



А.Р. НИКИФОРОВ

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

**ВТОРИЧНОЕ ЦВЕТЕНИЕ *SILENE JAISENSIS*
N.I. RUBTZOV (*CARYOPHYLLACEAE*) —
РЕЛИКТОВОГО ЭНДЕМИКА ГОРНОГО
КРЫМА**

Ключевые слова: *Silene jailensis*, Горный Крым, реликт, вторичное цветение

Настоящим вторичным цветением считается появление у растений цветков, которые в обычном цикле их развития должны были бы цвести в будущем году [1, 2, 6]. Способность формировать вторую генерацию генеративных побегов через определенный период времени после завершения нормального цветения раскрывает биоэкологический потенциал растений [2]. Чаще всего в почках возобновления вторично цветущих растений заранее закладываются полностью сформированные зачаточные генеративные побеги будущего года, которые при благоприятных погодных условиях могут начать развитие и в текущем году [1, 2, 6, 7]. Низкая температура воздуха снижает вероятность вторичного цветения. Поэтому в условиях яйлы, где морозный период длится с ноября по апрель, наиболее позднее вторичное цветение растений отмечается в октябре [2].

Объект и методика исследования

Объектом исследования были особи полукустарничка *Silene jailensis* N.I. Rubtzov — реликтового эндемика Горного Крыма. Сезонный цикл развития растений *in situ* наблюдали на южной бровке яйлы (1400 м над у. м.) [5], *ex situ* — на Южном берегу Крыма (300 м над у. м.). Погодные условия на ЮБК фиксировали по данным метеостанции «Никитский сад» (208 м над у. м.).

В 2009 г. у особей *ex situ* зафиксировали массовое вторичное цветение. Генеративные побеги *S. jailensis* — полурозеточные, монокарпические, целиком отмирающие. Вторичное цветение *S. jailensis* — это преждевременное развитие боковых генеративных побегов в системе одноосного полициклического побега с открытой верхушечной почкой (вегетативным конусом нарастания). Для объяснения данного феномена исследовали ритм побегообразования, расположение и время распускания почек возобновления, этапы формирования генеративного побега — особенности заложения вегетативных органов и генеративных зачатков, период их развития до начала цветения, продолжительность фазы цветения и термические условия цветения.

© А.Р. НИКИФОРОВ, 2009

814

ISSN 0372-4123. *Ukr. Botan. Journ.*, 2009, vol. 66, № 6



Результаты исследования и их обсуждение

Вегетация *S. jailensis* in situ длится 6—7 месяцев. На яйле растения зимуют в состоянии глубокого биологического покоя. Первые зеленые листья разворачиваются в апреле из верхушечных почек на границах прошлогодних приростов многолетних побегов. В пазухах листьев терминальных розеток закладываются и раскрываются пазушные почки. Эти почки дают начало боковым генеративным побегам, которые проходят этап развития вегетативных органов, а через месяц — этап заложения и формирования генеративных зачатков. Цветение четко синхронизировано с термическим максимумом яйлы — среднесуточной температурой воздуха +15 °С (середина июля — середина августа). После окончания цветения до наступления морозного периода обменные процессы растений направлены на накопление запасных пластических веществ. Осеннее развитие летнезеленых особей служит переходом к состоянию глубокого покоя. Вторичное цветение *S. jailensis* здесь никогда не наблюдали.

Особь, произрастающая ex situ, имеют иной ритм развития. Их сезонный цикл включает два периода роста: весенне-раннелетний и осенний, а также два периода относительного покоя. В состав позднеосенней генерации побегов входят будущие генеративные побеги, и вегетативные побеги, которые развиваются из почек в пазухах листьев розеток на верхушках прошлогодних приростов многолетних побегов (рисунки 1, 2). Вегетативный этап развития генеративного побега отделен от этапа формирования генеративных зачатков прохладным зимне-средневесенним периодом [5]. Генеративные зачатки закладываются после повышения среднесуточной температуры воздуха до +10—11 °С и более. В фазу цветения растения вступают тогда, когда среднесуточная температура воздуха достигнет +16 °С и выше.

По признаку сформированности генеративного побега в почке возобновления *S. jailensis* относится к группе видов, у которых зачатки соцветия на конусе нарастания закладываются после развертывания вегетативных органов в процессе роста побега [1, 7]. Общим признаком в развитии растений вида in situ и ex situ является то, что генеративные побеги берут начало из пазушных почек зеленых листьев терминальных розеток на границах прошлогодних приростов одноосных побегов [5] (рисунки 1, 2).

В ноябре и декабре 2008 г. на Южном берегу Крыма создалась погодная ситуация, способствующая развитию у особей вегетативной сферы генеративных побегов и сразу же, без перерыва, заложилась зачатки генеративных органов. Две последние декады ноября преобладала теплая погода — днем воздух прогревался до +9—14 °С и выше, а ночью охлаждался до +5 °С и ниже, то есть среднедекадная температура воздуха составляла +8,9—9,9 °С. Термический фон соответствовал нормальным условиям развертывания пазушных почек и формирования вегетативной сферы генеративных побегов. В начале декабря, в результате заноса тропической воздушной массы, температура воздуха не снизилась как обычно, а повысилась. В течение 8 суток среднесуточная температура воздуха достигала +10 °С и выше (до +15 °С), а максимальная температу-



Рис. 1. Зимующая особь *Silene jailensis* N.I. Rubtsov ex situ с зачаточным генеративным побегом: *a* — общий габитус; *б* — полностью сформированный зачаточный генеративный побег
 Fig. 1. Wintering plant of *S. jailensis* ex situ with generative shoot: *a* — general habitus; *б* — fully formed generative shoot

ра — +20 °С. В нормальном ритме развития растений именно при таких условиях закладываются генеративные зачатки. Для внеочередного массового заложения генеративных зачатков, как выяснилось, достаточно и непродолжительного влияния такой температуры на растения. В дальнейшем эти генеративные побеги нарастали при зимне-ранневесенних периодических повышениях среднесуточной температуры воздуха до +10 °С и дневном прогреве воздуха до +15 °С. В апреле сформировались бутоны (рис. 2), переход которых в фазу цветения зафиксировали при устойчивом повышении среднесуточной температуры воздуха до +15 °С и выше.

Итак, продолжительность периода от распускания почки и формирования вегетативной сферы генеративного побега до заложения зачатков генеративных органов детерминирована термическим фактором: переходом среднесуточной температуры воздуха от +8—9 до +10 °С. Период между заложением генеративных органов побега и зацветанием при нормальном ритме развития растений *in situ* и *ex situ* растянут на время, когда среднесуточная температура воздуха устойчиво повышается от +10 °С до +15—16 °С и выше. У растений *in situ* оба этапа развития зачаточного генеративного побега, сопряженные с повышением среднесуточной температуры воздуха, фиксируются в период с мая по июль. У растений *ex situ* они обычно разделены прохладным периодом. Если же здесь после развертывания вегетативной сферы побега среднесуточная температура воздуха сразу повышается до +10 °С и более, то зачатки генеративных органов побега формируются без паузы. Преждевременно созревшие генеративные побеги *ex situ* развивались почти 6 месяцев: растения вступили во вторичное цветение практически при той же температуре воздуха, что и при зацветании в нормальном ритме. Это поясняется тем, что после заложения зачаточного генеративного побега его развитие возможно только при поступатель-

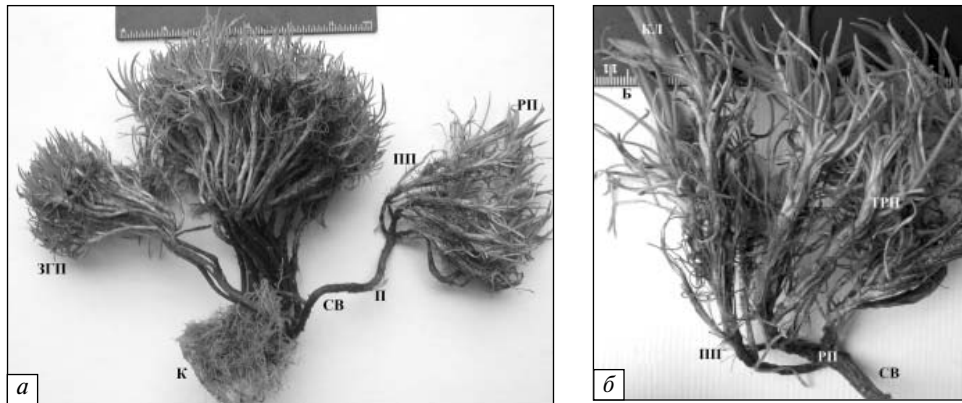


Рис. 2. Перезимовавшая особь *S. jailensis* ex situ со второй генерацией генеративных побегов: *a* — общий габитус, *б* — скелетная ветвь с генеративными побегами; К — корневая система, СВ — скелетная ветвь, ТРП — терминальный розеточный побег, РП — розеточный побег, П — почка, ЗГП — зачаточный генеративный побег, Б — бутон, КЛ — кроющий лист соцветия

Fig. 2. *S. jailensis* ex situ with second generation of generative shoots: *a* — general habitus, *б* — skeleton branch with generative shoots: К — root system, СВ — skeleton branch, ТРП — terminal rosette shoot, РП — rosette shoot, П — bud, ЗГП — generative shoot, Б — flower bud, КЛ — bract of raceme

ном возрастании температуры воздуха выше +10 °С, а собственно цветение сопряжено со среднесуточной температурой воздуха не менее +15 °С и выше.

Популяции *S. jailensis* имеют узкую локализацию и чрезвычайно малочисленны [4]. Этот факт привел некоторых исследователей к выводу о высокогорном генезисе и реликтовой микротермной природе *S. jailensis* [3, 4]. Исходя из того, что горные ландшафты Крыма начали формироваться не ранее плейстоцена, предполагают, что виды, распространение которых ограничено яйлами, не могли появиться в Крыму до этого периода. «*S. jailensis* Rubz., видимо, плейстоценовый мигрант. Это тем более вероятно, что в вюрме значительно снижались альпийский и субальпийский пояса и, временами, устанавливался не только суровый, но и сухой климат. Таким образом, создавались условия для миграций высокогорных видов на равнины и по ним в Крым» [3]. Другие исследователи полагают, что «...данный таксон сформировался в высотном поясе, который исчез за четвертичное время в результате длительного разрушения яйлинского гребня, снижения его абсолютной высоты и общего отступления южного склона (яйлинской стены) Главной гряды. ...В плиоцене вершина Парагильмена, где, возможно, обитала *S. jailensis*, находилась, по нашим расчетам, на высоте около 1560 м над у. м. (на 700 м выше современного уровня). Среднегодовая температура на вершине Парагильмена в настоящее время на 10 °С выше, нежели на дочетвертичной кромке Палеобабугана» [4].

Типичные микротермы адаптированы к прохладно-морозному климату и краткому вегетационному периоду. Генеративные фазы сезонного цикла таких

растений приурочены к началу — середине вегетационного периода, а заложение почек — к его середине или концу. В почках возобновления микротермов обычно закладываются полностью сформированные зачаточные генеративные побеги. «Заблаговременное формирование побега с соцветием в почках возобновления является приспособлением растений к более быстрому прохождению цикла сезонного развития растений в условиях укороченного вегетационного периода» [7]. Часто при благоприятных погодных условиях в конце вегетационного периода растения с полностью сформированными зачаточными генеративными побегами в почках возобновления зацветают повторно [1, 6]. «Цветоносные побеги второй генерации формируются в пазухах листьев на дополнительно подросших вегетативных побегах» [1].

Ритмологические признаки *S. jailensis* свидетельствуют о его эколого-биологическом своеобразии. Двухэтапное формирование зачаточного генеративного побега *S. jailensis*, сопряженное с конкретными термическими параметрами, несомненно, является эндогенным признаком растений. Из-за этой особенности растения на яйле вступают в фазу цветения не ранее середины лета. Цветение, для которого необходима максимальная для климата яйлы температура воздуха (+15 °С), кратковременно и завершается в августе. Осенний рост у растений на яйле почти не выражен из-за быстрого снижения среднесуточной температуры воздуха до +10 °С и ниже уже в сентябре. Это означает, что при более прохладной погоде, чем на южной бровке яйлы и в среднегорьях, термические условия, благоприятные для генеративного развития *S. jailensis*, вероятнее всего, отсутствуют.

Выводы

Развитие вегетативной сферы генеративного побега и заложение зачатков генеративных органов *S. jailensis* детерминированы термическим фактором: переходом среднесуточной температуры воздуха от +8—9 °С до +10 °С и выше, а цветение — до +15—16 °С и более.

Преждевременное заложение зачатков соцветия на конусе нарастания боковых побегов стало возможным *ex situ* Южного берега Крыма при раннезимнем кратковременном повышении среднесуточной температуры воздуха до +10 °С выше, что имело место в 2008 году. После поздневесеннего повышения среднесуточной температуры воздуха до +15 °С и более вторичное цветение совпало с нормальным цветением.

Выявленные ритмологические признаки свидетельствуют о том, что *S. jailensis* не является видом-микротермом высокогорного происхождения.

1. Голубев В.Н. О вторичном цветении растений крымской яйлы // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. — 1968. — № 1. — С. 67—70.
2. Голубева И.В., Голубев В.Н. Вторичное цветение растений Горного Крыма // Тр. ГНБС. — 1978. — 74. — С. 75 — 84.
3. Гроссет Г.Э. О происхождении флоры Крыма. Сообщение 2 // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1979. — 84, № 2. — С. 35—55.

4. Ена А.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. Никифоров А.Р. Особенности зимовки реликтового эндемика Горного Крыма *Silene jailensis* N.I. Rubtsov (*Caryophyllaceae*) в природных условиях и ex situ на Южном берегу Крыма // Черномор. ботан. журн. — 2008. — **4**, № 1. — С. 33—43.
6. Серебряков И.Г. О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов // Вестник МГУ. — 1947. — № 6. — С. 159—176.
7. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. — М.: Сов. наука, 1952. — 391 с.

Рекомендует в печать
С.Л. Мосякин

Поступила 14. 04. 2009

О.Р. Нікіфоров

Нікітський ботанічний сад — Національний науковий центр УААН (НБС — ННЦ), м. Ялта
**ВТОРИННЕ ЦВІТІННЯ *SILENE JAIENSIS* N.I. RUBTZOV
(*CARYOPHYLLACEAE*) — РЕЛІКТОВОГО ЕНДЕМІКА ГІРСЬКОГО КРИМУ**

Зачатковий генеративний пагін напівкущика *Silene jailensis* N.I. Rubtsov розвивається у два етапи: розгортання вегетативної частини та формування зачатків генеративних органів. За підвищення температури повітря на початку зими до +10 °C і більше на конусі наростання пагонів дочасно формуються зачатки суцвіття. Створюється друга зимуюча генерація генеративних пагонів. У фазу цвітіння рослини вступають лише після зростання середньодобової температури повітря до +15 °C.

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

A.R. Nikiforov

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

**THE SECOND BLOOMING OF *SILENE JAIENSIS* N.I. RUBTZOV
(*CARYOPHYLLACEAE*), AN ENDEMIC RELICT SPECIES OF THE MOUNTAIN CRIMEA**

Embryonic development of generative shoots of the subshrub *Silene jailensis* N.I. Rubtsov has two stages: formation of vegetative parts and formation of germinants of generative organs. If the average air temperature increases up to +10 °C and higher at the beginning of winter, sometimes the rudiments of racemes are formed at the ends of shoots before the proper time. In winter and summer the second wintering generation of generative shoots is developed. The plant enters into the blooming (blossom) phase only after the increasing of the average diurnal air temperature up to +15 °C and higher.

Key words: *Silene jailensis*, *Crimean Mountains*, *relict*, *second blooming*.