

Большой жизненный цикл *Sobolewskia sibirica* (Willd.) P.W. Ball (*Brassicaceae*) и его особенности в культуре ex situ в Южном Крыму

АЛЕКСАНДР РОСТИСЛАВОВИЧ НИКИФОРОВ

NIKIFOROV A.R. 2006: The Life Cycle of *Sobolewskia sibirica* (Willd.) P.W. Ball (*Brassicaceae*) and its Peculiarities ex situ in the Southern Crimea. *Chornomors'k. bot. z.*, vol. 2, N2: 77-87.

The life cycle of rare Crimean endemic species *Sobolewskia sibirica* (Willd.) P.W. Ball (*Brassicaceae*) growing on the screes of Crimean Mountains has been studied. The ontogenesis phases and life conditions have first been revealed and life form has first been determined. Data obtained from field observation and ex situ cultivation were checked.

Keywords: the Crimea, life cycle, life form, rythm of seasonal development, Sobolewskia sibirica

Ключові слова: Крим, життєвий цикл, биоморфа, ритм сезонного розвитку, Sobolewskia sibirica

Вступление

Раритетный вид флоры Горного Крыма *Sobolewskia sibirica* (Willd.) P.W. Ball¹ периодически изучался в разных ботанико-экологических аспектах [ЛУКИНА, 1948; РЫФФ, 2001; ЛЬІНСЬКА, 2005]. Тем не менее, практически все стороны его онто- и морфогенеза, продолжительность жизненного цикла, смена возрастных состояний и жизненная форма остаются слабоизученными и неопределенными.

Вид относится к числу труднодоступных для наблюдений и сравнительно малочисленных элементов флоры Крыма. Его популяции спорадически встречаются на осыпях и скалах. В середине прошлого века были известны предельно географически обобщенные местообитания вида: от Байдар и Ласпи до Алупки – «южнобережное», а также на осыпях Чатырдага – «чатырдагское» [ЛУКИНА, 1948]. Указывают, что вид присутствует и на Южном берегу Крыма [ЛЬІНСЬКА, 2005].

S. sibirica - кальцефил, произрастающий на высотах от 700 до 1400 м н.у.м., где имеет два района распространения: осыпи от перевала Шайтан-Мердвень до западных окрестностей села Оползневое и над Алупкой (это не часть ЮБК, а определенный высотный пояс южного макросклона Главной гряды Крымских гор), а также осыпи массива Чатырдаг (юго-западный склон под вершиной Эклизи-Бурун и северо-восточный склон массива). Отдельные популяции вида по численности достигают сотен тысяч особей. Крупнейшая из них расположена на осыпи Чатырдага под вершиной Эклизи-Бурун [РЫФФ, 2001].

Вид *S. sibirica* – палеоэндем флоры Горного Крыма и включен в число элементов-индикаторов ландшафтного экотона Главной гряды Крымских гор – яйлинской стены, сложенной мраморизованными верхнеюрскими известняками и продуктами их разрушения [ЕНА АН.В., ЕНА АЛ.В., 2001]. По другим данным таксон является кавказским мигрантом, который вошел во флору Крыма только в плейстоцене [ГРОССЕТ, 1979].

Морфологическое описание вида выполнил М. Биберштейн (назвав вид *S. lithophila* M. Bieb.). Позже *S. sibirica* изучали О.Е. Шульц и Н.А. Буш. Были установлены генетически

¹ Латинские названия растений приводятся по Черепанову [ЧЕРЕПАНОВ, 1989]

родственные *S. sibirica* виды за пределами Крыма. Это *S. caucasica* N. Busch. – эндем центральной и восточной части Большого Кавказа и *S. clavata* (Boiss.) Fenzl. – вид, распространенный в Закавказье, Армяно-Курдистане, Малой Азии. Биберштейн предполагал, что *S. sibirica* (*lithophila*) и *S. caucasica* имели общего предка, который дал при отделении Крыма от Кавказа дочерние виды: в Крыму – *S. sibirica*, на Кавказе – *S. caucasica* [цит. по Лукиной, 1948].

Вышеназванные систематики не смогли четко установить жизненную форму и продолжительность жизненного цикла вида и трактовали эти параметры интуитивно, обладая ограниченной информацией. Биберштейн воспринимал *S. sibirica* как одно- и двулетнее растение с ползучим разветвленным корнем. Буш по продолжительности жизни отнес *S. sibirica* к однолетникам, а Шульц рассматривал вид как многолетник, цветущий в первый год развития. Относительно *S. sibirica* он писал, что старые растения имеют вертикально направленное, одревесневшее, многоглавое корневище [цит. по ЛЫНСКА, 2005].

Украинский систематик А.Ф. Ильинская изучила гербарные образцы растений вида из трех гербариев. Из проведенных наблюдений она пришла к выводу о том, что жизненная форма *S. sibirica* относится к типу травянистых кратко живущих поликарпиков, которые могут вегетативно размножаться придаточными корнями или же корневыми отпрысками. Автор обращает внимание на преобладание во всех гербариях молодых растений, зацветших впервые. Она подчеркивает, что старшие по возрасту растения, особенно с придаточными корнями или отпрысками, встречаются очень редко [ЛЫНСКА, 2005].

В указанной работе приводится морфологическое описание вида. По мнению А.Ф. Ильинской, *S. sibirica* - травянистый поликарпик до 20-40 см в высоту с одревесневшим стержневым корнем. Стебель растения прямой, восходящий, в основании и на верхушке расщепленный. Нижняя часть стебля редко опушена волосками. Нижние стеблевые листья голые, по краю иногда войлочные, долготочечковые (1-2 см в длину), округлые, с сердцевидной основой; верхние – короткочерешковые. Цветки белые (лепестки 3,5-5,0 мм длины), собранные в щиткоподобное соцветие. Плод голый с гладкой или невыразительно жилковатой поверхностью, кожистый, булавоподобный, цельный, одногнездный – односемянный стручочек 5-10 см в длину. Предполагается, что *S. sibirica* цветет в апреле-мае; плодоносит в июле-августе; размножается семенами и вегетативно [ЛЫНСКА, 2005].

Исследователь растительности крымских осыпей Л.Э. Рыфф указывает на то, что *S. sibirica* – однолетнее, реже двулетнее растение до 40 см высотой, с многочисленными побегами, округлыми крупногородчатыми листьями, белыми цветками. Плод – повислый нераскрывающийся, булавовидный, продолговатый, кожистый, гладкий, стручочек 9-10 мм длиной, содержащий одно, изредка два семени. Цветет с конца марта по май, плодоносит в мае-июле [Рыфф, 2001].

Л.Э. Рыфф считает, что адаптацией к существованию *S. sibirica* на осыпях является способность вида к круглогодичному прорастанию семян, в результате чего в каждой популяции есть особи, развивающиеся по яровому, озимому и двухгодичному циклу. Угрозу существованию популяций вида этот автор видит в механическом повреждении экземпляров при перемещении обломочного материала. Тем не менее, отмечено «хорошее» состояние популяций вида, без опасности их вымирания. Л.Э. Рыфф видит причину уязвимости вида в его эндемичности, однолетнем цикле развития, ограниченности числа популяций и пригодных для их существования экотопов [Рыфф, 2001].

Следует учесть, что почти все приведенные данные (кроме основных упомянутых мест произрастания) получены при поверхностном анализе гербарного материала и при беглых наблюдениях цветущих особей популяций в природе. По сути, они являются лишь предположениями, которые из-за недостатка биоморфологической информации воспринимаются не критично, переходят из работы в работу, служат основой для новых, далеких от реальности гипотез об этапах и характере морфогенеза, онтогенеза, жизненной формы и жизненного цикла вида. Точность же определения той или иной приспособительной

структуры и приспособительного комплекса вида в целом отражается на выводах об эколого-историческом прошлом ключевого во флорогенетическом отношении таксона Горного Крыма, становлении и закреплении его устойчивой жизненной формы и адаптационном потенциале вида в целом.

Итак, интуиция ученых иногда приводит их к ложным выводам. Этот пример показывает отсутствие объективной альтернативы, кроме исследований *ex situ* в стационарных искусственно сконструированных условиях, при изучении труднодоступных для наблюдений и малочисленных видов. Любые другие формы изучения узко локализованных видов, как выясняется, недостаточны.

Таким образом, целью работы является обоснование типа и продолжительности большого жизненного цикла, отслеживание становления оригинальной биоморфоструктуры, особенностей онто-морфогенеза, выявление спектра жизненных состояний, установление жизненной формы вида. В задачу исследования входит выявление стабильных приспособлений вида к условиям окружающей среды, изучение условий прорастания семян, выявление времени формирования и признаков растений-проростков и признаков других возрастных и жизненных состояний, развития вегетативных и генеративных органов, последовательность и формы сезонного побегообразования. Только в культуре детально прослеживается фенологический ритм развития растений: становление первичного побега, закладка почек с побегами будущего года, специфика перезимовки растения и последующее побегообразование, цветение, плодосозревание, диссеминация. Все эти данные в полевых условиях из-за труднодоступности местообитаний вида получить практически невозможно.

Методика исследования

Растения для морфологических и фенологических наблюдений выращивались в культуре *ex situ*. Их онто-морфогенез и смена возрастных состояний фиксировались по стандартной методике [СМИРНОВА, ЗАУГОЛЬНОВА, ТОПОРОВА и др., 1976]. Образцы для выявления признаков возрастных периодов выбирались при очевидных морфологических изменениях в развитии растений. В онто-морфогенезе растений выделялся генетически детерминированный комплекс признаков, свойственный индивидам в любых условиях произрастания и варианты их развития, приводящие к морфометрическому варьированию и полиморфизму. Анализ изменений служил основой для выводов о становлении структуры вида в определенное время жизненного цикла. Полученные в культуре данные экстраполировались на растения в природной среде и природные популяции: результаты изучения этапов онтогенеза сопоставлялись с образцами из природных популяций с дальнейшим выявлением их возрастного состояния по морфологическим признакам. Фенологический ритм в культуре также экстраполировался на условия природных популяций: последовательность смены фенологических фаз у растений в культуре периодически проверялась для растений в природной среде.

Исследование гербарных образцов. Начальный этап исследований заключался в анализе гербарных образцов, которые хранятся в гербарии Никитского ботанического сада (YALT). В сборах присутствуют кустящиеся или, реже, слабо кустящиеся и однопобеговые генеративные растения различной высоты. Все образцы вида в гербарии – генеративные растения с цветками или плодами. Часто цветки и плоды наблюдаются на одном и том же экземпляре, что свидетельствует о синхронизации фенологических фаз цветения и плодосозревания. Для образцов характерна морфологическая поливариантность высоты побегов, размеров (длины, толщины) гипокотыля, стержневого корня и боковых корней, листьев, плодов. Форма и густота соцветия также обусловлена комбинацией числа структурных элементов, число которых явно зависит от условий произрастания конкретных экземпляров. Варьирование количественных морфологических размерно-числовых показателей в структуре органов у образцов гербария, не позволяет абсолютизировать эти параметры для вида в качестве диагностических таксономических признаков.

Большинство экземпляров имеет схожую по расположению зону кущения генеративных побегов – укороченный выпуклый главный побег (утолщенный приземно-надземной стебель). В основании генеративных побегов в зоне кущения видны многочисленные чешуи (остатки черешков) усохших листьев. Ниже зоны кущения на отдельных образцах заметны генеративные побеги, ответвленные под землей от гипокотилия. Гипокотиль у гербарных образцов достигает длины 15 см. Длина гипокотилия такова, что часто в образец не входит даже верхний участок корневой системы. По всей протяженности гипокотиль имеет схожую толщину, которая вместе с длиной явно зависит от конкретных условий произрастания растений.

По образцам с корневой системой можно утверждать, что у вида стержневой, сравнительно короткий (до 10-12 см) корень. Корень сморщен и закручен в верхней части и не закручен в нижней части. Эти части главного корня имеют разную окраску: верхняя – серо-коричневая, а нижняя – беловатая. У цветущих растений вне одревесневших участков главного корня иногда заметны короткие (от 1 до 5 см) тонкие беловатые боковые корни. Генеративные растения в фазе плодосозревания отличаются полным одревеснением побегов, зоны кущения, гипокотилия, главного корня, единичных боковых корней. Гипокотиль часто сломлен и тогда заметна внутренняя полость, распространенная в стебель, побеги и корень. В структуре растений отсутствуют органы вегетативной подвижности и вегетативного размножения.

Однопобеговые образцы вида имеют упрощенную структуру слаборазвитых органов (корень, гипокотиль и единственный побег) и редуцированное до единичных цветков кистеобразное соцветие.

Некоторые признаки: основания усохших листьев, различия в степени одревеснения участков главного корня и морфологические различия главного и боковых генеративных побегов позволяют предположить, что вид имеет двулетний цикл онтогенеза: вегетация на первом и цветение на втором году жизни растения. Для вида явно характерен ди-циклический тип развития монокарпических побегов: цикл развития розетки сменяется циклом удлинённого генеративного побега. Одревеснение плодоносящих растений и внутренняя полость свидетельствует об их полном отмирании сразу после плодосозревания.

Биоморфологический анализ не выявил каких-либо особых признаков, препятствующих культивированию растений *S. sibirica* в нижнем поясе южного макросклона Горного Крыма. Этот вывод создал предпосылку для проведения интродукции экологически локализованного вида в условия культуры *ex situ* в Никитском ботаническом саду.

Исследование природной популяции. Для изучения условий местообитания и фенологических наблюдений в природной среде изучалась природная популяция на осыпи Чатырдага под вершиной Эклизи-Бурун. Экологический ресурс упомянутой осыпи раскрыт в предыдущей публикации [Никифоров, Волошин, 2005]. Ландшафт осыпи характеризует внешнее однообразие экониш на крутом с южными экспозициями склоне, покрытом чехлом грубых обломков. Специфику и дифференциацию условий местообитания формируют различная степень подвижности щебнисто-каменистого чехла обломков, погребенный под ним на разной глубине увлажненный глинистый и щебнистый субстрат, высокая солнечная радиация, резкие суточные и годовые колебания температуры воздуха, сильные ветры, летняя облачность, сравнительно большое количество летних осадков.

Растительный покров здесь имеет своеобразное выражение: мозаичен, представлен изолированными в пространстве малочисленными, бедными в плане видового разнообразия группировками петрофитов. Обычны травянистые длиннокорневищные растения, укореняющиеся в песчано-глинистом слое продуктов разрушения известняка и мелкоземы [Голубев, 1989, 1992, 1996]. Среди них: *Elytrigia strigosa* (Bieb.) Nevski, *Galium mollugo* L., *Teucrium chamaedrys* L., *Thymus callieri* Borb.

Рядом, но в иных условиях произрастают растения других биоэкологических типов: *Allium erubescens* C. Koch, *Asperula taurica* Pacz., *Centaurea semijusta* Juz., *Cruciata taurica*

(Pall.ex Willd) Soo, *Delphinium fissum* Waldst. et Kit., *Heracleum ligusticifolium* Bieb., *Paeonia daurica* Andr., *Rumex scutatus* L., *Pimpinella lithophila* Schischk., *Scrophularia goldeana* Juz., *Scutellaria orientalis* L., *Seseli lehmannii* Degen, *Sedum acre* L., *S. hispanicum* L. и им подобных. Среди этих растений и наблюдаются группы *S. sibirica*.

Указанная растительность индуцирует геоморфологическую фазу рельефа стабилизирующей осыпи. Эту фазу характеризует осыпная масса с обломками диаметром 2-25 см и мелкообломочным слоем. Слои хаотически смешиваются, а мелкозем погребен на сравнительно небольшой глубине (до 20 см). Такие экотопы с многослойным чехлом служат для поселения и развития стержнекорневых, луковичных, каудексовых, короткокорневищных, клубневых и других аналогичных по приспособлениям растений [ДЖУРАЕВ, 1974].

В 2003 году осыпь посещалась в июле и августе. В начале июля наблюдалось массовое цветение растений популяции, а плодосозревание только начиналось. Плоды растений были собраны в августе 2003 года (когда у растений популяции наблюдалось как окончание цветения, так и плодосозревание). Учитывая данные о внесезонной способности семян к прорастанию [РЫФ, 2001], односемянные стручочки сразу были посеяны в условия культуры *ex situ* на разную глубину от уровня почвы до 20 см глубины в искусственные грунты различающиеся по щебнистости.

Для обеспечения непрерывных наблюдений в культуре плоды *S. sibirica* были собраны с растений природной популяции и летом 2004 года. В этом году из-за июльских ливней к середине августа плоды с растений в основном уже осыпались, и их удалось обнаружить в малом количестве.

Интродукция в культуру *ex situ*. Первые проростки в культуре из высеванных летом 2003 г. односемянных стручочков появились в конце зимы 2004 г. (началом прорастания семян стал конец февраля). Все семена проросли к концу марта. Прорастание продолжалось чуть более месяца. Подсчет проростков показал близкое к 100% прорастание семян в культуре с разной глубины и независимо от качества грунта. Летом почти все растения, развивавшиеся в наиболее жестких условиях (из-за ограниченного полива и щебнистости грунта), погибли, но растения в условиях слабощебнистых и регулярно увлажняемых грунтов выжили и развивались нормально.

В 2005 г. начало прорастания семян в культуре было приурочено к началу марта, а конец – к началу апреля.

Таким образом, период прорастания семян *S. sibirica* в Южном Крыму практически не выходит за пределы условий гидротермического режима марта (стабильная влажность и среднесуточные температуры в амплитуде 5-10°C). Прорастание семян вида никогда не фиксировалось в другие сезоны года. Для семян *S. sibirica* характерен период летне-осенне-зимнего эндогенного покоя независимо от внешних условий.

Результаты исследования

Онтогенез, жизненные состояния и биоморфа вида в первый год: прегенеративные этапы развития. Проросток *S. sibirica* всходит надземно. Корешок разрывает покровы кожуры семени, а гипокотиль выносит семядоли на высоту до 20 см² над поверхностью грунта. Можно допустить, что в природе гипокотиль нарастает до тех пор, пока семядоли не достигнут поверхности и не будут возвышаться над ней. *S. sibirica*, как и некоторые другие растения в составе петрофитона, отличается особой пластичностью и способностью к “израстанию” гипокотилея [ГОЛУБЕВ, 1992].

Семядоли вида мясистые, мягкие, слабо опушенные, эллипсовидные (размеры существенно изменяются в разных условиях произрастания). Через 25-30 суток непосредственно над семядолями, у растения над невыраженным эпикотилем одновременно

² Полиморфизм размеров всех основных органов растений зависит от условий их произрастания.

супротивно разворачивается первая пара рассеченных листьев. Вторая пара листьев развивается в середине-конце апреля. К середине мая у растений отмирают семядоли. В этот период формируется третья и четвертая пара листьев (листья теперь формируются не вместе, а по одному), а пары до седьмой-десятой (и последующих пар) - в конце мая и в июне-июле.

В мае у наиболее развитых экземпляров в пазухах широких листьев второй-пятой пар, закладываются почки, которые дают новые боковые пары листьев в мае-июле. У всех листьев отсутствуют черты ксероморфизма, напротив, они сочные, мясистые. Пазушные почки с емкостью 3-4 узла, видимо, закладываются в каждом междоузлии, но развиваются лишь в основаниях самых крупных листьев. Остальные пазушные почки остаются спящими. Листья из боковых почек хотя и мельче, чем листья основной розетки, но существенно увеличивают ассимилирующую поверхность растения.

Итак, короткий утолщенный главный первичный побег – стебель – с верхушечным и пазушными конусами меристем, последовательно разрастаются с парами листьев со сближенными междоузлиями. В середине мая, когда семядоли усыхают, растения с розеткой из четырех-шести пар листьев на главном побеге вступают в фазу ювенильного развития.

У проростка и ювенильного растения активно развивается главный стержневой корень. Он за март достигает длины от 5 до 7 см. На поверхности главного корня, по мере нарастания, формируется система сравнительно коротких (от 1 до 5 мм) боковых корней. В неблагоприятных условиях (при щелбистости грунта) главный корень часто дугообразно изгибается, а боковые корни (один или несколько) начинают усиленно углубляться. Этот же процесс наблюдается и при механическом повреждении конуса нарастания главного корня. В этих случаях один или несколько боковых корней одновременно начинают выполнять функцию закрепления растения в субстрате, разрастаясь как в вертикальном, так и в горизонтальном направлениях. Частные случаи развития стержневой системы растений имеют множество вариантов. Длина, число и мощность боковых корней в корневой системе зависят от режима грунта и отклонений в развитии главного корня. Растения типичного габитуса, произрастающие в оптимальных условиях, имеют выделяющийся размерами стержневой корень, направленный вглубь грунта с незначительными изгибами и системой утолщенных боковых корней.

Таким образом, в генезисе корневой системы *S. sibirica* из зародышевого корешка развивается система главного стержневого корня с утолщающимися и разрастающимися в разных направлениях боковыми корнями.

В сентябре растения переходят в следующее возрастное состояние – имматурное, которое характеризуется процессами оптимального разрастания листовых пластинок, отмирания старых и появления новых листьев в одноостной розетке на первичном моноподиальном побеге. Структуру растения в имматурном состоянии характеризует розетка на приземистом (растение слабо приподнято над поверхностью) и утолщенном стебле. Розетка разрастается на протяжении вегетативного периода первого года до осени. К сентябрю число листьев в основной розетке обычно достигает 5-10 пар (10-20 листьев). Число листьев может быть и большим, но в самых жестких условиях пар листьев в первичной розетке всего три – четыре (6-8 листьев). Первые нижние листья розетки усыхают уже в июне, но большая часть отмирает с июля-августа. Осенью на укороченной моноподиальной терминальной оси растения в пазухах живых и усохших листьев закладываются почки возобновления - зачатки генеративных побегов будущего года.

В ноябре из старых, отмерших листьев и их черешков образуется плотный внешний покров вокруг приземного утолщенного стебля с почками. Усохшие листья сохраняются на стебле всю зиму.

В течение первого года растения развиваются вегетативно. Они последовательно проходят следующие возрастные состояния: проросток, ювенильное, имматурное. Морфологической гранью между ювенильным и имматурным возрастом растений служит

оптимальное разрастание первичной розетки и появление генеративных почек на приземном стебле.

Итак, в первый год развития растение формирует розетку на оси первичного моноподиально нарастающего побега и почки в пазухах листьев розетки.

Поздней осенью и во время зимних оттепелей из почек формируются розетки из плотно прилегающих друг к другу покровных листьев и мелких зачаточных листочков внутри розеток. Здесь они выполняют функцию почечных чешуй. Их зимнее развитие замедленно, но к концу февраля на стебле заметна уже полностью сформированная компактная зона кущения из пазушных розеток будущих генеративных побегов - многоостная система первичного куста. В плане смены возрастных состояний этим начинается виргинильный этап развития вида.

В конце первого года развития корневая система представляет собой систему главного стержневого корня. В ноябре он спиралевидно вкручивается в грунт (с гипокотилем) и сморщивается. Все тонкие боковые корешки на его сморщенной поверхности отмирают, а остаются единичные утолщенные. Эти утолщенные боковые корни разрастаются только при остановках роста конуса нарастания главного корня. Такие боковые корни включаются в структуру растения.

Итак, растение первого года развития без каких-либо дополнительных образований поддерживает непосредственную связь между надземной стеблевой частью и главным корнем. Утолщение стебля первичной оси наблюдается у всех растений вида в разных условиях произрастания. Такой орган часто ассоциируют с каудексом или корневищем, хотя в конкретном случае он отличается от типичных каудексов и корневищ, как по своей функции, так и непродолжительности существования [ГОЛУБЕВ, 1957, 1958; СЕРЕБРЯКОВ, СЕРЕБРЯКОВА, 1965; НУХИМОВСКИЙ, 1969]. Корректнее обозначить его другим термином – конодий [НУХИМОВСКИЙ, 1969]. Никаких придаточных корней у растений не формируется. *S. sibirica* в конце первого года развития не имеет органов вегетативного размножения и вегетативной подвижности.

К зиме формируется монофитная морфоструктура вида, которую составляют стержневой корень, гипокотиль и утолщенный стебель укороченного главного побега.

Второй год развития. Генеративный этап онтогенеза. В конце зимы рядом с хорошо развитыми перезимовавшими розетками, активизируются новые почки, из которых формируются весенние розетки с зачаточными генеративными побегами. Эти новые почки закладываются не в пазухах усохших черешков листьев в составе основы первичной розетки, а в пазухах отмерших черешков производных листьев боковых розеток. На втянутом в грунт гипокотиле ниже семядольного узла также иногда развиваются подземные розетки весенней генерации с генеративными побегами. Почки, дающие розетки весеннего возобновления с зачаточными генеративными побегами - подземные на гипокотиле и надземные на конодии - служат репродуктивным резервом для растений на случай их повреждений осенью-зимой.

Весной возобновляется рост главного корня в глубину. Формируется более тонкий вертикально сужающийся, но уже не закручивающийся фрагмент с некоторым числом боковых корешков. Длина этого фрагмента и число корешков зависят от режима влажности и условий грунта. Утолщенные боковые корни также возобновляют развитие, ветвясь и разрастаясь в разных направлениях, формируя систему тонких корней третьего и последующих порядков.

Развитие генеративных побегов из розеток разных генераций, их нарастание до конца апреля-мая очерчивает виргинильную фазу онтогенеза и открывает фазу морфогенеза рыхлого куста.

Начало цветения вида в условиях культуры *ex situ* в 2004-2006 гг. было всегда приурочено к третьей декаде апреля. Массовое цветение наблюдалось в начале-середине мая. Окончание цветения – в середине-конце июня. В природе все указанные сроки сдвинуты по времени на более поздние периоды в зависимости от высотного расположения популяций.

На генеративных побегах листья розетки распределяются очередно: нижние, более крупные – в основании, а остальные – редуцированные – в верхней части побега до осевой специализированной цветоносной зоны – верхушечного (основного) соцветия - рыхлого щитка. При зацветании на генеративном побеге формируется боковой цветонос в почке верхушечного листа ниже зоны основного соцветия. Боковые цветоносы последовательно (базипетально) образуются в пазухах листьев генеративных побегов. Крупные нижние листья в конце мая отмирают. Цветоносы из пазушных почек формируются в основании их черешков. В конце мая – начале июня в пазухах мелких листочков на боковых цветоносах (паракладиях) формируются новые агрегации бутонов, которые часто не зацветают. В едином соцветии группы цветков дифференцируются на верхушечные специализированные (щиток) и группы цветков на боковых осях – паракладиях (редуцированная кисть).

Верхушечные соцветия озимых побегов, соцветия побегов из почек весенней генерации, соцветия из почек в пазухах верхних и редуцированных листьев генеративных побегов создают компактную систему - монотелическую синфлоресценцию [КУЗНЕЦОВА, 1985]. Цветки мелкие, но в системе соцветия ярко-белые и имеют аромат. Пучки бутонов и цветков также образуются в пазухах как обычных листьев на генеративном побеге, так и в пазухах видоизмененных, мелких листочков – брактеей, формирующихся на боковых осях.

В процессе цветения можно выделить краткие, но четко обусловленные морфологически возрастные состояния структурного становления генеративных растений. Так, зацветание верхушечных соцветий очерчивает раннюю генеративную фазу онтогенеза растения; цветение боковых побегов из весенних розеток и побегов гипокотилия – зрелую генеративную фазу; формирование цветоносов из пазушных почек низовых листьев и брактеей на боковых осях генеративных побегов – фазу генеративного старения.

Итак, в нормальных условиях у вида генеративного возраста на втором году жизни формируется монотелическая синфлоресценция – система цветоносных осей, развивающихся силлептически в течение одного сезона и полностью отмирающих после плодоношения.

Окончание жизненного цикла вида: отмирание растений. В начале цветения внутри органов растений формируется полость. Она равномерно увеличивается по периметру от центра (сердцевины) к периферии. Главный и боковые корни в этот период одревесневают. Самые тонкие боковые корешки постепенно отмирают. Одревесневают и гипокотиль. Их смежный с корнем участок становится неразличимым из-за схожей жесткости и общего коричневатого оттенка. Внутренние ткани всех органов расходуются для генеративного развития растений на протяжении всего периода репродукции вида. К моменту окончания диссеминации все растения оказываются полыми и одревесневшими.

Итак, некроз и расход внутренних тканей *S. sibirica*: от периферийных органов до тканей базального утолщения, а также постепенное одревеснение органов цветуще-плодосозревающих растений приводит к последовательному затуханию в генеративный период всех ростовых процессов. Старение, инертность, отмирание завершает двулетний цикл растений вида.

Диссеминация и период покоя семян. Почти все плоды (односемянные стручки) сразу после созревания осыпаются с усыхающих материнских растений под тяжестью своего веса и при механических воздействиях на них ветра, воды и щебня в июле-августе. Некоторая часть плодов остается на сухих стеблях отмерших растений, которые из-за одревеснения подземно-приземных органов сохраняются на месте произрастания до ноября, а возможно и до первых снегопадов (такое явление наблюдается в культуре). Эти плоды образуют воздушный банк и, вероятно, опадают уже на снег, по которому плоды разносит ветер и вода.

Семена вида никогда не прорастают после осыпания плодов. Период прорастания семян детерминирован ранним весенним режимом с определенной температурой и влажностью, что свидетельствует об эндогенном покое созревших семян. При летне-осеннем прорастании, молодые растения не успевали бы ни накопить запаса биомассы в осевых органах, ни сформировать защитных покровов вокруг генеративных почек для их зимовки.

Тот факт, что покой прерывается только после зимовки семян, указывает на нейтрализацию (разрушение) их покровов (кожуры) с ингибирующей функцией при непременном влиянии низких температур. Итак, семена вида проходят сезонную фазу яровизации.

Жизненный цикл вида и цикл развития генеративного побега.

Итак, вид является облигатным двулетником, вегетирующим в форме ассимилирующей моноцентрической розетки в первый год и развивающемся полицентрически (розетками из пазушных почек) по дициклическому типу во второй год жизни растения. Монокарпические побеги в своем развитии обязательно проходят фазу розетки и фазу удлиненного генеративного побега.

Появление однопобеговых растений, напоминающих по габитусу однолетние травы, объясняется существенными экологическими ограничениями в развитии растений на осыпях. Предельно жесткие для развития вида экологические условия отражаются на ходе морфогенеза, внешнем облике и общей биомассе растения. На укороченном главном побеге растения развивается одна почка. Весной следующего года эта почка дает генеративный побег с редуцированным до единичных цветков соцветием (рыхлая кисть).

Это явление свидетельствует не о поливариантности онтогенеза вида, а о зависимости репродукции от вегетативного потенциала растений. Если биомасса, достаточная для закладки генеративных почек, развития розеток-побегов и полноценного цветения не накапливается за вегетационный период первого года, то переход к генеративному этапу во втором году выражается в редукции их репродуктивной сферы.

Главный стержневой корень сохраняется на протяжении всего жизненного цикла растения. *S. sibirica* вегетативно не размножается.

Экстраполяция результатов исследования онтогенеза *S. sibirica* в культуре на условия природных популяций. Причины биоэкологической локализации вида. Объективность полученных в культуре *ex situ* данных периодически проверялась наблюдениями особей вида в составе природной популяции на указанной в начале работы осыпи ниже вершины Эклизи-Бурун массива Чатырдаг. Проростки вида фиксировались здесь в апреле-начале мая. Летом обнаруживаются как цветущие особи в июне-августе, так и вегетирующие экземпляры первого года развития. Осенью вегетирующие растения становятся незаметными, а отмершие экземпляры с редкими плодами сохраняются до октября.

Вид не имеет морфологических признаков, которые бы препятствовали его расселению в нижних поясах южного макросклона Главной гряды. Тем не менее, приуроченность формирования проростков к началу весны, по сути, лишает возможности этот вид развиваться здесь в дальнейшем в условиях сухого лета. Наблюдаемая ритмичность развития вида в культуре имеет эндогенную природу, но естественная сезонность Южного берега не совпадает с сезонностью коренного местообитания вида. Без регулярного полива на щебнистом грунте растения или все лето существенно отстают в развитии, что отражается на их размерах урожайности в следующем году, а чаще они гибнут в июле-августе.

Эта особенность позволяет утверждать, что в условиях современных климатических метеорологических показателей *S. sibirica* лишена биоэкологических возможностей для расселения на осыпях собственно Южного берега Крыма. Для формирования ассимилирующих листьев и других органов на ранних этапах онтогенеза, которые приурочены к засушливому периоду на побережье, необходимо регулярное увлажнение, которое здесь отсутствует. Влажность грунта на осыпях на высоте 700-1400 м н. у. м. обеспечивается здесь не только летними осадками, меньшим коэффициентом испарения и глинистым субстратом, который удерживает влагу в толще осыпи препятствуя ее быстрому испарению в дневное время суток, но также и периодической конденсацией влаги из воздуха в чехле быстро остывающих ночью обломков.

Выводы

Итак, онтогенез *S. sibirica* охватывает два года и включает вегетацию на первом году и репродукцию с последующим полным отмиранием на втором году жизненного цикла. В первый год развития растений формируется моноцентрический побег с системой первичной розетки ассимилирующих листьев, утолщенный надземный стебель – конодий, на поверхности которого в пазухах черешков листьев розетки закладываются почки генеративных побегов будущего года с зачаточными соцветиями, а также утолщенный гипокотиль и система стержневого корня.

В конце осени и зимой усыхают все листья первичной розетки; пазушные почки постепенно формируются в небольшие розетки; главный корень вкручивается в грунт, на его сморщенной поверхности отмирают все тонкие и короткие боковые корни, а утолщенные включаются в структуру растения.

Во второй год в конце зимы и в начале весны из пазушных почек на укороченном и утолщенном главном побеге формируется система боковых розеток. В мае из верхушечных почек главного и боковых побегов (розеток) образуются удлиненные генеративные побеги. Зацветают также генеративные побеги, формирующиеся из розеток весенней генерации, которые позже других развиваются из почек на конодии и гипокотиле. Уже в период массового цветения верхушечного соцветия в мае зацветают группы цветков формирующихся в пазухах листьев на генеративных побегах. Корневая система в этот период вновь активизируется.

В конце жизненного цикла *S. sibirica* при цветении-плодосозревании во всех органах формируется внутренняя полость, а поверхностные ткани растений одревесневают. Никаких новообразований у одревесневших и полых растений не наблюдается.

Главный стержневой корень с системой утолщенных боковых корней функционируют на протяжении всего жизненного цикла растения, придаточных корней не образуется. Вид вегетативно не размножается: отсутствует материальная база для вегетативного размножения.

Однопобеговые растения, напоминающие однолетники, характеризуются также двухгодичным циклом развития, их своеобразный габитус обусловлен жесткими условиями произрастания.

Распространение вида в нижние пояса и на Южный берег Крыма лимитировано наличием здесь засушливого периода климата, совпадающего с ранними этапами онтогенеза вида, который не имеет признаков ксероморфизма.

Список литературы

- ГОЛУБЕВ В.Н. Материалы к эколого-морфологической и генетической характеристике жизненных форм травянистых растений // Ботан. журн. – 1957. – Т. 42, № 7. – С. 1055-1072.
- ГОЛУБЕВ В.Н. О короткокорневищных растениях // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1958. – Т. 53, вып. 3. – С. 97-103.
- ГОЛУБЕВ В.Н. К биоэкологии фиалки скальной (*Viola oreades* Bieb.) в Крыму // Бюл. Никит. ботан. сада. – 1989. – Вып. 68. – С. 5-9.
- ГОЛУБЕВ В.Н. Подвижный петрофитон в высокогорьях Крыма // Бюл. Никит. ботан. сада. – 1992. – Вып. 74. – С. 5-9.
- ГОЛУБЕВ В.Н. Эколого-фитоценологические особенности крымского петрофитона // Бюл. Никитск. ботан. Сада. – 1996. – Вып. 75. – С. 5-10.
- ГРОССЕТ Г.Э. О происхождении флоры Крыма. Сообщение 2 // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1979. – Т. 84, вып. 2. – С. 35-55.
- ДЖУРАЕВ А.Д. Растительность первичных осыпей высокогорий Гиссарского хребта и ее роль в их закреплении // Проблемы ботаники. – 1974. – Т. 12. – С. 142-144.
- ЕНА АН.В., ЕНА АЛ.В. Генезис и динамика метапопуляции *Silene jailensis* N. I. Rubtzov (*Caryophyllaceae*) – реликтового эндемика флоры Крыма // Укр. ботан. журн. – 2001. – Т. 58, № 1. – С. 27-34.
- ІЛЬІНСКА А.П. Нові дані про поширення та систематику деяких хрестоцвітних (*Brassicaceae*) флори України // Укр. ботан. журн. – 2005. – Т. 62, №3. – С. 375-382.
- КУЗНЕЦОВА Т.В. Методы исследования соцветий 1. Метод и концепция синфлоресценции Вильгельма Тролля // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1985. – Т. 90, вып.3. – С. 67-89.
- ЛУКИНА Е.В. Реликтовые эндемики флоры Крыма // Тр. Никитск. ботан. сада. – Т. 25, Вып. 1-2. – 1948. – С. 161-177.

- НИКИФОРОВ А.Р., ВОЛОШИН Р.Р. *Lamium glaberrimum* (С. Koch) Taliev (Lamiaceae Lindley) в экосистеме подвижной осыпи южного склона горы Эклизи-Бурун (верхнее плато горы Чатыр-Даг) и в культуре ex situ в Южном Крыму. // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана: Тематический сборник научных трудов. – Вып. 15. – Симферополь: Таврия, 2005. – С. 20-25.
- НУХИМОВСКИЙ Е.Л. О термине и понятии «каудекс». Сообщение 3. Многообразие каудексов и отличие их от других структурных образований // Вест. МГУ, №2. – 1969. – С. 71-78.
- РЫФФ Л.Э. Редкие растения осыпей Крыма // Тр. Никит. ботан. сада. – Ялта, 2001 – Т. 120. – С. 58-63.
- СЕРЕБРЯКОВ И.Г., СЕРЕБРЯКОВА Т.И. О двух типах формирующихся корневищ у травянистых многолетников // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1965. – Т.70, вып.2. – С. 67-89.
- СМИРНОВА О.В., ЗАУГОЛЬНОВА Л.Б., ТОПОРОВА 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.
- ЧЕРЕПАНОВ С.К. Высшие сосудистые растения СССР. – М., 1989. – 410 с.

Рекомендуе до друку
В.В. Корженевський

Отримано 18.10.2006 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