

О.Ф. Щербакова, М.С. Калистая

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ МНОГОЛЕТНИХ ЦВЕТОНОСНЫХ ПОБЕГОВ МОНОКАРПИКА *CRAMBE KOKTEBELICA* (JUNGE) N. BUSCH

структурно-функциональные зоны, монокарпик, раритетный вид, *Crambe koktebelica* (Junge) N. Busch

Введение

Учитывая структурную разнокачественность и продолжительность покоя аксиллярного аппарата разных участков монокарпического побега возобновления у симподиально нарастающих травянистых многолетников, В. Тролль [16] выделил в его структуре ряд функциональных зон: возобновления (с почками возобновления); торможения (со слабо развитыми почками или почками с нулевой емкостью); обогащения (с силлептическими почками, реализующимися в цветоносные или вегетативные боковые побеги) и флоральной верхушки, представленной цветком или элементарным соцветием.

При выделении последовательности метамеров, представляющих одну структурно-функциональную зону, определяющее значение имеют морфоструктурные, ритмологические и ростовые особенности аксиллярных комплексов. При этом дополнительно учитывается емкость почек, активность их меристем, продолжительность жизни развивающихся боковых побегов, энергия их роста и степень развития.

Определенный набор структурно-функциональных зон, их организация определяют своеобразный габитус побега [4], находящийся в тесной взаимосвязи с жизненной формой, мощностью растения, его возрастным состоянием, и, безусловно, отражающий влияние спектра эколого-ценотических условий конкретного места произрастания.

У одновозрастных генеративных особей вида набор структурно-функциональных зон монокарпического побега является настолько специфичным [9], что его анализ может служить удобным инструментом для систематиков при установлении дополнительных разграничительных признаков между близкими видами. Подробная сравнительная позоновая характеристика побегов дает возможность выявить всевозможные корреляции зональной структуры побега с темпами роста, а также цикличностью и ритмикой его развития [1].

Учитывая высокую информативность результатов сравнительного анализа структурно-функциональной организации побегов, в последнее время изучение монокарпических побегов активно проводят с позиций структурной фитоморфологии. По мере накопления данных о зонировании побегов у представителей различных биоморф возрастает число вариантов [1] исходной модели строения побега по В. Троллю, главным образом за счет выделения дополнительных структурно-функциональных зон, различных их сочетаний и способов взаиморасположения. Относительно положения на побеге дополнительно стали выделять нижнюю, среднюю и верхнюю зоны торможения [1, 6, 12, 13]; в зависимости от степени сформированности аксиллярного комплекса – типичную зону обогащения и скрытогенеративную [11]; в зависимости от положения флоральной зоны – зону ложнотерминального интеркалярного соцветия [10]. Мы, в свою очередь, предлагаем скрытогенеративную зону включать в зону обогащения, выделяя в последней подзону со сниженной ростовой активностью пазушных почек, находящихся на стадии развертывания или бутонизации, а также сформированных, но слабо развитых или ослабленных побегов обогащения (как цветоносных, так и вегетативных) и подзону нормально функционирующих побегов обогащения: вегетативных, вегетативно-цветоносных (паракладиев) и цветоносных.

Цель и задачи исследования

Целью исследования стало выяснение особенностей структурно-функциональной организации многолетних цветоносных побегов монокарпического растения. Основными задачами исследования были проведение зонирования цветоносных побегов и выяснение их структурной variability.

Объекты и методы исследования

Объект исследования – эндемический, раритетный вид *Crambe koktebelica* (Junge) N. Busch. Учитывая охранный статус вида, выкапывания растений из естественных мест произрастания избегали, большинство морфометрических показателей побеговой сферы снимали непосредственно в природе. В основу выделения структурно-функциональных зон была положена схема И.В. Борисовой и Г.А. Поповой [1].

Результаты исследования и их обсуждение

Анализ структурно-функционального зонирования побегов, проводимый преимущественно для многолетних травянистых поликарпиков, не менее информативен и актуален для монокарпиков. Монокарпические растения, к которым относится *C. koktebelica* – эволюционно наиболее продвинутой и пластичной жизненной формой [5], поливариантность морфоструктурной организации побегового тела которой в значительной степени определяется конкретными условиями произрастания.

Crambe koktebelica – узколокальный эндемик, изолированные популяции которого занимают небольшие площади, имеют линейный характер и ориентированы вдоль побережья Черного моря в районе горно-вулканического массива Карадаг и Тихой бухты. Вид приспособлен к условиям существования на бедных глинистых и каменистых сыпучих обвальных склонах. Он имеет охранный статус и включен в Красную книгу Украины [2], Приложение I Бернской конвенции [14] и Международный красный список [15].

Crambe koktebelica – летне-зимнезеленый гемикриптофит, полурозеточный, стержнекорневой, многолетний моно-, олигокарпик. При типичном онтогенезе растения переходят в генеративное возрастное состояние на 3–5-й год. В развитии олиго- и полициклических монокарпических побегов прослеживается смена серии укороченных годовичных приростов (фаза розетки) завершающим цветоносным модулем с удлиненными метамерами. Онтоморфогенетическая поливариантность развития особей вида ярко выражена в экотопах с разной степенью подвижности субстрата и проявления эрозийных процессов. Выделено три основных типа биоморфогенеза особей вида [3]. На стабильном субстрате растения развиваются как монокарпические, однопобеговые, реже многопобеговые с подземным коротким одноосным или слаборазветвленным (компактным) конодием (типичный биоморфотип). Некоторые из этих особей не отмирают после завершения первого репродуктивного цикла, а еще несколько лет цветут и плодоносят, т.е. развиваются по типу олигокарпиков. Травматическая элиминация верхушечной почки первичного побега на ранних этапах онтогенеза стимулирует развитие почек возобновления и пробуждение спящих почек, вследствие чего в приземной зоне образуется один или несколько вторичных центров кущения. В кусте генеративных особей развиваются несколько вегетативных и 3–8 цветоносных побегов. В условиях эрозионно-неустойчивого подвижного субстрата при погребении первичного побега на прегенеративном этапе развития развиваются особи с вынужденно удлиненным подземным неразветвленным или слаборазветвленным каудексом, имеющим ярусную структуру.

Функционально-зональная структура цветоносных побегов монокарпиков и поликарпиков вполне сопоставима, отличия заключаются, главным образом, в строении зоны возобновления. Поливариантность зональной организации побегов в большей мере характерна для монокарпиков (одно-, малолетников) и проявляется через разную степень выраженности зон у особей одного вида в зависимости от условий их произрастания [8]. Также функция одной зоны может меняться в течение вегетационного периода и в зависимости от стадии развития побега [9].

Ниже рассмотрены структурно-функциональные зоны многолетнего монокарпического побега *C. koktebelica*. Зонирование побега отображает рисунок 1, морфоструктурное разнообразие листьев разных зон – рисунок 2.

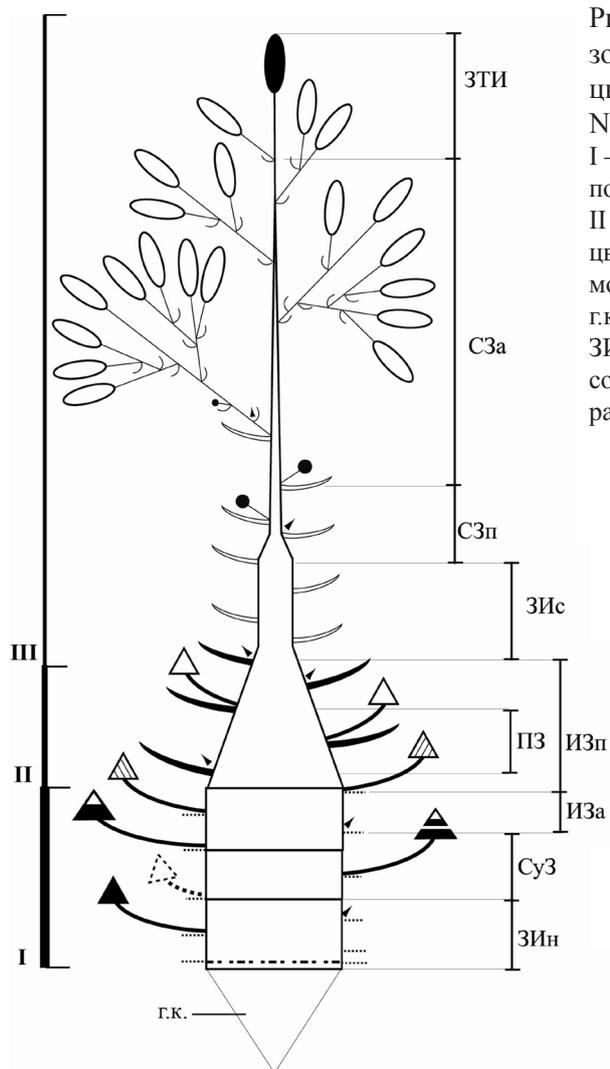


Рис. 1. Схема структурно-функционального зонирования многолетнего монокарпического цветonoсного побега *Crambe koktebelica* (Junge) N. Busch:

I – многолетняя система последовательных годичных побегов, составляющих резид;
 II – розеточная и III – удлиненная части вегетативно-цветonoсного прироста полициклического монокарпического побега с полным циклом развития;
 г.к. – система главного корня;
 ЗИн, Суз, ИЗа, ИЗп, ПЗ, ЗИс, СЗп, СЗа, ЗТИ – сокращения структурно-функциональных зон, расшифрованные по тексту.

- Условные обозначения:
- - отмершие структуры;
 - ; — - листья срединной формации;
 - - листья верховой формации;
 - - пазушные почки;
 - - элементарное соцветие;
 - - терминальное соцветие;
 - - недоразвитое соцветие;
 - - семядольный узел;
 - - граница годичных побегов;
 - ▲ - превентивные побеги;
 - ▲; ▲ - перезимовавшие побеги замещения;
 - ▲ - весенние побеги возобновления;
 - ▲ - осенние пролептические побеги отрастания

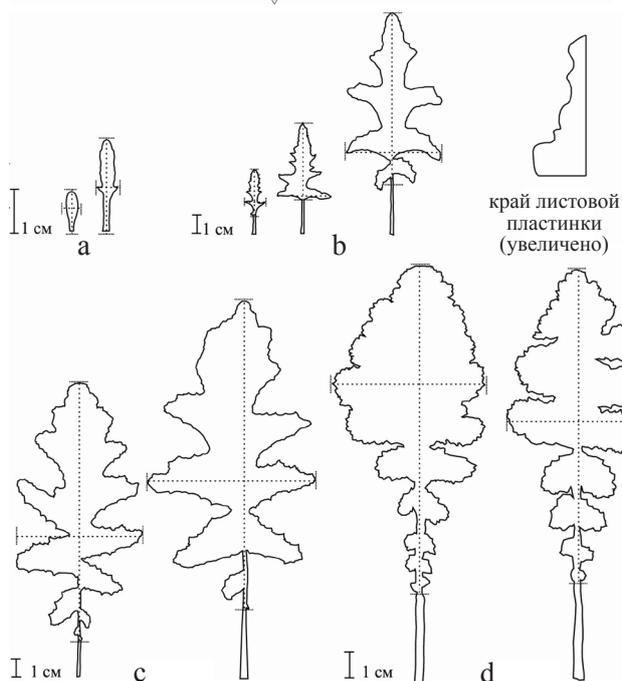


Рис. 2. Листовые серии вегетативно-цветonoсного прироста полициклического монокарпического побега *Crambe koktebelica* (Junge) N. Busch

Верхние листья в составе: а – СЗа.
 Срединные листья: б – СЗп и нижних метамеров СЗа; в – ЗИс; д – ИЗп

Нижняя зона торможения или ингибирования (лат. *inhibitio* – останавливание, удерживание) (**ЗИн**) занимает базальное положение в структуре многолетнего монокарпического побега и включает метамеры с низкой активностью пазушных меристем, несущие зачатки аксиллярных структур (многоклеточные меристематические бугорки или почки с нулевой емкостью), а также спящие или превентивные (лат. *praeventio* – упреждать) почки, находящиеся в состоянии покоя больше одного года. В отсутствие ветвления первичного многолетнего моноподиального монокарпического побега его нижняя зона ингибирования охватывает весь участок резиды, сложенного из последовательных вегетативных годовичных побегов, нарастающих на протяжении всего морфогенеза (2–4 года), вплоть до формирования цветonoсного прироста. Контрактильная активность корневой системы обуславливает подземное положение этой зоны, а длина ее междоузлий детерминирует структуру резидов. Так, на стабильном субстрате образуются миниморезиды, а на подвижном – викариорезиды (термины по Е.Л. Нухимовскому [6]) [3]. Единичные превентивные побеги, развивающиеся весной или осенью, часто ослаблены и недолговечны, поэтому участок медиального побега, несущий их, в качестве отдельной зоны не выделяется.

Зона побегов замещения или супплентативная (лат. *supplentis* – замещающий, восполняющий, дополняющий) (**СуЗ**). Включает подземный участок резиды, большая часть почек которого, имея разный период покоя, реализовалась в озимые моноциклические, олиго-, полициклические латеральные побеги с полным или неполным циклом развития. При монокарпическом варианте развития особи репродуктивные фазы развития медиального и латеральных побегов совпадают, при олигокарпическом – проявляются последовательно в разные годы. При обильном кущении часть побегов замещения отмирает еще до формирования цветonoсного прироста.

Активная зона возобновления или инновативная зона (лат. *innovatio* – обновление, возобновление) (**ИЗа**) занимает приземный участок резиды, т.е. охватывает метамеры прошлогоднего годовичного побега с формирующимися весной текущего года побегами возобновления. Последние развиваются как моно-, олиго-, полициклические, сохраняя розеточную структуру и не переходя к репродукции, или же проходят полный цикл развития, формируя цветonoсный прирост одновременно с медиальным побегом (у монокарпических особей) либо в следующем году, после завершения репродуктивного цикла и отмирания медиального побега (у олигокарпических особей). У особей, развивающихся по пути сокращенного (выпадает имматурная фаза развития) и непродолжительного (2–3 года) онтогенеза, указанная зона может быть не выражена.

У мощных генеративных особей *C. koktebelica* в зоне активного возобновления может развиваться до 7 латеральных полурозеточных побегов с полным циклом развития (с цветonoсным приростом) и 1–5 розеточных побегов с неполным циклом развития.

Таким образом, все рассмотренные выше зоны выделяются в составе многолетней части монокарпического побега – резиды. Иногда затруднительно установить их точные границы. Инновативная зона проявляется весной, когда отрастают новые побеги возобновления. Супплентативную зону выделяют по перезимовавшим одно-, многолетним латеральным побегам. Кроме того, не все почки инновативной и супплентативной зон переходят во внепочечную стадию развития.

Последующие зоны выделяются в приросте текущего года многолетнего монокарпического побега: вегетативном розеточном (первые две зоны) и цветonoсном полурозеточном (все изложенные ниже зоны).

Потенциальная инновативная зона (ИЗп) включает метамеры с почками возобновления, пребывающими в состоянии покоя на протяжении одного неблагоприятного сезона, т.е. до весны следующего года. Эта зона охватывает всю розеточную часть прироста монокарпического побега текущего года. Аксиллярный аппарат выделяемого участка цветonoсного побега монокарпика либо полностью элиминирует, что связано с полным некрозом особи после завершения единственного репродуктивного цикла, либо сохраняет жизнеспособность и переходит на постинициальную фазу развития в течение текущего вегетационного периода, а в отдельных случаях и в следующем году, т.е. соответствует типичным почкам возобновления. Отмеченная пролонгация жизни пазушных меристем и возможность их последующей реализации в побеги возобновления у *C. koktebelica* скорее связана с наличием большого запаса питательных веществ в мощном

подземном побегово-корневом комплексе. Типичная зона возобновления у монокарпиков также выделяется в случае повреждения верхушечной почки первичного побега [1].

Характерное для некоторых особей вида осеннее отрастание – результат досрочной активизации почек в составе потенциальной инновативной зоны. Такое ветвление возможно благодаря нерастраченному большому ресурсу пластических веществ подземной сферы и улучшению влагообеспечения в конце вегетационного периода. В этом случае боковые побеги развиваются как пролептические после непродолжительного периода покоя, а их прирост текущего года имеет розеточную структуру и неполный цикл развития. Зону монокарпического побега с позднелетними или осенними пролептическими боковыми побегами предлагаем называть **прецелеративной** (лат. praecelero – опережать) (**ПЗ**).

У *C. koktebelica* листья разных функциональных зон побега характеризуются значительным структурным разнообразием, поэтому особое внимание мы уделили их морфологическому описанию. Срединные розеточные листья потенциальной инновативной зоны длинночерешковые (черешок 1,5–9,0 см длины). Листовая пластинка в очертании эллиптическая или обратнойцевидная (7,5–44,0 см длины, 2,8–23,0 см ширины), в основании – прерывисто перисто-рассеченная на 6–8 крупных сегментов, чаще расположенных супротивно; в средней части – раздельная (с 2–4 супротивными долями); ближе к верхушке – лопастная (5–9 лопастей) (рис. 2, d). Сегменты, равно как лопасти и доли неравномерно крупнородчато-тупозубчатые с округлыми выемками (рис. 2, край листовой пластинки), редко бывают цельнокрайные. С абаксиальной стороны листья опушены жесткими волосками, преимущественно по жилкам, а с адаксиальной – они практически голые.

Средняя зона торможения или средняя зона ингибирования (ЗИс) аналогично нижней зоне торможения охватывает серию удлиненных метамеров цветоносного прироста годовичного побега с низкой активностью пазушных меристем. У *C. koktebelica* средняя зона торможения включает 3–8 метамеров, в отдельных случаях она представлена 1–2 метамерами или вовсе редуцирована. Длина метамеров 1,0–8,0 см. Срединные листья преимущественно черешковые (с черешком 2,0–4,0 см длины), верхние иногда могут быть сидячими. Листовая пластинка в очертании эллиптическая (5,0–12,0 см длины, 3,0–6,0 см ширины), в нижней части несимметрично перисто-рассеченная (до 3 пар сегментов) или перисто-раздельная, ближе к середине – перисто-раздельная, к верхушке – лопастная (рис. 2, c). Листья средней зоны торможения по сравнению с листьями нижележащей зоны имеют меньшие размеры и степень рассеченности листовой пластинки.

Зона симультического обогащения или симультативная зона (лат. simultaneous – одновременный, совместный) (**СЗ**) включает метамеры побега выше средней зоны торможения. Аксилярный комплекс этой зоны развивается симультатически, т.е. без периода покоя одновременно с развертывающейся верхушкой медиального побега. Возможно подразделение данной зоны на пассивную (скрытогенеративную) (**СЗп**) и активную (**СЗа**) подзоны. В пассивной зоне обогащения *C. koktebelica* формируются, как правило, ослабленные цветоносные или вегетативные побеги. В зоне активного обогащения развиваются вегетативно-цветоносные (нижние параклади) и цветоносные боковые побеги, имеющие ветвление до 3 порядка. Метамеры характерной зоны исключительно удлиненные. На медиальном побеге в границах симультативной зоны кроющие листья побегов обогащения относятся к срединной и верховой формации. Срединные листья базальных метамеров короткочерешковые (черешок 0,5–2,5 см длины). Листовая пластинка в очертании эллиптическая, широкоэллиптическая, яйцевидная или обратнойцевидная (1,5–10,0 см длины и 1,0–5,5 см ширины), в основании может быть перисто-рассеченной (1–2 пары сегментов) или чаще перисто-раздельной, в средней части – перисто-лопастной, к верхушке – почти цельной (рис. 2, b). Базальные метамеры вегетативно-цветоносных побегов обогащения – паракладиев также могут нести подобные листья. Листья средних и верхних метамеров симультативной зоны главной оси монокарпического побега, а также цветоносных побегов обогащения относятся к листьям верховой формации. Они сидячие или короткочерешковые (черешок 0,1–0,7 см длины), продолговато-яйцевидные или эллиптические (0,8–1,3 см длины, 0,2–0,6 см ширины), цельные, иногда могут быть с парой супротивных долей в основании (рис. 2, a), рассеяно опушенные.

Зона терминальной инфлоресценции или верхушечного соцветия (цветка) (ЗТИ). У *C. koktebelica* включает элементарное соцветие – эбрактеозную, открытую, многоцветковую (22–50 (70) цветков), рыхлую кисть. Зона терминальной инфлоресценции и симультативная зона в совокупности составляют объединенное соцветие или синфлоресценцию монокарпического побега.

Заключение

Таким образом, у *C. koktebelica* полный набор структурно-функциональных зон многолетнего монокарпического побега с полным циклом развития отражает формула: [ЗИн–Суз*–ИЗа*]–[/ИЗп (ПЗ*)/–/ЗИс–СЗп*–СЗа–ЗТИ//]. В структуре первичного (одноосного, некустящегося) побега суплентативная и активная инновативная зоны не выражены. Прецелеративная зона проявляется факультативно в случае формирования пролептических побегов отрастания в конце вегетации осевого годичного побега. В структуре цветоносных монокарпических побегов не всегда выражена и пассивная симультативная зона. Первые три зоны выделяются в составе многолетнего резиды, последующие – в составе прироста текущего года. Потенциальная инновативная зона охватывает всю розеточную часть годичного побега. В структуре завершающего удлиненного вегетативно-цветоносного прироста полициклических монокарпических побегов выделяются: средняя зона ингибирования, симультативная зона и зона терминальной инфлоресценции. Последние две зоны составляют единую флоральную зону или синфлоресценцию.

Поливариантность путей биоморфогенеза и организации побеговых систем является проявлением адаптационного потенциала вида к существованию в экстремальных условиях экотопов, обеспечивающая гетерогенность природных популяций – основу их устойчивого состояния.

- 1. Борисова И.В.** Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав / И.В. Борисова, Г.А. Попова // Ботан. журн. – 1990. – Т. 75, № 10. – С. 1420–1426.
Borisova, I.V., and Popova, G.A., The Diversity of Functional-Zonal Structure of Shoots in Perennial Grasses, *Botan. Zhurn. (Bot. Journal)*, 1990, vol. 75, no. 10, pp. 1420–1426.
- 2. Ільїнська А.П.** *Crambe koktebelica* / А.П. Ільїнська, Я.П. Дідух // Червона книга України. Рослинний світ / [За ред. Я.П. Дідуха]. – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – С. 360.
Іїinska, A.P., and Didukh, Ya.P., *Crambe koktebelica*, *Chervona Knyga Ukrainy. Roslynni Svit* (The Red Book of Ukraine. Plants), Didukh, Ya.P., Ed., Kiev: Globalkonsalting, 2009, p. 360.
- 3. Каліста М.С.** Биоморфогенез *Crambe koktebelica* (Junge) N. Busch в умовах Карадазького природного заповідника / М.С. Каліста, О.Ф. Щербакова // Інтродукція рослин. – 2012. – №4. – С. 16–24.
Kalista, M.S., and Scherbakova, O.F., Biomorphogenesis of *Crambe koktebelica* (Junge) N. Busch in the Karadag Nature Reserve Conditions, *Introduktsiya roslyn* (Plant Introduction), 2012, no. 4, pp. 16–24.
- 4. Кохар Н.В.** Виділення структурно-функціональних зон монокарпичного пагона в методиці позонального моделювання Б.І. Козія, Й.М. Берка / Н.В. Кохар // Лісництво і агролісомеліорація. – 2008. – Вып. 114. – С. 228–231.
Kokhar, N.V., The Structural and Functional Zoning of Monocarpic Shoots According to B.I. Kozii, J.M. Berk Methodology of Zonal Modelling, *Lisnytstvo i agrolisomelioratsiya* (Forestry and Agrarian Forest Melioration), 2008, vol. 114, pp. 228–231.
- 5. Марков М.В.** Популяционная биология розеточных и полурозеточных малолетних растений / М.В. Марков. – Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1990. – 178 с.
Markov, M.V., *Populyatsionnaya biologiya rozetochnykh i polurozetochnykh maloletnykh rastenii* (Population Biology of the Rosette and Semi-rosette Short Living Plants), Kazan: Izd. Kazan Univ., 1990.
- 6. Мусина Л.С.** Побегообразование и становление жизненных форм некоторых розеткообразующих трав / Л.С. Мусина // Бюл. Московск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. – 1976. – Т. 81, вып. 6. – С. 123–132.
Musina, L.S., Shoot Formation and the Formation of Life Forms in Some Rosette-forming Grasses, *Byul. Moskovsk. obshch. ispyt. prirody. Otd. biol.* (Bulletin of the Moscow Society for Nature Investigation. Biology Section), 1976, vol. 81, no. 6, pp. 123–132.
- 7. Нухимовский Е.Л.** Основы биоморфологии семенных растений: Т. 1. Теория организации биоморф / Е.Л. Нухимовский. – М.: Недра, 1997. – 630 с.
Nukhimovskii, Ye.L., *Osnovy biomorphologii semennykh rastenii* (Principles of Seed Plants Biomorphology), vol. 1. *Teoriya organizatsii biomorf* (Theory of Biomorph Organization), Moscow: Nedra, 1997.
- 8. Петухова Л.В.** Варианты структуры побегов однолетних растений / Л.В. Петухова, О.Б.Черноброва, Е.Н. Степанова // Вестник Тверского государственного ун-та. Серия: Биология и экология. – 2009. – Вып. 5. – С. 151–154.

- Petukhova, L.V.**, Chernobrova, O.B., and Stepanova, Ye.N., Variants of the Shoot Structure in Annuals, *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo un-ta* (Bulletin of the Tver State University. Biology and Ecology Series), 2009, vol. 5, pp. 151–154.
9. **Савиных Н.П.** Модуль у растений как структура и категория / Н.П. Савиных, Т.А. Мальцева // Вестник Тверского государственного ун-та. Серия: Биология и экология. – 2008. – Вып. 9. – С. 227–233.
Savinykh, N.P., and Maltseva, T.A., The Module in Plants as a Structure and Category, *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo un-ta* (Bulletin of the Tver State University. Biology and Ecology Series), 2008, vol. 9, pp. 227–233.
10. **Савиных Н.П.** Биоморфология вероник России и сопредельных государств: автореф. дис. на соискание уч. степени канд. биол. наук: спец. 03.00.05 «Ботаника» / Н.П. Савиных. – М., 2000. – 32 с.
Savinykh, N.P., Biomorphology of *Veronica* Species in Russia and Neighboring Countries, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Bot.) Dissertation*, Moscow, 2000.
11. **Савиных Н.П.** Побегообразование, морфогенез *Veronica gentianoides* Vahl. (Scrophulariaceae) и происхождение полурозеточных трав / Н.П. Савиных // Ботан. журн. – 1999. – Т. 84, № 6. – С. 20–31.
Savinykh, N.P., Shoot Formation, Morphogenesis in *Veronica gentianoides* Vahl. (Scrophulariaceae) and the Origin of Semi-rosette Herbaceous Plants, *Botan. Zhurn. (Bot. Journal)*, 1999, vol. 84, no. 6, pp. 20–31.
12. **Серебрякова Т.И.** Побегообразование, ритм развития и вегетативное размножение в секции *Potentilla* рода *Potentilla* (Rosaceae) / Т.И. Серебрякова, Н.Р. Павлова // Ботан. журн. – 1986. – Т. 71, № 2. – С. 154–167.
Serebriakova, T.I., and Pavlova, N.R., Shoot Formation, Development Rhythm and Vegetative Reproduction in *Potentilla* Section of the Genus *Potentilla* (Rosaceae), *Botan. Zhurn. (Bot. Journal)*, 1986, vol. 71, no. 2, pp. 154–167.
13. **Серебрякова Т.И.** Архитектурная модель и жизненные формы некоторых травянистых Розоцветных / Т.И. Серебрякова, Л.В. Петухова // Бюл. Московск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. 1978. – Т. 83, вып. 6. – С. 51–66.
Serebriakova, T.I., and Petukhov, L.V., Architectural Models and Life Forms of Some Herbaceous Rosaceae, *Byul. Moskovsk. obshch. ispyt. prirody. Otd. biol.* (Bulletin of the Moscow Society for Nature Investigation. Biology Section), 1978, vol. 83, no. 6, pp. 51–66.
14. **Convention** on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats. <http://conventions.coe.int/Treaty/Commun/QueVoulezVous.asp?NT=104&CM=8&DF=06/08/2013&CL=ENG>
15. **Melnyk, V.**, and Kell, S.P., *Crambe koktebelica*, IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 20 February 2012.
16. **Troll, W.**, Die Infloreszenzen, vol. 1, Jena: Gustav Fischer-Verlag, 1964.

Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины

Получено 23.04.2013

УДК 581.4

СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ БАГАТОРІЧНИХ КВІТКОНОСНИХ ПАГОНІВ
МОНОКАРПІКА *CRAMBE KOKTEBELICA* (JUNGE) N. BUSCH
О.Ф. Щербаківа, М.С. Каліста

Національний науково-природничий музей НАН України

Розглянуто особливості структурно-функціональної організації багаторічних квітконосних пагонів монокарпіка *Crambe koktebelica* (Junge) N. Busch. Обґрунтовано підрозділення зони відновлення (інновативної зони) та зони збагачення (симультивної зони) на активну і потенційну або пасивну підзони. Додатково виділено преецелеративну зону, що формує зону кушіння з пізньолітніми чи осінніми пролептичними латеральними пагонами. Наведено альтернативні латинізовані назви структурно-функціональних зон.

UDC 581.4

THE STRUCTURAL AND FUNCTIONAL ORGANIZATION OF PERENNIAL FLOWER-BEARING
SHOOTS OF THE MONOCARP *CRAMBE KOKTEBELICA* (JUNGE) N. BUSCH
O.F. Scherbakova, M.S. Kalista

National Museum of Natural History of the National Academy of Sciences of Ukraine

The peculiarities of shoots structural and functional organization of perennial flower-bearing shoots of the monocarp *Crambe koktebelica* (Junge) N. Busch. are considered. Subdivision of renovation zone (innovative zone) and amplification zone (simultaneous zone) to the active and potential or passive subzones was substantiated. The praecelerative zone composing tillering zone with shoots, which formed in later summer, or proleptic lateral shoots, which formed in autumn, were additionally singled out. Alternative Latin names of structural and functional zones were given.