

УДК 582.284(477.75)

DOI: 10.36305/0513-1634-2022-144-65-74

МОНИТОРИНГ ВТОРИЧНОГО ЦВЕТЕНИЯ ВЫСШИХ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ МОЖЖЕВЕЛОВО-ДУБОВЫХ СООБЩЕСТВ ЗАПОВЕДНИКА «МЫС МАРТЬЯН»

Ирина Сергеевна Саркина, Яна Альвидасовна Перминова

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Ордена Трудового Красного знамени Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН»,
298648, Республика Крым, г. Ялта, пгт Никита, спуск Никитский, 52
E-mail: maslov_ivan@mail.ru

В статье обобщены данные многолетних фенологических наблюдений, проводимых в можжевельно-дубовых сообществах заповедника «Мыс Мартьян». Представлен список вторично цветущих растений, зафиксированных в период 1996-2021 гг. Проведен анализ этой группы видов по комплексу основных биоэкологических признаков. Установлено, что в группе повторно цветущих видов анализируемого периода сохранялись основные закономерности, выявленные ранее в годы с массовым повторным цветением: по основной биоморфе доминировали поликарпические травы, по ритму нормального цветения – поздневесенне-раннелетние и поздневесенне-среднелетние виды, по водному режиму – ксеромезофиты и мезоксерофиты. В ареалогической структуре преобладали виды с переходными типами ареала: восточно-средиземноморским, крымско-кавказским, европейско-средиземноморским, а также европейско-средиземноморско-переднеазиатским. Показано, что большинству повторно цветущих видов свойственны типы и продленного, и настоящего вторичного цветения, а основной тенденцией на протяжении анализируемого периода является изменение их соотношения в пользу продленного. Это указывает на зависимость исследуемого фенологического явления от вариативности гидротермических условий, для многофакторной оценки которой необходимы специализированные работы.

Ключевые слова: фенологические наблюдения; вторичное (повторное) цветение; Крымское Субсредиземноморье; можжевельно-дубовые сообщества; заповедник «Мыс Мартьян»; Летопись природы

Введение

Изучение связи ритмов сезонного развития растений с изменениями основных климатических факторов является одним из актуальных вопросов современной экологии. Последовательность и продолжительность фенологических фаз (вегетации, цветения, плодо созревания, диссеминации) – важный интегральный показатель биологических особенностей вида, закрепленный в генотипе и отражающий реакцию растений на воздействие абиотических факторов среды. В этом контексте календарное смещение среднесезонных фенодат следует рассматривать как процесс адаптации вида к экологическим условиям [13].

Вторичное цветение относится к одному из экстраординарных фенологических явлений, давно привлекающих внимание в теоретическом и практическом аспектах [5, 9, 23].

Вторичное, или повторное, цветение – цветение растений в несвойственные для них сезоны года (обычно позже эколого-биологического оптимума вида, в период которого наблюдается массовое цветение растений в популяциях) или же, когда цветение у отдельных растений продолжается неопределенно долго после окончания периода цветения основной их массы. Преимущественно, это процесс цветения растений во второй раз за период вегетации, обычно в конце лета или осенью. Вторичное цветение наблюдается у многих видов растений: поликарпических трав, двулетних, преждевременно прошедших яровизацию, полудревесных и древесных

видов, у которых пазушные или адвентивные почки раскрываются либо с опозданием, либо раньше срока [24]. Таким образом, вторичное цветение зависит от эндогенных признаков (процесса формирования, происхождения и особенностей строения почек), но вызывается, как правило, нарушениями нормального хода метеорологических факторов, характерных для конкретного климата (летняя засуха и следующие за ней дожди, осенние заморозки, зимние или ранне-весенние оттепели).

Приуроченность периода цветения конкретного вида к определенным внешним условиям (эколого-биологическому оптимуму) относится к весьма устойчивым признакам, определенным генетически и связанным с генезисом вида в условиях данного климата. По этой причине сроки и продолжительность цветения сохраняются у растений одного вида, которые произрастают в различных регионах мира с различными климатическими условиями и даже на разных континентах. Как правило, растения видов сезонного климата цветут один раз в год – на протяжении периода, являющегося наиболее оптимальным для успешного формирования и развития генеративной сферы, опыления и последующего плодоношения. Таким образом, вторичное цветение растений сезонного климата индуцируется сочетанием оптимальных для конкретных видов погодных условий, периодически складывающихся позже генетически закрепленных сроков, и отражает потенциальную возможность возврата к исходно непрерывному цветению растений бессезонного климата [9, 12].

Вторичное цветение особенно характерно для экотонных экосистем, которые находятся на границах природных зон и различных ландшафтов. Югобережье, где расположена особо охраняемая природная территория (ООПТ) «Мыс Мартыан», относится к пограничной области Крымского субсредиземноморья, где нередко наблюдается благоприятное для ряда видов сочетание тепла и влаги в осенне-зимний период. Вопросу вторичного цветения растений в Горном Крыму посвящен ряд публикаций [1, 3, 9, 10, 16, 18]. Подробный анализ массового вторичного цветения в заповеднике «Мыс Мартыан» был дважды дан в Летописи природы. В результате многолетних (с 1974 г.) фенологических наблюдений за растениями можжевельно-дубовых сообществ заповедника «Мыс Мартыан» к настоящему времени мы располагаем достаточным объемом данных, позволяющим выявить тенденции повторного цветения растений на данной территории.

Цель настоящей публикации: выявление группы устойчиво повторно цветущих видов, определение причин и тенденций вторичного цветения растений в составе растительности природного модельного объекта «Мыс Мартыан».

Объекты и методы исследования

В широком понимании термин «вторичное цветение» включает в себя два аспекта: вторичное цветение популяций и вторичное цветение отдельных особей (растений) в составе популяций. Объектом нашего исследования было вторичное цветение отдельных растений. Данные собраны в ходе многолетних фенологических наблюдений, проводимых в заповеднике «Мыс Мартыан» с 1974 г. Вторичное цветение растений, фиксировали в можжевельно-дубовых редколесьях заповедника, расположенного в центральной части Южного берега Крыма (Крымского Субсредиземноморья), в состав которых в качестве доминанта или содоминанта входит реликтовый охраняемый вид *Juniperus excelsa* M. Bieb. [19].

Фенологические наблюдения проводили по оригинальной методике В.Н. Голубева (1969), согласно которой фиксировали даты наступления фенофаз и проводили соответствующую обработку полученных данных, а затем строили кривые цветения, плодосозревания и диссеминации.

В анализе вторичного цветения растений заповедника «Мыс Мартьян» использована классификация его типов по В.Н. Голубеву: тип I вторичного цветения – продленное цветение; тип II – настоящее вторичное цветение; тип III – неотеническое цветение [2, 8]. В условиях Горного Крыма вторичное цветение наблюдается ежегодно, оно присуще видам различных биоморф. Более распространен тип продленного цветения, которое незаметно сливается с растянутым (длительным) цветением. Он характеризуется развитием новых цветков в зоне отцветшего уже соцветия или в пазухах листьев, расположенных ниже его, или формированием цветоносов и цветков повторно в пазухах листьев при основании отцветшего в текущем году побега. Настоящее вторичное цветение связано с внеочередным развитием генеративных побегов будущего года и присуще только многолетним растениям. Неотеническое цветение отмечается изредка, главным образом у однолетников в нарушенных экотопах [8].

Типы географического ареала и основные биоморфологические характеристики указываются в соответствии с Аннотированным списком высших растений заповедника «Мыс Мартьян» [11], «Биологической флорой Крыма» [5] и Аннотированным списком высших сосудистых растений природного заповедника «Мыс Мартьян» [15].

Латинские названия видов растений приведены по The Plant List [25].

Результаты и обсуждение

В можжевельно-дубовых сообществах мыса Мартьян основное ядро видов формировалось в субтропическом сухом климате и принадлежит к древне-средиземноморскому типу ареалов. Поэтому для целого ряда видов вторичное цветение является нормой. Кроме того, вторичное цветение растений можно рассматривать как проявление остаточных свойств непрерывного роста и развития в эволюционном прошлом [9].

Фенологические исследования на мысе Мартьян с 1965 г. и до создания заповедника и отдела охраны природы в 1973 г. проводились В.Н. Голубевым. С 1974 г. были организованы регулярные маршрутные фенологические наблюдения за цветением и плодоношением древесно-кустарниковых (37) и травянистых (346) видов растений [8]. С 1980 г. постоянные наблюдения стали проводиться за 115 видами, отобранными из числа наблюдаемых ранее на основе выявленных феноритмотипов, а несколько позже – за 120 видами. С 2012 г. объем наблюдений ограничен фенофазой цветения, сроки прохождения которой являются наиболее лабильными [21].

Данные фенологических наблюдений (таблицы сроков наступления фенофаз, кривые цветения, плодосозревания и диссеминации) представлены в ежегодной Летописи природы (ЛП) заповедника. Особенности того или иного года наблюдений, включая повторное цветение растений, освещены в публикациях [10, 22]. С 1996 г. данные об отклонениях начала цветения у наблюдаемых видов от средних многолетних сроков и особенностях конкретного года, включая сведения по продленному и настоящему вторичному цветению, как одной из характерных черт растительности Крымского субсредиземноморья, представляются в ЛП ежегодно. На основе этих данных в настоящей статье проведен анализ динамики и тенденций вторичного цветения растений на территории мыса Мартьян.

Рекордными по количеству видов с вторичным цветением за все время наблюдений (с 1974 г.) были 1976 и 1996 гг. Несмотря на существенную разницу в числе наблюдаемых в эти годы в заповеднике растений, процентное соотношение нормально и вторично цветущих растений было сходным.

В 1976 г. повторное цветение было отмечено у 73 видов (19% наблюдаемых в то время растений). Преобладал тип настоящего вторичного цветения (53 вида),

продленное цветение наблюдалось у 17 видов и 3 вида, найденные на нарушенных и сорных местах, были отнесены к типу неотенического цветения. Продленное цветение было зарегистрировано только у травянистых многолетников и одно-двулетников, а настоящее вторичное цветение было присуще растениям всех основных жизненных форм. Преобладали виды с весенне-летними ритмами нормального цветения и виды с переходным типом ареала. Повторное образование цветков наблюдалось как реакция растений на благоприятный режим увлажнения почвы при достаточно высоких температурах воздуха, наступивших после засушливых июля и первых двух декад августа [5] (рис. 1).



Рис. 1 Число видов с продленным и настоящим вторичным цветением (1996-2021 гг.)

Если в годы с массовым повторным цветением тип настоящего вторичного цветения преобладал, то многолетние данные показывают, что у большинства повторно цветущих растений наблюдаются типы и продленного, и настоящего вторичного цветения (рис. 2, табл. 1). Указания на то, что одному и тому же растению, способному к внеочередному развитию, бывают свойственны различные биоморфологические типы вторичного цветения, есть в литературе (6).

В 1996 г. наблюдалось массовое вторичное цветение растений в Горном Крыму [16]. В заповеднике «Мыс Мартыан» в это же время таких видов было 19 (16,5% от общего числа наблюдаемых растений). Несмотря на относительно небольшое число, они повторяют основные закономерности, выявленные при эколого-биоморфологическом анализе вторично цветущих видов Горного Крыма в целом. Так, большая часть растений принадлежит к переходному типу ареалов: восточно-средиземноморскому, крымско-кавказскому, европейско-средиземноморскому, а также европейско-средиземноморско-переднеазиатскому. По основной биоморфе преобладали поликарпические травы, по ритму нормального цветения – поздневесенне-летние виды, по водному режиму – ксеромезофиты и мезоксерофиты. Доминировал тип настоящего вторичного цветения. Повторное цветение было обусловлено сильной летней воздушно-почвенной засухой, полученной растениями в октябре необходимой суммой пониженных температур и последовавшими за этим необычно теплой погодой,

и оптимальным увлажнением почвы [16]. Выдвижение среди повторно цветущих на первое место видов с переходным типом ареала, то есть таких, у которых область распространения лежит в пределах двух или даже трех флористических (флорогенетических) областей, согласуется с указанием В.Н. Голубева (1968) на многочисленность в Крыму растений вторичного цветения со строго не фиксированным ритмом роста и цветения.

Позднее повторное цветение $\geq 10\%$ видов наблюдалось в 1997 (14%), 2004 (13%), 2015 (12%), 2016 (11%), 2017 и 2020 (по 10%) и 2021 (14%) гг. Однако соотношение типов повторного цветения на протяжении этого периода изменилось в пользу продленного. Число видов с настоящим вторичным цветением с 2005 г., за исключением 2021 г., не превышало трех (рис. 2).

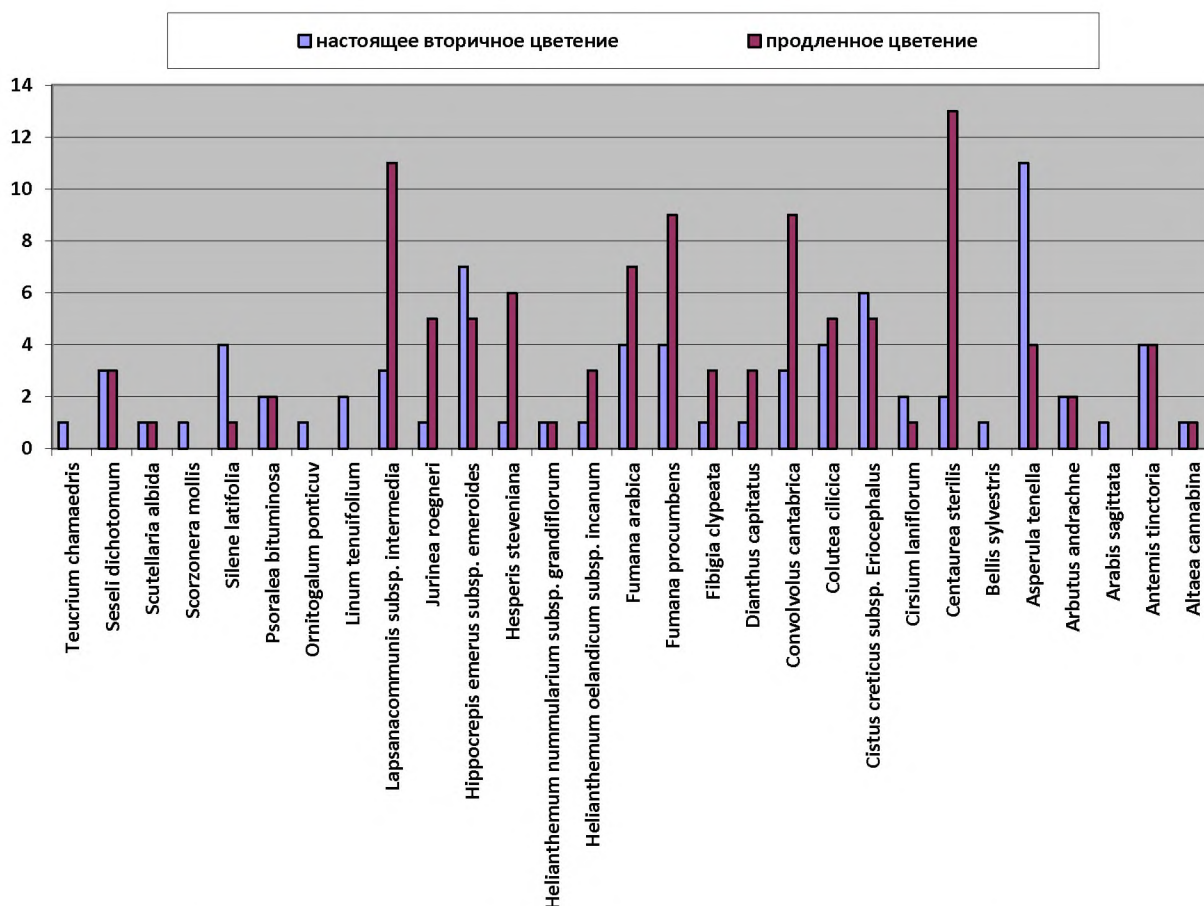


Рис. 2 Число случаев настоящего вторичного цветения у наблюдаемых видов

Анализ многолетних данных позволяет заключить, что при определенных изменениях гидротермических условий у ряда наблюдаемых растений тип настоящего вторичного цветения может замещаться во времени продленным цветением. С 1996 г. зарегистрировано 49 (41% от числа наблюдаемых) повторно цветущих видов. Тип настоящего вторичного цветения присущ 29 видам, из которых у 23 видов периодически наблюдается и продленное цветение (рис. 2). Для 18 видов отмечено только продленное цветение: для 6 видов оно является характерным, а у 12 отмечено только однократно. Тип неотенического цветения отмечен у двух видов (табл. 1).

Таблица 1

Список вторично цветущих растений (1996-2021 гг.) с некоторыми эколого-биологическими характеристиками

№ п/п	Вид	Жизненная форма	Тип вторичного цветения	Ритм нормального цветения, месяцы	Экоморфа по водному режиму	Тип ареала
1	<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	поликарп.	I	6–7	мз	ЕС
2	<i>Allium rupestre</i> Steven	поликарп.	I	8–9	мзк	ККМ
3	<i>Althaea cannabina</i> L.	поликарп.	I/II	7–8	мзк	СП
5	<i>Arabis sagittata</i> (Bertol.) DC.	монокарп.	II	4–5	кмз	ПАЛ
6	<i>Arbutus andrachne</i> L.	дерево	I/II	4–5	мзк	ВС
7	<i>Asperula tenella</i> Heuff. ex Degen	поликарп.	I/II	6–8	мзк	П
8	<i>Bellis sylvestris</i> Cirillo	поликарп.	II	9–1	мзк	С
9	<i>Bituminaria bituminosa</i> (L.) C.H. Stirt.	поликарп.	I/II	5–7	кмз	С
10	<i>Centaurea sterilis</i> Steven	моно/поликарп.	I/II	6–9	мзк	Э. Э*
11	<i>Cirsium laniflorum</i> (M. Bieb.) Fisch.	поликарп.	I/II	7–8	мз	Э. Э*
12	<i>Cistus creticus</i> subsp. <i>eriocephalus</i> (Viv.) Greuter & Burdet	кустарник	I/II	5–7	мзк	ВС
13	<i>Clematis flammula</i> L.	кустарник	I	6–7	кмз	А
14	<i>Colutea cilicica</i> Boiss & Balansa	кустарник	I/II	5–6	мзк	ККМ
15	<i>Convolvulus cantabrica</i> L.	поликарп.	I/II	5–8	эк	СПЕ
4	<i>Cota tinctoria</i> (L.) J. Gay	поликарп.	I/II	6–7	кмз	ПЕС
16	<i>Dianthus capitatus</i> J. St.-Hil.	поликарп.	I/II	5–7	кмз	П
17	<i>Dianthus marshallii</i> Schischk.	поликарп.	I	5–6	кмз	П. Э*
18	<i>Dorycnium herbaceum</i> Vill.	п/кустарничек	I	5–6	кмз	ВС
19	<i>Echinops armatus</i> Boiss. & Hausskn.	поликарп.	I	7–9	мзк	ВС
20	<i>Erysimum cuspidatum</i> (M. Bieb.) DC.	монокарп.	I	5–6	мзк	СПЕ
21	<i>Festuca rupicola</i> Heuff.	поликарп.	I	5–6	эк	СЕС
23	<i>Fibigia clypeata</i> (L.) Medik.	поликарп.	I/II	4–5	эк	ВС
22	<i>Fumana procumbens</i> (Dunal) Gren. & Godr.	кустарничек	I/II	4–7	мзк	ЕСП
24	<i>Fumana arabica</i> (L.) Spach	кустарничек	I/II	5–6	мзк	КК
25	<i>Galium aparine</i> L.	однол.	III	4–5	кмз	Г
26	<i>Galium xeroticum</i> (Klokov) Pobed.	поликарп.	I	5–7	мзк	КК
27	<i>Galium mollugo</i> L.	поликарп.	I	5–7	кмз	ЗП
28	<i>Helianthemum oelandicum</i> subsp. <i>incanum</i> (Willk.) G. López	п/кустарничек	I/II	4–6	эк	ЕС
29	<i>Helianthemum nummularium</i> subsp. <i>grandiflorum</i> (Scop.) Schinz & Thell.	п/кустарничек	I/II	5–7	кмз	ЕС
30	<i>Hesperis steveniana</i> DC.	монокарп.	I/II	3–6	кмз	КК
31	<i>Hippocrepis emerus</i> subsp. <i>emeroides</i> (Boiss. & Spruner) Lassen	кустарник	I/II	4–5	кмз	ВС
32	<i>Jasminum fruticans</i> L.	кустарник	I	5–6	кмз	ЕСП
33	<i>Jurinea roegneri</i> K. Koch	поликарп.	I/II	5–6	мзк	ПК
34	<i>Lapsana communis</i> subsp. <i>intermedia</i> (M. Bieb.) Hayek	поликарп.	I/II	5–8	мз	ВС
35	<i>Lathyrus digitatus</i> (M. Bieb.) Fiori	поликарп.	I	4–5	кмз	ВС
36	<i>Lathyrus laxiflorus</i> (Desf.) O. Kuntze	поликарп.	I	5–6	мз	СП
37	<i>Linum tenuifolium</i> L.	поликарп.	II	5–7	кмз	ЕС
38	<i>Silene latifolia</i> Poir.	поликарп.	I	5–8	кмз	Г
39	<i>Minuartia hybrida</i> (Vill.) Schischk.	монокарп.	III	3–6	кмз	ЕСП
40	<i>Ornithogalum ponticum</i> Zahar.	поликарп.	II	6–7	кмз	КК
41	<i>Pimpinella peregrina</i> L.	монокарп.	I	6–8	кмз	Э
42	<i>Polygala mayor</i> Jacq.	поликарп.	I/II	5–7	кмз	Е
43	<i>Prospero autumnale</i> (L.) Speta	поликарп.	I	8–9	кмз	ЕС
44	<i>Scorzonera mollis</i> M. Bieb.	поликарп.	II	4–5	кмз	П

Продолжение таблицы

45	<i>Scutellaria albida</i> L.	поликарп.	I/II	5–7	кмз	ВС
46	<i>Seseli dichotomum</i> Pall. ex M. Bieb.	монокарп.	I/II	7–9	эк	КК
47	<i>Teucrium chamaedrys</i> L.	п/кустарничек	II	6–7	кмз	ЕСП
48	<i>Taraxacum hydernum</i> Steven	поликарп.	I	8–12	мз	Э
49	<i>Veronica capsellcarpa</i> Dubovik	поликарп.	I	4–6	мзк	ПЕС

Условные обозначения:

Жизненная форма: поликарп. – поликарпическая трава, монокарп. – двулетний монокарпик, однол. – озимый однолетник; п/кустарник – полукустарник; п/кустарничек – полукустарничек.

Тип повторного цветения: I – продленное цветение, II – настоящее вторичное цветение, III – неотеническое цветение.

Экоморфа по водному режиму: мз – мезофит, мзк – мезоксерофит, кмз – ксеромезофит, эк – эуксерофит.

Типы ареалов: С – средиземноморский, ВС – восточносредиземноморский, ККМ – крымскокавказско-малоазиатский, КК – крымско-кавказский, СП – средиземноморско-переднеазиатский, ЕС – европейскосредиземноморский, ЕСП – европейско-средиземноморско-переднеазиатский, П – понтийский, ПК – понтийскоказахский, СЕС – средиземноморско-евроазиатский степной, ПЕС – переднеазиатский и евроазиатский степной, Г – голарктический, ПАЛ – палеарктический, ЗП – западнопалеарктический, Е – европейский, А – адвентивный, СПЕ – средиземноморско-переднеазиатский и европейский степной, Э Э* – эндемик.

Среди повторно цветущих растений в 1996-2021 гг. сохранялись основные закономерности, выявленные в годы с массовым вторичным цветением: по основной биоморфе доминировали поликарпические травы, по ритму нормального цветения – поздневесенне-раннелетние и поздневесенне-среднелетние виды, по водному режиму – ксеромезофиты и мезоксерофиты. Преобладали виды с переходными типами ареала: восточно-средиземноморским, крымско-кавказским, европейско-средиземноморским, а также европейско-средиземноморско-переднеазиатским.

Следует также остановиться на особенностях повторного цветения 2020 г., который в истории фенонаблюдений, проводимых в ООПТ «Мыс Мартьян», является, безусловно, одним из самых специфичных. В результате жестокой и очень продолжительной воздушно-почвенной засухи предыдущего года в сочетании с острым дефицитом осадков весенних месяцев 2020 г. у травянистых видов различных жизненных форм были отмечены заметное снижение численности растений в популяциях, а также неудовлетворительное вегетативное развитие в сочетании с низкой численностью цветущих растений [12, 21]. У целого ряда видов, в связи с этим массовое цветение не наблюдалось. У многих растений эта фенологическая фаза проходила волнообразно: идущее на убыль цветение активизировалось за счет отрастания новых растений после осадков, выпавших в конце мая, середине и конце июня. Как следствие, число видов с повторным цветением достигло 18 (14%), чего не наблюдалось на протяжении длительного периода – с 1997 г. (см. рис. 1). Кроме того, среди растений с продленным цветением были зарегистрированы *Festuca rupicola* и *Veronica capsellcarpa*, у которых ранее это явление не отмечалось, и *Jasminum fruticans*, повторное цветение которого ранее было зарегистрировано в 1976 и 1996 гг., то есть в годы с массовым вторичным цветением.

Зависимость ритмов цветения от погодных факторов очевидна, однако определить степень воздействия на развитие растений конкретного экологического фактора непросто, поскольку они все взаимосвязаны и взаимообусловлены. Количество осадков определяет влажность почвы, от которой, в свою очередь, зависит гидротермический режим, но однозначной корреляции роста и развития растений с температурой воздуха и почвы не наблюдается, так как необходимо учитывать запасы тепла и влаги в почве. По указанию многих исследователей, для вторичного цветения, кроме наследственных свойств растений, решающее значение имеют эффективные

температуры осенних месяцев [16]. Изучение многолетних изменений средних величин и коэффициентов линейных трендов температурных индексов на территории ЮБК за 1930-2017 гг. показало однозначное увеличение средних и абсолютных температур воздуха, продолжительности и теплообеспеченности вегетационного периода. Сравнение средних из абсолютных годовых минимумов по 30-летним периодам подтвердило тенденцию глобального потепления. Именно такой подход позволяет выявить и проанализировать локальные проявления глобального изменения климата [20, 14]. Для многофакторной оценки многолетних данных фенологических наблюдений, в целом, и изменений количественного и качественного состава группы повторно цветущих растений во времени, в частности, необходимы специализированные работы по анализу фенологического ответа на изменение климата.

Заключение

Вторичное цветение так же, как для Горного Крыма в целом, характерно и для Крымского Субсредиземноморья, к которому относится территория заповедника «Мыс Мартьян». Мониторинг позволил детализировать явление вторичного цветения и выявить его тенденции на данной территории.

На основании многолетних данных повторное цветение трех типов установлено у 49 (или 41%) наблюдаемых видов. Тип настоящего вторичного цветения присущ 29 видам, из которых у 23 периодически наблюдается и продленное цветение. Для 18 видов отмечено только продленное цветение. Тип неотенического цветения наблюдался у двух видов.

Среди повторно цветущих растений в период 1996-2021 гг. сохранялись основные закономерности, выявленные в годы с массовым повторным цветением: по основной биоморфе доминировали поликарпические травы, по ритму нормального цветения – поздневесенне-раннелетние и поздневесенне-среднелетние виды, по водному режиму – ксеромезофиты и мезоксерофиты. В ареалогической структуре преобладали виды с переходными типами ареалов: восточно-средиземноморским, крымско-кавказским, европейско-средиземноморским, а также европейско-средиземноморско-переднеазиатским.

Основной тенденцией явления вторичного цветения на территории заповедника на протяжении анализируемого периода является изменение соотношения типов настоящего вторичного и продленного цветения в пользу последнего.

Выявленная динамика количественного и качественного состава группы повторно цветущих растений во времени может быть фенологическим ответом на локальные проявления глобального изменения климата.

Список литературы

1. *Галушко Р.В.* О вторичном цветении древесных растений из Средиземья на Южном берегу Крыма // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 1980. – Вып. 1 (41). – С. 18-20.
2. *Голубев В.Н.* Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. – М.: «Наука», 1965. – 287 с.
3. *Голубев В.Н.* О вторичном цветении растений Крымской яйлы // Науч. докл. высш. шк. Биол. Науки. – 1968. – № 1. – С. 67-70.
4. *Голубев В.Н.* К методике составления кривых цветения растительных сообществ // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1969. – Т. 74. – Вып. 2. – С. 90-97.
5. *Голубев В.Н.* Биологическая флора Крыма. Издание второе. – Ялта: НБС–ННЦ, 1996. – 125 с.

6. Голубев В.Н., Голубева И.В. Особенности фенологического развития реликтового можжевельного леса на ЮБК // Сезонная ритмика редких и исчезающих видов растений и животных: Тезисы докл. на Всесоюзн. конф. (17–19 декабря 1980 г.). – М., 1980. – С. 21-23.

7. Голубева И.В. Вторичное цветение растений в заповеднике в 1976 г. // Летопись природы государственного заповедника «Мыс Мартыан», 1976 г. – Кн. 3, Т. 1. – Ялта, 1976. – С. 169-178.

8. Голубева И.В. Ритм сезонного развития компонентов можжевельной формации заповедника «Мыс Мартыан» в связи с эколого-биологическим изучением сообществ // Труды Никитского ботанического сада. – 1980. – Т. 81. – С. 21-34.

9. Голубева И.В., Голубев В.Н. Вторичное цветение растений горного Крыма // Труды Никитского ботанического сада. – 1978. – Т. 74. – С. 75-84.

10. Голубева И.В., Саркина И.С. Особенности фенологии цветения основных фитокомпонентов высокоможжевельно-пушистодубовых сообществ на мысе Мартыан в 1982 г. // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 1983. – Вып. 51. – С. 10-15.

11. Голубева И.В., Крайнюк Е.С. Аннотированный каталог высших растений заповедника «Мыс Мартыан». – Ялта: ГНБС. – 1987. – 40 с.

12. Жмылев П.Ю., Карпухина Е.А., Жмылева А.П. Вторичное цветение: индукция и нарушения развития // Журнал общей биологии. – 2009. – Т. 70, № 3. – С. 262-272.

13. Корсакова С. П., Саркина И.С., Багрикова Н.А. Биология опыления *Juniperus excelsa* и *J. deltoides* (Cupressaceae) на Южном берегу Крыма // Ботанический журнал. – 2019. – Том 104, № 10. – С. 77-90.

14. Корсакова С.П., Корсаков П.Б. Климатическая характеристика сезонов 2019 г. на Южном берегу Крыма // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартыан». – 2020. – Вып. 11. – С. 6-22.

15. Крайнюк Е.С. Аннотированный список высших сосудистых растений природного заповедника «Мыс Мартыан» // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартыан». – 2012. – Вып. 3. – С. 83-105.

16. Ларина Т.Г., Никифоров А.Р., Фурса Д.И. Массовое вторичное цветение растений Горного Крыма в 1996 году // Ботанический журнал. – 1999. – Т. 84, №5. – С. 70-76.

17. Ларина Т.Г., Саркина И.С., Фурса Д.И. Вторичное цветение растений в заповеднике «Мыс Мартыан» // Летопись природы государственного заповедника «Мыс Мартыан», 1996 г. – Кн. 23. – Ялта, 1996. – С. 45-54.

18. Никифоров А.Р. Вторичное цветение растений реликтового эндемика Горного Крыма *Silene jailensis* N.I. Rubtzov (Cariophyllaceae) // Укр. ботан. журнал. – 2009. – Т. 66, № 6. – С. 814-819.

19. Плугатарь Ю.В., Багрикова Н.А., Белич Т.В., Костин С.Ю., Крайнюк Е.С., Маслов И.И., Садогурский С.Е., Садогурская С.А., Саркина И.С. Природный заповедник «Мыс Мартыан». 2-ое издание, исправленное и дополненное. – Симферополь: ИТ «Ариал», 2018. – 104 с.

20. Плугатарь Ю.В., Корсакова С.П. Эфиромасличные растения в условиях меняющегося климата. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2019. – 178 с.

21. Саркина И.С. Фенологические наблюдения за основными компонентами растительных сообществ Крымского субсредиземноморья (заповедник «Мыс Мартыан») // Роль ботанических садов в сохранении и мониторинге биоразнообразия Кавказа. Материалы Юбилейной науч. конф. с межд. участием, посв. 175-летию Сухумского ботан. сада, 120-летию Сухумского субтропического дендропарка, 85-летию акад. Г.Г. Айба и 110-летию акад. А.А. Колаковского (6–10 сентября 2016 г., г.

Сухум). – Сухум, 2016. – С. 408-411.

22. Саркина И.С., Перминова Я.А. Особенности фенологии цветения основных фитокомпонентов высокооможжевелово-пушистодубовых сообществ на мысе Мартьян в 2020 г. // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян». – 2021. – Вып. 12. – С. 103-113.

23. Серебряков И.Г. О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов // Вестн. Моск. ун-та. – 1947. – № 6. – С. 75-108.

24. Словарь ботанических терминов / под общ. ред. Дудки И.А. – Киев: Наукова думка, 1984. – 308 с.

25. *The Plant List*. Version 1.1. – 2013. – [Электронный ресурс]. – URL: <http://www.Theplantlist.org>

Статья поступила в редакцию 31.08.2022 г.

Sarkina I.S., Perminova Ya.A. Monitoring of secondary flowering of higher vascular plants of juniper-oak communities of “Cape Martyan” Nature Reserve // Bull. of the State Nikita Botan. Gard. – 2022. – № 144 – P. 65-74

The article summarizes the data of long-term phenological observations conducted in the juniper-oak communities of the Cape Martyan Nature Reserve. The list of secondary flowering plants recorded in the period 1996-2021 is presented. The analysis of this group of species according to the complex of the main bioecological features is carried out. It was found that in the group of re-flowering species of the analyzed period, the main patterns revealed earlier in the years with mass re-flowering were preserved: polycarpic grasses dominated the main biomorph, late spring-early summer and late spring-mid-summer species dominated the rhythm of normal flowering, xeromesophytes and mesoxerophytes dominated the water regime. The areal structure was dominated by species with transitional types of habitat: East Mediterranean, Crimean Caucasian, European Mediterranean, as well as European-Mediterranean-Near Asian. It is shown that the majority of re-flowering species are characterized by the types of both extended and present secondary flowering, and the main trend during the analyzed period is a change in their ratio in favor of extended. This indicates the dependence of the studied phenological phenomenon on the variability of hydrothermal conditions, for a multifactorial assessment of which specialized work is needed.

Key words: *phenological observations; secondary (repeated) flowering; Crimean Sub-Mediterranean; juniper-oak communities; Cape Martyan Nature Reserve; Chronicle of Nature*