

А.Р. НИКИФОРОВ

Никитский ботанический сад — Национальный научный центр УААН  
г. Ялта, Крым, 98648, Украина

nbs1812@ukr.net

**ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ  
И МОРФОСТРУКТУРА РАСТЕНИЙ  
РЕЛИКТОВОГО ЭНДЕМИКА  
ГОРНОГО КРЫМА *SOBOLEWSKIA SIBIRICA*  
(WILLD.) P.W. BALL (*BRASSICACEAE*)**

*Ключевые слова:* *Sobolewskia sibirica*, Горный Крым, онтогенез, морфоструктура

*Sobolewskia sibirica* (Willd.) P.W. Ball — реликтовый эндемик флоры Горного Крыма, травянистый петрофит и облигатный гляреофит. Его популяции локализованы на крутосклонных известняковых осыпях южных экспозиций верхнего и среднего поясов южного макросклона Главной гряды Крымских гор и изолированы друг от друга. Известны местообитания вида у перевала Шайтан-Мердвень (700—1000 м над у. м.), на склонах Чатыр-Дага (1000—1450 м над у. м.) [6], у подножья массива Караби-яйла на высоте 760 м над у. м. [3]. Самая большая популяция выявлена на осыпи Чатыр-Дага под вершиной Эклизи-Бурун (1450 м над у. м.) [10].

Данные о продолжительности жизненного цикла, способах возобновления, фенологии и других особенностях *S. sibirica* весьма противоречивы [4, 10]. Некоторые исследователи допускали вероятность цветения в первый год жизненного цикла растений и отождествляли стержнекорневую их систему с корневищем: «Schulz усіх представників роду *Sobolewskia* M. Vieb. характеризує як перенуючі трави, що вже в перший рік квітуть. Стосовно *S. sibirica* він пише, що старі рослини мають спрямоване донизу, дуже здерев'яніле і багатоголове корневище» (О.Е. Schulz, 1924, цитується по [4]).

Мы выяснили, что по продолжительности жизненного цикла этот вид является облигатным двухлетним монокарпиком. В любых условиях произрастания растения, не имеющие специализированных органов вегетативного размножения, цветут на втором году жизненного цикла [7].

Цель работы: выявить функционально-зональную структуру растений *S. sibirica*. Задачи исследования: дополнить данные о сезонном развитии, побегообразовании и способе возобновления *S. sibirica*.

**Методика исследования**

Жизненный цикл наблюдали *ex situ* и *in situ* от момента прорастания семян и до отмирания растений. Особи выращивали *ex situ* на высоте 300 м над у. м. в приморском поясе Южного Крыма. Развитие растений *in situ* изучали на осыпи

ниже вершины Эклизи-Бурун (1450 м над у. м.). Ход декадной температуры воздуха, сопутствующей этапам сезонного развития растений вида в пределах осыпи, определяли по данным метеостанции «Ай-Петри» (1180 м над у. м.), гидротермические погодные параметры *ex situ* — по материалам метеостанции «Никитский сад» (208 м над у. м.).

С 2003 г. ежегодно наблюдали сезонные изменения нескольких десятков особей *ex situ* и *in situ*. Возрастные состояния в ходе их сезонного развития определяли в соответствии с общепринятой методикой [12]. Анализ системы цветоносных осей и выделение функциональных зон проводили по методикам, описанным И.В. Борисовой и Т.А. Поповой; Ал.А. Федоровым и З.Т. Артюшенко [1, 11].

### Результаты исследования и их обсуждение

Всходы *S. sibirica* фиксировали при среднесуточной температуре воздуха от +5 до +10 °С (март в условиях *ex situ* и апрель — май — *in situ*). Ювенильные растения однопочковые, длительно (до двух месяцев) сохраняют семядоли. Имматурное возрастное состояние определяли по формированию конодия [8] и развитию боковых побегов из аксиллярных почек. При среднесуточной температуре воздуха +20 °С и выше и стабильном увлажнении закладываются и раскрываются почки гипокотыля и корня (рис. 1). Известно, что гипокотильные и корневые почки относятся к придаточным (адвентивным, подсемядольным), характерным для взрослых дифференцированных органов и имеющим эндогенное происхождение. У растений *S. sibirica*, произрастающих в таких гидротермических условиях, придаточные почки закладываются и распускаются в имматурном возрастном состоянии. Все образовавшиеся в первый год жизни растения побеги развиваются как укороченные (розеточные) вегетативные (рис. 1).

При среднесуточной температуре воздуха +10 °С и ниже рост побегов прекращается, начинают отмирать листья, а в верхушечной почке главного и боковых побегов, в формирующихся почках возобновления (аксиллярных и придаточных) закладываются генеративные зачатки — зачаточное верхушечное соцветие. При среднесуточной температуре воздуха +7 °С и ниже рост побегов и раскрытие почек прекращаются. Возобновляются эти процессы при стабильной среднесуточной температуре воздуха +7 °С и выше. Период от начала созревания генеративных зачатков в почках до начала цветения продолжается с ноября по апрель следующего года. По мере увеличения размеров и удлинения генеративных побегов формируется характерная для вида форма — рыхлый куст, который является морфологическим признаком виргинильных растений [12].

Наиболее мощные генеративные побеги (рис. 2, А) проходят такие фазы морфогенеза: почка, укороченный вегетативный побег (без генеративных зачатков), укороченный вегетативно-генеративный (с зачатками генеративных органов) и генеративный побег. Остальные генеративные побеги мельче и имеют сокращенный цикл развития. Если начальный этап их роста приурочен к прохладному периоду со среднесуточной температурой воздуха +7 °С и ниже,



Рис. 1. Растение *Sobolewskia sibirica* в первый год жизненного цикла. *A* — общий вид; *B* — hypocotyl и корневая система: РП1 — розеточный побег конодия, РП2 — розеточный побег hypocotyla, РПК — розеточный побег корня, ПГ — hypocotylная почка, ПК — корневая почка. Здесь и на рис. 2: 1 — генеративный побег, 2 — конодий, фрагмент конодия, 3 — корневая система, 4 — лист, 5 — аксиллярная почка, 6 — паракладий, 7 — крошечный лист, брактя, 8 — частичное соцветие, 9 — hypocotyl, 10 — адвентивная почка

Fig. 1. Plant of *Sobolewskia sibirica* in the first year of its life cycle. *A* — general view; *B* — hypocotyle and root system: РП1 — rosette conodium shoot, РП2 — rosette hypocotyl shoot, РПК — rosette root shoot, ПГ — hypocotyl bud, ПК — rood bud. Here and on Fig. 2: 1 — axis, generative shoot, 2 — conodium, conodium segment, 3 — root system, 4 — leaf, 5 — axillary bud, 6 — paracladium, 7 — leaf, bractea, 8 — partial inflorescence, 9 — hypocotyl, 10 — adventive bud

то они проходят следующие фазы развития почки, удлиненный или укороченный вегетативно-генеративный и генеративный побег, если же развитие начинается при среднесуточной температуре воздуха  $+7^{\circ}\text{C}$  и выше, то почки дают начало только удлиненным генеративным побегам (рис. 2, *B*).

Начало цветения сопряжено со среднесуточной температурой воздуха  $+14^{\circ}\text{C}$  и выше. Формирование щитковидной верхушечной кисти и ее цветение начинается от основания к верхушке (акропетально) (рис. 1, *A*). Порядок развития боковых побегов в системе разветвленного моноподиального побега [2] с частными соцветиями имеет базипетальную направленность. Структура, включающая соцветие главной оси и систему боковых цветonoсных осей, образует синфлоресценцию [5, 11] (рис. 1, *A*).

Аксиллярные почки в нижней части побегов, как правило, не раскрываются. Обычно не раскрывается и большая часть почек подсемядольной зоны растения. Мы предполагаем, что в первый год жизненного цикла этому препятствуют прохладные или засушливые погодные условия, а во второй — при среднесуточной температуре  $+20^{\circ}\text{C}$  и выше большинство двухлетних особей

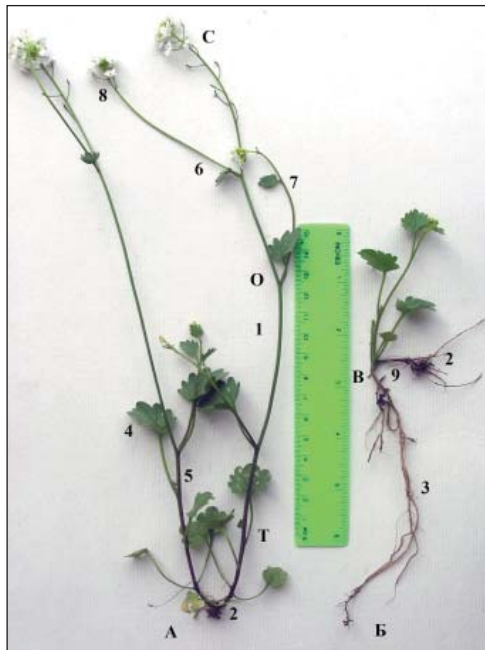


Рис. 2. Морфоструктура генеративной особи *S. sibirica*. *A* — генеративный побег надземной части, *B* — генеративный побег с поврежденной надземной частью из корневой почки, *C* — зона верхушечного соцветия, *O* — зона обогащения, *T* — «зона торможения», *B* — зона возобновления

Fig. 2. Morphological structure of a generative plant of *S. sibirica*. *A* — generative shoot of the aboveground part; *B* — generative shoot of a plant root bud with the damaged aboveground part, *C* — zone of apical inflorescence, *O* — zone of enrichment, *T* — «zone of inhibition», *B* — zone of regeneration

массово отмирает. Тем не менее, из части придаточных почек всегда формируются единичные генеративные побеги, особенно часто — при повреждении главного и боковых побегов (рис. 1, *B*). Очевидно, что побеги возобновления, сформированные придаточными почками, относятся к факультативным гипокотильным или корневым побегам, которые характерны для растений *S. sibirica*, произрастающих в более или менее благоприятных условиях, или же для растений с поврежденными надземными органами [9].

Структуру каждого монокарпического моноподиального побега [2] *S. sibirica* формируют (согласно Troll, 1964; цитируется по [1]) верхушечное соцветие (зона верхушечного соцветия), боковые цветоносы (зона обогащения), а также зона с обычно покоящимися пазушными почками в нижней части побега (рис. 2, *A*). Участок ниже зоны обогащения с нераскрывающимися спящими или отмирающими почками определяют как «нижнюю зону торможения» [1]. У растений *S. sibirica* аксиллярные почки в нижней части побега раскрываются лишь при улучшении условий произрастания и увеличении продолжительности жизненного цикла особей. Появление или отсутствие «нижней зоны торможения» в структуре особи *S. sibirica* зависит от условий окружающей среды, в частности, от благоприятных гидротермических показателей: относительно высокой среднесуточной температуры воздуха и стабильной влажности летом. Эти экологические условия изменчивы, поэтому не затрагивают сущность зонально-функциональной структуры *S. sibirica*, в которой «зона торможения», по сути, является частью зоны обогащения (в базальной части побега) и зоны возобновления, если побеги возобновления из адвентивных почек не формируются. Зона возобновления у *S. sibirica* может быть выделена только при ана-

лизе структуры особи в целом. Почки возобновления закладываются по всему растению, однако в системе монокарпического побега зона возобновления отсутствует.

Таким образом, функционально-зональную структуру моноподиального побега *S. sibirica* составляют две зоны: обогащения и участок верхушечного соцветия. Функциональный анализ морфологической структуры растения в целом допускается для монокарпических растений [1] и выявляет зону возобновления за пределами моноподиального побега. В неблагоприятных условиях произрастания нижнюю часть зоны обогащения в системе моноподиального побега замещает нижняя зона торможения, которая иногда распространяется на гипокотиль и корень.

### Выводы

Функционально-зональную структуру моноподиального монокарпического побега *S. sibirica* образуют зоны обогащения и верхушечного соцветия.

В функциональной структуре монокарпического растения *S. sibirica* также выделяются зона возобновления и нижняя зона торможения.

Зона возобновления включает укороченные побеги, конодий, гипокотиль и корень.

Зона торможения характерна для растений в неблагоприятных условиях. Она обычно включает нижнюю часть зоны обогащения монокарпического побега, реже — гипокотиль и корень. В благоприятных условиях эта зона отсутствует.

Вегетативное размножение двухлетних монокарпических растений *S. sibirica* маловероятно.

1. Борисова И.В., Попова Т.А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Ботан. журн. — 1990. — 75, № 10. — С. 1420—1426.
2. Гатцук Л.Е. Геммаксилярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. — 1974. — 79, № 1. — С. 100—113.
3. Ена Ан.В., Корженевский В.В., Рыфф Л.Э. *Bifora testiculata* (L.) Spreng. (*Apiaceae*) — новый вид флоры Восточной Европы и другие флористические находки в Крыму // Бюл. Гл. ботан. сада. — 2006. — Вып. 190. — С. 102—108.
4. Лыньська А.П. Нові дані про поширення та систематику деяких хрестоцвітих (*Brassicaceae*) флори України // Укр. ботан. журн. — 2005. — 62, № 3. — С. 375—382.
5. Кузнецова Т.В. Методы исследования соцветий. 1. Метод и концепция синфлоресценции Вильгельма Тролля // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. — 1985. — 90, № 3. — С. 67—89.
6. Лукина Е.В. Реликтовые эндемики флоры Крыма // Тр. Никит. ботан. сада. — 1948. — 25. Вып. 1—2. — С. 161—177.
7. Никифоров А.П. Большой жизненный цикл *Sobolewskia sibirica* (Willd.) P.W. Ball (*Brassicaceae*) и его особенности в культуре *ex situ* в Южном Крыму // Черноморск. ботан. журн. — 2006. — 2, № 2. — С. 77—87.
8. Нухимовский Е.Л. О термине и понятии «каудекс». Сообщение 3. Многообразие каудексов и отличие их от других структурных образований // Вест. МГУ. — 1969. — № 2. — С. 71—78.
9. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. — М.: Сов. наука, 1952. — С. 123—124.



10. Рыфф Л.Э. Редкие растения осыпей Крыма // Тр. Никит. ботан. сада. — Ялта, 2001. — 120. — С. 58—63.
11. Федоров Ал.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. — Л.: Наука, 1979. — 296 с.
12. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Под ред. А.А. Уранова и Т.И. Серебряковой. — М.: Наука, 1976. — 216 с.

Рекомендует в печать  
С.Л. Мосякин

Получена 02.06.2009

*О.Р. Нікіфоров*

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

ОСОБЛИВОСТІ РОЗВИТКУ ТА МОРФОСТРУКТУРА РОСЛИН  
РЕЛІКТОВОГО ЕНДЕМІКА ГІРСЬКОГО КРИМУ  
*SOBOLEWSKIA SIBIRICA* (WILLD.) P.W. BALL (*BRASSICACEAE*)

Популяції реліктового ендеміка кримської флори *Sobolewskia sibirica* (Willd.) P.W. Ball локалізовані на осипних схилах верхнього поясу Головного пасма Кримських гір. В умовах *in situ* та *ex situ* вивчали життєвий цикл і функціонально-зональну структуру рослин. *S. sibirica* — представник типу дворічних монокарпиків, які починають квітнути на другому році життя. Дорослі генеративні рослини *S. sibirica* є системою генеративних монокарпічних пагонів, функціонально-зональна структура яких складається із зон збагачення та верхівкового суцвіття. Гіпокотиль і корінь, що мають життєздатні гіпокотильні та кореневі бруньки, включаються до зони відновлення. Наявність чи відсутність у рослин зони гальмування залежить від умов екотопу: її формування пов'язане з особливостями розвитку рослини протягом скороченого та посушливого вегетаційного періоду, коли бруньки у нижніх частинах рослини зберігають спокій упродовж усього онтогенезу. Вегетативне розмноження дворічних монокарпічних *S. sibirica* малоімовірне.

*Ключові слова:* *Sobolewskia sibirica*, Гірський Крим, онтогенез, морфоструктура.

*A.R. Nikiforov*

Nikitsky Botanical Gardens — National Scientific Center UAAS (NBG — NSC), Yalta

PECULIARITIES OF DEVELOPMENT AND MORPHOSTRUCTURE  
OF A RELICT ENDEMIC PLANT OF THE MOUNTAIN CRIMEA,  
*SOBOLEWSKIA SIBIRICA* (WILLD.) P.W. BALL (*BRASSICACEAE*)

Populations of a relict endemic plant of the Crimean flora, *Sobolewskia sibirica* (Willd.) P.W. Ball, are localized on debris slopes of the upper belt of the Main Range of the Crimean Mountains. The life cycle and functional zonal structure of plants were studied *in situ* and *ex situ*. It is determined that *S. sibirica* belongs to the biennial monocarpic type and it starts to blossom on the second year. The generative plants of *S. sibirica* comprise the system of generative monocarpic shoots. Functional and zonal structure of monocarpic shoots consists of the enrichment zone and zone of top raceme. Hypocotyl and root, which have the store of gypocotylyc and roots buds, belongs to the regeneration zone. Presence or absence of the inhibition zone is connected with peculiarities of plant development in conditions of a short and droughty vegetational period, when the buds in the lower plant part sleep during whole ontogenesis. The plant is not propagated vegetatively.

*Key words:* *Sobolewskia sibirica*, Crimean Mountains, ontogenesis, morphostructure.