

***Теоретичні та прикладні питання***

# **Біоморфологічний аналіз раритетної компоненти урбанофлори Київського мегаполісу**

ОЛЬГА ФЕДОРІВНА ЩЕРБАКОВА  
КАТЕРИНА ВАЛЕРІЇВНА НОВОСАД

SCHERBAKOVA O.F., NOVOSAD K.V. (2017). **Biomorphological analysis rarity of the urban flora component of Kyiv megapolis.** *Chornomors'k. bot. z.*, **13** (1): 6-24. doi:10.14255/2308-9628/17.131/1.

This research focuses on the urban flora components of Kiev megapolis rarity, which includes 151 species of vascular plants (15 % aboriginal fraction), with international, national and regional zoological status. Based on biomorphological analysis of the results it was revealed that among the main components of the rarity biomes herbaceous polycarpic are predominant (132; 87,4 %); among the types of root systems – plant with adventitious roots (119; 78,8 %); the aerial shoots – shortened rosette (92; 61,0 %); underground shoots – short- and elongated rhizome (89; 59,0 %) species. By the nature of vegetation summer vegetation (91; 60,3 %) and summer and winter (35; 23,2 %) species are dominant. The predominant species are monocentric biomorphs (71; 47,0 %). In ecomorphs spectrum among klimamorf geophytes (54; 35,8 %) and hemicryptophytes (50; 33,1 %) are dominant. Analysis of biomorphological features of rare species allowed to establish their adaptability to a wide range of ecological conditions, coenotic suburbanzone of Kiev megapolis.

*Key words: biomorphological analysis, rarity of the urban flora component, Kyiv megapolis*

ЩЕРБАКОВА О.Ф., НОВОСАД К.В. (2017). **Біоморфологічний аналіз раритетної компоненти урбанофлори Київського мегаполісу.** *Чорноморськ. бот. ж.*, **13** (1): 6-24. doi:10.14255/2308-9628/17.131/1.

Раритетна компонента урбанофлори Київського мегаполісу включає 151 вид судинних рослин (15 % аборигенної фракції), що мають міжнародний, державний та регіональний зоологічний статуси. На підставі результатів біоморфологічного аналізу встановлено, що серед основних біоморф раритетної компоненти домінують трав'яні полікарпіки (132; 87,4 %); серед типів кореневих систем – мичкуватокореневі (119; 78,8 %); надземних пагонів – розеткоутворюючі (92; 61,0 %); підземних пагонів – коротко- та довгокореневищні (89; 59,0 %) види. За характером вегетації превалюють літньозелені (91; 60,3 %) та літньо-зимовозелені (35; 23,2 %) види. Моноцентричність біоморфи характерна для більшості созофітів (71; 47,0 %). У спектрі екоморф серед клімаморф переважають геофіти (54; 35,8 %) та гемікриптофіти (50; 33,1 %). Аналіз біоморфологічних ознак раритетних видів дозволив встановити їхню адаптованість до широкого спектру еколого-ценотичних умов субурбанзони Київського мегаполісу.

*Ключові слова: біоморфологічний аналіз, раритетна компонента, Київський мегаполіс*

ЩЕРБАКОВА О.Ф., НОВОСАД К.В. (2017). **Біоморфологический анализ раритетного компонента урбанофлоры Киевского мегаполиса.** *Черноморск. бот. ж.*, **13** (1): 6-24. doi:10.14255/2308-9628/17.131/1.

Раритетная компонента урбанофлоры Киевского мегаполиса включает 151 вид сосудистых растений (15 % аборигенной фракции) международного, государственного и регионального зоологических статусов. На основании

результатов біоморфологического анализа установлено, что среди основных биоморф раритетной компоненты доминируют травянистые поликарпики (132; 87,4 %); среди типов корневых систем – кистекорневые (119; 78,8 %); надземных побегов – розеткообразующих (92, 61 %); подземных побегов – коротко- и длиннокорневищные (89; 59,0%) виды. По характеру вегетации преобладают летнезеленые (91; 60,3 %) и летне-зимнезеленые (35; 23,2 %) виды. Моноцентричность биоморфы характерна для большинства созофитив (71; 47,0 %). В спектре экоморф среди климаморф преобладают геофиты (54; 35,8 %) и гемикриптофиты (50; 33,1 %). Анализ биоморфологических признаков раритетных видов позволил установить их адаптированность к широкому спектру эколого-ценотических условий субурбанзоны Киевского мегаполиса.

*Ключевые слова: биоморфологический анализ, раритетный компонент, Киевский мегаполис*

Рослини в процесі еволюції виробили набір біоморфоструктурних і фізіологічних пристосувань, що дозволяють їм існувати в певних еколого-ценотичних умовах. Дослідження біоморфологічних адаптацій раритетних рослин та оцінка на цій основі рівня їхньої стійкості до різних антропогенних факторів, в умовах зростаючої урбанізації є надзвичайно актуальним.

Сучасна біоморфологія рослин – фундаментальна наука із власним понятійним апаратом, розробленими методами аналізу та вагомою теоретичною базою, яка слугуватиме основою для подальших теоретичних конструкцій та узагальнень [SOVREMENNYIE ..., 2008], її розвиток пов'язаний передусім із школою І.Г. Серебрякова та Т.І. Серебрякової [SEREBRYAKOV, 1952, 1962; SEREBRYAKOVA, 1971 та ін.]. На сьогодні біоморфологія рослин базується на двох концептуально різних підходах – дескриптивному (суто описовому) та структурному (конструктивному). За традиціями ліннеївської описової морфології важливим є виділення перцептивної (візуально сприйнятної) структури об'єкту, тобто певного визначеного комплексу однозначно інтерпретованих значущих (ключових) ознак, за яким він відрізнятиметься від інших об'єктів. З іншого боку, структурна або конструктивна [LYUBISCHEV, 1982] морфологія, – біоморфологія у сучасному розумінні, ґрунтується на засадах гетевської концепції встановлення законів виникнення і розвитку певної форми (певного органу, системи органів чи біоморфи в цілому) у часі та просторі.

Пріоритетними завданнями структурної біоморфології є виявлення модульних елементів в організації рослинного організму, встановлення і порівняння законів їхньої композиції та окреслення шляхів перетворень, завдяки чому й досягається поліваріантність форм. Основними її напрямками є наступні:

- структурний (опис життєвих форм та їх класифікація; встановлення корелятивних зв'язків між біоморфологічними ознаками та фізіологічними процесами);
- онтогенетичний (вивчення життєвих форм в онтогенезі, встановлення специфіки росту і ритму розвитку різних життєвих форм у конкретних умовах);
- пізнання морфогенетичних процесів, що визначаються ендегенними та/або екзогенними факторами);
- екологічний (вивчення мінливості життєвих форм за різних екологічних умов, встановлення адаптивного значення біоморфологічних ознак стосовно окремого екологічного фактора або комплексу факторів ґрунтового, водного чи повітряного середовища);
- географічний (фізіономічне або фітоценотичне значення біоморф та їх спектри в різних рослинних угрупованнях, природних зонах, гірських поясах тощо);
- еволюційний (еволюційні взаємовідносини життєвих форм) [ZHMYILEV et al., 2005; AKTUALNYIE ..., 2012].

Враховуючи об'єкти нашого дослідження – раритетні види рослин, виділяємо ще один напрямок – созіологічний (аналіз комплексів морфоознак життєвих форм рослин, як проявів їхньої пристосованості до конкретних еколого-фітоценотичних умов місцезростань, який допомагає встановити: шляхи морфологічних адаптацій видів, що забезпечують стійкість їхніх фітоценотичних позицій; морфофізіологічні механізми регулювання коливань демографічних показників; оцінити лабільність життєвої форми та пов'язану з нею широту екологічної пластичності; з'ясувати біологічні причини раритетності видів та можливості їхнього виживання в умовах негативного впливу антропопресії).

Активний розвиток біоморфології на сформульованих засадах підсилює її позиції як самостійного перспективного напрямку досліджень, і дозволяє позбутися рангу дисциплін, які лише «обслуговують потреби» [TIMONIN, 2001] інших галузей ботаніки (переважно систематики та флорології).

Метою даної роботи було проведення комплексного біоморфологічного аналізу раритетної компоненти урбанofлори Київського мегаполісу (РКУ КМ) з урахуванням сучасного рівня розвитку біоморфології та нових підходів до опису морфоструктури рослин.

### **Матеріали та методи дослідження**

РКУ КМ включає судинні види рослин, які в силу природних чи антропогенних причин зникли, ймовірно зникли, зникають, є рідкісними або вразливими і охороняються на міжнародному, державному та регіональному рівнях. Основою для складання аутфітосозіологічного кадастру слугували проведені в Києві та його околицях з 2009 по 2015 рр. маршрутні польові дослідження, опрацювання гербарних матеріалів (KW, KWHA, KHER, Національного науково-природничого музею НАН України) та аналіз літературних джерел. Встановлено, що раритетними для КМ є 151 вид судинних рослин. З них міжнародну юрисдикцію мають види внесені до: Світового Червоного списку [IUCN..., 2015] – 27 видів; Європейського Червоного списку [BILZ et al., 2011] – 66 видів; Додатку I Бернської конвенції [CONVENTION..., 1979] – 17 видів; Конвенції про міжнародну торгівлю видами дикої фауни і флори [CONVENTION..., 2015] – 31 вид [NOVOSAD, 2016].

Національний фітосозіологічний статус мають види Червоної книги України [CHERVONA..., 2009] – 82 види (зникаючі – 8; вразливі – 40; рідкісні – 13; неоцінені – 21). Регіональний статус охорони [ANDRIENKO, PEREGRIM, 2012]: 44 види (зникаючі – 3; вразливі – 32; рідкісні – 5; неоцінені – 1 та поза загрозою – 3) [NOVOSAD, 2016].

Біоморфологічний аналіз РКУ КМ здійснено на засадах лінійної класифікації біоморф [GOLUBEV, 1972]. Аналізу підлягали структура органів пагонового походження підземної сфери і кореневої системи, надземної пагонової системи, ритміка сезонного розвитку та інші ознаки, які в сумі дають уявлення про життєву форму. Крім того, до аналізу залучалися такі ієрархічні категорії як «модель пагоноутворення» [SEREBRYAKOVA, 1987] та «демографічний тип біоморфи».

Для визначення демографічних типів біоморф за особливостями морфогенезу та проявами морфологічної дезінтеграції використовували критерії, розроблені О.В. Смирновою [SMIRNOVA et al., 1976] з доповненнями [SHORINA, 1981; PALENOVA, 1993; ZHUKOVA et al., 2015; SAVINYN, 2014].

Проведено аналіз робіт, що базуються на позиціях сучасної структурної фітоморфології і стосуються специфічних біоморфологічних особливостей деяких груп покритонасінних та спорових видів: водних та наземно-водних [ALYABYISHEVA, 2001; SAVINYN, 2003; LELEKOVA, 2006; LAPIROV, 2010; ZHMYILEV et al., 2013 та ін.]; орхідних [SMIRNOVA, 1986; TATARENKO, 1996; VANHRAMEEVA et al., 2014 та ін.]; плаунів [HONRYAKOV,

1981; PANCHENKO, 2007 та ін.]; папоротей [SHORINA, 1994; GUREEVA, 2001 та ін.]; грушанкових [BOBROV, 2009], хвощів [SKVORTSOV, 2008].

### Результати досліджень та їх обговорення

#### Типи основних біоморф раритетних видів КМ.

Основні біоморфи виділяються за структурою скелетних осей, ступенем їх здрев'янілості та характером відмиранням у надземній сфері в умовах сезонного клімату, морфометричними показниками та кількістю плодоношень. Вони традиційно класифікуються на деревні (дерева, кущі, кущики (аероксильні та геоксильні)), напівдеревні (напівкущі, напівкущики), трав'яні (полікарпіки, монокарпіки). Оскільки всі деревні та напівдеревні види помірної зони є виключно полікарпіками, то ознака полі-, чи монокарпічності стає суттєвою і вказується лише для трав'яних видів рослин.

Деревні біоморфи (12; 7,9 %): дерева (2; 1,3 %) – *Alnus incana* (L.) Moench, *Betula obscura* A.Kotula; кущі (6; 4,0 %) – *Juniperus communis* L., *Betula humilis* Schrank, *Salix starkeana* Willd., *Salix lapponum* L., *Salix myrtilloides* L., *Cerasus fruticosa* Pall.; кущиків (4; 2,6 %) – *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng, *Daphne cneorum* L., *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton, *Oxycoccus palustris* Pers. Напівкущиків (1; 0,7 %) – *Linnaea borealis* L.

Трав'яних полікарпіків (132; 87,4 %). Серед них з лабільною життєвою формою (багаторічні моно-, оліго-, полікарпіки) (8; 5,3 %) – *Carex bohemica* Schreb., *Laserpitium latifolium* L., *Corydalis marschalliana* (Pall. ex Willd.) Pers, *Corydalis cava* (L.) Schweigg. et Koerte, *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br., *Orchis militaris* L., *Caldesia parnassifolia* (L.) Parl., *Corallorhiza trifida* Châtel., *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. Серед трав'яних полікарпіків виділяємо групу вегетативних одно-, малорічників (31; 20,5 %), у яких спостерігається прискорення морфогенезів осьових структур, яке супроводжується їхнім щорічним (або з дещо більшим інтервалом) повним заміщенням і розглядається як одна з форм адаптації онтогенезу [НОНРУЯКОВ, 1975].

Вегетативні однорічники [LYUBARSKIY, 1961], або псевдо-однорічники («pseudo-annual») [SALISBURY, 1942] – клональні рослини з однорічними дочірніми нащадками. Ці рослини розвиваються з вегетативних зачатків і після репродукції (у тому числі вегетативної) відмирають, не залишаючи активних меристем, здатних до повторного новоутворення пагонів заміщення [ЗНМУЦЕВ et al., 2005]. Наприклад, у всіх тубероїдних орхідних, відбувається щорічна заміна материнського пагоново-кореневого комплексу дочірнім. У *Lycopodiella inundata* (L.) Holub кожний приріст плагіотропного синтелому із одним ортотропним формується впродовж одного вегетаційного періоду, а у наступному повністю відмирає. Розвиток за типом вегетативного однорічника з щорічним оновленням пагонової системи спостерігається і у інших раритетних видів КМ: клональних водних – *Wolffia arrhiza* (L.) Horkelex Wimm., *Batrachium aquatile* (L.) Dumort., *Aldrovanda vesiculosa* L., *Utricularia intermedia* Hayne, *Utricularia minor* L., цибулинних – *Crocus reticulatus* Steven ex Adams, *Allium ursinum* L.

Поняття про вегетативні малорічники запропоноване Г.М. Висоцьким [VUISOTSKIY, 1915], конкретизоване П.Ю. Жмилевим та ін. [ЗНМУЦЕВ et al., 2013] – клональні рослини, у яких особини насінневого та вегетативного походження живуть не більше п'яти років. Серед раритетних видів КМ до таких відносяться: *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Gladiolus imbricatus* L., *Scilla bifolia* L., *Galanthus nivalis* L., *Malaxis monophyllos* (L.) Sw., *Liparis löesellii* (L.) Rich.

Монокарпіків одно-, дворічних (включаючи спорові однорічники з єдиним спороношенням) (6; 4,0 %) – *Gentianella amarelle* L., *Pedicularis palustris* L., *Trapa natans* L., *Atocion lithuanicum* (Zapał.) Tzvelev, *Corispermum insulare* Klokov, *Salvinia natans* (L.) All.

Вегетативні одно-, малорічники, як і малорічні монокарпіки належать до найбільш еволюційно просунутої групи рослин, які, на думку М.В. Маркова [MARKOV,

1990], часто замикають «...редукційні ряди життєвих форм в різних таксонах...», є рекордсменами за темпами розвитку біомаси і, що важливо, мають особливу стратегію, яка характеризується великим в рамках R-стратегії і різноманітним арсеналом варіантів.

### Типи органів підземної сфери (кореневих та пагонових систем).

Для визначення типів корневих систем раритетних видів КМ використана їхня морфологічна класифікація, згідно якої виділяють морфотипи стрижневої та мичкуватої кореневої системи. Стрижнева коренева система представлена добре вираженим головним коренем, який чітко вирізняється серед інших кладогенних чи ризогенних коренів. За походженням стрижнева коренева система буває первинною (алоризною) або вторинною (алогоморизною). У літературі неоднозначно трактується поняття «мичкувата коренева система», синонімами до якої виступають «китицекоренева система», «додаткова коренева система», «вторинна коренева система» та ін. До мичкуватої системи відносимо кореневу систему з більш менш рівномірним розвитком всіх її елементів, в якій не можна візуально ідентифікувати головний корінь. За походженням мичкувата коренева система покритонасінних рослин вторинно гоморизна.

Стрижнева коренева система характерна для незначної кількості раритетних видів КМ (24; 15,9%), серед них представлені каудексові полікарпічні трави; конодійові (термін «конодій» використовуємо в розумінні Нухімовського Є.Л. [NUHIMOVSKIY, 1997]) монокарпічні трави; геоксильні кущі та кущики з підземними ксилоризомами; аероксильні напівкущики з надземними ксилоризомами, які поступово заглиблюються у субстрат; дерева. У більшості досліджених полікарпічних видів скелетного вкоріннення резидів каудексу не відбувається; коренева система у них за походженням первинна алоризна, за морфотипом – стрижнева: *Pulsatilla grandis* Wender., *P. pratensis* (L.) Mill., *P. bohemica* (Skalický) Tzvelev, *Gypsophila ucrainica* Kleopow, *Carlina cirsioides* Klokov, *Scorzonera purpurea* L., *Laserpitium latifolium* L., *Dianthus pseudosquarossus* (Novák) Klokov, *Astragalus dasyanthus* Pall., *Astragalus arenarius* L.; у *Digitalis grandiflora* Mill., *Cucubalus baccifer* L., *Viola stagnina* Kit. – відбувається розвиток додаткового вкоріннення кореневищеподібних резидів каудексу; коренева система алогоморизна (стрижнева) (табл. 1).

У стрижнекорневих геоксильних кущів (*Betula humilis*, *Salix starkeana*, *Salix lapponum*, *Salix myrtilloides*, *Cerasus fruticosa*) та кущиків (*Daphne cneorum*) у підземній сфері розвиваються здерев'янілі вкорінені ксилоризоми. Факультативно ксилоризоми формуються у дерева *Betula obscura* та аероксильного куща *Juniperus communis*. У стрижнекорневих одно-, дворічних монокарпиків факультативно формується конодій: *Gentianella amarella*, *Atocion lithuanicum*, *Corispermum insulare*.

Серед морфотипів корневих систем у раритетних видів КМ абсолютно переважає мичкуватий (119; 78,8%). Короткочореневищними є 66 (43,7%) видів. У трьох видів *Pulsatilla wolfgangiana* (Besser) Rupr., *P. patens* (L.) Mill. s.l., *Inula helenium* L. впродовж онтогенезу відбувається трансформація каудексової структури у короткочореневищну, що проявляється у автономних партикул в складі клону на етапі зрілих генеративних рослин, і відповідно трансформація алоризної кореневої системи у алогоморизну та вторинну гоморизну (стрижневої у мичкувату).

Серед видів з мичкуватою кореневою системою представлені цибулинні: *Lilium martagon* L., *Scilla bifolia*, *Galanthus nivalis*; цибулинно-короткочореневищні (псевдоцибулинні): *Allium ursinum*, *Veratrum lobelianum* Bernh.; бульбоцибулинні: *Gladiolus imbricatus*, *Crocus reticulatus*; бульбокаудексові види: *Corydalis marschalliana*, *Corydalis cava*.

У представників *Orchidaceae* з та стебловим часто фотосинтезуючим туберідієм: *Hammarbya paludosa* (L.) O.Kuntze, *Malaxis monophyllos*, *Liparis löeseli* додаткові корені

зкладаються на кореневищеподібному проксимальному кінці річного пагону. Туберідій являє собою дистальне розросле міжвузля річного приросту пагону перед квітконосною стрілкою. Його оточують піхвові листки, верхній із яких зазвичай несе пазушну бруньку поновлення.

Додаткове вкорінення характерне і для *Orchidaceae* з стеблокореневим тубероїдом – спеціалізованим органом орхідних різної форми: сферичної (види з родів *Anacamptis*, *Neottianthe*, *Orchis*); пальчатороздільної (*Dactylorhiza*, *Gymnadenia*, *Coeloglossum*), веретеноподібної (*Platanthera*), утворений органами пагонового та кореневого походження, виконує функцію вегетативного відтворення та розмноження, а також запасуючу функцію.

Плагіотропно довгоксилоризомні пагони, які у аероксильних напівкущів (*Linnaea borealis*) та кущиків (*Arctostaphylos uva-ursi*, *Oxycoccus palustris*) розвиваються як наземні, вкорінюються і поступово заглиблюються у ґрунт. Для *Alnus incana*, у якого розвивається переважно мичкуватий тип кореневої системи утворення ксилоризомів носить факультативний характер.

До довгокореневищних відносяться 23 (15,2 %) раритетні види. Серед них виділяємо види з диференційованими ортотропними короткими кореневищами та спеціалізованими довгими плагіотропними кореневищами розростання (*Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Sparganium erectum* L., *S. emersum* Rehm., *Eriophorum angustifolium* (L.) Honck., *Convallaria majalis* L.).

Таблиця 1

Типи органів підземної сфери раритетних видів Київського мегаполісу

Table 1

Types of underground organs of rare species of Kyiv megapolis

Типи органів підземної сфери	К-ть видів	%
1	2	3
<b>СТРИЖНЕВИЙ ТИП КОРЕНЕВОЇ СИСТЕМИ (алоризна, алогоморизна к.с.)</b>	<b>24</b>	<b>15,9</b>
каудексовий тип підземних пагонів	13	8,6
без розвитку додаткового вкорінення резидів	10	6,6
з вкоріненими кореневищеподібними резидами	3	2,0
ксилоризомний тип підземних пагонів	8	5,3
конодійовий тип підземних пагонів	3	2,0
<b>МИЧКУВАТИЙ ТИП КОРЕНЕВОЇ СИСТЕМИ (гоморизна к.с.)</b>	<b>119</b>	<b>78,8</b>
короткокореневищний (враховуючи <i>Lycopodiophyta</i> з кореневищеподібними синтеломами; <i>Orchidaceae</i> з стебловим туберідієм)	66	43,7
цибулинний	3	2,0
цибулинно-короткокореневищний (псевдоцибулинний)	2	1,3
бульбоцибулинний	2	1,3
бульбокаудексовий	2	1,3
тубероїдний ( <i>Orchidaceae</i> з стеблокореневим тубероїдом)	17	11,3
довгокореневищний (включаючи види з диференційованими кореневищами – короткими ортотропними та довгими плагіотропними та підводними кореневищеподібними пагонами, а також протосомно-довгокореневищні з додатковим вкоріненням <i>Pyroleae</i> )	23	15,2
плагіотропно довгоксилоризомний	4	2,7
<b>БЕЗКОРЕНЕВІ ВИДИ</b>	<b>8</b>	<b>5,3</b>
без надземних пагонів (водні види)	5	3,3
коралоподібно-протосомний (деякі <i>Orchidaceae</i> )	2	1,3
протосомно-довгокореневищний (деякі без додаткового вкорінення)	1	0,7
<b>Всього за типами кореневих систем:</b>	<b>151</b>	<b>100</b>
<b>Всього за типами підземних пагонів:</b>	<b>151</b>	<b>100</b>

Для мичкуватокореневого водного однорічника *Trapa natans* характерна структурно-функціональна диференціація кореневої системи на систему головного кореня та додаткових коренів гіпокотиллярного походження (функція закріплення рослини у субстраті), а також систему додаткових коренів стебла (асимілююча функція, забезпечення дихання під водою).

До безкорневих (8; 5,3 %) відносяться представники *Orchidaceae* з коралоподібно-протосомними структурами: *Corallorhiza trifida*, *Epipogium aphyllum* Sw.; водні види *Utricularia intermedia*, *Utricularia minor*, *Salvinia natans*, *Aldrovanda vesiculosa*, *Wolffia arrhiza* та протосомно-довгокореневищний, без додаткових коренів *Moneses uniflora* (L.) A. Gray. Протосома (прокаулом) – недиференційоване вегетативне тіло, що розвивається із кореневого полюсу зародку і виконує функцію пошуку та освоєння грибного симбіонту, а іноді і вегетативного розмноження; її неможна віднести ні до пагонових структур (відсутня метамерна організація), ні до корневих. За анатомічною будовою протосома подібна до первинної будови додаткових коренів [BOBROV, 2014].

### **Демографічні типи біоморф раритетних видів КМ та типи вегетативного розмноження.**

Одним з адаптивних механізмів рослин, є формування такої конструкції вегетативного тіла (організації життєвої форми), яка б дозволяла їм органічно існувати у типових місцезростаннях. Тому, важливим аспектом вивчення життєвих форм рослин, з позицій сучасної біоморфології, є встановлення таких їхніх структурних ознак які мають важливе значення для забезпечення конкурентоспроможності і визначають їхні певні фітоценотичні позиції. На цих засадах розроблена демографічна класифікація біоморф (або, класифікація біоморф за особливостями ходу морфогенезу та проявів морфологічної дезінтеграції) – така їхня система, яка відображає структуру фітогенного поля рослини [SMIRNOVA et al., 1976; ЗНУКОВА, 2005]. Ця класифікація проводиться на підставі аналізу наступних груп ознак: 1) характеристика просторового розміщення окремих структурних елементів рослини (парціальних елементів) та зміна цього розміщення в онтогенезі; 2) прояви морфологічної дезінтеграції (наявність чи відсутність, ступінь її спеціалізації, строки прояву в онтогенезі).

З урахуванням названих ознак віділяють чотири основні демографічні типи біоморф: моноцентрична, невиразнополіцентрична, виразнополіцентрична, ацентрична.

**Моноцентричний тип біоморф (71; 47,0 %)** (табл. 2). До цього типу відносяться вегетативно нерухомі види, при їхньому вегетативному розмноженні моноцентричність зберігається, оскільки вегетативні нащадки знаходяться у безпосередній близькості до материнської особини, формуються компактні клони. Таке розмноження може супроводжуватися частковим омолодженням нащадків, проте частіше відбувається без їхнього омолодження – як старечий розпад. Активного розповсюдження вегетативних парціаліїв не відбувається, тому вважаємо спосіб вегетативного розмноження із збереженням моноцентричності неефективним або малоефективним (у разі омолодження нащадків). Самопідтримка популяцій видів зазначеного типу біоморф відбувається переважно насінним шляхом.

Для першої групи видів в рамках моноцентричного типу *прояви морфологічної дезінтеграції не характерні*, це: одновісні короткореневищні види, для кореневища яких галуження не характерне, щорічно утворюються лише новий його приріст (*Dryopteris lanceolatocristata* (Hoffm.) Alston, *Polystichum aculeatum* (L.) Roth, *Drosera intermedia* Hayne, *Drosera anglica* Huds, *Drosera rotundifolia* L., *Polystichum braunii* (Spenner) Fee; одно-, дворічні монокарпіки (*Gentianella amarella*, *Pedicularis palustris* L., *Trapa natans*, *Atocion lithuanicum*, *Corispermum insulare*); одно-, малостовбурні вегетативно нерухомі дерева (*Betula obscura*).

До типу *заміщуючої дезінтеграції* відносимо тубероїдні, бульбоцибулинні вегетативні однорічники у яких розвивається один пагін поновлення, який щорічно заміщується пагоном наступного вегетативного покоління, при цьому вегетативного розмноження, – як збільшення кількості особин не відбувається, тому заміщуюча дезінтеграція супроводжується лише вегетативним поновленням. Факультативно у видів цього типу може розвиватися кілька пагонів заміщення, тобто відбуватися повна неспеціалізована дезінтеграція, що супроводжується вегетативним розмноженням (види *Anacamptis*, *Dactylorhiza*, *Gymnadenia*, *Neottianthe cucullata*, *Platanthera chlorantha*, *Hammarbya paludosa*, *Coeloglossum viride*, *Malaxis monophyllos*, *Orchis militaris*, *Liparis löeselii*, *Crocus reticulatus*).

До моноцентричних видів *без дезінтеграції або з частковою дезінтеграцією* відносимо такі, у яких відбувається вкорінення партикул, що забезпечує перехід їх до частково самостійного живлення, при цьому повного відокремлення партикул, що супроводжується розпадом материнської особини не відбувається: це каудексові (*Gypsophila ucrainica*, *Carlina cirsioides*, *Scorzonera purpurea*, *Laserpitium latifolium*, *Dianthus pseudosquarossus*) та короткокореневищні види (*Parnassia palustris* L., *Cimicifuga europaea* Schipcz.).

До моноцентричних видів *без дезінтеграції або з факультативною повною неспеціалізованою дезінтеграцією*, відносимо види, у яких дезінтеграція відбувається факультативно на пізніх етапах онтогенезу і ідентифікується як старечий розпад: бульбокаудексові (*Corydalis cava*, *Corydalis marschalliana*), коралоподібно-протосомні (*Corallorhiza trifida*), цибулинні (*Galanthus nivalis*), каудексові (*Astragalus dasyanthus*, *Astragalus arenarius*), короткоксилоризомні геоксильні кущі (*Salix starkeana*).

До моноцентричних видів *з повною неспеціалізованою дезінтеграцією* відносимо види, які у зрілому генеративному віці, або на пізніших етапах онтогенезу розмножуються вегетативно, при цьому утворюються компактні клони: цибулиннокореневищні, цибулинні (*Veratrum lobelianum*, *Lilium martagon*, *Scilla bifolia*); каудексові з вкоріненими або слабовкоріненими резидами, які у зрілому генеративному віці утворюють короткокореневищні партикули (*Digitalis grandiflora*, *Cucubalus baccifer*, види *Pulsatilla*, *Inula helenium*); короткокореневищні дернинні (*Carex umbrosa* Host, *Carex secalina* Willd. ex Wahlenb., *Carex paniculata* L., *Stipa pennata* L., *Stipa borysthenica* Klokov ex Prokudin, *Stipa capillata* L., *Carex bohémica* Schreb.), короткокореневищні щільнокущові (*Adonis vernalis* L., *Trollius europaeus* L., *Gentiana pneumonanthe* L., *Gentiana cruciata* L., *Pedicularis sceptrum-carolinum* L., *Asplenium trichomanes* L.).

**Моноцентричний, факультативно виразнополіцентричний або невиразнополіцентричний тип біоморф (26; 17,2 %).** До підтипу факультативно невиразнополіцентричних відносимо моноцентричні види, які завдяки інтенсифікації галуження (за сприятливих умов) здатні формувати куртини: короткокореневищні (*Dracosephalum ruyschiana* L., *Scutellaria altissima* L., *Cypripedium calceolus* L., *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, *Caldesia parnassifolia*), куртиноутворюючі кущі із сланкими та вкорінені пагони розростання (*Juniperus communis*); ксилоризомні факультативно куртинні кущі (*Betula humilis*).

При факультативному формуванню спеціалізованих пагонів розростання види в типі моноцентричні здатні проявляти виразну поліцентричність: факультативно коренепаросткові (*Botrychium lunaria* (L.) Sw., *Ophioglossum vulgatum*, *Botrychium multifidum* (S.G.Gmel.) Rupr, *Botrychium virginianum* (L.) Sw., *Neottia nidus-avis*, *Listera ovata*, *Alnus incana*, *Cephalanthera rubra* (L.) Rich., *Epipactis atrorubens* (Hoffm. ex Bernh.) Besser, *Viola stagnina*, *Platanthera bifolia*, *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch.); факультативно підземно столоноутворюючі (*Prunella grandiflora* (L.) Scholl., *Gladiolus imbricatus*, *Allium ursinum*, *Epipogium aphyllum*); факультативно сланкі та вкорінені



пагони розростання, наземно столоноутворюючі (*Eleocharis carniolica* W.D.J. Koch, *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart., *Juncus bulbosus* L.).

**Невиразнополіцентричний тип біоморф (15; 9,9 %).** У даний тип об'єднуються види у структурі особин яких центри розростання (центри активних ростових та новоутворювальних процесів, де зосереджена основна маса коренів, пагонів, активних меристем) добре не виражені, вони частково перекриваються. До цього типу відносимо: довго- або коротко повзучокореневищні види з активним відростанням бічних пагонів (*Polypodium vulgare* L., *Acorus calamus* L.); сланкі плагіотропно довгоксилоризомні кущики та напівкущики (*Arctostaphylos uva-ursi*, *Linnaea borealis*, *Oxycoccus palustris*), геоксильні довгоксилоризомні кущі та кущики (*Salix lapponum*, *Salix myrtilloides*, *Daphne cneorum*), короткокореневищні облігатно куртиноутворюючі трав'яні види (*Primula veris* L., *Iris sibirica*, *Iris pseudacorus*, *Iris hungarica*, *Iris pineticola*, *Carex dioica* L., *Anemone sylvestris*).

**Виразнополіцентричний тип біоморф (29; 19,2 %).** Означені біоморфи мають кілька чітко виражених центрів розростання (центрів зосередження коренів, пагонів і бруньок поновлення), з'єднаних між собою комунікаціями (кореневищами, столонами, вусами ін.). Кожний з центрів розростання здатен самостійно існувати і давати нові похідні центри. До цього типу біоморф відносяться довгокореневищні, облігатно коренепаросткові, наземно- і підземно-столонні трави, а також деревні та напівдеревні біоморфи, для яких характерне активне вегетативне розмноження та розростання. Відокремлення центрів розростання і вегетативне розмноження досягають у цього типу біоморф максимального прояву.

Зазвичай такі види називають вегетативно-рухливі, як окрема група, вперше означена Г.М. Висоцьким [VUISOTSKIY, 1915].

Адаптивні ознаки вегетативно-рухливих рослин проявляються у здатності поступового «переміщення» по площі у більш сприятливі еколого-ценотичні умови, здатність продукувати та освоювати за їхньою допомогою більш фізіологічно сильні, ніж насіння, вегетативні зачатки. Для них характерне клональне довголіття і підвищення можливостей адаптивної геофілії [LYUBARSKIY, POLUYANOVA, 1984]. Таким чином, види явнополіцентричної біоморфи мають ряд суттєвих біологічних, еколого-ценотичних переваг перед моноцентричними видами.

Спеціалізовані органи розростання повзучі короткі або довгі кореневища, протосоми, синтеломи, сланкі наземні пагони утворюють 30 раритетних видів КМ: *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Viola uliginosa* Besser, *Nymphaea alba* L., *Nymphaea candida* J.et C. Presl, *Nuphar lutea* (L.) Smith., *Menyanthes trifoliata* L., *Calla palustris* L., *Potentilla alba* L., *Scheuchzeria palustris* L., *Chimaphila umbellata*, *Moneses uniflora*, *Pyrola chlorantha*, *Pyrola media*, *Epipactis palustris*, *Sparganium erectum*, *Sparganium emersum*, *Carex brizoides*, *Eriophorum angustifolium*, *Thalictrella thalictroides*, *Urtica kioviensis*, *Succisella inflexa* (Kluk) G. Beck, *Lycopodium annotinum*, *Lycopodium clavatum*, *Diphasiastrum complanatum* L.) Holub, *Equisetum telmateia*, *Convallaria majalis*, *Carex chordorrhiza* Ehrh. Для *Cerasus fruticosa* характерним є утворення корневих паростків.

**Ацентричний тип біоморф (10; 6,6 %).** Основними маркерними ознаками типу є значна розгалуженість вегетативного тіла рослин та невиразність центрів розростання, що зумовлює формування протяжного фітогенного поля, просторова структура якого чітко не фіксована, вона змінюється по роках (у різні роки ділянки підвищеної фітогенної напруженості по різному розміщені). У біоморф решти типів (моноцентричних, виразно-, невиразнополіцентричних) сформовані центри розростання мають більш менш фіксоване просторове положення (при загальній рухливості клон-куртини центри розростання відносно малорухливі), що забезпечує сталий характер порічної напруженості фітогенного поля.

Таблиця 2

Демографічні типи біоморф раритетних видів Київського мегаполісу

Table 2

Demographic types of biormorphs of rare species of Kyiv megapolis

Демографічні типи біоморф	К-ть видів	%
1	2	3
<b>МОНОЦЕНТРИЧНИЙ</b>	<b>71</b>	<b>47,0</b>
<b>без проявів морфологічної дезінтеграції</b>	<b>12</b>	<b>7,9</b>
одновісні коротко кореневищні	6	4,0
конодійові одно-, дворічні монокарпіки	5	3,3
одно-, малостовбурні вегетативно нерухомі дерева	1	0,7
<b>заміщуюча з вегетативним поновленням, факультативно повна неспеціалізована дезінтеграція з вегетативним розмноженням (тубероїдні, бульбоцибулинні вегетативні однорічники)</b>	<b>21</b>	<b>13,9</b>
<b>Без дезінтеграції або з частковою дезінтеграцією</b>	<b>7</b>	<b>4,6</b>
Каудексові	5	3,3
Коротко кореневищні	2	1,3
<b>Без дезінтеграції або з факультативною повною неспеціалізованою дезінтеграцією</b>	<b>7</b>	<b>4,6</b>
Бульбокаудексові	2	1,3
коралоподібно-протосомні	1	0,7
Цибулинні	1	0,7
Каудексові	2	1,3
короткоксилоризомні геоксильні кущі	1	0,7
<b>З повною нормальною (пізньою) неспеціалізованою дезінтеграцією, компактно клонуотворюючий</b>	<b>24</b>	<b>15,9</b>
цибулиннокореневищні, цибулинні	3	2,0
каудексові з вкоріненими або слабовкоріненими резидами, у зрілому віковому стані – автономні короткокореневищні	8	5,3
короткокореневищні дернинні	7	4,6
короткокореневищні щільно кушові	6	4,0
<b>МОНОЦЕНТРИЧНИЙ, факультативно ПОЛЦЕНТРИЧНИЙ (виразно, невиразно)</b>	<b>26</b>	<b>17,2</b>
<b>моноцентричний; факультативно невиразнополіцентричний компактнокуртино- та клонуотворюючий</b>	<b>7</b>	<b>4,7</b>
короткокореневищні факультативно куртиноутворюючі	5	3,3
факультативно куртиноутворюючі сланкі кущі	1	0,7
ксилоризомні факультативно куртиноутворюючі кущі	1	0,7
<b>моноцентричний; факультативно виразнополіцентричний, дифузнокуртино- та клонуотворюючий</b>	<b>19</b>	<b>12,6</b>
факультативно коренепаросткові	12	7,9
факультативно підземно столоноутворюючі	4	2,7
факультативно полягаючі та вкорінені пагони розростання, наземно столоноутворюючі	3	2,0
<b>НЕВИРАЗНОПОЛЦЕНТРИЧНИЙ компактнокуртино- та клонуотворюючий</b>	<b>15</b>	<b>9,9</b>
довго- або коротко повзучококореневищні з активним відростанням бічних пагонів	2	1,3
сланкі плагіотропно довгоксилоризомні кущики та напівкущики	3	2,0
геоксильні довгоксилоризомні кущі та кущики	3	2,0
короткокореневищні облігатно куртиноутворюючі	7	4,6
<b>ВИРАЗНОПОЛЦЕНТРИЧНИЙ дуфузнокуртино- та клонуотворюючий</b>	<b>29</b>	<b>19,2</b>
спеціалізовані органи розростання повзучі короткі або довгі кореневища, протосоми, синтеломи, сланкі наземні пагони	28	18,5
коренепаросткові кущі	1	0,7
1	2	3
<b>АЦЕНТРИЧНИЙ колоніальний, дуфузнокуртино- та клонуотворюючий</b>	<b>10</b>	<b>6,6</b>
сильнорозгалужені водні вегетативні одно-малорічники (включаючи столоноутворюючі, колоніальні види)	8	5,3
повзучі папороті з однорічними ортотропними синтеломами	2	1,3
<b>Всього за демографічними типами біоморф:</b>	<b>151</b>	<b>100</b>

До ацентричного типу біоморф відносимо сильнорозгалужені водні вегетативні одно-малорічніки (включаючи столоноутворюючі, колоніальні види): *Hottonia palustris*, *Stratiotes aloides*, *Aldrovanda vesiculosa*, *Utricularia intermedia*, *Wolffia arrhiza*, *Utricularia minor*, *Salvinia natans*, *Batrachium aquatile*; повзучі папороті з однорічними ортотропними синтеломами: *Lycopodiella inundata*, *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newman.

Слід зауважити, що згідно рекомендацій авторів класифікації демографічних типів біоморф, при розгляді типів дезінтеграції, особливий спосіб вегетативного розмноження за допомогою вегетативних зачатків типу «виводкових бруньок» та «туріонів» не враховується. Такі вегетативні діаспори біологічно рівноцінні насінневим діаспорам, а відокремлення їх від материнського організму не призводить до суттєвої перебудови його структури [SMIRNOVA et al., 1976].

Серед раритетних видів КМ виводковими бруньками розмножуються: *Huperzia selago*, *Drosera intermedia*, *Drosera rotundifolia*, *Hammarbya paludosa*, *Lycopodiella inundata*; зимовими туріонами – *Hottonia palustris* L., *Stratiotes aloides*, *Aldrovanda vesiculosa*, *Salvinia natans*, *Caldesia parnassifolia*, *Batrachium aquatile*.

Таблиця 3

Типи вегетативного розмноження та відтворення раритетних видів Київського мегаполісу

Table 3

Types of vegetative reproduction of rare species of Kyiv megapolis

Типи вегетативного розмноження	К-ть видів	%
1	2	3
<b>ПРИРОДНЕ ВЕГЕТАТИВНЕ РОЗМНОЖЕННЯ ТА ВІДТВОРЕННЯ ШЛЯХОМ ПАРТИКУЛЯЦІЇ</b>	<b>129</b>	<b>85,4</b>
<b>малоефективне та неефективне</b> (біоморфи моноцентричного, невиразнополіцентричного типів, розмноження шляхом старечого розпаду кореневищ, каудексів без суттєвого омолодження нащадків)	<b>98</b>	<b>64,9</b>
<b>ефективне</b> (біоморфи виразнополіцентричного та ацентричного типів, розмноження за допомогою корневих паростків, столонів, довгих кореневищ шляхом розпаду куртин, з частковим або повним омолодження нащадків)	<b>31</b>	<b>20,5</b>
<b>ПРИРОДНЕ ВЕГЕТАТИВНЕ РОЗМНОЖЕННЯ СПЕЦІАЛІЗОВАНИМИ ВЕГЕТАТИВНИМИ ДІАСПОРАМИ</b>	<b>31</b>	<b>20,5</b>
виводковими бруньками	5	3,3
зимуючими туріонами	6	4,0
тубероїдами, бульбоцибулинами, цибулинами	20	13,2
<b>ВЕГЕТАТИВНЕ РОЗМНОЖЕННЯ ПОВ'ЯЗАНЕ ІЗ МЕХАНІЧНОЮ АБО ТРАВМАТИЧНОЮ ПАРТИКУЛЯЦІЄЮ</b>	<b>9</b>	<b>6,0</b>
механічне розділення розгалуженої системи пагонів, колоній у водних видів	6	4,0
активізація розвитку кількох бруньок поновлення при механічному пошкодженні тубероїда	3	2,0
1	2	3
<b>ВЕГЕТАТИВНЕ РОЗМНОЖЕННЯ НЕ ХАРАКТЕРНЕ</b> (біоморфи моноцентричного типу без проявів дезінтеграції)	<b>12</b>	<b>7,9</b>
<b>*Кількість видів не підсумовується, оскільки для одного виду можуть бути властиві кілька типів вегетативного розмноження.</b>		

Термін «туріон» до цього часу не має чіткого визначення, часто використовується не лише для видозмінених бруньок, але і для бульб, бульбоцибулин і навіть зимуючих листеців рясок [огляд джерел у ZHMUCEV et al., 2013]. Найчастіше туріонами називають видозмінені «зимуючі бруньки», які утворюються при настанні несприятливих умов на пагонах водних рослин (альтернативним є термін

«гібернакули» [SCULTHORPE, 1967]). За своєю структурою вони бувають дуже різноманітні. До першої групи туріонів належать видозмінені апікальні або пазушні бруньки, які здатні самостійно перезимовувати на дні водойми. До другої – видозмінені верхівки або основи пагонів із щільнорозташованими листками. При настанні несприятливих умов, більша частина пагону відмирає, а їхні щільні верхівки (основи) залишаються зимувати.

Вегетативне розмноження раритетних видів КМ (табл. 3), що пов'язане із механічною або травматичною партикуляцією відмічене у водних видів при механічному розділенні розгалуженої системи пагонів та колоній: *Aldrovanda vesiculosa*, *Utricularia intermedia*, *Salvinia natans*, *Utricularia minor*, *Batrachium aquatile*, *Wolffia arrhiza*, а також при активізації розвитку кількох бруньок поновлення при механічному пошкодженні тубероїда деяких *Orchidaceae*: *Dactylorhiza incarnata*, *Neottianthe cucullata*, *Platanthera chlorantha*.

### Моделі пагоноутворення раритетних видів КМ.

Терміни «розеткові» та «напіврозеткові» слідом за Т.І. Серебряковою [SEREBRYAKOVA, 1987] відносимо до окремих пагонів, а не до особин в цілому, як це зроблено, наприклад, у «Биологической флоре Крыма» [GOLUBEV, 1996]. В.М. Голубев до напіврозеткових моноподіальних відносить рослини з вегетативними моноподіальними розетковими пагонами, в пазухах листків яких формуються безрозеткові (олиствлені) генеративні пагони. Насправді у таких рослин головний пагін є розетковим, а бічні – безрозетковими. Т.І. Серебрякова [SEREBRYAKOVA, 1987] відносить їх до моноподіально розеткових.

Для усунення зазначених протиріч, аналіз структури пагонів проводимо в рамках класифікації моделей пагоноутворення, в основу якої покладені дві групи ознак: однотипність чи різнотипність пагонів у межах системи (кількісні і якісні розходження між пагонами, спеціалізація пагонів) та моноподіальний чи симподіальний тип наростання системи пагонів. Дана класифікаційна схема є універсальною для всіх вищих судинних трав'янистих рослин, а також, з певними застереженнями, до всіх деревних рослин.

Т.І. Серебряковою [SEREBRYAKOVA, 1987] було виділено чотири основні моделі пагоноутворення трав'яних багаторічників: I – симподіальна напіврозеткова з монокарпічними пагонами (полі-, моно-, дициклічними) напіврозетковими; II – симподіальна довгопагонова з монокарпічними пагонами (моноциклічними) безрозетковими; III – моноподіальна розеткова з пагонами двох типів: полікарпічними моноподіальними розетковими та, в більшості силептичними, пазушними квітконосними (олиствленими чи у вигляді стрілки); IV – моноподіальна довгопагонова з пагонами поліциклічними оліго-, полікарпічними, безрозетковими, плагіотропними (трав'яних) та (або) ортотропними (у деревних) форм. Додатково виділяють V – симподіальну розеткову модель [GOLUBEV, 1965; SAVINICH, 2004] – виключно з розетковими поліциклічними монокарпічними пагонами.

Модель пагоноутворення видів роду *Pulsatilla* визначаємо як моноподіальну, їхні річні квітконосні пагони – як розеткові, відкриті. Бічні квітконосні пагони розвиваються силептично на річних приростах осьових розеткових поліциклічних, полікарпічних пагонів [SCHERBAKOVA, NOVOSAD, 2013].

У *Gentiana pneumonanthe* модель пагоноутворення у літературі описується як моноподіальна умовнорозеткова [ZHAROVA, 1991], оскільки для нього характерна диференціація пагонів на умовнорозеткові (з лускоподібними листками) моноподіально наростаючі впродовж всього життя та бічні безрозеткові квітконосні. У *Eleocharis carniolica* модель пагоноутворення симподіальна умовнорозеткова, оскільки відбувається редукція серединних листків монокарпічних пагонів.

При дихотомії у наземно-повзучих (*Lycopodium annotinum*, *L. clavatum*, *Lycopodiella inundata*) або підземно-повзучих (*Diphasiastrum complanatum*) плаунів з диференційованими плагіотропними та ортотропними синтеломами одна із гілок є продовженням плагіотропної вісі, яка наростає невизначено довгий час (моноподіально, псевдомоноподіально [MEYEN, 1992]), кореневищеподібна і забезпечує вегетативну рухливість; інша – ортотропна, з обмеженим ростом, яка забезпечує репродуктивно-асиміляційну функцію [НОНГУАКОВ, 1981]. Метамерна організація для їхніх синтеломів *Lycopodiophyta* не характерна, філоїди розміщені однорідно, зони із зближеними та віддаленими філоїдами не виражені, тому для всіх раритетних плаунових КМ приймається «псевдомоноподіальну» модель пагоноутворення без вказівки на розетковість чи безрозетковість.

У досліджених довгокореневищних, безрозеткових папоротей з акрогенним галушенням: *Gymnocarpium dryopteris* та *Polypodium vulgare* модель пагоноутворення моноподіальна безрозеткова. У короткокореневищних, розеткових видів з філогенним галушенням: *Dryopteris lanceolatocristata*, *Matteuccia struthiopteris*, *Polystichum aculeatum*, *P. braunii*, *Asplenium trichomanes* моноподіальна розеткова модель пагоноутворення.

У *Cerasus fruticosa* моноподіально-симподіальна модель пагоноутворення з диференційованими пагонами: безрозетковими вегетативними та розетковими флорально-вегетативними.

У літературі не описана модель пагоноутворення у видів із філокладійними пагонами *Wolffia arrhiza*.

Результати аналізу моделей пагоноутворення раритетних видів КМ наведені у табл. 4.

Таблиця 4

Моделі пагоноутворення раритетних видів Київського мегаполісу

Table 4

Model of plant shoots of rare species of Kyiv megapolis

Тип моделі пагоноутворення	К-ть видів	%
<b>БЕЗРОЗЕТКОВІ</b>	<b>58</b>	<b>38,4</b>
Симподіальна довгопагонова (безрозеткова)	48	31,8
Моноподіальна довгопагонова (безрозеткова)	10	6,6
<b>НАПІВРОЗЕТКОВІ</b>	<b>40</b>	<b>26,5</b>
Симподіальна напіврозеткова	40	26,5
<b>РОЗЕТКОВІ</b>	<b>52</b>	<b>34,4</b>
Симподіальна розеткова (включаючи умовнорозеткову)	20	13,2
Моноподіальна розеткова (включаючи умовнорозеткову)	26	17,2
Псевдомоноподіальна (рівна або нерівна дихотомія <i>Lycopodiophyta</i> , синтеломи яких рівномірно і щільно вкриті філоїдами)	5	3,3
Моноподіально-симподіальна з диференційованими пагонами (безрозетковими вегетативними та розетковими флорально-вегетативними)	1	0,7
<b>НЕ ВИЗНАЧЕНА у видів із філокладійними пагонами</b>	<b>1</b>	<b>0,7</b>
<b>Всього за типами моделей пагоноутворення:</b>	<b>151</b>	<b>100</b>

#### Характер вегетації раритетних видів КМ, ритми сезонного пагоноутворення та квітвання.

Більшість видів раритетної компоненти флори КМ за ритмом розвитку відносяться до триваловегетуючих: літньозелені (91; 60,3 %) та літньо-зимовозелені (35; 23,2 %). Вічнозелених 16 видів (10,6 %), серед яких переважають види умброфітних місцезростань: *Huperzia selago*, *Lycopodium annotinum*, *Lycopodium clavatum*, *Lycopodiella inundata*, *Diphasiastrum complanatum*, *Pyrola media*, *Pyrola chlorantha*, *Moneses uniflora*, *Chimaphila umbellata*, *Linnaea borealis*, *Polypodium vulgare*,

*Asplenium trichomanes* та ін. Літньовеgetуючі безхлорофільні – *Neottia nidus-avis*, *Corallorhiza trifida*, *Epipogium aphyllum*.

Лабільний характер вегетації встановлений для *Carex bohemica*, який розвивається як пізньолітньо-зимовозелений і факультативно як осінньо ефемероїдний. Деякі види, які зазвичай літньозелені, у сприятливі роки – літньо-зимовозелені (*Equisetum telmateia*, *Pulsatilla wolfgangiana*, *P. patens*, *Dianthus pseudosquarrosus* та ін.).

Весняних ефемероїдів 7 (4,6 %): *Corydalis marschalliana*, *Corydalis cava*, *Scilla bifolia*, *Crocus reticulatus*, *Galanthus nivalis*, *Allium ursinum*, *Thalictrella thalictroides*. Для деяких літньозелених сільвантів та маргантів: *Primula veris*, *Dactylorhiza sambucina* (L.) Soó, види *Carex*, види *Pulsatilla* та ін. відмічається ранньовесняне квітування, яке відбувається до розгортання листків деревних видів.

Також для рослин важливим є вивчення циклічності і інтенсивності процесів життєдіяльності, які проявляються, зокрема, у активності і періодичності пагоноутворення впродовж вегетаційного періоду. Для більшості видів зони помірного клімату, традиційно вважається, що підпорядкування сезонної ритміки пагоноутворення кліматичному річному ритму є результатом адаптогенезу. При цьому провідне значення відводиться впливу ритму зовнішніх умов. Іншу точку зору підтримував І.Г. Серебряков [SREBRYAKOV, 1966], який пояснював динаміку змін біологічних фаз впродовж вегетаційного сезону переважно внутрішніми закономірностями, але момент переходу і тривалість фаз залежать від зовнішніх причин і кореляцій.

Принципово нові ідеї проникли у біологію з фізики. На новому етапі розвитку концептуальна база біоритмології збагатилася комплексом уявлень, сформульованих на постулатах теорії самоорганізації. Її положення встановлюють закономірності самозародження організації термодинамічних систем, визначають умови їх стійкого існування, а також розкривають механізми вдосконалення і саморозвитку. Відповідно до цієї теорії, в системах, які перейшли в граничний стан, коливальний характер процесів виникає мимовільно. Але в динамічному середовищі організми повинні узгоджувати свої ритми з коливаннями зовнішніх факторів, тому зазвичай виробляється спадкова програма ритму розвитку, яка корегується адаптаційними процесами [MİNALIN et al., 2010].

Більшість досліджених видів характеризується регулярним квітуванням особин. Нерегулярний, іноді з багаторічними перервами розвиток квітконосних (спороносних) пагонів відмічений у видів *Botrychium*, більшості досліджуваних видів родини *Orchidaceae*, *Laserpitium latifolium*, *Carex chordorrhiza*, *Aldrovanda vesiculosa*, *Thalictrella thalictroides*, *Veratrum lobelianum* та ін.

Тривалий період квітування особини (клона-куртини, дернини) може бути обумовлений послідовним розвитком елементів суцвіття, неодноразовим відростанням за вегетаційний сезон квітконосних пагонів (силептичних, ітеративних) або їхніми різними темпами розвитку. Серед раритетних видів КМ, поліхронність квітування проявляється у *Atocion lithuanicum*, *Calla palustris*, *Batrachium aquatile*, *Dianthus pseudosquarrosus*, *Gentiana cruciata*, *Prunella grandiflora*, *Carex bohemica*, видів *Sparganium* та ін. Вторинне квітування в умовах КМ відмічене у *Listera ovata*, *Anemone sylvestris*, *Pulsatilla bohemica*, *P. patens* та ін.

Перехід до квазісенільного стану або стану вторинного спокою, що розцінюється як морфологічний прояв уповільнення нормального рівня життєвих процесів за несприятливих зовнішніх умов, відмічається у представників роду *Botrychium*, більшості видів родини *Orchidaceae*, *Polypodium vulgare*, *Allium ursinum*, *Trollius europaeus* та ін.

### Аналіз клімаморф.

Екологічні типи рослин Х. Раункієра [RAUNKIAER, 1934], що виділяються за ступенем захищеності бруньок поновлення в несприятливий для вегетації період, тобто характером їх розташуванням відносно поверхні ґрунту, розглядаються як адаптації до кліматичних особливостей регіону – клімаморфи [BELGARD, 1950]. Серед основних клімаморф традиційно виділяють фанерофіти, хамефіти, гемікриптофіти, криптофіти і терофіти. Проте, така класифікація екобіоморф досить умовна, оскільки між зазначеними основними типами існують різноманітні переходи.

Стосовно водних рослин, по аналогії з наземними, в останні часи виділяють наступні клімаморфи: водні гемікриптофіти (гідрогемікриптофіти), водні геофіти (гідрогеофіти), водні хамефіти (гідрохамефіти) [ZHMYLEV et al., 2013]. За аналогією з терофітами, які переносять несприятливі умови сезону у вигляді насіння на поверхні ґрунту, стосовно водних рослин виділяють водні терофіти (гідротерофіти) [SCHERBAKOV, 1994].

Фанерофіти раритетних видів КМ (7; 4,6 %) представлені кущами та деревами (*Alnus incana*, *Betula obscura*, *Juniperus communis*, *Salix starkeana*, *Salix lapponum*, *Salix myrtilloides*, *Cerasus fruticosa*). Хамефіти – трав'яні рослини та кущики, напівкущики з наземними сланкими пагонами, серед яких багато вічнозелених видів (14; 9,3 %): *Betula humilis*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Linnaea borealis*, *Daphne cneorum*, *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton, *Lycopodium annotinum* L., *Lycopodium clavatum* L., *Huperzia selago*, *Oxycoccus palustris*, *Polystichum braunii* та ін.

Однією з найбільш чисельною групою раритетних видів КМ є наземні гемікриптофіти – 50 видів (33,1 %), це переважно трав'яні літньо-зимовозелені та літньозелені види.

У гідрогемікриптофітів проксимальна частина кореневища заглиблена у ґрунт, взимку пагони зимують на поверхні ґрунту під товщею води (*Nymphaea alba*, *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *Sparganium emersum*, *Juncus bulbosus*, *Caldesia parnassifolia*). Однієї з превалюючих клімаморф раритетних видів КМ є геофіти (54; 35,8 %), серед яких переважають види зі спеціалізованими підземними пагонами: бульбоутворюючі та цибулинні, короткочореневищні, а також незначну кількість складають довгокореневищні види.

До гелофітів серед раритетних видів КМ відносяться: *Sparganium erectum*, *Acorus calamus*, *Dactylorhiza traunsteineri*, *Menyanthes trifoliata*, *Iris pseudacorus*, *Scheuchzeria palustris*, *Urtica kioviensis*, *Equisetum telmateia*.

До наземних терофітів належать однорічні монокарпіки *Atocion lithuanicum* та *Corispermum insulare*.

Гідропсевдотерофіти – водні однорічники вегетативного походження, які перезимовують у вигляді різних за структурою туріонів (*Stratiotes aloides*, *Hottonia palustris*, *Batrachium aquatile*, *Aldrovanda vesiculosa*, *Utricularia intermedia*, *Utricularia minor*, *Wolffia arrhiza*).

Гідротерофіти – справжні водні однорічники, які перезимовують у вигляді насіння (*Trapa natans*), а *Salvinia natans* – у вигляді сорусів.

### Висновки

Аналіз біоморфологічних ознак раритетних видів КМ дозволив встановити їхню адаптованість до широкого спектру еколого-ценотичних умов, оцінити лабільність біоморф та пов'язану з нею широту екологічної пластичності, оцінити можливості виживання в умовах негативного впливу антропопресії.

Раритетні види КМ представляють весь спектр біоморф, в якому превалюють трав'яні полікарпіки. Незначна кількість деревних видів серед раритетних, з біоморфологічної точки зору, обумовлена їхньою вищою конкурентоспроможністю та

витривалістю в умовах антропопресії, у порівнянні з іншими життєвими формами, що досягається завдяки значній тривалості життя, високій фітогенній активності, пріоритетам у засвоєнні та використанні ресурсів мінерального, водного та світлового живлення тощо.

Види моноцентричного, виразнополіцентричного, невиразнополіцентричного та ацентричного демографічного типу характеризуються різною вегетативною рухливістю, яка найбільше проявляється у видів виразнополіцентричного типу біоморф завдяки формуванню спеціалізованих органів розростання. Останні, завдяки структурним пристосуванням до інтенсивного розширення площ клонів-куртин часто проявляють конкурентні риси стратегії і займають стійкі та домінуючі фітоценотичні позиції. Ці види також виявилися більш стійкими, у порівнянні з видами інших демографічних типів біоморф, до впливу факторів урбанізації, зокрема факторів рекреації.

Раритетні види КМ з розеткоутворюючими пагонами мають більш широку еколого-ценотичну пластичність у порівнянні з безрозетковими. Це підтверджує висновок про розеткову форму пагону як відображення його уповільненого росту в довжину, зумовленого впливом комплексу зовнішніх лімітуючих факторів. Безрозеткова форма пагону та його моноциклічність є відображенням швидкого безперешкодного його росту в довжину, вочевидь, відповідає досить сприятливим умовам зволоження, температури, живлення та освітлення. Раритетні види з безрозетковою структурою пагонів краще пристосовані до маргінальних та лісових флористичних комплексів.

Однією з провідних ознак адаптованості рослин до навколишніх еколого-ценотичних умов є ритм їхнього сезонного розвитку, як прояв циклічних процесів, що лежать в основі підтримання гомеостазу. Для частини раритетів КМ встановлений лабільний характер вегетації. Зважаючи на значну представленість у субурбанзоні мегаполісу лісових флористичних комплексів, серед раритетних видів виділяються групи по-різному адаптовані до сциофітних умов: весняні ефемероїди, літньозелені з ранньовесняним квітуванням, літньовегетуючі безхлорофільні тощо. Ефемероїдний тип розвитку дозволяє рослинам проходити сезонний цикл розвитку в найбільш сприятливий світловий період під пологом лісу. Ці види характеризуються високою пристосованістю до сезонного ритму волого- та світлозабезпечення дрімофітону та тамнофітону, проте виявилися вразливими до дії антропопресії, адже вони масово знищуються під час ранньовесняного квітування. Для більшості раритетних видів з короткотривалою вегетацією характерною є домінуюча роль у весняних синузях.

Серед клімаморф раритетних видів КМ превалюючою групою виявилися геофіти. Завдяки високій морфологічній спеціалізації (захищеність бруньок поновлення, наявність запасуючих структур, ефемероїдність та пов'язані з цим швидкі ростові процеси в найбільш оптимальний весняно-раньолітній період вегетації та ін.) геофіти добре адаптовані до широкого спектру еколого-ценотичних умов різних флорокомплексів – дрімофітону, тамнофітону, пратофітону та палюдозофітону.

Основними біоморфологічними адаптаціями прибережно-водних (ріпаріоаквантів) та водних (аквантів) рослин є: ітеративне галуження пагонів впродовж всього сприятливого для вегетації сезону, що призводить до формування сильно розгалуженої пагонової системи; поліцентричність або ацентричність біоморфи; скорочення загального та часних онтогенезів та розвиток за типом однорічних монокарпиків або вегетативних одно- та малорічників; послаблене насінневе поновлення, і як компенсація широкий спектр форм вегетативного розмноження та ін. Висока біоморфологічна пластичність є відображенням пристосованості цих видів до широкого спектру еколого-ценотичних умов з різним рівнем антропогенного навантаження.



## References

- AKTUALNIYE problemy sovremennoi biomorfologii. (2012). Kirov. OOO «Raduga-PRESS». 610 p. [АКТУАЛЬНЫЕ проблемы современной биоморфологии. (2012). Киров. ООО «Радуга-ПРЕСС». 610 с.]
- ALYABYSHEVA E.A. (2001). *Ontogenez i osobennosti organizatsii nekotorykh gigrofitov respubliky Mariy El.* Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Yoshkar-Ola. 21 p. [АЛЯБЫШЕВА Е.А. (2001). Онтогенез и особенности организации некоторых гигрофитов республики Марий Эл. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Йошкар-Ола. 21 с.]
- ANDRIENKO T.L., PEREGRIM M.M. (2012). Ofitsiini pereliki rehionalno ridkisnykh roslyn administratyvnykh terytorii Ukrainy (dovidkove vidannia). Kyiv. Alterpres. 148 p. [АНДРИЄНКО Т.Л., ПЕРЕГРИМ М.М. (2012). Офіційні переліки регіонально рідкісних рослин адміністративних територій України (довідкове видання). Київ. Альтерпрес. 148 с.]
- BELGARD A.L. (1950). *Lesnaia rastitelnost yugo-vostoka USSR.* Kiev. Izd. Kiev. un-ta. 264 p. [БЕЛЬГАРД А.Л. (1950). Лесная растительность юго-востока УССР. Киев. Изд-во Киев. ун-та. 264 с.]
- BILZ M., KELL S.P., MAXTED N., LANDSDOWN R.V. (2011). European Red List of Vascular Plants. Luxemburg. Publications Office of European Union. 230 p.
- BOBROV Yu. A. (2009). *Grushankovye Rossii.* Kirov. 137 p. [БОБРОВ Ю.А. (2009). Грушанковые России. Киров. 137 с.]
- CHERVONA knyha Ukrainy. Roslynnyi svit. (2009). Kyiv. Globalkonsalting. 600 p. [ЧЕРВОНА книга України. Рослинний світ. (2009). Київ. Глобалконсалтинг. 600 с.]
- CONVENTION on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora. 2015: <http://www.cites.org>.
- CONVENTION on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats. Bern/Berne, 19.IX.1979. Appendix I – Strictly Protected Flora Species: <https://rm.coe.int/CoERMPublicCommonSearchServices/DisplayDCTMContent?documentId=0900001680304354>.
- GOLUBEV V.N. (1965). *Ekologo-biologicheskie osobennosti travianistykh rastenii i rastitelnykh soobshchestv lesostepi.* Moscow. Nauka. 288 p. [ГОЛУБЕВ В.Н. (1965). Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ Лесостепи. Москва. Наука. 288 с.]
- GOLUBEV V.N. (1972). *Vyul. Mosk. o-va ispytat. prirody. Otd. biol., 77 (6): 72-80.* [ГОЛУБЕВ В.Н. (1972). Принцип построения и содержание линейной системы жизненных форм покрытосеменных растений. *Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол., 77 (6): 72-80*]
- GOLUBEV V.N. (1996). *Biologicheskaya flora Kryma.* Yalta. GNBS. 88 p. [ГОЛУБЕВ В.Н. (1996). Биологическая флора Крыма. Ялта. ГНБС. 88 с.]
- GUREEVA I.I. (2001). *Ravnosporovye paprotniki Yuzhnoi Sibiri. Sistematika, proishozhdenie, biomorfologiya, populatsionnaya biologiya.* Tomsk. Izd-vo Tom. un-ta. 158 p. [ГУРЕЕВА И.И. (2001). Равноспоровые папоротники Южной Сибири. Систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология. Томск. Изд-во Том. ун-та. 158 с.]
- HOHRYAKOV A.P. (1975). *Zakonomernosti evoliutsii rastenii.* Novosibirsk. Nauka. 200 p. [ХОХРЯКОВ А.П. (1975). Закономерности эволюции растений. Новосибирск. Наука. 200 с.]
- HOHRYAKOV A.P. (1981). *Evoliutsiya biomorf rastenii.* Moscow. Nauka: 168 p. [ХОХРЯКОВ А.П. (1981). Эволюция биоморф растений. Москва. 168 с.]
- IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015.3: <http://www.iucnredlist.org>.
- LAPIROV A.G. (2010). *Ontogenez nizektravnykh gelofitov i ego adaptatsionnye osobennosti.* Mat-ly I (VII) Mezhdunar. konf. po vodnym makrofitam «Gidrobotanika 2010». Yaroslavl. P. 13-16. [ЛАПИРОВ А.Г. (2010). Онтогенез низкотравных гелофитов и его адаптационные особенности. Материалы I(VII) Международной конференции по водным макрофитам «Гидрботаника 2010». Ярославль. С. 13-16]
- LELEKOVA E.V. (2006). *Biomorfologiya vodnykh i pribrezhno-vodnykh semennykh rastenii severo-vostoka Evropeiskoi Rossii.* Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Perm. 19 p. [ЛЕЛЕКОВА Е.В. (2006). Биоморфология водных и прибрежно-водных семенных растений северо-востока Европейской России. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь. 19 с.]
- LYUBARSKIY E.L. (1961). *Botan. zhurn., 46 (7): 961-968.* [ЛЮБАРСКИЙ Е.Л. (1961). Об эволюции вегетативного возобновления и размножения травянистых поликарпиков. *Ботан. журн., 46 (7): 961-968*]
- LYUBARSKIY E.L., POLUYANOVA V.I. (1984). *Struktura tsenopopulyatsii vegetativno-podvizhnykh rastenii.* Kazan. Izd. Kazan. un-ta. 140 p. [ЛЮБАРСКИЙ Е.Л., ПОЛУЯНОВА В.И. (1984). Структура ценопопуляций вегетативно-подвижных растений. Казань. Изд-во Казан. ун-та. 140 с.]
- LYUBISCHEV A.A. (1982). *Problemy formy, sistematiki i evoliutsii organizmov.* Moscow. Nauka. 278 p. [ЛЮБИЩЕВ А.А. (1982). Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. Москва. Наука. 278 с.]
- MARKOV M.V. (1990). *Populyatsionnaya biologiya rozetochnykh i polurozetochnykh maloletnikh rastenii.* Kazan. Kazanskiy un-t. 186 p. [МАРКОВ М.В. (1990). Популяционная биология розеточных и полурозеточных малолетних растений. Казань. Казанский ун-т. 186 с.]

- MEYEN S.V. (1992). *Evolutsiia i sistematika vysshikh rastenii po dannym paleobotaniki*. Moscow. Nauka. 174 p. [МЕЙЕН С.В. (1992). Эволюция и систематика высших растений по данным палеоботаники. Москва. Наука. 174 с.]
- MIHALIN M.V., POPKOV B.V., PRILUTSKIY A.N. (2010). *Byul. Botan. sada-instituta DVO RAN.*, **5**: 117-132. [МИХАЛИН М.В., ПОПКОВ Б.В., ПРИЛУЦКИЙ А.Н. (2010). Сезонный ритм растений и перспективы его трансформации. *Бюл. Ботан. сада-института ДВО РАН*, **5**: 117-132]
- NOVOSAD K.V. (2016). *Raritetna komponenta urbanoflory Kyivskoho megapolisu*. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Kyiv. 28 p. [НОВОСАД К.В. (2016). Раритетна компонента урбанofлори Київського мегаполісу. Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ. 28 с.]
- NUHIMOVSKIY E.L. (1997). *Osnovy biomorfologii semennykh rastenii. Teoriia organizatsii biomorf*. Moscow. Nedra. 630 p. [НУХИМОВСКИЙ Е.Л. (1997). Основы биоморфологии семенных растений. Теория организации биоморф. Москва. Недра. 630 с.]
- PALENOVA M.M. (1993). *Osobennosti populatsionnoi zhyzni nekotorykh nadzemno-polzuchikh trav*. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Moscow. 16 p. [ПАЛЕНОВА М.М. (1993). Особенности популяционной жизни некоторых надземно-ползучих трав. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва. 16 с.]
- PANCHENKO S.M. (2007). *Ukr. botan. zhurn.*, **64** (5): 660-666. [ПАНЧЕНКО С.М. (2007). Причины відмінностей клонів *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank & Mart. (Huperziaceae) гірської та рівнинної популяцій. *Укр. ботан. журн.*, **64** (5): 660-666]
- RAUNKIAER C. (1934). *The life forms of plants and statistical Plant geography*. Oxford. Clarendon Press. 632 p.
- SALISBURY E.J. (1942). *The Reproductive Capacity of Plants*. London. Bell & Sons Ltd. 244 p.
- SAVINYIH N.P. (2003). *O zhiznennykh formakh vodnykh rastenii*. *Gidrobotanika: metodolohiia, metody*. Mat-ly. shkoly po gidrobotanike. Rybinsk. P. 39-48. [САВИНЫХ Н.П. (2003). О жизненных формах водных растений. Гидрботаника: методология, методы. Матер. Школы по гидрботанике. Рыбинск. С. 39-48]
- SAVINYIH N.P. (2004). *Modeli pobegoobrazovaniia i arhitekturnye modeli rastenii s pozitsii modulnoi organizatsii*. *Konstruktsionnye edynitsy v morfologii rastenii*. Kirov. P. 89-96. [САВИНЫХ Н.П. (2004). Модели побегообразования и архитектурные модели растений с позиций модульной организации. Конструкционные единицы в морфологии растений. Киров. С. 89-96]
- SAVINYIH N.P. (2014). *Modern Phytomorphology*, **5**: 101-105. [САВИНЫХ Н.П. (2014). Дезинтеграция как модус экологической эволюции растений. *Modern Phytomorphology*, **5**: 101-105]
- SCHERBAKOV A.V. (1994). *Biul. Mosk. o-va ispytat. prirody. Otd. biol.*, **99** (2): 70-75. [ЩЕРБАКОВ А.В. (1994). Классификации жизненных форм и анализ информации по региональным флорам водоемов. *Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол.*, **99** (2): 70-75]
- SCHERBAKOVA O.F., NOVOSAD K.V. (2013). *Introduktsiia roslyn*, **3**: 34-42. [ЩЕРБАКОВА О.Ф., НОВОСАД К.В. (2013). Особливості сезонного розвитку та поліваріантність структури річних квітконосних пагонів *Pulsatilla patens* (L.) Mill. та *P. pratensis* (L.) Mill. в умовах Київського мегаполісу. *Інтродукція рослин*, **3**: 34-42]
- SCULTHORPE C.D. (1967). *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. London. Edward Arnold Ltd. 610 p.
- SEREBRYAKOV I.G. (1952). *Morfolohiia vegetativnykh organov vysshikh rastenii*. Moscow. Sovetskaia nauka. 391 p. [СЕРЕБРЯКОВ И.Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. Москва. Советская наука, 391 с.]
- SEREBRYAKOV I.G. (1962). *Ekologicheskaiia morfolohiia rastenii. Zhyznennye formy pokrytosemennykh i hvoinykh*. Moscow. Vyssh. shkola. 378 p. [СЕРЕБРЯКОВ И.Г. (1962). Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. Москва. Высш. школа. 378 с.]
- SEREBRYAKOV I.G. (1966). *Botan. zhurn.*, **51** (1): 923-926. [СЕРЕБРЯКОВ И.Г. (1966). Соотношение внутренних и внешних факторов в годичном ритме развития растений: (к истории вопроса). *Ботан. журн.*, **51** (1): 923-926]
- SEREBRYAKOVA T.I. (1971). *Morfogenez pobegov i evoliutsiia zhiznennykh form zlakov*. Moscow. Nauka. 360 p. [СЕРЕБРЯКОВА Т.И. (1971). Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. Москва. Наука. 360 с.]
- SEREBRYAKOVA T.I. (1987). *O variantakh modelei pobegoobrazovaniia u mnogoletnykh trav. Morfogenez i ritm razvitiia vysshikh rastenii*. Moscow: MGPI im. V.I. Lenina. P. 3-19. [СЕРЕБРЯКОВА Т.И. (1987). О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав. Морфогенез и ритм развития высших растений. Москва: МГПИ им. В.И. Ленина. С. 3-19]
- SHORINA N.I. (1981). *Stroenie zarosley paprototnika-orliaka v sviazi s ego morfologiei. Zhyznennye formy: struktura, spektry, evolyutsiia*. Moscow. Nauka. P. 213-231. [ШОРИНА Н.И. (1981). Строение зарослей папоротника-орляка в связи с его морфологией. Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. Москва. Наука. С. 213-231]
- SHORINA N.I. (1994). *Ekologicheskaiia morfologiia i populatsionnaia biologiiia predstavitelei podklasa Polypodiidae*. Avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk. Moscow. 34 p. [ШОРИНА Н.И. (1994). Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса Polypodiidae. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Москва. 34 с.]

- SKVORTSOV V.E. (2008). *Vestnik TvGU. Ser. «Biologiya i ekologiya»*, **9**: 247-253. [СКВОРЦОВ В.Э. (2008). Побеговая система хвощей (*Equisetum* L. s.l.) и ее изменчивость. *Вестник ТвГУ. Сер. «Биология и экология»*, **9**: 247-253]
- SMIRNOVA E.S. (1986). *Zhurn. obsch. biol.*, **47** (4): 505-519. [СМИРНОВА Е.С. (1986). Морфологическая классификация побеговых систем орхидных. *Журн общ. биол.*, **47** (4): 505-519]
- SMIRNOVA O.V., ZAUGOLNOVA L.B., TOROPOVA N.A., FALIKOV L.D. (1976). *Kriterii vydeleniia vozrastnykh sostoianii i osobennosti hoda ontogeneza u rastenii raznykh biomorf.* Tsenopopuliatsii rastenii (osnovnye poniatii i struktura). Moscow. Nauka: 14-43. [СМИРНОВА О.В., ЗАУГОЛЬНОВА Л.Б., ТОРОПОВА Н.А., ФАЛИКОВ Л.Д. (1976). Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений разных биоморф. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). Москва. Наука: 14-43]
- SOVREMENNYIE pohody k opisaniiu struktury rasteniia. (2008). Kirov. 355 p. [СОВРЕМЕННЫЕ походы к описанию структуры растения. (2008). Киров. 355 с.]
- TATARENKO I.V. (1996). *Orkhidnye Rossii: zhiznennye formy, biologiya, voprosy okhrany.* Moscow. Argus. 207 p. [ТАТАРЕНКО И.В. (1996). Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. Москва. Аргус. 207 с.]
- TIMONIN A.K. (2001). Rol morfologii v botanike. Gomologii v botanike: opyt i refleksiia. Sankt-Peterburg. Sankt-Peterburgskiy soiuz uchenykh. p. 10-17. [ТИМОНИН А.К. (2001). Роль морфологии в ботанике. Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия. СПб.: Санкт-Петербургский союз ученых. С. 10-17]
- VAHRAMEEVA M.G., VARLYIGINA T.I., TATARENKO I.V. (2014). *Orkhidnye Rossii (biologiya, ekologiya i okhrana).* Moscow. KMK. 437 p. [ВАХРАМЕЕВА М.Г., ВАРЛЫГИНА Т.И., ТАТАРЕНКО И.В. (2014). Орхидные России (биология, экология и охрана). Москва. КМК. 437 с.]
- VYISOTSKIY G.N. (1915). *Trudy po prikladnoi botanike, genetike i seleksii*, **8** (10/2): 1113-1443. [ВЫСОЦКИЙ Г.Н. (1915). Ергения. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*, **8** (10/2): 1113-1443]
- ZAHAROVA I.P. (1991). Modeli pobegoobrazovaniia i zhyznennye formy nekotorykh vidov *Gentiana* L. seksii *Pneumonanthe* Bunge. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Moscow. 16 p. [ЗАХАРОВА И.П. (1991). Модели побегообразования и жизненные формы некоторых видов *Gentiana* L. секции *Pneumonanthe* Bunge. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва. 16 с.]
- ZHMYILEV P.YU., ALEKSEEV YU.E., KARPUNINA E.A., BALANDIN S.A. (2005). *Biomorfologiya rastenii: illiustrirovannyi slovar.* Uchebnoe posobie. Moscow. 265 p. [ЖМЫЛЕВ П.Ю., АЛЕКСЕЕВ Ю.Е., КАРПУХИНА Е.А., БАЛАНДИН С.А. (2005). Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. Учебное пособие. Москва. 265 с.]
- ZHMYILEV P.YU., KARPUNINA E.A., LEDNEV S.A. (2013). *Vestn. Tversk. gos. un-ta. Ser.: Biologiya i ekologiya*, **32** (31): 137-159. [ЖМЫЛЕВ П.Ю., КАРПУХИНА Е.А., ЛЕДНЕВ С.А. (2013). К проблемам биоморфологии водных сосудистых растений. *Вестн. Тверск. гос. ун-та. Сер.: Биология и экология*, **32** (31): 137-159]
- ZHUKOVA L.A., VEDERNIKOVA O.P., BYICHENKO T.M., OSMANOVA G.O. (2015). *Lekarstvennye rasteniia raznoobrazie zhyznennykh form.* Yoshkar-Ola. OOO IPF «STRING». 168 p. [ЖУКОВА Л.А., ВЕДЕРНИКОВА О.П., БЫЧЕНКО Т.М., ОСМАНОВА Г.О. (2015). Лекарственные растения разнообразие жизненных форм. Йошкар-Ола. ООО ИПФ «СТРИНГ». 168 с.]

Рекомендує до друку  
Мельник Р.П.

Отримано 01.07.2016

Адреса авторів:

О.Ф. Щербакова

К.В. Новосад

Національний науково-природничий музей

НАН України

вул. Б. Хмельницького, 15

Київ, 01601

Україна

e-mail: botmuseum@ukr.net

Authors' address:

O.F. Scherbakova

K.V. Novosad

The National Museum of Natural History at the

National Academy of Sciences of Ukraine

15, Bohdan Khmelnytsky str.

Kyiv, 01601

Ukraine

e-mail: botmuseum@ukr.net