

А.Р. НИКИФОРОВ

Никитский ботанический сад — Национальный научный центр  
УААН

АР Крым, г. Ялта, 98648, Украина

nbs1812@ukr.net

СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ И СТРУКТУРА  
ПОБЕГОВ *SILENE JAILENSIS* N.I. RUBTZOV  
(CARYOPHYLLACEAE) — РЕЛИКТОВОГО  
ЭНДЕМИКА ГОРНОГО КРЫМА

---

К л ю ч е в ы е с л о в а : *Silene jailensis*, Горный Крым,  
реликт, система побегов

### Вступление

Общая численность растений в составе четырех популяций реликтового эндемика флоры Горного Крыма полукустарничка *Silene jailensis* N.I. Rubtzov в верховьях р. Авунда (1350—1430 м над у. м.) и на вершине останца Парагильмен (800—835 м над у. м.) южного макросклона Главной гряды Крымских гор не превышает 500 особей [5, 8]. Предполагают, что причиной малочисленности изолированных популяций является микротермная природа реликта, ограничившая адаптационные возможности *S. jailensis* в современных экологических условиях [4, 5]. Однако цветение и плодоношение растений при среднесуточной температуре воздуха не ниже +15° С — термического максимума температуры воздуха яйлы — отличают этот вид от типичных микротермов [9]. На поверхности яйлы (вне гидротермического режима южных скальных бровок) условия для реализации генеративных фаз *S. jailensis*, видимо, отсутствуют.

Вид изучен весьма слабо. В частности, проведенный ранее подсчет числа побегов и их измерение не позволяют четко идентифицировать растения по возрастным состояниям [5]. Соцветие *S. jailensis* описывается как малоцветковое [5, 16]. Малоцветковые соцветия (до трех цветков) характерны для арктоальпийских видов *Silenoidea* [7]. Вместе с тем, по нашим наблюдениям, соцветие *S. jailensis* состоит из большего числа цветков [8].

### Объект и методика исследования

Растения *S. jailensis* изучали в составе популяции на южной бровке Никитской яйлы (1400 м над у. м.) [8]: их сезонное развитие и малый цикл скелетного побега от начала роста до отмирания верхушечной почки главного побега. Возрастные состояния особей определяли в соответствии с общепринятой методикой [18]. Целью нашей работы было выявление особенностей структуры побегов и «архитектурной модели» *S. jailensis*, повторяющейся в цикле

развития скелетных побегов. Признаки «архитектурной модели», в отличие от морфологических признаков жизненной формы, закреплены наследственно и не зависят от условий произрастания [12, 14]. Структурной единицей системы побегов *S. jailensis*, по нашему мнению, является моноподиальный одноосный скелетный побег [1, 2, 10, 12—14]. Функциональный анализ структуры скелетного побега проводили по методике, изложенной в работах И.В. Борисовой и Т.А. Поповой [1]; Т.И. Серебряковой [12]; Т.И. Серебряковой и Н.Р. Павловой [13]; Т.И. Серебряковой и Л.В. Петуховой [14]; Н.П. Савиных [10]; Ал.А. Федорова и З.Т. Артюшенко [15]; тип соцветия — по В.Р. Кондорской [6, 7]; Ал.А. Федорову и З.Т. Артюшенко [15].

### Результаты исследований и их обсуждение

Активный рост побегов *S. jailensis* сопряжен (как и фаза цветения особей) с термическим оптимумом яйлы (июль и август). В другие периоды вегетации (с апреля по июнь и с сентября по ноябрь) ростовые процессы замедляются. В результате в конце вегетации главный побег и все боковые скелетные состоят из двух частей: удлиненного летнего прироста и терминальной розетки листьев. К осени сезонный прирост побега с отмершими летом листьями и нераскрывшимися почками одревесневает. В морозных условиях отмирают листья на верхушке прироста. Растения развиваются полетнезеленому ритму с периодом биологического покоя в ноябре — апреле. Каждый новый сезон начинается с раскрытия перезимовавших почек: верхушечной, почек в терминальной части побега и в нижней части растения (рис. 1). При повышении среднесуточной температуры до +9°C и выше раскрываются пазушные почки при зеленых листьях [9].

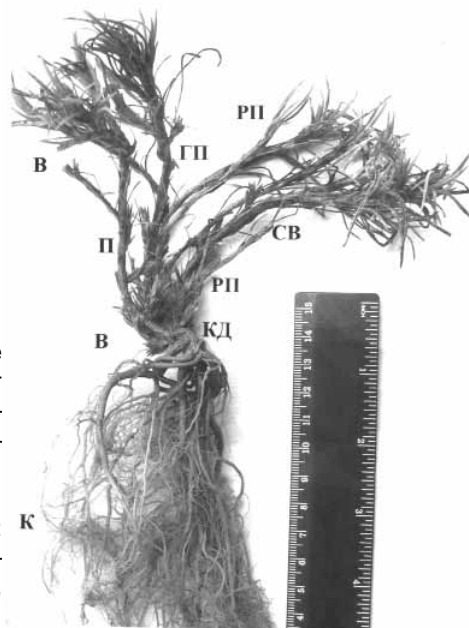


Рис. 1. Система главного побега особи *Silene jailensis*: ГП — главный побег, В — побег возобновления, СВ — скелетная ветвь, РП — розеточная часть побега, КД — каудекс, К — корневая система, П — почка

Fig. 1. Main shoot system of *Silene jailensis* plant: ГП — main shoot, В — shoot of renewal, СВ — perennial branch, РП — rosette part of a shoot, КД — caudex, К — root system, П — bud

По признаку генезиса генеративного побега в почке возобновления *S. jailensis* относится к группе видов, у которых зачатки соцветия закладываются уже после развертывания вегетативных органов [11]. Зачатки формируются на апикальном конусе пазушных побегов при зеленых листьях верхушки скелетного побега. Зачаточное соцветие состоит из трех бутонов: на центральной и двух боковых осях. В природных условиях боковые оси часто остаются недоразвитыми, поэтому большая часть соцветий состоит из терминального цветка, иногда дополненного боковым цветком на одной из боковых осей (рис. 2). Трехцветковые соцветия, как и цветки на производных боковых осях следующего порядка ветвления, встречаются гораздо реже. Соцветия с осями третьего порядка ветвления служат формой дихазия, который максимально состоит из семи цветков: терминального на главной и на боковых осях в составе двух парциальных цимозных соцветий [6, 7, 15]. Таким образом, соцветие *S. jailensis* определяется как дихазий — фрондофрондулозно-брактеозный закрытый цимоид (монотирс) (рис. 2).

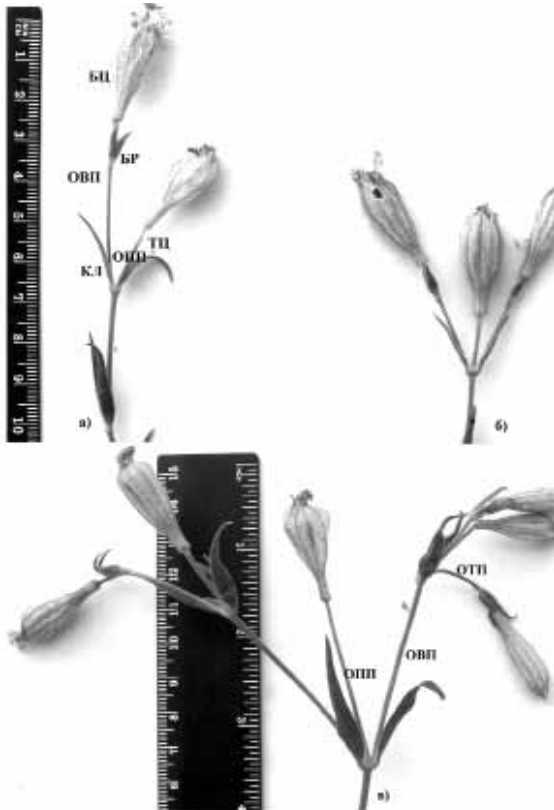


Рис. 2. Соцветия *Silene jailensis*: а) двухцветковое; б) трехцветковое, в) шестичетковое (ТЦ — терминальный цветок, БЦ — цветок боковой оси, ОПП — ось первого порядка, ОВП — ось второго порядка, ОТП — ось третьего порядка, КЛ — кроющий лист, БР — прицветник)

Fig.2. Inflorescence of *Silene jailensis* plant: а) having one flower; б) having three flowers; в) having six flower (ТЦ — terminal flower, БЦ — lateral flower, ОПП — axis of the first order, ОВП — axis of the second order, ОТП — axis of the third order, КЛ — covering leaf, БР — bract)

Побег нарастает верхушкой весь период вегетации, когда выше зоны образования боковых цветоносов на вегетативном конусе нарастания скелетного побега отчленяются все новые метамеры. Рост возобновляется после зимнего перерыва. При устойчивом повышении среднесуточной

температуры воздуха в конце мая и начале июня раскрываются почки в пазухах зеленых листьев терминальной розетки. Формируются розеточные пазушные побеги. В генеративную фазу развития (после образования генеративных зачатков) побеги переходят в середине июня.

Поскольку почки, которые дают начало генеративным побегам, закладываются только в пазухах зеленых листьев терминальной розетки, то весь предыдущий прирост главного побега является зоной заложения специализированных вегетативных почек, из которых развиваются моноподиально нарастающие многолетние побеги (рис. 1). Эта зона, функционально соответствующая зоне возобновления, включает многолетнюю (одревесневшую) часть растения и текущий прирост (вегетативную часть элементарного побега) [1, 10, 12—14]. Зона же, в пределах которой закладываются вегетативно-генеративные почки, по функции аналогична зоне обогащения монокарпического побега [1, 12—14]. Нарастание главного побега верхушкой и цветение посредством боковых цветоносов продолжается несколько лет, после чего верхушечная почка скелетного побега отмирает. Рост продолжают боковые скелетные побеги второго и последующих порядков ветвления. Формируется симподиальная система из моноподиально нарастающих скелетных побегов.

Структурный тип моноподиально нарастающего скелетного побега, циклический прирост которого (элементарный побег) дифференцирован на зоны возобновления, обогащения и верхушечной почки, близок по своей «архитектуре» к «моноподиально-розеточной модели» или же сходной с ней «длиннопобеговой моноподиальной» модели [12, 13]. Указанные модельные типы характеризуют побеги с открытой вегетативной верхушечной почкой, которая не переходит в генеративную фазу: многолетний побег нарастает верхушкой, ежегодно образуя специализированные пазушные генеративные побеги в зоне обогащения [1, 2, 12, 13].

Зона обогащения скелетного побега *S. jailensis* имеет функциональные особенности, которые обусловлены различиями в специализации формирующихся здесь побегов. Генеративный побег *S. jailensis* проходит следующие этапы развития: пазушная почка, вегетативный розеточный побег (без генеративных зачатков), вегетативно-генеративный розеточный побег (с генеративными зачатками), генеративный полурозеточный побег. Развертывание вегетативной сферы побега в зоне обогащения детерминировано среднесуточной температурой воздуха + 9 ° и выше, а заложение зачатков генеративных органов — более высокой среднесуточной температурой — от +10 ° и выше [9]. Это означает, что вегетативная фаза будущего генеративного побега отделена по условиям формирования и по времени от его генеративной фазы [9]. Для вступления в генеративное состояние уже сформировавшегося вегетативного побега среднесуточная температура должна устойчиво

повышаться. Реальные же погодные условия на яйле в мае — июне весьма нестабильны, вполне обычны резкие и продолжительные похолодания, заморозки [3]. Под влиянием погодных или же иных внешних факторов генеративные зачатки участи побегов могут не образоваться. В таких случаях боковые побеги в зоне обогащения продолжают развитие как многолетние вегетативные. Выявление фаз в малом цикле главного побега и типа структуры скелетного побега и позволяет определять признаки возрастных состояний особей. Первичная система побегов формируется на основе бокового ветвления, в том числе и образования генеративных побегов, вдоль оси главного побега, и продолжается до завершения функционирования его конуса нарастания. Для цветущих растений развитие нарастающего верхушкой главного побега является признаком раннего генеративного возраста. После отмирания верхушки главного побега особь представляет собой симподиальную систему из множества моноподиально нарастающих скелетных осей. Эта фаза морфогенеза характеризует генеративные растения среднего возраста. Число побегов возобновления уменьшается по мере старения особи. Фаза единичных скелетных побегов высоких порядков соответствует старческому генеративному возрастному состоянию растений.

## Выводы

Полукустарничек *S. jailensis* представляет собой симподиальную систему моноподиально нарастающих скелетных осей.

Структурной единицей системы побегов растений *S. jailensis* является моноподиальный скелетный побег, состоящий из последовательных приростов — элементарных побегов.

Элементарный побег дифференцирован на зоны возобновления, обогащения и верхушечной почки.

Ранний генеративный возраст определяется по функционированию в системе побегов моноподиальной одноосной структуры главного побега; зрелый генеративный — по максимальному количеству моноподиальных осей в симподиальной системе побегов. Старческие генеративные растения определяются по минимальному числу побегов возобновления.

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 побегового тела // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. — 1974. — 79, № 1. — С. 100—113.

3. Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности растений и растительных сообществ Крымской яйлы // Труды Гос. Никит. ботан. сада. — 1978. — 74. — С. 5—70.

4. Гроссет Г.Э. О происхождении флоры Крыма. Сообщение 2 // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. — 1979. — 84, № 2. — С. 35—55.

5. 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.

6. Кондорская В.Р. О применении термина «дихазий» // Биол. науки. — 1989. — № 2. — С. 66—71.
7. Кондорская В.Р. О соцветиях *Silenoidae* // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. — 1979. — 84, № 5. — С. 78—92.
8. Никифоров А.Р. Количественные параметры цветения *Silene jailensis* N.I. Rubtzov (*Caryophyllaceae*) в различных условиях // Бюл. Никит. ботан. сада. — 2007. — Вып. 95. — С. 5—8.
9. Никифоров А.Р. Вторичное цветение растений реликтового эндемика Горного Крыма *Silene jailensis* N.I. Rubtzov (*Caryophyllaceae*) // Укр. ботан. журн. — 2009. — 66, № 6. — С. 815—820.
10. Савиных Н.П. Побегообразование и взаимоотношения жизненных форм в секции *Veronica* рода *Veronica* L. // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. — 1979. — 84, № 3. — С. 92—105.
11. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. — М.: Сов. наука, 1952. — 391 с.
12. Серебрякова Т.И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. — 1977. — 82, № 5. — С. 112—128.
13. Серебрякова Т.И., Павлова Н.Р. Побегообразование, ритм развития и вегетативное размножение в секции *Potentilla* рода *Potentilla* (*Rosaceae*) // Ботан. журн. — 1986. — 71, № 2. — С. 154—167.
14. Серебрякова Т.И., Петухова Л.В. «Архитектурная модель» и жизненные формы некоторых травянистых розоцветных // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. — 1978. — 83, № 6. — С. 112—128.
15. Федоров Ал.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений — Л.: Наука, 1979. — 296 с.
16. Федорончук М.М. *Silene* L. sensu lato в Україні: огляд роду *Silene* sensu stricto (*Caryophyllaceae*) // Укр. ботан. журн. — 54, № 6. — 1997. — С. 557—564.
17. Федорончук М.М. Родина *Caryophyllaceae* Juss. у флорі України: систематика, географія, історія розвитку: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. — К., 2006. — 40 с.
18. Ценопопуляції рослин (основні поняття і структура) / Под ред. А.А. Уранова і Т.И. Серебрякової. — М.: Наука, 1976. — 216 с.

Рекомендує в печать  
С.Л. Мосякин

Поступила 13. 12. 2010 г.

О.Р. Нікіфоров  
Нікітський ботанічний сад — Національний науковий центр УААН України, м. Ялта, Україна

СЕЗОННИЙ РОЗВИТОК І СТРУКТУРА ПАГОНІВ *SILENE JAILENSIS* N.I. RUBTZOV  
(*CARYOPHYLLACEAE*) — РЕЛІКТОВОГО ЕНДЕМІКА ГІРСЬКОГО КРИМУ

Досліджено сезонний цикл розвитку та структурні особливості рослин *Silene jailensis* N.I. Rubtzov. Особину виду формують моноподіально наростаючі скелетні пагони, складовими яких є елементарні пагони. Вегетативна частина елементарного пагона наростає в літньо-осінній період попереднього року, а вегетативно-генеративна — на початку літа наступного року. Елементарний пагін включає зони відновлення, збагачення та верхівкової бруньки. Під впливом зовнішніх чинників із бруньок зони збагачення виникають вегетативно-генеративні чи вегетативні пагони. Віковий стан генеративних рослин визначається за переходом із моноподіальної системи галузнення головного пагона до симподіальної системи відгалуження багатьох скелетних пагонів.

К л ю ч о в і с л о в а: *Silene jailensis*, Гірський Крим, релікт, система пагонів.

THE SEASONAL DEVELOPMENT AND SHOOT SYSTEM OF *SILENE JAIENSIS* N.I. RUBTZOVA (CARYOPHYLLACEAE), A RELICT ENDEMIC PLANT OF MOUNTAIN CRIMEA

The seasonal cycle of development and structural peculiarities of *Silene jailensis* plants have been studied. The plant of *S. jailensis* consists of monopodially growing skeleton shoots. The vegetative part of the elementary shoot is formed in summer-autumn of the last year, and vegetative-generative part of it in the beginning of summer of the next year. The elementary shoot includes the zone of renewal, zone of enrichment, and zone of the terminal bud. Under the influence of external factors the vegetative-generative or vegetative shoots are developed from buds of the zone of enrichment. The age state of plants is established by change of branching of the monopodial system of the main shoot to the sympodial system of many perennial shoots.

**K e y w o r d s:** *Silene jailensis*, Crimean Mountains, relict, shoot system.

.....

## Нові книги

Дідух Я.П. Екологічні шкали видів флори України та їх використання у фітоіндикації. – Київ: Фітосоціоцентр, 2011. – 176 с.

Представлені амплітуди шкал 3300 видів флори України за 12 основними кліматичними та едафічними факторами (Hd – вологість ґрунту; fH – змінність зволоження ґрунту; SI – загальний сольовий режим; Rc – кислотність; Nt – вміст нітрогену; Ae – аерацію ґрунту; Tm – терморезим; Om – омброрезим; Kn – континентальність клімату; Cr – кріорезим; Lc – освітленість; Ca – вміст карбонатів у ґрунті). Наведені порівняння з екологічними шкалами Циганова, Раменського, Цаценкіна, Елленберга, Ландольта, Зольомі. Методи синфітоіндикації засновані на даних геоботанічних описів, за якими визначаються показники екологічної амплітуди факторів видів рослин. Наводяться приклади практичного застосування даних за допомогою методів ординації і градієнтного аналізу, головних компонент, екологічного картографування, кластерного аналізу, оцінки зміни значень екологічних факторів у ході сукцесії степових екосистем. Рекомендується для геоботаніків та екологів.

Didukh, Ya.P. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. - Kyiv: Phytosociocentre, 2011. - 176 p.

The amplitude scales of 3300 flora species of Ukraine are presented, reflecting species relation to 12 main climate and edaphic factors (Hd – soil humidity; fH – variability of damping; SI – total salt regime; Rc – acidity; Nt – nitrogen content; Ae – aeration of soil; Tm – thermal climate; Om – humidity; Kn – continental climate; Cr – cryo-climate; Lc – light in community; Ca – carbonate content in soil). The Tsyganov, Ramensky, Tsatsenkin, Ellenberg, Landolt, Zolyomi and other ecological scales' comparisons are illustrated. The methods of synphytoindication are presented as an approach of ecological indices assessment based on phytosociological surveys taking into account indicator species presence and their occurrence in the community. The examples of practical applications of data using ordination and gradient analysis, the principal component method, ecological mapping, assessment of ecological factors changes in space (landscapes) and time (successions) are given. It is recommended for geobotanists and ecologists.