

## КЛАССИФИКАЦИЯ КСЕРОФИТОВ РОССИЙСКОГО КАВКАЗА ПО МОРФОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ И СХЕМА ИХ ДЕЛЕНИЯ

Тайсумов М.А.<sup>1</sup>, Магомадова Р.С.<sup>2</sup>, Абдуразакова А.С.<sup>2</sup>, Астамирова М.А.-М.<sup>2</sup>,  
Хасуева Б.А.<sup>2</sup>, Ханаева Х.Р.<sup>2</sup>, Исраилова С.А.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Академия наук Чеченской Республики, 364024, Чеченская Республика, г. Грозный, просп. Эсамбаева, д. 13;

<sup>2</sup>ФГБОУ ВПО Чеченский государственный педагогический институт, 364037, Чеченская Республика, г. Грозный, ул. Киевская, 33

---

В обзоре приводится информация о ксерофильной растительности и ее классификация с точки зрения экологии, физиологии и морфологии. Рассмотрены приспособительные признаки, позволяющие ксерофитам существовать в условиях постоянного или сезонного дефицита влаги. Обсуждаются разработанные различными исследователями подходы к классификации ксерофитов. Отмечено, что силу неспецифичности адаптаций разделение растений на группы ксерофитов часто вызывает затруднения, но можно выделить основные направления адаптаций: в пустынях умеренного пояса это ксерофитизация и эфемеризация, в высокогорьях – криофилизация и склерификация. Предложена авторская классификация ксерофитов флоры Российского Кавказа, в основу которой положены принципы: эволюционный, анатомо-морфолого-физиологический, эдафический. Не включены в классификацию пойкилоксерофиты, поскольку представители этой группы среди высших сосудистых растений на изучаемой территории отсутствуют.

Ключевые слова: ксерофиты, классификация, Российский Кавказ, пойкилоксерофиты, эуксерофиты, гемиксерофиты, стипаксерофиты, рефугиоксерофиты и др.

## CLASSIFICATION XEROPHYTES THE RUSSIAN CAUCASUS ON MORFOLOGO-PHYSIOLOGICAL SIGNS AND THE SCHEME OF THEIR DIVISION

Taysumov M.A.<sup>1</sup>, Magomadova R.S.<sup>2</sup>, Abdurzakova A.S.<sup>2</sup>, Astamirova M.A.-M.<sup>2</sup>,  
Hasueva B.A.<sup>2</sup>, Hanaeva H.R.<sup>2</sup>, Israilova S.A.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Academy of Sciences of the Chechen Republic, 364024, Chechen Republic, Grozny, ave. Esambaeva, 13

<sup>2</sup>VPO Chechen State Pedagogical Institute, 364037, Chechen Republic, Grozny, str. Kievskaja, 33

---

Information on xerophytes vegetation and its classification is provided in the review from the point of view of ecology, physiology and morphology. The adaptive signs allowing ксерофитам to exist in the conditions of constant or seasonal deficiency of moisture are considered. The approaches developed by various researchers to classification ксерофитов are discussed. It is noted that force of not specificity of adaptations division of plants into groups ксерофитов often causes difficulties, but it is possible to allocate the main directions of adaptations: in deserts of a moderate belt it is a xerophytization and an efemerization, in highlands – a kriofilization and a sklerifikation. Author's classification ксерофитов floras of the Russian Caucasus which basis the principles are is offered: evolutionary, anatomo-morfologo-physiological, edafichesky. Aren't included in classification пойкилоксерофиты as representatives of this group among the highest vascular plants in the studied territory are absent.

Keywords: xerophytes poykilokserofity, eukserofity, gemikserofity, stipakserofity, refugioxserofity etc.

Ксерофиты – растения сухих местообитаний, способные переносить продолжительную засуху [17]. Ксерофиты обладают рядом приспособительных признаков, позволяющих существовать в условиях постоянного или сезонного дефицита влаги [6].

Г. Вальтер [8,9] по возрастающей гидростабильности выделяет ксерофиты малокофильные (мягколистные), склерофильные, стеногидрические и суккуленты.

В соответствии с классификацией А.П. Шенникова [5] выделяют два типа ксерофитов. Первый – суккуленты – сочные мясистые растения с сильно развитой паренхимной водоносной тканью. Корни поверхностные, сильно разветвленные, быстро растущие и

быстро впитывающие воду. Основной отличительной особенностью суккулентов является их способность запасать большие количества воды и надежно ее сохранять, экономно расходуя. Второй – склерофиты – суховатые, жесткие растения с малообводненными и не запасающими воду листьями. У них хорошо развиты механические и покровные ткани, поэтому листья твердые и жесткие, и даже при потере воды до 25% такие растения не теряют тургора. Образуют мощную корневую систему. Высокое осмотическое давление клеточного сока позволяет им увеличивать сосущую силу корней, что помогает получать воду даже из довольно сухих почв. Работы Н.А. Максимова [18,19] показали, что многие ксерофиты при благоприятном водоснабжении транспирируют гораздо интенсивнее и теряют воды больше, чем мезофиты (особенно при расчете транспирации на единицу поверхности листа).

Более подробной является классификация ксерофитов П.А. Генкеля [10-12], согласно которой выделяют 6 групп.

**1. Пойкилоксерофиты** не имеют регуляции водного режима и засуху переживают в состоянии анабиоза (криптобиоза), при котором обмен веществ либо прекращается, либо резко тормозится, однако вся организация жизни сохраняется: протопласт переходит в гель. Обезвоживание для них является не патологией, а нормальным физиологическим состоянием. К пойкилоксерофитам относятся многие водоросли, лишайники, некоторые высшие споровые и покрытосеменные.

**2. Эуксерофиты** – настоящие ксерофиты (трихофиты – растения, существующие за счёт капиллярной влаги почвы), способные переносить глубокое обезвоживание (до 60 %) и перегрев без видимых повреждений благодаря высокой эластичности, водоудерживающей способности и вязкости цитоплазмы. Низкий осмотический потенциал клеточного сока позволяет поглощать воду из почвы, обделенной водой. Толстым слоем пробки покрыты подземные и надземные органы, Листья покрыты толстым слоем кутикулы, часто имеют опушение. Соприкосновение устьичных щелей с окружающей средой уменьшено за счет ряда приспособлений: углубления устьиц закупоривания щелей восковыми и смолистыми веществами, свертывания листьев в трубку. Особенно хорошо переносят потерю воды растения с жесткими листьями (склерофиты), которые характеризуются большим развитием механических тканей. Эту группу представляют: *Ephedra distachia*, *Asparagus officinalis*, *Calligonum aphyllum*, *Eremosparton aphyllum*, *Jasminum fruticans*, *Salvia aethiops*, *Thymus daghestanicus* и др.

**3. Гемиксерофиты** (полуксерофиты или фреатофиты) – растения, у которых сильно развиты приспособления к добыванию воды. Имеют глубоко идущую, сильно разветвленную корневую систему, обладающую высокой концентрацией клеточного сока, низким (очень отрицательным) водным потенциалом. Их корневые системы могут достигать грунтовых

вод, если последние лежат не слишком глубоко. Обладают хорошо развитой проводящей системой. Листья тонкие, с густой сетью жилок и очень высокой интенсивностью транспирации. Благодаря высокой интенсивности транспирации температура листьев значительно понижается, что позволяет осуществлять процесс фотосинтеза при высоких дневных температурах. Листья некоторых из них покрыты волосками, создающими защитный слой, который дополнительно предохраняет листья от перегрева. К гемиксерофитам относятся *Leymus sabulosus*, *Crambe cordifolia*, *Capparis herbacea*, *Medicago daghestanica*, *Glycyrrhiza glabra*, *Alhagi pseudalchagi*, *Peganum harmala*, *Zygophyllum fabago* и др.

**4. Стипаксерофиты** – в основном узколистные злаки, листья которых обладают способностью сворачиваться при наступлении жары и засухи в трубку. Чувствительны к обезвоживанию и перемене внешних факторов, имеют мощную корневую систему. Это такие виды, как *Botriochloa ischaetum*, *Stipa caucasica* (и другие виды этого рода), *Achnatherum sibiricum*, *Koeleria cristata*, *Festuca ovina*, *Elytrigia stipifolia* и др.

**5. Рефугиоксерофиты** – пустынные эфемеры и эфемероиды – растения, избегающие засухи благодаря короткому жизненному циклу (полтора-два месяца), приуроченному к периоду дождей. По всем остальным физиологическим свойствам эфемеры и эфемероиды – типичные мезофиты. Разные авторы относят эфемеры и эфемероиды к ксерофитам, мезофитам, гемиксерофитам и ксеромезофитам [14-16,22], что отражает их широкий гидроэкологический диапазон. Экологическая пластичность позволяет эфемерам и эфемероидам поселяться на засоленных почвах, подвижных песках, проникать высоко в горы [23,24], теряя при этом специфические особенности эфемеровой ритмики [3-5]. Проникновение типичных эфемероидов в горы сопровождается сдвигом всех фенологических фаз с весны на лето, причём настолько существенно, что феноградиент оказывается намного выше среднего [2]. Эфемероиды представлены видами родов *Tulipa*, *Fritillaria*, *Merendera*, *Colchicum*, *Gagea*, *Ornithogalus* и др., эфемеры – *Anisantha*, *Holosteum*, *Erophila*, *Valerianella* и др.

**6. Суккуленты** (ложные ксерофиты или омброфиты), по Н.А. Максимова [18] – растения, запасующие влагу. К этой группе растений относятся, прежде всего, кактусы, а также растения, принадлежащие к семейству толстянковых (*Crassulaceae* – *Sedum*, *Sempervivum*). Накапливают влагу в толстых, мясистых стеблях или в утолщенных листьях. Вся поверхность покрыта толстым слоем кутикулы. Обладают своеобразным обменом веществ, получившим название САМ-метаболизм. Днём их устьица закрыты, ночью открыты, что обеспечивает резкое уменьшение расходования воды в процессе транспирации. Углекислый газ накапливается в ночное время в виде органических кислот. В дневные часы

акцептированный CO<sub>2</sub> высвобождается и используется в процессе фотосинтеза. Растения этой группы устойчивы к высоким температурам, запасают воду и экономно ее расходуют в процессе медленного роста.

Ещё одной группой растений, среди которых проявляются ксероморфные черты, являются **галофиты** – солеустойчивые растения. К ним относятся галоксерофиты, галомезоксерофиты, галомезофиты, галогигромезофиты, галогигрофиты, галогидрофиты, а также галлоидофиты [2]. В зависимости от диапазона галотолерантности галофиты подразделяются на 4 экологические группы: гипергалофиты, эугалофиты, гемигалофиты и галогликофиты. По отношению к увлажнению также выделены 4 основные группы видов: галогигрофиты, галомезофиты, галомезоксерофиты и галоксерофиты [7]. Приспособления растений к условиям засоления осуществляется через соленакопление, солевыведение и солепроницаемость, соответственно они делятся на три группы [1,20,25,26]:

**1. Эугалофиты или растения-соленакопители.** Способны накапливать до 10-50 % солей от массы золь. Имеют характерный внешний облик с преобладанием суккулентных черт. У стеблевых суккулентов стебли мясистые, членистые, с редуцированными листьями, по периферии стебля располагается ассимиляционная ткань – двухслойная палисадная паренхима, а в центре находится водозапасающая ткань (*Salicornia herbacea*, *Halocnemum strobilaceum* и др.); у листовых суккулентов (виды рода *Salsola*) сильно утолщается листовая пластинка за счет разрастания палисадной ткани. Соли у таких растений накапливаются не только в цитоплазме, но и в клетках, служащих местами балластных веществ. К ним относятся *Suaeda confusa*, *Su. altissima*, *Salsola soda*, *Spergularia maritima*, *S. marina*, *Bassia sedoides* и др.

**2. Криногалофиты или растения-солевыведители** – выделяют наружу избыток соли в виде солевого раствора через особые железки на листьях и часто имеют на поверхности листьев налет из кристаллов солей. По строению листа многие криногалофиты близки к мезофитам. К ним относятся *Lymonium meyeri*, *L. caspium*, *Aeluropus littoralis*, *Crypsis aculeata*, *Phyllostachys spicata*, *Tamarix gracilis*, *T. ramosissima* и др. [21].

**3. Галоксерофиты, или гликогалофиты** (соленепроницаемые или солепропускающие растения) обладают высокой устойчивостью к водному дефициту и почвенному засолению. Наряду с наличием ксероморфных признаков в условиях сильного засоления листья приобретают суккулентные признаки за счет увеличения числа слоев клеток обкладки проводящих пучков, увеличения размеров клеток обкладки и мезофилла, в которых накапливается вода [25]. Среди них такие виды, как *Artemisia lerchiana*, *A. taurica*, *A. maritima*, *Juncus jerardii*, *Carex distans*, *Leymus racemosus*, *Puccinellia poeciantha*, *P. distans* и др. [21].

Своеобразную группу галофитов составляют галомезофиты – растения приморских лугов, литоралей, приморских скал и дюн. Удаление солей происходит путём сбрасывания частей растения. К ним относятся *Plantago maritima*, *Tripolium vulgare*, *Triglochin maritimum*, виды родов *Atriplex*, *Halimione* и др. [21].

Одним из направлений адаптивной радиации ксерофитов является криофилизация, т.е. приспособление к сухо-холодной среде. Криофиты – растения с низкой термофильностью (среднедекадные температуры вегетационного периода 0–10°C) и высокой сухостойкостью, приспособленные не только к сухости и сильным перепадам температуры (от -5°C ночью до +60°C днем), но и к сильной инсоляции и низкой концентрации углекислого газа. Различают криоксерофиты – ксерофильные растения холодных и сухих местообитаний в безлесных областях гор; криомезоксерофиты – мезоксерофильные растения холодных условий обитания [2]. Часто входят в состав нагорных ксерофитов – образующих сильно разреженный растительный покров по сухим каменистым склонам горных систем [6]. Выделяются психрофиты – растения холодных и влажных местообитаний (болота, увлажнённые места), сочетающие в своем строении черты гигроморфизма (крупные воздухоносные полости) и ксероморфизма (мелкоклеточность, плотная кутикула, опушение и т.д.). К ним относятся *Empetrum caucasicum*, *Rhodococcum vitis idaea*, *Rhododendron caucasicum* и др.

В силу неспецифичности адаптаций разделение растений на группы ксерофитов часто вызывает затруднения, но, тем не менее, можно выделить основные направления адаптаций: в пустынях умеренного пояса это ксерофитизация и эфемеризация, в высокогорьях – криофилизация и склерификация. Ксерофитизация и склерификация – это производные аридной эволюции вообще, а криофитизация (и вместе с ней психрофитизация) – горные направления эволюции, связанные с орогенезом [7].

Исходя из вышесказанного, нами разработана классификация ксерофитов флоры Российского Кавказа, в основу которой положены следующие принципы:

1. Эволюционный. Выделяются три группы ксерофитов, эволюция которых приурочена к разным гипсометрическими территориями, что связано не в последнюю очередь с действием температурного фактора:

- равнинный (*plantas planitieris*) – растения, приспособленные к обитанию на равнинах, низменностях и в предгорьях при большой сумме положительных среднегодовых температур (термоксерофиты);
- среднегорный (*plantas montanis mediis*) – растения, обитающие в среднегорьях при средней сумме положительных среднегодовых температур (криоксерофиты);

- высокогорный (*plantae montanis altis*) – растения, обитающие в высокогорьях при низкой сумме положительных среднегодовых температур (криомезоксерофиты).

2. Анатомо-морфолого-физиологический. По этому принципу все ксерофиты изучаемой флоры подразделяются на 5 групп согласно классификации П.А. Генкеля [13]:

- эуксерофиты (*plantae euxerophytis*) – настоящие ксерофиты, способные переносить глубокое обезвоживание. Подразделяются на собственно эуксерофиты (*plantae euxerophytis xero*) и криоксерофиты (*plantae euxerophytis cryo*);

- гемиксерофиты (*plantae hemixerophytis*) – растения, у которых сильно развита глубоко идущая разветвленная корневая система;

- рефугиоксерофиты (*plantae refugioxerophytis*) – пустынные эфемеры (*plantae ephemeris*) и эфемероиды (*plantae ephemeroides*), подразделяющиеся на весенние эфемероиды (*ephemeroides vernalis*) и осенние эфемероиды (*ephemeroides autumnalis*), избегающие засухи благодаря короткому жизненному циклу;

- стипаксерофиты (*plantae stipaxerophytis*) – уколистные злаки со сворачивающимися листьями при наступлении жары, с мощной корневой системой;

- суккуленты (*plantae succulentis*) – растения, запасующие влагу в мясистых органах с развитой водозапасающей паренхимой. Подразделяются на стеблевые суккуленты (*plantae caulibus succulentis*) и листовые суккуленты (*plantae foliis succulentis*). Листовые суккуленты подразделяются, в свою очередь, на ксерофильные (*plantae foliis succulentis: xero*) и криофильные (*plantae foliis succulentis: cryo*).

Не включены в классификацию пойкилоксерофиты, поскольку представители этой группы среди высших сосудистых растений на изучаемой территории отсутствуют.

3. Эдафический. По обитанию преимущественно на определённом субстрате ксерофиты подразделяются на 5 групп:

- солоксерофиты (*plantae solixerophytis*) – обитающие на развитом почвенном покрове, обычно в степях;

- кальцексерофиты (*plantae calcixerophytis*) – предпочитающие известняковые субстраты. Это могут быть выходы известняка или карбонатный мелкозём;

- ареноксерофиты (*plantae arenoxerophytis*) – обитатели песчаных субстратов, в том числе и открытых песков, барханов, приморских дюн;

- ацидоксерофиты (*plantae acidoxerophytes*) – виды, обитающие на выходах кислых пород. К этой группе относятся в основном нагорные ксерофиты, большей частью петрофиты;

- аргиллоксерофиты (*plantae argylloxerophytis*) – виды, обитающие на выходах глин, глинистых холмах и склонах;

- галоксерофиты (*plantae haloxerohytis*) – обитатели засоленных субстратов – солонцов и солончаков, в том числе глинистых и песчаных. Среди них выделяются три подгруппы: эугалофиты, криногалофиты и гликогалофиты (по классификации А.А. Шахова [25,26]). Таким образом, во многих случаях нет строгого разграничения между выявленными типами ксерофитов, поскольку часть видов может проявлять толерантность и встречаться на разных высотах и разных субстратах, что является проявлением экологической пластичности.

### Список литературы

1. Агафонов В.А. Экологический анализ галофильной флоры Окско-Донской равнины // Проблемы экологии Центрального Черноземья. – Воронеж: Изд-во ВГУ, 1992. – С. 114-120.
2. Агаханянц О.Е. Аридные горы СССР. Природа и географические модели филогенеза. – М.: Мысль, 1981. – 270 с.
3. Баранов П.А. Анатомические исследования в группе ксерофитов // Бюл. САГУ. – № 2. – Ташкент, 1923. – С. 28-31.
4. Баранов П.А. Материалы к анатомии горных растений. II. Опыт сравнительно-анатомической характеристики горных ксерофитов и мезофитов // Бюл. САГУ. – № 8. – Ташкент, 1925. – С. 39.
5. Барабанов П.А. Проблемы крайних условий среды в разрешении вопросов освоения новых территорий // Растение и среда. Сб. научн. тр. Т.1. – М.; Л., 1940. – С. 93-102.
6. Биологический энциклопедический словарь. – М.: Сов. Энциклопедия, 1986. – 549 с.
7. Быков Б.А. Геоботанический словарь. – Алма-Ата: Изд-во «Наука», 1973. – 215 с.
8. Вальтер Г. Растительность земного шара. Т. 1. – М., 1968.– 552 с.
9. Вальтер Г. Растительность земного шара. Т. 3. – М., 1975.– 428 с.
10. Генкель П.А. Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения // Тр. Ин-та физиологии растений. – М.: АН СССР. – Т. 5. Вып. 1. – 1946. – С. 1-237.
11. Генкель П.А. Засухоустойчивость растений и способы ее повышения // Всесоюзное об-во по распространению полит. и науч. знаний. № 48. – М.: Знание, 1954. – 39 с.
12. Генкель П.А. Диагностика засухоустойчивости культурных растений и способы ее повышения (методическое указание). – М.: АН СССР, 1956. – 71 с.
13. Генкель П.А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. – М.: Наука, 1982. – 278 с.
14. Григорьев Ю.С. Сравнительно-экологическое исследование ксерофизации высших растений. М.; Л.: Наука, 1955. – 159 с.

15. Ильин М.М. Некоторые итоги изучения флоры пустынь Средней Азии // Материалы по истории флоры и растительности СССР. – Вып.2. – М., 1946. – С. 48-59.
16. Коровин Е.П. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. – Ташкент: Саогиз, 1934. – 480 с.
17. Коровкин О.А. Анатомия и морфология высших растений: словарь терминов. – М.: Дрофа, 2007. – С. 89.
18. Максимов Н.А. Физиологическое значение ксероморфной структуры // Тр. по прикл. ботан., ген., сел. – 1931. – Т. 25, вып. 3. – С. 152-162.
19. Максимов Н.А. Развитие учения о водном режиме растений от Тимирязева до наших дней. – М.: АН СССР, 1944. – 47с.
20. Нагалецкий В.Я. Галофиты Северного Кавказа (флористический, эколого-географический, фитоценотический и анатомический аспекты): автореферат дис. ... д-ра биол. наук. – Воронеж, 2003. – 39 с.
21. Орлова Ю.В. Экофизиологическая характеристика *Artemisia lerchiana* Web. В условиях Нижнего Поволжья: автореферат дис. ... канд. биол. наук. – М., 2009. – 24 с.
22. Павлов Н.Б. Ботаническая география СССР. – Алма-Ата: АН Казах.ССР, 1948. – 704 с.
23. Скрипчинский В.В. Эфемероидные геофиты Евразии: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Ставрополь, 1986. – 45 с.
24. Скрипчинский В.В. Травяная растительность как индикатор морфологии лесостепных ландшафтов Ставропольской возвышенности. – Ростов-на-Дону, 2001. – 98 с.
25. Шахов А.А. Приспособления к засолённости почв у растений // Растения и среда. – М.-Л., 1950. – С. 116-141.
26. Шахов А.А. Солеустойчивость растений. – М., 1956. – 552 с.
27. Шенников А.П. Экология растений. – М.: Советская наука, 1950. – 374 с.

#### **Рецензенты:**

Сорокопудов В.Н., д.с.-х.н., профессор, профессор кафедры технологии продуктов питания и сферы услуг факультета бизнеса и сервиса Белгородского государственного научного исследовательского университета (НИУ «БелГУ»), г. Белгород.

Чернявских В.И., д.с.-х.н., старший научный сотрудник Ботанического сада Белгородского государственного научного исследовательского университета (НИУ «БелГУ»), г. Белгород.