

УДК 581.16:502.7 (477.75)

М.С. Каліста, О.Ф. Щербакова

Національний науково-природничий музей НАН України  
вул. Б. Хмельницького, 15, м. Київ, 01601 Україна  
e-mail: botmuseum@ukr.net

## ОСОБЛИВОСТІ НАСІННЕВОГО РОЗМНОЖЕННЯ ТА РЕПРОДУКТИВНА СТРАТЕГІЯ *CRAMBE KOKTEBELICA* (JUNGE) N. BUSCH

Вузьколокальний ендемік, раритетний вид, насіннєве розмноження, репродуктивна стратегія

**ОСОБЛИВОСТІ НАСІННЕВОГО РОЗМНОЖЕННЯ ТА РЕПРОДУКТИВНА СТРАТЕГІЯ *CRAMBE KOKTEBELICA* (JUNGE) N. BUSCH.** М.С. Каліста, О.Ф. Щербакова. – Вивчено особливості репродуктивної біології раритетного виду *Crambe koktebelica* (Junge) N. Busch. Охарактеризовано особливості будови квітки, плодів, насіння, флоральної зони, перших етапів проростання насіння. Досліджено фактичну та потенційну насіннєву продуктивність виду в умовах природних місцезростань.

**ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ И РЕПРОДУКТИВНАЯ СТРАТЕГИЯ *CRAMBE KOKTEBELICA* (JUNGE) N. BUSCH.** М.С. Калистая, О.Ф. Щербакова. – Изучены особенности репродуктивной биологии раритетного вида *Crambe koktebelica* (Junge) N. Busch. Охарактеризованы особенности строения цветка, плодов, семян, флоральной зоны, первых этапов прорастания семян. Исследованы фактическая и потенциальная семенная продуктивность вида в условиях природных мест произрастания.

**PECULIARITIES OF THE SEED REPRODUCTION AND REPRODUCTIVE STRATEGY OF *CRAMBE KOKTEBELICA* (JUNGE) N. BUSCH.** M.S. Kalista, O.F. Scherbakova – The peculiarities of reproductive biology of the rare species *Crambe koktebelica* (Junge) N. Busch are studied. The structural peculiarities of a flower, fruits, seeds, floral zone and the first stages of seed germination are described. The actual and potential of seed productivity of the species in natural habitats are investigated.

Катран коктебельський *Crambe koktebelica* (Junge) N. Busch – вузьколокальний ендемічний вид, представлений кількома лінійними або локальними популяціями, орієнтованими вздовж узбережжя Чорного моря в районі гірсько-вулканічного масиву Карадаг та Коктебельської бухти. Вид приурочений до вкрай несприятливих умов існування на бідних глинистих та щебенистих зсувних, обвальних схилах, що знаходяться під впливом руйнівної діяльності штормів. Екстремальність умов місцезростань виявляється через дефіцит вологозабезпечення, високі ксеротермічні показники впродовж вегетаційного періоду, підвищену щільність та малогумусність субстрату, ерозійні процеси, нестійкість снігового покриву, посилену вітрову діяльність тощо. Ендемічний статус, незначна кількість природних популяцій та стенотопність *C. koktebelica* є вирішальними чинниками, що зумовлюють його раритетність. Вид внесено до Червоної книги України (категорія – рідкісний) (Червона книга..., 2009), Додатку I Бернської конвенції (Convention..., 1979) та Міжнародного Червоного Списку (європейська категорія – Data Deficient (DD) – даних недостатньо; категорія країн Євросоюзу – Not evaluated (NE) – неоцінений) (Melnyk, Kell, 2011).

Дослідження спектру адаптивних можливостей *C. koktebelica*, які відіграють вирішальне значення для виживання виду в природних умовах, безперечно має наукову і практичну цінність. Одним із найважливіших показників життєздатності виду в конкретних умовах місцезростання є адаптаційний потенціал їхньої репродуктивної стратегії. Для раритетних видів актуальним є виявлення факторів, які на етапі репродукції лімітують чисельність популяцій або не забезпечують їх задовільного поновлення.

У літературі майже відсутні відомості стосовно морфологічних особливостей орга-

нів репродукції *C. koktebelica*, структурно-функціональної організації пагонової системи, показників насінневої продуктивності, закономірностей проростання насіння і розвитку сходів тощо. Результати вивчення репродуктивної біології цього раритетного виду стануть основою для розробки науково обґрунтованих дієвих заходів охорони, а також для його інтродукції в ботанічних садах і можливого впровадження у культуру як цінного декоративного та харчового виду.

#### Методика досліджень

Дослідження репродуктивної біології *C. koktebelica* проводили впродовж вегетаційного періоду 2011 р. у природних місцезростаннях. Враховуючи особливості роботи з червонокнижними видами, розкопування та вилучення рослин з природи намагалися уникати. Підрахунок більшості параметрів насінневої продуктивності проводили безпосередньо в природі, з модельних екземплярів вибірково збирали елементарні суцвіття. При підрахунку насінневої продуктивності на одну особину враховували середнє значення кількості квітконосних пагонів на особину, кількість паракладіїв, порядок їх галуження, кількість елементарних суцвіть на паракладіях, кількість бутонів і плодів на елементарних суцвіттях. Генералізована вибірка складалася з 25 генеративних особин. Для визначення параметрів насінневої продуктивності використовували загальноприйняті методи (Работнов, 1960; Вайнагий, 1974).

Визначення морфометричних показників органів репродукції проводили під стереоскопічним мікроскопом МБС-1. Моніторинг проростання насіння здійснювали в чашках Петрі при температурі 16–20°C. Частику насіння витримували при температурі 0–3°C, в умовах холодної стратифікації 24 години. Кількість пророслого насіння відображали у відсотках від загальної кількості насіння, використаного в досліді. Отримані проростки доводили до ювенільної фази розвитку при кімнатній температурі 18–20°C.

#### Результати досліджень

*C. koktebelica* – багаторічний каудексовий монокарпик. Монокарпичні пагони розвиваються як оліго-, поліциклічні зі зміною серії вкорочених річних приростів (фаза розетки) завершальним квітконосним модулем з видовженими метамерами. В типовому онтогенезі до фази квіткування рослини виду переходять на 3–5 році життя. В структурі монокарпичного пагону з повним циклом розвитку представлені нижня зона гальмування (малорозвинена) – зона поновлення (охоплює розеткову частину пагону), – середня зона гальмування (3–8 здебільшого видовжених метамерів квітконосного приросту) – зона збагачення (14–28 метамерів з паракладіями), – верхівкове суцвіття. У просторово-об'ємному вимірі надземної сфери найбільша частка припадає на зону збагачення, проте в загальній біомасі переважають потужні листки зони поновлення (7,5–44 см завд., 2,8–23,0 см завш.). При активізації розвитку аксілярних бруньок зони поновлення відбувається базитонне галуження первинного пагону і формування первинного куща з пагонами як з повним (1–8), так і з неповним циклами розвитку. Зі збільшенням загальної потужності особин зростає ефективність репродукції.

Загальна синфлоресценція *C. koktebelica* волотеподібна, нещільна (ажурна), розлога, 90–175 см завв., 75–155 см у діам. Елементарне суцвіття китицеподібне, ебрактеозне, від-



Рис. 1. Елементарне суцвіття *C. koktebelica* – ебрактеозна відкрита китиця.

крите, багатоквіткове – 22 (40)–50 (70), нещільне, квітки розкриваються від основи до верхівки (акропетально) (рис. 1). Елементарні суцвіття розташовані на паракладіях 1–3-го порядку.

У природних місцезростаннях *C. koktebelica* розмножується переважно насінневим шляхом, однак здатність до вегетативної рухливості за умов рухомого субстрату і вкорінення видовжених горизонтальних (столоноподібних) резидів каудексу не виключає можливості вегетативного розмноження рослин.

Нижче наводимо дані щодо морфологічних особливостей органів репродукції *C. koktebelica*.

Квітки на квітконіжках (0,5–1,2 завд.), без приквіток, бісиметричні. Елементи квітки вільні, циклічні (складаються з 6 кіл), двочленні (рис. 2). Квітконіжки тонкі, розсіяно опушені або голі, відхилені від осі суцвіття.

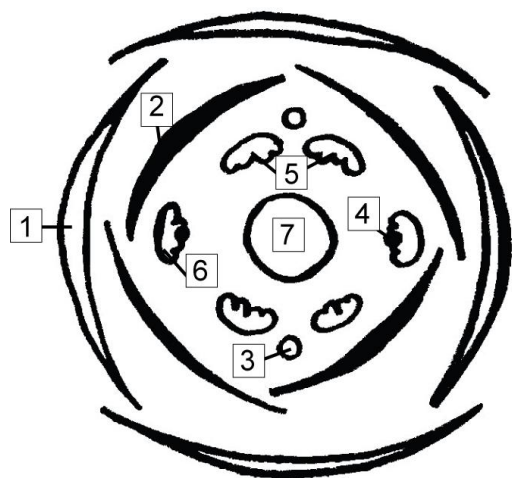


Рис. 2. Діаграма квітки *C. koktebelica*:

- 1 – чашолистки;
- 2 – пелюстки;
- 3 – великі нектарники;
- 4 – дрібні нектарники;
- 5 – короткі тичинки зовнішнього кола;
- 6 – довгі тичинки внутрішнього кола;
- 7 – маточка.

Зав'язь верхня, сидяча, довгаста, поверхня невиразно горбкувато-зморшкувата. Плацентажія краєбазальна. Насінний зачаток анакампілотропний, формується у верхньому члену зав'язі, у нижньому – редукований. Стовпчик дуже короткий, невиразний. Приймочка майже дорівнює діаметру зав'язі, округла, яскравозолотиста. Для *C. koktebelica* як і для інших видів цього роду характерне перехресне запилення, проте в літературі відмічається здатність до самозапилення (Беляєва, 1967).

Оскільки в ключах для визначення видів роду *Crambe* L. у різних флористичних зведеннях (Черняковская, 1936; Станков, 1947; Котов, 1953; Ball, 1964; Котов, 1979; Зернов, 2006) використовуються морфологічні ознаки будови плода *C. koktebelica*, ми зупинилися на його детальному описі. Плід *C. koktebelica* – несправжньо-двогніздний двочленний стручечок. При дозріванні він розпадається на 2 членики, нижній з яких недорозвинений, майже циліндричний (до 0,1 см у діам.) частіше залишається на плодоніжці при рослині. Верхній членник майже округлий (0,3–0,5 см у діам.), його оплодень при дозріванні з м'ясистої консистенції переходить у суху і стає твердим, опадає, в ґрунті частіше розпадається на дві стулки (рис. 4). Поверхня верхнього членника майже гладенька, неглибоко сітчасто-борозенчаста, по середній жилці і швах зростання плодолистків з неглибокими борозенками, в базальній частині іноді тонкочотиригранна, пісочного кольору. Дозріван-

Оцвітина подвійна. Чашечка з 4 вільних, розташованих двома колами, розсіяно опушених або голих з притупленою верхівкою та округлою основою, еліптичних чашолистків яскравозолотистого кольору, які під час цвітіння щільно прилягають до віночка, при плодах опадають. Віночок з 4 вільних, цілокраїх, білих, розсіяно опушених або голих пелюсток з широкоеліптичним (4,0–4,5 мм завд. і 3,8–4,3 мм завш.) відгином, округлою верхівкою та клиноподібно звуженою основою. Нігтик 0,5–1,2 мм завд., коротший за відгин. Андроцей із 6 вільних тичинок: 2 короткі тичинки зовнішнього кола без зубців, 4 довгі тичинки внутрішнього кола зубчасті (рис. 2, 3). При основі коротких тичинок з адаксіального боку розташовані дрібні нектарники (медові залозки), між парами довгих тичинок є 2 нектарники більшого розміру (рис. 2, 3). Тичинки зовнішнього кола коротші за маточку, а внутрішнього – майже рівні з нею. Тичинкові нитки зовнішніх тичинок відхилені, а внутрішніх – прямі. Пиляки всіх тичинок однакові, еліптичні, яскравозолотисті. Гінецей паракарпний.

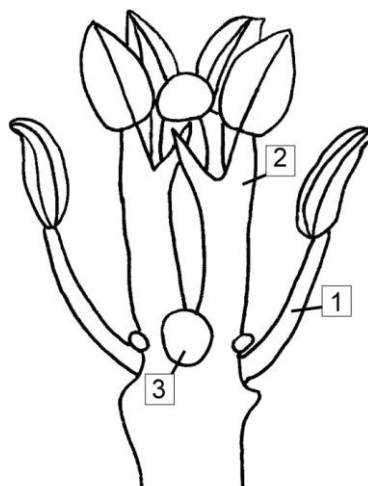


Рис. 3. Будова андроцею та розташування нектарників:

- 1 – дві короткі тичинки зовнішнього кола з дрібними нектарниками;
- 2 – довгі тичинки внутрішнього кола;
- 3 – великі нектарники.



Рис. 4. Верхній членок стручечка *C. koktebelica*.

5). Насінний рубчик дуже дрібний, трохи вдавнений, округлий. Насінний шов довгий, добре помітний, потовщений. Насіння не ослизнюється при зволоженні.

Зародок зігнутий, з плоскими, навпіл складеними вздовж середньої жилки сім'ядолями, які виконують запасуючу функцію та під час проростання асимілюють. Гіпокотиль-коренева вісь розташована між краями внутрішньої сім'ядолі з абаксiального боку (рис. 6). За класифікацією, розробленою Р. Веттштейном (Веттштейн, 1912), зародок поздовжньоскладчастий, з гіпокотилем, розташованим у заглибленні. Зародкова брунька та зародковий корінець мало-диференційовані, вони розвиваються на етапі проростання насіння.

Для насіння *C. koktebelica*, як і для інших видів роду, характерний період спокою,

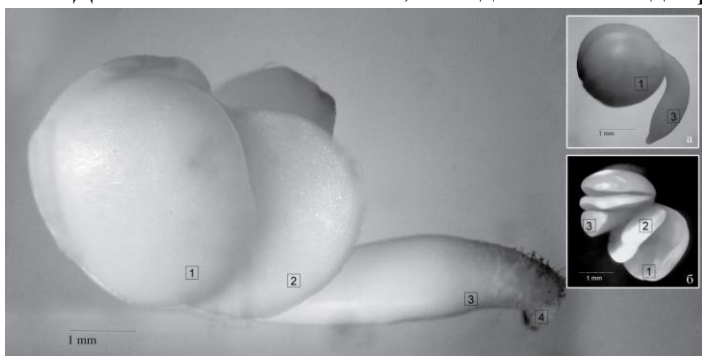


Рис. 6. Зародок *C. koktebelica*:

- 1 – зовнішній сім'ядольний листок;
- 2 – внутрішній сім'ядольний листок;
- 3 – гіпокотиль;
- 4 – зародковий корінь;
- а, б – вигляд зародка з різних оглядових точок.

пов'язаний з наявністю інгібіторів у покривах (Николаева и др., 1985). Н.А. Амирханов (Амирханов, 1974) зазначає, що період спокою насіння можна подолати нетривалою стратифікацією та скарифікацією, проте наші спроби впродовж 6 місяців проростити скарифіковані та стратифіковані плоди виявилися безрезультатними. Лише при видаленні оплудня і стратифікації насіння впродовж доби при температурі 0°C ми отримали 5% схожості на 41-й день, а при видаленні оплудня і замочуванні насіння впродовж доби при температурі 0°C з подальшим видаленням насінної шкірки мали 95% схожості на 5-й день після висадження зародків у чашки Петрі. Спокій насіння *C. koktebelica* зумовлений виключно впливом інгібіторів покривів, а не зародка. Аналогічні дані були отримані для інших видів цього роду (Коломиец и др., 1968). Тому при видаленні покривів зародки проростають без холодної стратифікації. Спермодерма завдяки наявності фено-

ня плодів завершується до кінця серпня. Вид характеризується вираженою гетерогенністю плодів за морфометричними показниками (розмір, вага), що дозволило окремо виділити фракції великих ( $0,5 \pm 0,04$  см у діам.;  $0,19 \pm 0,008$  г) і дрібних плодів ( $0,3 \pm 0,07$  см у діам.;  $0,09 \pm 0,006$  г).

Насіння широкоеліптичне (2,5–4,5 мм завд. і 2,0–4,0 мм завш.), дещо стиснуте з боків, дрібногорбочкувате, темнокоричневе, без перисперму та ендосперму, зародок займає весь простір, обмежений насінною шкіркою (рис. 5). Спермодерма щільна, шкіряста. Фунікулос вільний, довгий, нитчастий, розміщується вздовж насінного шва, у місцях плаценталії спіральсно скручений, білуватий (рис.

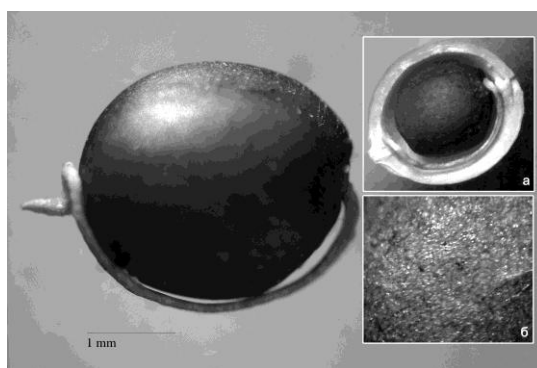


Рис. 5. Насіння *C. koktebelica* з фунікулосом:  
а – положення насінини в оплудні;  
б – характер поверхні епідерми.

льних інгібіторів обмежує надходження води до зародка, що в природних місцезростаннях за умов недостатнього вологозабезпечення перешкоджає проростанню насіння у ґрунті.

Проростання у *C. koktebelica* надземне. При цьому гіпокотиль колінчасто вигинається і виносить сім'ядольні листки над поверхнею ґрунту на висоту 2,0–4,5 см, що залежить від глибини залягання насіння в ґрунті (рис. 7). Головний корінь проростків (2,0–2,5



Рис. 7. Проростання насіння *C. koktebelica*.

см завд., до 1,0 мм діам. у базальній частині), білий, прямий, м'ясистий, нерозгалужений, до верхівки звужується до майже нитчастого. Гіпокотиль довгий (3,0–5,0 см завд., 1,5–2,0 мм у діам.), м'ясистий, циліндричний, у нижній частині злегка потовщений, знизу білий, у надземній частині блідо-зелений, іноді з антоціановою пігментацією. У природних умовах насіння проростає у квітні–травні.

Сім'ядольні листки проростків з черешками 0,3–1,5 см завд., голими, блідо-зеленими. Листкові пластинки оберненоширокосерцеподібні (0,4–1,1 см завд., 0,5–1,0 см завш.), голі, з виразною центральною жилкою, клиноподібною основою, виїмчастою верхівкою, цілокраї, з абаксіального боку блідо-зелені, з адаксіального – темно-зелені. Верхівкова брунька з 1–3 зачатками справжніх листків. Епікотиль зазвичай невиражений, проте в умовах лабораторного пророщування може сягати 1,5 см завд., світло-зелений, голий (рис. 8). Перші справжні листки, які формуються на 10–15-й день після початку проростання, довгочерешкові (черешок 0,6–2,0 см завд.), з округлою або еліптичною (0,5–1,2 см завд., 0,4–1,1 см завш.) листковою пластинкою, з країв нерівномірно виїмчато-городчасті або двічівиїмчато-городчасті із заокругленими виступами та виїмками, з нерівнобічною основою та заокругленою верхівкою, світло-зелені, забарвлення інтенсивніше з адаксіального боку. Листки з обох боків, переважно по жилках, густо опушені простими, одноклітинними, розміщеними на підставках, м'якими волосками.

На основі розроблених методик (Работнов, 1960; Вайнагий, 1974) нами було досліджено потенційну та фактичну насінневу продуктивність *C. koktebelica* в природних місцезростаннях (табл.). Додатково розраховували умовно-реальну насінневу продуктивність (загальна кількість сформованих плодів незалежно від їхньої якості та ступеню зрілості) та коефіцієнт дозрівання (відношення реальної насінневої продуктивності до умовно-реальної насінневої продуктивності), що відображає частку зрілих плодів від загальної кількості (Ходачек, 1998).

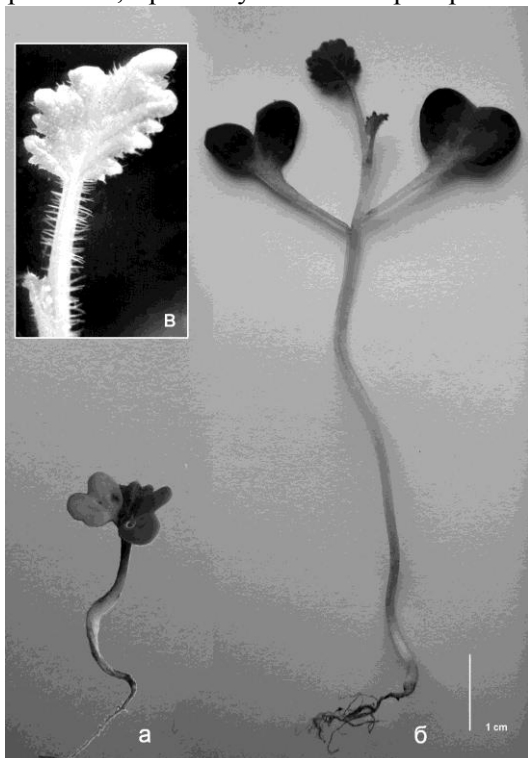


Рис. 8. Проростки:  
а – у природних місцезростаннях;  
б – у культурі;  
в – перший справжній листок.

На основі розроблених методик (Работнов, 1960; Вайнагий, 1974) нами було досліджено потенційну та фактичну насінневу продуктивність *C. koktebelica* в природних місцезростаннях (табл.). Додатково розраховували умовно-реальну насінневу продуктивність (загальна кількість сформованих плодів незалежно від їхньої якості та ступеню зрілості) та коефіцієнт дозрівання (відношення реальної насінневої продуктивності до умовно-реальної насінневої продуктивності), що відображає частку зрілих плодів від загальної кількості (Ходачек, 1998).

Параметри насіннєвої продуктивності *Crambe koktebelica*

ПОТЕНЦІЙНА НАСІННЄВА ПРОДУКТИВНІСТЬ		
Середня кількість квіток, бутонів на елементарне суцвіття	Середня кількість квіток, бутонів на одну особину	
45,5±4,35	2458,62±162,31	
УМОВНО-РЕАЛЬНА НАСІННЄВА ПРОДУКТИВНІСТЬ	ФАКТИЧНА (РЕАЛЬНА) НАСІННЄВА ПРОДУКТИВНІСТЬ	
Середня кількість усіх сформованих плодів на елементарне суцвіття	Середня кількість зрілих повноцінних плодів на елементарне суцвіття	Середня кількість сформованих плодів на одну особину
38,4±6,41	33,5±5,52	1727,38±108,13
% плодоцвітіння елементарного суцвіття	% плодоцвітіння однієї особини	Коефіцієнт дозрівання
73,62	70,25	0,87
Середня вага 1000 плодів, г	Середня вага 1000 насінин, г	
141,38±3,04	5,43±0,37	

Отримані дані свідчать про те, що для *C. koktebelica* характерне поєднання досить високих показників ваги насіння та плодів з середніми показниками фактичної насіннєвої продуктивності. Знижений % плодоцвітіння, можливо, зумовлений і тим, що рослина не здатна довести до повної зрілості всю кількість плодів, яка закладається. Плодова абортация є показником обмеженої кількості ресурсів для повного плодоношення.

Репродуктивні стратегії – основні тенденції і напрямки процесу відновлення виду в ценозі, зумовлені сумою його генетичного потенціалу та адаптаційних механізмів розмноження в конкретних еколого-ценотичних умовах, що в певній мірі визначають довготривалість існування видової популяції та життєву стратегію виду (Ходачек, 1998).

Вузькі екологічні потенції *C. koktebelica* певною мірою компенсуються високим рівнем його морфо-фізіологічної адаптованості до стресових умов, типових для виду ектопів.

Репродуктивна стратегія *C. koktebelica* спрямована на підвищення пластичності генеративної сфери, яка виражається в ступені складності її архітекtonіки (залежно від порядку галушення паракладіїв), поліхронності квітання, розмірній і кількісній варіації (квіток, плодів, елементарних суцвіть, синфлоресценцій на особину), асинхронності розвитку квіток у суцвітті тощо. Означена репродуктивна тактика реалізується в першу чергу завдяки довготривалості фази вегетативного росту монокарпічного пагону (під час якої відбувається інтенсивне накопичення біомаси) та стислому у часовому вимірі періоду квітання, впродовж якого відбувається призупинка ростових процесів. Відсутність приросту біомаси при переході і впродовж квітання зумовлена перерозподілом пластичних речовин із вегетативних органів у органи репродукції – квітки, плоди (Марков, 1990). Витрати ресурсів рослини на насіннєве розмноження – альтернатива витратам на їх ріст (Марков, 2001).

Основні етапи розвитку генеративна сфера монокарпічного пагону проходить у стислі строки з травня по липень, що дозволяє рослинам максимально ефективно використовувати власний біологічний потенціал та весняний запас вологи у ґрунті, компенсуючи дефіцит вологозабезпечення впродовж сезону вегетації. Оліго- та поліциклічний розвиток монокарпічних пагонів з обов'язковим проходженням фази розетки забезпечує приуроченість періодів активного росту органів генеративної сфери до періодів з максимальною кількістю атмосферної і ґрунтової вологи. Слід зазначити, що у літньо-зеленого *C. koktebelica*, який скидає листову біомасу на період зимового спокою, запасуючу функцію виконує потужна коренева система. Таким чином, затримка репродукції цього виду до 3–5 сезону вегетації компенсується підвищеною насіннєвою продуктивністю завдяки накопиченню за попередні сезони значної резервної біомаси. Формування розетки забезпечує захист відкритих бруньок, швидкі темпи весняно-літнього росту метамерів пагону, підсилення галушення в зонах збагачення та поновлення.

Високий ступінь фенотипної мінливості, зумовлений не лише фітоценотичними

та екологічними факторами, але й біологічними особливостями виду, зокрема, явищем гетерокарпії, що виявляється у неоднорідності плодів за розмірами, в межах навіть одного суцвіття, неоднаковому ступені їх стиглості, неодночасності дисемінації, різних строках проростання насіння, а звідси й варіюванні ритму сезонного розвитку та наявності різновікових когорт у популяціях (Барыкина, Аленкин, 2002). Гетерокарпія надає виду можливості пристосування до значно ширшого комплексу умов, підвищує його конкурентноспроможність, сприяє виживанню в екстремальних умовах місцезростань і забезпечує найефективніше розселення у часі і просторі. Гетерокарпія *C. koktebelica* також визначає характер просторового розміщення особин по площі популяційного поля та визначає нерівномірне поширення плодів в умовах пологого схилу.

За умов, сприятливих для росту і розвитку, рослини характеризуються підвищеним репродуктивним потенціалом і високим рівнем його реалізації. Стійкість репродуктивних органів рослин до несприятливих факторів зовнішнього середовища (температурний режим, вологозабезпечення, освітлення, мінеральне живлення та ін.) є одним із найважливіших показників онтогенетичної адаптації, оскільки вона має вирішальний вплив на кількість і якість репродуктивного матеріалу. В загальній структурі онтогенетичної адаптації рослин, в тому числі в системах потенційної продуктивності та екологічної стійкості, можна виділити "критичні" періоди, ступінь впливу яких на кількість і якість урожаю в конкретних екологічних умовах найбільша (Жученко, 1988). Сприятливі умови для квітання, зав'язування і дозрівання плодів, їх дисемінації та проростання насіння *C. koktebelica* створюються за умов максимального нівелювання екстремумів типових екоотопів виду. Максимальними показниками насінневої продуктивності характеризуються особини виду, які зростають на більш-менш пологих схилах із скупченням великих брил, що перешкоджають зсувам ґрунту, слугують захисними бар'єрами від впливу сильних морських та долинних вітрів, забезпечують затримку снігового покриву та накопичення вологи, відзначаються розрідженим травостоєм із незначною фітоценотичною конкуренцією. У відмінних умовах, а також під впливом антропопресії (переважно рекреаційні навантаження) спостерігається зниження всіх показників репродукції особин виду.

## Висновки

Для збереження рідкісного ендемічного виду *C. koktebelica* необхідно запровадити регулярний моніторинг за динамікою чисельності його популяцій, їхньою репродуктивною активністю та проводити інтродукцію з метою отримання насінневого матеріалу для підтримки природних популяцій.

- Амирханов Н. А. Катран (*Crambe* (Tournef.) L.) в Узбекистане (вопросы систематики, распространения, биологии, интродукции): автореф. дис. ... доктора биол. наук: 03.00.05. – Ташкент, 1974. – 41 с.
- Барыкина Р. П. Жизненные формы некоторых малолетников семейства *Boraginaceae* Juss. и возможные пути их структурной эволюции / Р. П. Барыкина, В. Ю. Аленкин // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биолог. – 2002. – Т. 107, вып. 3. – С. 57–63.
- Беляева Л. Е. Биология цветения и цитозембриология катрана абиссинского: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. – Одесса, 1967. – 19 с.
- Вайнагий И. В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботанический журнал. – 1974. – Т. 59, № 6. – С. 826–831.
- Ветштейн Р. Руководство по систематике растений. Высшие растения (Покрывосеменные). / Перевод с немецкого под ред. проф. С.И. Ростовцева – Т. 2, ч. 2. – М. : Издание М. и С. Сабашниковых, 1912. – 501 с.
- Жученко А. А. Адаптивный потенциал культурных растений, эколого-генетические основы. – Кийшинев : Штинца, 1988. – 767 с.
- Зернов А. С. Флора Северо-Западного Кавказа. – М. : Тов-во научных изданий КМК, 2006. – 664 с.
- Коломиец И. А. Физиологические особенности покоя и прорастания семян катрана сердцелистного / И. А. Коломиец, Т. М. Парфенова, Е. В. Теплицкая // Физиология растений. – 1968. – Т. 15, № 6 – С. 979–987.
- Котов М.И. Род Катран – *Crambe* L. / Флора европейской части СССР. – Т. 4. – Л. : Наука, 1979. – С. 48–52.
- Котов М.И. Рід Катран – *Crambe* L. / Флора УРСР. – Т. 5. – К. : Вид-во АН УРСР, 1953. – С. 376–381.

- Марков М.В. Популяционная биология розеточных и полурозеточных малолетних растений – Казань : Изд-во Казанского ун-та, 1990. – 178 с.
- Марков М.В. Особенности метамерного строения малолетних растений и аллометрический анализ репродукции в их популяциях // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. Биолог. – 2001. – Т. 106, вып. 5. – С. 83–90.
- Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. – Л. : Наука, 1985. – 348 с.
- Работнов Т.А. Методы изучения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. – М.–Л. : Изд-во АН СССР, 1960. – С. 20–40.
- Станков С.С. *Crambe* (Tournef.) L. / Флора Крыма. – Т. 2, вып. 1. – М.–Л. : Сельхозгиз, 1947. – С. 267 – 272.
- Ходачек Е.А. Роль репродукции в формировании устойчивого растительного Покрова в Арктике // Проблемы ботаники на рубеже XX – XXI веков (тезисы докладов П(Х) съезда Русского ботанического общества 26–29 мая 1998, Санкт-Петербург). – СПб, 1998. – Т. 1. – С. 320–321.
- Червона книга України. Рослинний світ. – К. : Глобалконсалтинг, 2009. – 900 с.
- Черняковская Е.Г. Род Катран – *Crambe* (Tournef.) L. / Флора СССР. – Т. 8. – М.–Л. : Изд-во АН СССР, 1939. – С. 474–491.
- Ball P.W. *Crambe* L. / Flora Europaea. – Cambridge : Univer. Press, 1964. – Vol. 1. – P. 344–345.
- Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats. APPENDIX I. – Bern/Berne, 19.IX.1979
- Melnyk, V. & Kell, S.P. 2011. *Crambe koktebelica* / IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Downloaded on 20 February 2012.

Надійшла 7.03.2012 р.