

ПОЛІВАРІАНТНІСТЬ ОНТОМОРФОГЕНЕЗУ КРИМСЬКОГО ЕНДЕМІЧНОГО РАРИТЕТНОГО ВИДУ *ANTHEMIS STERILIS* STEVEN (*ASTERACEAE* BERCHT. ET J.PRESL)

У природних популяціях *Anthemis sterilis* Steven в умовах Карадагу виділено три основні варіанти онтоморфогенетичного розвитку особин виду. За першим варіантом особини розвиваються прискореними темпами як дворічні монокарпіки, за другим і третім — повільніше, як малорічні монокарпіки або олігокарпіки. В онтоморфогенезі різних біоморф виділено 3 періоди (латентний, прегенеративний та генеративний) і 5 вікових станів (проростки, ювенільний, іматурний, вірєнільний та генеративний). Наведено діагностичні ознаки вікових станів та узагальнюючу схему онтоморфогенезу. Виділено фази морфогенезу особин. Установлено розмірну та морфоструктурну поліваріантність особин різних біоморф. З'ясовано, що на вияв різних типів поліваріантності суттєво впливають еколого-ценотичні умови місцезростань.

Ключові слова: онтоморфогенез, поліваріантність розвитку, фази морфогенезу, *Anthemis sterilis*.

Anthemis sterilis Steven — кримський ендемік [1, 3, 8, 9, 17], поширений у Гірському Криму в околиця с. Партизанське (Сімферопольський р-н) та по р. Качі [5, 6], між Алуштою та Судаком [7, 20, 21]. А з Карадагу А.О. Федоровим [20] був описаний близький до нього вид — *A. tranzscheliana* Fed., який вважався карадазьким ендеміком [7, 18, 20]. Пізніше *A. tranzscheliana* наводився також поблизу с. Привітного [5] (*locus classicus A. sterilis*), околиць м. Судака [6] та м. Сімферополя [21]. В інших флористичних зведеннях для Карадагу наводяться обидва види [4, 5, 13]. Таким чином, для тих самих місцезнаходжень вказуються обидва види, тобто їх ареали збігаються.

За літературними даними, *A. sterilis* відрізняється від *A. tranzscheliana* переважно за кількісними ознаками: висотою рослин, розмірами кошиків і сім'янок, шириною облямівки листочків обгортки (її відтінком) та кількістю квітконосних пагонів. На підставі проведених нами попередніх біоморфологічних досліджень обох видів установлено, що всі зазначені ознаки перекриваються, а їх варіювання суттєво залежить від погодних умов та

еколого-ценотичних особливостей місцезростань. Тому вони не можуть слугувати як діагностичні для диференціювання зазначених видів. На цій підставі ми приймаємо *A. sterilis* у широкому розумінні як гірськокримський ендемічний вид.

З огляду на вузький ареал та нечисленні місцезнаходження *A. sterilis* має регіональний статус охорони у АР Крим [15].

На території Карадагу вид представлений чотирма локальними популяціями, розташованими на гребенях хребтів Карагач, Хобатепе і Магнітного (поблизу скелі Чортів Палець) та у сідловині між г. Святою і г. Малий Карадаг (над джерелом Гяур-Чешме). Рослини зростають на кам'янисто-щербенистому субстраті, на відкритих ділянках схилів з невисоким проективним покриттям травостою.

Мета роботи — дослідити поліваріантність онтоморфогенезу *A. sterilis*.

Вивчення поліваріантності розвитку рослин певного виду дає змогу встановити гетерогенність природних популяцій, яка забезпечує їх стійкість [11].

Останніми десятиріччями активно розвивається концепція поліваріантності розвитку рослин. Узагальнення матеріалів онтоморфо-

генетичних досліджень рослин різних біоморф дали змогу виділити такі типи поліваріантності: розмірну, морфологічну, способів розмноження та поновлення, ритмологічну і часову [10].

Таким чином, вивчення поліваріантності онтогенезу *A. sterilis* має важливе значення для вивчення його внутрішньовидового різноманіття та з'ясування адаптаційних механізмів на рівні організму та популяції.

Актуальність дослідження онтоморфогенезу *A. sterilis* пов'язана з необхідністю уточнення його життєвої форми, оскільки у літературних джерелах її визначали по-різному: дворічник [5, 18, 20] або трав'янистий багаторічник [5—7, 18, 20, 21, 23].

Матеріал та методи

Матеріалом для роботи були результати власних досліджень популяцій виду на території Карадазького природного заповідника (2010—2014), а також матеріали гербарних колекцій: LE (Гербарій Ботанічного інституту ім. В.Л. Комарова), KW (Гербарій Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного), YALT (Гербарій Нікітського ботанічного саду), KWHA (Гербарій Національного ботанічного саду ім. М.М. Гришка), РНЕО (Гербарій Карадазького природного заповідника НАН України). При вивченні розвитку особин застосовували концепцію дискретного опису онтогенезу [16, 19] та уявлення про фази морфогенезу як основні етапи становлення життєвої форми [12]. Структурно-функціональну організацію пагонової системи описано відповідно до уявлень В. Тролля [24], І.В. Борисової і Т.А. Попової [2] та ін.

Результати та обговорення

A. sterilis — літньозелений стрижнекореневий напіврозетковий дворічник або малорічник.

Узагальнюючу схему онтоморфогенезу особин *A. sterilis* наведено на рис. 1.

Латентний період. Сім'янки *A. sterilis* за формою обернено конусоподібні, 1,5—2,5 мм завдовжки, до 0,1 мм завширшки, невиражено ребристі, дещо вигнуті (крайові) або прямі (у центральній частині кошика), солом'яного

кольору. Коронка сім'янок, яка є видозміною вільної частини чашечки, півчаста, пряма або інколи вушкоподібно вигнута, 0,2—1,5 мм завдовжки, по краях нерівномірнороззубчаста. Життєздатного насіння в кошику небагато (до 30 %), для його проростання необхідна холодова стратифікація. Після дисемінації у природних умовах сім'янки, розташовані на поверхні ґрунту чи кам'янисто-щебенистого субстрату, зазнають впливу прямих сонячних променів, тому вони часто всихають і втрачають життєздатність. Плоди, які потрапили у розщілини скель, перебувають у сприятливіших умовах, оскільки захищені від вимивання та пересихання.

Онтобіоморфи рослин прегенеративного періоду

Проростки (р) з'являються у квітні, за умов ранньої весни — наприкінці березня. Корінь проростків 2,0—2,5 см завдовжки, до 1,0 мм у діаметрі, циліндричний, до верхівки нитчастий, тонкий, нерозгалужений, білуватий або світло-жовтий. Гіпокотиль короткий (0,2—0,4 см завдовжки, до 1,0 мм у діаметрі), циліндричний, м'ясистий, світло-зелений. Сім'ядольні листки сидячі. Листкові пластинки еліптичні, широкоеліптичні (2,0—3,5 мм завдовжки, 1,6—3,0 мм завширшки) з округлими верхівкою та основою, світло-зелені, голі. Епікотиль не виражений. У цьому віковому стані рослини перебувають упродовж 7—12 днів до появи перших справжніх листків.

Ювенільний віковий стан (j). Головний корінь 5,5—7,0 см завдовжки, тонкий, сіро-коричневий, у середній частині розташовані 3—5 бічних коренів. Первинний пагін ювенільних рослин розеткової структури складається з 15—20 метамерів. Сім'ядолі відмирають. Перші справжні листки короткочерешкові (рис. 2, а). Їх листкові пластинки в обрисі еліптичні (0,8—1,0 см завдовжки, 4,0—4,5 мм завширшки), розсічені на термінальний та 1—2 пари бічних супротивних, цілокраїх, довгастих сегментів (1,6—1,8 мм завдовжки, 0,5—1,0 мм завширшки) з округлою верхівкою. Решта листків ювенільного типу мають довгий виразний (1,0—2,2 см завдовжки),

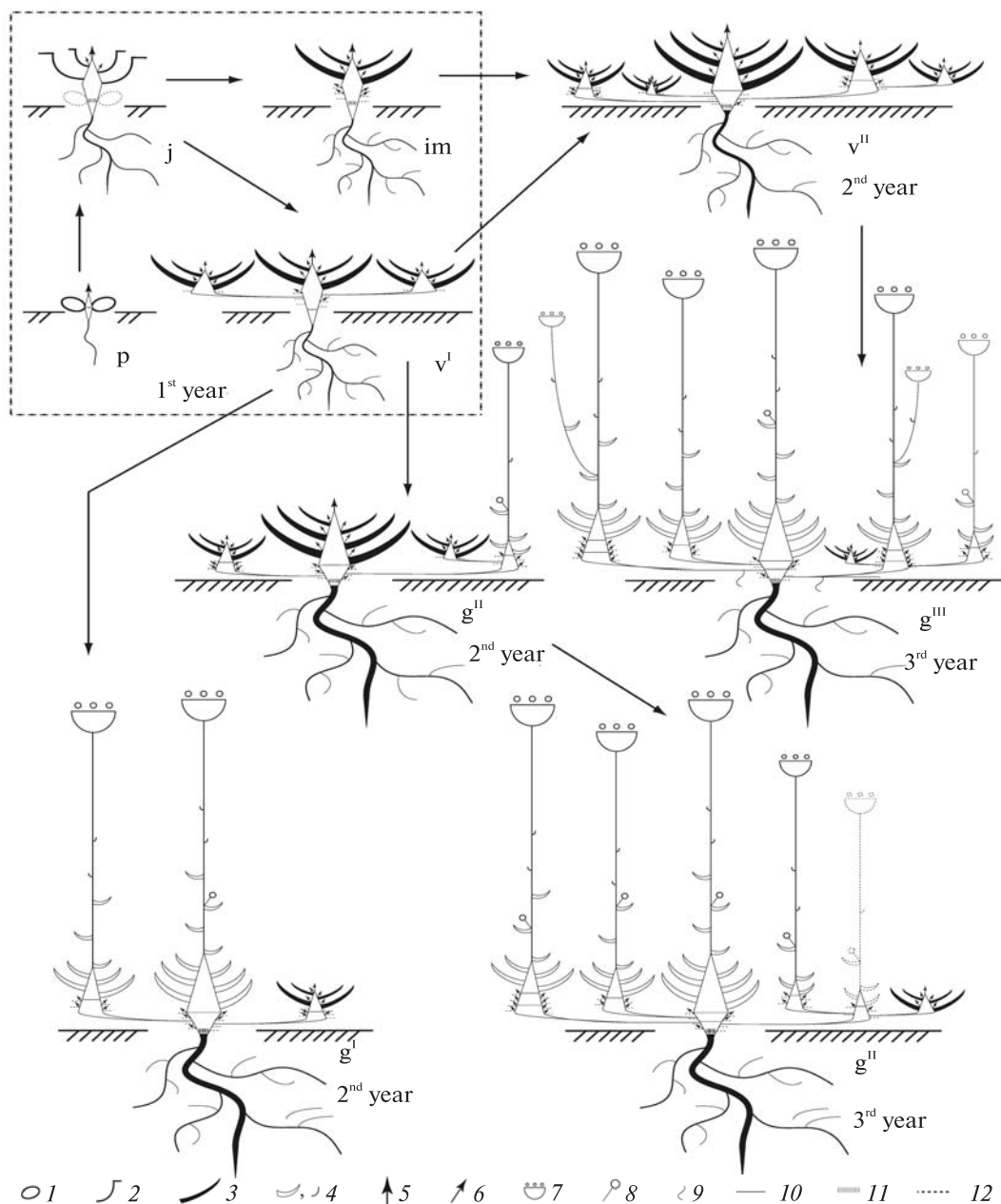


Рис. 1. Онторморфогенез *Anthemis sterilis* в умовах Карадагу:

1 – сім'ядольні листки; 2 – листки ювенільних особин; 3 – листки вегетативних пагонів; 4 – листки різних структурно-функціональних зон річного квітконосного пагона; 5 – верхівкова брунька; 6 – брунька поновлення; 7 – елементарне суцвіття; 8 – зародковий або недорозвинений бічний квітконосний пагін; 9 – ефемерний додатковий корінь; 10 – межа річних пагонів; 11 – сім'ядольний вузол; 12 – відмерлі структури

Fig. 1. Ontogenesis of *Anthemis sterilis* under conditions of Karadag:

1 – cotyledons; 2 – leaves of juvenile individuals; 3 – leaves of vegetative shoots; 4 – leaves of different structural and functional zones of annual flowering shoot; 5 – apical bud; 6 – renovation bud; 7 – elementary inflorescence; 8 – embryonic or underdeveloped lateral flowering shoot; 9 – ephemeral complementary root; 10 – the boundary of annual shoots; 11 – cotyledon node; 12 – eliminated structures

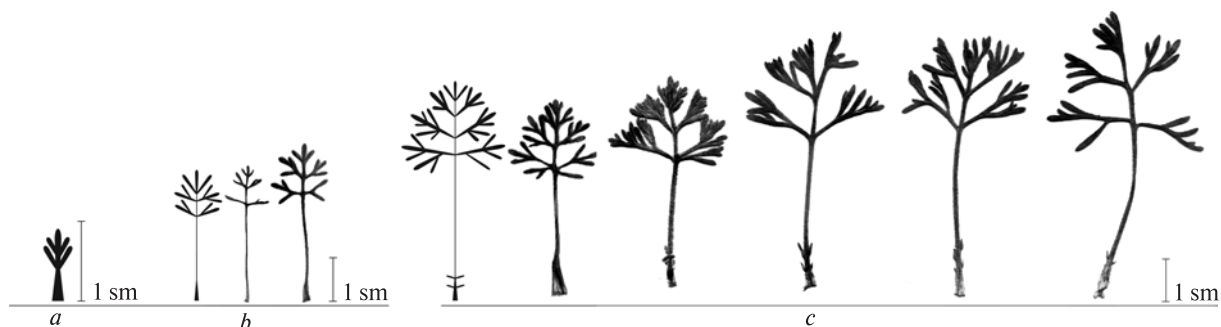


Рис. 2. Листки різновікових особин *Anthemis sterilis*:

a – перші справжні листки ювенільних особин; *b* – типові розеткові листки ювенільних особин; *c* – типові розеткові листки іматурних, віргінільних особин та вегетативних пагонів генеративних особин

Fig. 2. Leaves of *Anthemis sterilis* of different age:

a – first genuine leaves of juvenile individuals; *b* – typical rosette leaves of juvenile individuals; *c* – typical rosette leaves of immature and virginal individuals and vegetative shoots of generative individuals

тонкий, неглибоко борозенчастий черешок з дещо розширеною, з країв вузько-сухоплівчастою основою (див. рис. 2, *b*). Листкові пластинки округло-яйцеподібні (1,0–1,3 см завдовжки, 0,9–1,3 см завширшки), розсічені або двічірозсічені, складаються з термінального та двох пар бічних супротивних (інколи чергових) лопатевих або розсічених сегментів I порядку. Всі сегментики цілокраї, еліптичні або довгасті (1,2–6,0 мм завдовжки, 0,2–1,0 мм завширшки), із загостреною верхівкою та дещо відтягнутою основою.

Листки густошерстисті. Трихоми прості, сидячі, павутинні, надають органам рослини сіруватого відтінку. Під павутинними волосками спорадично трапляються розміщені на ніжках 3-4-клітинні залозисті волоски з дещо сплюснутою верхівкою. Таке опушення характерне і для листків дорослого типу (в іматурних, віргінільних та генеративних особин).

Іматурний віковий стан (im) виділяємо в особин, у яких головний пагін у перший вегетаційний період має приріст з листками дорослого типу або перехідними листками, при цьому базального галузнення пагона не спостерігається, а його первинна структура зберігається.

Особини, первинні пагони яких наприкінці першого або у наступному вегетаційному періоді галузяться і переходять до фази мор-

фогенезу — первинного куща, відносимо до віргінільних.

Віргінільний віковий стан (v). Рослини цього вікового стану проходять фази морфогенезу первинного куща та нещільного куща. Первинний пагін упродовж усього віргінільного періоду продовжує моноподіально наростати, зберігаючи розеткову структуру. Бічні пагони у складі куща також розеткові, розвиваються як пагони збагачення (з незимуючих бруньок) або як пагони поновлення.

Виділено два варіанти розвитку віргінільних особин. За першого ювенільні особини в умовах достатнього зволоження та оптимального температурного режиму починають галузитися і переходять у віргінільний стан наприкінці першого вегетаційного періоду. Первинний куш таких особин утворений головним та (1)2–5(6) пізньолітньо-осінніми бічними розетковими пагонами ($j \rightarrow v^1$), (див. рис. 1).

У особин, які розвиваються за другим варіантом, початок галузнення, а відповідно, й перехід від іматурного до віргінільного стану відбувається на другий рік після проростання насіння. При інтенсивному весняному та осінньому пагоноутворенні у них формується нещільний куш із 8–14 пагонів ($im \rightarrow v^{11}$), (див. рис. 1).

У віргінільних особин головний корінь потовщується і витягується (8–15 см завдовжки,

0,2—0,4 см у діаметрі), його перидерма стає поздовжньо-зморшкуватою, збільшується кількість бічних скелетних (до 10 шт.) та додаткових коренів. Базальні частини розеткових пагонів з аксілярними бруньками та рештками відмерлих листків утворюють мініморезиди конодію (термін Є.Л. Нухимовського) [14] 0,7—2,5 см завдовжки. Конодій розгалужений, напівзанурений у ґрунт, частково здерев'янілий.

Розеткові листки віргінільних рослин (листки дорослого типу) відрізняються від таких ювенільних та іматурних особин більшими розмірами та більшим ступенем розсіченості листової пластинки (див. рис. 2, с). Черешки 2,0—3,8 см завдовжки, часто при основі з більш або менш розвиненою асимілюючою листовою тканиною у вигляді 1-2 пар супротивних (рідше — чергових) цілокраїх довгастих сегментів (1,0—2,0 мм завдовжки, до 0,2 мм завширшки). Листкові пластинки в обрисі округло-яйцеподібні (1,2—2,3 см завдовжки, 1,1—2,4 см завширшки), двічі та тричі розсічені, складаються з термінального та 3-4 пар супротивних (інколи — чергових) сегментів I порядку, сегментики лінійні або довгасті (0,4—1,2 см завдовжки, 0,3—0,6 мм завширшки).

У віргінільному стані рослини перебувають від 1 до 2 років.

Онтобіоморфи рослин генеративного періоду

Градацію генеративного періоду на молоді, зрілі та старі генеративні вікові стани не проводили, оскільки особини *A. sterilis* розвиваються за дворічним або малорічним циклом як монокарпіки чи олігокарпіки.

З огляду на циклічність розвитку головного та бічних пагонів, кількість репродуктивних циклів і, відповідно, тривалість генеративного періоду, виділяємо три варіанти розвитку генеративних особин.

I. Особини, які розвиваються прискореними темпами ($v^1 \rightarrow g^1$), (див. рис. 1). За достатньої кількості весняних опадів зацвітають на другий рік життя. Квітконосні прирости формують як дициклічний первинний, так і озимі моноциклічні бічні пагони (5—6 шт.). Незважаючи на те, що у таких особин (1)2—4(5) біч-

них пагонів залишаються розетковими вегетативними, після цвітіння рослини завжди елімінують, розвиваючись як **дворічні монокарпіки**.

II. Особини, які також розвиваються прискореними темпами ($v^1 \rightarrow g^{II}$), (див. рис. 1). Зацвітають на другий рік життя за рахунок формування квітконосних приростів незначної частини (1—3) озимих моноциклічних бічних пагонів. При цьому розвиток первинного пагона затримується, він олігоциклічний і зацвітає лише на третій рік. Більш рясне цвітіння цих особин на третьому році життя забезпечується формуванням квітконосних приростів у більшості бічних пагонів (10—15 шт.) різного ритму розвитку: олігоциклічних (відростають восени першого року життя особини), дициклічних (відростають навесні другого року життя особини), озимих моноциклічних (відростають восени другого року життя). Після відцвітання первинного пагона рослини завжди елімінують.

Таким чином, ці особини є **олігокарпіками**, оскільки їх генеративний період триває два роки внаслідок різного ритму розвитку первинного та бічних пагонів.

III. Особини, які перебувають у віргінільному стані більш тривалий час. Зацвітають лише на третій рік життя ($im \rightarrow v^{II} \rightarrow g^{III}$, $v^1 \rightarrow v^{II} \rightarrow g^{III}$), (див. рис. 1), формуючи 15—30 (60) напіврозеткових квітконосних та 4—6 розеткових вегетативних пагонів. Первинний та бічні пагони цих особин одночасно утворюють квітконосні прирости. За ритмом розвитку первинний пагін — олігоциклічний, бічні — олігоциклічні, дициклічні або озимі моноциклічні. Тривалість генеративного періоду цих особин становить один рік, тому вони належать до **малорічних монокарпіків**.

Генеративні рослини охарактеризованих груп мають різну життєвість, що виявляється в їх габітуальних ознаках. Так, у особин перших двох груп квітконосних пагонів менше, а кущі більш компактні та низькорослі — (8)10—15(18) см заввишки. Особини третьої групи більш потужні, багатопагонові, високорослі — (10)18—40(45) см заввишки.

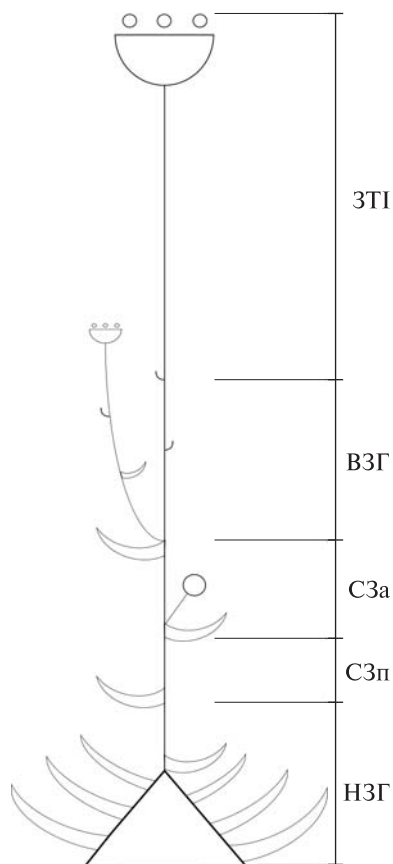


Рис. 3. Схема структурно-функціонального зонування річного квітконосного пагона *Anthemis sterilis*: НЗГ — нижня зона гальмування; СЗп — пасивна симультативна зона; СЗа — активна симультативна зона; ВЗГ — верхня зона гальмування; ЗТІ — зона термінальної інфлоресценції

Fig. 3. The scheme of structural and functional zoning of annual flowering shoot of *Anthemis sterilis*:

НЗГ — the lower inhibition zone; СЗп — passive simultaneous zone; СЗа — active simultaneous zone; ВЗГ — the upper inhibition zone; ЗТІ — the terminal inflorescence

У підземній сфері монокарпічних генеративних особин зберігається конодій, а в олігокарпічних формується каудекс. Головний корінь 15—20 см завдовжки, 0,5—1,0 см у діаметрі, має численні бічні та додаткові корені. Спостерігається злущування перидерми та її відмирання. Інколи у рослин з високою життєвістю спостерігається ефемерне обкорінення конодію та каудексу, ймовірно, для поліпшення всмоктування вологи, оскільки значна

кількість опадів випаровується, не встигаючи проникнути у субстрат. Проте утворення 1—4 додаткових коренів на підземних пагонах не забезпечує навіть часткову дезінтеграцію рослин, оскільки вони елімінують після цвітіння.

Веgetативні пагони розеткові, їх листки за формою не відрізняються від таких у віргінільних особин, але вони дещо більші за розмірами: черешок 2,8—4,0 см завдовжки, листові пластинки 2,0—3,0 см завдовжки, 1,9—3,0 см завширшки (див. рис. 2, с).

Квітконосні пагони за структурою — напіврозеткові (рис. 3). При основі їх річного квітконосного приросту формується серія вкорочених метамерів (4—6) із розетковими листками, які морфологічно відрізняються від таких вегетативних пагонів. Ці листки не мають вираженого черешка, оскільки вздовж усієї осі листової пластинки розвивається листові тканина у вигляді окремих сегментів з різним характером розсіченості (рис. 4, а). У верхній половині формуються термінальний і 2—3 пари супротивних (інколи чергових) двічі- та тричі розсічених сегментів I порядку. На деякій відстані (1,0—1,5 см) від цієї групи сегментів розташовані 2—3 пари супротивних (інколи чергових) цілокраїх довгастих (0,4—0,6 см завдовжки, до 0,5 мм завширшки) сегментів, а при основі листка ще 2—4 пари таких самих за формою сегментів, але меншого розміру (0,1—0,4 см завдовжки, до 0,3 мм завширшки). Листкова пластинка довгасто-оберненойцеподібна (3,0—4,5 см завдовжки, 1,1—1,6 см завширшки). Розеткові листки недовговічні, засихають ще до розгортання квітконосного приросту.

Решта метамерів квітконосного приросту мають видовжені міжвузля. Листки 3—6 нижніх метамерів за формою подібні до розеткових, але більшого розміру (3,5—5,5 см завдовжки, 1,8—2,5 см завширшки) (див. рис. 4, а). У пазухах цих листків, як і у пазухах розеткових, бруньки слабо диференційовані, тому ці метамери віднесено до нижньої зони гальмування (НЗГ) (див. рис. 3).

Пасивну симультативну зону (СЗп) (термін О.Ф. Щербакової, М.С. Калістої) [22] склада-

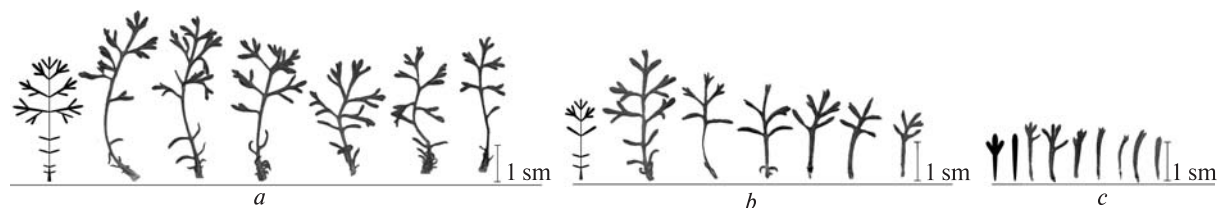


Рис. 4. Листкова серія річного квітконосного пагона генеративних особин *Anthemis sterilis*:

a — листки нижньої зони гальмування; *b* — листки пасивної та активної симультативної зони; *c* — листки верхньої зони гальмування

Fig. 4. Leaf series of annual flowering shoot of generative individuals of *Anthemis sterilis*:

a — leaves of the lower inhibition zone; *b* — leaves of the passive and active simultaneous zone; *c* — leaves of the upper inhibition zone

ють 2—4 метамери із зародковими або недорозвиненими бічними квітконосними пагонами, активну (С3а) — 1—2 метамери з паракладіями (див. рис. 3). Покривні листки у цих зонах за формою суттєво не відрізняються від листків НЗГ, проте у них менший ступінь розсіченості (див. рис. 4, *b*).

Вище розвиваються 3—6 метамерів із стерильними листками, які утворюють верхню зону гальмування (ВЗГ) (див. рис. 3). У цій зоні спостерігається поступова редукція листків від розсічених до цілокраїх довгастих 0,4—1,4 см завдовжки, 0,5—1,0 мм завширшки (див. рис. 4, *c*).

Завершує структуру пагона зона термінальної інфлоресценції (ЗТІ) — верхівковий кошик, при основі якого розвивається єдиний метамер з довгим міжвузлям (4—20 см) (див. рис. 3). Таким чином, за довжиною вся улиснена частина пагона (НЗГ, С3п, С3а, ВЗГ з листками серединної формації) дорівнює або дещо перевищує неулиснену (ЗТІ з листками верхівкової формації — листочками обгортки кошика).

Порівняння зонування квітконосних пагонів різного ритмотипу дало змогу встановити їх відмінності. Із збільшенням циклічності розвитку пагонів дещо збільшується метамерна ємність усіх структурно-функціональних зон. Для олігоциклічних пагонів більш характерна С3а.

Стебла квітконосних пагонів циліндричні з опуклими округлими виступами. Кошики напівкулясті, 1,5—4,0 см у діаметрі, з опуклим квітколожем. Листочки напівкулясто-дзвони-

коподібної обгортки яйцеподібні, 0,3—0,6 см завдовжки, до 0,2 см завширшки, блідо-жовті, із загостреною верхівкою, округлою основою, бурю сухоплівчатою облямівкою до 0,3—0,5 см завширшки та виразною центральною жилкою, яка на початку цвітіння має зелене забарвлення, а пізніше набуває бурого кольору. Всі листочки з абаксiального боку густо (інколи — менш густо) опушені павутинними трихомами, а з адаксiального — голі. Приквітки загального квітколожя ланцетоподібні, 0,5—0,7 см завдовжки і 0,1—0,2 см завширшки, із загостреною та зубчатою верхівкою, плівчасті, білуваті, з виразною центральною жилкою. Язичкові квітки з довгасто-еліптичним відгинном, 7—13 см завдовжки, 3,0—5,5 мм завширшки, двічі- або тричіроздільним на верхівці. Трубочасті квітки до 3,5 мм завдовжки, дзвоникоподібно розширені, яскраво-жовті на верхівці на відміну від нижньої білуватої частини трубки, відгин з п'ятьма зубцями.

Висновки

Установлено, що особини *Anthemis sterilis* проходять простий онтоморфогенез, який включає латентний, прегенеративний (ювенільний, іматурний, віргiнiльний вікові стани) та генеративний періоди. З огляду на монокарпічність або олігокарпічність особин, а також їх малорічність, градацію на вікові стани генеративного періоду не проводили, а постгенеративний період не виділяли.

Поліваріантність онтоморфогенезу дворічних та малорічних монокарпічних, а також

олігокарпічних особин виду визначається строками переходу до віргінільного вікового стану та загальною тривалістю прегенеративного періоду; скорельованістю розвитку первинного та бічних пагонів у кущі; здатністю до повторення репродуктивного циклу. Так, при прискоренні темпів прегенеративного та генеративного розвитку всі ресурси пластичних речовин витрачаються на одночасне та одноразове формування квітконосних приростів більшості пагонів — первинного та бічних. Такі рослини не здатні до повторення репродуктивного циклу і є дворічними монокарпіками.

У разі прискореного прегенеративного розвитку та затримки у генеративному періоді відбувається збільшення як порядку галузнення первинного та бічних пагонів, так і циклічності їх розвитку. У таких особин виявляється асинхронність розвитку первинного та бічних пагонів. Зазвичай у перший рік цвітіння лише незначна кількість бічних пагонів формують квітконосні прирости. Первинний пагін та більша частина бічних пагонів зацвітають на наступний рік. Це дає змогу реалізуватися таким особинам за олігокарпічним циклом, продовжуючи своє існування після першої репродукції.

Особини, які повільно проходять прегенеративний період, розвиваються за типом малорічних монокарпиків.

В особин різних біоморф встановлено також прояв розмірної поліваріантності. Малорічні монокарпіки за комплексом морфометричних показників надземної сфери є більш високожиттєвими порівняно з дворічними монокарпіками, які характеризуються найнижчим рівнем життєвості.

Для онтоморфогенезу особин виду встановлено послідовну зміну фаз морфогенезу: первинний пагін [р, j, im] → первинний кущ [v^I, g^I] → нещільний кущ [v^{II}, g^{II}, g^{III}].

У структурі річного квітконосного пагона виділено такі функціональні зони: нижня зона гальмування, пасивна та активна симультативні зони, верхня зона гальмування та зона термінальної інфлоресценції. Для кожної із

зон встановлено метамерну ємність та морфологічні особливості листків.

Морфоструктурна поліваріантність особин *A. sterilis* різних біоморф виявляється, зокрема, в особливостях структурно-функціонального зонування їх квітконосних пагонів.

Отримані дані можуть бути використані у систематиці рослин для уточнення видових діагнозів.

1. Аггеенко В.Н. Обзор растительности Крыма с топографической и флористической точки зрения с приложением перечисления ложечетных (*Thalimiflorae*) от *Ranunculaceae* до *Capparidaceae*, дикорастущих на Таврическом полуострове / В.Н. Аггеенко. — СПб., 1897. — С. 95.
2. Борисова И.В. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав / И.В. Борисова, Г.А. Попова // Ботан. журн. — 1990. — Т. 75, № 10. — С. 1420—1426.
3. Голубев В.Н. Биологическая флора Крыма / В.Н. Голубев. — 2-е изд. — Ялта: НБС-ННЦ, 1996. — 126 с.
4. Дидух Я.П. Карадагский природный заповедник / Я.П. Дидух, Ю.Р. Шеляг-Сосонко. — К.: Наук. думка, 1982. — 152 с.
5. Доброчаева Д.Н. *Anthemis* L. / Д.Н. Доброчаева // Флора Крыма. — Ялта, 1969. — Т. 3, вып. 3. — С. 267—272.
6. Доброчаева Д.Н. Род Пулавка — *Anthemis* L. / Д.Н. Доброчаева // Определитель высших растений Украины. — К.: Наук. думка, 1987. — С. 332—334.
7. Доброчаева Д.М. Рід Роман — *Anthemis* L. / Д.Н. Доброчаева // Флора УРСР. — Т. 11. — К.: Вид-во АН УРСР, 1962. — С. 202—227.
8. Дубовик О.Н. Флорогенез крымско-новороссийской провинции / О.Н. Дубовик; отв. ред. В.В. Новосад. — К.: Фитон, 2005. — 180 с.
9. Ена А.В. Феномен флористического эндемизма и его проявления в Крыму: Дис. на соискание научной степени д-ра биол. наук.: 03.00.05. / А.В. Ена. — К., 2009. — С. 137.
10. Жукова Л.А. Поливариантность онтогенеза луговых растений / Л.А. Жукова // Журн. общ. биол. — 1986. — № 1. — С. 104—114.
11. Жукова Л.А. Поливариантность развития растений / Л.А. Жукова, Л.Б. Смирнова // Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). — М.: Наука, 1988. — С. 28—33.
12. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф / О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова, Н.А. Торопова, Л.Д. Фаликов // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). — М.: Наука, 1976. — С. 14—43.

13. Миронова Л.П. Сосудистые растения Карадагского заповедника // Флора и фауна заповедников / Л.П. Миронова, Л.Н. Каменских. — М., 1995. — Вып. 58. — 104 с.
14. Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений: Теория организации биоморф / Е.Л. Нухимовский. — М.: Недра, 1997. — Т. 1.— 630 с.
15. Приложение 1 к Постановлению Верховной Рады Автономной Республики Крым 21.06.2013 № 1323-6/13 о видах растений, подлежащих особой охране на территории Автономной Республики Крым. Режим доступа: <http://zakon4.rada.gov.ua/knum/show/rb1323002-13>
16. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т.А. Работнов // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. — М.; Л.: Наука, 1950. — 176 с.
17. Рубцов Н.И. Краткий обзор эндемиков флоры Крыма / Н.И. Рубцов // Тр. Гос. Никит. ботан. сада. — 1959. — Т. 29. — С. 51.
18. Рындина Г.П. Род *Anthemis* L. — Пупавка / Г.П. Рындина // Определитель высших растений Крыма. — Л.: Наука, Ленинград. отд., 1972. — С. 476—478.
19. Уранов А.А. Возрастной состав фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов / А.А. Уранов // Биол. науки. — 1975. — № 2. — С. 7—34.
20. Федоров А.А. Род Пупавка — *Anthemis* L. / А.А. Федоров // Флора СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. — Т. 26. — С. 9—66.
21. Цвелев Н.Н. Род Пупавка — *Anthemis* L. / Н.Н. Цвелев // Флора европейской части СССР. — СПб.: Наука, 1994. — Т. 7. — С. 106—113.
22. Щербакова О.Ф. Структурно-функциональная организация многолетних цветоносных побегов монокарпика *Crambe koktebelica* (Junge) N. Busch / О.Ф. Щербакова, М.С. Калистая // Промышленная ботаника. — 2013. — Вып. 13. — С. 102—108.
23. *Fernandes R.B. Anthemis* L. / R.B. Fernandes // Flora Europaea. — Cambridge: Cambridge Univer. Press, 1976. — Vol. 4. — P. 145—159.
24. *Troll W. Die Infloreszenzen.*— Jena: Fischer Verlag, 1964. — Bd. 1. — 615 S.
2. *Borisova, I.V.* (1990), Raznoobrazie funkcional'no-zonal'noj struktury pobegov mnogoletnih trav [Diversity of functional and zonal structure of shoots of perennial grasses]. *Botanicheskij zhurnal* [Botanical Journal], vol. 75, N 10, pp. 1420—1426.
3. *Golubev, V.N.* (1996), *Biologicheskaja flora Kryma* [The Biological Flora of Crimea], 2nd ed., Jalta, NBS — NNC, 126 p.
4. *Diduh, Ja.P. and Sheljag-Sosonko, Ju.R.* (1982), *Karadagskij prirodnyj zapovednik* [Karadag Natural Reserve], Kyiv, Nauk. dumka, 152 p.
5. *Dobrochaeva, D.N.* (1969), *Anthemis* L. [*Anthemis* L.]. *Flora Kryma* [Flora of Crimea], Jalta, vol. 3, pp. 267—272.
6. *Dobrochaeva, D.N.* (1987), *Rod Pupavka — Anthemis* L. [The genus *Anthemis* — *Anthemis* L.]. *Opredelitel' vysshih rastenij Ukrainy* [The Identifier of Higher Plants of Ukraine], Kyiv, Naukova dumka, pp. 332—334.
7. *Dobrochajeva, D.M.* (1962), *Rid Roman — Anthemis* L. [The genus *Anthemis* — *Anthemis* L.]. *Flora URSS* [Flora of the Ukrainian SSR], Kyiv, Vyd-vo AN URSS, vol. 11, pp. 202—227.
8. *Dubovik, O.N.* (2005), *Florogenez krymsko-novorossijskoj provincii* [The Florogenesis of Crimea-Novorossiysk Province], Kyiv: Fiton, 180 p.
9. *Ena, A.V.* (2009) *Fenomen floristicheskogo jendemizma i ego projavlenija v Krymu*. Dis. ... d-ra biol. nauk [The Phenomenon of Floristic Endemism and its Manifestation in Crimea. Doctoral thesis], Kyiv, p. 137.
10. *Zhukova, L.A.* (1986), *Polivariantnost' ontogeneza lugovyh rastenij* [The polyvariety ontogenesis of meadow plants]. *Zhurnal obshhej biologii* [Journal of General Biology], N 1, pp. 104—114.
11. *Zhukova, L.A. and Smirnova, L.B.* (1988), *Polivariantnost' razvitija rastenij* [The polyvariety of plant development]. *Cenopopuljacionno biologii* [Coenopopulations of Plants (Essays on Population Biology)], Moscow: Nauka, pp. 28—33.
12. *Smirnova, O.V., Zaugol'nova, L.B., Toropova, N.A. and Falikov, L.D.* (1976), *Kriterii vydelenija vozrastnyh sostojanij i osobennosti hoda ontogeneza u rastenij razlichnyh biomorf* [The criteria of selection of age states and features of ontogenesis process in plants of different biomorphs]. *Cenopopuljacionno biologii* [Coenopopulations of Plants (the Basic Concepts and Structure)], Moscow: Nauka, pp. 14—43.
13. *Mironova, L.P. and Kamenskih, L.N.* (1995), *Sosudistye rastenija Karadagskogo zapovednika* [The vascular plants of Karadag Reserve]. *Flora i fauna zapovednikov* [Flora and Fauna of Reserves], Moscow, 58, 104 p.
14. *Nuhimovskij, E.L.* (1997), *Osnovy biomorfologii semennyh rastenij: Teorija organizacii biomorf* [The Fundamentals of Biomorphology of Seed Plants: Organization Theory of biomorphs], Moscow: Nedra, 630 p.

REFERENCES

15. *Prilozhenie 1 k Postanovleniju Verhovnoj Rady Avtonomnoj Respubliki Krym 21.06.2013 № 1323-6/13 o vidah rastenij, podlezhashhij osoboju ohrane na territorii Avtonomnoj Respubliki Krym [Appendix 1 to the Resolution of the Verkhovna Rada of the Autonomous Republic of Crimea 21.06.2013 № 1323-6/13 on Plant Species to be Especially Protected in the Territory of the Autonomous Republic of Crimea]. (2013), <http://zakon4.rada.gov.ua/krym/show/rb1323002-13>*
16. *Rabotnov, T.A.* (1950), Zhiznennyj cikl mnogoletnih travjanistyh rastenij v lugovyh cenoazah [The life cycle of perennial herbaceous plants in the meadow cenoses]. Trudy BIN AN SSSR. Serija. 3. Geobotanika [Proceedings of BIN AS USSR. Series 3. Geobotany], Moscow; Leningrad: Nauka, 176 p.
17. *Rubcov, N.I.* (1959), Kratkij obzor jendemov flory Kryma [A brief overview of endemics of flora of Crimea]. Trudy Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada [Proceedings of the State Nikita Botanical Garden], vol. 29, p. 51.
18. *Ryndina, G.P.* (1972), Rod *Anthemis* L. — Pupavka [The genus *Anthemis* L.] Opredelitel' vysshih rastenij Kryma [The Identifier of Higher Plants of Crimea], Leningrad: Nauka, Leningradskoe otdelenie, pp. 476—478.
19. *Uranov, A.A.* (1975), Vozrastnoj sostav fitocenopuljacij kak funkcija vremeni i jenergeticheskij volnovyh processov [The age structure of phytocenopulations as a function of time and energetic wave processes]. Biologicheskie nauki [Biological Sciences], N 2, pp. 7—34.
20. *Fedorov, A.A.* (1961), Rod Pupavka — *Anthemis* L. [The genus *Anthemis* L.]. Flora SSSR [Flora of the USSR], Moscow; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, vol. 26, pp. 9—66.
21. *Cvelev, N.N.* (1994), Rod Pupavka — *Anthemis* L. [The genus *Anthemis* L.]. Flora evropejskoj chasti SSSR [Flora of the European Part of the USSR], St. Petersburg, Nauka, vol. 7, pp. 106—113.
22. *Shherbakova, O.F. and Kalistaja, M.S.* (2013), Strukturno-funkcional'naja organizacija mnogoletnih cvetonosnyh pobegov monokarpika *Crambe koktebelica* (Junge) N. Busch [The structural and functional organization of perennial flower-bearing shoots of the monocarp *Crambe koktebelica* (Junge) N. Busch]. Promyshlennaja botanika [Industrial botany], 13, pp. 102—108.
23. *Fernandes, R.B.* (1976), *Anthemis* L. Flora Europaea, Cambridge, Cambridge University Press, vol. 4, pp. 145—159.
24. *Troll, W.* (1964), Die Infloreszenzen. Jena: Fischer Verlag, Bd. 1., 615 S.

Рекомендував до друку В.І. Мельник
Надійшла до редакції 30.03.2015 р.

М.С. Калистая, О.Ф. Щербакова, В.В. Новосад

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

ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ ОНТОМОРФОГЕНЕЗА
КРЫМСКОГО ЭНДЕМИЧЕСКОГО РАРИТЕТНОГО
ВИДА *ANTHEMIS STERILIS* STEVEN (*ASTERACEAE*
BERCHT. ET J. PRESL)

В природных популяциях *Anthemis sterilis* Steven в условиях Карадага выделено три основных варианта онтоморфогенетического развития особей вида. По первому варианту особи развиваются ускоренными темпами как двулетние монокарпики, по второму и третьему — медленнее, как малолетние монокарпики или олигокарпики. В онтоморфогенезе особей вида разных биоморф выделены три периода (латентный, прегенеративный и генеративный) и 5 возрастных состояний (проростки, ювенильный, иматурный, виргинильный и генеративный). Приведены диагностические признаки возрастных состояний и обобщающая схема онтоморфогенеза. Выделены фазы морфогенеза особей. Установлена размерная и морфоструктурная поливариантность особей разных биоморф. Выяснено, что на проявление разных типов поливариантности существенно влияют эколого-ценотические условия местопроизрастаний.

Ключевые слова: онтоморфогенез, поливариантность развития, фазы морфогенеза, *Anthemis sterilis*.

M.S. Kalista, O.F. Scherbakova, V.V. Novosad

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

POLYVARIANCE OF ONTOMORPHOGENESIS
OF THE CRIMEAN ENDEMIC RARE SPECIES
ANTHEMIS STERILIS STEVEN (*ASTERACEAE*
BERCHT. ET J. PRESL)

Three basic variants of ontomorphogenesis development of individuals were detected in natural populations of *Anthemis sterilis* Steven under condition of Karadag. According to the first variant the individuals develop faster as biennial monocarpics, and to the second and third — they develop slower as short-lived monocarpics or oligocarpics. Three periods (latent, pregenerative and generative) and 5 age states (seedlings, juvenile, immature, virginal and generative) were detected in ontomorphogenesis of species individuals of different biomorphs. In this paper the diagnostic indicators of age states are given and the generalized scheme of ontomorphogenesis was created. The phases of morphogenesis of individuals are detected. The size and morphological polyvariance of individuals of different biomorphs was ascertained. It was found that ecological and coenotic conditions of habitats have significant influence on the appearance of different types polyvariance.

Key words: ontomorphogenesis, polyvariant development, phases of morphogenesis, *Anthemis sterilis*.