

УДК 582.669.2:581.4/8

**Особенности морфологического и анатомического строения  
*Minuartia circassica* (Albov) Woronow ex Grossh. и *Minuartia oreina* (Mattf.)  
Schischkin, возникшие в разных сообществах альпийского пояса  
северо-западного Кавказа**

**Features of morphological and anatomical structure of *Minuartia circassica* (Albov)  
Woronow ex Grossh. and *Minuartia oreina* (Mattf.) Schischkin, emerged in different  
communities of the alpine belt of northwest Caucasus**

Н. В. Любезнова

N. V. Lyubeznova

Московский госуниверситет им. М. В. Ломоносова, 119899, Москва, Ленинские горы, 1, корп. 12. E-mail: nvlubeznova@gmail.com

**Реферат.** Проведено сравнение морфологической и анатомической структур четырех видов р. *Minuartia* L., распространенных в различных сообществах альпийского пояса северо-западного Кавказа. Эти виды встречаются в разных сообществах вдоль градиента снегонакопления от альпийских пустошей, где снег сдувается, до альпийских ковров, где снег накапливается. Сообщества различаются по абиотическим условиям и фитоценотическому составу. Морфологическая структура видов *Minuartia* имеет свои особенности в каждом сообществе. Анатомические особенности растений являются более консервативными, и видовые различия наблюдаются только в структуре листа.

**Summary.** We have compared the morphological and anatomical structure of four species of the genus *Minuartia* L. found in the different plant communities of the alpine belt of North-Western Caucasus. These species occur in different plant communities along snowdepth gradient from snowfree to snowbeds. The communities are different for the abiotic conditions and the phytocenotic composition. The morphological structure of the species *Minuartia* has its own characteristics in each community. Anatomical features of plants are more conservative, and species differences are observed only in a leaf structure.

Адаптация вида к экстремальным экологическим условиям вызывает изменения в их морфологии, которые приводят в свою очередь к образованию новых видов. «Своеобразный общий ... габитус исторически возникает в данных почвенно-климатических условиях как выражение приспособленности растений к этим условиям... однако существующие различия нельзя объяснить лишь влиянием внешних условий. Они связаны с наследственными признаками морфологической структуры» (Серебряков, 1962).

В альпийском поясе северо-западного Кавказа на относительно небольшой площади обитает 4 вида р. *Minuartia* L. Все они распространены в разных сообществах и каждый имеет ряд специфических приспособлений для обитания в них. Подробностей их морфологической и анатомической структуры известно очень мало, как для многих видов произрастающих в труднодоступных районах и имеющих ограниченный ареал. Не смотря на то, что эти виды относительно обычны на высокогорных лугах Кавказа (Зернов, 2006), они никогда не были объектами специального исследования. Согласно «Флоры СССР» (Шишкин, 1936) и «Флоры Северо-Западного Кавказа» (Зернов, 2006) все виды являются эндемиками Кавказа. Три из них: *M. aizoides* (Boiss.) Bornm. *M. imbricata* (M. Bieb.) Woronow и *M. circassica* (Albov) Woronow ex Grossh. относятся к одной секции *Spectabiles* (Fenzl) Hayek (Зернов, 2006). Согласно исследованиям ITS и ETS участков ядерной рибосомальной ДНК виды *M. aizoides* и *M. imbricata* оказались близки друг другу генетически (Moore, Kadereit, 2013), а *M. circassica* близка к *M. biflora* (L.) Schinz & Thell. *M. oreina* (Mattf.) Schischkin, к сожалению, не была включена в данную работу. В нашей работе подробно будут рассмотрены два вида – *M. circassica* и *M. oreina*.

Материал для анатомического анализа фиксировали в смеси этиловый спирт, глицерин и вода (1:1:1). Морфологическую и анатомическую структуру растений изучали с помощью бинокулярной лупы МБС-1 и микроскопов Биолам-70 и Axioption 2 imaging с программой Axiovision 15.0. Для выявления лигнина использовали реакцию флороглюцина с концентрированной соляной кислотой.

Наблюдения и сбор материала для морфолого-анатомического изучения *M. circassica* были проведены в 2006–2008 гг. на альпийских лишайниковых пустошах хр. Малая Хатипара, расположенного в Те-

бердинском государственном биосферном заповеднике (Карачаевский район Карачаево-Черкесской Республики), в альпийском поясе на высоте 2800 метров над уровнем моря. Альпийские лишайниковые пустоши занимают наветренные гребни и крутые склоны. В зимнее время, согласно преобладающей розе ветров, снежный покров с них сдувается, почвы подвергаются глубокому промораживанию (Onipchenko, 1994). Длительность вегетационного сезона составляет 4,5–5,5 месяцев. Основными доминантами растительного покрова являются кустистые лишайники, самый массовый вид – *Cetraria islandica* (L.) Ach. Из-за бедности почв растительный покров не сомкнут, среди жизненных форм преобладают гемикриптофиты (Onipchenko, 1994). В связи с суровыми условиями большинство растений невысокие. *Minuartia circassica* также довольно мелкое растение. Высота над уровнем почвы вегетативных побегов не превышает 1,5 см, высота генеративных побегов в среднем составляет  $5,4 \pm 0,5$  см. Вегетативные побеги моноподиально нарастают всю жизнь, пока не отомрут. В год формируется 12–14 пар живых листьев: 10 образуют розетку, 4 пары собраны в жесткий колпачок над апикальной меристемой. Ежегодно ветвиться примерно половина из всех вегетативных побегов растения, как правило, самые крупные. Почка формируется в пазухе 6 или 7 живого листа годовой серии, причем, только одного из пары. Побеги развиваются силлептически, трогаются в рост в середине лета в июле. На них разворачивается 2–3 редко 4 листа, на следующий год они видны отмершими в основании всех побегов. Генеративные побеги развиваются как озимые боковые. В первый год разворачиваются 2–3 листа, на следующий в основании побега формируется розетка из 5–6 иногда 7 пар листьев, удлиненная часть цветоноса состоит из 5, реже 6 пар листьев считая верхнюю прицветную пару. Соцветие дихазий, самый развитый цветок верхушечный. Из двух пазушных цветков один в развитии опережает другой. У более развитого цветка в пазухах его двух прицветных листьев может быть еще по цветку, часто один из них недоразвит. Заложение и формирование цветков идет в текущем году и соответственно цветение происходит поздно – в конце июля в августе. После цветения побег отмирает целиком вместе с розеткой и почки возобновления там никогда не формируются. В микроложбинках или условиях затенения междоузлия в средней части побега немного растягиваются, выдвигая растение к свету. Растягиваются также нижние междоузлия у разворачивающейся почки. У генеративных побегов в таких условиях растягиваются нижние междоузлия из озимой части. Изначально вертикально стоящий вегетативный побег на третий год роста полегает и придаточными корнями втягивается в почву. Придаточные корни формируются на верхней части корневища, чаще в том узле, где находится боковой побег, после чего сразу уходят вниз. Корни тонкие, обильно ветвятся, на 3–4 порядке становятся утолщенными и короткими, по-видимому, там располагается микориза. На лежащем корневище видно, что все боковые вегетативные побеги находятся на его верхней стороне, за исключением остатков соцветия, которые могут быть и снизу.

Листья до 11 мм длиной, 1 мм шириной, до 0,5 мм толщиной. Клетки нижнего эпидермиса прямоугольные почти правильные, устьиц немного около 53 на  $1 \text{ мм}^2$ , над жилками устьица отсутствуют. Клетки верхнего эпидермиса также прямоугольные с более извилистыми стенками, устьиц около 100 на  $1 \text{ мм}^2$  расположенных по всей поверхности эпидермиса. Треугольный в поперечном сечении лист по двум острым углам заканчивается жесткими двухклеточными ресничками с толстыми клеточными стенками. В этих острых углах листа наблюдается по тяжу склеренхимных волокон. Столбчатая паренхима изолатеральная, палисады овальной формы располагаются в два ряда. Губчатая хлоренхима лежит довольно плотно с минимальными межклетниками (рис. 1). В листе 3 жилки, их пучки с двумя тяжами склеренхимных волокон. Ксилема прилегает к верхнему округлому тяжу волокон, нижний полудунной формы охватывает под флоэмой пучок до половины (рис. 1). Корневище вторично утолщается, достигая 3 мм в диаметре. В середине располагается маленькая идеально круглая сердцевина клетки, которой округлые и некрупные (рис. 3). Вторичная ксилема откладывается единым кольцом, лучей в ней нет. Локуны листовых следов быстро исчезают, локуны боковых побегов заметны до отмирания побега. Флоэма относительно узкая расположена почти до периллемы (рис. 3). Периллема кирпично-красная довольно толстая, состоит из 20 и более ровных рядов таблитчатых клеток, наружные слои лопаются и сходят крупными кусками. Корень диархный, при вторичном утолщении основной объем корня занимает ксилема и толстая периллема. Мелкие ответвления с окружающими их многочисленными нитчатыми волосками микоризы. У цветоноса наблюдается широкая рексилезигенная полость в сердцевине. Слой ксилемы со спирально утолщенными трахеидами неширок 5–8 слоев, флоэма также тонкая, хлоренхима однослойная под эпидермисом без опушения.

Наблюдение и сбор материала *M. oreina* были проведены в 2008 г. на пестроовсяницевых лугах, но этот вид также встречается и на гераниево-копеечниковых лугах. В альпийском поясе пестроовсяницевые луга занимают выпуклые склоны с незначительной мощностью снежного покрова (около 0,5–1 м). Снежный

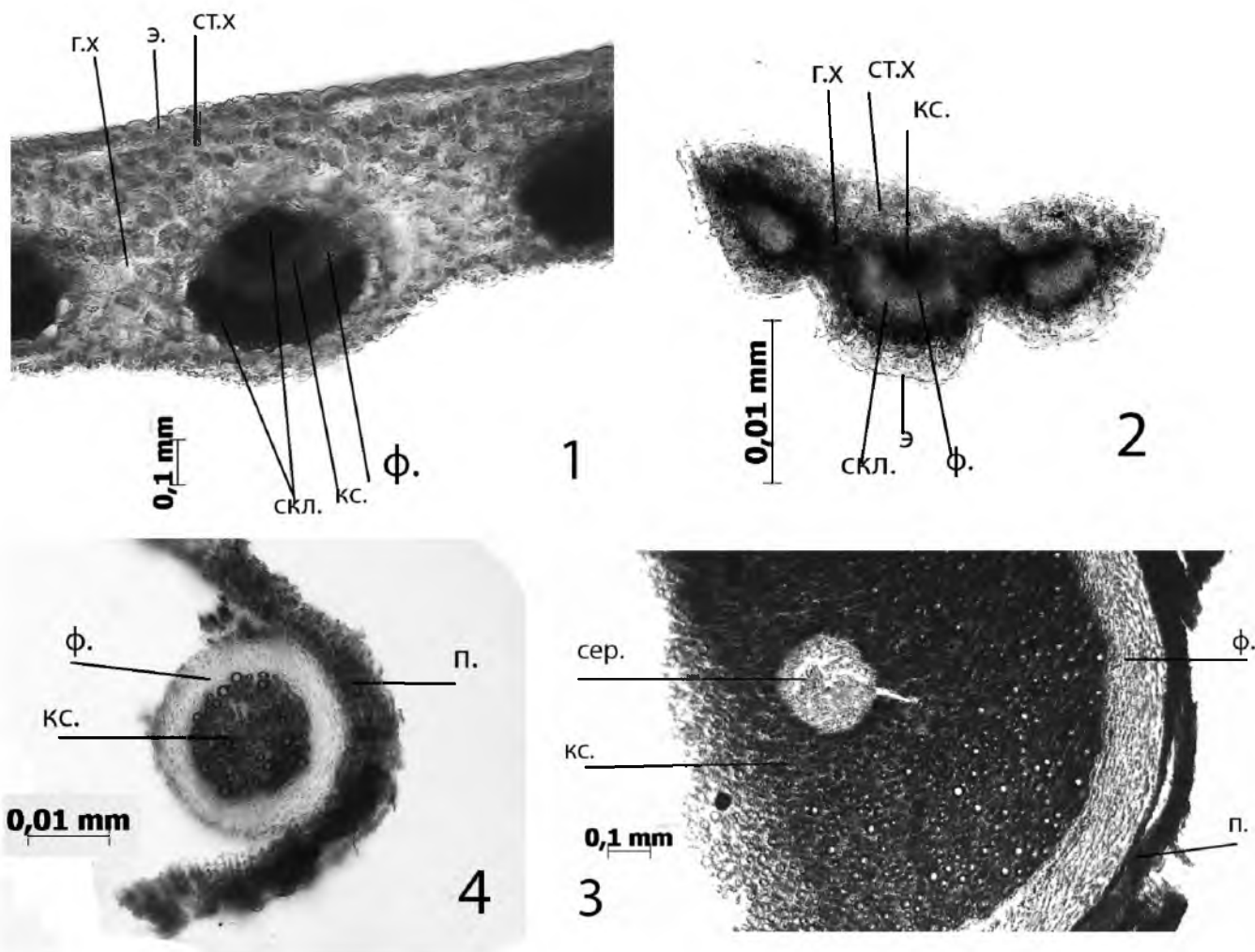


Рис. 1–4. 1. Поперечный срез листа *Minuartia circassica*. 2. Поперечный срез листа *Minuartia oreina*. 3. Поперечный срез корневища *Minuartia circassica*. 4. Поперечный срез корня *Minuartia oreina*.

Условные обозначения: кс. – ксилема, ф. – флоэма, э. – эпидермис, п. – периллема, ст. х – столбчатый мезофилл, г. х – губчатый мезофилл, скл. – склеренхимные тяжи, сер. – сердцевина.

покров сохраняется до первой половины июня, длительность вегетационного сезона здесь составляет 3,5–4,5 месяцев. В сообществе доминируют *Festuca varia* Haenke при значительном участии *Nardus stricta* L. Сообщества характеризуется высокой годичной продукцией, и имеют наибольшую надземную мортмассу среди исследуемых сообществ, примерно в три раза превышающую надземную биомассу (Onipchenko, 1994). Гераниево-копеечниковые луга характерны для склонов, ложбин и небольших западин со значительной аккумуляцией снега (2–4 м). Вегетационный период обычно начинается в начале июля и длится 2,5–3,5 месяца. Роль основных доминантов меняется в зависимости от степени увлажнения и мощности снегового покрова: на более сухих участках доминирует *Hedysarum caucasicum* Vieb., а на более влажных и в западинах – *Geranium gymnocaulon* DC. Среди других видов значительно участие злаков и других видов разнотравья. Гераниево-копеечниковые луга самые продуктивные из всех фитоценозов альпийского пояса, с наибольшей надземной и подземной биомассой (Onipchenko, 1994). Высокая численность кустарниковой полевки (*Pitymys majori* Thom.) на этих лугах обуславливает наличие многочисленных перманентных мелкомасштабных нарушений растительного покрова. *Minuartia oreina* в этих сообществах предпочитает участки с локальными нарушениями. При достаточно крупных нарушениях, например места пороев кабанов, активно ветвиться, образует много удлиненных побегов и соцветий. На открытых местах вегетативные побеги лежачие. Общая высота вегетативных побегов не более 3 см, длина соцветия в среднем составляет  $6,2 \pm 0,3$  см. Основу скелетного тела растения составляют удлиненные вегетативные побеги, которые формируются из боковых почек, распускаются силлептически в августе и в первый год являются укороченными с 3–4 парами листьев.

На следующий год из них формируется удлиненный полегающий побег, включающий от 14 до 20 метамеров. Последние метамеры не раздвигаются, образуя на верхушке сближенную розетку, включающую иногда до 8 пар листьев. На следующий год апикальная меристема такого побега становится генеративной или отмирает, соответственно происходит перевершинивание побега. Образование боковых почек происходит обычно на верхней по положению стороне побега после полегания. На узле формируется только одна почка. В первый год образуются укороченные побеги с 3–4 парами листьев. В первый год распускаются не все почки на удлиненном побеге, некоторые трогаются в рост через год – два – три. Кроме того, у побегов часто формируются почки возобновления на первых трех укороченных метамерах. Если меристема такого побега погибает, такие почки дают побеги, или эти почки могут распускаться через 2–3 года, когда в этом месте корневища уже нет вегетирующих побегов. Генеративные побеги формируются на апикальной меристеме побега и на верхних боковых озимого типа. Генеративный побег из апикальной меристемы является трициклическим, из боковой – дициклическим. В основании генеративного побега находится розетка из 3–4 пар листьев. На удлиненной части цветоноса от 3 до 6 пар листьев в среднем  $4,1 \pm 0,1$ . На дициклических боковых побегах обычно меньше пар листьев на удлиненной части – 3–4, на трициклических – 4–5. Соцветие цимозное, среднее число цветков  $3,0 \pm 0,1$ . Цветение происходит в августе, цветки формируются в текущем году. Генеративные побеги не включаются в систему ветвления побегов, у них не образуется пазушных почек.

Листья мелкие до 5 мм длиной, 1 мм шириной, 0,3 мм толщиной; с тремя жилками, сильно выступающими на нижней стороне. У каждой жилки имеется широкий полулунный тяж склеренхимных волокон на нижней стороне пучка, занимающий более половины объема жилки (рис. 2). Ксилема в центральной жилке полулунной формы, трахеиды расположены рядами, самые крупные на границе с флоэмой. В двух крайних пучках ксилема содержит всего по 6–8 трахейд расположенных в линию вдоль границы флоэмы (рис. 2). Хлоренхима изолатеральная из 2 слоев коротких почти квадратных палисад. Губчатая хлоренхима плотная, без полостей, расположена между пучками и в углах листовой пластинки. На нижней стороне листа эпидермис состоит из прямоугольных клеток с извилистыми стенками, над жилками клеточные стенки прямые с толстой внешней стенкой. Устьица очень мелкие около 100 на  $1 \text{ мм}^2$ . На верхней стороне устьиц мало около 40 на  $1 \text{ мм}^2$ , клетки прямоугольные только над жилками, в других местах почти квадратные или даже вытянутые поперек. Корневище тонкое до 1 мм в диаметре с вторичным утолщением, в середине относительно маленькая сердцевина с более крупными клетками, сплошной цилиндр ксилемы из спиральных трахейд, немногочисленная паренхима не одревесневает. Флоэма неширокая. Периблема коричневая, сложена сначала округлыми клетками, но по мере нарастания снизу новых слоев клетки становятся более плоскими и их оболочки накапливают танины. Придаточные корни формируются в узлах, где образовались боковые побеги. Корни диархные, со вторичным утолщением (рис. 4). Периблема многослойная, клетки сначала округлые, по мере смещения становятся таблитчатыми, их стенки слегка одревесневают. Цветонос опушен железистыми волосками с шариком на довольно длинной ножке. Внутреннее строение такое же, как у предыдущего вида с широкой полостью и тонкими слоями ксилемы и флоэмы.

### Обсуждение результатов

Для всех 4 видов обитающих в альпийском поясе характерно образование только одной боковой почки у пары листьев, что, по-видимому, связано с экономией ресурсов необходимых для обитания в альпийском поясе. Также у всех видов наблюдается ксероморфные черты в строении листа: изолатеральный столбчатый мезофилл, довольно низкое число устьиц, склеренхимные тяжы проводящих пучков. Такие признаки отмечены даже у видов из долгоснежных местообитаний, где вода в почве есть всегда. Одинаковый план анатомического строения корня, цветоноса и корневища следует отнести к родовым особенностям.

При этом у каждого вида наблюдались свои особенности. *M. circassica* по морфологическому строению и жизненному циклу схожа с *Arenaria lychnidea* M. Vieb., вместе с которой обитает в одном сообществе (Любезнова, 2016). Данное сообщество характеризуют бедные каменистые почвы, отсутствие снежного покрова зимой, но наиболее длинный вегетационный сезон. На корневище обоих видов не наблюдаются спящие почки возобновления. Для видов характерны: большая листовая серия в год на вегетативных побегах, относительно маленький годовой прирост корневища, низкое количество формирующихся почек. Довольно жесткие листья с ксероморфной структурой, медленный прирост и длительно сохраняющееся корневище с вторичным утолщением. Не смотря на то, что у видов имеется способность к передвижению, они предпочитают оставаться на одном месте, сохраняя занятую площадь. Разнятся у них лишь моноподиальное

нарастание главного побега и боковых генеративных у *M. circassica* и образование генеративных из апикальной меристемы и боковых у *Arenaria lychnidea*.

Такая же система формирования генеративных побегов как у *A. lychnidea* оказывается у *M. oreina*, которая распространена на лугах – самых продуктивных и благоприятных сообществах альпийского пояса. Мелкие размеры растения ставят его в неблагоприятные условия в этих относительно высокотравных сообществах. Поэтому *M. oreina* выбирает нарушенные участки с хорошим освещением и без конкуренции за питательные вещества. Образование удлиненных полегающих побегов позволяет ему быстро занимать пустующее пространство. Распускание почти всех почек на этом побеге – это образование нового числа удлиненных побегов и большого числа генеративных побегов на следующий год. У этого вида единственного обнаружены всхожие семена в почвенном банке семян, но в очень малом количестве (Семенова, Онипченко, 1990). У *M. oreina* остаются почки на корневище, которые могут распускаться через год и два, кроме того у него единственного формируются почки на нижних метамерах побега, которые могут еще год или два – три ждать. Корневище вторично утолщается, но остается довольно тонким, скорее играя роль связи между частями растения, полегающие побеги быстро укореняются на следующий год, так что при нарушении целостности растение страдает меньше других видов. У *M. oreina* наблюдается типично эксплерентная стратегия роста.

У видов из долгоснежных сообществ с коротким вегетационным сезоном нами наблюдалось специализация побегов на удлиненные для захвата пространства и укороченные фотосинтезирующие, уменьшение числа листьев в годовой листовой серии за исключением удлиненных побегов, редукция соцветий до одного цветка, исчезновение силлептического развития боковых побегов и замена на пролептическое. Устьица формируются только на верхнем эпидермисе листа и их значительно больше на единицу площади. У *M. aizoides* произошло увеличение срока развития генеративного побега (три года), удлиненный побег при наличии свободной площади может функционировать 2–4 года, каждый раз давая по 20 метамеров (4–5 см прироста). Для *M. aizoides* характерны толстые жесткие листья с пятью крупными жилками и несколькими мелкими между ними и корневища с широкой запасающей полостью и трахеидами в ней. *M. imbricata* распространена на скалах северной экспозиции, куда сдувается снег в зимний период. Ее удлиненные побеги часто располагаются поверх камней, занимая поверхности благоприятные с точки зрения освещенности при дефиците почвенных условий. Тонкие длинные побеги с тонкими листьями с тремя жилками, у средней из которых есть склеренхимный тяж, позволяют тратить меньше ресурсов и меньше страдать при нарушениях.

Таким образом, у *M. circassica* наблюдалось отсутствие удлиненных побегов, а у *M. oreina* отсутствие типичных укороченных побегов. Для *M. imbricata* характерно сохранение обоих типов побегов при равном их использовании. У *M. aizoides* наблюдалось четкое разграничение функций побегов: удлиненные – для захвата территории, укороченные – для ее последующего освоения и удержания (через плотные листья довольно часто расположенных розеток мало кто может прорасти).

Работа выполнена в рамках темы регистрационный номер АААА-А16-116021660105-3

#### ЛИТЕРАТУРА

- Зернов А. С. Флора северо-западного Кавказа. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. – 664 с.
- Любезнова Н. В. Особенности морфологического и анатомического строения *Arenaria lychnidea* M. Bieb. // Новая наука: теоретический и практический взгляд. – Уфа: Изд-во ООО «Агентство международных исследований», 2016. – Т. 63, № 2–3. – С. 9–12.
- Семенова Г. В., Онипченко В. Г. Жизнеспособные семена в почвах альпийских сообществ Тебердинского заповедника (северо-западный Кавказ) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии, 1990. – Т. 95, вып. 5. – С. 77–87.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. – М.: Высшая школа, 1962. – 378 с.
- Шишкин Б. К. *Minuartia L.* // Флора СССР. – Л.: Изд-во АН СССР, 1936. – Т. 6. – С. 482–516.
- Moore A. J., Kadereit J. W. The evolution of substrate differentiation in *Minuartia* series *Laricifoliae* (Caryophyllaceae) in the European Alps: In situ origin or repeated colonization? // American Journal of Botany, 2013. – Vol. 100, No. 12. – P. 2412 – 2425. doi:10.3732/ajb.1300225
- Онипченко В. G. Study area and general description of the investigated communities // Experimental investigation of alpine plant communities in the North-western Caucasus. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rubel. – Zurich, 1994. – H. 115. – S. 6–22.