

ПОЛІВАРІАНТНІСТЬ ЕЛЕМЕНТАРНИХ МОДУЛІВ У СТРУКТУРІ РІЧНИХ КВІТКОНОСНИХ ПАГОНІВ *PULSATILLA PATENS* (L.) MILL. І *P. PRATENSIS* (L.) MILL. (*RANUNCULACEAE*)

Ключові слова: поліваріантність, модульна організація рослин, елементарний модуль, універсальний модуль, *Pulsatilla*

Концепція модульної організації біоморф рослин базується на уявленнях про дискретність і комплексність структурних одиниць їхньої пагонової системи. При цьому структурні одиниці — модулі — виділяються, головним чином, за принципом морфоструктурної подібності елементів одного рівня складності. У сучасній фітоморфології найчастіше використовують три категорії модулів: елементарний, універсальний і основний [24, 25 та ін.]. Така ієрархічність модульної організації визначається розподілом подібних структурних одиниць за трьома рівнями складності.

Так, у ієрархічній системі модулів пагонового тіла рослин елементарний модуль відповідає метамеру як найпростіший, не подільний на однотипні елементи, біоморфологічній одиниці в структурі пагона, що закладається впродовж одного пластохрону [24]. Своєю чергою, поліваріантність структури метамерів у межах одного пагона визначається морфологічними особливостями їхніх складових елементів: міжвузля (довгого чи короткого), листка (низової, середньої або верхової формації), аксиллярного апарату або бічних пагонів, а іноді ще й додаткових структур кореневого походження. Послідовність однотипних метамерів являє собою певну структурно-функціональну зону пагона [4, 19, 27 та ін.].

Як універсальний модуль виділяється монокарпичний пагін, що є елементарною біоморфологічною одиницею системи пагонів і в якому закономірно поєднуються певні структурно-функціональні зони. Як зазначає Н.П. Савіних [24], універсальність цього модуля виявляється в можливості застосування його для розв'язання багатьох завдань: характеристики особин на рівні органа, системи органів і організму загалом і на всіх етапах їхнього (пагона та організму) розвитку. Поліваріантність універсальних модулів переважно обумовлена їхніми структурними (зокрема,

відмінними спектрами структурно-функціональних зон пагонів різного функціонального призначення та різної спеціалізації) й часовими (тривалість життя, циклічність і ритмічність розвитку та ін.) характеристиками.

Універсальні модулі утворюють у результаті мультиплікації складні пагонові системи — основні модулі [24]. При цьому основний модуль розглядається як просторово-часова структура, котра закономірно виявляється й повторюється в особин і визначає тип біоморфи рослин. На цьому ієрархічному рівні поліваріантність основних модулів зумовлена їхніми функціональними, структурними та часовими характеристиками.

Завдання структурного опису рослини не мають зводитися лише до представлення її як ієрархічної системи дискретних конструкційних одиниць — модулів. Набагато важливіше, з тих самих позицій, на рівні різних модулів установити взаємозв'язок між їхньою структурою та віковими змінами в рослинному організмі, розкрити закономірності формування їх у певних еколого-ценотичних умовах, а також з'ясувати ступінь взаємного впливу.

Ці завдання розв'язується тоді, коли, крім принципу дискретності, застосовується і принцип комплексності, при якому рослинний організм розглядається як одне ціле. Використання обох цих принципів під час опису структури рослин дає змогу якнайповніше виявити морфологічну, структурну, ритмологічну та інші види поліваріантності [12 та ін.] пагонової сфери, а також її залежність від внутрішніх і зовнішніх факторів.

У цій статті представлені результати дослідження поліваріантності річних квітконосних пагонів *Pulsatilla patens* (L.) Mill. і *P. pratensis* (L.) Mill. (*Ranunculaceae*) на рівні елементарних модулів, а також у загальних рисах характеризується різноманіття універсальних модулів.

Вибір об'єктів дослідження не випадковий. З одного боку, зрозумілим є постійно зростаючий інтерес фітоморфологів до «червонокнижних» видів рослин, оскільки саме ґрунтовний біоморфологічний аналіз дає змогу розкрити їхній адаптаційний потенціал у місцезростаннях, які різняться за еколого-ценогічними показниками та рівнем антропопресії. Крім того, саме з позицій структурної фітоморфології можна виявити механізми формування гетерогенності популяцій виду загалом і, зокрема, поліваріантності структури одно- та різновікових особин у їхньому складі.

З іншого боку, види роду *Pulsatilla* Mill. усе ще залишаються маловивченими в плані системного опису їхньої пагонової системи, насамперед щодо її модульної організації. Літературні джерела, в яких аналізуються структурні особливості їхніх пагонів і динаміка ростових процесів, а також висвітлюються питання морфогенезу (окремих пагонів чи особини загалом), порівняно нечисленні [1—3, 6—9, 13, 14, 20, 22, 28, 29, 33, 36, 37 та ін.], а наведені в них відомості переважно фрагментарні або навіть суперечливі. Представлений у цих роботах матеріал не виходить за межі класичної описової морфології, а відсутність єдиних підходів до опису структурних особливостей рослин із використанням уніфікованої біоморфологічної термінології утруднює можливість зіставлення наведених у літературі даних.

Нестача відомостей стосовно структурних особливостей пагонів видів роду *Pulsatilla* позначається й на тому, що у вітчизняних флористичних зведеннях і таксономічних опрацюваннях роду [5, 18, 30, 32, 34 та ін.] як ознаки, котрі характеризують міжвидові відмінності, використовують переважно обмежений набір класичних морфологічних ознак будови асимілюючих розеткових листків, листків квіткового покривала, квітконосів, квіток і плодів, а також характер опушення окремих органів рослини. Крім того, систематики звертають увагу на тривалість життя листків і ступінь їхньої збереженості після перебігу зимового періоду та зіставляють терміни квітвання й розгортання листків. Здійснення порівняльного морфологічного аналізу видів роду *Pulsatilla* з позицій модульної організації їхніх пагонових систем дозволить розширити спектр діагностичних ознак, що стане надзвичайно актуальним при визначенні близькоспорідних видів. Як діагностичні можуть бути використані морфологічні ознаки листків різних формацій. Крім того, стає можливим додатково порівнювати структурно-зональну будову пагонів (якісний і кількісний

склад метамерів різних зон), встановлювати закономірності закладання квітконосів, враховувати залежність морфоструктур різних рівнів від вікового стану, фенологічної фази або умов конкретного місцезростання.

Таким чином, основне завдання нашого дослідження — проведення ґрунтового біоморфологічного аналізу *Pulsatilla patens* і *P. pratensis*, що включає характеристику модульної організації їхньої пагонової системи з метою уточнення морфологічних ознак органів підземної та надземної сфер, моделі пагоноутворення, етапів морфогенезу пагонів, а також визначення поліваріантності структури річних квітконосних пагонів на рівні елементарних модулів.

Матеріали та методика досліджень

Об'єкти вивчення — європейсько-західносибірський вид *Pulsatilla patens* s. l. і європейський — *P. pratensis* s. l., які в межах своїх ареалів приурочені до соснових і дубових лісів, трапляються на піщаних галявинах і узліссях, пісках надзаплавних терас, іноді на лучно-степових схилах. Обидва види занесені до «Червоної книги України» [16, 31] і міжнародного Червоного списку МСОП [35].

Досліджені нами популяції обох видів зростають в умовах урбаноландшафтів Київського мегаполіса, де є облігатними псамофільними екоценоелементами соснових лісів субурбанзони міста [21].

Популяції обох видів локалізовані в околицях Кончі-Заспи, приурочені до сосново-дубового лісу, деревостан якого складений *Pinus sylvestris* L., *Quercus robur* L., *Carpinus betulus* L., *Acer platanoides* L., *A. tataricum* L., *Betula pendula* Roth, *Pyrus communis* L., *Sorbus aucuparia* L., *Padus virginiana* (L.) Roem., *Sambucus racemosa* L., *Tilia cordata* Mill. Трав'яний ярус сформований *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Melica nutans* L., *Poa angustifolia* L., *Achillea submillefolium* Klokov et Krytzka, *Alliaria petiolata* (M. Bieb.) Cavara et Grande, *Artemisia dniproica* Klokov, *Convallaria majalis* L., *Betonica officinalis* L., *Euphorbia cyparissias* L., *E. virgata* Waldst. et Kit., *Galium verum* L., *Glechoma hirsuta* Waldst. et Kit., *Trifolium montanum* L., *Peucedanum oreoselinum* (L.) Moench, *Potentilla argentea* L., *Ranunculus illyricus* L., *R. polyanthemos* L., *Veronica incana* L., *V. officinalis* L., *V. chamaedrys* L., *Verbascum* sp. Проективне покриття травостою коливається від 60 до 80 %. Особини в популяціях обох видів утворюють скупчення площею до 100 м². У скупченнях вони розміщені рівномірно (щільність облікових одиниць: особин, клонів — 5—7 на 1 м²), поза

скупченнями — випадково (1—3 на 1 м²). У вікових спектрах популяцій обох видів переважають зрілі та старі генеративні особини чи клони.

Матеріал для дослідження структурних особливостей річних квітконосних пагонів частково відбирали з природних популяцій, а також із експериментальних ділянок, на яких ці види культивуються нами впродовж 10—15 років. Враховуючи те, що обидва види є рідкісними, при їх біоморфологічному дослідженні застосовано ошадливі методики. Так, замість викопування цілих кущів із природних місцезнаходжень робили візуальну вибірку лише окремих пагонів (з урахуванням вікового стану особини або клону), застосовуючи часткове підкопування рослини. Вибірку пагонів упродовж вегетаційного періоду здійснювали за п'ять прийомів, які охоплювали усі фази їхнього морфогенезу. Матеріал відбирали в природі, зокрема, на лісових вирубках, підготовлених під житлову забудову чи для прокладання автошляхів. Загалом розглянуто структуру, оформлено схеми, досліджено ємність бруньок, проведено морфометричний аналіз більше 500 пагонів обох видів.

В основу виділення структурно-функціональних зон квітконосних пагонів досліджуваних видів була покладена схема І.В. Борисової та Г.О. Попової [4].

Результати дослідження та їх обговорення

Підземні органи пагонового походження у представників роду *Pulsatilla* в літературі характеризуються як кореневища або система резидів каудексу; тип кореневої системи визначається як стрижнекореневий, китицекореневий або перехідний [6]. Ми встановили, що в онтогенезі обох видів первинно алоризна (за морфологічним типом — стрижнева) коренева система за умов розвитку рівносильних додаткових коренів у віргінільних рослин або рослин на пізніших етапах онтогенетичного розвитку змінюється на вторинну гоморизну (мичкувату), а у випадку провідного значення одного з додаткових коренів — вторинну алоризну (що морфологічно також відповідає стрижневій кореневій системі). Деякі автори відзначають явище коренепаростковості в *P. patens* [1, 15, 33].

З'ясовано, що в досліджених видів повна морфологічна дезінтеграція додатково вкорінених партикул виявляється у зрілих генеративних особин або в особин, які перебувають на пізніших етапах онтогенезу. При цьому стрижнекоренева каудексова онтобіоморфа змінюється на короткочореневищну. В морфогене-

зі обох видів поступово реалізуються фази: первинного пагона → первинного куща → нещільного куща → кущистої партикули → некущистої партикули. Перші три фази проходить материнська особина, дві останні — її вегетативні нащадки у складі клону.

Пагони обох видів поліциклічні й полікарпічні. Структура пагонів у різних представників роду *Pulsatilla* в літературі описується як розеткова [13, 29] або напіврозеткова [1, 14, 10, 11 та ін.]. Попри загальний план будови пагонів усіх представників роду *Pulsatilla* [14], на наш погляд, ці протиріччя зумовлені використанням термінів «розетковий» чи «напіврозетковий» у різному об'ємі або ж застосуванням їх до пагонів різних порядків галуження. У цій статті ми дотримуємося класичних визначень, сформульованих І.Г. Серебряковим [26]. Виходячи з цих позицій, річні квітконосні пагони видів дослідженого роду визначаємо як розеткові, тобто відкриті. Бічні квітконосні пагони розвиваються силептично на річних приростах осьових розеткових поліциклічних і полікарпічних пагонів. У разі крайньої спеціалізації бічні квітконосні пагони набувають вигляду квіткових стрілок; вони позбавлені серединних листків і мають морфологічно відмінні від останніх листки верхової формації.

Базальний метамер квіткової стрілки сильно витягнутий, два наступних — максимально зближені. Отже, усі три стерильні верхові листки розташовуються на одному рівні й, частково зростаючись, утворюють так зване квіткове покривало.

Погляди різних дослідників видів роду *Pulsatilla* на характер поновлення та наростання пагонів суперечливі, про що вже зазначалося в низці публікацій [3, 14]. Пагони в представників роду *Pulsatilla* характеризуються або як ди-, трициклічні монокарпічні, котрі завершують розвиток утворенням репродуктивних структур, або, як встановлено Р.П. Барікіною і Т.О. Гулянян [3], розвиваються як полікарпічні.

Дотримуючись точки зору останніх авторів, модель пагоноутворення в досліджених видів ми визначаємо як розеткову моноподіальну. Для цієї моделі важливим є визначення характеру олистненості флоральної зони, яка, відповідно, може бути фрондозною, брактеозною або фрондозно-брактеозною [17], а також ступінь спеціалізації аксілярних квітконосних пагонів. Як буде показано далі, квіткові стрілки в *P. patens* закладаються лише в пазухах листків низової формації. Отже, флоральна зона річного пагона є брактеозною, а в *P. pratensis* — у пазухах листків низо-

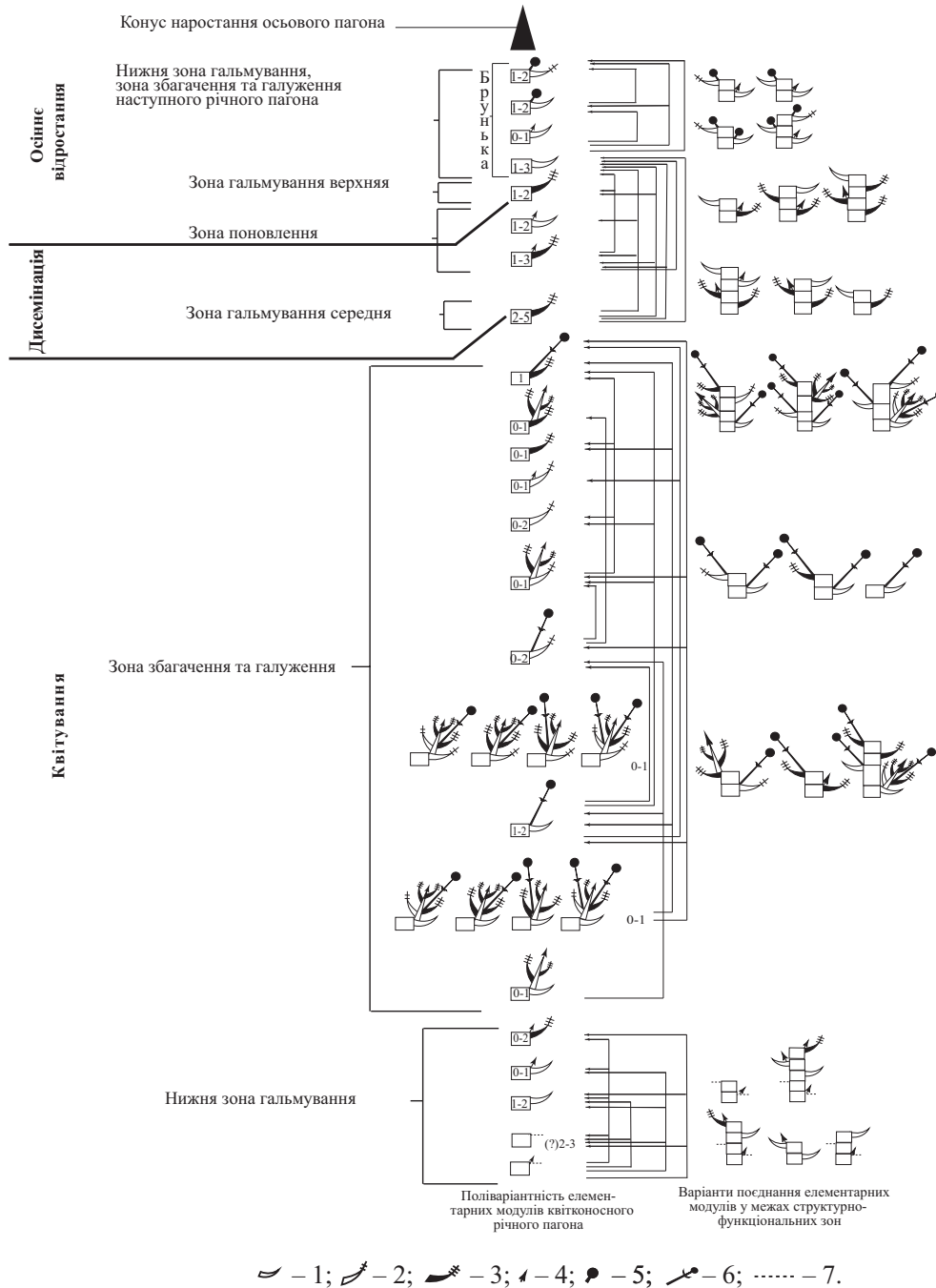


Рис. 1. Структурно-функціональне зонування та поліваріантність структури елементарних модулів квітконосного річного пагона *Pulsatilla pratensis*. Умовні позначення: 1 – листок низової формації (катафіл); 2 – листок перехідний (паракатафіл); 3 – типовий листок серединної формації; 4 – пазушна або верхівкова брунька; 5 – зачаток квітконоса; 6 – квітконос на позабруньковому етапі розвитку; 7 – відмираючі структури.

Примітка: цифри на рисунку позначають кількість метамерів.

Fig. 1. Structural and functional zoning and polyvariety elementary modules of floral annual shoot of *Pulsatilla pratensis*.

Symbols indicate: 1 – list grassroots formation (cataphylls); 2 – list in transition (paracataphylls); 3 – typical of the middle list formation; 4 – axillary or apical bud; 5 – bud flower stalk; 6 – on extra-renal stage of development flower spike; 7 – elimination of structure.

Note: Numbers in the figure show the number of metameres

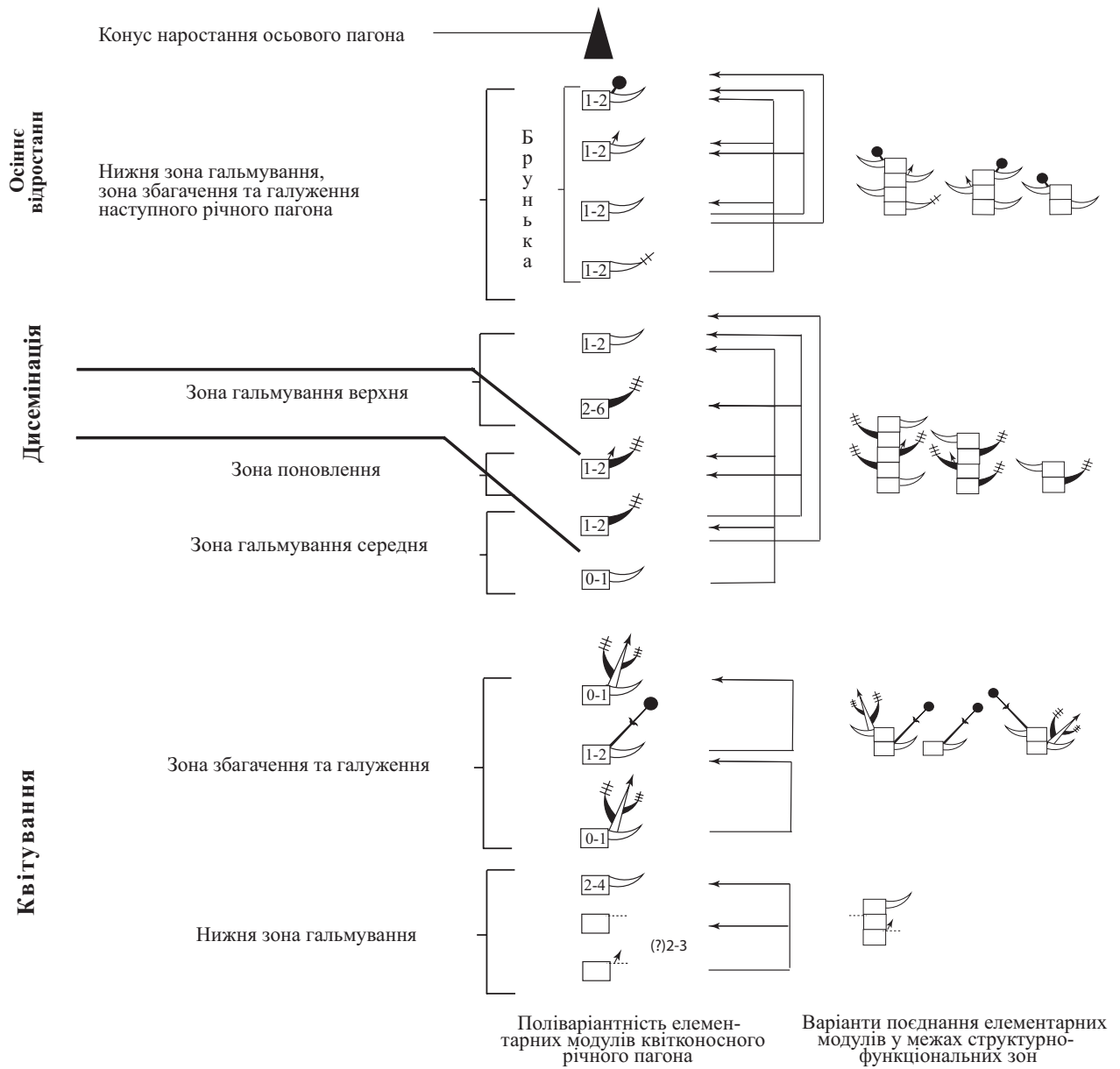


Рис. 2. Структурно-функціональне зонування та поліваріантність структури елементарних модулів квітконосного річного пагона *P. patens*. Умовні позначення: Ті самі, що на рис. 1.

Fig. 2. Structural and functional zoning and polyvariety elementary modules of floral annual shoot *P. patens*. Symbols indicate: The same as in Fig. 1.

вої формації, перехідних листків і листків серединної формації, тобто вона є брактеозно-фрондульозною (рисунки 1, 2).

Особливістю сезонного розвитку досліджених видів є ранньовесняне квітування, яке часто передує утворенню асимілюючих листків (проантний розвиток), а потім тривала, до настання несприятливого зимового періоду, вегетація.

Установлено, що основні етапи морфогенезу річного пагона в *Pulsatilla patens* і *P. pratensis* приурочені до фенофаз квітування, дисемінації та повторного осіннього відростання (рис. 3).

Квітування *P. patens* розпочинається у квітні й триває до кінця травня. На початку квітування розвинених надземних асимілюючих листків немає. У *P. pratensis* фази бутонізації та розгортання розеткових асимілюючих листків найчастіше збігаються в часі. Довжина квітконосів *P. patens* за наявності бутонів — 2—5 см, а до моменту дисемінації збільшується до 55 см, головним чином, за рахунок пропорційного розтягування базального міжвузля і квітконіжки. Квітконоси *P. pratensis*, розвиваючись, витягуються, за нашими спостереженнями, з 5 до 40 см. Залежно від вікового стану в кущі або клоні *P. pratensis* квітконосні річні прирости (далі — квітконосні річні пагони) утворюють від 1 до 20 осьових розеткових поліциклічних, полікарпічних пагонів, а в *P. pratensis* — 1—8.

Під час ранньовесняного квітування в базальній частині квітконосних річних пагонів обох досліджених видів формується низка метамерів із листками

низової формації — катафілами (рис. 1—3, 4), нижні з яких поступово руйнуються. Аксилярні бруньки в цій зоні впродовж усього вегетаційного періоду залишаються недиференційованими з нульовою ємністю або малометамерними слабо диференційованими. Це дає змогу означити цю ділянку пагона як нижню зону гальмування. У випадку слабкої диференціації пазушних бруньок на розташованих вище метамерах із перехідними листками (паракатафілами) чи листками серединної формації вони також включаються в нижню зону гальмування. Сумарна ємність цієї зони складає 3—6 метамерів для пагонів *P. pratensis*, а *P. patens* — 4—7 метамерів.

Наступну серію метамерів на квітконосних річних пагонах обох видів з катафілами, паракатафілами або типовими листками серединної формації та аксилярним апаратом, який силептично переходить у позабрунькову фазу розвитку, відносимо до зони збагачення або галуження (рисунки 1, 2). Слід зауважити, що в нашому випадку певна умовність застосування терміна «зона збагачення» пов'язана з тим, що означена таким чином ділянка пагона не ефемерна й не відмирає після дисемінації як у типових трав'янистих монокарпічних пагонів, а включається в багаторічну систему приростів головної осі (резиду).

Бічні пагони галуження вегетативні та (або) квітконосні. Вегетативні пагони неповного циклу розвитку складаються з одного-двох метамерів із розгорнутими серединними листками, кількість яких до осені збільшується до 3—5. Серед квітконосних бічних пагонів

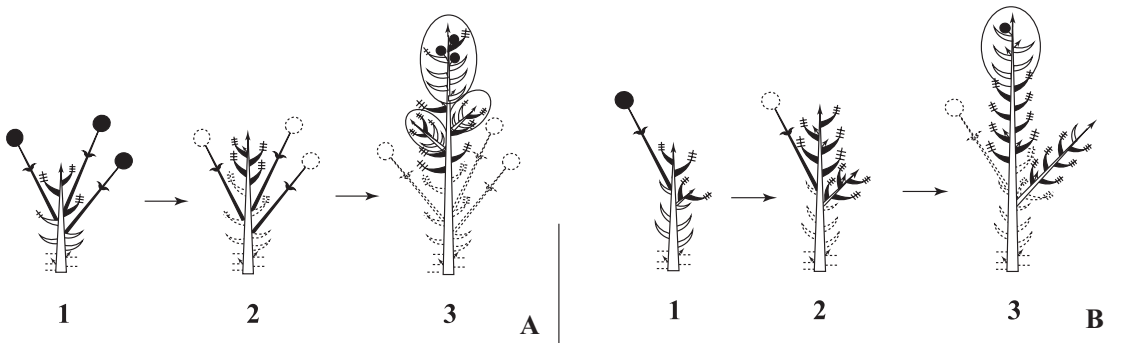


Рис. 3. Узагальнена схема зміни структури квітконосного річного пагона *P. patens* (А) та *P. pratensis* (В) на різних фенологічних фазах його розвитку: 1 — під час квітування; 2 — під час дисемінації; 3 — після дисемінації, у період осіннього відростання. Умовні позначення: У колі позначена внутрішньобрунькова фаза розвитку пагона; решта ті самі, що на рис. 1.

Fig. 3. Generalizing structure diagram of flowering shoots of *P. patens* and *P. pratensis* within the vegetation period: 1 — during flowering; 2 — during dissemination; 3 — after dissemination, during the autumn regrowth. Symbols indicate: in a circle denotes within bud phase of the development shoots, others are the same as in fig. 1.

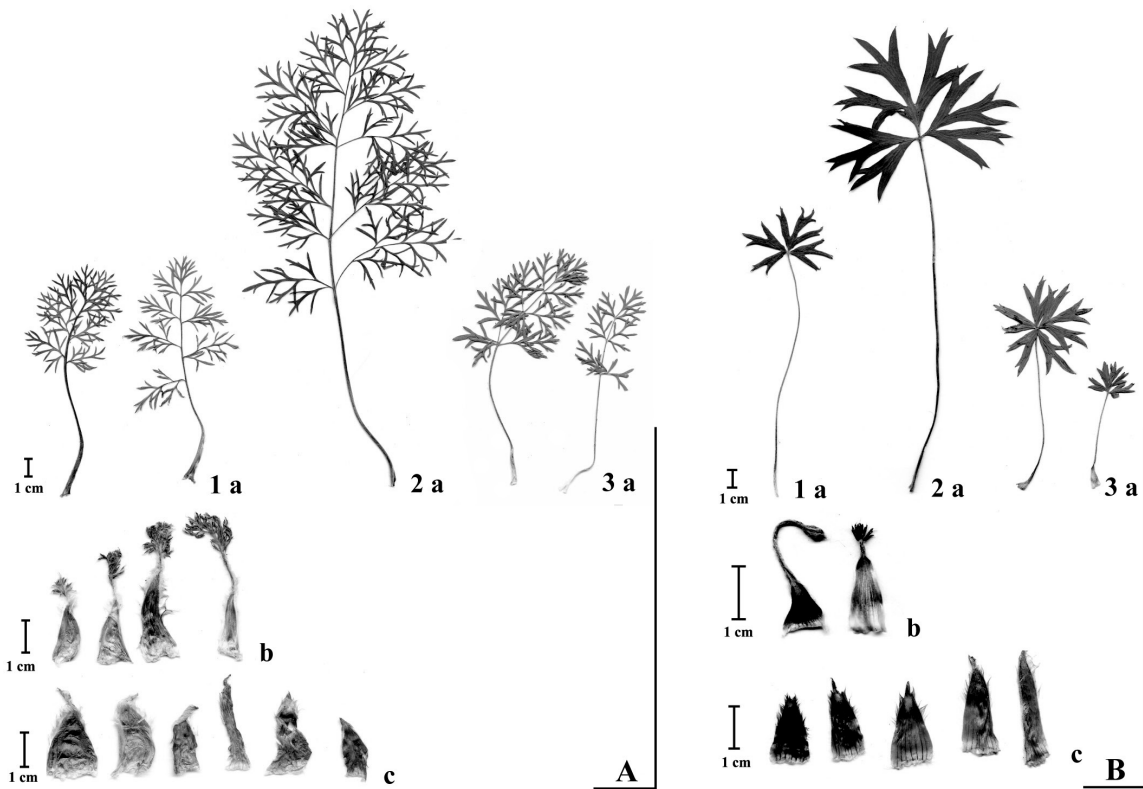


Рис. 4. Листки *P. pratensis* (A) та *P. patens* (B) на різних фенологічних фазах квітконісних річних пагонів: типові листки серединної формації: 1a — фаза квіткування; 2a — фаза дисемінації; 3a — фаза осіннього відростання; b — паракатафіли; c — катафіли

Fig. 4. Leaf series of flowering shoots of *P. pratensis* (A) and *P. patens* (B): typical leaves of the middle formation: 1a — during flowering; 2 — during dissemination; 3a — after dissemination, during the autumn regrowth; b — paracataphylls; c — cataphylls

розрізняються пагони збагачення — високо спеціалізовані пагони (квітконісні стрілки, квітконіси) й пагони галуження — вегетативно-квітконісні пагони; останні відзначені лише в *P. pratensis*. Вегетативно-квітконісні бічні пагони, хоча й повторюють структуру річного квітконісного пагона у спрощеному вигляді, однак до типових пагонів збагачення не можуть бути віднесені, оскільки не є ефемерними структурами, а виступають базальним приростом багаторічної осі $n+1$ порядку. Найчастіше в основі цих пагонів у першому вегетаційному періоді формуються один-два метамери з типовими серединними або перехідними листками, вище — такі ж метамери (один, рідше — два), але з пазушними квітконісами. Восени в термінальній бруньці цих пагонів закладається серія метамерів наступного річного приросту. Вегетативно-квітконісні пагони, як правило, закладаються у зрілих генеративних особин. Їхня кількість у складі річного приросту головної осі не перевищує одного-двох.

Іноді в різних частинах зони збагачення та галуження пагонів *P. pratensis* трапляються метамери з малоактивним аксілярним апаратом. Як правило, такі метамери поодинокі, самостійної, чітко вираженої зони, так званої прихованогенеративної (термін Н.П. Савіних [23]), не утворюють. Помічено, що рівень активності пазушних меристем зони збагачення, а отже, й рівень поліваріантності її елементарних модулів, визначаються віком і життєвістю куща чи окремої партикули. Відзначно, наприклад, що найбільшу метамерну ємність має зона збагачення та галуження річних пагонів зрілих генеративних особин. Для цього вікового стану також найбільш характерне утворення вегетативно-квітконісних бічних пагонів галуження. Метамери зі зниженою активністю пазушних меристем частіше трапляються у складі зони збагачення та галуження річних квітконісних пагонів автономних партикул старих генеративних клонів. Неповноцінний розвиток частини квітконісів виявляли переважно в молодих і старих гене-

ративних особин. Сумарна ємність зони збагачення та галуження становить 1–6 метамерів для річних пагонів *P. pratensis* і 1–3 метамери — для пагонів *P. patens*. Сумарна кількість квітконосів на річному пагоні, з урахуванням квітконосів на силептичних пагонах галуження $n+1$ порядку, в *P. pratensis* — 1–5, а в *P. patens* — 1–2.

У верхній частині річних квітконосних пагонів обох видів розвиваються серединні листки (а в *P. patens* іноді й катафіли) з недиференційованими пазушними бруньками. Ця ділянка пагона є базальною у складі наступної структурно-функціональної зони — середньої зони гальмування (рисунки 1, 2). Закладання розглянутих вище нижньої зони гальмування, зони збагачення та галуження, а також частково середньої зони гальмування відбувається наприкінці вегетаційного періоду, який передує їхньому позабруньковому розвитку.

У фазу дисемінації — поширення генеративних діаспор — особини *P. patens* вступають дещо раніше, ніж *P. pratensis*: наприкінці травня — на початку червня. Тоді лінійні розміри квітконосів досягають максимальних значень. До початку дисемінації стеблова частина квітконосів також підсихає, починають в'янути листки, які формують покривало. Листки базальних метамерів річного пагона (катафіли та перехідні) поступово руйнуються. Серединні листки, що розпочали свій розвиток раною весною, до моменту дисемінації досягають максимальних розмірів (табл. 1). У цей же період формується новий приріст річного пагона, який включає базальні метамери зони поновлення з листками серединної формації й пазушними бруньками поновлення (рисунки 1–3). Упродовж наступних літніх місяців ростова активність усіх пагонових структур знижується. Цей період можна охарактеризувати як своєрідний напівспокій.

Восени в обох видів спостерігається утворення нового приросту осьових річних пагонів — відбувається так зване осіннє відростання. У своїй базальній частині цей приріст є продовженням зони поновлення, яка розпочала формування в період дисемінації (рисунки 1–3). Сумарна ємність зони поновлення в обох видів — 1–4 метамери. В цю зону вступають переважно метамери з типовими листками серединної формації, але іноді в її складі відзначаються й метамери з катафілами чи паракатафілами. Власне, утворення ділянки зони поновлення з асимілюючими листками візуально визначається як осіннє відростання пагонів.

У цей період вище зони поновлення річного пагона формується серія стерильних метамерів із листками серединної формації, які утворюють верхню зону гальмування (рисунки 1, 2). Сумарна ємність цієї зони в *P. pratensis* складає 1–2 метамери, у *P. patens* — 2–6. Верхівка річного пагона вище зони гальмування перебуває на внутрішньобруньковому етапі розвитку; в ній закладається наступний річний приріст головної осі, саме його нижньої зони гальмування та зони збагачення й галуження. Розвиток цих структур відбуватиметься в наступному вегетаційному періоді. Уже у вересні — жовтні всі брунькові структури добре диференційовані. Впродовж зимового періоду більша частина листових пластинок асимілюючих листків серединної формації відмирає, і лише незначна їхня частина зберігається в сухому стані до весни. Розвинені сухі піхви цих листків щільно оточують молоді верхівкові бруньки із зачатками генеративних структур, а також бруньки поновлення, захищаючи їх. Передчасний розвиток квітконосів наступного річного приросту восени поточного року розглядається як явище повторного квітування. Це явище було відзначено в обох видів і його можна розглядати як вияв ритмологічної поліваріантності їхніх квітконосних пагонів. Здатність до повторного квітування цих видів може бути використана в селекції при виведенні ремонтантних сортів.

Крім структурної поліваріантності будови річних квітконосних пагонів, яка проявляється на рівні поліваріантності структури й комбінації елементарних модулів (метамерів) детально розглянутої в основному тексті статті, ми виявили розмірну поліваріантність квітконосів і листків (таблиця, рис. 4). Встановлено, що розміри асимілюючих прикореневих листків у досліджуваних видів визначаються їхнім положенням на пагоні й суттєво залежать від фази його розвитку. В таблиці відображені закономірності зміни морфопараметрів типових асимілюючих листків від початку їхнього розгортання (під час квітування), досягнення найбільших розмірів при дисемінації аж до припинення їхнього росту й початку відмирання після закінчення фази дисемінації.

Висновки

Таким чином, у результаті проведеного біоморфологічного аналізу для *Pulsatilla pratensis* і *P. patens* встановлено вікову зміну онтобіоморф, пов'язану з процесом морфологічної дезінтеграції у зрілих особин із стрижнекореневої каудексової кушкової на короткокореневищну клональну.

Морфопараметри листків річних квітконосних пагонів *Pulsatilla pratensis* і *P. patens*

Основні морфопараметри	Параметри листків, см					
	Листки ранньовесняної генерації (фенофаза квітання)	Листки весняної та ранньолітньої генерації, що досягли максимального розвитку (фенофаза дисемінації)		Листки осінньої генерації (фенофаза осіннього відростання)		
<i>P. pratensis</i>						
Довжина катафіла	2,2±0,6	1,7—3,1	—	—	1,9±0,7	0,9—2,9
Ширина катафіла	1,1±0,2	0,5—1,8	—	—	1,1±0,2	0,4—1,7
Довжина пластинки листка серединної формації	6,6±2,4	3,1—11,6	15,8±5,2	10,3—22,1	8,3±1,4	5,1—14,7
Ширина пластинки листка	5,1±1,5	2,2—9,1	14,5±4,0	9,2—19,0	5,1±1,7	4,2—6,0
Довжина черешка	7,5±2,6	3,9—2,8	12,4±3,4	7,5—16,7	7,8±2,2	3,4—12,6
Довжина піхви	2,9±0,7	2,2—3,4	3,1±0,8	1,9—3,6	2,7±0,6	2,0—3,6
Ширина піхви в основі	0,7±0,2	0,4—1,2	0,6±0,3	0,3—1,3	0,6±0,2	0,3—1,4
<i>P. patens</i>						
Довжина катафіла	2,6±0,8	1,3—4,4	—	—	1,6±0,5	1,3—2,7
Ширина катафіла	0,9±0,2	0,2—1,6	—	—	0,6±0,1	0,2—1,2
Довжина пластинки листка серединної формації	3,3±0,9	0,7—6,4	10,7±2,7	4,2—3,1	2,8±1,5	1,9—3,7
Ширина пластинки листка	4,9±1,4	1,5—9,6	12,1±2,9	6,2—4,6	3,2±1,3	2,1—4,8
Довжина черешка	11,1±3,3	2,1—19,2	17,7±8,4	10,5—2,7	5,8±1,8	3,6—7,9
Довжина піхви	1,5±0,4	0,4—1,7	2,0±0,5	1,3—2,4	1,2±0,6	1,0—1,9
Ширина піхви в основі	0,2±0,06	0,1—0,5	0,4±0,09	0,3—0,7	0,7±0,2	0,5—0,9

З'ясовано, що модель пагоноутворення в досліджених видів розетка моноподіальна. Осьові квітконосні пагони розвиваються поліциклічно, складаються із серії річних розеткових приростів із пазушними квітконосними пагонами $n+1$ порядку різного ступеня спеціалізації. Формування квітконосного річного приросту охоплює період із осені попереднього вегетаційного періоду до осені поточного.

Установлено, що поліваріантність річних пагонів у досліджених видів *P. pratensis* і *P. patens* виявляється на структурному, ритмологічному та розмірному рівнях.

У складі квітконосних річних пагонів досліджених видів виділені такі структурно-функціональні зони: базальна зона гальмування → зона збагачення та галуження → середня зона гальмування → зона поновлення → верхня зона гальмування.

У поліваріантності структури річних пагонів, особливо його структурно-функціонального зонування, виявляються як міжвидові відмінності, так і внутрішньовидові, зокрема між особинами різних вікових і фенологічних станів, різних рівнів життєвості. Структурна поліваріантність річних пагонів (універ-

сальних модулів) визначається насамперед різноманітністю структури елементарних модулів (метамерів) у їхньому складі.

Міжвидові відмінності *P. pratensis* і *P. patens* визначаються переважно різною метамерною ємністю структурно-функціональних зон і різним морфотипом покривних листків у складі однієї зони пагонів цих видів.

Виявлені відмінності між різновіковими особинами одного виду стосуються переважно структури зони збагачення та галуження. Встановлено, що пагони зрілих генеративних особин обох видів мають вищу активність аксиллярного апарату, що зумовлює більшу метамерну ємність зони збагачення та галуження. При цьому відзначено, що в цій зоні в *P. pratensis*, крім силептичних пагонів збагачення, які розвиваються як крайньоспеціалізовані квітконоси, формуються й бічні вегетативно-квітконосні пагони галуження.

З'ясовано, що морфопараметри вегетативних і генеративних структур особин *P. pratensis* і *P. patens* суттєво змінюються впродовж періоду вегетації, залежать від фази морфогенезу пагона, а отже, й фенологічної фази, тому мають характеризуватися дискретно.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Бакалина Л.В. Онтогенез і популяційна структура сонів широколистяного і чорніючого в екосистемах Канівського природного заповідника // Заповідна справа в Україні. — 1997. — 3, вип. 2. — С. 16—23.
2. Баранова О.Г., Яговкина О.В. Обсуждение начальных этапов интродукции *Pulsatilla flavescens* в ботаническом саду Удмуртского университета // Изв. Самар. науч. центра АН. — 2008. — 10, № 2. — С. 380—387.
3. Барыкина Р.П., Гуляня Т.А. Морфолого-анатомические исследование *Pulsatilla violacea* Rupr. и *P. aurea* (N. Busch) Juz. в онтогенезе // Вест. Москов. ун-та. — 1974. — № 6. — С. 31—45.
4. Борисова И.В., Попова Г.А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Ботан. журн. — 1990. — 75, № 10. — С. 1420—1426.
5. Віслюкіна О.Д. До систематики представників роду *Pulsatilla* Adans. флори УРСР // Журн. Ін-ту ботан. АН УРСР. — 1939. — 21—22(29—30). — С. 257—266.
6. Высоцкий Г.Н. Ергена. Культурно-фитологический очерк // Тр. Бюро прикладн. ботан. — 1915. — № 10—11 (84). — С. 1113—1436.
7. Галазий Г.И. Некоторые данные о длительности жизни пижмы *Tanacetum sibiricum* L. и прострела *Pulsatilla turczaninowii* Kryl. et Serg. // Ботан. журн. — 1954. — 39, № 6. — С. 910—915.
8. Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности растений и растительных сообществ крымской яйлы // Тр. Гос. Никит. ботан. сада. — 1978. — 74. — С. 5—70.
9. Горщикова А.А. Биология степных пастбищных растений Забайкалья. — М.: Наука, 1966. — 274 с.
10. Дідух Я.П., Зиман С.М., Бурда Р.І., Коротченко І.А., Дудка І.О., Тихоненко Ю.Я., Ермоленко В.М. *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill. — Сон лучний // Екофлора України. — К.: Фітосоціоцентр, 2004. — Т. 2. — С. 143—144.
11. Дідух Я.П., Зиман С.М., Бурда Р.І., Коротченко І.А., Дудка І.О., Чорней І.І., Тихоненко Ю.Я. *Pulsatilla patens* (L.) Mill. — Сон розлогий // Екофлора України. — К.: Фітосоціоцентр, 2004. — Т. 2. — С. 149—150.
12. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. — Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. — 224 с.
13. Зиман С.Н. Жизненные формы и биология степных растений Донбасса. — Киев.: Наук. думка, 1976. — 191 с.
14. Зиман С.Н. Морфология и филогения семейства лютиковых. — Киев: Наук. думка, 1985. — 248 с.
15. Зозулин Г.М. Подземные части основных видов травянистых растений и ассоциаций плакоров Среднерусской лесостепи в связи с вопросами формирования растительного покрова // Тр. Центр.-Чернозем. зап. — Курск, 1959. — Вып. 5. — С. 3—314.
16. Кагало О.О., Коротченко І.А., Лукаш О.В. Сон розкритий — *Pulsatilla patens* (L.) Mill. s.l. // Червона книга України. Рослинний світ. — К.: Глобалконсалтинг, 2009. — С. 565.
17. Кузнецова Т.В. Перспективы использования признаков цветорасположения для решения таксономических проблем в трибе *Genisteae* (*Fabaceae*) // Акт. вопр. еколог. морфол. раст.: Межвуз. сб. науч. тр. — М.: Прометей, 1995. — С. 133—142.
18. Лупферов А.Н. Таксономический конспект лютиковых (*Ranunculaceae*) Дальнего Востока России // *Turczaninowia*. — 2004. — 7, № 1. — С. 5—84.
19. Мусина Л.С. Побегообразование и становление жизненных форм некоторых розеткообразующих трав // Бюлл. МОИП. Отд. биол. — 1976. — 81, вып. 6. — С. 123—132.
20. Никитина С.В., Денисова Л.В., Вахрамеева М.Г. Прострел раскрытый // Биол. флора Москов. обл. — Вып. 4. — М.: МГУ, 1978. — 232 с.
21. Новосад К.В. Існуючі та втрачені фітораритети судинних рослин урбанофлори Київського мегаполіса // Растит. мир в Красной книге Украины: реализ. глобал. стратег. сохран. раст. — 2012. — С.143—147.
22. Падеревская М.И. К вопросу об особенностях почек некоторых растений Стрелецкой степи // Тр. Центр.-Черноземн. гос. зап. — 1967. — № 10. — С. 39—49.
23. Савиных Н.П. Побегообразование, морфогенез *Veronica gentianoides* Vahl. (*Scrophulariaceae*) и происхождение полурозеточных трав // Ботан. журн. — 1999. — 84, № 6. — С. 20—31.
24. Савиных Н.П. Применение концепции модульной организации к описанию структуры растения // Современ. подходы к описан. структ. раст. — Киров: ООО «Лобань», 2008. — С. 47—69.
25. Савиных Н.П., Мальцева Т.А. Модуль у растений как структура и категория // Вест. Твер. гос. ун-та. Сер. Биол. и экол. — 2008. — № 9. — С. 227—234.
26. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. — М.: Совет. наука, 1952. — 391 с.
27. Серебрякова Т.И., Петухова Л.В. Архитектурная модель и жизненные формы некоторых травянистых Розоцветных // Бюлл. МОИП. Отд. биол. — 1978. — 83, вып. 6. — С. 51—66.
28. Симачев В.И. Жизненный цикл и возрастная структура ценопопуляций *Pulsatilla vernalis* (L.) Mill. в Ленинградской области // Ботан. журн. — 1978. — 63, № 7. — С. 1016—1025.
29. Скобелева А.А., Андреева С.Н., Черосов М.М., Гагарина Е.А., Сафонова Е.А., Федорова А.И. Модульная организация и модели побегообразования степных растений Центральной Якутии // Биолог. разнообраз. растит. мира Урала и сопредел. территор.: Мат-лы Всерос. конф. с междунар. участием (Екатеринбург, 28 мая — 1 июня 2012 г.). — Екатеринбург: Гошицкий, 2012. — С. 134—135.
30. Сушенцов О.Е. Видовой состав и структура популяций рода *Pulsatilla* Уральского региона // Соврем. сост. и пути развития популяц. биол.: Мат-лы X Всерос. популяц. сем. (г. Ижевск, 17—22 ноября 2008 г.). — Ижевск, 2008. — С. 192—194.
31. Федорончук М.М. Сон лучний (с. чорніючий, с. богемський) — *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill. s. l. // Червона книга України. Рослинний світ. — К.: Глобалконсалтинг, 2009. — С. 566.
32. Целев Н.Н. Род прострел — *Pulsatilla* Mill. // Флора Восточной Европы. — СПб.: Мир и семья, 2001. — Т. 10. — С. 85—94.
33. Цибанова Н.А. Жизненный цикл и возрастная структура ценопопуляций *Pulsatilla patens* (L.) Mill. (*Ranunculaceae*) в северной степи // Ботан. журн. — 1976. — 61, № 9. — С. 1272—1276.

34. Юзенчук С.В. Род прострел — *Pulsatilla* Adans. // Флора СССР. — М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1937. — Т. 7. — С. 285—307.
35. The IUCN Red List of Threatened Species (version 2012.1) / 2001 Categories & Criteria (version 3.1) [Электронный ресурс] — http://www.iucnredlist.org/static/categories_criteria_3_1#categories
36. Zimmerman W. Die Telomtheorie // Biol. — 1938. — N 7. — S. 385—391.
37. Zimmerman W., Miehllich-Vogel G. Zur Taxonomie der Gattung *Pulsatilla* Miller // Kulturpflanze. — 1962. — No. 3. — S. 93—133.

Рекомендує до друку Надійшла 23.04.2013 р.
С.Л. Мосякін

О.Ф. Шербакова, К.В. Новосад
Национальный научно-природоведческий музей НАН
Украины, г. Киев

ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ МОДУЛЕЙ
В СТРУКТУРЕ ГОДИЧНЫХ ЦВЕТОНОСНЫХ ПОБЕГОВ
PULSATILLA PATENS (L.) MILL. И *P. PRATENSIS* (L.)
MILL (*RANUNCULACEAE*)

В статье приведены результаты комплексного биоморфологического исследования двух видов рода *Pulsatilla* Mill.

с позиций модульной организации их побеговых систем. Выявлены различные варианты комбинации элементарных модулей в составе универсального модуля, а также их структурная поливариантность.

К л ю ч е в ы е с л о в а: поливариантность, модульная организация растений, элементарный модуль, универсальный модуль, *Pulsatilla*.

O.F. Scherbakova, K.V. Novosad
National Museum of Natural History, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

POLYVARIETY OF ELEMENTARY MODULES OF ANNUAL
FLOWERING SHOOTS OF *PULSATILLA PATENS* (L.)
MILL. AND *P. PRATENSIS* (L.) MILL (*RANUNCULACEAE*)

Results of comprehensive biomorphological research of two species of the genus *Pulsatilla* Mill. from the position of the modular organization of their shoot systems are presented. Various options for combinations of elementary modules in the universal module as well as their structural polyvariety are revealed.

К e y w o r d s: polyvariety, modular organization of plants, basic module, universal module, *Pulsatilla*.

НОВІ ВИДАННЯ

Якубенко Б.Є., Алейніков І.М., Лушпа В.І., Шабарова С.І., Царенко П.М. Практикум з ботаніки. 8-ме видання, перероблене та доповнене / Національний університет біоресурсів і природокористування України, Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України. — К.: Фітосоціоцентр, 2013. — 322 с.

Викладено методичні поради щодо виконання 61 лабораторно-практичної роботи з цитології, гістології, морфології та анатомії вегетативних органів, а також систематики рослин. Коротко висвітлено відомості стосовно будови рослин, їхніх клітин, тканин, органів і різноманітності рослинного світу.

Для викладачів і студентів біологічних факультетів вищих навчальних закладів.