладают гольцовые ландшафты (рис. 18.2.), хотя и здесь можно встретить и гляциальные формы рельефа, связанные с плейстоценовым оледенением.



Рис. 18.2. Горная тундра на горе Яну (Теректинский хребет, Алтай) (фото автора)

Контакт леса с горными тундрами можно наблюдать в гораздо более аридных условиях, например, на северном макросклоне хребта Талдуаир (Юго-Восточный Алтай). Причем здесь горные тундры в верхней части лесного пояса образуют сообщество типа «лесотундры», аналог подобных сообществ на северной границе леса (рис. 18.3.).

Можно выделить следующие варианты перехода от лесных ландшафтов к гольцовым:

- психрофильный (субальпийские луга и редколесья–тундра), когда низкие температуры даже при значительном количестве осадков препятствуют значительному проникновению луговой растительности в высокогорья (например, западный макросклон Кузнецкого Алатау), в то время как луговая растительность широко распространена в лесном поясе;

- континентальный (лес-тундра), когда развитию луговой растительности препятствует суровый континентальный климат (горы Восточной Сибири, Урала и др.).

- семиаридный (лес–тундра), когда засушливый климат препятствует развитию луговой растительности по всему горному профилю (например, северные и западные склоны засушливых районов Алтая и Монголии на которых существует экспозиционный пояс лесной растительности.



Рис. 18.3. «Лесотундра» на хребте Талдуаир (Юго-Восточный Алтай) (фото автора)

Горно-тундровый ландшафт в высоких, умеренно влажных и семиаридных горах, с хорошо выраженным нивальным поясом может совмещаться в высотном профиле с альпийским ландшафтом (рис. 3, 4). Здесь горные тундры развиваются выше пояса альпийской растительности, что является, прежде всего, результатом повышения уровня снеговой линии до высот обуславливающих, экстремализацию условий (прежде всего из-за понижения температур), исключая развитие мезоморфной луговой растительности. В этом случае образование тундровых ландшафтов объяснимо не общеклиматическими (зональными) условиями, а общей тенденцией увеличения суровости климата с увеличением абсолютной высоты, что позволяет говорить о большей толерантности тундровой растительности к экстремализации условий обитания по сравнению с альпийско-луговой растительностью. Для подобных местообитаний более характерны так называемые «псевдотундры» (рис. 18.4.) – сообщества, напоминающие горные тундры, но практически без участия горнотундровых видов (Камелин, 1998). Эта растительность, генетически восходящая к альпийскому типу растительности, является следствием «переработки» исходно альпийских видов в результате их адаптации к более суровым условиям горно-тундрового и субнивального поясов. В результате чего у растений выработались адаптации к существованию в наиболее суровых условиях, в том числе и на морфологическом уровне – подушковидность, розеточность, миниатюрность, геофитизированность (см. также раздел 2.4.4.). Характерно, что подобные растения образуют и сомкнутые альпийские ковры, растительность которых имеет много общего с разреженной пионерной

растительностью высокогорий и в своем происхождении связана с ней (Растительный покров СССР, 1956). Это позволяет говорить о промежуточном положении высокогорной ковровой растительности, отнесение которой к альпийскому типу ландшафта отнюдь не, бесспорно.



Рис. 18.3. «Псевдотундра» в верховьях долины Тетё (Северо-Чуйский хребет, Алтай)
(фото автора)

Характерными сообществами псевдотундр являются криофитные подушечники (рис. 18.4.) – тип растительности, распространенный в верхних поясах высокогорий внутриконтинентальной Азии. Р.И. Злотин (1975) вслед за Н.Д. Кожевниковой называет подобные сообщества на Тянь-Шане высокогорными тундровидными подушечниками, отмечая тем самым их близость к высокогорным тундрам. В целом биоморфологическое сходство псевдотундр с высокогорными тундрами показывает параллели в биоморфологической эволюции растений при приспособлении к экстремальным условиям перигляциала и позволяет рассматривать входящие в них типы растительности в рамках горно-тундрового ландшафтного комплекса.

В горах с наиболее гумидным типом климата широкому развитию тундрового типа ландшафта препятствует не столько прямое влияние климата, сколько низкое положение снеговой линии, нивелирующее высокогорную зону.



Рис. 18.4. Кривофитные подушечники (сиббальдиево-лапчатковые сообщества) на гребне Курайского хребта (Алтай)

Таким образом, в формировании современной ландшафтной обстановки горных тундр ведущим компонентом является климат. В целом для горно-тундровых ландшафтов характерно (по: Толмачеву, 1948 с изменениями и дополнениями): а) континентальность и суровость климата; б) обычно наличие скудного или умеренного снегового покрова, дающего лишь ограниченное укрытие растениям в зимний период. Этот фактор оказывается ведущим в формировании гольцовых ландшафтов в областях с обильным увлажнением в летний период, например в Буреинском нагорье, где летние осадки составляют до 70 % годовой нормы (Осипов, 2002); в) меньшее, по сравнению с альпийским ландшафтом обеспечение влагой за счет таяния зимних снегов (в виду малого их запаса); в) частое развитие вечной мерзлоты вследствие сильного выхолаживания грунтов при слабом развитии снежного покрова; г) широкое развитие процессов застоя влаги вследствие преобладания плоских и слабонаклонных поверхностей и наличия водоупорного слоя многолетней мерзлоты; д) замедленность процессов почвообразования в связи с низкими температурами субстрата и относительно малой биологической продуктивностью растительных сообществ.

Для гольцового (горно-тундрового) ландшафта характерно преобладание зарослей кустарников и кустарничков (ивы, кедровый стланец, рододендроны, дриада, вересковые) и широкое развитие мхов и лишайников (то есть «ресурсосберегающих» биоморф (см. раздел 2.4.4.)), что делает их похожими

на арктические тундры. Основные отличия альпийского и гольцового ландшафтов приведены в таблице 3.

Таблица 3.

Соотношение основных признаков альпийского и гольцового (горно-тундрового) ландшафтов (по: Bliss, 1963; Кильдюшевский, 1959; Горчаковский, 1975 с изменениями)

Признак	Альпийский ландшафт	Гольцовый (горно-тундровый) ландшафт
Рельеф	Резко рассечённый	Преобладают плоские и слабо наклонные поверхности
Зимние температуры	Менее низкие	Значительно ниже
Снеговой покров	Гораздо более обильный, хорошо защищающий растения от холода	Скудный или умеренный, дающий лишь ограниченной укрытие растениям в период вегетации
Промерзание почвы	Мерзлотные процессы распространены локально и приурочены к поверхностям на которых отсутствует снег	Почва зимой всегда промерзает. В ряде районов имеется вечная мерзлота
Летние осадки	Более обильны, выпадают в виде быстро проходящих ливней	Менее обильны. Выпадают часто в виде длительных морозящих дождей
Почвообразование	Более интенсивное, почвы богаты гумусом	В связи с низкими температурами замедлено, почвы беднее гумусом
Корневая система растений	Проникает довольно глубоко в почву	Проникает в почву сравнительно неглубоко
Энтомофауна	Относительно богата в нижней части высокогорий, большинство растений насекомоопыляемые	Бедна. Большинство растений ветроопыляемые
Луковичные растения	Сравнительно многочисленны в нижней части высокогорной зоны	Редки
Преобладающие растительные сообщества	Мезоморфная альпийская и субальпийская растительность	Горные тундры и заросли нивелированных кустарников, мохово-лишайниковые сообщества

Высокогорно-стенной ландшафт (рис. 18.5.) характерен для семиаридных гор внутриконтинентальной Азии. Представителями высокогорных степей являются криофитные степи, распространенные в горах Гобийского и Монгольского Алтая, южного макросклона Хангая, Юго-Восточного Алтая и Южной Тувы (Степи..., 2002). Мощное развитие типчаковых высокогорных степей характерно для Средней Азии и Южного Казахстана. К основными очагам развития высокогорных степей относятся

Центральный Тянь-Шань, многочисленные массивы Нарынского бассейна, где они образуют хорошо выраженный степной пояс. Имеются высокогорные степи в Западном Тянь-Шане, Таласском, Киргизском, Джунгарском Алатау. Степями покрыт хребет Кетмень. На южных склонах хребта Петра Первого известны крайне западные участки типчаковых степей. Известны высокогорные степи и в Горах Памиро-Алая. Наиболее благоприятными для развития высокогорных типчаковых степей являются в Средней Азии изолированные хребты и, особенно по сторонам, обращенным на юг, и замкнутые долины, подобно Алайской (Коровин, 1934).



Рис. 18.5. Высокогорные степи на хребте Сайлюгем (Алтай) (фото автора)

В Южной Америке аналогичный высокогорно-степному ландшафт, развивающийся на Центрально-Андийском нагорье Северного Перу, в местах с сезонно-влажным климатом (3–4 сухих месяца) и резкими перепадами температур, при средней температуре самого теплого месяца ниже 7°C, называется халка.

Высокогорно-степной тип ландшафта является производным от зонального степного ландшафта, проникающего в высокогорья. Характерной чертой климата степных ландшафтов – как горных, так и равнинных является отсутствие засушливого и наличие полузасушливого периода продолжительностью 2–3 месяца (Владыченский, 1998). Высокогорные степи имеют ландшафтное значение при следующих средообразующих условиях: годовая сумма осадков 200–450 мм с весенне-летним режимом выпадения (Ладыгина, 1986). Наряду со сходством с зональными степями, высокогорные степи имеют некоторые отличия, проявляющиеся в составе и структуре

растительного покрова. Высотные пределы их распространения изменяются с широтой. Криофитные степи обычны на высотах от 2200 до 2600 м в горах Южной Сибири, в южной части Монгольского Алтая они занимают диапазон от 3000 до 3400 м над ур. м. (Степи..., 2002). Среди важных особенностей экотопа криофитных степей следует отметить высокодренируемые щебнистые субстраты, на которых растения испытывают дефицит влажности почти весь вегетационный период, очень слабо выраженный снежный покров и, наконец, высокие суточные, и сезонные колебания температур. Амплитуда суточных колебаний температур на поверхности почвы в середине лета может достигать 38–40°C (от –2;–5° до +35–38°C). Подобные местообитания, где даже в вегетационный период температура поверхностных слоев почвы довольно часто опускается ниже нуля, можно квалифицировать как регионы с развитием сухой мерзлоты (Намзалов, Королюк, 1991).

Основными доминантами криофитных степей Азии являются мелкодерновинные злаки: *Poa attenuata*, *Festuca lenensis*, *F. tschujensis*, *Koeleria altaica* и др. (рис. 19) (Степи ..., 2002). В Южной Монголии в степях из разнотравья доминируют в основном криофитные виды *Oxytropis chionophyla*, *O. oligantha*, *Potentilla nivea*, *Eritrichium pauciflorum*, виды рода *Androsace*. Часто в роли содоминантов выступают осоки (Волкова, 1986). Генетически, доминанты горностепных формаций должны рассматриваться как видоизменения степных растений внутренних областей Азии (Толмачев, 1948). Вместе с тем, пограничное положение высокогорно-степных ландшафтов, отсутствие биогеографического барьера в виде лесного пояса способствует тому, что в составе горных степей большую роль играют высокогорные виды (количество которых в подобных сообществах достигает 24 % (Ревушкин, 1988)). В Средней Азии, в типчаковых степях, развивающихся в более влажных условиях, состав видов бывает разнообразнее. Прибавляются горечавки, примулы, незабудки, альпийские маки и др. виды, придающие степи луговой характер. Получаются сообщества переходного от степи к лугу характера, которые могли бы быть названы высокогорными лугостепями (Коровин, 1934).

Е.А. Волкова (1986) в Центральной Азии рассматривает подпояс высокогорных степей как переходный между настоящими степями и высокогорными кобрезиевниками. Характерно, что в более гумидных условиях, в которых развиваются более мезофильные варианты степей и фрагментарно встречаются луговые степи, пояс высокогорных степей отсутствует, а смена к высокогорным типам непосредственно идет через остепненные кобрезиевники (Волкова, 1996).



Рис. 19. Растения криофитных степей (по: Степи... , 2002): 1 – *Koeleria altaica*; 2 – *Eremogone formosa*; 3 – *Aster alpinus*; 4 – *Festuca tschujensis*; 5 – *Poa attenuata*

На многих хребтах северных районов Центральной Азии встречаются сообщества **кобрезиевников**. Эта специфическая растительность, развивающаяся на дренированных, малоснежных местообитаниях, отнесена А.В. Куминовой (1960) на Алтае к травянистым тундрам. По мнению Е.А. Волковой (1986) кобрезиевники тяготеют к луговой растительности, однако это особые низкотравные криофитные луга, остепненные в нижней части и носящие лугово-болотный характер в верхней части пояса своего распространения. Б.Б. Намзалов (1985) в Тыве относит кобрезиевики к

криофитным лугам, которые на южных склонах гор при заметном усилении сухости почв сильно остепняются и уступают место криоксерофитным осоково-кобрезиево-типчаковым сообществам. Вероятно, кобрезиевики можно рассматривать как специфическую растительность, замещающую альпийско-луговую растительность во внутриконтинентальных аридных высокогорьях умеренного климатического пояса. Кобрезиевые луга тяготеют к Северным горным цепям Средней Азии (Вальтер, Алехин, 1936), однако, господствующее положение кобрезиевники занимают в горах Монголии, где климатические условия оптимальны для формирования такого типа сообществ (Волкова, 1986). Именно в горах Монголии кобрезиевники достигают своего наибольшего фитоценотического разнообразия и являются ландшафтообразующими (Карамышева, 1986).

Для ландшафта кобрезиевников характерны выровненный платообразный рельеф, широкое развитие микрорельефа мерзлотного происхождения и связанное с ним перераспределение почвенной влаги, длительные суровые малоснежные зимы, короткое с небольшим количеством осадков лето (Волкова, 1986). Отсутствие ледников на большинстве горных вершин и вследствие этого отсутствие постоянного притока вод, сильные иссушающие ветры, особенно в зимний период в условиях засушливого климата обуславливают периодический недостаток влаги в верхних слоях почв (вплоть до засухи в летний период – все эти экологические факторы определяют развитие ландшафта кобрезиевников) (Карамышева, 1986).

Основными биоморфами кобрезиевников являются травянистые дерновинные многолетники ксерофитного облика из рода *Kobresia* (рис. 20), которые так плотно задерновывают почву, что совершенно вытесняют все другие виды.

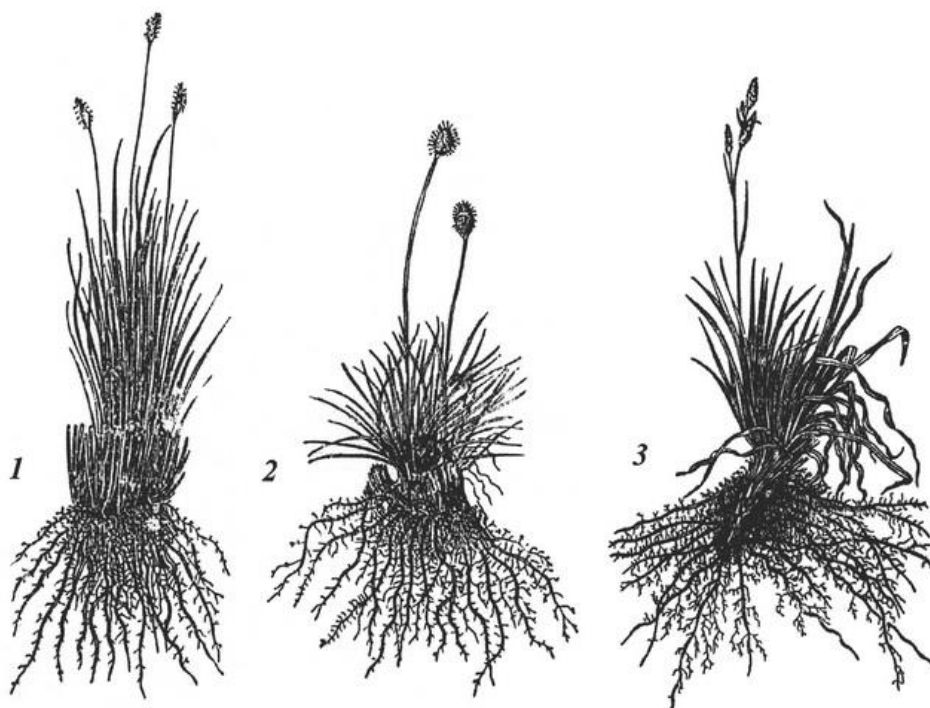


Рис. 20. Кобрезии (*Kobresia myosuroides*, *K. schoenoides*) и осока (*Carex sempervirens*) – характерные растения ландшафта кобрезиевников

Иногда к кобрезиям примешиваются сходные по экологии внешнему облику ксерофильные виды осок (рис. 20) (Вальтер, Алехин, 1936). В отличие от альпийских лугов, кобрезиевые луга содержат небольшое количество видов, которые способны существовать на плотно задернованной кобрезиями почве. Изучение состава кобрезиевых и осоковых сообществ показало довольно пёстрый состав доминирующих экологических групп видов, слагающих эти сообщества. В нижнем подпоясе кобрезиевиков и осочников максимально представлена группа криоксерофитов. В верхнем подпоясе наряду с криоксерофитами в сообществах участвуют криомезофиты и даже могут присутствовать отдельные виды криогигрофитов (Волкова, 1994).

Ландшафт *нагорных ксерофитов* обычно развивается в высокогорных районах юга Средней Азии, Центральной Азии, Армянского нагорья, северо-западной Африки и юга Испании, Сицилии, Балканского полуострова. Для этого типа ландшафта характерны жестколистные, колючие подушковидные растения, образующие своеобразный тип растительности – ксерофитные подушечники (рис. 20.1.), колючие кустарнички или полукустарнички, ксерофитные многолетние травы (бобовые, сложноцветные, злаковые, губоцветные и др.) (Толмачев, 1948).



Рис. 20.1. Ландшафт нагорных ксерофитов с доминированием колючих подушковидных растений рода *Acantholimon* в Киргизии (фото автора)

Анализ этой группы растений позволяет оставить в типе нагорных ксерофитов лишь нетравянистые хамефиты широкого термэкологического диапазона, геофильные, тесно связанные со скелетными, хорошо дренированными грунтами нижних денудационных ярусов рельефа гор,

замещающие только аридные типы растительности (Агаханянц, 1970; 1981). В сообществах нагорных ксерофитов Средней Азии принимают участие однолетники, присутствие которых оживляет ландшафт, особенно в весенние месяцы. В верхнем поясе развития нагорных ксерофитов, так же, как и в северных районах их распространения, однолетники мало заметны (Коровин, 1934).

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). Для областей развития подобного ландшафта 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 (Толмачев, 1948).

На склонах, обрамляющих котловины гор Юго-Восточного Алтая сообщества колючих подушковидных растений *Oxytropis tragacanthoides* (рис. 21) к которым иногда примешиваются не колючие, плотные подушки *Silene turgida*, образуют ландшафт нагорных ксерофитов на северной границе своего ареала. Здесь нагорные ксерофиты 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. (Волков, 2003). В некоторых местообитаниях тарагакантоостролодочниковые 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*, которые можно рассматривать как следствие конкуренции подушек со злаками за световой ресурс. Вполне вероятно, что в таких местообитаниях ксерофитные подушковидные растения могут существовать лишь при наличии сухих периодов, или выпаса скота, которые угнетают злаковую растительность (Волков, 2002 [а]). 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 колочетравья $- 0,15-0,50$, горные степи $- 0,35-0,60$. Характер распространения ксерофитных подушечников имеет явную связь с их экологией. Нагорные ксерофиты 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 (Волков, 2003).



Рис. 21. Сообщество подушковидных растений с доминированием остролодочника трагакантового *Oxytropis tragacanthoides* (фото автора)

Горно-пустынный тип ландшафта (пустыни-тундры по Е.П. Коровину, 1934) в высокогорьях развивается при крайнем дефиците влаги в сухих субтропических, тропических и субэкваториальных нагорьях – Восточном Памире, Куньлуне, Тибете (плато Чанган), Каракоруме, Андах. Некоторые черты горно-пустынного ландшафта характерны для сыртов Терской Алатау и других «внутренних» хребтов Тянь-Шаня. Для высокогорий, расположенных в других климатических поясах развитие этого типа ландшафта в высокогорной зоне не характерно. Например, даже в горах Южной Монголии,

обрамляющих Гоби, являющуюся одной из наиболее сухих пустынь Мира, пустыни занимают предгорную часть и заходят лишь в среднегорья (Волкова, 1986). В целом для внутриконтинентальной Азии высокогорные пустыни являются своеобразным продолжением зональных «жарких» пустынь, заходящих высоко в горы. В условиях крайне аридного климата пустыни заходят на большие высоты, например, до 4200 м на Восточном Памире (Агаханянц, 1981). В Андах развитие высокогорных пустынь в большей степени связано с барьерным эффектом грандиозных хребтов Кордильер и отчасти влиянием холодного Перуанского течения.

В высокогорьях Памира по всему профилю (3700–4700 м над ур. м.) преобладают высокогорные пустынные и пустынно-степные, сильно каменистые, маломощные и бедные почвы с переходом (выше 4700 м) в примитивные рухляковые почвы (Кутеминский, 1960; Стешенко, 1969). В условиях верхней части высокогорной зоны Памира почвы имеют достаточно большие и устойчивые запасы влаги (от 7 до 10 %), которые обеспечиваются близким положением уровня вечной мерзлоты и постоянным таянием снежников (Измайлова, 1963; Стешенко, 1969). В начале вегетации отмечается максимальное содержание воды в почве, в летний период (август) верхние горизонты ее (до 15–20 см) несколько иссушаются, но концу вегетации (сентябрь) влажность почвы снова повышается (Стешенко, 1969).

Высокогорные пустыни имеют крайне скудные осадки. Например, Внутренние районы Памира получают 70–120 мм осадков в год. Вместе с тем, 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). По сравнению с жаркими пустынями и полупустынями, растения высокогорных пустынь построены по плану растений, не испытывающих недостатка во влаге. У большинства из них листья обладают хорошо развитой пластиной. Растения безлистые, подобные многим растениям песчаных пустынь, во флоре Памира и высокогорного Тянь-Шаня отсутствуют. На существование растений в сравнительно влажной среде указывает способность многих растений горных пустынь образовывать придаточные корни, свойственные растениям на сравнительно влажных почвах (Коровин, 1934). С другой стороны, как показывают исследования (Свешникова, 1965), по основным чертам водного режима растения Памира более сходны с растениями равнинных жарких пустынь, чем растения Альп.

Как правило, флоры горных пустынь богаче флор равнинных пустынь, что связано с пестротой природы гор, активным видообразованием в поясных изолятах, сохранением реликтов в горных убежищах (Бабаев, Зонн и др., 1986). Кроме того, сами формы растений и их приспособления к

высокогорным пустыням своеобразны и отличны от приспособлений в жарких пустынях. Кустарники отсутствуют, а преобладают приземистые полукустарники, многолетние травянистые растения и уплощенные подушковидные растения (Коровин, 1934). Для растительности горных пустынь Памира характерно довольно большое количество однолетников (Коровин, 1934). Таким образом, хотя и существуют существенные отличия высокогорных пустынь от равнинных, необходимо признать их ландшафтную близость. Увеличение абсолютной высоты и аридности климата являются причиной высокой пространственной неоднородности среды обитания растений в высокогорьях. Усиление действия этих факторов способствует увеличению экологической неоднородности высокогорной растительности, что обуславливает ее типологическую расплывчатость (Волков, 2002 [а]). Это обеспечивает проникновение ксерофитных растений в верхние пояса аридных гор. Встречающиеся на Памире терескен, часто доминирующий в ландшафте, солянка (*Halogeton glomeratus*) и некоторые другие, встречаются также и на равнинах (Коровин, 1934). Но при этом часто такие растения на равнинах и в горах имеют существенные морфологические отличия (см. раздел 2.4.4.). На наибольших высотах, вблизи снеговой линии такие растения пустынь могут соседствовать с альпинотипными группировками, дифференцируясь в рельефе.

Аридные высокогорные пустыни необходимо отделять от холодных высокогорных пустынь (гольцовые и субнивальные-нивные холодные высокогорные пустыни). Лишь в наиболее аридных горных областях, граница между ними в значительной степени расплывчата. Но, в этом случае, верхняя и нижняя часть профиля горных пустынь довольно сильно различаются по физико-географическим условиям, что отражается на растительности, хотя для некоторых видов растений характерна очень большая амплитуда освоения высот. Г.М. Ладыгина (1960) среди высокогорных пустынь Памира выделяет эукриофитные пустыни, занимающие верхний предел распространения полукустарничковой растительности на высотах от 4200–4300 до 4900 м над ур. м. с господством низкорослых кустарничков, средней высотой 5–7 см с плохо выраженными процессами одревеснения побегов с обильным включением подушковидных растений и гемикриофитные пустыни (от 3500 до 4300–4400 м) с господством эукриофитных полукустарничков со средней высотой не более 10–15 см. Высокогорные пустыни отличаются от ниже лежащих среднегорных пустынь смещением фаз развития на более поздний период при общем сокращении периода вегетации. Вследствие этого для растений высокогорных пустынь характерно компактное и дружное вступление видов в ту или иную фазу развития и исчезновение смены аспектов. В то же время в среднегорьях фазы развития более растянуты, чувствуется смена аспектов, велика роль эфемеров и эфемероидов, часто наблюдается осенний вторичный рост вегетативных побегов, некоторые виды засыхают после цветения, не вступая в фазу плодоношения (Ладыгина, 1960).

В менее аридных горах аридные пустыни поднимаются на меньшие высоты (например, во Внутреннем Тянь-Шане – до высоты 3400 метров над

ур. м. (Агаханянц, 1981)). В этом случае аридные и холодные пустыни в горах разделены пространственно. В других, более гумидных, типах высокогорий развиваются только холодные высокогорные пустыни, ландшафтные различия которых от ландшафтов ниже лежащих поясов позволяет выделять ландшафт высокогорных холодных пустынь.

Высокогорные холодные пустыни (рис. 21.1.). Холодные пустыни отличаются от тундр господством механического выветривания и связанных с ним каменистых субстратов с небольшим участием фрагментарных почв, специфичной флорой, видовой бедностью, крайней разреженностью сосудистых растений, напочвенных мохообразных и лишайников (общее преكتивное покрытие (ОПП) обычно составляет 1–3 %), отсутствием вертикального расчленения растительного покрова, которое сменяется горизонтальным расчленением господствующих здесь накипных и других эпилитных форм, с ОПП до 90 % и более (Городков, 1947 и др.). Одной из форм ландшафта холодных пустынь являются холодные гольцовые пустыни (Куваев, 1985; Куваев и др., 2002). Обширные площади россыпей камней и щебня, осыпей в высокогорных пустынях едва прикрыты скудной мохово-лишайниковой растительностью, уютящейся между камнями. Только тонкая, разноцветная плёнка накипных лишайников покрывают моря каменных обломков (рис. 21.1.), между которыми лишь изредка можно встретить крошечные или распластанные по субстрату цветковые растения Куваев (1985). Холодные гольцовые пустыни широко распространены в Северном полушарии (рис. 22).



Рис. 21.1. Сообщество криофитных подушечников среди холодных пустынь Кюнгей-Ала-Тоо (Северный Тянь-Шань) (фото автора)



Рис. 21.1. Высокогорные пустыни на больших высотах – царство накипных лишайников (Северо-Чуйский хребет, Алтай) (фото автора)

Сравнение западно-саянских и субарктических холодных гольцовых пустынь свидетельствует об их принципиальном сходстве и в то же время о значительной специфике пустынь Западного Саяна, для которого характерно повышенное флористическое богатство. При обычном для этой растительности ОПП 1–2 %, они могут насчитывать до 20 и более видов сосудистых растений на 100 м² (Куваев и др., 2002). Это сближает холодные гольцовые пустыни с субнивальную растительность семиаридных и аридных гор. Под субнивальную растительность понимается растительность определённого высотного пояса, расположенного между поясом альпийских лугов и поясом почти сплошных фирновых полей (Долуханов, 1969). Субнивальная растительность, обычно менее разрежена (например, общее проективное покрытие группировок цветковых растений субнивального пояса Кавказа достигает 8–14 %, а криптогамных видов – до 40 % (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984), и, как правило, отличается большим количеством цветковых растений, находящих здесь более благоприятные условия увлажнения благодаря обильному таянию снегов в краткий вегетационный период. Почти все жизненные формы субнивального пояса являются специализированными, и приспособлены не только к низким температурам, но и резко меняющимся метеорологическим условиям (Нахуцришвили, 1974 [а]).

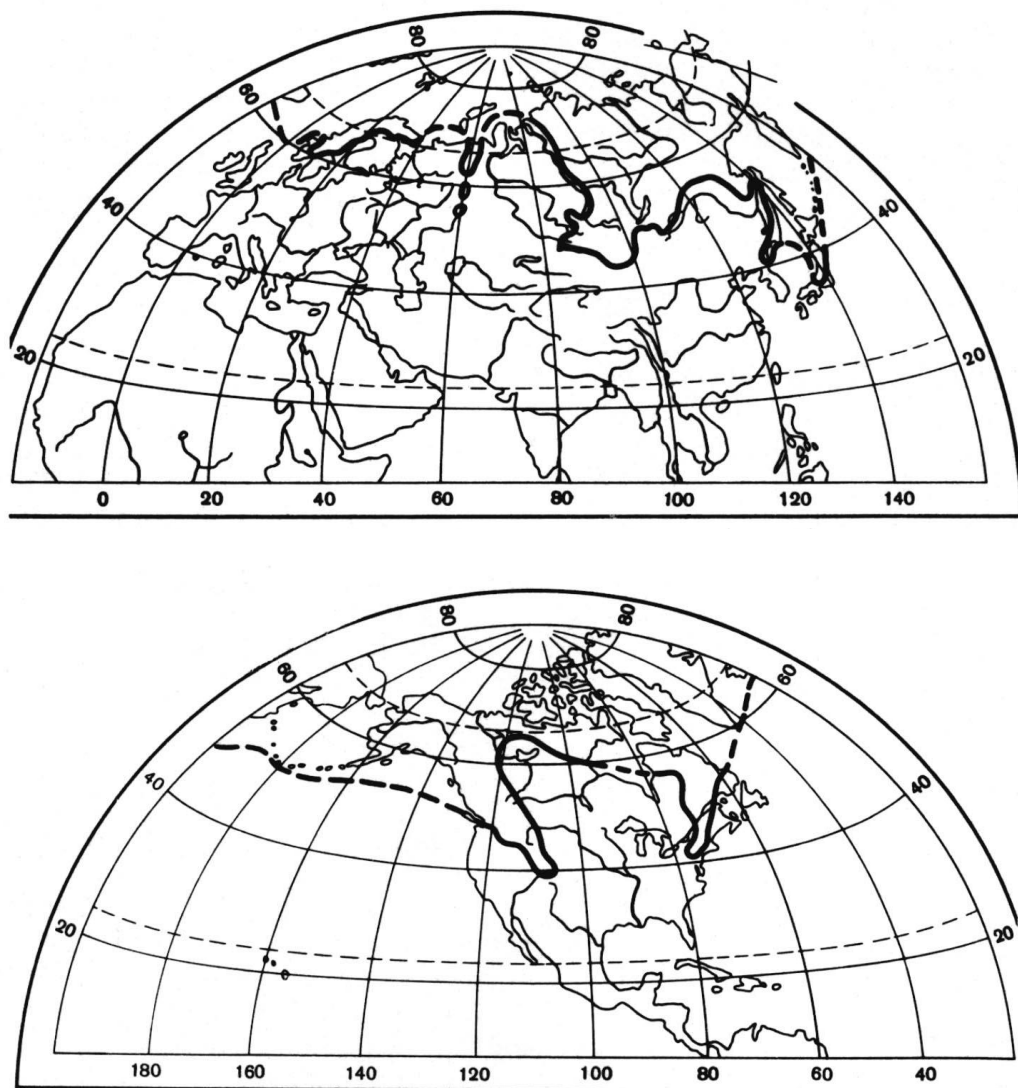


Рис. 22 . Южная граница ландшафта холодных гольцовых пустынь в Северном полушарии (по: Куваев, 1985)

В самых суровых условиях гор Алтая лишайниковые, моховые тундры и криофитные подушечки трансформируются в высокогорные холодные пустыни. Субнивальная растительность встречается на наиболее крупных хребтах, увенчанных шапками вечных льдов и снегов, находясь здесь в суровых условиях, обусловленных близостью снежных полей. Даже в поясе вечных снегов и льдов существуют участки поверхности, не закрытые льдами, на которых сильные ветра сдувают снег или он не может удержаться из-за крутизны склона. Здесь господствуют лишайники, но иногда можно встретить мхи и даже отдельные цветковые растения (рис. 22.1), редкие в условиях холодных пустынь.

Необходимо разделять гольцовые холодные высокогорные пустыни и субниважно-ниважные холодные полупустыни (по терминологии Эленберга (Ellenberg, 1973; Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984)). В данной работе,

исходя из их принципиального ландшафтного сходства, они рассматриваются в рамках единого типа ландшафта высокогорных холодных пустынь.



Рис. 22.1. Редкие цветковые растения (*Rhodiola coccinea*) среди скал и снегов в поясе холодных высокогорных пустынь Алтая (фото автора)

В холодных высокогорных пустынях жизнь растений наиболее жестко лимитирована комплексом факторов внешней среды и, прежде всего низкими температурами. Немногочисленные, максимально выносливые цветковые растения-эктопические пациенты здесь ютятся различных укрытиях – углублениях, щелях между камнями, где колебания температур не столь высоки и скапливается некоторое количество почво-субстрата (Волков, 2002 [a]). Для цветковых растений, по мнению Н.В. Ревякиной (1996), в наиболее суровых условиях жизни характерна, в основном, шпалерная форма, к которой можно добавить небольшие, максимально уплощённые подушковидные растения. 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, 1948 [a]). Наличие в высокогорьях отдельных гиперкриофильных видов, в строении которых отсутствуют явные приспособительные особенности, отмечает В.Н. Павлов (1987). Но, несмотря на высокую выносливость немногочисленных цветковых растений – ультраореофитов, в самых суровых условиях высокогорных холодных пустынь распространены сообщества, состоящие только из лишайников (рис. 21.1.).

Ландшафт *парамо* (или парамос) (рис. 22.2.) развивается в специфических условиях экваториальных и субэкваториальных высокогорий Африки, Южной Америки и Юго-Восточной Азии, для которых характерно: отсутствие значительных сезонных колебаний температур (а во многих случаях и влажности) порождающее относительное постоянство термических условий в течение года, отсутствие снегового покрова, как сезонного явления (Толмачев, 1948). Постоянно влажный, прохладный климат парамо способствует интенсивному накоплению гумуса, кислотность которого достигает 3,8–4 (Вальтер, 1968). Основными отрицательными экологическими факторами для растений в парамо является эпизодические, но не сезонные явления погоды – снеговой покров, образующийся в любое время года, но не сохраняющийся длительно и значительные суточные колебания температуры, часто приводящие к замерзанию воды в поверхностном слое почвы. В результате физиологической сухости почвы в листьях растений наступает высокий водный дефицит (Hadberg, 1964; Нахуцришвили, 1981).



Рис. 22.2. Ландшафт парамо на горе Кения (4000 м над ур. м.) (по: Скотт, 1995)

Для такого ландшафта характерно присутствие – кустарничков и полукустарничков, не прижимающихся вплотную к земле, а наоборот приподнимающих над её поверхностью свои чувствительные органы, крупных розеточных мегафитов из семейства сложноцветных (*Espeletia*,

Culcithium, *Senecio*) со столбообразными, высокими стеблями, несущими активные органы лишь на некотором уровне над поверхностью земли (Толмачёв, 1948). Не менее своеобразно выглядят растения сообществ парамо, называемые «пушистыми свечами», с компактными, сильно опушёнными цилиндрическими соцветиями, например, южноамериканский люпин лисохвостый (*Lupinus alopecuroides*) (Растительный..., 1981). Основной фон подобного ландшафта образуют дерновины жестких злаков (ковыль, бородач, вейник, овсяница) растущие в сочетании с ярко цветущим разнотравьем (горечавка, герань, люпин, и многие другие) (Исаченко, Шляпников, 1989). Сильное развитие в парамо имеют подушковидные растения, плотнодерновинные злаки и мхи (Толмачёв, 1948).

Ландшафт **пуна** развивается в тропических внутренних (на высоте 3500—4600 м над ур. м.) нагорьях Анд, в которых с удалением от экватора проявляется сезонный характер климата с резко выраженными сухими периодами (в основном зимой) и сезонами дождей. Значительные амплитуды суточных (до 20–25°C) и крайних (до 40–50°C) температур, сильные ветры и непостоянство погоды. В рельефе преобладают слабоволнистые равнины с впадинами, занятыми современными озёрами (Титикака, Поопо и др.), днищами древних озёр, болотами и солончаками (Койпаса, Уюни и др.); на юго-западе – конусы вулканов. На севере плоскогорья прорезаны глубокими ущельями рек, в центре и на юге бедны водотоками и лишены стока в океан. Почвы от высокогорных степных до красно-бурых пустынных, часто солончаковых.

В пуна благоприятному развитию растений препятствуют сильные ветры и значительные суточные колебания температуры (до 50°C). В растительности нормальной (или влажной) пуны преобладают дерновины жестколистных злаков (иногда весьма плотных, напоминающих подушковидные растения – *Aciache pulvinata*), подушковидные растения (*Azorella multifida* и др.) между которыми встречаются кактусы, большинство из которых растет в виде куполообразных подушек, покрытых длинными, густыми волосками (Растительный..., 1981). Среди этих жизненных форм в период дождей развиваются более низкорослые травянистые растения (Вальтер, 1968), представленные бореальными видами из родов крупка, лютик, манжетка и др. (Растительный..., 1981). Однако большинство видов растений пуны мало похожи на своих европейских сородичей (рис. 23). В строении растительности пуны господствует принцип возможно меньшего поднятия над поверхностью почвы. У многих растений надземный стебель совсем не развивается, у других надземные стебли укорочены и плотно прижаты к земле. Подземные органы, по сравнению с надземными, развиты очень сильно (Ильинский, 1937). Для растений Пуны характерны: мощный, толстый стержневой корень, очень короткие ветвящиеся стебли с водозапасающими полостями и мелкие, чешуеподобные, кожистые, сильно опушенные листья. Благодаря подобной структуре эти растения хорошо приспособлены к высоким температурам, солнечной радиации и водному дефициту (Нахуцришвили, 1981). Подобный тип растительности характерен для нормальной пуны с засушливым периодом

четыре – семь месяцев, годовым количеством осадков 400–1000 мм (Воронов и др., 1985). В Перу, на высоте 3400–4600 м, на огромных площадях развивается растительная формация, носящая название «кактусовая пуна», с господством подушковидных форм кактусов из рода *Thepbrocactus* (Удалова, 1978). Кроме того, выделяют сухую пуна с продолжительностью сухого периода более семи месяцев и годовым количеством осадков менее 400 мм (Воронов и др., 1985), с преобладанием кустарников, называемых тола (Растительный..., 1981) и подушковидных растений (Гвоздецкий, Голубчиков, 1987) (рис. 23.1).

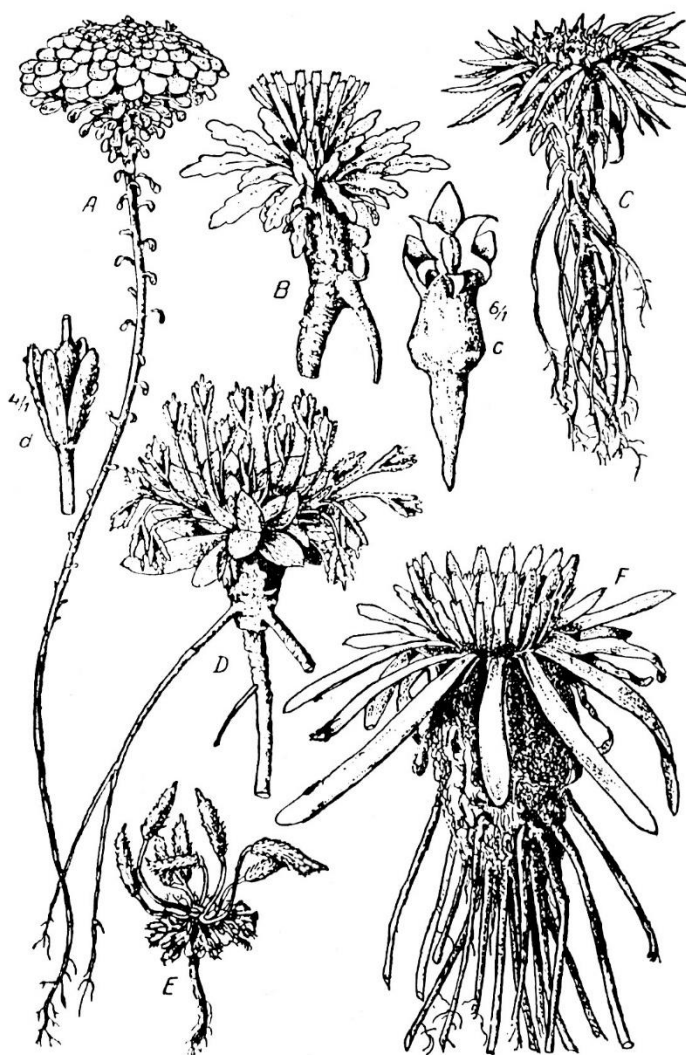


Рис. 23. Характерные растения перуанской пуны (по: Ильинский, 1937): A – *Viola replicate*; B – *Hypocheris stenopetala*; C – *Lysipoma acaulis*; D – *Englerocharis peruviana*; F – *Werneria pubigena*

В наиболее аридных условиях, при количестве осадков менее 100 мм/год развивается соленая пуна с преобладанием редко растущих галофитов (Гвоздецкий, Голубчиков, 1987). Таким образом, ландшафт пуны (в широком понимании) включает довольно разнообразные типы растительности, обусловленные различными физико-географическими условиями, что позволяет выделять в рамках пуны различные ландшафты. По-видимому, сухая и соленая пуна с большим основанием может быть отнесена к горным пустыням. Вместе с тем, наличие в некоторых районах нормальной пуны розеточных мегафитов из семейства бромелиевых – *Puya raimondii*, *Pouretia gigantea*, встречающихся только местами и растущими группами, внешне напоминающих гигантские лобелии парамо, сближает эти ландшафты.

Наличие некоторого ограниченного количества типов ландшафтов высокогорной зоны, позволяет говорить об определенном количестве направлений самоорганизации высокогорных геосистем Земли, что отражается на различных элементах ландшафта, «стремящихся»

соответствовать ландшафтной обстановке. Эта тенденция определяет характерный ландшафтный облик растительного покрова, состав и распределение биоморф которого порой «говорит» гораздо больше, чем флора и таксономическая структура растительности. Но, далеко не все компоненты растительности высокогорных ландшафтов могут иметь характерный (ландшафтный) облик. Существование таких не характерных для данного ландшафта растений обычно связано с формированием специфических местообитаний, особенности адаптации растений, к которым играют большее значение, чем адаптация к ландшафтным условиям в целом (см. раздел 1.4.2.). Подобные компоненты занимают обычно не плакорные местообитания и играют в ландшафте относительно не большую роль, но их присутствие является характерным признаком высокогорных ландшафтов. В других случаях подобная комплексность может быть связана с перекрыванием экологических ниш или с историей развития растительного покрова. В результате в пограничных зонах высокогорных ландшафтов часто образуются своеобразные комплексные или переходные ландшафты, например, подушковидно-мелкодерновиннозлаковые степи Монгольского Алтая и Тянь-Шаня, остепненные кобрезиевники и др.

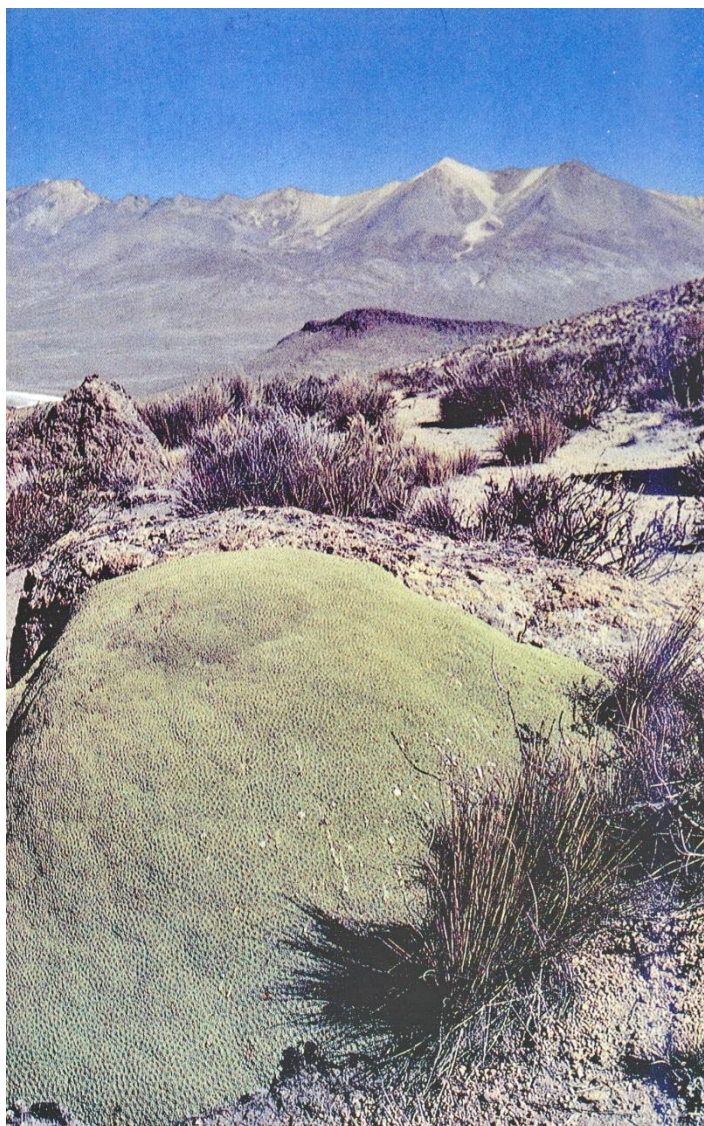


Рис. 23.1. Сухая пуна в Альтиплано (Перу) (по: Вагнер, 1994)

Другие компоненты ландшафтов могут занимать значительные площади и порой определять облик отдельных местностей. Подобные сообщества, не образующие в горах «своего» пояса и являющиеся аналогами интразональных сообществ равнин названы межпоясными. К.В. Станюкович (1973) считает, что растительность в горах всегда находится в системе поясов и ни каких внепоясных и надпоясных явлений не существует и если наблюдается проникновение не характерных для данного пояса растительных сообществ, например, группировок холодолюбивых растений по берегам рек, то это

можно рассматривать, как своеобразный сдвиг поясности. С такой точкой зрения трудно согласиться. Как и на равнинах, где интразональные сообщества в пределах любой зоны приобретают некоторые ее черты, хотя и сохраняют интразональный характер (Воронов и др., 1985), межпоясные сообщества встречаются в различных поясах растительности гор, развиваясь под воздействием специфических (внепоясных) экологических факторов, определяющих специфику местообитаний.

К подобным компонентам ландшафтов относятся распространенные по всему поясу высокогорий болота. В отличие от равнин, где болота выделяются в самостоятельный, азональный тип ландшафта, порой занимающий громадные территории, в горах распространение болот обычно ограничено рельефом, препятствующим застою влаги. Кроме того, в высокогорной зоне процессам болотообразования препятствует комплекс климатических факторов, определяющий крайне малую биологическую продуктивность растений-торфообразователей и, следовательно, минимальные скорости накопления торфа, даже при благоприятном для застоя влаги (пологом) рельефе и микротермных условиях, препятствующих быстрому разложению органических остатков. Поэтому обычно болота в высокогорьях имеют небольшую толщину торфяной залежи, что часто не позволяет четко их идентифицировать в высокогорном ландшафте. В целом болота в горах менее выражены, чем на равнинах. Однако последние исследования (Волкова, 2001; 2005), показывают, что болота в горах распространены гораздо значительней, чем считалось раньше. В определенных условиях процессы заболачивания могут приобретать большую интенсивность. В.Б. Сочава (1957) описал на гольцах Тукурингра своеобразные высокогорные болота, так называемые гольцовые мари, которые определил, как коренной тип растительности, тогда как кустарничково-лишайниковые тундры, по его мнению, представляют кратковременную стадию развития растительного покрова плосковершинных гольцов. Приокеаническое положение, определяющее относительно большое количество летних осадков и преобладающее влияние азиатского антициклона зимой, ведущее к минимальному снеговому покрову и промерзанию почв образуют условия, в которых высокогорные болота становятся ведущим ландшафтным компонентом. В целом, широкое развитие болотных ландшафтов в высокогорьях является скорее исключением, но часто можно наблюдать своеобразные комплексные заболоченные ландшафты. Например, в горных тундрах семиаридных гор Юго-Восточного Алтая при наличии неглубоко располагающегося слоя вечной мерзлоты и низкой температуры воздуха в верхней части плоских долин создаются условия для заболачивания, в результате которого формируется моховая, болотистая тундра. Болотистая тундра характеризуется мелко бугристым или крупновато-кочковатым рельефом, между буграми которого выступают подернутые мхом или зарослями осок лужицы застаивающейся воды. Местами преобладают осоковые заросли или заросли пушицы. Сфагновое заболачивание здесь встречается сравнительно редко, и сфагновые дернины встречаются отдельными клочками и пятнами (Баранов, 1931). В Тибете, стекающие с гор

К межпоясным сообществам можно отнести нивальные луговины которые можно встретить по всему высотному профилю горной системы возле кромки стаивающих снежников. Основными экологическими факторами, обуславливающими их развитие, являются низкие температуры воздуха и постоянный сток холодной воды, определяющие состав растений способных расти у кромки тающего снежника.

В заключение обзора высокогорных ландшафтов необходимо отметить, что систему высотной поясности гор можно рассматривать как закономерное расположение ландшафтов в высотном профиле аналогичное смене ландшафтов в широтном профиле (рис. 1), определяемое физико-географическими особенностями территорий. Однако следует учитывать, что «тип поясности – явление не сугубо современное, строго отражающее современные закономерности распределения физико-географических факторов среды или, тем более биоты (в строгом соответствии с этими факторами именно в современный период» (Камелин, 1988, с. 156). 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). Следовательно, не все особенности высотной поясности объяснимы исходя из анализа современных экологических условий, кроме того, как отмечает Р.В. Камелин (1998) – «... тип поясности любых горных территорий и их участков – это обобщение ряда конкретных высотных профилей, всегда индивидуальных и по геоморфологии, и по градиенту климатов и гидрографических характеристик, но, следовательно, и по конкретным проявлениям почвенного и растительного покрова» (с. 155–156). То есть, каждый конкретный высотный профиль всегда имеет индивидуальные черты, которые нельзя путать с зональными характеристиками высотной поясности.

1.4.2. Комплексность и мозаичность высокогорных ландшафтов, и ее проявление в растительном покрове

Пространственное распространение растительных сообществ может быть связано с взаимопроникновением различных ландшафтно-климатических природных поясов («ландшафтно-климатическую диффузию», по А.Н. Рудому). М.В. Тронов много лет назад назвал подобное явление климатическим феноменом. Кроме алтайских гор этот феномен можно наблюдать только в горах Аляски, где самые длинные ледники спускаются в североамериканскую «тайгу», и в Новой Зеландии, в которой ледники достигают пальмовых зарослей (Рудой, Кирьянова, 2004). Благодаря подобным явлениям растительность холодных высокогорных пустынь, развивающаяся вблизи ледника, может соседствовать с мезоморфной лесной

растительностью, что не встречается в зональном спектре равнинной растительности. Подобные явления могут быть связаны не только с ледниками, но и с другими природными явлениями (большими снежниками, температурными инверсиями и др.).

Пространственная близость высокогорных ландшафтов в системе высотной поясности при динамических флуктуациях климата определяет высокую степень комплексности горных ландшафтов, совмещающих в себе ландшафтные черты, сформировавшиеся в других ландшафтно-климатических условиях – например, элементы альпийского и гольцового рельефа (рис. 23.2.). Соседство длительно сохраняющихся морфоскульптур, формирующихся под влиянием различных экзогенных факторов может не только свидетельствовать о сложной истории развития рельефа, но и в какой-то мере объяснить комплексность его растительного покрова, сформировавшегося в различных условиях.



Рис. 23.2. Бараний лоб» – скальный выступ, сглаженный ледником, соседствует с курумом – каменным потоком из глыб, образовавшимся в результате морозного выветривания (хр. Куркурек, Алтайский заповедник) (фото автора)

Одна из наиболее четко выраженных особенностей высокогорных биомов различных зон Земного шара является многообразие экологических ниш в пределах даже очень небольшой территории. Особенности жизнедеятельности растений в экстремальных условиях высокогорий контролируются преимущественно особенностями микроклимата этих ниш (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). Ю.Н. Голубчиков (1996) отмечает, что для перигляциальных сред характерно возникновение контрастной

горизонтальной мозаичности жизни взамен утраты ею вертикальной ярусности. В.П. Седельников (1988) связывает экологическую, ценотическую и флористическую расплывчатость поясных рубежей в горах с ростом высот. Причиной этого является специфика высокогорных сред (высокая доля прямой солнечной радиации, сильные ветра и т.д.), обуславливающая увеличение пространственной градиентности параметров природной среды, с ростом абсолютной высоты, чему так же способствует высокая степень расчленённости рельефа.

С увеличением степени аридности климата так же увеличивается степень мозаичности растительного покрова в горах. Ещё В.В. Сапожников (1916) в наиболее аридных районах Алтая наблюдал проникновение степных растений в альпийский пояс, что во многом обусловлено выпадением лесного пояса, препятствующего контакту степной и альпийской растительности в горах с более гумидным климатом. О.Е. Агаханянц (1981) рассматривает 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. Например, на территории Юго-Восточного Алтая, подушковидные растения хорошо разделяются на две экологические группы (образующие два типа растительности – криофитные подушковидные растения, встречающиеся в основном на верхней ступени высокогорной зоны и ксерофитные подушковидные растения, приуроченные, в основном, к бортам обширных котловин в пределах горностепного пояса). Дифференциация этих групп растений обычно носит хорошо выраженный пространственный характер. Только на отдельных горных массивах, климат которых, более засушлив, можно наблюдать картину, характерную так же и для аридных районов Средней Азии. Например, в районе верховьев реки Талдудюргун (отроги Северо-Чуйского хребта) на отдельно стоящем горном массиве, представители криофитных и ксерофитных подушковидных растений встречаются в пределах одного геоботанического описания. Но и здесь, как правило, криофитные подушковидные растения группируются в микро- и нанорельефе с северной стороны, а ксерофитные подушковидные растения – с южной. Например, с северной стороны камня растёт *Dryadanthe tetrandra* (криофитное подушковидное растение), а с другой – *Oxytropis tragacanthoides* (ксерофитное подушковидное растение). Некоторые криофитные и ксерофитные подушковидные растения, экологически не столь диаметрально противоположные, способны образовывать совместные «подушки» (рис. 23.3.). Несомненно, требования к характеру местообитаний у этих растений различны, и встречаемость их на небольшом участке в пределах одного геоботанического описания подтверждает вывод о крайней степени пространственной мозаичности местообитаний в аридных и семиаридных горах, что выражается в крайней степени гетерогенности растительности, «размывающей» систему высотных поясов. При увеличении общей гумидности климата экологически различные подушковидные растения

тяготеют к более морфологически выраженным формам рельефа, вплоть до дифференциации по поясам. Подобные закономерности носят универсальный характер и свойственны и другим типам растительности (Волков, 2002[а, б]).



Рис. 23.3. Совмещение экологически разнородных подушковидных растений на склоне юго-западной экспозиции хребта Талдуаир (Юго-Восточный Алтай): 1 – *Rhodiola coccinea* (1) (криофитное подушковидное растение) образующая с *Oxytropis tragacanthoides* (2) (ксерофитное подушковидное растение) общую «подушку», 3 – *Biebersteinia odora* (3) (фото автора)

Таким образом, увеличение пространственной неоднородности среды обитания растений с увеличением абсолютной высоты и аридности климата являются основными причинами высокой экологической неоднородности сообществ высокогорных растений, обуславливающей их типологическую расплывчатость.

При увеличении абсолютной высоты и усилении аридности климата снижаются эдификационные свойства растительности, и соответственно

снижается роль фитоценотического отбора и усиливается роль экотопический отбора в формировании растительного покрова. Однако экологическую неоднородность можно наблюдать и в сомкнутых растительных сообществах вблизи границ их экологического ареала. Например, среди мезоморфной луговой растительности высокогорий Северного Тянь-Шаня можно встретить растения, обладающие ксероморфными признаками – *Olgaea nidulans* (рис. 23.4.), которые по образному описанию В.В. Сапожникова (1916) среди сочной зелени луга кажутся серебряными канделябрами. Само существование субальпийских лугов на Северном Тянь-Шане связанное с барьерным эффектом горной системы вступает в определенное противоречие с зональным климатом пустынь, что находит свое отражение в проникновении ксерофитов в состав мезоморфных растительных сообществ. Высокая зональная аридность климата этой горной системы, препятствующая развитию высокотравных альпийских формаций, обуславливает быстрое высыхание почв после таяния снегов, что обеспечивает ксероморфным растениям своеобразный паритет с мезоморфными луговыми растениями. Особенно явно подобные тенденции проявляется при снижении эдификационных свойств растительного покрова при экстремализации среды обитания. Такие особенности растительности могут свидетельствовать о ее нахождении вблизи границ своего экологического ареала. Другими причинами обуславливающими устойчивость подобных колючих ксероморфных растений в луговых ценозах может являться худшая поедаемость их животными, что дает подобным растениям конкурентные преимущества.



Рис. 23.4. Ксероморфное растение *Olgaea nidulans* среди сочной зелени субальпийского луга в Заилийском Алатау (2900 м над ур. м.) (фото автора)

В целом, влияние сомкнутых растительных сообществ проявляется в уменьшении пространственной неоднородности местообитаний. На альпийских и субальпийских лугах мозаичность экологических условий во многом нивелируется эдификационными свойствами сообщества. В сомкнутых травостоях формируется более стабильные режимы температуры и влажности. Под такими сообществами на более или менее выположенных участках формируются довольно развитые, пространственно однородные почвы. Относительная однородность и благоприятность экологических условий на горных лугах проявляется в преобладании травянистых многолетников мезоморфного строения, относящихся к одному морфологическому типу (см. раздел 2.4.6) и имеющих сходные фитоценоотические стратегии. С другой стороны, не все сомкнутые (закрытые) сообщества высокогорий можно рассматривать как экологически однородные. Примером экологически разнородных реликтовых ассоциаций являются олуговевшие степи с пестрой овсяницей (*Festuceta varia*) на Кавказе, где степной ксерофильный плотнокустовый злак *Festuca varia* – очень часто сочетается с мезофильными луговыми травами (рис. 24). Ксерофиты и мезофиты не перемешаны здесь диффузно, а образуют свои микрогруппировки, резко отличающиеся экологически и структурно и по существу относящиеся к различным типам растительности (степному и луговому), но, тем не менее, являющиеся постоянными слагаемыми одной ассоциации. Эти олуговевшие степи следует рассматривать как реликт ксерических эпох (Ярошенко, 1950). Следовательно, экологическая неоднородность растительных сообществ может быть связана с историческими причинами. В одних случаях подобные сообщества можно рассматривать как этап затянувшейся сукцессионной смены. С другой стороны, внедрение одних сообществ в другие ведет к смене экологической обстановки, что ведет к созданию своеобразного неустойчивого равновесия. Распространению подобных сообществ в высокогорьях способствует близость различных типов растительности в высотном профиле.

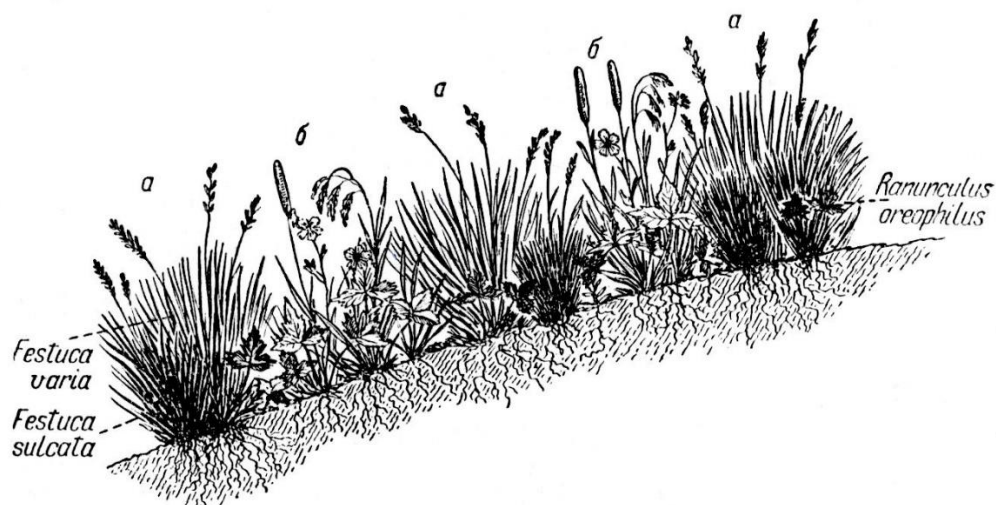


Рис. 24. Схема реликтовой высокогорной степи (*Festuceta varia*) в Восточном Закавказье с двумя микрогруппировками: ксерофильной (а) и мезофильной (б) (по: Ярошенко, 1950)

В наиболее благоприятных условиях, например, в субальпийском поясе сомкнутые растительные сообщества способны довольно эффективно противостоять склоновым процессам на относительно пологих склонах, существенно замедляя процессы денудации. Но, как правило, наличие сомкнутых фитоценозов в горах ограничено горным рельефом, обеспечивающим соседство выровненных участков и пологих склонов с выходами скальных пород и крутыми склонами, что обеспечивает экологическую неоднородность заселяющих их растительных сообществ. Как отмечает Г. Вальтер (1975, с. 32–33), – «...обширных ровных площадей здесь [в высокогорьях – И.В.] нет, поэтому мозаичность структуры распределения растительности и взаимное проникновение отдельных сообществ друг в друга выражены значительно более резко, чем в арктической зоне» (рис. 25). Чем резче выражен рельеф, и чем больше перепад высот между положительными и отрицательными элементами, тем больше проявляются различия экотопов под влиянием климатических и эдафических факторов. Эти различия часто больше, чем таковые между высотными поясами или широтными зонами (Выгодская, 1981, Владыченский, 1988).



Рис. 25. Мозаичный характер распределения типов местообитаний и растительности в альпийском поясе на небольшой площади, схема (по: Вальтер, 1975)

Различные формы рельефа (макро-, мезо-, микро- и нанорельеф) определяют различную степень дифференциации экотопов и заселяющих их сообществ растений, вплоть до отдельных растений, прячущихся за небольшими камнями. Под влиянием микрорельефа (кочковатость, западины, нагромождения камней и т.д.) происходит горизонтальное расчленение сообщества на микрогруппировки, придающие растительному покрову мозаичность (Касьянова, 2004). Безусловно, влияние рельефа на дифференциацию растительного покрова велико, но это влияние не одинаково в различных условиях. Влияние рельефа на растительность особенно отчетливо проявляется с экстремализацией среды обитания растений по мере

увеличения абсолютной высоты и (или) аридности климата. При сравнении арктической и высокогорной зон, наличие более сильно расчлененного рельефа может являться причиной несколько большей мозаичности растительного покрова высокогорий, хотя, например, в полигональных тундрах Севера, мозаика, связанная с мерзлотными явлениями так же достаточно хорошо выражена. Но, если сравнивать растительность высокогорий и сильно расчлененных каменных останцев на равнине с достаточно влажным умеренным климатом, то на равнине мы при достаточно высокой мозаичности растительности, связанной с рельефом, как правило, увидим большую экологическую однородность входящих в него растений, может быть за исключением отдельных растений-петрофитов на скалах. Таким образом, роль рельефа в дифференциации растительного покрова в экстремальных условиях существенно отличается от его влияния на структуру растительного покрова в более благоприятных условиях. Существенная экологическая дифференциация растений в высокогорьях в зависимости от рельефа хорошо объяснима с точки зрения закона толерантности. Действие ряда экологических факторов в высокогорьях приближается к пределу выносливости растительных организмов и существенные различия температур, влажности и др. факторов, связанных с влиянием экспозиции (защитой от ветра, накоплением мелкозема и т.д.) способствуют наиболее резкой дифференциации местообитаний в рельефе. Поэтому большая неоднородность горной территории, ее сильная расчлененность и разнообразие не только макроклиматических, но и микроклиматических условий создают исключительную пестроту и мозаичность в распределении биотопов и тем более микробиотопов, площади и объем которых подчас изменяются несколькими квадратными и кубическими сантиметрами (Насимович, 1964). К этому необходимо добавить механическую нестабильность субстратов в горах, что обеспечивает приоритет сукцессионным сменам растительности на склонах перед климаксовыми сообществами и соответственно обеспечивает разнообразие экологических ниш пионерным и постпионерным растениям во всех поясах гор.

Благодаря разнообразию местообитаний, обусловленных сложностью рельефа, в высокогорьях можно встретить сообщества растений, состоящих из экологически разнородных компонентов. Например, на северном макросклоне Северо-Чуйского хребта (Алтай), в долине Актру, где общее годовое количество осадков составляет более 700 мм (Горный Алтай, 1971), на высоте 2350 метров над уровнем моря на левой старой боковой морене ледника Малый Актру было обнаружено сообщество, где в пределах площади одного геоботанического описания встречены экологически разнородные виды растений – *Saxifraga oppositifolia*, *Silene turgida* и *Pinus sibirica* (Волков, 2002 [а, б]). Камнеломка в этом местообитании находится вблизи нижней границы своего высотного распространения в долине. Смолёвка (*Silene turgida*), хотя и отмечена в работе Н.В. Ревякиной (1996) в составе приледниковой флоры, но, по-видимому, в подобных местообитаниях находится на пределе своей экологической амплитуды, встречаясь, в основном, ниже, в районе горных

степей на каменистых и скальных участках в более аридных климатических условиях. Кедровая сосна в данном месте находился на верхнем высотном пределе своего распространения в долине. Существование подобных сообществ в горах, по-видимому, обусловлено не только мозаичностью проявления климатических и эдафических факторов, но и отсутствием климаксового сообщества. Такие пионерные группировки растений, отдельные компоненты которых находятся на пределе своей экологической амплитуды, как и все пограничные растительные сообщества, довольно чётко индицируют изменения экологической обстановки и могут служить для целей многолетнего мониторинга, направленного на изучение изменений климата (Волков, 2002 [а, б]).

Одной из основных причин комплексности растительного покрова в высокогорьях является длительность залегания снегового покрова. С увеличением абсолютной высоты увеличивается длительность залегания снегового покрова и сокращается длительность вегетационного периода. Примером того, как формируется растительность в условиях крайне короткого вегетационного периода, является сообщество снеговых ложбинок в верхнем альпийском поясе Альп, расположенных обычно у подножья северных склонов, там, где зимой накапливается много снега, медленно тающего летом и постепенно освобождающего почву снизу-вверх по склону (рис. 26).

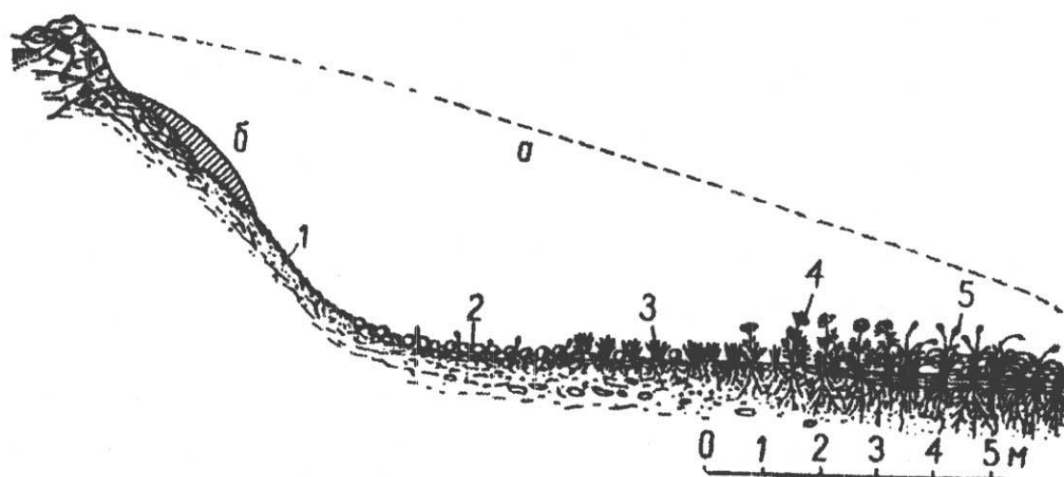


Рис. 26. Зональность в снеговой ложбинке (по: Вальтер, 1975): а – зимний снеговой покров; б – остатки снега в конце июня; 1 – *Polytrichum sexangulare*; 2 – *Salicetum herbaceae*; 3 – то же с *Gnaphalium supinum*; 4 – то же с *Ligusticum mutellina*; 5 – *Caricetum curvulae*

В непосредственной близости к кромке снега развивается сообщество мхов, в котором к *Polytrichum sexangulare* примыкают другие мхи, и, прежде всего, *Anthelia juratzkana*. В зоне, где бесснежный период достигает 6–8 недель, развивается сообщество с преобладанием *Salix herbacea*. Цветение ивы начинается только тогда, когда период без снега после малоснежной зимы или особенно жаркого лета длится не менее 3 месяцев (Вальтер, 1975). Если период, когда снега нет, оказывается несколько большим, к иве травянистой прибавляются ещё несколько видов растений *Gnaphalium supinum*, *Sibbaldia*

procumbens, *Soldanella pusilla* и др., отличающихся низкорослостью, слабыми корневыми системами и редукцией осевых органов. Самый наружный, дольше всего свободный от снега край снеговой долинки заселяется осокой искривлённой с вкраплениями первоцвета маленького (*Primula minima*) (Растительный..., 1982).

Как отмечает Г. Вальтер (1975), если бы в Альпах с увеличением высоты могли образоваться обширные плакорные пространства с равномерно распределенным снежным покровом и если бы продолжительность «бесснежного» периода постоянно сокращалась вплоть до границы вечных снегов, то преобладающие растительные сообщества сменялись бы аналогично сообществам снеговых ложбинок. В горах этому обычно препятствуют расчленённый рельеф и сильные ветра, создающие сложную снеговую мозаику (рис. 26.1.) и мозаика растительных сообществ вследствие этого часто точно отражает мозаику продолжительности снежного покрова (рис. 27).



Рис. 26.1. Мозаичное распределение снегового покрова в высокогорьях (Северо-Чуйский хребет, Алтай) (фото автора)

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). Отрицательные формы рельефа при этом долгое время лежат под толстым слоем снега, а положительные часто бывают, свободны от снега всю зиму (Ellenberg, 1986). Снег также переносится с подветренных склонов и

скапливается на наветренных. Часто на подветренных склонах, со сдуваемым в зимний период снегом высшие растения вообще отсутствуют, либо представлены редкими экземплярами растений-хионофобов. В горных тундрах Кольского полуострова, на участках лишенных снега зимой, растительность вообще отсутствует (рис. 28).

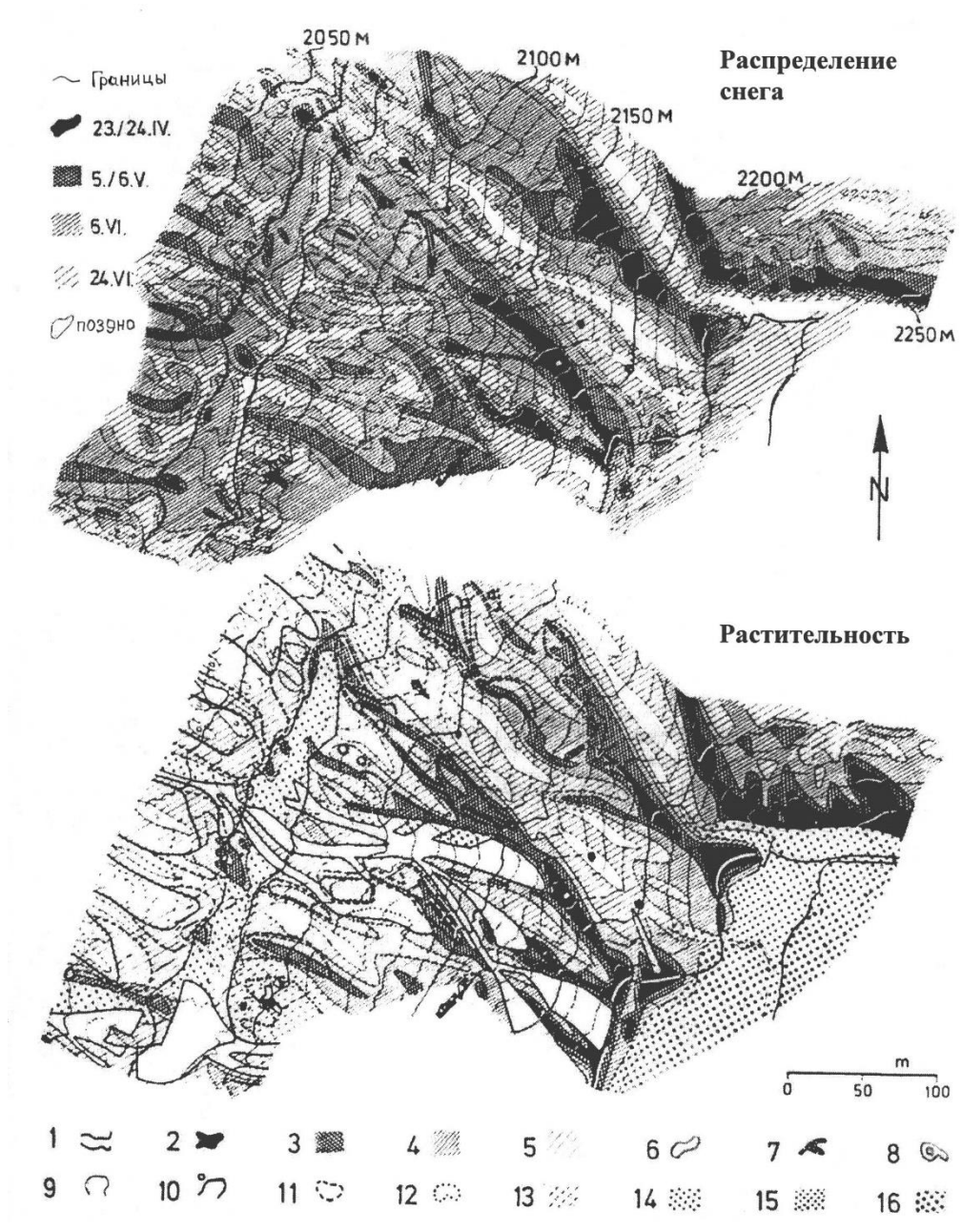


Рис. 27. Соответствие мозаики распределения снежного покрова и растительности в высокогорьях (по: Ellenberg, 1986): Вверху – расшифровка карты длительности залегания снежного покрова выше границы леса (2050–2225 м над ур. м.), внизу – упрощенная карта растительности представляющая собой довольно точную схему верхней карты: 1 – границы; 2, 3 ... – растительные сообщества

На малоснежных участках с незначительным (до 10 см), непостоянным снежным покровом располагаются лишайниковые группировки. Участки, покрытые зимой снегом мощностью до 60 см, заняты лишайничково-

кустарничковыми группировками. Участки, защищенные более мощным снежным покровом (60–100 см) создают более благоприятные условия для кустарничковых группировок с бореальными видами. Наконец, участкам с избыточной высотой снега соответствуют луговинные тундры (Некрасова, 1938; Виноградов, 1998). С другой стороны, большее количество снега, а также и ветра, способствующие его неравномерному перераспределению в расчлененном горном рельефе, создают в некоторых местах слишком большой толщи снега, очень долго тающего летом или вообще не сходящего за короткое высокогорное лето.

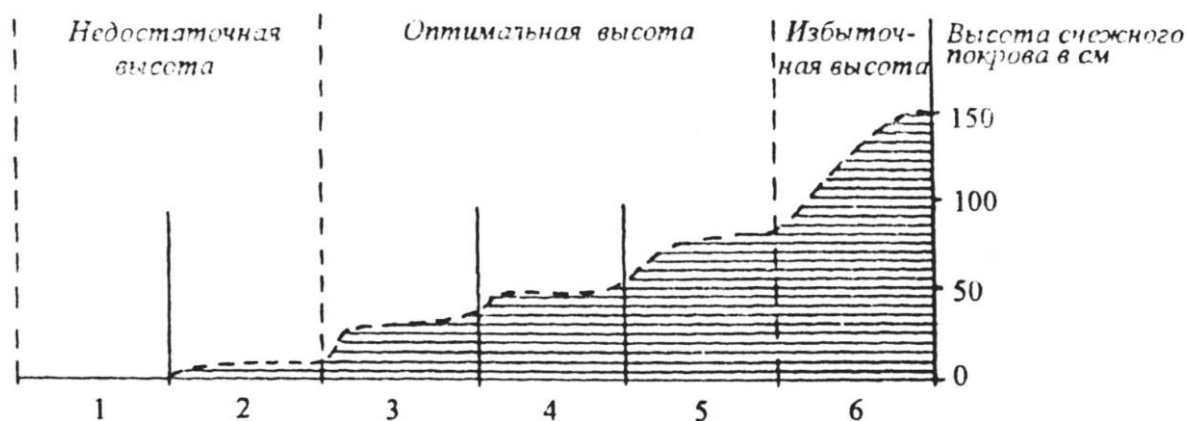


Рис. 28. Взаимосвязь типов растительности с высотой снежного покрова в Чуна-тундре Кольского полуострова (по: Некрасова, 1938; Виноградов, 1998)

В отдельных случаях длительность залегания снегового покрова в некоторых местообитаниях определяется нагреванием больших валунов и камней возле которых снег тает, формируя своеобразные «ниши вытаивания» (рис. 28.1.). В таких нишах растения могут гораздо раньше вступать в фазу активной вегетации по сравнению с растениями, находящимися под толстым слоем снега, буквально на расстоянии метра от них (рис. 28.1.).



Рис. 28.1. Слева — «ниша вытаивания» сформировавшаяся возле нагреваемого солнечными лучами крупного валуна; справа — *Saxifraga oppositifolia* цветущая в данной «нише вытаивания» возле метровой толщи снега

Таким образом, зимний снеговой покров местообитания оказывает глубокое влияние на всю совокупность сопряженных с ним факторов среды и, тем самым, во многом определяет видовой состав, структуру и распределение растительных сообществ. Однако было бы неверно повсеместно рассматривать снеговой покров в качестве основного фактора лимитирующего особенности растительной жизни в высокогорной зоне. Например, на левой боковой морене ледника Большой Актру (хр. Северо-Чуйский, Алтай), на высоте 2900 м над ур. м., обследование в начале августа склона южной экспозиции обращенного к леднику показало скудность растительной жизни (4 вида цветковых растений (в основном *Saxifraga oppositifolia*) и практическое отсутствие мохообразных). В то время как на противоположном склоне, обращенном к котловине Голубого озера, количество цветковых растений оказалось в два раза больше, а общее проективное покрытие растительности (ОПП) в двадцать раз превысило ОПП склона, обращенного к леднику, причем около 15 % ОПП северного склона образуют мохообразные. Посещение этого района в середине июня показало, что южный склон морены, обращенный к леднику, как минимум, на две-три недели раньше освобождается от снега, что, казалось бы, должно способствовать развитию растений. Но, в реальности южная экспозиция и раннее стаивание снега лишь в какой-то мере компенсируют охлаждающее влияние ледника для небольшого количества цветковых растений. На противоположном склоне морены, обращенном к озеру, несмотря на длительное залегание снега и северную экспозицию, растительная жизнь оказалась значительно богаче благодаря ослаблению влияния стока холодного воздуха с ледника, экранируемого высокой мореной. Анализ содержания влаги в субстрате морены показал ее достаточное содержание для цветковых растений в течение всего сезона вегетации. В то же время отсутствие мохообразных на южном склоне объяснимо их иссушением солнечными лучами, которое они не могут компенсировать эффективным поглощением влаги из субстрата. Следовательно, в данном случае основными экологическими факторами, определяющими распределение цветковых растений на морене, является не длительность залегания снегового покрова и экспозиция склона, а, прежде всего, охлаждающее влияние ледника. Для мохообразных основным лимитирующим фактором является наличие доступной влаги.

Значение снегового покрова как дифференцирующего экологического фактора особенно велико в альпийских ландшафтах. При уменьшении гумидности климата значение снегового покрова, как фактора, ограничивающего вегетацию проявляется все более локально и связано в основном с длительно стаивающими снежниками, по периферии которых создается «зональность снежной ложбинки», когда на большей части территории снежный покров исчезает достаточно быстро. И, наконец, в горно-пустынном типе ландшафта влияние снежного покрова на дифференциацию растительности как фактора, сокращающего длительность вегетации минимально. Гораздо большую роль в аридных горах снежники играют как

источники влаги, благодаря чему у их кромки растут влаголюбивые сообщества растений, выделяющиеся в окружающем ландшафте.

Большое влияние на характер распространения растительности в горах оказывает химический состав горных пород. С ним связана реакция почвы, в которой укореняются растения (Вальтер, 1975). Особенно это заметно при сравнении высокогорий и равнин, одетых толстым плащом осадочных пород, что во многом сглаживает пространственные различия почвенных субстратов на равнине и их зависимость от почвообразующих пород (Волков, 2002 [а, б]). В горах же, существенные отличия растительности могут наблюдаться на основных и кислых породах, на породах различного гранулометрического состава. Там, где граниты и известняки встречаются рядом, особенно бросается в глаза флористическая бедность растительных сообществ, развивающихся на силикатных горных породах (Растительный..., 1982). В отдельных случаях кальцифильные и базифильные растения могут образовывать своеобразную мозаику, обусловленную вкраплениями известковой породы в морену, образованную обломками метаморфических основных пород (личное сообщение Н.Н. Лещинского (мл.)).

Распространение растений нельзя объяснить только одним количественными показателями содержания тех или иных химических веществ. Кальцефильные растения в ряде случаев хорошо чувствуют себя и на кислых почвах, благодаря тому, что поглощают большие количества кальция независимо от его содержания. Особенно выделяются бобовые, которые, извлекая кальций из глубоких слоев почвы, после отмирания обогащают им поверхностные слои. Добавление в почву кальция снижает вредное воздействие ионов водорода и алюминия, улучшает воздушно-водный и тепловой режим. Кроме того, соли кальция, вступая в обменные реакции с труднорастворимыми фосфатами железа и алюминия, переводят их в растворимые, то есть делают их более доступными для растений (Культиасов, 1982). Вместе с тем удалось доказать, что существование кальцефильных растений на более или менее нейтральных почвах, зависит от общего содержания в почве обменных оснований. Поэтому такие растения могут обитать на нейтральных или даже слабо кислых почвах с рН от 6,2 до 7, но обладающих высоким содержанием обменных оснований (Ярошенко, 1969). Степень приуроченности вида к богатым известью породам меняется в различных частях ареала, в зависимости от современных и прошлых климатических условий (Юрцев, 1974 [а]).

Другим фактором, влияющим на дифференциацию растительности в высокогорьях, является положение местообитания в системе водораздел-склон-долина, связанных водным стоком и образующих систему, называемую катеной. Катена начинается с элювиальной позиции (EL) (рис. 29) которая благодаря стоку осадков, является самой сухой частью катены. Транзитная часть катены (TR) получающая влагу, стекающую с элювиальной позиции, а часто и грунтовую воду из-под почвы. Наиболее увлажнённой частью катены является её аккумулятивная часть (Ac), в которой скапливаются воды, стекающие с элювиальной и транзитной позиций. Положение в катене

определяет не только характер увлажнения, состав субстрата и уровень механической стабильности, но и перераспределение растворимых химических веществ.

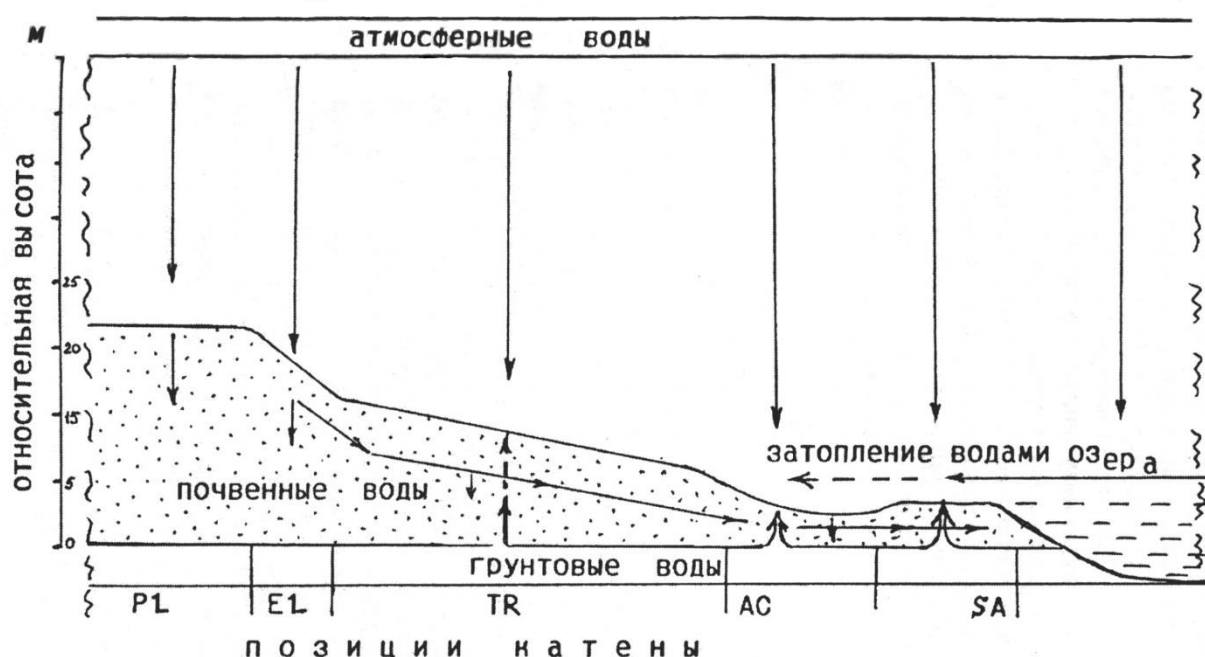


Рис. 29. Структурная схема катены: Позиции катены: PL – плакорная, EL – элювиальная, TR – транзитная, AC – аккумулятивная, SA – супераккумулятивная (по: Мордкович, 2001)

Как показали исследования в Тебердинском заповеднике (Зенякин, Макаров, 2003), в распределении химических свойств почв по элементам катены в субнивальном поясе наблюдаются следующие закономерности: при переходе от положительных к отрицательным элементам мезорельефа кислотность почв увеличивается, повышается валовое содержание углерода, азота, фосфора, а содержание обменных оснований резко падает. Следовательно, совокупность почвообразующих процессов, их интенсивность и направленность формируют пространственную неоднородность свойств почв, которая сохраняется и в более развитых горно-луговых почвах альпийского пояса (Зенякин, Макаров, 2003). В зоне умеренного климата на элювиальных позициях аккумулируются катионы кальция, кремния, магния; на транзитных – натрия, калия, на аккумулятивных – железа (Мордкович, 2001). Благодаря рельефу в горах создается многообразие почвенно-геохимических ландшафтов, связанных геохимическими потоками (Владыченский, 1998), что естественно отражается на растительном покрове. Исследования в холодно-гумидных областях северного полушария (Арктика, Гипоарктика и высокогорья) показали, что два типа фитоценозов – тундровый и криофитнолуговой в этих районах существуют в различных геохимических условиях. Для тундровой растительности характерны местообитания с интенсивным выносом оснований, а для криофитнолуговой растительности характерно обитание в условиях проточно-увлажненных местообитаний с

подтоком оснований. В первом случае доминируют кустарнички, мхи и лишайники, то есть представители «ресурсосберегающих» биоморф с низким периодом обновления вегетативного тела (см. раздел 2.4.4.), во втором случае травянистые многолетники с ежегодным полным обновлением надземных органов. Ежегодная продукция фитомассы тундровых экосистем составляет небольшую часть её запаса, а в луговых значения обоих показателей сопоставимы (Юрцев, 1974 [б]). На альпийских лугах в высокогорьях господствуют мезоморфные луговые растения, которые имеют более высокие требования к азотному питанию, чем ксероморфные растения. Более высокое содержание питательных веществ, наряду с достаточно высоким содержанием тепла, обуславливает более благоприятные условия, что позволяет растениям альпийских лугов разрастаться сильнее, чем в Арктике (Ellenberg, 1986). Преимущественное положение тундровых ландшафтов над альпийскими в высоких горах позволяет предполагать, что в формировании подобной структуры поясности, определенную роль играет геохимический фактор, определяющей миграцию элементов и химических соединений по градиенту гравитации из горных тундр в альпийские луга (Волков, 2005).

Миграция растворимых химических веществ связана не только с перемещением воды по градиенту силы тяжести, но и с испарением (что ведёт к засолению верхних горизонтов почв в аридных областях), составом пород и рядом других факторов определяющих перераспределение веществ в земной коре. Таким образом, особенности почвообразующих пород, условия почвообразования и положение конкретного участка в ландшафте определяет физико-химический состав субстрата, что оказывает существенное влияние на растительный покров.

Многие высокогорные растения-петрофиты проявляют связь с физико-химическим составом субстрата, что позволяет среди них выделять группы растений, предпочитающих обломочный грунт (хасмофиты), в том числе способные обитать на осыпях (гляреофиты) или скальные породы (литофиты). Весьма интересным является анализ степени приуроченности видов камнеломок (семейство *Saxifragaceae*) в высокогорьях Северного Кавказа к различным типам субстратов. В результате исследования выявлено, что из 23 из 27 видов камнеломок являются литофитами, но могут расти на осыпях, четыре вида растут на структурных почвах, богатых известью. Связь с кристаллическими породами проявляют девять видов, строго связаны со сланцами 2 вида. К ярко выраженным индифферентным видам относятся 3 вида (Мяусова, 2000). Таким образом, большинство камнеломок Северного Кавказа весьма специализированы в отношении к субстрату, что, по-видимому, отражает общую тенденцию к специализации жизненных проявлений растений с повышением степени экстремальности среды обитания.

Необходимо отметить, что абсолютными литофитами, то есть, растениями способными обитать на монолитной поверхности скальной породы являются не только накипные лишайники и некоторые мохообразные. Некоторые цветковые растения обладают способностью проникать корнями в сплошные массивы горных пород (см. раздел 2.4.2.). Благодаря этим

особенностям отдельные специализированные цветковые растения достигают абсолютной независимости от почвенных субстратов и по способности к освоению скальных поверхностей приближаются к накипным лишайникам. Цветковые растения способны расти не только в трещинах и углублениях скал, в которых скопился гумифицированный мелкозём. Например, в Заилийском Алатау подушковидные растения моховидки дернистой (*Thylacospermum caespitosum*) могут произрастать на почти вертикальных скальных стенках и боковых поверхностях валунов, причём достигать здесь относительно больших размеров (60–70 см). Несомненно, для прорастания семян таких растений необходимо некоторое количество мелкозёма, но, со временем они приобретают автономность благодаря процессам локального почвообразования в толще подушки (см. раздел 2.3.4.). Эта особенность имеет существенное значение для распространения некоторых подушковидных растений, которые не только могут осваивать местообитания высокогорий не доступные многим другим высшим растениям, но и обитать на скалах, валунах, каменистых склонах среди луговой растительности (Волков, 2003).

На процесс почвообразования большое влияние оказывает климат, определяя скорость и направление химических процессов. Однако режим температуры и влажности почв определяется не только климатом, но и механическим составом и типом почвообразующих пород. Например, известковые почвы в отличие от почв бедных известью, в большинстве случаев более водопроницаемы, потому суше и теплее, чем силикатные почвы. Поэтому известняки на склонах южной экспозиции, благодаря сухости и теплоте подобных местообитаний способствуют проникновению ксерофитной растительности в высокогорья. Таким образом, климатические факторы отчасти могут замещаться эдафическими, что обуславливает усложнение системы поясности растительности высокогорий.

Эти примеры показывают, что распространение растений не всегда можно объяснить особенностями их эдафотопов или климатопов. Решение этой довольно сложной задачи, лежит в многофакторном анализе их экологической ниши и истории развития растительного покрова.

В увеличении экологической неоднородности растительного покрова высокогорий свою роль могут играть и биотические факторы, обуславливающие обитание нехарактерных для высокогорий растений (в частности мхов – эпиксильных тенелюбивых гигромезофитов) в толще растений-подушек, плотных дерновин и других плотных растительных образованиях, встречающихся у верхней черты растительности (Волков, Волкова, 2000). Особенности внутренней среды в таких плотных структурах резко отличаются от более экстремальных условий внешней среды, что позволяет подобным организмам благополучно осваивать высокогорья (см. раздел 2.3.1).

Экологическая неоднородность сообществ высокогорных растений может быть связана с миграцией растений из окружающих горы зональных ландшафтов. Например, растительность горных пустынь часто состоит из растений, мигрировавших из гипсометрически ниже расположенных

зональных пустынь (при анализе подобной миграции необходимо учитывать ретроспективную динамику климата). Сходство условий обитания обеспечило преадаптацию пустынных растений к обитанию в условиях аридных высокогорий, что в частности выражается в отсутствии существенных морфологических изменений. Длительность вегетационного периода в обоих случаях одинакова; разница состоит лишь в том, что период покоя в высокогорье обусловлен долгой холодной зимой, а на более низких отметках – затяжной летней засухой и короткой холодной зимой. Поскольку растения морозостойчивы, то смена местообитания для них существенного значения не имела (Вальтер, 1975). Морфологическое сходство криофитных и ксерофитных растений, отмеченное О.Е. Агаханянцем (1981) позволяет говорить о сходном направлении адаптаций растений в ходе приспособления к сухо-холодной (криофитизация) и сухой и жаркой (ксерофитизация) средам. Морозостойкость связана с ксерофильным характером растения, так как именно у типичных ксерофитов наибольшая концентрация клеточного сока и малая обводненность тканей, следовательно, меньше воды способной кристаллизоваться (Двораковский, 1983). Экологические особенности таких типичных растений пустынь, как суккуленты вполне могли способствовать их распространению в некоторых специфических местообитаниях высокогорий (см. раздел 2.4.2.). Таким образом, в формировании растительного покрова гор важным фактором является процесс преадаптации отдельных видов растений-выходцев из равнинных биомов, в результате чего они «приходят» в горы, уже в некоторой степени соответствуя здешним местообитаниям.

Существование комплекса «дифференцирующих» факторов в высокогорьях обеспечивает высокую степень пространственной мозаичности растительного покрова, что часто сопровождается повышением его экологической неоднородности. Следствием этого является большое структурное и функциональное разнообразие, которое как отмечает Ch. Körner (1999), свойственно растениям на больших высотах. Многообразие условий в горах позволяет сосуществовать различным биоморфам (Касьянова, 2004), что отражает многообразие стратегий биоморфологической адаптации растений. В результате этого, высокоспециализированные высокогорные виды с узкими высотными пределами распространения являются слабыми индикаторами специфики своей жизненной зоны (Körner, 1991, 1999). Адаптивная сторона типологической расплывчатости растительного покрова заключается в использовании растениями всех возможных экологических ниш при напряжённости условий среды (Агаханянц, 1981). Следствием повышения экологической неоднородности растительности является типологическая расплывчатость сообществ, проявляющаяся в глубоком взаимопроникновении одних типов растительности в сообщества других типов, обуславливая комплексный характер растительного покрова.

Е.М. Лаврененко (1951, 1952) подчёркивает разницу между мозаичностью и комплексностью, которая заключается в том, что при мозаичности мы имеем дело с горизонтальной мозаикой внутри сообщества, а при комплексности с перемежающимися участками или пятнами различных

сообществ. При этом различные типы растительности могут контактировать друг с другом, образуя четкую ландшафтную границу, или образуя сложную мозаику, то есть происходит совмещение экологически разных сообществ растений, по сути, это явление является следствием тех же причин, которые ведут к мозаичности растительного покрова, и на определенном уровне мы не сможем провести четкую границу между этими явлениями. Следовательно, можно говорить о линейном проявлении неоднородности растительного покрова с повышением абсолютной высоты и усилением аридности климата, что обуславливает более сильное проявление экотопической дифференциации местообитаний в рельефе по сравнению с равнинами.

Возникновение растительных сообществ, состоящих из смешанных ландшафтных компонентов может быть обусловлено климатическими флуктуациями или другими причинами. Например, в некоторых местообитаниях Юго-Восточного Алтая, сообщества нагорных ксерофитов с доминированием остролодочника трагакантового (*Oxytropis tragacanthoides*) имеют сильно остепененный 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*, которые можно рассматривать как следствие конкуренции подушек со злаками за световой ресурс. Вполне вероятно, что в таких местообитаниях ксерофитные подушковидные растения могут существовать лишь при наличии сухих периодов, или выпаса скота, которые угнетают злаковую растительность (Волков, 2002 [а]). Особенности микрорельефа в подобных сообществах усиливают контрасты распределения растений. Нагорные ксерофиты с доминированием *Oxytropis tragacanthoides* предпочитает более выпуклые участки, а более влаголюбивые виды горностепного комплекса группируются в понижениях и линиях водотоков.

Как отмечал А.И. Толмачев (1948) – отдельные типы высокогорных ландшафтов могут подвергаться преобразованиям или приобретать черты характерные для ландшафтов другого типа. Вместе с тем он отмечал, что переходы возможны не между всеми типами высокогорных ландшафтов. В частности – нет, и не может быть прямых переходов между гольцовыми и нагорно-ксерофитными формациями (Толмачев, 1948). Исследования, проводимые нами в Юго-Восточном Алтае, позволяют сделать не столь однозначные выводы. В этом районе с семиаридным климатом, расположенном вблизи центра Азии, ландшафт нагорных ксерофитов находится на северной границе своего распространения. В то же время, в верхних поясах гор преобладает гольцовый (горно-тундровый) ландшафт. На хребте Талдуаир сообщества *Oxytropis tragacanthoides*, основного ценозообразователя нагорных ксерофитов на Алтае соседствуют с дриадовыми тундрами. Хотя прямых контактов обнаружено не было (а они представляются возможными), расстояние между этими сообществами на каменистом склоне исчислялось несколькими десятками метров. Это позволяют говорить если не о прямых переходах между горными тундрами и

нагорными ксерофитами, то уж во всяком случае, о близком соседстве этих ландшафтов в семиаридных и аридных горах внутриконтинентальной Азии*.

* В 2016 году автором этой работы на Южно-Чуйском хребте был обнаружен хорошо выраженный фрагмент трагакантовоостролодочниковых сообществ был на высоте 2658 м над ур. м. среди дриадовой тундры. Вероятно, в краевых частях ареала высокогорных ландшафтов их экологическая специфика ослабевает и ландшафтообразующие типы растительности могут образовывать комплексы, которые сложно представить в зоне их эколого-географических оптимумов.

Гораздо чаще в высокогорьях наблюдается совмещение тундровой и степной растительности, что обусловлено не только более близкими экологическими особенностями их ценозообразователей, сколько усилением степени мозаичности ландшафтов при усилении аридности климата. Наличие непосредственного контакта между тундровых сообществ со степными группировками в Юго-Восточном Алтае отмечал еще В.В. Сапожников (1916). Последние высоко поднимаются в горы по южным и юго-восточным склонам, а на пологих обширных нагорьях образуют ряд степных островков (Баранов, 1931). Вместе с тем, как отмечает Л.И. Малышев (1977), прямой контакт высокогорной и степной растительности, как правило, не приводит к образованию промежуточных сообществ типа «тундростепи». Подобная комплексность на выположенных участках проявляется, как правило, в чередовании участков степей и тундр. При этом степная и тундровая растительность часто дифференцируется в нано- микро- и мезорельефе. На одной стороне бугра или у его основания может, существовать тундровая растительность, а на другой стороне или на вершине бугра дерновины степных злаков. При этом обращает на себя внимание тот факт, что в пятнах тундровой растительности практически не встречается степных растений и, наоборот, среди степной растительности практически не встречается единичных тундровых растений. Скорее всего, причиной этого являются не только различия экологии горностепных и тундровых растений, но и особенности их клонального роста и вегетативной подвижности, ведущих к формированию однородных группировок. Например, ценозообразователь дриадовой тундры на Алтае – *Dryas oxyodonta*, настолько плотно занимают жизненное пространство в надземной и подземной сфере, что практически не оставляют другим растения возможности внедриться в сообщество. Отдельные экземпляры *Hedysarum consanguineum* избегают жесткой конкуренции с дриадой, только за счет использования других почвенных и воздушных горизонтов (рис. 30). В менее сомкнутых сообществах растений можно наблюдать мозаику степных и тундровых растений, в этом случае можно говорить о промежуточном тундрово-степном типе растительности в понимании Б.А. Юрцева (1974).

Таким образом, ценотический отбор в сомкнутых растительных сообществах благоприятствует экологической однородности входящих в него видов. Эта особенность не исключает дифференциацию экологических ниш видов, входящих в сообщество, но при этом совокупность экологических ниш видов сообщества должна соответствовать потенциальному гиперобъему пространства ниш представляемого конкретным местообитанием.

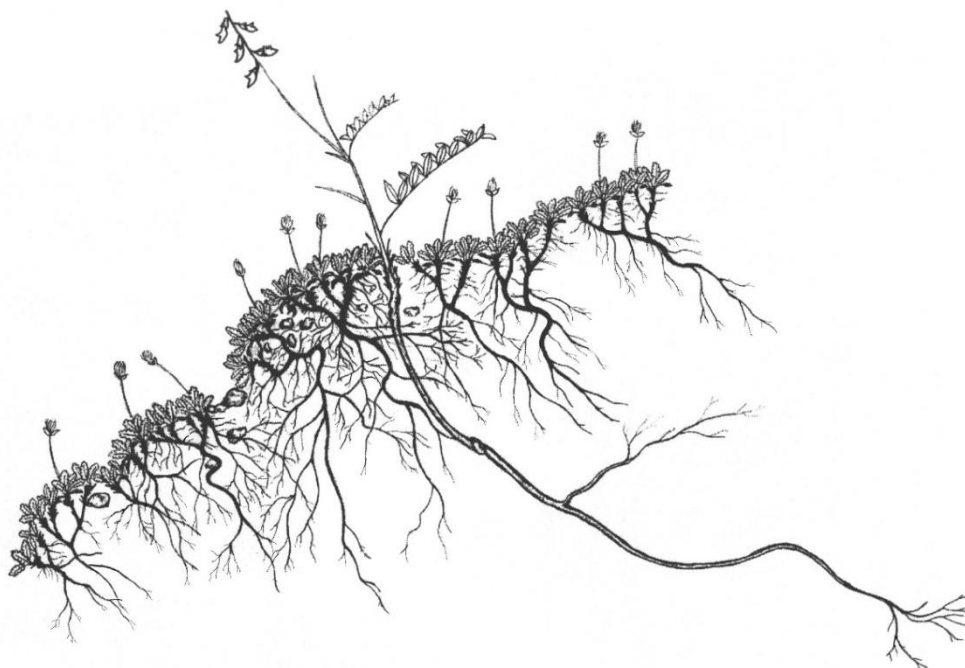


Рис. 30. Вертикальный разрез участка дриадовой тундры (с *Dryas oxyodonta*) у верхней границы леса на склоне северо-западной экспозиции хребта Талдуаир (Юго-Восточный Алтай) (рис. автора)

Существование комплексных растительных сообществ на границе ландшафтов может быть не связано с влиянием микрорельефа. Подобные сообщества довольно четко реагируют даже на небольшое изменение экологических условий. Например, в комплексных тундро-кобрезиевых сообществах на хребте Талдуаир (Юго-Восточный Алтай) (рис. 30.1.), небольшое изменение экспозиции (10–15°) к северу ведет к абсолютному преобладанию дриадовой тундры, а небольшое изменение экспозиции к юго-западу или уменьшение крутизны склона сказывается на выпадении тундровых группировок.

Существование комплексных высокогорных ландшафтов является довольно распространенной чертой. Так, горная растительность Скандинавии и Урала совмещает в себе некоторые черты альпийской и горно-тундровой растительности. Сочетание черт гольцов и альпийских формаций имеет место на Саянах (Толмачев, 1948). Факт совмещения альпийского и гольцового ландшафтов (альпийско-гольцовый ландшафт) в горах Сибири отмечает Л.И. Малышев (1977). Сочетание различных типов растительности в аридных горах – горностепных, нагорно-ксерофитных, горно-пустынных и холодных пустынь уже неоднократно обсуждалось. Исходя из этого, целесообразно выделять комплексные высокогорные ландшафты альпийско-гольцовый, ландшафт горных степей-нагорных ксерофитов и др. В том же случае если на плакорах преобладает один ландшафтообразующий тип растительности, образующий фон ландшафта (матрикс), то следует говорить об одном типе ландшафта. Так, например, луга встречаются в гольцовом и подгольцовом ландшафтах практически по всему их ареалу, хотя и не имеет широкого

распространения, занимая весьма специфичные незональные местообитания (Осипов, 2001). Луговая растительность в горно-тундровых ландшафтах развивается локально у кромки или на месте стаявших снежников (рис. 16.3.), у берегов ручьев и рек. Мезофитная растительность, относящаяся к луговому типу, встречается и в аридных горах, хотя доля площадей, занимаемых такой растительностью, здесь очень мала (обычно доли процента) (Агаханянц, 1981). Подобные включения существенно не изменяют своеобразия горных ландшафтов, и присутствие их в различных их типах является скорее правилом, чем исключением.



Рис. 30.1. Пятна тундровой растительности (*Dryas oxyodonta*) в кобрезиевых сообществах на хребте Талдуаир (Юго-Восточный Алтай)

Распределение биотических сообществ в горных областях носит своеобразный характер, как этого и следовало ожидать, учитывая разнообразие физических условий. На отдельно взятой горе могут быть представлены четыре или пять биомов со многими зональными подразделениями. Следовательно, здесь имеет место более тесный контакт между биомами и более активный обмен между биотами, чем в равнинных областях (Одум, 1986). Такой взгляд, распространённый в экологической и ботанико-географической литературе, по-видимому, не совсем точно отражает причинно-следственную связь явлений, приводящих к активному обмену между биотами различных поясов. По сути, тесный контакт между биомами и отсутствие биогеографических барьеров является предпосылкой миграции видов. Причиной поясного взаимопроникновения растений является: 1) широта экологической амплитуды растений (которую вряд ли стоит переоценивать, так как абсолютных эвритопов быть не может) и 2)

наличие подходящих местообитаний в другом поясе, следствием чего является повышенная степень экологической неоднородности высокогорной растительности.

1.4.3. Сообщества-двойники или о причинах, ограничивающих применение биономического подхода к выделению высокогорных ландшафтов

Анализ причин обуславливающих экологическую неоднородность высокогорных растительных сообществ, рассмотренных в предыдущем разделе позволяет сделать следующие выводы: при экстремализации климата возрастает типологическая расплывчатость растительных сообществ, что в частности может отражаться в увеличении их биоморфологического разнообразия, одной из причин которого является ослабление конкурентных взаимоотношений в несомкнутых или «открытых» фитоценозах. С другой стороны, биоморфологическое сходство растительных сообществ не всегда может говорить об их экологической тождественности. В качестве примера можно рассмотреть физиономически сходные сообщества подушковидных растений сыртов Центрального Тянь-Шаня и Восточного Памира, которые Е.П. Коровин (1934) относит к одному типу ландшафта – пустыня-тундра. В работе «Растительный покров СССР» (1956), подушечники Тянь-Шаня и Восточного Памира рассматриваются в рамках одного типа – «высокогорная подушковидная растительность», что обусловлено доминированием в сообществах подушковидных растений. Вместе с тем, в последней из упомянутых работ, подушковидная растительность Тянь-Шаня и Памира рассматривается отдельно, причем анализ видового разнообразия (приведенный в последней упомянутой работе), как доминирующих, так и сопутствующих видов показывает абсолютное несходство видов в сообществах этих горных систем. И дело тут не в географической изоляции, так как эти расположенные рядом горные системы связаны цепями достаточно высоких горных хребтов. Скорее всего, основной причиной таких различий в видовом составе подушечников Тянь-Шаня и Восточного Памира являются экологические условия. Этому способствует высокая аридность климата Восточного Памира в условиях которой типичные ксерофитные растения характерные для зональных пустынь проникают высоко в горы. Это выражается в том, что наряду с основным доминантом сообществ подушечников – куртковником (*Acantholimon diapensioides*), чаще всего содоминантом выступает терескен (*Ceratoides rapposa*) (Растительный покров СССР, 1956). Другим важным моментом, позволяющим говорить о существенном экологическом различии подушечников Тянь-Шаня и Памира, является распространение одного из немногих общих для подушечников этих систем растения – дриадоцвета (*Sibbaldia (Dryadanth) tetrandra*). Подушковидная растительность, развивающаяся на высоких, холодных сыртах Центрального Тянь-Шаня, в противоположность Памиру представлена в основном дриадантниками (т.е. сообществами дриадоцвета). На Памире (4300–5000 м над ур. м.)

дриадоцветники характерны лишь для наиболее увлажненных местообитаний (подножья северных склонов, днища долин возле снеговых пятен) (Растительный покров СССР, 1956), то есть эта растительность не является зональной для Восточного Памира. П.Н. Овчинников (1941) рассматривает *Dryadanthe tetrandra* одним из характерных индикаторов криофильной растительности Средней Азии, являющимся основным ценозообразователем сообществ криофитных подушечников Тянь-Шаня и Алтая (тундровидные подушечники по Р.И. Злотину, 1975), что по нашему мнению позволяет включать подобные сообщества в рамки горно-тундрового ландшафта.

На Восточном Памире, судя по литературным источникам (Станюкович, 1973; Агаханянц, 1981 и др.), подушковидная растительность сильно ксерофитизирована и вполне отвечает названию, данному Р.В. Камелиным (1979) – «криоксерофильные подушечники», что показывает отличия от сообществ криофитных подушечников. Сообщества подушковидных растений Восточного Памира, по-видимому, нельзя отнести и к ксерофитным подушечникам. Вполне вероятно, что за этим типом следует закрепить название «криоксерофильные (или криоксерофитные) подушечники Памирского типа» и рассматривать этот тип растительности в рамках ландшафта горных пустынь.

Таким образом, подушковидные растения широко распространены в трех типах высокогорных ландшафтов Азии – горных тундрах, горных пустынях и ландшафте нагорных ксерофитов. Встречаются подушковидные растения и в холодных высокогорных пустынях и альпийских ландшафтах. Судя по литературе многочисленны подушковидные растения и в пуне и параме. Это позволяет говорить о значительной толерантности подушковидной жизненной формы, особенности которой оказались «востребованными» растениями в условиях различных высокогорных ландшафтов. Как показывают исследования в Юго-Восточном Алтае подушковидные криофитные и ксерофитные подушковидные растения морфологически очень сходны, за исключением колючих подушек отсутствующих в сообществах криофитных подушковидных растений (Волков, 2003). Подушковидные растения из рода *Nanophyton* (Chenopodiaceae) и *Thylacospermum caespitosum* (Caryophyllaceae) растущие, первые в пустынях Тывы, Монголии и Казахстана, а второй в высокогорьях Тянь-Шаня и Тибета (не ниже 3000 м над ур. м.), удивительно сходны по внешнему облику, что обусловлено сходным типом строения расположения и роста побегов (рис. 31, 31.1.), что позволяет отнести к одному типу подушковидных растений. Совершенно ясно, что морфологическое строение этих растений не адекватно их экологическим особенностям, что позволяет отнести их к одной жизненной форме, но разным экобиоморфам, соответственно ксерофитных и криофитных подушковидных растений (Волков, Кирпотин, 2003). Эти примеры показывают значительное физиономическое сходство экологически разнородных сообществ подушечников (структура и состав других жизненных форм в таких сообществах часто также близки), что делает затруднительным применение биоморфологического подхода при изучении подобных сообществ-

двойников, показывающих значительное физиономическое сходство, но существенные различия в экологии.

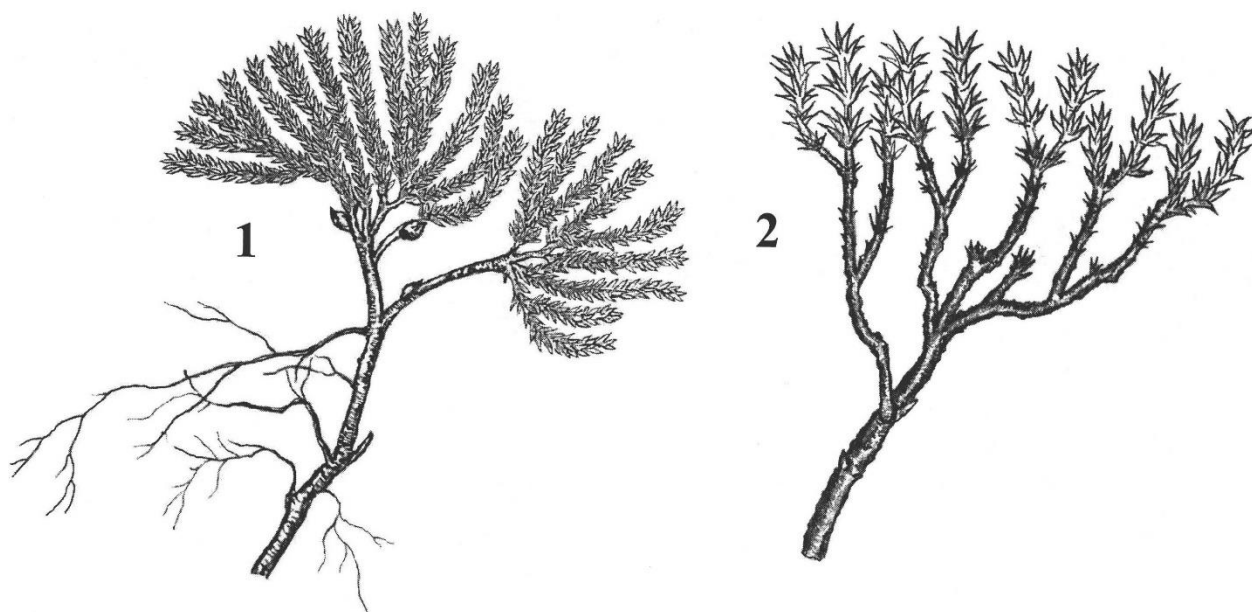


Рис. 31. Побеги криофитного подушковидного растения моховидки дернской (*Thylacospermum caespitosum*) (1) и ксерофитного подушковидного растения нанофикона (*Nanophyton grubovii*) (2)



Рис. 31.1. Побеги нанофикона (*Nanophyton grubovii*) (фото автора)

Конечно, вышеприведенные примеры относятся к довольно специфическому типу растительности, морфологическое сходство доминантов которых обусловлено сущностью их биоморфы. Но, с другой

стороны, можно привести ряд примеров физиономического сходства высокогорных сообществ с сообществами, растущими в совершенно других условиях, например, высокогорные пустоши и кустарничковые пустоши северного океанического побережья Европы, высокотравные субальпийские и лесные луга и др., сходство состава и распределения биоморф в которых нельзя объяснить только сходством экологических условий. Поэтому при экологических исследованиях растительных сообществ необходимо применять комплекс методов и подходов, учитывающих не только морфологические особенности растений, но и другие механизмы адаптации (ритмологические, физиологические и др.). Биономические подходы работают на уровне ландшафтов и наиболее крупных таксономических категорий, например, типа растительности, что хорошо согласуется с взглядами авторов (Сукачёв, 1938; Лавренко, 1940; Александрова, 1969) на выделение крупных единиц при классификации растительности, но при этом необходимо так же учитывать экологию растений-ценозообразователей.

1.6. Основные отличия высокогорий и Севера как сред обитания растений

Географическая общность высокогорных и высокоширотных природных сред, отмеченная еще А. фон Гумбольдтом, определила отнесение этих территорий к особой планетарной зоне – перигляциосфере. Кардинальным фактором, объясняющим подобную общность, является низкий радиационный баланс, не превышающий 20 ккал/см^2 в год (Голубчиков, 1996), определяющий низкие годовые температуры этого мира вечного холода балансирующего на грани замерзания лишь во время короткого лета. Это позволяет говорить об относительной общности перигляциальных процессов и сходстве северных и высокогорных ландшафтов. В экологии растения высокогорий и Севера часто рассматриваются совместно. Это оправдано, исходя из принципиального сходства значительного количества адаптаций высокогорных и северных растений, относимых к группе гекистотермов. Тем не менее, высокогорья и Север имеют ряд существенных отличий, которые определяют отличия населяющих их растений, причем по мере удаления горных систем от высоких широт эти отличия возрастают. Благодаря малой абсолютной высоте, слой воздуха, через который проходит солнечный свет в полярных районах, не такой тонкий, как в высоких горах, благодаря чему свет менее богат коротковолновым излучением. При этом продолжительность светового излучения на севере летом велика, что делает приход заморозков довольно редким явлением. Б.Н. Городков (1929) считает, что только северные горные страны в климатическом отношении близки к арктическим областям, тогда как вершины более южных гор (Кавказа, Карпат, Альп и др.) значительно от них отличаются. Эта разница заключается, главным образом, в том, что в высоких горах, в большинстве случаев, атмосферных осадков выпадает гораздо больше, чем в северной тундре. Однако, вопреки небольшому количеству

осадков, растения Севера редко страдают от фактического недостатка влаги. Напротив, вследствие ровного рельефа и слоя мерзлоты продолжается водонасыщение почв, и слабое испарение ведет к более сильному заболачиванию, чем в высоких горах. В горах, благодаря большому количеству осадков, снеговой покров в среднем в 2–8 раз мощнее, чем в арктической тундре, и лучше защищает почву от действия мороза (Ellenberg, 1986). Необходимо так же учитывать огромную разницу в режиме инсоляции высоких и низких широт и степень континентальности климата, в условиях которого находится та или иная горная система. Например, при переходе от Альп к Кавказу и Памиру происходит увеличение амплитуд годового хода температуры, то есть разницы между самыми теплыми и самыми холодными месяцами. На Памире очень велики и суточные амплитуды (Дорошенко, 1925).

Анализируя отличия высокогорий от арктических широт, можно выделить следующие специфические для высокогорий особенности:

- как правило, в высокогорьях значительно большее количество осадков и значительно более мощный снеговой покров, который в условиях сильной солнечной инсоляции зимой предохраняет почву от промерзания, благодаря чему мерзлотные процессы в высокогорьях распространены локально;

- регулярная смена дня и ночи и связанные с этим более значительные колебания суточных температур;

- намного более сильная радиация во все времена года (с большей долей коротковолнового излучения в солнечном спектре) и относительно большей долей прямых лучей по сравнению с рассеянными, что увеличивает пространственные температурные контрасты;

- в условиях режима инсоляции высокогорий, различия климатических показателей приземного слоя воздуха и воздуха на высоте 2 м ещё более существенны. Поэтому высокогорные растения прилегают к земле ещё плотнее, чем растения Арктики;

- для высокогорий, как правило, характерны: более сильные ветра, угнетающие растения; преобладание каменистых субстратов, частая смена горных пород и более резкие различия растительности на карбонатных и кристаллических породах;

- почвы высокогорий в целом менее заболочены, благодаря хорошему дренажу, обеспечиваемому пересечённым рельефом, каменистым субстратом и отсутствию сплошного водоупорного слоя вечной мерзлоты.

Растения высокогорий существуют в условиях значительно более выраженных временных и пространственных температурных градиентов, и более контрастных эдафических условий, чем растения высоких широт и приполярных гор. Это обуславливает дифференциацию видов и высотных ценологических групп растений южных гор, не только по высоте, но и по горизонтали в зависимости от экспозиции склонов, растительных сообществ и прочих факторов, что обусловлено большим многообразием местообитаний и более выраженными различиями во влиянии экспозиции на местный климат, а через это на размещение сообществ и видов. Кроме того, разнообразие и большая благоприятность условий южных гор способствуют высокой видовой

насыщенности на профиле и возрастанию межвидовой конкуренции. Следствием этого является диффузность распределения видов, что выражается в прерывистом характере их высотного распределения (Куваев, Сонникова, 2001).

Условия перезимовки высокогорных растений умеренных поясов коренным образом отличаются от перезимовки арктических растений, которые в условиях полярной ночи не спасаются под снежным покровом от низких температур, достигающих, по сведениям Б.А. Тихомирова (1963) тридцати градусов ниже нуля, и даже ниже в местообитаниях с маломощным снежным покровом. В высокогорьях, в зимний период, в условиях интенсивной инсоляции более мощный снежный покров предохраняет почву от промерзания, благодаря чему мерзлотные процессы здесь распространены локально. Глубоко проникающий в толщу снега свет повышает температуру воздуха в толще снега и способствует ассимиляции углекислого газа зелеными растениями, особенно если снег пористый и незначительно задерживает газообмен. Благодаря отсутствию повсеместно распространенной мерзлоты и относительно благоприятным температурным условиям, корни высокогорных растений (кроме высокогорных холодных пустынь) проникают на глубину до 80 сантиметров, в то время как корни растений арктических тундр располагаются вблизи поверхности почвы, в слое, оттаивающем в вегетационный период. Относительно слабое промерзания почво-грунтов в высокогорьях, определяет присутствие относительно большого количества луковичных растений.

Застой влаги и холод в корневой зоне арктических тундр задерживает гумусообразование и азотную минерализацию. Вследствие этого сообщества с ксероморфными гелиофитами, низкие кустарниковые пустоши и лишайниковый покров в Арктике встречаются значительно чаще, чем в Альпах и подобных высоких горах. Мхи тоже находятся в тундре в особенно благоприятных условиях, тем более что они в состоянии воспользоваться благоприятными днями вне вегетационного периода. Скучный кустарниково-лишайниковый ковер (*Cladonia*- и *Cetraria*-сообщества) в среднеевропейских высокогорьях имеется лишь на местах, подверженных воздействию ветра (Ellenberg, 1986).

Следовательно, условия обитания растений в высокогорьях и высоких широтах имеют довольно существенные отличия, которые, казалось бы, не позволяют говорить о сходстве экологии населяющих их растений. В действительности высокогорная растительность имеет много общих черт с арктической. Это подтверждает присутствие в высокогорьях умеренных широт аркто-высокогорных растений, произрастающих также в высокоширотных тундрах. Например, в Альпах насчитывается до 30 % видов, общих с тундровой флорой (Вронский, Войткевич, 1997). Существование группы аркто-высокогорных растений позволяет судить о значительной степени сходства северных тундр и высокогорий, обязанных своим существованием сходным перигляциальным процессам, но, как показали исследования, одни и те же виды, распространенные в Арктике и

высокогорьях, представлены различными географическими расами с несколько различными требованиями к местообитаниям (Алехин, 1938). Это было убедительно показано при изучении *Oxyria digyna* из северных и высокогорных популяций (близких к южным пределам распространения этого вида) (см. раздел 2.4.5.)

Таким образом, при сравнении полярных и высокогорных биомов мы при сходстве в общих чертах, найдем довольно много различий. При этом, сравнивая особенности сред обитания растений в высокогорьях и на Севере, мы неизбежно придем к выводу, что одни высокогорные ландшафты имеют большее сходство с Севером, чем другие. При этом можно говорить о большем сходстве условий обитания растений в наиболее суровых условиях высокогорий и высоких широт, в условиях, когда основным экологическим фактором, лимитирующим развитие растений, являются низкие температуры, на фоне которых значение остальных факторов, специфичных для высокогорий и высоких широт имеет подчиненное значение. Физико-географическое сходство таких ландшафтов проявляется в их растительном покрове, имеющем сходные черты. Направление приспособительных преобразований растений в гольцах и в открытых, не заболоченных тундрах Арктики, безусловно, во многом подобно (Тихомиров, 1948). Это выражается, прежде всего, близком спектре жизненных форм растений в северных и высокогорных тундрах и холодных пустынях. Например, в северных тундрах и полярных пустынях встречаются подушковидные растения, кустарнички, травянистые растения очень похожие на те, что произрастают в верхних поясах высокогорий, и там же в основном концентрируются и аркто-высокогорные растения. Однотипные растительные сообщества на полярных равнинах и высоко в горах имеют довольно сходные запасы биомассы и ее годовую продуктивность (Голубчиков, 1996). Подобные данные позволяют говорить о большей ландшафтной близости высокогорных и северных тундр и холодных пустынь по сравнению с другими высокогорными ландшафтами.

На гипсометрически низких высотах отличия высокогорных и арктических ландшафтов определяет комплекс факторов, специфика которых обусловлена зональным положением горной системы. Значение «зональных» факторов возрастает с уменьшением абсолютной высоты. В то же время, менее отчетливо проявляются специфические «высокогорные» факторы, в совокупности с зональными определяющие характер высокогорного ландшафта. Наиболее ярким примером этого являются экваториальные высокогорья. Ландшафт парамо, развивающийся в условиях отсутствия сезонной динамики климата экваториальных широт, вообще не похож на ландшафты Севера, что в частности выражается в существовании таких специфических жизненных форм растений как розеточные мегафиты, не встречающихся в других высокогорьях и на Севере. В то же время, верхние пояса экваториальных высокогорий показывают значительное сходство с Северным биомом. Например, на вершине горы Килиманджаро высоты от 5,5 км (где лежит снег) до 4–4,2 км занимает высокогорная пустыня (Насимович, 1964), весьма сходная с арктическими холодными пустынями. На верхней

ступени пояса Парамо (4000–4500 м над ур. м.) в Южной Америке, господствуют несомкнутые сообщества с доминированием кустарничков, а также розеточных и подушковидных форм (Нахуцришвили, 1981). В нижней части пояса высокогорных пустынь тропических гор присутствуют элементы тундровидной растительности (Вальтер, 1968). Таким образом, экваториальные горы представляют растениям наиболее контрастную среду обитания, сильно различающуюся в верхней и нижней частях высокогорной зоны.

Сходную картину мы можем наблюдать в горах умеренной зоны. При сходстве холодных высокогорных пустынь и горно-тундровых сообществ с их северными аналогами, слабо сравнимы с арктической растительностью альпийские луга и, практически не сравнимы высокотравные субальпийские луга, горные степи и нагорные ксерофиты. То есть, даже в высокогорьях умеренной зоны имеются специфические типы растительности, показывающие малое сходство или вообще не похожие на арктические типы. Это отражает большее разнообразие ландшафтных обстановок в горах и специфику развития растительного покрова высокогорий в различных горных системах. В экстремальных условиях, которые в той или иной степени характерны для всех высокогорных ландшафтов, экологические особенности растений наиболее ярко проявляются в их адаптациях, анализ всего разнообразия которых позволяет выявить основные направления их приспособительной эволюции. Наиболее ярко эти тенденции проявляются в биоморфологическом строении высокогорных растений, совокупность жизненных форм которых, и дифференциация их по местообитаниям являются яркими признаками ландшафта. Физиономическое сходство верхних поясов растительности гор и высокоширотных типов растительности, свидетельствует об их значительном ландшафтном сходстве, в то время как растительность на более низких абсолютных высотах высокогорной зоны может существенно отличаться от растительности Севера, отражая в целом черты зоны, в которой находится та или иная горная система. С этой точки зрения схема, приведенная на рисунке 1, иллюстрирующая аналогию высотной поясности и широтной зональности на примере экваториальных гор, показательна лишь с точки зрения соответствия общего характера изменений в лесной зоне, наблюдаемого при подъеме в горы в экваториальных широтах, и при изменении лесов в системе широтной зональности. Наибольшее сходство с северными ландшафтами показывают ландшафты приполярных высокогорий, имеющие под собой лишь пояс тайги, что обусловлено наибольшей близостью их зональных условий. Следовательно, для полной аналогии высотной поясности и широтной зональности мы должны совместить колонку лесных поясов тропических гор с высокогорными поясами приполярных гор, что в принципе не возможно. Исходя из приведенных фактов, можно утверждать, что полной аналогии спектров высотной поясности и широтной зональности в природе не существует.

ГЛАВА 2. ЖИЗНЬ РАСТЕНИЙ В ВЫСОКОГОРЬЯХ

2.1. Концепция лимита (ограничения)

Жизнь в высокогорьях ограничена в основном физическими компонентами окружающей среды. Термин «ограничение» появился из агрономии, где оно было определено, как ограничение продукции биомассы, когда сравнивали некоторые максимальные объемы продукции, которые могут быть достигнуты при устранении всех ресурсных ограничений и колебаний условий среды. Однако в природе получение биомассы не имеет для растений такого значения, как выживание и репродукция (Körner, 1999). Особенно это характерно для растений – экотопических пациентов, обычно не испытывающих конкурентного давления со стороны других растений и заселяющих самые суровые среды на Земле. В биологическом смысле миниатюрные растения, растущие и размножающиеся у кромки вечных снегов, не менее благополучны, чем огромные деревья в тропических лесах, и их миниатюрность, целесообразная для обитания в высокогорьях (см. раздел 2.4.2.), не может свидетельствовать об их низкой биологической продуктивности. Как показывают исследования, растения высокогорий демонстрируют достаточно высокую биологическую продуктивность (см. раздел 2.3.2.), что необходимо для восстановления нормального функционального состояния растений в случае их механического повреждения или воздействия экстремально низких и высоких температур и долгого существования под снегом. Высокая скорость нарастания побегов необходима растениям, обитающим на осыпях (см. раздел 2.4.2.). Как правило, у высокогорных растений довольно высокими оказываются затраты на репродукцию, что выражается в обильном образовании цветков и высоким процентным содержанием объема генеративных органов по сравнению с вегетативными (см. раздел 2.4.4.).

Таким образом, условия высокогорий лимитируют, в том числе и пространственно (см. раздел 1.2.), размеры растений, что с ростом абсолютной высоты приводит к преобладанию миниатюрных растений, для которых высокая биологическая продуктивность важна в первую очередь как фактор, обеспечивающий их существование в экстремальных условиях, а не обуславливающий рост их размеров (Волков, 2002 [a]). Как отмечает Ch. Körner (1999), в нормальных с нашей точки зрения условиях, высокоспециализированные горные растения будут отмирать либо испытывать пресс аборигенных видов. С другой стороны, высокогорные экстремальные среды являются ограничивающими к тем организмам, которые к ним не подходят (Körner, 1999). Климатический стресс в горах, являющийся стимулом адаптации и селективным фильтром для растений (Larcher, 1980; Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984), часто дополняется дефицитом или физиологической недоступностью питательных веществ и воды в субстратах, на которых они растут. Поэтому не удивительно, что к крайним условиям высокогорий адаптировалось лишь небольшое число видов растений. В так

называемых ограничивающих средах отмена ограничения ресурсов или устранение физиологических ограничений могут стимулировать на небольшой период рост и репродукцию, но в более длинный период могут устранить организм из его местообитания путем конкурентной замены (Körner, 1999). Например, растения, обитающие в экстремальных условиях лишайниковых пустошей и снежников (вегетационный период у этих сообществ ограничивается двумя месяцами), при пересадке в более благоприятные условия альпийских лугов и защите от конкуренции, резко увеличивают свои размеры, так как их фундаментальная ниша охватывает и благоприятные условия. В экстремальных условиях лежит их реализованная ниша, в которую они из более благоприятных экотопов «выдавливаются» конкурентами (Sennov, Onipchenko, 1994; Миркин и др., 2001). Этим же можно объяснить и особенности распространения *Thylacospermum caespitosum* рассмотренные в разделе 1.4.2. При пересадке на равнину, при соответствующем уходе одни виды высокогорных растений способны хорошо разрастаться в огородах и на альпийских горках, а другие отмирают при любой агротехнике. Это позволяет говорить не только о различном объеме фундаментальных и экологических ниш растений, обитающих в высокогорьях, но и о зоне экологического оптимума некоторых из них приуроченного к экстремальным условиям верхней части высокогорной зоны.

2.2. Особенности высотного распространения растений в горах

Потенциальное распределение растений в высотном профиле горной системы определяется как их экологическими особенностями, так и высотной дифференциацией местообитаний, обусловленной физико-географическими особенностями конкретного высотного профиля. Растения в горах поднимаются до определенных границ, выше которых они не могут подняться в силу климатических условий или потому, что выше лежит снег, покрывающий субстрат круглый год (рис. 32).

Изучение распределения видов растений в горах по высотно-ценотическим группам имеет большое значение для познания их экологических особенностей и наряду с анализом их экотопической приуроченности является наиболее объективным показателем гиперобъема реализованной экологической ниши. Для разных биологических групп растений (водорослей, лишайников, мхов, споровых сосудистых, голосеменных и цветковых растений) дифференциация в высотном профиле имеет свою специфику, определяющую их роль в формировании растительного покрова гор.

Широкое распространение низших растений в Арктике и высокогорьях объясняется, прежде всего, их незначительными требованиями к условиям существования (особенно к энергетическим ресурсам) в связи с их небольшими, а зачастую и микроскопическими размерами, широким распространением среди них бесполого размножения, а также и ослаблением конкуренции со стороны высших растений (Мазуренко, 1986).

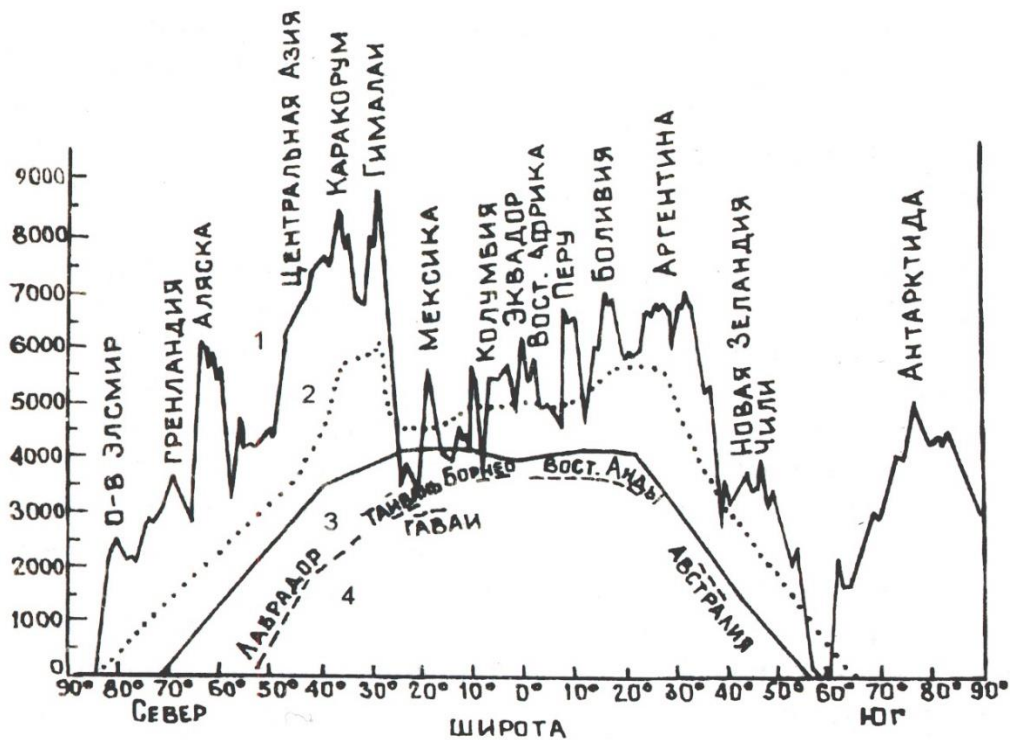


Рис. 32. Схематический долготный профиль высочайших вершин (1) и верхнего предела распространения цветковых растений (2). Высота верхней границы леса отражена как в континентальных (3), так и в приокеанических секторах (4) (по: Swan, 1967; Голубчиков, 1996)

На снегах, постоянно покрывающих вершины высоких гор, часто можно встретить «цветение снега», вызванное развитием снежных водорослей (так называемый «криопланктон»). О подобном «красном снеге» писал В.В. Сапожников (1916). На Алтае поля «красного снега» иногда достигают сотен квадратных метров. На Кавказе, в горах Карачая, на перевале Басса, было найдено на снегу красное поле площадью несколько квадратных километров (Растительный покров СССР, 1956). Чаще всего подобное явление вызывают хламидомонады (в основном *Chlamydomonas nivalis*), но отмечались также эвгленовые, золотистые, синезеленые, желтозеленые и диатомовые водоросли, динофлагелляты и криптофиты (Hoham, 1980; Саут, Уиттик, 1990). Пределы устойчивости «криопланктона» к низким температурам достигают -40 , -60°C у *Pediastrum boryanum* и *Hormidium flaccidum* (Горышина, 1979). Активная фаза деятельности снежных водорослей начинается, обычно, когда температура на поверхности снега становится достаточной для таяния, и в массе снега в течение нескольких дней появляется вода. В этот период свет, биогены и растворенные газы становятся доступными для водорослей. Полагают, что истинно снежные водоросли оптимально растут при температурах ниже 10°C . Например, *Chloromonas pichinchaе* в более теплых условиях не растет, и существует в пальмеллоидном состоянии. Подвижная фаза наблюдается только между 1 и 5°C . *C. pichinchaе* перемещается вверх на рассвете и сумерках, но вероятно избегает сильного света в полдень, заглубляясь на 10 – 15 см в снег. Снежные водоросли иногда образуют

вспомогательные пигменты, которые в условиях цветения придают снегу красный или желтый цвет (Саут, Уиттик, 1990). *Chlamydomonas nivalis* вырабатывает в своих клетках красный пигмент – гематокром. В зависимости от степени развития организмов, вызывающих окраску, красный цвет может изменяться в интенсивности от бледно-розового до кроваво-красного и темно-малинового (Растительный покров СССР, 1956). Кроме водорослей, окраску снегу могут придавать гетеротрофные растения – грибы, актиномицеты и бактерии, которые существуют за счет органических веществ, образуемых снежными водорослями. Розовую и красную окраску снега могут вызывать некоторые дрожжевые грибки (из родов *Torula* и *Torulipis*), совершенно черную окраску снегу придает дрожжевой грибок (*Nadsoniella nigra*), таким образом, окраска снега в высокогорьях может быть зеленой, коричневой бурой и даже черной в зависимости от преобладания в нем тех или иных видов (Растительный покров СССР, 1956).

На пределе высотного распространения растительной жизни, в царстве камня и льда, миниатюрная жизнь скрывается между плитами скал и на их нижней поверхности. Наиболее жизнеспособны налеты одноклеточных зеленых и сине-зеленых водорослей, накипные лишайники, печеночники и литофильные мхи (Голубчиков, 1996). Синезеленые водоросли (*Anabaena*, *Nostoc*) являются пионерами заселения безжизненных горных пород. Замечательной особенностью этих организмов является способность к фиксации азота в экстремальных условиях, что имеет большое значение для развития растительной жизни в горах (Культиасов, 1982).

Лишайники, способные синтезировать органические вещества даже при отрицательных температурах (у некоторых лишайников зафиксирован фотосинтез при температуре -24°C (Нахуцришвили, 1974 [a])), распространяются дальше пределов существования сосудистых растений, и являются пионерами в освоении «безжизненных» сред, например, свежих каменистых осыпей. Крупнообломочные россыпи камней особенно благоприятны для заселения накипными лишайниками. К пионерам заселения гладких силикатных скал, относятся, как правило, виды с широкой экологической амплитудой, характеризующиеся ареолированными слоевищами (*Rhizocarpon geographicum*, *Catocarpon alpicola*, *Aspicilia cupreoatra* и др.). Их слоевище разделено трещинами-желобками на округлые или угловатые участки – ареолы диаметром 0,2–1,5 мм, реже до 5 мм в диаметре. Такая структура накипных лишайников помогает им переносить напряжение, возникающее в результате расширения или сжатия скал при колебаниях температуры, и препятствует отрыву слоевища от субстрата. Пионерами зарастания карбонатных пород являются другие виды лишайников, такие, как представители рода *Verrucaria*, являющиеся эндолитными лишайниками, развивающимися слоевище внутри каменистого субстрата, проникая при этом на глубину 10 и более мм, активно перфорируя известняк (Седельникова, 1997). Лишайники растут в благоприятные для себя сезоны, и в как бы законсервированном виде переживают неблагоприятные. Возобновляться они способны из ничтожного обрывка, и рост их, таким

образом, почти беспределен, но чрезвычайно замедлен, иногда не более 0,004 мм в год (Мартин, 1970; Голубчиков, 1996). Частым прерыванием активной жизни на долгие сроки, по-видимому, объясняется колоссальный возраст многих лишайников, определенный радиоуглеродным методом (до 1300 лет у *Rhizocarpon geographicum* в Альпах, до 4500 лет у лишайников в Западной Гренландии) (Горышина, 1979). Экологическая «неприхотливость» лишайников позволяет им создавать самостоятельные сообщества в самых суровых условиях среды – в поясе холодных гольцовых пустынь и горно-тундровом поясе (Горчаковский, 1975) и становиться рекордсменами в покорении абсолютных для растительных организмов высот – их находили в Гималаях на высоте 7000 м над ур. моря (Голубчиков, 1996).

По мере разрушения поверхностного слоя горных пород и образования шероховатой и даже слегка ямчатой поверхности, способной удерживать воду, появляются условия, пригодные для поселения некоторых листостебельных мхов, которые находят мелкие углубления с ничтожными скоплениями гумуса от уже отмерших лишайников, куда могут внедриться их ризоиды (Седельникова, 1997). Мохообразным, так же, как и лишайникам, не нужно формировать корней, доля массы стебля у них не велика, так что ассимилируют практически все части растения. В числе абиотических факторов, обуславливающих распространение мхов (по крайней мере, в пределах холодной и умеренной зоны), влага стоит на первом месте, а тепло – на втором (у сосудистых растений это соотношение обратное (Игнатов, 1995)). Мхи обычно лидируют в заселении освободившихся из-под снега почв, и, прежде всего, это микотрофный печеночник *Anthelia juratzkana*, симбиотически связанный с грибом и сам похожий на налет плесени на почве. Питается он, видимо, гетеротрофно органическим веществом почвы и встречается там, где для нормальных мхов «бесснежный» период оказывается слишком коротким (Вальтер, 1975). На участках, которые на более длительное время оказываются свободными от снега, могут развиваться специфические приснежниковые бриосообщества. Например, в горах Кузнецкого Алатау участки возле снежников-перелетков освобождающиеся из-под снега на очень короткий период – менее одного – полутора месяцев, оказываются затянутыми плотным моховым покровом. Подобные буровато-зеленые «ковры» мхов могут по площади достигать нескольких десятков (изредка – сотен) квадратных метров. Близость снежника обеспечивает комплекс специфических экологических условий: постоянно увлажнение, низкие, но выровненные суточные и сезонные температуры (Писаренко, 2000). В целом же, в высокогорьях мхи довольно редко образуют самостоятельные сообщества, обычно образуя своеобразную мозаику микросообществ вкрапленных в микрорельеф скальной породы или каменистых россыпей. Часто мхи являются важным компонентом многих растительных сообществ в верхних поясах гор, образуя обычно в них наземный ярус. Этому способствуют следующие основные биологические и морфологические особенности мхов, обуславливающие отличия их географического распространения (по: Игнатов, 1995):

1. мелкие размеры, что позволяет им находить подходящие микроместообитания при весьма различном общем окружении;
2. сравнительная немногочисленность адаптаций к перенесению засушливых периодов; при этом для мхов существенно, не столько общее количество осадков, сколько равномерность их выпадения;
3. легкость расселения с помощью небольших фрагментов растений (за счет образования вторичной протонемы);
4. слабая конкурентоспособность и эксплерентность большинства видов (по крайней мере, в холодных и умеренных районах).

Высотная приуроченность мхов изучалась на Алтае М.С. Игнатовым (1995) (приводится с сокращениями). Нижняя граница распространения большинства высокогорных мхов лежит на уровне 1750–1900 м. Ниже 1750 м на Алтае не спускаются 116 видов. При этом только сравнительно небольшая их часть ограничена субальпийским поясом, принятым даже в довольно широких пределах – 1750–2400 м: этим интервалом ограничены лишь 45 видов. Из видов, не спускающихся ниже отметки 1750 м, 11 видов были встречены только в степной части Юго-Восточного Алтая (изредка в прилегающей к нему части Центрального Алтая). Кроме того, только в высокогорьях (выше 1750 м) на Алтае были найдены еще 29 широко распространенных видов. Остальные же 74 вида, встречающиеся на Алтае только выше 1750 м над ур. м. – или настоящие аркто-высокогорные (очень немногие имеют отдельные реликтовые местонахождения на равнине), или широко распространенные виды, характерные для районов с холодным климатом, имеют амплитуду от 1000 до 1999 м, 112 (23 %) – от 400 до 999 м, 132 (27 %) – менее 400 м. Соотношение высотного распределения на Алтае и общего географического распространения видов носит вполне закономерный характер: более южные виды тяготеют к нижнему горному поясу, а более северные – к верхнему. Аркто-высокогорные виды, как и следовало ожидать, сосредоточены преимущественно в верхнем горном поясе. Количество же видов, которые проникают и в нижние пояса (по сырым скалам в глубоких ущельях, у водопадов и т.п.), сильно зависит от той концепции аркто-высокогорного вида, которая принимается при таком подсчете. Если к аркто-высокогорным относить виды, широко распространенные в холодных областях всего мира (Арктике, антарктических островах, высокогорьях как высоких, так и низких широт), то из таких видов очень многие действительно проникают в нижний горный пояс Алтая (примеры: *Polytrichastrum alpinum*, *Dicranoweisia crispula* и др.). Вместе с тем, если аркто-высокогорный элемент ограничить видами, распространенными в Арктике и горах умеренной зоны Северного полушария (но не в тропиках!), то окажется, что такие виды ниже субальпийского пояса практически не встречаются. Бореальные виды (в узком смысле) довольно тесно связаны с поясом таежных лесов (Игнатов, 1995).

Распределение споровых сосудистых растений в горах в основном определяется особенностями их биологии. По-видимому, произрастание папоротников, хвощей и плаунов в горах определяется не столько спорофитной стадией их существования, сколько наличием условий для

отдельно существующей гаметофитной стадии. По мнению Науялиса (Naujalis, 1955), заростки хвощей и папоротников имеют стратегию эксплерентов, и в определении их численности главенствует сопротивление среды. При этом длительность развития заростков хвощей достигает 4–6 месяцев, папоротников – двух-четырёх лет, а стадия развития заростка плаунов может длиться два десятилетия. Как отмечается Науялисом, заростки хвощей, не успевшие за 4–6 месяцев дать потомство, гибнут от морозов (Миркин, Наумова, 1998). Это препятствует их широкому распространению в высокогорной зоне, где в суровых условиях короткого периода вегетации гаметофитная стадия хвощей наиболее уязвима, что, по-видимому, определяет относительную редкость хвощей в высокогорьях, где они встречаются обычно с небольшим обилием в зарослях кустарников, лугах, галечниках, курумах выше границы леса.

Большая длительность жизни заростков папоротников, по-видимому, способствует значительно более широкому распространению этой группы растений в высокогорьях. Довольно часто на нижних уровнях высокогорий можно встретить папоротники, произрастающие в расщелинах между скал, затенённых долинах и ущельях, где скапливается мелкозём. Целый ряд факторов благоприятствует произрастанию папоротников в подобных местообитаниях высокогорий – обильное увлажнение, необходимое этой группе растений для поддержания жизнедеятельности и размножения, защита от ветра и прямых солнечных лучей, обильный снеговой покров зимой (Горчаковский, 1975).

Более длительная жизнь заростков плаунов, а также стратегия пациентов проявляющаяся на определенной стадии развития их заростка (Naujalis, 1955; Миркин, Наумова, 1998) способствуют довольно широкому распространению некоторых из них (например, *Lycopodium alpinum*) в альпийских лугах и горных тундрах.

Цветковые растения обычно не способны существовать в столь экстремальных условиях, как водоросли, лишайники и мохообразные, но и их успехи в заселении высокогорий впечатляют. Отдельные растения – ультраореофиты, на высотной границе распространения цветковых растений занимают ниши между скал, микропонижения и другие укрытия. На высоте 6000 метров в Гималаях встречаются эдельвейсы, лапчатки, звездчатка стелющая и другие растения (Голубчиков, 1996). Высший предел распространения цветковых растений достигает очень значительных высот. Так, в Альпах *Ranunculus glacialis* отмечен на высоте 4270 м над ур. м. (Вальтер, 1975); в Андах некоторые растения достигают до 4730 м над ур. м. (Голубчиков, 1996); в горах юга Средней Азии на высоте 4500–4700 м было отмечено 6 видов растений, среди них *Draba altaica*, *Waldheimia glabra*, *W. tridactylites*, *Braya oxycarpa* (Павлов, 1987). В Восточном Памире выше других растений (5250 м над ур. м.) поднимаются *Melandrium apetalum* и *Pachypleurum alpinum* (Станюкович, 1949). В Кашмире *Draba altaica*, *Waldheimia glabra* достигают высоты 5850 м. В Тибете на высоте 5000–5536 м имеется 50 видов растений (Голубчиков, 1996), *Saussurea tridactyla* достигает

на Тибете высоты 5800 м (Алехин и др., 1961). *Lagotis glauca* и *Potentilla saundersiana* в Непале поднимаются на высоту 5945 м над ур. м. (Webster, 1961). В Гималаях *Arenaria musciformis* была найдена на высоте 6220 м (Ильинский, 1937) и *Saussurea gnaphalodes* на высоте 6400 м (Körner, 1999). В экваториальных широтах сосудистые растения не поднимаются выше 5200 м (Голубчиков, 1996).

Из голосеменных растений наибольших высот распространения достигают *Ephedra gerardiana* и *Juniperus pseudosabina*, достигающие соответственно на Кашмире высоты 5450 и 5000 м над ур. м. Папоротник *Cystopteris fragelis* в Ладаке отмечен на высоте 5485 м над ур. м. (Webster, 1961).

Конечно, далеко не все растения гор демонстрируют выдающиеся способности в «покорении горных вершин», что доступно лишь небольшому числу видов-ультраореофитов, как правило, высокоспециализированных к обитанию в верхней части высокогорной зоны.

Разнообразие местообитаний в горах позволяет существовать в них и растениям, которые мы можем встретить на окружающих их равнинах. Флора высокогорий образована «заходящими» в горы растениями, которые можно встретить в ниже лежащих поясах и на окружающих горы равнинах, и собственно высокогорными растениями (например, А.С. Ревушкин (1988) на Алтае выделяет эколого-географические группы высокогорных растений (подгруппы альпийских и арктоальпийских) растений, горных (горно-лесных и горно-степных) растений и горно-равнинных (в том числе подгруппы лесных, степных и плюризональных, то есть встречающихся равно как в лесных, так и степных биомах).

Анализ распространения сосудистых растений в высокогорьях Западного Саяна показал, что в верхних поясах высокогорной растительности преобладают широко распространенные альпийские и арктоальпийские виды (3/4 видов среди растений альпийско-тундрового пояса и 91 % растений гольцовых пустынь). Эти данные позволяют говорить об экологической специфичности большинства видов обитающих в высокогорьях растений (Куваев, Сонникова, 2001). Подобные выводы подтверждаются исследованием высотного распределения растений в субнивальном поясе (с 3000 м над ур. м.) Кзбегского района (Кавказ), где на основании высотной приуроченности распространения видов в горах было выделено четыре группы растений (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). Наибольшая группа видов (43 %) встречается в основном на высотах от 3000 до 3300 м над ур. м. Следующей по числу видов (31 %) группой являются растения, распространенные преимущественно до 3100 м над ур. м. При этом в число растений этого высотного диапазона включены растения, фрагментарно встречающиеся в нижней части субальпийского пояса, и более характерные для нижележащего альпийского пояса. К видам с большой амплитудой распространения (от 3000 до 3600–3700 м над ур. м.) относится около 25 %. К четвертой группе (виды, встречающиеся выше 3400 м над ур. м.) отнесен один вид, являющийся эндемиком Кавказа – *Cerastium razber*, встречающийся на

самых больших высотах (4000 м над ур. м.) с эколого-ценотическим оптимумом в пределах 3600–3750 м над ур. м. (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984).

Анализ высотного распространения видов высокогорно-осыпного флористического комплекса проведенный на южном мегасклоне Курайского хребта (Алтай) позволил выделить три высотные группы растений (табл. 4) (Пяк, 2003). Видов, распространенных по всему профилю, оказалось относительно немного, но и среди них выявляются определенные предпочтения к определенным высотам, что хорошо заметно по существенной разнице в обилии и встречаемости. Такие виды, как *Cerastium lithospermifolium*, *Papaver pseudocanescens*, *Leiospora exscapa*, лучше себя чувствуют в альпийском поясе, а *Mesostemma martjanovii* и *Taraxacum lyratum* – в субальпийском. Подобные тенденции характерны для растений других высотных групп, тяготеющих к нижнему или верхнему пределу, соответственно субальпийского или альпийского поясов (Пяк, 2003).

Как показал анализ высотного распространения сосудистых растений в Западном Саяне, видов с широкой амплитудой высотного распространения (от 540 до 2100–2500 м над ур. м.) в горах (высотные убиквисты) относительно немного. По существу, это в основном растения лесного пояса, проникающие в высокогорья. Количество горных и аркто-высокогорных видов среди высотных убиквистов не достигает половины. Пестрота в ботанико-географическом составе убиквистов и недостаток данных об экологии этих растений не позволяет четко судить о свойствах, позволяющим этим видам занять столь значительный высотный диапазон (Куваев, Сонникова, 1998). Наряду с эвритопностью, причиной такой высотной амплитуды является высокая мозаичность местообитаний в высокогорьях (см. раздел 1.4.2.), обеспечивающая подобным видам экологически равноценные местообитания в различных высотных поясах. Но даже в этом случае возникают закономерные сомнения, что местообитания в лесном поясе на высоте 500–600 м над ур. моря могут хотя бы отдаленно напоминать местообитания вблизи границы высотного распространения сосудистых растений. По-видимому, столь широкому расселению убиквистов может способствовать морфолого-систематическая неоднородность вида. Так один из таких видов, брусника (*Vaccinium vitis-idaea*) делится на два таксона, из которых *Rhodococcum vitis-idaea* занимает нижнюю часть профиля, а *Rhodococcum minus* – верхнюю (Аврорин, 1958; Куваев, Сонникова, 1998). В то же время отмечается, что морфологическая дифференциация таксонов в высотном профиле в Западном Саяне выражена слабее, чем в субарктических горах (Куваев, 1998; Куваев, Сонникова, 2001). Однако это еще не означает, что морфологически сходные растения, относящиеся к одному виду, в нижней и верхней части высотного профиля имеют одинаковые экологические особенности. Некоторые растения альпийско-тундрового пояса Западного Саяна, например, *Oxyria digina* по высотному распространению (800–2400 м над ур. моря) приближаются к высотным убиквистам (Куваев, Сонникова, 2001), при этом изменчивость метаболического потенциала различных популяций *O. digina* (см. раздел

2.4.5.), позволяет предполагать, что эврипопность этого вида в основном определяется его физиологической пластичностью.

На относительно небольших высотах высокогорной зоны обычно преобладают виды, специализированные к относительно небольшому высотному диапазону. Это определяется относительно благоприятными условиями для произрастания растений у верхней границы леса, что определяет преобладание мезо- и гигрофильных травянистых многолетников, особенно широкотравья (Куваев, Сонникова, 2001). Большинство этих видов можно отнести к группе психромезофитов.

2.3. Адаптации высокогорных растений

Растения выработали комплекс адаптаций, позволяющих жить в условиях высокогорий, показатели экологических факторов в которых часто приближаются к границам существования живых организмов. Растения в таких местообитаниях способны сохранить положительный углеродный баланс, благодаря устойчивости, как к низким, так и к относительно высоким температурам, сменяющимся с высокой периодичностью, при этом некоторые из них приспособились сохранять относительно стабильный и благоприятный температурный режим. Многие растения высокогорий способны избегать сильных потерь влаги в условиях разреженной атмосферы, иссушающего действия ветров и сильной инсоляции, что часто дополняется физиологическим недостатком влаги в результате ее замерзания, избегать механического повреждения сильными ветрами и несомыми ими частицами субстрата и льда. При этом в высокогорьях растения часто довольствуются крайне небольшим количеством доступных питательных веществ. Некоторые высокогорные растения смогли приспособиться к подвижкам субстрата, что позволило им произрастать на незакрепленных осыпях. Это позволяет говорить о большом значении изучения адаптаций высокогорных растений, позволяющих понять механизмы адаптиогенеза организмов в «крайних» условиях обитания, которыми без сомнения являются некоторые местообитания высокогорий. Анализ комплекса адаптаций растений, определяющих стратегии их существования позволяет лучше понять их экологические и биологические особенности, позволяющие не только выживать, но и процветать в экстремальных условиях.

Многие из их адаптаций сходны с адаптациями северных растений или растений пустынь, некоторые являются специфическими. Ниже приведен анализ комплекса основных адаптационных особенностей растений высокогорий.

2.3.1. Температурный режим высокогорных растений

Температура является важнейшим элементом из совокупности факторов среды обитания. В горах и полярных районах температура часто лимитирует процессы жизнедеятельности растительных организмов. Как отмечает В.

Лархер (1981), исследования в первую очередь должны выяснить, как при неблагоприятных условиях жизни у кромки ледников и в других подобных местообитаниях растения могут сохранить положительный углеродный баланс, и как они приспособлены к экстремальным воздействиям климата. Необходимо отметить, что температура связана с комплексом взаимосвязанных факторов среды (влажность, освещение, эдафический и др.), действие которых на растения необходимо рассматривать совместно, и выделение одного фактора без учета 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 факторов часто имеет соподчиненное значение и жизнедеятельность высокогорных растений лимитируется именно температурным режимом. Это было убедительно показано при эколого-физиологических исследованиях в высокогорьях Северной Америки (Нахуцришвили, 1974 [а]), когда с увеличением высоты над уровнем моря, роль температуры как фактора, лимитирующего жизнь растений, становится все более значительней (Нахуцришвили, Гамцелидзе, 1984). Растения гор и Севера находятся в условиях, когда именно изменения температуры окружающей среды приостанавливают процессы жизнедеятельности. Горные растения отличаются устойчивостью, как к низким, так и к высоким температурам, исходя из чего, можно считать, что большинство горных растений, по-видимому, являются эвритермными организмами со смещенной в сторону отрицательных температур зоной оптимума. Кроме того, они способны переносить частые заморозки в течение вегетационного периода без существенных последствий для целостности структуры.

Прежде чем рассмотреть температурный режим высокогорных растений, необходимо более подробно остановиться на общих закономерностях температурного режима растений. Основным источником тепловой энергии для растений является солнечная и тепловая радиация окружающей среды. Радиационный баланс растений складывается из разницы, поглощенной и отраженной (и пропущенной через растение) солнечной энергии. А.В. Клешин (1960) и И.А. Шульгин (1960) показали, что листья современных растений, несмотря на огромное разнообразие форм, характеризуются некоторыми общими чертами, позволяющими рассматривать листовую пластинку как весьма совершенный оптический аппарат, способный улавливать и целесообразно использовать как ничтожную, так и избыточную интенсивность солнечной радиации. Так, исследования И.А. Шульгина (1960) показали, что пропускание солнечной радиации колеблется в пределах 9–27 %; для мезофильных листьев оно равно 22–24 %, а для ксерофильных – 14–17 %. Отражение интегральной солнечной радиации колеблется от 37 до 56 %, составляя для большинства видов 41–44 %,

независимо от особенностей анатомической структуры листьев. Поглощение интегральной солнечной радиации составляет для мезофильных листьев 34–37 %, а для ксерофильных – 38–43 % (Радченко, 1966). На фотосинтез потребляется в среднем 1–2 %, а при более низкой интенсивности света – до 10 %. Остальные 90–99 % поглощенной листом лучистой энергии переходят в тепловую энергию и расходуются на транспирацию воды и другие физиологические и биохимические процессы (Двораковский, 1983).

Нагревание растений происходит, в основном, за счет инфракрасной доли светового спектра. Способность растений повышать свою температуру при повышении интенсивности излучения практически доказал В.Г. Карманов (1951). В своих опытах он выращивал растения при любых, даже отрицательных, температурах воздуха, выбирая такие мощности лучистых потоков, которые при данной температуре создадут благоприятный температурный режим растения. Автор доказал это выращиванием редиса и томатов при отрицательных температурах до -18°C , причем при непрерывном освещении у редиса за месячный срок были получены нормальные корнеплоды (Радченко, 1966).

Обычно поглощение ближних инфракрасных лучей нормальными растениями не превышает 5–6 %. Это дает повод считать, что эволюция растений в отношении солнечной радиации шла в направлении максимального поглощения физиологической солнечной радиации и минимального поглощения инфракрасной радиации, которая могла бы вызвать перегрев листьев (Шульгин, 1960). Однако, хотя инфракрасные лучи в области до 2000 нм поглощаются слабо, в области длинноволновой тепловой радиации (более 7000 нм) – поглощаются почти полностью (97 %), так что растение ведёт себя по отношению к тепловой радиации как чёрное тело (Лархер, 1978).

А.А. Шахов (1957, 1958) выдвинул фототермическую гипотезу приспособления растений Заполярья к условиям внешней среды. По этой гипотезе, приспособительный процесс эволюции растений направлен к восполнению недостатка тепловой энергии световой. В.П. Беденко (1960) изучал спектральную яркость листьев в разных условиях произрастания растений и установил, что коэффициенты яркости листьев в видимой области спектра близки у растений во всех районах произрастания. Совсем иная картина наблюдается в инфракрасной области спектра. Сравнение спектральных свойств листьев растений Крымского заповедника и Полярно-Альпийского ботанического сада показало, что у последних листья отражают и пропускают инфракрасное излучение значительно меньше. У листьев растений Крайнего Севера, имеющих меньшее отражение и пропускание солнечной радиации в инфракрасном спектре, наблюдается и повышение интенсивности фотосинтеза. Отсюда возникло представление о том, что растения Крайнего Севера, развиваясь в условиях низких температур воздуха и почвы, более интенсивно поглощают ближнюю инфракрасную радиацию, которая способствует повышению интенсивности ассимиляции и нормальному протеканию других физиологических процессов (Любименко, 1924; Данилов, 1936; Карманов, 1951; Дадыкин и др., 1957 и др.). По-

видимому, эта особенность характерна и для высокогорных растений, находящихся в условиях более интенсивной солнечной радиации (в том числе и в длинноволновой части спектра). Поэтому, способность растений-микротермов усваивать значительную часть спектра длинноволновой солнечной радиации можно рассматривать как важную адаптацию при произрастании в высоких широтах и высокогорьях.

Для растений характерна гетерогенность температурных показателей различных частей и органов, что связано как с наличием температурного градиента среды, так и с температурными различиями между частями и органами растений и средой обитания. Физическими причинами возникновения градиентов в организме является гетерогенная структура и различия в физико-химических свойствах содержимого клетки, разная функциональная деятельность тканей растения и их различия в термических и оптических свойствах (Радченко, 1966).

А.П. Сирвидас (1961) доказал, что воздух, омывающий растения, имеет некоторый температурный градиент в горизонтальном направлении. Тепловая «мозаика» воздуха может иметь место в связи с разной отражательной способностью органов растения и их частей, под влиянием неодинаковой силы ветра в разных точках пространства, а также по причине неравномерного затенения воздуха растениями. Кроме того, на характер температурных градиентов влияет как геометрическая форма растений, так и характер их расположения в пространстве (Радченко, 1966). Было показано (Соколовская, 1933; Сирвидас, 1960, 1961; Радченко, 1966), что геометрическая форма органов растения действует на тепловой баланс и является одной из причин, вызывающих разницу температур между различными органами. Так, температура плодов по сравнению с температурой других органов на той же высоте, размеры которых (диаметр стебля, толщина листа и т.д.) меньше размеров плода, всегда более постоянна. Более тонкие стволы и ветки подвержены более резким температурным колебаниям, чем толстые. Пространственное расположение растений так же определяет степень воздействия факторов внешней среды. Например, распластанные формы горных растений не только лучше прогреваются солнечными лучами, но и меньше охлаждаются ветром, скорость которого у поверхности почвы минимальна. На степень нагревания листьев растений большое влияние оказывает угол падения солнечного луча, который растения могут регулировать, изменяя положение листьев в пространстве. Общеизвестным механизмом, помогающим растениям избежать перегрева, является транспирация, степень которой растения способны регулировать с помощью устьиц. У интенсивно транспирирующих видов охлаждение листьев (разность с температурой воздуха) достигает 15°C , но и снижение температуры на $3-4^{\circ}\text{C}$ может предохранить от губительного перегрева (Горышина, 1979). На температуру листа также оказывает влияние содержание воды в нем, и чем больше воды на единицу площади содержит лист, тем сильнее он нагревается.

В высокогорьях тепловой режим местообитаний, в силу физических закономерностей горных сред – относительно малая доля рассеянной

радиации, частые колебания температуры воздуха и субстрата, достигающие часто критических величин, при относительно низких в целом суммах температур, часто играют негативную роль в тепловом балансе растений. Но, довольно часто температуры горных растений отличаются от температуры окружающей их среды, то есть температурные градиенты среда-растение, как было отмечено выше, часто имеют довольно высокие показатели. В высокогорных средах в светлый период суток, благодаря интенсивной солнечной радиации, температура надземной части растений (в целом) часто превышает температуру окружающего их холодного воздуха (положительный температурный градиент), и, в то же время, температура подземной части растения может быть значительно ниже температуры сильно нагретого субстрата (отрицательный температурный градиент).

Устойчивость высокогорных растений к относительно низким температурам и к заморозкам в период вегетации можно рассматривать, как необходимое звено в приспособлении растений к обитанию в высокогорьях. Физиологические способы защиты растений от холода направлены, прежде всего, на снижение точки замерзания клеточного сока, предохранение воды от вымерзания и т.д. Отсюда такие особенности холодостойких растений, как повышение доли коллоидно-связанной воды в общем водном запасе (Горышина, 1979), повышение концентрации клеточного сока, главным образом за счет повышенной концентрации сахаров; адаптационное значение преобладания этой группы углеводов как защитной реакции на крайне жесткие условия на больших высотах (особенно низкие температуры), отмечалось рядом авторов (Гребинский, 1941, 1944; Рейнус, 1960; Заленский, 1961). Высокое относительное содержание сахара повышает резистентность листьев к холоду и способствует образованию антоцианов. Поэтому многочисленные альпийские растения переливаются голубоватым и фиолетовым цветом и окрашены осенью очень пестро (Ellenberg, 1986).

Гемицеллюлозы, вследствие способности к набуханию, играют не только роль питательных веществ, но и обеспечивают растениям устойчивость к обезвоживанию, тем самым, помогая им переносить как недостаток влаги, так и пониженные температуры (Данилов и др., 1950; Тихомиров, 1963). Этому способствует слабый отток фотосинтантов из листьев, соответствующий примитивной организации терминальных пучков большинства высокогорных растений (Гамалей, 2000). Содержание сахаров и крахмала в листьях, благодаря этому высокое, особенно в периоды длительных понижений температуры (Рейнус, 1964; Гамалей, 2000), что способствует их пассивной устойчивости к заморозкам.

При низких температурах растения могут погибнуть из-за повреждающего действия, причиняемого образованием кристаллов льда (особенно внутри клеток). Кристаллы сами по себе могут повредить клеточные стенки или какие-либо другие структуры, но куда более важным является то, что на образование кристаллов уходит много воды, отчего концентрация остающегося в клетке раствора может повыситься до опасных пределов (Бигон и др., 1989 [а]). По-видимому, основная причина гибели

растений от низких температур заключается, в нарушении обмена веществ, то есть процессы распада начинают преобладать над процессами синтеза, накапливаются ядовитые вещества, нарушается структура цитоплазмы (Культиасов, 1982).

Листья цветковых растений высокогорий выносят мороз до -5°C . Кроме того, побеги разных видов растений летом сохраняют устойчивость к замораживанию при -10°C и -20°C градусах (рис. 33), и поэтому после повреждения листы морозом возможна регенерация растений из более устойчивых органов. Зимой растения малоснежных местообитаний, такие как *Saxifraga oppositifolia*, *Minuartia sedoides* и *Silene acaulis*, приобретают абсолютную морозостойкость, (которая была измерена в лабораторных условиях и достигает иногда -196°C) (Лархер, 1981).

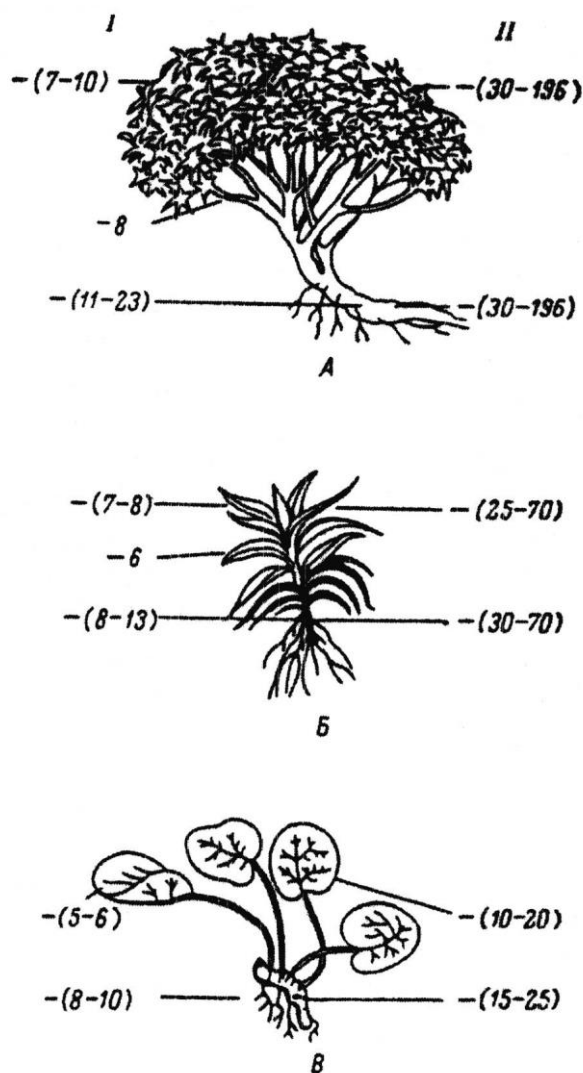


Рис. 33. Минимальная потенциальная морозостойкость хионофобных растений *Silene acaulis* (А), *Carex firma* (Б), и хионофильного розеточного растения *Soldanella alpina* (В) летом (I) и зимой (II) (по: Лархер, 1981): В качестве показателя морозоустойчивости приводится температура ($^{\circ}\text{C}$), при которой наступает 50 %-е повреждение

В микротермных условиях, у высокогорных растений снижен температурный порог жизнедеятельности. Как отмечает В. Лархер (1978), у горных растений, так же, как и у ранцветущих растений и растений холодных областей, процессы роста можно обнаружить уже при температуре 0°C , а процесс поглощения CO_2 прекращается только при температурах от -5 до -7°C . В условиях высокогорий нижний температурный порог жизнедеятельности многих растений опускается ниже нуля. В литературных источниках имеется информация о способности цветковых растений осуществлять фотосинтез при небольших отрицательных температурах, вроде тундровой травы *Dupontia*, у которой процесс фотосинтеза осуществляется при -4°C (Рэй, Маккормик-Рэй, 1988), и высокогорных растений *Ranunculus glacialis* и *Oxyria digina*, у которых фотосинтез отмечен при -6°C . Причем, фотосинтез возможен при температурах, при которых уже не идет рост, в этом

случае ассимилянты используются не как строительный материал, а как запасной (Культиасов, 1982).

На примере ряда растений памирских высокогорий было показано, что довольно интенсивное дыхание сохраняется у них после действия температур от -6 до -10°C (Горышина, 1979) (рис. 34).

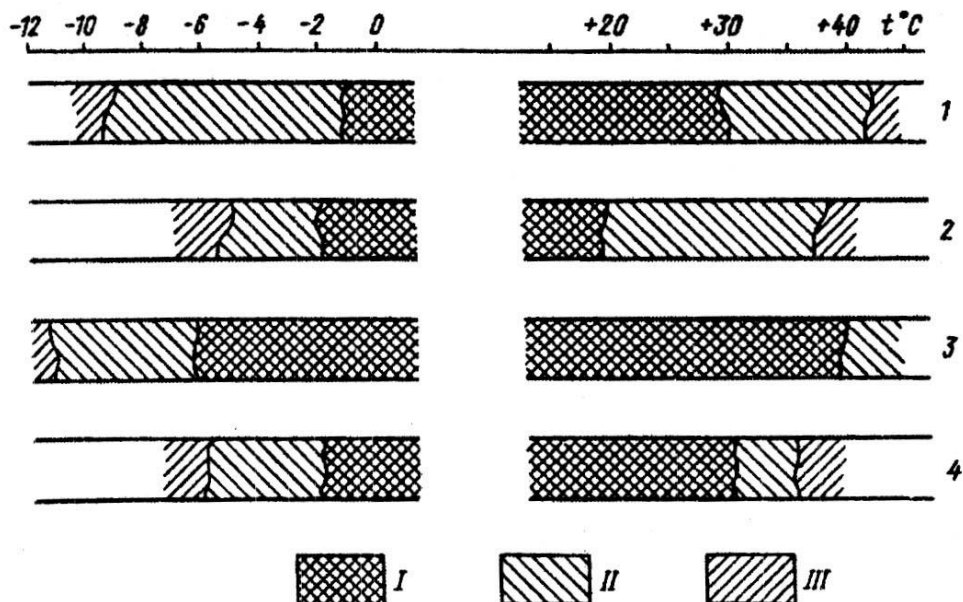


Рис. 34. Температурные зоны дыхания некоторых высокогорных растений Восточного Памира (по: Семихатова, 1956): Зоны: I – нормального дыхания, II – обратимого изменения дыхания, III – подавленного дыхания: Виды: горец – *Polygonum viviparum*, 2 – первоцвет – *Primula pamirica*, 3 – полынь – *Artemisia rhodantha*, 4 – терескен – *Eurotia ceratoides*

Снижение порога холодовых повреждений у высокогорных растений очень важно для перенесения частых небольших заморозков характерных для высокогорий в вегетационный период, но, это не спасает большинство из них от более продолжительных периодов непогоды, либо более длительных ночных заморозков. В этой связи для высокогорных растений представляется не менее важным перенесение морозных периодов в замороженном состоянии и сохранение функциональности после оттаивания.

Как отмечал В.В. Алехин, «...в Альпах, на Алтае и на других горах можно наблюдать, что венчики раскрывшихся цветков ночью совершенно промерзают и становятся хрупкими, как стекло, утром же оттаивают и не обнаруживают никаких повреждений» (Алехин, 1938, с. 79). Например, на Курайском хребте (Юго-Восточный Алтай) в середине июля, на высоте 2900 м над ур. моря, после холодной ночи в 6 часов 30 минут утра, когда температура почвы была значительно ниже 0°C (что привело к замерзанию воды в понижениях), температура травянистых растений *Papaver pseudocanescens* и *Saxifraga hirculus* достигала соответственно $-1,4^{\circ}\text{C}$ и -4°C (Волков, Ревушкин, 2000). Причем цветки и листья в прикорневой розетке этих растений оставались эластичными. У других растений, например,

Potentilla biflora и *Gastrolychnis tristis*, цветки и листья становились хрупкими и ломкими, но при освещении их первыми солнечными лучами они поразительно быстро оттаивали без видимого ущерба для целостности их структуры. Особенности высокогорных сред позволяют предполагать, что в вегетационный период растения подвергаются подобным испытаниям почти каждую ночь, что позволяет рассматривать способность их к быстрому восстановлению после заморозков как важную адаптацию к обитанию в высокогорьях (Волков, 2002 [а]).

Наиболее приспособлены к перенесению заморозков лишайники, некоторые из которых начинают ассимилировать сразу после мороза. У высших растений после холодового шока происходит временное резкое повышение дыхания, нормализующегося только через некоторое время. То же происходит и с фотосинтезом, но время его восстановления обычно несколько больше (Лархер, 1978).

С другой стороны, известна **устойчивость высокогорных растений к перегреву**, который возможен у растений в прогреваемых солнечными лучами каменистых местообитаниях. Например, на высоте 2300 м над ур. моря максимальная температура листьев *Sempervivum montanum* достигала 54°C (Лархер, 1978; Лархер, 1981). Высокие температуры могут быть опасны тем, что могут вызвать инактивацию и даже денатурацию ферментов (Бигон и др., 1989 [а]). Но устойчивость высокогорных растений к перегреву настолько высока, что непосредственное повреждение от него у высокогорных растений вряд ли происходит (данные для Центральных Альп), хотя иногда возможно наступление длительного нарушения фотосинтеза (Larcher, Wagner, 1976; Лархер, 1981). В субнивальном поясе, отличие от субальпийского, уже при 20–21°C, начинается глубокая депрессия фотосинтеза. При этом ассимилирующая способность растений в полдень падает до нуля (Нахуцришвили, 1974 [а]). Приспособительные реакции различных растений к перенесению высоких температур не одинаковы. Одни из них повышают свою жароустойчивость благодаря высокой активности транспирации, другие способны переносить перегрев за счет особенностей коллоидально-химического строения протоплазмы (Радченко, 1966). Адаптация растений высоким температурам возможна с помощью изменения состава и количества, содержащихся в них веществ. У жаростойких растений часто повышено содержание защитных веществ (слизи, органических кислот) (Горышина, 1979). Кроме того, возможны перестройки на клеточном, субклеточном, молекулярном и других уровнях, например, устойчивость белковых компонентов за счет изменения глобулярной структуры белков. В целом физиологические адаптации растений к перенесению как низких, так и высоких температур довольно сходны, поскольку наблюдается однотипная закономерность в физиолого-биохимических процессах, как при воздействии низких температур, так и при влиянии засухи (Агаханянц, 1981).

Подобные приспособления можно отнести к группе **пассивных адаптаций** растений к существованию в экстремальных условиях гор и полярных районов. Под пассивными адаптациями мы понимаем

приспособления, способствующие увеличению устойчивости растения к негативным воздействиям окружающей среды без изменения ее показателей в сфере его жизнедеятельности (Волков, 2002 [а]). Пассивные адаптации в той или иной степени характерны всем высокогорным растениям. Как отмечает В.Н. Павлов (1987) – у некоторых видов растений, в строении которых отсутствуют явные приспособительные особенности, адаптация достигается, по-видимому, только на физиологическом уровне.

Вместе с тем, имеется достаточно много свидетельств об *отличиях температурного режима растений от температурного режима окружающей среды*, причем, наибольших величин они достигают в экстремальных (по температурным показателям) условиях среды. Это позволяет говорить о большом влиянии микро- и наноклимата в формировании температурного режима высокогорных растений. Например, измерения, проведенные на высотах 3800 и 4300 м (горы Маунт-Эванс в Колорадо, США) показали, что температура листьев, освещенных солнцем, была на 22° выше температуры воздуха, а в тени скалы – на 3,5° ниже. Экстремальные измерения температуры растения и среды составляли 32,5 С и 0°С (Salisbury, Spomer, 1964; Вальтер, 1975).

Общеизвестна способность животных к регуляции температуры своего тела (гомойотермные организмы), что обусловлено комплексом поведенческих, анатомических и физиолого-биохимических особенностей. Гораздо меньше известно об особенностях терморегуляции у растительных организмов, которые относятся к группе пойкилотермных, то есть не способных поддерживать относительно постоянную температуру тела. Однако деление всех организмов на гомойотермные и пойкилотермные обладает одним существенным недостатком: даже у таких классических гомойотермных животных, как птицы и млекопитающие, во время зимней спячки температура тела понижается. С другой стороны, как будет показано в дальнейшем, температурный режим некоторых растений может оставаться относительно стабильным на фоне резких колебаний температур окружающей среды. Механизмы такой терморегуляции могут быть весьма разнообразны. Большое влияние на температурный режим растений оказывает их окраска и характер опушения, влияющие на альбедо и степень пропускания солнечной радиации. Кроме того, у разных растений и разных жизненных форм растений повышение температуры, зависящее от теплоемкости, может быть различным (Растительный мир Земли, 1982).

Различные растения и отдельные органы растений прогреваются по-разному: при безветрии в Альпах в ясные дни температура растений в среднем выше температуры воздуха на 10 градусов. С другой стороны, температуры растений высокогорий часто бывают не очень высоки (22–30 градусов) по сравнению с поверхностью субстрата (45 градусов), что способствует нормальной регуляции водообмена и фотосинтеза (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). Такие отличия температуры растений от температур окружающей среды возможны только при наличии комплекса физиологических, морфологических и биохимических приспособлений.

Например, для горных растений характерно повышенное содержание хлорофилла *a* по отношению к хлорофиллу *b*. Причем, различия имеющее место между разными видами и группами растений, обусловлены, главным образом, колебанием содержания хлорофилла *a* (1,5–4,0 мг/100 см²), при относительном постоянстве содержания хлорофилла *b* (0,6–1,2 мг/100 см²). У большинства растений отношение *a/b* составляет 2,6–3,0. Влияние высоты местности над уровнем моря сказывается на увеличении этого отношения до 4,5 (Шульгин, 1960; Радченко, 1966). Подобную же закономерность наблюдали А. Seybold и А. Egle, (1939). У высокогорных растений соотношение *a/b* достигает 5,6 (Горышина, 1979). Увеличение относительного содержания хлорофилла *a*, несомненно, связано со световым режимом и особенностями фотосинтеза, но наблюдаемое при этом увеличение интенсивности окраски растений влияет на температурный режим растений, повышая, в целом, их радиационный баланс. Имеет значение также и возраст фотосинтезирующих органов растений. По мере разрушения хлорофилла прозрачность их значительно увеличивается (Радченко, 1966).

Повышение интенсивности окраски растений происходит и за счет повышения содержания флаваноидов. Установлено, что благодаря антоцианам (одна из групп флаваноидов) происходит частичное восполнение недостатка тепловой энергии световой (Малютин, 1969; Радченко, 1966). Наличие антоцианов в листьях растений Севера и альпийских высокогорий, по мнению И.А. Шульгина (1960), обеспечивает в холодных условиях большее поглощение лучистой энергии (в желто-зеленых лучах спектра), идущей на теплоотдачу и транспирацию и оказывающей положительное влияние на фотосинтез. Образуются антоцианы преимущественно в генеративных органах растений (чашечке, венчике, тычинках), реже в приближенных к ним вегетативных частях (прицветнике, верхних листьях). Темно-коричневая окраска генеративных органов растений обусловлена содержанием этих пигментов. В приледниковье Алтае-Саянской горной области антоцианы отмечены у 200 видов растений (из 608 приведенных в списке), что согласуется с выводами исследователей о защитной роли антоцианов при низких температурах (Ревякина, 1996). Кроме того, антоцианы, локализованные в поверхностных клетках, хорошо поглощают ультрафиолетовые лучи, предохраняя высокогорные растения от негативного воздействия коротковолновой радиации (Культиасов, 1982).

Содержание флаваноидов у растений, в зависимости от местообитаний, может существенно изменяться. Например, у *Oxytropis alpina* встречающегося в Юго-Восточном Алтае в тундрах, криофитных лугах и криопетрофитных степях, отмечена высокая изменчивость содержания и состава компонентов флаваноидного комплекса. У *Oxytropis macrosema* и *O. eriocarpa* обладающих более узкой экологической амплитудой, содержание флаваноидов менее изменчивый показатель, хотя смена экспозиции вызывает сдвиг компонентов флаваноидного комплекса, не изменяя существенно их суммарное содержание. У *Oxytropis tragacanthoides*, имеющего наиболее узкую экологическую нишу, комплекс флаваноидов обеднен и отличается низкой

вариабельностью содержания. Таким образом, анализ содержания комплекса флавоноидов четырех видов рода *Oxytropis* произрастающих в высокогорьях Юго-Восточного Алтая показал разнообразный уровень их пластичности в зависимости от экологической природы вида (Полякова, Намзалов, 1992). Интересным представляется тот факт, что *Oxytropis alpina* отличается большей морфологической изменчивостью, чем *Oxytropis tragacanthoides*. По-видимому, морфологическая изменчивость так же как вариабельность флаваноидного комплекса способствуют увеличению экологического диапазона вида. Это позволяет говорить не только о различных уровнях адаптивности вида (морфологический, физиологический и т.д.), но и степени вариабельности признаков, способствующих увеличению его экологической амплитуды.

Однако нельзя однозначно судить о значении пигментов только как приспособлении к повышению усвояемости световой энергии. Красные пигменты, в большом количестве образующиеся у некоторых высокогорных растений, например, у *Rhodiola coccinea*, по-видимому, не только способствуют усвоению теплового спектра радиации в холодный период, но и защищают от жесткого солнечного излучения.

В качестве примера терморегуляции растений в высокогорьях путем повышения теплоемкости более подробно остановимся на двух механизмах, один из которых изучен В.В. Сапожниковым (1916). Речь идет о растениях *Gentiana algida*, *Swertia obtusa*, *Primula nivalis* и некоторых других: «...у них не замечается ни стремления слишком укоротить свои междоузлия или особенно скучить свои листья, ни попытки распластаться по земле» (Сапожников, 1916, с. 96), кроме того, эти растения имеют совершенно гладкие, относительно толстые стебли. Они заселяют в высокогорьях северные склоны и лощины, растут по берегам ручьев и снежных полей с влажной, иногда болотистой почвой, то есть они, как правило, не испытывают недостатка во влаге. Внутреннее строение стебля подобных растений имеет ряд характерных анатомических особенностей, видных на срезе. Между древесиной и эпидермисом таких растений расположена широкая кора с большими воздушными полостями, окруженными сочными паренхиматическими клетками, которые представляют собой непрерывные ходы, тянущиеся вдоль всего стебля растения (рис. 35). Внутри растения создается целая система полостей с плохим проводником тепла, которые могут за день на ярких лучах солнца сильно нагреваться, чтобы ночью задерживать теплоотдачу живых частей растения. По образному выражению В.В. Сапожникова, «...в системе воздушных ходов нужно видеть внутреннее опушение; это меховая подкладка на костюме, который снаружи кажется легким» (1916, с. 99). Отсутствие опушения коррелирует с внутренним строением растения, предоставляя возможность солнечным лучам свободно проникать в ткани и нагревать их и воздух межклетников. У некоторых из этих растений мезофилл листьев имеет также рыхлое строение, например, у *Gentiana algida*. Подобное анатомическое строение растений можно сравнить с термосом.

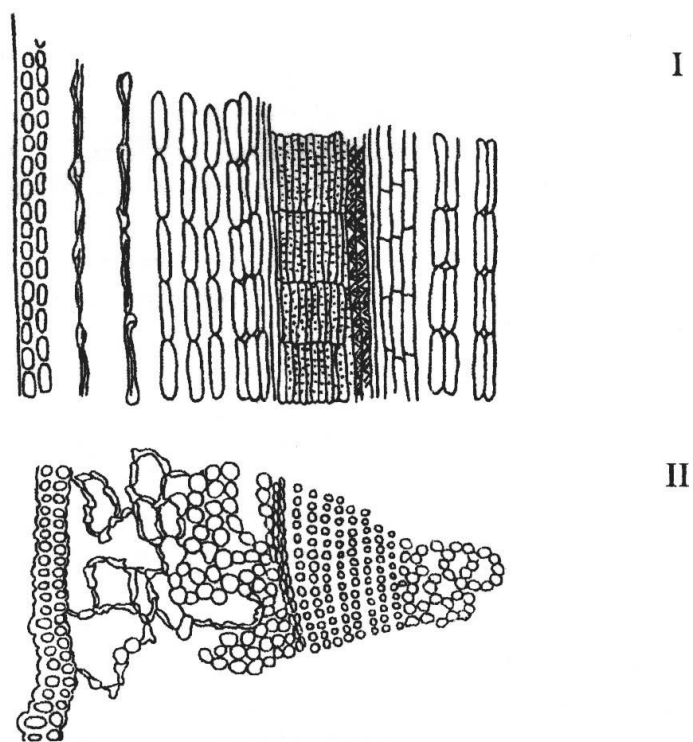


Рис. 35. Продольный разрез верхней части стебля горечавки холодной (*Gentiana algida*) (I), поперечный разрез верхней части стебля *G. algida* (II) (по: Сапожников, 1916)

Существование воздухоносных межклетников отмечается у ряда болотных кустарничков (виды рода *Vaccinium*, *Andromeda polyfolia*, *Ledum palustre* и др.). Подобное строение – «гидроморфозность листа» рассматривается как адаптация к условиям периодического физиологического недостатка влаги, которая корреляционно связана с толстостенным кутикуляризированным эпидермисом, лишенным устьиц и защищающим листья от испарения, и в то же время затрудняющего дыхание. Межклетники также играют роль резервуара для воздуха необходимого для дыхания тканей растения. Одновременно воздух, как плохой проводник тепла, защищает ткани растения от низких температур. Подобное анатомическое строение стало признаком психроморфоза, вторичного по происхождению (Яковлев, 1948). Большое количество межклетников не только регулирует газообмен, но и обеспечивает более полное поглощение лучистой энергии из-за многократного рассеивания ее в межклетниках (Культиасов, 1982).

Хотелось бы отметить, что теплоемкость подобных растений вряд ли настолько высока, чтобы сохранять тепло в длительные промежутки похолодания, но представляется вполне возможным, что такое строение позволяет им благополучно переживать кратковременные, но довольно резкие перепады температур, столь характерные для высокогорий. Это позволяет рассматривать гидроморфозность листа в качестве преадаптации, способствующей широкому распространению в высокогорьях некоторых лесных растений, например, *Vaccinium myrtillus*. С другой стороны, подобное анатомическое строение могло возникнуть и у высокогорных видов растений.

Другим примером специфического механизма терморегуляции, свойственного некоторым растениям перигляциальных сред, является

механизм терморегуляции, рассмотренный на примере подушковидного растения *Potentilla biflora* (рис. 36), который изучался на выположенном водоразделе Курайского хребта (2950 м над ур. моря). 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 сильным стрессовым фактором, влияющим на жизнедеятельность растений. Следовательно, средние дневные температуры без учета данного фактора не являются объективным показателем температурного режима экотопов, в которых произрастают растения высокогорий. Для измерения температуры использовался четырехканальный электронный термометр. Температурные измерения в сообществах криофитных подушечников проводились с интервалом в 30 минут 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). На рисунке 37 показаны изменения температуры двух экземпляров *Potentilla biflora* и температуры воздуха на разной высоте в течение дня.

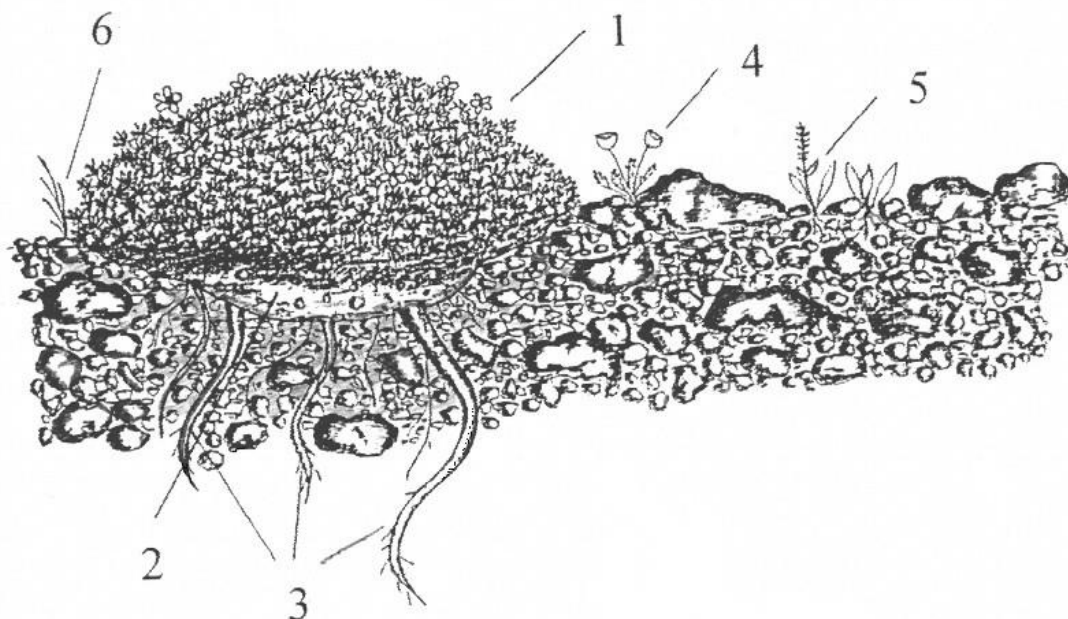


Рис. 36. Подушковидное растение лапчатка двухцветковая (*Potentilla biflora*) и растения других жизненных форм на высоте 2950 м над ур. м. на водоразделе Курайского хребта (Алтай): 1 – *P. biflora*, 2 – основание «подушки», заполненное субстратом, 3 – корневая система, 4 – *Papaver pseudocanescens*, 5 – *Lagotis integrifolia*, 6 – *Poa altaica* (по: Волков, 2001)

Прежде всего, необходимо отметить, что температурный режим внутри подушковидных растений более стабилен, чем у прилегающего слоя воздуха. Разница между максимальной и минимальной температурами в толще

подушки крупного экземпляра *Potentilla biflora* на глубине 14 см, измеренными в течение дня, не превышает 2,2°C; в несколько меньшем экземпляре на глубине 10 см соответственно 3°C. Разница между максимальной и минимальной температурами 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, причем в течение полутора часов температура воздуха изменялась на 10,2°C (рис. 37). Надо отметить, что в тот день, когда проводились измерения, не было заморозков, довольно часто отмечаемых на больших высотах не только ночью, но и днем, в результате которых перепады температур могут достигать гораздо больших значений. Средние температуры внутри подушковидного растения *Potentilla biflora* оказались выше средней температуры окружающего воздуха примерно на 2°C. В ходе исследований была выявлена интересная особенность исследуемых растений. После холодной ночи в 6 часов 30 минут утра (температура почвы была ниже 0°C, что привело к замерзанию воды в лужах, цветков и листьев на поверхности подушки) внутри крупных подушковидных растений сохранялась температура 7,5°C (Волков, Ревушкин, 2000).

Измерения дневного температурного режима двух особей *Potentilla 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 (Волков, Ревушкин, 2000).

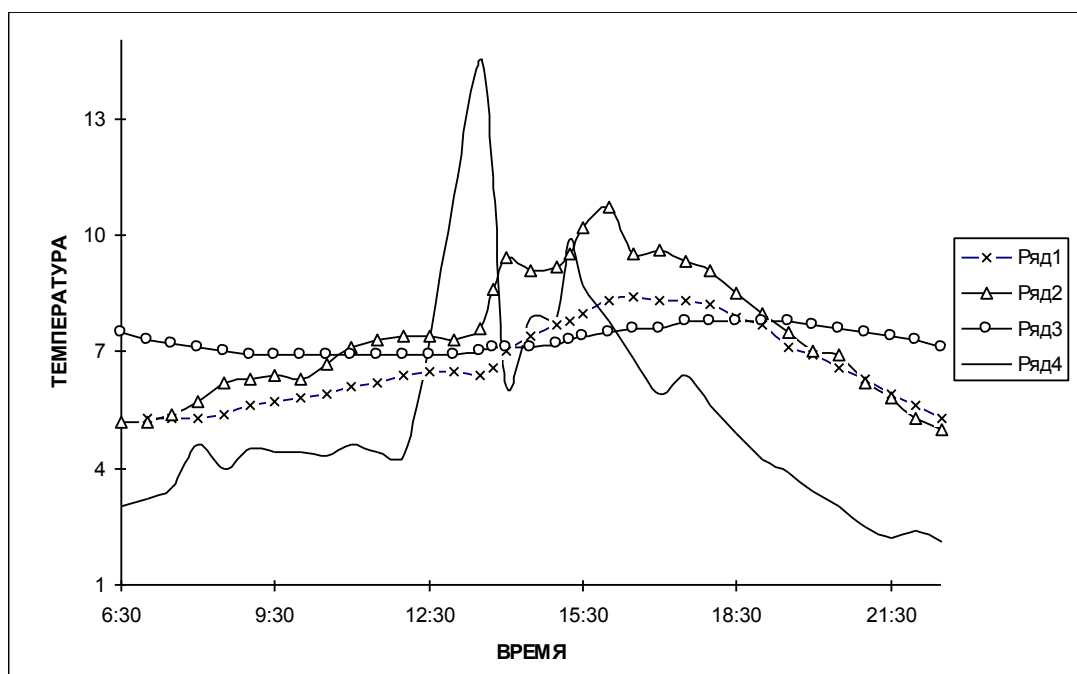


Рис. 37. Температурный режим двух экземпляров *Potentilla biflora* 14.07.98. (по: Волков, Ревушкин, 2000): Динамика дневных температур: ряд 1 – в малой «подушке» на глубине 10 см; ряд 2 – в большой «подушке» на глубине 2 см; ряд 3 – в большой «подушке» на глубине 14 см; ряд 4 – воздуха над поверхностью «подушки» (2 см). По оси ординат – температура в градусах по Цельсию, по оси абсцисс – время в часах

Сравнительные исследования температур внутри подушковидных растений *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 подушковидных растений в какой-то мере зависит от особенностей их строения (Волков, Ревушкин, 2000).

Исходя из полученных данных, можно утверждать, что подушковидные растения обладают способностью к относительной терморегуляции. Внутри подушковидных растений создается довольно стабильный температурный режим, способствующий нивелированию резких кратковременных колебаний температуры, и, по-видимому, играющий роль в быстром восстановлении физиологической активности генеративных и вегетативных органов после длительных заморозков и холодных ночей, благодаря чему подушковидные растения избегают последствий температурных стрессов в экстремальных условиях. Необходимо отметить, что в высокогорьях, в условиях близких к пределу существования высших растений, данная адаптационная особенность подушковидных растений может иметь для них решающее значение (Волков, Ревушкин, 2000).

Способность к терморегуляции, изученные на примере ксерофитного подушковидного растения *Oxytropis tragacanthoides* (рис. 21) распространенного на территории Юго-Восточного Алтая в горностепном поясе показали, что при стабильном температурном режиме внутри подушки (разница колебаний температуры за 3 дня не превысила 3,3 °С) колебания температур прилегающего к подушке воздуха и поверхности субстрата за тот же период достигали соответственно 13,7°С и 11,6 °С (рис. 38). Средняя температура внутренней части подушки на глубине 10 см ниже температуры поверхности субстрата и прилегающего слоя воздуха в среднем на 3–4 градуса (Волков, Ревушкин, 2000). По-видимому, стабильный температурный режим внутри подушковидного растения играет свою роль в суммарной устойчивости этих растений к периодически высоким температурам, так и низким температурам, характеризующим режим нижней части аридных высокогорий и среднегорий Внутриконтинентальной Азии.

Более или менее стабильный температурный режим может создаваться внутри других плотных жизненных форм или плотно сомкнутых группировок растений, что, несомненно, способствует их выживанию в условиях высокогорий. По-видимому, некоторые растения в высокогорьях способны использовать более высокую теплоемкость камней, например, побеги некоторых горных кустарников плотно прижимаются к крупным камням (рис. 39).

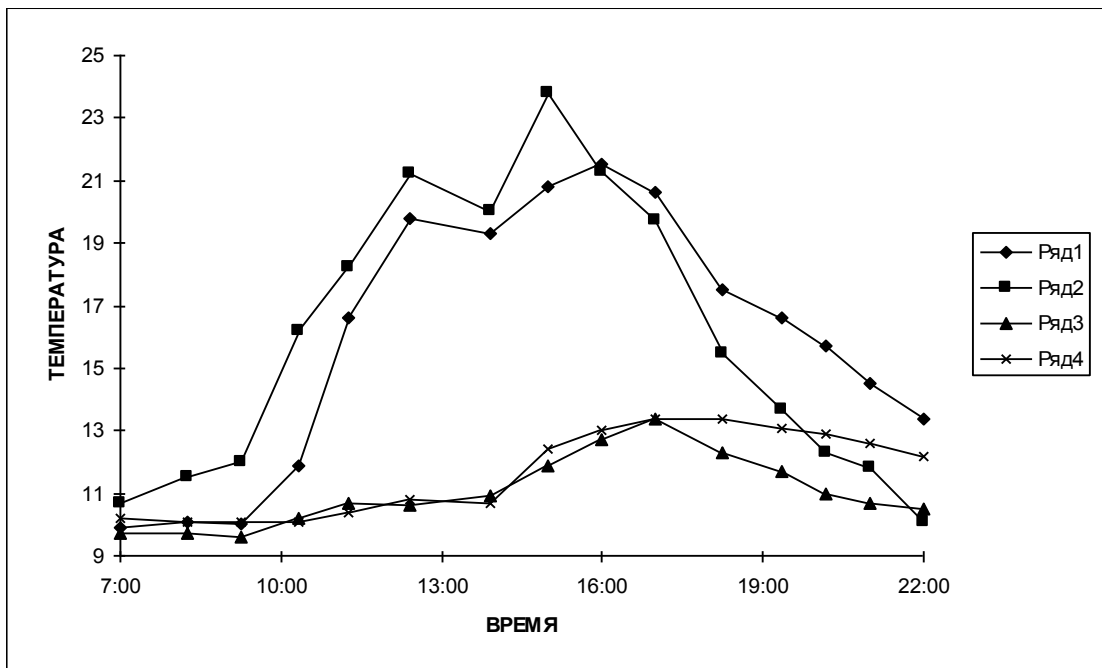


Рис. 38. Температурный режим остролодочника трагакантового (*Oxytropis tragacanthoides*): Динамика дневных температур: 1 – поверхности субстрата рядом с растением; 2 – воздуха на высоте 20–30 см; 3 – в толще подушки на глубине 10 см; 4 – в толще подушки на глубине 20 см. По оси ординат – температура в градусах по Цельсию, по оси абсцисс – время в часах (по: Волков, 2003)

Некоторые растения высокогорий могут регулировать температуру и ставить себя в возможно выгодные условия благодаря двигательным реакциям. Благодаря чему, растения способны располагать свои модули в наиболее удобное положение в среде обитания. Общеизвестным примером подобных реакций является способность эвкалипта располагать плоскость своих листьев параллельно падающим солнечным лучам, что помогает ему избегать перегрева. Но даже расположение листьев под небольшим углом к солнечным лучам снижает опасность перегрева.

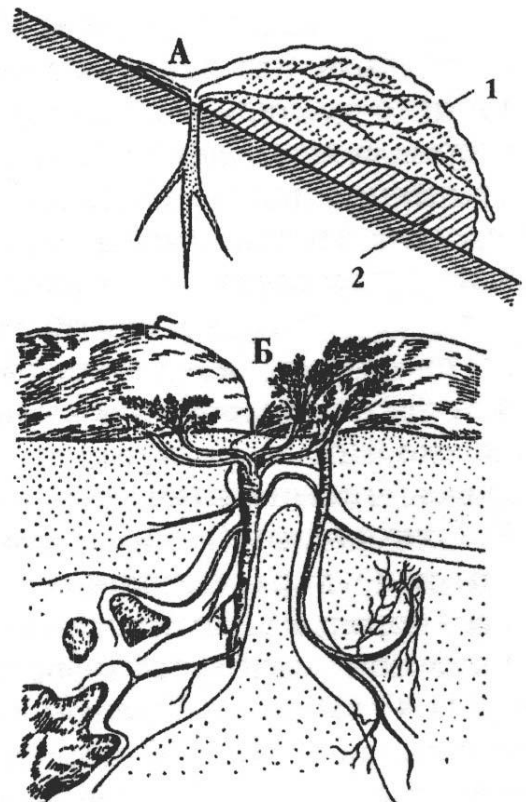


Рис. 39. Остролодочник углублённый (*Oxytropis immersa*) – пример высокогорного растения-литофита. Западный Тянь-Шань (по: Культиасов, 1955; Горышина, 1979): А – побеги на поверхности камня, Б – корневая система в расщелинах; 1 – побеги, 2 – камень

Растения в холодных средах наоборот располагают свои органы перпендикулярно падающим лучам, что способствует их прогреванию. Как показали наблюдения, генеративные побеги *Viola altaica*, *V. biflora*, *Callianthemum angustifolium*, *Papaver canescens*, *Saxifraga sibirica* и других растений до цветения прижаты к почве и защищены остатками прошлогодних листьев, и только перед зацветанием стебли выпрямляются, поднимая бутоны над почвой. После отцветания побеги *Viola altaica* и *V. biflora* вновь нагибаются, приближая завязи к почве, и снова выпрямляются перед диссеминацией (Ревякина, 1978). Примером двигательных реакций является способность растений поворачивать цветы вслед за движением солнца, что способствует фокусировке света лепестками венчика на генеративных органах, повышая тем самым их температуру.

На повышение температуры так же влияют анатомо-морфологические особенности, способствующие снижению транспирации (Горышина, 1979).

К числу приспособлений, понижающих температуру относится опушение (см. раздел 2.4.2.) или чешуйки, защищающие от перегрева глубже лежащие ткани, тонкие слои пробковой ткани, предохраняющие флоэму и камбий и др. (Культиасов, 1982). Относительно меньше в высокогорьях нагреваются листья суккулентных растений и растений с оротропными (прямостоящими) побегами (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984)

Подобные особенности, способствующие созданию благоприятного для жизнедеятельности растений температурного режима, можно отнести к группе **активных адаптаций** к условиям окружающей среды, под которыми мы понимаем приспособления, способствующие увеличению устойчивости растения к негативным воздействиям окружающей среды с помощью изменения ее показателей в сфере его жизнедеятельности (Волков, 2002 [а]). Но, вместе с тем, необходимо отметить, что приспособительные реакции различных растений к неблагоприятным для жизнедеятельности температурам отличаются довольно большим разнообразием и, как правило, сочетают комплекс активных и пассивных адаптаций, которые в экстремальных условиях, как правило, глубоко интегрированы и разделение их довольно условно.

Таким образом, механизмы терморегуляции высокогорных растений показывают значительное разнообразие. Можно выделить следующие принципы терморегуляции – изменение светопоглощающей способности растений, расположение модулей растений в наиболее благоприятных условиях, двигательные реакции, благодаря которым растения корректируют пространственное положение отдельных своих модулей в зависимости от кратковременных изменений климата и повышение теплоемкости, что позволяет растениям достигать некоторой автономности температурного режима от высоких колебаний температуры среды. Более того, процессы гниения внутри некоторых крупных плотных жизненных форм, по-видимому, способны повышать среднюю температуру внутри подлобных растений

Исходя из приведенных материалов, можно утверждать, что **наноклимат некоторых высокогорных растений, часто бывает более**

благоприятным для жизнедеятельности, чем климат их местообитаний. Это позволяет говорить об их относительной терморегуляции, в связи с чем, отнесение подобных растений к группе пойкилотермных организмов носит довольно условный характер. Более приемлемым является отнесение их к группе эктотермов, температура которых зависит от внешних источников тепла, в отличие от эндотермов, регулирующих температуру тела за счет внутренней теплопродукции. Впрочем, почти все эктотермы регулируют или притормаживают теплообмен, фактически осуществляемый по одному или нескольким каналам (Bartholomew, 1982; Бигон и др., 1989 [a]). Экзотермические процессы гниения внутри плотных жизненных форм растений приближают их по принципу терморегуляции к группе эндототермов.

2.3.2. Особенности обмена веществ и транспортных систем высокогорных растений

Продуцирование органической массы в горах протекает более интенсивно, чем на низких позициях. Впервые интенсивность фотосинтеза у горных растений в Альпах и Пиренеях изучал G. Bonnier (1895). Перенося растения с равнины на разную высоту в горах, он установил, что чем выше они культивируются, тем интенсивней оказывается их ассимиляция. К подобным же выводам приходят M. Hengici (1919) и J. Mönch (1937), проводившие исследования в Альпах, О.В. Заленский (1941, 1954, 1956), Т.А. Глаголева и Л.А. Филипова (1965) – на Памире, Ю.С. Насыров и К.П. Рахманина (1965) – на Гиссарском хребте и др. В горах из вещества, образуемого одним листом за 15 дней, может развиться лист такой же величины. Одного месяца благоприятной погоды растению может быть достаточно, чтобы отложить запасные вещества на следующий сезон (Вальтер, 1975).

Говоря о причинах отмеченного многими авторами увеличения ассимиляции в горах, прежде всего, следует иметь в виду высокую интенсивность и спектральный состав света, содержащего, по сравнению со светом на уровне моря, значительно больше фиолетовых и красных лучей (Эколого-физиологические... 1971). Клетки растений холодного климата значительно менее вакуолизированы, содержат больше хлоропластов, митохондрий, рибосом, пироксисом, чем клетки растений умеренного климата, что позволяет растениям крайнего Севера и высокогорий поддерживать достаточно высокую интенсивность фотосинтеза, дыхания и другие функции, и расти при пониженных температурах (Мирославов, 1994). Кроме того, доказано, что при увеличении суровости климата при подъеме в высокогорья повышается качество ферментов, определяющее увеличение степени их активности (Благовещенский, 1966).

Особенности климата – степень атмосферного увлажнения и континентальности в различных высокогорьях – также влияют на особенности фотосинтеза растений (Cartellieri, 1940; Заленский, 1954; Tranguillini, 1955; Филипова, 1959; Глаголева, 1962; Насыров, 1962; Глаголева и Филипова, 1965;

Насыров и Рахманина, 1965; Эколого-физиологические... 1971). Исследования интенсивности фотосинтеза показали, что даже в таких суровых условиях, как высокогорная пустыня Памира, не формируется единый тип растений по их ассимиляционной способности и реакции на эти условия (Семихатова, 2003). Отмечено, что количественные изменения фотосинтеза с увеличением абсолютной высоты, в основном, определяются экологическим типом растений и наследственной спецификой их ассимиляционного аппарата (Алексеев, 1923; Salisbury, Spommer, 1924; Заленский, 1941, 1954, 1956. 1963; Шайдуров, 1965; Эколого-физиологические... 1971). В целом, для высокогорных растений характерны широкий температурный оптимум фотосинтеза, быстрое использование благоприятных ситуаций погоды для обмена веществ (Лархер, 1981), обильное накопление питательных веществ. Средний запас энергии в запасающих органах обычно увеличивается с возрастанием высоты над уровнем моря (особенно у растений, запасающих жиры) (Лархер, 1981). Для высокогорных растений Памира отмечено более высокое, чем у растений равнин, отношение количества белкового азота к количеству небелковых азотистых соединений (Рейнус, 1951; Зайцева, 1953; Семихатова, 1962). Характерное для высокогорных условий увеличение содержания углеводов у большинства растений осуществляется за счет сахарозы (Семихатова, 1962). Упоминаемое ранее представление о подавлении биосинтеза крахмала у высокогорных растений под воздействием ультрафиолетового излучения, за счет чего накапливаются растворимые формы углеводов (Насыров и др., 1972), по-видимому, характерно не для всех высокогорных растений. Так, Р.М. Рейнус (1960) на большом материале убедительно доказала, что у ряда луговых растений Памира накапливается крахмал, а для других видов растений характерно накопление гемицеллюлозы (Семихатова, 1962). Увеличение содержания крахмала у высокогорных растений отмечал также Нетье (Netien, 1943; Семихатова; 1962). В.К. Василевская (1940) отмечает повышенное содержание слизистых и маслообразных веществ в клетках памирских растений (Семихатова, 1962). Скорее всего, здесь имеет место, повышенное содержание всех видов энергетически емких веществ с увеличением относительного количества различных их групп в зависимости от особенностей метаболизма отдельных видов растений (Волков, 2002 [a]) и их роли в суммарной устойчивости растений к воздействию неблагоприятных факторов.

Запас питательных веществ важен для быстрого прохождения стадий развития в условиях краткого вегетационного периода высокогорий. В этом, по-видимому, состоит причина практически полного отсутствия в верхних поясах высокогорий однолетних растений. Экстремальные условия и краткость вегетационного периода повышают риск семенного возобновления (Волков, Эбель, 2002) и высокая продолжительность жизни растений является одной из форм адаптации к короткому вегетационному периоду и вообще к экстремальным условиям (Бабаев, Зонн и др., 1986).

Повышенное содержание питательных веществ очень важно для высокогорных растений в связи с необходимостью затраты энергии на

восстановление нормального функционального состояния растений, в случаях сильных и частых перепадов климатических показателей в высокогорьях. Это является причиной усиления их дыхания (Семихатова, 1962).

О.А. Семихатова (1962) отмечает широкое развитие **регенерационных процессов** у высокогорных растений, что, по-видимому, является особенностью их метаболизма. Это может быть связано с резкими колебаниями напряженности неблагоприятных факторов внешней среды, а также с богатством растений дыхательным материалом (сахарами), накапливающимся в процессе очень интенсивного в высокогорьях фотосинтеза (Семихатова, 1962). Регенерация, которая всегда играет определенную роль в суммарной стойкости растения, решающее значение имеет лишь в таких условиях, как в высокогорья (Семихатова, 1962). Регенерация способствует тому, что все нарушения нормальной функциональной деятельности высокогорных растений, в отличие от равнинных, оказываются обратимыми, что позволяет говорить не только о более высокой, но и совершенно иной стойкости высокогорных растений к пониженной температуре (Семихатова, 1965). Отмечается, что растения-гляреофиты обладают большими регенерационными способностями, связанными с частыми механическими повреждениями подвижным субстратом (Растительный..., 1982).

Запасы питательных веществ важны также для растений, долгое время остающихся под снегом. Например, *Ranunculus glacialis* после особенно снежных зим за лето не освобождается от снега, оставаясь иногда до 18 месяцев и более под его покровом (Moser, 1968; Лархер, 1981). Как отмечает В.Н. Павлов (1987), в средней Азии случаются годы, «...когда низкие температуры лета и частые снегопады в горах снижают снеговую границу на 300–500 м, не давая возможности растениям вегетировать вообще. И, тем не менее, такие вынужденные перерывы в развитии не губят высокогорные растения, приспособившиеся к стрессам такого рода» (Павлов, 1987, с. 93). Следует отметить, что в суммарной устойчивости горных растений к перенесению подобных испытаний, наряду с высоким содержанием запасов питательных веществ, определенную роль играют особенности их существования под снегом, рассмотренные ранее.

Локализации запасов питательных веществ у высокогорных растений во многом определяется особенностями их транспортных систем. Ведущими типами терминальных пучков у растений арктических тундр и высокогорий являются примитивные симпластный и апопластный типы, наиболее устойчивые к действию низких температур. Такие пучки в принципе не способны обеспечить высокую интенсивность оттока фотосинтантов, который может быть дополнительно подавлен длительными периодами низких температур, что особенно пагубно для симпластной системы оттока (Гамалей, 2000). Отчасти это компенсируется миниатюрными размерами высокогорных растений, определяющими небольшую протяжённость их транспортных систем. Примитивность структуры проводящих пучков большинства высокогорных растений и подавление их функционирования низкими температурами ведёт к крайне низкой эффективности реализации

фотосинтатов, накапливающихся в листьях. В связи с этим значительно повышаются энергетические расходы на дыхание, которое у высокогорных и арктических растений значительно выше, чем у растений бореальной зоны. Независимо от причин, интенсивное дыхание, в конечном счёте, становится положительным фактором, позволяющим контролировать температуру внутри тканей растения (Гамалей, 2000), повышая их устойчивость к низким температурам. Исходя из концепции лимита (см. раздел 2.1), подобные особенности целесообразны для арктических и высокогорных растений, обуславливая приоритет энергетических затрат на адаптацию и репродуктивную функцию над ростом, что подтверждает переход этих признаков у некоторых растений в состав генетически детерминированных.

Таким образом, несмотря на усиление процессов диссимиляции, связанных с репарационными процессами, усиленным дыханием и краткостью вегетационного периода, высокогорные растения благодаря довольно высокой биологической продуктивности сохраняют положительный углеродный баланс. Хотя, в целом, в горах, из-за не всегда благоприятных погодных условий и краткости вегетационного периода годичный прирост фитомассы невелик, растения здесь часто демонстрируют изумительный, взрывоподобный расцвет зелени.

2.3.3. Значение снегового покрова и укрытий в микрорельефе для высокогорных растений

Для растений высокогорий и высоких широт характерна *тенденция к обитанию в разного рода укрытиях, щелях между камнями, под слоем снега* (Мазуренко, 1986). На эту особенность обратили внимание еще первые исследователи Севера, начиная с А. Миддендорфа (Миддендорф, 1867; Kjellman, 1883 и др.). Голая поверхность субстрата быстрее реагирует на климатические изменения, нежели расселины между скалами, сохраняющие относительно постоянную температуру и влажность. Кроме того, в щелях и различного рода микропонижениях накапливается почво-субстрат. Растения, произрастающие в расщелинах, закрепляются своими подземными органами в скапливающемся здесь мелкозёме и получают в достаточном количестве влагу, кроме того, они затенены и защищены от ветра (Горчаковский, 1975). Например, на гребне Курайского хребта (Алтай), в месте выхода вертикально ориентированных слоев кристаллических сланцев, большинство растений произрастает с подветренной стороны сланцевых плит, укрываясь, таким образом, от ветра (рис. 39.1., а, б) и в щелях между плитами сланцев где скапливается мелкозем и влага. В наиболее экстремальных условиях, например, на обдуваемых ветром водоразделах, вблизи верхней границы распространения цветковых растений, растения могут обитать лишь в подобного рода укрытиях, чему способствует миниатюризация и геофитизация некоторых из них (см. раздел 2.4.2.).



Рис. 39.1. Камнеломка супротивнолистная (*Saxifraga oppositifolia*) «прячется» от ветра с подветренной стороны сланцевых плит на гребне Курайского хребта (Алтай): слева – вид с подветренной стороны; справа – вид с наветренной стороны

Обитание под снегом можно рассматривать как особенность, позволяющую растениям в значительной степени избегать воздействия наиболее сурового и длительного периода в годовом цикле. Нигде в высокогорьях мы не найдем растений, так хорошо защищенных от замерзания и нуждающихся в такой малой устойчивости, как в местах с надежным снежным покровом (Larcher, 1980; Körner, 1999). Как правило, в высокогорьях большие толщии снега стаивают поздно, что позволяет подснежным растениям избежать влияния весенних заморозков. На субальпийских лугах Кузнецкого Алатау, после схода снега 28 мая, приземный слой воздуха за 5 дней, а почва до глубины 20 см за 20 суток прогреваются до +10 °С (Демиденко, 2005). Растения, проводящие большую часть своей жизни под снежным покровом и наиболее активную часть своего жизненного цикла в относительно благоприятных условиях после его стаивания, безусловно, живут в более благоприятных условиях, чем растения на участках без устойчивого снежного покрова (открытые ветрам выпуклые подветренные склоны и гребни и др.). Основными факторами риска для хионофильных растений являются чересчур длительный период залегания снега, сокращающий и без того краткий вегетационный период, или даже препятствующий выходу их из-под снега в верхней части высокогорной зоны. Маломощный снеговой покров, слабо защищающий растения долгой зимой, либо его полное отсутствие, вызывающие отмирание растений, слабо приспособленных к перенесению низких температур (рис. 33) и морозному высыханию. Благодаря этому, по свидетельству некоторых авторов (Larcher, Siegwolf, 1985; Körner, 1999), подобные растения могут погибнуть в течение нескольких дней.

Первые признаки возобновления вегетации и роста растений отмечаются в снежных полостях – «парничках», которые образуются в результате проникновения света сквозь толщии снега и нагревания темной поверхности растений, камней и земли. Подобные «парнички» были исследованы в Арктике Б.А. Тихомировым (1963). В таких «парничках»,

благодаря тепличному эффекту, возникают благоприятные для растений температурные условия. Благодаря довольно сильной радиации «парнички» в горах, в отличие от северных тундр, встречаются под довольно мощным снежным покровом (до 50 см и больше) (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). Это позволяет, некоторым видам растений (в основном вечнозеленым и летне-зимнезеленым) перезимовывать в альпийском поясе в зеленом или бледно-зеленом состоянии. При этом у ряда растений кроме перезимовавших зеленых листьев, ранней весной образуются листья новой генерации. Особенно интересно образование в парничках небольшого количества ассимилирующих листьев у летнезеленых растений с зимним покоем (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). Уже Rubel называл большинство альпийских лугов вечнозелеными. Благодаря этому обстоятельству, горные козлы и серны на местах с небольшим (10 см) снежным покровом могут всю зиму добывать себе свежий корм (Ellenberg, 1986). Сохранившиеся и образовавшиеся под снежным покровом зеленые листья растений имеют огромное значение при кратком вегетационном периоде, благодаря чему растения способны к фотосинтезу не только сразу после стаивания снега, но и под снегом (как правило, после развития молодых листьев и цветочных побегов перезимовавшие под снегом листья быстро отмирают). Кроме того, в зеленых частях растений сохраняется известный запас питательных веществ, который может быть быстро мобилизован растениями. По-видимому, основной запас питательных веществ у большинства высокогорных растений сохраняется в подземных органах, чему способствуют их относительно большие размеры (см. раздел 2.4.2.). Запас питательных веществ позволяет многим растениям высокогорий, расти еще под снегом. Исследования *Oxyria digina* в условиях Арктики и высокогорий показали, что быстрый рост, особенно в ранних фазах и под снегом обусловлен большим содержанием углеводов в подземных органах (Russel, 1948; Восканян, 1966). У высокогорных растений верхней части альпийского пояса Кавказа количество подземной абсолютно сухой массы, образованной под снегом составляло у различных видов от 7,2 % до 63,8 % от массы, которые эти растения имеют в фазе цветения. Прохождение части вегетационного периода под снегом способствует полному завершению цикла развития, вплоть до образования зрелых семян в условиях короткого бесснежного вегетационного периода (Восканян, 1966).

Существуют три фундаментальные предпосылки для обитания растений под снегом (по Körner, 1999):

- устойчивость к физико-химическим стрессам и сугробным патогенам;
- феноритмика растений должна соответствовать периодичности и времени снегового покрова;
- ежегодный углеродный прирост должен быть достаточным, чтобы обеспечить завершение жизненного цикла и поддерживать возможность к клональному и репродуктивному размножению (последнее может и не быть, если семенные зачатки импортируются из более благоприятных местообитаний).

Ch. Körner (1999) выделяет шесть различных типов стратегий обитания растений под снегом:

- 1) оставаться зелеными и удерживать полную фотосинтетическую способность в течение зимы, (например, *Soldanella alpina*);
- 2) оставаться зелеными, но деактивировать фотосинтез на период до двух недель с полным восстановлением после таяния снега (некоторые вечнозеленые Ericaceae – *Vaccinium vitis-idea*, *Loiseleuria procumbens*);
- 3) некоторое время после стаивания снега оставаться с красными листьями, которые заменяются новыми зелеными (виды ольхи, березы, осоки);
- 4) вызывать рост (раскрытие) листьев до того, как растает снег, и начинать активный фотосинтез немедленно после освобождения из-под снега (*Erythronium graniflorum*, снежные лютики);
- 5) вызывать рост листьев во время таяния снега, но откладывать позеленение и активацию фотосинтеза (быстро растущие травянистые виды из родов *Geranium*, *Rumex*, *Angelica*, *Luzula*);
- 6) выживать как семена и давать ростки вовремя или после таяния снега и таким образом обходить некоторые проблемы внезапного освобождения от снега (некоторые редкие в высокогорьях однолетники).

К этому можно добавить следующие стратегии обитания растений под снегом:

- 7) оставаться под снегом с частично отмершими в верхней части листьями, активизируя их линейный рост сразу после стаивания снега, наряду с формированием молодых листьев (злаки и некоторые осоки);
- 8) формировать цветки до стаивания снега и распускать их едва они появятся над его поверхностью, а развитие вегетационных органов откладывать на бесснежный период (некоторые геофиты, например, *Crocus*).

Отмеченная ранее низкая продуктивность подснежного фотосинтеза по сравнению с фотосинтезом бесснежного периода, несомненно, имеет место, хотя хионофильные растения способны максимально эффективно использовать проникающий сквозь снег свет. Листья некоторых травянистых «подснежных» видов растений имеют сходные характеристики с растениями теневых местообитаний (строение мягких тканей и высокое содержание хлорофилла в листовой массе) (Körner, 1999). Но, по-видимому, адаптационное значение подснежного фотосинтеза состоит в том, чтобы в какой-то мере компенсировать потери от дыхания и воспрепятствовать подснежному «выпреванию» высокогорных растений (Волков, 2002 [а]). Предпосылками для подснежного фотосинтеза в горах является сильная радиация в зимне-весенний период, которая может беспрепятственно проникать под снег, поверхность которого не затеняется деревьями.

Стадия вытаивания растений из-под снега в горах часто сопровождается вмерзанием растений в лед, образовавшийся при быстром замерзании талого снега (рис. 39.2.). Последствия такого процесса не известны, но можно предположить, что подобного рода стрессы оказывают негативное влияние на растения, хотя способность переносить промерзание позволяет высокогорным растениям без видимых повреждений проходить подобные испытания.



Рис. 39.2. Родиола кровавокрасная (*Rhodiola coccinea*) вмерзшая в лед, образовавшийся при таянии зимнего снегового покрова (16.06.2005., 2900 м над ур. м., Алтай, Северо-Чуйский хребет). Видны молодые побеги, образовавшиеся под толщей снега (фото автора)

Некоторые растения в горах способны пробиваться сквозь небольшую толщу тающего снега, что позволяет им более полно использовать благоприятные условия периода вегетации. Проростки *Polygonum bistorta* (*Bistorta major*) способны пробивать снеговую толщу мощностью 1–2 см и подниматься над поверхностью снега на 5–8 см, как это было описано на Урале П.Л. Горчаковским (1975). В местах, где ростки пробивали снеговую толщу, в ней в результате протаивания снега вокруг ростков образовались небольшие округлые отверстия. Низкие температуры не вызывали никаких повреждений ростков растения. Такую картину мы наблюдали на северном склоне Кюнгей-Ала-Тоо (Тянь-Шань), где проростки *Bistorta elliptica* пробивались через ещё не растаявший снег на северном склоне, и после его постепенного стаивания у его кромки оставались небольшие, но вполне сформировавшиеся растения. Подобная особенность способствует не только максимально полному использованию краткого вегетационного периода растениями, но и даёт конкурентные преимущества растениям на альпийских лугах, что способствовало доминированию *Bistorta elliptica* на лугах под стаивавшим снежником.

2.3.4. Способность растений к локальному почвообразованию

Для некоторых высокогорных растений характерна способность к локальному почвообразованию. Такие растения в значительной степени не зависят от характера субстрата, на котором произрастают. В основном это характерно для долгоживущих подушковидных, розеточных и дернинообразующих растений, растущих на каменистых субстратах, отмершие части которых перегнивают в непосредственной близости от растения, обогащая субстрат, на котором они живут, продуктами разложения. Способность к локальному почвообразованию изучалась у подушковидных растений Алтая (Волков, 2003, 2003). У подушковидного растения *Potentilla biflora* (рис. 36), на выположенном водоразделе Курайского хребта, на высоте 2950 м над ур. моря, субстрат из подушки по содержанию гумуса существенно отличается от субстрата, окружающего растения (рис. 40). Наибольшее количество гумуса содержится в субстрате, заполняющем подушковидное растение, что объясняется большим количеством растительного опада со значительным содержанием органического вещества. Содержание гумуса увеличивается от верхних слоев подушки к ее основанию, где происходит более длительное перегнивание органического материала. В поверхностной части подушки, самый верхний слой которой заполнен засохшим листовым опадом, много отмерших и не перегнивших частей растения. Более высокое содержание гумуса в субстрате, подстилающем растение, и у его основания, по сравнению с субстратом между растениями, объяснимо миграцией гумуса в результате его вымывания из подушки по градиенту силы тяжести (Волков, 2003). Как можно видеть на рисунке 40, значительное количество гумуса скапливается внутри подушковидного растения, между плотно расположенными побегами, где он может непосредственно усваиваться придаточными корешками, пронизывающих у некоторых криофитных подушковидных растений толщу подушек (рис. 31), и у их основания, где он доступен корневой системе. Аналогичные особенности в содержания гумуса, фосфора и азота наблюдаются и у других подушковидных растений (табл. 5). Создание своей среды, своей почвы – одна из важных особенностей подушковидных растений (Мазуренко, 1986). Как считает К. Кёрнер (Körner, 1999), подушковидные растения 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 подушковидные растения представляют собой компромисс между внутренним циклом обмена веществ и внешним циклом, через опад и почву (Körner, 1999). Эта особенность позволяет подушковидным растениям расти на каменистом субстрате бедном питательными веществами и достигать при этом значительных размеров. Закрепившись на субстрате, подушковидное растение активно образует внутripодушечную первичную почву, создавая собственные ресурсы питательных веществ, возникающие в

результате перегнивания отмерших листьев и побегов, цементируемых заносным материалом (Волков, 2002 [в]).

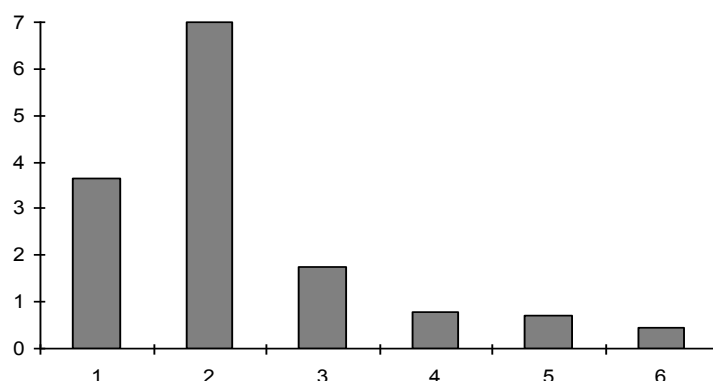


Рис. 40 Соотношение количества гумуса в образцах почв, взятых в сообществах криофитных подушечников Юго-Восточного Алтая (по: Волков, 2002а): 1 – образец заполняющего подушку *Potentilla biflora* субстрата из верхней ее части; 2 – образец субстрата из толщи подушки *P. biflora*; 3 – образец субстрата 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

Довольно трудно оценить почвообразующую деятельность подушковидных растений в высокогорьях без специальных исследований, но, на наш взгляд, она довольно значительна. Например, объем торфянистого субстрата в области корневой системы *Thylacospermum caespitosum* (рис. 40.1.) превышал объем надземной части растения.



Рис. 40.1. Полутораметровое криофитное подушковидное растение моховидка дернистая (*Thylacospermum caespitosum*) (Северный Тянь-Шань) (фото автора)

В результате отмирания таких подушковидных растений, часто достигающих значительных размеров, остаются значительные участки торфянистой, перегнивающей массы, которые довольно активно заселяются другими растениями. Появление на моренах растений альпийских лугов часто можно объяснить обогащением мелкозёма продуктами жизнедеятельности подушковидных растений. Часто можно наблюдать, что другие растения поселяются на подушковидных растениях, используя субстрат, созданный в результате их жизнедеятельности. При исследовании морены на перевале Озёрный в Заилийском Алатау, в основании альпийских растений *Doronicum* sp. были найдены остатки подушковидных растений, или они росли на живых подушках, поднимаясь по ним на каменные валуны (рис. 40.2.). Необходимо отметить, что роль подушковидных растений в образовании почвы в высокогорьях тем значительней, чем неблагоприятней условия для процесса почвообразования. Локальное почвообразование, связанное с существованием подобных жизненных форм растений играет свою роль в дифференциации растительной жизни в экстремальных условиях высокогорий. Благодаря своим особенностям подушковидные растения могут не только играть ключевую роль в определении структуры высокогорных растительных сообществ (Cavieres et al., 2002), но и способствовать увеличению их биологического разнообразия (Волков, 2003).



Рис. 40.2. *Doronicum* sp. и другие виды растений, растущие на подушковидных растениях дриадоцвета (*Dryadanthe tetrandra*) на старой морене вблизи перевала Озёрный (Заилийский Алатау) (по: Волков, 2003)

2.3.5. Ритмы роста и развития высокогорных растений

Ритмы роста и развития высокогорных растений тесно связаны с особенностями среды обитания. Это позволяет растению наилучшим образом использовать в процессе жизнедеятельности благоприятные сезоны года, а также избежать повреждения или гибели в особо экстремальных условиях среды (Ревякина, 1966). В различных местообитаниях высокогорий время начала и продолжительность вегетации растений неодинаковы. Основными

причинами этого могут быть: 1) различие самих условий; 2) наличие разнообразных ритмологических групп растений (Нахуцришвили, 1981). Как отмечалось ранее, для некоторых растений характерно прохождение части вегетационного периода под снегом. Быстрый темп развития высокогорных растений обеспечивается предварительной закладкой в течение предыдущего вегетационного периода в зимующих почках более или менее сформировавшихся цветков (Горчаковский, 1975). Некоторые растения формируют цветки ещё под снегом, и часто можно видеть цветущие растения сразу после его стаивания. В экстремальных условиях высокогорий завершение формирования ассимиляционной поверхности (листьев) лишь во время цветения и плодоношения, т. е. только тогда, когда наступают благоприятные условия, является одним из адаптивных признаков растений (Нахуцришвили, 1981). У некоторых высокогорных растений эта стратегия гипертрофирована в сторону еще большего сезонного отставания развития соматических органов от генеративных. Так, *Oxygraphis glacialis* цветёт в горах непосредственно у края снежника, а у ряда арктовысокогорных ив цветочные серёжки распускаются даже тогда, когда основная часть побегов ещё прикрыта снегом (Горчаковский, 1975). И.Г. Серебряков (1952) выяснил, что чем короче вегетационный период, тем больше во флоре растений с заранее заложенными цветками. Большинство высокогорных растений закладывает свои цветки уже за год до их распускания. Из 60 видов растений, исследованных В.Е. Восканяном (1966) в верхней части альпийского пояса Кавказа (г. Арагац, 3250 м над ур. м.), 53 вида (88,3 %) закладывают цветочные почки в год, предшествующий цветению, и только 17 (11,7 %) в год цветения. Видам *Primula* и некоторым видам *Saxifraga* на высоте 2600 м над ур. м. требуется от 300 до 390 дней от заложения цветковых примордий до распускания цветков (Zachhuber, 1975; Лархер, 1981). Некоторые растения закладывают цветки на два года вперёд. Так, *Ranunculus glcialis* имеет, по крайней мере, три поколения репродуктивных структур. В цветущем экземпляре в 1998 году были обнаружены заложенные почки на 1999–2000 годы. Благодаря такой особенности *Ranunculus glcialis* в состоянии при неблагоприятных условиях вегетации цвести на следующий год. С другой стороны, погребенные под снегом в течение двух лет подряд растения этого вида больше не цветут и заложенные цветки, по-видимому, погибают (Körner, 1999). Такой тип стратегии, когда приоритетным для выживания является сохранения сомы, противостоит стратегии с приоритетом в развитии генеративных органов. Перенос репродуктивного развития на более ранний срок по сравнению с вегетативным, в условиях снегообильного местообитания с экстремально коротким периодом вегетации, характерен для *Saxifraga oppositifolia*. Этому способствует не только предварительная закладка цветков в зимующих почках, но и чрезвычайно высокая их холодостойкость (до -15°C) (рис. 40.3.) (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984).

Таким образом, предварительная закладка зимующих цветковых почек является важной адаптацией растений к условиям высокогорий. Однако это не значит, что растения, которые начали свой рост и развитие под снегом должны завершить свою вегетацию и созревание семян быстрее, чем виды, у которых

визуально не наблюдалось подснежного роста и развития. В высокогорьях по сравнению с арктическими тундрами, где количество растений с заранее генеративными органами в почках возобновления может достигать 100 % (Серебряков, 1954), всегда имеется небольшое количество видов растений, закладывающих цветочные почки в год цветения (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). Высокогорные растения в процессе эволюции по-разному приспосабливаются к обитанию в высокогорьях. У одной группы – растения способны начинать свой рост и развитие под снежной толщей, у других – проходить сроки вегетации в сжатые сроки летнего времени, у третьей – способны оставаться на зиму в зелёном состоянии в фазе бутонизации (Восканян, 1966). Интересно, что на Памире, в отличие от гумидных высокогорий активная вегетация наступает только после полного освобождения растений от снега. Это связано с тем, что маломощный снежный покров, даже при низких температурах сходит быстрее, чем мощный (в гумидных высокогорьях) при достижении положительных температур (Нахуцришвили, 1981). Другой причинами препятствующим подснежному развитию растений являются крайне суровые условия перезимовки растений в условиях крайне маломощного снежного покрова или его полного отсутствия в высокогорьях Памира.



Рис. 40.3. Темные побеги камнеломки супротивнолистной (*Saxifraga oppositifolia*) нагреваются, воспринимая тепло солнечных лучей, проникающих сквозь снег после летних снегопадов, что позволяет растению быстро вытаивать из-под снега (по: Скотт, 1995)

Разнообразие стратегий роста и развития растений в высокогорьях определяет значительное разнообразие фенологических адаптаций к особенностям среды обитания, позволяющих выделять различные

феноритмотипы высокогорных растений. Обычно феноритмотипы растений связывают со сроками цветения растений. Н.В. Ревякина для высокогорий Алтае-Саянской горной области выделяет по срокам цветения, следующие группы растений – очень раноцветущие, раноцветущие, среднецветущие, поздноцветущие и очень поздноцветущие. Наибольшее количество цветущих видов в высокогорьях приходится не на первую, а на более позднюю, центральную, фазу вегетационного периода, когда резко уменьшается охлаждающее влияние снега и льда, более устойчив приток тепла и редки ночные заморозки (Ревякина, 1996).

Особый интерес представляет попытка выяснить причины позднего цветения высокогорных растений. Исследователи считают, что позднее цветение можно объяснить развитием тех почек, которые не сумели отреагировать на соответствующие условия в обычное для цветения время, а также позднее цветение может быть связано с большим количеством углеводов у высокогорных растений (Нахуцришвили, 1974 [а]).

У большинства видов высокогорных растений цветки собраны в многоцветковые соцветия, что позволяет растягивать период цветения и уменьшать возможные повреждения в случае заморозков (Стещенко, 1967; Павлов, 1987).

В условиях короткого вегетационного периода некоторые многолетние растения в высокогорьях не образуют генеративные побеги ежегодно, что может быть объяснимо краткостью и суровостью предыдущего вегетационного периода, в течение которого растения не всегда могут накопить достаточно ресурсов для цветения, или неблагоприятными условиями текущего периода вегетации.

В различных высокогорных экосистемах встречаются растения всех феноритмотипов – эфемерные, вечнозеленые, летнее-зимнезеленые, летнезеленые. Однако доля их участия в различных высокогорьях неодинакова. Для гор влажных тропиков характерны преимущественно «бессезонные травы» и вечнозеленые древесно-кустарниковые растения. В аридных высокогорьях почти отсутствуют вечнозеленые и летнее-зимнезеленые виды. В полярных горах очень много вечнозеленых кустарничков и кустарников. В гумидных высокогорьях умеренной зоны господствуют летнее-зеленые травы и очень мало летнее-зимнезеленых и вечнозеленых видов (Нахуцришвили, 1981). Тенденции преобладания различных феноритмотипов растений определяются спецификой их жизни в различных высокогорных ландшафтах и связаны с интенсификацией и замедлением жизненных процессов и морфологической эволюцией (см. раздел 2.4.4.).

Таким образом, ритмы роста и развития генеративных органов высокогорных растений показывают значительное многообразие. У разных видов горных растений феноритмотипы зависят не только от особенностей перезимовки, длительности и степени благоприятности периода вегетации, но и от индивидуальной стратегии развития генеративных органов растения связанной со стратегией использования периода вегетации соматическими органами растения (трофоритмотипами). Это особенно важно для изучения

стратегий существования растений в экстремальных условиях высокогорий. «Существует два основных способа преодоления неблагоприятных влияний: их избегание (avoidance) и приобретение выносливости (tolerance)» (Горышина, 1979, с. 11). Принято считать, что растения, в отличие от животных, не способны избегать неблагоприятных изменений погоды и вынуждены приспосабливаться к ним путем приобретения выносливости. Действительно, многие растения демонстрируют замечательное многообразие адаптаций, способствующих перенесению неблагоприятных условий, которые наступают в высокогорьях с исключительно высокой периодичностью. Эти растения, как правило, имеют комплекс морфологически выраженных признаков (см. раздел 2.4.2.). Растения, существующие в экстремальных «гипердинамичных» условиях высокогорий, как правило, сочетают высокую степень выносливости в функциональном состоянии с избеганием крайне неблагоприятных условий в дезактивированном состоянии анабиоза. У каждого вида имеется свой пороговый уровень выносливости, зависящий от комплекса адаптаций, и определяющий индивидуальную стратегию его существования в экстремальных условиях.

В. Лархер и Г.Ш. Нахуцришвили (1982) при анализе активности фотосинтеза растений субнивального пояса Кавказа выделили по аналогии феноритмотипами семь групп трофоритмотипов растений высокогорий:

1. Вечнозеленые полукустарнички и травянистые растения с факультативной деятельностью в холодное время года, но при мягкой погоде она может реактивироваться за несколько часов (*Saxifraga ruprechtiana*, *S. moschata* и др.). Эти растения отличаются очень низкой интенсивностью фотосинтеза, как летом, так и зимой.

2. Летне-зимнезеленые (преимущественно факультативно-зеленые) травянистые растения (*Veronica minuta*, *Draba bryoides*, *Alopecurus glacialis* и др.) могут эффективно ассимилировать до замерзания. Последствия ночных заморозков не вызывают длительного нарушения их ассимиляции.

3. Летнезеленые растения с зимним покоем (*Alchemilla chlorosericea*, *A. sericea*, *Delphinium caucasicum*, *Senecio karjaginii* и др.), с активным использованием периода облиствения для фотосинтетической деятельности. Характеризуются высокой интенсивностью фотосинтеза при благоприятных погодных условиях.

4. Весенне-раннезеленые и позднелетне-зеленые (периодически облиственные или коротковегетирующие) растения с частичным использованием периода облиствения для фотосинтетической деятельности (*Corydalis alpestris*, *Crocus scharojanii* и др.). Растениям этой группы приходится приспосабливаться к самым холодным периодам высокогорий (весна, осень). Их жизнедеятельности препятствуют частые снегопады, морозы, перегрев местообитания, что ведет к частому прерыванию процесса фотосинтеза. Однако эти растения характеризуются очень высокой интенсивностью фотосинтеза при наступлении благоприятных метеорологических условий, и, вероятно, этим компенсируют «простои» продуктивности.

5. Растения с суточным (день/ночь) метаболизмом органических кислот (САМ-растения) (особенности подобных растений в высокогорьях рассматриваются в разделе 2.4.2.).

6. Фанерогамы с кратковременным усвоением углерода между длительными неблагоприятными периодами, можно разделить на две группы: 1) хионофильные и 2) криофильные растения. Первые встречаются большей частью в местообитаниях верхнеальпийского пояса с более чем десятимесячным снежным покровом (*Cerastium cerastioides*, *Poa alpina* и др.). Ко второй группе относятся криофильные растения, произрастающие в субнивальном и нивальном поясах у самого верхнего предела распространения цветковых растений. Они имеют ассимиляционный период, продолжающийся не более 45–60 дней, часто прерывающийся снегопадами и морозами. К этой группе относятся *Cerastium razber* и часто с ним встречающиеся *Saxifraga moschata*, *Veronica minuta*, *Senecio karjagini* и др.).

7. Криптогамы – мхи, лишайники и водоросли, встречающиеся выше границы распространения сосудистых растений, которые большую часть года остаются в высохшем и замерзшем состоянии и только при временном увлажнении и потеплении способны ассимилировать.

Таким образом, в основу классификации трофоритмотипов высокогорных растений положена длительность жизни и физиологическая активность фотосинтезирующих органов. В шестую группу классификации выделены растения, обитающие в условиях минимального периода вегетации. Сюда вошли *Saxifraga moschata*, *Veronica minuta*, *Senecio karjagini*, отнесенные также соответственно к первой, второй и третьей группам трофоритмотипов. Это показывает, что некоторые растения при адаптации к различным условиям высокогорий могут варьировать совокупность своих адаптационных особенностей и стратегий, что позволяет рассматривать одни и те же виды в различных экологических группах.

Стратегии использования сомой растений периода вегетации базируются не только на особенностях физиологической активности и длительности жизни фотосинтезирующих органов, но и на биоморфологических особенностях растений. Например, подушковидные растения способны переносить замерзание листьев на поверхности подушки, но благодаря особенностям терморегуляции способны быстро восстанавливать их физиологическую активность и поэтому пределы их толерантности несколько выше, чем у других жизненных форм. С другой стороны, растения, не обладающие явно выраженными адаптационными морфологическими особенностями к обитанию в высокогорьях, несомненно, до некоторой степени, способны переносить неблагоприятные флуктуации внешней среды, но, пределы их устойчивости в функциональном состоянии явно ниже, чем у морфологически специализированных растений. Поэтому единственной возможностью для существования в экстремальных условиях высокогорий для растений, не имеющих морфологических адаптаций, является перенесение этих условий в дезактивированном состоянии, когда их устойчивость к внешним воздействиям повышается многократно.

Естественным ограничением, не позволяющим высокогорным растениям широко использовать анабиоз, является краткость вегетационного периода, из-за чего растения «стараяются использовать» для активной жизнедеятельности даже небольшие отрезки времени с благоприятными условиями. Преимуществом растений, не обладающих морфологическими адаптациями, является отсутствие необходимости траты энергии на создание подобных структур, но меньшая устойчивость к стрессам предполагает энергетические затраты на регенерацию поврежденных модулей. Кроме того, повреждение фотосинтезирующего аппарата (менее устойчивой части сомы), предполагает потенциальное уменьшение времени активной жизнедеятельности подобных растений в благоприятные для них периоды. В высокогорьях растения без видимых морфологических адаптаций встречаются практически так же высоко, как и морфологически специализированные растения, но, как правило, здесь они имеют только самые миниатюрные размеры, позволяющие им занимать трещины и углубления в субстрате, условия обитания, в которых отличаются от условий на поверхности открытого субстрата (см. раздел 2.4.2). Следовательно, адаптация морфологически не специализированных видов в крайне экстремальных условиях субнивального пояса достигается не только на физиологическом уровне, но за счет миниатюризации.

2.4. Экологическая биоморфология высокогорных растений

В горах отмечается большое разнообразие жизненных форм растений (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984; Павлов, 1987 и др.), отражающих многообразие конкретных способов морфологической адаптации к среде обитания. Особенно хорошо это заметно в наиболее экстремальных условиях. Повышение степени экстремальности местообитаний обеспечивает всё более жёсткий экотопический отбор. В этом случае нельзя говорить об «эволюционном балласте» морфы, так как в экстремальных условиях совокупность адаптационных структур и механизмов несёт хорошо выраженное приспособительное значение, и не адаптивные признаки элиминируются естественным отбором. В менее экстремальных условиях неадаптивные особенности растений могут быть компенсированы прогрессивными развитием других структур или механизмов по принципу гетеробатмии. Следовательно, биоморфологические адаптации горных растений являются комплексной составляющей их приспособления к условиям местообитаний. «Изучение жизненных форм в экстремальных условиях высокогорий перспективно для познания адаптивных механизмов растений к сильным дневным колебаниям температур воздуха и почвы, высокой солнечной радиации, термической и обусловленной силой тяжести подвижности субстрата, сильному испарению влаги и значительному иссушению поверхности щебнистого и каменистого субстрата» (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984, с. 17). Поэтому биоморфологические адаптации рассматриваются как органичная часть адаптационных

особенностей высокогорных растений. Вместе с тем, морфологические признаки явно выражены и легче поддаются учету, что позволяет более подробно рассмотреть этот вопрос.

2.4.1. Биоморфологические понятия Вопросы терминологии

В ботанике до сих пор нет четких, устоявшихся критериев в определении понятия жизненной формы. Вместе с тем жизненная форма является одним из ключевых понятий в экологии растений, что позволяет более подробно остановиться на вопросах, связанных с пониманием этого и других 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 изучению этой проблемы. Необходимо отметить, что разнообразие толкований этого понятия вызвано не только различным объемом 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 систематических таксонов и экологических групп, а также смешиваются с типами жизненных стратегий. Мысль о связи экологических приспособлений с систематическим положением растений подчеркивается 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 определенной 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). Поэтому 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 призваны отмечать факт сходства адаптаций, 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 (Хохряков, 1981). Таким образом, жизненные формы растений не идентичны систематическим таксонам, что предполагает различное содержание этих понятий. С другой стороны, нельзя противопоставлять эти понятия, так как на процесс становления жизненных форм, несомненно, накладывает свой отпечаток развитие тех или иных морфологических особенностей в различных таксономических группах растений. Так, у однодольных растений не встречается типичная подушковидная жизненная форма, которую мы можем наблюдать во многих таксонах класса двудольных, но злаки, ситники и осоки часто формируют плотные дерновины, конвергентно сходные с типичными подушковидными растениями из класса двудольных. Например, представители родов дистихия, патосия, оксихлоэ и др. из семейства ситниковых, произрастающие в высокогорном поясе Анд (2800–5000 м над ур. м.), часто вблизи границ вечных снегов, образуют плотные, твердые подушки диаметром до 30 см, которые создают на пустынных высокогорных плато своеобразный ландшафт (Жизнь растений, 1982). Подобные дерновинные подушки (как среди однодольных, так и двудольных растений), не имеющие ярко выраженной оси, образуемой стержневой корневой системой, необходимо отделять от типичных подушковидных растений, имеющих таковую «пожизненно» или хотя бы на определенной стадии своего жизненного цикла. 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 (Волков, 2002 [а]). Как отмечали И.Г. Серебряков и Т.И. Серебрякова (1972) – попытка расположить крупные категории жизненных форм 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 типичные 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, 2002 [а]). 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-Blanquet, 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-физиологической точки зрения. Новые жизненные формы возникают лишь в пределах конкретного таксона, в ходе его филогенеза (Серебрякова, 1980), что обуславливает связь между таксономической и морфологической эволюцией в растительном мире. Каждая жизненная форма растений может быть встречена в определенном количестве таксонов различного ранга, что позволяет говорить о ее «таксономическом диапазоне» (Волков, Кирпотин, 2003).

Можно согласиться с мнением И.Г. Серебрякова (1962) о том, что 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; Жмылев и др., 1993), что жизненные формы отражают приспособленность растений ко всему комплексу факторов внешней среды. Габитус растения, несомненно, несёт приспособительное значение, но, жизненные формы растений не отражают всей совокупности адаптаций растений к условиям окружающей их среды. Например, Кернер (Kerner) на основании экофизиологических исследований растений по высотному градиенту делает вывод об отсутствии линейных зависимостей между структурой и функцией органов высокогорных растений, которые определяются разными элементами окружающей среды (Ишбирдин, Миркин, 1990). Каждый организм обладает уникальным коадаптированным комплексом физиологических, анатомических, биоритмологических и других особенностей, не всегда полно коррелирующих с морфологическим строением растений. Стратегия выживания растений во многом зависит от всей совокупности имеющихся адаптаций, комплексное значение которых довольно трудно оценить, но, на наш взгляд, неприемлемо смешивать различные адаптационные механизмы растений в понятии «жизненная форма» (Волков, 2002 [в]). Исходя из этого, трудно согласиться с мнением А.П. Шенникова (1950) о том, что жизненные формы являются экологическими единицами (тип адаптации) в экологии растений. 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). Кроме того, жизненные формы определяются не только средой обитания, но и природой самих растений (Быков, 1962), что не позволяет рассматривать все морфологические признаки присущие растениям как адаптации. Иногда можно говорить о своеобразном «эволюционном балласте формы», в то время

как истинный уровень приспособления обеспечивается не морфологическими адаптациями. Наличие не адаптивных эволюционных преобразований высших растений (в том числе морфологических) отмечалось рядом авторов (Мейен, 1988; Красилов, 1989; Осипов, 2002).

Таким образом, жизненная форма (или исходя из вышеприведенных подходов термин «жизненная форма» можно заменить термином морфотип) 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 (Волков, 2002 [а]).

Растения, относящиеся к одной жизненной форме, могут существовать в различных условиях, то есть для любой жизненной формы характерна некая степень экологической толерантности. Например, подушковидные растения можно встретить высоко в горах, в северной тундре, в пустынях, на морских побережьях. Это позволяет говорить о многофункциональности жизненных форм растений, которую можно объяснить «буферной ёмкостью» морфологической структуры, в рамках которой другие адаптационные механизмы способны обеспечивать существование вида растений в различных условиях среды. Этим можно объяснить не полное сходство набора жизненных форм в сходных местообитаниях в различных областях земного шара, которое, во многом зависит от истории и источников формирования флоры. С другой стороны, приспособление к сходным условиям может базироваться на различных комплексах адаптаций и стратегий, что в первую очередь выражается в богатстве жизненных форм в отдельно взятом фитоценозе (Волков, 2002 [а]). Исходя из этого, физиономическая оценка растительного покрова как индикатора условий внешней среды возможна лишь по доминирующим жизненным формам. Значение такого метода повышается на приделе толерантности той или иной жизненной формы, например, высотной границы леса, что, может служить довольно четкой границей биомов (Волков, Кирпотин, 2003) или в экстремальных условиях, определяющих более жесткую корреляцию габитуальных особенностей организма с окружающей средой. Именно в таких условиях жизненные формы в большей степени соответствуют среде обитания.

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 объем 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). Вместе с тем в ряде случаев эколого-ценотические

стратегии растений непосредственно связаны с их жизненными формами, хотя корреляция здесь может быть и не явной. Например, жизненные формы виолентов, как правило, характеризуются мезоморфным обликом с широким простиранием в пространстве, мощной корневой системой и большой листовой поверхностью (Миркин; Наумова, 1998). Иначе говоря, сильные конкурентные особенности этих растений можно связать с особой стратегией освоения пространства, выраженной в максимально возможном его заполнении (Волков, Кирпотин, 2003).

На определенном 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 заменен на термин «экобиоморфа», имеющий другой объем. Ряд исследователей (Зозулин, 1976; Голубев, 1981; Крылов, 1984; Мазуренко, 1986; Антропова, 1987 и др.) отождествляют понятия «биоморфа» (= жизненная форма) и «экобиоморфа». Между тем, как отмечает И.В. Борисова (1991), судя по мнению ученых, 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 это понятие им уточнялось (Быков, 1973, 1978) и в работе 1983 г. 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. Логично заключить, что жизненная форма или биоморфа растений является более обширным понятием, в рамках которого можно выделить ряд экобиоморф, отражающих экологический диапазон конкретной биоморфы. Например, биоморфа подушковидных растений на территории Юго-Восточного Алтая включает в себя экобиоморфы (в понимании Б.А. Быкова) криофитных и ксерофитных подушковидных растений, обитающих соответственно вблизи верхнего (высотного) предела распространения сосудистых растений в горах и в горностепном поясе (см. раздел 1.4.3.). Морфологическое строение большинства криофитных и ксерофитных подушковидных растений показывает большое сходство (Волков, 2003).

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 определенных условиях среды. Экобиоморфы устанавливаются не только на основе морфологии и биологии, но также с учетом 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, 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 определенный вид как типовую адаптационную систему, существующую в определенных условиях среды. Классификация экобиоморф по многим признакам довольно трудоемка и требует длительной обработки материала, а большая база данных может привести к громоздким классификациям, что делает их практически непригодными для пользователя.

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 (Жмылёвым и др., 2002). Но на базе этих моделей путем 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. Например, на территории Юго-Восточного Алтая подушковидные растения чаще всего имеют структуру типичной «подушки», образующейся в результате нескольких порядков ветвления побегов с акротонным усилением, но существуют «подушки», образовавшиеся в результате полимеризации многочисленных побегов, отходящих от одного или нескольких оснований по типу базитонного ветвления у кустарников. Крайне малая скорость роста побегов некоторых кустарников в высокогорьях приводит к формированию «подушек» часто не уступающие по плотности типичным подушковидным растениям. Хотя такие растения не имеют всех признаков типичных подушковидных растений, но внешне часто неотличимы от них. Таким образом, сами по себе особенности побегообразования не могут индцировать образование подушковидных растений. В формировании такой специфической жизненной формы важное значение имеют такие особенности, как замедленная скорость роста и скученность побегов, вследствие чего, между ними задерживается растительный опад, цементируемый занесённым ветром мелкозёмом. При исследовании морфологической структуры подушковидных растений Юго-Восточного Алтая было выделено шесть их типов (или архитектурных моделей) отличающихся не только архитектурной, но и размерами, расположением листьев на побегах, наличием одревесневших черешков листьев и другими специфическими признаками (Волков, 2002 [в]). Причём к одному типу были отнесены

подушковидные растения, относящиеся к разным архитектурным моделям и формально к различным жизненным формам.

1. *Saxifraga androsacea* (рис. 41) по типу строения можно отнести к розеточным (полурозеточным, по: Жмылёв и др., 2002) растениям. Но внутри него, 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 подушковидные растения от плотных розеточных и полурозеточных форм. Сходное строение с *Saxifraga androsacea* имеют *Eritrichium pulviniforme* (рис. 41), *Saxifraga oppositifolia*, что позволяет нам отнести их к одному морфологическому типу. 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 (E-тип). Плотно расположенные побеги и листья у подобных небольших подушковидных растений 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 затеяют нижние, что, по-видимому, и является причиной их отмирания. Как видно из рис. 41, у этого типа подушковидных растений 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 течение 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. 41).

3. Среди подушковидных растений, 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. 41). Очень сходную структуру образуют и растения из рода *Rhodiola*, но в этом случае одревесневают годовичные побеги, лишенные 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).

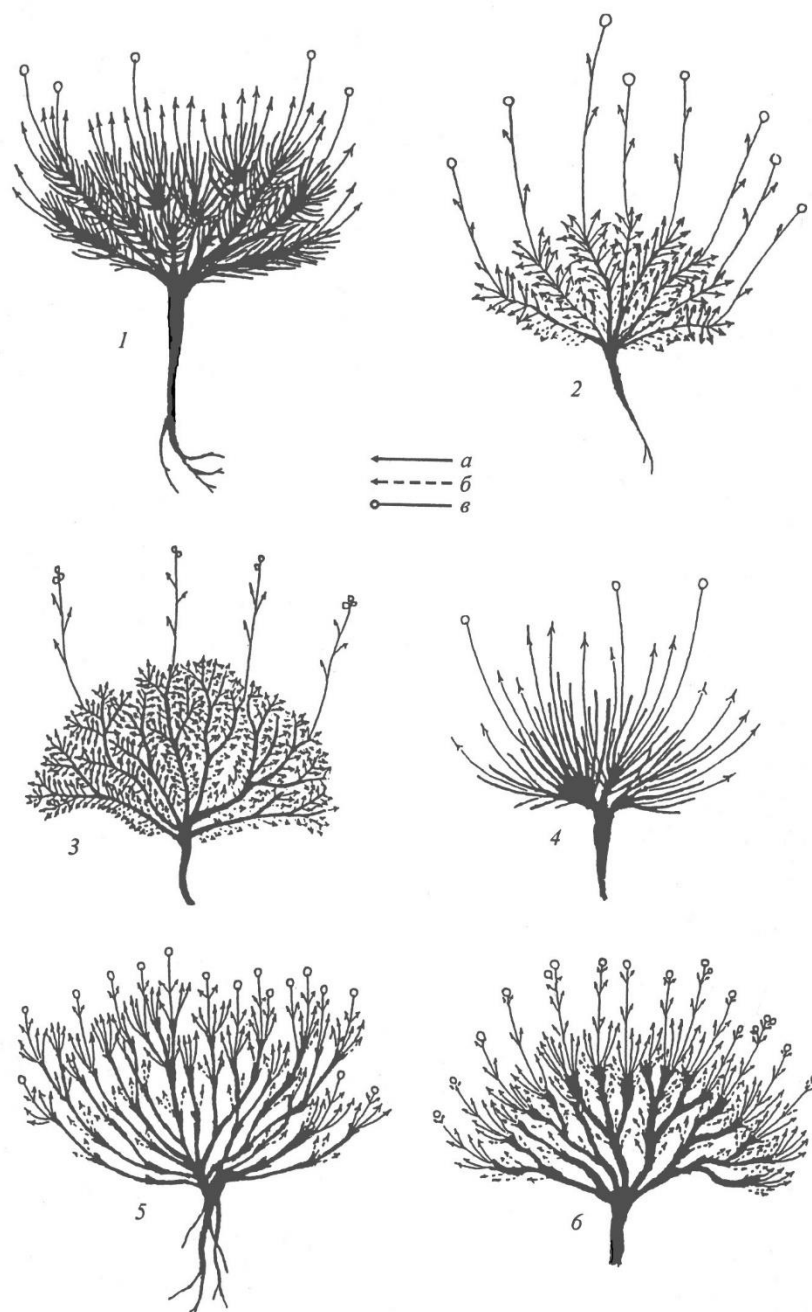


Рис. 41. Морфологические типы подушковидных растений Юго-Восточного Алтая (по: Волков, 2002г): 1 – *Rhodiola*-тип (*Paraquilegia anemonoides*), 2 – *Eritrichium*-тип (*Saxifraga androsacea*), 3 – *Eritrichium*-тип (*Eritrichium pulviniforme*), 4 – *Ferulopsis*-тип (*Ferulopsis hystrix*), 5 – *Minuartia*-тип (*Minuartia arctica*), 6 – *Silene turgida*-тип (*Eremogone formosa*). *a* – листья, *б* – отмершие листья, *в* – цветки

4. Сходный тип морфологической структуры, в формировании которой принимают участие одревесневшие рахисы листьев, создающие колючую поверхность подушки, имеют *Oxytropis tragacanthoides*, *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 подушковидных растений 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. 41). Этот тип строения мы выделяем как *Minuartia*-тип (M-тип). Такие растения имеют переходный характер от шаровидных кустарников и кустарничков к следующему типу подушковидных растений.

6. Наибольшего совершенства подушковидная структура достигает у группы растений, которую можно назвать типичными подушковидными растениями. 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 подушковидных растений *Silene turgida*, *Potentilla biflora*, *Eremogone formosa* (рис. 41), которые мы относим к *Silene turgida*-типу (St-тип). Поверхность таких растений формируется плотно расположенными розетками миниатюрных листьев, формирующими довольно плотную поверхность.

Таким образом, при выделении морфологических типов (архитектурных моделей) подушковидных растений 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 *Rhodiola*-типа). Конвергентно сходные структуры, возникшие из различных органов, в систематически обособленных группах цветковых растений отражают общие тенденции приспособительной морфологической эволюции растений,

позволяющие относить к одной жизненной форме различные по архитектурному строению растения (Волков, 2002 [в]).

Этот пример показывает, что при исследовании некоего многообразия растений, относящихся к одной жизненной форме мы всегда будем сталкиваться с проблемой переходных типов и с морфологическими вариациями признаков специфическими для каждого вида, экотипа или экады, или даже отдельного растения. Особенно наглядно эта тенденция выражена в высокогорьях, для которых, как отмечает Körner (1999), характерно большое структурное и функциональное разнообразие растений. В экстремальных условиях корреляционное сопряжение адаптационных особенностей растений достигает наивысшего напряжения. Габитус растений высокогорий непосредственно связан с их экологическими особенностями, и многообразие жизненных форм отражает многообразие экологических ниш, используемых растениями при напряжённости условий среды (Агаханянц, 1981). В таких условиях можно наблюдать многообразие промежуточных форм, но, тем не менее, не имеет смысла становиться на позицию В.Н. Голубева (1959), что приведёт нас к бесконечному разделению морфологических признаков и соответственно единиц классификации. Жизненные формы должны оставаться крупными классификационными единицами (Волков, Кирпотин, 2003).

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, форма роста является планом, а жизненная форма является взаимодействием между планом и окружающей средой (Körner, 1999). 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.

В последнее время к приведенным выше биоморфологическим категориям добавились функциональные типы растений, отражающие более прагматический подход в развитии биоморфологии. 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 выше изложенного подхода к понятию жизненной формы, с этим довольно сложно согласиться, так как 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 функциональные морфотипы растений (ФМР). Функциональные морфотипы растений отражают особенности приспособления жизненных форм (морфотипов) растений к условиям обитания в конкретных биомах, сообществах, местообитаниях и др., для которых количество ФМР можно считать равным сумме жизненных форм. Функциональные морфотипы во многом тождественны экобиоморфам, но ориентированы, прежде всего, на исследование функциональной значимости жизненных форм в определённых экологических условиях (Волков, 2003). При этом (как будет показано в дальнейшем) целесообразно рассматривать функциональные особенности и морфологическое строение надземных и подземных органов растений, как модульных организмов, отдельно (в дальнейшем под ФМР преимущественно рассматриваются функциональные особенности надземных модулей растений).

Одной из тенденций развития биоморфологической терминологии по принципу от «частного – к общему» является выделение «надорганизменных растительных систем» на основании преимущественно морфологических характеристик – состава и строения (Осипов, 2002). Данный подход восходит к работам Александра фон Гумбольдта, который понимал жизненные формы, как структурные элементы ландшафта «... распределением и группировкой которых определяется физиономия растительности страны..., которые массой общего впечатления индивидуализируют местность» (Гумбольдт, 1936), т. е. говоря современным языком, свой физиономический подход выделения жизненных форм он основывал на ландшафтно-экологических позициях (Кирпотин, 1998). А.Г. Долуханов (1961) ввёл понятие «жизненная форма растительного сообщества», которое в дальнейшем разработал А.Г. Крылов (1974 и др.). Использование понятия «жизненная форма» в отношении сообществ и других систем надорганизменных уровней не является отдалённой аналогией или «механическим» переносом, ведь оно отражает одно и то же свойство и организменных, и надорганизменных систем – их соответствие некоторой среде, приспособление и приспособленность к ней» (Осипов, 2002, с. 44). Исходя из сказанного логично предположить, что «жизненная форма растительного сообщества», его «физиономия» являются структурно-физиономическим свойством, выражающимся в количестве и пространственном распределении жизненных форм слагающих его растений, что хорошо согласуется с эколого-физиономическим подходом на выделение крупных единиц растительности (Сукачёв, 1938; Лавренко, 1940;

Александрова, 1969). Соответственно жизненная форма преобладающего растительного сообщества во многом определяет внешний облик ландшафтов, что позволяет говорить о ней как о географической единице, отражающей эволюцию растительности в различных ландшафтно-экологических условиях. Если формализация морфологических признаков на уровне организмов в значительной мере уже решена, то структурно-морфологическое изучение систем надорганизменного ранга находится пока на описательном уровне (Кирпотин, 2005). Вместе с тем, при анализе биоморфологического разнообразия растений конкретного ландшафта мы сталкиваемся не только с определенным набором биоморф, но и с некоторыми обобщающими их внешними признаками. Эти признаки отражают общие направления биоморфологической эволюции растений в ландшафте, то есть отражают тенденции трансформации биоморф в ходе их приспособления к местным условиям. Это определяет перспективы использования бионического подхода в типизации высокогорных ландшафтов, биоморфологическая специфика которых определяется не только набором биоморф, но и их пространственным распределением, создающим специфический ландшафтный рисунок.

2.4.2. Основные морфологические адаптации высокогорных растений

Можно условно выделять различные уровни морфологического строения растений – микро-, мезо- и макроморфологический, отражающие «масштаб» подхода исследователя к их изучению. К микроморфологическим признакам можно отнести характер поверхности растения, опушение, наличие чешуек и другие мелкие признаки. Под мезоморфологическими признаками можно понимать более заметные внешние признаки – форма отдельных модулей растений (например, ксероморфные или пейноморфные листья и др.). К макроморфологическим признакам можно отнести взаимное расположение модулей (архитектура растения), являющееся структурной основой формирования биоморф.

Необходимо отметить, что подобное разделение морфологических признаков растения во многом условно и проведено для удобства анализа их значения в морфологической адаптации растений к существованию в высокогорных средах. Микро-, мезо- и макроморфологические особенности имеют различное значение в приспособлении различных видов растений к обитанию в высокогорьях. Не все морфологические признаки можно интерпретировать, как адаптации, возникшие у растений при приспособлении к данным условиям существования. Порой некоторые из них возникли в других условиях и могут рассматриваться как преадаптации, либо как наследственные не адаптивные признаки, отражающие консервативность морфологического строения растений. Но, как отмечалось раньше, по мере экстремализации среды обитания не адаптивные признаки элиминируются

естественным отбором, поэтому в большинстве случаев морфологические признаки высокогорных растений целесообразны.

Защитные покровы являются важными микроморфологическими адаптациями растений к существованию растений в суровых условиях перигляциальных сред. Еще А. Кернер (1898) указывал, что шелковистые, бархатистые и шерстистые покровы могут принимать на себя функции ослабления света, а также предохранять растения от чрезмерного испарения (Тихомиров, 1963). Для некоторых растений высокогорий свойственно густое опушение, которое помогает растениям защищаться от низких и высоких температур, так как улучшает температурный режим листьев при облучении их солнечными лучами и препятствует выдуванию теплого прилегающего к листу слоя воздуха. У одного и того же вида опушение увеличивается по мере подъема на высоту (Сапожников, 1916). По мнению Г.Ш. Нахуцришвили и З.Г. Гамцемлидзе (1984), опушение предохраняет растения от сильного воздействия солнечной радиации и значительного перегрева листьев. С другой стороны, как отмечает Н.В. Ревякина (1996), функции волосков довольно разнообразны. В одних случаях они являются защитным средством против иссушающего действия ветра, в других – от низких температур, в-третьих – против нагревания прямыми солнечными лучами. Варьирует также и цвет волосков (от темного до светло-серебристого и белого), и характер опушения, которое может быть характерно для всей надземной части растения, например, у *Saussurea glacialis* (рис. 41.1.), или может быть локализовано на какой-то части растения, например, на цветке или приближенных к нему частях (*Tephroseris pricei*). У сильно опушенных растений, например, у той же *Saussurea glacialis*, опушение может являться наиболее характерным признаком и существенной адаптацией к существованию в экстремальных условиях высокогорий, определяющей не только облик, но функциональные особенности растения.

Значение опушения для высокогорных растений выявляется в количественном анализе этого признака. Как отмечает Б.А. Тихомиров (1963), опушенность листьев растений в приледниковье в целом не велика, как не велика она и у арктических растений, но преобладание среди опушенных растений альпийских видов дает основание утверждать, что этот признак относится к числу характерных адаптивных признаков высокогорных растений. С возрастанием абсолютной высоты в горах возрастает количество опушенных растений, в отличие от субальпийского пояса в субнивальном поясе большинство видов растений характеризуется сильноволокноопушенными листьями. Среди собственно высокогорных растений Катунского хребта (Алтай) опушение характерно для 39–48 % видов (Ревякина, 1978). Если рассматривать растения с опушенными листьями по их принадлежности к эколого-географическим группам, то выясняются такие соотношения: альпийцы – 39 %, аркто-высокогорные – 16 %, горные – 26 %, заходящие – 19 % (Ревякина, 1996). Для субнивальных растений Центрального Кавказа опушение характерно для 51 % видов (46 видов из 91); из них сильно

опушенные – 9 % (8 видов), средне-опушенные – 16 % (15 видов) (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984).



Рис. 41.1. Горькуша ледниковая (*Saussurea glacialis*) – высокогорное растение, покрытое шерстисто-мохнатым войлочком из длинных белых волосков (Алтай) (фото автора)

Другим характерным защитным покровом некоторых высокогорных растений является развитие восковидных, блестящих покровов на листьях, защищающих их от солнечной радиации и иссушения.

Замечательной особенностью субксерофильных высокогорных видов камеломок (например, *Saxifraga paniculata*) является способность выделять известь на поверхности листьев. Известковый налет, образующийся на листьях, по-видимому, затрудняет отдачу воды и служит защитой от слишком интенсивного освещения (Жизнь растений, 1981). Наличие защитных покровов обычно связано с признаками ксероморфной структуры растений – уменьшением размеров листьев и клеток, увеличением числа устьиц и сети жилок, что повышает засухоустойчивость растений. **Ксероморфоз** растений традиционно рассматривается как адаптация к дефициту воды. Как отмечалось ранее, в высокогорьях на известковых почвах чаще всего встречаются растения, ксероморфное строение которых можно рассматривать как приспособления к недостатку влаги. Казалось бы, что при относительно большом количестве осадков высокогорные растения не должны испытывать дефицит влаги. Однако это далеко не всегда имеет место даже в гумидных горах. В некоторых местообитаниях, благодаря сильному ветру, низкому давлению и значительной солнечной радиации, водный баланс растений становится временно напряженным, в особенности, если корневая система еще

мерзлая (Tranguillini, 1974; Ellenberg, 1986). Это, наряду с примитивностью структуры проводящих пучков высокогорных растений (отмечаемой Ю.В. Гамалеем (2000)), может грозить иссушением высокогорным растениям даже при полном достатке влаги в корневой зоне. Но, даже если субстрат, на котором растут растения в высокогорьях, хорошо прогрет, он часто оказывается слишком сухим. На каменистых склонах, благодаря хорошему дренажу и слабым водоудерживающим свойствам грунтов, растения могут испытывать дефицит влаги уже через небольшое время после выпадения осадков. Таким образом, растения в высокогорьях могут периодически испытывать физиологический дефицит влаги в результате ее замерзания или ее фактический дефицит в результате сильного иссушения корневой зоны. Поэтому, не удивительно, что, несмотря на значительное количество атмосферных осадков и увлажнение почвы тающими снегами, высокогорные растения часто имеют ксероморфный облик, характерный для растительности более сухих местообитаний равнин.

Избегая иссушения, растения вынуждены ограничивать транспирацию. В субнивальном поясе Кавказа наиболее выражена устьичная, то есть физиологическая регуляция транспирации. Это в целом не характерно для растений альпийского и субальпийского поясов, что позволяет сделать вывод о хорошем водоснабжении, хотя в альпийском поясе, так же, как и в других, в солнечную погоду в сочетании с сильными ветрами растения могут страдать от кратковременного водного стресса (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). В горных системах с аридным климатом, в нижней части высокогорной зоны, растения могут испытывать более частый и значительный дефицит влаги, что проявляется в присутствии большого количества растений с ксероморфными признаками.

Когда ксероморфные структуры образуются в процессе развития растения, как модификационные приспособления к атмосферной или почвенной засухе, то они всегда помогают растению избегать высыхания (Лархер, 1978). Повышающаяся при ксероморфозе плотность жилок листа сопровождается более мощным развитием водопроводящих путей (Культиасов, 1982), что наряду с низкой испаряющей поверхностью и более устойчивой к диффузии водяных паров плотной структурой листьев может препятствовать чрезмерному обезвоживанию тканей высокогорных растений. Кроме того, при сходных условиях сухости менее плотные листья развивают меньшую сосущую силу и поэтому быстрее высыхают (Культиасов, 1982).

Однако далеко не каждая «ксероморфная» структура находится в прямой причинной связи с действием засухи. Анализ причин, приводящих к подобному строению растений показывает их существенное разнообразие. Часто такого рода структуры являются специфическими видовыми признаками; нередко они возникают под влиянием других факторов среды, например, низких температур или нехватки азота, как это показал экспериментальным путём И.И. Туманов (Лархер, 1978). Недосток питательных веществ, особенно характерен для растений на кислых почвах. Кислые почвы беднее доступными макроэлементами N, P, K, S, Mg, Ca, чему способствуют

обильные осадки, и талые воды, которые интенсивно вымывают минеральные вещества (прежде всего известь). Особенно плохо повышение кислотности сказывается на азотном питании, поскольку нитрификация идет в довольно узких границах рН, близких к нейтральным (Культиасов, 1982). Поэтому растениям на таких субстратах часто свойственен ксероморфный (вернее пейноморфный) облик, связанный с недостатком доступного азота. Химический состав известковых почв, в которых повышено содержание Ca^{2+} и HCO_3^- , обеспечивают буферность в области высоких значений рН и, следовательно, нейтральную и слабощелочную реакцию. Азот в известковых почвах минерализуется быстрее, Р, Fe, Mn и тяжелые металлы менее доступны, чем в кислых почвах (Лархер, 1978), что ограничивает проявление пейноморфоза у растений.

У гелиофитов, развиваются аналогичные морфологические признаки – мелкоклеточность обуславливающая меньшие размеры листа при более толстой листовой пластинке с большим числом устьиц, более развитый слой кутикулы, блестящий восковой налет или белое опушение на листьях. Поэтому «фотоморфоз» в какой-то мере аналогичен ксероморфозу (Культиасов, 1982). По мнению О. Stocker и М. Stalfelt (1924), ксероморфное строение растений можно рассматривать как защиту от механического действия ветра (Ellenberg, 1986), уменьшающее аэродинамическое сопротивление растений.

Еще большую сложность в этот вопрос привносит широкая экологическая амплитуда подобных растений, что позволяет некоторым из них произрастать как в горностепном, так и в альпийском поясе, что позволяет рассматривать ксероморфные признаки растений в качестве преадаптации к некоторым местообитаниям высокогорий (возможно и наоборот). Морфологическое сходство криофитных и ксерофитных растений позволяет говорить о сходном направлении адаптаций растений в ходе приспособления к сухо-холодной (криофитизация) и сухой и жаркой (ксерофитизация) средам. Например, морозостойкость связана с ксерофильным характером растения, так как именно у типичных ксерофитов наибольшая концентрация клеточного сока и малая обводненность тканей, следовательно, меньше воды способной кристаллизоваться (Двораковский, 1983). Исходя из полифункциональности ксероморфной структуры растений О.Е. Агаханянц (1981), закономерно считает проявление ксероморфности у высокогорных растений неспецифичным признаком.

Многие растения уменьшают испарение и охлаждение путем сучиванья листьев и цветков (Сапожников, 1916). **Скученность листьев** способствует формированию микросреды с более благоприятным для растений наноклиматом, что характерно для розеточных и полурозеточных форм, доля которых в высокогорной флоре Алтае-Саянской горной области достигает более 50 % (Ревякина, 1966). Скрученность листьев у некоторых высокогорных растений, по-видимому, предохраняет в какой-то мере от иссушения, это характерно, прежде всего, для злаков (род *Festuca* и др.).

Среди растений с неопушенными листьями имеются виды, у которых листья суккулентного или полусуккулентного типа. Некоторые **суккулентные растения**, из родов *Sempervivum* в Альпах и *Echeveria* в Андах и Мексике имеют границу распространения, значительно превышающую границу леса. *Sempervivum montanum* был обнаружен на высоте 3250 м над ур. м. в Альпах, что на 1000 м. выше границы леса (Larcher, Wagner, 1983). На Восточном Памире суккулентные растения были найдены всего в нескольких метрах от вечных снегов ледника Федченко (Станюкович, 1949). Таким образом, суккулентные растения можно встретить по всему высотному профилю высокогорий. Например, на Алтае, в наиболее экстремальных местообитаниях, на обдуваемых гребнях хребтов, каменистых осыпях верхней части высокогорной зоны встречаются суккулентные растения, образующие подушки – *Rhodiola coccinea*, *R. quadrifida*, *Saxifraga oppositifolia*. Среди розеточных петрофитов высокогорий часто встречаются суккулентные или полусуккулентные розеточные растения – *Draba fladnizensis*, *D. oreades*, *Saxifraga sibirica* и др. На нивальных лугах, вблизи снежников и по берегам водоемов можно встретить суккулентное растение *Rhodiola algida*, на каменистых влажных склонах и возле горных водотоков, сырых альпийских лугах обитает *Rhodiola rosea*. В более аридных районах Алтая встречается *Rhodiola krylovii* (рис. 41.2.). На сухих осыпях в нижней части высокогорной зоны можно встретить суккулентные виды очитков и горноколосник (*Orostachys spinosa*).

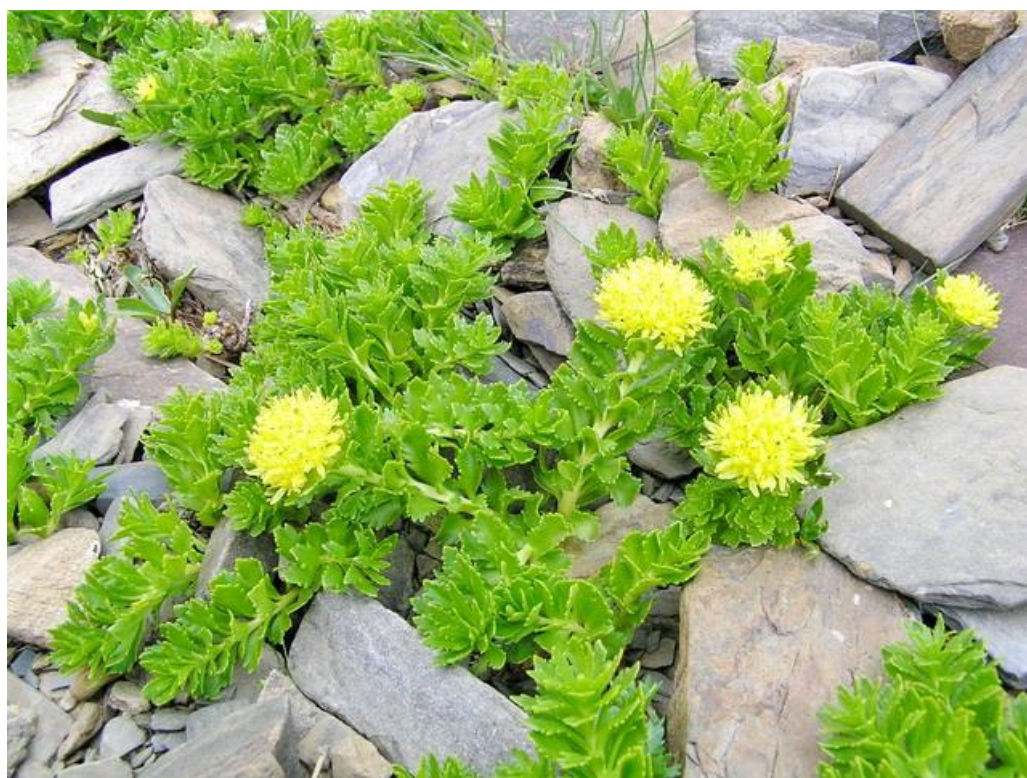


Рис. 41.2. Родиола Крылова (*Rhodiola krylovii*) на южном склоне Курайского хребта (Алтай) (фото автора)

Обращает на себя внимание тот факт, что виды суккулентных растений обычно приурочены к довольно небольшому диапазону высот и местообитаний специфичному для каждого вида, что позволяет предполагать их высокую экологическую специализацию, хотя суккулентность может рассматриваться как довольно универсальный признак для растений растущих в различных местообитаниях высокогорий. Обитание некоторых суккулентных растений (*Rhodiola algida*, *R. rosea*) в местах с достаточным или даже избыточным увлажнением позволяет сомневаться, что их суккулентный габитус является адаптацией к дефициту влаги. С другой стороны, можно предполагать, что суккулентность растений, обитающих на сухих каменистых склонах способствует регуляции водного обмена в условиях периодического дефицита влаги. Например, розеточные суккулентные фиалки, произрастающие в высокогорьях Анд на обширных каменистых осыпях, великолепно приспособлены к сильной летней жаре и сухости в течение 5 месяцев и очень низким зимним температурам остального времени года, когда выпадает снег. Плотные розетки из многочисленных мелких листьев, часто с хрящеватым краем этих фиалок (рис. 42) напоминают розетки молодила (Жизнь растений, 1981).



Рис. 42. Фиалка котиледон (*Viola cotyledon*) (по: Жизнь растений, 1981)

В таком случае совмещение розеточности и суккулентности можно рассматривать как адаптацию к сухим, каменистым местообитаниям высокогорий. У некоторых других высокогорных растений суккулентность вероятно не играет большого значения в совокупности адаптаций. Так, например, жизненная форма суккулентных подушковидных растений способствует их устойчивости в условиях высокой динамики температур при их минимальной сумме (см. раздел 2.3.1.). В эксперименте температурный режим в подушке суккулентного растения *Rhodiola coccinea* оказался принципиально схож с температурным режимом внутри подушковидного растения *Potentilla biflora* такого же размера (Волков, 2003). Благодаря локальному почвообразованию (см. раздел 2.3.4.) суккулентные подушковидные растения способны обитать на субстратах бедных питательными веществами и вряд ли испытывают дефицит водного питания. Суккулентность в этом случае можно рассматривать как вспомогательный признак, помогающий таким растениям пройти начальные стадии развития. Красные пигменты, характерные для всех перечисленных выше суккулентных подушковидных растений способствуют устойчивости их фотосинтезирующих модулей в условиях перигляциала.

Таким образом, суккулентность у высокогорных растений может сочетаться с комплексом других признаков, порой имеющих большее значение для адаптации к тем или иным местообитаниям. В связи с этим представляется интересным анализ функциональных особенностей суккулентной структуры растений в высокогорных условиях. Темновая фиксация CO_2 у растений суккулентов в ходе САМ-метаболизма, отчётливо согласуется с относительно низкими температурами: оптимальная область темновой фиксации CO_2 лежит между 5 и 15°C (Лархер, 1978). Представляется весьма спорным тот факт, что растения-суккуленты в высокогорьях в виду частых ночных заморозков в полной мере способны использовать преимущества метаболизма по типу толстянковых (САМ-метаболизм). Данные анализа САМ-метаболизма иллюстрируют сравнительно низкую его активность у высокогорных растений умеренной зоны (Körner, 1999). В горах у суккулентов возможно, имеет место поглощение CO_2 при появлении облачности и безветрии, в то время как при максимальных величинах инсоляции и/или сильном ветре устьица могут быть закрыты для предотвращения чрезмерных потерь влаги. Скорее всего, большее значение играет запас воды в органах, позволяющий суккулентам компенсировать расход влаги во время сильного повышения температур в течение дня. У субнивальных и нивальных растений Кавказа отмечена тенденция к образованию суккулентных листьев, что обеспечивает нормальную регуляцию их водного баланса (накопление большого количества влаги в листьях и ограничение ее потери). Отмечено, что растения-суккуленты, например, *Saxifraga sibirica*, имеют очень низкие показатели диффузного сопротивления листьев (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). Видимо также, большую роль играет способность суккулентов переносить без последствий потерю влаги (устойчивость к увяданию). Можно так же предположить, что запас влаги в надземных органах способствует их нормальному функционированию при замерзании корневой системы. В пользу преобладающего значения суккулентной структуры как адаптации позволяющей преодолеть фактический и физиологический дефицит влаги в высокогорьях говорит тот факт, что у *Sempervivum montanum* САМ-метаболизм является факультативным и становится менее востребованным, когда среда обитания становится холодной. При дневной температуре меньше 10°C *S. montanum* ведёт себя как обычное растение с C_3 метаболизмом. САМ-метаболизм у этого растения наблюдается, когда температура превышает 50°C и растение высыхает. Эта особенность позволяет растению переживать, как сухие и жаркие условия, так и холодные, влажные периоды (Wagner, Larcher, 1981; Körner, 1999), что позволяет существенно увеличить время функционирования в высокогорьях и способствует расширению спектра местообитаний у подобных растений. В связи с относительно слабой изученностью экологии суккулентов в высокогорьях мы не можем провести сравнительное описание их экологических особенностей в различных местообитаниях, хотя ясно, что изучение метаболизма этих растений в горных условиях имеет важное

теоретическое значение для понимания процессов корреляционной взаимосвязи морфологической и физиологической адаптации растений.

В целом, любое увеличение сопротивления пограничного слоя листьев посредством их опушения, суккулентности, скрученности защищает устьичный аппарат от стрессового воздействия сухого воздуха и ветра и устанавливает выровненную концентрацию между листом и окружающим его воздухом (Larcher, 1975; Cernusca, 1976; Körner, 1977; Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984).

Т.К. Девиз-Соколова (1981), при исследовании анатомии ив, произрастающих на Крайнем Севере, пришла к выводу, что особенностью их структуры является *психроморфность*, характеризующаяся развитыми межклетниками и крупными клетками (Касьянова, 2004). Существование воздухоносных межклетников отмечается у ряда болотных кустарничков (виды рода *Vaccinium*, *Andromeda polyfolia*, *Ledum palustre* и др.). Подобное строение – «гидроморфозность листа» рассматривается как адаптация к условиям периодического физиологического недостатка влаги, которая корреляционно связана с толстостенным кутикуляризированным эпидермисом, лишенным устьиц и защищающим листья от испарения, и в то же время затрудняющего дыхание. Межклетники также играют роль резервуара для воздуха необходимого для дыхания тканей растения. Одновременно воздух, как плохой проводник тепла, защищает ткани растения от низких температур (см. раздел 2.3.1). Подобное анатомическое строение стало признаком психроморфоза, вторичного по происхождению (Яковлев, 1948). Вместе с тем, необходимо учитывать, что «изначальное» значение «гидроморфозности», как адаптации к условиям периодического физиологического недостатка влаги, так же можно рассматривать как адаптацию к существованию в высокогорьях. Можно предположить, что подобное анатомическое строение растений связано с довольно высоким осмотическим давлением характерным для психрофитов, и способностью повышать его при дефиците влаги. В этом случае уменьшение тургора способствует уменьшению парциального давления пара в межклетниках и соответственно увеличению сосущей силы растения. Подобный эффект по принципу действия можно сравнить с вакуумным насосом, что хорошо коррелирует с толстостенным кутикуляризированным эпидермисом, лишенным устьиц, препятствующим выравниванию давления с окружающей атмосферой. Подобные особенности наряду с увеличением концентрации клеточного сока при обезвоживании растения, по-видимому, способствуют увеличению сосущей силы корней.

Кроме того, большое количество межклетников не только регулирует газообмен, но и обеспечивает более полное поглощение лучистой энергии из-за многократного рассеивания ее в межклетниках (Культиасов, 1982).

Почки возобновления являются видоизмененными побегами, приспособленными к перенесению неблагоприятных условий. Сохранение почек возобновления является важной предпосылкой существования растений в условиях высокогорий. Особенно интересными представляются

особенности защиты почек в наиболее экстремальных условиях высокогорий. У верхнего предела обитания растений в Восточном Памире защита почек достигается за счет развития вокруг них чрезвычайно плотного чехла из густоопушенных чешуй (*Oxytropis immersa* и др. подушковидных растений), окутывания остатками влагалищ отмерших листьев у розеточных растений, или за счет сохранения почек под небольшим слоем земли, как это имеет место у корнеотпрысковых видов (Кишковский, 1950). Большое количество растений (40 %) субнивального пояса Кавказа имеют открытые почки (без специальных почечных чешуй) и пролептические почки (раскрывающиеся осенью, в результате чего новые побеги выходят за пределы почечных покровов) (35 %) (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984), что, казалось бы, вступает в противоречие с их сохранением в длительный и суровый зимний период. Однако в субнивальном поясе открытые почки возобновления прикрыты остатками отмерших частей растений, а иногда погружены в верхний слой, или даже глубоко в почву (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). Б.А. Тихомиров (1952) и И.Г. Серебряков связывают отсутствие почечных чешуй у арктических и высокогорных растений с реметаморфизацией в зеленые, ассимилирующие листья, что соотносится с тенденцией редукции нефотосинтезирующих органов в экстремальных условиях. С другой стороны, при реметаморфозе растения получают возможность увеличить период фотосинтезирующей деятельности. Канадский ученый Сэвилль (Savile, 1972) незащищенность почек возобновления почечными чешуями объясняет тем, что они препятствуют быстрому весеннему развитию, что очень важно в условиях короткого вегетационного периода (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984).

Защита генеративных органов у высокогорных растений является необходимым звеном в цепи адаптаций. Генеративные органы, как правило, являются менее устойчивой частью растения, и в высокогорьях часто можно наблюдать некоторые особенности, способствующие их защите. Среди них:

1) цветок защищен верхними листьями и прицветниками. Подобное явление было описано еще В.В. Сапожниковым (1916) у *Saussurea involucrata* «По общему виду растение похоже на небольшой кочан капусты; от толстого стебля отходят такие же широкие бледно-зеленые листья, которые плотно прилегают один к другому и загибаются вверх, и образуют сплошную крышу. Но стоит отогнуть несколько листьев, и вы обнаружите под ними широкое пространство, в которое снизу выдаются несколько корзинок темно-фиолетовых цветов. Таким образом, листья создают живую тепличку для более нежных цветов» (Сапожников, 1916, с. 95);

2) прозрачная чашечка или прицветные листья, создающие своеобразную микро-тепличку, в которой находятся лепестки и завязь, (*Pedicularis compacta* и другие виды мытников, виды рода *Allium*) (Ревякина 1978; Ревякина 1996). Можно допустить, что удлиненная трубка венчика и эфирные масла, выделяемые цветком, способствуют повышению влажности воздуха внутри цветка, то есть создается благоприятный

«ультрамикроклимат», который благоприятствует цветению в экстремальных условиях внешней среды (Левина, 1981);

3) фокусировка солнечного света лепестками венчика, благодаря чему в чашечке создаются благоприятные температурные условия. Температура в чашечке таких цветков бывает на 8° выше температуры окружающего воздуха (Тихомиров, 1963). Е.А. Тихменевым (1974) для некоторых видов арктической флоры установлено, что температура внутри цветка может быть вдвое выше температуры воздуха на уровне соцветий и в несколько раз выше, чем на уровне 2 м, то есть на высоте, общепринятой для метеорологических наблюдений (Левина, 1981);

4) опушение генеративных органов является частным случаем адаптаций, свойственных высокогорным растениям и способствующих созданию благоприятного температурного режима.

Морфологические адаптации и двигательные реакции, способствующие сохранению благоприятного температурного режима генеративных органов растений, могут быть отнесены к группе активных адаптаций к неблагоприятному температурному режиму окружающей среды.

Скудность энергетических и материальных ресурсов в высокогорьях и субарктике приводит к тому, что в этих районах господствующее положение занимают изначально более мелкие растения, которые тем самым оказываются как бы преадаптированными к суровым условиям. Как отмечал В.В. Сапожников (1916) – высокогорные растения отличаются приземистым ростом, они распластаны по земле, которая не так быстро охлаждается в морозные ночи, как выше лежащая атмосфера. **Миниатюризация** – одна из главных адаптивных черт, связанных с обитанием растений в экстремальных условиях. Уменьшение размеров, как всего тела растения, так и отдельных его органов является следствием нехватки энергетических и материальных ресурсов и иссушения ветром. Возникшая как пассивная реакция на ухудшение условий существования, миниатюризация приводит к более компактному расположению побегов, образованию стелющихся или прижатых к субстрату форм, уменьшению размеров и другим перестройкам в строении генеративных органов (Мазуренко, 1986). Миниатюрным растениям легче укрыться в углублениях и нишах между скал. Благодаря малым размерам подобные растения растут в более благоприятных условиях «высокогорного герпетобия». Как отмечает Е.П. Коровин (1934), на Памире одревесневшие побеги растений возвышаются над поверхностью почвы на 5, реже на 10 см (20 см – предел роста древесных частей), что обуславливает приземистость растений. Карликовый рост многих высокогорных растений закреплен генетически и обусловлен отбором соответствующих мутантов (Вальтер, 1975), что можно рассматривать как адаптацию к обитанию в условиях Севера и высокогорий. Из этого следует, что растения высокогорий с генетически закрепленным карликовым ростом при наличии достаточных энергетических и материальных ресурсов могут достичь лишь размеров, лежащих в пределах их генетической программы, адаптированной к конкретным условиям (Волков, 2002 [а]). Смысл этого ограничения в том, что

в высокогорьях такие растения не могут вырасти из размеров своего микроэктопа, в пределах которого возможно их существование, в результате чего растения экономят ресурсы. Таким образом, миниатюризация ведет к преадаптации растений к существованию в экстремальных условиях высокогорий. Для миниатюрных растений, обитающих в экстремальных условиях, все резервы интенсивного роста мобилизуются быстро благодаря близости растительных частей побегов к корням (Дадыкин, 1952), кроме того, они часто «прячут» в почву свои почки (Культиасов, 1982). Это характерно и для относительно крупных растений высокогорий, образующих в результате плагиотропного роста различные *стелющиеся формы* – стланцы, стланики, стланички (ивы (рис. 42.2) и др.



Рис. 42.2. Некоторые ивы, например, *Salix berberifolia* в высокогорьях часто растут в виде распростертых кустарничков (Алтай) (фото автора)

Низкорослые растения с простертыми на грунте шпалерными ветвями обитают в более теплой приземной экологической нише, имея возможность укрываться под снегом и «прятаться» во мху и понижениях рельефа (Мазуренко, 1986). Наличие в субнивальном поясе большого количества шпалерных растений и растений с распростертыми побегами, следует рассматривать как адаптацию к суровым условиям, в частности, как реакцию на прогревание субстрата и сильный ветер. Распростертая и прижатая к земле жизненная форма этих растений способствует: а) максимальному использованию тепла от сильно прогреваемой при солнечной погоде поверхности субстрата; б) защите от ветров; в) перезимовыванию под иногда не очень глубоким снеговым покровом (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). Таким образом, факторами, ограничивающими вертикальные размеры

«высокогорного герпетобия», могут быть величина снегового покрова зимой, величина слоя теплого приповерхностного воздуха летом и др. В менее экстремальных условиях нижней части высокогорной зоны стелющиеся растения могут сосуществовать с растениями, побеги которых не имеют признаков полегания. Например, в долине Актру на Алтае, на комплексе старых морен (2300–2400 м над ур. м.) 17 июня 2005 года автор этой книги наблюдал ряд стелющихся ив – барбарисолистную (*Salix berberifolia*) (рис. 42.2), сизую (*Salix glauca*) и др. рядом с которыми находились ивы с оротропными побегами без признаков полегания, высотой более метра (*Salix rhamnifolia*, *S. hastata*). При этом все стелющееся ивы имели молодые листья или были покрыты цветками, когда у ив с оротропными побегами только набухали почки. Ясно, что более благоприятные условия «высокогорного герпетобия» позволяют стелющимся ивам раньше переходить в активную фазу вегетации, что дает им преимущество перед ивами с оротропными побегами и с увеличением абсолютной высоты определяет абсолютное преобладание растений с плагиотропными побегами.

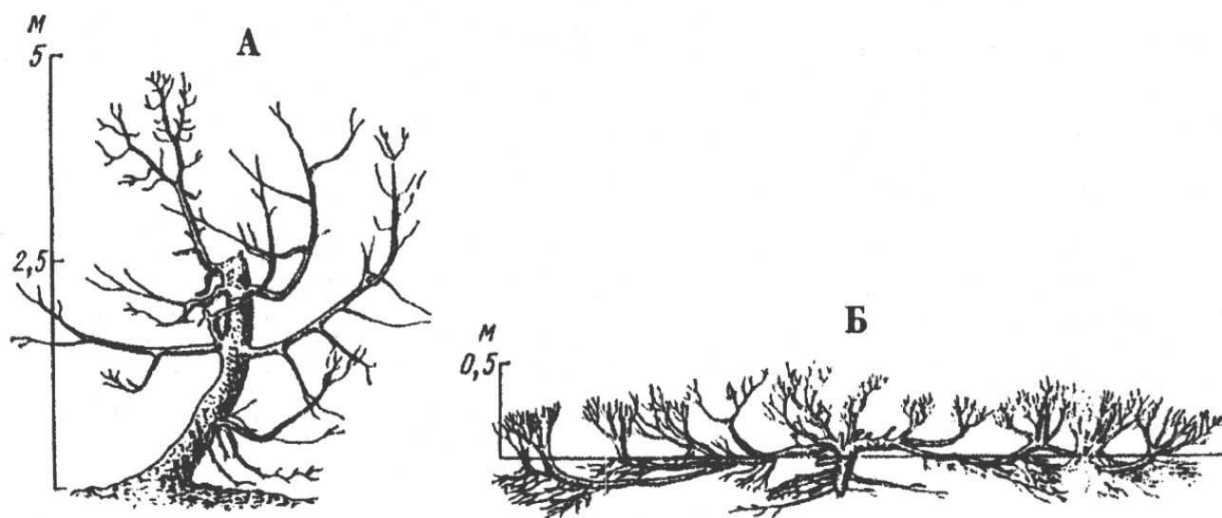


Рис. 43. Можжевельник туркестанский – *Juniperus turkestanica* на склонах хребта Терской-Алатау (по: Серебряков, 1962): А – древовидная форма (лугово-лесной пояс, 2900 м над ур. м); Б – стланик (субальпийский пояс, 3200 м над ур. м)

В местах подверженных сильным ветрам, растения, модули которых располагаются выше определенного уровня, испытывают негативное воздействие (ветровая нивелировка, низкие температуры при более высоких амплитудах их колебаний), что ведет к образованию как бы подстриженных столообразных форм. Все это позволяет говорить об абсолютном преобладании приземистых, «пресмыкающихся» форм растений – «экопических герпетофитов» в наиболее суровых условиях высокогорий.

Дальнейшим звеном адаптации растений к условиям высокогорий является тенденция к обитанию в разного рода укрытиях – щелях между камнями, в моховом покрове, под слоем субстрата (**геофитизация**) и снега. Формы геофитизации, как и вегетативной подвижности, являются выражением

активности растительных организмов в экстремальных условиях, так как связаны, в основном, с активизацией развития деятельности корневых систем (Мазуренко, 1986). Эта деятельность часто связана с деятельностью контрактильных (сократительных) корней – толстых и мясистых, с сильно развитой механической тканью. При высыхании такие корни сильно сокращаются в длину, при этом возникают силы, втягивающие растение в почву. В других случаях втягивание растений в почву происходит в результате скручивания корней. В отдельных случаях контрактильная особенность корневых систем позволяет успешно противостоять морозному выпиранию растений из почвы (Горышина, 1979). У некоторых гемикриптофитов, например, *Sieversia glacialis*, осенью корни укорачиваются, втягивая почки возобновления в почву (Тихомиров, Галазий, 1952). Было замечено (Тихомиров, 1963; Мазуренко, 1986 и др.), что в высокогорьях и высоких широтах деревянистые растения уподобляются травянистым, так как их многолетние части прячутся более или менее глубоко в грунте или иных укрытиях, а над ними возвышаются малолетние или даже однолетние ветви. Для кустарничков в высокогорьях часто характерна обширная сеть подземных плагиотропных побегов, которые играют большую роль в жизни растений, превышая надземные по количеству и биомассе (Мазуренко, 1986). Среди растений субнивального пояса Кавказа преобладает группа корневищных растений (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984), что можно рассматривать как следствие эволюционной тенденции к геофитизации растений в экстремальных условиях высокогорий. В наиболее экстремальных условиях тенденция к геофитизации достигает своего апогея. Например, у пионерного пристежного вида *Salix herbacea* ползучие побеги растут внутри богатого гумусом субстрата, а наружу выходят только их верхушки с листьями (Вальтер, 1975). В высокогорьях подобные геофитизированные ивы встречаются не только в приснежных местообитаниях, но и на выположенных гребнях хребтов, горных тундрах, причем на каменистых субстратах одни и те же виды в высокогорьях могут образовывать стелющиеся формы (фото 31), а в других случаях побеги могут погружаться в мелкозем или слой мха.

В аридных высокогорьях, активная втягивающая деятельность корневых систем часто выражается в широком распространении растений с развитым каудексом.

Высокогорные растения при их «скаредной» экономии не могут «себе позволить» иметь большой процент нефотосинтезирующих надземных органов, что определяет тенденцию к их редукции. Особенно **редукция нефотосинтезирующих органов** характерна для растений, произрастающих в снеговых ложбинках и освобождающихся из-под снега на очень короткое время. Прежде всего, это стебель, и особенно одревесневший стебель. У *Salix herbacea* эти части настолько редуцированы, что почти не поднимаются над поверхностью почвы, отчего листья растения лежат прямо на земле. На цветки и плоды расходуется наибольшая доля органического вещества, поэтому ива начинает цвести только тогда, когда период без снега после малоснежной зимы или особенно жаркого лета длится не менее трех месяцев (Вальтер,

1975). Повышение количества фотосинтезирующих тканей объяснимо так же и с точки зрения необходимости создания распластанных жизненных форм, прижимающихся к субстрату, что уменьшает механическую роль стеблей. Подобные жизненные формы находятся в более благоприятных условиях приземного слоя воздуха, кроме того, они хорошо прогреваются солнцем. Более суровые условия жизни понижают продуктивность растений – это, по-видимому, еще одна причина того, что у них пропорционально больше надземных тканей участвуют в фотосинтезе. Но это характерно далеко не для всех растений. Отдельные растения в ходе эволюции выработали биоморфы, имеющие относительно небольшое количество фотосинтезирующих органов, например, подушковидные растения.

Подземная фитомасса у высокогорных растений обычно превышает надземную в 3–7 раз. В аридных горах эта черта предельно обострена. Доля подземной фитомассы в аридных и высокогорных условиях сильно варьирует, достигая иногда 98 % (Агаханянц, 1981), что позволяет снабжать небольшие надземные части растений питательными веществами из большого объема субстрата. У растений Памира глубина проникновения корневой системы иногда в 20–45 раз превышает высоту надземных побегов, а пронизанное корнями пространство может в 500–800 раз превышать объем, занятый побегами (Вальтер, 1975). По-видимому, *преобладание подземной фитомассы над надземной* является важной адаптацией большинства растений к существованию в экстремальных условиях высокогорий. Более стабильный температурный режим и более высокие средние температуры почв в высокогорьях благоприятно сказываются на температурном режиме всего растения, позволяя благополучно переносить резкие колебания температур в относительно небольшой надземной сфере.

К концу вегетационного периода, ассимиляты у многолетних растений отводятся преимущественно в подземные органы, масса которых соответственно увеличивается (Лархер, 1978). Мобилизуя запас веществ из мощной подземной системы, геофитизированные горные растения способны быстро проходить фазы развития и наиболее полно использовать краткий вегетационный период. Подобную особенность для арктических растений отмечал Б.А. Тихомиров (1963).

В других случаях преимущественное развитие корневой системы можно рассматривать не как результат адаптации, но как результат физиологических процессов. Например, недостаток азота сдвигает соотношение массы надземной части растений к массе корней, так как в этом случае азот используется в основном корнями, куда ассимиляты притекают из листьев, что и обеспечивает преимущественное развитие корневой системы (Turner, 1922; Культиасов, 1982). В этом случае преимущественное развитие корневой системы способствует восполнению необходимого для растения азота за счет увеличения всасывающей поверхности, а для высокогорных растений эту тенденцию можно рассматривать как преадаптацию к обитанию в экстремальных условиях. Развитие относительно большой корневой системы (характерное так же и для ксерофитов), позволяет растениям высокогорий восполнять недостаток влаги и

питательных веществ, при их дефиците, из большого объема почвы. Данная закономерность отмечается и у растений альпийских лугов (хотя конечно не в такой диспропорции), растущих на достаточно богатых почвах (рис. 44). Особенно значительно преобладание подземной фитомассы над надземной в сообществах гераниево-копеечникового луга и альпийских ковров (соотношение надземной фитомассы к надземной – 0,13–0,15) (Владыченский, 1998). В более благоприятных условиях альпийских и особенно субальпийских лугов соотношение биомассы подземных и надземных органов сдвигается в сторону последних (см. раздел 2.4.4.).

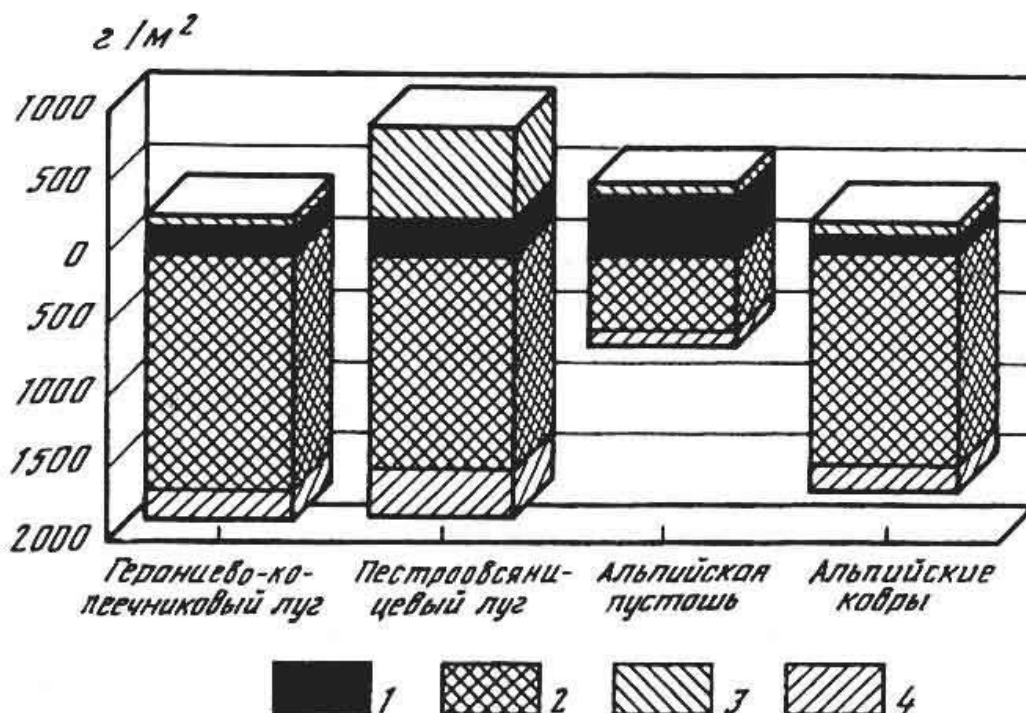


Рис. 44. Запасы фитомассы в сообществах альпийского пояса (по: Владыченский, 1998): 1 – живые надземные органы; 2 – живые подземные органы; 3 – ветошь; 4 – мертвые подземные органы

Подземные органы растений субнивального пояса, в большинстве случаев, сконцентрированы в верхнем слое почвы. Эта особенность корневых систем субнивальных растений обусловлена тем, что в этом слое температурный режим более благоприятный, чем на глубине, и сильно разветвленные у поверхности субстрата подземные органы обеспечивают активное всасывание воды утром, сразу же после оттаивания почвы (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). Повышенная поглощательная способность корней в микротермных условиях может быть связана с высоким уровнем содержания в них растворимых углеводов (Нахуцришвили, 1974[a]).

На альпийских лугах, корнеобитаемый слой почвы так же имеет относительно небольшую мощность, глубже 30 см проникают единичные корни, составляющие ничтожную долю их общих запасов. В верхнем 20-сантиметровом слое почвы содержится 90–98 % всех запасов корней (рис. 45), в то время как луговых почв равнин этот показатель составляет 70–95 %. В целом,

запасы и характер вертикального распределения подземных органов растений – основного источника гумуса в травяных экосистемах определяют особенности их органофилия (Владыченский, 1998). Абсолютное преобладание подземной фитомассы в верхней части почвенного профиля на альпийских лугах, прежде всего, отражает резкое падение содержания гумуса с глубиной (см. раздел 1.3.).

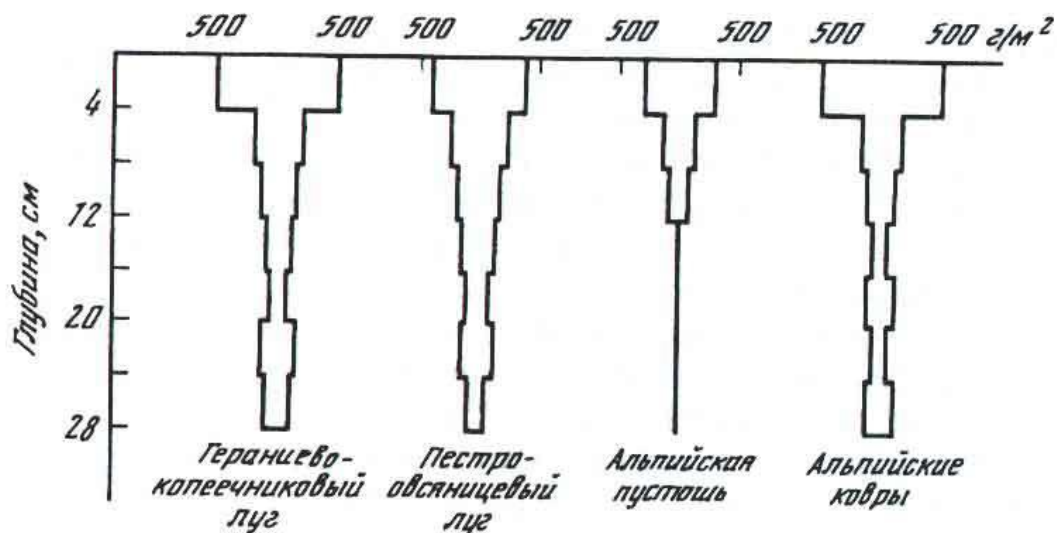


Рис. 45. Запасы подземных органов в сообществах альпийского пояса, г/см², абс. сух. масса (по: Владыченский, 1998)

Функциональные особенности подземных органов высокогорных растений, связаны в основном с типом субстрата, на котором они произрастают, что выражается в спектрах преобладающих типов корневых систем. Подземные органы высокогорных растений отличаются значительным многообразием (кистекорневые, стержневые корни, шнуровидные корневища, луковицы, клубни и др.), которое позволяет растениям осваивать всё разнообразие эдафических условий высокогорий (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984).

В высокогорьях растения с кистекорневыми системами (мочковатой и короткокорневищной) преобладают в местообитаниях с развитыми почвами (альпийские и субальпийские луга, горные степи) или в местах с достаточным количеством мелкозема. При этом подземные органы таких растений разнообразны по строению и выполняемым функциям. Например, на Памире, осоки, поселяясь на участках с избыточным увлажнением, на глубине 3–5 см развивают длинные горизонтальные корневища, от узлов которых отходят удлиненные надземные побеги – одни – мелкие, ветвящиеся, другие – толстые, слабо ветвящиеся. Преобладают мелкие корни, которые распределяются в приповерхностном горизонте почвы, достигая глубины 25–30 см, и вероятно, выполняют роль питающих. Другие, более мощные корни проникают до глубины 40–50 (60) см и являются закрепляющими. У злака *Colpodium leucolepis* корневая система отличается сильной скрученностью отдельных корней, вероятно выполняющих роль закрепления на часто подмерзающих и вспучиваемых почвах (Стешенко, 1969).

В более экстремальных условиях верхней части высокогорной зоны часто преобладают растения с вытянутыми шнуровидными корнями и корневищами. Можно предположить, что наличие подобных подземных органов необходимо в условиях бедных питательными веществами щебеночно-дресвяных субстратов, когда стратегия роста корневых систем в длину выгодней, чем развитие разветвленной «стационарной» системы корней. В субальпийском поясе Кавказа количество длиннокорневищных и длинностержнекорневых растений достигает 30 % (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984).

Корни высокогорных растений, растущих на скальных субстратах, располагаются по системам трещин, используя накопившиеся в них запасы мелкозема, поэтому, как правило, не проникают глубоко. У растений, обитающих в трещинах скал, обычно формируется толстый стержневой корень, заполняющий всю полость трещины. Некоторые травянистые растения (*Draba longisiligua*, *Onosma caucasicum*, *Saxifraga columnaris* и др.) обладают способностью на метр и более внедряться в породу, пробивая не только сплошные массивы известняков, но и другие горные породы. Эти растения, поселяющиеся на голых, отвесных скалах, способны проникать в породы при отсутствии трещиноватости, что позволяет отнести их к типичным «литофагам» (Пирогов, 1968).

Как было исследовано Е. Perfect и др. (1988), коническая форма погруженной в субстрат верхней части растений способствует их устойчивости при мерзлотном пучении, цилиндрическая форма толстых и обратно конусовидных корней способствует «заякориванию» растений (рис. 46) (Körner, 1999). С другой стороны, S. Jonsasson и T.V. Callaghan (1992) нашли, что в аркто-высокогорной зоне растения, растущие на полигонах, имеют более слабые корни, чем растения, растущие вне зоны такого беспокойства. Слабое развитие корневых органов растений, растущих на полигональных грунтах может быть непосредственно связано низкими температурами корневой сферы, обусловленными влиянием мерзлоты (Körner, 1999).

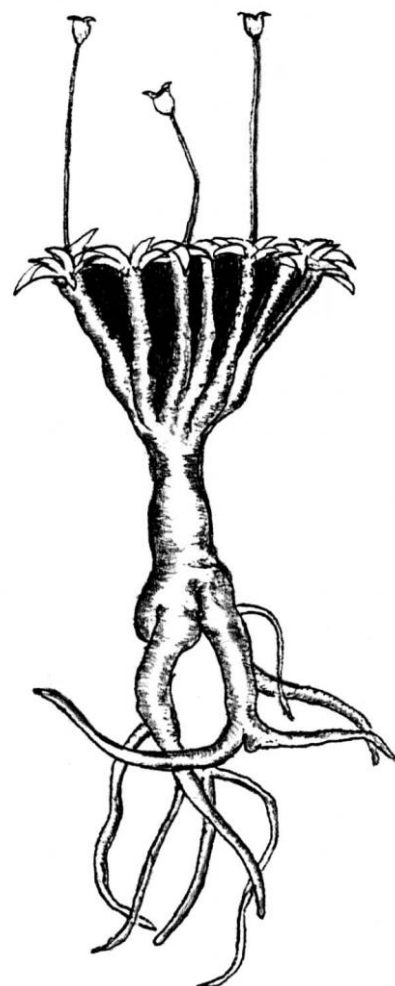


Рис. 46. *Lepidium sp.* из Аргентинских Альп (4250 м над ур. м.) (рис. по фото из Körner, 1999)

Корневая система пустынных полукустарничков преимущественно стержневого типа (Свешникова, 1952), но в благоприятных условиях водного снабжения в высокогорьях у них хорошо развиваются и придаточные корни

(Стешенко, 1965). Криофиты проявляют склонность к образованию придаточных корней, что, по-видимому, является следствием улучшенного водоснабжения и низких температур в высокогорьях (Свешникова, 1952).

В крайне экстремальных условиях субнивального пояса уменьшается до минимума количество луковичных и клубневых растений (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). Наибольшее количество подобных растений характерно для нижних поясов семиаридных и аридных высокогорий, где эти растения иногда могут преобладать в фитоценозах, например, на Тянь-Шане встречаются своеобразные луковые «луга». Фитоценозы с доминированием *Allium altaicum* распространены в аридной части гор южной Сибири по мелкощебнистым слабо подвижным или зарастающим осыпям нижней половины высокогорного пояса (Зеленая книга Сибири, 1996).

Растения, произрастающие на щебнистых осыпях, как правило, формируют широко распростёртую корневую систему, проникающую между свободнолежащими, иногда даже подвижными камнями, что обеспечивает прочное прикрепление, к субстрату одновременно закрепляя осыпь. При этом вытягивающие корни часто развиваются косо вверх по отношению к поверхности осыпи, замедляя снос растений. У Памирских растений, обитающих на осыпях с увеличением возраста увеличивается число и мощность боковых корней, интенсивно развиваются придаточные корни. Роль главного корня постепенно ослабевает. В течение всего времени распределение корневых систем обычно сохраняется в приповерхностном горизонте под небольшим слоем щебенки от 5 до 15 (20) см (Стешенко, 1969). Вместе с тем, для растений, способных обитать на осыпях (гляреофиты) характерно **наличие комплекса адаптаций, способствующих существованию в условиях постоянного механического повреждения и засыпания обломками породы**. Например, *Mesostema martjanovii* (рис. 47) имеет комплекс биоморфологических особенностей, которые наилучшим образом способствуют произрастанию именно в условиях подвижного, осыпающегося субстрата: мощная корневая система, как бы «заякоривающая» растение, и многочисленные, стелющиеся, слабые побеги. Будучи засыпанными, такие побеги образуют многочисленные придаточные корни, а из почек, расположенных в пазухах засыпанных листьев, вырастают корневища с удлинёнными междуузлиями, которые обеспечивают быстрое отрастание надземных побегов. Слабое развитие опорных тканей определяет высокую пластичность всех органов растения и позволяет, таким образом, избежать механических повреждений, сохраняя целостность организма (Пяк, Эбель, 1999).

Анатомические исследования растений осыпей и скал, проведенные В.С. Пироговым (1963), показали пластичность их структуры, то есть способность перестраивать свои ткани в зависимости от условий обитания (Стешенко, 1969). Образование длинных подземных столоновидных корневищ, дающих все новые побеги, характерно для растений, растущих в Памире на осыпях. На поверхность почвы выходят лишь концы побегов с пластинками листьев. По всей длине корневищ обычно закладываются спящие почки, из которых затем развиваются новые корневища и надземные побеги. В результате этого одна

особь способна занять значительную площадь. На закрепляющихся осыпях, некоторые растения образуют опорные, почти вертикальные корни, подобные главному. При переходе от подвижных каменистых осыпей к закрепляющимся появляется другой состав видов, с более укороченными подземными корневищами и сохраняющимися стержневыми корнями, вплоть до подушковидных форм (Стешенко, 1969). Как показали наши наблюдения на Алтае, к существованию на слабо подвижных осыпях хорошо приспособлены некоторые подушковидные растения (*Potentilla biflora*, *Rhodiola coccinea*). Их плотная форма максимально способствует защите растения от механических повреждений или сводит эти повреждения к минимуму. Благодаря обтекаемой форме, они имеют наименьшее сопротивление потоку камней и при обратноконической форме основания подушки не засыпаются ими. Такие растения как бы плавают в осыпи, удерживаемые толстыми шнуровидными корневыми системами (Волков, 2003).

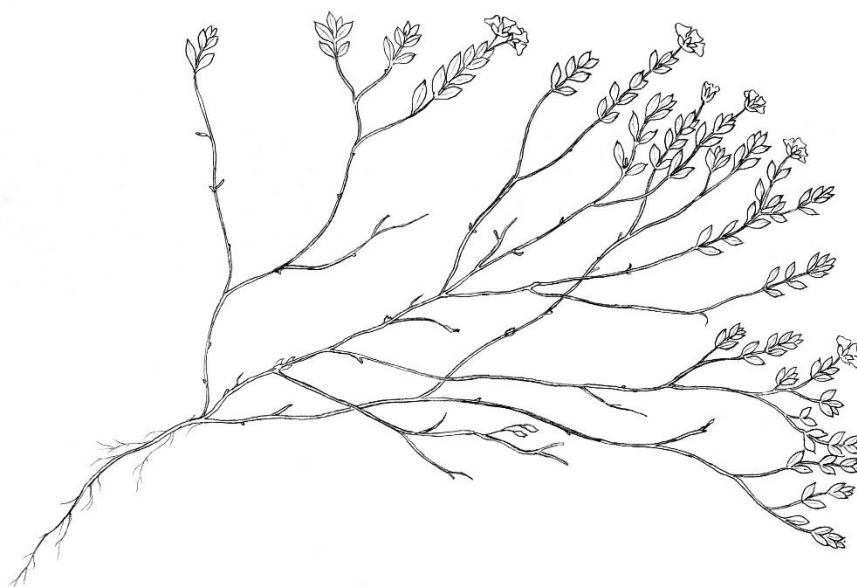


Рис. 47. *Mesostema martjanovii* – растение-гляреофит с системой побегов, способствующих обитанию на осыпях (по: Волков, 2002)

2.4.3. Пространственные стратегии как модусы биоморфологической эволюции растений

Эволюция наземных растений происходила и происходит в средах, которые в значительной степени отличаются от внутренних сред растений, необходимых им для поддержания жизнедеятельности. По сути своей, эволюция наземных растений, особенно на начальном этапе, во многом является эволюцией структур, поддерживающих постоянство внутренней среды (Волков, 2001). Наземные растения, особенно покрытосеменные, в процессе эволюции выработали способность активно поддерживать высокое значение гидратуры, обводненности цитоплазмы своих клеток даже в

условиях сухого воздушного окружения (Культиасов, 1982). Гомеостаз является необходимым условием для существования растений, для поддержания которого они выработали комплекс морфолого-физиологических и биоритмологических адаптаций, способствующих пространственному и временному освоению окружающего пространства. Структуры и механизмы, способствующие поддержанию гомеостаза, свойственны в той или иной степени всем живым организмам (кроме вирусов, принадлежность которых к миру живого довольно спорна), но лишь у многоклеточных организмов они приобрели качественно новый уровень, связанный с развитием защитных тканей. И чем выше степень несоответствия внутренних сред организмов и сред их обитания, тем, как правило, сильнее развиты барьерные структуры (покровные ткани и т.п.) и механизмы (физиологические, биохимические) всех уровней, препятствующие разрушению организмов как целостных функциональных систем.

Развитие покровных тканей и защитных структур, предохраняющих от действия негативных факторов внешней среды, сопровождалось развитием органов и механизмов, обеспечивающих селективную связь растения со средой. Подобное единство противоположностей породило сложные, совершенные и многофункциональные структуры. Например, некоторые покровные ткани растений несут запасающую, опорную и другие функции, свидетельствующие об интеграционных тенденциях, повышающих целостность структуры. С другой стороны, с развитием специализированных тканей, у растений появляется возможность специализации и дифференциации отдельных своих частей, что проявляется в их модульном строении, а также появляется возможность не только более продуктивно осваивать пространство, но и регулировать размещение отдельных своих модулей в нем с наибольшей для себя выгодой, что находит отражение в существовании различных жизненных форм (Волков, 2001).

Приспособительная эволюция растений идет в направлении увеличения общей эффективности структуры и минимизации негативного воздействия факторов внешней среды, что сказывается на их морфогенезе. В средах достаточно благоприятных для жизнедеятельности растений преобладает первая стратегия, определяющая тенденцию увеличения размера поверхности соприкосновения их тела с окружающей средой, что способствует увеличению эффективно фотосинтезирующей поверхности растений и, следовательно, биологической продуктивности, что обычно способствует быстрому росту растений и захвату жизненного пространства. Особенно наглядно это проявляется в жизненных формах растений, способность которых к заселению максимально возможного объема 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) способствуют созданию жизненных форм растений, имеющих максимальную площадь фотосинтезирующих тканей и минимум барьерных структур и

механизмов. Соотношения объёма к площади поверхности (V/S) у подобных жизненные форм растений минимально, то есть они имеют большой «коэффициент развития поверхности», что обуславливает их высокую биологическую продуктивность и конкурентоспособность необходимую в условиях подобных биотопов. 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. Благоприятные условия создаются в определенное время года в других биомах, например, в умеренном поясе, в зоне широколиственных лесов, что проявляется в преобладании мезоморфных «открытых» жизненных форм растений.

В экстремальных условиях (пустыни, высокогорья, полярные биомы) существование в которых живых организмов можно емко выразить русской пословицей – «не до жиру, а быть бы живу», приоритетной стратегией для растений становится минимизации негативного воздействия факторов внешней среды, что выражается в различных адаптациях (в том числе и морфологических).

Наиболее контрастно морфологические различия растений проявляются при сравнении растительности благоприятных и экстремальных местообитаний. Особенно наглядно эта тенденция проявляется в горах с их максимально выраженной пространственной контрастностью местообитаний. Степень экстремальности местообитаний, как правило, определяется не только напряженностью климатических факторов, но и слабым развитием почв, то есть оценка степени экстремальности сред объективно возможна по комплексу взаимосвязанных факторов, степень совместного воздействия которых на растительные организмы оценить довольно сложно. Поэтому, анализируя характер местообитаний, приходится акцентировать внимание на их характерных особенностях. В ходе поиска лимитирующих факторов в высокогорьях мы обратили внимание на высокую степень как пространственной, так и временной изменчивости климатических факторов, причем не только на границе дня и ночи, но и в течение дня, что дает нам основание рассматривать высокогорные среды как гипердинамичные и пространственно неоднородные. Так, при относительно низких средних температурах краткого вегетационного периода высокогорий, высокая степень изменчивости климата проявляется в частых заморозках, негативно влияющих на растения. Растения в ходе эволюции приспособились к циклическим изменениям климата, примером чему является зимний покой, суточные ритмы и так далее. Гораздо меньше известно о приспособлении растений к дневным изменениям температуры и влажности. В средах с относительно небольшой амплитудой дневных колебаний температуры и влажности, при достаточно высоких их средних показателях, приспособленность растений к этим факторам лежит в пределах толерантности мезоморфной структуры. В гипердинамичных средах, например, в высокогорьях, значительная частота и амплитуда колебаний климата является существенным стрессовым фактором для растений,

произрастающих в условиях короткого вегетационного периода. В таких условиях внутренняя среда растений испытывает значительные нагрузки, особенно при температурах, лежащих за пределами толерантности физиологических механизмов растений. Фотосинтезирующий аппарат и другие органы растений высокогорий приспособлены как к высоким, так и к низким температурам, к дефициту влаги в результате ее замерзания, иссушающему действию фенов и т.д. Конечно, растения высокогорий способны переносить кратковременные флуктуации климата без существенных последствий для целостности структуры, а при повреждении способны к репарации тканей и отдельных органов. Однако эта приспособленность достигается путем замедления или приостановки жизнедеятельности при затрате энергии на репарационные процессы, что в условиях крайне короткого вегетационного периода способствует минимальному приросту (Волков, 2001), что не так уж страшно исходя из концепции лимита, гораздо опасней то, что растения в таких условиях могут не сохранить положительный углеродный баланс.

Для нивелирования негативных последствий некоторые растущие в экстремальных условиях растения в сфере своей жизнедеятельности способны создавать свою промежуточную среду, способствующую смягчению колебаний климатических факторов (см. раздел 2.3.1). Характерной особенностью для таких растений является тенденция к сокращению поверхности контакта с окружающей средой, выражающаяся в возрастании соотношения объема к площади поверхности (V/S). Это наблюдается на различных морфологических уровнях: склерификация, ксерофитизация и суккуленизация листьев; на уровне жизненных форм – образование подушковидных, плотнoderновинных, плотнорозеточных, суккулентных жизненных форм. Подобные растения можно отнести к группе «закрытых», или компактных, жизненных форм. Термин «закрытые» жизненные формы в этом случае отражает «стремление» подобных растений к сохранению гомеостаза, в экстремальных условиях путем создания специфических биоморф с минимальной поверхностью контакта с окружающей средой. Наиболее наглядно подобную тенденцию можно отобразить на рисунке 48 в виде эволюционных рядов жизненных форм, отражающих степень приспособленности растений к обитанию в высокогорьях путем создания плотной, сферической структуры.

Другим важным аспектом, определяющим «коэффициент развития поверхности» у компактных биоморф являются их размеры. Как отмечает В.И. Вернадский (1977, с. 128) – «размеры естественных тел отнюдь не являются безразличным признаком, наоборот, они являются, может быть самым характерным (и функциональным) признаком в системе реальности». У растений размер определяет особенности освоения надпочвенных горизонтов, корректируя фитоценотические и экотопические стратегии их существования. Различные размеры растений высокогорных растений при тождестве формы определяют их функциональные особенности не в меньше, чем физиология, ритмы жизни, то есть в экстремальных условиях этот признак выходит на

первые позиции, определяя характер функционирования растений в различных почвенных горизонтах. В связи с этим целесообразно рассмотреть взаимосвязь геометрического строения и размеров растений на примере подушковидных растений. 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 объема происходит в десять раз быстрее, чем увеличение площади поверхности. Очень часто подушковидные растения достигают довольно больших размеров (рис. 40.1.), 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). Ясно, что относительная поверхность контакта с окружающей средой у таких растений в наземной сфере минимальна. Если мы рассматриваем форму правильной полусферы, то эти закономерности так же будут иметь силу, если не учитывать площадь основания (у подушковидных 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. 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 (ветер, склоновые процессы). Адаптационные свойства подушковидных растений в значительной мере определяются их геометрической формой и структурой. Полушаровидная форма этих растений оптимальна по соотношению объема и площади поверхности (Ревушкин, Волков, 1996), с точки зрения уменьшения контакта с экстремальной окружающей средой (Волков, 2001).

Таким образом, тенденция к ограничению поверхности контакта с экстремальными средами обитания проявляются в форме и размере растения. Следует отметить, что данная тенденция в развитии габитуальных признаков

характерна далеко не для всех растений, обитающих в горах, чаще всего она характерна для растений – экотопических пациентов, обитающих в экстремальных местообитаниях, близко к пределу распространения высших растений. Растения с «открытыми» жизненными формами, не создающие подобных структур, и соответственно не обладающие преимуществами более стабильной внутренней среды, в таких условиях вынуждены сокращать пространственные и временные показатели своих экотопов и тратить значительную часть энергии на репарационные процессы. Это, как правило, является причиной их минимальных размеров и продолжительности жизни и часто ведет к преобладанию плотных жизненных форм растений (рис. 36) (Волков, 2001). Достаточно большой ареал, который занимают компактные жизненные формы в высокогорьях, включает как субтропические аридные, так и северные горные системы. Повышенную роль жизненных форм с густыми, плотно расположенными надземными частями – плетнодерновинных, подушечных, розеточных – в гольцовых пустынях отмечает В.Б. Куваев (1985). Подушковидные растения преобладают в некоторых высокогорных поясах субтропической и умеренной зон, например, на отдельных участках выположенного водораздела Курайского хребта в Горном Алтае, Восточном Памире или в Альпах, что позволяет некоторым авторам выделять пояс высокогорных подушечников.

Стратегия ограничения контакта с экстремальной средой обитания характерна и для растений, растущих в экстремальных условиях, характеризующихся другой суммой лимитирующих факторов среды. Например, у ксерофитов это отражается в количественных показателях ксероморфоза, важным признаком которого является «коэффициент развития поверхности», то есть отношения поверхности листа к его сырой массе; у ксерофитов это соотношение невелико (для них типична небольшая поверхность листа и невысокая сырая масса), что позволяет им экономить влагу. С другой стороны, не специфичность признаков ксероморфности растений отмеченная ранее, позволяет говорить о толерантности морфологической структуры у подобных растений.

У суккулентов отдельные органы или все надземное тело растений, по форме часто приближается к сфере, уменьшая тем самым испаряющую поверхность и увеличивая относительный объем водозапасающих тканей. У тонких, нежных листьев невысокая теплоемкость, и они сильнее реагируют на колебания инсоляции, чем мясистые суккулентные, у которых из-за небольшой поверхности меньше интенсивность теплообмена и ниже транспирация (Культиасов, 1982). В этом случае проблема суккуленизации растений состоит в том, что уменьшается эффективная фотосинтезирующая поверхность (что отчасти компенсируется большим количеством солнечной радиации местообитаний суккулентов). Конечно, только этим не исчерпываются адаптации суккулентов, способствующие сохранению влаги в условиях ее дефицита, но в этом случае сферическая форма гармонично сочетается с особенностями их метаболизма. В высокогорьях суккуленты, например, кактусы, способны формировать подушковидные жизненные

формы (Rauh, 1939; Удалова, 1978), которые в высокогорьях Южной Америки образуют растительную формацию, носящую название «кактусовая пуна», являющуюся специфическим аналогом сообществ нагорных ксерофитов внутриконтинентальной Евразии. Это позволяет говорить о параллельных тенденциях в развитии различных жизненных форм растений, идущих в сторону ограничения контакта с суровой средой обитания в высокогорьях (рис. 48). Но даже в суровых условиях пустынь можно наблюдать у некоторых кактусов тенденцию к увеличению поверхности контакта со средой обитания. Как отмечает В.Л. Комаров (1958), кактусы с плоским стеблем, как у видов рода опунция, имеют довольно большую испаряющую поверхность (на каждые 10 грамм живой ткани 1–3 мм² поверхности), тогда как у шарообразного кактуса на каждые 10 г живой ткани приходится совсем ничтожная поверхность. Соседство «открытых» и «закрытых» жизненных форм в экстремальных условиях, как это отмечалось на примере высокогорий, не является чем-то необычным. В условиях тропического леса кактусы, имеют обычно листовидную форму (например, зигокактус), а суккулентность позволяет им занимать экологическую нишу эпифитов, помогая переносить периодическое обсыхание на ветвях деревьев.

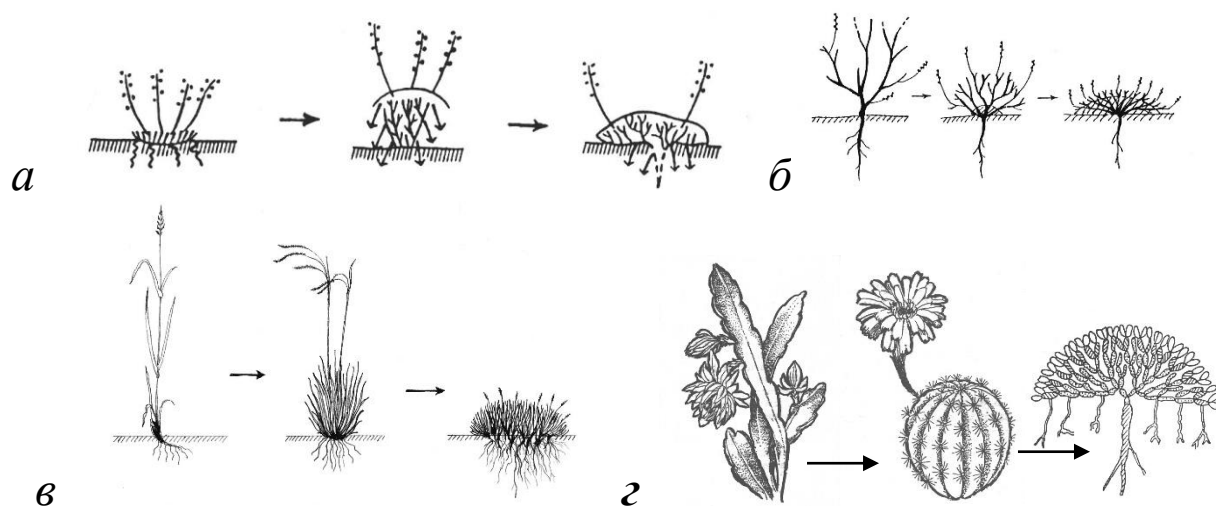


Рис. 48. Схематические и натурные рисунки, показывающие трансформацию жизненных форм в направлении создания плотной структуры на основе различных биоморф: *а* – розеточный придаточнокорневой ряд (по: Хохряков, 1981 с изменениями); *б* – безрозеточный стержнекорневой ряд (по: Волков, 2002); *в* – трансформация у злаков; *г* – трансформация у кактусов

Таким образом, «закрытые» жизненные формы растений являются особым направлением эволюции растений отражающей тенденцию к минимизации негативного воздействия факторов внешней среды за счет уменьшения поверхности контакта с ней. Это естественно сказывается на их низкой биологической продуктивности и медленном росте (в виду уменьшения фотосинтезирующей поверхности), который для подобных растений, обитающих в экстремальных условиях, но при отсутствии конкурентного давления, не является жизненно необходимым. Например,

годовые приросты некоторых подушковидных растений в высокогорьях могут выражаться в-десятых долях сантиметра (Стещенко, 1973).

Между крайними группами «закрытых» и «открытых» жизненных форм существует множество переходных, составляющих основное богатство жизненных форм растительного мира (таблица 6).

Правила Аллена и Бергмана, описывающие изменение общих размеров и размеров отдельных частей тела у животных, в принципе отражают те же биологические закономерности, характерные, для растений (увеличение соотношения объёма тела животных к площади поверхности – V/S) и положенные нами в основу для выделения «пространственных стратегий» у растений. Но, данные тенденции в развитии габитуса у животных обычно не ведут к смене жизненной формы (в различных типах местообитаний видового ареала), более жесткая корреляция, которой с их функциональными особенностями обеспечивается подвижным образом жизни и особенностями метаболизма (в том числе и теплокровностью) (Волков, 2005).

Другой важной характеристикой среды является гетерогенность, то есть неоднородность ее 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 более благоприятные микроклиматические условия. Эта тенденция наиболее выражена в формировании стлаников. Подобную картину можно наблюдать также в арктической тундре и, в более выраженной форме, в полярных и гольцовых пустынях. В наиболее суровых условиях уплощается даже поверхность подушковидных растений, которая может сравняться с субстратом (Хохряков, 1994).

Однако данная тенденция характерна далеко не для всех высокогорий, в отличие от высокогорий Альп, Кавказа и Скалистых гор, в параме не встречаются стланики (Нахуцришвили, 1981). Очевидно, что подобные жизненные формы не целесообразны для условий экваториальных высокогорий, когда температура поверхности субстрата под лучами солнца часто принимает экстремальные значения, достигая (по сведениям Ю.Н. Голубчикова (1996) на Килиманджаро (3600 м над ур. моря)) разницы с температурой на высоте метеобудки днем 60–80°C. В таких условиях 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 почвы подверженной самым значительным суточным перепадам температур. Примером подобного горизонтального освоения пространства в высокогорной зоне являются древовидные растения из рода *Senecio* в экваториальных и субэкваториальных высокогорьях (рис. 70).

На высоте нескольких метров в местообитаниях таких жизненных форм создаются условия, сходные с условиями приземного слоя воздуха в высокогорьях умеренной зоны. Поэтому «оторвавшись» от поверхности

почвы, фотосинтезирующие органы этих растений попадают в зону с существенными колебаниями температур при относительно небольшой их сумме и сильными ветрами (Волков, 2001). В подобных условиях некоторые розеточные мегафиты иногда принимают форму подушковидных деревьев, которые вполне приспособлены к климату тропических высокогорий, сходство ряда факторов среды, которых с высокогорьями тропической и умеренной 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 подушковидных растений из континентальных районов умеренной зоны. Подобные жизненные формы, например, *Dracaena draco*, Pau (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 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 путем увеличения холодостойкости, которая часто сопровождается изменением окраски органов, повышающим усвоение теплового излучения. Некоторые растения, например, подушковидные, при кратковременных колебаниях температуры способны нивелировать их негативное влияние с помощью морфологических приспособлений, способствующих созданию «внутриподушечной» среды (Волков, Ревушкин, 2000). У ксероморфных растений, существенную роль играют морфологические адаптации, способствующие уменьшению относительной испаряющей поверхности, что проявляется во внешнем виде (жизненных формах).

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). Размеры растений и качество освоения пространства целесообразны для условий, создающихся в данном временном интервале, и преобладающие типы пространственных стратегий у растений могут служить довольно четким индикатором степени экстремальности среды и ее 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), максимум развития

барьерных структур и морфологические особенности, способствующие сохранению максимально благоприятных условий в сфере их жизнедеятельности. Присутствие таких жизненных форм является признаком экстремальных местообитаний.

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, хотя на соотношение тех или иных групп влияет не только характер среды в течение 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 ее 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 еще очень давний период истории Земли, вероятно, в девоне. Кроме того, хотя подбор жизненных форм закономерно отражает потенциальные возможности данной среды, но во многом зависит от истории формирования флоры (Adamson, 1939). Не все жизненные формы растений в том или ином фитоценозе имеют ярко выраженное приспособительное значение к данным условиям среды, и здесь нужно, прежде всего, говорить о тенденции развития и преобладания тех или иных жизненных форм. 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, причем в благоприятных средах преобладает количественное освоение пространства, коррелирующее, как правило, с минимумом барьерных структур, 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»: либо максимально использовать благоприятные для жизнедеятельности промежутки времени, создавая эффективные с точки зрения биологической продуктивности, но более уязвимые открытые формы, либо менее эффективные, но более защищенные закрытые. Стратегию

временного освоения пространства по первому типу имеют, например, эфемероиды, максимально использующие благоприятные промежутки вегетационного периода. В гипердинамичных средах растения – «ограничители» способны за счет уменьшения эффективности структуры существенно увеличить время ее функционирования и уходить от чрезмерной затраты энергии на репарационные процессы, что позволяет им в некоторых сообществах (подушечники, заросли туссоков, пустыни Северной Америки с доминированием кактусов и др.) преобладать над «захватчиками».

2.4.4. Интенсификация и замедление жизненных процессов и морфологическая эволюция растений в высокогорьях

В экстремальных условиях высокогорий один из адаптивных механизмов растений – ежегодное, а у значительного числа видов и ежесезонное обновление вегетативного тела (Юрцев, 1976). Экстремальность условий, приводящая к все более интенсивному отмиранию побегов и корней в раннем возрасте, приводит к интенсификации возобновления новых молодых побегов и корней (Мазуренко, 1986). Однако некоторые авторы указывают, что в реальных условиях Арктики и высокогорий у кустарников наблюдается замедление, а не интенсификация процессов роста и развития (Заленский, 1948; Стещенко, 1969; Недолужко, 1998 и др.). Цветение в холодных районах Земли вечнозеленых кустарничков указывает на то, что сохранение вегетативного тела здесь не менее выгодно, чем постоянная смена его надземной части. Сохранение сомы позволяет вечнозеленым кустарничкам создавать кустарничковые типы растительности, поддерживая в 4–5 раз более низкую, чем у многих трав, интенсивность транспирации при существенно более длительном вегетационном периоде (Тыртиков, 1980; Недолужко, 1998). Преимущества «вечнозелености» в относительно гумидных высокогорьях умеренных широт возрастают по мере уменьшения длины периода вегетации с возрастанием абсолютной высоты. Следовательно, в длительное сохранение функционирующих фотосинтезирующих модулей можно рассматривать как адаптацию к сокращению вегетационного периода, в то время как листопадные кустарнички и травы, у которых они ежегодно отмирают, могут реализовать свои физиологические преимущества лишь в условиях относительно большого периода вегетации. С другой стороны, не у всех трав высокогорий надземная фитомасса отмирает после окончания вегетационного периода. Некоторые из них продолжают вегетировать под снежным покровом и после стаивания его в начале следующего вегетационного периода, что отчасти позволяет говорить о параллельных эволюционных тенденциях в различных группах биоморф, ведущих к экономии ресурсов (Волков, 2002 [а]). При этом важным условием для сохранения длительно фотосинтезирующих модулей растений являются особенности их перезимовки под снегом. На Крайнем Севере процесс утраты «вечнозелености» во многом объясним тем, что в течение длительной и суровой полярной зимы ассимиляционный аппарат растений не выдерживает

низких температур даже под защитой снега (по сведениям Б.А. Тихомирова, (1963), температура под снегом на Севере опускается до -30°C и даже ниже, в местообитаниях с маломощным снежным покровом). На Таймыре лишь некоторые растения перезимовывают с зелёными листьями, но при этом часто их верхушки поражаются на 1/3–1/4 часть (Тихомиров, 1963). Поэтому наблюдается закономерное уменьшение количества видов сохраняющих зелёную листву зимой по направлению к высоким широтам. Например, в пятнистых тундрах реки Пясины из 42 % растений, имеющих подобные листья, только 8 % являются «вечнозелеными» (Серебряков, 1964). В более благоприятных условиях перезимовки в тундрах соотношение количества видов с длительно сохраняющимися фотосинтезирующими модулями сдвигается в сторону преобладания «вечнозелености». В эрикоидно-кустарничковых горных тундрах Хибин (с более значительным снежным покровом) количество вечнозеленых и летне-зимне-зеленых растений достигает 59 % (53 % «вечнозеленых» и 6 % летне-зимне-зеленых) (Серебряков, 1961).

В суровых условиях субниваального пояса Кавказа 43,6 % растений являются вечнозелеными и летне-зимне-зелеными растениями (6,4 и 37,2 % соответственно), приближаясь по этим показателям к пятнистым тундрам Севера (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). Это позволяет говорить о значительном сходстве условий обитания растений в наиболее экстремальных условиях Севера и высокогорий, когда к основными лимитирующими факторами относятся не только трудности длительной перезимовки под снегом (если он есть), но и суровость краткого периода вегетации, затрудняющих сохранение длительно функционирующих зеленых модулей растений.

Относительно благоприятные условия перезимовки растений под снегом в альпийском и субальпийском поясах гор (снеговой покров в высоких горах в среднем в 2–8 раз мощнее, чем в арктической тундре, и под его изолирующим слоем мощностью более 50 см температура редко падает ниже нуля (Ellenberg, 1986)) обеспечивают «вечнозеленым» и летне-зимнезеленым растениям возможность не только сохранять свои фотосинтезирующие органы, но и обеспечивать ассимиляцию CO_2 . Это, казалось бы, должно способствовать процветанию большого количества «вечнозеленых» растений в высокогорьях по сравнению с Севером. В действительности подобные тенденции более характерны для приполярных гор с относительно коротким и суровым периодом вегетации. В нижних поясах высокогорий гор умеренной зоны, более благоприятные условия и большая длительность вегетационного периода создают условия для развития травянистой растительности. Относительно благоприятные условия для произрастания растений у верхней границы леса определяют преобладание мезо- и гигрофильных травянистых многолетников, особенно широко травья (Куваев, Сонникова, 2001). Так, в субальпийском поясе Кавказа лишь 12,7 % растений имеет длительно сохраняющиеся фотосинтезирующие модули (2,7 % вечнозеленые и 10 % летне-зимне-зеленые) (Нахуцришвили, 1974; Нахуцришвили, Гамцемлидзе,

1984). В условиях альпийского ландшафта «вечнозеленые» виды растений, имеющие малую биологическую продуктивность, проигрывают в конкурентной борьбе летнезеленым растениям с зимним покоем, и с уменьшением абсолютных высот количество их имеет тенденцию к снижению. Преимущество «вечнозелености» в высокогорьях умеренных широт возрастает по мере уменьшения длины периода вегетации с возрастанием абсолютной высоты, что должно проявляться в увеличении ценотического значения растений с длительно функционирующими надземными модулями в поясе горных тундр располагающегося выше пояса альпийской растительности. Однако анализ видового разнообразия подобных сообществ на Алтае, как правило, не показывает преобладания «вечнозеленых» растений, как это можно наблюдать на примере северных тундр. Растительность, располагающаяся выше уровня альпийских лугов и генетически восходящая к альпийскому типу растительности, является в основном результатом «переработки» исходно альпийских видов в результате их адаптации к более суровым условиям горно-тундрового и субнивального поясов. В результате чего у растений подобных «псевдотундр» выработались адаптации к существованию в наиболее суровых условиях, в том числе и на биоморфологическом уровне – подушковидность, розеточность, миниатюрность, геофитизированность, но при этом сохранились наследственные черты альпийского биома в виде относительно мало функционирующих фотосинтезирующих модулей. Иную картину можно наблюдать в «настоящих» горных тундрах, связанных своим происхождением с тундрами Севера и лесной растительностью, где обычно преобладают растения с длительно функционирующими листьями (летне-зимне-зеленые и «вечнозеленые») из родов *Dryas*, *Vaccinium*, *Empetrum* и др.

Аридизация климата высокогорий, также определяет тенденцию к увеличению количества растений с длительно функционирующими фотосинтезирующими модулями. На субальпийских лугах Киргизского хребта соотношение весенне-летнезеленых и весенне-летне-зимнезеленых растений по числу видов близкое (климат субальпийского пояса Киргизского хребта более засушлив, чем на Кавказе), однако основную фитомассу (70–80 %) создают раннелетние и летние по времени цветения, моноподиально нарастающие многолетние виды, монокарпические побеги которых развиваются по типу однолетних (Лебедева, 1986). В экстрааридных высокогорьях, слабый или практически отсутствующий снеговой покров и экстремально низкие температуры зимнего периода характерные для континентальной зоны высокогорий, по-видимому, чрезвычайно затрудняют перезимовку фотосинтезирующих модулей растений. Например, на Памире, в верхней части высокогорной зоны отсутствуют растения, зимующие в облиственном состоянии (Стешенко, 1967). Это позволяет рассматривать условия зимовки растений в аридных высокогорьях, или в высокогорных местообитаниях с неустойчивым снеговым покровом, наряду с условиями зимовки в полярных пустынях как препятствующие длительному сохранению фотосинтезирующих модулей. Поэтому количество растений-хионофобов,

способных подобно *Loiseleuria procumbens* сохранять листья зимой на замёрзшей бесснежной почве в незащищённых от ветра местах, относительно невелико.

В тропических высокогорьях, судя по некоторым работам (Hedberg, 1964, Вальтер, 1968 и др.) в основном господствуют вечнозеленые и летне-зимне-зеленые растения, ближе к экватору сменяющиеся «бессезонными травами» (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). Отсутствие смены летних и зимних сезонов в экваториальных и субэкваториальных высокогорьях, находящихся в зоне тропических зимних муссонов может быть компенсировано засушливыми периодами, характерными, например, для Килиманджаро, что может обуславливать сезонность высокогорной растительности в экваториальных широтах.

Морфологическое строение фотосинтезирующих модулей «вечнозеленых» и летне-зеленых растений, также имеет свои особенности. Листья многих вечнозеленых растений высокогорий имеют черты ксероморфной организации – развитие защитных покровов (опушение, восковой налет, более сильное развитие кутикулы), ушколистность, суккулентность. У кустарничков преобладают листья брусничного и эрикоидного типов. Это объяснимо не только необходимостью сохранения длительно функционирующих фотосинтезирующих модулей в зимний период, но и переживания более суровых условий «межсезонья» (весна-лето, осень-зима), когда климатические условия неблагоприятны, а достаточный снеговой покров либо уже отсутствует, или еще не сформировался. В то же время, менее «прочные» мезоморфные и малакофильные летнее-зеленые листья позволяют растениям максимально эффективно использовать более длительный и благоприятный период вегетации.

Тенденции интенсификации и замедления жизненных процессов хорошо выражены на биоморфологическом уровне, что проявляется в преобладании тех или иных биоморф в различных высокогорных ландшафтах. Замедление жизненных процессов может быть связано с образованием жизненных форм с многочисленными одревесневающими стеблями, для которых, в отличие от трав, не нужно отчуждать 100 % надземной фитомассы, что позволяет избежать необходимости интенсификации жизненных процессов (Недолужко, 1998). На то, что ухудшение условий приводит к образованию не трав, а одревесневающих форм указывает пример камнеломок (*Saxifraga*), у которых деревянистые формы преобладают в условиях Арктики и высокогорий (Жмылев, 1994). Однако в самых экстремальных условиях перигляциала, по-видимому, преобладают жизненные формы с интенсивным возобновлением сомы. Это подтверждается преобладанием в гольцовых пустынях травянистых многолетников, при некотором снижении роли кустарничков, господствующих в нижележащем поясе горных тундр (Куваев, 1985) и абсолютным преобладанием трав в приледниковье (86,6 % для Алтае-Саянской зоны (Ревякина, 1996)). Однако при этом необходимо учитывать тот факт, что в наиболее экстремальных условиях высокогорий и высоких широт многие растения уподобляются травянистым, так как их многолетние части прячутся

более или менее глубоко в грунте или иных укрытиях, а над ними возвышаются малолетние или даже однолетние ветви (Тихомиров, 1963; Мазуренко, 1986 и др.). Размеры подземных органов подобных «псевдотравянистых» растений-геофитов, как правило, значительно превышают размеры надземных (рис. 48.1.). Это способствует быстрому сезонному восстановлению относительно небольших фотосинтезирующих модулей таких растений за счет депонированных в подземных органах питательных веществ (Волков, 2005). Стратегия существования подобных растений в экстремальных условиях хорошо иллюстрирует концепцию лимита (см. раздел 2.1).



Рис. 48.1. Побеги сетчатой ивы (*Salix reticulata*) в горной тундре на Теректинском хребте (Алтай) укрыты в слое подстилки и мелкозема, а на поверхность выходят верхушки побегов с листьями

Тенденции интенсификации жизненных процессов более явно выявляются у травянистых многолетников на альпийских и субальпийских лугах (см. раздел 2.4.7). Здесь в отсутствии конкуренции с древесными формами, в относительно благоприятных климатических условиях вегетационного периода, на плодородных, не промерзающих почвах травянистые формы находят самые благоприятные условия для своего развития. Максимальная интенсификация жизненных процессов в надземной сфере растений на высокогорных лугах сочетается с минимальной геофитизацией, и соотношение фитомассы подземных и надземных органов по сравнению с более экстремальными местообитаниями высокогорий сдвигается в сторону последних. Относительно небольшая корневая система луговых растений обеспечивает поглощение достаточного количества

питательных веществ и воды из богатых луговых почв. При ухудшении условий обитания у травянистых растений наблюдается закономерная тенденция к замедлению интенсивности жизненных процессов. Например, по наблюдениям А.П. Стешенко (1965), растения (*Artemisia pamirica*, *A. rhodantha*) при недостатке влаги проявляют себя как полукустарнички (рис. 49, С–F), при поливах как травянистые растения. Растения обычно в высокогорьях Памира встречающиеся в виде полукустарничков (*Artemisia rhodantha*, *Ceratoides papposa* (рис. 50)), на высотах от 1700 до 2800 м над ур. м., где зимой растения обычно скрыты глубоким снежным покровом, а лето сравнительное теплое и продолжительное, достигают высоты кустарников (85–150 см и более). У них теряется способность к образованию придаточных корней, значительно преобладают ростовые побеги, несущие большое число боковых генеративных веточек. Скопление спящих в почве почек не образуется, или их мало, смена скелетных ветвей происходит раз в 3–5 (7) лет и, следовательно, общий возраст растений сокращается (то есть происходит интенсификация процессов роста и развития). Напротив, на пределе своего высотного распространения (4300 м над ур. м) эти растения принимают форму подушек (рис. 49, F–G), у них усиливается способность к образованию придаточных корней, а годовые приросты не превышают 4–6 см при высоте растений 8–10 см; смена ветвей происходит замедленно, через 15–20 лет. Некоторые растения (*Potentilla pamiroalaica* и *Oxytropis immersa*) ведущие себя в субальпийском поясе как типичные травянистые многолетники, на пределе своего высотного распространения (4200–4800) приобретают форму подушковидных растений, при этом по всей длине скелетных ветвей, погруженных в поверхностный горизонт почвы, развиваются придаточные корни (Стешенко, 1965). Образование подушковидных растений из травянистых многолетников (рис. 49, С–G) и кустарничков (рис. 49, F–G) оказывается выигранным, так как вместе с получением такой жизненной формы они получают, и возможность экономно расходовать ресурсы (Барыкина и др., 1991; Недолужко, 1998).

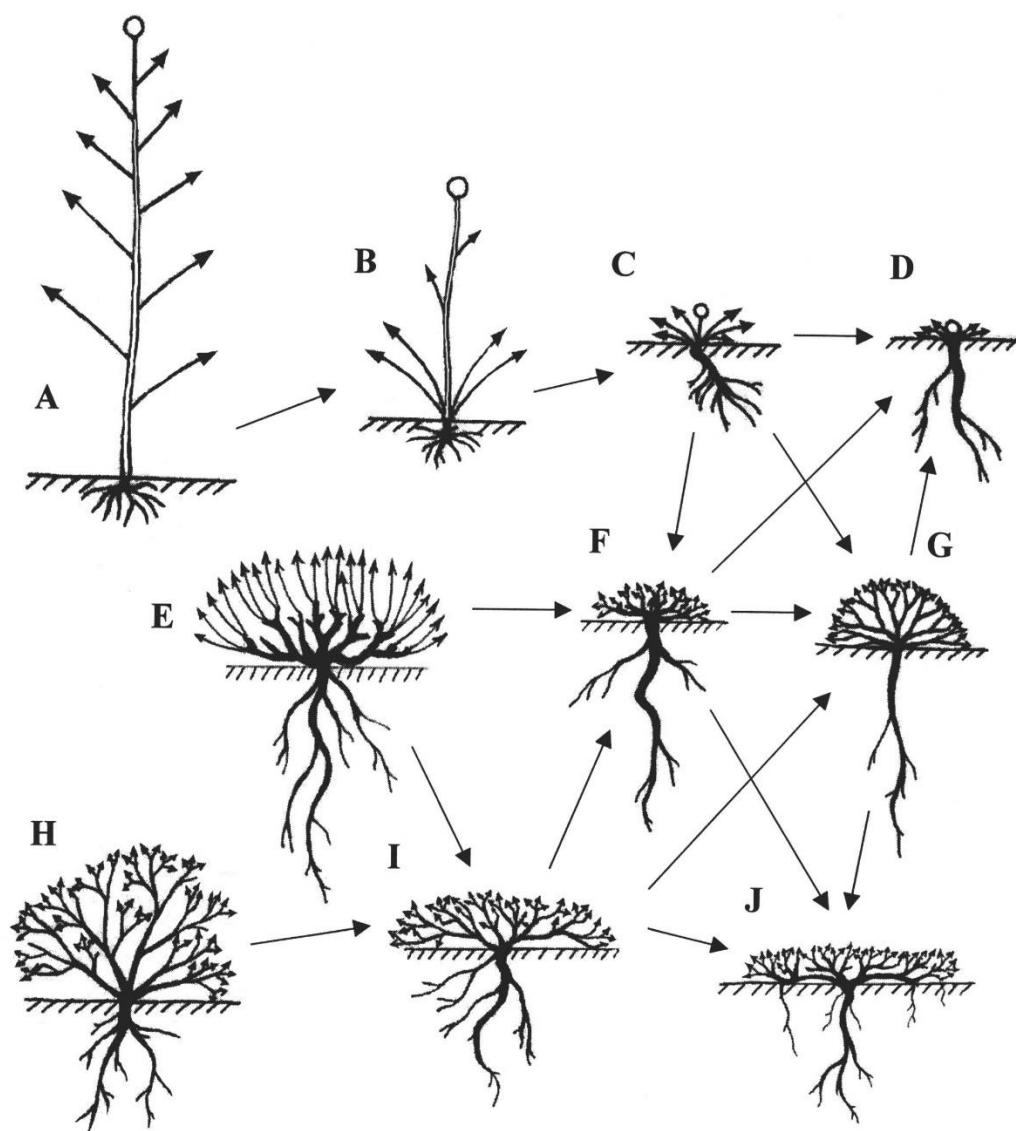


Рис. 49. Схема, показывающая основные эволюционные тенденции трансформации жизненных форм цветковых растений в высокогорьях по мере экстремализации условий обитания: Верхний ряд – травянистые растения: А – безрозеточное растение субальпийских лугов, В – розеточное растение среднетравных альпийских лугов, С – розеточное растение низкотравных альпийских лугов и каменистых местообитаний альпийского пояса, D – «псевдотравянистое», максимально геофитизированное миниатюрное растение вблизи верхней границы распространения. Средний и нижние ряды – древесные растения: Е – полукустарники, F – кустарнички (полукустарнички), G – подушковидные растения, H – кустарники с оротропными побегами, I – нивелированные кустарники горных тундр и водоразделов, J – шпалерные ползучие биоморфы верхней части альпийского и субнивального поясов

Для подушковидных растений, рост побегов которых минимален, интенсификация жизненных процессов необходима в основном лишь для сезонного возобновления относительно небольшого слоя фотосинтезирующих органов на поверхности подушки. Особенности подушковидных растений и других компактных форм, обеспечивающие их приспособление к обитанию в высокогорьях неоднократно рассматривались ранее, что позволило рассматривать тенденцию к образованию подобных структур рассматривать

как определенное направление биоморфологической эволюции в высокогорьях (что подробно рассматривается в предыдущем разделе).

У типично деревянистых жизненных форм в высокогорьях наблюдаются аналогичные тенденции. Кустарники с преимущественно оротропными побегами (рис. 49, *H*), растущие в субальпийском поясе на больших абсолютных высотах сменяются невысокими, нивелированными кустарниками (рис. 49, *I*), особо многочисленными в горных тундрах, где формируют особый тип кустарниковых тундр (который можно отнести к особому типу кустарниковой растительности высокогорий – ерникам). В дальнейшем, по мере экстремализации условий обитания кустарниковые биоморфы могут трансформироваться в кустарнички (рис. 49, *I–F*), подушковидные растения (рис. 49, *I–G*) и шпалерные ползучие биоморфы (рис. 49, *I–J*).

Полукустарники (полукустарнички) (рис. 49, *E*, рис. 50, *1,2*) представляют собой полутравянистые растения с ежегодно отрастающими от деревянистой части травянистыми побегами, формирующими относительно большую фотосинтезирующую поверхность, играют промежуточную роль между линиями биоморфологической эволюции травянистых и деревянистых растений. Подобные биоморфы являются типичными для аридных и семиаридных равнинных, низко- и среднегорных и ландшафтов (терескен (рис. 50, *1,2*), полыни), где деятельность растений лимитируется не столько низкими температурами, сколько недостатком влаги. В таких условиях размеры травянистых фотосинтезирующих модулей определяются особенностями периода вегетации. При неблагоприятных условиях, на пределе распространения полукустарничков (4300 м над ур. м. и более) такие растения могут «позволить себе» лишь небольшие травянистые модули, поэтому они фактически становятся кустарниками и кустарничками (рис. 49, *E–I*, *E–F*, рис. 50, *1, 2*), у которых преобладают деревянистые, многолетние побеги. Такие морфологические разновидности терескена выделяются в особую высокогорную разновидность, значительно отличающуюся от терескена растущего в равнинных пустынях (Гордеева и др., 1968). При относительно хороших условиях на меньших абсолютных высотах, эти растения создают травянистые, ежегодно отмирающих побегов, размеры которых могут значительно превышать деревянистое основание (рис. 50, *3–a*) и приобретают черты, сходные с формой травянистых многолетников (Стешенко, 1965). Интересно, что у некоторых факультативных ксерофитных подушковидных растений подобные тенденции в развитии годичных побегов отмечаются в различных местообитаниях (рис. 51), в результате чего растения могут адекватно реагировать на особенности среды обитания, создавая большую фотосинтезирующую поверхность в более благоприятных условиях (рис. 51, *a*) и небольшой зеленый слой на поверхности растения в менее благоприятных (рис. 51, *b*) (Волков, 2003).

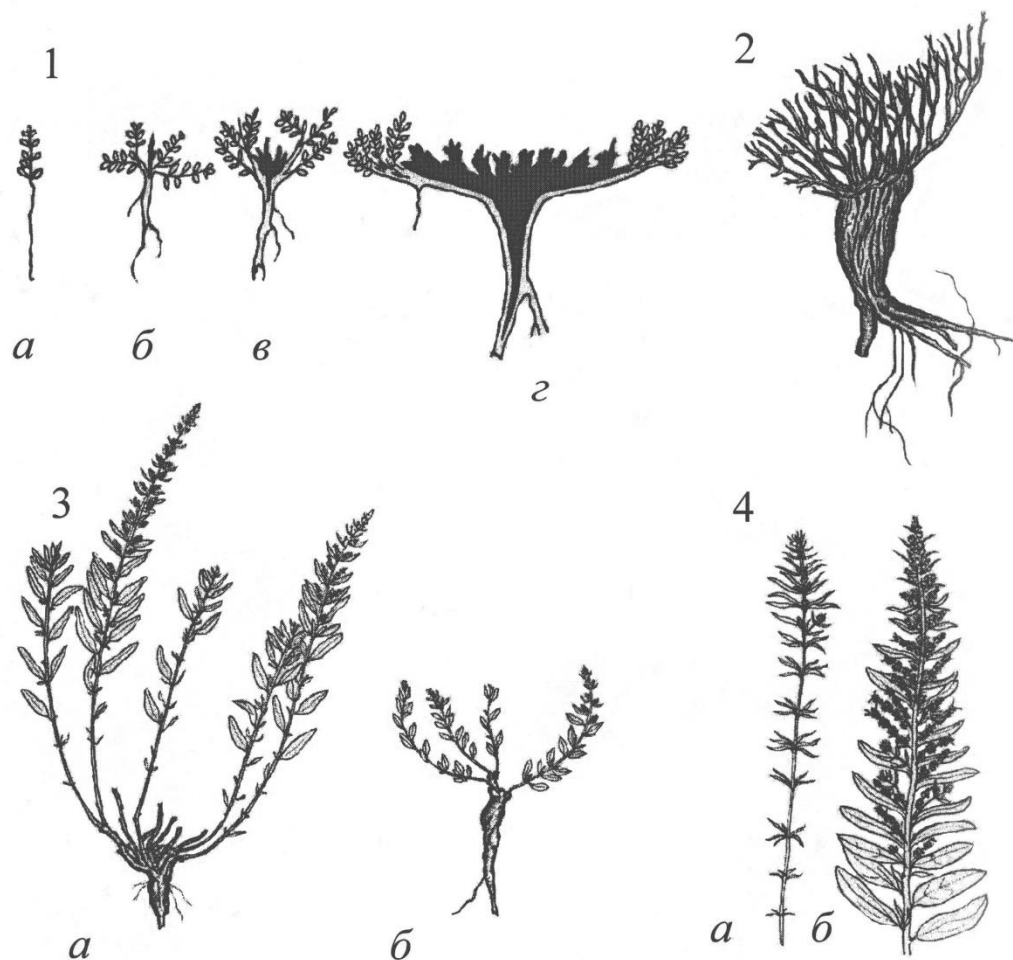


Рис. 50. Морфологическая изменчивость терескена серого (*Ceratoides papposa*) в различных условиях обитания: 1 – схема роста и отмирания терескена в высокогорьях Памира (а – всходы; б – 3–5 лет; в – 8–12 лет; г – свыше 100 лет) (по: Стешенко, 1965); 2 – терескен из горных пустынь Восточного Памира (Гордеева и др., 1968); 3 – терескен из среднегорий Алтая (а – долина Катунь 1100 м над ур. м., б – Чуйская котловина 1750 м над ур. м.); 4 – ксероморфная форма побега терескена из предгорий Алтая, б – мезоморфная форма побега терескена в долине реки Чуи

Образование подушковидных растений, обеспечивающих приспособление к обитанию в высокогорьях, может происходить в результате особого направления биоморфологической эволюции направленного на выработку компактных биоморф, как у исходно травянистых, так и у древесных растений. Это отражается в частности в работе И.Г. Серебрякова (1962), включавшего подушковидные растения в группы древесных, так и травянистых растений. Этой же точки зрения придерживается и А.П. Хохряков (1994), разделяя подушковидные растения на древесные и травянистые. Такой подход отражен на представленной на рисунке 49 схеме трансформации биоморф – ($I-G$, $F-G$, $C-G$). Однако подробный анализ этого вопроса, позволяет нам относить к группе подушковидных растений только древесные и полудревесные растения (Волков, 2003). С другой стороны, подушковидные растения при освоении

самых суровых местообитаний высокогорий (рис. 49, G–D) могут трансформироваться в «псевдотравянистые» геофитизированные растения.

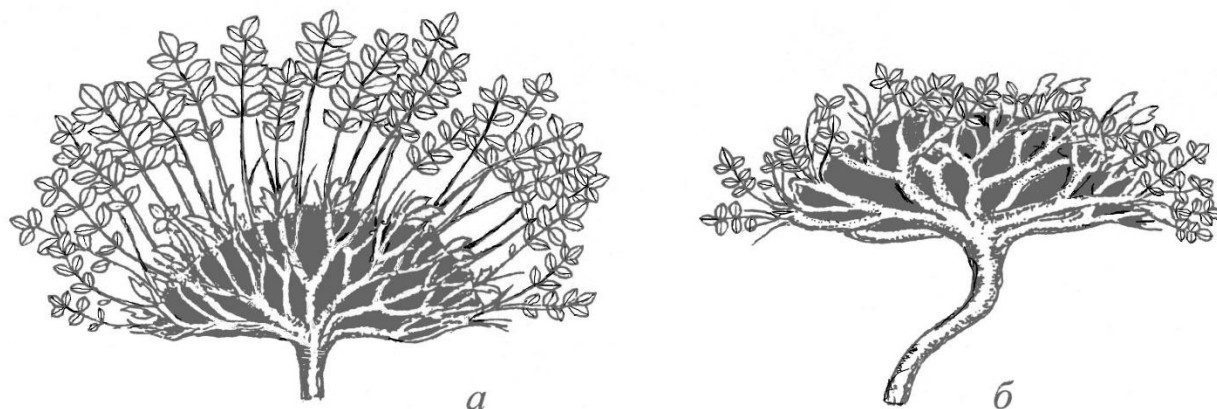


Рис. 51. Морфологическая изменчивость *Astragalus testiculatus* (а, б) (по: Волков, 2002)

В ходе биоморфологической эволюции подушковидные растения теоретически могут трансформироваться в шпалерные растения (рис. 49, G–J), что должно сопровождаться усилением вегетативной подвижности, но обычно подушковидные растения как слабо вегетативно подвижные жизненные формы в крайне экстремальных условиях высокогорий формируют максимально уплощенные, но не расползающиеся биоморфы, лишь внешне похожие на шпалерные. По-видимому, наиболее распространенным путем образования шпалерных форм в высокогорьях является трансформация кустарниковых и кустарничковых биоморф (рис. 49, F–J, I–J), сопровождающаяся усилением их вегетативной подвижности. В экстремальных условиях шпалерные растения так же могут трансформироваться в «псевдотравянистые», геофитизированные растения с подземными побегами, или в «псевдотравянистые», максимально геофитизированные миниатюрные растения (рис. 46; 75, D) (см. раздел 2.4.2.), которые таким образом являются крайним звеном редукции надземных модулей растений в наиболее неблагоприятных условиях жизнедеятельности в высокогорьях.

Экстремализация условий обитания растений проявляющаяся в ухудшении обеспечения питательными веществами и влагой и в нарушении нормального хода физиологических процессов, определяет снижение доли соматических органов подверженных интенсификации, и увеличение процессов одревеснения. Это наблюдается в горных тундрах, где, по-видимому, прежде всего за счет трудности извлечения питательных веществ корнями из холодных, бедных почв преобладают тенденции к замедлению жизненных процессов, что сказывается на преобладании древесных форм, мхов и лишайников, предъявляющих меньшие требования к минеральному питанию. В условиях относительно «умеренных» тундровых ландшафтов присутствие относительно большого количества вечнозеленых растений часто объяснимо скорее особенностями эдафотопов, чем общими климатическими условиями.

В наиболее суровых условиях верхней части тундрового пояса и субнивальном поясе лимитирующими факторами становятся экстремальные условия перезимовки и короткого периода вегетации, что способствует тому, что у исходно травянистых и кустарничковых типов биоморф (путем миниатюризации и геофитизации) вырабатываются сходные черты (рис. 49, *C–D*, *F–D*, *G–D*). Таким образом, адаптивная эволюция растений в наиболее экстремальных условиях высокогорий у различных биоморф решается не столько за счет интенсификации или замедления жизненных процессов, сколько за счет миниатюризации и геофитизации. Поэтому в отношении подобных растений субнивального пояса и пояса гольцовых пустынь критерий «травянистости» слабо информативен (Волков, 2005). Для значительного количества многолетних растений субнивального пояса интенсификация жизненных процессов характерна лишь для относительно небольших фотосинтезирующих модулей. В разных группах растений холодного (так же, как и аридного – Авт.) климата проблема адаптивной эволюции решается по-разному, как за счет интенсификации жизненных процессов, так и за счет выработки «ресурсосберегающих» биоморф (Цвелев, 1994; Недолужко, 1998). Абиотическая среда направляет формообразовательный процесс организмов в сторону увеличения потенциальных возможностей максимального использования химического содержания этой среды, то есть, подбор жизненных форм закономерно отражает потенциальные возможности данной среды. Растительное сообщество запрограммировано так, что оно «выбирает» стратегию максимализации биомассы, а, следовательно, и энергетического содержания (Зозулин, 1976), соответствующих данным условиям среды. Критерии «вечнозелености» и «листопадности», «деревянистости» и «травянистости» растений в сезонных высокогорьях коррелируют с габитусом растений и особенностями среды их обитания. «Вечнозеленые» древесные растения в высокогорьях преобладают в условиях фактического или физиологического дефицита питания в период вегетации (тундровый биом), в то время как древесные листопадные и травянистые растения преобладают в условиях наиболее благоприятных для физиологической активности и достаточного питания (альпийский биом), в которых они могут реализовать преимущества быстрого роста по сравнению с «вечнозелеными» растениями. В то же время, необходимым условием для существования этих типов растений является снеговой покров достаточный для сохранения надземных модулей растений в первом случае и предохраняющий от промерзания почв во втором. В наиболее экстремальных условиях, вблизи верхней границы распространения растений, в местообитаниях без устойчивого снежного покрова преобладают «псевдотравянистые», максимально геофитизированные растения (Волков, 2005).

Тенденции биоморфологической эволюции растений в высокогорьях отражают общие особенности среды их обитания, что было положено А.И.Толмачёвым (1948) в основу известной биономической классификации высокогорных ландшафтов. Изучение процессов интенсификации и замедления развития растений позволяет не только связать их строение с

особенностями среды обитания, но и использовать тенденции морфологической эволюции для понимания механизма ответной реакции растительного компонента ландшафтов на совокупность действующих в них экологических факторов. Это позволяет более продуктивно использовать экологическую морфологию и экологию растений для исследований на ландшафтном уровне. С другой стороны, при анализе причин эволюции биоморф растений в конкретных ландшафтах необходимо учитывать наследственность растений, источники формирования флоры и историю развития растительного покрова той или горной области.

Иную картину можно наблюдать в сфере генеративных органов растений высокогорий, для большинства из которых характерна высокая интенсивность заложения и развития цветков. Особенно это заметно у компактных и миниатюрных биоморф, у которых биомасса и размеры генеративных органов сопоставимы с этими показателями вегетативных органов (рис. 51.1, 51.2.). Например, в фазе цветения (флоральной фазе) подушковидные растения бывают почти сплошь покрыты цветками. Это, позволяет говорить не только о процветании этих растений в довольно экстремальных условиях существования, отмеченном А.П. Хохряковым (1994), но свидетельствует об интенсификации жизненных процессов в генеративной сфере даже у таких «экономных» жизненных форм.



Рис. 51.1. Плотнoderновинное растение хориспора Бунге (*Chorispora bungeana*) в высокогорьях Алтая (фото автора)

Таким образом, интенсификация или замедление жизненных процессов в сфере вегетативных органов на различных уровнях их морфологической организации является характерными отличиями растений альпийских и горно-

тундровых ландшафтов. В сфере генеративных органов у большинства растений горных тундр и альпийских лугов преобладают процессы интенсификации, ведущие к образованию относительно большого процента генеративных органов в фитомассе. Этому способствуют относительно большая биологическая продуктивность растений в высокогорьях и большая продолжительность жизненного цикла, позволяющая депонировать большое количество питательных веществ до фазы цветения даже в самых верхних поясах гор.



Рис. 51.2. Подушковидное суккулентное растение родиола кровавокрасная (*Rhodiola coccinea*) в высокогорьях Алтая

2.4.5. Морфологическая изменчивость высокогорных растений

Морфологическая изменчивость, или модификационная пластичность (в той или иной степени) как норма реакции на условия обитания закреплена в генофите у некоторых растений. Такие виды в различных экологических условиях могут иметь различные жизненные формы (Юрцев, 1976). Первыми классические опыты Боннье (Bonnier, 1895) показали существенное изменение морфологических особенностей растений при их пересадке в различные пояса гор (рис. 52). В пределах реализованной экологической ниши морфологическая изменчивость, или пластичность, наблюдается у некоторых типично высокогорных растений, а также растений, проникающих в

высокогорья, и может сопровождаться процессами олигомеризации и полимеризации.

Рис. 52. Опыт Боннье (1885) – изменение внешнего облика растений в связи с изменением внешних условий. Нежник (*Helianthemum vulgare*): 1 – на равнине, 2 и 3 – в горах (1–2 в одном масштабе; 3 – увеличен в двое) (по: Шенников, 1960)

Олигомеризация – сокращение размеров растений и их отдельных органов в экстремальных условиях – часто сопровождается убыванием числа метамеров, на побегах сокращается число листьев, в соцветиях закладывается меньшее число цветков (Мазуренко, 1986). Олигомеризацию горных растений можно рассматривать как реакцию растений на суровость климата, краткость вегетационного периода и бедность субстратов питательными веществами, способствующую выживанию растений в высокогорьях. Олигомеризацию можно наблюдать и у растений в более благоприятных условиях, но в этом случае общее убывание числа метамеров, может сопровождаться значительным увеличением их размеров (рис. 53).

Полимеризация – процесс, противоположный олигомеризации, приводит к увеличению числа метамеров растений. В горах этому способствуют сильная инсоляция, способствующая развитию толстых побегов с укороченными междоузлиями и более сильному ветвлению. Полимеризация растений в высокогорьях обычно ведет к образованию плотных жизненных форм – плотных дерновин, подушек. Такие жизненные формы имеют ряд особенностей (см. разделы 2.3.1, 2.3.4.) способствующих существованию растений в высокогорьях, что отражается в закреплении у некоторых растений этих черт в генотипе.



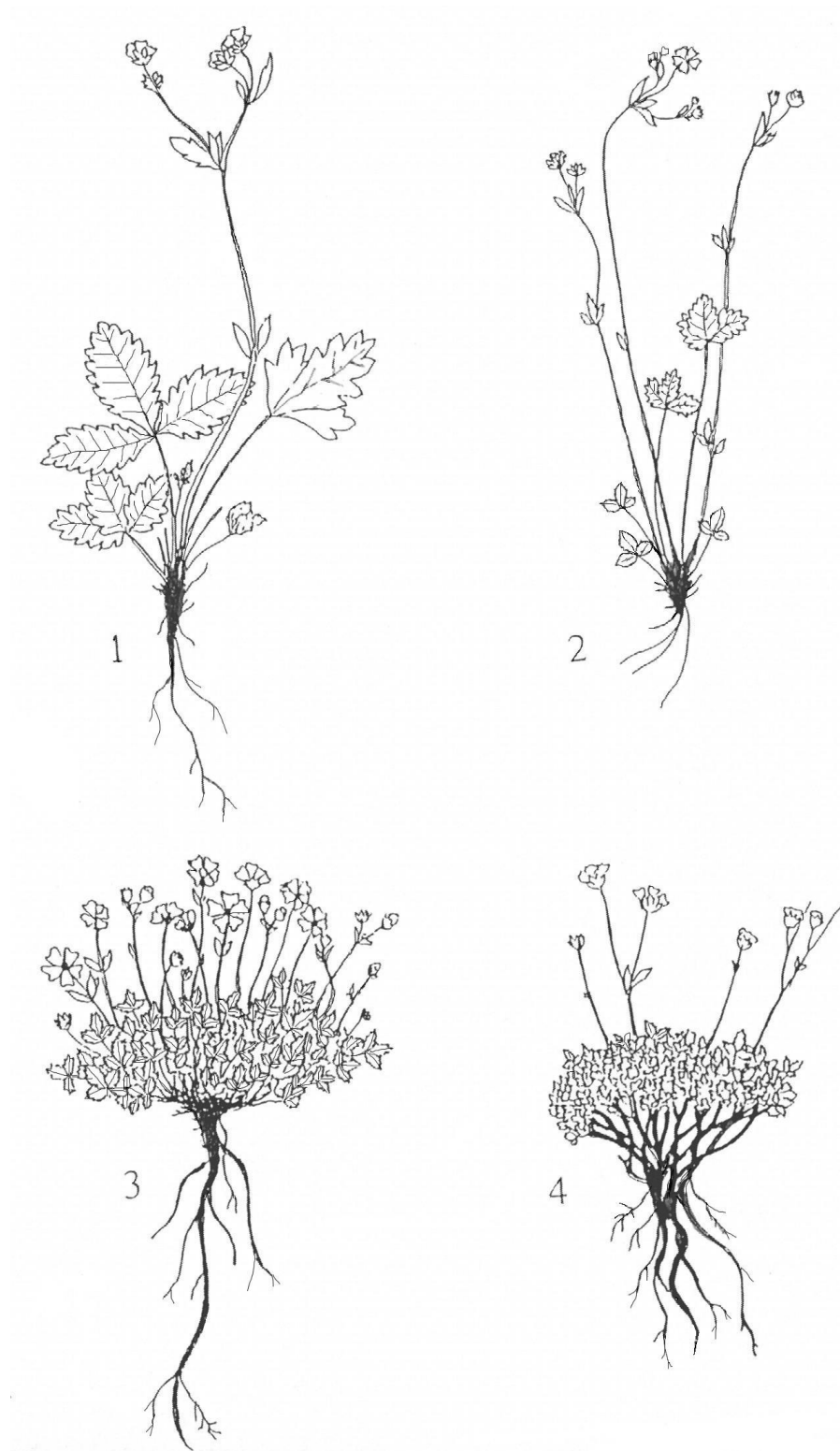


Рис. 53. Лапчатка белоснежная (*Potentilla nivea*) на Алтае принимает в зависимости от местообитаний различные ЖФ: 1 – лиственничное редколесье, 2 – субальпийский луг, 3 – скальные обнажения, 4 – каменистая тундра (3300 м над ур.м.) (по Волков, 2001)

Благодаря существованию морфологической изменчивости растения могут существенно изменять характер строения и размещения своих модулей в пространстве, что увеличивает адаптивность таких растений к различным местообитаниям и позволяет существенно расширить экологический ареал (эвритопность) вида. Такие растения в зависимости от типа местообитания

способны произрастать в различных жизненных формах или их модификациях. Например, некоторые ксерофитные подушковидные растения способны формировать довольно большую систему фотосинтезирующих побегов над подушковидным основанием растения (*Astragalus hypogaeus*, *A. testiculatus*)), благодаря чему способны максимально эффективно использовать период с благоприятными для жизнедеятельности условиями. 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. 51, а) и небольшой зелёный слой на поверхности подушки в – менее благоприятных (рис. 51, б) (Волков, 2002 [в]). 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 (Волков, 2003).

Растения с повышенной морфологической изменчивостью в зависимости от типа местообитаний способны произрастать в различных жизненных формах, например, *Potentilla nivea* (рис. 53), произрастающая в Горном Алтае в парковых лиственничниках в виде травянистого растения, принимает в высокогорьях подушковидную жизненную форму. Существенную морфологическую изменчивость в различных местообитаниях показывает и *Eremogone formosa* (рис. 54). Такая морфологическая пластичность позволила ряду авторов (Schroeter, 1926; Станюкович, 1948 [а] и др.) выделять среди подушковидных растений закреплённые (облигатные) и незакреплённые (факультативные) виды. К первым относится такое типичное подушковидное растение аридных высокогорий Азии как *Acantholimon diapensioides*, не изменяющий свою биоморфу под влиянием изменившихся условий. Это подтверждается опытами с пересадкой этого вида в равнинные условия Ташкента, где он сохранял типичную для данного вида подушковидную форму (Райкова, 1965). Это растение, имеет генетически детерминированную подушковидную форму как следствие приспособительной эволюции в направлении узкой экологической специализации. Такие растения встречаются в наиболее суровых местообитаниях, где они часто доминируют или являются содоминантами растительности. Большая часть облигатных подушковидных растений – петрофиты, способные обитать на обломочном грунте (хасмофиты), осыпях (гляреофиты) или скальных субстратах (литофиты). По своей экологической стратегии облигатные подушковидные растения, безусловно, являются экотопическими пациентами. Примером облигатных подушковидных растений являются *Oxytropis tragacanthoides* (рис. 21), *Potentilla biflora* (рис. 36), *Thylacospermum caespitosum* (рис. 40.1.).

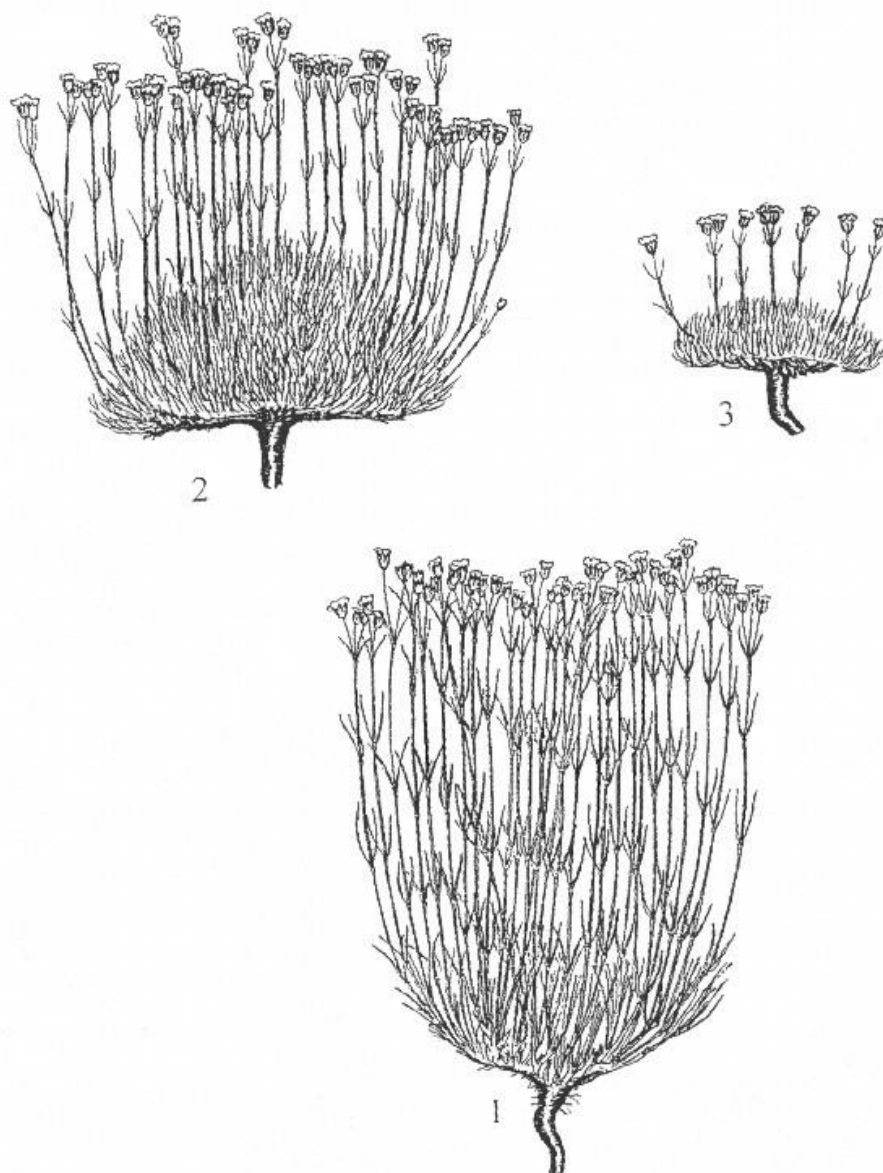


Рис. 54. Морфологическая изменчивость *Eremogone formosa*: 1 – долина р. Калгуты, равнина, 2 – верховья р. Юстыт (Алтай)

К группе факультативных подушковидных растений 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 так же 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). Это обусловлено высокой степенью морфологической адаптивности этих растений к различным, в том числе и экстремальным, условиям. Жизненная форма таких растений генетически не «закреплена», то есть эти растения относительно «свободны в выборе», который является отражением условий внешней среды. 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 объёма 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 захвату пространства и конкуренции в растительных сообществах (Волков, 2003). В более экстремальных местообитаниях эти растения в результате угнетения верхушечного роста и коррелятивно связанного с ним изменения характера ветвления под воздействием негативных факторов внешней среды принимают подушковидную или близкую к ней форму с относительно большими величинами соотношения V/S . В этом случае уменьшаются поверхность контакта с окружающей средой, активная площадь фотосинтезирующей поверхности, что, наряду с часто неблагоприятными условиями для жизнедеятельности, несомненно, сказывается на биологической продуктивности (Волков, 2003).

Высокая степень морфологической пластичности растений способствует увеличению их экологической амплитуды. Эти растения, как правило, могут встречаться в разнообразных местообитаниях в различных поясах гор. Экологические стратегии (виоленты–пациенты) таких растений могут существенно различаться в зависимости от характера местообитаний.

Морфологическая изменчивость растений можно наблюдать при пересадке растений с равнин в высокогорья или изменении характера увлажнения. Можно говорить о следующих путях трансформации биоморф в высокогорьях: травянистые многолетники → кустарники, травянистые многолетники → подушковидные растения, полукустарнички → кустарники, полукустарнички → подушковидные растения.

Изменение экологических особенностей растений без морфологической изменчивости

Морфологическая пластичность характерна далеко не всем высокогорным растениям. При изучении растений, произрастающих в

суровых условиях высокогорий Памира и при сравнении их с растениями, выращенными или произрастающими в более благоприятных условиях, у ряда из них наблюдалось постоянство формы, а у других значительные изменения, вплоть до перехода от одной жизненной формы к другой (Стешенко, 1965). Морфологическое сходство особей одного вида, ещё не означает полного сходства их эколого-биологических характеристик, которые могут существенно варьировать без значительного изменения морфологических признаков. В качестве примера можно привести арктоальпийский вид *Oxyria digyna* (Polygonaceae) (рис. 55) широко распространенный в Евразии и Северной Америке. Сравнительные исследования в горах и полярных районах, показали, что *O. digyna* в северных популяциях содержат больше хлорофилла и имеют большую интенсивность дыхания при всех температурных условиях по сравнению с южными популяциями. У высокогорных растений из мест, близких к южным пределам распространения этого вида, при высоком уровне освещённости в условиях опыта, фотосинтез был более интенсивным, чем у равнинных популяций Крайнего Севера. Таким образом, каждая раса растений может наилучшим образом функционировать в своих собственных местообитаниях, какими бы ни были их условия – высокий уровень освещенности в высокогорьях, или более низкий на Крайнем Севере и т.д. Распространение *O. digyna* по столь обширному ареалу и в столь широком диапазоне экологических условий стало возможным отчасти благодаря тому, что входящие в состав вида популяции различаются по своему метаболическому потенциалу (Рейвн и др., 1990). Следовательно, изменение внутривидовых экологических особенностей растений в природе не всегда сопровождается их морфологической пластичностью. В природе существуют виды растений с повышенной габитуальной пластичностью (вплоть до изменения жизненной формы), которую у некоторых из них можно рассматривать как адаптивный признак. С другой стороны, адаптация растений может осуществляться и без существенных морфологических изменений, например, на физиологическом уровне. Это предполагает не только разные уровни адаптации растений, но и различный вклад в нее различных механизмов.

Таким образом, морфологическое сходство различных популяций вида, ещё не означает сходства их эколого-биологических характеристик. Известно, что многие виды с широкими ареалами отличаются ритмами развития, физиологией и другими признаками при сходстве морфологической структуры. В качестве примера можно привести аркто-высокогорных виды *Saxifraga flagellaris* и *Hierochloe alpina*, существующих в горах и на Севере в разных условиях инсоляции, атмосферного давления, режима влажности, хода температур и др. определяющих отличия ритмов развития, особенностей фотосинтеза и дыхания и других жизненных проявлений. Что позволяет констатировать существенное изменение их экологии и биологии в рамках одной морфологической структуры.

При анализе внутривидовой изменчивости часто подразумевается, что мы имеем дело с экологическими модификациями (ими экадами), имеющими

неустойчивые, обратимыми признаками, изменяющимися при изменении экологических условий. Но, всегда имеется вероятность, что, мы имеем дело с различными экотипами, сохраняющими свои признаки при перенесении в иные экологические условия. В природе разнообразие экотипов служит основой для поддержания одинаковой продуктивности популяции при переменных условиях обитания (Биоиндикация... 1988), и для расширения экологического ареала вида.



Рис. 55. *Oxuria digyna* из различных местообитаний своего ареала (в одном масштабе): 1 – субальпийский луг вблизи границы леса (Алтай), 2 – горная тундра (Алтай), 3 – возле ледника на горе Казбек (Кавказ), 4 – горная тундра (Канада), 5 – Хибины, 6 – Гренландия

2.4.6. Жизненные формы высокогорных растений

Горные растения в процессе длительной эволюции наряду с физиологическими и биоритмологическими адаптациями приобрели существенные морфологические (морфолого-анатомические) признаки, способствующие максимальному использованию тепла, предотвращению сильной потери влаги, защите от ветра и выгорания от высокой температуры поверхности субстрата в условиях резко переменного климата. Наиболее ярко это проявляется в жизненных формах. Становление жизненных форм зависит, прежде всего, от условий внешней среды, которая ставит свою неизгладимую

печать на общий облик растения, на развитие и структуру его отдельных органов (Серебряков, 1952). Вполне естественно, что резкие различия современных и прошлых экологических условий, а также характер окружающей среды горных стран способствовали формированию растений с различными адаптивными реакциями, выражающимися, в частности, в различиях общего габитуса, то есть жизненных форм растений (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). Как отмечают Г.Ш. Нахуцришвили и З.Г. Гамцемлидзе (1984) ко времени публикации их работы не существовало полной и детально разработанной классификации жизненных форм горных растений. Изучение жизненных форм растений, произрастающих в экстремальных условиях высокогорий, находилось на уровне составления общих спектров (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). В настоящее время ситуация практически не изменилась и дело тут не только в труднодоступности объектов классификации. Имеется ряд причин, объективно затрудняющих решение подобной задачи. Во-первых, существуют различные подходы к определению биоморфологических понятий (см. раздел 2.4.1.) из-за чего «объем» конкретного биоморфологического термина различны авторы часто принимают по-своему. Во-вторых, существуют различные подходы к выделению жизненных форм (по: Раункиеру, Серебрякову, Хохрякову и т.д.). В-третьих, подходы к выделению жизненных форм применяемые в равнинных биомах (кроме полярных), в высокогорьях часто «не работают». Одной из причин этого является специфика проявления различных морфологических признаков у биоморф высокогорных растений. В качестве примера можно привести критерий травянистости (см. раздел 2.4.4.). Действительно, травянистые растения альпийских лугов и травянистые по существу «псевдотравянистые» растения верхнего предела произрастания высокогорных растений довольно трудно отнести к одной группе, хотя формально и те, и другие можно отнести к группе травянистых растений. Другим примером «сбоев» классификации высокогорных растений по общепринятым методикам могут быть трудности отнесения жизненных форм к различным их группам. Например, большинство авторов при ранжировании жизненных форм по классификации Раункиера (включая самого Раункиера) традиционно относят подушковидные растения к группе хамефитов. Это, несомненно, так и есть в большинстве случаев, но как отмечает М.Т. Мазуренко (1986), у некоторых, максимально заполненных субстратом подушковидных растений, почки возобновления находятся на поверхности заполняющего растение субстрата и даже в его глубине, что позволяет отнести их к группам гемикриптофитов и криптофитов. Конечно, субстрат внутри подушковидных растений, 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 или криптофитов. Сложности с отнесением тех или иных видов к различным группам жизненных форм отмечены Н.В. Ревякиной (1996) – например, у травянистых растений здесь возникает множество промежуточных форм, которые трудно включить в

общую цепь филогенетических преобразований. Многие виды предельных высот одновременно обладают несколькими приспособительными особенностями надземных частей: розеточностью, полурозеточностью, наряду с подушковидной или стелющейся формой роста, способностью стелющихся растений становиться подушковидными и так далее (Павлов, 1987), что отражает значительную степень морфологической изменчивости многих видов высокогорных растений. С другой стороны, данную тенденцию можно рассматривать как процесс адаптации биоморф к различным условиям высокогорий. Морфологическое разнообразие высокогорных растений не исчерпывается разнообразием морф отдельных растений. Порой растения высокогорий способны создавать своеобразные совместные структуры, или конфасции (см. раздел 2.6.).

Разнообразие экологических условий высокогорной зоны определяет высокое разнообразие жизненных форм, обитающих в ней растений. Большое разнообразие жизненных форм в высокогорьях, соответствует обилию экотопов и экологических ниш. Причем, в высокогорьях часто встречаются полибиоморфные сообщества (Волкова, 1995).

Ch. Körner (1999) выделяет следующие «формы роста» высокогорных растений:

- а) играющие наиболее важную роль в высокогорной растительности
 - низкорослые или простертые кустарники,
 - граминоиды (злаки, осоки), часто формирующие кочки,
 - травянистые многолетники, часто формирующие розетки,
 - подушковидные растения различных типов;
- б) имеющие менее общее или региональное значение
 - гигантские розетки (больше в тропических горах),
 - геофиты (главным образом относящиеся к сезонным горам),
 - суккуленты (как со стеблевой, так и с листовой суккулентностью),
 - однолетники, иногда двулетники, которые становятся довольно редкими в горах и высоких широтах;
- в) криптогамы (не цветущие растения)
 - бриофиты, в некоторых ареалах папоротники и плауны,
 - лишайники.

Как отмечает Ch. Körner (1999), жизненные формы растений повсюду в горах обнаруживают поразительное сходство, представляя связующую основу для сравнительной экологии горных растений. По нашему мнению спектры жизненных форм высокогорных растений отражают не только общность высокогорий как специфической среды обитания, но и могут быть использованы для целей экологической индикации и выделения ландшафтов. При этом анализ морфологического разнообразия растений конкретной высокогорной зоны позволяет не только судить о ее ландшафтной специфике, но и анализировать спектр местообитаний в ее пределах.

Примером довольно подробного анализа жизненных форм горных растений для отдельных горных регионов является работа Н.В. Ревякиной (1996), в которой дана морфологическая характеристика 608 видов растений

приледниковья Алтае-Саянской горной области. Жизненные формы были выделены с точки зрения различных подходов к их классификации (по: Раункиеру, Серебрякову, Хохрякову) и был проведен анализ распределения жизненных форм по типам местообитаний. Наиболее многочисленны в приледниковье травы – 86,6 %, кустарников – 6 %, кустарничков 2,5 %, полукустарников – 0,8 %, полукустарничков – 2,6 %, подушковидных растений в перигляциальной флоре – 5,2 %. Деревья в приледниковье встречаются только в ювенильном возрасте (1,3 %).

В высокогорной зоне Катунского хребта на Алтае преобладают розеточные и полурозеточные формы (54 %), у которых в основании надземных побегов скапливаются старые листья, создающие наноклимат и способствующие благоприятной перезимовке почек возобновления (*Carex stenocarpa*, *Trisetum spicatum*, *Saxifraga terectensis*); подушки сосредотачиваются в наиболее сухих местообитаниях – на осыпях, водоразделах, моренных валах (Ревякина, 1978). Для большинства субнивальных растений Кавказа также характерна розеточная и полурозеточная побеговая система (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). На Памире преобладают кустарнички, подушковидные растения и розеточные травы (Вальтер, 1975). Т.Н. Кишковский (1950) отнес растения, произрастающие на верхнем пределе распространения растений в Восточном Памире к трем жизненным формам: подушковидным растениям, розеточным и корневищным гемикриптофитам и плотнокустовым или дерновинным злакам.

Большинство высокогорных растений – травянистые или полукустарничковые поликарпики. Однолетних растений очень мало (в субнивальном поясе нет), что объясняется краткостью вегетационного периода. Некоторые монокарпические двулетники субнивального пояса Кавказа (*Draba siliquosa*, *Senecio sosnowskyi*) в другом поясе, например, субальпийском, ведут себя как однолетники (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984).

Особенно велико разнообразие жизненных форм в тропических высокогорьях, для которых наиболее характерны розеточные мегафиты, огромные дерновины тусоковых злаков и сильно опушенные колючие подушковидные растения; аридным высокогорьям свойственны, в основном, подушковидные и стелющиеся полукустарничковые и кустарниковые растения. В гумидных высокогорьях умеренных зон господствуют стланики, плотнодерновинные пейноморфные растения и миниатюрные малакофильные травы, а в экстремальных условиях субнивального и нивального поясов – подушковидные, розеточные, стелющиеся и плотно прижатые к земле травянистые растения. В горной тундре преобладают простратные кустарниковые и кустарничковые жизненные формы (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984).

В отношении подземных органов наиболее распространенными биоморфами субнивального пояса умеренных высокогорий являются корневищные, затем стержнекорневые и корневищно-стержневые растения.

Для субнивального пояса характерны и вегетативно подвижные растения, образующие куртины и латки, они играют здесь большую роль в закреплении подвижных осыпей (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984).

2.4.7. Функциональные морфотипы растений высокогорий и их распределение в высокогорных ландшафтах

Система функциональных типов растений (ФТР) – это наиболее интегрированный вариант системы жизненных форм, ориентированной на установление ограниченного числа типов как доминантов биомов (Миркин, Наумова, 1988). Приспособление растений к конкретным местообитаниям базируется на различных комплексах адаптационных особенностей, в той или иной степени коррелирующих с их жизненной формой (морфотипом) определяющей стратегию освоения пространства и корректировку этой стратегии во времени. В то же время, степень экологической толерантности, присущая каждой жизненной форме, предполагает некоторую ее универсальность. Например, существование розеточных мегафитов, характерных для тропических высокогорий, не ограничено только горами. На самом деле эти растения «встроены» в абсолютно несопоставимые сообщества (таблица 7). Морфологическое строение таких растений можно рассматривать как достаточно универсальное для различных условий обитания, и сходство их габитуса не является примером конвергентной эволюции. В различных условиях адаптационная ценность одинаковых жизненных форм различна, что позволяет выделять ряд функциональных морфотипов растений (ФМР), которые отражают особенности приспособления жизненных форм к условиям обитания в конкретных биомах (ландшафтах, сообществах, местообитаниях и т.д.).

Модульный характер растительных организмов позволяет рассматривать надземную и подземную сферы растений отдельно, так как стратегии адаптации растений в надземной и подземной сфере жизнедеятельности значительно различаются. Даже в наиболее экстремальных условиях их обитания растений в горах не обнаруживается четкая корреляция между характером их подземных и надземных частей, что в частности отмечал для растений субнивального пояса Северо-Западного Памира В.Н. Павлов (1986). Исходя из этого, в данной работе функциональные морфотипы растений рассматриваются, как адаптация надземных структур растений к условиям обитания в высокогорьях. Экстремальные условия высокогорных ландшафтов повышают разрешающую способность экологической индикации по принципу среда – организм. Не адаптивные признаки (в том числе и морфологические) элиминируются естественным отбором. В подобных условиях особенности ФМР несут выраженное адаптивное значение, позволяющее говорить об их морфологической функциональности. При этом необходимо учитывать не только разнообразие функциональных морфотипов в тех или иных высокогорных ландшафтах, которое в силу высокой степени экологической

неоднородности высокогорных сред всегда высоко, но, прежде всего их преобладающие группы.

В данной работе функциональные морфотипы рассматриваются в основном обобщенно, как адаптации морфологических структур растений к существованию в высокогорьях, которые сами по себе являются специфической зоной жизни. Это обусловлено как сходной спецификой местообитаний во многих высокогорных ландшафтах, так слабой изученностью особенностей морфологической адаптации растений к различным условиям обитания в высокогорной зоне.

Функциональные морфотипы цветковых растений высокогорий

«**Экотопические герпетофиты**», вертикальные размеры надземных вегетативных органов, которых, обычно не превышают десяти (пятнадцати) сантиметров. Такие размеры позволяют растениям не только обитать в более теплом приземном слое воздуха, но и укрываться за камнями, «прятаться» в различного рода углублениях, щелях между камнями, где создается свой микроклимат и скапливается некоторое количество влажного мелкозема. К этой группе также отнесены миниатюрные многолетние растения, не имеющие признаков полегания, и немногочисленные в высокогорьях одно-двухлетние растения. Сюда включены более крупные преимущественно малакофильные растения самых высокогорных закрытых (сомкнутых) сообществ растений и других местообитаний высокогорий. В эту группу отнесены и стелющиеся растения – стланички или шпалерные кустарнички, часто имеющие достаточно большие горизонтальные размеры. Довольно часто генеративные побеги «высокогорных герпетофитов» в 2–3 раза выше вегетативных, что обеспечивает более эффективное опыление и распространение семян.

1. **Миниатюрные (карликовые) растения** – размеры, которых не превышают 2–3 см, обычно не имеют существенных морфологических адаптаций. По-видимому, адаптация к обитанию в высокогорьях у подобных растений происходит практически только за счет физиологической устойчивости и миниатюризации. Вблизи верхнего высотного предела распространения растений эти растения, как правило, имеют самые незначительные размеры, что позволяет им существовать в различного рода углублениях, щелях между камнями, где колебания температур не столь высоки и скапливается некоторое количества почво-субстрата. Ch. Körner (1999) в качестве примера миниатюрных растений приводит микроскопические кустарнички из родов *Oxalis*, *Geranium* и др., произрастающие в Аргентине на высоте 4200 м над ур. моря, размер которых в генеративной фазе не превышает нескольких миллиметров, и которые, по-видимому, являются одними из самых миниатюрных цветковых растений мира. В высокогорьях Алтая произрастают растения, размеры которых фазе цветения могут не превышать нескольких сантиметров: *Thalictrum alpinum*, *Cardamine bellidifolia*, *Braya rosea* (рис. 55.1.) и др. Крайне миниатюрные

размеры позволяют двух- и многолетним растениям быстро проходить этапы развития и довольствоваться ничтожным количеством питательных веществ. В то же время, многолетние соматические органы растения позволяют им уменьшить риск, связанный с ежегодным возобновлением, что дает им преимущество перед однолетниками и позволяет подобным растениям расти вблизи верхней границы распространения цветковых растений и в других экстремальных местообитаниях высокогорий. К этой группе так же можно отнести практически все молодые особи высокогорных растений.



Рис. 55.1. Цветущий экземпляр *Braya rosea* – одно из самых миниатюрных растений высокогорий Алтая

С этим ФМР сходны однолетники, практически не встречающиеся вблизи верхней границы распространения цветковых растений, причиной чего является большой риск семенного размножения в высокогорьях и отсутствие способности к вегетативному размножению. В нижней части альпийского пояса и субальпийском поясе их стратегия выживания в течение вегетационного периода сходна с предыдущей группой. В качестве примера можно привести *Koenigia islandica* (рис. 56).



Рис. 56. *Koenigia islandica* – аркто-высокогорный однолетник (по: Тихомиров, 1963)

В сомкнутых высокогорных растительных сообществах для миниатюрных растений характерна стратегия фитоценологических пациентов. Как правило, миниатюрные растения довольно немногочисленны в высокогорьях, хотя встречаются в различных местообитаниях от альпийских лугов до холодных высокогорных пустынь.

2. **Низкотравные травянистые многолетники** горных тундр, низкотравных альпийских лугов и других местообитаний верхней части высокогорной зоны. Размеры таких растений обычно не превышают 10–15 см. В эту достаточно морфологически неоднородную группу отнесены преимущественно асоциальные растения – экотопические пациенты, обитающие в основном вне сомкнутых растительных сообществ или иногда в низкотравных сомкнутых сообществах. Формы альпийских трав отвечают требованиям среды, так как краткий вегетационный период открывает возможность существования только таким травянистым формам, которые при малой затрате строительного материала и энергии способны в краткое время обеспечить генеративное размножение (Коровин, 1934). Микро-, мезо- и макроморфологические признаки таких растений существенно варьируют, что определяет морфологическое разнообразие подобных растений. Листья и побеги таких растений имеют как мезоморфное строение, с достаточно высокой степенью обводненности тканей, так и ксероморфное строение. Иногда надземные модули таких растений полусуккулентного типа (рис. 56.1.) (такие растения обычно плохо сохнут в гербарии).



Рис. 56.1. Кляйтония Иоанна (*Claytonia joanneana*) – розеточное растение с высокой содержанием влаги в тканях – обитатель влажных местообитаний верхней части высокогорной зоны Алтая

Устойчивость к низким температурам у таких растений, вероятно, связана с высоким содержанием слизистых веществ в жидкости клеточного сока и межклетников.

2.1. Безрозеточные двудольные растения. К этой группе отнесены относительно немногочисленные в высокогорьях растения, не формирующие прикорневые розетки листьев у одиночных или немногочисленных побегов. Листья распределяются достаточно равномерно по побегам. Такие растения входят в состав низкотравных и среднетравных альпийских лугов (рис. 56.2.), обитают на скалах, каменистых субстратах (рис. 56.3.), осыпях и других местообитаниях высокогорной зоны.



Рис. 56.2. Безрозеточное травянистое растение змееголовник крупноцветковый (*Dracosephalum grandiflorum*) – характерное растение альпийских лугов Алтая (фото автора)

2.2. Розеточные двудольные растения. В эту группу отнесены небольшие мезоморфные розеточные и полурозеточные растения (рис. 57). Формирование розеточных жизненных форм в экстремальных условиях высокогорий объяснимо редукцией стебля у растений с сидячими цветками или замены его цветоносами. Понятно, что листья в таком случае концентрируются у основания растения (Коровин, 1934), в более теплом слое приземного воздуха. Подобные растения характерны для экстремальных местообитаний высокогорий – гребней хребтов, водоразделов, каменистых

тундр и др. Такие растения часто доминируют в низкотравных альпийских лугах. Среди розеточных герпетофитов можно выделить несколько подгрупп:



Рис. 56.3. Ясколка воробейниковолистная (*Cerastium lithospermifolium*) – безрозеточное травянистое растение-петрофит, часто встречающееся в высокогорьях Алтая

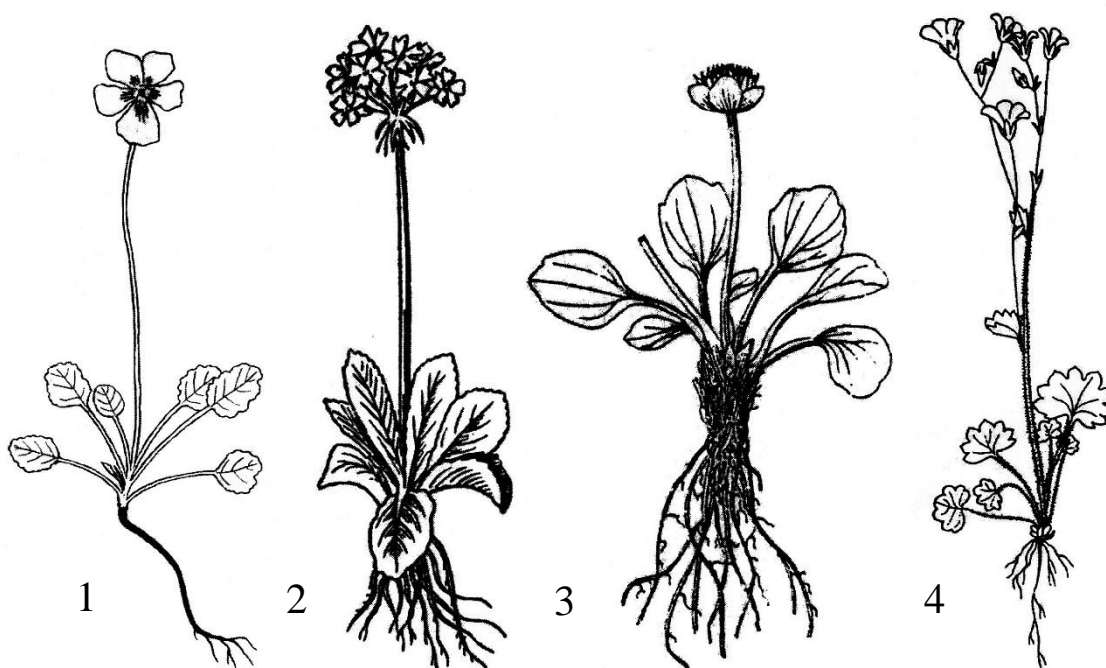


Рис. 57. Розеточные растения: 1 – фиалка алтайская (*Viola altaica*), 2 – примула холодная (*Primula algida*) (по: Гордеева, Стрелкова, 1968), 3 – оксиграфис ледниковый (*Oxgraphis glacialis*) (по: Флора СССР), 4 – камнеломка сибирская (*Saxifraga sibirica*) (по: Флора Сибири, т. 7)

2.2.1. Розеточные растения эфемероидного типа с длинночерешковыми листьями (рис. 57, 1, 3, 4).

2.2.2. Розеточные растения с короткочерешковыми или сидячими листьями (рис. 57, 2).

Эти два типа розеточных растений характерны для местообитаний с достаточным увлажнением – альпийских низкотравных и среднетравных лугов, тундр, каменистых россыпей.

2.2.3. Компактные простертые розеточные дерновинки – это такие растения как *Draba fladnizensis*, *D. altaica*, *Crepis nana* (рис. 57.2.), которые благодаря большому количеству листьев в розетках образуют довольно плотные структуры.



Рис. 57.2. Скерда карликовая (*Crepis nana*) (Чуйский хребет, Алтай) (фото автора)

Такие растения характерны для выположенных гребней хребтов, каменистых склонов, тундр, альпийских низкотравных лугов. Простертые жизненные формы растений, как отмечалось ранее, несмотря на их сильное ветровое охлаждение, при солнечном излучении обычно имеют более высокую температуру, чем температура окружающего воздуха, но более низкую температуру, чем температура субстрата, сильно нагревающегося под лучами солнца (см. раздел 1.2.). С другой стороны, в то время как листья могут нагреваться до 30°C, корни могут оставаться в мерзлом слое почвы (Billings et al., 1976; Körner, 1999). То есть температурный режим фотосинтезирующей части растений в высокогорьях может быть более оптимальным для жизнедеятельности, чем температуры воздуха и почвы. Длинные черешки листьев предохраняют их от повреждения высокими температурами субстрата, что так же увеличивает устойчивость розеточных растений в высокогорьях. Пример температуры различных розеточных растений

представлен на рис. 58. Иногда розеточные растения достигают довольно больших размеров и плотности (розеточные подушки), и соответственно приобретают свойства компактных жизненных форм, что позволяет их относить к группе плотных «экотопических герпетофитов».

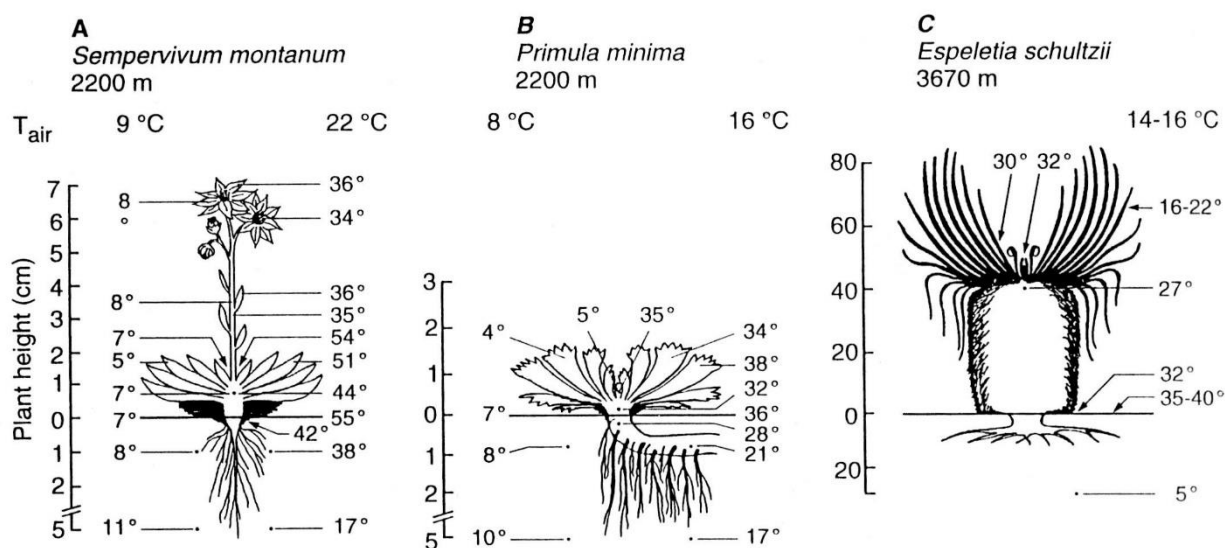


Рис. 58. Температуры различных частей высокогорных розеточных растений различной структуры и из различных местообитаний с одинаковой экспозицией: А, В – центральные Альпы (минимальные температуры, измеренные рано утром (слева) и максимальные температуры, измеренные днем (справа), С – Венесуэльские Анды (максимальные дневные температуры) (по Körner, 1999)

2.3. Ксероморфные травянистые двудольные растения. К этой группе ФМР относятся растения с ярко выраженными ксероморфными признаками (рис. 59). Подобные степные растения в высокогорьях обычно приурочены к горностепной или горно-пустынной растительности, а в более гумидных горах встречаются на южных склонах вне поясной структуры. Вместе с тем, для некоторых ультраореофитов так же характерен комплекс ксероморфных признаков. Еще большую сложность в этот вопрос привносит широкая экологическая амплитуда подобных растений, что позволяет некоторым из них произрастать как в горностепном, так и в альпийском поясе растительности, например, *Aster alpinus*, что позволяет рассматривать ксероморфные признаки растений в качестве преадаптации к некоторым местообитаниям высокогорий (возможно и наоборот). О.Е. Агаханянц (1981) считает, что проявление признаков ксероморфности у высокогорных растений неспецифичным, поскольку наблюдается однотипная закономерность в физиолого-биохимических процессах, как при воздействии низких температур, так и при влиянии засухи и ряда других экологических факторов (см. раздел 2.4.2. – «ксероморфоз»).



Рис. 59. Ксероморфные травянистые двудольные растения высокогорий: 1 – *Aster alpinus* (по: Степи..., 2002); 2 – *Leontopodium ochroleucum* (по: Флора СССР)

2.4. Дерновинные двудольные растения. К этой группе ФМР отнесены цветковые растения образующие не розеточные дерновинки (рис. 60), встречающиеся на выположенных хребтах, в приледниковой зоне, горных тундрах и холодных пустынях. Некоторые растения, отнесенные к этой группе близки к розеточным растениям (рис. 60, 1, 4, 5), от которых они отличаются тем, что представляют собой совокупность розеточных побегов (или сложных листьев) отходящих от одного основания, причем зона ветвления таких растений обычно находится ниже уровня субстрата, над которым возвышаются лишь верхушки розеточных побегов. У некоторых таких растений побеги имеют несколько уровней ветвления (рис. 60, 3), что приближает их к подушковидным растениям. В экстремальных условиях довольно большое количество высокогорных растений образует довольно плотные дерновинки (рис. 60, 2), что отражает тенденцию к формированию компактных жизненных форм. При достижении больших размеров такие растения можно отнести к плотным формам экотопических герпетофитов. Однако довольно много как розеточных, так и не розеточных дерновинных растений высокогорий не достигают больших размеров и не накапливают внутри субстрат. Наиболее плотные формы дерновинных и розеточных герпетофитов можно отнести к переходной к плотным формам «экотопических герпетофитов».

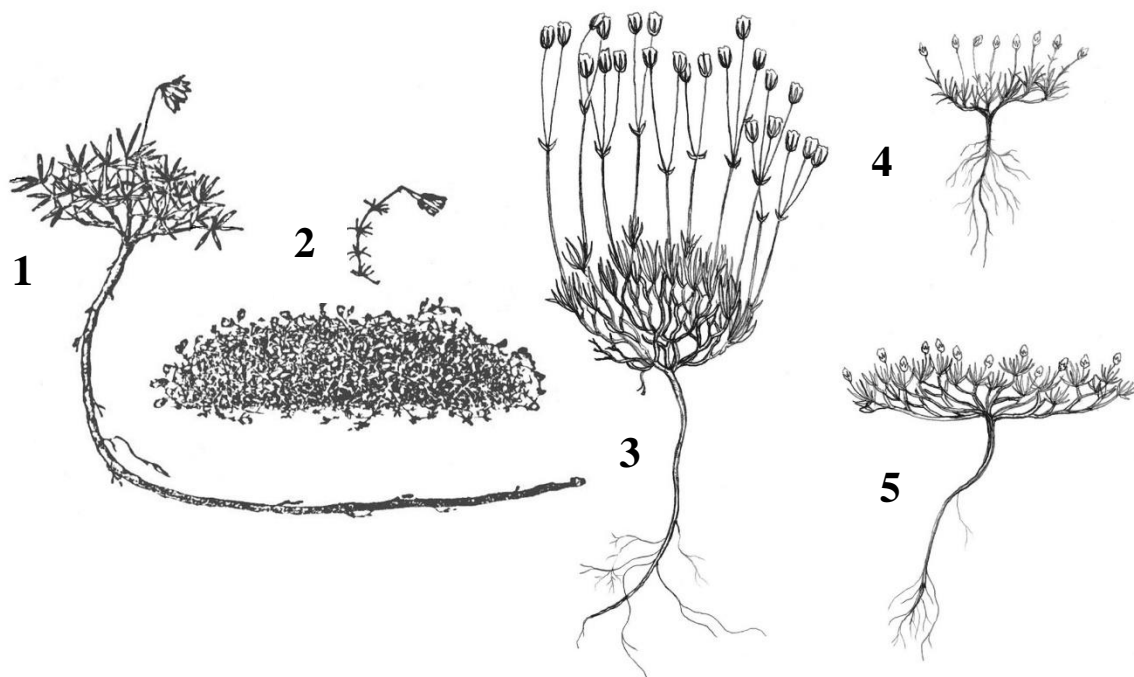


Рис. 60. Дерновинные двудольные растения высокогорий: 1 – *Trifolium polyphyllum* (по: Галенкин и др., 1940), 2 – *Minuartia imbricate* (по: Галенкин и др., 1940), 3 – минуарция весенняя (*Minuartia verna*), 4, 5 – мшанка моховидная (*Sagina saginoides*)

2.5. Дерновинные граминоиды. К этой группе относятся злаки, осоки и кобрезии (рис. 19, 20) образующие небольшие дерновинки. Широко распространены в горах, заходят на большие высоты. Наибольшего распространения достигают в семиаридных и аридных горах, где образуют ландшафт горных степей и кобрезиевиков. В высокогорьях встречаются и собственно высокогорные виды граминоидов, некоторые из которых образуют довольно плотные дерновины переходные к тусокам (рис. 61).

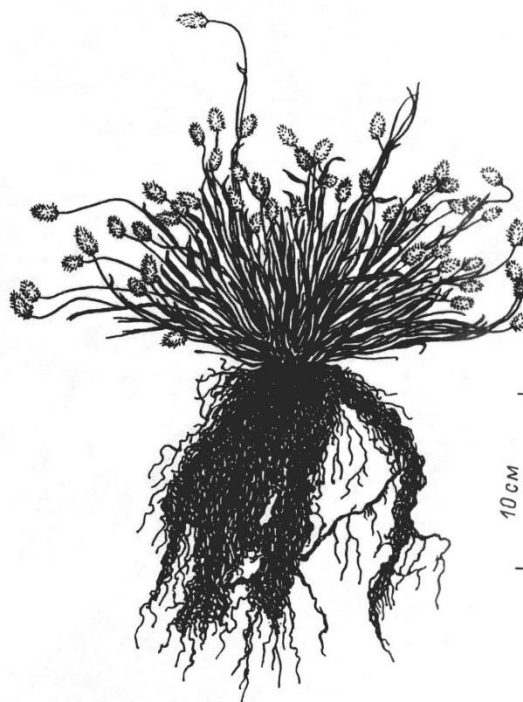


Рис. 61. Рыхлодерновинное растение (*Alopecurus glacialis*) растущее в субальпийском поясе Кавказа (по: Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984)

3. **Древесные герпетофиты.** К этой группе ФМР отнесены небольшие растения высокогорий с одревесневающими побегами. В зависимости от положения побегов по отношению к субстрату выделены три типа таких растений.

3.1. Псевдотравянистые растения. Этот ФМР характерен для наиболее суровых местообитаний верхней части высокогорной зоны, часто подверженных действию сильных ветров. Для этой группы растений, растущих на каменистых субстратах вблизи снеговой линии в субнивальном поясе, на гребнях хребтов и других подобных местообитаниях верхней части горных тундр и холодных пустынях характерна максимальная геофитизированность (см. раздел 2.4.2. – «геофитизация»). На поверхности субстрата у них можно увидеть лишь небольшие фотосинтезирующие модули. Основная часть таких растений в виде подземных побегов и корней находится в глубине субстрата. Таким образом, подобные ФМР в наиболее экстремальных условиях высокогорий используют более благоприятный температурный режим почв, имеющий более высокие средние значения температур, чем прилегающий слой воздуха (см. раздел 1.2), что благоприятно сказывается на общем температурном режиме растения. Миниатюрные надземные модули псевдотравянистых растений хотя и находятся в относительно благоприятных условиях высокогорного герпетобия (см. раздел 1.2.), но часто замерзают по ночам и в периоды непогоды. В этом случае пластические вещества из большой подземной части растений, поступая в надземные части, вероятно, способны быстро восстанавливать их функциональный статус.

Псевдотравянистые растения высокогорий можно разделить на две подгруппы – компактные и рыхлые.

3.1.1. Компактные псевдотравянистые растения имеют более цельные (не расползающиеся подземные модули) (рис. 46). Подобные растения обитают на мелкоземном, щебнистом, крупеообломочных субстратах, так и в трещинах камней.

3.1.2. Рыхлые псевдотравянистые растения, побеги которых распространяются в основном ниже поверхности субстрата, проникая между камнями и по системам трещин, как у *Waldcheimia tridactylites* (рис. 62), некоторых ив (рис. 63), *Dryas oxyodonta* (рис. 30) и др. У некоторых видов растений, относящихся к этому типу способность к формированию придаточных корней (виды родов *Salix*, *Dryas* и др.) способствует формированию широко распростертых подземных модулей, которые, разделяясь, образуют отдельные растения. Рыхлые псевдотравянистые растения близки к шпалерным растениям. Многие ивы в зависимости от степени геофитизации могут формировать как рыхлые псевдотравянистые ФМР, так и шпалерные ФМР, отличающиеся лишь тем, что в первом случае побеги расположены в верхней части субстрата, а во втором стелются по его поверхности.

3.2. Шпалерные ФМР (рис. 43). Для этой группы растений характерны распластанные над поверхностью субстрата (пресмыкающиеся) надземные органы, обычно не выходящие за рамки надземной части «высокогорного герпетобия» (см. раздел 1.2). Экологически образование стланцевой формы у субтропических вечнозеленых рододендронов связано с большим количеством снега, наиболее обильным в горах Кавказа у верхней границы

леса (Долуханов, 1980, Мазуренко, 1986). У других шпалерных растений плагиотропный рост побегов можно рассматривать как закрепленную в геноме адаптацию к существованию в экстремальных условиях высокогорий. Шпалерные и сильно распростертые побеги растений, безусловно, вне зависимости от их происхождения следует рассматривать как реакцию на прогревание субстрата и сильный ветер (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). Адаптационные особенности шпалерных растений в отношении температурного режима в значительной мере похожи на особенности других экотопических герпетофитов. Значительная вегетационная подвижность таких растений способствует быстрому захвату территории. Шпалерные растения, безусловно, характерны для наиболее суровых условиях жизни – водоразделов, склонов долин и каров (Ревякина, 1996), но в наиболее экстремальных условиях некоторые из них способны благодаря геофитизации образовывать рыхлые псевдотравянистые ФМР. В более благоприятных местообитаниях горных тундр часто доминируют длиннокорневищные кустарнички.



Рис. 62. Схемы расположения подземных побегов *Waldheimia tridactylites* (по: Волков, 2002)

3.3. Кустарнички. Этот ФМР имеет небольшие оротротные побеги, которые благодаря небольшим размерам располагаются в теплом приземном слое воздуха. В основном кустарнички распространены в нижней и средней частях высокогорной зоны, где осваивают каменистые местообитания. В горах Сибири большую роль в высокогорьях играют ленные кустарничковые растения из родов *Vaccinium*, *Empetrum*. Некоторые из кустарничков благодаря вегетативной подвижности способны быстро захватывать территорию (рис. 64). В верхней части высокогорий кустарнички становятся миниатюрными, в наиболее экстремальных условиях побеги кустарничков становятся плагиотропными или полностью погружаются в субстрат, то есть они становятся шпалерными или псевдотравянистыми растениями.

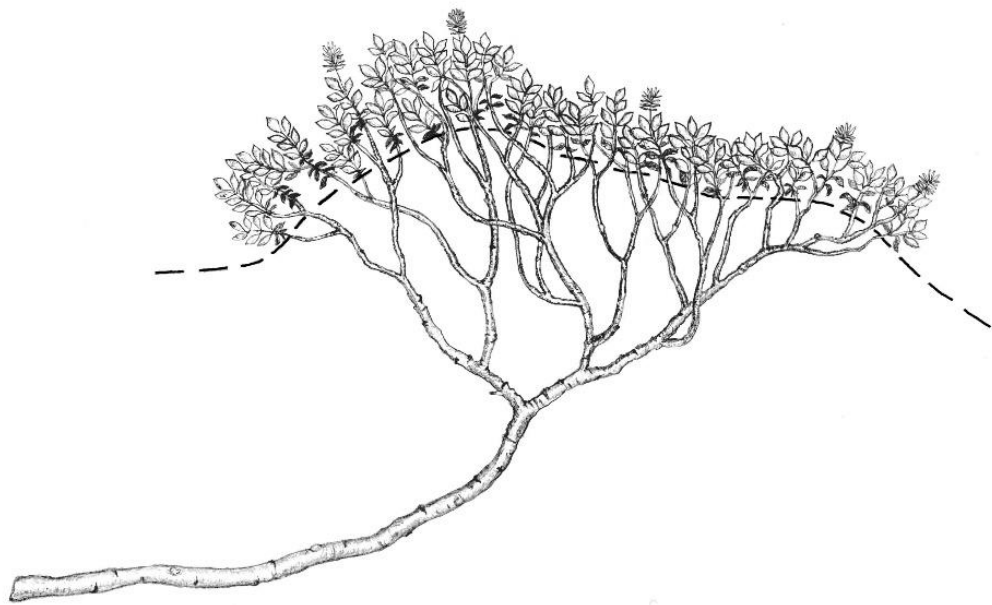


Рис. 63. Схема расположения подземных побегов ивы барбарисолистной (*Salix berberifolia*)

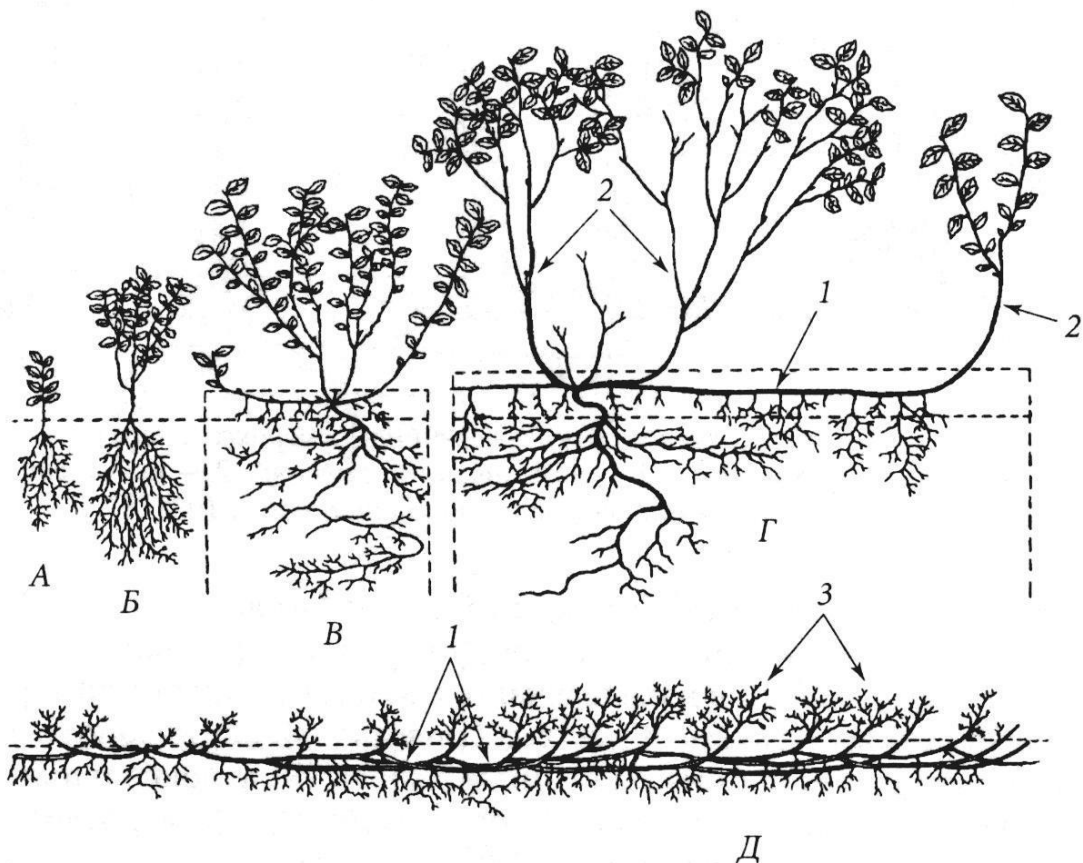


Рис. 64. Строение длиннокорневищных кустарников черники: 1 – погребенные ветви, 2 – стволы, 3 – парциальный куст (по: Ботаника..., 1988)

3.4. Нивелированные кустарники. В верхних поясах высокогорий значение кустарников уменьшается. Наивысшие пределы высотного

распространения кустарников в высокогорьях отмечены, в переходной зоне между Памиром и Бадахшаном на абсолютных высотах 4650 (*Lonicera semenovii*) и 4750 м над ур. м. (*Dasiphora driadanthoides*). (Луканенкова, Сидоров, 1961). Как правило, на относительно больших высотах, на обдуваемых гребнях, кустарники часто подвергаются снежной нивелировке, в результате чего образуется плотная, как бы подстриженная поверхность. Такие кустарники по размерам приближаются к кустарничкам и по форме к шпалерным растениям.

4. **Плотные формы «эктопических герпетофитов».** У подобных компактных биоморф форма надземного тела часто тяготеет к шаровидной, то есть с минимальной относительной площадью поверхности, в том числе фотосинтезирующей (см. раздел 2.4.3). Эта группа растений благодаря высокой теплоемкости в меньшей степени зависит от особенностей «высокогорного герпетобия». В результате перегнивания растительных остатков растений и сохранения их в сфере своей жизнедеятельности такие растения частично «решают» проблему бедности субстрата своих местообитаний.

4.1 Подушковидные растения. Ярким примером компактных жизненных форм служат подушковидные растения (рис. 21, 36; 40.1.), которые являются одной из наиболее характерных для высокогорий жизненных форм растений, широко распространенной в горных системах Земли. Полушаровидная форма тела этих растений является результатом тенденции к уменьшению контакта растения с экстремальной окружающей средой и создания внутренней (внутри подушки) среды, режим показателей которой (температура, содержание влаги и питательных веществ) существенно отличает её от внешней среды (т.е. местообитаний) (Волков, 2001). Имея минимальную фотосинтезирующую поверхность (как отмечали 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 сообщества, а часто и того меньше (рис. 65), эти растения демонстрируют, что высокая биологическая продуктивность в экстремальных условиях не является необходимой для выживания. При противостоянии с экстремальным окружением гораздо важнее сохранение целостности организма, чему способствуют экологические особенности таких ФМР.

Ch. Körner (1999) рассматривает подушковидные растения в качестве эффективных тепловых ловушек. Высокие температуры фотосинтезирующего слоя, так же, как и его замерзание могут являться стрессовым фактором для подушковидных растений, и, в суммарной устойчивости этих растений не последнюю роль играет широкая физиологическая толерантность листьев к температурному диапазону. Отмеченные ранее особенности терморегуляции (рис. 37, 38) и накопления питательных веществ в сфере жизнедеятельности (рис. 40), позволяют говорить о высокой степени автономности подушковидных растений от экстремальных условий среды. Стабильный температурный режим внутри подушек, как результат высокой теплоемкости

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);

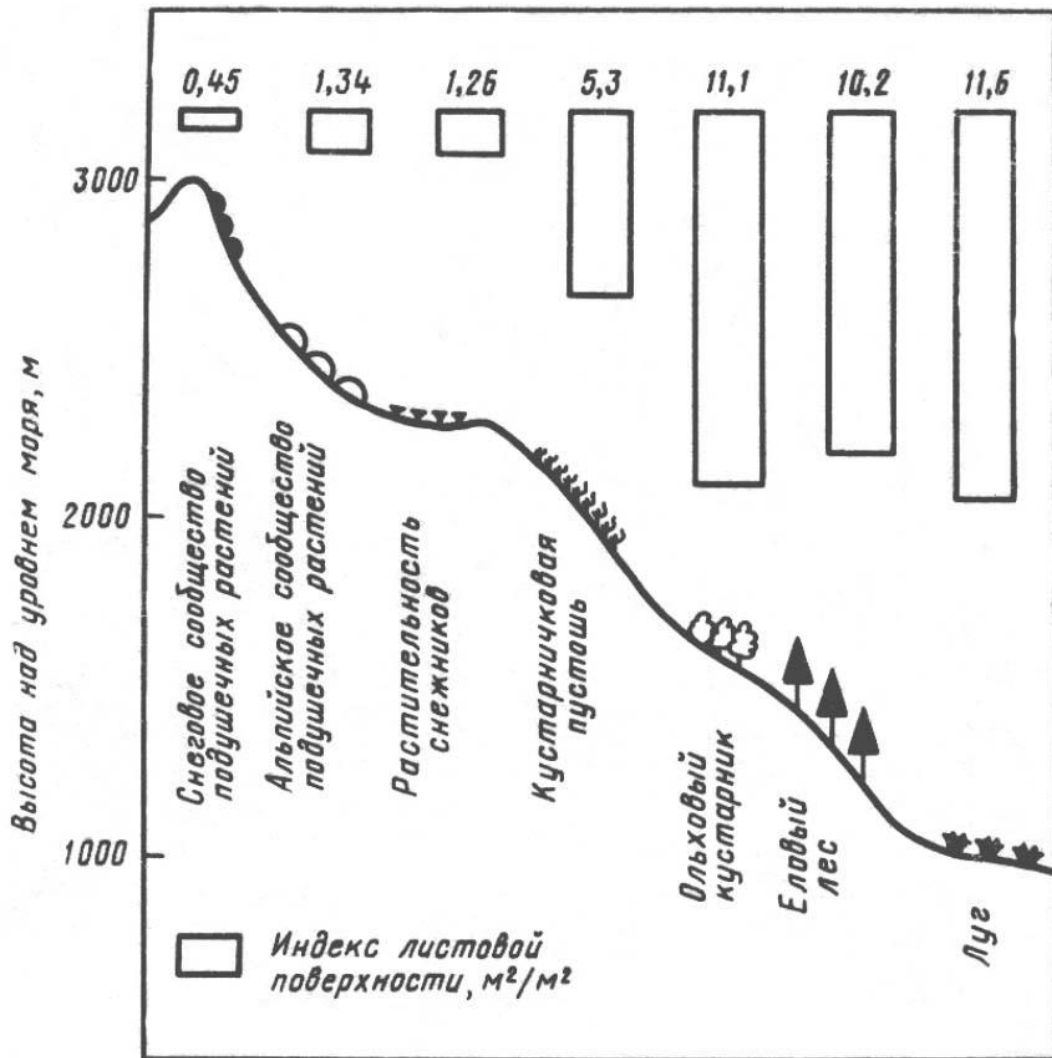


Рис. 65. Индекс листовой поверхности различных типов растительности высотных поясов Альп. На границе леса и при переходе к безлесным сообществам с незначительной сомкнутостью индекс скачкообразно уменьшается (по: Лархер, 1978)

б) способствует процессам гумусообразования внутри тела подушек, даже при замерзании поверхностного фотосинтезирующего слоя;

в) 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 мерзлом субстрате) (Волков, 2003). Это позволяет подушковидным растениям сохранять высокую функциональную активность относительно небольшого объема фотосинтезирующих органов. 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 площади объема листа. В результате этого они имели наибольшие значения индексов мембран клеток и хлоропластов, свидетельствующие об их высокой функциональной активности.

По-видимому, на верхнем (микротермном) пределе распространения подобных растений способность к относительной терморегуляции является наиболее значимой адаптацией, обеспечивающей относительно стабильные условия протекания физиологических процессов на фоне микротермных и гипердинамичных условий их местообитаний (Волков, 2002[a]).

Способность к локальному почвообразованию и поступление питательных веществ в область корневой системы, наряду с большим сроком существования, позволяет подушковидным растениям достигать значительных величин на крайне бедных питательными веществами субстратах (см. раздел 2.3.4).

Устойчивость подушковидных растений к векторным воздействиям среды (сильным ветрам, снежному шлифованию, подвижке субстратов на осыпных склонах) достигается за счет обтекаемой и плотной (порой чрезвычайно плотной) жизненной формы. В частности, благодаря этому, компактные подушковидные растения становятся более обильными в местообитаниях с сильными ветрами (Вальтер, 1975; Körner, 1999).

Экологические особенности подушковидных растений также способствуют адаптации их к обитанию в нижней части высокогорной зоны и среднегорьях аридных и семиаридных гор, где они определяют характерный облик ландшафта нагорных ксерофитов.

К типу плотных или компактных жизненных форм можно отнести плотнодерновинные цветковые растения, образующие многолетние плотные надземные структуры, достигшие на определенной стадии развития значительных размеров и накапливающие внутри структуры богатый питательными элементами субстрат (рис. 78). Функционально такие растения близки к подушковидным растениям, в отличие от внешне сходных травянистых растений, дерновины которых отмирают зимой (фото 33). Такие растения внешне похожи на подушковидные растения, от которых их отличают отсутствием стержневой корневой системы.

4.2. Плотнодерновинные граминоиды (туссок, tussock). Плотнодерновинные злаки являются наиболее обильными жизненными формами на устойчивых (не осыпных) субстратах средних высот высокогорной жизненной зоны по всему миру (рис. 65.1.). Подобные растения достигают в тропических высокогорьях высоты 0,5–1 м высоты при таком же диаметре. Их очень жесткие листья не опадают после пожелтения, поэтому луга туссоковых злаков не имеют цвета свежей зелени (Вальтер, 1968). Наноклимат туссоков изменяется специфическим путем за счет мертвых

частей листьев (за исключением наиболее молодых экземпляров), которые из-за отмирающей верхней части получают эффективный ветровой заслон, что обуславливает защиту внутренней части дерновины. Гниющие, но еще остающиеся на растении листья вносят свою лепту в сохранение благоприятной среды тусока. Однако, в гумидных горах, где тусоки более обильны, их дерновины обычно нагреваются меньше, чем более простертые растения (Körner, 1999) (рис. 66). В противоположность этому, сердцевина тусоков в более аридных горах часто высыхает (афро-альпийская *Festuca pilgeri*), и может иметь более высокую температуру, чем температура окружающего воздуха (Beck, 1994; Körner, 1999). Цена, которую приходится платить за отмирание значительной массы листьев, – это малая суммарная площадь зеленых листьев (индекс листовой поверхности (LAI) у тусоков приближается к таковому у подушек и оценивается между 2 и 3 м² листовой площади на каждый квадратный метр площади поверхности) (Cernusca, 1977; Hnatiuk, 1978; Körner, 1999). Как и в случае с подушковидными растениями, контроль цикла питания и возможного долговременного захвата пространства и устойчивости к замораживанию и огню (Beck, 1994; Körner, 1999) может быть не менее или даже более важной селективной причиной, чем нагревание дерновины (Körner, 1999). Другой важной адаптацией к условиям высокогорий может быть устойчивость дерновин тусоков с достаточно большой теплоемкостью к высокой динамике температурных показателей в окружающей среде.



Рис. 65.1. Овсяница Крылова (*Festuca kryloviana*) (Курайский хребет, Алтай) (фото автора)

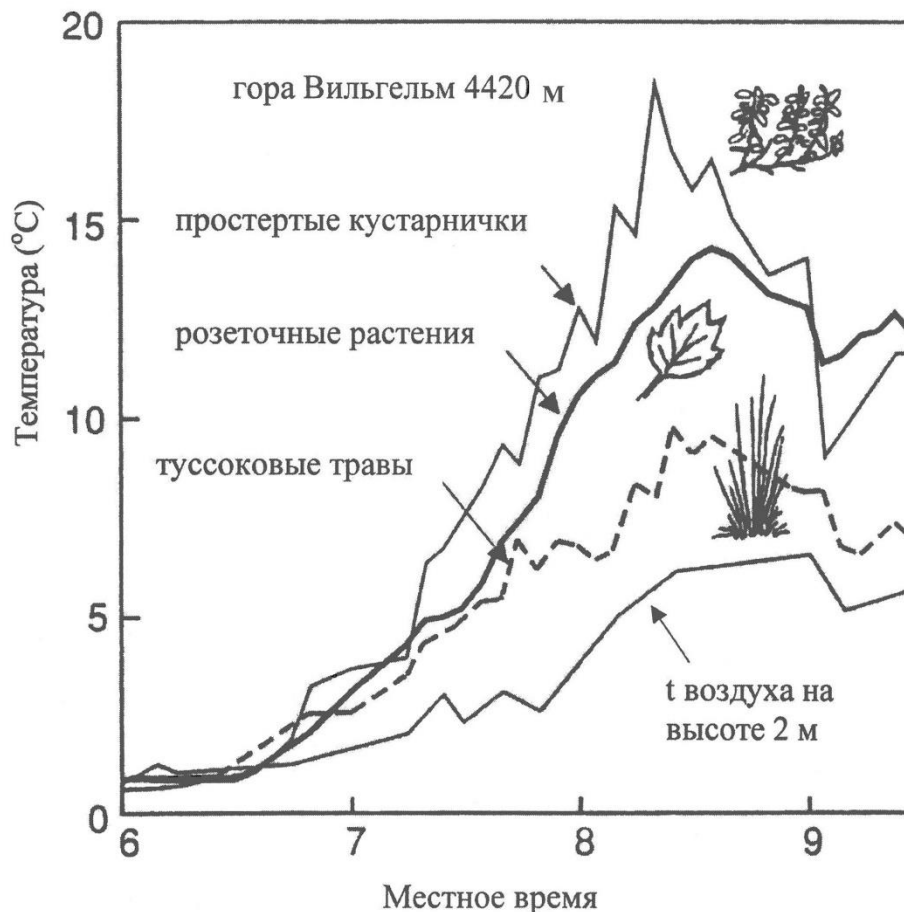


Рис. 66. Особенности влияния жизненной формы на температуру листьев в гумидной тропико-высокогорной растительности на 4420 м высоты над ур. м. на горе Вильгельм, Новая Гвинея. Простёртый микрофильный кустарничек *Styphelia sauaveolens* (Eupacridaceae) наиболее сильно нагревается (на 13 градусов) при коротких пиках сильной радиации, в то время как дерновина *Deschampsia klosii* (Poaceae) показывает наименьшие отклонения от температуры воздуха (максимум 5 градусов). Травянистые розетки *Ranunculus saruwagedicus* являются только немного меньше менее эффективными ловушками термальной энергии, чем кустарнички (по Körner et al., 1983, Körner, 1999)

Функциональные морфотипы растений относительно благоприятных местообитаний высокогорной зоны.

5. Мезоморфные растения высокогорных лугов. Для этой группы ФМР характерно обитание в менее экстремальных условиях – субальпийских и альпийских лугах, возле стаивающих снежников и водотоков в альпийском и субальпийском поясах. Отдельные растения, относимые к этой группе, встречаются вблизи верхней высотной границы распространения растений.

5.1 Среднетравные травянистые многолетники среднетравных альпийских лугов и берегов ручьев альпийского пояса (*Doronicum altaicum*, *Trollius altaicus*, *Swertia obtusa* и др.) (рис. 67), высота которых обычно не превышает пятидесяти сантиметров. Адаптация к климату высокогорий у таких растений, по-видимому, осуществляется, в основном, на физиологическом и биоритмологическом уровнях. Некоторые растения имеют систему межклеточных полостей (особенности подобных растений рассматриваются в разделе 2.2.2). Наряду с адаптацией к существованию в

высокогорьях, для них характерны стратегии выживания в сомкнутых сообществах растений.

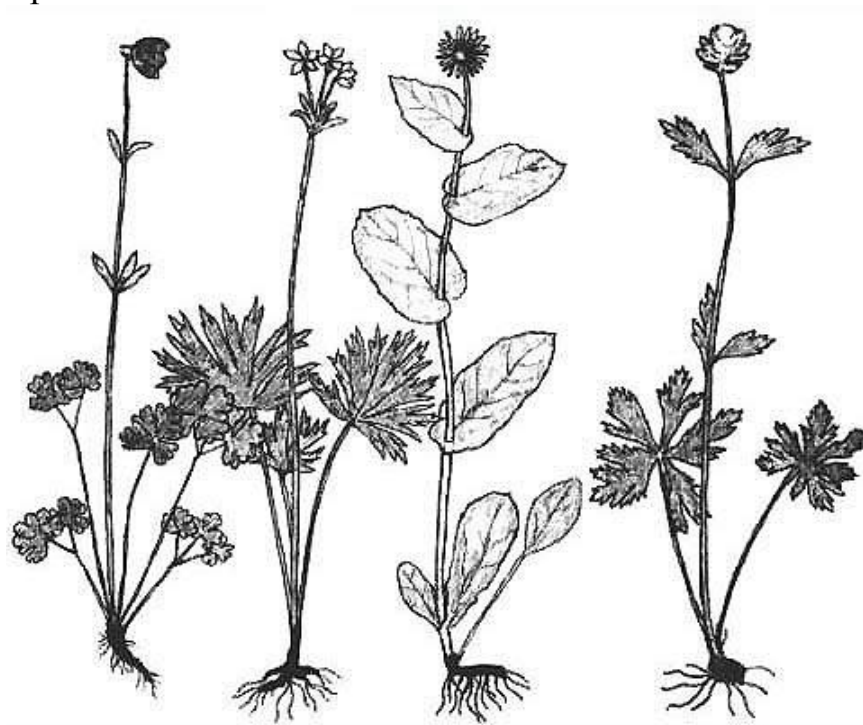


Рис. 67. Растения среднетравных альпийских лугов: С лева на право: *Aquilegia glandulosa*, *Anemonastrum narcissiflorum*, *Dronicum altaicum*, *Trollius altaicus* (рисунок сделан по материалам гербария ТГУ)

5.2. Высокотравье субальпийского пояса. К этому ФМР относятся травянистые растения лесного пояса, часто доминирующие в субальпийском поясе (*Cirsium heterophyllum*, *Veratrum lobelianum*, *Vupleurum aureum* и др.) и близкие к ним по строению и экологическим особенностям собственно высокогорные растения (*Rhaponticum carthamoides*, *Saussurea frolovii* и др.) (рис. 68). Для этих растений, достигающих иногда высоты полутора метров, характерно мезоморфное строение без всяких признаков морфологической адаптации к произрастанию в высокогорьях. Благодаря несколько большей степени экологической толерантности видов высокоотравья по сравнению с деревьями, эти растения произрастают выше границы леса, что позволяет им избегать конкуренции с деревьями за ресурсы.

6. **Прямостоячие кустарники** – ФМР характерные в основном для нижней части высокогорной зоны. Сюда отнесены различные по экологии и морфологии виды.

Кустарники (*Betula rotundifolia*, виды рода *Salix*) на Алтае выше границы леса часто образуют труднопроходимые заросли – ерники (рис. 68.1.). Для Закавказья характерны заросли рододендрона кавказского (*Rhododendron caucasicum*), обычно чередующиеся с субальпийскими лугами (Вальтер, Алехин, 1936). Большое значение рододендроны имеют в Гималаях.



Рис. 68. Растения высокотравных субальпийских лугов Алтая: С лева на право: *Saussurea frolovii*, *S. latifolia*, *Raponticum carthamoides*, *Phlomis oreophila*, *Vupleurum aureum*, *Cirsium heterophyllum* (рисунок сделан по материалам гербария ТГУ)



Рис. 68.1. Заросли карликовой березки (*Betula rotundifolia*) с примесью ив часто образуют труднопроходимые заросли на границе леса и высокогорий (Теректинский хребет, Алтай) (фото автора)

Кедровый стланик (*Pinus pumila*) (рис. 68.2.), широко распространён в подгольцовом поясе горных систем Восточной Сибири. Это растение имеет довольно большой ареал и создаёт на больших площадях своеобразные стланиковые «леса». У него обычно нет ствола, и прямо от корневой шейки отходит много ветвей, которые формируют чашеобразный куст высотой до 2,5 м и диаметром до 4–5 м. Иногда ствол развивается, но он лежит на земле, а ветви растут однобоко вверх. Такого рода стланики представляют собой генетически закреплённые формы, приспособленные к совокупности суровых климатических условий, в том числе к низким температурам и ветру (Прокопьев, 2001). Самой интересной экологической особенностью кедрового стланика является способность к активному полеганию при наступлении морозов. Благодаря этому выпавший снег засыпает кусты стланика, пригнувшиеся или даже прижавшиеся к поверхности почвы при наступлении отрицательных температур. Способность к полеганию отмечена и у других кустарников – *Betula exilis*, *B. middendorffii* и в слабой степени у *Juniperus sibirica*. Летом такие кустарники выносят свою ассимилирующую поверхность над травянистым и кустарниковым ярусами, что имеет преимущество перед шпалерными растениями (Гроссет, 1959).



Рис. 68.2. Кедровый стланик (*Pinus pumila*) на хребте Кодар (Витимский заповедник (Заповедники Сибири, 1999)

В верхних поясах высокогорий значение кустарников уменьшается, хотя кустарники встречаются и в наиболее суровых условиях высокогорной зоны. Например, кустарники (виды рода *Salix*), растущие в долине Актру (Северо-Чуйский хребет, Атай), на высоте около 3000 м над ур. м., на россыпи из темных горных пород достигают метровой высоты, чем очень контрастно

отличаются от других растущих здесь растений, высота которых обычно не превышает 5–10 см. Местообитания этих ФМР и их функциональное значение в экстремальных условиях не изучено. Можно предположить, что подобные растения используют благоприятные периоды, во время которых листья находятся в теплых потоках воздуха, поднимающегося от нагреваемых лучами солнца камней. Вместе с тем, приподнятые над поверхностью листья избегают возможного теплового повреждения от камней при нагревании их прямыми лучами солнца до экстремальных для растений температур.

7. **Деревья** – ФМР в целом не характерный для высокогорий, нижняя граница которых определяется верхним пределом распространения леса (см. раздел 1.1.). Некоторые деревья и группы деревьев могут заходить гораздо выше основной границы леса, но они, как и деревья на верхней границе леса несут признаки угнетения (по Горчаковский, 1975 с изменениями):

1. Вследствие суровости климата прирост деревьев как по высоте, так и по диаметру замедлен

2. Постоянно дующие ветры при затруднённом доступе воды из почвы, а также снежная коррозия, вызывают отмирание почек и молодых побегов с наветренной части ствола и на его вершине, в то время как с противоположной стороны и в зоне защищённой снежным покровом почки и побеги отмирают меньше, что ведёт к образованию юбочных и флагообразных форм деревьев, часто с отмершими вершинами у верхней границе леса. Иногда в результате снежной коррозии происходит оголение стволов деревьев от коры.

3. Отмирание в результате зимнего иссушения и снежной нивилировки побегов, возвышающихся над уровнем снежного покрова вызывает стланиковый характер роста деревьев.

4. Давление снега и изморози, нависающих на ветвях и сползание по склону уплотнённых снежных масс способствует искривлению стволов деревьев и выработке стланиковой формы.

5. Малая мощность почвы и недостаточная прогреваемость слоя почвы вызывает поверхностное расположение корней деревьев.

С другой стороны, стланиковые и юбочные формы деревьев, возникшие в результате развития в неблагоприятных условиях, оказываются благодаря распластанной форме более адаптированными к существованию в высокогорьях. Характерно, что стланиковые формы деревьев и деревья с флагообразной и юбочной формой кроны можно встретить в одном месте у одного и того же вида, например, у *Pinus sibirica* в Кузнецком Алатау вблизи высотной границы леса.

Часто семена деревьев распространяются гораздо выше границы леса, благодаря чему угнетенные проростки деревьев можно встретить вплоть до средней части высокогорной зоны (рис. 68.3.), где они обычно скоро погибают.

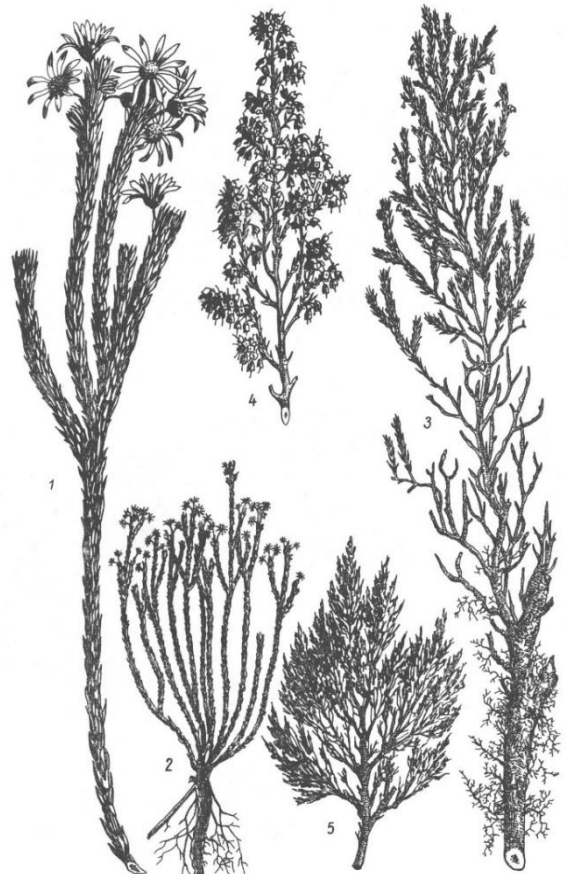


Рис. 68.3. Угнетенный экземпляр молодого сибирского кедра (*Pinus sibirica*) проросший в дернине дриады (*Dryas oxyodonta*) в пригребневой части Северо-Чуйского хребта (Алтай)

Функциональные морфотипы растений экваториальных и тропических высокогорий

8. **Прямостоячие кустарники и кустарнички экваториальных высокогорий с оротропными побегами** (рис. 69). Вполне вероятно, что эти растения не нуждаются в расплывчатых жизненных формах, а наоборот «стремятся» поднять свои модули над поверхностью почвы, колебания температур которой в результате нагревания днем и замерзания в ночной период могут негативно сказаться на их функционировании.

Рис. 69. Кустарнички из альпийского пояса Килиманджаро (по: Вальтер, 1968): 1 – *Euryops dacrydioides*; 2 – общий вид растения; 3–4 – растение, раньше называвшееся *Ericinella mannii* (вероятно *Philippia*); 5 – то же, уменьшено



С другой стороны, в условиях сильной инсоляции испарение может достигать значительных величин, вследствие чего у этих растений развиваются листья эрикоидного типа (Вальтер, 1968). Существование таких растений наряду с розеточными мегафитами позволяет говорить о принципиальных отличиях условий существования растений экваториальных высокогорий от высокогорий с сезонной сменой времен года и существенной роли неблагоприятного для жизнедеятельности периода в формировании жизненных форм высокогорных растений в горах с сезонным климатом.

9. **Розеточные мегафиты** характерны для высокогорий экваториальной зоны, придавая характерный облик ландшафту парамо. Некоторые растения из рода *Senecio* (рис. 22.2., 70) в горах экваториальной Африки представляют собой плотную розетку листьев на толстом стебле высотой от 3 до 5 (12) метров.

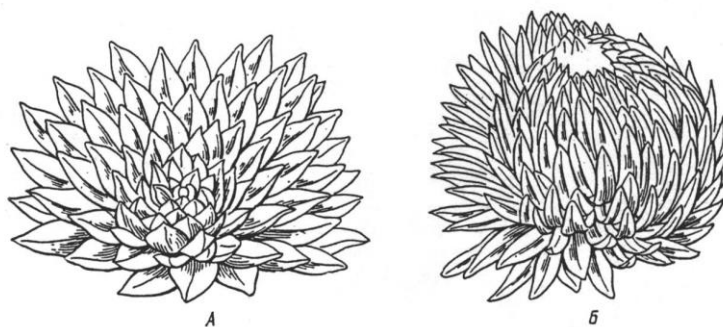


Рис. 70. Розеточные мегафиты в высокогорьях Восточной Африки (вверху – сообщество мегафитов и тусоковых злаков – «парамос» в восточной Африке (рис. по книге Мир географии, 1984), внизу – розетка листьев розеточного мегафита (высокогорья Кении, 4500 м) (по Горышиной, 1979). А – днём, Б – ночью

В Тропических высокогорьях Южной Америки сходные с *Senecio* формы образует другие сложноцветные растения из рода *Espeletia* достигающие пятиметровой высоты (Растительный ..., 1982), образующие неветвящиеся биоморфы, с многочисленными длинными, беловойлочно опушенными листьями, собранными в розетку; в центре которой образуется розетка, где расположены репродуктивные органы (рис. 58, С) (Нахуцришвили, 1981). К другому типу розеточных мегафитов экваториальных высокогорий относятся люпины, растущие в экваториальных Андах называемые «пушистыми свечами», гигантские лобелии экваториальных гор Африки и *Senecio brassica* (рис. 71), *Anaphalis* гор экваториальной Азии и др. (Вальтер, 1968).

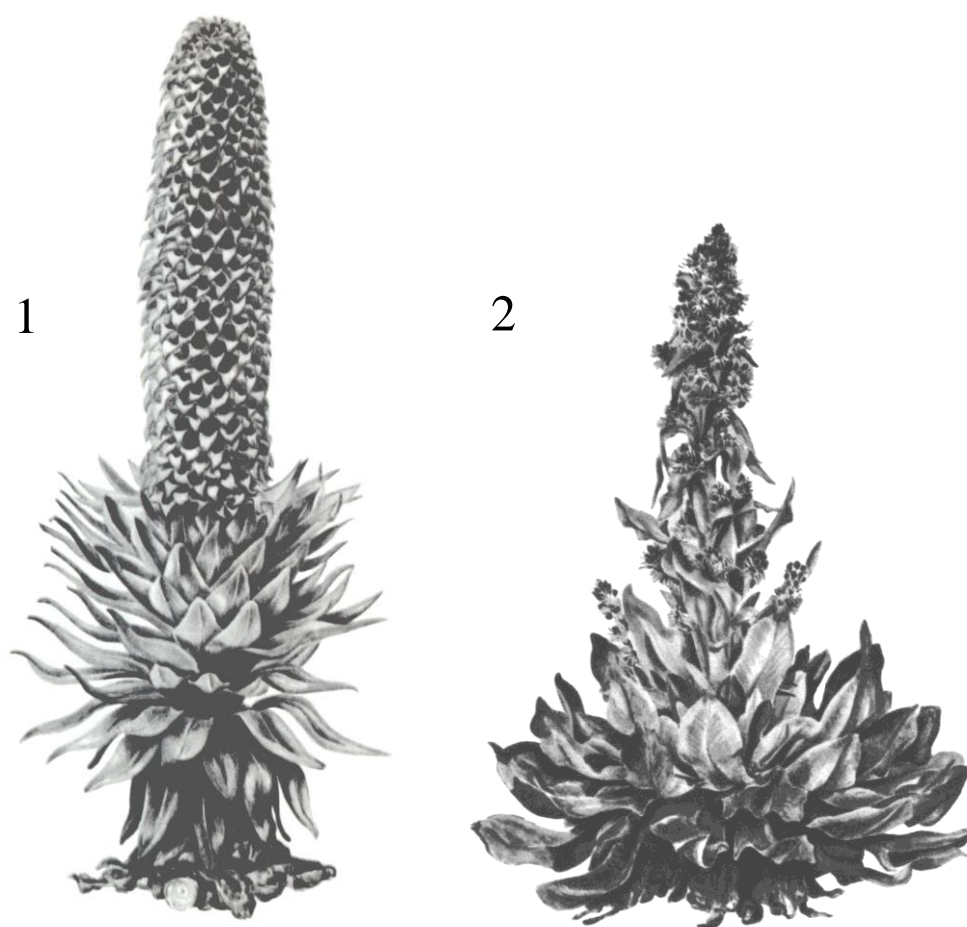


Рис. 71. Розеточные растения из высокогорий экваториальной Африки (по: Адамсон, 1977): 1 – *Lobelia*; 2 – *Senecio brassica*

Ассимилирующие листья у таких растений играют роль отсутствующих почечных чешуй, сохраняя почку от сухости (Christ, 1885; Гатцук, 1976). В благоприятные периоды подобные растения раскрывают розетки и закрывают их при непогоде и ночью, предохраняя тем самым, молодые и чувствительные сердцевины розеток, температура внутри которых обычно не опускается ниже нуля (рис. 72). 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). Вода в розетке лобелии содержит пектин – желатиноподобное вещество, замедляющее испарение (Кряжимская, 2001), что спасает эти растения от потерь влаги в условиях чрезвычайно сильной инсоляции. Таким образом, строение розеточных мегафитов тропических высокогорий (как и подушковидных растений) 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 пронизывающих толщу некоторых криофитных подушковидных растений).

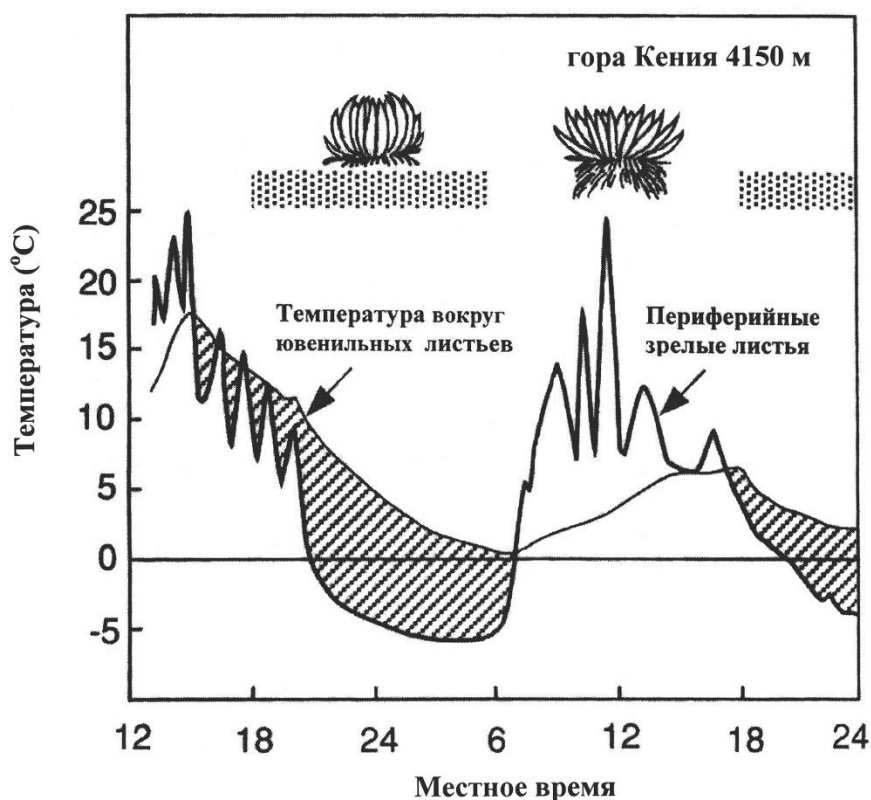


Рис. 72. Суточные колебания температуры в отмирающих наружных частях и ювенильных молодых гигантских тропических розеток лобелии кенийской (*Lobelia keniensis*) на горе Кения (4150 м над ур. м.), которые показаны во время закрытия и открытия розетки лобелии. Температуры в глубине розетки измерены внутри жидкого экссудата в наиболее активно растущей части розетки (по: Beck et al., 1982; Körner, 1999)

Анализ функциональных особенностей гигантских розеточных растений высокогорий Африки, позволяет рассматривать эти ФМР, как приспособление к резким колебаниям температуры воздуха и почвы, интенсивной солнечной радиации и низкой абсорбционной способности воды в периодически замерзающих почвах (Нахуцришвили, 1974 [а]).

В дополнение к выделенным ФМР высокогорий можно выделить «коллективные», состоящие из отдельных особей. Рассмотрение подобных группировок в данной классификации довольно условно и оправдывается лишь тем, что функционально они представляют собой подобие целостного организма.

Клональные ФМР и растительные конфасции

Клоны в виде пятен. Вблизи снеговой линии, где встречаются эти образования, состоящие из большого количества отдельных растений, их можно рассматривать как один надорганизм, учитывая их клональное происхождение и часто сохраняющуюся связь между особями. Подобные клоны растений могут создавать плотные структуры, менее продуваемые ветром, сохраняющие субстрат, то есть приобретающие преимущества плотных ФМР.

Растительные конфасции из различных биологических групп растений (см. раздел 2.6.). Дерновина, созданная большей частью несколькими видами растений в субнивальных горах Кавказа, регулирует температурный режим растений, и таким образом достигается тепловой гомеостаз, благодаря которому растения способны более или менее нормально регулировать физиологические процессы при высоких температурах поверхности субстрата (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984).

Необходимо отметить, что система морфологических типов растений не являются абсолютно универсальной. При отнесении конкретных растений к определенному ФМР могут возникать трудности обусловленные:

1. особенностями онтогенетического развития растения, обуславливающих переходные фазы в морфологическом развитии растений.
2. филогенетической эволюцией растительного покрова, обуславливающей трансформацию одних ФМР в другие. Например, некоторые суккулентные растения в высокогорьях приобретают форму подушковидных растений, что позволяет говорить о параллельных тенденциях в трансформации некоторых биоморф.
3. наличием переходных форм, которые трудно отнести к конкретным ФМР.
4. наличием не исследованных ФМР.

В рамки одного ФМР могут входить растения различных архитектурных моделей, с различными соотношениями метамеров. В данной системе нет единого «алгоритма» разнесения растений по группам. Например, важным критерием выделения первых групп является небольшой вертикальный размер надземных модулей растений – «экопических герпетифитов», что является наиболее значимой адаптацией к существованию в экстремальных условиях верхней высокогорной зоны. В менее экстремальных условиях высокогорий совокупность экопических факторов сдерживающих рост растений ослабляет свое влияние, что проявляется не только в больших горизонтальных размерах растений, но и в преобладании оротропных типов побегов, что естественно определяет состав жизненных форм.

Приведенная классификация морфологических типов высокогорных растений не претендует на полноту и нуждается в уточнении и дополнении. Кроме того, в дополнение к исследованию морфологической структуры растений перспективно исследование феноритмики растений и особенностей их метаболизма, что может дать полную картину функционирования растений в высокогорьях.

Распределение функциональных морфотипов растений в высокогорных ландшафтах

Закономерность в сменах различных типов растительности, прослеживаемая в различных высокогорных ландшафтах, несомненно, имеет связь с морфологическим составом растительности или преобладающими жизненными формами растений. Но, при этом, необходимо учитывать неодинаковую причинную обусловленность тех или иных морфо-экологических преобразований, которым подвергаются растения, проходя путь превращения в высокогорные формы – ореофиты – в условиях высокогорного ландшафта того или иного типа, что отмечал А.И. Толмачев (1948).

Анализ морфологического состава растительности высокогорных ландшафтов возможен путем учета биоморфологического разнообразия и количественными показателями присутствия биоморф в различных типах ландшафтов.

Для оценки значения ФМР в формировании ландшафтов высокогорий мы распределили их по диагностическим группам по принципу, принятому в фитоценологии.

1. **Преобладающие** – ФМР преобладающие в ландшафте.

2. **Добавочные** – ФМР присутствующие в ландшафте обычно в небольшом количестве, как правило, в специфических (не зональных местообитаниях).

3. **Индивидуализирующие** – ФМР определяющие характерный облик ландшафта. Могут преобладать в ландшафте, тогда они совпадают с первой группой, или при относительной немногочисленности придавать характерный ландшафтный облик местности (например, розеточные мегафиты).

4. **Дифференцирующие** – ФМР присутствующие только в конкретном ландшафте (или группе ландшафтов).

Распределение различных групп ФМР в высокогорных ландшафтах имеет свои особенности, определяющие специфику их растительного покрова (табл. 8). Ландшафты в таблице приведены в порядке, учитывающем максимальное сходство между соседними типами, что подтверждается соседством их в высокогорьях и наличием переходов. ФМР отнесенные в таблице к одной категории могут довольно сильно отличаться в различных высокогорных ландшафтах. Например, если в холодных высокогорных пустынях среди миниатюрных растений преобладают малакофильные, мезоморфные растения, то представляется, что в горных пустынях среди этой группы

преобладают миниатюрные растения с ксероморфными признаками. Миниатюрные травянистые многолетники в различных ландшафтах представлены не одинаково, например, в горных степях эта группа представлена в основном ксероморфными двудольными и дерновинными граминоидами. Распределение ФМР в семи первых типах высокогорных ландшафтов характерно для Азии, в то время как в альпийском ландшафте Новой Зеландии тусоки являются преобладающим ФМР, что отражает специфику этой горной системы.

Характер распределения ФМР в ландшафтах имеет свои закономерности. Большое количество преобладающих ФМР в холодных пустынях и горных тундрах соответствует тенденции полибиоморфности растительных сообществ в наиболее экстремальных условиях высокогорной зоны. Отсутствие индивидуализирующих ФМР в холодных пустынях объяснимо крайне малым ландшафтным значением растительного покрова, представленного здесь немногочисленными одиночными цветковыми расменями или микрогруппировками или только моховидными и лишайниками.

При исследовании разнообразия функциональных морфотипов растений необходимо учитывать, что экологический диапазон многих из них может охватывать достаточно большой объем местообитаний. Многие ФМР представлены в нескольких высокогорных ландшафтах, но не всегда их можно рассматривать как различные функциональные морфотрипы. В некоторых случаях местообитания, являющиеся типичными для одного ландшафта могут встречаться в другом типе ландшафта. В таком случае одни и те же морфотипы растений встречающиеся в этих местообитаниях нельзя рассматривать как различные ФМР. В других случаях морфотипы растений могут рассматриваться как различные ФМР. Например, псевдотравянистые растения в экстремальных условиях холодных пустынь являются абсолютными экотопическими пациентами. В менее суровых условиях тундровых ландшафтов псевдотравянистые растения могут достаточно успешно конкурировать с другими растениями в сомкнутых растительных сообществах (рис. 30), то есть функциональная значимость одной и той же морфологической структуры в различных условиях различна, что позволяет относить такие морфотипы к различным ФМР.

Анализ морфологического строения показал значительное структурное сходство большинства криофитных и ксерофитных подушковидных растений Алтая. Кривофитные подушковидные растения встречаются в верхней части альпийского, горно-тундровом и субнивальном поясах, ксерофитные – в горностепном поясе, то есть сходные морфотипы подушковидных растений можно рассматривать как различные ФМР. Например, подушковидную жизненную форму *Silene turgida*-типа (см. раздел 2.4.1) у криофитных подушковидных растений можно рассматривать как адаптацию к комплексу факторов среды, характеризующих местообитания верхних поясов 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 такой тип у ксерофитных подушковидных растений 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 (Волков, 2003). В различных условиях морфологические признаки конкретной жизненной формы растений могут существенно вырывать, например, для ландшафта нагорных ксерофитов характерны колючие подушковидные растения, для тропических высокогорий характерны сильно опушенные подушки. В каждом случае сумма лимитирующих факторов, способствует модификационной изменчивости подушковидной жизненной формы, заселяющих различные местообитания, но в том случае если изменения не принципиальны в плане изменения морфологической структуры, мы можем относить такие подушковидные растения к различным ФМР.

Морфологическая адаптация растений к тем или иным местообитаниям возможна не только в сфере надземных модулей. Например, в нижней части высокогорий Юго-Восточного Алтая и прилегающей части Тывы и Монголии встречается *Saussurea orgaadayi*, в Тыве и Монголии встречается *Saussurea dorogostaiskii* (рис. 73). Эти травянистые, мезоморфные растения-психрофиты, надземная часть которых весьма похожа на растения высокотравных субальпийских лугов, при этом являются облигатными петрофитами (растут на щебнистых склонах, курумах, скалах и осыпях) прирученными к нижней части высокогорной зоны. Специализация к субстрату выражена в стержневых корневых системах (рис. 73), специализированных к проникновению между камнями и отличающихся от корневых систем субальпийского высокотравья (рис. 68).

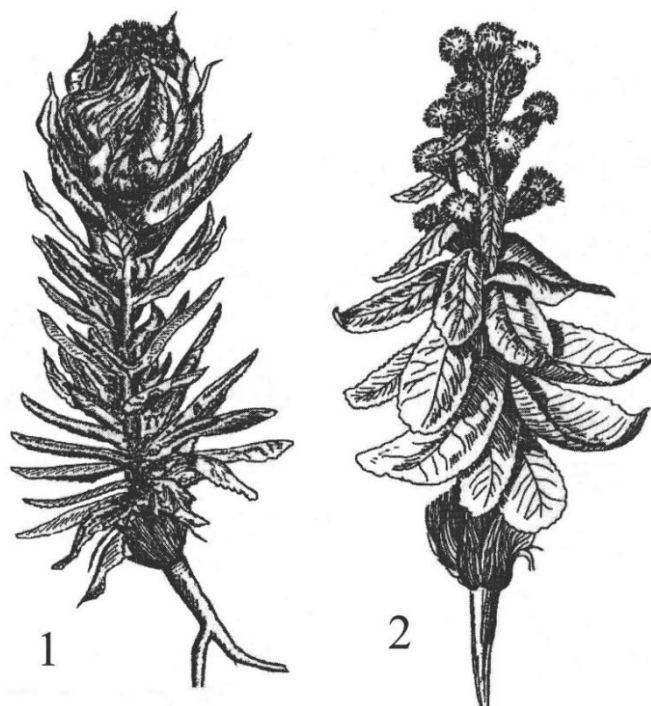


Рис. 73. 1 – *Saussurea orgaadayi*, 2 – *S. dorogostaiskii* (по: Красная книга..., 1999)

Этот пример показывает, что морфология надземных и подземных органов растений высокогорий имеет относительно малую степень корреляции не только в экстремальных условиях (что отмечалось в разделе 2.4.7.). Экология подобных растений не изучена, но можно предполагать, что мезоморфные растения с побегами достигающими метрового размера, растут в условиях по температурному режиму и режиму влажности, достаточно близким к условиям субальпийских лугов.

2.5. Эколого-биологические аспекты, связанные с размножением высокогорных растений

Размножение является необходимым условием для продолжения существования популяции или вида во времени, поэтому любые особенности растений, помогающие выжить в экстремальных условиях, бесполезны, если они не обеспечивают их репродукцию. Поэтому вопросы, связанные с размножением растений, напрямую связаны со средой их обитания, что позволяет рассмотреть их подробно в этой работе.

Некоторые теоретические аспекты, касающиеся репродуктивной функции растений

В размножении растений участвуют как процессы, создающие изменчивость, так и процессы, обеспечивающие воспроизведение генотипов (Грант, 1984). Органы генеративного размножения обеспечивают стратегическую задачу – миграцию генов, и тем самым, подготавливают почву для эволюции на уровне вида. При вегетативном размножении невозможна рекомбинация наследственно закреплённых признаков, и генетическая пластичность популяций таких растений идёт на убыль (Биоиндикация..., 1988). При переходе к факультативному бесполому размножению растения не утрачивают связь с генофондом популяции, что обеспечивает им должную степень генетической пластичности, обеспечивая материал для эволюционной изменчивости. Растения, облигатно перешедшие к вегетативному размножению или апомиксису, теряют связь с генофондом популяции, и ресурсы изменчивости их неизмеримо ниже, чем у свободно скрещивающихся видов.

Потеря способности к генеративному возобновлению часто происходит при спонтанной гибридизации и может сопровождаться явлением гетерозиса и полиплоидии. Способность к сохранению гетерозиса, воспроизводство нерасщепляющегося потомства, сохранение неуравновешенных полиплоидов, играет большую роль в повышении жизнеспособности растений (Мюнтцинг, 1967; Хохлов, 1970; Рубцова, 1989; Курбацкий, 1993). Преимущества полиплоидии и гибридизации, часто связанных с бесполом размножением, объясняется сохранением высокоадаптивных и гетерозиготных комбинаций генов (Stebbins, 1980; Курбатский, 1993). У растений к бесполому апомиксическому размножению вторично перешли многие широко распространённые виды родов *Hieracium*, *Rubus*, *Poa*, *Taraxacum*, которые, как правило, представляют собой различные виды полиплоидов. У таких видов в

результате их перехода к бесполому размножению, по-видимому, фиксируются определённые наборы генов, обеспечивающих высокий уровень их экологической устойчивости (Грант, 1984). Это позволяет подобным растениям проникать в разнообразные, в том числе едва подходящие для существования местообитания, не прибегая к генетическому обмену (Суходолец, 2003).

Таким образом, при вегетативном размножении могут сохраняться высоко адаптивные формы, уровень адаптации которых неизбежно снизился бы при рекомбинации генов. Вегетативное, и другие формы бесполого размножения обладают преимуществом в более или менее постоянной среде, к которой данный вид уже хорошо адаптирован (Грант, 1984). При изменении условий обитания растения, перешедшие к бесполому размножению, и соответственно, менее генетически пластичные чем свободно скрещивающиеся виды, имеют меньше шансов адаптироваться (в эволюционном смысле) к новым местообитаниям, и поэтому при изменении глобальной экологической обстановки они теоретически должны исчезнуть, или сохраниться в более подходящих местообитаниях. В горах, характеризующихся высокой степенью пространственной неоднородности местообитаний, растения, перешедшие к бесполому размножению, имеют гораздо больше возможностей «найти» подходящий комплекс условий обитания, что, по-видимому, является одной из предпосылок увеличения их количества (Волков; Эбель, 2002).

Для высокогорий характерно довольно большое количество полиплоидов, что можно рассматривать как следствие стрессовой реакции растений, выражающейся в нарушении расхождения хромосом в митозе или мейозе. Полиплоиды лучше, чем диплоиды, адаптированы к холодному климату и другим связанным с ним условиям среды (Love A., Love D., 1967; Грант, 1984). Частота встречаемости полиплоидных видов относительно велика в высоких горах. По данным Ханельта (Hanelt, 1966), доля полиплоидов во флорах различных высокогорий Евразии, Америки и Новой Гвинеи составляет от 45 % до 85 % (Грант, 1984). U. Molau (1993) обнаружил более высокий уровень пloidности у видов с более длительным периодом залегания под снегом, чем у рано цветущих растений (Körner, 1999).

Однако неверно думать, что вегетативное размножение сводит к нулю процесс изменчивости. Вполне очевидно, что вегетативное размножение сохраняет соматические мутации (Левина, 1981), возникновению которых в высокогорьях способствует воздействие экстремально низких или высоких температур, ветра, подвижек субстрата и т.п. Таким образом, растения, облигатно перешедшие к вегетативному размножению или апомиксису, то есть имеющие закрытые рекомбинантные системы, имеют материал для естественного отбора. Поэтому, было бы неверно рассматривать их как тупиковую ветвь эволюции. Скорее всего, в этом случае можно говорить о её особом направлении. Однако растения, способные к половому размножению, то есть имеющие открытые рекомбинантные системы, обладают неизмеримо более высоким потенциалом изменчивости благодаря высокому уровню

гетерозиготности и большому «маневренному фонду» рецессивных генов (Волков; Эбель, 2002).

Немаловажным фактором является также энергетический аспект. Как отмечает О.Т. Solbrig (1979), открытая рекомбинация связана с так называемыми генетическими расходами, измеряемыми числом возникающих плохо адаптированных рекомбинантов, а также с энергетическими расходами, связанными с приспособлениями цветков для привлечения опылителей и образованием переизбытка пыльцы для перекрёстного опыления (Грант, 1984). Не только у однолетников, но и у поликарпических растений различных жизненных форм плодоношение сильно ослабляет развитие ассимиляционной поверхности, нарушает корне-лиственную корреляцию и приводит к старению (Казарян, 1969; Левина, 1981). И, наверное, не всегда преимущества открытых рекомбинационных систем перекрывают эти недостатки. Естественный отбор в пределах каждой популяции будет благоприятствовать особям с такой рекомбинантной системой, которая обеспечивает наивысшую приспособленность (Грант, 1984). Но, всё-таки, как показывают исследования, даже в экстремальных условиях высокогорий у растений преобладает семенное возобновление. Около 70 % видов растений в приледниковой зоне Алтая размножаются семенами (Ревякина, 1996). В высокогорьях Тебердинского заповедника преобладают виды с преимущественно семенным возобновлением и незначительной вегетативной подвижностью (Гужова и др., 1990; Покаржевская, Онопченко, 1995; Логвиненко, Онопченко, 1999). Анализ семенной продуктивности важен для понимания всего комплекса адаптаций популяций растений к условиям среды, который входит в понятие «эколого-ценотическая стратегия» (Логвиненко, Онопченко, 1999).

Семенное возобновление высокогорных растений связано с особенностями среды их обитания, обуславливающей краткость и суровость вегетационного периода. Исследование альпийских сообществ (Логвиненко, Онопченко, 1999), высокогорных лугов (Работнов 1950; Гогина, 1960), подушечников Памира (Носова, 1983) показала в целом невысокую семенную продуктивность (Логвиненко, Онопченко, 1999). В тоже время Н.В. Ревякиной (1996) показано, что у отдельных растений приледниковой, урожай семян может быть чрезвычайно высоким. Например, у *Papaver pseudocanescens* семенная продуктивность особи в отдельных местообитаниях превышала 10 тысяч семян, у *Saxifraga sibirica* урожай семян составил 17136 штук. Таким образом, урожай семян названных видов значительно превышает максимальный для растений Кавказа (Работнов, 1969; Ревякина, 1996). Это объясняется возможностью более высокой интенсивности жизнедеятельности растений приледниковья Алтая по сравнению с растениями европейских высокогорий, обусловленной более суровыми континентальными условиями (Ревякина, 1996). Интенсивность плодоношения высокогорных растений сильно варьирует, снижаясь в годы, когда рано наступают позднелетние и осенние заморозки. Однако семена некоторых видов способны созревать поздней осенью и даже в начале зимы (Горчаковский, 1975).

Для распространения семян важен их вес. Мелкие семена легко разносятся ветром, но имеют относительно малое количество питательных веществ, что не благоприятствует укоренению и прохождению ими ювенильной стадии на бедных субстратах в суровом климате высокогорий. С другой стороны, крупные семена растений хотя и обеспечивают проросток на начальных стадиях развития достаточным количеством питательных веществ, но из-за большего веса обычно не переносятся на большие расстояния и остаются около материнского растения, способствуя формированию локальных популяций. Кроме того, подобные семена требуют большего количества энергетических ресурсов, что, как правило, определяет их малочисленность. Вес семян, в целом, отрицательно скоррелирован с размером семенной продуктивности альпийских растений, что связано с ограниченностью ресурсов и/или ассимилятов у растений. Подобная закономерность на Кавказе характерна в основном для растений альпийских лишайниковых пустошей и ковров и не наблюдается у растений альпийских лугов, растущих в достаточно благоприятных условиях (Логвиненко, Онопченко, 1999).

При оценке высокогорных растений с точки зрения стратегий Мак-Лиода–Пианки, можно отметить, что здесь преобладают растения с переходным типом стратегии и r-стратегией. Это рассматривается в первую очередь, как адаптационный процесс, направленный на максимальную экономию ресурсов организма (Тихомиров, 1963). Относительно небольшие семена легко разносятся ветром и водой. В то же время, небольшой запас питательных веществ оказывается достаточным для прорастания в различных трещинах и микроуглублениях где обычно скапливается мелкозём и формируется относительно благоприятный наноклимат, что способствует благополучному прохождению ювенильной стадии развития растением. Растений с K-отбором, в «открытых» местообитаниях высокогорий относительно немного. По-видимому, преимущество небольшого количества крупных семян, обеспечивающих относительную «автономность» растениям на начальном этапе развития не перевешивают преимуществ, связанных с потенциальной способностью распространения лёгких семян в условиях сильно пересечённой местности. Кроме того, большее количество семян обеспечивает большую вероятность их попадания в условия благоприятные для прорастания и дальнейшего развития, вероятность чего в высокогорьях относительно небольшая. В сомкнутых луговых сообществах Кавказа доминанты (*Festuca varia*, *Hedysarum caucasicum*, *Geranium gymnocaulon*) обладающие комплексом адаптаций виолентной стратегии, имеют крупные семена при высоком их урожае (Логвиненко, Онопченко, 1999). Растения с типичной r-стратегией можно встретить в нижней части высокогорной зоны, где в результате оползней, солифлюкций, и других экзогенных факторов образуется высокая степень нарушенности растительного покрова и всегда имеется места, не занятые растительностью. Вместе с тем условия подобных местообитаний значительно более благоприятные для существования растений, чем на верхней ступени высокогорий. В качестве примера растений

с r-стратегией можно привести *Chamerion latifolium* – растение–эксплерент, близкий родственник обычного иван-чая, растущий в высокогорьях Алтая на галечниках и каменистых склонах. На 1 м² чистых зарослей этого растения насчитывается в среднем 140 генеративных побегов, при средней семенной продуктивности на один генеративный побег – 1500 семян, урожай семян составляет 2100 тысяч с 1 м² (Ревякина, 1996). Благодаря большому количеству мелких семян, это растение часто заселяет морены и селевые выносы. Значительной семенной продуктивностью обладают также анемохорные растения-пионеры в приледниковых сообществах Альп (Stöcklin, Baümler, 1996; Логвиненко, Онипченко, 1999).

Семена горных растений способны прорасти при температурах от 5 до 30°C, причем они прорастают легче, если в набухшем состоянии долгое время подвергались воздействию низких температур или мороза (Лархер, 1978).

Исследования всхожести семян позволили сделать вывод, что виды, семена которых не проросли совсем или имели низкую всхожесть, довольно редки во флоре Алтая (Ревякина, 1996). Большинство растений субнивального пояса Кавказа имеют высокую или среднюю всхожесть семян, при этом обычно для большинства из них характерно быстрое прорастание после посева, в отличие от семян высокогорных растений Карпат (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). По-видимому, в более мягких условиях Карпатских высокогорий, прорастание семян в различные сроки определяется в основном стратегией их обитания в фитоценозе. В этом случае растянутые сроки прорастания вплоть до нескольких лет соответствуют стратегии образования «банка семян» в почве, что не целесообразно в условиях жесткой конкуренции и обеспечивает большую вероятность выживания вида. В тоже время как показывают исследования, в альпийских сообществах Кавказа почвенный семенной банк составляет небольшую часть от ежегодного урожая семян (Логвиненко, Онипченко, 1999).

У горных растений время развития цветков часто зависит от длины вегетационного периода и погоды. В условиях короткого вегетационного периода высокогорные растения могут вообще не образовывать семена, что объяснимо краткостью и суровостью вегетационного периода, в течение которого растения не всегда могут накопить достаточно ресурсов для цветения. Исследование семенной продуктивности у растений приледниковья, позволило установить большое несоответствие потенциальной и реальной семенной продуктивности. Реальная семенная продуктивность составляет часть от потенциальной. У камнеломки сибирской процент семяпочек развившихся в семена в зависимости от типа местности варьирует от 31 до 53 %, у *Primula nivalis* (46 %), (Ревякина, 1996). В суровых условиях высокогорий семена часто гибнут при прорастании. Для растений субнивального пояса Кавказа, в отличие от растений Хибин, отмечена довольно низкая выживаемость всходов (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984).

В продолжительном эволюционном балансе более важное значение имеет не скорость размножения, а выживание организма в неблагоприятных условиях среды. Данная способность организма определяется его особым

свойством – экологической устойчивостью, которая может быть определена как вероятность (P) его выживания и участия в репродукции вида:

$$P = e^{-\tau r}$$

где τ – время жизни, необходимое для участия в репродукции, и r – минимально возможное значение скорости размножения, которое необходимо для существования организма на данном уровне его экологической устойчивости (Суходолец, 2000; Суходолец, 2003). Чем выше экологическая, устойчивость у организмов в данной популяции, тем меньше может быть скорость размножения, достаточная для существования в экологической нише вида (Суходолец, 2003). Исходя из формулы, можно выделить две крайние группы растений – растения, экологическая устойчивость которых определяется высокой скоростью размножения при минимальном времени жизни, и растения, экологическая устойчивость которых определяется максимальной длительностью жизни размножения при минимальной скорости размножения.

Для большинства высокогорных растений выбор стратегии размножения в значительной степени определяется климатическими особенностями. Например, в холодные годы, на Памире, *Dryadanthe tetrandra* не успевает закончить цикл своего развития и не образует плодов. Но даже в более благоприятные годы плоды у него часто не созревают и опадают зелеными (Стешенко, 1969). Суровые климатические условия затрудняют появление и выживание всходов и препятствуют развитию молодых особей. В более благоприятные годы, которые в высокогорьях (особенно на верхнем высотном пределе распространения растений), по-видимому, не так часты, растения с семенным способом размножения способны давать жизнеспособные генерации потомков, что может привести к скачкообразной смене поколений. При этом необходимо чтобы условия предыдущего года были благоприятны для закладки цветковых почек и накопления достаточного количества питательных веществ, обуславливающих их нормальное и своевременное развитие. Естественно, что в подобных условиях преимущественно распространены долгоживущие растения, способные «дождаться» периода, благоприятного для семенного возобновления, который наступает довольно редко. Это подтверждает отсутствие в некоторых высокогорных сообществах всех возрастных генераций растений (например, в сиббальдиево-лапчатковых сообществах на Катунском хребте (Алтай) в 1998 году отсутствовали ювенильные особи растений – ценообразователей, а молодые подушковидные растения, судя по размерам, были примерно одного возраста) (Волков, 2002 [в]). В высокогорьях Памира пополнение популяций зрелыми особями происходит с многолетними интервалами, продолжительность которых измеряется десятками, а возможно, и сотнями лет. Подобная ограниченность семенного возобновления является нормальной для популяций растений, возраст которых, как правило, исчисляется несколькими сотнями лет (Носова, 1986). При этом, растения высокогорий (хотя бы часть популяции) должны ежегодно быть готовыми к

семенной репродукции, затрачивая на образование цветков значительные энергетические ресурсы. По-видимому, размножение в подобных условиях является наиболее энергозатратным репродуктивным усилием, но подобная стратегия окупается, благодаря эффективной ассимиляции и значительной продолжительной жизни высокогорных растений, которая может измеряться сотнями и даже тысячами лет. Например, наиболее старые из ныне живущих деревьев – сосны остистые, произрастающие в высокогорьях Сьерра-Невады имеют возраст превышающий 4000 лет (максимально доказанный возраст составляет 4700 лет) (Кремер, 2002). Возраст особи *Dryadanthé 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). Более того, если принять среднюю скорость нарастания *Dryadanthé 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, и можно ли рассматривать такие партикулирующие особи в качестве одного организма, но, по-видимому, подушковидные растения могут составить конкуренцию многим известным растениями-долгожителям, в частности, сосне остистой (Волков, 2003). Конечно, подобную длительность жизни растений в высокогорьях нельзя объяснить только стратегией семенного возобновления, в частности сосна остистая большую часть года находится в обледенелом состоянии при низких температурах (Кремер, 2002). То же самое можно сказать о многих высокогорных растениях-долгожителях, длительный зимний покой которых прерывается краткими периодами летней активности, то есть длительный анабиоз в этом случае является фактором, продлевающим длительность жизни растений, что в конечном итоге положительно сказывается на их семенном возобновлении. Все это определяет преобладание в высокогорьях долгоживущих растений. Высокая продолжительность жизни растений является одной из форм адаптации к короткому вегетационному периоду и вообще к экстремальным условиям (Бабаев, Зонн и др., 1986), что способствует абсолютному преобладанию в высокогорьях многолетников над однолетниками и поликарпиков над монокарпиками (Волков, Эбель, 2002).

Однако было бы неверно говорить о том, что в высокогорьях обитают только долгоживущие и медленно размножающиеся растения. Как уже неоднократно отмечалось, в высокогорной зоне, особенно в нижней ее части (в основном в горных пустынях и сообществах нагорных ксерофитов), встречается некоторое количество одно- двухлетних растений. Стратегия их существования в высокогорьях сводится к прохождению жизненного цикла в крайне сжатые сроки. Этому способствуют интенсификация жизненных процессов и самые миниатюрные размеры и эфемероидность подобных растений, позволяющие максимально сократить прохождение фаз. Но, при этом все равно существует риск, что условия периода вегетации не позволят получить фертильные семена. В этом случае однолетние растения могут быть элиминированы из подобных экстремальных местообитаний, куда

могут возвратиться лишь после заноса семян. Растения с подобной стратегией могут рассматриваться как экотопические эксплеренты.

Как отмечалось раньше, некоторые однолетние растения в экстремальных условиях становятся двулетниками. Это, по-видимому, позволяет им повышать вероятность семенного возобновления, в случае если условия первого года вегетации оказались неблагоприятны для образования семян. В наиболее высокогорных местообитаниях однолетние растения, даже в наиболее благоприятных условиях вегетации не проходят весь цикл развития за один год. Поэтому в популяциях таких растений всегда есть молодые экземпляры, которые могут образовать семена на следующий год (что мало вероятно), или новые растения могут появиться из сохранившихся с позапрошлого года семян.

Стратегия существования одно- двухлетних растений в высокогорьях требует дополнительных исследований, но уже ясно, что риск семенного размножения объясняет причину редкости подобных растений в верхних поясах высокогорий.

Причины, препятствующие семенному возобновлению, могут быть различными: экстремализация условий на экологическом пределе обитания видов, на фоне которой возрастает значение годовых флуктуаций климата, препятствующих ежегодному образованию, прорастанию семян и сохранению ювенильных особей, спонтанная гибридизация, повышение ploидности и др. Кроме того, в горах существует также ряд факторов, препятствующих перекрёстному опылению, например небольшое количество насекомых – агентов-опылителей энтомофильных растений (Волков; Эбель, 2002). Рядом авторов в различных географических и биоценологических условиях установлено, что бедность фауны опылителей или факторы, препятствующие активности насекомых, приводят к различным формам автофилии в цветках энтомофильной организации (Левина, 1981). Возможно, недостаток насекомых энтомофильными растениями восполняется анемофилией, которая играет роль резервного способа опыления в тех случаях, когда энтомофилия почему-либо не осуществилась. Достаточно высокая вероятность анемофилии как для факультативно ветроопыляемых растений, так и собственно анемофильных видов, возможна лишь при условии достаточно большого количества их экземпляров на определённой площади, что обеспечивает достаточное количество пыльцы. В горах часто можно наблюдать крайне неравномерное распространение растений, что уменьшает вероятность их опыления ветром (Волков; Эбель, 2002). Кроме того, частые периоды непогоды, когда цветки большинства растений закрываются и намокают, препятствуют опылению ветром и насекомыми.

Другим фактором, ограничивающим перекрестное опыление популяций и отдельных растений, являются их фенологические ритмы. С увеличением абсолютной высоты над уровнем моря сроки цветения растений отодвигаются на более поздний период, и если в долинах некоторые виды с широкой поясной амплитудой могут образовывать семена, то на водоразделах эти же виды могут находиться в фазе бутонизации, что способствует их

биоэкологической изоляции. Генетический обмен между различными высотными популяциями в таком случае возможен лишь с помощью семян, занесённых ветром или током воды, либо у видов с растянутым сроком цветения (Волков; Эбель, 2002). При этом необходимо учитывать, что занос зачатков растений сверху в низ облегчён и во много раз превышает занос их вверх по склонам (Долуханов, 1969), что способствует большему генетическому обособлению более «высотных» популяций и соответственно способствует видообразованию в высокогорьях.

Насекомые, паразитирующие на растениях, так же могут в определённых случаях снижать эффективность семенного возобновления. Установлено (Гаврилюк, 1961), что у *Dryas oxyodonta* внутренние генеративные органы, не повреждая лепестков, выедает личинка дриадовой пяденицы (Ревякина, 1996). На Кавказе у альпийских растений было отмечено повреждение созревающих плодов специализированными фитофагами (17 из 50 изученных видов растений). Наибольшая доля (более 20 %) генеративных побегов было повреждено у представителей семейства сложноцветных, корзинки которых часто поражаются пестрокрылками (*Tephritidae*) (Логвиненко, Онопченко, 1999). Большая доля побегов, не образующих семена у самого высокогорного альпийского растения *Ranunculus glacialis*, связана не только с действием погодных факторов, но и с деятельностью фитофагов (Diemer, 1992; Логвиненко, Онопченко, 1999).

Даже насекомые-опылители, могут снижать репродуктивный потенциал растений. Например, в пасмурные дни цветки *Gentiana grandiflora* обычно закрыты, а их опылители – шмели, работающие в пасмурную погоду, добывают нектар, прокалывая цветок с боку, тем самым, нарушая нормальный процесс опыления (Ревякина, 1996).

Вегетативное размножение, к которому относят размножение при помощи надземных столонов, надземных и подземных побегов, подземных корневищ и клубней, укоренённых отводков, клубнелуковиц и луковиц, придаточных почек на стеблях и листьях и выводковых почек, обычно связывается со специализированным и неспециализированным делением сомы. Как отмечает Н.В. Ревякина (1996), способность к вегетативному размножению растений тесно связана с их жизненной формой. В широком смысле, к вегетативному размножению относят так же и апомиксис (Мюнтцинг, 1967; Поддубная-Арнольди, 1976; Петров, 1988; Биологический..., 1989; Курбатский, 1993). Вегетативное размножение свойственно многим высокогорным растениям, и его значение усиливается с экстремализацией условий среды их обитания. Высокая степень апомиксиса и вивипарии (живорождения) характерна для видов, долгое время остающихся под снегом (Molau, 1993; Körner, 1999).

Предпосылкой возникновения вегетативного размножения у высокогорных растений, по-видимому, следует считать повышение ploидности растений и связанное с этим возможное изменение фертильности семян, риск семенного возобновления в экстремальных условиях и возможные преимущества вегетативного, в том числе и клонального

размножения, когда молодые особи получают защиту от действия негативных факторов среды среди группы растений, а так же приток питательных веществ, помогающий им пройти ювенильную стадию развития и др. (Волков, Эбель, 1999).

А.П. Хохряковым (1981) была предложена шкала интенсификации вегетативной подвижности высших растений, в рамках которой были выделены 4 группы растений:

1. **Простые монофиты** – растения, не способные к самостоятельному размножению.

2. **Партикулирующие монофиты** – растения, способные при разрастании к делению на несколько растений (в основном старческая партикуляция).

3. **Полифиты** – деление происходит в более раннем возрасте в связи с отмиранием системы первичной оси и замещением её системой боковых и придаточных укореняющихся побегов. В соответствии с размером этих побегов выделяют три подгруппы полифитов: партикулирующие, куртинообразующие и расползающиеся. Широко известным примером расползающихся полифитов является вегетативное размножение *Saxifraga flagellaris* (рис. 74).

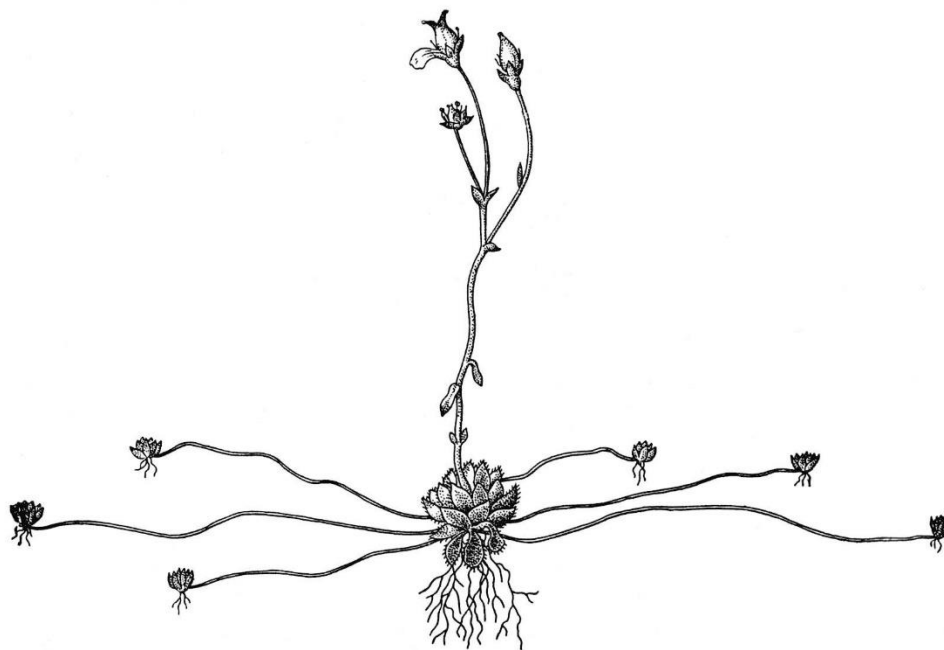


Рис. 74. *Saxifraga flagellaris* – аркто-высокогорное растение (по Тихомиров, 1963)

4. **Вегетативно рассеивающиеся** – растения, распространяющие свои зачатки подобно плодам и семенам.

Н. Hartmann (1957) на основе морфологии выделил более 20 типов клонального роста высокогорных растений (рис. 75) Можно выделить восемь главных типов вегетативного размножения высокогорных растений со всеми переходными формами и специальными типами (Körner, 1999).

1. *Тусоковые граминоиды* (рис. 75, A, B, C), которые формируют плотные группы побегов (рамет) в которых новые побеги возникают на одном конце, в то время как, старые побеги отмирают на другом конце (фаланговый тип клонального роста). В зависимости от вида, такие типы растений могут образовывать кластеры, гирлянды, кругов с очень медленной скоростью нарастания, часто менее одного сантиметра в год. Этот тип характерен для родов *Carex*, *Kobresia*, *Juncus*, *Festuca*, *Poa*, *Nardus* и др. По-видимому, это наиболее важная стратегия поздней сукцессии в высокогорьях.

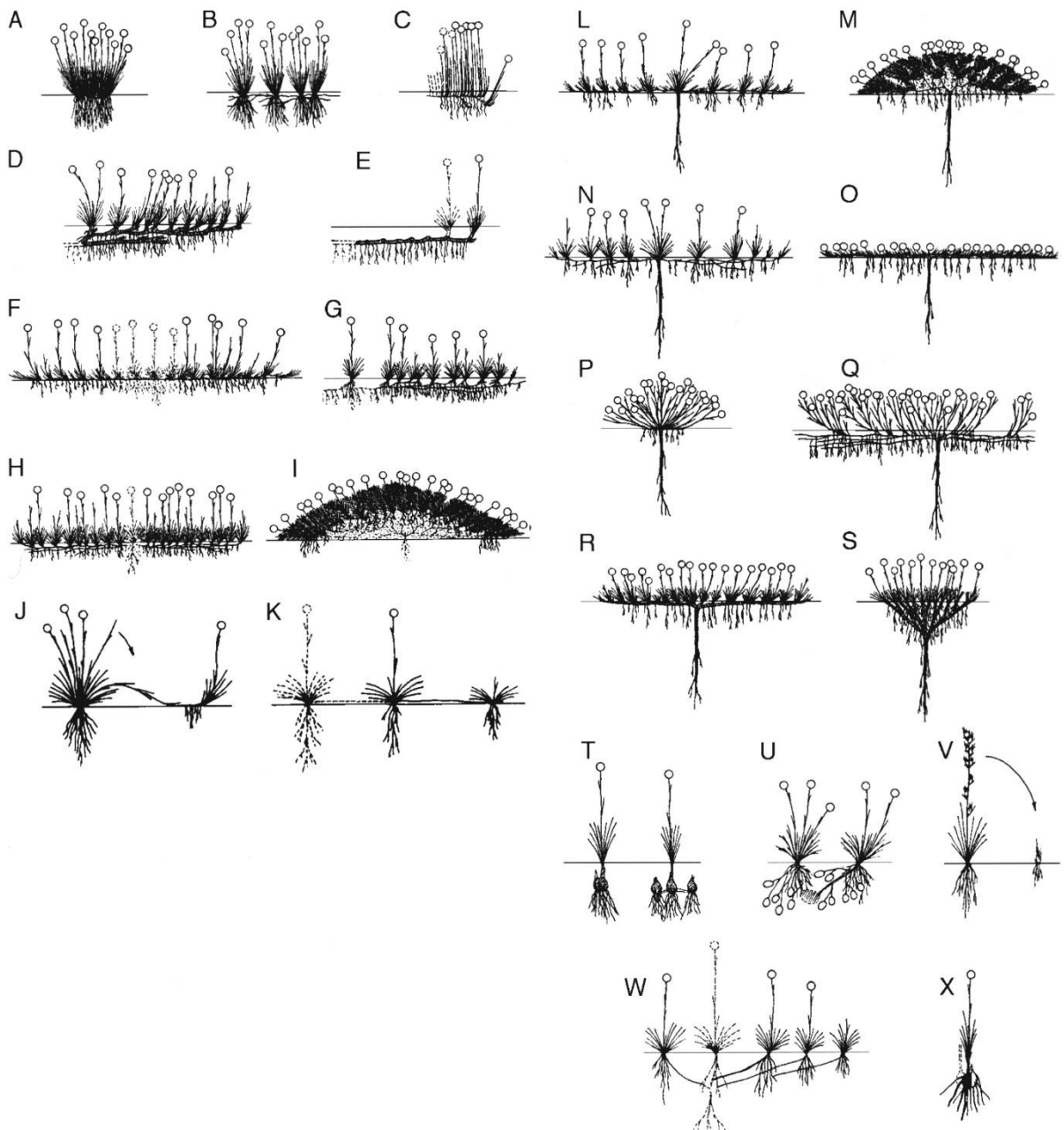


Рис. 75. Примеры клонального размножения высокогорных растений по Hartmann (1957). Первая группа примеров (A-K) – для видов, которые либо никогда не имели (граминоиды), либо потеряли главный корень материнской раметы. Вторая группа (L-X) – для видов которые Хартман рассматривает как частично клональные потому что они в основном остаются сконцентрированными вокруг главного корня.

2. **Столonoобразующие граминоиды** (рис. 75, D, E, L, N, W) с подземными столонами, из которых появляются удаленные друг от друга раметы, которые могут захватывать новые территории (альпийские рудералы) или внедряться в существующие сообщества растений (тип растений-«партизан»).

Некоторые виды растений в зависимости от условий обитания используют оба типа стратегий клонального роста (некоторые виды из родов *Carex*, *Luzula*, *Agrostis*, *Festuca* и др.).

3. **Розеточные растения, формирующие ковры** (рис. 75, F, G, H, I, M, O, R, S), которые за счет медленного центробежного роста могут дезинтегрироваться в отдельно стоящие генеты (некоторые виды из родов *Antennaria*, *Gentiana*, *Plantago*, *Veronica* и др.). Такие растения встречаются, как в рудеральных, так и в поздне-сукцессионных местообитаниях. Основным видом размножения растений альпийских ковров является партикуляция, как это было показано на примере подобной растительности Южной Осетии (Микеладзе, 1960). Морфологическая схема партикуляции *Carum caucasicum* изображена на рисунке 76.

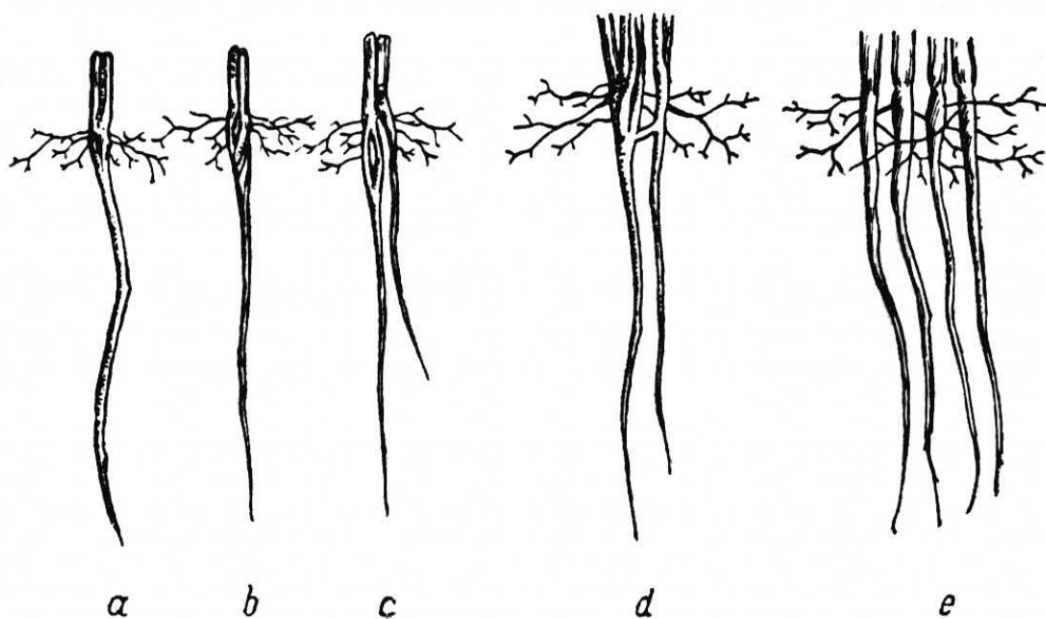


Рис. 76. Морфологическая схема партикуляции на примере *Carum caucasicum* (по: Микеладзе, 1960)

На альпийских коврах основой партикуляции является активное действие меристематических тканей, в частности активность пробкового камбия, которая внутри центрального стержня образует тонкие пробковые слои, изолирующие друг от друга проводящие пучки стебля и корня (рис. 77), и тем самым, расчлняющие стержень на дочерние индивиды (партикулы). Таким путем делится как укороченное корневище, как и корень, который, в отличие от корневища в поперечном сечении принимает подковообразную форму (рис. 77, 3), чем облегчается действие пробкового камбия в древесной части

растения и одновременно увеличивается поверхность деления (Микеладзе, 1960).

По мнению Р.М. Микеладзе (1960) партикуляция имеет некоторое преимущество перед другими формами вегетативного размножения. Во-первых, партикуляция ускоряет вегетативное размножения, что чрезвычайно важно для растений в условиях короткого периода вегетации, во вторых, после партикуляции дочерние индивиды, оставаясь вблизи друг от друга, и, развивая боковую корневую систему, создают густо переплетенный общий дерн, сохраняющий субстрат в условиях высокой скорости денудационных процессов в горах и определяющий конкурентность и устойчивость альпийских ковровых формаций в высокогорьях.

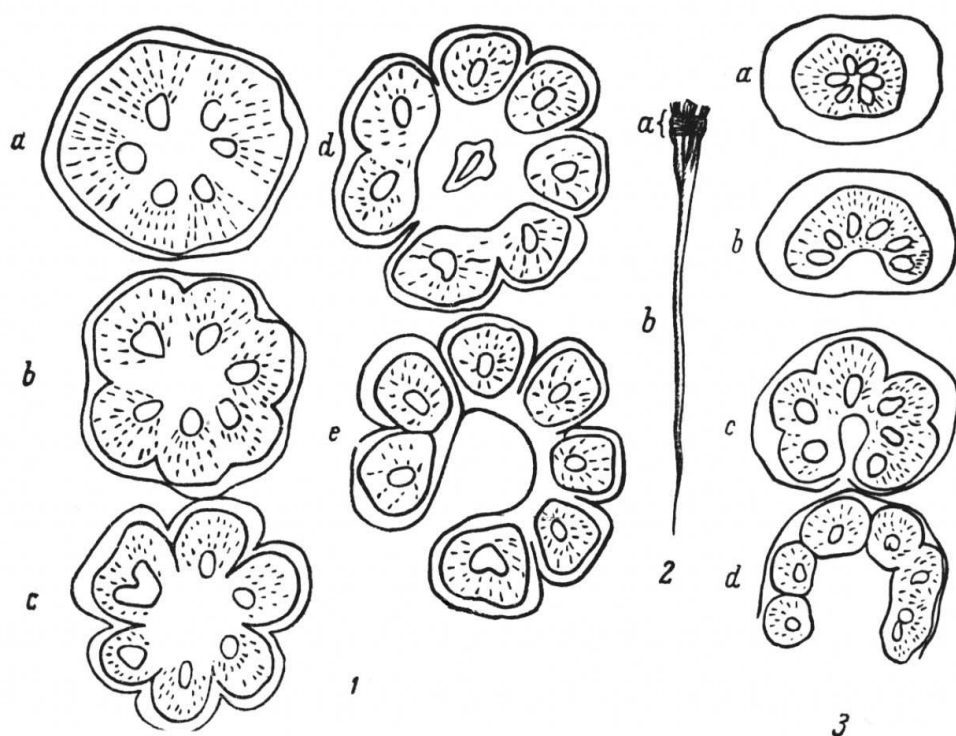


Рис. 77. Схематическое изображение анатомической картины партикуляции у *Carum caucasicum* (по: Микеладзе, 1960): 1 – поперечные срезы укороченного корневища; а, b, с, d, е – ступени расчленения; 2 – подземная часть растения; а – укороченное корневище, б – корень; 3 – поперечные срезы корня; а, b, с, d – ступени расчленения

4. **Столonoобразующие ризомные розеточные растения** (рис. 75, J, K, L, N, W), образующие изолированные раметы или группы рамет, по крайней мере, на начальных стадиях связанные с помощью надземных или подземных столонов, или побегов (некоторые виды из родов *Gentiana*, *Primula*, *Soldanella*). В поздне-сукцессионных сообществах также виды из родов *Geum*, *Doronicum*, *Saussurea*, *Senecio*, *Rumex* и большая группа видов из других родов. В результате последующего разделения могут формировать широко распространяющуюся сеть отдельных генет. Чаще всего такие формы встречаются на бедных органическим веществом субстратах. К этой группе относятся специфические растения осыпей с очень длинными эластичными подземными побегами и очень эластичными и растяжимыми междоузлиями,

хорошо приспособленными к обитанию на подвижных субстратах (некоторые виды из родов *Campanula*, *Linaria*, *Thlaspi*). Разделение рамет в этом случае вызывается механическим разрывом побегов.

5. **Ползучие кустарнички**, к которым относятся виды с одревесневшими побегами, располагающимися внутри верхнего слоя субстрата или почвы с почками на или чуть повыше поверхности. Не все растения, относящиеся к этому типу способны к вегетативному размножению, многие из них сильно зависят от первичного стебля и корневых запасов. Клональные фрагменты становятся независимыми благодаря развитию придаточных корней, но это может сильно зависеть от влажности субстрата. Некоторые не плотные плоские подушковидные (скорее всего шпалерные) растения могут также дезинтегрироваться, и образовывать самостоятельные особи (некоторые сложноцветные, виды из родов *Dryas*, *Loiseleuria*, *Salix* и др.).

6. **Простертые альпийские кустарнички** с надповерхностно ветвящимися стеблями и почками поднимающиеся над поверхностью почвы от 5 до 50 см, которые имеют тенденцию к полеганию и захоронению в сыром гумусе и опаде. Новые побеги появляются из почек на захороненных побегах. Придаточные корни развиваются очень поздно (в зависимости то влажности). Дезинтеграция генет (если вообще происходит) может быть очень долгой, (некоторые виды из родов *Empetrum*, *Rhododendron*, *Vaccinium*, *Hypericum*, *Salix* и др.).

7. **«Живородящие» растения**, к которым относится большое количество растений, производящих вегетативные зачатки. У *Poa alpina*, широко распространённого вида мятликов, в наиболее гипсометрически высоко расположенных местообитаниях развиваются представители его «живородящей» разновидности – *Poa alpina* var. *vivipara*. Для некоторых растений высокогорий (*Hierochloë alpina*, *Bistorta vivipara*, *Saxifraga cernua* (рис. 77.1.), *S. sibirica*)) (вегетативно рассеивающиеся) характерно явление вивипарии. В этом случае на растениях зарождаются “луковички”, которые, отваливаясь, прорастают и образуют новые растения. Вивипария вызывает быстрое расселение генет.

8. **«Случайные» клональные растения**. В некоторых случаях высокогорные растения, не относящиеся к предыдущим группам, могут размножаться вегетативно, хотя в целом для них это не характерно. Например, *Ranunculus glacialis*, базальный сегмент цветущих побегов, которого имеет тенденцию к полеганию, в случае засыпания субстратом, может образовать придаточные корни и стать автономным. Подобное «не запланированное» размножение характерно для *Oxyria digyna*.

Большинство видов свободно скрещивающихся горных растений потенциально способны к вегетативному размножению. Но обильное образование семян нередко сочетается со слабым вегетативным размножением. И наоборот, мощное вегетативное размножение часто сопровождается уменьшением количества семян (Грант, 1984). Поскольку запасы энергии у родительских растений ограничены, то потребности

полового и вегетативного размножения разрешаются у многих растений с помощью отрицательной корреляции между этими противоположными способами размножения (Salisbury, 1942, 1976; Грант, 1984). Логично предположить, что растения, растущие в экстремальных условиях и испытывающие вследствие этого дефицит энергетических ресурсов, не могут себе «позволить» существование двух типов размножения. Однако даже в условиях высокогорий наблюдается совмещение вегетативного и полового размножения. В качестве примера можно привести характерные для высокогорий Алтая виды – *Saxifraga macrocalyx*, *S. sibirica*, размножающиеся как вегетативно (соответственно с помощью столонов и листовых оклубнённых пластинок в основании побегов), так и образуя семена. Причём для камнеломки сибирской отмечен чрезвычайно высокий урожай семян (Ревякина, 1996). Это позволяет рассматривать совмещение вегетативного и полового размножения некоторыми растениями высокогорий в качестве адаптации, обеспечивающей гибкость воспроизводства в гипердинамичных климатических условиях высокогорий, и обеспечивающего возможность возобновления в различных местообитаниях. Однако при этом необходимо учитывать, что совмещение вегетативного и полового размножения у некоторых высокогорных растений ежегодно не происходит. Например, *Saxifraga flagellaris* (рис. 74) является многолетним монокарпическим видом, несколько лет подряд размножающимся только вегетативно. Но в этом случае, в популяциях подобных растений, состоящих из различных возрастных групп присутствуют различные варианты возобновления, позволяющие поддерживать достаточную численность особей.



Рис. 77.1. *Saxifraga cernua* размножается в высокогорьях Алтая с помощью луковичек развивающихся на побегах (фото автора)

Таким образом, растения высокогорий показывают значительное разнообразие совмещения различных систем размножения, соответствующее разнообразию местообитаний (Волков; Эбель, 2002). Благодаря этому, растения могут изменять особенности размножения и в зависимости от условий произрастания. По-видимому, в экстремальных условиях, растения способные к семенному возобновлению в более благоприятных условиях, имеют тенденцию к переходу к вегетативному возобновлению или апомиксису. По скорости захвата и прочности удержания свободной территории близ материнских особей явное преимущество будет иметь вегетативное размножение. Поэтому оно столь эффективно в фитоценозах с разреженным травяным покровом (Левина, 1981). Вегетативно размножающиеся растения могут образовывать клоны, в крайне экстремальных условиях высокогорий способствующие выживанию путём создания конфасций, в которых растения различных биологических групп усиливают адаптационные свойства всей структуры при обитании в экстремальных условиях высокогорий (см. раздел 2.6.). С другой стороны, вегетативно размножающиеся полифиты, отмирание системы первичных осей у которых сопровождается заменой системой боковых и придаточных укореняющихся побегов и подавлением семенного возобновления, в общем, для флоры высокогорий (на примере Алтая) являются редкими; и для переноса на более значительные расстояния их вегетативных зачатков, как правило, нужны особые агенты (камнепады, лавины, ручьи) (Ревякина, 1996). Более мобильны живородящие растения, распространяющие свои зачатки подобно плодам и семенам.

Для некоторых энергично вегетативно размножающихся растений семенное размножение может быть подавлено (*Carex bigelowii* subsp. *ensifolia*) (Ревякина, 1996). Доминирующий вид высокогорных осочников Альп – *Carex curvula*, также характеризуется низкой семенной продуктивностью и практическим отсутствием семенного возобновления во многих сообществах (Erschbamer, Winkler, 1995; Логвиненко, Онопченко, 1999). Слабое семенное возобновление, намного отстающее от вегетативного, отмечается у растений альпийских ковров (Микеладзе, 1960). Но, как считает Ch. Körner (1999), бесполое размножение, не является противопоставлением половому, и его можно рассматривать как дополнение, обеспечивающее репродукционный успех вида. По-видимому, так оно и есть в большинстве случаев, за исключением относительно небольшого количества видов, перешедших только к бесполому размножению.

В целом вегетативное размножение более характерно для растений субальпийского и альпийского поясов. В самых экстремальных условиях субнивального и нивального поясов наблюдается преобладание вегетативно слабо и средне подвижных видов, что объясняется исключительной суровостью экотопов сильно ограничивающих вегетативную подвижность видов (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). В аридных высокогорьях преобладают виды растений, размножающиеся семенами. Например, в суровых условиях высокогорий Памира, единственный способ расселения доминирующих видов

– семенное размножение (Носова, 1986). Аналогичная закономерность наблюдается в подзоне арктических тундр и полярных пустынь (Полозова, 1981; Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984).

Таким образом, *эволюция размножения высокогорных растений представляет нам многообразие систем возобновления, соответствующих разнообразию условий обитания присущих горным ландшафтам*. Наряду с растениями, размножающимися с помощью семян, существуют растения, по тем или иным причинам перешедшие к бесполому размножению. Некоторые растения способны реагировать на ситуационные изменения и изменение местообитаний путём предпочтения того или иного типа размножения.

Растения высокогорий используют для семенного возобновления значительную часть своих энергетических ресурсов. В пользу этого говорит большие относительные размеры и яркость окраски цветков, представляющая давно известную характерную черту альпийских растений, обычно связываемую с небольшим числом опылителей с соответствующим отбором (Вальтер, Алёхин, 1936). Несомненно, высокая семенная продуктивность имеет адаптационное значение, а в разрезе больших промежутков времени увеличение семенного размножения, по сравнению с вегетативным, повышает приспособительные возможности вида и ускоряет темп его общей прогрессивной эволюции (Любарский, 1961; Ревякина, 1996).

2.6. Ценогические связи различных биологических групп высокогорных растений

Исследование ценогических связей в растительных сообществах достаточно полно отражено в различных литературных источниках (Миркин, Наумова, 1998; Ипатов, Кирикова, 1999 и др.). Взаимодействия растений изучались, в основном, на примере сомкнутых растительных группировок, в которых оценивалось взаимовлияние отдельных компонентов растительного сообщества. При обеднении местообитаний ресурсами конкуренция ослабевает вплоть до перехода к экотопической регуляции продуктивности популяций (Онипченко, 1995; Миркин, Наумова, 1988). В экстремальных условиях высокогорий взаимовлияние растений (прежде всего конкуренция) обычно минимально, чему способствует их пространственная разобщенность. В подобных условиях, близких к пределам существования растительной жизни, взаимоотношения растений иногда приобретают качественно новый уровень, причем произрастание индивидов одного вида нередко создает благоприятные условия для развития другого. В связи с этим конкурентные взаимоотношения между популяциями разных видов зачастую как бы маскируются или даже снимаются положительным эффектом совместного произрастания растений разных видов (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984)

В высокогорьях Алтая встречаются сомкнутые группы подушковидных растений одного или нескольких видов, создающих своеобразную «подушку» с общей поверхностью. Это такие растения, как *Rhodiola coccinea*, *Potentilla biflora*, *Dryadanthe tetrandra*, извлекающие 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.

Подушковидные растения предоставляют для других растений подходящую среду обитания. Создавая внутри себя особый режим влажности и температуры, подушки остролодочника на Памитре задерживают семена растений, которые здесь и прорастают. Поэтому при внимательном изучении крупные подушки остролодочника оказываются фитоценозом, состоящим из двенадцати видов (Коровин, 1934). Как отмечает К.В. Станюкович (1973), в ряде территорий, где очень сильны ветры, подушкообразные растения нередко являются как бы заслоном, под прикрытием которого развиваются другие не подушкообразные менее ветростойкие растения. 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; 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, подушковидные растения могут представлять собой эффективные ловушки, задерживающие семена и как следствие концентрирующие растительную жизнь. Обладая такими особенностями, подобные растения могут играть ключевую роль в определении структуры альпийских сообществ, особенно на больших высотах (Cavieres et al., 2002). Внутри подушек возможно возобновление и прорастание других растений, жизнь грибов и животных (Станюкович, 1973). По наблюдениям Р.И. Злотина (1975), в Центральном Тянь-Шане большинство сопутствующих дриадоцвету (*Dryadanthe tetrandra*) растений (76 % всех особей цветковых растений и мхов) произрастает на его подушках, покрывающих всего 16 % поверхности почвы. При этом растения сопутствующие дриадоцвету 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 (см. разделы 2.3.1., 2.3.4.). Подобную картину можно наблюдать на Алтае, где на крупных экземплярах подушковидных растений *Potentilla biflora* и возле них растут травянистые растения и полукустарнички, такие как *Papaver pseudocanescens*, *Saxifraga sibirica*, *Gastrolychnis tristis* и некоторые другие.

На северном склоне Северо-Чуйского хребта на Алтае, в верхней части альпийского пояса на каменистых осыпях растут небольшие подушки *Rhodiola quadrifida* внутри которых, между побегами часто поселяются различными мохообразные. Один из таких экземпляров диаметром около 10 см представлял собой единую плотную подушку из 9 видов зеленых мхов

(доминант *Dicranum spadiceum*, *Rhytidium rugosum*, *Pohlia nutans*, *Polytrichum gracile*, *Orthodicranum montanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Hypnum pallescens*, *Sanionia uncinata*, *Abietinella abietina*) и четырех видов печеночных мхов (*Ptilidium ciliare*, *Barbilophozia lycopodioides*, *Lophocolea heterophylla*, *Blepharostoma trichophyllum*), через которую местами проникали побеги *Rhodiola quadrifida*, являясь своеобразным каркасом всей структуры, а на поверхности подушки росли два вида цветковых растений и лишайники (Волков, Волкова, 2001). Довольно сложно определить характер взаимоотношений между этими видами (мутуализм, комменсализм), но ясно, что подобное сообщество не случайно, так как довольно подвижная каменистая осыпь была совершенно лишена другой растительности, кроме редких подушек упомянутого выше растения. В другом случае, в подушке *Saxifraga terectensis* также был найден, наряду с зеленым мхом *Sanionia uncinata*, печеночник *Blepharostoma trichophyllum* – растение микроскопических размеров, тенелюбивый гигромезофит (Волков, Волкова, 2001).

Весьма интересные результаты дал эколого-географический анализ сообщества мохообразных из вышеупомянутой подушки *Rhodiola quadrifida* (приведенный по наиболее современной полной сводке мохообразных Алтая М.С. Игнатова (1995)). Здесь наряду с высокогорными видами мохообразных – *Dicranum spadiceum*, *Aulacomnium turgidum*, *Barbilophozia lycopodioides*, распространёнными во всех поясах – *Rhytidium rugosum*, *Sanionia uncinata*, *Ptilidium ciliare*, лесным видом *Pohlia nutans*, часто встречающимся в высокогорьях, отмечены *Lophocolea heterophylla* который до сих пор отмечался лишь в нижнем лесном поясе Алтая, *Orthodicranum montanum*, *Hypnum pallescens* не поднимающиеся выше лесного пояса. Причём последний отмечен только в северной половине Алтая. *Blepharostoma trichophyllum* – обычный лесной вид, отмеченный на Алтае в субальпийском поясе, по берегам озера, у самой воды. В альпийском поясе этот вид раньше не был отмечен. *Abietinella abietina* и *Polytrichum gracile* оказались новыми во флоре Алтая.

Растения, образующие в высокогорьях шпалерные, распластанные по субстрату жизненные формы или формирующие клоны в виде плотных дернин, пятен, также образуют различные формы сообитания с мохообразными. Обычно подобные образования имеют двухъярусную структуру, в которой мохообразные образуют припочвенный слой, поверх которого плотным слоем располагаются фотосинтезирующие и генеративные органы цветкового растения (рис. 78). Подобные структуры иногда достигают значительных размеров. Например, вблизи снеговой линии на Алтае встречаются плотные пятна-клоны растений, например, *Trifolium eximium*. Одно такое пятно размером 2,5x2,5 м имело плотную поверхность, образованную переплетенными стеблями клевера (70 % проективного покрытия), сквозь которую местами проникали другие цветковые растения (6 видов, составляющие вместе 10 % проективного покрытия) и крупные камни (оставшиеся 20 % площади пятна). Под слоем клевера располагался плотный слой моховой дернины *Tortula ruralis*, точно повторяющий конфигурацией

форму пятна. Общая высота этого пятна не превышала трех сантиметров над поверхностью субстрата. Корни клевера пронизывали щебнистый субстрат на глубину более 10 см.

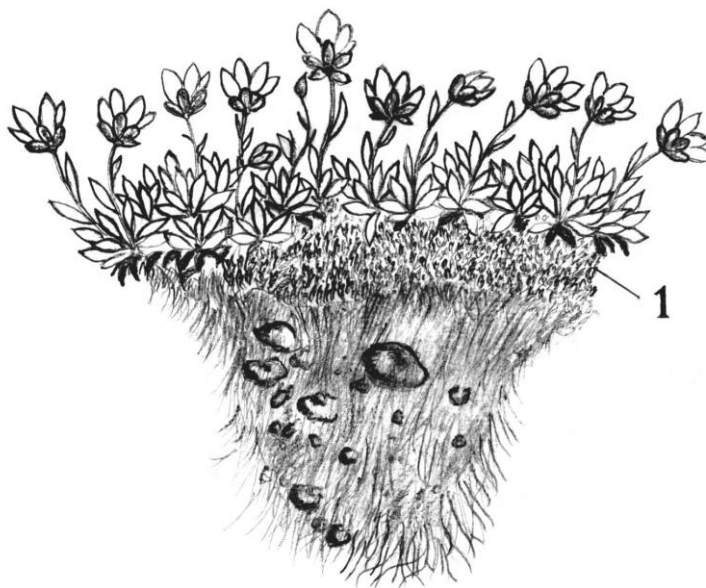


Рис. 78. Камнеломка болотная (*Saxifraga hirculus*), образующая дерновину вблизи снеговой линии на Алтае (по: Волков, Волкова, 2001): 1 – дернина мохообразных

Цветковые растения защищают мхи и печеночники от высыхания, сильного солнечного излучения и резких колебаний температур, обеспечивая относительно благоприятные условия для их существования. В свою очередь бриофиты способствуют уплотнению структуры подобных структур, препятствуя продуванию ветром и способствуя сохранению влаги. Отмирающие части мхов вносят свой вклад в образование гумуса. Преимущества, получаемые растениями в результате подобного симбиоза, гораздо значительней, чем потери от конкуренции за ресурсы. В результате подобные сообщества приобретают определенные 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. Растения или группы растений, создающие подобные плотные структуры в экстремальных условиях, становятся «привлекательными» для поселения других растений, грибов и животных, что позволяет рассматривать подобные плотные, долгоживущие растения как узловые точки биоты (Волков, 2002 [в]).

Таким образом, представляется вполне возможным, что некоторые виды растений в экстремальных условиях высокогорий могут обитать лишь в толще растений-подушек, плотных дерновин растений и других подобных растительных образованиях. Благодаря этому компактные жизненные формы растений могут не только играть ключевую роль в определении структуры высокогорных растительных сообществ (Cavieres et al., 2002), но и способствовать увеличению их биологического разнообразия (Волков, 2003).

Общеизвестным примером симбиоза является взаимодействие бобовых растений с клубеньковыми азотофиксирующими бактериями, благодаря чему бобовые играют важную роль в обогащении почв доступной для растений формой азота. Наблюдения в высокогорьях Северной Америки и Альп показали, что присутствие *Trifolium* в сообществах положительно влияет на окружающие растения (Thomas, Bowman, 1998; Gigon, 1999; Arnone, 1999; Аксенова, Онипченко, 2003). На альпийских лугах в Скалистых горах Америки в куртинах клевера *Trifolium dasyphyllum* содержание доступного азота было вдвое выше, чем на окружающей территории (Thomas, Bowman, 1998). Благоприятное воздействие *Trifolium alpinum* на окружающие растения показано для высокогорий Альп (Gigon, 1999; Аксенова, Онипченко, 2003). Но, не все виды бобовых обладают подобными особенностями, например, *Trifolium polyphyllum* в сообществах альпийских лишайниковых пустошей в Тебердинском заповеднике по своему воздействию не отличается от других видов этих сообществ, что видимо, связано с отсутствием у него эффективной азотфиксации (Аксенова, Онипченко, 2003).

В связи с этим представляется весьма интересным положение, высказанное М. Бигонем и др. (1989 [б]), согласно которому, организмы, фиксирующие атмосферный азот, в некотором смысле являются самоубийцами. Если в результате их жизнедеятельности концентрация связанного азота в среде повышается настолько, что он становится доступен другим видам, азотфиксатор теряет свое преимущество, и может уступить доминирование окружающим видам и быть ими вытесненным (Бигон и др., 1989 [б]). Способность к азотфиксации путем симбиоза с азотфиксирующими клубеньковыми растениями, безусловно, оказывается выгодной растениям-экологическим пациентам в «открытых», максимально изреженных сообществах. В сомкнутых сообществах такие растения либо они должны быть устойчивыми к заражению клубеньковыми бактериями, конкурируя «на равных» с другими растениями за «место под солнцем», либо подобно эксплерентам, «возвращаться» в сообщество после расходования запасов доступного растению азота. Первой тактике препятствует теплолюбивость бобовых, в результате чего они имеют низкую конкурентную способность в высокогорьях и на Севере (Миркин, Наумова, 1998), второй – низкая эксплерентность бобовых, имеющих, как правило, крупные семена (см. предыдущий раздел). Возможно, есть и другие причины, но так или иначе, в большинстве случаев наблюдается уменьшение присутствия и фитоценологического значения бобовых в верхней части высокогорной зоны, где обогащение субстрата азотом достигается за счет жизнедеятельности других ассоциативных форм азотфиксаторов, и в особенности за счет цианобактерий (Charin et al., 1994; Миркин, Наумова, 1998). Пионерами сукцессии в таких условиях являются осоки, злаки и разнотравье (Миркин, Наумова, 1998).

Помимо бактерий и цианобактерий, большую роль в фиксации азота играют актиномицеты, симбиотически связанные с высшими растениями из семейств *Betulaceae*, *Rosaceae* и др. (Культиасов, 1982). Аркто-высокогорные кустарнички *Arctostaphylos* и *Dryas* вступают в симбиотические

взаимоотношения с *Frankia*, загадочным существом, с досих пор неопределенным таксономическим положением, но обычно относимым к актиномицетам и способным к фиксации молекулярного азота. На корнях зараженных кустарничков образуются клубеньки, обычно твердые и деревянистые. Можно считать, что благодаря этим особенностям толокнянка и дриада получают возможность поселяться на бедных азотом местообитаниях в арктических и высокогорных биотопах (Бигон и др., 1989 [б]).

Другим важным аспектом экологии высокогорных растений является взаимоотношения с цветковых растений с грибами-микоризообразователями. Микориза известна в большинстве групп сосудистых растений, которые в условиях ограниченной доступности питательных веществ растут без неё плохо или погибают (Рейвен и др., 1990). Это определяет особое значение микоризы для растений в экстремальных условиях, основная роль которой, по-видимому, заключается в прямом транспорте фосфора из почвы в корни.

Микориза бывает двух основных типов: эндо- и эктомикориза. В первом случае грибные гифы проникают в клетки корня, где образуют два характерных типа внутриклеточных гифовых структур – везикулы (пузырьки) и арбускулы (деревца), поэтому эндомикоризу часто называют везикулярно-арбускулярной (VA). У некоторых видов *Ranunculus* отмечено наличие в первичной коре корня особых, крупных клеток-вместилищ для микоризных грибов, окаймляющих эндодерму. Эти клетки большей частью заполнены мицелием гриба, преобразованным там в различные формы (рис. 79) (Микеладзе, 1960). При эктомикоризе грибы окружают корни, но не проникают в их живые клетки. Два особых типа микоризы характерны для вересковых, а также для орхидных. В первом случае гриб может образовывать вокруг корня мощное скопление гиф (до 80 % общей массы микоризы), причём тонкие боковые гифы проникают в клетки корня. В других случаях грибы могут целиком находиться внутри. Микориза вересковых необходима для снабжения растений скорее азотом, чем фосфором, что особенно важно на кислых почвах, где часто произрастают виды этого семейства. Семена орхидных в природе прорастают только при наличии соответствующих грибов (Рейвен и др., 1990).

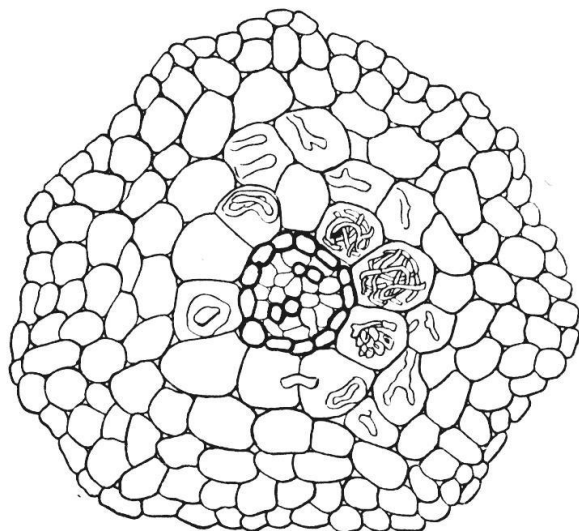


Рис. 79. Пример эндотрофной микоризы; поперечный разрез корешка *Ranunculus oreophilus* (по: Микеладзе, 1960)

Все известные виды микоризы встречаются в высокогорьях, где имеются также и не микоризные виды растений. В целом микориза является

обычной в высокогорьях, где наиболее распространена на более низких высотах на не плодородных субстратах (Körner 1999). Хотя микоризация уменьшается с возрастанием абсолютной высоты, но VA-микориза встречается у растений в наиболее высоких каменистых местообитаниях (Haselwandter, 1979; Körner 1999). Широкое распространение микоризы в высокогорьях представляет ещё одно существенное различие высокогорного и Арктического растительного покрова. Плохая аэрация и низкая температура почв в Арктических тундрах не способствует развитию грибного мицелия, требующего, как известно рыхлых и перегнойных субстратов (Тихомиров, 1963).

Образование микоризы и ее тип зависят не только от вида растений и высоты, но и от локального типа почвообразующих пород. P. Lescia и P.K. Antibus (1986), сравнивая образование микоризы в альпийских сообществах на известковых и кремниевых субстратах, обнаружили, что микориза более интенсивно образуется в первом случае. Это объяснимо более низкой доступностью фосфора на известняках.

R.V. Mullen и S.K. Schmidt (1993) нашли положительную корреляцию между образованием арбускулов в корнях *Ranunculus adoneus* (приснежниковый вид) и последующей аккумуляцией фосфора в его побегах (Körner 1999).

В другом случае L.G. Barnola и M.G. Montilla (1997) обнаружили меньшую заражённость VA-микоризой растений в слабо дренированных и плодородных местообитаниях по сравнению с хорошо дренированными и менее плодородными местообитаниями склонов на высоте 3800 м над ур. м. в Венисуэльских Андах (Körner 1999). Это объяснимо, тем, что затраты энергии на микоризу у растений могут достигать до 1/3 всего фотосинтеза, которое осуществляет растение-хозяин, и V/A микориза, формирующаяся у корней растений на более бедных почвах, становится «недозволительной роскошью» на богатых (Миркин, Наумова, 1998). Характер взаимоотношений грибов и растения-хозяина предполагают контроль растений над грибами при образовании микоризы.

Изучение микоризообразования у растений альпийских ковров Южной Осетии показало, что растения с эктоэндотрофной микоризой распространены как на торфянистых, так и на бедных органическими веществами почвах. Эндотрофная микориза в основном образуется у растений, обитающих на богатых гумусом и азотом почвах. Это объясняется тем, что эндотрофные микоризные грибы способствуют усвоению готовых органических веществ из почвы. Подобные выводы подтверждаются тем, что растения с эндотрофной микоризой (*Carum caucasicum* и *Taraxacum stevenii*), тем не менее, становятся доминантами и интенсивно размножаются на местах систематического, но не чрезмерного выпаса, то есть в на местах, где происходит систематическое унавоживание почвы (Микеладзе, 1960).

2.7. Адаптивные комплексы и значение адаптаций для высокогорных растений

Комплексное действие экологических факторов на растение находит отражение в комплексном характере адаптаций (Горышина, 1979). Поэтому выделение отдельных адаптаций растений носит достаточно искусственный характер. Для каждого организма характерен особый уникальный комплекс физиологических, поведенческих и экологических особенностей, дополняющих друг друга и способствующих более успешному размножению. Подобное созвездие адаптаций называют оптимальной композицией или адаптивным комплексом (Пианка, 1981). Осознавая это, вряд ли стоит переоценивать уровень коадаптации различных адаптационных механизмов, так как система индивидуального развития организма складывается по принципу компромисса между их противоречивыми функциями (Расницын, 1987). Этому часто способствует неодинаковый уровень развития и специализации органов, достигнутый в результате относительной независимости развития частей организма в процессе эволюции (гетеробатмия). Однако экотопический и фитоценотический отбор способствует выживанию растений, интегральная сумма адаптаций которых наиболее оптимальна в данных условиях. Таким образом, естественный отбор является эволюционным фактором, определяющим отбор не отдельных адаптаций, а их комплексов, интегрированных в живом организме, а сами адаптационные комплексы у растений являются не просто набором адаптационных структур и механизмов, но, прежде всего, их интеграцией, обеспечивающей адаптацию организма как целостной структуры к конкретным местообитаниям. Вместе с тем, изучение строения и функционирования организма на основе анализа корреляционного взаимодействия адаптаций различного уровня является чрезвычайно сложной задачей, в связи с чем, возникают следующие аспекты.

1. **Интеграция адаптаций.** Как отмечалось, ещё В.В. Сапожниковым (1916) «гидроморфозность листа» (смотри раздел 2.3.1.) у высокогорных растений коррелирует с отсутствием опушения, что позволяет солнечным лучам свободно проникать в ткани и нагревать их и воздух межклетников. Как предполагает Г.Ш. Нахуцришвили (1981) – регуляция физиологических процессов у высокогорных растений на клеточном уровне, обеспечивающая адаптацию к суровым условиям существования, также связана с сильной специализацией жизненных форм. Следовательно, адаптации растений существуют не сами по себе, а связаны сложными коррелятивно-интегральными взаимоотношениями, повышающими уровень адаптированности растения к конкретным местообитаниям. Истинный уровень адаптации растений определяется интегральным результатом взаимодействия его морфологических, физиологических, биоритмологических, репродуктивных и других особенностей, обеспечивающим растениям индивидуальные стратегии существования в пространстве-времени и повышающих степень их целесообразности.

2. **Специализация.** При специализации организмы начинают более эффективно использовать ресурсы экологической ниши, находящиеся непосредственно в зоне его обитания. Специализация каждого вида и растения к конкретному местообитанию основывается не только на совокупности анатомо-морфологических и физиологических признаков, но и различными стратегиями освоения пространства-времени (см. раздел 2.4.3.), r- и K- отборе (система Маклиода–Пианки), эколого-ценотических стратегиях Раменского–Грайма и др., сочетание которых позволяют рассматривать реакцию растений в онто- и филогенезе как адекватный ответ на условия обитания, отражающийся в жизненных формах, репродуктивной функции, взаимоотношениях растений в сообществах и др., совокупность которых определяет специализацию конкретных растений, популяций, видов.

3. **Преадаптация.** Принято считать, что специализация растений ограничивает их экологическую амплитуду. Действительно, подобные растения-стенотопы часто доминируют в наиболее суровых условиях высокогорий и не встречаются в других местообитаниях. Как отмечалось в разделе 2.4.2. ксероморфные признаки растений можно рассматривать в качестве преадаптации

4. **Универсальность адаптаций.** Некоторые особенности растений можно рассматривать как многофункциональные. Например, беловойлочное опушение способствует отражению радиации и, тем самым, предохраняет растение от перегрева и защищает его от избыточной радиации. При этом опушение также препятствует выдуванию пограничного слоя воздуха, образующегося в непосредственной близости к растению, то есть препятствует его охлаждению. Существующее противоречие, по-видимому, решается при максимальной силе воздействия экологических факторов. Экстремально высокие температуры в высокогорьях, как правило, связаны с прямым солнечным излучением. В таких условиях опушение существенно увеличивая отражающую способность растения, защищает его от перегрева и негативного воздействия ультрафиолета. В периоды похолодания опушенные растения, сохраняющие приповерхностный слой воздуха сильнее защищены от охлаждения, особенно в ветреную погоду. В любых климатических условиях опушение препятствует потере влаги растением.

Значение антоцианов для высокогорных растений так же связано с максимальными и минимальными величинами солнечной инсоляции. В безоблачный полдень антоцианы предохраняют высокогорные растения от сильного ультрафиолетового излучения, а утром, вечером или в ненастную погоду способствуют более полному восприятию фотоактивной и тепловой энергии света. Подобная универсальность адаптаций может способствовать преадаптации к другим местообитаниям. В качестве примера можно привести «гидроморфозность листа» способствующую обитанию растений не только в высокогорьях, но и на болотах.

С другой стороны, адаптация растений к одним местообитаниям базируется на различных комплексах адаптаций, обуславливающих многообразие стратегий растений, что в частности выражается в разнообразии

жизненных форм растений в сообществах. Многообразие местообитаний в высокогорьях, наряду с многообразием стратегий приспособления живых организмов к конкретным условиям способствовало большому количеству структурных адаптаций высокогорных растений.

5. **Факультативность.** Как правило, у высоко специализированных растений-стенотопов, адаптации закреплены в геноме, что проявляется в отсутствии значительных отклонений в онтогенетической программы, «жестко» контролируемой геномом. Однако среди высокогорных растений есть виды, которые благодаря варьированию своих морфологических (см. раздел 2.4.5.), физиологических (см. раздел 2.4.5.) и других особенностей, способны существенно изменять свои функциональные особенности, и благодаря этому существенно увеличить гиперобъем экологической ниши.

6. **Компенсация.** Многообразие адаптаций растений к обитанию в высокогорьях легче понять, если учитывать принцип компенсации, то есть процессы, связанные с функциональным замещением в ходе эволюции одной системы или органа (либо его части) другой системой, или органом (либо его частью) (Биологический... , 1989). Например, густое войлочное опушение *Saussurea glacialis* (рис. 41.1) так же способствует сохранению тепла, как и простертые розеточные дерновинки (рис. 57.2). В более широком смысле под компенсацией можно рассматривать замещение морфологических адаптаций растений физиологическими, ритмологическими и др., что выражается в разнообразии стратегий растений в приспособлении к одинаковым местообитаниям.

7. **Коллективные стратегии адаптации** высокогорных растений примерами, которых являются образование общего дерна растениями альпийских ковров (раздел 1.4.1.) или формирование совместных структур различными видами или даже биологическими группами высокогорных растений (разделы 2.3.4. и 2.6.). В экстремальных условиях высокогорий, когда потребление ресурсов ограничено не только (или не столько) их недостатком, сколько лимитом благоприятных условий для жизнедеятельности, конкурентные взаимоотношения между растительными организмами отходят на второй план и на первый план выступает взаимовыгодное сотрудничество между различными особями или видами, позволяющее более эффективно использовать ресурсы. В некоторых случаях коллективные адаптации растений, создающих плотные структуры, является аналогом адаптаций компактных жизненных форм. В других случаях формирование сомкнутых фитоценозов позволяет противостоять разрушению почв, сохранять влагу, противостоять склоновым процессам, что, в конечном счете, для отдельных растений в таких фитоценозах является более важным фактором, чем конкуренция за ресурсы.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

Некоторые методические аспекты изучения высокогорных растений

Появление экологии растений является закономерным итогом развития ботаники и отражает подход к изучению растительной жизни, основанный функциональном аспекте. Экология растений дополняет такие традиционно описательные научные дисциплины, как флористика, география растений и геоботаника, позволяя выявить некоторые закономерности флорогенеза и развития растительности. В настоящее время можно констатировать повышение взаимовлияния этих научных дисциплин и в тоже время их дифференциацию, связанную с увеличением количества материала. Повышается количество и качество получаемой информации, что необходимо для развития наук, изучающих растительную жизнь, в том числе и в горах. Но для дальнейшего развития экологии необходим качественно новый уровень данных, получаемых при флористических, геоботанических, популяционных и других исследованиях растений. Это актуально при изучении растений в высокогорьях, где особенно ценной становится информация о среде их обитания. В связи с этим становится явно недостаточной информация, получаемая при традиционных ботанических работах, сборе гербария, геоботанических описаниях и других ботанических исследованиях. Традиционные подходы к сбору информации, сформировавшиеся в конце девятнадцатого – начале двадцатого веков, явно не отвечают современным требованиям. Данные, которые присутствуют на этикетках сборов столетней давности, не позволяют достоверно выявить особенности местообитаний горных растений. Сборы, проводимые в настоящее время, также традиционно скупы на информацию, а между тем, достаточно полная характеристика места сбора того или иного растения, всегда может служить «ключом» для решения ряда проблем экологии, синэкологии и палеогеографии. Исходя из чего можно высказать некоторые соображения по поводу дополнительной информации, которая желательна при каждом геоботаническом описании или сборе гербария в горах.

1. Число и место сбора (обычно упоминается административный район, либо довольно общая географическая привязка – верховья реки, хребет, реке название урочища и тип биома), традиционно имеющиеся в этикетке гербария, желательно дополнять географическими координатами и ориентирами на местности, позволяющими в последствии отыскать растительное сообщество, в котором проводился сбор гербария или его (по возможности желательна более точная привязка с помощью GPS). В качестве привязки можно использовать населенные пункты, гидросеть, господствующие высоты и другое. Причем важна любая информация, позволяющая более точно «привязать» сообщество к местным долговременным ориентирам.

2. Геоморфологическая характеристика (расположение точки отбора, описания в рельефе) (таблицы 9, 10)

3. Особенности местообитания для гербаризируемых растений: тип растительного сообщества, экспозиция, крутизна склона (в градусах), местоположение в макро-, мезо-, микро- и нанорельефе (например, долина Актру, левая старая морена ледника малый Актру, отделяющая Голубое озеро и язык ледника, на склоне северо-западной экспозиции, обращенном к озеру (5 м ниже вершины морены), в трещинах между камнями), характер субстрата; при наличии сформированной почвы желательнее провести ее описание:

Описание почвы

1. Цвет.
2. Гумус (густота окраски почвы перегноем) оценка в баллах:
 - чуть заметный серый оттенок, цвет определяется материнской породой почвы, Fe, известью, но не гумусом – 1;
 - хорошо заметный серый оттенок, но в основном цвет определяется материнской породой, Fe, известью и др. – 2;
 - умеренно густо-серый оттенок, ясно виден желтый, бурый, красноватый, коричневый и т.п. цвет породы – 3;
 - густо-серый без ярких коричневых или цветных оттенков. Высыхая, влажная почва светлеет, но не сильно – 4;
 - темно-серая, черная почва без каких-либо цветных оттенков. Высыхая, почва слабо светлеет – 5.
3. Легко растворимые соли (оценка в баллах):
 - солевые выцветы слабо заметны при подсыхании поверхности почвы – 1;
 - солевые выцветы ясно заметны – 2;
 - солевой выцвет умеренно густой, совершенно ясный – 3;
 - солевой выцвет густой и довольно мощный – 4;
 - солевой выцвет очень мощный, почва «зарастает» кристалликами соли – 5.
4. Механический состав (оценка в баллах) (см. таблицу 11):
 - песок (состоит преимущественно из песчаных частиц) – 1;
 - супесь (песок 90–80 %, глина и алеврит 10–20 %) – 2;
 - суглинок (песок 40–20 %, глина и алеврит 70–50 %) – 3;
 - глина (состоит преимущественно из глинистых частиц) – 4.
5. Взаимодействие с HCl (оценка в баллах):
 - не вскипает – 1;
 - вскипает – 2;
 - вскипает бурно – 3.
6. Сложение почвы (оценка в баллах):
 - рассыпчатое (в сухом состоянии представляет сыпучую массу) – 1;
 - рыхлое (характерно для горизонтов почв, имеющих зернистую и мелкокомковатую структуру) – 2;
 - уплотненное (копается со средними усилиями, лопата или нож входят в почву при несильном нажиме; легко разламывается руками) – 3;

- плотное (копать трудно, руками разламывается с трудом) – 4;
- слитое (почва не поддается действию лопаты) – 5.
- 7. Влажность почвы (оценка в баллах):
 - сухая, не холодит рук, песок просыпается. Высыхая на воздухе, не светлеет – 1;
 - свежая, слегка холодит руки и слабо светлеет при высыхании – 2;
 - влажная, заметно холодит руки, значительно светлеет при высыхании. Песок сцеплен водой, легко деформируется – 3;
 - сырая, сильно светлеет высыхая. На ощупь - холодная и сырая. Глина и суглинок хорошо окатываются – 4;
 - мокрая, блестит, лоснится от покрывающей почву пленки воды.

При сжимании выдавливается вода – 5.

8. Структура: а) пылеватая; б) зернистая; в) комковатая; г) ореховатая; д) столбчатая.

9. Корни (оценка в баллах):
- корни довольно редки – 1;
 - корни редковаты (10–20 штук на 1 дм²) – 2;
 - густота корней значительна (20–50 штук на 1 дм²) – 3;
 - корни густо пронизывают почву, но сплошного войлока не образуют – 4;
 - сплошной густой корневой войлок, настоящая дерновина – 5.

10. Щебень в почве (оценка в баллах):
- встречаются единичные обломки – 1;
 - хорошо заметен, занимает 0,1 объема – 2;
 - занимает 0,25 объема – 3;
 - занимает 0,5 объема – 4;
 - щебень преобладает – 5.

При сформированности генетических горизонтов почвы желательно сделать почвенный разрез со стандартным почвенным описанием. При локальном распространении почвы необходимо описать размеры почвенного участка, его расположение в рельефе и характер окружающего субстрата, форма, размеры, возможное происхождение (седиментация ветром, солифлюкционный натек, сформировалась под растительной группировкой и т.п.). При отсутствии сформированной почвы необходимо описать особенности субстрата – тип породы, описание ее фракционного состава (таблица 11), наличие мелкозема, место его скопления и так далее, желательно взять образцы мелкозема для изучения), визуально определить режим и источники увлажнения.

Для растительного сообщества желательно (кроме стандартного геоботанического описания, методика которого приводится в специальной литературе) выявить местоположение в макро-, мезорельефе, структуру микрорельефа в пределах сообщества, характер субстрата под сообществом, дифференциацию субстрата в сообществе (желательно взять субстрат на химический и почвенный анализы), визуальную связь распределения растительных группировок и отдельных растений с особенностями их среды

обитания (рельеф, субстрат, экспозиция, укрытия и т.п.), взаимоотношения растений (видовой состав и структура растительных группировок). Кроме того, желательна любая информация, позволяющая выявить особенности среды обитания объектов исследования, в том числе в виде зарисовки схем, фотографий, измерений размеров, описания растений и расстояний между ними и так далее, качество которой во многом зависит от опыта исследователя. В любом случае, никогда не стоит пренебрегать возможностью получить любую информацию об объекте исследования, даже если она в данный момент кажется не нужной. Особенно это важно для исследователя, работающего в труднодоступных местах, повторное возвращение, в которые обычно затруднительно.

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

Горные почвы России (по: Почвы, 1998)

Высокогорные дерново-гольцовые почвы распространены на Алтае, в Саянах и Забайкалье, где занимают хорошо дренированные поверхности выравнивания. Развиваются в условиях сухого и холодного климата высокогорий, под дриадовыми, кобрезиево-дриадовыми, реже лишайниково-осоковыми и разнотравно-осоковыми с типчаком и мятликом растительными сообществами.

Строение профиля высокогорных дерново-гольцовых почв – O-A_{1p}-B_p-BСр-Ср.

O – рыхлая, плохо выраженная маломощная подстилка из слаборазложённых остатков растительности мощностью 1–2 см;

A_{1p} – буровато-серый или черно-бурый рыхлый суглинисто-щебнистый перегнойный горизонт, содержит до 11 % гумуса, мощность от 3 до 13 см;

B_p — горизонт мощностью 15–20 см, суглинисто-хрящеватый с обилием щебня и обломков пород; мелкозем желто-бурого цвета заполняет ниши между обломками пород и покрывает внутренние поверхности камней и глыб, на нижней поверхности обломков пород и щебня обычны органо-железистые натёки и пленки; содержит 1,5 – 4,0 % гумуса, постепенно, через горизонт BСр, переходит в каменисто-глыбистый элювий и элюво-делювий плотных пород.

Оглеение отсутствует или очень слабое, криотурбация, солифлюкция и мерзлотная сортировка проявляются четко, реакция кислая и слабокислая (рН_{КС1} – 4,1–5,8); в горизонте A_{1p} наблюдается аккумуляция гумуса и обменных оснований, насыщенность поглощающего комплекса горизонта основаниями высокая; содержание гумуса с глубиной уменьшается, отношение C_{гк} : C_{фк} = 0,7–0,8 (1,5) (C_{гк} – углерод гуминовых кислот, C_{фк} – углерод фульвокислот).

Горные примитивные почвы распространены на юге Восточной Сибири, имеют слабо развитый примитивный профиль O-B_h, p-Ср мощностью до 30 см. Под слабооторфованной подстилкой (2–5 см) залегает прокрашенный вымытым иллювиальным гумусом темно-коричневый

суглинисто-щебнистый горизонт. В мощностью 6–10 см, постепенно переходящий в сильнокаменистый, обогащенный щебнем элювий и элюво-делювий плотных осадочных, метаморфических и вулканических пород. Почвы характеризуются высокой гумусированностью мелкозема (содержание гумуса 8–10 %); аккумуляция гумуса в горизонте Bh, р сопровождается закреплением несиликатных форм R2U3. Реакция почв – сильноокислая (рНксл – 3,6–3,8), гидролитическая кислотность высокая (20 – 50 мг-экв на 100 г почвы).

Горные щебнистые органогенные почвы распространены в основном в горах Восточной Сибири и Кавказа. Формируются в горах на сильнокаменистых субстратах в условиях очень влажного климата под моховой, кустарниково-моховой и стланиковой растительностью.

Строение профиля горных щебнистых органогенных почв – O-Cp. Органогенный (торфянистый) горизонт мощностью от 10 до 30 см, образованный отмершими мхами или хвойным опадом, резко сменяется толщиной щебня, лишённого мелкозема или содержащего его в небольших количествах. Реакция очень кислая (рНн2о 4,0–5,0), насыщенность основаниями низкая.

Горно-луговые дерново-торфянистые почвы развиваются под альпийскими горными лугами на бескарбонатных почвообразующих породах Кавказа, Урала, Алтая, Саян и др.

Строение профиля горно-луговых дерново-торфянистых почв Alv-A1Bp-BCp-Cp. Горизонт Alv — дерново-торфянистый, темно-коричневый, непрочный мелкозернистый (10–20 см), заметно сменяется переходным горизонтом A1B коричневого цвета, зернисто-комковатой структуры, постепенно переходящим в бурую почвообразующую породу. Весь профиль щебневат, количество щебня резко возрастает от верхнего горизонта к породе. Реакция очень кислая (рНн2о 4,3–5,3), обменная способность в верхнем горизонте – 10–25 мг-экв, в нижних – 3–4 мг-экв на 100 г почвы, ненасыщенность высокая – 60–90 %.

Горно-луговые дерновые почвы, формирующиеся на Кавказе под субальпийскими горными лугами на бескарбонатных породах, по типу строения профиля близки к горно-луговым дерново-торфянистым, характером верхнего горизонта (потеря при прокаливании 20–30 %) и несколько менее кислой реакцией (рНн2о 4,6–5,5).

Горные лесолуговые почвы формируются в нижнем поясе субальпийских редколесий различного типа. Основные ареалы распространения Кавказ, Южный и Средний Урал, Алтай.

Строение профиля лесолуговых почв – O-A1-A1B-(Bp)-BCp-Cp. Под маломощной подстилкой O залегает комковато-зернистый гумусовый аккумулятивный горизонт A1 серого или темно-серого цвета, который постепенно переходит через горизонты A1B и BCp в щебнистый элюво-делювий коренных пород. Цвет переходных горизонтов буровато-серый или бурый с различными оттенками, зависящими от цвета коренной породы. Профиль, как правило, имеет высокую щебнистость. При небольшом щебне в

профиле почв выделяется бурый или бурый иллювиальный горизонт Вр. Для всего профиля характерно рыхлое сложение, глубокое проникновение корней, хорошая оструктуренность.

В верхней части профиля реакция почв слабокислая и близкая к нейтральной, в нижних – кислая или слабокислая. В верхнем аккумулятивном горизонте содержание гумуса варьирует от 7 до 12 %, сумма поглощенных оснований составляет 20–25 мг-экв на 100 г почвы, насыщенность поглощающего комплекса высокая. В прогумусированной части профиля (до глубины 30–35 см) постепенное снижение содержания гумуса и оснований. Органическое вещество имеет нередко гуматный состав.

Горно-луговые чериоземновидные почвы распространены на Восточном Кавказе, имеют строение профиля – Avl-Al-A1B-Bc(Ca)-Cp(Ca). В профиле выделяется интенсивно-черный зернистый дерновый горизонт, отчетливо сменяющийся сероватым переходным и белесо-палевой или бурой почвообразующей породой. Верхний горизонт слабо щебневат, книзу щебневатость быстро нарастает. Формируются на элюво-делювии известняков и других карбонатных породах, а в более сухих регионах – на основных и ультраосновных породах. В связи с этим они обладают слабокислой реакцией в верхней части профиля (рН_{Н₂О} 6,0–6,5) и щелочной или нейтральной в нижней (рН_{Н₂О} 7,5–8,2); сумма поглощенных оснований высокая (45–80 мг-экв на 100 г почвы), поглощающий комплекс насыщен, быстро нарастает.

Горные лугово-степные почвы формируются в относительно сухих несколько остепненных регионах горно-луговой зоны, переходных к горностепным регионам, на некарбонатных породах. Основной ареал – Восточный Кавказ, горы южной части Сибири.

Строение профиля горных лугово-степных почв – Alv-A1B-BC-C. Обладают сравнительно маломощным (5–15 см) дерновым (рыхловатым) горизонтом серовато-коричневого цвета, сменяющимся более светлым переходным слабооструктуренным горизонтом (20–40 см), постепенно переходящим в почвообразующую породу. Профиль щебнист, книзу количество щебня быстро увеличивается. Потеря при прокаливании в верхних горизонтах составляет 20–25 %. Имеют слабокислую или нейтральную реакцию (рН_{Н₂О} 5,5–7,5) и высокую насыщенность основаниями (до 70–80 %).

Горностепные и холодно-степные почвы формируются в юго-восточных районах Алтая, Северной Якутии, Чукотки в континентальных и резкоконтинентальных регионах в горах на остепненных склонах южной экспозиции под ксерофитными растительными ассоциациями.

Строение профиля горностепных и холодно-степных почв – Alp-Bp-BCp-Cp. Профиль этих почв состоит из задернованного темно-коричневого или темно-серого гумусового горизонта мощностью 5–12 см, отличающегося слабой оструктуренностью, рыхлым сложением и щебня. Ниже располагается залегающая на щебнисто-мелкоземистая толща мощностью 40–60 см, нечетко дифференцированная на горизонты В и ВС, серовато- или коричнево-палевого цвета. Книзу профиль светлеет; на глубине 20–40 см карбонаты в виде пленок и натек на нижней части щебня, мелкозем вскипает не всегда. Содержание

фульватно-гуматного гумуса составляет 4–17 %. Профиль почв насыщен основаниями. Реакция нейтральная или слабощелочная.

Обозначения символов приведенных горизонтов почв

O – органогенные горизонты, содержащие не менее 70% (по объему) органического вещества различной степени разложения (минеральные частицы присутствуют преимущественно в виде механической примеси); находятся как на поверхности минеральной почвенной толщи, так и в любой его части (погребенные), а также могут образовывать почвенный профиль полностью (например, торфяные почвы). Среди них выделяются:

A1 — гумусово-аккумулятивные горизонты; верхние минеральные горизонты, наиболее темноокрашенные в профиле; содержат хорошо гумифицированный органический материал, образованный на месте и находящийся в тесной связи с минеральной частью почвы. Цвет этого горизонта варьирует от черного, бурого, коричневого до светло-серого, что обусловлено составом и количеством гумуса. Мощность гумусового горизонта колеблется от нескольких сантиметров до 1,5 м и более.

A2 — элювиальные (подзолистые или осолоделые) наиболее осветленные и обесцвеченные в профиле минеральные горизонты, лежащие под горизонтами O, AO и A1; не имеют морфологических признаков оглеения, характерных для глеевых горизонтов G. Это бесструктурные или слоеватые рыхлые горизонты, обедненные гумусом и другими соединениями, но относительно обогащенные остаточным кремнеземом.

B — минеральные горизонты, лежащие под горизонтами AO, A1, A2 (а в случае их отсутствия под горизонтами O) и характеризующиеся любым изменением цвета и структуры по сравнению с A, отличающиеся от горизонтов G и C. Это обычно бурые, охристо-бурые, красновато-бурые, уплотненные и утяжеленные, хорошо оструктуренные горизонты, характеризующиеся накоплением глины, окислов железа, алюминия и других коллоидных веществ за счет вымывания их из вышележащих горизонтов. В некоторых случаях горизонт B является переходным слоем к почвообразующей породе и характеризуется постепенным ослаблением процессов аккумуляции гумуса, разложения первичных минералов и может подразделяться на подгоризонты по ослаблению видимых признаков почвообразовательных процессов.

C – материнская (почвообразующая) горная порода, из которой сформировалась данная почва, существенно не измененная специфическими процессами почвообразования (аккумуляцией гумуса, элювиированием и т.д.).

Любой из выделенных основных горизонтов может подразделяться на подгоризонты по количественному изменению основного признака горизонта.

Переходные горизонты, в которых признаки верхнего и нижнего горизонтов сменяются постепенно, обозначаются двойными индексами соответствующих выше- и нижележащих горизонтов. Первым ставят индекс горизонта, признаки которого преобладают в переходном горизонте (A2B, BC и т. д.).

Различные характеристики основных горизонтов, такие как наличие солей, карбонатов, морфологически выраженной солонцеватости и т. д., обозначаются малыми индексами. Они ставятся справа после основного индекса и также обозначаются латинскими, но строчными буквами.

Малые индексы обозначают следующие свойства (характеристики) генетических горизонтов почвенного профиля (в скобках даны примеры использования малых индексов):

h (Bh) — иллювиально-гумусовые горизонты темно-коричневых и буро-красно-коричневых тонов;

p (BCp) — наличие камней размером > 1 см (щебень, гравий, глыбы, валуны и т.п.) в количестве >10% по объему;

v (Av, O2v) — горизонты, состоящие (на 50% и более) из живых частей растений (степной войлок, дерновинные горизонты, очесы мхов и др.);

Если в некоторых случаях горизонт может сменяться другим, то рядом с индексом основного горизонта в круглых скобках пишется индекс замещающего горизонта: O-A1-A2(A1A2)-B-BC-C.

Для обозначения горизонта, наличие которого в профиле необязательно, индекс его заключается в круглые скобки: O-A1-A2-(A2/B)-B-BC-C.

ПРИЛОЖЕНИЕ 3

Статья В.В. Сапожникова «У верхней черты растительности» и современные представления о жизни высокогорных растений

Василий Васильевич Сапожников известен как талантливый учёный, вписавший своё имя в историю Томского университета наряду с именами известных учёных-естествоиспытателей С.И. Коржинского и П.Н. Крылова. Научная деятельность В.В. Сапожникова настолько обширна, что позволила ему стать основателем многих направлений научной деятельности в Сибири. Его работы заложили фундамент гляциологических и этнографических исследований. Кабинет его имени на кафедре Физиологии растений Томского государственного университета, отмечает заметную роль учёного в становлении физиологии растений. Выдающийся ботаник, основавший в Томске отделение Русского Ботанического общества, один из лучших русских путешественников-фотографов, член более 10 российских и зарубежных научных обществ (Ляхович, Ревушкин, 1998), даже этот не полный перечень деятельности В.В. Сапожникова позволяет оценить его выдающуюся роль в развитии науки в Сибири. Блестящее образование, широта научных интересов, многогранный подход к изучению природы, позволили Василию Васильевичу находить новые аспекты в бесконечном многообразии её проявлений. Неслучайно большинство из его 95 научных работ являются пионерскими (Ляхович, Ревушкин, 1998). Одна из работ Василия Васильевича – статья «У верхней черты растительности», опубликованная в 1914 году (в гербарии имени П.Н. Крылова ТГУ имеется оттиск этой статьи, подписанный автором, хотя многие ссылаются на публикацию этой работы 1916 г.) и являющаяся квинтэссенцией его наблюдений о жизни горных растений, легла в основу развития экологии растений за Уралом (Волков, 2002). Знакомство с трудами европейских учёных и личные контакты В.В. Сапожникова, стажировавшегося в крупнейших научных центрах Европы, без сомнения способствовали становлению экологического подхода учёного в исследовании растений. Некоторые открытия Василия Васильевича не потеряли актуальности до сих пор, и, следуя приведенному им афоризму – «объяснения изменяться, факты останутся» можно оценить с точки зрения развития современной науки объяснения и факты, приведённые в упомянутой статье.

Статья «У верхней черты растительности» 1914 г. (23 страницы включая рисунки и фотографии) начинается с ботанико-географического очерка альпийской (или высокогорной зоны). В.В. Сапожниковым приводятся

критерии выделения нижней границы высокогорий – верхняя граница лесного пояса, а там, где лес отсутствует, для разграничения двух растительных зон «приходится руководствоваться составом травяного покрова (Сапожников, 1914, с 2). Более поздние подходы к выделению границы высокогорий, как правило, отличаются комплексностью. Наряду с верхней границей леса учитываются снеговая линия эпохи плейстоцена, и нижняя граница современных перегляциальных процессов и суммы температур. Другой комплексный подход учитывает высоту над уровнем моря, широту положения горных систем, а также тип ландшафта (Голубчиков, 1996). Необходимо отметить, что естественная растительность, чутко реагирующая на любые изменения природной обстановки, является наиболее точными индикатором нижней границы высокогорной зоны.

Василий Васильевич, отмечает, что положение нижней границы высокогорной зоны определяется широтным положением горной системы. Сопоставляя положение верхней границы леса в различных горных системах Азии с широтной зональностью, В.В. Сапожников впервые отмечает закономерность, согласно которой, «уменьшению широты на 1° соответствует повышение линии леса на 100 метров» (Сапожников, 1914, с. 3). Подобный широтный градиент имеет общетеоретическое значение в географии и экологии. Вместе с тем В.В. Сапожниковым отмечается, что варьирование нижней границы высокогорий связано с влиянием совокупности местных факторов – «зависимость от близости или удалённости снежных массивов, или больших внутренних водоёмов, углублённости в горную страну и других местных причин» (Сапожников, 1914, с. 3). В районах, в которых лес и сопутствующие ему виды выпадает их поясной структуры, наблюдается соприкосновение степной и горной зон и даже проникновение степных растений в высокогорья (Сапожников, 1916), что обуславливает типологическую рапльчатость растительного покрова и его экологическую неоднородность (см. раздел 1.4.2.)

В.В. Сапожников (1916) отмечает сходство растительности высокогорий и Арктики, отмечая вместе с тем, что благодаря разнообразию рельефа, условий распределения температур, освещения и других факторов, состав горной растительности гораздо разнообразнее. Современный уровень исследований (Горчаковский, 1975; Агаханянц, 1981; Ellenberg, 1986; Körner, 1999 и др.) позволяет систематизировать физико-географические особенности высокогорий, обуславливающих их специфику и отличие от арктических тундр (см. раздел 1.5.). Корни высокогорных растений проникают на значительную глубину, в то время корни растений арктических тундр располагаются вблизи поверхности почвы, в слое, оттаивающем в вегетационный период; в высокогорьях преобладают травянистые растения, среди которых относительно много луковичных растений (особенно в аридных горах) и широко распространены растения, имеющие толстую кутикулу и опушение.

В статье (Сапожников, 1914) отмечается, что высокогорная зона простирается в верх, там, где, по крайней мере, не мешает снег, на 800–1000

метров, достигая на Алтае высоты 2800–3000 метров над ур. м. В Тянь-Шане соответственно этому же интервалу растительность поднимается до высоты 3800–4000 метров над ур. м. Как отмечает В.В. Сапожников (1914), растительность высокогорной зоны складывается из нескольких поясов, расположенных друг над другом, которые в различных хребтах выражены далеко не одинаково.

В.В. Сапожниковым (1914) проводится сравнение высокогорных зон Алтая и Тянь-Шаня. Отмечается, что в Тянь-Шане отсутствуют некоторые элементы растительности характерные для Алтая. Прежде всего, выпадает пояс кустарников (карликовая берёзка и ивы), который отчасти замещается древовидной арчей, кустами роз и оригинальной караганой гривастой. На Тянь-Шане по наблюдениям В.В. Сапожникова отсутствует и «типичный горный луг», который отчасти замещается субальпийским лугом с видами обычными для верхнего яруса елового леса. Отмечается, что основной растительностью высокогорий Тянь-Шаня являются своеобразные горные степи – «сырты».

Действительно на Алтае альпийские и субальпийские луга существенно различаются в отличие от Тянь-Шаня, где высотная дифференциация луговой растительности менее выражена. Например, по нашим наблюдениям на северном склоне Заилийского Алатау сходные «манжетковые» луга встречаются в верхней части лесного пояса (2800 м над ур. м.) и на верхней границе распространения луговой растительности (3400–3500 м над ур. м.), незначительно отличаясь лишь видовым составом. Причиной этого, по-видимому, является большая гумидность климата Алтая по сравнению даже с наиболее влажным хребтом Тянь-Шаня – Заилийским Алатау, что отражается в формировании в нижней части высокогорий Алтая высокотравных субальпийских лугов, в то время как в растительности Тянь-Шаня выше лесного пояса преобладают низкотравные формации с примесью ксероморфных растений, например *Olgaea nidulans*, которые по образному описанию В.В. Сапожникова среди сочной зелени луга кажутся серебряными канделябрами (рис. 23.4.). Это определяет существенную дифференциацию субальпийских и альпийских лугов на Алтае и относительную однородность луговой растительности в высотном профиле Тянь-Шаня.

С подъёмом к верхней черте растительности, как отмечает В.В. Сапожников, ландшафт Тянь-Шаня делается более похожим на Алтай, что выражается в значительном количестве одинаковых видов растений. Это отражает сходство физических параметров среды на больших абсолютных высотах и биогеографические связи этих территорий, обуславливающие высокую степень сходства их высокогорных флор, в то время как в нижних поясах гор характер растительности более зависит от широтно-зональных факторов, обуславливающих специфику обитания растений (Волков, 2002).

В статье В.В. Сапожникова приводятся интересные сведения по аутоэкологии высокогорных растений, в частности отмечается миниатюрный рост как характерный признак большинства высокогорных растений (см. раздел 2.4.2). У других растений В.В. Сапожников отмечает скучивание

листьев и цветков, которое он рассматривает как средство к уменьшению охлаждения и испарения. Как отмечает В.В. Сапожников – высшего выражения скученность побегов выражается у *Thylacospermum caespitosum* – оригинального растения Заилийского и Джунгарского Алатау (рис. 40.1.) – «на расстоянии это растение производит впечатление тускло-зелёного округлого камня, обычно лежащего между гранитными глыбами старых морен. Эта подушка, 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, 1914, с. 9). В Заилийском Алатау *T. caespitosum* достигает полуметровых размеров при высоте 60 см. Плотность этих подушковидных растений достигается за счёт огромного количества побегов, количество которых достигает 25–30 на квадратный сантиметр. Побеги находятся в сжатом состоянии и при выкапывании поверхность подушки легко распадается (рис. 31). Подушки *T. caespitosum* образуются благодаря акротонному ветвлению 3–4 порядков, в результате самого верхнего образуются «розетки» насчитывающие порядка 150 вегетативно-генеративных побегов. Активно вегетирующая верхняя часть побегов, по-видимому, не превышает размеров 1 сантиметра, причём размер годового прироста побегов составляет 0,3–0,5 см. 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). Внутренне тепло сглаживает перепады температуры на поверхности подушки, а также позволяет быстро восстанавливать после заморозков функционирование «корового» слоя подушки (Волков, 2003).

Другое замечательное приспособление, описанное В.В. Сапожниковым можно наблюдать у *Saussurea involucrata* – «по общему виду растение похоже на небольшой кочан капусты; от толстого стебля отходят такие же широкие бледно-зелёные листья, которые плотно прилегают один к другому и загибаются вверх, и образуют сплошную крышу. Но стоит отогнуть несколько листьев, и вы обнаружите под ними широкое пространство, в которое снизу выдаются несколько корзинок тёмно-фиолетовых цветов. Таким образом, листья создают живую тепличку для более нежных цветов» (Сапожников, 1914, с. 10). Подобное покрытие для плодов в виде вздутых чашечек Василий Васильевич описал у некоторых видов из родов *Oxytropis*, *Astragalus* и др. Сходные приспособления в виде прозрачной чашечки или прицветных листьев, создающие своеобразную микро-тепличку, в которой находятся лепестки и завязь, для *Pedicularis compacta* и других видов мытников, видов рода *Allium*, описаны Н.В. Ревякиной (1996).

В.В. Сапожников (1916), отмечает, что весьма обычной защитой от холода и горячих солнечных лучей для высокогорных растений является опушение, которое у одного и того же вида увеличивается по мере подъёма в высоту. Важно отметить тот факт, что В.В. Сапожников отмечал значение опушения и как защиты от испарения, как у ксерофитов, так и растений,

испытывающих физиологический дефицит влаги в результате низких температур.

В полном противоречии с опушёнными растениями стоят другие представители высокогорных растений с совершенно гладкими стеблями. Речь идёт о растениях *Gentiana algida*, *Swertia obtusa*, *Primula nivalis* и других: «... у них не замечается ни стремления слишком укоротить свои междоузлия или особенно скучить свои листья, ни попытки распластаться по земле» (Сапожников, 1914, с. 11). Они заселяют в высокогорьях северные склоны и лощины, растут по берегам ручьёв и снежных полей с влажной, иногда болотистой почвой, то есть они, как правило, не испытывают недостатка во влаге. Внутреннее строение стебля подобных растений имеет ряд характерных анатомических особенностей, видных на срезе. Между древесиной и эпидермисом таких растений расположена широкая кора с большими воздушными полостями, окружёнными сочными паренхиматическими клетками, которые представляют собой непрерывные ходы, тянущиеся вдоль всего стебля растения (рис. 35). Внутри растения создаётся целая система полостей с плохим проводником тепла, которые могут за день на ярких лучах солнца сильно нагреваться, чтобы ночью задерживать теплоотдачу живых частей растения. По образному выражению В.В. Сапожникова, «...в системе воздушных ходов нужно видеть внутреннее опушение; это меховая подкладка на костюме, который снаружи кажется лёгким» (Сапожников, 1916, с. 14). Отсутствие опушения коррелирует с внутренним строением растения, предоставляя возможность солнечным лучам свободно проникать в ткани и нагревать их и воздух межклетников. У некоторых из этих растений мезофилл листьев имеет также рыхлое строение, например, у *Gentiana algida* (Сапожников, 1914). Подобное строение растений можно сравнить с термосом. Хотелось бы отметить, что теплоёмкость этих растений вряд ли достаточно высока, чтобы сохранять тепло в длительные промежутки похолодания, но представляется вполне возможным, что такое строение позволяет им благополучно переживать кратковременные, но довольно резкие перепады температур, столь характерные для высокогорий (Волков, 2002).

Весьма интересным является подмеченный В.В. Сапожниковым (1916) факт, что большие воздушные полости имеются также в широких кроющих листьях *Saussurea involucreta*, что позволяет говорить о комплексе адаптаций способствующих защите цветков.

Таким образом, анализ фактов, приведённых в статье «У верхней черты растительности» позволяет сделать вывод о большом значении этой пионерной работы для развития экологии растений, ботаники и биологии в целом. В работе впечатляет не только обширный фактический материал, но и объяснения, открывающие в В.В. Сапожникове, не только опытного наблюдателя природы, но и аналитика, сумевшего часто интуитивно объяснить экологические особенности высокогорных растений. Многие из его открытий не потеряли актуальности и в наше время. Поразительно, что при современном уровне развития полевых экологических исследований некоторые открытия В.В. Сапожникова до сих пор не получили

подтверждения. Весьма актуальными могут быть исследования с помощью микротемпературных датчиков температурного режима высокогорных растений с системой внутренних воздушных полостей и ходов, температурного режима, создающегося во вздутых чашечках или микротепличках из прицветных листьев. Перспективными представляются исследования с помощью тепловизионных приборов, позволяющих исследовать температурные градиенты растений и среды их обитания, что особенно актуально в высокогорьях, в условиях, когда температуры являются основным лимитирующим фактором для растений. Данные, полученные в результате подобных исследований, позволят развить представления о механизмах терморегуляции растений, традиционно относимых к группе пойкилотермных организмов.

ЛИТЕРАТУРА

- Аболин Р.И., Советкина М.М. Горные пастбища Талас-Сусамырского района Киргизской АССР // Мат. Комиссии экспед. иссл. Л., 1930. Вып. 27.
- Агаханянц О.Е. Аридные горы СССР. М., 1981. 268 с.
- Агаханянц О.Е. Ботаническая география СССР. Минск, 1986. 175 с.
- Айрапетян Ф.П. Фитофенологические исследования в горных странах // Бот. журн., 1969. Т. 54. № 10. С. 1558–1569.
- Аксенова А.А. Влияние взрослых особей *Primula algida* на приживаемость всходов растений альпийской пустоши // Комплексные исследования альпийских экосистем Тебердинского заповедника. М. 2004. С. 12–15.
- Аксенова А.А., Онипченко В.Г., Блинков М.С. Экспериментальная оценка роли светового фактора в сезонной динамике альпийских сообществ Тебердинского заповедника. // Структурно-функциональная организация альпийских сообществ Тебердинского заповедника. М., 2003. С. 125–140.
- Аксенова А.А., Онипченко В.Г. Оценка влияния *Trifolium polyphyllum* на состав альпийских пустошей // Структурно-функциональная организация альпийских сообществ Тебердинского заповедника. М., 2003. С. 114–117.
- Александрова В.Д., Жадринская Н.Г. Смена аспектов в тундрах о. Большого Ляховского // В кн.: Новосибирские острова. Л., 1963. С. 37–53.
- Александрова В.Д. Классификация растительности. Л., 1969. 275 с.
- Алексеев А.И. Суточный ход ассимиляции и её интенсивность у различных групп горных растений // Бюллетень САГУ. 1923. № 1.
- Алексеев В.А. Экологическая геохимия. М., 2000. 627 с.
- Алехин В.В. География растений. М., 1938. 423 с.
- Алехин В.В. и др. География растений с основами ботаники. М., 1961. 532 с.
- Альфелд Ф. Природа Боливии. М., 1984.
- 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.
- Ассинг А.И. Начальные стадии выветривания и почвообразования на массивно-кристаллических породах. М.; Л., 1949.

Бабаев А.Г., Зонн И.С., Дроздов Н.Н., Фрейкин З.Г. Природа мира: Пустыни. М., 1986. 320 с.

Баранов П.А. Очерки растительности Чимгана // Известия Туркестанского отделения Р.Г.О. 1925. Т. 1.

Баранов П.А. Проблема крайних условий среды в разрешении вопросов освоения новых территорий // Растение и среда. Сб. науч. тр. М.; Л., 1940. Т. 1. С. 93–102.

Барыкина Р.П., Чубатова Н.В., Амгадаева Г.О. К морфолого-анатомической характеристике подушковидных растений // Современные проблемы экологической анатомии растений. Сб. науч. тр. Владивосток, 1991. С. 14–17.

Беденко В.П. Спектральная яркость листьев растений в разных условиях произрастания / Дис. ... кан. биол. наук. Томск, 1960.

Берг Л.С. Природа СССР. М., 1938. 312 с.

Бигон М., Харпер Дж. Экология. М., 1989 [а]. Т. 1. 660 с.

Бигон М., Харпер Дж. Экология. М., 1989 [б]. Т. 2. 477 с.

Биоиндикация загрязнений наземных экосистем. М., 1988. 349 с.

Биологический энциклопедический словарь. М., 1989. 864 с.

Благовещенский А.В. Биохимическая эволюция цветковых растений. М., 1966. 327 с.

Богатырев К.П. Фрагментарные (грубоскелетные) почвы и их место в общей классификации почв // Почвоведение. 1959, № 2. С. 19–28.

Борзенкова И.И. К вопросу о влиянии местных факторов на приход радиации в горной местности // Тепловой баланс. Сб. науч. тр. Л., 1967.

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, Н.С. Воронин, А.Г. Еленевсей* и др. М., 1998. 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.

Быков Б.А. Экологический словарь. Алма-Ата, 1983. 216 с.

Вальтер Г., Алёхин В. Основы ботанической географии. М.; Л., 1936. 714 с.

Вальтер Г. Растительность земного шара. М., 1968. Т.1. 552 с.

Вальтер Г. Растительность земного шара. М., 1975. Т.3. 428 с.

Василевская В.К. Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии // Уч. зап. ЛГУ, сер. биол. наук. 1940. Вып. 14.

Вернадский В.И. Научная мысль как планетарное явление // Размышления натуралиста. М., 1977. Кн. 2. 192 с.

Вильямс В.Р. Собрание сочинений. М., 1950. 356 с.

Виноградов Б.В. Основы ландшафтной экологии. М., 1998. 418 с.

Владыченский А.С. Особенности горного почвообразования. М., 1998. 191 с.

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

Волкова Е.А. Высокогорная растительность хребтов Южной Монголии // В кн. Растительный покров высокогорий. Л., 1986. С. 105–109.

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

Волкова И.И. Горные болота заповедника «Кузнецкий Алатау». Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2001. 20 с.

Волкова И.И. К проблеме изучения болот в горах Алтая // Горные экосистемы Южной Сибири: изучение, охрана и рациональное использование. Барнаул, 2005. С. 67–70.

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

Волков И.В. Интенсификация и замедление жизненных процессов и биоморфологическая эволюция высокогорных растений // Материалы I межрегиональной научно-практической конференции посвященной 5-летию организации Тигирекского заповедника. Барнаул, 2005. Вып. 1. С. 175–179.

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

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

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

Волков И.В. Подушковидные растения Юго-Восточного Алтая. Томск, 2003. 199 с.

Волков И.В. Применимы ли правила Алена и Бергмана в мире растений? // Материалы III Междунар. науч. конф., посвященной 120-летию Гербария им. П.Н. Крылов ТГУ. Томск, 2005. С. 123–124.

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

Волков И.В., Кирпотин С.Н. Вопросы терминологии в экологической морфологии растений // Вестник ТГПУ, 2003. Вып. 4 (36). С. 61–66.

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 ТГПУ, 2002. Вып. 2 (30). С. 46–50.

Воронов А.Г., Дроздов Н.Н., Мяло Е.Г. Биогеография мира. М., 1985. 272 с.

Восканян В.Е. О некоторых биологических особенностях растений верхней части альпийского пояса горы Арагац // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 2. С. 257–265.

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

- Второв П.П., Дроздов Н.Н.* Биogeография. М., 2001. 304 с.
- Выгодская Н.Н.* Радиационный режим и структура горных лесов. Л., 1981. 261.
- Высоцкий Г.Н.* О фитотопологических картах, способах их составления и практическом значении // Почвоведение. 1909. Т. 2, № 2.
- Галенкин М.И., Курсанон Л.И., Мейер К.И., Алехин В.В.* Курс ботаники. М. 1940. 376 с.
- Гамалей Ю.В.* Структурно-функциональное разнообразие видов – основа разнообразия флор и типов растительности // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы. М-лы. V рабочего совещания по сравнительной флористике (Ижевск, 1998). 2000. 409 с.
- Гатцук Л.Е.* Содержание понятия “травы” и проблема их эволюционного положения // Проблемы экологической морфологии растений. Сб. науч. тр. М. 1976. С. 55–130.
- Гамцемлидзе З.Г.* Биоэкологические и ценоотические особенности субнивальных растений Казбеги // В кн.: Высокогорная экосистема Казбеги. М.; Тбилиси, 1977. С. 44 – 49.
- Гвоздецкий Н.А., Голубчиков Ю.Н.* Природа мира: Горы. М., 1987. 396 с.
- Герасимова М.А., Захаров А.А., Онинченко В.Г.* Оценка изменений условий среды вдоль градиента мощности снежного покрова на альпийских коврах с помощью шкал Э. Ландольта // Структурно-функциональная организация альпийских сообществ Тебердинского заповедника. М., 2003. С. 118–124.
- Глаголева Т.А.* О фотосинтезе растений верхней части альпийского пояса Восточного Памира // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 11. С. 1567–1581.
- Глаголева Т.А., Филипова Л.А.* Особенности фотосинтеза растений в условиях высокогорий Памира // Проблемы ботаники. Сб. науч. тр. М.;Л., 1965. С. 120–133.
- Глазовская М.А.* Почвы мира. М., 1973. Т. II.
- Гогина Е.Е.* Семенная продуктивность некоторых эдификаторов высокогорных лугов Юго-Осетии // Бот. журн., 1960. Т. 45. № 9. С. 1330–1336.
- 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.
- Горбунов Э.П.* Криогенные явления Памиро-Алая // Криогенные явления высокогорий: Сб. науч. тр. Новосибирск, 1978.
- Гордеева Т.Н., Стрелкова О.С.* Практический курс географии растений. М. 1968. 105 с.
- Горный Алтай. Томск, 1971. 251 с.
- Городков Б.Н.* Безлесье тундр // Природа, 1929. № 3.
- Городков Б.Н.* Полярные пустыни и арктические тундры (сравнительное почвенно-ботаническое исследование) // Бот. журн. 1947. Т. 32. № 1. С. 42–43.

- Горышина Т.К.* Экология растений. М., 1979. 368 с.
- Горчаковский П.Л.* Растительный мир высокогорного Урала. М., 1975. 283 с.
- Грант В.* Видообразование у растений. М., 1984. 528 с.
- Гребинский С.О.* Углеводный обмен у высокогорных злаков в связи с проблемой адаптации. ДАН СССР. 1941. Т. 31. № 3.
- Гребинский С.О.* Физиолого-биохимические особенности горных растений // Успехи современной биологии. 1944. Т. 18. Вып. 2.
- Григорьев Ю.С.* Сравнительно-экологическое исследование ксерофилизации высших растений. М.; Л., 1955. 159 с.
- Гужова Г.А., Работнова М.В., Онипченко В.Г.* Опыт изучения семенной продуктивности альпийских растений для характеристики их эколого-ценотических стратегий // Проблемы современной биологии: Тр. 20 науч. конф. мол. учен. биол. ф-та, МГУ, М., 1990. Т. 1. С 53–57.
- Гумбольдт А.* Идеи о географии растений // География растений. М.; Л. 1936. С. 49–70.
- Дадыкин В.П.* Особенности поведения растений на холодных почвах. М., 1952. 279 с.
- Дадыкин В.П., С.А. Станко, Г.С. Горбунова и З.С. Изумнова.* Об усвоении света растениями в Якутске и Тикси. ДАН СССР, 1957. Т. 115. № 1.
- Дайсон Дж.* В мире льда. Л., 1966. 232 с.
- Данилов А.Н., Гортикова Н.Н., Знаменский И.Е.* Реакция некоторых растений Заполярья на полусуточное затенение // Тр. Бот. инст. им В.Л. Комарова АН СССР. 1950. Сер. 4. Вып. 7.
- Данилов А.Н.* Механизм использования лучистой энергии в процессе фотосинтеза // Тр. бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, 1936. Сер. 4. Вып 2.
- Двораковский М.С.* Экология растений. М., 1983. 190 с.
- Демиденко Н.В.* Особенности температурного режима корнеобитаемого слоя почвы субальпийских лугов западного макросклона Кузнецкого Алатау // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Матер. III международной научн. конфер., посвященной 120-летию Гербария им. П.Н. Крылова ТГУ. Томск, 2005. 198 с.
- Добровольский В.В.* География почв. М., 1999. 385 с.
- Добровольский Г.В.* Почвы: Энциклопедия природы России. М., 1998. 368 с.
- Долуханов А.Г.* Колхидский вечнозеленый подлесок. Тбилиси, 1980. 261 с.
- Долуханов А.Г.* Принципы классификации растительных сообществ // Вопросы классификации растительности. Свердловск: УФ АН СССР, 1961. С. 39–46.
- Долуханов А.Г.* Флора и растительность субнивальных ландшафтов верховий Большой Лиахвы и Кельского нагорья (Центральный Кавказ) // Бот. журн. 1969. Т. 54, № 11. С. 1662–1674.
- 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 / под ред. А.Л. Тахтаджяна. М., 1980. Т. 5 (1). 430 с.
- Жизнь растений / под ред. А.Л. Тахтаджяна. М., 1981. Т. 5 (2). 511 с.
- Жизнь растений / под ред. А.Л. Тахтаджяна. М., 1982. Т. 6. 543 с.
- Жмылёв П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А. Основы терминологии и понятия биоморфологии растений. М. 1993. 152 с.
- Жмылев П.Ю. О деревянистых формах роста в роде *Saxifraga* L. // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М., 1994. С. 22–23.
- Зайцева М.Г. Исследования процессов поглощения азота и фосфора корневыми системами растений Памира в связи с температурным и световым режимом высокогорий // Тр. инст. бот. АН Тадж. ССР. 1956. № 47.
- Зайцева М.Г. К вопросу о влиянии светового режима высокогорных районов на рост и азотный обмен растений // Изв. АН Тадж. ССР. Отд. естеств. наук. 1953. № 3.
- Заленский О.В. Фотосинтез и дыхание культурных растений в условиях Восточного Памира // Изв. Тадж. ФАН ССР, 1944. № 8.
- Заленский О.В. О фотосинтезе растений на больших высотах. ДАН СССР, 1941. Т. 31. № 1.
- Заленский О.В. О температуре и водном режиме растений-подушек // Бот. журн. 1948. Т. 33. № 6. С. 571–581.
- Заленский О.В. Фотосинтез растений в естественных условиях // Вопросы ботаники. М.; Л., 1954.
- Заленский О.В. Об эколого-физиологическом изучении факторов продуктивности дикорастущих многолетних растений // Академику В.Н. Сукачёву к 75-летию со дня рождения. Сб. науч. тр. М.; Л., 1956. С. 217–221.
- Заленский О.В. Максимальная потенциальная интенсивность фотосинтеза растений Памира и других климатических областей // Тр. Памирской биол. ст. АН ТаджССР. Душанбе, 1963. Т. 1.
- Заленский О.В. Физиологические процессы растений в условиях высокогорий // Второе совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий: Тез. докл. Л., 1961.
- Заповедники СССР. Заповедники Кавказа / Под общ. ред. В.Е. Соколова, Е.Е. Сыроечковского. М., 1990. 365 с.
- Заповедники России. Сибири / Под общ. ред. Д.С. Павлоап, В.Е. Соколова, Е.Е. Сыроечковского. М., 1999. 304 с.
- Зеленая книга Сибири: Редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества. Новосибирск, 1996. 396 с.
- Зенякин С.А., Макаров М.И. Примитивно-щербнистые почвы субнивального пояса Тебердинского заповедника // Структурно-функциональная организация альпийских сообществ Тебердинского заповедника. 2003. Вып. 20. С. 38–53.
- 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.

Игнатов М.С. Бриофлора Алтая и бриогеография Северной Палеарктики. Дис. ... докт. биол. наук. М., 1995.

Измайлова Н.Н. Вводно-температурный режим почв и транспирация растений альпийского пояса Памира // Тр. Памирск. биост. АН-ТджССР, 1963. Т. 1.

Ильинский А.П. Растительность Земного Шара. М.; Л., 1937. 459 с.

Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология. СПб., 1999. 316 с.

Исаченко А.Г., Шляпников А.А. Природа мира: Ландшафты. М., 1989. 504 с.

Ишбирдин А.Р., Миркин Б.М. Экология высокогорий. Материалы международного симпозиума, Тбилиси-Казбеги, 1984 // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 9. С. 1331 – 1334.

Камелин Р.В. Кухистанский округ горной Средней Азии (ботанико-географический анализ). Л., 1979. 117 с.

Камелин Р.В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул, 1998. 240 с.

Карамышева З.В. Основные черты высокогорной растительности Монгольской Народной Республики // В кн. Растительный покров высокогорий. Ленинград, 1986. С. 121–127.

Карманов В.Г. Влияние мощности лучистого потока и температуры воздуха на температуру растения. ДАН СССР. 1951. Т. 77. № 5.

Касьянова Л.Н. Экология растений Прибайкалья (водный обмен). М., 2004. 288 с.

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

Кильдюшевский И.Н. Новые данные по проблеме взаимоотношений между растительностью тундр и альпийского пояса гор // Бот. журн. 1959. Т. 44, № 2. С. 235–249.

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

Кирпотин С.Н. Морфолого-геометрический подход к изучению пространственной структуры природных тел: от организма до ландшафта. Томск, 2005. 254 с.

Кирпотин С.Н. О целесообразности использования физиономического подхода и принципов теории симметрии при выделении и изучении жизненных форм растений // Krylovia. 1998. Т.1. № 1. С. 15–25.

Кишковский Т.Н. Условия обитания растений у верхнего предела их распространения на Восточном Памире // Бот. журн., 1950. Т. 35, № 6. С. 657–664.

Клешин А.Ф. Физиологические основы светокультуры растений. Дис. ... докт. биол. наук. 1960.

Комаров В.Л. Избранные сочинения. М.; Л., 1958. Т. XII. 1086 с.

Коровин Е.П. Растительность Средней Азии и Южного Казакстана. М.; Ташкент, 1934. 480 с.

- Костенко Н. П.* Геоморфология. М., 1999. 384 с.
- Крамер П. Козловский Т.* Физиология древесных растений. М. 1983. 462 с.
- Красилов В.А.* Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М., 1989. 264 с.
- Красная книга Республики Тыва: растения / И.М. Красноборов, Д.Н. Шауло, В.М. Ханминчун и др. Новосибирск, 1999. 150 с.
- Кремер Б.П.* Деревья. М. 2002. 288 с.
- Крылов А.Г.* Жизненные формы лесных фитоценозов Приморья // Комаровские чтения. Владивосток: Биолого-почв. ин-т ДВНЦ АН СССР, 1974. Вып. 22. С. 32–60.
- Крылов А.Г.* Жизненные формы лесных фитоценозов. Л., 1984. 181 с.
- Кряжмская Н.Б.* Планета Земля. Экваториальный и субэкваториальный пояса. М., 2001. 368 с.
- Куваев В.Б.* Высотное распространение и формирование сосудистых растений евразийской Субарктики // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI вв.: Тез. II (X) съезда РБО. СПб., 1998. Т. 2. С. 193–194.
- Куваев В.Б.* Холодные гольцовые пустыни. М., 1985. 79 с.
- Куваев В.Б. Сонникова А.Е.* Высотное распределение сосудистых растений лесной (средней) части горного порофия в Саяно-Шушенском заповеднике (Западный Саян) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 11. С. 24–39.
- Куваев В.Б. Сонникова А.Е.* Высотное распределение сосудистых растений верхней части горного профиля в Саяно-Шушенском заповеднике (Западный Саян) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № . С. 96–112.
- Куваев В.Б. Сонникова А.Е., Бязров Л.Г., Игнатова Е.А.* К познанию гольцовых пустынь Западного Саяна // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 4. С. 56–70.
- Культиасов И.М.* Эколого-морфологические особенности подушковидных эспарцетов Средней Азии // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 5. С. 645–656.
- Культиасов И.М.* Экология растений. М., 1982. 384 с.
- Куминова А.В.* Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.
- Курбатский В.И.* Происхождение покрытосеменных (новые взгляды на решение проблемы). Томск, 1993. 184 с.
- Кутеминский В.Я.* О почвах Памира // Известия отд. сельскохоз. и биол. наук, 1960. Вып. 2.
- 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) // Общая биология, 1965. Т. 26. №3. С. 261–275.
- Лавренко Е.М.* Степи СССР // Растительность СССР. М.; Л., 1940. Т. 2. С. 1–265 с.

Ладыгина Г.М. О высотном распределении и некоторых вопросах динамики пустынь Горно-Бадахшанской автономной области // Проблемы ботаники. М.; Л., 1960. Т. 5. 1960. С. 254–264.

Ладыгина Г.М. Типы высокогорной растительности Средней Азии // В кн. Растительный покров высокогорий. Ленинград, 1986. С. 137–141.

Лархер В. Цели, методы и результаты фитоэкологических исследований в горных экосистемах Тирольских Альп // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 8. С. 1114–1134.

Лархер В. Экология растений. М., 1978. 185 с.

Лархер В., Нахуцришвили Г.Ш. О фено- и трофоритмотипах высокогорных растений // Экология. 1982. № 4. С. 13–20.

Лебедева Л.П. Биолого-морфологические особенности растений субальпийских лугов Киргизского хребта // В кн. Растительный покров высокогорий. Ленинград, 1986. С. 141–146.

Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. М., 1981. 96 с.

Ледебур К.Ф., Бунге А.А., Мейер К.А. Путешествие по Алтайским горам и джунгарской Киргизской степи: Пер. с немецкого / Завалишин В.В., Бубенков Ю.П. Новосибирск, 1993. 415 с.

Леошкина Н.А, Макаров М.И., Петрова С.В., Онипченко В.Г. Аккумуляция азота и фосфора в альпийских фитоценозах при изменчивости доступности элементов минерального питания // Труды Тебердинского государственного биосферного заповедника. М., 2005. Впуск 30. С. 20–34.

Логвиненко О.В., Онипченко В.Г. Семенная продуктивность альпийских растений // Труды Тебердинского государственного биосферного заповедника. М., 1999. С. 51–63.

Луканенкова В.Н., Сидоров Л.Ф. О наивысших пределах произрастания кустарников в горах СССР // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 2. С. 2001–2007.

Любарский Е.Л. Об эволюции вегетативного восстановления и размножения травянистых поликарпиков // Бот. журн. – 1961. Т. 46, № 7. С. 959–968.

Любименко В.Н. Биология растений. Л., 1924. Ч.1. 339 с.

Люнденгорд Г. Влияние климата и почвы на жизнь растений. М., 1937. 387 с.

Ляхович Е.С., Ревушкин А.С. Университеты в истории и культуре дореволюционной России. Томск, 1998. 580 с.

Мазуренко М.Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М., 1986. 208 с.

Мальшев Л.И. Высокогорная флора Восточного Саяна. М.;Л., 1965. 367 с.

Мальшев Л.И. Критерии подразделения растительного покрова и особенности поясности в горах северной Азии // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 10. С. 1393–1403.

Малютин Н.И. О биологическом значении пигментов цветка // Бот. журн. 1969. Т. 54, № 7. С. 1050–1053.

Мартин Ю.Л. Лихенометрическая индикация времени образования каменистого субстрата. // Экология. 1970. № 5.

Мейен С.В. Нетривиальные модусы морфологической эволюции высших растений // Современные проблемы эволюционной морфологии. М., 1988. С. 91–103.

Миддендорф А. Путешествие на север и восток Сибири. СПб., 1860–1867.

Микеладзе Р.М. К познанию альпийских ковров Юго-Осетии // В кн. Проблемы ботаники. М.; Л. 1960. С. 170–181.

Мир географии. М., 1984. 376 с.

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

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

Мирославов Е.А. Структурные адаптации растений к холодному климату // Бот. журн. 1994. Т. 79, № 2.

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

Мордкович В.Г. Биогеография (часть первая). Новосибирск, 2001. 171 с.

Мюнтцинг А. Генетика. М., 1967. 610 с.

Мяусова Е.А. Закономерность отношения камнеломок (*Saxifraga* L.) Северного Кавказа к орографическому и эдафическому факторам среды // Тез. VII молодёжной науч. конф. ботаников в Санкт-Петербурге. СПб., 2000. С.30.

Назаров А.Г. Геохимия высокогорных ландшафтов. М., 1974. 198 с.

Намзалов Б.Б. Закономерности распределения растительности по южному макросклону нагорья Сангилен в Тувинской АССР // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 10. С. 1385 – 1392.

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

Наринян С.Г. К экологии и фенологии альпийских ковров на горе Арагац (Армянская ССР) // В кн. Проблемы ботаники. М.; Л. 1960. С. 195–217.

Насимович А.А. Жизнь животных в горах на больших высотах // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1964. Т LXI, № 5. С. 5–15.

Насыров Ю.С., Абдурахманова З.Н., Эргашев А.Э. Действие ультрафиолетовой радиации на фотосинтетические и ферментативные реакции фотосинтеза // Теоретические основы фотосинтетической продуктивности. М., 1972.

Насыров Ю.С., Рахманина К.П. Фотосинтез и водный режим растений Гиссарского высокогорья // Проблемы ботаники. М.; Л., 1965. С. 133–141.

Насыров Ю.С. Фотосинтез растений Анзобского перевала // Тр. отдела физиологии и биофизики растений АН ТаджССР. Физиология травянистых растений. 1962. Т. 2.

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

Нахуцришвили Г.Ш. Современное состояние экологических исследований растительности высокогорий // Бот. журн. 1974 [а]. Т. 59, № 5. С. 731–741.

Нахуцришвили Г.Ш. Экология высокогорных растений и фитоценозов Центрального Кавказа. Тбилиси, 1974 [б]. 192 с.

Недолужко В.А. Имеются ли доказательства первичности древесных биоморф у покрытосеменных? // Krylovia. Томск, 1998. С. 3–14.

- Неспокойный ландшафт. М., 1981. 192 с.
- Носова Л.И.* Продукция семян в ценопопуляциях подушковидных растений Памира // Бот. журн., 1983. Т. 68. № 10. С. 1306–1317.
- Носова Л.И.* Семенное возобновление высокогорных растений Памира // В кн. Растительный покров высокогорий. Ленинград, 1986. С. 198–204.
- Одум Ю.* Экология. М., 1986. Т. 2. 373 с.
- Овчинников П.Н.* *Sibbaldia tetrandra* Bunge и вопросы происхождения криофильной растительности Средней Азии // Сов. бот. 1941. С. 145–152.
- Осинов С.В.* Луга таёжно-гольцовых ландшафтов Буреинского нагорья (Амуро-Удское междуречье, Дальний Восток). // *Krylovia*. Томск, 2001. Т. 3. № 1, С. 34–42.
- Осинов С.В.* Растительный покров таёжно-гольцовых ландшафтов Буреинского нагорья. Владивосток, 2002. 378 с.
- 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.* Эколого-биологические особенности субнивальных растений Северо-Западного Памира // В кн. Растительный покров высокогорий. Ленинград, 1986. С. 204–209.
- Пачоский И.К.* Растительность Херсонской губернии. Херсон, 1917. Вып. II.
- Петров Д.Ф.* Апомиксис в природе и опыте. Новосибирск, 1988. 277 с.
- Петров К.М.* Биогеография с основами охраны биосферы. СПб., 2001. 376 с.
- Пианка Э.* Эволюционная экология. М., 1981. 400 с.
- Пирогов В.С.* Структура корней литофагов из рода *Draba* и некоторых других скальных растений // Бот. журн. 1968. Т. 53, №3. С. 350–357.
- Писаренко О.Ю.* Приснежниковые бриосообщества Кузнецкого Алатау // Биоценологические исследования в заповеднике «Кузнецкий Алатау». Кемерово, 2000. С. 47–54.
- Поддубная-Арнольди В.А.* Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М., 1976. 507 с.
- Покаржевская Г.А., Онинченко В.Г.* Биоморфологический анализ видового состава альпийских сообществ северо-западного Кавказа // Бюл. МОИП. 1995. Т. 100. № 2. С. 50–58.
- Поликарпов Н.П., Чебакова Н.М., Назимова Д.К.* Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск, 1986. 226 с.
- Полозова Т.Г.* Жизненные формы сосудистых растений в различных подзонах Таймырской тундры // В кн.: Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М. 1981. С. 265–280.
- Полынов Б.Б.* Первичные стадии почвообразования на массивно-кристаллических породах // Почвоведение, 1945. № 7.
- Полякова Л.В., Намзалов Б.Б.* Флаваноиды некоторых видов рода *Oxytropis* DC. произрастающие в условиях высокогорий Юго-Восточного Алтая // X

Всесоюзное совещание по изучению флоры и растительности высокогорий. Тезисы докладов ЦСБС СО РАН. – Новосибирск, 1992. – С. 184.

Поплавская Г.И. Краткий курс экологии растений. Л., 1937. 289 с.

Поплавская Г.И. Экология растений. М., 1948. 295 с.

Прокопьев Е.П. Введение в геоботанику. Томск, 1997. 281 с.

Прокопьев Е.П. Экология растений. Томск, 2001. 340 с.

Попов К.П., Сейфулин Э.М. Подушковидные растения Средней Азии // Природа, 1994. №6. 42–44.

Пяк А.И. Петрофиты Русского Алтая. Томск, 2003. 210 с.

Пяк А.И., Эбель А.Л. География и биоэкологические особенности эндемика Юго-Восточного Алтая *Mesostemma martjanovii* (*Caryophyllaceae*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 12. С. 92–98.

Пьянков В.И., Кондрачук А.В. Мезоструктура фотосинтетического аппарата древесных растений Восточного Памира различных экологических групп // Физиология растений. 1998. Т. 45. № 4. С. 567–577.

Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 3 Геоботаника, М.;Л., 1950. Т. 6. С. 7–204.

Работнов Т.А. Итоги изучения семенного размножения на лугах в СССР // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 6. С. 817–833.

Радченко С.И. Температурные градиенты среды и растения. М.; Л., 1966. 387 с.

Раковская Э.М., Давыдова М.И. Физическая география России. М., 2001. Ч. 2. 304 с.

Райкова И.А. Морфобиологические особенности растений Памира при их культуре в Ташкенте // Проблемы современной ботаники. М.; Л., 1965. С. 97 – 105.

Расницын А.П. Темп эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // Эволюция и биоценотические кризисы. М., 1987. С. 46–64.

Растительный мир Земли / под ред. Ф. Фукарек. М., 1982. Т. 2. 320 с.

Растительный покров СССР / под ред. Е.М. Лавренко и В.Б. Сочавы. М.; Л., 1956. Т. 2. 971 с.

Ревушкин А.С. Высокогорная флора Алтая. Томск, 1988. 318 с.

Ревушкин А.С., Волков И.В. Кривофитные подушковидные растения Алтая как пример адаптации к экстремальным условиям // Матер. науч. конф., посвящённой памяти и 90-летию со дня рождения профессора В.А. Пегеля. Томск, 1996. С. 38–39.

Ревякин В.С., Романова Л.В., Юрьева Н.Н. Метеорологический режим лета на северном склоне Катунского хребта // Труды 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.В. Современная приледниковая флора Алтае-Саянской горной области. Барнаул, 1996. 310 с.

- Рейвн П., Р. Эверт, С. Айкхорн.* Современная ботаника. М. 1990. Т. 2. 344 с.
- Рейнус Р. М.* Углеводный обмен растений в условиях высокогорий Памира. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Л., 1960.
- Рейнус Р. М.* Углеводный обмен растений в условиях высокогорий Памира. Душанбе, 1964. 137 с.
- Розанов Б. Н.* Почвенный покров Земного Шара. М., 1977. 248 с.
- Рубцова З. М.* Эволюционное значение апомиксиса. Историко-критическое исследование. Л., 1989. 151 с.
- Рэй Карлтон Дж., Маккормик-Рэй М. Дж.* Живой мир полярных районов. Л., 1988. 247 с.
- Рябчиков А. М.* Структура высотной зональности ландшафтов суши // Вестник Московского ун-та. 1968. Сер. 5. № 6. С. 35–43.
- Сапожников В. В.* У верхней черты растительности // Отдельный оттиск, 1914. 23 с.
- Сапожников В. В.* У верхней черты растительности // Сб. науч. тр., посвящённый К. А. Тимирязеву и его ученикам. М., 1916. С. 85–102 с.
- Саут Р., Уиттик А.* Основы альгологии. М., 1990. 596 с.
- 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) // Материалы I конференции 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.
- Седельникова Н. В.* Первопоселенцы (лишайники и мхи). Новосибирск, 1997. 60 с.
- Семихатова А. О.* О некоторых особенностях кислородного дыхания у растений высокогорий Памира // Тр. БИН АН СССР, 1953. Сер. IV. Экспер. бот. № 9.
- Семихатова А. О.* О причине большой интенсивности дыхания высокогорных растений Памира // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 5. С. 636–644.
- Семихатова А. О.* Репараторная способность как фактор стойкости высокогорных растений // Проблемы современной ботаники. М.; Л., 1965. Т. 2. С. 144–148.
- Семихатова О. А.* Экофизиологические исследования на Восточном Памире под руководством О. В. Заленского // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 5.
- Серебряков И. Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 300 с.
- Серебряков И. Г.* Ритм сезонного развития растений Хибинских тундр // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1961. Т. 16. Вып. 5. С. 78–96.

Серебряков И.Г. Сравнительный анализ некоторых признаков ритма сезонного развития растений различных ботанико-географических зон СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1964. Т. 19. Вып. 5. С. 62–74.

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.

Сирвидас А.П. К вопросу о температуре и теплообмене растений. Дисс. ...канд. биол. наук. Вильнюс, 1961.

Соколовская А.П. К вопросу о влиянии солнечной радиации, а также некоторых микроклиматических факторов на температуру некоторых растений песчаной пустыни Кара-Кум // Тр. прикл. ботан., 1933. Сер. 1.

Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М., 1982. 488 с.

Станюкович К.В. Альпийские подушечники как своеобразный тип высокогорной растительности // Природа. 1948 [а]. № 12. С. 57–90.

Станюкович К.В. Растительность высокогорий СССР. Сталинабад, 1960. 169 с.

Станюкович К.В. Растительность высокогорий СССР. Душанбе, 1973. 309 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.

Степи Центральной Азии / *И.М. Гаджиев, А.И. Королюк, А.А. Титлянова* и др. Новосибирск, 2002. 299 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 // Проблемы ботаники. Л., 1965. С. 43–59.

Стешенко А.П. Особенности строения подземных органов растений предельных высот произрастания на Памире // Проблемы ботаники. М.; Л., 1969. Т. 11. С. 284–300.

Стешенко А.П. Особенности сезонного ритма роста и развития растений предельных высот произрастания на Памире // Растительность и растениеводческое освоение Памира. Душанбе, 1967. Т. 1. С. 170–203.

Сукачѳв В.Н. Главнейшие понятия из учения о растительном покрове // Растительность СССР. М.; Л., 1938. Т. 1. С. 15–37.

Суходолец В.В. Генетическое объяснение вертикальной эволюции // Генетика 2000. Т. 37. №2. С. 165–174.

Суходолец В.В. Значение генетических рекомбинаций для сохранения и прогресса видов в эволюции // Журн. общ. биол. 2003. Т. 63. № 3. С. 215–226.

Тихомиров Б.А., Галазий Г.И. Определение возраста сиверсии ледяной (*Sieversia glacialis* R. Br.) и некоторые вопросы продолжительности жизни растений // Бот. журн. 1952. Т. 32, № 3.

Тихомиров Б.А. Значение мохового покрова в жизни растений Крайнего Севера // Бот. журн. 1952. Т. 37. № 7. С. 629–638.

Тихомиров Б.А. Очерки по биологии растений Арктики. М., 1963. 155 с.

Тихменев Е.А. Антэкология растений арктической тундры острова Врангеля: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. 1974.

Толмачёв 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.

Тыртиков А.П. Приспособление растений к условиям жизни в Арктике // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1980. Т. 85. Вып. 1. С. 111–122.

Тюрина М.М. Исследование морозостойкости растений в условиях высокогорий Памира. 1957.

Филипова Л.А. Дневные и сезонные изменения интенсивности фотосинтеза у растений Восточного Памира // Тр. БИН АН СССР, 1959. Сер. IV. Экспер. бот. № 13.

Хохлов С.С. Эволюционно-генетические проблемы апомиксиса у покрытосеменных растений // Апомиксис и селекция. М., 1970. С. 7–33.

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.

Цвелев Н.Н. К эволюции вегетативных органов злаков (Poaceae) // Систематика и эволюция злаков. Мат-лы междунар. совещ. Краснодар; М., 1994. С. 82–83.

Шайдуров В.С. О фотосинтезе высокогорных растений Арагаца // Третье совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Тез. док. М.; Л., 1965.

Шахов А.А. О развитии растений на Крайнем Севере (Проблемы полярного растениеводства) // Журн. общ. биол. 1957. Т. 18. № 5.

Шахов А.А. Фототермическое приспособление растений на Крайнем Севере // Изв. Карельск. и Кольск. Фил. АН СССР, 1958. № 5.

Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 447 с.

Шенников А.П. Экология растений. М., 1950. 376 с.

Шифферс Е.В. О некоторых разногласиях в типологических схемах растительности высокогорий Кавказа // Пробл. бот. 1960. Т. 5. С. 127–134.

Шульгин И.А. Оптические свойства листьев растений в различных географических зонах. Дис. ...канд. биол. наук, 1960.

Щербакова Я.Е. Климат СССР. Восточная Сибирь. Л., 1961. Вып.5.

Эколого-физиологические исследования горных растений. Алма-Ата, 1971. 94 с.

Юрцев Б.А. Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники // Проблемы экологической морфологии растений. Сб. науч. тр. М. 1976. С. 9–44.

Юрцев Б.А., Камелин Р.В. Основные понятия и термины флористики. Пермь, 1991. 80 с.

Юрцев Б.А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л., 1974. 159 с.

Юрцев Б.А. Степные сообщества Чукотской тундры и плейстоценовая «тундро-степь» // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 4. С. 484–501.

Яковлев Ф.С. К эколого-анатомической характеристике вечно- и летне-зелёных кустарничков // Бот. журн. 1948. Т. 33. № 2. С. 195–201

Ярилова Е.А. Роль литофильных лишайников в выветривании массивно-кристаллических пород // Почвоведение. 1947. № 9.

Ярошенко П.Д. Геоботаника. М.; Л., 1961. 474 с.

Ярошенко П.Д. Геоботаника. М., 1969. 200 с.

Ярошенко П.П. Основы учения о растительном покрове. М., 1950. 217 с.

Adamson R.S. The classification of the lifeforms plants // Bot. Rev. 1939. 5, 10.

Arnone J.A. Symbiotic N₂ fixation in a high alpine grassland: effects of four growing seasons of elevated CO₂ // Ecology, 1999. V. 13. № 1. P. 383–387.

Baer K. Vegetation et climat de Novaja Zemlia // Bull. scient. publie par l' Acad. Imp. des Sciences de St. Ptb., 1838. Т. III. № 11–12.

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.

Barnola L.G., Montilla M.G. Vertical distribution of mycorrhiza colonization, root hairs and below-ground biomass in three contrasting sites from the tropical high mountains // Arct. Alp. Res. 1997. № 29. 206–212.

Bartholomew G.A. Body temperature and energy metabolism. New York. 1982.

Besk E., Senser M., Scheibe R., Steiger H.M., Pongrats P. Frost avoidance and freezing tolerance in afroalpine giant rosette plants // Plant Cell Environ. 1982. № 5. P. 215–222.

Besk E. Turnover and conservation of nutrients in the pachycaul *Senecio keniodendron* // Tropical alpine environments. Cambridge, 1994. P. 215–221.

Billings W.D., Shaveer G.R., Trent A.W. Measurement of root growth, respiration, and carbon dioxide evolution in an arctic tundra soil // Arct. Alp. Res., 1976. P. 129–137.

Bliss L.C. A comparison of plant development in microenvironments of arctic and alpine tundras // Ecol. Monogr., 1963. № 26.

Bonnier G. Recherches experimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin // Ann. Nat. (Bot.). 1895. Ser. 7. T. 20.

Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Wien, 1951.

Brzoska W. Stoffproduktion und Energiehaushalt von Nivalpflanzen. New York, 1973. P. 225–233.

Cartellieri E. Jahresgang von Osmotische Wert Transpiration und Assimilation einiges Ericaceen der alpinen Zwergstraucheide und *Pinus cembra* // Jahrb. f. wiss., Bot., 1936. № 82.

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. Vol. 13. Issue 4. P. 547–554.

Cernusca A. Bestandesstruktur, Mikroklima, Bestandesklima und Energiehaushalt von Pflanzenbeständen des alpinen Grasheidegürtels in den Hohen Tauern // *Alpine Grasheide Hohe Tauern. Veröffentlichungen des öster MaB-Hochgebirgsprogramms Hohe Tauern*. Vol. 1. Innsbruck, 1977. P. 25–45.

Cernusca A. Standortliche Variabilität in Mikroklima und Energiehaushalt alpiner Zwergstrauchbestände. // *Ökologie*, 1976. S. 9–12.

Chapin F.S., Walker L.R., Fastie Ch.L., Sharman L.C. Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska // *Ecological Monographs*. 1994. № 64 (2). P. 149–175.

Christ H. Vegetation und Flora der Canarischen Inseln. // *Englers bot.*, 1885. Jahrb. 6.

Diemer M. Population dynamics and spatial arrangement of *Ranunculus glacialis* L., an alpine perennial herb, in permanent plots // *Succession research on permanent plots in mountain areas. Vegetatio*, 1992. V. 103. № 2. P. 159–166.

Drude O. Ökologie der Pflanzen. Braunschweig, 1913. Bd. 50.

Du Rietz G.E. Life-forms of terrestrial flowering plants // *Acta phytogeogr. Suec.*, 1931. № 3. P. 1–95.

Ellenberg H. Vegetation mitteleuropas mit den Alpen. Stuttgart, 1986. 989 s.

Ellenberg H. Versuch einer Klassifikation der Ökosysteme nach funktionalen Gesichtspunkten // In: *Ökosystemforschung*. Berlin, 1973. S. 235–263.

Franz H. Ökologie der Hochgebirge. Stuttgart, 1979. 495 S.

Frey-Wyssling A. Die Guttation als allgemeine Erscheinung // *Ber.*, 1941. Ges. № 51. S. 321–325.

Galdwell M. The wind regime at the surface of the vegetation layer above timberline in the Central Alps // *Cbl. Ges. Forstwes.* 1970. 87. P. 201–264.

Gartellieri E. Über Transpiration und Kohlensäureassimilation an einem hochalpinen Standort // *Sitzber. Akad. d. Wiss. in Wien*, 1940. Bd. 149. Hf. 3.

Gigon A. Positive Interaktionen in einem alpinen Blumenpolster // *Ber. D. Reinh. Tüxen-Ges. Hannover*, 1999. Bd. 11. S. 321–330.

Griggs R.E. Competition and succession on a Rocky Mountain boulderfield. *Ecology*. 1956. № 37. P. 8–20.

Hadberg O. Afroalpine plant ecology. Upsala, 1964. 144 p.

Halle F., Oldeman R.A. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris, 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.

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.

Hanelt P. Polyploidie-Frequenz und geographische Verbreitung bei höheren Pflanzen // *Biol. Rundschau*, 1966. № 4. S. 183–196.

Hartmann H. Studien über die vegetative Fortpflanzung in den Hochalpen // Jahresber Naturf Ges Graubündens (Switzerland), 1957. 86. S. 3–168.

Haselwandter K. Mykorrhiza status of ericaceous plants in alpine and subalpine areas // New Phytol, 1979. № 83: 427–431.

Henrici M. Chlorophyllgehalt und Kohlensäure-Assimilation bei Alpen and Ebenpflanzen // Basel, 1919. Bd. 30.

Hnatjuk R.J. The growth of tussock grasses on an equatorial high mountain and on two sub-antarctic islands // Geocological relations between the southern temperate zone and the tropical mountains. Erdwiss Forschung 11. Wiesbaden, 1978. P. 159–190.

Hoham R.W. Unicellular chlorophytes – snow algae // Phytoflagellates. Elsevier, North-Holland, 1980. P. 61–84.

Jenny H. Die alpinen Böden // Denkschr Schweiz Naturforsch. Ges. 1926. № 63. S. 295–344.

Johnson P.L., Billings W.D. The alpine vegetation of the Beartooth Plateau in relation to cryopedogenesis processes and patterns // Ecol Monogr. 1962. № 32. P. 105–135.

Jonasson S., Callaghan T.V. Root mechanical properties related to disturbed and stressed habitats in the Arctic // New Phytol., 1992. № 122. P. 179–186.

Jonasson S., Sköld S.E. Influences of frost-heaving on vegetation and nutrient regime of polygon-patterned ground // Vegetatio. 1983. № 53. P. 97–112.

Kerner A. Pflanzenleben. Leipzig, 1898.

Kjellman F.R. Über den Pflanzenwuchs an der Nordküste Sibiriens. Die Wissenschaftliche Ergebnisse der Vega-Expedition. Leipzig, 1983.

Körner Ch. Alpine Plant Life. Berlin, 1999. 338 p.

Körner Ch. Blattdiffusionswiderstände verschiedener Pflanzen im alpinen Grasheidegürtel der Hohen Tauern // Alpine Grasheide Hohe Tauern, Ergebnisse der Ökosystemstudie, 1976. Innsbruck, 1977. Bd. 1. S. 69–81.

Körner Ch. CO₂ – exchange in the alpine sedge *Carex curvula* as influenced by canopy structure, light and temperature // Oecologia, 1982. V. 53. № 1. P. 98–104.

Körner Ch. Some often overlooked plant characteristics as determinants of plant growth: a reconsideration // Funct Ecol. 1991. № 5. P. 162–173.

Körner Ch., Cochrane P. Influence of plant physiognomy on leaf temperature on clear midsummer days in the Snow Mountains, south-eastern Australia // Acta Oecol.: Oecol. Plant, 1983. № 4. P. 117–124.

Körner Ch., De Moraes J.A.P.V. Water potential and diffusion resistance in alpine cushion plants on clear summer days // Oecol. Plant, 1979. № 14. P. 109–120.

Kronfuss H. Kleinklimatische Vergleichsmessungen an zwei subalpinen Standorten. Mitt. Forstl. // Bundes-Versuchsanst. Wien, 1972. № 96. S. 159–176.

Larcher W., Wagner J. Ökologischer Zeigerwert und physiologische Konstitution von *Sempervivum montanum* // Verh Ges. Okol. 1983. № 11. S. 253–264.

Larcher W., Wagner J. Temperaturgrenzen der CO₂ – Aufnahme und Temperaturresistenz der Blätter von Gebirgspflanzen im vegetationsaktiven Zustand // Oecol. Plant, 1976. № 11. 361s.

Larcher W. Klimastress im Gebirge Adaptationstraining und Selektionsfilter für Pflanzen // Vortz.: Rheinisch-Westf. Akad. Wiss. 1980. № 291. S. 49–79.

Larcher W. Pflanzenökologische Beobachtungen in der Paramstufe der venezolanischen Anden // Anz. Math.–naturwiss. Kl. Osterr. Akad. Wiss. 1975. Bd. 11. S. 2–20.

Larcher W., Siegwolf R. Development of acute frost drought in *Rhododendron ferrugineum* at the alpine timberline // Oecologia. 1985. № 67. P. 298–300.

Lescia P., Antibus P.K. Micorrhizae of alpine fellfield communities on soils derived from crystalline and calcareous parent materials // Can J Bot. 1986. № 64. P. 1691–1697.

Löve A., Löve D. Polyploidy an altitude // Mt. Washington, Biol. Zentralblatt. Suppl., 1967. 307–312.

Mangenot G. Reflexions sur les types biologiques des plantes vasculaires // Candollea, 1969. Vol. 24, № 2. P. 279–294.

Maslova T.G., Popova I.A. Adaptive properties of plant pigment systems // Photosynthetica, 1993. Vol. 29, № 2. P. 195–203.

Molau U. Relationships between flowering phenology and life history strategies in tundra plants // Arct. Alp. Res. 1993. № 25. P. 391–402.

Moser M. Die ektotrophe Ernährungsweise an der Waldgrenze // Mitt. Forst: Bundesversuchsanst. Wien, 1968. № 75. S. 357–373.

Moser W. Licht, Temperatur und Photosynthese an der Station «Hoher Nebelkogel» (3184 m.) // In. Ökosystemforschung. Berlin, 1973. P. 203–223.

Mönch J. Untersuchungen über die Kohlenauerebilanz von Alpenpflanzen am natürlichen Standort // Jahrb. f. Wiss. Bot. 1937. № 85. Hf. 4.

Mullen R.B., Schmidt S.K. Mycorrhizal infection, phosphorus uptake, and phenology in *Ranunculus adoneus*: implications for the functioning of mycorrhizae in alpine systems // Oecologia, 1993. № 94. P. 229–234.

Naujalis J. Sporiniai induociai kaip augalu bendriju komponentai. Vilnius, 1995. 295 p.

Netien G. Influence du climat alpin sur le chimisme des feuilles de *Dryas octopetala* L. au cours d'un cycle de vegetation // Comp. Rend. Acad., 1943. Sci. 1.

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.

Paulsen O. The Studies in the vegetation of Pamir. Copenhagen, 1920.

Perfect E., Miller R. D., Burton B. Frost upheaval of overwintering plants: field study of the displacement process. // Arct. Alp. Res. 1988. № 20. P. 70–75.

Price L.W. Mountains and Man. A Study of Processes and Environment. London, 1981.

Pyšek P., Lyska J. Colonization of *Sibbaldia tetrandra* cushions on alpine scree in the Pamiro-Alai mountains, Central Asia // Arct. Alp. Res. 1991. № 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.

Rawat G. S., Pangtey Y. P. S. Floristic structure of snowline vegetation in central Himalaya, India. // *Arct. Alp. Res.* 1987. № 19. P. 195–201.

Russel R.S. The effect of arctic and high mountain climates on the carbohydrate content of *Oxyria digina* // *The Journ. Of Ecology*, 1948. 36, 1.

Salisbury F.B., Spommer G.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. Internat. Botan. Congr. (Leningrad) Abstr. 1975. № 1. P. 166.

Savile D.B.O. Arctic adaptations in plants. Monographa, 1972. № 6. P. 81.

Schroter C. Pflanzenleben der Alpen // Zurich, 1926. 2 Aufl.

Seybold A., Egle K. Über die Blattpigmente der Alpenpflanzen // *Botanische Archiv*. 1939. Bd. 40. H. 4.

Smith D. J. Frost-heave activity in Mount Rae area, Canadian Rocky Mountains // *Arct. Alp. Res.*, 1987. № 19. P. 155–166.

Solbrig O.T. A cost-benefit analysis of recombination in plants // In: *Topics in Plant Population Biology*, ed. O.T. Solbrig, Columbia University Press. New York, 1979.

Stebbins G.L. Polyploidy in plants: unsolved problems and prospects // *Polyploidy; Biological Relevance*. N.Y.: Plenum press. 1980. P. 495–520.

Stocker O., Stalfelt M.G. Meddel Statens Skogsforsoksanstal. 1924.

Stöcklin J. Bäumler E. Seed rain, seedling establishment and clonal growth strategies on glacier foreland // *Journal of Vegetation Science*, 1996. Vol. 7. № 1. P. 45–56.

Swan L.W. Alpine and Aeolian regions of the world // *Science*, 1974. № 185.

Thomas B.D., Bowman W.D. Influence of N₂ – fixing *Trifolium* on plant species composition and biomass production in alpine tundra // *Oecologia*, 1998. Vol. 115. № 1. P. 26–31.

Tranquillini, W. Der Einfluss von Seehöhe und Länge der Vegetationszeit auf das cuticulare Transpirationsvermögen von Fichtensamlingen im Winter // *Deut. Botan. Berlin*, 1974. Ges. 87. S. 175–184.

Tranquillini, W. Die Bedeutung des Lichtes und der Temperatur für Kohlensäurenassimilation von *Pinus cembra* – Jungwuchs an einem hochalpinen Standort // *Planta*, 1955. Bd. 46. Hf. 2.

Troll C. Strukturböden, Solifluktion und Frostklimate der Erde // *Geol. Rundsch.* 1944. № 34. S. 545–694.

Troll C. The upper timberlines in different climatic zones // *Arc. Alp. Res.* 1973. Vol. 5.

Turner H. Grundzüge der Hochgebirgsklimatologie // *Die Welt der Alpen*. Frankfurt: Umschau Verlag. 1970. S. 179–182.

Turner H. Maximaltemperaturen oberflächennaher Bodenschichten an der alpinen Waldgrenze // *Wetter Leben*. 1958. № 10. S. 1–12.

Turner T.W. Studies in the mechanism of physiological effects of certain mineral salts in altering the ratio of top growth to rot growth in seed plants. // *Amer. J. Bot.* 1922. Vol. 9, № 8.

Wagner J., Larcher W. Dependence of CO₂ gas exchange and acid metabolism of the Alpine CAM plant *Sempervivum montanum* on temperature and light // Oecologia. 1981. № 50. P. 88–93.

Wardle P. Alpine timberlines // Arctic and Alpine environments. London, 1974. P. 371–402.

Webster Grady L. The altitudinal limits of vascular plants // Ecology, 1961. Vol. 42. № 3. P. 587–590.