

## Біоморфологічна детермінованість *Gymnospermium odessanum* (DC.) Takch. як ефемероїдного геофіта

ОЛЬГА ІВАНІВНА ЛИТВИНЕНКО

ЛИТВИНЕНКО О.І., 2010: Біоморфологічна детермінованість *Gymnospermium odessanum* (DC.) Takch. як ефемероїдного геофіта. Чорноморськ. бот. ж., Т. 6, №3: 352-364.

Зафіксована рання онтоморфогенетична спеціалізація *Gymnospermium odessanum* (DC.) Takch. як ефемероїдного геофіта. Запропонована її екстраполяція на філогенетичний рівень в якості констатації відносної еволюційної статичності виду.

*Ключові слова:* *Gymnospermium odessanum*, онтоморфогенез, спеціалізація, ефемероїдний геофіт

LYTVYUNENKO O.I. 2010: **Biomorphological determination of *Gymnospermium odessanum* (DC.) Takch. as an ephemeric geophyte.** Chornomors'k. Bot. z. V.6, №3: 352-364.

Early ontomorphogenetic specialization of *Gymnospermium odessanum* (DC.) Takch. as ephemeroid geophyte has been recorded. Its extrapolation on the phylogenetic level as a ascertaining of the relative evolutionary statics of the species was proposed.

*Key words:* *Gymnospermium odessanum*, ontomorphogenesis, specialisation, ephemeroid geophyte

ЛИТВИНЕНКО О.И., 2010: **Біоморфологическая детерминированность *Gymnospermium odessanum* (DC.) Takch. как эфемероидного геофита.** Черноморск. бот. ж., Т. 6, №3: 352-364.

Зафиксирована ранняя онтоморфогенетическая специализация *Gymnospermium odessanum* (DC.) Takch. как эфемероидного геофита. Предложены ее экстраполяция на филогенетический уровень в качестве констатации относительно эволюционной статичности вида.

*Ключевые слова:* *Gymnospermium odessanum*, онтоморфогенез, специализация, эфемероидный геофит

*Gymnospermium odessanum* (DC.) Takch. – південноєвропейський представник родини Berberidaceae L. з роду, який містить тільки трави, раритетний реліктовий ендемічний вид флори Північного Причорномор'я зі світовим, національним та регіональним созологічними статусами.

Природні популяції виду охороняються в ряді ландшафтно-ботанічних заказників Миколаївської та Одеської областей [Бойко, 1988; Крицька, 1996; Крицька, Новосад, 2001; Мойсієнко, 2005], а також в регіональному ландшафтному парку «Гранітно-степове Побужжя» [Крицька, Новосад, Протопопова, 1997; Драбинюк, 2001; Щербакова, 2009]. Періодично констатується регресивна динаміка чисельності частини природних популяцій *G. odessanum*, їх депресивна віталітетна структура, скорочення кількості віталітетів виду. Серед причин визнаних явищ на перше місце виставляють антропогенні чинники: знищення лісових та чагарникових угруповань до яких приурочені місцезростання виду, ненормований збір рослин на букети, значні рекреаційні і пасквільні навантаження.

Зазначені висновки спираються на дані популяційних досліджень, на оцінку особливостей онтогенезу *G. odessanum*. В наш час ботаніки України широко

використовують на практиці концепцію дискретності індивідуального розвитку рослин, чітка розробка якої належить Московській ботанічній школі. Це, зокрема, періодизація онтогенезу рослин за Т.О. РАБОТНОВИМ [1950] і О.О. УРАНОВИМ [1975]. Однак, для онтоморфогенезу *G. odessanum* ми вимушені констатувати певні недоліки в методології трактовки біоморфологічних даних, а, як наслідок, й необґрунтованість висновків, які впливають на розробку созологічної стратегії і тактики [МЕЛЬНИК, 1994, 2000; СОБКО, 1987, 1996, 2007].

Для даної статті використані власні багаторічні вивчення популяцій голонасінника одеського в Херсонській, Миколаївській та Одеській областях [ЛИТВИНЕНКО, 1986, 2006; ЛИТВИНЕНКО, ЩЕРБАКОВА 2009а, 2009б]\* – результати порівняльного морфологічного аналізу за методикою Московської морфологічної школи І.Г. і Т.І. Серебрякових. Як відомо, розчленування безперервного процесу на елементарні операції, зв'язки та відношення, що повторюються складає основний зміст структурного підходу в морфології рослин. Однак, вирішальне інформативне значення в морфологічних дослідженнях має графічне відображення результатів. Характеристика певних рис онтогенезу *G. odessanum* висвітлена в кількох працях [БОРОДИНА, 1965; СОБКО, 1993, 1996 та ін.; ГОЛЬД, 1956; ПОПОВА, 1986, 1998; МЕЛЬНИК, 1994, 2000], але в них відсутній системний структурний аналіз з наступним моделюванням. Основна тенденція детермінованості в розвитку надземної та підземної структур визначені нами при типізації так званого бульбовидного кореневища голонасінника одеського [ЛИТВИНЕНКО, 1986]. На підставі наступного морфологічного реконструювання створена схема онтоморфогенезу *G. odessanum*, яка удає з себе низку морфологічних моделей з онтогенетичним вектором розміщення (рис. 1). Ми сприймаємо форму, (лат. *forma* – модель, відбиток, рисунок, фігура), як «специфічність модусу в статичному або динамічному кванті», тобто виходимо з того, що форма, взагалі, обґрунтовує модус або організацію матерії [МЕНЕГЕТТИ, 2009].



Рис. 1. Генеративні особини *Gymnospermium odessanum* у фазі квітання (квітень 2007 р., Яковлівський заказник, Миколаївська обл.).

Fig. 1. Generative individuals of *Gymnospermium odessanum* at the flowering stage (April 2007, Yakovlivskiy reserve, Mykolaiv region).

\* Висловлюю подяку кандидату біологічних наук О.Ф.Щербаковій за надану можливість проаналізувати її збори природного матеріалу з Одеської області та з Гранітно-степового Побужжя (Миколаївська область, Україна).

Форма констатує звершення події і є маркером або індикатором сприйняття певного модусу адаптації у рослин. Ознаки моделей вікових станів *G. odessanum* визначені нами на концептуальних основах і не зводяться до кількісної різниці в аналізі структури, яка домінує у поширеній оцінці віталітету популяції даного раритетного виду [Мельник, 1994, 2000; Собко, Бородіна, 1996].

За еколого-морфологічними характеристиками *G. odessanum* відносять до ефемероїдних геофітів. Походження і еволюція названої біоморфи трактуються спеціалістами досить неоднозначно. Так В.В. Скрипчинській [1981] наполягає, що ефемероїдні геофіти – геологічно молода група рослин, яка еколого-ценотично приурочена до 2-х основних формацій рослинності: трав'янистої (пустелі, напівпустелі, степи, луки) та деревної (листопадні ліси). Виникненню та подальшій еволюції ефемероїдних геофітів сприяли такі морфологічні пристосування: 1) багаторічна підземна сфера з ознаками функції запасу та бруньками відновлення; 2) розвиток монокарпичних пагонів, в якому тривалість підземної їх внутрішньобрунькової стадії переважає за надземну зовнішню; 3) періодичне відмирання коренів в літній час. Це гештальт-ознаки ефемероїдних геофітів, а специфічність буття відображає спектр таких біоморф, як цибулинні, бульбоцибулинні, бульбоутворюючі і кореневищні (найменш чисельні). В моделях названих життєвих форм підземна сфера представлена метаморфозами пагонів або пагонових систем гомогенної та гетерогенної природи. Ефемероїдні геофіти – це рослини зі специфічним ритмом розвитку, який оцінюють як кінцевий етап його спеціалізації в ряду: літньозелені – зимньозелені – геміефемероїди [Крылова, Белянина, 1982].

Звернемося до аналізу онтоморфогенезу *G. odessanum* з метою виявлення ознак детермінації як ефемероїдного геофіта. Типовий онтогенез *G. odessanum* триває близько 30 років, більшу частину життя рослина проводить в зрілому генеративному віковому стані в фазі нещільного куща (рис. 1). Толерантність стратегії даного виду, тобто його здатність тривалий час існувати на певній території за рахунок максимального зниження енергії життєдіяльності [Смирнова, 1987], чітко детермінована в онтоморфогенезі. Прослідкуємо онтогенетичну динаміку структурної адаптації *G. odessanum* до умов петрофітно-кущових угруповань степового Півдня України (Рис.2).

**Латентний період (sm).** Зріле насіння *G. odessanum* містить насінну шкірку з арилусом, чітко поляризований зародок та значний ендосперм. Особливості будови насіння: багатошаровість насінної шкірки (більше 20 шарів клітин) та осьова, поляризаційно диференційована будова зародка. Насінна шкірка слабо диференційована, вкрита кутикулою, поверхня якої має кутикулярні сосочки, внутрішні шари клітин стислі. В зародку добре розвинуті сім'ядолі – плескати, еліптичні; зародкова брунька складена недиференційованою меристемою, межі між сім'ядольним вузлом, гіпокотилем та зародковим коренем не виражені. Своєрідне розміщення зародкового кореня на початкових етапах проростання насінини у рослин роду *Gymnospermium* на прикладі *G. ewersmannii* відмічені Е.М. Ерккеновою і М.І.Каримовою [1985]. Зафіксована наявність чохла з покривної тканини навколо зародкового кореня, а його функція визначена як захист від механічних та температурних пошкоджень. Зрізи насінин з нашого травневого збору констатують стадію цільного чохла (рис. 3). При проростанні насіння *G. odessanum* корінь виходить перш за все в паренхіму арилусу, який стає для ростучого зародка джерелом вологи і посередником до зовнішнього оточення. Отже, наявність фунікулярного арилусу є ксероморфною ознакою в будові насіння. Оцінка будови насіння роду *Gymnospermium* родини *Verberidaceae*, як схожої з видами родини *Lardizabalaceae*, базується в основному на аналізі будови насінної шкірки.

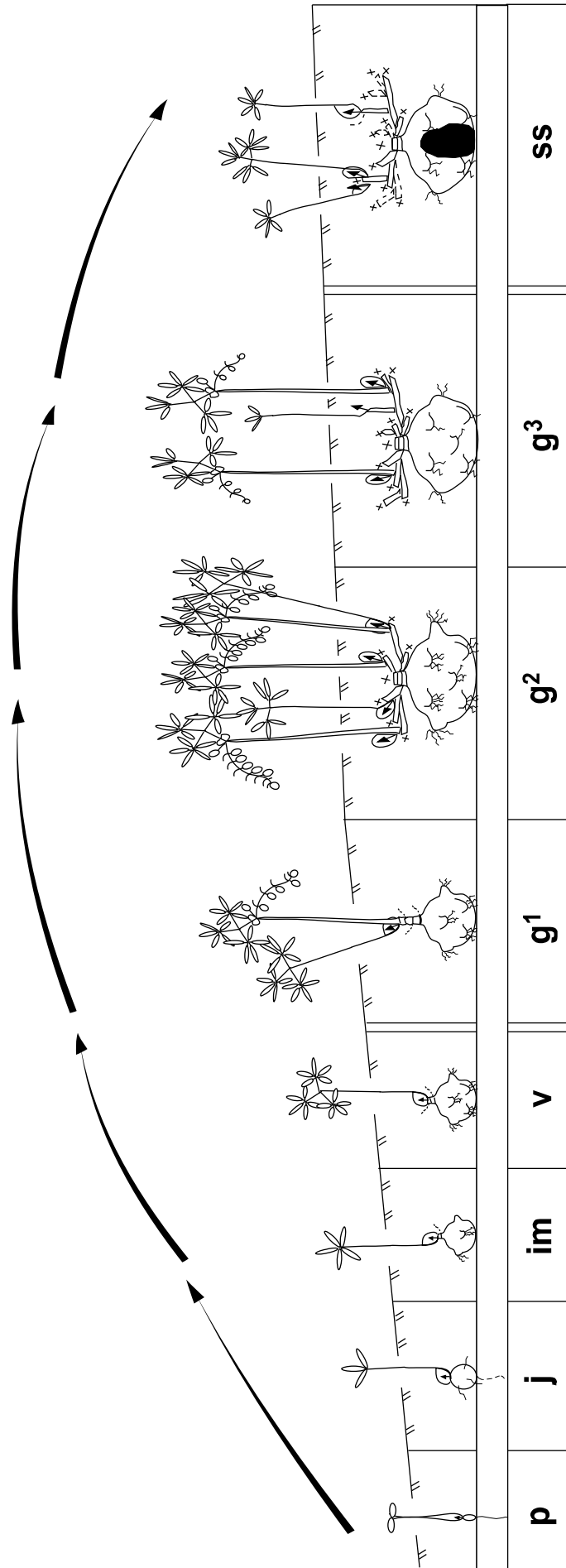


Рис. 2. Сема онтомоρφогенезу *Gymnospermium odessanum*. Основні фази: I – формування поліциклічного головного пагона, та гіпокотиллярної бульби: p – j – im – v – g<sub>1</sub>; II – формування системи пагонів (резидів) – g<sub>2</sub>; III – деструкції: утворення пагонів з неповним циклом розвитку та руйнування бульби ↑ – бруньки поновлення, x – верхівки резидів; → – напрямок онтогенетичної зміни балансу біоенергетичних процесів.

Fig. 2. Sema of ontomorphogenesis *Gymnospermium odessanum*. Main phases: I – polycyclic main shoot and hypocotyl tuber formation: p – j – im – v – g<sub>1</sub>; II – system of shoots (residii) formation g<sub>2</sub>; III – destruction: shoots with incomplete cycle of development and tuber destruction – g<sub>3</sub>, ss. ↑ – new buds, x – tops of residii; → direction of ontogenetic change of bioenergetic process balance.

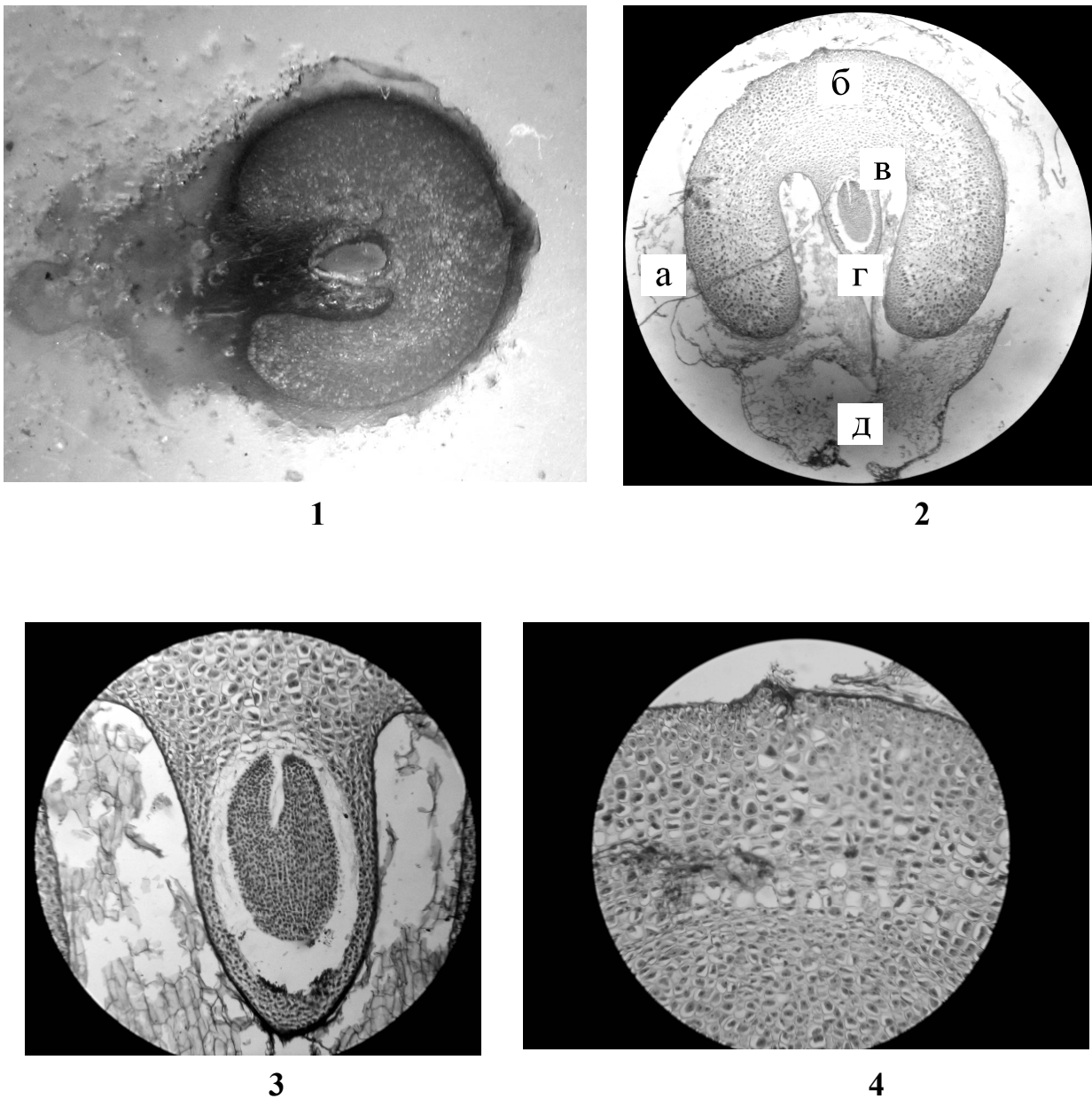


Рис. 3. Анатомічна будова *Gymnospermium odessanum* (зібрано у травні 2006 р.)

1 – розріз фіксованого насіння у парафіновому блоці; 2 – повздовжній зріз насіння: а – насінна шкірка; б – ендосперм; в – диференційований зародок; г – раструб; д – арилус; 3 – частина зрізу з зародком (збільшено); 4 – верхівка зрізу насіння (збільшено).

Fig. 3. Anatomic structure *Gymnospermium odessanum* (collected in May 2006)

1 – section of fixed seed in paraffin block; 2 – longitudinal section of seed: а – seed skin; б – endosperm; в – differentiated bud; г – socket; д – aril; 3 – part of section with bud (enlarged); 4 – top of seed section (enlarged).

Принасінники в представників Lardizabalaceae відсутні або остаточні. Відсутні вони і в родинях Winteraceae та Illiciaceae, з якими виявлена подібність представників барбарисових, що визначено як ознаки примітивності [МЕЛИКЯН, ВЫШЕНСКАЯ, 1988, с.165]. Роль арилусу в розповсюдженні (мірмекохорія) та виживанні проростаючого насіння у *G. odessanum* ми розглядаємо як початок реалізації ксерофільно спрямованого модусу адаптації.

**Прегенеративний період. Проростки (р).** Проростання надземне. Сім'ядольні листки мають еліптичні пластинки та довгі черешки, які зростаються в базальній частині і утворюють сім'ядольну трубку (котіледонне проростання). Довжина її підземної частини перевищує надземну, яка піднімає сім'ядолі до 5 см над рівнем ґрунту. Наявність трихом в епідермі підземної частини сім'ядольної трубки свідчить про її всисну функцію. Подібні анатомічні особливості відмічені Р.П. БАРИКІНОЮ [1971] для роду *Podophyllum* як представника примітивного таксону покритонасінних, що поєднує ознаки однодольних та дводольних. Ступінь трапляння цієї ознаки у однодольних вища. Верхівкова брунька проростка залишається в ґрунті, глибина її знаходження залежить від заглиблення насінини (min 2-3 см), тобто брунька відновлення *G. odessanum* первісно розміщена за геофітним типом (гіпогеогенне походження). Вже у стані проростка також виявляється інша характерна ознака *G. odessanum* як ефемероїдного геофіта – в підземній сфері гіпокотиль внаслідок гіпертрофії запасуючої паренхіми набуває шишкоподібної форми. Утворюється підземна гіпокотиллярна бульба – запасуючий орган, який в подальшому забезпечить специфічний ритм розвитку пагонової системи та малого життєвого циклу.

Окорінення проростка представлене системою головного кореня, яка не бере участі у формуванні бульби. У рослини першого року життя відсутні додаткові корені, а в кінці вегетаційного періоду відмирає і гомогенна коренева система. В природі в головному пагоні проростка листки серединної формації не утворюються – підземний розвиток у несприятливий для росту період забезпечують тільки дві зелені сім'ядолі.

**Ювенільні (j).** Початок ювенільного стану рослини знаменує, за О.О. УРАНОВИМ [1975], її перехід до самостійного живлення, що, зокрема, визначається відмиранням сім'ядолей, які містять запас речовин материнської особини. Ювенільні рослини звичайно одноосні, тобто нарастають моноподіально. Головний пагін ювенілів *G. odessanum* розетковий, складається з двох метамерів, один з яких містить трофофіл з простою яйцеподібною пластинкою, розчленованою - трійчаторозсіченою: сегменти її еліптичні із закругленою верхівкою, звуженою основою, цілокраї (0,8-2 см завд., 0,3-1 см завш.); з довгим черешком (до 20 см) та конусоподібною основою, яка захищає верхівкову бруньку. Вона є брунькою поновлення у віргінільний період розвитку. Одночасно в пазусі трофофілу зріє перспективна брунька поновлення. Таким чином, перший метамер симподіального поновлення несе асимілюючий листок. Висота розташування листової пластинки ювенільної особини над рівнем ґрунту становить 3-5 см незалежно від глибини залягання верхівкової бруньки. Головний корінь у рослин другого року життя відсутній, а діаметр бульби поступово збільшується до 0,5 см. Осьова частина пагона при цьому не потовщується, тобто верхня частина бульби не має будови «шийки» типового коренеплоду або бульбокореневища, бульба має винятково гіпокотильне походження. На її поверхні виникають меристематичні осередки утворення адвентивних коренів, що набувають форму горбочків, (зародження «шипуватості»), з поодиноким коренем на верхівці. Закладені джерела додаткових коренів періодично діють протягом всього життя рослини, інтенсивність їх органотворення зростає. Це один зі специфічних механізмів реалізації такої ознаки ефемероїдного геофіту як «періодичне відмирання коренів в літній час». Отже, і в ювенільній рослині модус розвитку біоморфологічно детермінований на утворення ознак ефемероїдного геофіту. Порівняльно-морфологічний аналіз віргінільних особин

голонасінника одеського дає підґрунтя стверджувати, що у ювенільному стані рослина може перебувати більше одного року.

**Іматурні (im).** Класичним критерієм іматурного стану рослин вважається відносно швидке підсилення фотосинтезуючого апарату, що структурно виявляється початком галуження головного пагона, тобто переходом до багатоосності, до початку формування пагонової системи. Галуження при цьому визначається як процес, який реалізує тенденцію до експоненціального наростання разом з кількістю осей і кількості листків [УРАНОВ, 1975]. Суттєве підсилення фотосинтезуючого апарату одотрофобільного пагона *G. odessanum* вперше відбувається за рахунок збільшення ступеню розсіченості листової пластинки та стрибкоподібного збільшення її загальної площі. Структурною ознакою іматурних особин є вже пальчаторозсічена листовка пластинка з 5-ма сегментами еліптичної або вузькооберненойцеподібної форми (1,5-2 см завд., 0,6-1,2 см завш.). Загальна форма листової пластинки округла або широко яйцеподібна з діаметром до 4 см. Паралельно відбувається модифікація основи листка, яка набуває форму напівсферичного ковпачка внаслідок зростання прилистків [ЛИТВИНЕНКО, 1986].

Бульба іматурної рослини досягає 1 см в діаметрі, збільшується кількість осередків адвентивних коренів та їх чисельність на кожному пагорбку.

В природі зрідка зустрічаються іматурні особини *G. odessanum* віком не тільки 3, а до 5 років. Абсолютний вік особини можна визначити анатомічним методом за кількістю річних шарів ксилеми в основ стебла та макроморфологічним – за рештками річних приростів пагону. Суттєвих якісних змін до модусу адаптації іматурна фаза розвитку не додає, однак набувають виразу ознаки спеціалізації: збільшення маси органу запасу, кількості адвентивних коренів та перспективних органів – пазушних бруньок, посилюється захист бруньки поновлення.

**Віргінільні (v).** Будова вегетативного тіла особин віргінільного (дорослого вегетативного) стану принципово відповідає генеративному рівню. Паралельно внутрішній біохімічній перебудові у рослині продовжується соматичне посилення в надземній та підземній сферах. У віргінільному стані, як і в попередніх вікових станах, особини *G. odessanum* утворюють розетковий приріст головного пагона як правило з одним листком серединної формації, в якому збільшується площа фотосинтезуючої поверхні та порядок розсічення. Кількість сегментів другого порядку досягає 7-9, а сегменти набувають оберненойцеподібної форми (2-3 см завд., 0,6-1,2 см завш.). Діаметр листової пластинки досягає 10 см. Збільшується довжина черешка до 15-17 см, 1/3 якого знаходиться у ґрунті. Основа листків представлена зрослими у формі ковпачка прилистками. У верхівковій бруньці головного пагона вже наприкінці квітня закладаються метамери квітконосного приросту. Пазушна брунька зеленого листка віргінільної рослини – це брунька поновлення, з якої відбудеться симподіальне наростання. Інші пазушні бруньки головного пагона складають «сплячий» резерв поновлення. Зрідка в природі зустрічаються віргінільні особини голонасінника одеського з двома зеленими листками, тобто з двома метамерами річного приросту. Бульби дорослих вегетативних рослин досягають 2 см в діаметрі, їх горбики з адвентивними коренями помітно збільшуються і обумовлюють їх «шипуватість». В даному контексті термін «шипуватість» означає гештальт-якість, в якій «те, що відбувається з частиною складного цілого, визначається внутрішніми законами структури всього цілого» [ВЕРТГЕЙМЕР, 1987]. Шипуватість бульби *G. odessanum* стає проявом інтенсифікації ґрунтового живлення, тобто комплекс - якістю в звершенні специфічності буття.

При типовому онтогенезі рослина досягає віргінільного стану у 4-х річному віці. Порівняльним анатомо-морфологічним методом виявлені також віргінільні 6-ти та 7-ми

річні особини без ознак перевершинення, з моноподіальною віссю та 9-10-ти річні – з симподіальною системою резидів.

Таким чином, прегенеративний період онтогенезу *G. odessanum* може тривати від 4 до 10 років.

**Генеративний період.** У генеративному періоді *G. odessanum* за абсолютною та відносною кількістю квітконосних пагонів, за енергією квітування та потужністю вегетативного тіла чітко розрізняються всі три вікові стани: молодий (ранній), зрілий (середній), старий (пізній). За нашими даними у *G. odessanum* ознака співвідношення новоутворення та відмирання (руйнування) тіла рослини не може слугувати як діагностична при визначенні вікових станів. При характеристиці вікової структури популяцій голонасінника одеського більшість дослідників для диференціації рослин генеративного періоду розвитку використовували такі критерії як кількість листків, стебел, суцвіть [Мельник, 1994, 2000]. Вважаємо, що названі дослідники помилково ігнорують визначений авторами періодизації модус генеративного періоду: розвиток вегетативного тіла рослини не тільки досягає енергетичного максимуму, але й зазнає початок згасання, зниження біоенергетичного рівня, який з позиції гормональної теорії розвитку рослин характеризується зниженням активності ферментів, а разом з тим і інтенсивності фотосинтезу та транспірації. Наводимо результати аналізу генеративних особин *G. odessanum* з позиції концепції динаміки пагонової організації тіла судинних рослин.

**Молоді генеративні ( $g_1$ ).** Початок генеративного періоду знаменує розвиток квітконосного приросту головного пагона, на 5-й рік розвитку якого формується напіврозетковий приріст з верхівковим суцвіттям. Базальна розеткова частина його складається з 4-х вкорочених метамерів і тільки верхній з них містить розвинений листок серединної формації. В ньому продовжує реалізовуватись тенденція збільшення площі пластинки, видовжений черешок підноситься над ґрунтом біля 10 см та в затінених ділянках інтенсивно забарвлюється антоціаном. Основа листка має вже закріплену в онтогенезі форму напівковпачка із зрослих прилистків, яка захищає пазушну бруньку відновлення. Отже за якістю зачатків в кінці квітня першого року цвітіння брунька відновлення вже генеративна, тобто містить зачаток монокарпічного пагона наступного року. Надрозеткова частина пагона представлена одним метамером з видовженим міжвузлям (близько 20см) та сидячим асимілюючим листком з незрослими прилистками (перший фрондозний приквітник). Брунька видовженого метамеру – перша генеративна брунька особини. З неї утворюється перша квітка суцвіття. Наступні метамери містять брактеї. Суцвіття *G. odessanum* – верхівкова відкрита фрондулозно-брактеозна китиця. Перше в онтогенезі рослини суцвіття виявляється відносно малоквітковим (4-7 квіток у різних популяціях). Вже за 7-10 діб після початку фази квітування рослина переходить у фазу плодоношення. Плоди голонасінника – кулясті розкриті коробочки. За нашим спостереженням протягом квітування значно підсилюється лінійний ріст сегментів листових пластинок.

В підземній сфері молодій генеративній рослині посилюється прояв «шипуватості» бульби: збільшується кількість і висота пагорбків та наявність коренів на кожному. Морфологія окорінення рослини може бути визначена за В.М.ГОЛУБЄВИМ [1965] поняттям – «пучкуватокоренева система», хоча наявність системи не безперечна.

В рослини типового онтогенезу в ранньому генеративному стані дозріває лише одна брунька відновлення в пазусі листка розетки, тобто на 5-й рік життя рослини завершується малий життєвий цикл головного пагона, а на 6-ому році в пагоновій системі починається фаза якісно нового типу наростання – симподіального. Позабруньковий розвиток монокарпічних пагонів в наступні роки триває як правило один рік, тобто вони моноциклічні, але не монотипні за будовою та терміном брунькової фази розвитку. Крім того, з різноманіттям малого життєвого циклу



пов'язані і перерви в цвітінні. На багаторічній частині головного пагона бруньки, які були пазушними до асимілюючих листків віргінільних рослин, діють як сплячі. Зовні це проявляється в утворенні так званих «ніжок» [ЛИТВИНЕНКО, 1986], тобто базальних до бруньки лусконесучих метамерів. При виконанні функції поновлення такі бруньки можуть сформувати як квітконосний приріст, так і вегетативний розетковий. Другий варіант обумовить перерву цвітіння в віковому стані  $g_1$ , посилення вегетативної сфери пагонами з неповним циклом розвитку у зрілих або старих особин, а також підтримання життєдіяльності в постгенеративному періоді. Квітконосні пагони названого походження за тривалістю малого життєвого циклу є приховано поліциклічними, тобто саме в цьому випадку на більш ранніх етапах онтогенезу виявляється важлива для гештальт-якості ефемероїдного геофіта риса: «розвиток монокарпічних пагонів, в якому тривалість підземної їх внутрішньобрунькової стадії переважає за надземну зовнішню». Названі типи пагонів, а також їх резиди є одиницями пагонової системи, яка зароджується у рослини в молодому генеративному стані. Перевершинення вісей в системі нерегулярне, особина здатна сформувати за вегетаційний період один, рідше два квітконосних пагони, процес триває 3-4 роки і його результатом є утворення на бульбі системи резидів – кореневищної частини підземної сфери. Систематики називають підземний «орган» голонасінника бульбоподібним кореневищем [ТАХТАДЖЯН, КОСЕНКО, 1980]. Але в підземній сфері *Gymnospermium odessanum* чітко детерміновані дві частини: гіпокотільна бульба, яка функціонує винятково як депо та джерело поживних речовин та кореневище – симподіальна система резидів вкороченого типу, яке є диференційованим резервом бруньок поновлення. Морфологія кожної частини відбиває «звершення специфічного буття», але обидві реалізують спільну стратегію. Біоморфологічну сутність підземної сфери *G. odessanum* точніше відбиває термін «бульбокореневище».

**Середньовікові генеративні ( $g_2$ ).** Перехід до репродуктивної зрілості в онтогенезі *G. odessanum* знаменується утворенням максимальної для особин даного виду кількості квіток (8-12), суцвіть і відповідно квітконосних пагонів (від 3 до 12). В морфогенезі реалізується фаза первинного куща геоксильного типу. Продовжується перетворення пагонів як одиниць системи. На початку середньогенеративного стану їх моноциклічність ще не має переваги і не стає регулярною, стабільною. Це пов'язане з підземним галузненням резидів: сплячі бруньки в пазухах листків низової формації, лусок створюють вкорочені прирости, що подібні «ніжкам» молодих генеративних рослин. Квітконосні елементарні пагони, які з них утворюються, не мають зеленого листка в так званій розетці, але їх базальні частини складаються з вкорочених метамерів з брактеями. Формуванням прихованополіциклічних пагонів забезпечується стратегічний резерв особини в перспективній адаптації. У рослин максимального цвітіння зі складної системою резидів зафіксоване чисельне переважання моноциклічних пагонів, які утворені лускопазушними бруньками. Так в онтогенезі *G. odessanum* поновлення з пазушних бруньок асимілюючого листка заміщується поновленням з лускопазушних бруньок, що корелює з прискоренням малого життєвого циклу. Абсолютний вік таких особин, який визначається анатомо-морфологічним методом, досягає 15-20 років. Гіпокотільна бульба, як індикатор унітарності, забезпечує просторову моноцентричність рослини. Максимальний діаметр досліджених середньогенеративних особин складав біля 7 см. Бульбокореневище рослин в деяких структурних рисах (паренхіматизація гіпокотіля, моноцентричність, система резидів) збігається з різновидами каудексу багаторічних трав, але ознаки дезінтеграції і партикуляції не визначаються [ЛИТВИНЕНКО, ЩЕРБАКОВА, 2009]. Більш того, ми стверджуємо, що не можливе штучне вегетативне розмноження голонасінника діленням бульби, крім хімічної активації адвентивного органогенезу.

**Старі генеративні ( $g_3$ ).** Особини старого генеративного стану мають виражені ознаки згасання репродуктивної функції. Структурно це виявляється в меншій порівняно зі зрілими генеративними особинами кількості квітконосних пагонів (1-3). В китицях суцвіть дозріває менше квіток, а деякі суцвіття деформуються і відмирають у фазі бутонізації. На рослині старого генеративного стану нерідкі пагони з неповним циклом розвитку, які представлені в наземній сфері поодинокими довго черешковими листками з пластинками прегенеративного типу ( $j$ ,  $im$ ) Кількісні ознаки згасання біоенергетичних процесів явно корелюють з якісними, тому зрозуміло, що критерії діагностування старих генеративних особин, які використовує В.І.Мельник [2000, с. 153]: «старые генеративные с тремя и более (!О.Л.) листьями, стеблями и соцветиями», тобто  $g_1 - 1$ ,  $g_2 - 2$ ,  $g_3 - 3$  і б., не відповідають ідеї О.О.Уранова про енергетичну хвилю в рамках онтогенезу рослини і не відбивають вікову динаміку її форми.

В підземній сфері в кореневищній частині деякі резидні вісі мають явні ознаки одряхління: бруньки відсутні, зовнішні тканини відмерлі. Але бульба в діаметрі не зменшується, макроморфологічні ознаки руйнування не зафіксовані. В рослині зберігається моноцентрична будова.

**Постгенеративний період.** В природі нами знайдені особини *G. odessanum*, в яких за фіксоване припинення здатності до утворення квітконосних пагонів та результати значних деструктивних процесів.

**Субсенільні рослини ( $ss$ ).** Елементарні пагони субсенільних особин *G. odessanum* - це пагони з неповним циклом розвитку (3-6). В наземній частині вони представлені одиночними листками серединної формації з пластинками різних етапів онтоморфогенетичної серії – від ювенільного до генеративного. В кореневищній частині переважають симподії, в яких відсутні бруньки. Бульба деяких особин має виїмки, які утворюються внаслідок руйнування пагорбків з додатковими коренями.

**Сенільні рослини ( $s$ ).** Сенільні особини потужно утворюють одиничні пагони з неповним циклом розвитку, що пов'язане з руйнуванням бульби, яке перевищує 1/3 об'єму (Рис. 4.9).

**Напівтрупи ( $sc$ ).** При розкопуванні ґрунту в популяціях голонасінника одеського знайдені особини підземного існування. Їх значно зруйноване бульбокореневище мало етиольовані закручені зачатки листків серединної формації, тобто пагонів з одиничними «асимілюючими» листками. Рослини відмирають без спроби вегетативного розмноження, з ознаками унітарності та моноцентричності.

Модельні схеми та фото рослин певних вікових станів представлені на рис.2 і 4.

**Результати аналізу** біоморфологічної детермінованості в онтогенезі *G. odessanum*:

1. Рослинам даного виду притаманне глибинне (3-10 см) залягання первинної бруньки поновлення ( $p$ ,  $j$ ,  $im$ ,  $v$ ), що забезпечується мірмікохорією та геофілією системи головного кореня.

2. Власні чинники захисту меристеми відновлення додаються як морфогенетичні зміни криючих листків, які відбудовуються в модусній послідовності: сім'ядольна трубка ( $p$ ) – конусоподібна порожня основа черешка ( $j$ ) – зрілі прилистки у формі напівковпачка ( $im$ ,  $v$ ) – лускоподібні редуковані листки низинної формації ( $g$ ,  $s$ ).

3. Малочисельні трофофіли елементарних пагонів мезофітні за анатомо-морфологічними ознаками, а збільшення ступеню розсіченості їх листової пластинки корелює з гальмуванням активності пазушної меристеми і відсутністю пагонів збагачення.

4. В процесі відновлення елементарних квітконосних пагонів реалізується в основному шлях з багаторічним внутрішньобруньковим розвитком, але він може спорадично доповнюватись відновленням не зі сплячих, а з типових бруньок поновлення, в яких період відносного спокою триває лише один несприятливий вегетаційний період року. Цикл розвитку монокарпічних пагонів прискорюється.

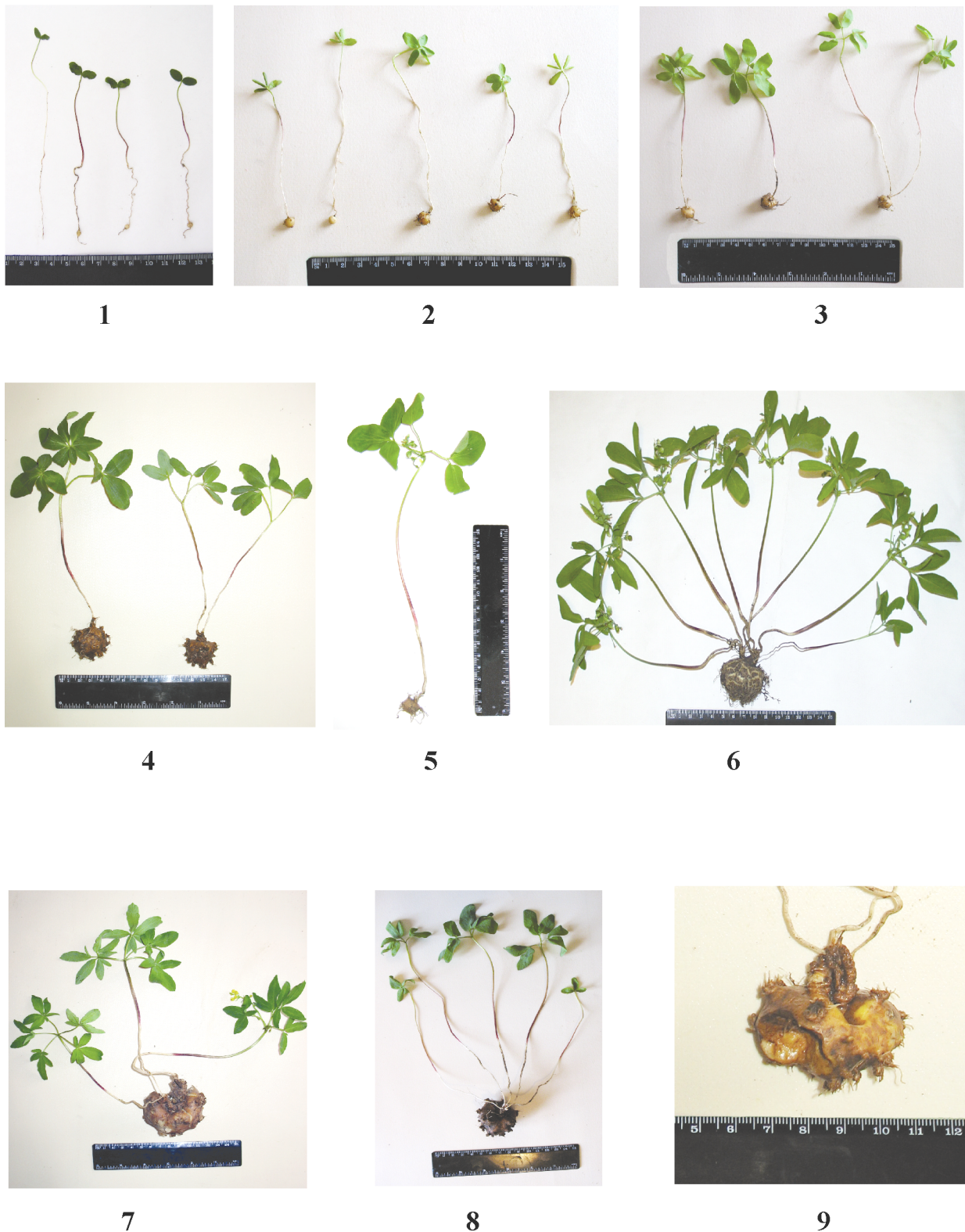


Рис. 4. Особини *Gymnospermium odessanum* різних вікових станів:

1 – проростки; 2 – ювенільні; 3 – іматурні; 4 – віргінільні; 5 – молода генеративна; 6 – зріла генеративна; 7 – стара генеративна; 8 – субсенільна; 9 – сенільна (бульбокоревище).

Fig. 4. Individuals of *Gymnospermium odessanum* of different age status:

1 – shoots; 2 – juvenile; 3 – immature; 4 – virgin; 5 – new generative; 6 – mature generative; 7 – old generative; 8 – subsenile; 9 – senile (bulb root).

5. В пагоновій системі динаміку формування монокарпічного пагона відображає ряд: поліциклічний головний з повним циклом розвитку – прихованополіциклічний з повним циклом розвитку – моноциклічний з повним циклом розвитку – прихованополіциклічний та моноциклічний з неповним циклом розвитку. Позабруньковий цикл розвитку елементарного пагона триває 5-6 тижнів, він завжди коротший за внутрішньобруньковий.

6. Гіпокотильна бульба починає формуватися з першого року життя. Вона є запорукою унітарності, сприяє підтриманню енергетичного рівня організму [СЕВЕРЦОВ, 1934] та завдяки власній багаточисельності меристематичних осередків і періодичному поновленню «пучкуватої системи» окорінення також забезпечує рослині водопостачання. Періодичне поновлення пучкуватої окорінення виявляється як ксероморфна ознака специфічної будови бульби.

Таким чином, результати біоморфологічного аналізу типового онтогенезу *Gymnospermium odessanum* відбивають парадигмальний модус морфогенезу його особин як детерміновану реалізацію якостей ефемероїдного геофіта. В багаторічній підземній сфері рослин переважають ксероморфні ознаки захисту, а в ефемерній наземній – мезоморфні, які відповідають активному фотосинтезу. Це переконливо демонструє детермінацію до життя в деревних (кущових) формаціях степової рослинності. Але фіксація раннього зародження в онтогенезі ознак спеціалізації схиляє до сприйняття в даному випадку неідентичності спеціалізації до ступеню адаптації [ЦВЕЛЁВ, 2005]. Еколого-ценотичні дослідження *Gymnospermium odessanum* дозволяють допустити, що спочатку це був лісовий вид, а в зв'язку з інтенсивним зведенням плакорних та байрачних лісів на південно-західній Україні опинився витиснутим на схили. Реліктові екологічні ніші стали оптимальними умовами його нинішнього зростання [Крицька, 1986; Мельник, 2000]. Отже, ступень спеціалізації реліктового ендемічного виду *Gymnospermium odessanum* до степового кліматичного виявляється не меншою, ніж у молодих видів. Геологічна зрілість та стародавність *G. odessanum* серед інших видів роду підтверджена морфологічними дослідженнями геному [КОСЕНКО, 1977, 1978, 1979 цит. за Крицькою, 1986]. Ми приймаємо уявлення адаптації з генетичної точки зору як зміни генотипу еволюційних філумів, які ведуть до обмеження можливостей подальшої еволюції [ЦВЕЛЁВ, 2005]. Динаміка форми постає в даному контексті як проект, який внутрішньо притаманний індивіду, конфігурує його і задає йому бути певним, а не іншим за образом [МЕНЕГЕТТИ, 2009].

Зафіксована з перших етапів онтоморфогенезу *Gymnospermium odessanum* наростаюча динаміка детермінації як ефемероїдного геофіта дозволяє екстраполювати ранню філогенетичну спеціалізацію даного виду рослин та констатувати його відносну еволюційну статичність.

#### Список літератури

- БАРЫКИНА Р.П. Особенности первых этапов онтогенеза *Podophyllum emodi* Wall. и *P. peltatum* L. // Ботан. журн. – 1971. – Т.56, № 7. – С. 921-931.
- БОЙКО М.Ф. Нові знахідки рідкісних і зникаючих видів рослин у Херсонській та Миколаївській областях // Укр. ботан. журн. – 1988. – Т. 45, № 5. – С. 84-87.
- ГОЛУБЕВ В.Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. – М.: Наука, 1965. – 287 с.
- ДРАБИНОК Г. Вивчення рідкісних видів рослин у регіональному ландшафтному парку «Гранітно-степове Побужжя». // Актуальні проблеми ботаніки та екології: матеріали конф. молодих вчених-ботаніків України (Деснянсько-Старогутський національний природний парк, 20 – 23 серпня 2001 р.). – Ніжин: Наука-Сервіс, 2001. – С. 58-59.
- КРИЦКАЯ Л.И. Флора степей и известняковых обнажений Правобережной злаковой степи: автореф. дис. ... канд. биол. наук.: 03.00.05. ботаника. – К., 1987. – 16 с.
- КРИЦКАЯ Л.И., НОВОСАД В.В. Флоросоциологические особенности степных флор региона Западного Причерноморья в связи с вопросами оптимизации его природно-заповедной сети // Вісник Національного науково-природничого музею НАН України. – К., 2001. – С. 147-188.

- Крицька Л.І. Гімносперміум одеський – *Gymnospermium odessanum* (DC.) Takht. // Червона книга України. Рослинний світ. – К.: Вид-во «Українська енциклопедія ім. М.П. Бажана», 1996. – С. 59.
- Крицька Л.І., Новосад В.В., Протопопова В.В. Генезисні зв'язки флори Гранітно-степового Побужжя // Проблеми ботаніки і мікології на порозі третього тисячоліття: Матеріали Х з'їзду Укр. ботан. товариства. – К.: УБТ, 1997. – С. 34-35.
- Крылова И.Л., Белянина Н.Б. Морфологические структуры и возможные пути происхождения эфемероидов // Филогения высших растений. – М.: Наука, 1982. – С. 77-79.
- Литвиненко О.І. Особенности побегообразования леонтицы одесской. // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы, отд. биол. – 1986. – Т. 91, вып.4. – С. 53-56.
- Литвиненко О.І. Сочетание модульности и унитарности в морфологии раритетных видов растений // 2-й відкритий з'їзд фітобіологів Херсонщини: Зб. тез доп. – Херсон: Айлант, 2008. – С. 55-57.
- Литвиненко О.І., Щербаківа О.Ф. Вариабельність онтогенезу у природі та в умовах культури // Досягнення та проблеми інтродукції рослин в степовій зоні України: Зб. тез доп. Міжнар. наук.-практ. конф. – Херсон: Айлант, 2006. – С. 40-41.
- Литвиненко О.І., Щербаківа О.Ф. Унитарность и модульность биоморф как этологические маркеры // Труды VIII-й международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. – Москва: Прометей, 2009а. – Т.2. – С. 58-62.
- Литвиненко О.І., Щербаківа О.Ф. Моноцентричність біоморфи як етологічний чинник рослин раритетного флорофону Півдня України // Природничий альманах. Серія Біологічні науки. – 2009б – Вип. 12. – С.166-173.
- Меликян А.П., Вышенская Т.Д. Сем. Berberidaceae // Сравнительная анатомия семян. Т.2. Двудольные. – Л.: Наука, 1988. – С. 185-191.
- Мельник В.І. Ареал, местообитания и возрастная структура популяций *Gymnospermium odessanum* (Berberidaceae) // Ботан. журн. – 1994. – Т. 79, № 7. – С. 55-61.
- Мельник В.І. Редкие виды флоры равнинных лесов Украины. – Киев: Фитосоцицентр, 2000. – 212 с.
- МЕНЕГЕТТИ А. Семантическое поле. – М.: БФ «Онтопсихология», 2009. – 352 с.
- МОЙСІЄНКО І.І. Анотований список судинних рослин ботанічного заказника місцевого значення „Яковлівський” (Миколаївська область, Україна) // Вісті біосферного заповідника «Асканія-Нова». – 2005. – Т. 7. – С. 32-39.
- Скрипчинский В.В. Происхождение и эволюция эфемероидных геофитов. // Филогения высших растений. – М.: Наука, 1982. – С. 124-126.
- Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. – М.: Наука, 1987. – 207 с.
- Собко В.Г., Бородин Р.М. Вікові особливості леонтиці одеської в умовах культури // Генетические ресурсы растений и животных УССР: изучение, использование, пополнение и сохранение: материалы сессии уч. совета по биол. проблемам АН УССР и Южного отделения ВАСХНИЛ (Киев, 1985). – К., 1987. – С. 89-91.
- Собко В.Г., Гапоненко М.Б. Інтродукція рідкісних і зникаючих рослин флори України. – К.: Наук. думка, 1996. – 281 с.
- Собко В.Г. Стежинами Червоної книги. – К.: Урожай, 2007. – 278 с.
- ТАХТАДЖЯН А.Л., КОСЕНКО В.Н. Семейство Барбарисовые (Berberidaceae L) // Жизнь растений. – Т.5(2). – М.: Наука, 1980. – С. 207.
- УРАНОВ А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. – 1975. – №2. – С. 7-34.
- ЦВЕЛЁВ Н.Н. О значении степени специализации таксонов для их дальнейшей эволюции // Проблемы теоретической морфологии и эволюции высших растений. – М-СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. – С. 83-108.
- ЩЕРБАКІВА О.Ф. Раритетний флоро фонд Кодимо-Єланецького Побужжя (популяційні та соціологічні аспекти): автореф. дисс. ... канд. біол. наук: 03.00.05. ботаніка. – К., 2009. – 25 с.
- ЭРККЕНОВА Е.М., КАРИМОВА М.И. Всхожесть и жизнеспособность семян *Leontede ewersmannii* Bunge // Раст. Ресурсы. – 1985. – Вып.1. – С.45-48.

Рекомендує до друку  
В.В. Шаповал

Отримано 25.11.2009 р.

Адреса автора:

О.І. Литвиненко  
Південноукраїнський інститут післядипломної  
освіти педагогічних кадрів  
Вул. Покришева, 41  
м. Херсон, 73034  
Україна

Author's address:

O.I. Litvinenko  
Southern Institute of Postgraduate education teachers  
41, Pokrysheva str.  
Kherson, 73034  
Ukraine