

УДК 581.4

О.Ф. ЩЕРБАКОВА, К.В. НОВОСАД

Національний науково-природничий музей НАН України
Україна, 01601 м. Київ, вул. Б. Хмельницького, 15

ОСОБЛИВОСТІ СЕЗОННОГО РОЗВИТКУ ТА ПОЛІВАРІАНТНІСТЬ СТРУКТУРИ РІЧНИХ КВІТКОНОСНИХ ПАГОНІВ *PULSATILLA PATENS* (L.) MILL. І *P. PRATENSIS* (L.) MILL. В УМОВАХ КИЇВСЬКОГО МЕГАПОЛІСУ

*Наведено результати дослідження зміни структури річних квітконосних пагонів *Pulsatilla patens* (L.) Mill. і *P. pratensis* (L.) Mill. упродовж періоду вегетації. Встановлено їх структурну, ритмологічну, морфометричну (розмірну) поліваріантність.*

Ключові слова: поліваріантність, структурно-функціональне зонування, річний пагін, фенобіоморфи, види роду *Pulsatilla* Mill.

У зв'язку із прогресуючим ростом міста, підвищенням рівня сучасної антропогенної трансформації та деградації залишків міської природної флори, існування низки раритетних видів рослин, які зростають на невеликих площах, мають інсуляризовані популяції, часто — з незначною кількістю особин, порушеною демографічною структурою та зниженим віталітетом, опинилося під загрозою.

Раритетна компонента урбанofлори Київського мегаполісу налічує 135 видів [21]. З них статус міжнародної охорони мають 39 видів, національний созологічний статус — 79 [19], регіональний (Кадастр рослин м. Києва, які потребують охорони) — 56 видів. За останні 50 років з урбанofлори Київського агломерату зникло 38 раритетних видів рослин, на межі повного зникнення перебувають популяції ще 28 видів [22, 23].

Необхідною умовою для розробки, обґрунтування та вжиття природоохоронних заходів щодо рідкісних та зникаючих видів за умов посиленої антропопресії є інвентаризація їх місцезнаходжень, всебічне ви-

вчення екології, хорології, флорокомплексної приуроченості та популяційної біології з метою з'ясування причин раритетності.

Ґрунтовний біоморфологічний аналіз має актуальне значення для раритетних видів рослин, оскільки дає змогу встановити механізми формування гетерогенної внутрішньопопуляційної структури, зокрема на рівні морфологічної, ритмологічної, розмірної та іншої [11] поліваріантності окремих особин або груп особин. Неоднорідність особин кожної вікової групи (певної онтобіоморфи) в межах популяції є одним з провідних факторів, який забезпечує стійкість фітоценотичних позицій виду та можливість виживання за умов підвищеної антропопресії.

Київський мегаполіс майже суцільним кільцем оточує природна рослинність, яка представлена лісовими, чагарниковими, степовими, псаммофільними, лучними, болотистими, гігро- та гідрофільними флористичними комплексами. Загальна площа їх становить близько 45 тис. га, з них лише на лісові флорокомплекси (*Drymophyton* — *Dr*) припадає понад 35 тис. га. Найхарактернішими для Полісся є дубово-соснові та

соснові ліси, які збереглися в південній частині міста в районі с. Конча-Заспа, в північній частині — у Пущі-Водиці, в західній — біля с. Романівка та у східній — в околицях м. Бровари. Екоценоелементами дриμοфітону є, зокрема, досліджувані нами європейсько-західносибірський вид *Pulsatilla patens* (L.) Mill. та європейський — *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill. Обидва види занесено до Червоної книги України [18, 32] та міжнародного со-зологічного кадастру [37]. В умовах урбаноландшафтів Київського мегаполісу вони виявляють властивості облігатних псаммофільних видів, приурочених до соснових лісів субурбанозони міста. Основними антропогенними факторами, які зумовлюють раритетність цих видів, є трансформація типових для них флорокомплексів унаслідок рубок, надмірної рекреації, прокладання комунікацій, процесів синантропізації та фітобіологічного забруднення. Крім того, через високу декоративність усіх представників роду *Pulsatilla* Mill. їх у великій кількості зривають під час весняного цвітіння.

Ця робота є частиною комплексного всебічного дослідження таксономічних, біоморфологічних, еколого-ценотичних, хорологічних, популяційних та созологічних особливостей видів раритетного флорофонду Київського мегаполісу, зокрема модельних видів роду *Pulsatilla*.

Більшість дослідників видів *Pulsatilla* обмежувалися переважно вивченням їх популяційної структури, не приділяючи багато уваги питанням екології видів та аналізу причин раритетності [1, 5, 16, 17, 29, 33, 37, 39 та ін.]. У зв'язку з використанням видів роду у декоративному квітникарстві в літературі досить повно висвітлено питання їх репродуктивної біології [2, 4 та ін.] та інтродукції [2, 17 та ін.].

Робіт, у яких аналізуються структурні та ритмологічні особливості різних органів видів роду *Pulsatilla* або особливості морфогенезу особин, небагато [1, 2, 3, 7, 32, 34, 38, 39 та ін.], а наведені у них відомості є переважно фрагментарними. Відсутність

єдиного підходу до опису структурних особливостей рослин з використанням уніфікованої біоморфологічної термінології утруднює можливість зіставлення даних, наведених у різних джерелах.

Представники роду *Pulsatilla* залишаються маловивченими в плані їх пагонової сфери, зокрема з позицій структурної фітоморфології. Більш того, літературні відомості щодо структурних особливостей пагонів, циклічності їх розвитку, динаміки ростових процесів, способів наростання осьових систем тощо часто є не лише неповними, а й суперечливими.

Досліджені нами популяції обох видів розташовані в околицях с. Конча-Заспа у дубово-сосновому лісі, деревостан якого представлений *Pinus sylvestris* L., *Quercus robur* L., *Betula pendula* Roth, *Sorbus aucuparia* L., *Padus virginiana* (L.) Roem., *Sambucus racemosa* L., *Tilia cordata* Mill. та ін. У трав'янистому ярусі відзначено: *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Melica nutans* L., *Poa angustifolia* L., *Achillea submillefolium* Klokov et Krytzka, *Artemisia dniproica* Klokov, *Convallaria majalis* L., *Betonica officinalis* L., *Euphorbia cyparissias* L., *E. virgata* Waldst. et Kit., *Galium verum* L., *Glechoma hirsuta* Waldst. et Kit., *Trifolium montanum* L., *Peucedanum oreoselinum* (L.) Moench, *Potentilla argentea* L., *Ranunculus illyricus* L., *R. polyanthemos* L., *Veronica incana* L., *V. officinalis* L., *V. chamaedrys* L. та ін. Проективне покриття травостою — 60–80 %. Обліковими елементами популяцій обрано особини ($v-g_{1(2)}$ стану) або клони (g_2, g_3, ss, s). Особини та клони в популяціях утворюють більш-менш виражені скупчення площею до 100 м², у яких вони розміщені рівномірно (щільність — 5–7 облікових одиниць/м²), а поза межами скупчень — випадково (1–3 особини/м²). У вікових спектрах популяцій обох видів переважають зрілі та старі генеративні особини.

Матеріал для вивчення структурних особливостей річних пагонів у досліджуваних

видів брали з природних популяцій, а також з експериментальних ділянок, на яких ці види культивуються впродовж 10–15 років. З огляду на те, що обидва види є раритетними, викопування цілих кущів уникали, натомість проводили вибірку окремих пагонів, партикул (з врахуванням вікового стану). Відбір матеріалу для біоморфологічного аналізу здійснювали 5 разів упродовж вегетаційного сезону, при цьому у природі його проводили на лісових вирубках та ділянках, підготовлених під забудову або прокладання автошляхів.

Досліджені види є трав'янистими полікарпіками, гемікриптофітами з ранньовесняно-літньоозеленим характером вегетації.

Підземні органи пагонового походження у представників роду *Pulsatilla* в літературі характеризуються як кореневище або каудекс; тип кореневої системи — стрижневий, китицекореневий чи перехідний [7]. Однак такі узагальнені визначення не відображують динаміку онтогенетичних змін підземної сфери.

Нами встановлено, що в онтогенезі обох видів первинно алоризна (стрижнева) коренева система при частковому відмиранні головного кореня та розвитку мички рівносильних додаткових коренів змінюється на вторинну гоморизну (мичкувату), а у випадку домінування одного з додаткових коренів — на вторинну алоризну (що морфологічно відповідає стрижневокореневій системі). Деякі автори відзначають явище коренепаростковості у *P. patens* [1, 15, 32]. У досліджених видів найчастіше повна дезінтеграція партикул куща вперше виявляється у зрілих генеративних особин або на пізніших етапах онтогенезу. При цьому первинна стрижнева каудексова онтобіоморфа трансформується у короткочореневищну.

Пагони обох видів поліциклічні, полікарпічні. Річні пагони у досліджених видів *Pulsatilla* — розеткові, відкриті. Модель пагоноутворення досліджених видів — розеткова моноподіальна. Квітконосні пагони виключно бічні, силептично розвиваються

у флоральній зоні річного приросту, на осі першого або другого порядку (останнє характерне лише для *P. pratensis*). Дуже спеціалізовані бічні квітконосні пагони мають вигляд квіткової стрілки, позбавлені типових серединних листків і несуть виключно морфологічно відмінні листки верхівкової формації. Міжвузля базального метамеру таких пагонів — сильно видовжене, у двох наступних — максимально вкорочене, внаслідок цього усі стерильні верхівкові листки розташовані на одному рівні. Зростаючись основами, ці листки утворюють так зване квіткове покривало.

Бічні квітконосні пагони формуються у *P. patens* лише в пазухах листків низової формації, тому флоральна зона річного пагона — брактеозна, а у *P. pratensis* — найчастіше в пазухах листків низової формації і перехідних (рідше — типових) листків середньої формації, тобто флоральна зона — брактеозно-фрондулозна.

Особливістю сезонного розвитку видів *Pulsatilla* є ранньовесняне цвітіння, яке зазвичай передуює розвитку асимілюючих листків, тобто проантний тип розвитку. Лінійні розміри розеткових фотофільних листків поступово збільшуються впродовж періоду цвітіння та плодоношення і досягають максимуму під час дисемінації. Вегетація осьових річних пагонів після повного відмирання бічних квітконосних пагонів, які відплодоносили, триває до настання зимового періоду.

Установлено, що основні етапи морфогенезу річного пагона у досліджених видів приурочені до фенофаз цвітіння, дисемінації та повторного осіннього відростання. Зміну структури пагонів упродовж сезону вегетації та поліваріантність річних квітконосних пагонів у період цвітіння наведено на рис. 1.

Залежно від вікового стану в кущах *P. patens* розвивається від 1 до 20 квітконосних річних пагонів, у *P. pratensis* — 1–8. На початку цвітіння у *P. patens* надземні асимілюючі розеткові листки ще не розгорнуті. У

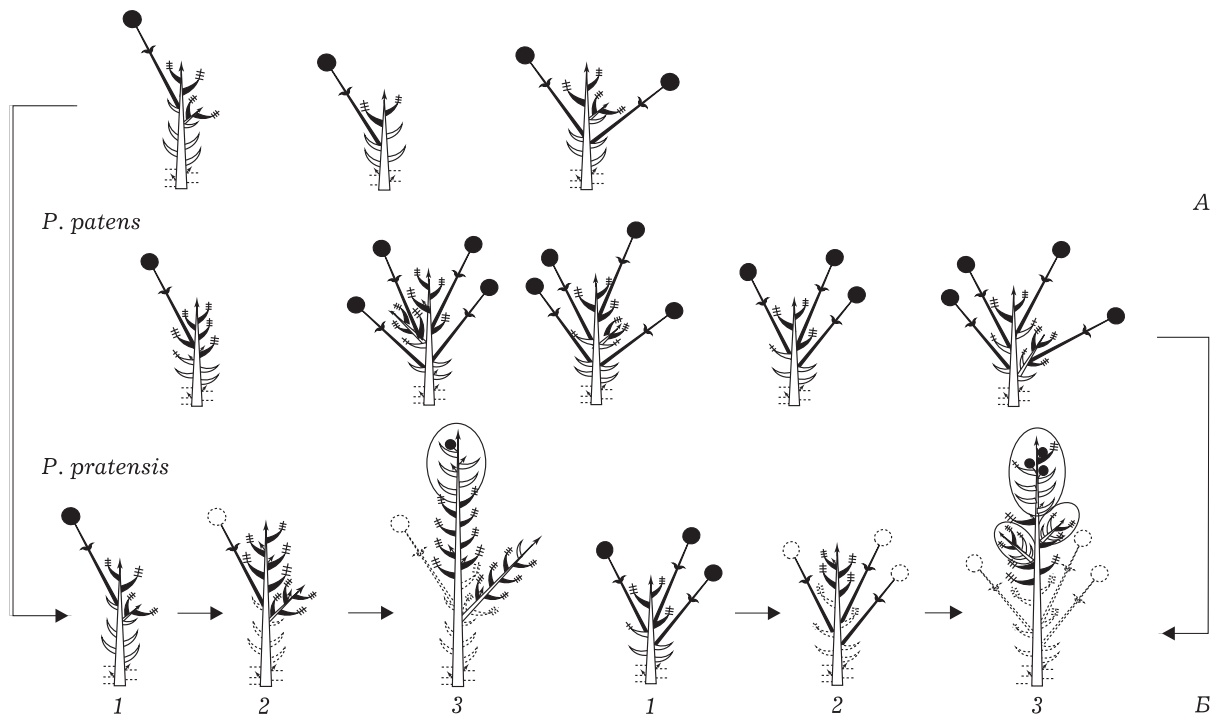


Рис. 1. Поліваріантність структури річних квітконосних пагонів *Pulsatilla patens* та *P. pratensis*: А — варіанти структури пагонів під час цвітіння; Б — зміна структури пагона впродовж вегетативного періоду; 1 — фаза цвітіння; 2 — фаза дисемінації; 3 — фаза осіннього відростання

Умовні позначення:

— листок низової формації (катафіл); — листок перехідний (паракатафіл); — типовий листок серединної формації; — пазушна або верхівкова брунька; — зачаток квітконоса; — квітконос на позабруньковому етапі розвитку; --- — відмираючі структури; ○ — внутрішньобрунькова фаза розвитку пагона

P. pratensis фази бутонізації та розгортання розеткових серединних листків збігаються.

Під час цвітіння у базальній частині річного квітконосного пагона обох видів формується серія метамерів нижньої зони гальмування (3–6 у *P. pratensis* та 4–7 у *P. patens*) з листками низової формації — плівчастими катафілами (рис. 2, 3), нижні з яких поступово руйнуються. Пазушні бруньки в цій зоні недиференційовані або слабкодиференційовані.

У розташованій вище зони збагачення аксиллярні структури переходять на позабруньковий етап їх морфогенезу, утворюючи спеціалізовані квітконосні (квіткові стрілки), вегетативні або вегетативно-квіт-

коносні (лише у *P. pratensis*) бічні пагони. Листки в зоні збагачення належать до низової і типової серединної формації або перехідного типу. Останні найчастіше спостерігаються у *P. pratensis*. Вегетативні бічні пагони неповного циклу розвитку, складені 1–2 метамерами з розгорнутими фотофільними листками, кількість яких до осені збільшується до 3–5.

Силептичні вегетативно-квітконосні бічні пагони (у кількості 1–2 на річний пагін) в основі мають метамери з типовими серединними або перехідними листками, вище формуються метамери (1, рідше 2) з пазушними квітконосами. До осені у цих пагонів розвивається приріст з видозміненими

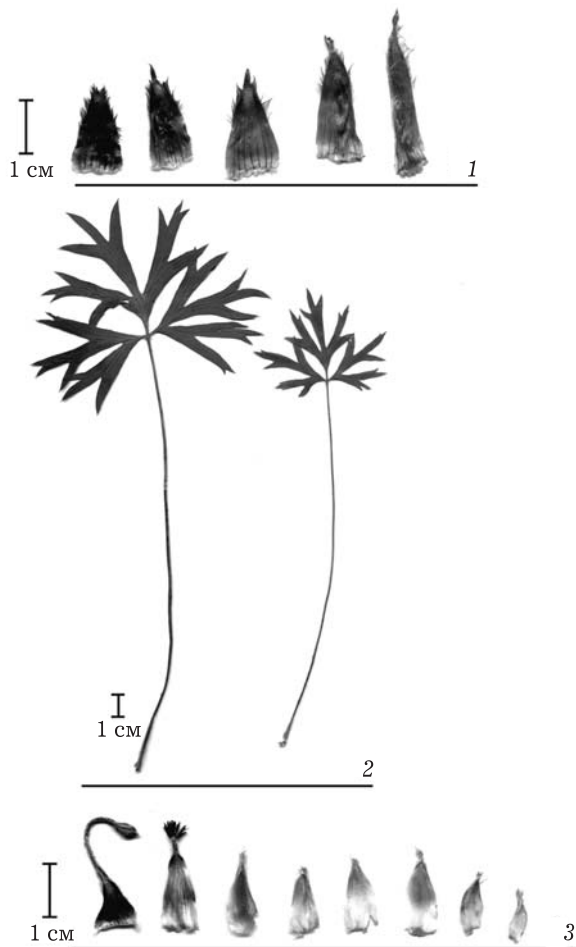


Рис. 2. Листки середньої та низової формацій квітконосного річного пагона *Pulsatilla pratens* на різних етапах його сезонного розвитку: 1 — катафіли нижньої зони гальмування під час ранньовесняного цвітіння; 2 — типові листки середньої формації в період їх максимального розвитку під час дисемінації; 3 — паракатафіли та катафіли верхньої зони гальмування в період осіннього відростання річного пагона

низовими листками. Іноді в різних частинах зони збагачення *P. pratensis* трапляються метамери з малоактивними пазушними бруньками, які не переходять у стадію розгортання. Поліваріантність структури річних квітконосних пагонів у різновікових особин одного виду, а також особин різного класу життєвості здебільшого зумовлена певним набором морфоло-

гічно відмінних метамерів та особливостями їх взаєморозташування в межах зони збагачення. У досліджуваних видів до ознак, за якими можна виділяти групи подібних метамерів у межах певної зони, можна віднести: морфологічний тип покривного листка (низової, середньої формації або перехідний), ступінь розвитку аксиллярного комплексу (недиференційований, на внутрішньобруньковому етапі розвитку або на позабруньковому етапі розгортання асимілюючих листків), тип пазушних пагонів (вегетативні, крайньоспеціалізовані квітконосні, вегетативно-квітконосні).

Сумарна ємність зони збагачення становить 1–6 метамерів у пагонів *P. pratensis* та 1–3 метамери у *P. patens*. Сумарна кількість квітконосів на річному пагоні, з урахуванням квітконосів ($n+1$) порядку, у *P. pratensis* — 1–5, у *P. patens* — 1–2.

Під час плодоношення у верхній частині річних пагонів обох видів над зоною збагачення починає формуватися наступна структурно-функціональна зона — середня зона гальмування. Листки в цій зоні переважно серединні (у *P. patens* — іноді також низові) з недиференційованими пазушними бруньками.

Під час активного розповсюдження насінневих діаспор (дисемінації) стеблова частина бічних квітконосів підсихає, починають в'янути листки квіткового покривала. Листки базальних метамерів (катафіли і перехідні листки) поступово руйнуються. В цей період формується новий приріст річного пагона, який складається з базальних метамерів зони поновлення з листками середньої формації (у *P. pratensis* також низової) і пазушними бруньками поновлення. Впродовж наступних літніх місяців ростова активність усіх структур знижується. Цей період можна охарактеризувати як своєрідний напівспокій.

Восени в обох видів спостерігається формування нового приросту зони поновлення з асимілюючими листками, що ідентифікується як осіннє відростання пагонів.

Сумарна ємність зони поновлення в обох видів становить 1–4 метамери.

Вище зони поновлення формується серія стерильних метамерів з листками середньої або низової формації, які утворюють верхню зону гальмування. Вище цієї зони верхівка пагона перебуває на внутрішньо-бруньковому етапі розвитку. В жовтні всі брунькові структури добре диференційовані. Восени закладається зона збагачення. Розвиток квітконосів цієї зони відбуватиметься впродовж наступного періоду вегетації.

За умов активної рекреації, при зриванні весняних квітконосних пагонів на букети, а також пошкодженні їх комахами-шкідниками або під час випасу спостерігається активізація ростових процесів осінніх квітконосів у поточному році. Відбувається так зване повторне цвітіння. Однак осінні квітконосні пагони, навіть за умов переходу до фази дисемінації, не утворюють повноцінних життєздатних генеративних діаспор. У зв'язку з аномальною частковою реалізацією закладеного ресурсу генеративних структур пагона, енергія наступного весняного цвітіння суттєво знижена, що негативно позначається на параметрах насінневої продуктивності популяції в цілому.

Упродовж зимового періоду більша частина листових пластинок листків середньої формації відмирає, лише незначна їх частина може зберігатися до весни. Піхви цих листків здатні зберігатися кілька років, при цьому вони щільно оточують молоді структури пагонів, захищаючи бруньки поновлення та зачатки генеративних органів від впливу низьких температур.

Лінійні розміри бічних квітконосів закономірно змінюються при проходженні фаз бутонізації, повного цвітіння, дисемінації. Довжина квіткових стрілок *P. pratensis* у фазі бутонізації становить 2–5 см, до моменту відцвітання збільшується до 55 см, переважно за рахунок пропорційного витягання базального міжвузля та квітконіжки. Квітконоси *P. pratensis* у міру розвитку подовжуються від 5 до 40 см. Дані щодо зміни

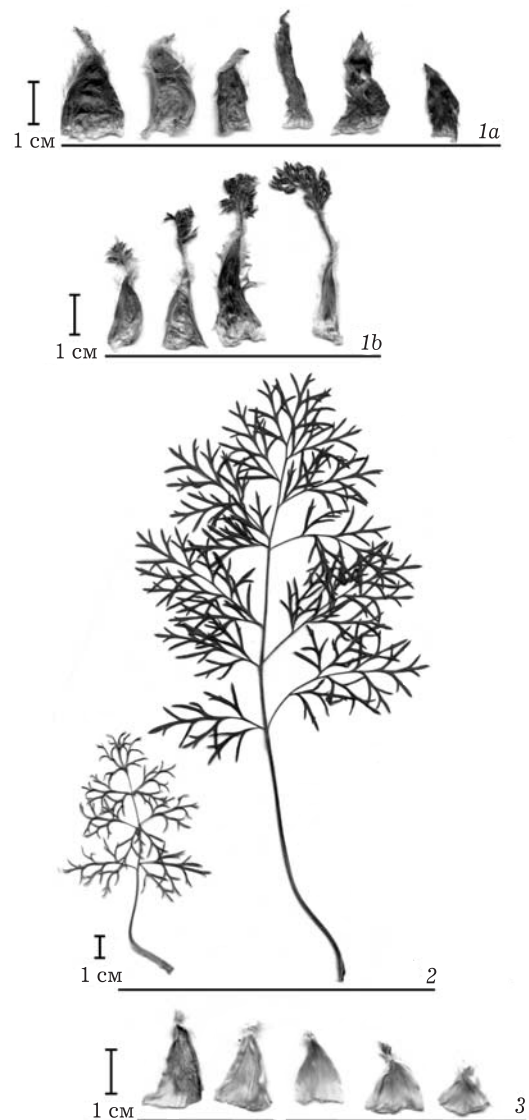


Рис. 3. Листки середньої та низової формації квітконосного річного пагона *Pulsatilla pratensis* на різних етапах сезонного розвитку: 1a — катафіли; 1b — перехідні листки (паракатафіли) нижньої зони гальмування та зони збагачення під час ранньовесняного цвітіння; 2 — типові листки середньої формації в період їх максимального розвитку під час дисемінації; 3 — катафіли верхньої зони гальмування в період осіннього відростання річного пагона

параметрів квітконосів обох видів наведено у таблиці.

Морфологічні ознаки та, особливо, розміри асимілюючих прикореневих листків у

Зміна морфометричних параметрів бічних квітконосів та листків серединної формації залежно від фенофази річних квітконосних пагонів *Pulsatilla pratensis* та *P. patens*

Морфометрична ознака	Фенофази річних квітконосних пагонів					
	цвітіння		дисемінація		після повної дисемінації, осіннє відростання	
	$\bar{X} \pm S_x$	min-max	$\bar{X} \pm S_x$	min-max	$\bar{X} \pm S_x$	min-max
<i>P. pratensis</i>						
Довжина базального міжвузля квітконоса, см	18,3±6,7	4,0–27,0	19,75±9,4	9,2–24	20,8±7,6	14,7–24,2
Довжина квітконіжки (верхнє міжвузля квітконоса), см	4,9±1,8	0,2–17,5	11,6±4,6	3,5–17,5	23,05±9,7	12,0–42,6
Довжина листкової пластинки типового середнього листка, см	на стадії розгортання (верхні)		повністю сформовані (середні)		відмираючі (нижні)	
	6,6±2,4	3,1–11,6	15,8±5,2	10,3–22,1	16,1±4,7	11,7–23,3
Ширина листкової пластинки, см	5,1±1,5	2,2–9,1	14,5±4,0	9,2–19,0	15,0±3,6	10,4–20,7
Довжина черешка, см	7,5±2,6	3,9–2,8	12,4±3,4	7,5–16,7	16,5±5,6	10,5–25,1
Довжина піхви, см	2,9±0,7	2,2–3,4	3,1±0,8	1,9–3,6	3,5±0,6	2,1–4,0
Ширина піхви, см	0,7±0,2	0,4–1,2	0,6±0,3	0,3–1,3	0,6±0,3	0,4–1,6
<i>P. patens</i>						
Довжина базального міжвузля квітконоса, см	18,3±4,8	4,0–27,0	15,3±4,9	4,5–23,1	13,6±3,6	8,7–19,4
Довжина квітконіжки, см	4,9±1,6	0,2–17,5	13,6±4,2	7,5–20,7	18,9±6,1	3,0–36,2
Довжина листкової пластинки типового середнього листка, см	на стадії розгортання (верхні)		повністю сформовані (середні)		відмираючі (нижні)	
	3,3±0,9	0,7–6,4	10,7±2,7	4,2–3,1	9,7±2,5	3,5–14,7
Ширина листкової пластинки, см	4,9±1,4	1,5–9,6	12,1±2,9	6,2–4,6	10,4±2,7	4,4–15,1
Довжина черешка, см	11,1±3,3	2,1–19,2	17,7±8,4	10,5–2,7	16,5±8,9	8,1–22,1
Довжина піхви, см	1,5±0,4	0,4–1,7	2,0±0,5	1,3–2,4	1,7±0,7	1,1–2,1
Ширина піхви, см	0,2±0,06	0,1–0,5	0,4±0,09	0,3–0,7	0,3±0,07	0,2–0,6

досліджуваних видів визначаються їх положенням на пагоні і значною мірою залежать від фази його розвитку (див. таблицю).

Таким чином, упродовж вегетаційного сезону у річних квітконосних пагонів досліджених видів відбувається послідовне закладання і розвиток певних структурно-функціональних зон: базальної зони гальмування → зони збагачення → середньої зони гальмування → зони поновлення → верхньої зони гальмування (частково внутрішньобрунькова фаза розвитку наступного річного пагона) → зони збагачення (внутрішньобрунькова фаза). Закладання ме-

тамерів перших двох зон відбувається в рік, який передує їх позабруньковому розвитку. Асимілюючі листки середньої зони гальмування та зони поновлення повністю розвиваються в той самий рік, коли відбувається закладання їх метамерів.

Відмінності в структурі функціональних зон річних квітконосних пагонів *P. pratensis* та *P. patens* зумовлені метамерною ємністю зон, морфотипом покривних листків у складі однакових зон, активністю аксиллярного апарату зони збагачення.

Установлено, що морфопараметри вегетативних та генеративних структур особин

досліджуваних видів суттєво змінюються впродовж сезону вегетації, тому їх слід характеризувати окремо для кожної фенологічної фази. Усереднені дані щодо розмірів надземних органів, наведені в діагнозах видів без зіставлення з певною фазою морфогенезу пагона, малоінформативні і утруднюють порівняльне вивчення популяцій видів з різних місцезростань.

1. Бакалина Л.В. Онтогенез і популяційна структура сонів широколистої і чорніючої в екосистемах Канівського природного заповідника // Заповідна справа в Україні. — 1997. — Т. 3, вип. 2. — С. 16–23.

2. Баранова О.Г., Яговкина О.В. Обсуждение начальных этапов интродукции *Pulsatilla flavescens* в ботаническом саду Удмуртского университета // Изв. Самар. науч. центра РАН. — 2008. — 10, № 2. — С. 380–387.

3. Барыкина Р.П., Гулянян Т.А. Морфолого-анатомические исследования *Pulsatilla violacea* Rupr. и *P. aurea* (N. Busch) Juz. в онтогенезе // Вестн. Моск. ун-та. — 1974. — № 6. — С. 31–45.

4. Бутузова О.Г. Формирование семени у *Pulsatilla vulgaris* Mill. и *Helleborus niger* (Ranunculaceae) в связи с затрудненным прорастанием // Ботанические сады как центры сохранения биоразнообразия: Материалы междунар. конф. — М.: Б. и., 2005. — С. 70–72.

5. Васильченко Т.И. Ценопопуляции *Pulsatilla patens* (L.) Mill. в условиях рекреационной дигрессии сосновых лесов в окрестностях Воронежа // Растит. ресурсы. — 1991. — Вып. 2. — С. 39–44.

6. Віслюкіна О.Д. До систематики представників роду *Pulsatilla* Adans. флори УРСР // Журн. Ін-ту ботаніки АН УРСР. — 1939. — № 21–22 (29–30). — С. 257–266.

7. Высоцкий Г.Н. Ергеня. Культурно-фитологический очерк // Тр. Бюро прикладной ботаники. — 1915. — № 10–11 (84). — С. 1113–1436.

8. Галазий Г.И. Некоторые данные о длительности жизни пижмы *Tanacetum sibiricum* L. и прострела *Pulsatilla turczaninnowii* Kryl. et Serg. // Ботан. журн. — 1954. — 39, № 6. — С. 910–915.

9. Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности растений и растительных сообществ крымской яйлы // Тр. ГНБС. — 1978. — Т. 74. — С. 5–70.

10. Горшкова А.А. Биология степных пастбищных растений Забайкалья. — М.: Наука, 1966. — 274 с.

11. Жуклова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. — Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. — 224 с.

12. Залевская Е.М. Сравнительное морфологическое изучение проростков видов родов *Anemone* L., *Pulsatilla* Adans. // Интродукция и акклиматизация растений. — Ташкент: Фан, 1970. — С. 164–159.

13. Зиман С.Н. Жизненные формы и биология степных растений Донбасса. — К.: Наук. думка, 1976. — 191 с.

14. Зиман С.Н. Морфология и филогения семейства лютиковых. — К.: Наук. думка, 1985. — 248 с.

15. Зозулин Г.М. Подземные части основных видов травянистых растений и ассоциаций плакоров Среднерусской лесостепи в связи с вопросами формирования растительного покрова // Тр. Центр.-Чернозем. запов. — Курск, 1959. — Вып. 5. — С. 3–314.

16. Батуліна Ю.В., Козуб-Птиця В.В. Стан ценопопуляції *Pulsatilla bohemica* (Skalický) Tzvelev на південному сході України // Матеріали 13-го з'їзду Укр. ботан. т-ва (19–23 вересня 2011 р., м. Львів). — Львів: ТзОВ «Простір М», 2011. — С. 127.

17. Козуб-Птиця В.В. *Pulsatilla bohemica* (Skalický) Tzvelev ex situ та in situ // Промышленная ботаника. — 2010. — Вып. 10. — С. 72–76.

18. Кагало О.О., Коротченко І.А., Лукаш О.В. Сон розкритий — *Pulsatilla patens* (L.) Mill. s.l. // Червона книга України. Рослинний світ. — К.: Глобалконсалтинг, 2009. — С. 565.

19. Червона книга України. Рослинний світ. — К.: Глобалконсалтинг, 2009. — 900 с.

20. Никитина С.В., Денисова Л.В., Вахрамеева М.Г. Прострел раскрытый // Биологическая флора Московской области. — Вып. 4. — М.: МГУ, 1978. — 232 с.

21. Новосад К.В. Созофиты Киевского мегаполиса в условиях урбаноландшафтов и природно-заповедных территорий // «Научная дискуссия: вопросы физики, химии, биологии»: материалы VI междунар. конф. (31 января 2013 г.). — М.: Международный центр науки и образования, 2013. — С. 56–63.

22. Новосад К.В. Раритетный флорофонд Київського мегаполісу та проблеми збереження його ex situ та in situ // Інтродукція рослин, збереження та збагачення біорізноманіття в ботанічних садах і дендропарках. — К., 2010. — С. 253–255.

23. Новосад К.В. Існуючі та втрачені фітораритети судинних рослин урбанofлори Київського мегаполісу // Растительный мир в Красной книге Украины: реализация глобальной стратегии сохранения растений. — К.: Б. и., 2012. — С. 143–147.

24. Павлова Т.А. Прострел раскрытый (*Pulsatilla patens* (L.) Mill.) в природе и культуре. — Новосибирск: Б. и., 1990. — 80 с.

25. Паперевская М.И. К вопросу об особенностях почек некоторых растений Стрелецкой степи // Тр. Центр.-Черноземн. гос. запов. — 1967. — № 10. — С. 39–49.

26. Парнікоза І.Ю. Динаміка поновлення популяцій двох видів роду *Pulsatilla* в умовах заказника «Лісники» // Матеріали 13-го з'їзду Укр. ботан. т-ва (19–23 вересня 2011 р., м. Львів). — Львів: ТзОВ «Простір М», 2011. — С. 154.

27. Парнікоза І.Ю., Іноземцева Д.М. Сучасний стан ценопопуляцій рідкісних рослин регіонального ландшафтного парку «Ліса гора» (м. Київ) // Укр. ботан. журн. — 2005. — 62, № 5. — С. 649–656.

28. Сафонова Е.А. Эколого-фитоценотическая характеристика сообществ с ценопопуляциями *Pulsatilla multifida* (G. Pritz.) Juz. в юго-западной и западной Якутии // Изв. Самар. науч. центра РАН. — 2012. — 14, № 1 (6). — С. 1528–1531.

29. Симачев В.И. Жизненный цикл и возрастная структура ценопопуляций *Pulsatilla vernalis* (L.) Mill. в Ленинградской области // Ботан. журн. — 1978. — 63, № 7. — С. 1016–1025.

30. Скобелева А.А., Андреева С.Н., Черосов М.М. и др. Модульная организация и модели побегообразования степных растений Центральной Якутии // Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий: материалы Всерос. конф. с междунар. участием (Екатеринбург, 28 мая — 1 июня 2012 г.). — Екатеринбург: Голицкий, 2012. — С. 134–135.

31. Сушенцов О.Е. Видовой состав и структура популяций рода *Pulsatilla* Уральского региона // Современное состояние и пути развития популяционной биологии: Материалы X Всерос. популяционного семинара (Ижевск, 17–22 ноября 2008 г.). — Ижевск, 2008. — С. 192–194.

32. Федорончук М.М. Сон лучний (с. чорніючий, с. божомський) — *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill. s.l. // Червона книга України. Рослинний світ. — К.: Глобалконсалтинг, 2009. — С. 566.

33. Цибанова Н.А. Жизненный цикл и возрастная структура ценопопуляций *Pulsatilla patens* (L.) Mill. (Ranunculaceae) в северной степи // Ботан. журн. — 1976. — 61, № 9. — С. 1272–1276.

34. Чеканов М.М. Віталітетна структура популяцій *Pulsatilla pratensis* L. в Середньому Побужжі // Актуальні проблеми ботаніки та екології: Матеріали міжнар. конф. молодих учених (Ужгород, 19–23 вересня 2012 р.). — Ужгород: Вид-во ФОП Бреза А.Е., 2012. — С. 108–109.

35. Яговкина О.В. Сравнительное изучение особей *Pulsatilla angustifolia* Turcz. в природе и при интродукции // Современное состояние и пути развития популяционной биологии: Материалы X Всерос. популяционного семинара (Ижевск, 17–22 ноября 2008 г.). — Ижевск, 2008. — С. 217–219.

36. Яговкина О.В. Эколого-биологические особенности некоторых видов рода *Pulsatilla* Mill. в

условиях Удмуртской республики: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Пермь, 2010. — 24 с.

37. The IUCN Red List of Threatened Species (version 2012.1) / 2001 Categories & Criteria (version 3.1) [Электронный ресурс] — http://www.iucn-redlist.org/static/categories_criteria_3_1#categories

38. Zimmerman W. Die Telomtheorie // Biologie. — 1938. — 7. — S. 385–391.

39. Zimmerman W., Miehlich G. Zur Taxonomie der Gattung *Pulsatilla* Miller.—Vögel // Kulturpflanze. — 1962. — N 3. — S. 93–133.

Рекомендував до друку В.І. Мельник

О.Ф. Щербакова, К.В. Новосад

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

ОСОБЕННОСТИ СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ И ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ СТРУКТУРЫ ГОДИЧНЫХ ЦВЕТОНОСНЫХ ПОБЕГОВ *PULSATILLA PATENS* (L.) MILL. И *P. PRATENSIS* (L.) MILL. В УСЛОВИЯХ КИЕВСКОГО МЕГАПОЛИСА

Приведены результаты исследований изменения структуры годичных цветonoсных побегов *Pulsatilla patens* (L.) Mill. и *P. pratensis* (L.) Mill. в течение периода вегетации. Установлена их структурная, ритмологическая, морфометрическая (размерная) поливариантность.

Ключевые слова: поливариантность, структурно-функциональное зонирование, годичный побег, фенобиоморфы, виды рода *Pulsatilla* Mill.

O.F. Scherbakova, K.V. Novosad

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

FEATURES AND SEASONAL DEVELOPMENT OF MULTIVARIATE STRUCTURE OF ANNUAL FLOWERING SHOOTS OF *PULSATILLA PATENS* (L.) MILL. AND *P. PRATENSIS* (L.) MILL. IN KYIV MEGAPOLIS

The results of studying of changes of the structure annual flowering shoots of *Pulsatilla patens* (L.) Mill. and *P. pratensis* (L.) Mill. during vegetation period are represented. Their structural, rhythmological, morphometric (dimensional) multivariate are established.

Key words: multivariate, structural and functional zones, annual shoot, phenobiomorphs, species of the genus *Pulsatilla* Mill.