

УДК 582.572:574.3:502.752(477.73)

Литвиненко О. І.<sup>1</sup>, Щербакова О. Ф.<sup>2</sup>

## МОНОЦЕНТРИЧНІСТЬ БІОМОРФИ ЯК ЕТОЛОГІЧНИЙ ЧИННИК РОСЛИН РАРИТЕТНОГО ФОНДУ ПІВДНЯ УКРАЇНИ

<sup>1</sup> Херсонський державний університет, м. Херсон

<sup>2</sup> Національний науково-природничий музей НАНУ, м. Київ

*Ключові слова: раритетний флорофонд, типи біоморф, дезинтеграція, моноцентричність, унітарність, созологія, етологія*

Першочерговою умовою обґрунтування і розробки заходів охорони раритетних видів є інвентаризація всіх їх локалітетів та всебічне дослідження популяційної біології. Саме популяційні дослідження дозволяють з одного боку оцінити адаптаційний потенціал видів в конкретних умовах, а з іншого розкрити природні та антропогенні причини їх раритетності.

Популяційні дослідження ґрунтуються на висвітленні типового для даного виду рослин онтоморфогенезу, визначенні в ньому ознак-індикаторів певних стратегій. Морфологічні ознаки для організмів з відкритою ростовою системою – це матриця стратегії і тактики їх популяцій. Одним з показників етологічної тенденції, що визнаний в сучасній методиці популяційних досліджень, є структури, які обумовлюють для особини прояви дезинтеграції (її наявність чи відсутність, ступінь спеціалізації, строки прояву в онтогенезі). Дезинтеграція – це процес автономізації окремих частин особини, яка приводить до їх обособлення і самостійного існування, тобто повна морфологічна дезинтеграція означає вегетативне розмноження [6].









Дана стаття базується на результатах оригінального аналізу дезинтеграції біля 40 рідкісних видів флори Півдня України. Матеріал зібраний на території Миколаївської, Херсонської та Одеської областей, але в основному в межах Кодимо-Єланецького Побужжя (КЄП).

В результаті польових досліджень та подальшого біоморфологічного аналізу модельних особин були виявлені представники усіх типів біоморф за характером дезинтеграції (табл. 1): моноцентричного, неявно поліцентричного, явнополіцентричного. Інтегрована група моноцентричного типу біоморф є переважаючою. В її межах модельні види групуються в залежності від прояву морфологічної дезинтеграції: біоморфи без проявами моноцентричної

дезинтеграції, з частковою пізньою неспеціалізованою та з повною пізньою неспеціалізованою дезинтеграцією. Для *Dianthus hypanicus*, *Gymnospermium odessanum*, *Atocion hypanicum* та більшості особин *Crocus reticulatus* та *Fritillaria ruthenica* прояви морфологічної дезинтеграції не характерні. Часткова дезинтеграція проявляється у відносній автономізації та укоріненні окремих партикул *Stachys angustifolia* та *Astragalus dasyanthus*. Для групи видів, у особин яких на постгенеративному (*Pulsatilla bohemica*, *Silene sytnikii*) або генеративному (*Adonis vernalis*) етапі розвитку відбувається утворення автономних партикул (конструктивних, у розумінні Нухімовського Є.Л. [5]), характерна повна пізня неспеціалізована дезинтеграція. Спеціалізовані пагони розростання у видів другої та третьої груп не утворюються, тому дезинтеграція носить неспеціалізований характер. Вегетативне розмноження для видів перших двох груп не характерне або відбувається в обмеженій частині особин популяції виду, часто в умовах, що відповідають еколого-ценотичному оптимуму. Повна пізня неспеціалізована дезинтеграція партикул *Pulsatilla bohemica* та *Silene sytnikii* ідентифікується як субсенільна партикуляція, яка не супроводжується омолодженням нащадків.

Диференціація раритетного флорофону КЄП на вказаних підставах вперше проведена на базі Національного науково-природничого музею НАНУ [10]. Здобуті дані є базою для коректування загальної соціологічної стратегії, а також для визначення тактики конкретних закладів. Однак, останнє – підбор оптимальних режимів охорони потребує постійного поглиблення знань про зовнішні морфологічні маркери як прояви типів поведінки. Сучасна тенденція дослідження дезинтеграції – це виявлення модульності в структурі, а сутність концепції полягає в тому, що поряд з типовими модульними і унітарними організмами існують безліч таких, які поєднують ознаки модульної і унітарної організації [3, 8]. Підґрунтям названого напрямку біоморфологічного аналізу рослин є інтегрований матеріал динамічної фітоморфології – характеристика фаз онтоморфогенезу (табл. 2, 3, 4).

Таблиця 1. Типи біоморф за характером дезінтеграції раритетних видів флори Кодимо-Сланецького Побужжя

Біоморфи моноцентричного типу	Біоморфи невянолоцентричного типу	Біоморфи явнолоцентричного типу	Біоморфи ацентричного типу
<p>Без проявів морфологічної дезінтеграції не характерні</p>  <p><math>p \rightarrow s</math></p>	<p>З частковою пізньою неспеціалізованою дезінтеграцією</p>  <p><math>p \rightarrow g1 \rightarrow g2(3), s</math></p>	<p>З повною раною (пізньою) неспеціалізованою дезінтеграцією</p>  <p><math>p \rightarrow g1 \rightarrow g2(3), s</math></p>	<p>З повною раною (пізньою) неспеціалізованою дезінтеграцією</p>  <p><math>p \rightarrow im(v, g1) \rightarrow v \rightarrow g1(2) \rightarrow g2 \rightarrow ss, s</math></p>
<p><b>Монокарпічні трави</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li><i>Alcea pallida</i></li> <li><i>Trinia multicaulis</i></li> <li><i>Azoxon hypanicum</i></li> <li><i>Onosma granticicola</i></li> </ul> <p><b>Каудексові полікарпічні трави</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li><i>Jurinea longifolia</i></li> <li><i>Gymnospermatium odessanum</i></li> </ul> <p><b>Аероксильні кущі, напівкущі, напівкущички</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li><i>Vitis sylvestris</i></li> <li><i>Genista borysihenica</i></li> <li><i>Astragalus odessanus</i></li> <li><i>Moebringia hypanica</i></li> <li><i>Abyssum savranicum</i></li> </ul>	<p><b>Каудексові полікарпічні трави, напівкущички</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li><i>Silene sapina</i></li> <li><i>Astragalus pallescens</i></li> <li><i>Limonium platyphyllum</i></li> </ul> <p><b>Цибулини та бульбоутворюючі полікарпічні трави</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li><i>Ornithogalum boucheanum</i></li> <li><i>Bellevallia sarmatica</i></li> <li><i>Fritillaria ruthenica</i></li> <li><i>Crocus reticulatus</i></li> <li><i>Bulbocodium versicolor</i></li> <li><i>Aconitum elatophyllum</i></li> </ul> <p><b>Короткокореневищні полікарпічні трави</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li><i>Melica chrysolepis</i></li> <li><i>Veratrum nigrum</i></li> <li><i>Thalictrum foetidum</i></li> <li><i>Clematis integrifolia</i></li> <li><i>Adonis vernalis</i></li> </ul>	<p><b>Короткокореневищні полікарпічні трави</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li><i>Primula veris</i></li> <li><i>Rhaponiticum serrataloides</i></li> <li><i>Iris pontica</i></li> <li><i>Iris halophila</i></li> </ul> <p><b>Коренепаросткові дерева та аероксильні кущі</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li><i>Cerasus klokovii</i></li> <li><i>Amygdalus nana</i></li> <li><i>Malus praecox</i></li> </ul> <p><b>Полікарпічні трави та геоксильні кущики з кореневищеподібними пагонами розростання</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li><i>Tulipa quezestorum</i></li> <li><i>Tulipa hypanica</i></li> <li><i>Valeriana stolonifera</i></li> </ul> <p><b>Довгокореневищні папороті</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li><i>Phegopteris connectilis</i></li> <li><i>Gymnosarptium dryopteris</i></li> </ul>	<p><b>Довгокореневищні трави</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li><i>Sedum borissovae</i></li> </ul> <p><b>Полікарпічні трави із спеціалізованими кореневищами розростання</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li><i>Convallaria majalis</i></li> </ul>
<p>Без проявів морфологічної дезінтеграції не характерні</p>  <p><math>p \rightarrow s</math></p>	<p>З частковою пізньою неспеціалізованою дезінтеграцією</p>  <p><math>p \rightarrow g1 \rightarrow g2(3), s</math></p>	<p>З повною раною (пізньою) неспеціалізованою дезінтеграцією</p>  <p><math>p \rightarrow im(v, g1) \rightarrow v \rightarrow g1(2) \rightarrow g2 \rightarrow ss, s</math></p>	<p>З послабленою раною (пізньою) неспеціалізованою дезінтеграцією</p>  <p><math>p \rightarrow im(v) \rightarrow v \rightarrow g3(ss) \rightarrow ss, s</math></p>
<p><b>Монокореневищні трави, напівкущички</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li><i>Pulsatilla bohemica</i></li> <li><i>Inula helenium</i></li> <li><i>Eremogone rigida</i></li> <li><i>Senecio borysihenicus</i></li> <li><i>Achillea terrophylla</i></li> </ul> <p><b>Каудексові полікарпічні трави</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li><i>Pulsatilla pratensis</i></li> <li><i>Viola montana</i></li> </ul>	<p><b>Каудексові полікарпічні трави</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li><i>Pulsatilla bohemica</i></li> <li><i>Inula helenium</i></li> <li><i>Eremogone rigida</i></li> <li><i>Senecio borysihenicus</i></li> <li><i>Achillea terrophylla</i></li> </ul> <p><b>Цибулини та бульбоутворюючі полікарпічні трави</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li><i>Ornithogalum boucheanum</i></li> <li><i>Bellevallia sarmatica</i></li> <li><i>Fritillaria ruthenica</i></li> <li><i>Crocus reticulatus</i></li> <li><i>Bulbocodium versicolor</i></li> <li><i>Aconitum elatophyllum</i></li> </ul> <p><b>Короткокореневищні полікарпічні трави</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li><i>Melica chrysolepis</i></li> <li><i>Veratrum nigrum</i></li> <li><i>Thalictrum foetidum</i></li> <li><i>Clematis integrifolia</i></li> <li><i>Adonis vernalis</i></li> </ul>	<p><b>Короткокореневищні полікарпічні трави</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li><i>Primula veris</i></li> <li><i>Rhaponiticum serrataloides</i></li> <li><i>Iris pontica</i></li> <li><i>Iris halophila</i></li> </ul> <p><b>Коренепаросткові дерева та аероксильні кущі</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li><i>Cerasus klokovii</i></li> <li><i>Amygdalus nana</i></li> <li><i>Malus praecox</i></li> </ul> <p><b>Полікарпічні трави та геоксильні кущики з кореневищеподібними пагонами розростання</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li><i>Tulipa quezestorum</i></li> <li><i>Tulipa hypanica</i></li> <li><i>Valeriana stolonifera</i></li> </ul> <p><b>Довгокореневищні папороті</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li><i>Phegopteris connectilis</i></li> <li><i>Gymnosarptium dryopteris</i></li> </ul>	<p><b>Довгокореневищні трави</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li><i>Sedum borissovae</i></li> </ul> <p><b>Полікарпічні трави із спеціалізованими кореневищами розростання</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li><i>Convallaria majalis</i></li> </ul>

Генезисні типи кореневої системи:



первинна алоризна

вторинна алоризна

первинна гоморизна

вторинна гоморизна

**Таблиця 2.** Фази морфогенезу особин видів моноцентричної біоморфи без дезінтеграції або з частковою пізньою неспеціалізованою дезінтеграцією

Модельні види	Фази морфогенезу			Початок дезінтеграції окремих партикул	Характер і місце в онтогенезі процесів деструкції
	первинний пагін	первинний кущ	нещільний кущ		
<i>Dianthus hypanicus</i>	[p – im]	[v]	багатократне галуження первинного пагону в базальній частині	–	деструкція кореня та окремих партикул [g <sub>3</sub> – s]
<i>Gymnospermium odessanum</i>	[p – v]	[v, g <sub>1</sub> (2)]	багатократне галуження первинного пагону в базальній частині, формування системи резидів каудексу	–	деструкція кореня та окремих органів [g <sub>3</sub> – ss]
<i>Stachys angustifolia</i>	[p – im]	[v]	багатократне галуження первинного пагону в базальній частині, формування системи резидів каудексу	[g <sub>2</sub> ]	деструкція кореня та окремих партикул [g <sub>3</sub> – s]
<i>Astragalus dasyanthus</i>	[p – im]	[v]	багатократне галуження первинного пагону в базальній частині, формування системи резидів каудексу	[g <sub>2</sub> ]	те саме
<i>Atocion hypanicum</i>	[p – (v) g]	[(v)] у випадку якщо рослини розвиваються ди-, олігоциклічно	–	–	відмирання рослини [g]

**Таблиця 3.** Фази морфогенезу особин видів моноцентричної біоморфи з повною пізньою неспеціалізованою дезінтеграцією

Модельні види	Фази морфогенезу					Характер і термін деструкції
	первинний пагін	первинний кущ	нещільний кущ	кущиста партикула	не кущиста партикула	
<i>Silene sytnikii</i>	[p – v]	[v]	багатократне галуження первинного пагону в базальній частині, формування каудексу, симподіальне наростання його скелетних осей [g <sub>1</sub> – g <sub>3</sub> ]	утворення автономних партикул, які продовжують кущ [ss]	автономні партикули втрачають здатність до кущіння [s]	деструкція кореня та окремих партикул [g <sub>3</sub> – s]
<i>Pulsatilla bohemica</i>	те саме	те саме	формування каудексу, моноподіальне наростання його скелетних осей [g <sub>1</sub> – g <sub>3</sub> ]	те саме	те саме	те саме
<i>Adonis vernalis</i>	[p – j]	[im – v] або фаза головно-госимподію	формування симподіального корневища [v – g <sub>1</sub> ]	утворення автономних партикул, які продовжують кущ [g <sub>2</sub> – ss]	те саме	деструкція кореня та окремих партикул [g <sub>3</sub> – s]

**Таблиця 4.** Основні фази морфогенезу особин видів моноцентричної біоморфи без дезінтеграції або з факультативною пізньою неспеціалізованою дезінтеграцією

Модельні види	первинний пагін	головна вісь	початок дезінтеграції окремих партикул	Характер і місце в онтогенезі процесів деструкції
<i>Crocus reticulatus</i>	[p – v]	формування симподіально наростаючої серії пагонів [g <sub>1</sub> (g <sub>2</sub> )]	[g <sub>1</sub> – g <sub>2</sub> ]	на пізніх етапах розвитку відбувається поступове виснаження та деструкція підземних органів [g <sub>2</sub> ]
<i>Fritillaria ruthenica</i>	[p – im]	формування симподіально наростаючої серії пагонів [v – g]	[g]	те саме [g]

О.О.Нотов [4] пропонує урахувати в модульно-унітарних організмів прояв відкритого росту і модульної структури. Модульна структура та модульна організація співвідносяться як частина та ціле. Унітарна ознака організму визначається відсутністю модульної структури на макроморфологічному рівні. З названих позицій раніше нами проведений аналіз онтоморфогенезів *Gymnospermium odessanum* і *Atocion hypanicum* [1] і визначені ознаки унітарності як прояви стабільності організації, а модульність структури – як ознака адаптації до климатичного ритму, що у сукупності з високою насінною продуктивністю та мірмікохорією віднесено до ознак високого рівня спеціалізації. Унітарними структурами названі гіпокотиллярна бульба *G. odessanum* та своєрідний каудекс малорічника *A. hypanicum* – конодій [5]. Обидва види мають моноцентричний тип біоморфи за характером дезінтеграції (табл. 1). Ознаки унітарності є структурними макроморфологічними маркерами моноцентричного типу біоморфи. Серед досліджених нами раритетних видів такий тип переважає. Крім названих органів унітарність структури обумовлюють певні генезисні типи кореневої системи: первинна алогоризна, алогоморизна [7], каудекс-стеблелорені, моноподіальні цибулини та бульбоцибулини, вертикальні кореневища китецькореневих життєвих форм. Як правило наявність ознак унітарності поєднується з низьким ступенем варіабельності онтогенезу та конкурентоспроможності [10]. Вегетативно нерухомі та малорухомі види раритетного флорофонду утворюють ізольовані: лінійні, локальні, диз'юнктивні, популяції [2].

Таким чином всі підкреслені біоморфологічні та популяційні аспекти характеристик рідкісних видів рослин підлягають концептуальній позиції Симпсона (1948) – Цвельова (2005) [9] при характеристиці найбільш древніх таксонів сучасної флори як високо

спеціалізованих. Визначена позиція обумовлює диференційоване ставлення до планування созологічних закладів відносно раритетного флорофонду, що інтегрує види з різною природою динамічності, ключові морфологічні показники якої можуть бути індикаторами для прогнозування прояву етологічної сутності.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Литвиненко О.И. Сочетание модульности и унитарности в морфологии раритетных видов растений // 2-й відкритий з'їзд фітобіологів Херсонщини. Збірник тез доповідей. – Херсон: Айлант, 2008. – С. 57 – 58.
2. Малиновский К.А. О границах природных популяций растений // Журнал общей биологии. – 1988. – Т. 49, №1. – С. 46 – 57.
3. Нотов А.А. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журнал общ. биологии. 1999. – Т. 60, № 1. – С. 60 – 79.
4. Нотов А.А. Концепция модульной организации и проблема организационного полиморфизма на разных уровнях структурной иерархии живых организмов // Журнал общ. биологии. – 2002. – Т. 63, № 5. – С. 12 – 21.
5. Нухимовский Е.Л. О термине и понятии «каудекс». 2. Современное состояние вопроса // Вестник Московского университета. Сер. биол., почвоведение. – 1969. – № 1. – С. 55 – 62.
6. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ермакова И.М. и др. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 217 с.
7. Гаршис Г.И. Подземные органы травянистых многолетников, их структура и изменчивость: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Свердловск, 1980. – 50 с.
8. Хохряков А.П. Растения как модульные организмы // Тр. междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. – СПб: Диада, 1997. – С. 371 – 372.
9. Цвелёв Н.Н. Проблемы теоретической морфологии и эволюции высших растений: Сборник избранных трудов. Под ред. Д.В.Гельтмана. – М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. – 407 с.
10. Щербакова О.Ф. Раритетный флорофонду Кодимо-Сланецького Побужжя (популяційні та созологічні аспекти): Автореф. дис. ... канд. біол. наук.– К., 2008. – 25 с.

**О.І. Литвиненко, О.Ф. Щербакова**

### **МОНОЦЕНТРИЧНОСТЬ БИОМОРФЫ КАК ЕТОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКТОР РАСТЕНИЙ РАРИТЕТНОГО ФОНДА ЮГА УКРАИНЫ**

*Ключевые слова:* раритетный флорофонд, типы биоморф, дезинтеграция, моноцентричность, унитарность, созология, этология

Популяционный анализ на основе характеристики онтоморфогенеза более 40 видов раритетной флоры юга Украины показал преобладание моноцентрических биоморф с разной степенью морфологической дезинтеграции. Показателями моноцентричности названы элементы унитарности в структуре особи. Их наличие у растений редких видов признаны индикатором типа стратегии, т.е. проявлением этологической сущности вида.

O. I. Litvinenko, O. F. Shcherbakova

**BIOMORPH MONOCENTRICITY AS AN ETHOLOGICAL  
FACTOR OF THE RARE PLANTS FUND OF SOUTHERN  
UKRAINE**

*Key words:* rare florofund, biomorph type, disintegration, monocentricity, unitarity, zoology, ethology

The population analysis on the basis of the ontomorphogenesis characteristic of more than 40 rare vascular plants of the south of Ukraine have shown the prevalence of monocentric biomorphs with a different degree of morphological decomposition. The parameters of monocentricity are elements of unitarity in the structure of the individual. Their presence in rare species plants is recognized as an indicator of strategy type, that is it reflects the ethological nature of the species.