

БІОГЕОГРАФІЧНІ ЗВ'ЯЗКИ ТА ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПАГОНОВОЇ СИСТЕМИ *LILIUM MARTAGON* L.

А.І. Прокопів

Львівський національний університет імені Івана Франка

BIOGEOGRAPHICAL COMMUNICATIONS AND PECULIARITIES OF SHOOT SYSTEM FORMING IN *LILIUM MARTAGON* L. Prokopiv A.I. - *Nature Reserves in Ukraine*. 16 (2): 20-23. - *Lilium martagon* is a polycarpic bulbous plant with semirosette monocarpic shoot. The monocarpic shoot includes shortened basal and elongated foliate and flower-bearing parts. The russell bulbs are covered with numerous succulent scaly leaves and are typical to this species. The overground flowerbearing shoot has assimilative leaves false whorled attached to the adjacent nodes. Shoot formation model is sympodial semirosette without morphofunctional shoot differentiation.

Keywords: *Lilium martagon* L., shoot system formation model.

БІОГЕОГРАФІЧНІ ЗВ'ЯЗКИ ТА ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПАГОНОВОЇ СИСТЕМИ *LILIUM MARTAGON* L. Прокопів А.І. - *Заповідна справа в Україні*. 16 (2): 20-23. - *Lilium martagon* – полікарпічна цибулинна рослина з напіврозетковим монокарпічним пагоном, до складу якого входять вкорочена базальна і видовжена облістена квітконосна частини. Для виду властиві скошені цибулини черепитчасто вкриті багаточисельними м'ясистими лускатими листками. Надземний квітконосний пагін несе асимілюючі листки, що розташовані у зближених вузлах несправжньокільчато. Модель пагоноутворення напіврозеткова симподіальна без морфо-функціональної диференціації пагонів.

Ключові слова: *Lilium martagon*, модель пагоноутворення.

БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ И ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ПОБЕГОВОЙ СИСТЕМЫ *LILIUM MARTAGON* L. Прокопив А.И. - *Заповідна справа в Україні*. 16 (2): 20-23. - *Lilium martagon* - поликарпическое луковичное растение с полурозеточным монокарпическим побегом, в состав которого входят укороченная базальная и удлиненная облиственная цветоносная части. Для вида характерны скошенные луковичи, черепитчатоукрытые многочисленными чешуйчатыми листками. Надземный цветоносный побег несет ассимилирующие листки, расположенные в сближенных узлах ложнокольчато. Модель побегообразования полурозеточная симподиальная без морфо-функциональной дифференциации побегов.

Ключевые слова: *Lilium martagon*, модель побегообразования.

Не зважаючи на широкий спектр місцезростань цибулинних рослин, більшість з них все ж пов'язана з посушливими умовами. Разом з тим це переважно мезофіти, що вегетують за умов теплого і вологого періоду року. Цілком ймовірно, що цибулини найбільш молоді органи вегетативного розмноження, які властиві майже винятково однодольним рослинам, зокрема з родин *Liliaceae*, *Amaryllidaceae* і зрідка *Iridaceae* та ін. Вони надійно захищені потужним покривом відмерлих листків минулих років і знаходяться на незначній глибині в ґрунті, та є своєрідною формою пристосування пагонів відновлення для перенесення несприятливих умов (літнього сухого і зимового холодного періодів року).

Рід *Lilium* типовий у родині *Liliaceae* і один з найбільш чисельних, включає більше 100 видів (Баранова, 1999; Nishikawa et al., 1999; Hayashi, Kawano, 2000). Гімалаї вважаються центром походження роду, звідки й відбулося поширення видів до Євразії та Північної Америки (Patterson, Givnish, 2002). Вторинними центрами сучасного розвитку роду вважають Тихоокеанське і Атлантичне побережжя Північної Америки, Балканський півострів, Кавказ і Малу Азію (Баранова, 1999).

Головні місцезростання видів роду приурочені до гірських широколистяних листопадних лісів і лісових галявин, що розташовані до верхньої межі лісу і лише незначна частина видів трапляються в степових фітоценозах. Оскільки види *Lilium* типові мезофіти, то їх розвиток пов'язаний з формуванням листопадних широколистяних лісів третинного походження. Зумовлене наступанням льодовика похолодання клімату наприкінці третинного періоду спричинило вимирання третинної мезофільної лісової флори у багатьох районах земної кулі за винятком рефугіумів, зокрема в горах Східної Азії та Північної

Америци, що стали своєрідним прихистком для видів цієї групи. Цілком ймовірно, що схожим чином могли зберегтися оселища древніх видів третинної мезофільної флори в Південній Європі, на Кавказі й Малій Азії та сформуватися нові сучасні осередки видоутворення в роді *Lilium* (Мищенко, 1911). Очевидно, за аналогією з іншими мезоморфними лісовими видами цих рефугіумів, лілії можна розглядати як релікти третинної лісової флори.

У Європі трапляється 10 видів лілій (Баранова, 1999), що поширені переважно в гірських районах — в Піренеях, Альпах, Карпатах і Балканах.

У флорі Українських Карпат представлений лише один вид лілій – несправжньокільчатолистякова євразійська лілія з секції *Martagon* — *Lilium martagon* L. з найпротяжнішим ареалом в роді. Припущення про колонізацію *L. martagon* Європи (Lighty, 1968) підтверджують сучасні молекулярно-біологічні дослідження (Ikinici, Oberprieler, Guner, 2006).

Вид охоплює територію від Португалії та Іспанії до Забайкалля, трапляється практично у всіх гірських системах Євразії. Протягом всього ареалу вид достатньо сильно варіює, зокрема за забарвленням квіток, опушенням, формою цибулинних лусок. Місцезростання приурочені до гірських та субальпійських поясів і рівнини, до напівтіні (напівсвітла), до кислих або слабо лужних, бідних або помірно багатих ґрунтів (Aeschmann et al., 2004; Муллабаева, Фатыхова, 2009). За відношенням до більшості екологічних факторів *L. martagon* – стеновалентний вид, який за сумарною дією факторів (кліматичні, ґрунтові, освітлення) характеризують як мезобіонт (Жукова, Турмухаметова, Акшенцев, 2007). Дослідження ценопопуляцій підтверджують, що найбільш сприятливи-

ми місцезростаннями є лісові галявини та узлісся, позаяк на луках вид частіше піддається антропогенному впливу шляхом витоптування. В різних екологічних умовах *L. martagon* демонструє різні онтогенетичні тактики (Муллабаєва, Фатіхова, 2009), що проявляється у мінливості морфометричних параметрів листків та стебла. За класифікацією Раменського-Грайма вид належить до вторинного змішаного конкурентно-стрес-толерантно-рудерального (CSR) типу стратегії. Ознаки виолентності проявляються у великих розмірах особин і достатньо високій частоті в рослинних угрупованнях широколистяних лісів.

Особливості закладання бруньок і формування вегетативних органів, розвитку і становлення структури пагонової системи аналізували з використанням загальновідомих підходів та методик (Серебряков, 1952; Серебрякова, 1977; Борисова, Попова, 1995).

Квітконосний пагін *L. martagon* 40–100 см заввишки, безлистяний, цибулина слабоасиметрична, складена багаточисельними ланцетними лусками укорочених пагонів 2 послідовних генерацій.

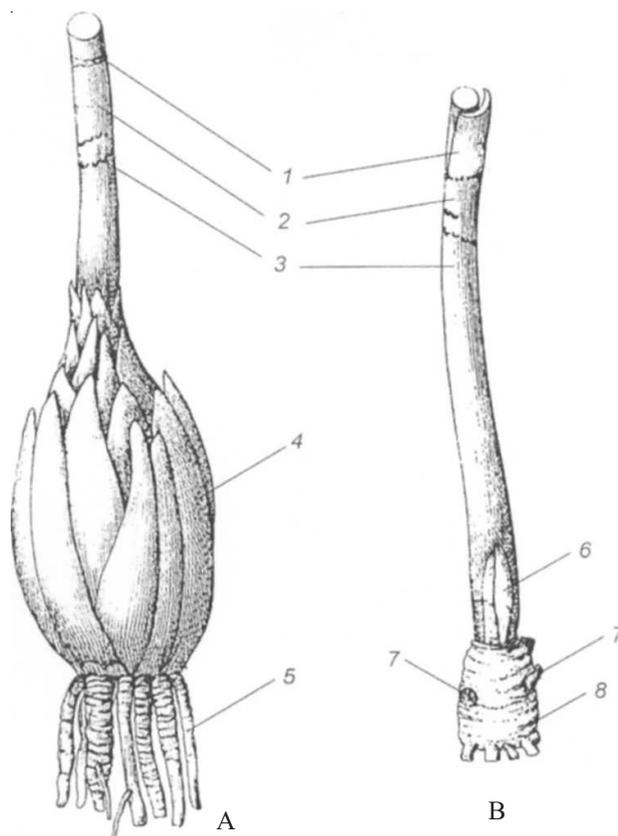
Монокарпічний пагін *L. martagon* розвивається з бруньки, яка формується в цибуліні, в пазусі луски квітконосного пагона. Брунька відновлення закладається наприкінці цвітіння, в серпні, а восени в бруньці формуються зачатки запасуючих низових листків (лусок) укороченої частини пагона. Вже на початку наступного вегетаційного сезону в бруньці відновлення починають утворюватися листки видовженої надземної частини пагона. В ході розростання листкових зачатків бруньки та внаслідок однобічного косоортотропного росту її осі вона дещо зміщується вбік, що зумовлює в подальшому асиметричність всієї цибулини.

Низові та асимілюючі листки в період закладання схожі за формою і будовою, а їхнє формування закінчується влітку наступного (після закладання) вегетаційного сезону. Після завершення формування листків в денці цибулини під брунькою закладаються додаткові корені нового пагона та починає інтенсивно розростатися видовжена частина пагона. На межі між вкороченою і видовженою частиною пагона закладається нова брунька відновлення і таким чином, наприкінці наступної вегетації супутньо розвивається дві бруньки відновлення (n та $n+1$). У видовженій частині бруньки відновлення (n) відбувається закладання квіток, що триває аж до закінчення вегетації. Наприкінці вегетаційного сезону монокарпічний пагін повністю сформований у бруньці відновлення (n) і знаходиться в цибуліні під захистом материнських лусок.

Навесні інтенсивно наростає квітконосний пагін з одночасним розростанням додаткових коренів. У пазухах луски в цей період закладаються пазушні бруньки, з яких розвиваються цибулинки-дітки.

Після закінчення вегетації відмирає лише видовжена частина монокарпічного пагона. Укорочена підземна частина пагона – денце з лусками і коренями – продовжують функціонувати ще близько 2 років.

Таким чином, розвиток монокарпічного пагона *L. martagon* складається з періоду внутрішньобрунькового розвитку пагона (близько 2 років), періоду надземної



Цибулина *L. martagon* (А) та денце цибулини з листовими рубцями (В).

1 - загострені лускові листки, 2 - розвинуті зелені листки, 3 - залишок квітконосного пагона, 4 - лускаті м'ясисті листки, 5 - додаткові контрактильні корені, 6 - брунька відновлення, 7 - залишки квітконосних пагонів попередніх років, 8 - денце.

вегетації та тривалості життя вкороченої частини цього пагона в цибуліні зрілої рослини. В ході наступних вегетацій луски вкороченої частини монокарпічного пагона поступово опиняються на периферії, засихають і відмирають, врешті як і відмирає й частина денця, до якого вони прикріплені. Таким чином, цибулина щороку наростає зсередини, за рахунок розвитку бруньок відновлення, і відмирає ззовні.

Для *L. martagon* властиві цибулини, що містять тільки низові м'ясисті листки (Irmisch, 1850), і це явище не можна вважати типовим для решти цибулинних рослин. У дорослих особин *L. martagon* в цибулинах формується до 50 низових ланцетоподібних лускатих листків (рис., А) з вузькою основою, що закривають один одного лише своїми краями, формуючи в такий спосіб імбрикатні цибулини.

Периферійні лускаті листки сухі та тонкі, зазвичай коричневі, решта зберігають жовте забарвлення й лише квітконосні частини пагонів несуть фотосинтезуючі листки, з вузькою основою листової пластинки. На денці цибулини часто помітні залишки квітконосів попередніх років, а також закладені бруньки відновлення (рис., В).

Цілком ймовірно, що древні форми *Liliaceae* формували фотосинтезуючі листки по всьому пагону і вегетували впродовж року, а з похолоданням клімату поступово листки цибулини редукувалися до низових, а період надземного розвитку рослин скоротився.

Життєву форму характеризує сукупність ознак вегетативних органів, а у випадку цибулинної рослини особливого значення набувають ознаки постійної багаторічної частини рослини – цибулини (Баранова, 1981), що виконує низку функцій, а саме запасає поживні речовини, є місцем закладання і формування бруньок відновлення і дочірніх цибулинок, а також місцем формування кореневої системи. Однак, не варто обмежуватися лише характеристикою базальної частини пагона – цибулиною, оскільки не менш важливою характеристикою є особливості будови надземної частини пагона (Баранова, 1993), зокрема число метамерів, напрям росту, листкорозміщення, тип суцвіття та ін.

Структура пагонової системи рослини – спадково закріплена ознака життєвої форми, що відображена у моделі пагоноутворення (Серебрякова, 1977), однак, якщо взяти до уваги основні типи моделей пагоноутворення, то важко їх застосувати до усіх трав'яних рослин. Типова напіврозетка симподіальна модель пагоноутворення з однотипними пагонами властива деяким цибулинним, в тому числі й окремим видам лілій, але у випадку з *L. martagon* головний пагін тривалий час, впродовж кількох років, залишається у фазі розетки до формування першого видовженого пагона, але на головному пагоні ніколи не утворюються квіткі. Щорічно відбувається видовження вегетативної частини пагона та збільшення розмірів і числа листків до того часу, поки рослина не перейде до цвітіння, при чому цвітіння проходить на напіврозеткових пагонах II, III або навіть IV порядків, а їх формування розпочинається ще задовго до початку цвітіння та призводить до перевершинення й зміни напрямку росту осової частини пагона на косо-ортотропний та формування симподіальної системи пагонів та скошеної цибулини.

Тому, зважаючи на відмінності, властиві для *L. martagon*, притаманну їй модель пагоноутворення можна визначити як напіврозеткову симподіальну без морфофункціональної диференціації пагонів (Прокопів, 2006). Розеткова вкорочена частина пагонів розташована в ґрунті і представлена цибулиною із запасуючими лускатими листками, що залишається ще впродовж двох років. Застосовуючи критерії архітектурних моделей, розроблені для опису структури пагонової системи деревних рослин, запропоновано використати модель Chamberlain (Ковельська, 1993), якій властива модульна (члениста) лінійна структура, де кожна попередня вісь дає початок лише одній дочірній при основі органа репродукції.

Таким чином, *L. martagon* – полікарпічна цибулинна рослина, з напіврозетковим монокарпічним пагоном, до складу якого входять вкорочена базальна (денце із запасуючими лусками) і видовжена облистнена квітконосна частина. Для виду властиві скошені (дещо асиметричні) цибулини черепитчасто вкриті багаточисельними лусками. Надземний квітконосний пагін несе асимілюючі листки, що розташовані у зближених вузлах по чергово (несправжньокільчасто), а не кільчасто (Андрієнко, 2009). Коренева система вторинноморизна з добре вираженою контрактильністю коренів. Спосіб формування пагонової системи можна описати напіврозетковою симподіальною моделлю пагоноутворення без морфофункціональної диференціації пагонів.

Цибулини *L. martagon* набувають ознак ксероморфності, вкриті чисельними крупними цілісними ланцетними лусками і занурені завдяки контрактильній діяльності коренів на значну глибину в субстрат, що забезпечує їм надійний захист. Змішаний тип життєвої стратегії дозволяє виду виживати за умов природного та антропогенного пресу і в різних екотопах успішно застосовувати вегетативне і насіннєве відтворення.

Освоєння нових територій, вирубка лісів, облаштування туристичних комплексів і відповідної інфраструктури веде до скорочення чисельності популяцій. Рослини *L. martagon* чутливі до зміни умов зволоження, освітлення, а в період цвітіння постійно приваблюють увагу туристів, які збирають їх на букети, викопують цибулини, що спричиняє скорочення чисельності популяцій.

Література

- Андрієнко Т.Л. 2009. *Lilium martagon* L. / Червона книга України. Рослинний світ / за ред. Я.П. Дідуха - К.: Глобалконсалтинг. - С. 141.
- Баранова М.В. О связи структуры лукович с экологическими условиями // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. Тр. МОИП, отд. биол. - М: Наука, 1981. - Т. LVI. - С. 76-90.
- Баранова М.В. Модели побегообразования луковичных растений семейства *Liliaceae* s. 1. // Жизненные формы: онтогенез и структура. Межвуз. сборн. науч. трудов. - М.: Прометей, 1993. - С. 185-189.
- Баранова М.В. Луковичные растения семейства Лилейных (география, биоморфологический анализ, выращивание). - СПб.: Наука, 1999. - 229 с.
- Борисова И.В., Попова Т.А. Степень сформированности побегов будущего года в зимующих почках возобновления // Листопадные ксерофильные леса, редколесья и кустарники. - СПб., 1995. - Вып. 17. - С. 81-93.
- Жукова Л.А., Турмухаметова Н.В., Акшенцев Е.В. Экологическая характеристика некоторых видов растений // Онтогенетический атлас растений. Т. V. - Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. - С. 318-331.
- Козельская М.Ю. Модели побегообразования некоторых луковичных растений // Жизненные формы: онтогенез и структура. Межвуз. сб. науч. тр. - М.: Прометей, 1993. - С. 189-193.
- Мищенко П.И. К систематике и географии некоторых родов семейства *Liliaceae* // Тр. Ботан. Музея. - СПб., 1911. - Т. 8. - С. 10-30.
- Муллагаева Э.З., Фатыхова А.В. Некоторые характеристики ценопопуляций *Lilium martagon* L. на Южном Урале // Вести. ОГУ. - 2009. - № 6. - С. 258-260.
- Прокопів А.Л. Значення морфо-функціональної диференціації пагонів при виділенні груп моделей пагоноутворення // Матер. XII з'їзду Укр. ботан. т-ва (Одеса, 15-18 травня 2006 р.) - Одеса, 2006. - С. 487.
- Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. - М., 1952. - 389 с.
- Серебрякова Т.И. Об основных "архитектурных моделях" травянистых многолетников и модусах их преобразования. - Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977.- Т. 82, вып. 5. - С. 112-128.
- Aeschmann D., Lauber K., Moser D.M., Theurillat J.-P. Flora alpina. - Haupt Verlag: Bern, Stuttgart, Wien, 2004. - 1188 s.
- H. Hayashi K., Kawano S. Molecular systematics of *Lilium* and allied genera (*Liliaceae*): phylogenetic relationships among *Lilium* and related genera based on the rbcL and matK gene sequence data // Pl. Spec. Biol. - 2000. - 15. - P. 73-93.
- Ikinci N., Oberprieler C., Giiner A. On the origin of European lilies: phylogenetic analysis of *Lilium* section *Liriotypus* (*Liliaceae*) using sequences of the nuclear ribosomal transcribed spacers. - Willdenowia. - 2006. - 36. - P. 647-656.
- Irmisch Th. Zur Morphologie der monokotylichen Knollen- und Zwiebelgewächse. - Berlin, 1850. - XXII. - 286 s.
- Nishikawa T., Okazaki K., Uchino T., Arakawa K., Nagamine T. A molecular phylogeny of *Lilium* in the Internal Transcribed Spa-

- cer region of nuclear ribosomal DNA // J. Mol. Evol. - 1999. - 49. - P. 238-249.
- Lighty R. W. Evolutionary trends in lilies / Lily Year-Book. - 1968. - 31. - P. 40-44.
- Patterson T.B., Givnish T.J. Phylogeny, concerted convergence, and phylogenetic niche conservatism in the core *Liliales*: Insights from rbcL and ndhF sequence data // Evolution. - 2002. - 56. - P. 233-252.

МАКРОФИТОБЕНТОС ПРИБРЕЖЬЯ ЭКОЦЕНТРА “АЙЯ-САРЫЧСКИЙ” (ЧЕРНОЕ МОРЕ, КРЫМ)

И.К. Евстигнеева, И.Н. Танковская

Институт биологии южных морей НАН Украины

MACROPHYTOBENTHOS OF NEAR-SHORE-LINE ZONE OF “AYA-SARYCH” ECO-CENTER (BLACK SEA, CRIMEA). Evstigneeva I.K., Tankovskaya I.N. - *Nature Reserves in Ukraine*. 16 (2): 23-29. - Macrophytobenthos of near-shore line zone of Crimea Black sea coast (Aya cape - Sarych cape) was researched. Samples were taken at a depth of 0,2-0,5 m by standard hydrobotanical procedure (Kalugina, 1969). There are 82 species from 50 genera, 31 families, 22 orders of Chlorophyta, Phaeophyta и Rhodophyta in macrophytobenthos. Phytodiversity of studied region benthos is estimated as rich, and its contribution on seabed coenosis diversity is important.

Keywords: Black Sea, macrophytobenthos, phytodiversity.

МАКРОФИТОБЕНТОС ПРИБЕРЕЖЖА ЕКОЦЕНТРУ “АЙЯ-САРИЧСКИЙ” (ЧОРНЕ МОРЕ, КРИМ). Євстигнєєва І.К., Танковська І.Н. - *Заповідна справа в Україні*. 16 (2): 23-29. - Було проведено дослідження макрофітобентосу приузівної зони кримського узбережжя Чорного моря в районі мису Айя - мису Сарич. Проби відбирали на глибинах 0,2-0,5 м за стандартною гідроботанічною методикою (Калугіна, 1969). Макрофітобентос представлений макроводоростями 82 видів з 50 родів, 31 родини та 22 рядів відділів Chlorophyta, Phaeophyta и Rhodophyta. Фіторізноманіття бенталі дослідженої зони моря оцінюється як багате, а його внесок у загальне різноманіття донних ценозів як вагомий.

Ключові слова: Чорне море, макрофітобентос, фіторізноманіття.

МАКРОФИТОБЕНТОС ПРИБРЕЖЬЯ ЭКОЦЕНТРА “АЙЯ-САРЫЧСКИЙ” (ЧЕРНОЕ МОРЕ, КРЫМ). Евстигнеева И.К., Танковская И.Н. - *Заповідна справа в Україні*. 16 (2): 23-29. - Проведены исследования макрофитобентоса приузевской зоны крымского побережья Черного моря в районе мыса Айя - мыса Сарыч. Пробы отбирали на глубинах 0,2 - 0,5 м по стандартной гидроботанической методике (Калугина, 1969). Макрофитобентос представлен макроводорослями 82 видов из 50 родов, 31 семейства и 22 порядков отделов Chlorophyta, Phaeophyta и Rhodophyta. Фиторазнообразие бентали исследованной зоны моря может быть оценено как богатое, а его вклад в общее разнообразие донных фитоценозов как весомый.

Ключевые слова: Черное море, макрофитобентос, фиторазнообразие.

Крымское побережье Черного моря – средоточие наибольшего в Украине количества охраняемых акваторий. Большинство таких акваторий имеет низкие охраняемый статус и категорию, а эффективность предлагаемых природоохранных мероприятий невелика из-за отсутствия необходимой охраны и системы комплексного мониторинга (Мильчакова, 2003). Специалистами ряда научно-исследовательских организаций разработана Схема региональной сети Крыма. Ее приморским элементом является Южный регион, в который входят три прибрежно-аквальных экоцентра, одним из которых является Айя-Сарычский. В состав экоцентра входит ландшафтный заказник “Мыс Айя” общегосударственного значения площадью 26129,9 га (в том числе 208,0 га прилегающей морской акватории). С организацией этого заказника в его состав вошли ранее созданные объекты – Памятники природы местного значения “Роща пихундской сосны и можжевельника высокого на мысе Айя”, “Урочище Батилиман” и заповедное урочище “Роща сосны Станкевича”, а также акватория шириной 300 м вдоль берега, которая с 1972 г. охраняется как часть Ласпи-Сарычского аквального комплекса (Ена, 1989; Пышин и др., 2009).

К настоящему времени сведения о макроводорослях данного экоцентра фрагментарны и недостаточны для полноценных выводов о репрезентативности и уникальности данного объекта по богатству и разнообра-

зю его морской флоры (Калугина-Гутник, 1989; Евстигнеева и др., 2007, 2009; Маслов, 2008). Вместе с тем видовое богатство биоценоза остается одним из наиболее важных критериев, отражающих сохранность природной среды (Пышин и др., 2009). Поэтому целью работы стало обобщение результатов гидроботанических исследований на мелководье Черного моря с охватом территории от мыса Айя до мыса Сарыч. Приводимые сведения об экологическом разнообразии бентосных макроводорослей данного региона могут быть использованы при анализе взаимовлияний среды и биологического сообщества.

Материал и методы

Исследования проводили в приузевской зоне крымского побережья Черного моря в районе мыса Айя (заказник), урочища Батилиман (экспериментальная база ИнБЮМ), бухты Ласпи (детский лагерь отдыха), базы отдыха “Изумруд” и мыса Сарыч, акватория которого является гидрологическим памятником местного значения. Пробы макрофитобентоса (МФБ) отбирали на глубинах 0,2–0,5 м по стандартной гидроботанической методике (Калугина, 1969) в летний период с 2002 по 2008 гг., а на станциях в прибрежье урочища Батилиман и бухты Ласпи ежемесячно в течение 2007–2008 гг. Всего собрано и обработано 232 количественные и 24 качественных