

МЕСТООБИТАНИЯ И ОСОБЕННОСТИ ЦВЕТЕНИЯ *SILENE JAILENSIS* N. I. RUBTZOV (CARYOPHYLLACEAE) В СОСТАВЕ ПОПУЛЯЦИИ ЭКОСИСТЕМЫ ЮГО-ВОСТОЧНОГО ПРИБРОВОЧНОГО СКЛОНА НИКИТСКОЙ ЯЙЛЫ

А. Р. НИКИФОРОВ, кандидат биологических наук
Никитский ботанический сад – Национальный научный центр

Введение

Silene jailensis N. I. Rubtzov¹ (Caryophyllaceae) – реликтовый эндем флоры Горного Крыма. В составе четырех известных популяций насчитывается не более 500 особей вида. Крупнейшая популяция была обнаружена в 2002 году на юго-восточной бровке Никитской яйлы юго-западнее «Беседки ветров» в верховья реки Авунда (1350–1400 м н.у.м.). Эта популяция состоит из трех локальных фрагментов, в составе которых обнаружено более 300 растений вида [9].

S. jailensis относится к жизненной форме полукустарничков (симподиальных). Полукустарнички характерны для районов с аридным и субаридным климатом [1, 5, 10, 11]. Их отличает одревеснение многолетних органов; частичное или полное отмирание генеративных побегов; развитие монокарпических побегов по ди- и полициклическому типу; отмирание вегетативных верхушек побегов в условиях особо жесткого климатического режима (высокогорья Памира) [1-5, 10, 11].

На яйле произрастает еще 25 видов полукустарничков [2, 5]. Наибольшую фитоценологическую значимость в растительном покрове яйлы имеют *Alyssum tortuosum* W. K., *Androsace taurica* Ovcz., *Asperula caespitans* Juz., *Genista albida* (Bieb.) Bess., *Genista depressa* M. B., *Helianthemum orientale* (Grosser) Juz. et Pozd., *H. stevenii* Rupr. ex Juz. et Pozd., *Iberis saxatilis* L., *Paronychia cephalotes* (Bieb.) Bess., *Sideritis catillaris* Juz., *Teucrium jailae* Juz., *Thymus jailae* (Klok. et Shost.) Stank., *Th. tauricus* Klok. et Shost., *Veronica taurica* Willd. [5].

Местообитаниями полукустарничков на яйлах Горного Крыма в основном служат петрофитные степи. Группы полукустарничков сосредоточены на маломощных каменисто-щебенчатых грунтах, выходах известняка, покрытых трещинами скалах. Петрофитная изреженная растительность скал и осыпей с преобладанием полукустарничков является коренным типом растительности яйлы с момента образования горных ландшафтов Крыма [5].

Из петрофитных степей полукустарнички могут распространяться и на соседние пространства с иными эдафическими условиями и разнообразной растительностью переходных типов. На яйлах, при высокой активности здесь сейсмо-гравитационных и денудационных процессов, обычным явлением служит периодическое разрушение – смыв почвы и мелкозема с более или менее наклоненных поверхностей. Следующее за этими процессами разрежение коренного растительного покрова и снижение конкуренции со стороны травянистых степных и лугово-степных видов приводит к формированию переходных смешанных петрофитно-лугово-степных локальных группировок с участием полукустарничков [5].

Ряд полукустарничков по экологической приуроченности (ксерофиты, гелиофиты) тяготеет к открытым сухим склонам (южным и восточным), а часть (ксеромезофиты, гелиосциофиты) – к более затененным влажным и прохладным (западным). Небольшую группу составляют полукустарнички – облигатные мезофиты и мезоксерофиты, которые произрастают на западных, северо-западных, северо-восточных склонах, в депрессиях рельефа: карстовых воронках, у подножия скалистых барьеров, в глубине ниш и по склонам глубоких трещин, где таяние снега затягивается до конца мая и начала июня [5]. Обычно таким депрессиям сопутствуют переходные формы каменного рельефа и упомянутые выше смешанные в ценологическом плане сообщества с участием как влаголюбивых и тенестойчивых, так и более разнообразных по экологической природе петрофитных, луговых, степных и лесных ценоэлементов.

Итак, полукустарнички, помимо типичной петрофитной растительности и ксеричных (по условиям произрастания растений) петрофитонов² на открытых скалах и обнажениях известняка, входят в состав переходных экотопов и смешанных типов растительности, где дифференцируются по экологической приуроченности в отношении изменяющихся в рельефе условий светового и гидротермического режима.

¹ Латинские названия растений приводятся по Черепанову [12]

² Из-за водопроницаемости известняков, нагрева скал, испарения влаги и высыхания грунта.

Среди полукустарничков по признаку степени сформированности генеративных побегов в почках возобновления выделяются две группы видов. У одних видов в почках закладывается зачаточный генеративный побег с цветками и соцветиями; у других в почках закладывается вегетативная часть генеративного побега, а зачаточные цветки и соцветия образуются в розеточных побегах после зимовки. Отсутствие зачатков генеративных органов в почках возобновления свидетельствует о крайних для конкретного вида условиях термического режима (в нижних поясах зачатки генеративных органов у таких видов закладываются в почках осенью) [4]. Лишь у вечнозеленого вида *Veronica taurica* в пазухах листьев весенней генерации вегетативных побегов появляются почки, в которых закладываются и формируются зачатки генеративных побегов. Генеративные побеги развиваются в почках вегетативных побегов нового сезона развития [3, 5]. По признаку способа перезимовки почти все полукустарнички относятся к числу вечнозеленых и летне-зимнезеленых, то есть зимуют с зелеными листьями. К летнезеленым видам относится лишь *Genista depressa* [3, 5].

По ритму цветения полукустарнички-ксерофиты относятся к поздневесенне-раннелетнему и ранне-среднелетнему ритмотипам. Различия в сроках зацветания в основном обусловлены временем заложения генеративных органов в почках. Виды с почками, включающими сформированные зачатки генеративных органов, отличается ранее зацветание (весной). Виды, почки которых сразу не имеют таких зачатков, цветут позже – в начале и середине лета [3, 5].

В июле цветение большинства полукустарничков в типичных петрофитных экотопах заканчивается [3, 5, 6]. Ксерофильные полукустарнички цветут в июле лишь в переходных к петрофитным экотопах (затененных и более влажных). Здесь, из-за растянутого периода весеннего прогревания скал и грунта, сезонное развитие любых растений замедляется. Для цветущих в это время (после окончания основного периода эколого-фитоценологического оптимума петрофитной растительности) ксерофильных полукустарничков засушливые условия экологически компенсируются регулярной конденсацией влаги из воздуха в трещинах, медленным высыханием почвы на затененных склонах. Поэтому произрастающие в таких локальных экотопах яйлы петрофиты и продолжают здесь цветение в условиях относительно засушливого периода.

Таким образом, ритм сезонного развития яйлинских полукустарничков как в основном ксерофильных и ксеромезофильных растений-петрофитов обусловлен генетически закрепленными приспособлениями этих видов не только к климату яйлы, но и к особенностям местного рельефа. Цветение локальных групп полукустарничков в особых экотопах продолжается после окончания их массового цветения (эколого-фитоценологического оптимума) в растительности петрофитных степей. Полукустарнички выходят за пределы экологической специфики коренных местообитаний, локально дифференцируясь в рельефе на специфические сезонные экофенотипы.

Объекты и методы

Целью данной работы служит изучение влияния условий произрастания на цветение наиболее малочисленного из всех известных видов-полукустарничков – *S. jailensis*. Также изучался общий сезонный ритм вида в природных условиях.

Объект исследования – растения крупнейшей популяции *S. jailensis* на юго-восточной бровке Никитской яйлы на высоте 1350-1400 м н.у.м [9]. Здесь наблюдается полный спектр экологических условий, необходимых для произрастания и развития вида.

Изучался общий ритм развития растений вида: продолжительность и сроки вегетации, период цветения, зимовка; выявлялись периоды заложения почек, исследовалась степень и процесс формирования зачатков вегетативных и генеративных побегов будущего года в почках.

Результаты и обсуждение

Местообитания исследуемой популяции.

Популяция *S. jailensis* разделена в пространстве на три основных фрагмента. Местообитание первой группы растений этого вида – трещина, направленная с запада на восток и поперечная бровке яйлы. Здесь обнаружено более 40 экземпляров *S. jailensis*. Примерно половина из них произрастает на скалах северо-восточной ориентации. Остальные – на восточных, юго-восточных и южных склонах вблизи сосен (*Pinus kochiana* Klotzsch ex C.Koch.), частично затеняющих поверхность скал.

Местообитанием второй группы *S. jailensis* служит крутой северо-восточный прибровочный склон, где произрастает более 70 растений вида в условиях, которые принято считать классическими для экологии *S. jailensis*: монолитные контрофорсы с экспозициями северных румбов [7, 8].

Следующий локальный фрагмент популяции на этом же склоне сформировался на миниатюрных гребневидных уступах, продолжающих прибрежный склон, но вытянутых уже на восток. Склон открыт, но от бровки вплотную к нему примыкает кохососновый лес. Общее число обнаруженных здесь растений – более 60 экземпляров – произрастают на склонах восточной и юго-восточной экспозиции. Группы растений развиваются как на открытых скалах, так и в трещинах и при частичном затенении сосен.

Последняя часть популяции развивается в наиболее затененных условиях, чем все предыдущие. Прибрежный склон тут дробится на блоки – уступы. Пологий склон с углами падения до 30 градусов занят кохососновым лесом. Этот фрагмент популяции самый многочисленный – более 110 растений. Они сконцентрированы на фронтальных бровках и прилегающих к ним скалах с ориентацией уступов от северо-восточных до южных направлений.

Таким образом, из 300 растений в составе исследуемой популяции *S. jailensis* менее половины произрастает на скалах северо-восточных экспозиций, а другие – на восточных, юго-восточных и южных бровках яйлы и примыкающих к ним скалах. Этот факт важен по причине обоснования гипотезы реликтовой высокогорной природы и альпийского экогенеза *S. jailensis*, а также современной малочисленности вида именно приуроченностью его популяций к прохладным северо-восточным контрфорсам [7].

Сезонное развитие растений исследуемой популяции.

В природе *S. jailensis* зимует в состоянии вегетативного покоя, который продолжается с октября до начала апреля. Первыми у растений раскрываются заложенные в прошлом году открытые верхушечные почки на прошлогодних приростах, а также «спящие» почки на гипокотиле (у зрелых растений – каудексе) и многолетних скелетных ветвях. Позже раскрываются средние по расположению на побегах и пазушные по генезису почки. Все эти почки вступают в весеннее развитие, формируя розеточные побеги.

С мая и в июне в пазухах листьев терминальных розеток закладываются почки поздневесенней и раннелетней генерации. Эти почки сразу раскрываются и развиваются в пазушные розеточные побеги.

В начале лета у *S. jailensis* формируется морфоструктура из системы розеточных побегов, развившихся из почек двух сезонных генераций. Это побеги из генерации 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 образующихся в конце апреля–мае и в июне зеленых листьев).

В июле все розеточные побеги (терминальные и боковые), развившиеся из прошлогодних по времени закладки почек, начинают удлиняться. В это же время, в пазушных розетках терминальных частей побегов, развитых из весенних и раннелетних по времени закладки почек, происходит дифференциация накопившихся пластических веществ: часть розеток в дальнейшем развиваются как вегетативные побеги, а часть – как генеративные.

Таким образом, зачатки генеративных органов *S. jailensis* не зимуют, а формируются в пазушных розетках из поздневесенних и раннелетних по времени закладки почек в пазухах зеленых листьев средне-поздневесенне-раннелетней генерации. Развитие генеративных зачатков в генеративные органы у *S. jailensis* происходит в течение примерно одного месяца: генеративные розетки появляются в конце июня и в начале июля, развитие их генеративной составляющей охватывает июль, а цветение наблюдается в июле-августе. Генеративные побеги с кистеобразным соцветием, редуцированным до одиночных цветков, достигают высоты 30 см.

Первыми зацветают группы растений на открытых скалах и бровках восточной экспозиции. Позже – растения, произрастающие в условиях частичного затенения на бровках и отвесных скалах восточной и северо-восточной экспозиций. Последними зацветают растения в трещинах и затененных соснами скалистых экотопах. Начальный этап цветения среди растений популяции фиксируется в середине июля. Пик цветения, когда все растения цветут массово и обильно, наблюдается до середины августа (до начала второй декады). В дальнейшем интенсивность цветения резко снижается. В середине и в конце августа по начало сентября у растений отмечаются лишь одиночные цветки. Цветение вида продолжается примерно полтора (два) месяца, охватывая середину и конец лета. С конца августа и в сентябре генеративные побеги полностью отмирают до многолетней основы растения.

Рост вегетативных побегов в период цветения резко замедляется. Из сближенных междоузлий на верхушках побегов образуются ложномутовчатые пучки листьев – позднелетние розетки. В конце

августа и сентябре эти листья в терминальных розетках и все остальные оставшиеся зелеными к этому времени массово усыхают.

Указанный ритм цветения и вегетации весьма необычен для полукустарничков яйлы. В тот момент, когда *S. jailensis* только начинает цветение, другие полукустарнички-ксерофиты в петрофитных степях уже его заканчивают [6], а если где и цветут, то локальными группами в особых формах рельефа, с переходными экологическими условиями, в составе смешанных в ценотическом плане фитоценозах.

S. jailensis более всего по признаку времени формирования генеративных зачатков в почках возобновления схожа с *Veronica taurica*, но этот вид зимует с зелеными листьями и цветет в мае-июне. Схожий с *S. jailensis* по характеру зимовки вид *Genista depressa* также цветет раньше (в июне-июле). Немногие мезоксерофильные и мезофильные полукустарнички цветут как раз в июле и августе, но к ним по своей экологической природе *S. jailensis* явно не относится. Этот вид (ксерофит и гелиофит) тяготеет к открытым и рано освобождающимся от снегового покрова скалам, избегает прохладных экотопов и чрезмерного затенения, наиболее зависит в сезонном развитии от динамики потепления, чем любой другой полукустарничек яйлы.

Поясним этот феномен. *S. jailensis* зимует без зеленых листьев. Весной для раскрытия вегетативных (терминальных и «спящих») почек необходим некоторый минимум тепла, который вид стремится получить на прогреваемых скалах. Далее процесс формирования листьев терминальной розетки, в пазухах которых закладываются потенциально генеративные почки, прямо зависит от динамики потепления: чем теплее, тем процесс активнее, а при заморозках он приостанавливается. Процесс закладки и развития зачатков генеративных побегов также требует некоего термического уровня. При его отсутствии процесс затягивается, часть побегов из генеративных почек развивается только как вегетативные (без цветоноса), а другие генеративные побеги развиваются аномально: появляются пустоцветы, цветоносы без цветков, побеги с одиночными цветками. Именно по этой причине первые по времени появления цветки предельно малочисленны и бесплодны, а цветки, зачатки которых развивались в термически стабильных и мягких условиях середины лета, несравненно обильнее и полноценны (дают плоды и семена). К массовому цветению вид подходит в период, когда в петрофитных степях на яйле складываются относительно засушливые условия. Летние дожди и конденсируемая из воздуха влага испаряется, впитывается толщей известняков, а грунты дренируются и высыхают. По этой причине *S. jailensis* никогда не встречается на ксеричных южных и юго-восточных скалах бровок яйлы, предпочитая склоны северо-восточных экспозиций (менее прогреваемых и более влажных летом). Тем не менее, вид устраивает и другая комбинация условий: восточные и южные склоны вблизи источников частичного, но стабильного затенения. Такой чрезвычайно узкий набор факторов выживания служит единственным, но оптимальным современным экологическим режимом для развития вида в природных условиях.

Выводы

Проведенное исследование подтверждает ранее высказанное предположение о крайних экологических условиях развития реликтового эндема *S. jailensis* в локалитетах современных бровок яйлы в верхнем поясе Главной гряды Крымских гор [7]. Гипотеза же об альпийском происхождении этого вида, исходя из изложенных фактов, становится спорной. Главными аргументами в пользу реликтовой высокогорной природы *S. jailensis* служат: тяготение вида к северо-восточным более прохладным контрфорсам скал, более обильное цветение на скалах северо-восточной ориентации и то, что вид не встречается в нижних поясах высотного профиля макросклона. Как выясняется, развитие *S. jailensis* на яйле зависит не от одного, а от комбинации нескольких факторов, ни один из которых в отдельности, а тем более все вместе не указывают на альпийскую и, в частности, микротермную природу вида. Обильное цветение растений на скалах северо-восточной ориентации поясняется закладкой и формированием здесь зачатков генеративных побегов в пазушных почках зеленых листьев в термически благоприятный для вида период начала лета. Тяготение же вида к местообитаниям на скалах указанной экспозиции служит признаком не микротермности вида, а, скорее, наоборот – термофильности, так как вид из-за последовательного прохождения фаз сезонного развития, прямо связанных с динамикой потепления на яйле, вынужден цвести в условиях дефицита влаги, который компенсируется частичной затененностью и меньшей сухостью узлокализированных экотопов.

Реликтовый эндем *S. jailensis* известен лишь из четырех малочисленных популяций в экотопах с чрезвычайно узким экологическим спектром условий.

Эти условия раскрыты: прогреваемые скалы с одновременным частичным затенением.

Причина такой экологической избирательности обусловлена сезонным ритмом развития вида, по которому он резко отличается от аналогов – ксерофильных полукустарничков яйлы.

S. jailensis отличает летнезеленость, формирование зачатков генеративных побегов в незимующих поздневесенне-раннелетних по времени образования почках, которые закладываются в пазухах листьев средневесенне-раннелетней генерации.

Последовательность каждой фазы развития определяется термическими уровнями, наступление которых на яйле из года в год отличает крайняя нестабильность.

Пик цветения вида приурочен к наиболее теплomu, но в то же время и к наиболее засушливому периоду на яйле.

Экологической компенсацией для цветения вида в этот период служит некоторое затенение от скал или крон деревьев, благодаря которой снижается средне-позднелетняя ксеричность условий петрофитных экотопов.

В свете полученных фактов гипотеза о высокогорной природе данного реликта и его альпийском экогенезе становится малообоснованной.

Вид проявляет черты термофильности, которые явно имеют реликтовую природу.

Список литературы

1. Беспалова З.Г. К биологии полукустарничков-эдификаторов фитоценозов ногойских пустынных степей и сухих степей Центрального Казахстана // Ботан. журн. – 1959. – Т.44, № 1. – С.1462-1468.
2. Голубев В.Н. О морфогенезе моноподиальных полукустарничков крымской яйлы // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1968 (б). – Т.73 (4), вып.4. – С. 63-71.
3. Голубев В.Н. Про морфогенез симподіальних напівчагарничків кримської яйли // Укр. ботан. журн. – 1969. – Т. 26, №2. – С. 37-42.
4. Голубев В.Н. Изменение ритма развития и морфогенеза солнцезвета Стевена (*Helianthemum srevenii* Rupr.) в разных высотнорастительных поясах Крымских гор // Ботан. журн. – 1970. – Т.55, № 3. – С.457-458.
5. Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности растений и растительных сообществ Крымской яйлы // Труды Никит. ботан. сада. – 1978. – Т.74. – С.5-70.
6. 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.
7. Ена Ан. В., Ена Ал. В. Генезис и динамика метапопуляции *Silene jailensis* N. I. Rubtzov (Caryophyllaceae) – реликтового эндемика флоры Крыма // Укр. ботан. журн. – 2001. – 58, № 1. – С.27-34.
8. Ена Ан. В., Ена Ал. В. Онтогенез и ландшафтная экология крымского эндемика *S. jailensis* // Вивчення онтогенезу рослин природних та культурних флор у ботанічних закладах і дендропарках Європи: Матеріали 11 Міжнарод. науч. конф. – Бела Церковь, 1999. – С. 90-92.
9. Никифоров А.Р. Популяция *Silene jailensis* N.I. Rubtzov (Caryophyllaceae) в составе экосистемы юго-восточного прибрежного склона Никитской яйлы // Труды Никит. ботан. сада. – 2004. – Т.123. – С.29-35.
10. Стешенко А.П. Формирование структуры полукустарничков в условиях высокогорий Памира. – Душанбе, 1956. – 162 с.
11. Стешенко А.П. О сезонном ритме развития и морфологии растений каменистых осыпей Высокогорий Памира // Проблемы ботаники. – 1974. – Т. 12. – С. 213-219.
12. Черепанов С.К. Высшие сосудистые растения СССР. – М., 1989. – 410 с.