

## СЕМЕННОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ И ВОЗОБНОВЛЕНИЕ ПОПУЛЯЦИИ *SILENE JAIENSIS* N.I. RUBTZOV (*CARYOPHYLLACEAE*) НА ЮГО-ВОСТОЧНОМ СКЛОНЕ НИКИТСКОЙ ЯЙЛЫ ГОРНОГО КРЫМА

*Ключевые слова:* *Silene jailensis*, реликт, Горный Крым, популяция, плоды, семена

### Вступление

В составе четырех известных популяций полукустарничка *Silene jailensis* N.I. Rubtzov доминируют особи в среднегенеративном возрастном состоянии ( $g_2$ ) [1, 9], которые формируют большую часть плодов и семян. Вместе с тем имеются данные о «...катастрофически низком уровне семенного возобновления... в популяциях *S. jailensis*. Ситуацию усугубляют семенные совки из рода *Hadena* Schrank, 1802, гусеницы которых поселяются в коробочках *S. jailensis*, поедая семена» [1; с. 31]. В этой связи остаются неясными условия возобновления популяций, которые позволяют *S. jailensis* устойчиво развиваться в экологическом режиме южного склона яйлы. Факторы, влияющие на семенную продуктивность растений, способы диссеминации и другие особенности семенного размножения особей этого вида никогда не изучались.

### Объект и метод исследования

Объект исследования — растения в составе популяции *S. jailensis* на юго-восточном склоне Никитской яйлы (1400 м над ур. м.) [9]. Расчет семенной продуктивности популяции проводили по количеству созревших плодов с семенами. Ежегодно на протяжении 2004—2011 гг. у плодоносящих растений в возрастном состоянии  $g_2$  пересчитывали плоды: целые, имеющие семена, и поврежденные гусеницами (без семян). Количественные данные округлялись. Устанавливали влияние на семенную продуктивность структурно-морфологических и ритмологических признаков растений, а также внешних факторов. Семенное размножение рассматривали как процесс, направленный на увеличение числа особей популяции, а возобновление — как поддержание минимального количества особей в составе популяции при их семенном размножении

[5]. Дислокацию зрелых растений популяции выявили в 2005 г. и, кроме этого, ежегодно отмечали места устойчивого скопления всходов. Изучали адаптацию плода и семян к функции конкретных внешних агентов диссеминации. По особенностям развития растений раскрывали условия для появления нового поколения особей популяции. Среднедекадную температуру воздуха и суммы осадков определяли по данным метеостанции «Ай-Петри» (1180 м над ур. м.).

### Результаты исследования

Юго-восточный склон Никитской яйлы, в пределах которого находится популяция *S. jailensis*, венчает отрог со скалой северо-восточной экспозиции (относительная высота около 70 м). От этой вершины склон понижается в направлениях на северо- и юго-восток. Северо-восточная часть склона представляет собой скалы с относительной высотой до 5 м. Юго-восточный отрезок склона состоит из изолированного в рельефе обрыва, высота которого 2—5 м. Формы скалистого рельефа разделяют популяцию на три в разной степени обособленных фрагмента. В составе каждого из них растения произрастают вдоль кромок обрывов и трещин, а также на вертикальных поверхностях их северо-восточных бортов. Общая протяженность обрыва, где произрастает *S. jailensis*, достигает около 400 м.

Популяцию вида, которая приурочена к разреженным группировкам петрофитов, изолируют не только формы рельефа, но и растительность. Со стороны плато к кромке обрыва с растениями *S. jailensis* вплотную подступает редколесье *Pinus sylvestris* L. с доминированием в травяном покрове *Carex humilis* Leyss. и *Viola oreades* M. Bieb. Эти же растения занимают более или менее пологие поверхности среди скал. В тени высокого обрыва у его подножия произрастает криволесье *Fagus sylvatica* L., где травяной покров разрежен и представлен в основ-



A



B

Плоды *Silene jailensis*: A — сломавшихся генеративных побегов; B — сохранившиеся на растениях после зимовки. У с л о в н ы е о б о з н а ч е н и я: 1 — плод, 2 — генеративный побег, 3 — терминальная розетка листьев на верхушке скелетного побега, 4 — розетки формирующихся боковых побегов, 5 — вегетативная часть элементарного побега, 6 — вегетативно-генеративная часть элементарного побега

Fruits of *Silene jailensis*: A — on broken generative shoots; B — preserved on plants' generative shoots after wintering. S y m b o l s i n d i c a t e: 1 — fruit, 2 — generative shoot, 3 — terminal rosette of leaves on the top of a skeleton shoot, 4 — rosettes of forming lateral shoots, 5 — vegetative part of an elementary shoot, 6 — vegetative-generative part of an elementary shoot

ном растениями *Euphorbia amygdaloides* L. Вне тени обрывов в депрессиях развита растительность горной луговой степи.

Вдоль бровки обрыва особи *S. jailensis* образуют разновозрастные группы (локусы) с преобладанием растений в возрастном состоянии  $g_2$ , а иногда здесь наблюдаются и одиночные растения в возрастном состоянии  $g_3$ : в составе групп от 10 до 20 экземпляров. Имеются также небольшие группы (до 10 экземпляров) из разновозрастных растений: в возрастных состояниях  $v$ ,  $g_1$ ,  $g_2$ ,  $g_3$ . Все эти группы и отдельные особи расположены друг от друга на расстоянии от 2 до 10 м. Непосредственно вдоль бровок мы обнаружили 195 экз. *S. jailensis* — 67 % от общего состава популяции: 170 растений в разновозрастных группах (87 % от всех растений на бровках) и 25 — в составе разновозрастных групп, а также растущих отдельно. Кроме этого, одиночные растения в различных возрастных состояниях произрастают на вертикальных поверхностях в верхней части почти отвесного обрыва.

Известно, что семенное возобновление зависит не только от количества зрелых генеративных особей в популяции, но и от множества других факторов, специфически воздействующих на репродуктивную биологию вида [5]. Влияние структурно-морфологических особенностей растений на протекание гене-

ративных фаз определяется их ритмотипом (цикличность сезонного развития, продолжительность периодов роста и покоя), который реализуется особями в конкретных экологических условиях.

Структурной единицей в системе побегов растений *S. jailensis* является моноподиально нарастающий скелетный побег (рисунок, B), который составляют цикличные приросты — элементарные побеги [8]. В норме скелетные побеги *S. jailensis* берут начало из почек возобновления, раскрывающихся весной после глубокого биологического покоя растений. В условиях яйлы, где период интенсивного роста *S. jailensis* приходится на середину и конец лета, а вегетация продолжается с апреля по ноябрь, элементарный побег формируется в течение двух сезонов [8]. Приросты развиваются по летне-осенне-весеннему типу ритма, а к середине лета образуются цветоносы. Цветет *S. jailensis* от середины июля до середины августа, плодоносит — в начале августа. Эти фенологические фазы сопряжены с максимальной для климата яйлы температурой воздуха + 15 °C и выше [3]. В сентябре цветоносы усыхают.

Термический максимум на яйле сопряжен с минимумом осадков, поэтому сезоны с регулярными осадками (по многолетним данным, средняя сумма осадков на западных высоких яйлах за лето дости-

гает 200 мм [3]) сменяются сезонами с засушливыми условиями, когда осадки незначительны [9]. Обычно засушливые летние условия не влияют на сезонное развитие и репродукцию зрелых растений *S. jailensis*, так как они обладают мощной корневой системой и даже при длительном отсутствии осадков используют влагу, которая конденсируется в трещинах и увлажняет мелкозем в переходное время суток и во время туманов [9].

В августе 2007 г. из-за сложившихся экстремальных засушливых условий у большинства растений началось массовое отмирание скелетных побегов, а рост оставшихся побегов прекратился [7]. Системы побегов большинства растений существенно обновились в сентябре, когда температура воздуха снизилась и вновь повысилась влажность. В этот период у растений раскрылись приземно и подземно расположенные почки возобновления, которые дали начало новой генерации скелетных побегов. После зимовки растений рост этих побегов продолжался с весны и до начала осени: завершающие цикл терминальные розетки листьев на верхушках приростов формировались в сентябре. Все последующие циклические приросты у побегов новой генерации образовывались по осенне-весенне-летне-осеннему типу ритма. При этом в момент формирования завершающей зоны циклического прироста температура воздуха понижалась, а с наступлением морозов растения переходили в состояние глубокого биологического покоя. Таким образом, условия для развития генеративных органов отсутствовали — элементарные побеги реализовывались только как вегетативные приросты.

В 2008 г. почки возобновления продолжили раскрываться весной и дали начало побегам с приростами летне-осенне-весеннего типа ритма. Вместе с тем, из-за летних засушливых условий, которые повторялись из года в год, происходила краткая по времени остановка роста большинства побегов в

конце лета, а возобновлялся их рост в сентябре, когда повышалась влажность. Осеннее возобновление роста побегов постоянно стимулировало синхронное раскрывание части почек возобновления. Как результат — у большинства растений *S. jailensis* в надземной структуре начали преобладать скелетные побеги с осенне-весенне-летне-осенними вегетативными приростами (таблица).

По времени формирования цветоносной зоны элементарного побега этот ритм аналогичен весенне-летне-осеннему ритму, выявленному у растений в условиях *ex situ* (Южный берег Крыма), где они зимуют с зелеными листьями и пазушными розеточными побегами — сформировавшейся вегетативной частью будущего генеративного побега [8]. У растений же *in situ* генеративные фазы развития элементарного побега могут осуществиться только в случае повышения температуры воздуха в момент формирования завершающей цветоносной зоны прироста. Выясняется, что продуктивность популяции прямо зависит от стабильного развития у растений элементарных побегов летне-осенне-весеннего ритма.

Плод *S. jailensis* (коробочка) представляет собой многосемянной ценокарпий — ценокарпную многолистовку, которая вскрывается неполно (сутурально) зубцами в области верхних свободных участков сросшихся плодолистиков (рисунок, А). По результатам расчетов, выполненных в 2004—2006 гг., средняя продуктивность 91 растения в возрастном состоянии  $g_2$  достигает 26 коробочек на один экземпляр (таблица). Генеративные растения в возрастных состояниях  $g_1$  и  $g_3$  плодоносили слабо или же вообще не плодоносили, поэтому при проведении расчетов их плоды не учитывались.

Часть семян в плодах выедали гусеницы совки, которые поселяются вблизи растений. Вид совки определил энтомолог В.П. Корнилов по бабочке, выращенной в условиях *ex situ*. Совка относится к

**Суммы осадков в период эколого-биологического оптимума *S. jailensis* (с середины июля по середину августа), количество созревших плодов растений в возрастном состоянии  $g_2$  и ущерб плодов от гусениц совки *Hadena capsincola* в период плодоношения исследуемого вида**

Год исследований	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011
Осадки, мм	73,0	51,5	9,0	13,9	58,6	91,0	26,8	13,9
Количество плодов, шт.	2900	2400	1900	200	200	250	300	300
Ущерб плодов, шт.	500	700	500	50	—	—	—	—

виду *Hadena capsincola* (Denis & Schiffermuller, 1775). Она развивается в двух поколениях: в мае-июне и в июле-августе. Гусеницы с июня по октябрь питаются цветками, семенами, листьями видов родов *Dianthus* L., *Melandrium* Roehl., *Silene* L. и *Saponaria* L., а куколка зимует [2]. На яйле гусеницы наиболее активны во второй декаде августа. В сезоны 2004—2006 гг. они уничтожали семена 17—29 % плодов [6], но когда количество плодов у растений резко сократилось, бабочки покинули места произрастания *S. jailensis* (таблица). Это означает, что слабо плодоносящие растения *S. jailensis* совку, очевидно, не привлекают.

В начале диссеминации часть созревших семян постепенно высыпается из коробочек при раскачивании поникающего побега, часть же усохших генеративных побегов под тяжестью веса плодов с семенами почти сразу ломается. В этом случае семена не успевают высыпаться: большая их часть сохраняется внутри коробочек (рисунок, А). Из плодов, которые остаются на растении (рисунок, Б), все созревшие семена высыпаются в непосредственной близости от материнских особей.

Растения *S. jailensis* в возрастном состоянии  $g_2$  отличает подушкообразная форма, которая образовывается из удлиняющихся и приподымающихся скелетных побегов с розетками листьев на верхушке и в основании (рисунок, Б). В тени этого куста всходы гибнут еще до начала своего активного роста. Следовательно, для наиболее развитых и обильно плодоносящих растений *S. jailensis* результативны те способы диссеминации, которые удаляют семена от материнских особей, что бывает в случае отламывания цветоноса. Когда коробочки падают, они сносятся ветром с края обрыва и перемещаются далее по вертикальной поверхности или же, благодаря обтекаемой форме плода, перекачиваются вдоль бровки до каких-либо механических препятствий. При этом происходит частичное высыпание семян и накопление их в различных отрицательных микроформах рельефа. Условиями для развития проростков *S. jailensis* на бровках и вертикальных поверхностях являются северо-восточная ориентация, наличие трещин, частичное затенение. В случае сильного затенения отсутствуют термические условия, необходимые для развития растений *S. jailensis*, а на южных, наиболее сухих, склонах они не обеспечены влагой.

Свежие семена *S. jailensis* имеют особые придатки-элайсомы, привлекающие муравьев. Таким об-

разом, мирмекохория представляет собой генетически закрепленный способ диссеминации *S. jailensis*. Известны два варианта мирмекохории: когда при транспортировке семян муравьями по пути к муравейнику семена теряются и когда жизнеспособные семена после потребления придатков выбрасываются или остаются неиспользованными в «кладовых» муравейника [4]. На бровках в скоплениях почвенного субстрата строят муравейники *Lasius flavus* L. Иногда по расположению они прямо совпадают с группами особей *S. jailensis*. Это указывает на муравьев *L. flavus* как на потенциальных агентов диссеминации *S. jailensis*.

Итак, анемохория обеспечивает распространение семян *S. jailensis* в целых коробочках вниз по склону и вдоль бровки. Семена внутри коробочек регулярно переносятся ветром в горизонтальном и вертикальном направлениях и часто попадают в одни и те же микроформы рельефа. Эффективность этого способа диссеминации выявляется по числу особей на вертикальных поверхностях — 94 экземпляра (32 % от общего числа растений в популяции), а также растений, произрастающих в разновозрастных группах и отдельно вдоль бровки — 25 (9 %). Разный возраст особей свидетельствует о формировании таких групп из семян, созревших в различные сезоны. Большая же часть растений *S. jailensis* (170, или 59 %) произрастает разновозрастными группами. Очевидно, что формирование этих групп происходит при одновременном прорастании созревших семян одного сезона. Численность и компактность в расположении растений свидетельствует о том, что в этом случае распространение семян не было связано с анемохорией.

При старении растения *S. jailensis* его куст постепенно теряет плотность. Стареющие особи с несколькими скелетными побегами плодоносят все более слабо и нерегулярно. Насекомые этими растениями пренебрегают. Режим же освещения прилегающего к ним пространства оптимален для развития проростков. Достаточно одного плодоношения, чтобы семена высыпались из-за баллистохории (опадения диаспор вследствие раскачивания побегов [4]) и остались на месте произрастания материнского растения. Здесь из выживших проростков формируется разновозрастная группа особей.

Схожий возрастной спектр выявленных популяций *S. jailensis* [1, 9] и произрастание большинства компонентов в составе разновозрастных групп свидетельствуют об особых условиях, необходимых для

розвиття семенного потомства. Семена *S. jailensis* проростають в апрелі. Активний ріст проростків і ювенильних рослин приурочені до періоду підвищення середнесуточної температури повітря. Для виживання рослин першого року життя, у яких коренева система ще не розвита, необхідні регулярні літні опади. Незначительні сумми літніх осадків, їх тривале (до декади) відсуття неизменно призводять до загибелі проростків і ювенильних рослин *S. jailensis* [9]. По цій причині з'явлення нової генерації особин *S. jailensis* відбувається не кожен рік, а при стабільних опадах в період термічного оптимума яйли, що в останні роки відбувається достатньо рідко (таблиця). Не виключено, втім, випадки виживання окремих молодих екземплярів і в посушливі роки.

Таким чином, семенна продуктивність популяції *S. jailensis* залежить від термінів формування елементарних побігів, зокрема, від стабільності літньо-осінньо-весняного циклу, при якому елементарні побіги повністю проходять генеративні фази розвитку. Це означає, що для розвитку рослин і відновлення популяції необхідні особливі гідротермічні умови, які визначаються кліматом яйли і мікрокліматом прибережного схилу [9]. Виявлені способи диссеминації вказують на стратегію відновлення *S. jailensis*: утримання місць вирощування і поширення рослин на невеликі відстані [4] в межах скalistого рельєфу.

## Висновки

В кліматі з морозним періодом стійкість семенного розмноження рослин *S. jailensis* залежить від умов реалізації циклу елементарного побігу. Цвітіння відбувається тільки в разі утворення цвітіння зони побігу при поступовому підвищенні температури повітря до +15 °С і вище.

Способами диссеминації рослин *S. jailensis* є балістохорія і анемохорія. В генотипі виду закріплено ще один спосіб диссеминації — мірмекохорія.

Стратегія відновлення популяцій *S. jailensis* — це утримання групами рослин місць вирощування на бровках, а також горизонтальне поширення вздовж бровок і вертикальне — вниз по схилу.

Виявлені способи диссеминації і стратегія відновлення не сприяють дальній міграції виду.

## СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Ена А.В., Ена А.В. Генезис і динаміка метапопуляції *Silene jailensis* N.I. Rubtsov (*Caryophyllaceae*) — реліктового ендеміка флори Криму // Укр. ботан. журн. — 2001. — 58, № 1. — С. 27—34.
2. Клочок З.Ф., Плющ І.Г., Шешурак П.Н. Аннотований каталог совок (*Lepidoptera, Noctuidae*) фауни України. — Київ: Ін-т зоології імені І.І. Шмальгаузена НАН України, 2001. — 884 с.
3. Кочкин М.А. ґрунти, ліси, клімат Горного Криму і шляхи їх раціонального використання. — М.: Колос, 1967. — 368 с.
4. Левина Р.Е. Морфологія і екологія плодів. — Л.: Наука, 1987. — 160 с.
5. Левина Р.Е. Репродуктивна біологія семенних рослин. — М.: Наука, 1981. — 96 с.
6. Нікіфоров А.П. *Silene jailensis* N.I. Rubtsov (*Caryophyllaceae*) і гусениці роду *Hadena* Schrank // Бюл. Нікит. ботан. саду. — 2008. — Вип. 96. — С. 20—23.
7. Нікіфоров А.П. Особливості сезонного розвитку *Silene jailensis* N.I. Rubtsov (*Caryophyllaceae*) в літніх посушливих умовах // Бюл. Нікит. ботан. саду. — 2008. — Вип. 96. — С. 17—20.
8. Нікіфоров А.П. Елементарний побіг і сезонне розвиття *Silene jailensis* N.I. Rubtsov (*Caryophyllaceae*) — реліктового ендеміка Горного Криму // Укр. ботан. журн. — 2011. — 68, № 4. — С. 552—559.
9. Нікіфоров А.П. Склад і динаміка популяції *Silene jailensis* N.I. Rubtsov (*Caryophyllaceae*) на юго-східному схилі Нікитської яйли // Укр. ботан. журн. — 2012. — 69, № 2. — С. 211—217.

Рекомендує до друку  
Р.І. Бурда

Прийнята 04.05.2012 р.

О.П. Нікіфоров

Нікитський ботанічний сад — Національний науковий центр НААНУ (НБС — ННЦ), м. Ялта

### НАСІННЕВЕ РОЗМНОЖЕННЯ ТА ПОВНЕННЯ ПОПУЛЯЦІЇ *SILENE JAIENSIS* N.I. RUBTZOVA (*CARYOPHYLLACEAE*) НА ПІВДЕННО-СХІДНОМУ СХИЛІ НІКІТСЬКОЇ ЯЙЛИ ПІРСЬКОГО КРИМУ

Упродовж 2004—2011 рр. ми вивчали диссеминацію, розмноження особин і відновлення популяції *Silene jailensis* (*Caryophyllaceae*) на південно-східному схилі Нікитської яйли (1350—1400 м над р.м.). Продуктивність рослин залежить від ритму розвитку елементарного пагона. Генеративну фазу мають лише ті прирости, які формуються влітку поточного року по травень наступного. Основні способи диссеминації — балістохорія, анемохорія та мірмекохорія. Найефективнішим способом розмноження особин є балістохорія поблизу рослин у віковому стані  $g_3$ . Менш ефективні способи розмноження — анемохорія та мірмекохорія біля рослин у віковому стані  $g_2$ , які стабільно формують найбільшу кількість насіння. Балістохорія поблизу рослин у цьому віковому стані нерезультативна внаслідок дуже щільної структури пагонів куща. Особливості розмноження рослин вказують на основну стратегію відновлення популяції: утримання рослинами місць зростання на бровці схилу та слабе поширення від

них у горизонтальному та вертикальному напрямках. Така стратегія практично унеможливило міграцію виду.

*Ключові слова:* *Silene jailensis*, *релікт*, *Гірський Крим*, *популяція*, *плоди*, *насіння*.

*O.R. Nikiforov*

Nikitsky Botanical Gardens — National Scientific Centre  
NAASU (NBG—NSC), Yalta

SEED PROPAGATION AND RENEWAL OF THE  
POPULATION OF *SILENE JAILENSIS* N.I. RUBTZOV  
(*CARYOPHYLLACEAE*) ON THE SOUTH-EASTERN SLOPE  
OF NIKITSKAYA YAILA IN THE MOUNTAIN CRIMEA

Dissemination, propagation and renewal of the population of *Silene jailensis* (*Caryophyllaceae*) was studied during 2004—2011 on the south-eastern slope of Nikitskaya Yaila (1350—1400 m above

sea level). Productivity of plants depends on the development rhythm of elementary shoots. Only those shoots formed from summer till late spring of the next year achieve the generative phase. The main modes of dissemination are ballistochory, anemochory, and mirmecochory. The most efficient mode of dispersal is ballistochory near the plants of age  $g_3$ . Less efficient modes of dispersal are anemochory and mirmecochory near the plants of age  $g_2$ , regularly producing large quantities of seeds. Ballistochory near the plants of such age is not efficient because of the dense structure of shoots. These propagation peculiarities show the main strategy of the population renewal: plants are maintained in localities on the slope edge, slightly spreading from there in horizontal and vertical directions. This strategy makes migration of the species almost impossible.

*Key words:* *Silene jailensis*, *relict*, *Crimean Mountains*, *population*, *fruits*, *seeds*.

---

НОВІ ВИДАННЯ

*Паламар-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. Теоретичні основи та рекомендації до написання «Флори водоростей України» / Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України. — К., 2012. — 140 с.*

Представлено методичні рекомендації авторам нового багатотомного видання «Флора водоростей України» щодо принципів, підходів, послідовності та обсягу характеристик і викладу матеріалу. Виокремлено основні розділи та позиції при написанні матеріалів цього серійного твору, зосереджено увагу на всебічній флористико-географічній характеристиці наведених таксонів та уніфікації номенклатурно-таксономічного цитування. Наведено уніфікований перелік прізвищ авторів таксонів водоростей.