

А.Р. НИКИФОРОВ

Никитский ботанический сад — Национальный
научный центр НААН Украины
АР Крым, г. Ялта, 98648, Украина
nbs1812@ukr.net

**ЭЛЕМЕНТАРНЫЙ ПОБЕГ И СЕЗОННОЕ
РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ *SILENE JAILENSIS*
N.I. RUBTZOV (*CARYOPHYLLACEAE*) —
РЕЛИКТОВОГО ЭНДЕМИКА ГОРНОГО КРЫМА**

Ключевые слова: *Silene jailensis*, Горный Крым, реликт, структура элементарного побега

Вступление

Реликтовый эндемик флоры Горного Крыма — полукустарничек *Silene jailensis* N.I. Rubtzov — представлен популяциями в верховьях реки Авунда (1350—1430 м над у. м.) и на останце Парагильмен (800—835 м над у. м.) южного макросклона Главной гряды Крымских гор [6, 8, 9]. Вид включен в «Червону книгу України» [17]. Состояние популяций вида — «на межі зникнення» [6] и «обмеженість екоотопів відповідного типу» для распространения растений [17] — объясняют снижением абсолютной высоты Главной гряды Крымских гор и несоответствием вновь сложившихся экологических условий эколого-биологическому потенциалу реликта. При этом априори предполагают, что *S. jailensis* относится к микротермам [5, 6]. Микротермы представляют собой особый эколого-биологический тип растений с характерным комплексом приспособлений, который благоприятствует их развитию в условиях короткого вегетационного периода и резкой амплитуды суточного и годового термического фактора [11].

Известны метеорологические параметры, которые характеризуют климат яйлы как достаточно прохладный. По многолетним данным метеостанции «Ай-Петри» (1180 м над у. м.) среднемноголетний безморозный период на яйле составляет 150—163 суток. Устойчивый переход температуры воздуха через границу +5°C обычен в третьей декаде апреля, +10 °C — в середине мая, +15 °C — в середине июля. Среднемноголетняя температура воздуха самого теплого месяца — июля — достигает +15 °C и выше, а период с этой и более высокой среднесуточной температурой воздуха не превышает 40—58 суток. Заморозки на высоте метеостанции «Ай-Петри» у бровки яйлинского склона, а также в верховьях реки Авунда (высота около 1425 м над у. м.) на Никитской яйле (недалеко от местообитаний *S. jailensis*) заканчиваются в июне, а начинаются уже в сентябре [4, 7].

Выяснено, что вегетация *S. jailensis* возможна только при положительной среднесуточной температуре воздуха, а морозные условия вводят растения в состояние биологического покоя [8]. Для возобновления роста побегов и раск-

рывания почек необходима среднесуточная температура воздуха +7—8 °С и выше. Развитие генеративного побега проходит в две фазы, детерминированные термическим фактором: разворачивание вегетативной сферы побега приурочено к среднесуточной температуре воздуха от +9 °С и выше, а заложение зачатков генеративных органов — к +10 °С и выше. В цветение и плодоношение растения вступают при среднесуточной температуре воздуха не менее +15 °С и выше [9].

Silene jailensis произрастает на отвесных и слабозатененных скалах, в том числе северо-восточной экспозиции [6]. Эти скалы и их бровки прогреваются прямыми солнечными лучами. В трещинах же известняка из воздуха при суточных перепадах температуры регулярно конденсируется влага. В пределах этих скалистых склонов растения весной и осенью обеспечены необходимым для вегетации теплом, а частичное затенение приводит к тому, что летом влага здесь не столь быстро испаряется, как с соседних открытых поверхностей южных экспозиций. Увлажнение почвенного субстрата в трещинах в условиях летнего минимума осадков позволяет растениям *S. jailensis* нормально развиваться (цвести и плодоносить) в этот сезонный период.

Таким образом, тяготение популяций *S. jailensis* к северо-восточным бровкам и склонам [6] поясняется отнюдь не микротермной эколого-биологической природой этого вида, а совсем другими причинами.

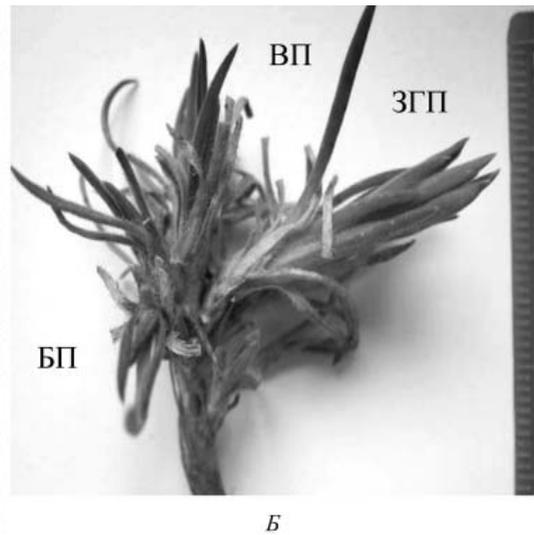
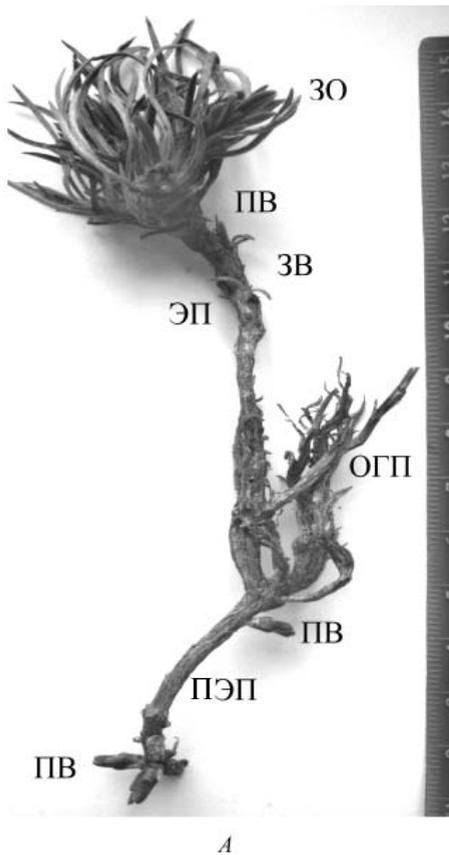
Объект и методы исследования

Изучали ритм развития элементарного побега как составной части нарастающего верхушкой скелетного побега. В составе моноподиального одноосного скелетного побега элементарный побег представляет собой циклический прирост, функциональная структура которого аналогична структуре симподиально нарастающего монокарпического побега [1, 15, 16]. Цель работы — выявление зависимости ритма развития элементарного побега *S. jailensis* от условий сезонного климата. Структуру элементарного побега исследовали по методике, изложенной в работах И.В. Борисовой и Т.А. Поповой [1]; Т.И. Серебряковой [14]; Т.И. Серебряковой и Н.Р. Павловой [15]; Т.И. Серебряковой и Л.В. Петуховой [16]; Н.П. Савиных [10].

Гидротермические параметры *in situ* (ход среднесуточной и среднедекадной температуры воздуха, сумма осадков), соответствующие этапам сезонного развития особей, отмечали по данным метеостанции «Ай-Петри». Аналогичные параметры для растений *ex situ* — по данным метеостанции «Никитский сад» (208 м над у. м.).

Результаты исследований

В природных местообитаниях годичный прирост скелетного побега *S. jailensis* образуется с апреля по ноябрь. Активность ростовых процессов у особей в течение сезонного периода различна. Наиболее интенсивный рост побегов сопряжен с условиями, когда среднесуточная температура воздуха достигает



Скелетный побег растения *Silene jaiensis*: *A* — элементарный побег и его зональная структура; *Б* — зона обогащения элементарного побега. ПЭП — элементарный побег прошлого сезона; ЭП — элементарный побег этого года; ПВ — почка возобновления; ЗВ — зона возобновления; ЗО — зона обогащения; ВП — верхушечный побег; БП — боковой вегетативный побег; ЗГП — розеточный побег с генеративными зачатками; ОГП — отмершие генеративные побеги прошлого года

Skeleton shoot of *Silene jaiensis*: *A* — elementary shoot and its zonal structure; *Б* — zone of enrichment of the elementary shoot. ПЭП — last year elementary shoot; ЭП — current year elementary shoot; ПВ — bud of renewal; ЗВ — zone of renewal; ЗО — zone of enrichment; ВП — top of a rosette shoot; БП — lateral vegetative shoot; ЗГП — rosette shoot with generative buds; ОГП — dead generative shoots of the last year

+15 °C и выше, а осадки стабильны. При более низкой среднесуточной температуре с апреля по июнь и с сентября по ноябрь, а также при полном отсутствии осадков рост побегов замедляется.

Годичный прирост скелетного побега составляют более или менее различные вдоль его оси фрагменты: начальный (весенний), завершающий (осенний) — с укороченными метамерами и средний (летний) — с более удлиненными метамерами. Граница между годичными приростами и смежными элементарными побегами в фазе вегетативной ассимиляции обнаруживается по отмершим листьям розеток, скоплениям почек возобновления и боковым вегетативным побегам. Границу циклического прироста элементарного побега в генеративной фазе обозначают, кроме всего прочего, отмершие боковые генеративные побеги.

«С точки зрения естественного хода развития структурно-функциональная единица ритмического нарастания скелетного побега — это его участок, состоящий из вегетативной (начальной) и вегетативно-генеративной (заверша-

ющей) зон» [15]. Зачатки боковых вегетативно-генеративных побегов закладываются в пазушных почках листьев поздневесенней генерации [9]. Следовательно, в структуре элементарного побега *S. jailensis* поздневесенний прирост выполняет функцию зоны обогащения [1, 15, 16]. По вегетативным почкам, которые закладываются в остальной части прироста, выявляется зона возобновления элементарного побега [1, 15, 16] (рисунок, А). Это означает, что в природных условиях элементарный побег *S. jailensis* формируется в процессе двухлетнего цикла развития. Начальная вегетативная часть элементарного побега растения *S. jailensis* образуется в прошлом сезоне, а весенний прирост текущего года представляет собой его завершение. В результате годичный прирост *S. jailensis* составлен из функционально различных структурных частей (зон) двух элементарных побегов: вегетативно-генеративной части (зоны обогащения предыдущего элементарного побега) и вегетативной части (зоны возобновления следующего элементарного побега).

На высоте 300 м над у. м. (Никитский ботанический сад) у растений *S. jailensis* в условиях безморозного климата и продолжительного вегетационного периода сезонное развитие проходит по летне-зимнезеленому типу вегетации. В состоянии зимней депрессии растения вступают с розеточными побегами [8, 9]. Их образование приурочено к осеннему понижению среднесуточной температуры воздуха и стабильным осадкам, когда раскрываются почки возобновления и замедляется верхушечный рост скелетных побегов (рисунок, А). В пазухах листьев позднеосенней генерации на верхушке годичного прироста закладываются и раскрываются вегетативно-генеративные почки, из которых берут начало розеточные побеги (рисунок, Б), в дальнейшем преобразующиеся в генеративные побеги [9]. Следовательно, сформировавшаяся здесь в самом конце вегетационного периода зона обогащения завершает сезонный цикл элементарного побега. Развитие следующего элементарного побега тормозит снижение среднесуточной температуры воздуха до +7 °С и ниже.

После зимней паузы при повышении среднесуточной температуры воздуха до +7 °С и выше ростовой процесс возобновляется. Можно считать, что новый элементарный побег начинает развитие с ранней весны, так как осенний его прирост весьма незначителен (рисунок, Б). Побег быстро нарастает с конца весны и до начала лета. При среднесуточной температуре воздуха +20 °С ростовой процесс замедляется и прекращается при ее дальнейшем повышении. Активный рост возобновляется в период понижения среднесуточной температуры воздуха с +20 до +15 °С (в середине осени). При дальнейшем понижении среднесуточной температуры воздуха на верхушке годичного прироста формируется терминальная розетка листьев. Поздней осенью цикл элементарного побега завершается очередным заложением в пазухах зеленых листьев вегетативно-генеративных почек.

Таким образом, интенсивность роста элементарного побега *S. jailensis* зависит от определенных гидротермических условий, а эколого-биологический оптимум вида сопряжен с конкретным термическим параметром — среднесу-

точной температурой воздуха +15—20 °С.

Зависимость роста побегов *S. jailensis* от указанной среднесуточной температуры обуславливает хронологические особенности цикла элементарного побега растений в условиях культуры (летне-осенне-весенний цикл) и в природных условиях (весенне-летне-осенний цикл). Обращает внимание то обстоятельство, что сезонное развитие растений *S. jailensis ex situ* четко синхронизировано с ходом температурного фактора в сезонном термическом режиме, сходным с режимом субтропического климата. Именно в этих условиях элементарный побег полностью завершает цикл роста за один сезон, совпадая с годичным приростом. Формирование зоны обогащения побега в самом конце сезонного периода определяет возможность раннего заложения зачатков у части генеративных побегов при обычном для данного типа климата кратковременном повышении среднесуточной температуры воздуха поздней осенью или ранней зимой [9].

Выясняется, что ни высокая летняя температура воздуха, ни продолжительный вегетационный период не являются препятствием для полноценного сезонного развития растений *S. jailensis*. Более того, у растений *S. jailensis* почки распускаются дважды — весной и осенью, когда среднесуточная температура колеблется в пределах около +8 °С, а влажность стабильно высокая. С повышением температуры воздуха у растений природных местообитаний почки уже не распускаются, но у обеспеченных влагой растений *ex situ* часть почек продолжает распускаться и при относительно высокой среднесуточной температуре. В результате часть элементарных побегов у растений в культуре вступает в рост при среднесуточной температуре воздуха около +15 °С: поздней весной, ранней и средней осенью. Начальный рост этих побегов тормозит высокая температура воздуха, под влиянием которой формируются укороченные метамеры. Интенсивный рост побегов начинается одновременно с осенним понижением среднесуточной температуры воздуха и увеличением влажности грунта. При дальнейшем снижении среднесуточной температуры воздуха развитие побегов стабилизируется: образуется верхушечная розетка листьев, закладываются и раскрываются вегетативные почки. В подобном варианте развития элементарного побега весь его осенний прирост относится к зоне возобновления. После зимовки верхушечный рост побегов продолжается, и в паузах листьев поздневесенней генерации закладываются вегетативно-генеративные почки. Соответственно, зоной обогащения элементарного побега с подобным ритмотипом является его поздневесенний прирост. Развитие генеративных побегов происходит в условиях быстрого повышения среднесуточной температуры воздуха: сразу после формирования вегетативной сферы побега на конусе нарастания закладываются генеративные зачатки.

Побеги осенне-зимне-весеннего цикла развития представляют собой сравнительно небольшую, но устойчиво присутствующую у растений *ex situ* часть элементарных побегов. Выявленная вариация ритма развития в цикле элементарного побега *S. jailensis* возможна лишь в случае продолжительного вегетационного периода. У растений в природных местообитаниях условия для сезон-

ной комбинации в развитии элементарного побега полностью отсутствуют.

Обсуждение

Эколого-биологические группы видов характеризуются определенными ритмологическими параметрами. В сезонном цикле растений эти параметры более или менее сопряжены с конкретными особенностями тех или иных вариантов сезонного климата [3, 4, 11—13, 15]. При отсутствии оптимальных условий для развития растений в их сезонном ритме происходят трансформации. Примером является изменение сезонного ритма развития у растений одного и того же вида на разной высоте над уровнем моря [3]. Выживание растений возможно до тех пор, пока сохраняются условия для их генеративного развития и преобразование сезонного ритма не дойдет до крайних пределов. Вероятность фенологических «сдвигов» под влиянием внешних факторов зависит от особенностей морфологической структуры растений [3, 11—13, 15]. Например, в ряду зональных типов растительности, расположенных в направлении сокращения длины вегетационного периода, прогрессивно возрастает количество видов с заложенными с осени в почках возобновления зачаточными соцветиями и цветками [13]. Таким образом, структурные особенности растений и параметры их сезонного ритма являются взаимосвязанными составляющими в приспособительном комплексе вида.

Выяснено, что в условиях короткого вегетационного периода с прохладным летом цикл элементарного побега *S. jailensis* не может реализоваться иначе, как в два сезона, поскольку основной прирост побегов зависит от максимально высокой для климата яйлы среднесуточной температуры воздуха в середине и конце лета. Термический максимум на яйле совпадает с климатически обусловленным минимумом осадков. По этой причине активно растущие, цветуще-плодоносящие растения часто испытывают дефицит влаги. Этот климатический фактор, как и умеренный рост среднесуточной температуры воздуха до середины лета, снижает биологическую продуктивность *S. jailensis*, в том числе и репродуктивную функцию растений. Существование этого вида вообще прекратилось бы при даже незначительном понижении среднелетней температуры воздуха или сокращении вегетационного периода, сглаживании амплитуды суточных колебаний температуры воздуха или минимизации суммы летних осадков. Вероятнее всего, приспособительный комплекс этого реликта сформировался в иных условиях, более экологически соответствующих природе *S. jailensis*.

Весенне-летне-осенний цикл элементарного побега растений *S. jailensis* синхронизирован с сезонным ходом термического фактора в климате с продолжительным вегетационным периодом. В этих условиях поздней осенью закладывается и раскрывается вегетативная сфера генеративного побега, а собственно генеративный побег формируется в период после зимовки и до наступления максимально засушливых условий. Летняя засуха исключает возможность произрастания растений *S. jailensis* на Южном берегу Крыма вне культуры, но здесь проявился осенне-зимне-весенний вариант развития

элементарного побега, который по типу ритма аналогичен летне-осенне-весеннему циклу элементарного побега растений *in situ*.

Выводы

Развитие элементарного побега *S. jailensis* включает фазу вегетативного нарастания и фазу развития боковых генеративных побегов. Оптимум роста зависит от условий термического режима — периода со среднесуточной температурой воздуха +15—20 °С.

В климате с длительным вегетационным периодом цикл развития элементарного побега *S. jailensis* завершается в пределах одного сезона.

Двухлетний цикл элементарного побега у растений *in situ* является формой приспособления вида к экологическим условиям климата с кратким вегетационным периодом.

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. об-ва испыт. природы. Отд. биол. — 1974. — 79, № 1. — С. 100—113.
3. Голубев В.Н. Изменение ритма развития и морфогенеза солнцезвезда Стевена (*Helianthemum stevenii* Rupr.) в разных высотнорастительных поясах Крымских гор // Ботан. журн. — 1970. — 55, № 3. — С. 457—458.
4. Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности растений и растительных сообществ Крымской яйлы // Тр. Гос. Никит. ботан. сада. — 1978. — 74. — С. 5—70.
5. Гроссет Г.Э. О происхождении флоры Крыма. Сообщ. 2 // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. — 1979. — 84, № 2. — С. 35—55.
6. Ена Ан.В., Ена Ал.В. Генезис и динамика метапопуляции *Silene jailensis* N.I. Rubtzov (*Caryophyllaceae*) — реликтового эндемика флоры Крыма // Укр. ботан. журн. — 2001. — 58, № 1. — С. 27—34.
7. Кочкин М.А. Почвы, леса и климат Горного Крыма и пути их рационального использования. — М.: Колос, 1967. — 368 с.
8. Никифоров А.Р. Особенности зимовки реликтового эндемика Горного Крыма *Silene jailensis* Rubz. (*Caryophyllaceae*) в природных условиях и в условиях *ex situ* на Южном берегу Крыма // Черномор. ботан. журн. — 2008. — 4, № 1. — С. 33—43.
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. О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов // Вест. Моск. гос. ун-та. — 1947. — № 6. — С. 159—176.
12. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. — М.: Сов. наука, 1952. — 391 с.
13. Серебряков И.Г. Сравнительный анализ некоторых признаков ритма сезонного развития растений различных ботанико-географических зон СССР // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. — 1964. — 69, № 5. — С. 72—89.
14. Серебрякова Т.И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. — 1977. — 82, № 5. — С. 112—128.

15. 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.
16. Серебрякова Т.И., Петухова Л.В. «Архитектурная модель» и жизненные формы некоторых травянистых розоцветных // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. — 1978. — 83, № 6. — С. 112—128.
17. Червона книга України. Рослинний світ / За ред. Я.П. Дідуха. — К.: Глобалконсалтинг, 2009. — 912 с.

Рекомендує в печать
С.Л. Мосякин

Поступила 28.02.2011 г.

О.Р. Нікіфоров

Нікітський ботанічний сад — Національний науковий центр НААН України, м. Ялта

ЕЛЕМЕНТАРНИЙ ПАГІН ТА СЕЗОННИЙ РОЗВИТОК РОСЛИН *SILENE JAILENSIS*
N.I. RUBTZOV (*CARYOPHYLLACEAE*) — РЕЛІКТОВОГО ЕНДЕМІКА ГІРСЬКОГО КРИМУ

Вивчалися особливості циклу розвитку елементарного пагона *Silene jailensis* залежно від термічних умов сезонного періоду. Цикл елементарного пагона рослин *ex situ* в Південному Криму припадає на період з весни до осені. Цикл розвитку елементарного пагона рослин *in situ* охоплює два сезони: початковий етап улітку та восени попереднього року, коли створюється зона відновлення пагона, а завершальний — навесні наступного року, коли формується зона збагачення з вегетативно-генеративними бруньками. Подібний цикл мають деякі пагони і в рослин *ex situ*. У цьому разі основний вегетативний приріст формується восени, а завершальна вегетативно-генеративна частина пагона — після зимової паузи. Виявлений потенціал у розвитку елементарного пагона свідчить, що його цикл у рослин *in situ* є формою їхньої адаптації до екологічно межових умов розвитку у прохолодному кліматі.

К л ю ч о в і с л о в а: *Silene jailensis*, Гірський Крим, релікт, структура елементарного пагона.

A.R. Nikiforov

Nikitsky Botanical Gardens — National Scientific Centre, Yalta

THE ELEMENTARY SHOOT AND SEASONAL DEVELOPMENT OF *SILENE JAILENSIS*
(*CARYOPHYLLACEAE*), A RELIC ENDEMIC PLANT OF THE MOUNTAIN CRIMEA

Peculiarities of the elementary shoot development of *Silene jailensis* depending on thermal conditions were studied. The development cycle of elementary shoots of the plants *ex situ* in Southern Crimea lasts from spring to autumn. *In situ* the elementary shoots grow during two seasons: the first stage takes place in summer and autumn of the previous year when a zone of shoot renewal is formed, and the final stage continues from spring of the following year when the zone of enrichment with vegetative and generative buds is developed. Some shoots of the plants *ex situ* have the same cycle. In this case the main vegetative parts of the shoot grow in autumn, and the final vegetative-generative parts develop during the spring rise of average day temperatures after the winter pause. The revealed potential in the development of elementary shoots *in situ* shows their adaptability to extreme ecological conditions in cool climate.

К е у w o r d s: *Silene jailensis*, Crimean Mountains, relict, structure of elementary shoot.