



А.Р. НИКИФОРОВ

Никитский ботанический сад — Национальный  
научный центр УААН  
г. Ялта, Крым, 98648, Украина  
*nbs1812@ukr.net*

**ОСОБЕННОСТИ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА  
И МОРФОСТРУКТУРА РАСТЕНИЙ  
РЕЛИКТОВОГО ЭНДЕМИКА ГОРНОГО  
КРЫМА *LAMIUM GLABERRIMUM*  
(К. КОСХ) ТАЛІЄВ (*LAMIACEAE*)**

*Ключевые слова:* *Lamium glaberrimum*, Горный Крым,  
реликт, эндемик, морфогенез, онтогенез

Реликтовый эндемик Горного Крыма *Lamium glaberrimum* (К. Косх) Талиев относят к облигатным гляреофитам, кальцефилам-петрофитам, гелиофитам [5], которые определяют ландшафты приайлинских осыпных склонов [4]. Местообитания вида единичны: это осыпи у подножий южных привершинных склонов Ялтинской, Никитской и Гурзуфской яйл, Чатыр-Дага и урочища Яман-Дере на северном склоне Бабуган-яйлы [5].

*Lamium glaberrimum* относят к секции *Lamium* [8]. Морфологическое своеобразие растений и отсутствие близких видов на Кавказе подтверждают плейстоценовую изоляцию *L. glaberrimum* в пределах крымского рефугиума [3]. Современная узкая экологическая локализация в границах верхнего пояса Главной гряды Горного Крыма стала основанием для гипотезы о реликтовой высокогорной природе вида [2].

Исследования генеративных структур указывают на аллогамия и энтомофилию *L. glaberrimum*. Полноценный

микроспорогенез и формирование выполненной пыльцы свидетельствуют о высоких репродуктивных возможностях растений. Слабую репродукцию растений *ex situ* поясняют отсутствием достаточного количества опылителей [11].

Особи вида — это травяные растения высотой 20—30 см с восходящими побегам, цветущие и плодоносящие с конца мая до первых морозов [5, 10]. Другие признаки растений этого вида — продолжительность жизненного цикла, тип вегетации, способ возобновления, структура и цикл развития побегов, другие ритмологические и биоморфологические особенности — до сих пор не изучались.

Цель работы: выявить морфологическую структуру и продолжительность жизненного цикла растений *L. glaberrimum*. В задачи исследования входило изучение морфологических признаков особей различных возрастных состояний, цикла и особенностей сезонного побегообразования, ритма сезонного развития и внешних факторов, влияющих на онтогенез растений.

#### **Объект и методика исследования**

Особи *L. glaberrimum* изучали в течение ряда лет от момента прорастания семян до полного окончания жизненных процессов и отмирания. Последовательно отмечали морфологические изменения растений, по которым в соответствии с общепринятой методикой [9] определяли возрастные состояния. Фиксировали время прорастания семян, характер и тип роста побегов, их зонально-функциональную структуру, время заложения и раскрытия почек возобновления, сроки формирования генеративных структур, а также фенологические особенности: сезонный ритм побегообразования и продолжительность периода цветения (биоэкологического оптимума) в развитии растений.

Условия произрастания *L. glaberrimum* изучали на примере осыпи Чатыр-Дага под вершиной Эклизи-Бурун (1527 м над у. м.). Осыпь расположена примерно на 70 м ниже вершины. Термические параметры климата района исследований (ход среднесуточной и среднедекадной температуры воздуха), соответствующие этапам сезонного развития особей вида в пределах осыпи, установить весьма затруднительно. Их определяли по данным метеостанции «Ай-Петри» (1180 м над у. м.), удаленной на юго-запад от Чатыр-Дага и расположенной ниже осыпи по абсолютной высоте.

#### **Результаты исследования и их обсуждение**

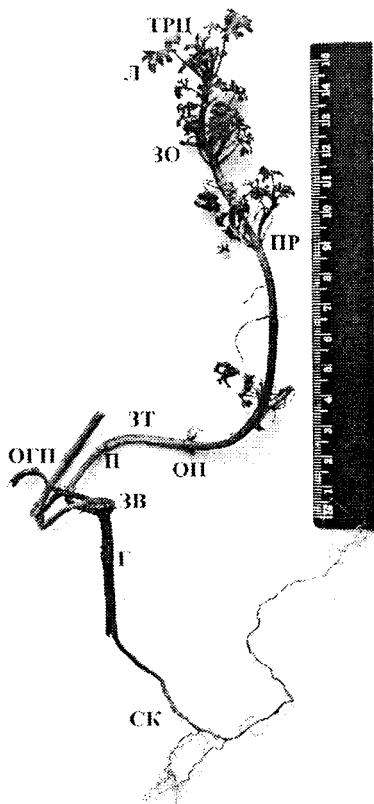
Климат южного приайлинского пояса в основном формируют высота над уровнем моря, общая экспозиция макросклона, резкий перепад высот от вершин до побережья. Морозный период длится с октября по апрель. Устойчивый переход температуры воздуха через границу 5 °С отмечается в третьей декаде апреля, 10 °С — в середине мая, 15 °С — в середине июля. Среднегодовая температура воздуха самого теплого месяца (июля) достигает 15,1 °С, а период со средней суточной температурой не менее 15 °С наблюдается с июля по август.

Исследуемый склон Чатыр-Дага имеет крутизну 30—45°, что усиливает его нагрев и увеличивает температурную амплитуду по сравнению с пологими поверхностями. В засушливый период погребенный на разной глубине глинисто-мелкозернистый субстрат увлажняется конденсируемой из воздуха влагой при суточных перепадах температуры. Круглогодичное освещение осыпи прямыми солнечными лучами и наличие почвенной влаги при отсутствии осадков в засушливый период оказывают определяющее влияние на условия произрастания растений, а экологическую дифференциацию здесь создают различная глубина и степень подвижности обломков известняка.

Растительный покров осыпи мозаичен и преимущественно представлен стержнекорневыми, луковичными, каудексовыми, короткокорневищными, клубневыми видами: *Allium erubescens* K. Koch, *Asperula taurica* Pacz., *Centaurea semijusta* Juz., *Elytrigia strigosa* (M. Bieb.) Nevski, *Galium mollugo* L., *Teucrium chamaedrys* L., *Thymus roegneri* K. Koch, *Cruciata taurica* (Pall. ex Willd.) Soó, *Delphinium pallasii* Nevski, *Heracleum ligusticifolium* M. Bieb., *Paeonia daurica* Andrews, *Rumex scutatus* L., *Pimpinella lithophila* Schischk., *Scrophularia goldeana* Juz., *Scutellaria orientalis* L., *Seseli lehmannii* Degen, *Sedum acre* L., *S. hispanicum* L., *Sobolewskia sibirica* (Willd.) P.W. Ball.

Популяцию *L. glaberrimum* формируют несколько компактных групп растений, численность которых изменчива, но не превышает 400 особей. В мае при среднесуточной температуре воздуха 10 °С и выше фиксируются всходы: гипокотиль выносит семядоли на поверхность. Ювенильные особи четко отличаются от зрелых длительно функционирующими семядолями и главным побегом с розеткой первых листьев. В середине лета популяция представлена цветуще-плодоносящими растениями.

При повышении температуры воздуха до 15 °С и выше главный побег нарастает удлиненными метамерами, в пазухах супротивных листьев закладываются почки. Нарастание главного побега завершается переходом верхушечной меристемы (терминальной почки), а также почек при листьях терминальной розетки [10] в генеративную фазу. Почки ниже терминального соцветия сразу раскрываются и дают боковые побеги, повторяющие строение верхушечного соцветия (рисунок). Позже, после окончания цветения верхушечного и парциальных соцветий, начинают раскрываться нижележащие почки, которые дают начало боковым побегам, повторяющим строение главного побега. Любые боковые побеги с парциальными соцветиями называют паракладиями [7]. У растений *L. glaberrimum* паракладии ниже терминального соцветия по своей структуре не идентичны осевым побегам, повторяющим развитие главного побега. После завершения развития всех боковых побегов главный побег отмирает до участка растения с нераскрывшимися пазушными почками выше гипокотыля (рисунок). Новый цикл побегообразования начинается с раскрытия этих почек, от которых берут начало одноосные побеги позднелетней генерации, повторяющие цикл развития главного побега (рисунок).



Морфоструктура зрелой генеративной особи *Lamium glaberrimum*: ОГП — отмерший главный побег, ОП — осевой побег, Г — гипокотиль, СК — стержнекорневая система, Л — лист, П — почка, ПР — паракладий, ТРЦ — терминальная розетка зоны соцветия, ЗО — зона обогащения, ЗТ — зона торможения, ЗВ — зона возобновления

Morphological structure of a mature generative individual of *Lamium glaberrimum*: ОГП — dead main shoot, ОП — axial shoot, Г — hypocotyl, СК — main root system, Л — leaf, П — bud, ПР — paracladium, ТРЦ — terminal rosette of inflorescence zone, ЗО — zone of enrichment, ЗТ — zone of inhibition, ЗВ — zone of regeneration

Почки раскрываются, а побеги растут до понижения среднесуточной температуры воздуха ниже 10 °С. При температуре 5 °С и ниже побегообразование полностью прекращается, заканчивается цветение [10]. В морозных условиях верхние части одноосных побегов с заложившимися соцветиями, а также листья отмирают. Растения зимуют в состоянии глубокого биологического покоя.

Таким образом, особи *L. glaberrimum* в первый год развития формируют многоосную систему [6] из главного и боковых удлин-

ненных генеративных моноциклических монокарпических закрытых побегов. Главный побег состоит (по Troll, 1957, цит. по [1]) из верхушечного фрондозного соцветия (зоны верхушечного соцветия), боковых побегов соцветия (паракладий зоны обогащения), участка побега с нераскрывшимися пазушными почками (зоны торможения или средней зоны торможения [1]). В структуре растения есть участок выше гипокотыля с запасом почек — зона возобновления. Ближайшие к верхушке паракладии повторяют строение терминального соцветия, все остальные (одноосные) — главного побега. Одноосные побеги начинаются из почек зоны торможения побега или зоны возобновления растения (рисунок). По типу вегетации *L. glaberrimum* относится к летнезеленым растениям. Перезимовавшее растение сохраняет систему главного корня, придаточные корни никогда не образуются, вегетативное размножение полностью исключено (рисунок). Размножается *L. glaberrimum* семенами, покоящимися в осенне-зимне-весенний (прохладно-морозный) период.

Весной, после перехода среднесуточной температуры воздуха границы 7 °С и выше, раскрываются перезимовавшие почки, которые дают начало одноосным побегам весенне-летней генерации (рисунок). Двулетние растения формируют максимальное число одноосных побегов, которые исчисляются десятками. Из-за растянутого на весь теплый сезон цикла и периодически

замедляющегося темпа развития растений (при понижениях среднесуточной температуры воздуха) отдельные побеги, соцветия и цветки продуцируются в течение всего периода вегетации [10]. После реализации запаса жизнеспособных аксиллярных почек жизненный цикл завершается.

Продолжают развитие только те растения, которые наиболее глубоко погружены в субстрат и сохраняют нераскрывшиеся почки многолетнего участка (в зоне возобновления) и перезимовавшей нижней части одноосных побегов (в зоне торможения). Трехлетние растения состоят, помимо корневой системы и гипокотилия, из фрагмента, который по расположению относительно поверхности и морфологической функции соответствует нижней зоне торможения с резервными почками — они либо прорастают, либо отмирают [1]. В случае их прорастания, цветки одноосных побегов трехлетних растений недоразвиты или бесплодны. Растения большего возраста никогда не наблюдались.

## Выводы

Продолжительность жизненного цикла *L. glaberrimum* не превышает трех лет и зависит от ритма раскрывания почек в зонах возобновления и торможения у одно-двухлетних и в нижней зоне торможения — у трехлетних растений.

Растения вегетативно неподвижны и размножаются семенами. Все почки закладываются в первый сезон вегетации растения; генеративные органы формируются только в теплый период.

Ювенильную особь *L. glaberrimum* отличает розетка листьев выше семядольного узла, имматурную — ортотропное нарастание главного побега, виргинильную — максимальное удлинение оси главного побега. Особь в раннем генеративном возрастном состоянии формирует одноосную структуру главного побега растения. Зрелые генеративные растения выделяются по максимальному числу одноосных побегов, старческие — по их минимизации количества.

Морфоструктура зрелого растения *L. glaberrimum* представляет собой многоосную систему из главного и боковых удлиненных генеративных моноциклических монокарпических закрытых побегов. В их функционально-зональной структуре выделяются зоны возобновления, торможения, обогащения, верхушечного соцветия.

1. Борисова И.В., Попова Т.А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Ботан. журн. — 1990. — 75, № 10. — С. 1420—1426.
2. Гроссет Г.Э. О происхождении флоры Крыма. Сообщение 2 // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1979. — 84, № 2. — С. 35—55.
3. Дидух Я.П. Растительный покров Горного Крыма (структура, динамика, эволюция и охрана). — Киев: Наук. думка, 1992. — 256 с.
4. Ена Ан.В., Ена Ал.В. Генезис и динамика метапопуляции *Silene jailensis* N.I. Rubtsov (*Caryophyllaceae*) — реликтового эндемика флоры Крыма // Укр. ботан. журн. — 2001. — 58, № 1. — С. 27—34.
5. Рыфф Л.Э. Редкие растения осыпей Крыма // Тр. Никит. ботан. сада. — Ялта, 2001. — 120. — С. 58—63.

6. Серебрякова Т.И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модулах их преобразования // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1977. — 82, № 2. — С. 35—55.
7. Федоров Ал.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. — Л.: Наука, 1979. — 296 с.
8. Флора Европейской части СССР, Т. 3 / Отв. ред. Ан.А. Федоров. — Л.: Наука, 1978. — 259 с.
9. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Под ред. А.А. Уранова и Т.И. Серебряковой. — М.: Наука, 1976. — 216 с.
10. Ярославцева А.Д. Репродуктивная биология *Lamium glaberrimum* (С. Koch) Taliev (*Lamiaceae*) // Вісн. Київ. нац. ун-ту ім. Т. Шевченка: Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. — 2007. — № 12. — С. 100—107.
11. Ярославцева А.Д., Шевченко С.В. Развитие мужских генеративных структур *Lamium glaberrimum* (С. Koch) Taliev (*Lamiaceae*) // Чорноморський ботан. журн. — 2007. — 3, № 2. — С. 51—59.

Рекомендует в печать  
Я.П. Дидух

Поступила 02.03.2009

О.Р. Нікіфоров

Нікітський ботанічний сад — Національний науковий центр УААН  
(НБС—ННЦ), м. Ялта

ОСОБЛИВОСТІ ЖИТТЄВОГО ЦИКЛУ ТА МОРФОСТРУКТУРА РОСЛИН  
РЕЛІКТОВОГО ЕНДЕМІКА ГІРСЬКОГО КРИМУ *LAMIUM GLABERRIMUM*  
(К. КОХ) ТАЛІЄВ (*LAMIACEAE*)

Популяції реліктового ендеміка кримської флори *L. glaberrimum* (*Lamiaceae*) локалізовані на осипних схилах верхнього поясу Головного пасма Кримських гір. Вивчали життєвий цикл та ритм розвитку рослин. Життєвий цикл залежить від ритму розкривання бруньок у нижній частині рослини і триває максимум 3 роки. Рослини *L. glaberrimum* формують систему з генеративних моноциклічних монокарпічних закритих пагонів. Їх функціонально-зональна структура складається із зон відновлення, гальмування, збагачення та верхівкового суцвіття. Рослини вегетативно не розмножуються.

*Ключові слова:* *Lamium glaberrimum*, Гірський Крим, релікт, ендемік, морфогенез, онтогенез.

A.R. Nikiforov

Nikita Botanical Garden — National Scientific Center UAAS (NBG—NSC), Yalta

PECULIARITIES OF THE LIFE CYCLE AND MORPHOLOGICAL STRUCTURE  
OF PLANTS OF *LAMIUM GLABERRIMUM* (K. KOCH) TALIEV (*LAMIACEAE*),  
A RELICT ENDEMIC SPECIES OF THE CRIMEAN MOUNTAINS

Populations of the Crimean relict endemic species *L. glaberrimum* (K. Koch) Taliev (*Lamiaceae*) are located on slope debris in the upper belt of the Main Range of the Crimean Mountains. The life cycle and rhythm of plant development were studied. The life cycle depends of the rhythm of buds opening on the lower part of the plant and lasts three years maximum. Plants of *L. glaberrimum* form a system of generative monocyclic monocarpic closed shoots. Their functional structure consists of zones of regeneration, inhibition, enrichment, and the terminal inflorescence. No vegetative propagation was observed in this species.

*Key words:* *Lamium glaberrimum*, Crimean Mountains, relict, endemic, ontogenesis, morphogenesis.