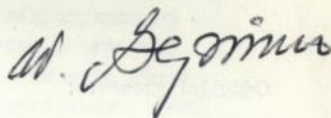


АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ БОТАНІКИ ім. М. Г. ХОЛОДНОГО

На правах рукопису

БЕРКО
Йосип Миколайович



ЖИТТЄВІ ФОРМИ ГУБЦВІТИХ УКРАЇНИ

(структура, морфогенез, класифікація)

03.00.05 — ботаніка

Автореферат
дисертації на здобуття вченого ступеня
доктора біологічних наук

Дисертацією є рукопис.

Робота виконана у Львівській академії ветеринарної медицини.

Офіційні опоненти:

- доктор біологічних наук **ЗИМАН Світлана Миколаївна**,
- доктор біологічних наук, професор **ЧОПИК Володимир Іванович**,
- доктор біологічних наук **ЦАРИК Йосип Володимирович**.

Провідна установа

— Дніпропетровський державний університет.

Захист відбудеться «3» лютого 1994 р. о «10» год. на засіданні Спеціалізованої вченої ради Д.016.52.01 в Інституті ботаніки ім. М. Г. Холодного АН України за адресою: 252601, Київ — МСП-1. вул. Терещенківська, 2.

З дисертацією можна ознайомитися у бібліотеці Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного АН України (м. Київ, вул. Велика Житомирська, 28).

Автореферат розісланий «16» листопада 1993 р.

ЛНБ України ім. В. Стефаника



00802971 (R)

Вчений секретар
Спеціалізованої вченої ради,
кандидат біологічних наук
ЛНБ ім. В. Стефаника
АН України

І. Л. НАВРОЦЬКА

ВСТУП

Актуальність проблеми. Вчення про життєві форми рослин, яке виникло початково як ботаніко-географічний напрямок про основні фізіономічні типи рослин, на сучасному етапі розвитку ботанічної науки перетворилось в одне з її фундаментальних відгалужень, а сама назва "життєва форма" все більше утверджується в значенні загальноботанічного і навіть загальнобіологічного поняття /Серебряков, 1962; Годубев, 1968; Алеев, 1980, 1986; Серебрякова, 1985; Нухимовский, 1986/.

Багатоаспектний науковий і прикладний характер концепції життєвої форми рослин та її інтегруюча роль у системі ботанічних знань висувають на перший план потребу поглибленого вивчення природи цього феномену, який, за виловом Л.Г. Алеева /1986/, є обумовлений середовищем структурної форми розвитку життя і елементом процесу біологічної еволюції.

Екологічно-морфологією рослин нагромаджено багатий фактичний матеріал про будову і функції життєвих форм із різних таксонів квіткових рослин, закономірності їх онтоморфогенезу, принципи класифікації та шляхи еволюційних трансформацій. Проте, багато питань цієї проблеми в їх методичному, прагматичному і теоретичному аспектах залишаються остаточно не розв'язаними або є дискусійними. До них, зокрема, можна віднести недостатню розробленість методики вивчення метамерної будови і морфогенезу монокарпічного пагона квіткових рослин як основного елемента структури їх пагонового тіла. Потребують розширення дослідження з онтоморфогенезу різних категорій життєвих форм, особливо із типів напівчагарників і напівчагарничків, трав'янистих полікарпиків і монокарпиків. Особливого значення набувають питання періодизації онтогенезу рослин залежно від характеру індивідуальності та цілісності організму. Вимагає подальшого опрацювання перспективна концепція "архітектурних моделей" або "моделей пагоноутворення", яка дозволяє з нових позицій підійти до зв'язування цілого ряду суттєвих характеристик життєвої форми, особливо щодо становлення її морфоструктури та зв'язків з умовами абіотичного і біотичного середовища. Це стосується також питань класифікації життєвих форм і модусів їх перетворень. "Бідкритими" залишаються питання уніфікації термінологічного і понятійного апарату даної науки, включаючи і найголовніше її поняття – життєва форма.

Одним з плідних напрямків розв'язання загальнотеоретичних і спеціальних питань екологічної морфології рослин є вивчення життєвих форм на прикладах окремих систематичних груп відповідного так-

економічного рангу, які відрізняються, з одного боку, однорідністю генетичних і філогенетичних зв'язків, а з другого - різноманітністю спектру життєвих форм. Серед квіткових рослин значний інтерес у цьому відношенні являє родина губоцвіті, яка відзначається багатством еволюційно прогресивних біоморф. Зважаючи на великий обсяг родини (біля 200 родів, 3500 видів), об'єктом досліджень обрано її представників, що зростають на території України в усіх природних зонах та висотно-рослинних поясах.

В біоморфологічному аспекті губоцвіті взагалі і України зокрема залишаються практично не вивченими. Літературні відомості про життєві форми рослин цієї родини фрагментарні і не розкривають усієї картини їх морфологічної різноманітності, особливостей структури, морфогенезу, закономірностей географічного поширення та модусів еволюції.

Мета і завдання досліджень. Основною метою досліджень було проведення структурного і морфогенетичного аналізів життєвих форм губоцвітих України і розроблення на еволюційних засадах їх еколого-морфологічної класифікації. Згідно з цим передбачалось розв'язання таких завдань:

1. Провести критичну оцінку вживаних у біоморфології рослин і не уніфікованих термінів та їх дефініцій.
2. Розробити нові методики вивчення метамерної будови пагонів рослин з використанням математичних методів, у тому числі методу моделювання.
3. Вивчити метамерну будову монокарпічних пагонів рослин і закономірності їх поздовжньої симетрії за найбільш суттєвими екоморфологічними ознаками.
4. Розробити класифікацію пагонів губоцвітих і дати морфоструктурну та еколого-біологічну характеристику виділених типів.
5. Вивчити морфогенез монокарпічних пагонів та його залежність від типу будови пагона, життєвої форми рослини та її систематичного положення.
6. Описати моделі пагоноутворення та розкрити закономірності формування систем пагонів у рослин різних життєвих форм.
7. Вивчити морфогенез життєвих форм рослин залежно від характеру індивідуальності організму, розробити власну систему його вікової періодизації та встановити основи закономірності цього процесу.
8. Обґрунтувати потребу найменування власне життєвої форми як основної класифікаційної одиниці і запропонувати свій спосіб такого найменування.

9. Розробити принципи і скласти класифікації життєвих форм губоцвітих України.

10. Провести порівняльний таксономічний аналіз життєвих форм губоцвітих, виявити особливості їх екології і хорології в межах України та можливі тенденції їх морфологічної еволюції.

Наукова новизна роботи. Дисертація є першою монографічною роботою про життєві форми губоцвітих України, особливості їх морфоструктурної організації, закономірності морфогенезу та класифікацію. На основі концепції структурно-функціональних зон монокарпічного пагона і використання математичних методів розроблено / у співавторстві з Б.І. Козієм / оригінальні методики зонального моделювання метамерної будови монокарпічних пагонів різних типів і гармонійного аналізу статистично репрезентативних моделей їх екзоморфологічних параметрів, з допомогою яких виявляються основні закономірності загальної і зональної поздовжньої симетрії даного органу у рослин різних видів. Встановлено, що зміна окремих ознак вздовж осі пагона є генетично детермінованою і специфічною для кожного видового таксону. Завдяки такій особливості поздовжньої симетрії пагона, остання набуває статусу діагностичної ознаки і може застосовуватись у систематиці та селекції рослин. Вперше для видів губоцвітих розроблено лінійну систему пагонів, що відбиває особливості їх будови, розвитку та відмирання. Обґрунтовується доцільність виділення інтегративних типів пагонів на основі певного поєднання ознак, що властиві пагонам конкретного виду й обумовлені його генотипом.

Вперше отримані дані про закономірності морфогенезу монокарпічних пагонів різних типів і життєвих форм. Запропоновано новий підхід до виділення фаз морфогенезу пагона і типізації цього процесу. Встановлена константність одних фаз морфогенезу, які властиві розвитку пагонів будь-якого типу, і специфічність інших, що проявляються тільки у пагонів певних типів. Вперше акцентується на явищі "ефекту формотворення елементарного метамера", розкривається його роль в утворенні різноманітних морфологічних конструкцій пагонів і модусах їх трансформації. Виявлені особливості формування моноподіальної і симподіальної систем пагонів, охарактеризовані моделі пагоноутворення, в тому числі і вперше виділеної моноподіальної напіврозеткової. Проведено їх класифікування на субмоделі за характером метаморфозу пагонів, ступенем спеціалізації, особливостями відмирання та топографією органів і новацій.

Запропоновано схему вікової періодизації великого життєвого циклу /синонтогенезу/ квіткових рослин, на базі застосування якої доведено морфогенез індивідуальних, складноіндивідуальних і кондивідуальних напівдеревних та трав'янистих життєвих форм. Розроблено класифікації онтогенезу і синонтогенезу рослин, дано еволюційну оцінку виділенням класифікаційним категоріям. Критично аналізується поняття "власне життєва форма" у значенні основної одиниці еколого-морфологічної класифікації. Дається новий спосіб найменування власне життєвих форм і обґрунтовується некоректність застосування з метою їх найменування вдових назв рослин. На основі синтезу отриманих даних про будову і морфогенез пагонів, моделі формування пагнових систем, структуру і морфогенез видів губоцвітих України вперше складено ієрархічну класифікацію життєвих форм рослин цієї родини, в якій запропонована нова система класифікаційних одиниць різних рангів. Проведено порівняльний аналіз таксонів цієї системи, виявлені кількісні співвідношення між ними, закономірності географічного поширення в межах України, а також здійснена їх оцінка з позиції основних напрямків еволюції життєвих форм рослин.

Положення, які вносяться на захист.

1. Концептуальні положення структурного і морфогенетичного аналізу життєвих форм губоцвітки, які розкривають загальні і часткові закономірності їх габітуального багатства, індивідуального розвитку та еволюційних перетворень.
2. Метод зонального моделювання метамерної будови монокарпічного пагона рослин.
3. Поздовжня симетрія пагона як систематична ознака.
4. Константність і специфічність фаз морфогенезу монокарпічного пагона та "ефект формування елементарного метамера" як один із факторів структурного різноманіття життєвих форм рослин.
5. Принципи класифікації і класифікація моделей пагонуутворення.
6. Вікова періодизація синонтогенезу і його тизація з зрахуванням характеру індивідуальності та часового протікання морфологічної дезінтеграції організму.
7. Еколого-морфологічна класифікація життєвих форм губоцвітих України і система її одиниць. Спосіб найменування власне життєвих форм.

Практичне значення роботи, фактичні результати і теоретичні

висновки дисертації є відповідним вкладом у подальший розвиток біоморфології рослин, мають вони також значення для систематики, морфології, популяційної екології, фітоценології, біогеоценології та теорії еволюції. Запропоновані методи зонального моделювання метамерної будови пагонів і гармонійного аналізу моделей їх морфологічних параметрів можуть використовуватися при описах і діагностуванні видів природної флори, а також у селекційній практиці. Конкретні дані про будову життєвих форм губоцвітих, їх морфогенез і класифікації складають наукову основу для цілеспрямованого проведення інтродукційних робіт з представниками цієї родини, більшість з яких є цінними лікарськими, ефіроолійними та декоративними рослинами. Біоморфологічні характеристики видів можуть бути використаними для складання визначників і "флор", у написанні підручників з ботаніки, екології і географії рослин, науково-популярних видань з раціонального використання і охорони корисних видів України. Матеріали дисертації включаються в лекційні курси з ботаніки та охорони навколишнього природного середовища, що читаються нами студентам ветеринарної академії та слухачам факультету підвищення кваліфікації спеціалістів сільського господарства.

Апробація роботи. Основні результати дисертації доповідались на У-УІІІ з'їздах Українського ботанічного товариства /1972, 1977, 1982, 1987 рр./, на Першій республіканській нараді з питань біогеоценологічних досліджень в Україні /Львів, 1975/, на міжвузівській конференції, присвяченій вивченню структури і динаміки рослинного покриву /Москва, 1977/, на республіканському семінарі з проблем еволюційної морфології і біохімії в систематиці і філогенії /Ялта, 1980/, на У Всесоюзній школі з теоретичної морфології рослин /Львів, 1987/, на конференції "Архітектоніка рослин і життєві форми" /Москва, 1989/, а також на засіданнях Львівського відділення Українського ботанічного товариства.

У завершеному вигляді дисертація обговорена на розширеному засіданні кафедри біології Львівської академії ветеринарної медицини та відділів Інституту екології Карпат АН України, а також на розширеному засіданні відділу систематики і флористики судинних рослин Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного АН України.

Публікації. За матеріалами досліджень опубліковано 24 роботи.

Обсяг і структура роботи. Дисертація викладена на 550 сторінках машинопису, складається із вступу, 9 розділів, висновків та списку використаної літератури, що включає 568 найменувань, ілюст-

рована 2I таблицев і 9I рисоунком.

Розділ I. СИСТЕМАТИЧНИЙ ОГЛЯД І ОСНОВНІ РИСИ МОРФОЛОГІЇ ГУБЦОВІТИХ УКРАЇНИ

Родина губцовіти у флорі України представлена 17I видом, які належать до 4 підродин, 10 триб, 8 підтриб і 40 родів. Найбільшими за обсягом таксонів є дві підродини - *Saturejoideae* /24 роди і 95 видів або відповідно 60 і 55,5 % від їх загальної кількості/ і *Stachyoideae* /13 родів, 5I вид або 32,5 і 29,8 %/. В родовому спектрі перше місце за багатством видів посідає рід *Salvia* /22 або 12,7 %/. Замітно йому поступаються роди *Thymus* і *Stachys* /по 15 видів/, а також *Mentha*, *Scutellaria*, *Ajuga* й *Teucrium* /8 - 10 видів/. На долю названих родів припадає понад половина представників родини, що зростають на території України. В той же час 52,5 % родів представлені лише 1-2 видами, що в сукупності складає 17,5 % від усіх видів. Серед них значну групу складають роди, ділокація видів яких у флорі України зумовлена виключно умовами культури /*Rosmarinus*, *Lavandula*, *Lallemantia*, *Moluccella*, *Majorana*, *Perilla*, *Ocimum*/. Разом до них належать 19 видів або 11,1 %. В дикоростучому стані, таким чином, поширені 152 види чи 88,9 %.

Губцовітим притаманний своєрідний "морфологічний образ", у створенні якого ведуча роль належить процесам адаптації до запилення комахами, які призвели до глибокої спеціалізації генеративної сфери, олігомеризації елементів квітки, зрослоцелюстковості та зігоморфності цвітіння. Не менш характерні ознаки властиві й органам вегетативної сфери: навхрест супротивне розташування простих листків, переважно не розчленовані листкові пластинки, чотиригранні стебла. Розвиток у губцовітих екзогенних залозистих структур, в яких синтезуються ефірні олії та омоли, виділяє їх у ряд цінних в практичному відношенні рослин, що знаходять застосування в різних галузях народного господарства та медицини.

Розділ 2. ОБ'ЄКТИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

2.1. Матеріали і методи. Вивчення структури і морфогенезу життєвих форм губцовітих проводилось безпосередньо в умовах природнього зростання видів у межах лісової, лісостепової і степової

зон рівнинної частини України. Крім польового, детально аналізувався також гербарний матеріал з усіх видів родини, що зберігається в Інституті ботаніки ім. М.Г. Холодного АН України та Львівському природознавчому музеї. Збір польового матеріалу і його наступне камеральне опрацювання проводились в основному за загальноживаними методиками /Работнов, 1950; Серебряков, 1964; Скрипчинский, Дударь, Скрипчинский, Шевченко, 1970; Уранов, 1975; Смирнова и др., 1976/. Кількісні характеристики складались за результатами біометричних досліджень морфологічних параметрів органів вегетативної і генеративної сфер рослини репрезентативної вибірки з однієї популяції. Достовірність кількісних показників відповідала 95 % - му рівню ймовірності.

Вивчення морфогенезу життєвих форм поліцентричного типу /вегетативно рухливі клоноутворюючі види/ проводилось за власним варіантом періодизації їх великого життєвого циклу /Берко, 1976а, 1976б/, який апробовано на цілому ряді представників з типу трав'янистих полікарпиків. Для складання діагнозів життєвих форм використовувався комплекс морфоструктурних та еколого-біологічних ознак. Дослідження структури монокарпічних пагонів різних видів рослин здійснено за розробленими оригінальними методиками з використанням математичних методів /Берко, Козія, 1987; Козія, Берко, 1989, 1991/.

2.2. Запропоновані методи дослідження метамерної будови монокарпічних пагонів рослин.

2.2.1. Зональне моделювання метамерної будови монокарпічного пагона. Вихідними даними для моделювання метамерної будови пагона є репрезентативна вибірка пагонів досліджуваного виду, опрацьована біометрично за заданими геометричними параметрами метамерів. Виходячи з концепції структурно-функціональних зон пагона і враховуючи, що з усіх параметрів метамерів кожної із його зон визначальними є кількість і довжина міжвузлів, запропонована методика моделювання базується на таких припущеннях: а/ кількість метамерів зони моделі повинна бути рівно найближчому до середньоарифметичного значення цілому числу; б/ сума довжин осей елементів вибірки повинна дорівнювати сумарній довжині такої ж кількості моделей; в/ для збереження геометричної подібності моделі й елементів вибірки співвідношення довжин міжвузлів сусідніх метамерів моделі повинні дорівнювати співвідношенням середніх довжин міжвузлів відповідних елементів вибірки. Математичний аспект методики та алгоритми виконання відповідних обчислень викладено в дисертації.

2.2.2. Гармонійний аналіз у порівняльній оцінці метамерної будови монокарпічних пагонів. Для виявлення об'єктивного критерію оцінки результатів порівняльного аналізу модельних кривих одноіменних параметрів морфологічної будови монокарпічних пагонів рослин різних видів за ознакою подібності або відмінності їх форм було використано метод гармонійного аналізу, що застосовується в математичній фізиці для вивчення і порівняння форм кривих. Сутність і зміст методики докладно подається в тексті дисертації. Її ефективність апробована на прикладі порівняння форм кривих довжин міжвузлів ортотропних монокарпічних пагонів 33 напівчагарничкових видів роду *Thymus* /Берко, Козія, 1991/, а також пагонів цілого ряду трав'янистих представників із інших родів губоцвітих флори України.

Розділ 3. ЕЛЕМЕНТИ МОРФОСТРУКТУРНОЇ ОРГАНІЗАЦІЇ ПАГОНОВИХ СИСТЕМ ГУБОЦВІТИХ, ЇХ НОМЕНКЛАТУРА І ТЕРМІНОЛОГІЯ

У зв'язку з відсутністю загальноживаної наукової номенклатури і термінології основних одиниць метамерної будови пагонової сфери рослин, а також потребою вироблення власного підходу стосовно використання окремих з них для структурного аналізу і морфогенезу життєвих форм губоцвітих, в роботі дається порівняльний огляд і критична оцінка цілого ряду таких одиниць і їх систем, термінів і понять, виділених і запропонованих багатьма авторами. В результаті проведеного узагальнення з'ясувалося, що найбільш прийнятною з усіх систем структурних одиниць пагонового тіла гемаксілярних рослин є система Л.С. Гатцук /1974а/, в якій відбито ієрархію одиниць відповідного рівня метамерії і використані в більшості випадків терміни і поняття, що давно утвердились в біоморфології рослин. Основними одиницями цієї системи /в порядку зростання їх рангу/ є елементарний метамер, елементарний пагін, моноподіальний пагін, система скелетного моноподіального пагона і як частковий її прояв - монокарпічний пагін, система моноподіальних пагонів, кущ, первинний кущ і парціальний кущ. В окремих випадках, які викликалися доцільністю відображення специфіки структурно-функціональної організації пагонових систем окремих категорій життєвих форм, використовувались також інші терміни і поняття, вживані в біоморфології рослин, наприклад, полікарпічний пагін, парціальний пагін, скелетна вісь, гілка і деякі інші.

Розділ 4. ПАГІН ГУБЦВІТЛИХ, ЙОГО МОРФОСТРУКТУРА ТА ОСОБЛИВОСТІ ПОЗДОВЖНОЇ СИМЕТРІЇ

4.1. Концепція метамерної будови пагона і його поздовжньої симетрії. Дається стислий огляд найбільш суттєвих положень концепції метамерної будови монокапічного пагона як основної структурної і функціональної одиниці пагонкової сфери переважної більшості квіткових рослин, а також закономірностей зміни екзоморфологічних параметрів метамерів вздовж його осі, що були сформульовані класичною морфологією та підтверджені і поглиблені багатьма сучасними дослідженнями /Серебряков, 1952; Сабинин, 1963; Синнот, 1963; Кондратьєва-Мельвиль, 1965, 1980; Серебрякова, 1971; Васильєв, Гольцова, Колодяжний, 1980, 1981, і ін./.

З'ясовано, що утворені елементами пагона елементарні метамери відрізняються між собою не тільки гетерохронністю органогенезу, але й наявністю відповідних опільних зв'язків, що притаманні їх окремим групам або агрегаціям. У фізіологічному і морфологічному відношеннях характер цих зв'язків проявляється у єдності виконуваних агрегаціями функцій та подібності зовнішніх і внутрішніх ознак їх елементів /вузла, листка, міжвузля/. Агрегованість метамерів вздовж осі пагона і властива їм нетотожність за багатьма суттєвими ознаками і властивостями свідчать про відносну дискретність структурно-функціональної організації цього органу, що стало підставою для його поділу на окремі зони - базальну, префлоральну і флоральну. Утворення кожної з цих зон пов'язане з домінуючою роллю того чи іншого виду органогенезу апікальної меристеми - периферійного, осевого чи органогенезу органів квітки. Незважаючи на різний генезис і пов'язану з цим відмінність у будові та функціях, усі три зони в сукупності складають єдину інтегровану і саморегульовану систему пагона, яка забезпечує виконання ним життєво важливих для рослини процесів асиміляції та репродукції.

Крім особливостей зональної диференціації, до числа найхарактерніших рис метамерної будови пагона належить закономірна послідовна змінюваність цілого ряду морфологічних ознак метамерів /довжина міжвузля, їх товщина, форма і лінійні розміри елементів листка, будова вузлів/ вздовж його осі, що при їх графічному зображенні має вигляд плавної одновершинної кривої. Природа цього надзвичайно цікавого в теоретичному і прикладному аспектах явища залишається остаточно не з'ясованою, хоча для його пояснення висувались різні теорії та судження /Кренке, 1940; Серебряков, 1952;

Сабинин, 1963; Казарян, 1969, а ін./.. Нові дослідження лише підтверджують вельми складну картину поздовжньої симетрії пагона /Серебрякова, 1971; Васильев, Гольцова, Колодяжний, 1980, 1981; Кондратьева-Мельвиль, 1980; Шульгин і ін., 1986/, яка створюється наявністю тісних корелятивних зв'язків між окремими ознаками, що виникають під дією ендегенних факторів в процесі онтогенезу рослини в конкретних умовах середовища.

4.2. Зональна метамерія монокарпічного пагона губоцвітих і її еколого-морфологічні особливості. Виходячи з концепції зональної будови монокарпічного пагона квіткових рослин, охарактеризовано структурно-морфологічні особливості та функції базальної, префлоральної і флоральної зон пагона цього типу у різних видів губоцвітих і їх життєвих форми. Серед усіх зон найбільшою морфологічною різноманітністю, числовою варіабельністю структурних елементів та широким спектром еколого-біологічних ознак виділяється базальна зона пагонів. Залежно від їх типу будови та умов середовища /підземного чи приземного/ ця зону утворюють від 2 до 20 метамерів з вкороченими, короткими або видовженими міжвузлями, лусковидними або справжніми листками та бруньками відновлення. В пагонів частини рослин базальна зона, крім іновативної функції, набуває ряд додаткових властивостей /змістища запасних поживних речовин, вегетативного розростання і вегетативного розмноження/, у зв'язку з чим її метамери, видозмінюючись, перетворюються на різні за генезисом /типогенні, епігенні/ і типом будови /вкорочено-, коротко-, довгометамерні/ кореневісні та столонні структури. Особливою специфічністю будови характеризуються базальні зони розеткоутворюючих пагонів, які позбавлені осевих інтеркалярних меристем і є деметамеризованими. В окремих випадках /напіврозеткові ортотропні пагони моноподіальних і симподіальних напівчагарничків/ базальні зони втрачають функцію відновлення і не приймають участі у формуванні базових структур рослин /систем кореневищ, каудекса, гілок/.

Префлоральна зона монокарпічних пагонів розвивається завжди в повітряному середовищі, має здебільшого вертикальну просторову орієнтованість і відзначається загалом одноманітністю морфологічної будови. Особливості цієї зони визначаються поєднанням двох типів органогенезу апікальної меристеми - листового та осевого. В результаті їх діяльності утворюється серединна формація, як правило, пресних листків, навхрест супротивний філотаксис, видовжені міжвузля чотиригранної форми та бокові силептичні вегетативні

і вегетативно-репродуктивні пагони збагачення /паракладі/. Практично усі ці ознаки мають константний для рослини характер і незалежно від виду виступають у значенні "гештальт-ознак" /Корона, 1987/ префлоральної зони. Натомість за ступенем варіювання числа утворених цю зону метамерів /від 1 до 29 у різних видів/ вона не поступається перед зоною базальною.

Флоральна зона монокарпічного пагона відповідає ділянці його головного суцвіття, яке у губоцвітих найчастіше розвивається у формі багатьох різновидностей тироу - кільчастого, колосовидного тощо. Основним елементом головного суцвіття є парціальні суцвіття у вигляді дихазіїв або монохазіїв в пазухах фрондозних чи бракетозних листків. В сукупності вони формують несправжні кільця, число яких прямопропорційне числу метамерів зони /від 2 до 24/.

Незважаючи на опільність багатьох структурних і функціональних ознак, властивих розглянутим зонам пагонів різних видів, отосовно до пагона конкретного виду вони нетотожні за метамерною будовою таким же зонам пагона іншого виду. Пагін певного виду за кількісним поєднанням метамерів своїх зон є строго видоспецифічним, відображаючи тим самим тільки йому властивий ендегенний ритм розвитку.

4.3. Основні закономірності загальної і зональної поздовжньої симетрії монокарпічного пагона губоцвітих. За допомогою морфометричного вивчення ряду важливих параметрів /довжини і товщини міжвузля, довжина і ширина листкової пластинки, довжина черешка/ метамерів монокарпічних пагонів понад 60 видів рослин і побудованих на його основі статистично репрезентативних моделей цих параметрів встановлено, що їх змінюваність вздовж осі пагона графічно виражається найчастіше у вигляді одновершинної кривої. Проте, як з'ясувалося, одновершинний характер такої кривої є лише найзагальнішою закономірністю поздовжньої симетрії пагона, за якою маскуються багато суттєвих рис зміни параметрів окремих елементів метамерів як в межах пагона одного виду рослин, так і зміни параметра однойменного елемента у пагонів різних видів і життєвих форм.

4.3.1. Зміна довжини міжвузля монокарпічного пагона. Встановлена значна різноманітність зміни цього параметра пагона у різних видів, форми кривих якого можуть бути зведеними до двох типів - одновершинних і дво-, багатoverшинних кривих. Зміна довжин міжвузля за формою кривих першого типу є найбільш частотою у пагонів рослин родини і властива приблизно 80 % видів. Однак, незважаючи на свою однотипність, у пагонів різних видів рослин ці криві виділяються

своєрідність і значними відхиленнями від типової плавної одновершинної кривої. Проявляються вони, як правило, в різних положеннях точки максимуму кривої в межах префлоральної і флоральної зон пагона, а також у графіці її вихідної і нисхідної частин. З огляду на це тип одновершинних кривих розділено на два підтипи: кривих з максимумом на будь-якому з міжвузель префлоральної зони /підтип А/ і кривих з максимумом на першому міжвузлі флоральної зони /підтип Б/. В розділі дається детальна характеристика підтипів і різновидностей модельних одновершинних кривих зміни довжин міжвузель у пагонів різних видів і життєвих форм.

Тип дво- і багатовершинних кривих має обмежене поширення і властивий лише ди- і поліциклічним пагонам напівчагарничкових видів, а також моноциклічним пагонам деяких трав'янистих полікарпиків, що мають у своїй структурі довгокореневищні або столонні ділянки.

4.3.2. Зміна товщини міжвузель пагона. Товщина міжвузель належить до категорії тих ознак пагона, особливості поздовжньої симетрії яких обумовлюються в першу чергу будівельно-механічною функцією стебла. Описувана в літературі однонаправлена зміна /в сторону зменшення від основи до вершини/ кількісних значень цієї ознаки стосовно пагона губоцвітих виявляє аналогів лише у певній частині їх видів. Для більшості з них характер зміни товщини міжвузель є набагато різноманітнішим, що пов'язано з поліваріантністю морфологічної будови пагонів у різних представників родини і, зокрема, особливостями співвідношення осьових та латеральних структур в загальній архітектоніці пагона конкретного типу. В ортотропних безрозеткових і напіврозеткових пагонів, основна частина тіла яких знаходиться у повітряному середовищі і зазнає більш-менш однакових статичних і динамічних навантажень, встановлено щонайменше 6 варіантів зміни товщини міжвузель, що графічно виражаються одновершинними /рідко двовершинними/ кривими. Максимуми цих кривих, залежно від варіанту, припадають на одне із середніх або верхнє міжвузель базальної зони, на нижнє або верхнє міжвузель префлоральної чи нижнє міжвузель флоральної зон. Подібні або близькі до ортотропних пагонів виявлено варіанти зміни товщини міжвузель також і у пагонів анізотропного типу.

4.3.3. Зміна лінійних параметрів листків вздовж осі пагона. На відміну від міжвузель, зміна кількісних значень ексоморфологічних ознак листків метамерів монокарпичного пагона вздовж його стеблової осі від основи до її вершини відбувається виключно у вигляді одно-

вершинної кривої. Подібна однотипність змінюваності ознак листків засвідчує загальну закономірність їх поздовжньої симетрії, яка властива пагонам усіх родин, незалежно від їх виду та життєвої форми. Проте, при детальному аналізі і порівнянні модельних кривих ознак цих елементів пагонів різних видів встановлена, з одного боку, значна різноманітність їх "графічних портретів", кожен з яких має явно виражені риси видової специфіки, а з другого - певна подібність "портретів" кривих однойменної ознаки за положенням точки їх максимального значення в поздовжньо-зональній структурі пагона та характером висхідних і нисхідних частин. Так, криві зміни довжини черешка листків розділяються на дві групи а/ максимум в межах базальної або на першому міжвузлі префлоральної зони з крутою висхідною і такою ж нисхідною частинами /пагони напіврозеткового, рідше безрозеткового типу/ і б/ з максимумом на будь-якому міжвузлі префлоральної зони і асиметричність висхідної і нисхідної частин /моноциклічні пагони безрозеткового типу/.

Широким спектром форми відзначаються криві зміни довжини і ширини листкових пластинок. Їх максимумами у пагонів різного типу будови розташовуються у будь-якій із структурно-функціональних зон і, як правило, є асиметричними. За допомогою порівняльного аналізу модельних кривих встановлено наявність або відсутності кореляції між градаційними ознаками листка і останніх відносно ознак міжвузля пагона. Вони зводяться до того, що а/ довжина і ширина листкової пластинки є тісно взаємозалежними між собою і змінюються вздовж осі пагона односпільно; б/ зміна довжини черешка не корелює з довжиною і шириною його пластинки; в/ між довжиною листка і довжиною міжвузля метамеру корелятивні зв'язки мають різноплановий характер: в одних видів між цими ознаками є прямий зв'язок /довге міжвузля - довга листкова пластинка/, в інших такого зв'язку немає або цей зв'язок є зворотнім /коротке міжвузля - довга пластинка/; г/ довжина черешка і довжина міжвузля не є взаємозалежними ознаками. Виходячи з цього, можна погодитись з Б.Р. Васильєвим і Н.І. Гольцовою /1980/, що різні ознаки метамерів пагона відрізняються різними закономірностями змін в його поздовжньому вимірі, причинами яких є наявність значного числа незалежних внутрішніх факторів, які одночасно керують формотворчими процесами на всьому протязі розвитку даного органу як інтегрованої біологічної системи.

Розділ 5. ТИПИ ПАГОНІВ ГУБЦОВІТИХ І ЇХ ЕКОЛОГО-МОРФОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА

5.1. Короткий огляд класифікація пагонів квіткових рослин.

Проаналізовано підходи різних авторів щодо класифікації пагонів рослин. З'ясовано, що більшість класифікація будувалась за однією чи поєднанням декількох ознак морфологічного або біологічного змісту /Warming, 1918; Серебряков, 1959; Масуренко, Хохряков, 1968; Серебрякова, 1971; Гатцук, 1974б; Зиман, 1976; Николаев, 1982, і ін./. У суттєво іншому плані розв'язується це питання В.М. Голубєвим /1968б, 1972/ і Є.Л. Нухімовським /1971, 1986, 1988/, якими використовується комплекс ознак, внаслідок чого розроблені ними класифікації пагонів набувають рис багатолінійної системи.

5.2. Біолого-морфологічна класифікація пагонів губцовітих та еколого-статистичний аналіз її одиниць. В основу побудови класифікації покладено 8 рядів ознак, що відбивають найбільш суттєві морфологічні і біологічні особливості пагонів губцовітих, а саме: 1/ здатність до репродуктивної функції, 2/ кратність плодоношення, 3/ циклічність розвитку, 4/ довжина міжвузля і характер облиствлення, 5/ напрям росту, 6/ ступінь здерев'яніння, 7/ особливості відмирання і 8/ наявність та види метаморфізованих структур. Згідно принципу лінійності /Голубєв, 1972/ усі ці ознаки вважаються рівнозначними. В кожному із рядів ознак пагони розділяються на альтернативні типи, найменування і дефініції яких є загальноприйнятними в біоморфологічній літературі.

Судячи з цієї класифікації /табл./, у більшості видів губцовітих України формуються пагонові системи, основним структурним елементом яких є пагони, що належать до генеративного типу /96,7 %/. Майже у всіх видів ці пагони монокарпічні /94,7 %/, за винятком представників родів *Galeobdolon* і *Glechoma*, у яких вони здатні до декількакратного прояву репродуктивної функції. До числа переважачих належать також пагони моноциклічного /70,4 %/, безрозеткового /84,2 %/, ортотропного і висхідного /57,9 %/, трав'янистого /78,3 %/ і акрнекрозного /75 %/ типів. Порівняно помітний відсоток у загальному спектрі типів пагонів складають дициклічні /20,4 %/, напіврозеткові /15,1 %/, анізотропні /36,8 %/, напівдеревні /21,7 %/, некротні /17,8 %/ пагони та пагони, що мають у своїй будові різнометамерні за довжиною міжвузля кореневищні структури /24,3 %/.

Таблиця

Лінійна система пагонів видів губоцвітих флори України та їх кількісна характеристика

Біоморфологічні ознаки і типи пагонів	: Кількість : В % від	
	: видів	: кількості
	:	: видів
I. Ступінь спеціалізації		
1. Вегетативні	5	3,3
2. Вегетативно-репродуктивні	147	96,7
II. Кратність плодоношення		
1. Акарпічні	5	3,3
2. Монокарпічні	144	94,7
3. Ди-, олігокарпічні	3	2,0
III. Циклічність розвитку		
1. Моноциклічні і озимі	107	70,4
2. Дициклічні	31	20,4
3. Поліциклічні	14	9,2
IV. Співвідношення довжин міжвузля і особливості облиствлення		
1. Безрозеткові	128	84,2
2. Напіврозеткові	23	15,1
3. Розеткові	1	0,7
V. Напрямок росту		
1. Ортотропні і вихідні	88	57,9
2. Плагіотропні	8	5,3
3. Анізотропні	56	36,8
VI. Ступінь здерев'яніння		
1. Напівдеревні	33	21,7
2. Трав'янисті	119	78,3
VII. Наявність та види метаморфізованих структур		
1. Кореневищні	37	24,3
1.1. Компактнокореневищні	3	2,0
1.2. Короткокореневищні	14	9,2
1.3. Довгокореневищні	20	13,1
2. Столонні	13	8,5
2.1. Надземностолонні	4	2,6
2.2. Підземностолонні	9	5,9

Таблиця /продовження/

I	:	2	:	3
VIII. Особливості відмирання				
1. Некрозні		27		17,8
2. Акронекрозні		114		75,0
3. Базиакронекрозні		11		7,2

З екологічної точки зору властиві губоцвітним типи пагонів чітко розділяються на дві групи: а/ типи пагонів із слабо вираженою залежністю від специфіки умов місцезростань видів і б/ типи пагонів, для яких така залежність є очевидною. До першої групи належать пагони монокарпічного, моноциклічного, безрозеткового, ортотропного, анізотропного, вегетативно-репродуктивного, акронекрозного і трав'янистого типів. Вони характерні видам, що зростають у найрізноманітніших еколого-фітоценотичних умовах /ліси, чагарники, луки, степи, болота, кам'янисті оголення, культурні угіддя/. Другу групу складають пагони акарпічного, ди-, поліциклічного, напіврозеткового, розеткового, плагіотропного, некрозного, базиакронекрозного, кореневидного, стовонного і напівдеревного типів. Пагони кожного із цих типів своїм походженням пов'язані з адаптацією видів до певних, виразно екологічно окреслених місцезростань, наприклад, кам'янистих оголень /напівдеревний тип/, заболочених лук і боліт /підземностолонний, базиакронекрозний тип/ тощо. З огляду на це, в ознаках їх морфоструктурної організації і біологічних властивостей спостерігаються риси глибокої екологічної спеціалізації, тоді як пагонам типів першої групи характерна висока індиферентність до екологічних умов.

5.3. Інтегративні типи пагонів губоцвітих і їх характеристика. На відміну від лінійної системи пагонів, інтегративні типи пагонів являють собою специфічний для пагонів конкретного виду або груп екологічно споріднених видів варіант поєднання ознак тільки їм властивих. В підрозділі подано морфогенетичну та еволюційну оцінку 20 типів пагонів, серед яких найбільш поширеними є вегетативно-репродуктивний монокарпічний моноциклічний безрозетковий ортотропний акронекрозний трав'янистий /стрижнекореневі каудексові багаторічники/, вегетативно-репродуктивний монокарпічний моноциклічний безрозетковий ортотропний некрозний трав'янистий /генеративні однорічники/, вегетативно-репродуктивний монокарпічний моноциклічний безрозетковий анізотропний довгокореневидний акронекрозний трав'янистий /довгокореневидні симподіальні багаторіч-

ники/ і вегетативно-репродуктивний монокарпічний дициклічний безрозетковий анізотропний акронекрозний напівдеревний /петрофільні напівчагарнички/. З врахуванням ряду ознак, що відображають тенденції до посилення вегетативної рухливості і прискорення темпів розвитку пагонів, побудовано морфогенетичні ряди їх типів, які розкривають механізми морфобіологічної перебудови цих органів і до певної міри шляхи еволюції життєвих форм.

Розділ 6. МОРФОГЕНЕЗ МОНОКАРПІЧНОГО ПАГОНА ГУБЦВІТИХ. ФАЗИ І ТИПИ МОРФОГЕНЕЗУ

6.1. Про термінологію і сутність морфогенезу монокарпічного пагона. Як приклад відсутності в сучасній біоморфології уніфікованих термінів і понять стосовно морфогенезу монокарпічного пагона, розглядається історія семантики терміну "малий цикл". В дисертації поділяється і реалізується позиція Т.І. Серебрякової /1971/, яка запропонувала замінити цей термін в дефініції С.П. Смелова /1937/ на "повний онтогенез пагона".

6.2. Особливості морфогенезу монокарпічних пагонів губцвітих різних типів. Подається детальний опис і схеми повного онтогенезу монокарпічних пагонів, що належать до 9 інтегративних типів: монокарпічного моноциклічного безрозеткового ортотропного акронекрозного трав'янистого / *Salvia verticillata*, *S. glutinosa*, *Stachys recta*, *Betonica officinalis*/, монокарпічного моноциклічного безрозеткового ортотропного короткокореневищного акронекрозного трав'янистого / *Melittis sarmatica*, *Leonurus quinquelobatus*, *Bal-lota ruderalis*/, монокарпічного моноциклічного безрозеткового анізотропного короткокореневищного акронекрозного трав'янистого / *Prunella grandiflora*/, монокарпічного моноциклічного безрозеткового довгокореневищного акронекрозного трав'янистого / *Stachys sylvatica*, *Origanum vulgare*, *Clinopodium vulgare*, *Mentha longifolia*/, монокарпічного моноциклічного безрозеткового анізотропного підземностолонного базиакронекрозного трав'янистого / *Lycopus europaeus*/, монокарпічного дициклічного надземностолонного напіврозеткового анізотропного базиакронекрозного трав'янистого / *Ajuga reptans*/, монокарпічного дициклічного напіврозеткового ортотропного акронекрозного трав'янистого / *Salvia pratensis*/, монокарпічного моноциклічного безрозеткового анізотропного довгокореневищного акронекрозного напівдеревного / *Teucrium chamaedrys* / і монокарпічного дициклічного безрозеткового анізотропного акроне-

розного напівдеревного / *Teucrium rannonicum* /.

В межах повного онтогенезу пагонів виділено і охарактеризовано послідовно змінювані фази морфогенезу, які відрізняються між собою за сукупністю вікових, морфоструктурних і біологічних особливостей. Незважаючи на різну кількість і специфіку цих фаз у пагонів різних типів, у генералізованому вигляді процес морфогенезу монокарпічного пагона у видів губоцвітих характеризується наступною схемою черговості морфогенетичних фаз: зачаткового пагона, формування простого безрозеткового вегетативного пагона /у пагонів певних типів випадає і замінюється гомологічною їй спеціальною фазою розеткового пагона, або формування столона чи кореневища/, формування простого безрозеткового вегетативно-репродуктивного пагона, дорослого розгалуженого вегетативно-репродуктивного пагона, старіючого і відмиравчого вегетативно-репродуктивного пагона та резиди. Загальна тривалість повного онтогенезу пагона коливається від 2,5 до 16 і більше років /без фази резиди в межах 26-36 місяців/ і не корелює ні з типом його будови, ані з систематичним положенням та життєвою формою виду.

6.3. Порівняльна характеристика фаз морфогенезу монокарпічних пагонів різних типів. Константність фаз морфогенезу і ефект формотворення елементарного метамера. Поряд з неоднаковою загальною тривалістю, для морфогенезу монокарпічних пагонів губоцвітих властиві, з одного боку, відмінність за кількістю морфогенетичних фаз /6-II/, з другого - подібність, виявом якої є однотипність певної частини з них. Такі фази належать до категорії константних, оскільки завжди проявляються в ході онтоморфогенезу пагона будь-якого типу. Ними є фаза початкового пагона, формування вегетативного пагона, формування вегетативно-репродуктивного пагона, дорослого вегетативно-репродуктивного пагона, старіючого і відмиравчого вегетативно-репродуктивного пагона і, за деякими винятками, резиди. Усі інші фази, що проявляються в онтогенезі пагонів губоцвітих, можна розглядати як спеціальні. На цій підставі морфогенез монокарпічних пагонів виразно поділяється на два типи: а/ морфогенез, що складається виключно із константних фаз і б/ морфогенез, що являє собою поєднання константних і спеціальних фаз.

Спеціальні фази є надставками, які виникають на базі формотворчого ефекту елементарного метамера пагонів, багатоваріантність прояву якого в процесі пристосувальної еволюції рослин призвела до великого розмаїття їх морфологічної будови та життєвих форм. Поява цих фаз як надставок в онтогенезі пагонів не відбивається

на його загальній тривалості, однак суттєво впливає на тривалість його початкової фази /зачаткового пагона/. У рослин, розвиток пагонів яких складається виключно із константних фаз, фаза зачаткового пагона є найбільш тривалою і продовжується у різних видів 18-22 місяці, що складає 69-76 % від усього часу функціонування верхівкової меристеми. У пагонів із спеціальними фазами морфогенезу фаза зачаткового пагона скорочується на час, що дорівнює тривалості всіх спеціальних фаз. Таким чином, спеціальні фази виникають не як додаткові часові новоутворення в онтогенезі пагона, що повинно би призвести до його продовження, а як утворення, що функціонують за рахунок його першої константної фази.

6.4. Принципи типизації і типи морфогенезу монокарпічного пагона. При виділенні типів морфогенезу монокарпічних пагонів губоцвітих за визначальні ознаки прийняті кількість і види фаз, порядок їх послідовної зміни та тривалість кожної з них в межах розвитку пагона від початку виникнення до відмирання його верхівкової меристеми. Для найменування виділених типів використано видові назви рослин, морфогенез монокарпічних пагонів яких приймається у значенні типового. Усі виділені типи морфогенезу монокарпічних пагонів губоцвітих за загальною тривалістю цього процесу /без врахування фази резиди/ розділяються між двома групами типів: а/ з тривалістю морфогенезу в межах трьох календарних років /*Stachys recta* - тип, *Betonica officinalis* - тип, *Melittis sarmatica* - тип, *Leonurus quinquelobatus* - тип, *Teucrium pannonicum* - тип, *Stachys sylvatica* - тип, *Ajuga reptans* - тип, *Lycopus europaeus* - тип/ і б/ з тривалістю морфогенезу в межах 4 календарних років /*Salvia pratensis* - тип/. Подано характеристику кожного типу, вказуються також види і життєві форми рослин, пагонам яких такий тип морфогенезу властивий.

Розділ 7. СИСТЕМИ ПАГОНІВ ГУБОЦВІТИХ І МОДЕЛІ ЇХ ФОРМУВАННЯ

7.1. Моделі пагоноутворення і їх класифікація. Роботами багатьох авторів /Hallé, Oldeman, 1970; Hallé, 1971, 1979; Серебрякова, 1977, 1983, 1987; Hallé, Oldeman, Tomlinson, 1978; Серебрякова, Богомолова, 1984, і ін./ було доведено, що розвиток пагнових систем рослин відбувається на основі деякого обмеженого числа моделей, які належать до категорії спадкових характеристик виду і залишаються незмінними в будь-яких екологічних умовах

його зростання. На базі однієї моделі у рослин можуть виникати різні життєві форми, а у близько споріднених видів можуть бути різні моделі формування їх пагонових систем.

Вивчення пагонових систем трав'янистих і напівдеревних життєвих форм губоцвітих з використанням методу моделювання показало, що їх розвиток відбувається на базі тих же моделей, що описані Т.І. Серебряковом /1977, 1983/, а також напіврозеткової моноподіальної, яка виділяється вперше. Замість варіантів моделей прийнято доцільним виділяти в межах кожної з них субмоделі, які відбивають, окрім типу будови пагона і способу його наростання, такі притаманні йому ознаки і властивості як характер метаморфозу базальної зони, ступінь спеціалізації аксілярних структур, топографію органів іновації та особливості процесів відмирання. Найменування і кількісне співвідношення субмоделей між моделями пагоноутворення подаються у нижче наведеній класифікаційній схемі.

А. Моноподіальні моделі пагоноутворення

1. Модель моноподіальна довгопагонова

1.1. Субмодель моноподіальна довгопагонова з боковими вегетативно-репродуктивними ортотропними пагонами

1.2. Субмодель моноподіальна довгопагонова з пазушними суцвіттями

2. Модель моноподіальна напіврозеткова

3. Модель моноподіальна розеткова

3.1. Субмодель моноподіальна розеткова з боковими вегетативно-репродуктивними ортотропними пагонами

Б. Симподіальні моделі пагоноутворення

4. Модель симподіальна довгопагонова

4.1. Субмодель мезосимподіальна довгопагонова

4.2. Субмодель базисимподіальна каудексо-довгопагонова

4.3. Субмодель базисимподіальна короткокореневищно-довгопагонова

4.4. Субмодель епібазисимподіальна довгокореневищно-довгопагонова

4.5. Субмодель базисимподіальна довгокореневищно-довгопагонова

4.6. Субмодель базисимподіальна стolonно-довгопагонова

5. Модель симподіальна напіврозеткова

5.1. Субмодель мезосимподіальна напіврозеткова

5.2. Субмодель базисимподіальна каудексо-напіврозеткова

5.3. Субмодель базисимподіальна вкороченокореневищно-напів-

розеткова

5.4. Субмодель базисимподіальна столонно-напіврозеткова

7.2. Моноподіальна система пагонів і моделі її формування.

У губоцвітих України пагонова система цього типу розвивається на базі трьох моделей, а саме: а/ моноподіальної довгопагонової, відміннов ознакою якої є розсунутовузлові пагони з постійно активними апікальними меристемами і трав'янистими або здерев'янілими плагіотропними вкорінюваними стеблами. Аксилярний комплекс пагонів формується в одних видів вегетативними плагіотропними поліциклічними пагонами відновлення та вегетативно-репродуктивними дициклічними ортотропними пагонами, що повністю відмирають після плодоношення /субмодель 1.1; напівчагарнички *Thymus callieri*, *T. tauricus* і ін./, тоді як в інших - такого ж типу пагонами відновлення і пазушними суцвіттями /субмодель 1.2; види роду *Glechoma* /; б/ моноподіальної напіврозеткової, якій властиві 2-5 - річна тривалість функціонування верхівкової меристеми головного монокарпічного пагона, низька активність інтеркалярних меристем в перші 1-4 роки, що обумовлює формування в його структурі розеткової ділянки та в більшості випадків повна інертність базальних пазушних іновачійних меристем, внаслідок чого вся пагонова система після фази десимінації відмирає повністю разом з кореневою системою /дво-, малорічні монокарпіки/; в/ моноподіальної розеткової, принциповою особливістю якої є те, що апікальні меристеми плагіотропних пагонів знаходяться в стані активного /понад 20 років/ вегетативного органогенезу, тоді як інтеркалярні, навпаки, постійно слабо активні, а пазушні ведуть себе двояко: частина з них дає початок моноциклічним ортотропним вегетативно-репродуктивним пагонам, друга - поліциклічним, функціонально і морфологічно тотожним материнському /субмодель 3.1; *Betonica officinalis* /.

7.3. Симподіальна система пагонів та моделі її формування.

Виникнення симподіального наростання у філогенезі різних систематичних груп губоцвітих відбувалось неодноразово і в різний час, що стало потужним фактором їх прогресивної еволюції, сприяло виробленню багатьох пристосувальних властивостей біологічного і морфоструктурного характеру, які обумовили різноманіття нині існуючих життєвих форм. У понад 90 % досліджених видів наростання і відновлення їх пагонів відбувається тільки за симподіальним способом, при цьому на базі лише двох моделей - симподіальної довгопагонової і симподіальної напіврозеткової. Обидві моделі відбивають генералізований тип формування пагонових систем, який "маскує" специфіч-

ні морфоструктурні і біологічні властивості основного системоутворюючого пагона, що обумовлюється, в першу чергу, стратегією діяльності верхівкової, вставних і пазушних меристем, метаморфозом певних блоків його метамерів, топографією органів відновлення і характером відмирання осрової частини. Ця специфіка основного елемента моделей знаходить своє відображення у серії субмоделей, виділених за мезосимподіальним, епібазисимподіальним /напівчагарнички/ і базисимподіальним /трав'янисті багаторічники/ способом його наростання та формами метаморфозу базальної зони, що представлені різними видами кореневищ /вкорочено-, коротко-, довгомерними/ і столонами /надземними або підземними/. Порівняння субмоделей симподіальної довгопагонової і симподіальної напіврозеткової моделей вказує на наявність певного паралелізму між ними, що, з одного боку, свідчить про адаптивний характер їхньої природи, а з другого - про подібність тенденцій еволюційних перетворень безрозеткового і напіврозеткового пагонів і їх систем в однакових умовах місцезростання рослин. В підрозділі подається детальний опис розвитку пагонових систем на основі кожної із субмоделей та рисунки їх принципових схем.

Розділ 8. МОРФОГЕНЕЗ ВИДІВ ГУБЦВІТИХ, ЙОГО ПЕРІОДИЗАЦІЯ І ТИПОЛОГІЯ

8.1. Індивідуальність рослин і питання їх морфогенезу. При викладі особливостей біологічної організації життєвих форм губцвітих дотримано їх поділу на індивідуальні, складноіндивідуальні і кондивідуальні типи, а морфогенез кожної з них розглядається в онтогенетичному і синонтогенетичному контекстах /за С.Л. Нухімовським, 1973а, 1980/.

8.2. Періодизація онтогенезу і синонтогенезу видів губцвітих. Викладається запропонована нами схема періодизації синонтогенезу /великого життєвого циклу/ рослин, в якій використовуються такі класифікаційні одиниці /рис./: 1/ віковий стан індивідуума статевого походження, 2/ віковий стан індивідуума вегетативного походження, 3/ віковий стан кондивідуума, 4/ віковий період кондивідуума, 5/ віковий підцикл кондивідуума і 6/ віковий цикл кондивідуума. Для виділення послідовно змінюваних вікових станів особин насінного і вегетативного походження в класифікації застосовуються їх загальноживані назви і діагнози /Смирнова и др., 1976/. Вікові зміни клонів характеризують три стани - молодого, зрілого

і старіючого та відмиравчого клона, які відрізняються між собою за рядом кількісних і якісних параметрів /числом різновікових клонових, просторовими конфігураціями, співвідношенням процесів новоутворення і деструкції/. Етапи розвитку рослин від вікового стану насінини до досягнення зрілості /формування генеративних органів/ і в подальшому старіння та відмирання виражаються в чотирьох вікових періодах – латентному, віргінільному, генеративному і сенільному /Работнов, 1950; Смирнова и др., 1976/. Особина насінного походження у випадку здійснення повного онтогенезу перебуває у всіх вікових періодах. При переході YI до вегетативного розмноження і розпаду на особини-клони, YI онтогенез завершується тим віковим періодом, в якому відбулась партикуляція. В той же час, онтогенез клональної особини починається з того вікового періоду, з яким корелює YI віковий стан у момент відділення від материнської рослини.

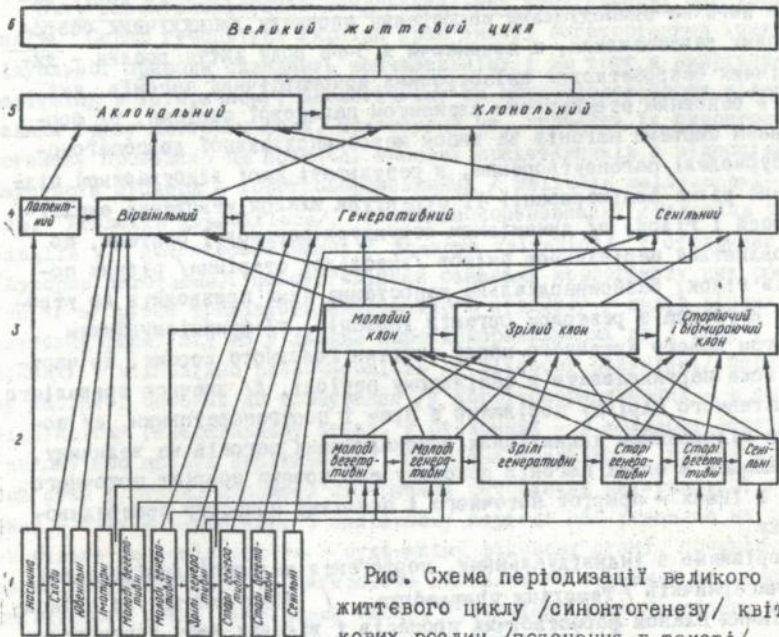


Рис. Схема періодизації великого життєвого циклу /синонтонезу/ квіткових рослин /пояснення в тексті/

Акт клонування насінної особини, який може здійснюватись у широкому віковому діапазоні – від всенільного до сенільного /на рисунку показано лише в молодому вегетативному – зрілому генера-

тивному вікових станах/, є найбільш істотною особливістю всього подальшого розвитку кондивідуума, обумовляючи його чіткий поділ на два вікових підцикли - аклональний і клональний, кожен з яких залежно від виду рослини характеризується різною тривалістю і специфікою морфобіологічних параметрів поспідовно змінюваних поколінь особин.

8.3. Онтоморфогенез напівдеревних і трав'янистих багаторічних рослин. Викладено результати досліджень морфогенезу життєвих форм індивідуальних і складноіндивідуальних напівчагарничків та індивідуальних трав'янистих багаторічників, отриманих на основі вивчення онтогенезу модельних видів. Встановлено, що онтоморфогенез індивідуальних напівчагарничків / *Teucrium raphanolicum* / характеризується: а/ короткочасністю /до 2 років/ моноподіального наростання головного розеткового пагона і швидков /з 3-го року/ замінов його на симподіальне наростання спочатку дициклічних безрозеткових вегетативних, а починаючи з 5-го року життя рослин - дициклічних безрозеткових анізотропних монокарпічних пагонів, які стають основним структурним елементом пагонової системи, б/ формуванням системи пагонів за типом мезосимподіальної довгопагонової субмоделі пагоноутворення, в результаті якої відбувається підвищення рівня полімеризації УУ структури шляхом утворення скелетних осей і гілок, в/ динамізмом структури пагонової системи, що обумовлюється періодичною зміною /внаслідок старіння/ різних порядків гілок, базисимподіальне наростання яких призводить до утворення каудекса з резервом органів іновачії, г/ функціонуванням протягом всього життєвого циклу системи головного кореня, що частково може партикулювати в сенільному періоді, д/ значною тривалістю генеративного періоду порівняно з пре- і постгенеративним, е/ щорічним відмиранням дициклічних монокарпічних пагонів на величину, яка складає в одних пагонів половину або повний приріст поточного року, в інших - приріст поточного і половину приросту попереднього року.

Порівняно з індивідуальними, морфогенез складноіндивідуальних напівчагарничків / *Teucrium chamaedryu* / відбувається за принципово іншим планом формотворчих процесів і вікових змін структурних елементів пагонової сфери рослин. Йому властиві: а/ ефемерність віргініального /2 роки/ і велика /десятки років/ тривалість генеративного періодів, б/ швидкоплинний перехід /на 5-6 - му роках/ від індивідуальної до складноіндивідуальної форми існування, в/ дискретність процесу морфогенезу, виявом якого є послідовність фаз го-

ловного пагона - парціальних пагонів - первинного куша - куртини, г/ геофілізація і здерев'яніння багаторічних пагонових структур і висока здатність до вегетативної рухливості як вияв прогресивних рис і властивостей життєвої форми виду.

Незважаючи на видові відмінності в будові пагонової системи, онтоморфогенез трав'янистих багаторічників індивідуальної природи / *Salvia pratensis*, *S. verticillata* / відзначається загалом однотипністю, яка виражається: а/ в стерильності головного пагона, б/ значній тривалості генеративного періоду і надто коротких /3-4 роки/ віргиніальному і сенільному періодах, в/ базисимподіальному способі наростання різних типів пагонів, результатом якого є утворення багаторічної структури типу каудекса, г/ некрозі тканин головного кореня, який в сенільному періоді призводить до його часткової, а інколи і повної партикуляції.

8.4. Синотоморфогенез кондивідуальних трав'янистих багаторічників. Серед губоцвітих України трав'янисті багаторічники кондивідуальної природи складають найчисельнішу і до того ж найрізноманітнішу в історичному, екологічному та морфобіологічному відношеннях групу життєвих форм. Враховуючи це, вивчення їх синотоморфогенезу проведено на прикладі типових представників з відповідних категорій біоморф - короткочореневищних / *Melittis melissophyllum*, *Prunella grandiflora* /, компактночореневищних / *Betonica officinalis* /, довгочореневищних / *Stachys sylvatica* / і столонних / *Lycopus europaeus* /. Найсуттєвішими ознаками морфогенезу цих рослин є: а/ різна тривалість аклонального підциклу у видів різних життєвих форм /від 20 у деяких короткочореневищних до 1 року у столонних/ і відповідно різночасовість /у віковому розумінні/ переходу насінної особини до клонування /у короткочореневищних - в середньовіковому генеративному стані, у столонних - в молодому вегетативному або навіть івентильному/, б/ різна тривалість, різний віковий стан і різний характер завершення онтогенезу материнської особини - шляхом відмирання в сенільному періоді або розпадом на дві чи більше дочірніх особин в будь-якому віковому стані, починаючи з івентильного, в/ різнохарактерність клонального підциклу за ознаками вікового стану виникнення клону, тривалість його існування та просторової структури /компактною чи дифузною/.

8.5. Типи онтогенезу і синотогенезу видів різних життєвих форм і їх еволюційна оцінка. Класифікація онтогенезу і синотогенезу є аналітичним підсумком досліджень розвитку індивідуальних і кондивідуальних напівдеревних і трав'янистих видів губоцвітих України.

Одиницями класифікації приймаються типи і їх варіанти. Перші з них виділяються за характером індивідуальності організмів /простий і складний індивідууми, кондивідуум/ та особливостями завершення онтогенезу насінної особини /відмиранням усього її тіла чи діленням на дочірні особини вегетативного походження/, тоді як другі - за однією або декількома ознаками, що засвідчують: а/ можливість досягнення статевої зрілості головним пагоном або пагонами наступних порядків, б/ час виникнення кондивідууму співвідносно до вікового стану аксональної особини і в/ ступінь омолодження вегетативного потомства в результаті акту дезінтеграції цієї особини. Зауважимо, що з подібних метю названі ознаки використовувались і іншими авторами, зокрема Т.І. Серебрякова /1971/ та Л.А. Жукова /1983, 1988/.

Класифікація онтогенезу і синонтогенезу видів губоцвітих

Типи і варіанти онтогенезу

Тип I / α - онтогенез/. Розвиток простого індивідууму, за якого він проходить послідовно всі вікові періоди і вікові стани, закінчуючи його смертю /індивідуальні стрижнекореневі напівчагарнички та трав'янисті багаторічники і однорічники/.

Варіант I / α_1 - онтогенез/. Розвиток простого індивідууму, в процесі якого головний пагін досягає статевої зрілості, утворюючи квітки і плоди.

Варіант 2 / α_2 - онтогенез/. Розвиток простого індивідууму, в процесі якого статевої зрілості досягає не головний, а один із пагонів наступних порядків / *Teucrium pannonicum*, *T. polium*, *Salvia pratensis*, *S. verticillata* і ін./.

Тип 2 / β - онтогенез/. Розвиток складного індивідууму, при якому він проходить послідовно всі вікові стани, закінчуючи його смертю /довгокореневищі напівчагарнички із родів *Teucrium* і *Thymus*/. Варіанти типу виділяються за ознаками аналогічно типу I.

Типи і варіанти синонтогенезу

Тип I / α - синонтогенез/. Розвиток кондивідууму, в процесі якого особина насінного походження /материнська/ закінчує своє життя відмиранням усього її тіла. Онтогенез цієї особини може бути повним /завершується проходженням усіх вікових станів/ або неповним /компактнокореневищі, рідше стрижнекореневі багаторічники, столонні вегетативні однорічники/.

В а р і а н т 1 / α_1 - синонтогенез/. Онтогенез материнської особини повний. Кондивідуум виникає в кінці генеративного - постгенеративному періодах материнської особини шляхом утворення при цьому неомолоджененого покоління клоністів /окремі особини *Salvia verticillata* /.

В а р і а н т 2 / α_2 - синонтогенез/. Онтогенез материнської особини повний. Кондивідуум виникає в середині генеративного періоду, омолодження клоністів часткове / *Betonica officinalis* /.

В а р і а н т 3 / α_3 - синонтогенез/. Онтогенез материнської особини неповний і закінчується її смертю в прегенеративному періоді. Час виникнення кондивідууму збігається з часом відмирання материнської особини. Покоління клоністів сильно омолоджене /*Lycopus euro-raeus*, *Mentha arvensis* /.

Т и п 2 / β - синонтогенез/. Розвиток кондивідуума, в процесі якого материнська особина закінчує своє життя і перестав існувати в попередньому значенні внаслідок розпаду на дві і більше дочірніх особин вегетативного походження. Онтогенез насінної особини, як і онтогенез поколінь клоністів завжди неповні, закінчуються тим віковим станом, в якому наступає акт їх морфологічної дезінтеграції /короткочореневищні багаторічники і довгочореневищні вегетативні малорічники/.

В а р і а н т 1 / β_1 - синонтогенез/. Ділення материнської особини на дочірні вегетативні і виникнення кондивідууму відбувається в кінці генеративного - постгенеративному періодах. Омолодження потомства відсутнє /*Melittis sarmatica* /.

В а р і а н т 2 / β_2 - синонтогенез/. Ділення материнської особини на дочірні вегетативні і виникнення кондивідууму відбувається в середині генеративного періоду. Омолодження потомства часткове /*Prunella grandiflora* /.

В а р і а н т 3 / β_3 - синонтогенез/. Ділення материнської особини на дочірні вегетативні і виникнення кондивідууму відбувається в прегенеративному - на початку генеративного періодів. Омолодження потомства клоністів сильне /*Stachys sylvatica* /.

Виділені типи онтогенезу і синонтогенезу та їх варіанти відображають загальні тенденції еволюції процесу індивідуального розвитку рослин, виявом яких є скорочення його тривалості та прискорення змін поколінь, незалежно від того в який спосіб вони виникають - генеративний чи вегетативний.

Розділ 9. ЖИТТЄВІ ФОРМИ ГУБОЦВІТИХ, ЇХ КЛАСИФІКАЦІЯ І ЕКОЛОГО-ГЕОГРАФІЧНИЙ АНАЛІЗ

9.1. Біологічний і прагматичний аспекти поняття "життєва форма" рослин. Незважаючи на тривалу історію вивчення життєвих форм рослин, серед дослідників й досі немає одностайності щодо сутності цього поняття та способу його найменування. Виходячи із завдань побудови класифікації життєвих форм губоцвітих, поняття "життєва форма" розглядається в його прагматичному аспекті, тобто як категорія таксономічного порядку.

9.2. Життєва форма як основна таксономічна одиниця і спосіб її найменування. У дисертації за основну таксономічну одиницю приймається власне життєва форма, до якої належать дорослі особини одного виду в певних умовах зростання /Серебряков, 1962/. Запропоновано її найменування здійснювати на основі принципу бінарної або тринарної номенклатури. За перше слово в утворенні назви береться назва життєвої форми одиниці високого рангу /типу, підтипу, порядку/, а другим - наукова назва виду, яка пишеться разом і передається у формі прикметника, узгодженим з першим словом, що є іменником, у роді і відмінку. Наприклад, дерево тисоагідне, чагарник ліщинозвичайний, чагарничок дріадовсошмипелюстковий, напівчагарничок чебрецедніпровський, подкарпик шавалелучний, монокарпик зизифорокримський. Завдяки такому способу найменування досягається адекватність відображення сутності даного поняття в його назві, створюється можливість виявлення і діагностування існуючих у природі власне життєвих форм, кількість яких завжди є вищою від кількості видів, а також забезпечується дотримання смислового зв'язку між одиницями всіх рівнів в ієрархічній класифікації життєвих форм рослин.

9.3. Класифікація життєвих форм губоцвітих і принципи її побудови. Теоретичним узагальненням результатів біоморфологічних досліджень губоцвітих України є їх класифікація, у якій в концентрованому вигляді представлено все розмаїття властивих їм життєвих форм, особливості морфоструктурної організації кожної з них, закономірності морфогенезу та тенденції еволюційних змін. Вона побудована в основному за принципами, розробленими І.Г. Серебряковим /1962/. Систему таксономічних одиниць класифікації складають одиниці різних рангів, зокрема відділ, тип, клас, когорта, порядок, секція, гілка, ряд і власне життєва форма /найнижча і основна таксономічна одиниця/. Більшість одиниць цієї системи, за винятком

деяких з них /когорта, порядок, гілка, ряд/, назви яких запозичено у Ю.Г. Алєєва /1986/, є ідентичними одиницям класифікації І.Г. Серебрякова і виділяються за ним же сформульованими принципами. Систему названих таксономічних одиниць доповнює серія одиниць дрібнішого рангу /підтип, підклас, підпорядок, підряд/. Для виділення нововведених одиниць, що мають середній ранг /когорта, порядок/ використано ознаки, які належать до категорії важливих в еколого-біологічному та еволюційному відношеннях. Ними, зокрема, є характер індивідуальності рослин /когорта/ та тип і будова підземних частин - корневих систем і метаморфізованих пагонових структур /порядок/. З цими ознаками взаємозв'язуються загальна морфоструктурна організація рослин, їх морфологічна цілісність або морфологічна дезінтегрованість, хід морфогенетичних змін в процесі онтогенезу чи синонтогенезу, інтенсивність вегетативного розмноження тощо. Зміна характеру індивідуальності в ряду простий індивід - складний індивід - кондивід відображає процес кількісної та якісної полімеризації біологічних систем, що розглядається як основний шлях їх ароморфного розвитку.

Нижчі таксономічні одиниці класифікації - секції, гілки і ряди виділено за ознаками більш часткового, однак важливого з точки зору їх ролі в утворенні структури та еволюційних перетворень життєвих форм. Так, виділення секцій проведено за способом наростання пагонових систем рослин, гілок - за метамерною будовою фотофільних пагонів, а рядів - за напрямком і тривалістю їх росту. У класифікації таксони усіх рангів розташовуються в послідовності, яка відображає особливості взаємозв'язків між ними та можливі шляхи соматичної еволюції їх пагонових і корневих структур та життєвих форм взагалі. Як приклад, наводиться фрагмент розробленої класифікації життєвих форм губоцвітих України.

2. Відділ трав'янисті рослини

I. Тип трав'янисті полікарпіки

I. Клас трав'янисті полікарпіки з асиміляційними пагонами несуккулентного типу

I. Когорта полікарпіки індивідуальні

I. Порядок полікарпіки стрижнекоренево-каудексові

I. Секція полікарпіки симподіальні

I. Гілка полікарпіки безрозеткові

I. Ряд полікарпіки ортотропні моноциклічні

I. Підряд полікарпіки макрофіліні

2. Підпорядок полікарпіки короткочореневищні

I. Секція полікарпіки симподіальні

I. Гілка полікарпіки безрозеткові

I. Ряд полікарпіки ортотропні моноциклічні

I. Підряд полікарпіки макрофіліїні

I. ВВФ: полікарпік кадилоарматовський і ін.

2. Ряд полікарпіки анізотропні моноциклічні

I. Підряд полікарпіки мезофіліїні

I. ВВФ: полікарпік суховершковеликоцвітий

3. Підпорядок полікарпіки довгочореневищні

I. Секція полікарпіки симподіальні

I. Гілка полікарпіки безрозеткові

I. Ряд полікарпіки анізотропні моноциклічні

I. Підряд полікарпіки мезофіліїні

I. ВВФ: полікарпік м'ятадовголистий, п. чистецелісовий, п. глухокропивовоїлий і ін.

9.4. Порівняльний таксономічний аналіз життєвих форм губоцвітих, основні риси екології та закономірності географічного поширення. Видам губоцвітих флори України властивий широкий спектр життєвих форм, відмінних за габітуальними ознаками, походженням, будовою базових органів, структурою пагонів, способами і тривалістю їх наростання, галуження та особливостями відмирання. Із трьох типів життєвих форм /напівчагарники і напівчагарнички, полікарпічні трави, монокарпічні трави/ найбільш чисельним є тип полікарпічних трав, на долю якого припадає 60,5 % усіх життєвих форм родини і 77,3 % життєвих форм відділу трав'янисті рослини.

Крім загальної чисельної переваги, цей тип виділяється серед інших також значним таксономічним різноманіттям, в утворенні якого ведуча роль належить когорті кондивідуальних полікарпіків /59,8 % життєвих форм типу/ з їх яскраво вираженою здатністю до вегетативної рухливості завдяки наявності у цих рослин різних типів метаморфізованих і неметаморфізованих надземних і підземних пагонів, здатних до активного вкорінення на захоплюваних ними нових місцях зростання. Внаслідок невеликої тривалості життя одних з них /столони, надземноповзучі пагони/ і постійного проксимального некрозу інших /чореневища/, створюються передумови до морфологічної дезінтеграції насінної особини, яка завершується актом вегетативного розмноження і переходом рослини до кондивідуальної форми існування. Домінуючою життєвою формою /28,3 %/ серед кондивідуальних полікарпіків є чореневищні багаторічні рослини /таксон

рангу порядку/, що зростає в умовах достатнього зволоження і пухкості субстрату. В структурі їх пагонових систем переважають безрозеткові анізотропні моноциклічні монокарпічні пагони, наростання резид яких щорічно відбувається акумулятивним симподіальним способом. Другою когортою життєвих форм рослин, в достатній мірі представлених у типі трав'янистих полікарпиків, є індивідуальні полікарпіки. Життєві форми цієї когорти складають в морфологічному і екологічному відношеннях цілісну групу, виділену в порядку стрижнекоренево-каудексових рослин, яка приурочена до мезоксеричних і ксеричних місцезростань Лісостепу і Степу України. В утворенні їх пагонових систем основну роль відіграють ортотропні моноциклічні монокарпічні пагони безрозеткового типу. Нерідко серед них є пагони, що розвиваються за дициклічним типом, однак такий розвиток завжди корелятивно пов'язаний з наявністю в їх онтогенезі фази розетки.

Крім названих вище домінуючих порядків життєвих форм когорти індивідуальних і кондивідуальних полікарпиків, до їх складу входять життєві форми і інших порядків, які відрізняються між собою за поєднанням ознак будови кореневих систем і характером метаморфозу пагонових структур /полікарпіки стрижнекоренево-кореневищні/, здатністю до повзучого способу життя надземних плагіотропних і анізотропних пагонів /полікарпіки повзучопагонові/ та столоноутворення /полікарпіки столонно-кореневищні і столонні/. Проте, у кількісному відношенні усі вони представлені незначним числом життєвих форм /від 6,6 до 11,9 %/ і мають підпорядковане значення у загальному біоморфологічному спектрі родини.

Із таксонів, що належать до одиниць нижчого рангу /секцій, гілок, рядів/, особливо чисельним у типі трав'янистих полікарпиків виступають полікарпіки симподіальні /96,7 %/, безрозеткові /80,4 %/ з ортотропними /47,8 %/ і анізотропними /30,4 %/ моноциклічними пагонами.

Характерною особливістю типу напівчагарників і напівчагарничків, який займає друге місце за кількістю життєвих форм після типу трав'янистих полікарпиків, є повне переважання в ньому життєвих форм підкласу напівчагарнички /93,9 %/, майже половина з яких властива видам роду *Thymus* /48,3 %/. За особливостями індивідуальності особин цей підклас на території України представлений трьома когортами життєвих форм, з яких однак лише дві в однаковій мірі є найбільш чисельними. Це, зокрема, напівчагарнички індивідуальні /42,4 %/ і складноіндивідуальні /42,4 %/. Кожна із когорти

включає лише по одному порядку життєвих форм - відповідно напівчагарнички стрижнекоренево-каудексові і стрижнекоренево-мочкуватокореневі. Подібна диференціація морфоструктури напівчагарничків виявляє повну відповідність умовам їх зростання, під впливом і в тісному зв'язку з якими відбувалось становлення цієї життєвої форми. Ними для стрижнекоренево-каудексових напівчагарничків є оголення гірських порід різного літологічного складу в рівнинних і гірських районах України, для стрижнекоренево-мочкуватокореневих - лучні і степові угруповання, що розвинулись на ґрунтах, фізичні і гідрологічні властивості поверхневого шару яких сприяли вкоріненню пагонів, розвитку їх вегетативної рухливості і навіть процесам геофілізації, які призвели до метаморфозу останніх у довгі здерев'янілі кореневища або ксилорізони /порядок напівчагарнички стрижнекоренево-кореневищні/. Із таксономічних одиниць нижчих рангів в підкласі напівчагарничків за кількістю життєвих форм виділяються секція симподіальних /81,8 %/, гілки безрозеткових /57,6 %/ і безрозетково-напіврозеткових /36,3 %/ і ряди анізотропних дициклічних /30,3 %/ та анізотропних ди-, поліциклічних /33,3 %/ напівчагарничків.

Третій тип життєвих форм - трав'янисті монокарпіки, який поступається двом попереднім за їх кількість /22,7 %/, характеризується абсолютним переважанням однорічних монокарпиків над дво- і багаторічними. Всіх їх виділяє простота морфоструктурної організації, основними складовими якої є стрижневий тип кореневої системи і ортотропний безрозетковий тип пагсн. В екології і географічному поширенні цих життєвих форм простежуються доволі чіткі закономірності. Ті із них, що властиві видам, які належать до євразійських /*Galeopsis*, *Lamium* / і східноазійських /*Elscholtzia* / родів, поширені в районах України з достатнім режимом зволоження /зона широколистяних лісів і Лісостепу/, тоді як інші, що характерні видам родів середземноморського походження /*Sideritis*, *Ziziphora*/, приурочені до ксеричних районів, зокрема степової зони рівнинної частини України і степів Кримського півострова. Подібний характер поширення однорічників беззаперечно засвідчує про різну природу цієї життєвої форми і шляхи її становлення. Виразно вирисовуються два напрямки екологічної еволюції монокарпічних рослин, один з яких пов'язаний з їх формуванням під впливом мезофільних умов Європи, тоді як другий - з ксеричними умовами Середземномор'я, з районів якого частина з них мігрувала в південні регіони України.

ВИСНОВКИ

1. Структурне і морфологічне різноманіття життєвих форм губоцвітих флори України визначається в основному особливостями метамерної організації їх пагонових систем, яка виникає в результаті процесів росту і формотворення і являє собою закономірне поєднання метамерних одиниць відповідного рівня та функціонального призначення.

2. Монокарпічним пагонам різних видів і життєвих форм губоцвітих властива структурна і функціональна зональність утворених їх агрегацій метамерів. Зміна кількісних параметрів метамерів вздовж структурно-функціональних зон і всієї осі пагона відбувається в переважній більшості рослин у вигляді одновершинних, а в решта - дво-, багатoverшинних кривих.

3. Градації морфологічних ознак пагона за типом одно- або багатoverшинних кривих слід визнати найбільш загальною закономірністю його поздовжньої симетрії. Виявлене велике різноманіття таких "графічних портретів" у рослин різних видів свідчить про їх генетичну детермінованість, а отже, і видоспецифічність. В той же час різні ознаки пагона відрізняються різними закономірностями градацій, що може служити доказом наявності великого числа внутрішніх факторів, які одночасно керують формотворчими процесами протягом усього періоду розвитку даного органу як інтегрованої біологічної системи.

4. Властиве видам губоцвітих значне структурне і морфобіологічне багатство типів пагонів за ознакою їх кількісного співвідношення виявилось доволі одноманітним. Найбільш поширеними і екологічно індиферентними типами пагонів в родині є вегетативно-репродуктивний /96,7 %/, монокарпічний /94,7 %/, моноциклічний /70,4 %/, безрозетковий /84,2 %/, ортотропний /57,9 %/, акронекозний /75 %/ і трав'янистий /78,3 %/.

5. За сукупність морфоструктурних ознак і біологічних властивостей, що поєднуються в архітектоніці пагона конкретного виду, різноманіття пагонів губоцвітих може бути зведено до 20 інтегративних типів, серед яких до домінантних належать вегетативно-репродуктивний монокарпічний моноциклічний безрозетковий ортотропний акронекозний трав'янистий, вегетативно-репродуктивний монокарпічний моноциклічний безрозетковий ортотропний некрозний трав'янистий, вегетативно-репродуктивний монокарпічний моноциклічний безрозетковий довгокореневищний акронекозний трав'янистий і вегета-

тивно-репродуктивний монокарпічний дициклічний безрозетковий анізотропний акронекротний напівдеревний.

6. Морфогенез монокарпічних пагонів видів губоцвітих має різну тривалість /від 26 до 36 місяців/, яка не корелює з їх систематичним положенням, життєвою формою і типом самого пагона. Поруч з тим, своєрідність морфогенезу пагона визначається не стільки його тривалістю, скільки числом властивих йому фаз, їх константністю і часом функціонування окремих з них.

7. За наявності константних і спеціальних фаз, морфогенез пагонів видів губоцвітих може бути поділений на два типи: а/ морфогенез, який складається виключно із константних фаз і б/ морфогенез, що являє собою поєднання обох цих фаз. Виникнення спеціальних фаз в онтогенезі пагона зумовлено явищем ароморфного значення - полімеризацією агрегацій елементарних метамерів, які перетворились у структури з новими ознаками і властивостями. В цій особливості елементарного метамера полягає його формотворчий ефект, багатоваріантність прояву якого в ході пристосувальної еволюції рослин призвела до великого різноманіття їх морфологічної будови і категорій життєвих форм.

8. У всіх видів губоцвітих напівдеревних і трав'янистих біоморф формування їх пагонових систем відбувається на базі п'яти моделей пагоноутворення і 13 субмоделей. Найбільшим спектром субмоделей виділяються симподіальні моделі пагоноутворення - симподіальна довгопагонова і симподіальна напіврозеткова /відповідно 6 і 4/, найменшим - моноподіальні моделі.

9. Залежно від особливостей індивідуальності рослинного організму різноманітність процесу морфогенезу життєвих форм губоцвітих може бути зведена до таких типів: α - онтогенезу /морфогенез індивідуума/, β - онтогенезу /морфогенез складного індивідуума/, \mathcal{L} - синонтогенезу /морфогенез кондивідуума, в процесі якого онтогенез материнської особини повний або неповний і закінчується завжди відмиранням усього її тіла, а виникнення поколінь вегетативного потомства відбувається в кінці генеративного - сенильного /варіант α_1 - синонтогенез/, в середині генеративного /варіант α_2 - синонтогенез/ або у віргінільному /варіант α_3 - синонтогенез/ вікових періодах/ і β - синонтогенезу /морфогенез кондивідуума, в процесі якого материнська особина закінчує своє життя діленням на дочірні в старому генеративному - сенильному /варіант β_1 - синонтогенез/, в середині генеративного /варіант β_2 - синонтогенез/ або у віргінільному - на початку генеративного /варіант β_3 - синонто-

генез/ періодів.

10. Типи онтогенезу і синонтогенезу видів губоцвітих виявляють прямий зв'язок з порядками життєвих форм і їх еволюцією. Ряд примітивних напівдеревних стрижнекорених біоморф /напівчагарнички із родів *Thymus*, *Teucrium* і ін./, а також каудексові багаторічники /із родів *Salvia*, *Stachys*, *Nepeta* /, які вважаються анцестральною групою серед трав'янистих рослин, мають онтогенез α -типу. Для складноіндивідуальних життєвих форм /стрижнекореневі довгокореневищні напівчагарнички із роду *Teucrium*, що являють собою етап у напрямку ускладнення соматичної структури і зменшення цілісності організму, властивий β - онтогенез. І, накінець, різні варіанти синонтогенезу α - і β - типів характерні життєвим формам, які складають морфогенетичний ряд від примітивних кондивідуумів /пізно партикулюючі стрижнекореневі багаторічники/, через нормальні кондивідууми, що виникають в середині генеративного періоду /короткореневищні і довгокореневищні багаторічники/ до прогресивних кондивідуумів, що стають такими уже в віргінільному періоді розвитку насінної особини і існують у вигляді багаторазово змінюваних поколінь вегетативних однорічників /столоноутворюючі полікарпіки із родів *Lycopus*, *Mentha*, *Scutellaria*.

11. Класифікація життєвих форм губоцвітих за своїм змістом є еколого-морфологічною, а за структурою - ієрархічною. Систему таксономічних одиниць різних рангів складають: відділ - тип - клас - когорта - порядок - секція - гілка - ряд - власне життєва форма. Основна таксономічна одиниця класифікації - власне життєва форма, для якої вперше пропонується спосіб найменування, завдяки якому забезпечується єдиний термінологічний лад класифікації і єдність змісту ієрархічно підпорядкованих її таксонів.

12. В таксономічному спектрі життєвих форм губоцвітих України переважають життєві форми відділу трав'янисті рослини /78,2 %/ типу трав'янисті полікарпіки /60,5 %/, що належать до класу форм з асимільованими несуккулентними пагонами. В межах класу найбільшою кількістю представлені життєві форми із когорт індивідуальних /40,2 %/ і кондивідуальних /59,9 %/, порядків каудексових /40,2 %/ і кореневищних /28,3 %/, секції симподіальних /96,7 %/, гілки безрозеткових /80,4 %/, рядів ортотропних /47,8 %/ і анізотропних моноциклічних /30,4 %/ полікарпіків.

13. Життєві форми відділу напівдеревні рослини типу напівчагарнички і напівчагарнички, а також типу трав'янисті монокарпіки значно поступаються у кількісному відношенні типу трав'янисті полікарпіки,

складавчи у спектрі життєвих форм губоцвітих відповідно лише 21,7 і 17,8 %.

14. Виходячи із загальної концепції біоморфологічної еволюції рослин, життєві форми губоцвітих України являють собою еволюційно прогресивні утворення, одні з яких знаходяться на проміжній /напівчагарники, напівчагарнички, трав'янисті полікарпіки/, а інші /генеративні і вегетативні однорічники/ на заключній стадії редуційного ряду трансформації біоморф від дерев до трав.

ОСНОВНІ ПУБЛІКАЦІЇ З ТЕМИ ДИСЕРТАЦІЇ

1. Берко Л.М. Порівняльно-морфогенетичний аналіз двох видів роду шавлія / *Salvia L.* // У з'їзд Укр. ботан. т-ва: Тези доп. - Ужгород, 1972. - С. 160-161.
2. Берко Л.М. Особливості великого життєвого циклу шавлії лучної / *Salvia pratensis L.* // Укр. ботан. журн. - 1974. - 31, №1. - С. 4-11.
3. Берко Л.М. Особливості великого життєвого циклу шавлії кільчастої / *Salvia verticillata L.* // Укр. ботан. журн. - 1974. - 31, № 6. - С. 702-709.
4. Берко Л.М. Морфогенез та життєва форма кадмля мелісолистого / *Melittis melissophyllum L.* // Укр. ботан. журн. - 1975. - 32, № 2. - С. 144-152.
5. Берко Л.М. До питання застосування біолого-морфологічного методу в біогеоценотичних дослідженнях // Біогеоценотичні дослідження в Україні /природні і штучні екосистеми, їх структурно-функціональні особливості та раціональне використання/; Тези доп. І Республіканської наради 28-30 квітня 1975 р. - Львів, 1975. - С. 5-7.
6. Берко Л.М. Морфогенез монокарпічного пагона напівдеревних і трав'яних життєвих форм губоцвітих // У з'їзд Укр. ботан. т-ва: Тези доп. - Київ; Наук. думка, 1977. - С. 225.
7. Берко Л.М. До питання вивчення і періодизації великого життєвого циклу вегетативно душлих рослин // Укр. ботан. журн. - 1976. - 33, № 6. - С. 604-609.
8. Берко Л.М. Некоторые вопросы изучения и периодизации большого жизненного цикла вегетативно-подвижных растений // Структура и динамика растительного покрова: Материалы конф. - М.: Наука, 1976. - С. 143-145.
9. Берко Л.М. Структурно-морфологічні особливості пагонової

системи *Teucrium rannonicum* A. Kerner // Укр. ботан. журн. - 1978. - 35, № 4. - С. 349-355.

10. Берко Й.М. Життєвий цикл кореневищного вегетативного малорічника *Stachys sylvatica* L. // Укр. ботан. журн. - 1979. - 36, № 2. - С. 147-152.

11. Берко Й.М. До семантики і вживання термінів "напіврозетковий пагін" і "напіврозеткові рослини" // Укр. ботан. журн. - 1979. - 36, № 3. - С. 269-271.

12. Берко Й.М. Онторморфогенез життєвої форми напівчагарничка *Teucrium rannonicum* Kern. // Укр. ботан. журн. - 1979. - 36, № 4. - С. 297-301.

13. Берко Й.Н. Большой жизненный цикл буквицы лекарственной / *Betonica officinalis* L. // Биол. науки. - 1980. - № 1. - С. 83-90.

14. Берко Й.М. Біолого-морфологічні особливості і життєвий цикл *Lycopus euroraeticus* L. // Укр. ботан. журн. - 1982. - 39, № 4. - С. 36-42.

15. Берко Й.Н. Вопросы биологии и эволюции вегетативных однолетников // VII съезд Укр. ботан. о-ва: Тез. докл. - Киев: Наук. думка, 1982. - С. 42.

16. Берко Й.М. Синонтотенез *Prunella grandiflora* L. // Укр. ботан. журн. - 1983. - 40, № 5. - С. 36-40.

17. Берко Й.М. Будова пагонових систем видів роду *Thymus* L. флори України // Укр. ботан. журн. - 1987. - 44, № 2. - С. 26-32.

18. Берко Й.М. Будова пагонових систем видів секції *Goniorthymus* Klok. роду *Thymus* L. флори України // Укр. ботан. журн. - 1987. - 44, № 6. - С. 45-51.

19. Берко Й.Н. Тимьяны Украины: структура побеговых систем и жизненные формы // VIII съезд Укр. ботан. о-ва: Тез. докл. - Киев: Наук. думка, 1987. - С. 34.

20. Берко Й.Н., Козий Б.И. О методике моделирования морфологического строения монокарпического побега травянистых многолетников // У Всесоюзная школа по теор. морфологии растений: Научн. докл. - Львов, 1987. - С. 29-33.

21. Берко Й.М. Типи пагонових систем і життєві форми видів секції *Verticillati* /Klok. et Shost./ Klok. роду *Thymus* L. флори України // Укр. ботан. журн. - 1988. - 45, № 1. - С. 27-32.

22. Козій Б.І., Берко Й.М. Методика позонального моделювання будови монокарпичного пагона трав'яних багаторічників // Укр. ботан. журн. - 1989. - 46, № 2. - С. 93-97.

23. Козій Б.І., Берко Й.М. Гармонійний аналіз у порівняльній оцінці метамерної будови монокарпічних пагонів рослин // Укр. ботан. журн. - 1991. - 48, № 4. - С. 87-90.

24. Берко Й.М., Козій Б.І. Поздовжня симетрія пагона як систематична ознака // Укр. ботан. журн. - 1991. - 48, № 5. - С. 33-42.

РЕЗЬКМЕ

Дисертація являється першою монографічною свідкою про життєві форми губоцвітних України, особливостях їх морфоструктурної організації, закономірностях морфогенезу і класифікації.

З допомогою розроблених оригінальних методик зонального моделювання метамерного строення монокарпічного пагона і гармонічного аналізу статистически репрезентативних моделей його екоморфологічних ознак, відкриті основні закономірності загальної і зональної продольної симетрії цього органу у рослин різних видів і життєвих форм родинства. Встановлено, що зміна окремих ознак пагона (довжина міжвузів і др.) вздовж його осі є специфічною для кожного видового таксона, в зв'язі з чим вони набувають значення діагностических і можуть використовуватися в систематиці і селекції рослин. На основі принципу політомії розроблено лінійну систему побегів, аналіз якої дозволив виявити багато важливих кількісних і якісних відношень між різними типами побегів і їх зв'язі з едафо-гідрологіческими і фітоценологіческими умовами вирощування видів губоцвітних. Крім лінійної системи, обґрунтовується цілесобразність виділення інтегративних типів побегів на базі визначеного поєднання ознак, властивих пагонам конкретного виду і обумовлених його генотипом.

Вивчені особливості морфогенезу монокарпіческих побегів різних типів, запропоновано новий принцип виділення фаз морфогенезу пагона і типізації цього процесу. Встановлено константність одних фаз морфогенезу, котрі є властивими пагонам кожного типу, і специфічність інших, що проявляється тільки у пагонах визначених типів. Описується явище "ефекту формоутворення елементарного метамера", розкривається його роль в утворенні різноманітних морфологіческих конструкцій побегів і мбдубах їх перетворення. Виявлені закономірності формування меніподіальних і симподіальних систем побегів, охарактеризовані моделі пагоноутворення, в тому

числе и впервые выделяемой моноподиальной полурозеточной, произведено их подразделение на 13 субмоделей по характеру метаморфоза побегов, степени их специализации, особенностям отмирания и топографии органов инноваций.

Предложено схему возрастной периодизации большого жизненного цикла вегетативно размножаемых растений, на базе которой исследованы закономерности морфогенеза индивидуальных, сложноиндивидуальных и кондивидуальных полудревесных и травянистых жизненных форм. Обобщение данных этих исследований послужило основой для разработки классификации онтогенеза и синонтогенеза растений и эволюционной оценки ее единиц.

Критически анализируется понятие "собственно жизненная форма" в значении основной таксономической единицы эколого-морфологической классификации жизненных форм. Предложен способ ее наименования и мотивируется некорректность использования видовых названий растений для наименования собственно жизненных форм. На основании синтеза сведений о строении и морфогенезе побегов, моделях формирования побеговых систем, структуре и морфогенезе видов губоцветных Украины составлено классификацию их жизненных форм, в которой применена новая система таксономических единиц соподчиненных рангов. Проведено сравнительный анализ таксонов классификации, выявлены количественные соотношения между ними, закономерности географического распространения в пределах Украины, а также осуществлена их оценка с позиций основных направлений эволюции жизненных форм цветковых растений.

Підписано до друку 25.II.93р. Формат 60x84/16 Друк офсет Папір
д/мас вид. Умов др. арк. 2,3. Умов фарб -відб. 2,4 Обл.-вид.арк.
2,0 Тираж 150 прим. Зам. 3396.

Обласна книжкова друкарня 290000, м.Львів вул. Стефаніка, II.

464762

AB 28.763

AB 28.763