



ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 633

ПЕТРОФИЛЬНЫЕ МОЛОЧАИ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА И ИХ ГЕНЕЗИС

© 2008. Терекбаев А.А., Теймуров А.А.

Чеченский государственный университет, Дагестанский государственный университет

Петрофильные молочаи Северного Кавказа произошли от непетрофильных предков различных групп. Адаптогенез этих групп проходил по следующей схеме «непетрофильные – условные петрофиты – факультативные петрофиты – облигатно-шистозные петрофиты – облигатно-хасмофитные петрофиты». К условным относится *Tithymalus glareosus*, факультативные петрофиты – *T. petrophilus*, *T. buschianus*, *T. schistosus*, облигатно-шистозные – *T. oschtenicus*, *T. kemulariae*, облигатно-хасмофильные – *T. meyeranus*, *T. baxanicus*, *T. ardonensis*.

The article says that the petrophilous spurges of the Northern Caucasus originated from nonpetricolous ancestors of different related groups. The adaptiogenesis of these groups evolved analogously: nonpetrophilous euphorbias – relative petrophytes – optional petrophytes – obligatory scree – spurges and obligatory chasmophytes. The second group includes *Tithymalus glareosus*, the third – *T. petrophilus*, *T. buschianus*, *T. schistosus*, the fourth – *T. oschtenicus*, *T. kemulariae*, the fifth – *T. meyeranus*, *T. baxanicus*, *T. ardonensis*.

Среди молочаев (*Tithymalus* Gaertn. (*Euphorbia* L.)) Кавказа ранее было известно всего два петрофильных вида – *T. petrophilus* (C.A.Mey) Sojak, *T. buschianus* (Grossh.) Sojak и один условный петрофит *T. glareosus* (Bieb.) Prokh. Исследования, проведенные позже, однако, (Тер-Хачатурова, 1963, Галушко, 1970, 1973, 1976) показали, что таковых 8 видов. Все эти виды распадаются на четыре экологические группы: 1) облигатные петрофиты – те, которые растут только в трещинах скал: *T. meyeranus* (Galushko) Galushko, *T. baxanicus* (Galushko) Galushko и *T. ardonensis* (Galushko) Galushko; 2) облигатные шистозные виды, обитающие только на осыпях: *T. oschtenicus* (Galushko) Galushko и *T. kemulariae* (S.L. Chatschat.) Galushko; 3) факультативно-петрофильные виды, обитающие на скальных, осыпных субстратах и каменистых склонах: *T. petrophilus* (C.A.Mey) Sojak, *T. buschianus* (Grossh.) Sojak и *T. schistosus* Terekbaev; 4) условные петрофиты, обитающие кроме скальных и щебнистых мест, на мелкоземном субстрате, иногда на травянистых склонах – *T. glareosus* (Bieb.) Prokh. Большинство видов из числа петрофильных молочаев локализуется в области известковых гор: на Скалистом хребте и аналогичных структурах в Дагестане и Западном Кавказе (рис. 1, 2, 3).

Наиболее обычны петрофильные молочаи в Центральном Кавказе: в Балкарии и Осетии. *T. meyeranus* – приэльбрусский эндем. Встречается на скалах и скалистых местах, в среднем поясе (1100-1800 м). Известен из бассейна реки Хасаут, верховий рек Эшкакона, Подкумка (район горы Людмила) и с горы Кумбаши (Лафишев, 1983). *T. baxanicus* встречается по Баксану и Гижгиту в области Скалистого хребта и в Дагестане в Карадахском ущелье в двух километрах от села Корода (Галушко, 1979). Растет в трещинах известковых скал на высоте 900-1200 м. *T. buschianus* растет на известковых скалах, осыпях, щебнистых местах под прикрытием скал в верхнем и среднем гор-

ных поясах в области Скалистого хребта на высоте 2500 метров. Эндем Центрального Кавказа. Собирался по Хызны-Су, Сукан-Су и Чегему. *T. ardonensis* – узкий эндем ущелья реки Ардон, где растет на отвесных скалах в области Скалистого хребта (Осетия). Обитает в трещинах скал на высоте около 1000 м над ур. моря. *T. kemulariae* встречается на осыпях и щебнистых местах, в субальпийском поясе, в районе Мамисонского перевала (Осетия). Узкий эндем.



Рис. 1. Ареалы скальных видов *Tithymalus (Euphorbia)* Кавказа (по А.И. Галушко, 1983).

1. *T. baxanicus* (Galushko) Galushko, 2. *T. meyeranus* (Galushko) Galushko, 3. *T. buschianus* (Grossh.) Soj.,
4. *T. ardonensis* (Galushko) Galushko

В Дагестане растет общий с Центральным Кавказом *T. baxanicus* и местный эндем *T. schistosus*, который встречается в низовьях реки Кара-Койсу, в месте слияния с рекой Казикумухским Койсу (Галушко, Терекбаев, 1990), а также по реке Аварское Койсу, между селами Гимры и Унцукуль, Ирганай и Унцукуль (сборы Проханова Я.И.). Местонахождения вида – разрушающиеся известковые скалы, щебнистые места и осыпи на высоте примерно 1000 метров.

На Западном Кавказе – два вида: *T. oschtenicus* растет на известковых осыпях горы Оштен в верховьях реки Белой (Краснодарский край). Эндем указанного района. *T. petrophilus* произрастает на каменистых местах и скалистых склонах, иногда на скалах с известковой почвой в предгорьях, в среднем поясе, до 2100 м (гора Кумбаши, Галушко, 1980), в районах Новороссийска (хребет Маркотх), Геленджика (Толстый мыс), Анапы и других местах Западного Кавказа, а также в районе Пятигорска (г. Машук), Кисловодска, в бассейнах рек Уруп, Чамлык, в верховьях реки Кубани. Растет также в Крыму (*locus classicus*), по Донцу и Нижней Волге.

T. glareosus встречается на Ставропольской возвышенности (в районах горы Стрижамент, на склонах у Сангелеевского водохранилища, на Ново-Марьевской поляне и на горе Мамайка (Мигненко, 1986), в Дагестане на горе Кукурт-тау по дороге Махачкала – Буйнакс, у сел Цудахар, Гуниб, Леваша, у Чиркейского водохранилища, кроме того – в Южном Закавказье и в Крыму (*locus classicus*). Растет на каменистых склонах и щебнистых местах.

Анализ родственных связей показывает, что во всех трех регионах петрофильные виды формировались независимо: западнокавказские виды (*T. petrophilus* и *T. oschtenicus*) и *T. glareosus* связаны по Я.И. Проханову со средиземноморской секцией *Murtekias* (Raf.) Prokh.; дагестанский *T. schistosus* с евро-сибирским рядом *Virgatae* Prokh.; центральнокавказские виды связаны с подсек-



цией *Esulae* Prokh. (*T. meyeranus* и *T. baxanicus* с европейским рядом *Esulae* Prokh., *T. buschianus* с рядом *Andrachnoides* Prokh. и *T. kemulariae* с рядом *Lucidae* Prokh.).

Tithymalus ardonensis занимает особое место, не проявляя четкого родства ни с одним из известных молочаев. Этот последний мы считаем одним из наиболее древних представителей не только среди петрофильных, но и кавказских молочаев вообще, прямо связанным с третичной флорой переднеазиатско-малоазийских видов.

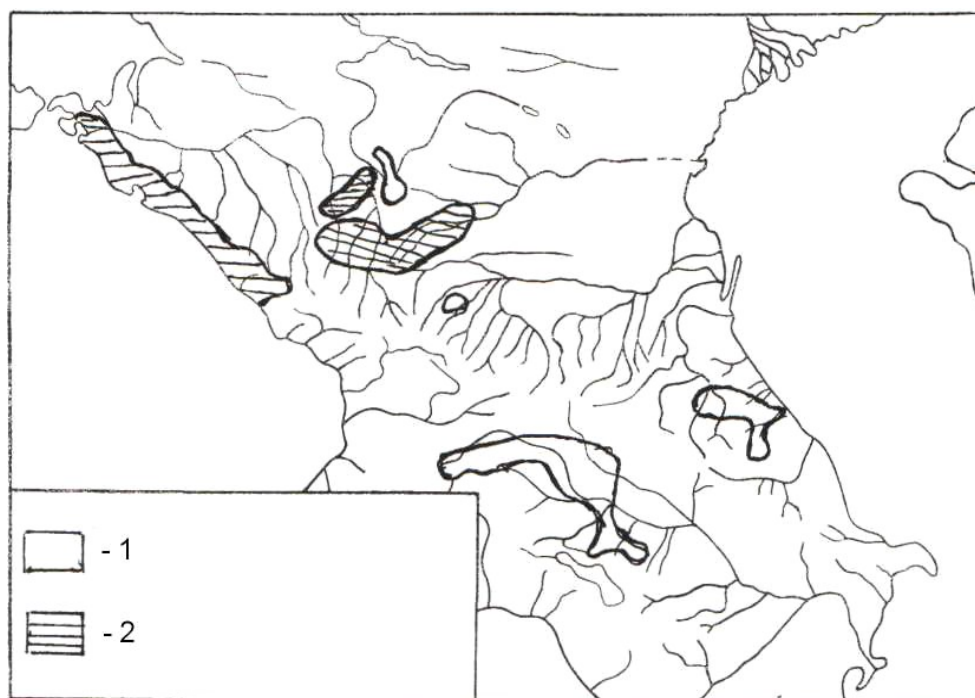


Рис. 2. Кавказские ареалы видов.

1. *Tithymalus glareosus* (Bieb.) Prokh, **2.** *T. petrophilus* (C.A. Mey.) Sojak



Рис. 3. Ареалы скальных видов *Tithymalus* (*Euphorbia*) Кавказа.

1. *T. kemulariae* (S.L.Chatschat.), 2. *T. schistosus* Terekbaev, 3. *T. oschtenicus* (Galushko) Galushko

Исходя из родственных связей и экологии видов, можно предположить, что петрофильные молочаи группы *T. petrophilus* произошли от молочаев близких к современному *T. glareosus*. Этот предок обладал универсальной экологией, не строго фиксированной формой железок, в частности, наличием наряду с железками без рожек железок с короткими рожками. Этот признак сохраняется и у современного *T. glareosus* по всему ареалу начиная от Крыма, до Дагестана и Закавказья. Характеризовался густолиственными стеблями и наличием по краю листа сосочков. Ближе всего к гипотетическому предку стоит *T. glareosus* и с точки зрения экологии. Это единственный вид данной группы, который обитает на травянистых и каменистых склонах одновременно, т.е. является экологически менее специализированным. Что касается *T. petrophilus*, то он представляет собой иную ветвь развития относительно *T. glareosus* как в экологическом, так и в генетическом плане. Экологически он более специализирован, хотя и не является облигатным петрофитом. В отличие от *T. glareosus* нередко встречается на скалах, т.е. ведет себя как петрофит, и не растет на травянистых склонах, т.е. не является протикольным растением. Отличается этот *T. glareosus* и формой железок, которые у *T. petrophilus* всегда полулунные, листьями, несущими по краю сосочки, размерами растений и внешним видом. Тем не менее, эти виды близки, хотя и не рассматриваются (Проханов, 1949) как родственные, однако, близость между ними несомненная, что нередко проявляется и в гербариях, когда более мелкие, а вместе с этим мелколистные, имеющие небольшие рожки, формы *T. glareosus* лежат в пачках вместе с *T. petrophilus*. Так определялись растения Ставропольской возвышенности, Дагестана и даже Крыма, откуда оба эти вида описаны. *T. oschtenicus* может рассматриваться как близкородственный к *T. Petrophilus*, являясь по существу высокогорной шистозной расой последнего (сам *T. petrophilus* никогда не поднимается высоко в горы выше 2100 м и не обитает на осыпях). Вне осыпей *T. oschtenicus* не встречается. Адаптогенез группы *T. petrophilus* показан на рис. 4.

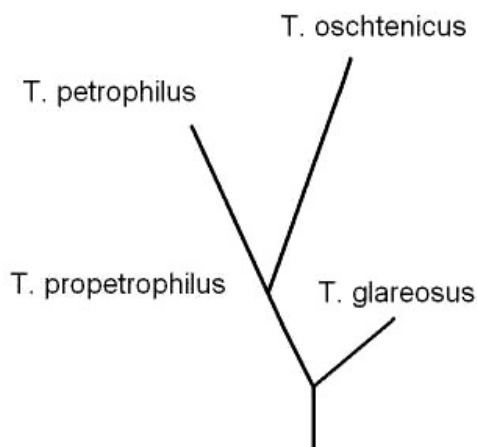


Рис. 4. Схема адаптогенеза петрофильных молочаев группы *T. petrophilus*

Родственные отношения *T. kemulariae* прямо связаны с *T. ibericus*, в чем нет сомнения, поскольку *T. kemulariae* во всех основных чертах, в том числе форма листьев, наличие горизонтального корневища, строение оберток и оберточек повторяет *T. ibericus*, экологически же они различны как и *T. oschtenicus* в своей группе,

T. kemulariae стопроцентный шистозный вид, связанный со сланцевыми осыпями. Близость между *T. kemulariae* и *T. ibericus* настолько значительна, что они могут рассматриваться как виды одного ряда, имеющие одного предка, который экологически был более универсален, чем *T. kemulariae* и *T. ibericus*, обитая на травянистых склонах, щебнистых и глинистых местах. Некоторые экологические черты этого предка и до сих пор сохраняются у *T. ibericus*, так как последний может расти на подвижных глинистых и щебнистых склонах. В связи с узкой специализацией *T. kemulariae* как шистозного растения, допустимо предположить существование промежуточного звена между этим видом и *T. proibericus*. Возможный адаптогенез данной группы показан на рис. 5.

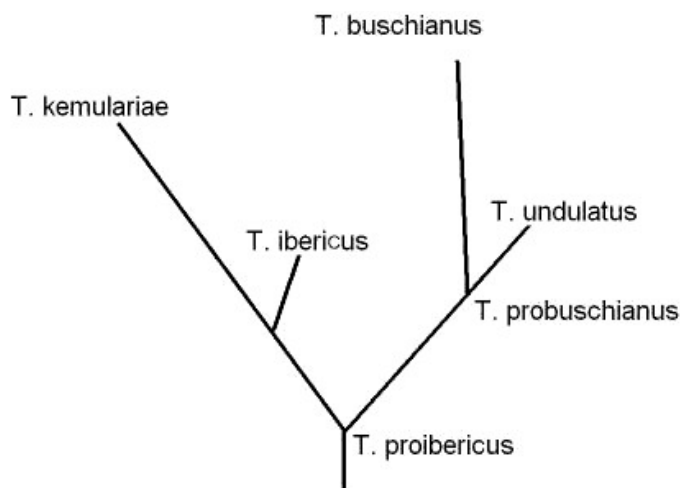


Рис. 5. Схема адаптогенеза петрофильных молочаев группы *T. ibericus*

Несомненна также близость *T. meyeranus* и *T. baxanicus*. С точки зрения морфологии они относятся друг к другу как *T. ibericus* и *T. kemulariae*, т.е. являются близкородственными и происходят также от одного предка, который в экологическом плане, судя по экологии *T. meyeranus* и *T. baxanicus*, был петрофит, возможно, облигатный. При этом локализация обоих видов в области



Скалистого хребта указывает, что и предок обитал в этой же области, судя по вышеназванной находке А.И. Галушко *T. baxanicus* в Дагестане.

Допустимо предположить, что этот предок был ближе к *T. Baxanicus*, чем к *T. meyeranus*. По своим экологическим чертам предок указанных видов мог напоминать *T. buschianus*, т.е. быть не строго специализированным петрофитом, встречаясь как на скалах, так и у их подошвы на щебнистых местах (рис. 6).

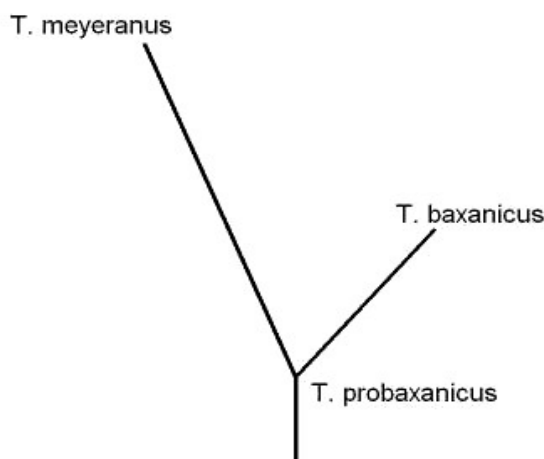


Рис. 6. Схема адаптогенеза петрофильных молочаев группы *T. esula*

Возможно, что *T. buschianus* связан с каким-то общим предком вышеназванной группы молочаев ряда *Esulae Prokh.*, однако с таким предположением не совсем согласуется строение железок, форма листьев, листочки обертки. С точки зрения строения вегетативных органов, *T. buschianus* скорее сближается с *T. ibericus*, но между этими видами мало общего в плане строения цитатия.

Не исключено, что *T. buschianus* связан со степным *T. undulatus*, однако последний скорее производное общего с *T. buschianus* предка, общего с *T. proibericus*, но его дереват (рис. 5). Этот предок, общий для *T. ibericus*, *T. buschianus* был видом аридной экологии.

Близость *T. schistosus* к европейскому степному виду *T. virgatus* и широко распространенному по горным склонам, залежам и пескам на Кавказе, Средней и Малой Азии *T. boissieranus* очевидна. По своим морфологическим признакам (форма стеблевых листьев, листочков оберточек, листочков обертки, размеры и форма бокальчика, нектарники, семена и общий габитус растения) *T. schistosus* более близок к *T. virgatus*, чем к *T. boissieranus*. Сходны также и климатические параметры ареалов распространения двух первых видов. Однако, по другим экологическим признакам петрофильный *T. schistosus* проявляет некоторую близость к растущему на горных склонах и песчаных местах *T. boissieranus*. Исходя из сказанного, следует предположить, что *T. schistosus* и *T. virgatus* имели общего предка (*T. provirgatus*, рис. 7), близкого, возможно, к *T. boissieranus*. Этот предок произрастал на каменистых склонах и известковых местах.

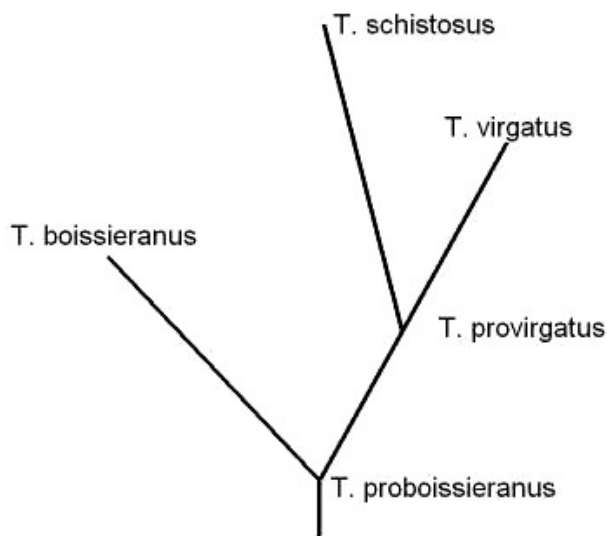


Рис. 7. Схема адаптогенеза петрофильных молочаев группы *T. virgatus*

Что касается *T. ardonensis*, то в виду его обособленности трудно проследить возможную схему адаптогенеза данного вида в связи с ныне существующими молочаями Кавказа. Возраст *T. ardonensis* не менее ранне-плиоценового. Остальные облигатные петрофиты, скорее всего, ранне-плейстоценового возраста. Самые молодые – факультативные петрофиты. Эволюция данной адаптивной группы от непетрофильных молочаев к факультативным и облигатным шла через те же этапы.

Библиографический список

1. Галушко А.И. Новые таксоны // Новости систематики высших растений. – Л., 1969. Т. 6. – С.209-222.
2. Галушко А.И. Новые и редкие растения Северного Кавказа // Новости систематики высших растений. – Л., 1973. Т. 10. – С.324-330.
3. Галушко А.И. Новый вид рода *Euphorbia* L. с Северного Кавказа // Новости систематики высших растений. – Л., 1976. Т. 13. – С.210-212.
4. Галушко А.И. Флора Северного Кавказа. Определитель. – Ростов-на-Дону, 1980. Т. 2. – 352 с.
5. Галушко А.И. Новые таксоны Северного Кавказа и новые находки // Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. – Ставрополь, 1983. – С.5-16.
6. Дубовик О.Н. О некоторых крымских и кавказских молочаях и о видовом составе рода в Украинской флоре // Новости систематики высших и низших растений. 1976. – Киев, 1977. – С.96-113.
7. Лафишев П.И. Перспективы хозяйственного использования и вопросы охраны петрофитов западной части Скалистого хребта // Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. – Ставрополь, 1983. – С.112-118.
8. Тамацян С.Г. Род молочай – *Euphorbia* L. // Гроссгейм А.А. Флора Кавказа. – Л., 1962. Т. 6. – С.74-94.
9. Тер-Хачатурова С.Я. Новый молочай с Мамиссона // Заметки по систематике и географии растений. Вып. 23. – Тбилиси, 1963. – С.92-94.