

Особенности зимовки реликтового эндемика горного Крыма *Silene jailensis* N.I. Rubtzov (*Caryophyllaceae*) в природных условиях и ex situ на Южном берегу Крыма

АЛЕКСАНДР РОСТИСЛАВОВИЧ НИКИФОРОВ

NIKIFOROV A.R. 2008: Peculiarities of wintering of relict endemic plant of mountain Crimea *Silene jailensis* (*Caryophyllaceae*) ex situ of South Crimea and in natural conditions. *Chornomors'k. bot. z.*, vol. 4, N1: 33-43.

The relict endemic of flora of the mountain Crimea *Silene jailensis* is known from four places in upper belt of the Crimea Mountains. Small quantity of the endemic (500 plants) is explained by the taxon genesis in upper belt, which was destroyed. The seasonal rhythm of plants was studied in natural conditions and in conditions ex situ in low belt in subtropic climate.

Keywords: *Silene jailensis*, Crimea, life form, season rhythm

НИКИФОРОВ. О.Р., 2008: Особливості зимівлі реликтового ендеміка гірського Криму *Silene jailensis* (*Caryophyllaceae*) в природних умовах та ex situ на Південному березі Криму. *Чорноморськ. бот. ж.*, т. 4, N1: 33-43.

Реликтовий ендем флори гірського Криму *Silene jailensis* відомий з чотирьох місцезростань у верхньому поясі Кримських Гір. Незначна кількість ендемів (500 рослин) пояснюється походженням виду з верхнього поясу, який нині зник. Сезонний ритм рослин вивчався в природних умовах та в умовах ex situ в субтропічному кліматі нижнього поясу.

Ключові слова: *Silene jailensis*, Крим, біоморфа, сезонний ритм

Эндемик *Silene jailensis* N. I. Rubtzov¹ – относят к реликтам доплейстоценовой флоры Крыма [ДИДУХ, 1991, АН.В. ЕНА, АЛ.В. ЕНА, 2001]. В Горном Крыму *S. jailensis* индицирует ландшафтные экотоны южного макросклона Главной гряды Крымских гор – плато/стена и стена/склон из верхнеюрских известняков и продуктов их разрушения [АН.В. ЕНА, АЛ.В. ЕНА, 2001].

Другое предположение мыслит этот вид поздним плейстоценовым мигрантом, генетически близким к *S. linearifolia* Otth. (вида кавказской флоры, распространенного на скалах альпийских поясов) [ГРОССЕТ, 1979]. По Г.Э. Гроссету: «... виды, распространение которых ограничено яйлами, не могли появиться в Крыму раньше плейстоцена, так как на протяжении большей части неогена область главной гряды Крымских гор была приподнята над уровнем моря на небольшую высоту и состояла из невысоких платообразных массивов, на поверхности которых в условиях субтропического климата формировалась красноцветная кора выветривания. Горные ландшафты Крыма оформляются только к началу плейстоцена. Во время плейстоценовых оледенений на яйлы Крыма мигрируют высокогорные и эвритермные виды Кавказа...» [ГРОССЕТ, 1979: 39].

По последним данным, *S. jailensis* относится к секции *Pinifoliae* Chowdhuri, а родственные нашему эндемику виды распространены в Малой Азии [ФЕДОРОНЧУК, 2006].

В настоящее время известны четыре малочисленные, узко локализованные, изолированные друг от друга местообитания популяций *S. jailensis*. Крупнейшая популяция обнаружена в 2002 году на юго-восточном склоне Никитской яйлы (более

© А.Р. Никифоров
Чорноморськ. бот. ж., 2008, т. 4, N1: 33-43.

¹ Латинские названия растений приводятся по [ЧЕРЕПАНОВ, 1989]

300 экземпляров) [НИКИФОРОВ, 2004]. Численность вида в Горном Крыму предположительно не превышает 500 особей [АН.В. ЕНА, АЛ.В. ЕНА, 2001; НИКИФОРОВ, 2004].

Экстремальную для выживания вида малочисленность *S. jailensis* поясняют слабой адаптацией этого вида к условиям климата современных южных прибрежных склонов Крымской яйлы (на высоте 1300 – 1450 м н.у.м.) [АН.В. ЕНА, АЛ.В. ЕНА, 2001].

Местообитания малочисленных популяций *S. jailensis* отличается высокая степень фрагментации. Вид тяготеет к произрастанию на скалах северо-восточных экспозиций (сравнительно более прохладных) в эконишах с ослабленной межвидовой конкуренцией [АН.В. ЕНА, АЛ.В. ЕНА, 2001].

Автор данной работы обратил внимание на то, что в составе открытой им популяции на Никитской яйле группы растений *S. jailensis* произрастают на склонах южных экспозиций, а третья по численности популяция расположена на высоте 800 – 850 м н.у.м. (на скалистых склонах массива-отторженца Парагильмен в поясе крымскососнового леса). Остальные же местообитания популяций вида сконцентрированы на высоте 1390 – 1430 м н.у.м. в верховьях реки Авунда между Никитской и Гурзуфской яйлами и никогда не встречались на скалистых обрывах Бабуган-яйлы (до 1545 м н.у.м.). [АН.В. ЕНА, АЛ.В. ЕНА, 2001].

Таким образом, гипотетически допустимы два варианта эколобиогенеза реликта в иной, чем современная яйлинская, термической обстановке. Только комплексный анализ приспособительных признаков *S. jailensis* может объективно свидетельствовать или о его генетической близости к высокогорным видам-микротермам, или об автохтонном биоэкологическом становлении.

Методика исследования

Известные ландшафтно-экологические и популяционно-количественные параметры вида фиксируют его современное положение [АН.В. ЕНА, АЛ.В. ЕНА, 2001, НИКИФОРОВ, 2004]. Комплексное изучение онто-морфогенетических особенностей вида затруднено труднодоступностью местообитаний *S. jailensis* [АН.В. ЕНА, АЛ.В. ЕНА, 2001].

Целью данной работы служит выявление реликтовых признаков вида.

Зимовка растений *S. jailensis* в культуре сопоставлялась с зимовкой вида в природной среде. Под зимовкой подразумевается календарный период с октября – ноября по март. Исследования проводились в 2002 – 2006 гг.

Основной задачей работы было выявление и анализ различий в фенологии развития растений *in situ* (яйлинский пояс макросклона) и *ex situ* (нижний приморский пояс макросклона) Южного Крыма. Изучался ритм развития растений вида: продолжительность и сроки вегетации, период цветения, зимовка, выявлялись периоды заложения почек, исследовались условия для формирования зачатков вегетативных и генеративных побегов будущего года в почках.

Предварительным этапом в выполнении работы была интродукция вида в культуру и формирование условий для развития растений вида *ex situ*.

Результаты исследования

Особенности распространения и местообитания вида.

В природной среде изучались растения в составе крупнейшей популяции *S. jailensis* на юго-восточной бровке Никитской яйлы на высоте 1350 – 1400 м н.у.м. (экологические условия склона и бровки раскрыты в предыдущей публикации [НИКИФОРОВ, 2004]).

Местный ландшафт в целом характеризует разнообразие экониш на крутом (от 30 до 50°) обвальном склоне общей юго-восточной экспозиции. Климатическую специфику местных условий формируют среднеосенне-зимне-средневесенний

температурный пессимум, внесезонные заморозки, прохладное лето, резкие суточные и годовые колебания температуры воздуха, летняя облачность, высокая солнечная радиация, преобладание осадков в виде снега, большее, чем в нижнем приморском поясе, количество летних осадков.

S. jailensis произрастает на открытых прогреваемых солнцем крутых склонах, на скалах, в трещинах и бровках, которые лишь периодически покрываются снеговым покровом (он сдувается или быстро тает даже при низкой температуре воздуха при дневном прогреве). Ранней весной эти скалы быстро освобождаются от снега. Когда в местах произрастания вида днем маломощные грунты более или менее нагреваются, мощный снеговой покров еще покрывает большую часть яйлы.

S. jailensis избегает местообитаний с длительно сохраняющимся снежным покровом (под карнизами уступов, в глубине ниш и в днищах трещин, на осыпях у подножия склонов) и (или) с обилием растений-конкурентов. Вид избирает исключительно узкий экологический спектр условий, в котором мог бы развиваться вне ценотического влияния более активных морозостойких конкурентов и вступать ранней весной в вегетационный период.

Экотопическую дифференциацию местообитаний склона определяют активность сейсмо-гравитационных и денудационных процессов, микроориентация склонов отдельных покрытых трещинами скал и глыб, а также распространение по осыпи древесных растений: по осветленной части склона – *Pinus kochiana* Klotzsch ex C. Koch, по затененной – *Fagus orientalis* Lipsky.

S. jailensis произрастает здесь как на отвесных скалах и обрывах вдоль бровки склона яйлы, так и на скалах под пологом сосен.

Скалистые поверхности часто усеивает плотный слой хвойного опада. В таких условиях получили преимущество в развитии длиннокорневищные злаки, осоки, а в тени под пологом крон – фиалка скальная (*Viola oreades* Boiss.). Эти растения совместно формируют травянистый покров под пологом сосен на щебнистых грунтах. Все светолюбивые виды-петрофиты (полукустарнички и травы) оказались здесь вытесненными на периферийные частично затененные участки склона.

Итак, *S. jailensis* произрастает не только в составе петрофитона, но и в составе частично затененных фитоценозов с разнообразной по экологии петрофитной растительностью.

S. jailensis постоянно сопутствуют растения следующих видов: *Allium saxatile* Bieb., *Alyssum obtusifolium* Stev. ex DC., *Androsace taurica* Ovcz., *Asperula caespitans* Juz., *Asplenium ruta-muraria* L., *A. trichomanes* L., *Bupleurum exaltatum* Bieb., *Draba cuspidata* Bieb., *Cerastium beibersteinii* DC., *Campanula taurica* Juz., *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., *Cruciata taurica* (Pall. ex Willd.) Soo, *Helianthemum orientale* (Grosser) Juz. et Pozd., *H. stevenii* Rupr. ex Juz. et Pozd., *Iberis saxatilis* L., *Onosma polyphyllum* Ledeb., *Galium mollugo* L., *Minuartia taurica* (Stev.) Graebn., *Myosotis popovii* Dobroc., *Paronychia cephalotes* (Bieb.) Bess., *Potentilla geoides* Bieb., *Pulsatilla taurica* Juz., *Saxifraga irrigua* Bieb., *Sideritis taurica* Steph., *Sedum acre* L., *Seseli lehmannii* Degen, *Teucrium chamaedrys* L., *Teucrium jailae* Juz., *Thymus jailae* (Klok. et Shost.) Stank (обилие видов по шкале Браун-Бланке +).

Жизненная форма вида.

S. jailensis относится к жизненной форме симподиальных полукустарничков. Эта жизненная форма характерна для растений районов с аридным и субаридным климатом. На Никитской яйле в составе петрофитона и растительности петрофитной степи произрастает еще 25 видов полукустарничков [ГОЛУБЕВ, 1969].

Особенностями всех полукустарничков являются разная степень одревеснения многолетних органов; частичное или полное отмирание генеративных побегов; развитие монокарпических побегов по ди- или полициклическому типу: формирование

укороченных вегетативных побегов накануне зимовки и их переход в генеративное состояние на следующий год; отмирание вегетативных верхушек побегов только в особо жестких условиях высокогорий (на Памире) [ГОЛУБЕВ, 1968 а,б, 1969; БЕСПАЛОВА, 1960; СТЕШЕНКО, 1956, 1974, 1976].

По известной классификации симподиальных полукустарничков яйлы [ГОЛУБЕВ, 1969] *S. jailensis* относится к мезополукустарничкам (скелетные ветви приземистые; годовые приросты, удлиняясь, стелятся, генеративные и вегетативные побеги не поднимаются в высоту выше 30 см). По типу многолетней побеговой системы это стланцевый (шпалерный) полукустарничек с надземным развитием побегов без придаточных корней на скелетных ветвях. По типу корневой системы *S. jailensis* относится к стержнекорневым растениям; по структуре побега – к полурозеточным видам. Вид имеет черты ксероморфизма (узколистность, опушение, полусферическая подушкообразная форма куста) (рис. 1, 2).

Особенности сезонного развития и зимовка в природных условиях.

В природных условиях ростовые процессы у растений обычно фиксируются в апреле. Первыми у растений раскрываются заложенные в прошлом году открытые верхушечные почки на прошлогодних приростах. Позже раскрываются почки в нижних частях растений (спящие почки на скелетных ветвях и каудексе). Еще позже раскрываются средние по расположению на побегах (на прошлогодних приростах) и пазушные по генезису почки. Все эти почки вступают в весеннее развитие, формируя розеточные побеги.

В мае и июне в пазухах зеленых листьев терминально расположенных розеток закладываются почки. Эти не зимовавшие почки сразу раскрываются и развиваются в розеточные побеги летней генерации.

В природных условиях в начале лета у *S. jailensis* формируется морфоструктура из системы розеточных побегов, развившихся из почек двух сезонных генераций. Это побеги из **перезимовавших почек** – терминальных, пазушных (в пазухах отмерших листьев) и спящих (на гипокотиле и нижних участках одревесневших скелетных ветвей); а также побеги из **почек поздневесеннего и раннелетнего генезиса** – пазушных (в пазухах при зеленых листьях).

В июне в боковых розетках, развитых из поздневесенних и раннелетних по времени закладки почек при зеленых листьях терминальных побегов, закладываются зачатки генеративных органов.

Таким образом, **зачатки генеративных органов *S. jailensis* не зимуют. Они формируются только с начала лета в побегах-розетках, которые берут начало из пазушных почек при зеленых листьях средневесенней генерации на терминальных побегах.**

Вегетативные терминальные и боковые побеги удлиняются и слабо приподымаются над поверхностью. В июле образуется полусферическая морфоструктура растения из сближенных один к другому более или менее удлиненных вегетативных побегов.

С середины июля и в августе формируются полурозеточные генеративные побеги с соцветием-кистью, редуцированным до одиночных цветков (от одного до пяти). Генеративные побеги концентрируются на границах прошлогодних приростов, там, где весной и ранним летом развивалась терминальная розетка листьев и закладывались почки поздневесенне-раннелетней генерации. Их плотно окружают вегетативные побеги, развитые в верхней (удлиняющейся и стелящейся) и нижней частях растения. Молодые и зрелые экземпляры *S. jailensis* имеют подушкообразный облик.



Рис. 1. Зимующий экземпляр *Silene jailensis*. Вверху – розеточные побеги; внизу – розетка из почек гипокотиля и пазушные розетки в нижней части растения.

Fig. 1. An individual of *Silene jailensis* in winter. Above: rosette shoots; below: – axillary and hypocotyl buds' rosette in the lower part of a plant.

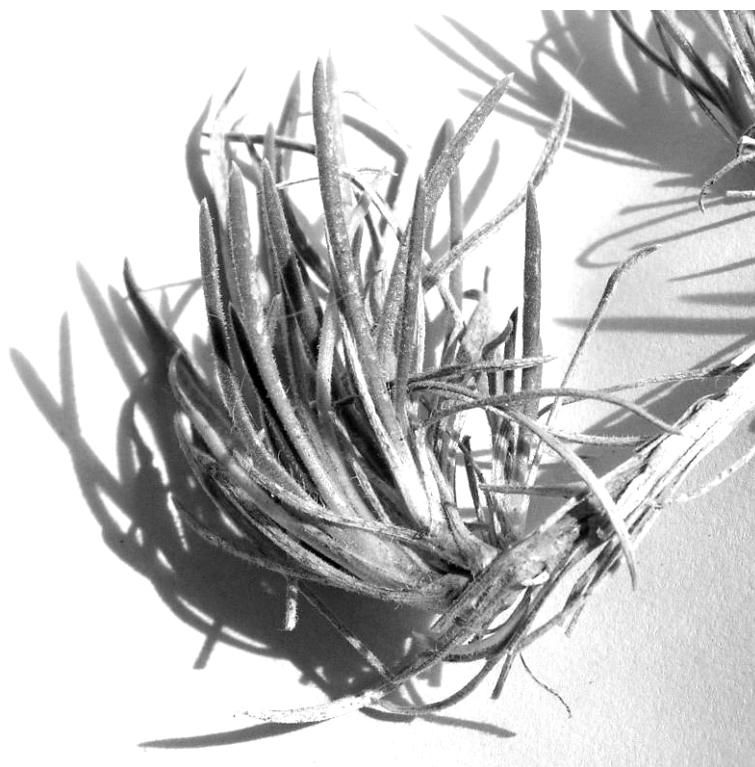


Рис. 2. Зимующий экземпляр *Silene jailensis*. Розеточные побеги. Вверху – терминальные розетки и розетки из пазушных почек в средней части побегов растения; внизу – терминальный побег с розетками в пазухах зеленых листьев.

Fig. 2. An individual of *Silene jailensis* in winter. Rosette shoots. Above:– axillary and terminal rosettes in the middle part of a plant; below: – terminal shoot with green leaves axil rosettes

Обычно в начале цветения у растений наблюдается масса пустоцветов и генеративных побегов без цветков. Причина в том, что на развитие зачатков генеративных органов вида существенно влияют термические условия. При прохладной погоде и заморозках в момент закладки зачатков и формирования генеративных органов, цветки не завязываются. Дефицит тепла в этот период приводит к уменьшению доли генеративных побегов и бесплодности цветков.

В ходе наблюдений были определены сезонно-временные периоды основных этапов генеративного развития вида. Так, цветение вида продолжается полтора (два) месяца, охватывая середину и конец лета (на скалах цветение начинается в июле, а заканчивается к середине августа; на скалах в условиях частичного затенения цветение продолжается с конца июля по конец августа – сентябрь).² Плодоношение наблюдается с конца августа по сентябрь, а диссеминация – в сентябре – октябре (отдельные коробочки с семенами наблюдаются в ноябре и даже марте). К концу августа и сентябрю генеративные побеги полностью отмирают до многолетней основы растения.

В конце цветения из сближенных междоузлий на верхушках побегов образуются позднелетние розетки. В сентябре все листья, оставшиеся зелеными к этому времени, массово отмирают.

Итак, вегетативное развитие растений заканчивается в начале осени, когда массово отмирают листья, а годовые вегетативные приросты одревесневают. Почки закладываются в августе и сентябре: спящие – по всей многолетней основе растения (на скелетных ветвях, каудексе), терминальные и пазушные – на верхушках побегов, на их годовом приросте – в пазухах отмирающих листьев. Почки мелкие, с зачаточной вегетативной основой будущих побегов. От морозов почки оберегает приземное расположение растений. Кроме этого, спящие почки скрыты в слое коры, а открытые верхушечные почки – в покрывах отмерших прошлогодних листьев.

В природе *S. jailensis* зимует в форме приземистых ветвей в обрамлении ветоши. Вид проявляет себя здесь как **летнезеленое растение с одной весенне-раннеосенней генерацией листьев и побегов**. Растения зимуют в состоянии вегетативного покоя, который продолжается с октября по апрель.

Особенности сезонного развития и зимовка *ex situ* в Южном Крыму.

Растение, перезимовавшее *Ex situ* вида включает помимо одревесневших частей побегов еще и систему розеточных побегов с зелеными листьями (рис. 1, 2). К зиме у растений сформированы или розетки из зачаточных листочков или хорошо развитые розеточные побеги с полноценными листьями (рис. 1, 2). Терминально расположенные розетки развиваются еще с осени из пазушных почек при зеленых листьях в верхних частях побегов. Другие летне-осенние по времени заложения почки (пазушные при отмерших листьях и спящие в основании скелетных ветвей и на гипокотиле) или остаются спящими, или в благоприятных условиях могут раскрыться по всему растению поздней осенью, зимой (во время оттепелей), ранней весной. Все побеги развиваются в позднеосенне-зимне-средневесенний период как розетки (рис. 1, 2).

В мае все перезимовавшие розеточные побеги удлиняются. В этот период в боковых розетках, сформировавшихся из пазушных почек при зеленых листьях осенней генерации на верхушках прошлогодних приростов, закладываются зачатки генеративных органов (рис. 1, 2). Почки, дающие розеточные побеги в которых весной закладывается генеративная сфера, раскрываются еще осенью.

Итак, ***ex situ* в климате нижнего пояса зачаточные генеративные органы *S. jailensis* не зимуют, а образуются только весной. Время закладки генеративных зачатков в розеточных побегах приурочено к началу мая.**

² Здесь процесс развития генеративных зачатков в пазушных розетках более растянут.

В мае-июне у растений формируется морфоструктура из системы более или менее удлинённых вегетативных побегов (терминальных и боковых) и группы розеточных побегов у верхушек прошлогодних приростов с генеративными органами. Летом все вегетативные побеги максимально удлиняются, а генеративные полурозеточные побеги зацветают в местах своего весеннего розеточного развития.

Цветение *S. jailensis* ex situ наблюдается с конца мая по июль.

В августе активность ростовых процессов у растений уменьшается: усыхают нижние листья бывших розеток, новые пары листьев на верхушках побегов формируются медленно, из сближенных междоузлий на верхушках побегов постепенно формируют терминальные розетки. В этот период закладываются первые почки новой генерации, отдельные из них распускаются сразу после заложения, а осенью развиваются в розеточные побеги (рис. 1).

В августе – сентябре листья весенне-летней генерации в нижних и средних частях удлинённых побегов полностью отмирают, а в августе отмирают генеративные побеги. Растение сохраняет зелеными только летние по времени образования листья в терминальных розетках и розетки листьев из раскрывшихся пазушных и спящих почек.

Период в сезонной жизни *S. jailensis*, в августе после окончания цветения, отличают процессы характерные для состояния летнего (в период засухи) относительного покоя растений, органичных для условий субтропического климата.

Ранней и средней осенью, при осадках и снижении температуры воздуха с 20 до 10°C, растения продолжают активное развитие. Верхушечные розетки *S. jailensis* начинают удлиняться: терминально нарастают парами супротивных листьев. В пазухах при этих листьях закладываются почки, из которых при благоприятных условиях сразу формируют розетки. В это же время раскрываются спящие почки на гипокотиле (каудексе) и скелетных ветвях.

К зиме растение состоит из системы одревесневших побегов прошлых лет и текущего года, а также новой формирующейся системы побегов будущего года.

Эту систему составляют: 1. терминальные розетки с листьями осенней генерации; 2. розеточные побеги летней генерации из раскрывшихся летом почек на гипокотиле, на прошлогодних приростах и на скелетных ветвях; 3. притерминальные боковые розетки, развитые из пазушных почек при зеленых листьях осенней генерации; 4. не раскрывшиеся пазушные почки в пазухах при усохших листьях и спящие почки на гипокотиле (каудексе) и скелетных ветвях растений (рис. 1, 2).

Ex situ почки у *S. jailensis* закладываются в июле – сентябре. В условиях климата нижнего пояса они частью трогаются в рост уже летом, осенью, продолжая раскрываться и зимой.

Развитие побегов прекращается при понижении среднесуточной температуры воздуха ниже 7 °С, а раскрытие почек – при температуре воздуха ниже 5 °С. При заморозках (среднесуточные температуры ниже 0 °С) часть листьев отмирает. Состояние относительного зимнего покоя представляет собой завершающий этап сезонного разрастания *S. jailensis*.

Итак, в отличие от природных условий, ex situ наблюдается осеннее (зимнее) развитие *S. jailensis*. Вид здесь проявляется как **летне-зимнезеленое растение с двумя генерациями листьев и побегов (весенне-летней и среднелетне-осенне-зимне-ранневесенней)**. Зачатки генеративных органов *S. jailensis* ex situ не зимуют, а формируются весной в перезимовавших боковых розетках у терминальных частей прошлогодних приростов.

Влияние условий зимовки на сезонное развитие.

Обнаруживается различие между сезонным ритмом и генеративным развитием *S. jailensis* в природных условиях и ex situ. Особенности зимовки существенно влияют на сроки зацветания растений вида.

Закладка и раскрытие пазушных почек в терминальной части растений *S. jailensis* *ex situ* происходит поздней осенью, а их розеточное развитие приурочено к зиме и ранней весне. Закладка и развитие зачатков генеративных органов в розетках происходит в апреле и мае, а цветение генеративных побегов – в мае и июне.

In situ лишь в апреле на верхушках прошлогодних приростов формируются зеленые листья, в пазухах которых в мае – июне закладываются почки, дающие начало побегам летней генерации – розеткам, в которых происходит закладка и развитие генеративной сферы побегов. Их цветение приурочено к июлю и августу.

Отметим, что ***in situ* и *ex situ* наблюдается формирование генеративных органов в уже теплое время года после зимовки растений. Генеративные органы закладываются только в притерминально расположенных боковых розеточных побегах, которые развиваются только из пазушных почек зеленых листьев.**

В природных условиях вид развивается как **летнезеленое** растение с единственной генерацией побегов и листьев и продолжительным периодом покоя. В климате нижнего приморского пояса *S. jailensis* проявляет себя как **летне-зимнезеленый** вид с двумя периодами относительного покоя, с одной основной генерацией листьев и побегов (весенне-летней), и второй, менее значимой в ассимиляционном плане (осенне-зимне-ранневесенней). Вторая генерация реализуется в форме розеточных побегов, во время зимовки которых происходит накопление пластических веществ растений для их весенне-летнего развития.

Оба типа роста побегов присутствуют среди различных по жизненным формам растений яйлы [ГОЛУБЕВ, 1968а,б, 1978] и среди симподиальных полукустарничков [ГОЛУБЕВ, 1969]. Формирование генеративных побегов в терминальных частях полудревесных биоморф отмечалось ранее [ГОЛУБЕВ, 1968, 1970]. Известен метод обоснования крайних экологических условий для развития вида через использование данных изменения ритма развития и морфогенеза растений (по времени заложения и степени формирования генеративной сферы в почках возобновления растений) в разных высотных поясах [ГОЛУБЕВ, 1970].

Особенностью *S. jailensis* служит тот факт, что **у вида в любых условиях развития, как в зимующих почках, так и в зимующих розеточных побегах отсутствуют зачатки генеративных органов.** Они образуются в притерминально расположенных боковых розеточных побегах уже после их зимовки или, в более жестких условиях, в розеточных побегах, развивающихся из поздневесенне-раннелетней генерации пазушных почек.

Причины малочисленности вида.

Очевидно, что вид развивается ныне в крайних экологических условиях, среди более активных и морозостойких растений-конкурентов. Вид тяготеет к оптимально освещенным весной и частично затененным и увлажненным в период среднего – позднего лета экотопам.

Весенний прогрев открытых для освещения скал способствует тому, что в местообитаниях вида относительно рано тает снег, нагревается грунт. Растения начинают вегетацию с развития розеток из открытых почек на верхушках прошлогодних приростов. Интенсивность процесса зависит от ежегодной весенней динамики потепления: от этого фактора зависит рост листьев и заложение почек в их пазухах, формирование розеточных побегов из пазушных почек, закладка и развитие в них генеративных органов.

На яйле цветение вида совпадает с наиболее засушливыми здесь условиями. Пик тепла на яйле обычно не сочетается с необходимой для полноценного цветения петрофитов атмосферной влажностью. Атмосферные осадки впитываются толщей известняков, а грунт быстро высыхает. В июле – августе массово цветут растения в карстовых воронках и других депрессионных формах рельефа, в местах, где

происходит регулярная конденсация влаги из воздуха, где накоплен мощный слой почвы. В петрофитных степях и типичных петрофитонах, цветение массы растений к этому времени уже заканчивается [ГОЛУБЕВ, НИКИФОРОВ, 1995]. Петрофиты в середине и конце лета могут цвести на скалах лишь в условиях некоторого затенения, при котором влага, конденсируясь в трещинах, днем испаряется не столь быстро как на открытых скалистых обнажениях. Именно этим, а не каким-либо другим, фактором можно пояснить произрастание особей *S. jailensis* или на контрфорсах с экспозициями северных румбов [Ан.В. Ена, Ал.В. Ена, 2001] или на склонах различной ориентации в условиях частичного затенения скал и сосен.

Вид на яйле хронически попадает в климатически обусловленную стрессовую ситуацию, развиваясь весной и в начале лета в условиях дефицита тепла, а в середине и конце лета – дефицита влаги, что существенно отражается на качестве прохождения растениями генеративных фаз. Основной урожай дает сравнительно незначительная часть цветков, зачатки которых развивались при нарастающей динамике потепления и при условии обильных осадков.

Выводы

1. Отличием сезонного ритма вида *ex situ* от развития в природных условиях служат особенности зимовки: *ex situ* вид зимой продолжает развитие, *in situ* – погружается в длительный покой.

2. *Ex situ* у растений вида, помимо весенне-летней генерации побегов, развивается осенне-зимняя генерация розеточных побегов; *in situ* у растений наблюдается весенне-летне-раннеосенний ритм развития одной весенне-летней генерации побегов.

3. Латентная в природных условиях осенне-зимняя генерация побегов определяет календарные сроки вступления вида в генеративное развитие: цветение *ex situ* проходит с конца мая по июль в наиболее оптимальных для вида условиях по сочетанию тепла и влаги; *in situ* цветение хронологически сдвинуто на два месяца – в более засушливые условия середины и конца лета.

4. Реликтовым признаком вида служит весенний генезис зачатков и развитие не зимующих генеративных органов в терминально расположенных розеточных побегах, развивающихся из пазушных почек при зеленых листьях.

5. Основной причиной малочисленности вида служит его развитие в условиях абиотического климатически обусловленного стресса: весенне-раннелетнего развития (вегетации) в условиях дефицита тепла и летнего (вегетации и цветения) – в условиях дефицита влаги.

Список литературы

- БЕСПАЛОВА З.Г. К биологии полукустарничков–эдификаторов фитоценозов ногайских пустынных степей и сухих степей Центрального Казахстана // Ботан. журн. – 1959. – Т.44, № 1. – С.1462-1468.
- ДИДУХ Я.П. Растительный покров Горного Крыма (структура, динамика, эволюция и охрана) – К.: Наук. думка, 1992. – С. 254.
- ГОЛУБЕВ В.Н. О морфогенезе шпалерных вегетативно неподвижных кустарничков крымской яйлы // Биол. науки – 1968 а. – № 9. – С. 58-63.
- ГОЛУБЕВ В.Н. О морфогенезе моноподиальных полукустарничков крымской яйлы // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1968 б. – Т.73 (4), вып. 4. – С. 63-71.
- ГОЛУБЕВ В.Н. Про морфогенез симподіальних напівчагарничків кримської яйли // Укр. ботан. журн. – 1969. – Т. 26, № 2. – С. 37-42.
- ГОЛУБЕВ В.Н. Изменение ритма развития и морфогенеза солнцезвета Стевена (*Helianthemum stevenii* Rurp.) в разных высотнорастительных поясах Крымских гор // Ботан. журн. – 1970. – Т. 55, № 3. – С. 457-458.
- ГОЛУБЕВ В.Н. Эколого-биологические особенности растений и растительных сообществ Крымской яйлы // Труды Гос. Никит. ботан. сада. – 1978. – Т. 74. – С. 5-70.

- ГОЛУБЕВ В.Н., НИКИФОРОВ А.Р. Эколого-биологическая структура основных типов растительности прибрежного юго-восточного склона Никитской яйлы // Укр. ботан. журн. – 1995. – Т. 100, № 2. – С. 185-193.
- 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 - 35.
- НИКИФОРОВ А.Р. Популяция *Silene jailensis* N.I. Rubtsov (Caryophyllaceae) в составе экосистемы юго-восточного прибрежного склона Никитской яйлы // Труды Никит. ботан. сада – национал. научн. центра. – 2004. – Т. 123. – С. 29-35.
- СТЕШЕНКО А.П. Формирование структуры полукустарничков в условиях высокогорий Памира. – Душанбе, 1956. – 162 с.
- СТЕШЕНКО А.П. О сезонном ритме развития и морфологии растений каменистых осыпей высокогорий Памира // Проблемы ботаники. – 1974. – Т. 12. – С. 213-219.
- СТЕШЕНКО А.П. О соотношении живых и отмерших частей у растений высокогорий Памира // Экология. – 1976. – № 6. – С. 27-34.
- ФЕДОРОНЧУК М.М. *Silene* L. sensu lato в Україні: огляд роду *Silene* sensu stricto (Caryophyllaceae) // Укр. ботан. журн. – 1997. – Т. 54, № 6. – С. 557-564.
- ФЕДОРОНЧУК М.М. Родина *Caryophyllaceae* Juss. у флорі України: систематика, географія, історія розвитку : Автореф. дис. ... доктора біологічних наук. – Київ, 2006. – 40 с.
- ЧЕРЕПАНОВ С.К. Высшие сосудистые растения СССР. – М., 1989. – 410 с.

Рекомендує до друку
В.В. Корженевський

Отримано 06.02.2008 р.

Адрес автора:

А.Р. Никифоров
Никитский ботанический сад-
Национальный научный центр УААН
г. Ялта, АР Крым, 98648,
Украина
E-mail: nbs1812@ukr.net

Autor's address:

A.R. Nikiforov
Nikita Botanical Garden-
National Scientific Center UAAS
Yalta, Crimea, 98648
Ukraine
E-mail: nbs1812@ukr.net