

УДК 581.16:502.7 (477.75)

М.С. КАЛІСТА, О.Ф. ЩЕРБАКОВА

Національний науково-природничий музей НАН України
Україна, 01601 м. Київ, вул. Б. Хмельницького, 15

БИОМОРФОГЕНЕЗ *CRAMBE KOKTEBELICA* (JUNGE) N. BUSCH В УМОВАХ КАРАДАЗЬКОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВІДНИКА

*Досліджено біоморфологічні особливості та поліваріантність біоморфогенезу рідкісного ендемічного виду — *Crambe koktebelica* (Junge) N. Busch в умовах Карадазького природного заповідника НАН України.*

Ключові слова: біоморфогенез, поліваріантність біоморфогенезу, вузьколокальний ендемік, напіврозетковий монокарпик, Карадаг, Крим.

Катран коктебельський (*Crambe koktebelica* (Junge) N. Busch) — це вузьколокальний ендемік, представлений кількома лінійними або локальними популяціями, орієнтованими вздовж узбережжя Чорного моря в районі гірсько-вулканічного масиву Карадаг та Коктебельської бухти. Вид приурочений до умов місцезростань на бідних глинистих та вапнякових щебенистих, зсувних, узбережних морських схилах, осипищах, галечниках (облігатний гляреофіт [12]), які зазнають постійний вплив руйнівної діяльності штормів. Екстремальність умов існування *C. koktebelica* зумовлена дефіцитом вологозабезпечення, високими ксеротермічними показниками ґрунту і повітря впродовж вегетаційного періоду, підвищеною щільністю та малогумусністю субстрату, ерозійними процесами, нестійкістю снігового покриву, посиленою вітровою діяльністю тощо. Реліктова природа [10], ендемічний статус, незначна кількість природних популяцій та стено-топність *C. koktebelica* є вирішальними чинниками, які зумовлюють раритетність виду на міжнародному [19, 20] та державному рівні [15]. Саме такі види складають найуразливішу частину регіональних флор.

Для ендемічних стено-топних реліктових видів, які представлені нечисленними ізолюваними популяціями з незначною площею, відзначено зменшення генетичного різноманіття, посилення негативних наслідків генетичного дрейфу та інбридингу і зростання загрози повного зникнення, особливо під впливом антропопресії. Тому з'ясування адаптаційних механізмів існування малих популяцій раритетних видів останнім часом набуває важливого значення.

Малорічники, до яких належить *C. koktebelica*, — це еволюційно найбільш просунута пластична життєва форма. Вони характеризуються особливою стратегією життя, яка має різні варіанти в межах загальної R-стратегії, тому здатні заповнювати екологічні ніші в різних угрупованнях з режимом ценотичної незімкненості, зокрема на осипищах, наскельних, кам'янисто-щебенистих місцезростаннях з послабленою міжвидовою конкуренцією [9]. Конкретні прояви пластичності життєвої форми (поліморфізм структурної організації, типу розвитку) розглядають як синдром конституціональної відповіді рослини на зміни навколишнього середовища [13]. Конкретними проявами цієї реакції є варіабельність морфологічних структур і шляхів онтогенезу, фенологічні

та інші відмінності, які зумовлюють формування внутрішньої гетерогенності, що становить основу стійкого існування популяцій.

Літературні джерела (флористичні зведення, визначники та созологічні кадастри) висвітлюють лише деякі біоморфологічні особливості *C. koktebelica*. Характеристика наведених у них морфологічних ознак є неоднозначною, а іноді й суперечливою (таблиця). Зазначений вид становить науковий інтерес у плані вивчення механізмів адаптивної стратегії малорічників, внутрішньопопуляційної гетерогенності на рівні морфоструктурної організації та як перспективна кормова, декоративна і протиерозійна рослина. Тому поглиблені дослідження біо-

морфологічних особливостей та поліваріантності біоморфогенезу *C. koktebelica* є актуальними.

Загальні риси онтогенетичного розвитку видів роду *Crambe* L. досліджував Н.А. Амірханов [1].

Катран коктебельський — літньо-зимо-везелений гемікриптофіт, напіврозетковий конодієвий багаторічний монокарпик. У фазу цвітіння рослини переходять на 3–5-й рік.

Наводимо характеристику основних етапів біоморфогенезу *C. koktebelica*, дослідження якого проводили в умовах Карадазького природного заповідника. Враховуючи особливості роботи з «червонокнижними» видами, більшість біоморфометричних параметрів визначали безпосередньо в природі,

Основні діагностичні морфологічні ознаки *C. koktebelica*

Морфологічні та ритмологічні ознаки життєвої форми	За літературними даними	За результатами наших досліджень
1. Тривалість життя, кількість циклів плодоношення	1 – 2-річник [6, 14, 17]; багато-річник [18]; монокарпик [5]; полікарпик [5]	Багаторічний монокарпик
2. Форма листкової пластинки	Ліроподібна [5 – 7, 14, 16 – 18]; В обрисі — еліптична, у нижній пірчаторозсічена [2, 5, 6, 7, 14, 16, 17, 18]; цілокрая [2, 5 – 7, 14, 16 – 18]; цілокрая округла [14]; дільна, до верхівки лопатева округла [16]; без конкретизації ступеня розчленування [18]	В обрисі — еліптична, у нижній половині переривчасто пірчаста, торозсічена, у верхній — роз-різносічена, до верхівки лопатева округла [16]; без конкретизації ступеня розчленування [18]
3. Форма краю листкової пластинки	Нерівномірно різновеликозуб-часта з широко трикутними зубцями [5]; надрізано зубчаста [2, 18]	Виїмчасто-крупнородчаста із заокругленими виступами та виїмками
4. Характер опушення листкової пластинки	Майже голі з обох боків [2, 16]; опушені з обох боків [3, 7, 14, 16]; переважно опушені по жилках з абаксіального боку [4, 7, 14, 16, 18]; волоски негачкоподібні [3]; волоски гачкоподібні [5, 16]	З абаксіального боку опушені переважно по жилках жорсткими, простими, розміщеними на підставках, гачкоподібно відігнутими назад шилоподібними волосками, з адаксіального — майже голі
5. Характер поверхні оплодня	Гладенька [2, 3, 4, 7, 14, 16, 18]; горбочкувата [4]; з невиразними жилками [4, 16, 18]	Неглибоко сітчасто-борозенчаста, майже гладенька
6. Характер і ступінь вираженості комісурального та карінального швів верхнього членка стручечка	Чотиригранний [7]; тонкочотиригранний [3, 14]	По середній жилці і швах зростання плодолистків з неглибокими борозенками, в базальній частині іноді тонкочотиригранний

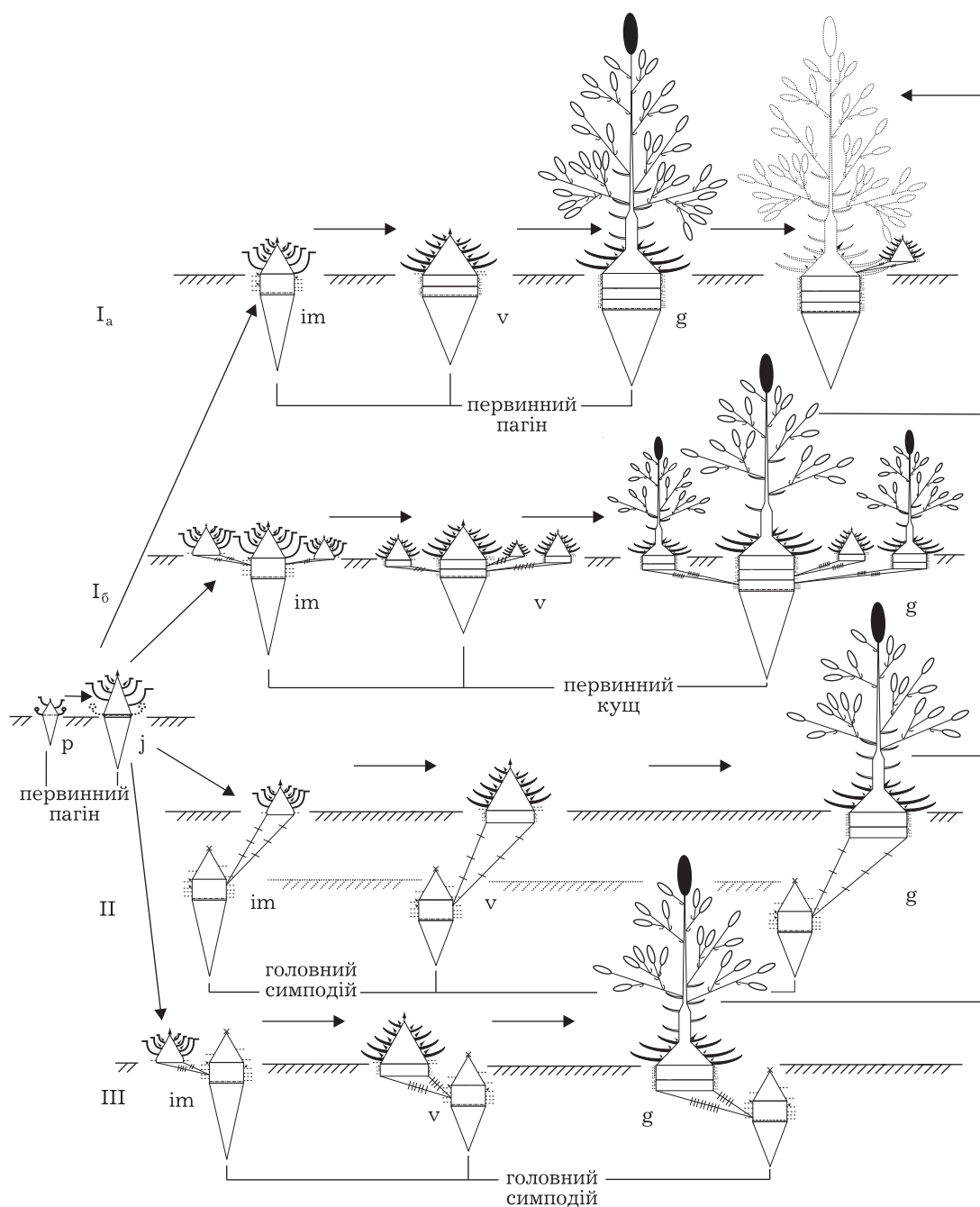
задовольнялися тимчасовим розкопуванням.

Латентний період. Насіння (*se*) *S. koktebelica* розвивається у несправжньодвогніздовому двочленному стручечку, який при дозріванні розпадається на два членики: нижній — недорозвинений, майже циліндричний (до 0,1 см у діаметрі), найчастіше залишається на плодоніжці при рослинні, верхній — майже округлий (0,3–0,5 см у діаметрі), в його оплодня при дозріванні м'ясиста консистенція змінюється на суху, він стає твердим та опадає, а в ґрунті найчастіше розпадається на дві стулки. Дозрівання плодів завершується до кінця серпня. Насіння широкоеліптична (2,5–4,5 мм завдовжки, 2,0–4,0 мм завширшки), дещо стиснута з боків. Насінна шкірка дрібногорбочкувата, темно-коричнева. Позазародкові запасуючі речовини відсутні. Фунікулус вільний, довгий, нитчастий, розміщується вздовж насінного шва, у місці плацентації спіралью скручений, білуватий. Насінний рубчик дрібний, округлий, трохи вдавнений. Зародок зігнутий, з плоскими, навпіл складеними за основною віссю сім'ядолями. Гіпокотиль — коренева вісь розташована між краями внутрішньої сім'ядолі з абаксiального боку. У гіпокотилі накопичуються запасні поживні речовини. Зародкова брунька та зародковий корінь малодиференційовані, розвиваються на етапі проростання насіння.

Онтобіоморфи рослин прегенеративного періоду. Прегенеративний період — підготовчий етап розвитку біоморф до настання морфофізіологічної зрілості, яка морфологічно виявляється формуванням репродуктивних органів. Проростання у *S. koktebelica* — надземне. У природних умовах насіння проростає в квітні–травні. Для насіння *S. koktebelica*, як і для інших видів роду, характерний період спокою, пов'язаний з наявністю інгібіторів у покривах [13]. У лабораторних умовах насіння з витриманим періодом спокою проростає на 5-ту добу після посіву.

Проростки (р) характеризуються розвитком першого метамеру головного пагона з сім'ядольними листками. Головний корінь проростків (2,0–2,5 см завдовжки, до 1,0 мм у діаметрі) м'ясистий, нерозгалужений. Гіпокотиль довгий (3,0–5,0 см завдовжки, 1,5–2,0 мм у діаметрі), м'ясистий, циліндричний, у підземній частині білий, у надземній — блідо-зелений, іноді з антоціановою пігментацією. Черешки (0,3–1,5 см завдовжки) сім'ядольних листків проростків голі, блідо-зелені. Листкові пластинки обернено-широкосерцеподібні (0,4–1,1 см завдовжки, 0,5–1,0 см завширшки), голі, з виразною центральною жилкою, клиноподібною основою, виїмчастою верхівкою, цілокраї, з абаксiального боку блідо-зелені, з адаксiального — темно-зелені. Верхівкова брунька з 1–3 метамерами із зачатками справжніх листків. Епикотиль зазвичай невиражений, проте в умовах лабораторного пророщування може сягати 1,5 см завдовжки, світло-зелений, голий. Перші справжні листки, які формуються на 10–15-ту добу після початку проростання, довгочерешкові (черешок 0,6–2,0 см завдовжки), з округлою або еліптичною (0,5–1,2 см завдовжки, 0,4–1,1 см завширшки) листковою пластинкою, з країв нерівномірно виїмчасто-городчасті або двічі-виїмчасто-городчасті з заокругленими виступами та виїмками, з нерівнобокою основою та заокругленою верхівкою, світло-зелені, забарвлення інтенсивніше з адаксiального боку. Листки з обох боків переважно по жилках густо опушені простими, одноклітинними, розміщеними на підставках м'якими трихомами.

Ювенільний віковий стан (j). Сім'ядолі відмирають, формується до 6 метамерів первинного пагона з листками ювенільного типу. Гіпокотиль збільшується в діаметрі (до 0,75–1,5 мм), головний корінь витягується до 5,5–13,5 см. Бічні корені слабо розвинені, поодинокі. Листки з черешком 0,3–3,5 см завдовжки. Про їх ксероморфну структуру свідчить рясне опушення жорсткими, простими, розміщеними на підставках,



♂ — сім'ядольні листки; ♀ — листки ювенільно-іматурного типу; — — листки віргінільно-генеративного типу; — відмерлі листки; — — листки середньої зони гальмування та зони збагачення; — — листки верхівкової формації в зоні збагачення; — — бруньки поновлення; ▲ — верхівкова брунька; × — елімінована верхівкова брунька; ∞ — елементарне суцвіття; ● — термінальне суцвіття; — — межа річних пагонів; - - - - - сім'ядольний вузол; + + + + — зона зближених вузлів мініморезид; + + + — зона віддалених вузлів вікаріорезид

Основні типи біоморфогенезу *C. koktebelica* в умовах Карадага

гачкувато відігнутими назад шилоподібними волосками. Листкова пластинка еліптичної або широкоеліптичної форми (0,5–2,6 см завдовжки, 0,4–2,0 см завширшки) з округлою або клиноподібною основою, округлою верхівкою, цілокрая або в нижній частині з двома лопатями, з країв городчаста із заокругленими виїмками (інколи рідковийчаста з заокругленими виступами). В ювенільному стані особини перебувають до кінця першого вегетаційного періоду. Сім'ядольний вузол і приземні основи розеткових пагонів поступово втягуються в ґрунт завдяки контрактильності головного кореня та природному присипанню ґрунтом основи рослини на гірських схилах у результаті ерозійних процесів.

Іматурний віковий стан (іт). Збільшення асимілюючої поверхні рослин цього вікового стану реалізується через утворення первинного куща внаслідок закладання конодію. Головний корінь збільшується в довжину до 25 см, діаметр у базальній частині досягає 0,5–1,0 см. Корінь стає сірувато-світло-коричневим у зв'язку з утворенням корку. Скелетні бічні корені нечисленні. З головним коренем пов'язана персистентна компактна наближено-вузлова підземна частина — конодій (прекаудекс) [13]. Головний (первинний) пагін з неповним циклом розвитку продовжує наростати моноподіально, зберігаючи розеткову структуру. Обсяг річного приросту — 8 метамерів. Структуровані з певною ємністю аксілярні бруньки утворюються з 2-го метамеру річного приросту головного пагона. Формуються 1–4 бічні розеткові пагони поновлення (рідше як пролептичні) з неповним циклом розвитку. В основі річного пагона зазвичай розвиваються 2 асимілюючі, послаблені листки, які рано елімінують. Вони коротко- або довгочерешкові (0,3–0,4 см завдовжки), широкояйцеподібні або еліптичні (0,4–0,6 см завдовжки та 0,2–0,5 см завширшки), цілокраї або в нижній половині лопатеві, з країв нерівномірно виїмчасто-городчасті, розсіяноопушені або майже голі. Решта

листіків розетки — з черешком (0,8–3,5 см завдовжки), прості, еліптичні (2,5–3,5 см завдовжки, 1,6–3,3 завширшки), з країв нерівномірно виїмчасто-городчасті із заокругленими виступами та виїмками, у нижній частині можуть бути лопатевими. Основа листкової пластинки округлої або виїмчастої (інколи нерівнобокої) форми, а верхівка — округлої. Опушення черешка густе, жорстке. Щільність опушення листкової пластинки більша з абаксiального боку, переважно по жилках. У типовому онтогенезі термін існування особин в іматурному стані обмежується одним вегетативним сезоном, при уповільненні темпів розвитку спостерігається затримка їхнього розвитку на 2–3 роки.

Віргiнiльний віковий стан (v). Триває формування конодію, первинного куща, факультативно відбувається утворення головного симподію та (або) нещільного куща; здерев'яніння елементів конодію та кореневої системи, розвиток листків зрілого типу. Головний корінь стає потужним, заглиблюється, на поверхні утворюється корок, змінюються його арматурні властивості. Поверхня кореня поздовжньо-зморшкувата, сірувато-світло-коричнева, скелетні бічні корені нечисленні, діаметр кореня у базальній частині — 0,4–2,5 см. Багаторічний базовий орган — конодій до цього стану має цілком підземне положення, що забезпечує умови для приземного або підземного кущіння. Мініморезиди [13] конодію утворюються як підземні вкорочені прирости моноподіальних річних розеткових пагонів (рисунок) або в результаті акронекрозу (найчастіше травматичного) розеткових пагонів (біоморфотип III, див. рисунок). Перевершинення головної осі може спостерігатися і у разі видання шкідниками, механічного пошкодження або засихання розеткового надземного пагона. За умов рухливості субстрату формуються вимушено видовжені (3–20 см завдовжки) підземні вікаріорезиди [13] з редукованими листками. При досягненні їхньою точкою росту поверхні ґрунту віднов-

люється типова розетковість пагона (біоморфотип II, див. рисунок). Резиди 2–3-го року тонкі, здерев'янілі, з численними сплячими бруньками та бруньками поновлення. Базальне галуження і формування куща відбувається за рахунок активізації бруньок поновлення та сплячих бруньок, а також розвитку вернальних і превентивних [13], дормінантних [8] пагонів.

У надземній сфері формуються 1–5 розеткових монокарпічних пагонів з неповним циклом розвитку. Розеткові листки (5–20 шт.) довгочерешкові (2,5–8,0 см завдовжки), листовка пластинка в обрисі еліптична (4,0–30,0 см завдовжки та 1,5–20,0 см завширшки), у нижній половині або третині розсічена. Сегменти трикутні, яйцеподібні або широкояйцеподібні із загостреною або округлою основою, з країв майже цілісні, нерівномірно-городчасті з округлими виїмками. У верхній частині листовка пластинка роздільно- та лопатеворозсічена. Частки та лопаті на верхівці заокруглені, з країв нерівномірно виїмчасто-городчасті із заокругленими виступами і виїмками. Опушення жорстковолосисте, з адаксіального боку розсіяне, з абаксіального — переважно зосереджене по жилках, черешок більш-менш рясно опушений. Генеративна брунька на момент спостереження (травень) недиференційована, ймовірно, закладається наприкінці вегетаційного періоду або наступного року. Тривалість віргінільного періоду — 1–2 роки.

Онтобіоморфи рослин генеративного періоду. У цей період відбувається формування квітконосного приросту монокарпічного пагона (розвиток синфлоресценції). У рослин продовжує функціонувати стрижнева коренева система. Головний корінь у базальній частині досягає 0,5–2,0 см у діаметрі, заглиблюється у ґрунт більш ніж на 1 м. Корінь поздовжньо-зморшкуватий, здерев'янілий, з ознаками відмирання та злучування покривних тканин, сірувато-коричневий, скелетні бічні корені нечисленні. Конодій зберігає одноосьову структуру або

стає розгалуженим (до 8 гілок). Резиди конодію впродовж усього життя зберігають зв'язок з головним коренем. За умов нерухомого субстрату формуються потужні короткі резиди до 2,0 см у діаметрі. Додаткові корені на резидях, якщо і утворюються, то їхня кількість незначна, вони малопотужні.

У генеративних особин формуються 1–8 монокарпічних пагонів з повним циклом розвитку (квітконосних) і 1–3 — з неповним. В основі річного приросту монокарпічного пагона розвивається серія вкорочених метамерів (8–17) з розетковими листками, 3–5 верхніх — з аксілярними бруньками нульової ємності, які включаються в нижню зону гальмування. Розеткові листки довгочерешкові (1,5–9,0 см завдовжки), розсіяноопушені. Листовка пластинка в обрисі еліптична (7,5–44,0 см завдовжки, 2,8–23,0 см завширшки), у нижній половині переривчасто пірчасторозсічена на 6–8 сегментів еліптичної або яйцеподібної форми, які найчастіше розташовані супротивно, нижні з них майже цілокраї або нерівномірно крупновиїмчасто-городчасті із заокругленими виступами та виїмками, верхні — з країв більш-менш рівномірно крупновиїмчасто-городчасті з округлою верхівкою. Верхня половина листової пластинки в основі роздільна (2–4 супротивні частки), вище — лопатева (5–9 лопатей), з країв виїмчасто-крупногородчата з заокругленими виступами і виїмками та округлою верхівкою. З абаксіального боку листки опушені жорсткими волосками, переважно по жилках, а з адаксіального — майже голі.

В основі видовженого приросту монокарпічного квітконосного пагона розвиваються 3–8 метамерів, які включаються у нижню зону гальмування з листками середньої формації, аксілярний апарат яких має нульову ємність. Довжина метамера — 1,0–8,0 см. Листки переважно черешкові (2,0–4,0 см завдовжки), верхні можуть бути сидячими. Листовка пластинка в обрисі еліптична (5,0–12,0 см завдовжки, 3,0–6,0 см завширшки), у нижній частині —

пiрчасторозсiчена (до 3 пар еліптичних сегментів) або пiрчастороздiльна, в середній частині пiрчастороздiльна, у верхній — лопатева. Листкова пластинка по краю нерiвномiрно виiмчасто-городчаста iз заокругленими виступами та виiмками, опушення розсiяне, зосереджене переважно з абаксiального боку, переважно по жилках. Сегменти, лопаті та частки на верхівці округлі.

Загальна синфлоресценція *C. koktebelica* волотеподiбна, нещiльна (ажурна), розлога, 90–175 см завдовжки, 75–155 см у дiаметрі. Елементарне суцвіття — китиця, ебрактеозна, багатоквіткова (22 (40)–50 (70)), відкрита, нещiльна. Порядок розпускання квіток — акропетальний. Елементарні суцвіття розташовані на паракладіях 1–3-го порядку. Покривні листки паракладіїв 1-го порядку базальних метамерів головної осі черешкові (черешок 0,5–2,5 см завдовжки) або сидячі. Листкова пластинка у них в обрисі еліптична, широкоеліптична, яйцеподiбна, оберненояйцеподiбна, 1,5–10,0 см завдовжки і 1,0–5,5 см завширшки, у базальній частині вона може бути пiрчасторозсiчена (1–2 пари сегментів) або доверху пiрчастороздiльна та пiрчастолопатева чи майже цiлокрая з округлою верхівкою і клиноподiбною основою, з країв нерiвномiрно виiмчасто-городчаста, розсiяноопушена (переважно по жилках з абаксiального боку). Покривні листки середніх і верхніх паракладіїв 1-го порядку головної осі та паракладіїв 2-го і 3-го порядку редуковані, трикутні або вузькотрикутні (0,2–0,5 см завдовжки та 1,0–1,5 см завширшки), цiлокраї, з гострою верхівкою та розсiяноопушені. Осі об'єднаного суцвіття також розсiяноопушені.

Онтобіоморфи рослин постгенеративного періоду. Після дисемінації рослини засихають і відмирають, проте в окремих пострепродуктивних особин після відмирання надземної сфери до кінця вегетаційного періоду залишається життєздатним аксиллярний апарат конодію та спостерігається осіннє відростання пагонів.

Висновки

Типовий онтоморфогенез *C. koktebelica* характеризується становленням життєвої форми малорічника зі стрижневою кореневою системою і головним унірепродуктивним пагоном. Підземний базовий (персистентний) орган пагонового походження — конодій. Структуру конодію визначають мініморезиди (факультативно вікаріорезиди), утворені щорічними моноподіальними вкороченими приростами надземних пагонів. Упродовж онтогенезу резиди зберігають гетерономність — зв'язок з головним коренем, активна життєдіяльність якого зберігається до кінця життя.

Основний структурний елемент пагонового тіла особин — монокарпічний напіврозетковий закритий пагін. За фазністю видимого росту монокарпічні пагони медіальні та латеральні, (2) 3–5-річні (фазні), пульсуючі, мають чергування фаз видимого росту з фазами прихованого росту (відносного спокою). Вегетативна фаза (послідовність приростів річних розеткових пагонів) медіального монокарпічного пагона триває (1) 2–4 роки, постініціальний період його життєвого циклу завершується зазвичай після реалізації верхівкової бруньки у напіврозетковий квітконосний приріст (репродуктивно-асиміляційна фаза). Латеральні пагони кущіння (вернальні, превентивні), які виникли на іматурній (віргінільній) стадії біоморфогенезу, також зазвичай завершують плейофазний розвиток (2–3 фази) утворенням термінального суцвіття одночасно з медіальним. Річний квітконосний пагін має три фази видимого росту: весняну (фаза розетки), ранньолітню (фаза видовженого квітконосного приросту) та зрідка — осінню (фаза базального галузження). Аналіз ростових процесів *C. koktebelica* свідчить про їх виражену сезонну періодичність. Плейофазність розвитку, яка проявляється на рівні монокарпічного та річних пагонів, дає рослинам змогу максимально ефективно використовувати ресурси дефіцитного вологозабезпечення впро-

довж вегетаційного періоду, а також акумулювати необхідну кількість енергетичного запасу для реалізації репродуктивної функції. Повний некроз особин наприкінці єдиного репродуктивного циклу не дає підстав для градації генеративного періоду та виділення постгенеративного. Відзначено окремі випадки активізації аксилярного апарату зони кущіння (осіннє відростання) монокарпічних пагонів після акту дисемінації, можливо, це є свідченням потенційної мультирепродуктивності (полікарпічності) особин виду. Прискорення онтоморфогенезу можливе за рахунок випадіння іматурної фази, уповільнення — при затримці розвитку іматурних або віргінільних рослин.

Наростання головної осі — моноподіальне, у випадку травматичної елімінації верхівкової бруньки — вимушено гемісимподіальне. Виділено декілька варіантів морфоструктури особин *C. koktebelica*: одноосьові (однопагонові) з нерозгалуженим вкороченим конодієм; одно- та багатоосьові з системою аксилярних пагонів кущіння та вкороченим або видовженим розгалуженим конодієм. Зона кущіння компактна. Базальне галуження та утворення куща відбуваються за рахунок активізації бруньок поновлення і сплячих бруньок та розвитку вернальних і превентивних пагонів. Накопичення пластичних речовин відбувається за рахунок збільшення не порядку кущіння, а потужності бічних пагонів першого порядку. Додатковий резерв поживних речовин забезпечують факультативні пролептичні (найчастіше — ефемерні (елімінують наприкінці першого сезону вегетації)) розеткові пагони з неповним циклом розвитку. Ефективному ресурсовикористанню сприяє раціональний розподіл репродуктивного навантаження на квітконосні пагони в структурі куща з пріоритетом на головний.

Онторморфогенетична поліваріантність розвитку особин *C. koktebelica* яскраво проявляється в місцезростаннях з різним ступенем рухомості субстрату та прояву ерозійних процесів. Виділено три основні

типи біоморфогенезу: **Ia, Ib**. За умов існування з постійним (стабільним) рівнем поверхні ґрунту особини розвиваються як одно- або багатопагонові з підземним компактним нерозгалуженим (одноосьовим) чи розгалуженим конодієм (основний біоморфотип). Зони кущіння зближені, резиди мають вкорочені меживузля. Слабке вегетативне розростання у горизонтальному напрямку. Біоморфа моноцентрична або потенційно неявнополіцентрична. У морфогенезі реалізується лише фаза або первинного пагона, або первинного куща; **II**. За умов ерозійно-нестійкого (лабільного) субстрату відбувається трансформація габітуальної форми особин виду порівняно з основним біоморфотипом. Розвиваються особини з вимушено довгим підземним (нерозгалуженим або слабкорозгалуженим, ярусним) конодієм. Незважаючи на елімінацію верхівкової меристеми первинного центру розростання, життєздатність головного кореня та функціонування його аксилярного апарату зберігаються. Вторинні центри розростання гетерономні. Дезінтеграція має потенційно явноолігоцентричний характер. У морфогенезі реалізуються фази первинного пагона, головного симподію та факультативно первинного куща, нещільного куща; **III**. Травматична елімінація верхівкової бруньки первинного пагона на іматурному чи віргінільному етапі розвитку особин стимулює ріст бруньок поновлення і пробудження сплячих бруньок. Таким чином у приповерхневій зоні утворюється новий ярус і, відповідно, новий (вторинний) центр галуження. Дезінтеграція потенційно неявнополіцентрична. Фази морфогенезів II та III типів збігаються.

1. Амирханов Н.А. Катран (*Crambe* (Tourn.) L.) в Узбекистане (вопросы систематики, распространения, биологии, интродукции): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.05. — Ташкент, 1974. — 41 с.

2. Галушко А.И. Флора Северного Кавказа. Определитель. — Ростов н/Д: Изд-во Ростов. ун-та, 1980. — Т. 2. — 351 с.

3. Гроссгейм А.А. Флора Кавказа. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. — Т. 4. — 512 с.
4. Зернов А.С. Флора Северо-Западного Кавказа. — М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. — 664 с.
5. Ільїнська А.П., Дідух Я.П., Бурда Р.І., Коротченко І.А. Екофлора України. — К.: Фітосоціоцентр, 2007. — Т. 5. — 584 с.
6. Котов М.И. Род Катран — *Crambe* L. // Определитель высших растений Украины. — К.: Наук. думка, 1987. — С. 112.
7. Котов М.И. Род Катран — *Crambe* L. // Флора европейской части СССР. — Л.: Наука, 1979. — Т. 4. — С. 48–52.
8. Ляшенко Н.И. Биология спящих почек. — М.; Л.: Наука, 1964. — 67 с.
9. Марков М.В. Популяционная биология розеточных и полурозеточных малолетних растений. — Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1990. — 178 с.
10. Морозова О.В. Анализ реликтовости флоры Средне-Кумского флористического района (Центральное Предкавказье) // Вестн. Моск. гос. обл. ун-та. Сер. Естественные науки. — № 4. — М.: Изд-во МГОУ, 2009. — С. 113–117.
11. Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. — Л.: Наука, 1985. — 348 с.
12. Новосад В.В. Флора Керченско-Таманского региона (структурно-сравнительный анализ, экофлоротопологическая дифференциация, генезис, перспективы рационального использования и охраны). — К.: Наук. думка, 1992. — 278 с.
13. Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений: Т. 1. Теория организации биоморф. — М.: Недра, 1997. — 630 с.
14. Станков С.С. *Crambe* (Tourn.) L. // Флора Крыма. — М.; Л.: Сельхозгиз, 1947. — Т. 2, вып. 1. — С. 267–272.
15. Червона книга України. Рослинний світ. — К.: Глобалконсалтинг, 2009. — 900 с.
16. Черняковская Е.Г. Род Катран — *Crambe* (Tourn.) L. // Флора СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. — Т. 8. — С. 474–491.
17. Шалыт М.С. Род *Crambe* L. — Катран // Флора европейской части СССР. — Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1972. — С. 204.
18. Ball P.W. *Crambe* L. // *Flora Europaea*. — Cambridge: Univer. Press, 1964. — Vol. 1. — P. 344–345.
19. *Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats*. APPENDIX I. — Bern/Berne, 19. IX. 1979
20. Melnyk V. & Kell, S.P. 2011. *Crambe koktebelica* / IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 20 February 2012.

Рекомендував до друку В.І. Мельник

М.С. Калистая, О.Ф. Щербакова

Национальный научно-природоведческий музей
НАН Украины, Украина, г. Киев

БИОМОРФОГЕНЕЗ *CRAMBE* *KOKTEBELICA* (JUNGE) N. BUSCH В УСЛОВИЯХ КАРАДАГСКОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА

Исследованы биоморфологические особенности и поливариантность биоморфогенеза редкого эндемичного вида — *Crambe koktebelica* (Junge) N. Busch в условиях Карадагского природного заповедника НАН Украины.

Ключевые слова: биоморфогенез, поливариантность биоморфогенеза, узколокальный эндемик, полурозеточный монокарпик, Карадаг, Крым.

M.S. Kalista, O.F. Scherbakova

National Museum of Natural History, National
Academy of Sciences of Ukraine, Ukraine, Kyiv

BIOMORPHOGENESIS OF *CRAMBE* *KOKTEBELICA* (JUNGE) N. BUSCH IN KARADAG NATURE RESERVE

The biomorphological peculiarities and polyvariant biomorphogenesis of the rare endemic species — *Crambe koktebelica* (Junge) N. Busch were studied in Karadag Nature Reserve of the NAS of Ukraine.

Key words: biomorphogenesis, polyvariant biomorphogenesis, local endemic, caulescent rosette monocarpic plant, Karadag, Crimea.