

Поздние возрастные состояния эндемика флоры Горного Крыма *Sobolewskia sibirica* (Brassicaceae)

АЛЕКСАНДР РОСТИСЛАВОВИЧ НИКИФОРОВ

НИКИФОРОВ О.Р., 2009: **Пізньювікові стани рослин ендеміка флори Гірського Криму *Sobolewskia sibirica* (Willd.) P.W.Ball (Brassicaceae).** *Чорноморськ. бот. ж.*, т. 5, N2: 255-260.

В життєвому циклі рослин реліктового ендеміка флори Гірського Криму *Sobolewskia sibirica* у сучасних умовах відсутні пізній генеративний стан та сеньільний стан. Генеративний розвиток рослин лімітує літній дефіцит вологи. В умовах Південного берега Криму *ex situ* рослини проходять повний онтогенез та закінчують життєвий цикл у сеньільному віковому стані. Виявлені морфологічні характеристики пізніх вікових становищ рослин даного виду.

Ключові слова: Крим, *Sobolewskia sibirica*, реліктовий ендемік, біоморфа, онтогенез

NIKIFOROV A. R., 2009: **Late age stages of *Sobolewskia sibirica* (Willd.) P.W.Ball (Brassicaceae), an endemic to the flora of Crimean Montains.** *Chornomors'k. bot. z.*, vol. 5, N2: 255-260.

In the big life cycle of *Sobolewskia sibirica*, a relict endemic to the flora of Crimean Montains, late generative stage and senile stage are absent in today's populations. Generative development of plants is limited by summer lack of the water. When growing *ex situ* in the Southern Coast of the Crimea, the plants show complete ontogenesis including senile age. The morphological characters of late age stages in *S. sibirica* are revealed.

Keywords: the Crimea, *Sobolewskia sibirica*, relictual endemic, life form, ontogenesis

НИКИФОРОВ А.Р., 2009: **Поздние возрастные состояния растений эндемика флоры Горного Крыма *Sobolewskia sibirica* (Willd.) P.W.Ball (Brassicaceae).** *Черноморск.бот.ж.*, т. 5, №2: 255-260.

В жизненном цикле растений реліктового ендеміка флоры Горного Крыма *Sobolewskia sibirica* (Brassicaceae) в современных условиях отсутствуют поздние этапы онтогенеза: позднее генеративное состояние и сеньильное состояние. Генеративное развитие растений лимитирует летний дефицит влаги. В условиях Южного берега Крыма *ex situ* растения проходят полный цикл онтогенеза и заканчивают жизненный цикл в сеньильном возрастном состоянии. Вывявлены качественные морфологические характеристики поздних возрастных состояний растений данного вида.

Ключевые слова: Крым, *Sobolewskia sibirica*, реликт, биоморфа, онтогенез

S. sibirica – травянистый гляреофит (растение известняковых осыпей) верхнего и среднего поясов южного макросклона Главной гряды Крымских гор [ЛУКИНА, 1948; РЫФФ, 2000; ЕНА, ЕНА, 2001]. Этот эндемик остается экологически и биологически слабо изученным.

Известно, что *S. sibirica* тяготеет к экотопам приайлинского высотного пояса, где распространены морозостойкие виды и не встречается в нижнем поясе с термофильной растительностью. Причины экологической избирательности и узкой локализации популяций *S. sibirica* на отдельных осыпях не выяснены.

Современная локализация стала основанием гипотезы о высокогорной реліктової природі *S. sibirica*. Предполагают, что вид мигрировал в Горный Крым в плейстоцене при глобальном оледенении [ГРОССЕТ, 1979].

Установлено, что по продолжительности жизненного цикла *S. sibirica* проявляет себя как облигатный двулетний монокарпик. В первый год жизненного цикла растения проходят прегенеративные этапы, а во второй – генеративные этапы онтогенеза. *S. sibirica* вегетативно не размножается, возобновляясь посредством семян [НИКИФОРОВ, 2007].

Цель работы: выявить основные морфологические признаки этапов онтогенеза растений *S. sibirica*. Задача: выяснить причины отсутствия *in situ* растений вида в сенильном возрастном состоянии.

Материалы и методы

Жизненный цикл растений наблюдался *ex situ* и *in situ*. Выращивание растений проводилось *ex situ* в климате приморского пояса Южного Крыма, который по основным климатообразующим факторам близок к субтропическому климату. Развитие растений *in situ* фиксировалось на осыпи в климате верхнего пояса южного макросклона Горного Крыма.

При сравнительных наблюдениях развития особей в контрастных условиях были выделены качественные морфологические признаки этапов онтогенеза, характеризующие эколого-биогенетическую природу вида. В ходе исследований выявлялись тип и структура побегов, ритм и условия для оптимального роста растений. Возрастные состояния растений определялись в соответствии с общепринятой методикой [СМИРНОВА, ЗАУГОЛЬНОВА, ТОРОПОВА, 1976].

Результаты исследования

Биоморфологическая структура и возрастные состояния растений *S. sibirica*

На первом году жизни у растений в результате весенне-летне-осеннего терминального роста и бокового побегообразования (из пазушных почек) формируется осевая морфоструктура главного побега с ее боковыми ответвлениями. На этом этапе все побеги развиваются по розеточному типу.

Следующая фаза побегообразования приурочена к позднеосенне-зимне-весеннему сезонному периоду. Новые побеги берут начало из почек побега (терминальной и пазушных), а также почек гипокотыля. В этих почках уже заложено зачаточное верхушечное соцветие и зачаточные листья будущего генеративного побега.

Безрозеточные побеги весенне-летнего генезиса развиваются из пазушных почек листьев генеративных побегов.

Тип генеративных побегов второго года жизни растений: полурозеточный или безрозеточный, определяется термическим режимом в момент их роста.

Ювенильное растение *S. sibirica* представляет собой однопобеговую особь с семядолями и несколькими парами листьев.

Имматурное возрастное состояние особи характеризует розетка из крупных листьев на конусе нарастания главного побега. Листья розетки раскрываются по одному и располагаются супротивно вдоль оси главного побега. В этом возрастном состоянии у растений развивается приземно-надземный утолщенный орган – конодий [НУХИМОВСКИЙ, 1969], а также формируются боковые побеги из пазушных почек конодия.

Виргинильным особям присущи почки (терминальные, пазушные) с зачаточной генеративной сферой. Синхронное удлинение генеративных побегов с полностью сформировавшимся верхушечным осевым соцветием, с зачаточными парциальными соцветиями паракладий при верхних и средних листьях и пазушными почками при нижних листьях завершает виргинильный период онтогенеза растения.

Накануне цветения в структуре растений крупные размеры отличают двулетние органы: главный корень, гипокотиль, главный побег с полурозеточными боковыми побегами (рис. 1).

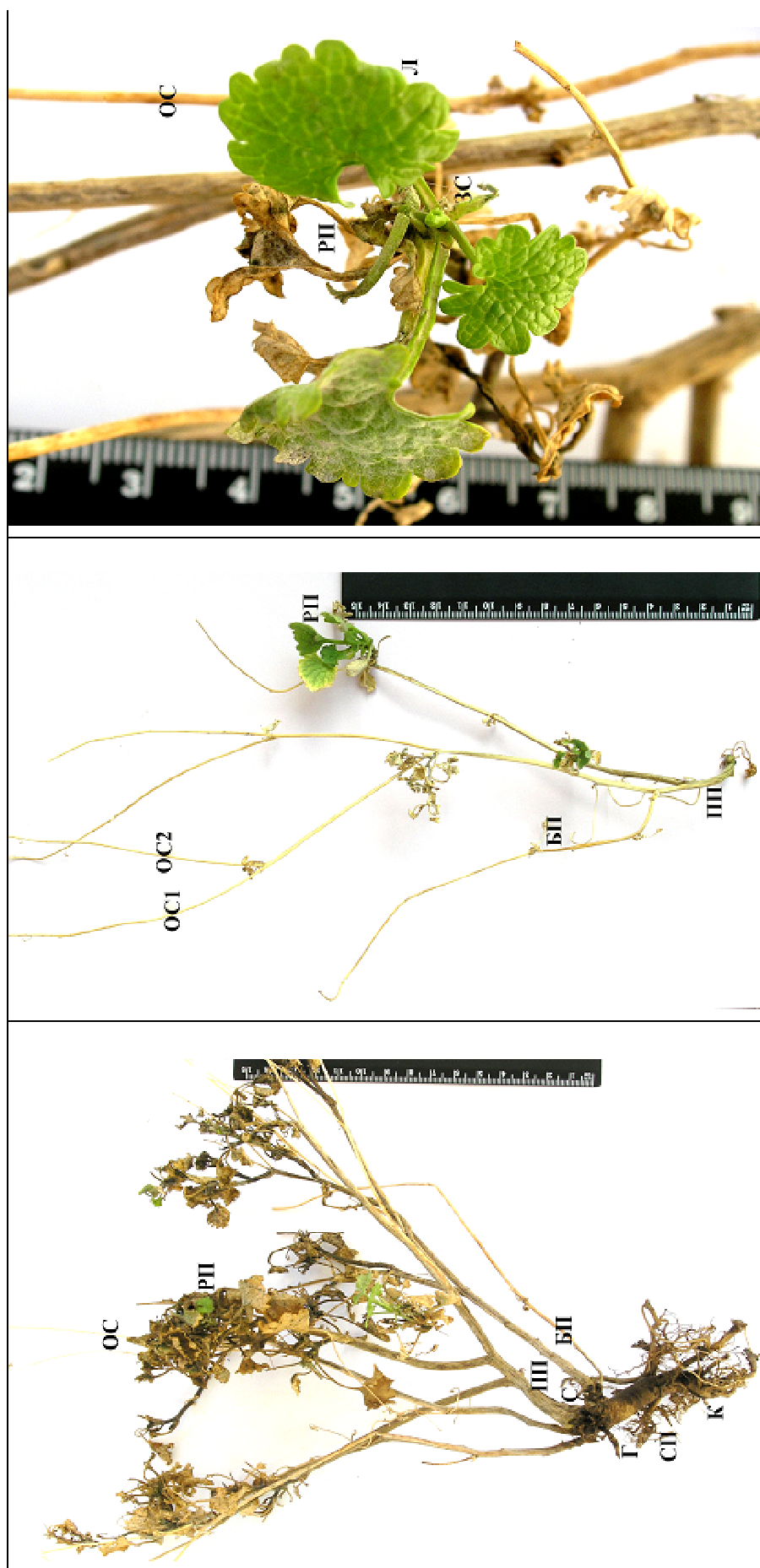


Рис. 1. Сенильная особь *Sobolewskia sibirica*

Слева – внешний вид; в центре – структура бокового побега сенильного растения; справа – розеточный побег сенильного растения.

Условные обозначения: К – корень; Г – гипокотиль; С – конидий; Л – лист; СП – нераскрывшаяся «спящая» почка; ОС – ось отмирающего соцветия; ЗС – зачаточное соцветие; ПП – полурошеточный побег; БП – безрошеточный побег; РП – розеточный побег; ОС 1 – ось соцветия первого порядка ветвления бокового побега; ОС 2 – ось соцветия второго порядка ветвления бокового побега.

Fig. 1. Senile plant of *Sobolewskia sibirica*.

Left – general view; center – structure of lateral shoot; right – rosette shoot.

Designations: K – root, Г – hypocotyl, С – conidium, Л – leaf, СП – dormant bud, БП – half-rossette shoot, РП – rosetteless shoot, ОС – lateral inflorescence axes.

Из-за особенностей формирования общего соцветия – синфлоресценции – цветение растений складывается из последовательных фаз: начала цветения, пика цветения, окончания цветения.

Первыми в фазу вступают нижние цветки специализированного верхушечного эбрактеозного соцветия. В это же время верхние паракладии выносят парциальные брактеозные соцветия. Соцветия паракладий, которые берут начало из пазушных почек очередных листьев (от мелкого верхнего до крупных нижних), зацветают в базипетальном порядке. Все соцветия осевых и боковых побегов при зацветании имеют облик «щитка» – видоизмененной щитковидной кисти, которая при наиболее благоприятных условиях роста израстает до последнего элемента (терминального бутона).

In situ (осыпь Чатыр-Дага на высоте 1400 м над ур. м.) цветение верхушечных и парциальных соцветий боковых побегов из пазушных почек при верхних листьях, ближайших к безлистной оси главного соцветия, приурочено к началу и середине лета.

В середине лета зацветают соцветия побегов из почек в приземной части гипокотыля, а также боковых побегов, берущих начало из почек при средних листьях генеративного побега и из почек брактеей паракладий.

Зацветание боковых побегов из пазушных почек при нижних листьях генеративных побегов, а также побегов из почек подземных частей растений in situ практически не наблюдается.

Оптимум цветения растений охватывает теплый со среднесуточной температурой воздуха около 15° С и более или менее влажный летний сезон до засушливого периода, при наступлении которого растения отмирают, даже если еще цветут.

У цветущих растений во всех органах формируется внутренняя полость. Некроз внутренних тканей и одревеснение органов цветуще-плодоносящих растений приводит к затуханию ростовых процессов. Растения отмирают с цветками, бутонами, незрелыми и зрелыми плодами. Основная масса растений in situ заканчивает жизненный цикл в июле и уже к августу ассимилирующих экземпляров *S. sibirica* не отмечается.

Согласно принятой классификации возрастных состояний особей по качественным признакам [СМИРНОВА, ЗАУГОЛЬНОВА, ТОРОПОВА, 1976], массовое отмирание *S. sibirica* in situ в середине лета приурочено к их средневозрастному (зрелому) состоянию (g2) растений. Они отмирают в тот период жизненного цикла, когда достигают максимального прироста биомассы и максимальной семенной продуктивности.

В современных природных условиях на сроки отмирания цветуще-плодоносящих растений влияют деструктивные процессы, которые вызываются внешним фактором: климатически обусловленным засушливым периодом. Дефицит влаги снижает жизнеспособность растений и прерывает их развитие. По этой причине в составе популяций *S. sibirica* отсутствуют особи в позднем генеративном состоянии (g3) и сенильные особи.

В сезон 2007 года в Южном Крыму сложилась погодная ситуация с продолжительным (с мая по октябрь) засушливым периодом при среднесуточной температуре воздуха выше 20° С и температурой около 25–28° С в июле и августе. В этом термическом режиме некоторые экземпляры *S. sibirica* завершили жизненный цикл в сенильном возрастном состоянии, которое ранее никогда не наблюдалось.

Поздние возрастные состояния растений и экологическая характеристика *S. sibirica*

Незавершенность онтогенеза *S. sibirica* in situ предполагает существование внешних условий, в которых жизненный цикл растений завершался бы их эндогенно обусловленным старением.

В условиях ex situ продолжительность цветения растений (за счет более раннего зацветания) увеличивается вдвое, но в массе они завершают жизненный цикл также в июле в средневозрастном состоянии (g2). Фенофазы цветения, плодоношения и диссеминация у

зрелых растений синхронизированы. В этот период их соцветия представляют собой кисти с боковыми элементами (цветками, плодами) на цветоножках и с группой бутонов на верхушке (хохолком).

У выживших в июле растений развитие продолжается: в рост идут безрозеточные побеги из почек приземной части конодия и почек в пазухе нижних листьев генеративных побегов. Безрозеточные побеги дают верхушечное соцветие и соцветие бокового побега из почки при верхнем листе. Пазушные почки средних и нижних листьев этих побегов раскрываются позже – после окончания цветения и отмирания осей верхушечных соцветий (рис. 1).

Типичное соцветие этих безрозеточных побегов – малоцветковая кисть. Часть цветков в кистях бесплодны, плоды же отличаются мелкими размерами, в чем выражается снижение генеративной функции растений, свойственное позднему генеративному возрасту.

В августе оставшиеся нераскрытыми почки растений начинают смещаться выше конодия, достигая границ отмерших верхушек осей соцветий генеративных побегов и их паракладий (рис.). Такое вертикальное перемещение пазушных почек известно как конкаулесценция – выход бокового побега из почки, смещенной вверх по оси материнского побега [СЕРЕБРЯКОВ, 1952].

Побеги, вышедшие из смещенных почек, заканчиваются розетками листьев. Соцветие, скрытое в розетке листьев, остается недоразвитым (рис.). При сломе отмерших верхушек осей соцветий розетки занимают псевдотерминальное положение в общей структуре растений (рис.). Осенью листья розеток постепенно отмирают и растения *S. sibirica* к зиме завершают жизненный цикл.

Таким образом, позднее генеративное возрастное состояние *S. sibirica* индуцируют безрозеточные побеги с малоцветковыми соцветиями-кистями; основным же морфологическим признаком сенильного растения служат псевдотерминальные побеги с розетками листьев и зачаточным соцветием.

Обсуждение

Благоприятный для генеративного развития *S. sibirica* гидротермический режим – это умеренно влажный период со среднесуточными температурами воздуха от 15 до 20° С. *In situ* его лимитирует морозный период, прохладная весна и засушливые среднелетние условия. Растения *S. sibirica* цветут при дефиците влаги, истощаясь и отмирая на среднем генеративном этапе онтогенеза. Жизненный цикл сокращен, что выражается в отсутствии *in situ* растений в возрастных состояниях поздних этапов онтогенеза.

Эти этапы проявляются в термическом режиме климата приморского пояса Южного Крыма скорректированного летним поливом. В этих условиях экземпляры *S. sibirica* достигли позднего генеративного и сенильного возрастных состояний.

Приведенные факты свидетельствуют о том, что экобиоморфа данного вида, сформировалась в условиях, которые не схожи ни с современным климатом яйлы в целом, ни с гидротермическим летним режимом приайлинского пояса.

Так, для зачаточного развития генеративных побегов осенью (зимой) и весной растениям необходим длительный и постоянно влажный сезон с температурой воздуха около 10° С, который в климате яйлы вообще отсутствует. Полноценное цветение растений, помимо температуры воздуха 15° С и выше, требует регулярного влагообеспечения. На яйле же период с указанной температурой воздуха совпадает с минимумом атмосферных осадков. Остается предположить, что этот петрофит, с термо-мезофильными биоэкологическими чертами, сформировался в условиях климата с более теплым осенне-зимне-весенним периодом, чем современный климат яйлы.

Развитие растений *S. sibirica in situ* обеспечено крутизной (около 45°) и южной ориентацией осыпей, что гарантирует оптимальный прогрев этих поверхностей весной. Летом под чехлом щебня долгое время сохраняется до какой-то степени влажная среда,

которая формируется при регулярной конденсации влаги из воздуха при суточной температурной амплитуде. Летние суточные колебания температуры воздуха максимальны в среднем и верхнем поясах Горного Крыма, а испарение влаги из-под обломков происходит здесь сравнительно слабо. Такая эктопическая приуроченность позволяет растениям вегетативно развиваться весной при еще низкой температуре воздуха, а также цвести и плодоносить в летний период при отсутствии осадков.

Эффект летней конденсации был бы усилен наличием постоянных водотоков с более низкой температурой воды, чем температура воздуха. Летняя регулярная конденсация влаги в щелке вблизи прохладных водотоков давала бы возможность для расселения растений *S. sibirica* и в нижнем поясе, если бы речная сеть в рельефе южного макросклона Горного Крыма имела такие водотоки, совпадающие с местообитаниями *S. sibirica*.

Итак, растения *S. sibirica* не могут развиваться без стабильного летнего обеспечения влагой. Этой причиной поясняется локализация *S. sibirica* на крутосклонных осыпях среднего и верхнего поясов. Условия же для развития растений в нижнем поясе Горного Крыма полностью отсутствуют.

Выводы

Продолжительность жизненного цикла растений *S. sibirica* зависит от условий их летнего влагообеспечения.

Поздний генеративный период онтогенеза растений идентифицируют безрозеточные побеги с малоцветковыми кистями.

Основным морфологическим признаком сенильной особи служат боковые псевдотерминальные розеточные побеги с зачаточным соцветием.

Экобиоморфу вида характеризуют реликтовые термомезофильные признаки.

Список литературы

- ГРОССЕТ Г. Э. О происхождении флоры Крыма. Сообщение 2 // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1979. – Т. 84, Вып. 2. – С. 35-55.
- ЕНА АН. В., ЕНА АЛ. В. Генезис и динамика метапопуляции *Silene jailensis* N. I. Rubtsov (*Caryophyllaceae*) – реликтового эндемика флоры Крыма // Укр. ботан. журн. – 2001. – Т. 58, № 1. – С. 27-34.
- ЛУКИНА Е. В. Реликтовые эндемики флоры Крыма // Тр. Никитск. ботан. сада. – 1948. – Т. 25, Вып. 1-2. – С. 161-177.
- НИКИФОРОВ А. Р. Большой жизненный цикл *Sobolewskia sibirica* (Willd.) P.W. Ball (*Brassicaceae*) и его особенности в культуре *ex situ* в Южном Крыму // Черноморск. бот. журн. – 2006. – Т. 2, № 2. – С. 77-87.
- 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.
- СЕРЕБРЯКОВ И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. – М. – 1952. – С. 251.
- СМИРНОВА О. В., ЗАУГОЛЬНОВА Л. Б., ТОРОПОВА Н. А. и др. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – С. 172-181.
- РЫФФ Л. Э. Редкие растения осыпей Крыма // Тр. Никит. ботан. сада. – Ялта, 2001. – Т. 120. – С. 58-63.

Рекомендуе до друку
Ан.В. Єна

Отримано 03.02.2009 р.

Адрес автора:

А. Р. Никифоров
Никитский ботанический сад-
Национальный научный центр УААН
г. Ялта,
Крым, 98648,
Украина
E-mail: herbarium.47@mail.ru

Autor's address:

A. R. Nikiforov
Nikita Botanical Garden-
National Scientific Center UAAS
Yalta,
Crimea, 98648
Ukraine,
E-mail: herbarium.47@mail.ru