



УДК 581.4

ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ АРХИТЕКТУРНОЙ МОДЕЛИ *CRAMBE KOKTEBELICA* (JUNGE) N. BUSCH

Ольга Ф. ЩЕРБАКОВА и Мария С. КАЛИСТАЯ

Аннотация. В статье приведены результаты комплексного биоморфологического исследования *Crambe koktebelica*. Установлены различные варианты онтогенеза и базовой архитектурной модели, показана зависимость строения побеговой системы особей вида от условий местопроизрастания.

Ключевые слова: *Crambe koktebelica*, онтогенез, архитектурная модель, модульная организация, побег, побеговая система, монокарпик, раритетный вид

Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины, ул. Б. Хмельницького, 15, Киев, 01601, Украина; botmuseum@ukr.net

Поливариантность развития, а, следовательно, и структурный полиморфизм рассматриваются как проявления адаптационного потенциала растений к эколого-ценотическим условиям конкретных мест произрастания. Складывающийся в определенных условиях среды габитус растения, т.е. определенный тип его структурной организации – результат целостной реакции организма, представленной множеством частных ответных реакций отдельных его частей в их инфраструктурной организации (Нухимовский 1997).

Изучение структурной поливариантности особенно актуально для раритетных видов, поскольку она является одним из механизмов формирования гетерогенности популяций – основы их устойчивого состояния (Воронцова и Заугольнова 1978; Жукова 2001 и др.).

Катран коктебельский – *Crambe koktebelica* (Junge) N. Busch – узлолокальный эндемик, изолированные популяции которого занимают небольшие площади, имеют линейный характер и ориентированы вдоль побережья Черного моря в районе горно-вулканического массива Карадаг и Коктебельской бухты. Вид приспособлен к условиям существования на бедных глинистых и каменистых сыпучих, обвальных

склонах. Имеет высокий охранный статус и включен в Красную книгу Украины (Ільїнська і Дідух 2009), Приложение I Бернской конвенции (BERN CONVENTION 2002) и Международный красный список (MELNYK & KELL 2011).

Структура побеговой системы генеративных особей *C. koktebelica* исследовалась нами на основе понятийного аппарата концепций архитектурных моделей (СЕРЕБРЯКОВА 1977; HALLE *et al.* 1978 и др.) и модульной организации растений (БАРЫКИНА и ГУЛЕНКОВА 1983; ГАТЦУК 1994; АНТОНОВА и ЛАГУНОВА 1999; САВИНЫХ 2004 и др.). Также учитывался тип биоморфы, выделяемый с учетом особенностей хода морфогенеза и проявлений морфологической дезинтеграции (Смирнова *и др.* 1976, 2002).

Под архитектурными моделями (моделями побегообразования) понимаются определенные, строго детерминированные варианты формирования системы побегов, которые обусловлены особенностями деятельности апикальных и интеркалярных меристем, поведением аксилярного аппарата и особенностями ветвления (СЕРЕБРЯКОВА 1981). При выделении архитектурных моделей многолетних травянистых растений были использованы две группы признаков: изменение структуры

элементарных побегов в пределах системы и способы нарастания побеговой системы (СЕРЕБРЯКОВА 1977; 1987; СЕРЕБРЯКОВА и ПЕТУХОВА 1978 и др.). На основе комбинации указанных признаков были выделены четыре модели побегообразования: полурозеточная симподиальная, длиннопобеговая симподиальная, а также длиннопобеговая моноподиальная и розеточная моноподиальная. Дополняют данный ряд выделенные В.М. ГОЛУБЕВЫМ (1965) полурозеточная моноподиальная и розеточная симподиальная модели.

М.В. МАРКОВ (1990), разрабатывая классификацию архитектурных типов малолетников, дополнительно учитывал такие признаки как ранг элементарных метамеров, характер корневой системы, листорасположение, а также гомо- или гетеробластный тип развития особей.

Е.В. БАЙКОВА (1998) среди основных критериев распределения видов на группы в пределах одной архитектурной модели выделяет следующие: поликарпичность или монокарпичность, продолжительность розеточной фазы в онтогенезе и малом жизненном цикле, моноцикличность или полицикличность развития побегов, степень развития репродуктивной осевой системы и ее соотношение с вегетативной.

Одним из базовых понятий концепции архитектурных моделей рассматривается модуль – структурная единица осевой системы, которая является результатом деятельности одной меристемы с момента ее возникновения и до перехода к репродукции (HALLÉ & OLDEMAN 1970). Иначе, модуль – это однотипная структура тела растения, закономерно повторяющаяся во времени и в пространстве и возникающая в результате одного цикла формообразования (САВИНЫХ 2008). Модульность, свойственная растениям, проявляется на разных уровнях организации побеговой системы, что дает возможность выделять конструкционные единицы различных рангов: элементарные метамеры, моноподиальный побег, система зрелого моноподиального побега, монокарпический

побег, побег формирования, система побега формирования, элементарная побеговая система, комплекс побегов замещения и т.д. (ГАТЦУК 2008 и др.).

Строение побеговых систем *C. koktebelica* рассмотрено с учетом трех категорий модулей: элементарного, универсального и основного (по САВИНЫХ 2008). Элементарные модули – метамеры, закладываются в течение одного пластохрона и развиваются во внепечечную фазу развития побега. Структурной (архитектурной) единицей растений с симподиальным нарастанием является монокарпический побег (терм.: СЕРЕБРЯКОВ 1952), завершающийся верхушечным цветком или соцветием. Монокарпический побег выделяется в качестве универсального модуля побеговой системы. Основные модули формируются на основе целого универсального модуля или его части, они определяют тип биоморфы растения (САВИНЫХ и МАЛЬЦЕВА 2008). Условия произрастания растений откладывают отпечаток на их архитектурную модель, которая отражает генетическую программу роста, закономерности роста и является структурной основой различных биоморф (БАЙКОВА 2008).

C. koktebelica – летне-зимнезеленый гемикриптофит, полурозеточный, многолетний монокарпик, реже олигокарпик. В подземной сфере развивается мощная система главного корня, аллоризная по происхождению. Подземный орган побегового происхождения монокарпиков – конодий (терм.: НУХИМОВСКИЙ 1969), формирующийся без перевершинивания скелетных осей. У тех особей, у которых терминальная меристема расходуется на формирование цветоносного прироста (олигокарпики) или перестает функционировать при ее случайном повреждении, за счет формирования системы побегов замещения, в подземной сфере формируется многолетняя симподиальная система резидов – каудекс.

При типичном онтогенезе в генеративное возрастное состояние растения переходят на 3–5-й год. В развитии олиго- и

полициклических монокарпических побегов прослеживается смена серии укороченных годовичных приростов (фаза розетки) завершающим цветоносным модулем с удлинёнными метамерами. Онтоморфогенетическая поливариантность развития особей вида ярко выражена в экотопах с разной степенью подвижности субстрата и проявления эрозионных процессов. Выделены основные типы биоморфогенеза особей вида. В условиях произрастания на стабильном субстрате растения развиваются как однопобеговые, реже в форме куста, 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 вегетативные и 3–8 цветоносных побегов. В условиях эрозионно-неустойчивого подвижного субстрата при погребении первичного побега на прегенеративном этапе развития развиваются особи с вынужденно удлинённым подземным неразветвленным или слаборазветвленным каудексом, имеющим ярусную структуру.

Вынужденное перевершинивание первичного монокарпического побега *C. koktebelica*, обусловленное повреждением его верхушечной меристемы, происходит за счет активизации пазушных почек возобновления и спящих почек. Таким образом, нарастание главной оси гемисимподиальное (нерегулярное, травматическое) (терм.: Нухимовский 1986). Согласно классификации Т.И. СЕРЕБРЯКОВОЙ (1981 и др.) базовая архитектурная модель *C. koktebelica* – симподиальная полурозеточная, состоящая

из нескольких последовательных модулей. Медиальный универсальный модуль (ось первого порядка) представлен вегетативным участком первичного монокарпического побега и терминальной синфлоресценцией. В своем развитии универсальный модуль обязательно проходит фазу розетки. Повторяют структуру универсального модуля побеги кущения (латеральные универсальные модули второго и последующих порядков). Анализ структуры, ритмики роста и развития универсальных модулей разного порядка *C. koktebelica* в различных эколого-ценотических условиях позволил выделить несколько вариантов базовой архитектурной модели вида (Рис. 1).

Развитие вегетативного участка медиального универсального модуля особей первой группы охватывает один-два вегетационных периода, при этом программа подготовки к цветению реализуется в максимально сжатые сроки. Прорастание семян приурочено к весеннему периоду. Неблагоприятный зимний сезон растения первого-второго года жизни переносят в розеточном состоянии. В следующем вегетационном периоде формируется удлинённый цветоносный прирост медиального монокарпического побега. После диссеминации особи полностью засыхают и лишь у незначительного их числа, в результате активизации пазушных почек базальных укороченных метамеров, происходит позднелетнее или осеннее отрастание побегов.

Такое базисимподиальное кущение возможно благодаря нерастратченному ресурсу пластических веществ подземной сферы и оптимальным погодным условиям (за счет улучшения влагообеспечения) во второй половине вегетационного периода. Побег кущения развиваются как пролептические, имеют розеточную структуру и неполный цикл развития. Переход к репродукции этих побегов не происходит – при наступлении холодов все растение погибает. Конодий укороченный, одноосный. Чаще всего особи с охарактеризованным типом побегообразования встречаются

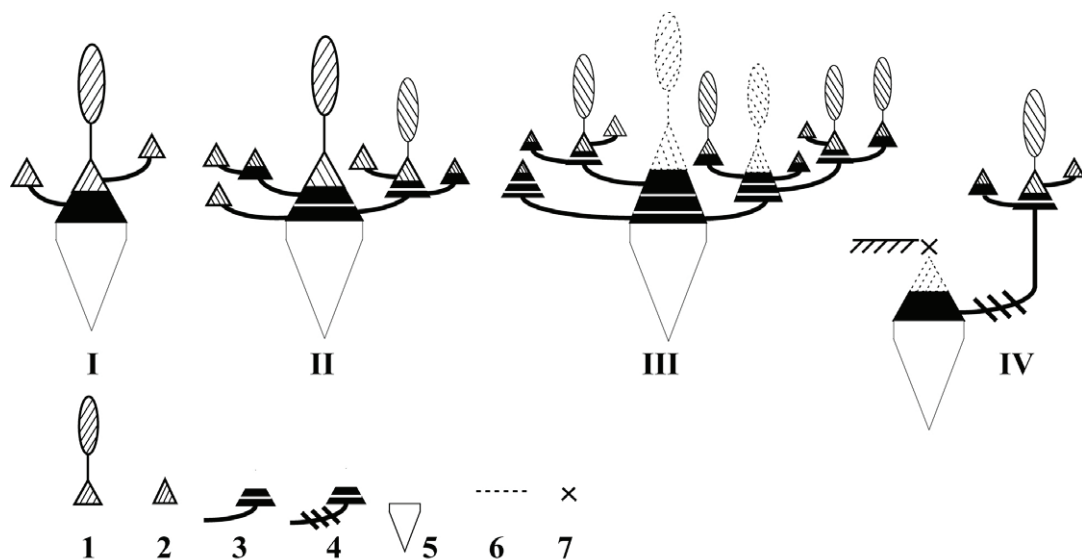


Рис. 1. Основные варианты (I-IV) базовой архитектурной модели *Crambe koktebelica*: 1 – годичный полурозеточный цветonoсный побег; 2 – розеточный годичный побег; 3 – миниморезиды (белой линией обозначены границы годичных приростов); 4 – викариорезиды; 5 – система главного корня; 6 – отмершие структуры; 7 – отмершая верхушечная почка.

Fig. 1. Principal variants (I-IV) of *Crambe koktebelica* basic architectural model: 1 – annual semi-rosette flowering shoot; 2 – annual rosette shoot; 3 – minimoresids (white lines indicate the boundaries of annual growth); 4 – vikarioresids; 5 – taproot system; 6 – eliminated (died) structures; 7 – eliminated apical bud.

на открытых участках склонов, где испытывают сильный дефицит влаги. Выделенный вариант базовой архитектурной модели формируется при становлении жизненной формы **аллогоморизного ди-, олигоциклического первичнопобегового (однопобегового) монокарпика с одноосным конодием**. Биоморфа моноцентрическая, в морфогенезе реализуется фаза первичного побега и, факультативно, – фаза первичного куста. Растения в фазе первичного куста в этом случае можно рассматривать как недолговечную фенобиоморфу. Этим термином А.П. Хохряков (Хохряков и Мазуренко 2008) обозначил “различно экспрессивно выраженные фенологические состояния одной и той же жизненной формы”.

Для особей второй группы характерна олиго-, полицикличность развития медиального универсального модуля (первичного побега). Генеративная дифференциация его апекса происходит не раньше третьего-пятого года жизни. Базисимподиальное ветвление

на имматурной или виргинильной стадии развития растения приводит к формированию первичного куста (основной модуль). Универсальные модули второго и последующих порядков (латеральные побеги) могут развиваться из спящих почек, почек возобновления или пролептических почек. Побеги, развивающиеся пролептически и зацветающие на следующий год – озимые моноциклические. Развитие латеральных побегов может проходить и олиго-, и полициклично. Те из них, которые проходят полный цикл развития, повторяют структуру медиального универсального модуля. Латеральные монокарпические побеги в большей или меньшей степени уступают в мощности развития генеративной и вегетативной сфер медиальному побегу.

Репродуктивные фазы развития медиального и латеральных побегов совпадают. После завершения репродуктивного цикла растения погибают. Универсальные модули третьего порядка, развивающиеся пролептически во второй

половине вегетационного периода, к репродукции не переходят. У растений характеризуемой архитектурной модели структуру разветвленного конодия детерминируют миниморезиды (терм.: Нухимовский 1997), которые образованы последовательностью укороченных годовичных приростов моноподиально нарастающих монокарпических побегов. На протяжении всего онтогенеза резиды сохраняют гетерономность – связь с мощным главным корнем. Зона кущения компактная, наблюдается незначительное вегетативное разрастание в горизонтальном направлении. Становление данного варианта базовой архитектурной модели *C. koktebelica* происходит у особей, развивающихся по типу **аллогоморизного первичнокустового монокарпика с многоосным конодием, с олиго-, полициклическим первичным побегом**. Биоморфа моноцентрическая, в морфогенезе реализуются фазы первичного побега и первичного куста.

Как отмечает И.Г. СЕРЕБРЯКОВ (1952), причины отмирания после плодоношения у монокарпиков недостаточно ясны. Далее автор приводит довод Г. Молиша (MOLISCH 1929) о решающем значении для отмирания растения – его истощения, наступающем в результате расходования всех питательных веществ на формирование обычно большого количества плодов и семян. Развитие и сохранение жизнеспособности на протяжении одного или нескольких последующих лет универсальных модулей второго или последующих порядков, у которых формирование годовичного ассимиляционно-цветоносного прироста происходит уже после завершения репродуктивного цикла первичного побега (первичного куста) свидетельствует об олигокарпичности некоторых особей *C. koktebelica* в популяциях. Побег, заканчивающий полный цикл развития после отмирания цветоносного прироста первичного побега и являющиеся вторичными центрами кущения, можно рассматривать как побеги замещения.

У особей с третьим вариантом архитектурной модели медиальный

универсальный модуль полициклический с полным циклом развития, латеральные – моно-, олиго- и полициклические с полным либо неполным циклом развития. Отмечено постепенное снижение репродуктивной активности модулей второго и последующих порядков, проявляющееся в их морфоструктурных перестройках. Так, к примеру, снижается степень разветвленности флоральной зоны, возрастает роль скрытогенеративной зоны (терм.: САВИНЫХ 1999), уменьшаются морфометрические параметры репродуктивных и вегетативных органов. Развитие побегов замещения происходит и в случае акронекроза первичного побега на прегенеративном или генеративном этапе развития особи. Происходящее при этом перевершинивание главной оси обусловлено механическим повреждением, засыханием или выеданием вредителями верхушечной меристемы побега.

В подземной сфере функционирует многолетняя симподиальная система резидов, формирующая каудекс, связанный с мощным глубоким стержневым корнем. Накоплению у растений достаточного для реализации повторных репродуктивных циклов количества ресурсов способствуют условия мест произрастания с достаточным увлажнением и повышенной трофностью субстрата, умеренным притенением, ограниченным действием ветра. Чаще такие условия складываются у подножья склонов, у нагромождений камней.

Выделенный вариант базовой архитектурной модели реализуется в рамках становления жизненной формы **аллогоморизного рыхлокустового олигокарпика с многоосным компактным каудексом, с олиго-, полициклическим первичным побегом и моно-, олиго- и полициклическими побегами замещения**. Биоморфа моноцентрическая или неявноолигоцентрическая, в морфогенезе реализуются фазы первичного побега, первичного куста, рыхлого куста.

Четвертый вариант базовой архитектурной модели *C. koktebelica* близок ко второму варианту и выделен

у особей, развивающихся в условиях эрозионно-неустойчивого, лабильного субстрата. При эрозионных движениях осыпей происходит погребение растений, растущих на склонах и у их подножья, при этом значительная часть их погибает. У засыпанных прегенеративных растений терминальная меристема первичного побега элиминирует, однако в отдельных случаях за счет активизации роста пазушных побегов происходит восстановление точкой роста ее приповерхностного положения.

В этих условиях у особей формируются вынужденно удлинённые (до 20 см дл.) подземные резиды – викариорезиды (терм.: Нухимовский 1997) с серией редуцированных листьев низовой формации. Таким образом, в развитии универсального модуля второго порядка (побег замещения) сначала проходит формирование этиолированного удлинённого подземного участка, затем – надземных приростов: укороченных вегетативных и удлинённого цветоносного. Благодаря удлинённым резидам формируются один или несколько разобъединённых вторичных центров разрастания, каудекс приобретает выраженное ярусное строение. Вторичные центры разрастания гетерономные, укоренения резидов не происходит, поэтому в случае утраты связи с главным корнем, их дальнейшее автономное существование становится невозможным.

Чаще всего для особей с указанной архитектурной моделью характерна жизненная форма **аллогорморизного монокарпика с гемисимподиальным одноосным или слаборазветвленным малоярусным каудексом с викарио- и миниморезидами, с олигоциклическим первичным побегом с вынужденно неполным циклом развития и олиго-, полициклическими побегами замещения.** Дезинтеграция носит явно-олигоцентрический характер. В морфогенезе особь проходит фазы первичного побега, малосерийной симподиальной оси, первичного куста.

Выделенные варианты базовой

архитектурной модели *C. koktebelica* не охватывают всего спектра их разнообразия, поскольку между ними в природных популяциях существуют различные переходные типы.

Как следует из выше сказанного, основной структурный элемент побегового тела растений вида (универсальный модуль) – унирепродуктивный полурозеточный побег. По фазности видимого роста универсальные модули разных порядков, достигающие репродуктивной стадии развития – сверхгодовые (2) 3–5-и фазные, пульсирующие, проявляющие чередование фаз видимого роста с фазами скрытого роста (относительного покоя). Вегетативная фаза, включающая последовательность приростов годичных укороченных (розеточных) побегов медиального универсального модуля (первичного монокарпического побега), длится (1) 2–4 года, постинициальный период его жизненного цикла завершается, как правило, после реализации верхушечной меристемы в полурозеточный цветоносный модуль (репродуктивно-ассимиляционная фаза).

Латеральные побеги кущения и побеги замещения (универсальные модули второго и последующих порядков) образуются из почек возобновления (вернальные побеги), спящих почек (превентивные или дорминантные) и почек ассимилирующего годичного прироста (пролептические). Эти побеги закладываются на иматурной, виргинильной или генеративной стадии биоморфогенеза и завершают плейофазное развитие (2–4 фазы) образованием цветоносного модуля одновременно с медиальным побегом при монокарпическом развитии особи либо в последующие годы – при развитии по типу поликарпиков.

Годичный цветоносный побег проявляет три фазы видимого роста: весенняя – фаза розетки, раннелетняя – фаза удлинённого цветоносного прироста и осенняя (факультативная) – фаза базального ветвления. Анализ ростовых процессов особей *C. koktebelica* указывает на их

выраженную сезонную периодичность. Плейофазность развития позволяет растениям в течение вегетационного периода максимально эффективно использовать ресурс дефицитного влагообеспечения, а также аккумулировать необходимое количество пластических веществ и энергетического запаса для реализации репродуктивной функции.

Цитируемые источники

- Антонова И.С., Лагунова Н.Г. 1999.** О модульной организации некоторых групп высших растений. *Журн. общ. биол.* **60**: 49–59.
- Байкова Е.В. 1998.** Исследование жизненных форм и архитектурных моделей в роде *Salvia* (Lamiaceae). *Ботан. журн.* **83**: 28–38.
- Байкова Е.В. 2008.** Использование концепции “архитектурная модель” при описании структуры растений. В сб.: Антонова И.С., Байков К.С., Савиных Н.П. и др. Современные подходы к описанию структуры растения: 69–83. Лобань, Киров.
- Барыкина Р.П., Гуленкова М.А. 1983.** Элементарный метамер побега цветкового растения *Бюл. МОИП. Отд. биол.* **88** (4): 114–124.
- Воронцова Л.И., Зауольнова Л.В. 1978.** Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и ее значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений. *Журн. общ. биол.* **39**(4): 555–562.
- Гатцук Л.Е. 1994.** Иерархическая система соподчиненных единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне. *Успехи экологической морфологии и ее влияние на смежные науки*: 18–19. Прометей, Моква.
- Гатцук Л.Е. 2008.** Растительный организм: опыт построения иерархической системы его структурно-биологических единиц. В сб.: Антонова И.С., Байков К.С., Савиных Н.П. и др. Современные подходы к описанию структуры растения: 26–47. Лобань, Киров.
- Голубев В.Н. 1965.** Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ Лесостепи. Наука, Москва.
- Жукова Л.А. 2001.** Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений. *Экология* **3**: 169–176.
- Ільїнська А.П., Дідух Я.П. 2009.** *Crambe koktebelica*. У кн.: Дідух Я.П. (ред.), Червона Книга України. Рослинний світ: 260. Глобалконсалтинг, Київ.
- Марков М.В. 1990.** Популяционная биология розеточных и полурозеточных малолетних растений. Казанский ун-т, Казань.
- Нухимовский Е.А. 1969.** О термине и понятии «каудекс». Сообщение 3. Многообразие каудексов и отличие от других структурных образований. *Вестник Московского ун-та. Серия: биология, почвоведение* **2**: 71–78.
- Нухимовский Е.А. 1986.** Особенности фенетической организации биоморф семенных растений. *Успехи совр. биологии* **102** (2(5)): 289–306.
- Нухимовский Е.А. 1997.** Основы биоморфологии семенных растений: Т. 1. Теория организации биоморф. Недра, Москва.
- Савиных Н.П. 1999.** Побегообразование, морфогенез *Veronica gentianoides* Vahl. (Scrophulariaceae) и происхождение полурозеточных трав. *Ботан. журн.* **84**: 20–31.
- Савиных Н.П. 2004.** Модели побегообразования и архитектурные модели растений с позиций модульной организации. *Конструкционные единицы в морфологии растений (мат-лы X школы по теоретической морфологии растений, Киров 2-8 мая 2004 г.)*: 89–96.
- Савиных Н.П. 2008.** Применение концепции модульной организации к описанию структуры растений. В сб.: Антонова И.С., Байков К.С., Савиных Н.П. и др. Современные подходы к описанию структуры растения: 47–69. Лобань, Киров.
- Савиных Н.П., Мальцева Т.А. 2008.** Модуль у растений как структура и категория. *Вестник Тверского государственного университета. Серия: биология и экология* **9**: 227–233.
- Серебряков И.Г. 1952.** Морфология вегетативных органов высших растений. Советская наука, Москва.
- Серебрякова Т.И. 1977.** Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования. *Бюл. МОИП. Отд. биол.* **82** (5): 112–128.
- Серебрякова Т.И. 1981.** Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав. В кн.: Вещикова Т.В., Гатцук Л.Е., Серебрякова Т.И. Жизненные формы: структура, спектры и эволюция: 161–179. Наука, Москва.
- Серебрякова Т.И. 1987.** О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав. В сб.: Серебрякова Т.И. (ред.), Морфогенез и ритм развития высших растений: 3–19. МГПИ им. В.И. Ленина, Москва.
- Серебрякова Т.И., Петухова Л.В. 1978.** Архитектурная модель и жизненные формы некоторых травянистых Розоцветных. *Бюл. МОИП. Отд. биол.* **83** (6): 51–66.

- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А., Фаликов Л.Д. 1976.** Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф. В кн.: Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ермакова И.М. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура): 14–44. Наука, Москва.
- Смирнова О.В., Палёнова М.М., Комаров А.С. 2002.** Онтогенез растений разных жизненных форм и особенности возрастной и пространственной структуры их популяций. *Онтогенез* 33 (1): 5–15.
- Хохряков А.П., Мазуренко М.Т. 2008.** Фенобиоморфологическая классификация жизненных форм и специализация репродуктивного цикла высших растений. В сб.: Антонова И.С., Байков К.С., Савиных Н.П. и др. Современные подходы к описанию структуры растения: 14–26. Лобань, Киров.
- BERN CONVENTION. 2002.** Convention on conservation of European wildlife and natural habitats. Appendix 1 of 1 March 2002: Strictly protected flora species. <http://conventions.coe.int/Treaty/FR/Treaties/Html/104-1.htm>.
- HALLÉ F., OLDEMAN R.A.A. 1970.** Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Mason, Paris.
- HALLÉ F., OLDEMAN R.A.A., TOMLINSON P.B. 1978.** Tropical trees and forest: an architectural. Springer-Verlag, Berlin – New-York.
- MOLISCH H. 1929.** Die Lebensdauer der Pflanze. Gustav Fischer, Jena.
- MELNYK V., KELL S.P. 2011.** *Crambe koktebelica*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 20 February 2012.

POLYVARIANT ARCHITECTURAL MODEL OF *CRAMBE KOKTEBELICA* (JUNGE) N. BUSCH SHOOT SYSTEM

OLGA F. SCHERBAKOVA & MARIA S. KALISTAYA

Abstract. The article is devoted to integrated biomorphological study on *Crambe koktebelica* (Junge) N. Busch. Different variants of ontogenesis and basic architectural model were ascertained by for this rare species. Influence of milieu conditions on shoot system structure of the species individuals was shown.

Key words: *Crambe koktebelica*, ontogenesis, architectural model, modular organization, shoot system, monocarpic, rare species

National Museum of Natural History NAS of Ukraine, 15 B. Khmelnitskogo str., Kyiv, 01601, Ukraine; botmuseum@ukr.net