

БІОМОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ *SALICORNIA PERENNANS* WILLD. (*CHENOPODIACEAE*) В УМОВАХ СТЕПУ УКРАЇНИ

Г.М. ШИХАЛЄЄВА¹, О.М. ЦАРЕНКО^{1,2}, А.А-А. ЕННАН¹, Г.М. КІРЮШКІНА¹

¹Фізико-хімічний інститут захисту навколишнього середовища та людини МОН України та НАН України, вул.Преображенська 3, м.Одеса, 65082, Україна
e-mail: i.l.monitoring@ukr.net

²Інститут ботаніки ім. М.Г.Холодного НАН України, вул.Терещівська, 2, м. Київ, 01004, Україна
e-mail: Tsarenko_Olga@ukr.net

Узагальнено результати польових досліджень біоморфологічних особливостей *Salicornia perennans* Willd. (*Chenopodiaceae*) в умовах засоленних ділянок Степу України. Показано, що рослини є тр'явинистими стрижневокореновими однорічниками, стеблевими сукулентами з безрозетковими моноциклічними монокарпічними простертими або прямостоячими пагонами, здатними наростати моноподіально (на ранніх етапах розвитку) або інколи переходити (наприкінці прегенеративного періоду розвитку та протягом генеративного періоду) до симподіального наростання. В життєвому циклі виділені та описані три періоди латентний, прегенеративний та генеративний та шість вікових станів (насінини, проростка, ювенільний, іматурний, віргінільний, та генеративний). Відзначено варіабельність форм росту та темпів проходження особинами етапів розвитку, що вказує на поліваріантний характер онтогенезу. Виявлено адаптивні морфолого-біологічні ознаки рослин (неодночасне дозрівання плодів, розтягнутий період проростання насіння та наявність своєрідних пристосувань до поширення та закріплення у ґрунті, епігеальний тип проростання насіння, сукулентність сім'ядолей та пагонів, здатних до формування простертих форм, опадання члеників пагону з накопиченими солями та інші) важливі для виживання в екстремальних умовах. Обговорюються результати досліджень мікроценопопуляції *S. perennans* («зелених» та «червоних»), які домінують на узбережжі гіпергалінного Куяльницького лиману. В результаті проведеного вивчення «зелених» та «червоних» рослин не виявлені суттєві відмінності між ними у морфоструктурі, проте встановлена деяка різниця в інтенсивності проходження рослинами ювенільного та іматурного етапів розвитку, кількісних характеристиках пагоневої та кореневої системи, ступені галузження пагонів, однак ці розбіжності є несуттєвими для вирішення таксономічних питань. Потрібні подальші спостереження та всебічне вивчення рослин, зокрема і на молекулярно-генетичному рівні.

Ключові слова: *Salicornia perennans* Willd. *Chenopodiaceae*, онтогенез, біолого-морфологічні особливості, вікові стани рослин, адаптація

Вступ. *Salicornia perennans* Willd. (*S. prostrata* Pall.) – євразійський галофільний вид, поширений у Середній Європі, Середземномор'ї, Західній і Східній Азії, Африці та Північній Америці. В Україні вид зростає у Лісостепу (південний схід), Степу та Криму, формуючи інколи суцільні смуги вздовж узбережжя морів та лиманів. *S. perennans* можна вважати рослиною-піонером на ділянках, що знаходяться під регулярним затопленням. Висока концентрація солей, приливні хвилі, нестача кисню при затопленні, поривчастий вітер та інші несприятливі чинники наклали свій відбиток на біоморфологічні особливості рослин, які набули пристосувальних властивостей до цих умов. У свою чергу солонці зменшують руйнівну силу морських хвиль та виконують активну середовищеформуєчу роль – сприяють акумуляції осадових порід, запобігають змиву рослинних решток у водойми, чим створюють сприятливі умови для існування інших видів на узбережжі (Scott et al., 2014).

Вивчення біоморфологічних особливостей *S. perennans*, як і інших представників родини, має важливе значення у зв'язку з властивим їм поліморфізмом та онтогенетичною мінливістю. Наявність фенотипічної пластичності, морфологічного паралелізму та нечітких морфологічних відмінностей між представниками роду, ускладнює їх діагностику (Dalby, 1955; Ingrouille, Pearson, 1987; Kadereit et al., 2007 та ін.). Ймовірно, низка таксономічних складностей пояснюється відносною молодістю роду, який за геохронологічними мірками виник зовсім недавно, у середині міоцену – початку плейстоцену та незавершеністю процесів видоутворення (Kadereit et al., 2006).

М.М. Ільїн (1952) вказував на морфологічну неоднорідність *S. perennans* (у «Флорі УРСР» наводиться ним під назвою *S. herbacea* L.) та наголошував на необхідності її детального вивчення. Він визнавав на території України дві форми – *F. stricta* (Willd.) G.F.W. Meyer, з прямим стеблом та догори спрямованими гілками та

F. prostrata (Pall.) Moq., рослини з висхідним стеблом та довгими простягнутими гілками. Проте, остаточно внутрішньовидова неоднорідність *S. perennans* (*S. prostrata*) залишається нез'ясованою.

За нашими попередніми дослідженнями на узбережжі Куяльницького лиману (Одеська обл.) *S. perennans* представлена двома мікроценопопуляціями, умовно названими нами «зелені рослини» та «червоні рослини» (Шихалеева та ін., 2018). Червоними та зеленими рослини стають вже від самого проростання. Крім забарвлення рослини також відрізняються за хімічним складом та деякими морфолого-біологічними особливостями розвитку (Кузьміна, Шихалеева, 2015; Шихалеева та ін., 2015). Питання щодо їх таксономічної приналежності також є відкритим. Саме тому важливо провести вивчення морфологічних та біологічних особливостей рослин. Разом з тим, дослідження морфологічної пластичності та мінливості у межах одного виду також є перспективним напрямом досліджень, який може призвести до кращого розуміння факторів та меж внутрішньовидової варіабельності (Шихалеева та ін., 2018).

На необхідність залучення ознак вегетативної сфери для систематики представників родини *Chenopodiaceae* загалом вказували В.П. Бочанцев (1956, 1969), А.Р. Sukhorukov (2007) та інші. Також недостатньо розроблені та потребують залучення фактичних даних з біології та морфології Лободових питання щодо їх адаптації до аридних умов існування, причини поліморфізму тощо.

Окремі відомості про біоморфологічні особливості деяких видів *Salicornia* представлені у працях Н.М. Воронкової зі співавторами (Воронкова и др., 2008, Воронкова, Безделева, 2009), О.В. Чеботарева (2013), Ж.А. Акоюн (2013), Н.О. Симагиної (2006) та А.А. Бутник (2016). Однак, в умовах Степу України онтоморфогенез *S. perennans* не вивчався.

Мета дослідження – виявити біоморфологічні особливості рослин *S. perennans* протягом онтогенезу та проаналізувати їхні пристосувальні характеристики до умов досліджуваного регіону.

Об'єкти та методи.

Морфологічні особливості вегетативних та генеративних органів вивчали на живих рослинах модельних популяцій в Степу України, на узбережжі гіпергалінного Куяльницького лиману (Одеська область) під час експедиційних виїздів з квітня по жовтень, протягом 2012–2017 рр. (рис. 1).

Дослідження проводили у латентний, прегенеративний та генеративний періоди їхнього розвитку. Для кожного вікового стану використовували 10–30 рослин. Для ретельного морфологічного дослідження надземних органів та кореневої системи рослини викопували кожні десять днів та відзначали зміни, що відбуваються з ними. Також нами були вивчені гербарні матеріали колекцій Національного гербарію НАН України (KW). Проведене дослідження базувалося на виконанні порівняльно-морфологічного аналізу.

Вимірювали довжину кореня, розміри сім'ядольних листочків, метамерів пагонів, висоту рослини, довжину суцвіття, розміри квіток, плодів та насіння.

Також перші етапи розвитку рослин були вивчені на проростках, вирощених за лабораторних умов. Насіння пророщували в люміностації чашках Петрі, концентрація розчину ропи з Куяльницького лиману – 10 %, освітленість 1200–1500 Лк за температури +35 °С.

Періодизацію онтогенезу й виділення вікових станів проводили за методикою Т.О. Работнова (1950, 1960) з доповненнями О.В. Смірної та ін. (1976), О.О. Уранова (1960, 1973, 1975), І.Ф. Сациперової (1989), ризологічні дослідження – з урахуванням рекомендацій викладених у роботі П.К. Красильникова (1983). Морфологічні особливості рослин різних вікових станів описували, використовуючи термінологію, запропоновану у роботах І.Г. Серебрякова (1952, 1962, 1964) та І.Г. Серебрякова та Т.І. Серебрякової (1967), С.М. Зиман та ін. (2012).

Паралельно з відбором рослин для морфологічного аналізу проводили відбір проб ґрунту на ділянках під *S. perennans* для проведення фізико-хімічних досліджень: основного сольового складу, масової частки вологи, рН. Фізико-хімічний аналіз зразків ґрунту здійснювали за стандартними методиками в атестованій випробувальній лабораторії «Моніторинг» (Фізико-хімічний інститут захисту навколишнього середовища і людини МОН і НАН України, Одеса).

Результати та їх обговорення.

З огляду на те, що для Куяльницького лиману характерні різкі коливання рівня води, а в останнє десятиліття в результаті кліматичних умов і катастрофічного зменшення руслового поверхневого стоку процеси деградації прибережної зони посилюються, відбувається осушення великих територій акваторії лиману та засолення ґрунтового покриву прибережної смуги.

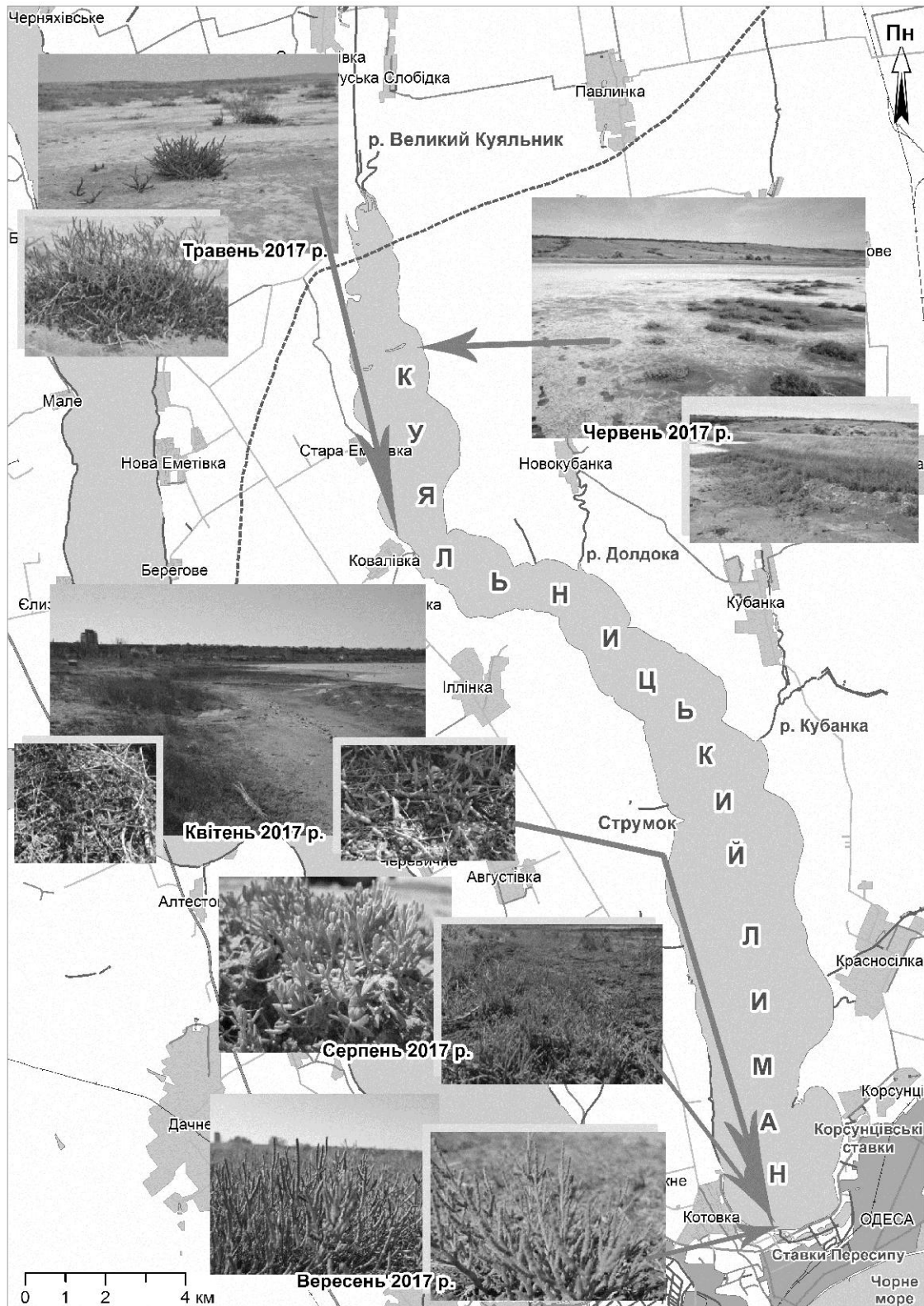


Рис. 1. Карта-схема відбору зразків рослин *Salicornia perennans* на узбережжі Куяльницького лиману з фотофрагментами стану рослин у різні періоди вегетації впродовж 2017 р.

Fig. 1. The map of the sampling of *Salicornia perennans* at the Uzberzhny Kuyalnik estuary, photofragments of the state of plants are in different periods of vegetation during 2017 year.

Збільшення засоленості ґрунтів простежується від кордонів вододілів у напрямку до урізу води лиману. Солі концентруються у верхніх горизонтах внаслідок випарів з поверхні ґрунтових вод. При цьому солончаки узбережжя

Куяльницького лиману характеризуються вмістом легкорозчинних солей в таких кількостях, які перешкоджають розвитку більшості рослин, крім галофітів (Эннан и др., 2014; Петрушенко и др., 2015).

За результатами досліджень вміст найбільш токсичних іонів натрію на ділянках під *S. perennans* уздовж узбережжя лиману в 2012–2017 рр. коливався в інтервалі 0,13–3,27 %, хлоридів – в інтервалі 0,09–4,94 %. Вологість ґрунтів прибережної зони лиману змінювалася в інтервалі 1,4 % – 53 %, щільність – в інтервалі 1,09–1,35 г / см³, значення водневого показника – в інтервалі 6,66–8,22 од. рН. Тип засолення ґрунтів приурізної зони Куяльницького лиману – хлоридний.

Онтоморфогенез

S. perennans є однорічною рослиною, у життєвому циклі якої ми виділили три періоди: латентний, прегенеративний та генеративний з 6 віковими станами рослин (насінини, проростка, ювенільний, іматурний та віргінільний і генеративний).

Латентний період. На цьому етапі онтогенетичного розвитку особини виду перебувають у вигляді насіння в стані спокою.

Насінини (se) вертикальні, яйцеподібні, дещо виповнені різні за розмірами – крупніші (1,2–1,3 мм довжиною та – 0,7– 0,8 мм шириною) та дрібніші (1,0 – 1,1 мм довжиною та 0,5–0,6 мм шириною), відповідно до того, з яких квіток суцвіття сформовані, вкриті волосоподібними конічними виростами, гачечкоподібно зігнутими на верхівці.

Зародок насінини диференційований, вертикальний, має Г-подібну форму, на базальній частині знаходиться зачаток первинного корінця у вигляді горбочка, перисперм малопомітний (Сухоруков, 2014).

Насіння в лабораторних умовах здатне проростати на 4–5 день (для пророщення використовували насіння, яке зберігалось в лабораторних умовах протягом 6, 12, 24 місяців); період проростання незалежно від терміну зберігання триває 18-20 днів. Схожість насіння за температури +35 °С складає 8–10 %. Швидкість проростання за добу – 2– 3% , що співпадає з літературними даними (Воронкова и др. 2008; 2009). Особливості проростання *S. perennans* характерні рослинам з неглибоким спокоєм насіння. За даними мікроморфологічних досліджень насінини мікроценопопуляцій («червоних рослин » та «зелених рослин ») *S. perennans*, характерних для Куяльницького лиману (Шихалєєва та ін., 2018), суттєвих відмінних ознак між формами не виявлено.

Прегенеративний період

Проростки (р). За сприятливих умов особини *S. perennans* переходять до прегенеративного

періоду свого розвитку. Проростання насіння епігеальне.

Внаслідок переважаючого росту гіпокотилу відбувається розрив набубнявленої насінини і дві сім'ядолі виносяться на поверхню ґрунту на висоту 5–7 мм, часто з залишками насінної шкірки. Після відпадання частини насінини сім'ядолі розгортаються, збільшуються у розмірах та стають м'ясистими. Їх форма є важливою діагностичною ознакою родового рівня в межах родини *Chenopodiaceae* (Акопян, 2013). Сім'ядолі проростків даного виду безчерешкові, майже горизонтальні, широкі, дещо трикутної форми, товсті, м'ясисті, знизу опуклі, з цілісними краями, голі, без виразного жилкування, світло-зеленого кольору, тобто здатні до фотосинтезу. До появи сім'ядолей з'являється зародковий корінець. Він росте своєю верхівкою і формує головний корінь рослини. Корінь короткий, 1,0–5,5 мм завдовжки, не галузиться, відмінний від гіпокотилу за товщиною та забарвленням. Гіпокотиль зелений, короткий, потовщений, до 2,5 мм завдовжки, до 0,5 мм завтовшки. Місце переходу гіпокотилу у корінь оточують залишки ендосперма, ймовірно для живлення проростка його речовинами. Епікотиль відсутній. У процесі подальшого розвитку сім'ядолі значно збільшуються в розмірах і вже на 10 добу досягають максимальної величини (1,5–2,7 мм завдовжки, 0,6–0,9 мм завширшки), до цього ж часу максимальних розмірів набуває первинний корінь (15–23 мм), на який з часом перетворюється зародковий корінець.

Період від проростання до перетворення проростка у самостійний організм є найкритичнішим за увесь час росту та розвитку рослини у природі. Дія будь яких несприятливих екологічних чинників (едафічних, гідрологічних, антропогенних, зміна температурного режиму тощо) може призвести до його загибелі. Вже на перших етапах свого розвитку солонці набули певних пристосувань до виживання. Для них та інших лободових властиве проростання насіння ранньою весною не лише у ґрунті, а й на старому стеблі самої рослини: на затоплених ділянках зі зниженням рівня води проростки затягуються у ґрунт разом з залишками рослини та укорінюються (Келлер, 1951). Існуванню проростків у посушливий період сприяє валькуватість (сукулентність) сім'ядолей.

Між представниками мікроценопопуляцій *S. perennans* («зелених рослин» та «червоних рослин») на стадії проростків, крім забарвлення виявлені ще деякі відмінності (рис. 2).



Рис. 2. Проростки *Salicornia perennans*: «зелена рослина» (1) та «червона рослина» (2).

Fig. 2. Theseedlings sprouts of *Salicornia perennans*: "green plant" (1) and "red plant" (2).

Для «червоних» рослин характерним є довший та більш тонкий корінь і більш мініатюрні сім'ядолі, порівняно з «зеленими».

Ювенільні рослини (j). З верхівкової бруньки проростка розвивається пагін, що складається з окремих метамерів (члеників, або сегментів). Перший метамер формується перпендикулярно до площини розташування сім'ядолей, усі наступні розміщуються в ряд, перпендикулярно один до одного. Рослини одновісні, галуження відсутнє. Метамери м'ясисті, значно менших розмірів, ніж у дорослих рослин, дещо приплюснуті з вентральної та дорзальної поверхні та округлі з латеральних. Для видів роду властива майже повна редуція листків. Вони представлені ледь помітними вузькими, тонко перетинчастими, з суцільними краями піхвами, черешки відсутні. Листкорозміщення попарно супротивне (декусатне).

Рослини одновісні, галуження відсутнє. Головний корінь до 5–8 см, світлого забарвлення з декількома боковими коренями. З часом, з переходом рослини у подальші вікові стани

утворюється стрижнева коренева система. Сім'ядолі у деяких особин майже засихають, проте у більшості продовжують функціонувати та поступово втрачають тургор. Пагони до 10–12 см заввишки, прямостоячі, складені з 1–12 члеників. Довжина та ширина метамерів зменшується до верхівки пагона. Наростання пагона моноподіальне. Ювенільний стан рослин триває до початку галуження пагонів, яке інколи може відбуватися навіть при сформованому єдиному метамері: бокові пагони розпочинають формування з пазух сім'ядольних листків та верхівкової бруньки метамеру. Тобто тривалість даного етапу розвитку рослин досить різна.

Біологічні та морфологічні особливості рослин, залежно від умов зростання можуть варіювати. Нами відмічено, що на мілководді у рослин раніше засихають сім'ядолі, довшим є пагін, до 12–14 см, та довший головний корінь (до 8–10 см), значно менше бокових коренів. У посушливіших умовах рослини швидше проходять ювенільний стан, активніше відбувається галуження головного кореня (рис. 3.).

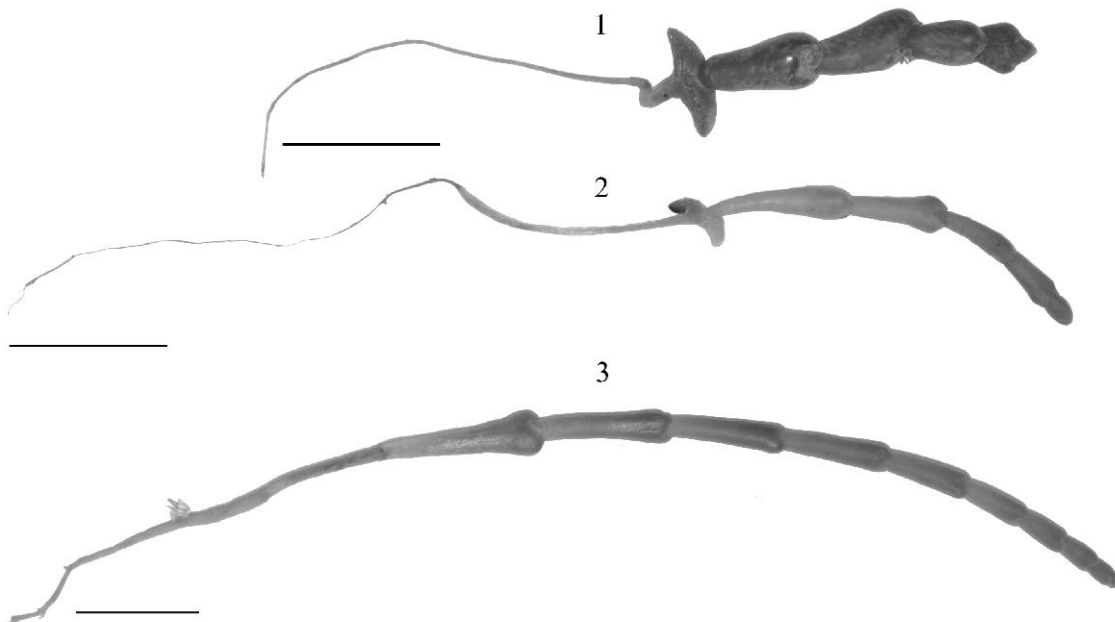


Рис. 3. Ювенільні рослини *Salicornia perennans*: «зелена рослина» (1) та «червона рослина» (2, 3). Масштабна лінійка – 10 мм.

Fig. 3. Juvenile plants *Salicornia perennans*: "green plant" (1) and "red plant" (2, 3). Scale bars – 10 mm.

Іматурні рослини (im). Для представників обох мікроценопопуляцій властиві наступні характерні ознаки. У рослин цього вікового стану розпочинається галузнення пагона (рис. 4).



Рис. 4. Іматурна рослина *Salicornia perennans* «зелена рослина»: 1 – бокові бруньки у пазухах сім'ядольних листків, 2 – верхівкова брунька з двома боковими бруньками. Масштабна лінійка – 10 мм.

Fig. 4. Immature plant *Salicornia perennans* "green plant": 1 – lateral buds in the axils of cotyledon leaves, 2 – apical buds with two lateral buds. Scalebars – 10 mm

Бокові пагони формуються як супротивно, так і почергово. Сім'ядолі відсутні або можуть ще залишатися на рослині менш соковитими або взагалі мають засушений вигляд. Довжина головного пагона 9–28,5 см, довжина нижніх метамерів – 1,7–2 см, головного кореня 6–16,7 см. Особливо інтенсивно відбуваються ростові процеси за рахунок верхівкового та інтеркалярного росту головного пагону.

Для іматурних, як і для ювенільних рослин, ми також відмітили різницю між представниками «зелених» та «червоних» мікропопуляцій. Для «червоних» характерні менш розгалужені витончені пагони, порівняно з «зеленими» рослинами (рис. 5).

На цій стадії розвитку у "червоних рослин" спостерігається інтенсивніше, ніж у "зелених" наростання пагонової системи, порівняно з кореневою.

Віргінільні рослини (v) швидко накопичують біомасу, розростаються та з часом набувають

вигляд дорослих особин за висотою пагона, довжиною його метамерів. Рослини досягають 30–50 см заввишки, мають гладкі, не опушені стебла сукулентного типу, прямостоячі або такі, що стеляться. Ступінь галузнення у сформованих рослин може бути різним. При загущеному рості рослини майже не галузяться (рис.6). Проте, поодинокі особини на розріджених від рослин ділянках можуть мати багато бокових пагонів та набувати шароподібної форми ("зелені рослини"). Часом бокові пагони перевищують головний пагін, відбувається перевершинювання, тобто рослини переходять до симподіального типу галузнення. Такий перехід від моноподіального галузнення до симподіального, з пригніченням росту головного пагону, відомий й у інших представників родини, зокрема триби Salsoleae С.А. Мей. (Акопян, 1984).

Напрямок росту пагонів може бути як прямим, так і висхідним. Наземна частина рослин, морфологічно неоднорідна – ділянки пагонів, що стеляться по поверхні ґрунту, або нижні частини вертикальних пагонів дещо здерев'янілі, метамери менш соковиті, мають сірувате забарвлення, рівніші та довші за метамери верхніх зелених м'ясистих частин пагонів, на яких в подальшому формуються генеративні органи. Частина пагона, що простерта по поверхні ґрунту, не має додаткових коренів, значно тонша, за інші, висхідні гілки рослини. Коренева система досягає своїх максимальних розмірів – 25–35 см. Порівнюючи "червоні" та "зелені" рослини, слід зазначити, що вони характеризуються майже однаковими розмірами пагонів та кореня, проте "червоні", залишаються менш галузистими та мають "тендітніші" гілки. Будь-які інші суттєві відмінності у морфоструктурі між ними протягом цього вікового стану, як і попередніх етапів розвитку нами не виявлено.



Рис. 5. Іматурні рослини *Salicornia perennans*: 1 – «зелена рослина», 2 – «червона рослина». Масштабна лінійка – 10 мм.

Fig. 5. Immature plants *Salicornia perennans*: 1 – "green plant", 2 – "red plant". Scale bars – 10 mm.

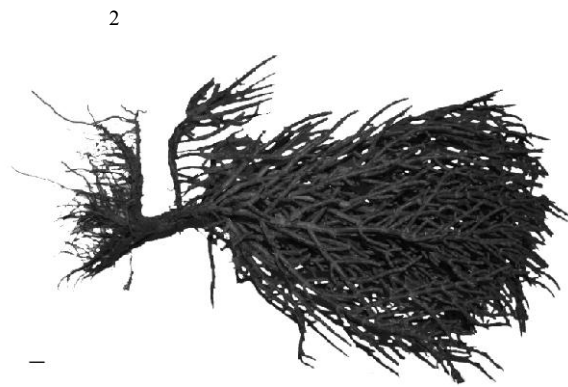


Рис. 6. Віргінійські рослини *Salicornia perennans* «зелена форма»: 1– на початку вікового стану; 2 – наприкінці прегенеративного періоду. Масштабна лінійка – 10 мм.

Fig. 6. Virginil plants *Salicornia perennans* "green plant": 1– at the beginning of the age-old state; 2 – at the end of the pregenerative period. Scale bars – 10 mm

Генеративні рослини(g). У генеративному періоді виділено лише один віковий стан генеративних рослин. Рослини, на відміну від віргінійських, мають органи статевого розмноження, які розміщені на дещо коротших, за стерильні, метамерах. З обох боків кожного сегменту у заглибинах розвиваються по три квітки (дві латеральні, менші за розмірами, та верхівкова, крупніша), що разом утворюють парціальні суцвіття (трьохквіткові дихазії). З цих дихазій на фертильних метамерах формуються колоски, якими закінчується верхівка головного пагона та бокових гілочок. Колоскоподібні суцвіття на короткій ніжці, соковиті, щільні, циліндричні, до 3,5–5,2 см завдовжки, 3,7–5,5 мм завширшки. Квітки 1,0×1,5мм (великі) та 0,8×0,9 мм (маленькі) без приквітничків, двостатеві, занурені у тканину стебла, з простою, по краю тупо трикутною, майже суцільною оцвітиною – залишається лише вузька щілина, з якої висуваються 1–2 тичинки та 2 приймочки маточки. Особливості будови квітки мають важливе значення для діагностики солонців (Льїн, 1952).

Період цвітіння розтягнутий – з кінця червня до кінця вересня та може змінюватися, залежно від кліматичних умов. Максимум квітучання у липні та серпні.

Дисемінація відбувається протягом вересня – листопада, проте інколи плоди не опадають та зберігаються на відмерлій рослині навіть до весни. Рослина належить до видів, що продукують значну кількість плодів. Для цього виду властиві яйцеподібної форми, одонасінні плоди. З більшої квітки дихазія формується крупніший плід (медіанний), а з двох латеральних – дрібніші. Розміщені вони вертикально, мають плівчастий гомоцелюлярний перикарпій, що щільно прилягає до насінини та

до оцвітини та самостійно не відділяється від останньої.

При дозріванні плід відривається разом з оцвітиною від материнської рослини. Оплідень разом з крилоподібним залишком оцвітини легко розривається, як правило, у своїй нижній частині, та залишається з оцвітиною, а насінинка відокремлюється від оточуючих покривів. Такий відрив оцвітини разом з плодом звично спостерігається у двох латеральних плодів, а верхівковий, чи медіанний, плід може залишатися спаяним з віссю суцвіття та відокремлюватися не відразу після плодоношення рослини.

Наявність на поверхні плоду крилоподібної оцвітини та волосоподібних виростів на насінині сприяє існуванню рослин в екстремальних умовах (рухливі піски, можливість затоплення та інше). А саме, залишки оцвітини розглядаються як пристосування плодів до гідрохорії або анемохорії та для утримання від глибокого занурення у ґрунт після зниження рівня води, а волоски тести сприяють закріпленню легкого за вагою насіння у субстраті (Сухоруков (2014). Також важливою адаптацією *S. perennans* є здатність насіння у польових умовах неодноразово дозрівати як на окремій рослині, в межах, навіть, одного сегменту трьохквіткового дихазія, так і на різних рослинах популяції цього виду, які різняться за віковим станом. Розтягнутий період дозрівання дає змогу мати дублюючий варіант для отримання повноцінного насіння, здатного до проростання. Більшість «зелених» рослин змінює колір на червоний, проте серед «червоних», що сформувалися ще з самих перших етапів розвитку рослин, вони вирізняються міцнішими, товстішими та галузистішими стеблами. Як для "зелених", так і для "червоних" рослин характерні прямі та простерті пагони, окремі членики яких з

накопиченням солей можуть відламуватися (приспосовання до виживання на засолених ґрунтах). Ріст пагонів уповільнюється.

Таким чином, в процесі онтогенезу формуються рослини, які за життєвою формою є літньо-зеленими (чи червоними) трав'янистими стрижневокореновими однорічниками, стеблевими сукулентами з безрозетковими моноциклічними монокарпічними простертими або прямостоячими пагонами, здатними наростати моноподіально або інколи з часом переходити до симподіального.

З настанням холодної пори року рослини гинуть, період онтогенезу закінчується.

Висновок. Проведене дослідження онтоморфогенезу рослин дозволило уточнити та доповнити новими даними наявні відомості з морфології онтоморфогенезу *S. perennans* Willd. В життєвому циклі виділені та описані три періоди та шість вікових станів (насінини, проростка, ювенільний, іматурний, віргінільний та генеративний). Відзначено варіабельність форм росту та темпів проходження особинами етапів розвитку, що вказує на поліваріантний характер онтогенезу.

Описано пристосувальні особливості рослини до умов середовища (неодночасне дозрівання плодів, розтягнутий період проростання, епігеальний тип проростання насінин, сукулентність сім'ядолей та пагонів, формування простертих форм, опадання члеників з накопиченими солями та інші). Морфолого-біологічні особливості, виявлені між «зеленими» та «червоними» рослинами, є недостатніми для таксономічних висновків щодо їхнього статусу. Подальше вивчення цих рослин з застосуванням молекулярно-біологічних методів сприятиме вирішенню питання.

Подяка. Автори висловлюють щирю вдячність к.б.н О.О. Безмертній (Київський національний університет імені Т.Г. Шевченка) за допомогу у виготовленні фотознімків рослин.

Список літератури:

1. Акопян Ж.А. Биолого-морфологические особенности и таксономический состав семейства Маревых (*Chenopodiaceae* Vent.) в Южном Закавказье. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Ереван, 2013. – 50 с.
2. Акопян Ж.А. Биолого-морфологическое исследование однолетних видов трибы *Salsoleae* С.А. Меу. (*Chenopodiaceae*) Южного Закавказья. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Л., 1984. – 25с.
3. Бочанцев В.П. Два рода из семейства маревых / Сб. работ по геоботанике, лесоведению, палеогеографии и флористике, посвящ. академику В.Н.Сухачеву к 75-летию со дня рождения. – М.; Л.: Изд-во. АН СССР, 1956. – С. 234–245.
4. Бочанцев В.П. Род *Salsola* L., краткая история его развития и расселения // Бот. журн. – 1969. – 54, № 7. – С. 989–1001.
5. Бутник А.А., Тодерич К.Н., Матюнина Т.Е. [и др.] Справочник по морфологии плодов и биологии прорастания семян пустынных растений Центральной Азии. – Ташкент : «YNGINASHR», 2016. – 320 с.
6. Воронкова Н.М., Безделева Т.А. Прорастание семян, структура проростков и жизненные формы некоторых прибрежно-морских растений юга Приморского края // Вестник КрасГАУ, 2009. – №9. – С.31–36.
7. Воронкова Н.М., Бурковская Е.В., Безделева [и др.] Морфологические и биологические особенности растений в связи с адаптацией к условиям морских побережий // Экология. – 2008. – № 1. – С. 3–9.
8. Зиман С.М., Мосякин С.Л., Гродзинский Д.М. [и др.] Иллюстративный довідник з морфології квіткових рослин. – К., 2012. – 176 с.
9. Ильин М.М. *Chenopodiaceae* // Флора УРСР. Т. 4 / под ред. М.И. Котова. – Київ: Вид-во АН УРСР, 1952. – Т.4. – С. 260–400.
10. Келлер Б.А. Растительность засоленных почв СССР / Академик Б.А. Келлер. Избранные сочинения. – М.: АН СССР, 1951. – С. 177–211.
11. Красильников П.К. Методика полевого изучения подземных частей растений (с учетом специфики ресурсоведческих исследований). – Л.: Наука, 1983. – 208 с.
12. Кузьмина И.С., Шихалева Г.Н. Пигментный комплекс доминирующих на побережье гиперсоленого Куяльницкого лимана сосудистых растений. В зб.: Биотехнология: звершення та надії : тези IV Всеукр. наук.-практ. конф. студентів, аспірантів та молод. вчених (м. Київ, 21–22 травня 2015 р.). Київ: Вісник НУБіП України, 2015, с. 114–116.
13. Петрушенко В.В., Шихалева Г.Н., Эннан А.А., Шихалеев И.И. Генетические ресурсы, механизмы солеустойчивости и прикладное применение галофитов. галофитов // Интродукция растений. – 2015. – Т. 65, № 1. – С. 19–29.
14. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. – 1950. – Вып. 6. – С.14–44.
15. Работнов Т.А. Методы определения возраста и длительности жизни растений у травянистых растений / Полевая геоботаника. – М.;Л.: Наука, 1960. – Т.2. – С.141–149.
16. Сацыперова И.Ф. О методических подходах при изучении особенностей онтогенеза травянистых растений в коллекционных питомниках/ Онтогенез высших цветковых растений. – К., 1989. –С. 111–117.
17. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. – М.: Сов.наука, 1952. – 392 с.
18. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. – М.: Высш. шк. 1962. – 378 с.
19. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение / Полевая геоботаника. – М., Л.: Наука, 1964. – Т.3. – С.146–206.

20. Серебряков И.Г. Серебрякова Т.И. Экологическая морфология высших растений в СССР // Ботан. журн. – 1967. – 52, № 10. – С. 1449–1471.
21. Симагина Н.О. Аллелопатические свойства гликогалофита *Artemisia antonica* L. // Ученые записки Таврического нац. ун-та им. В. И. Вернадского. Серия «Биология, химия». Том 19 (58). – 2006. – № 4. – С. 177–185.
22. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Горохова Н.А. [и др.] Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф / Ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1976. – С. 14–43.
23. Сухоруков А.П. Карпология семейства *Chenopodiaceae* в связи с проблемами филогении, систематики и диагностики его представителей. – Тула: Гриф и К, 2014. – 400 с.
24. Уранов А.А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюл. МОИП. – 1960. – 65, вып. 3. – С. 77–92.
25. Уранов А.А. Большой жизненный цикл и возрастной спектр ценопопуляций цветковых растений / Тез. докл. съезда Всесоюз. ботан. об-ва. – К., 1973. – С. 217–219.
26. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. – 1975. – № 2. – С. 7–33
27. Чеботарева О.В. Флора засоленных местообитаний Саратовской области. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Саратов, 2013. – 19 с.
28. Шихалеева Г.Н., Чурсина О.Д., Кирюшкина А.Н. Оценка элементного состава *Salicornia europaea* L., произрастающей на побережье гиперсоленого Куяльницкого лимана (Северо-Западное Причерноморье). У зб.: Актуальні проблеми ботаніки та екології: матеріали Міжнародної конференції молодих учених, присвяченої 120-річчю від дня народження Д.К.Зерова (Полтава, 15–20 вересня 2015 р.). Полтава, 2015, с. 92–93.
29. Шихалеева Г.М., Царенко О.М., Цимбалюк З.М., Еннан А.А.-А., Кірюшкіна Г.М. Морфологічні особливості генеративних органів *Salicornia perennans* (*S. prostrata*) (*Chenopodiaceae*) з узбережжя Куяльницького лиману // Укр. ботан. журн. – 2018, 74, №6. С. 470–479. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.05.470>.
30. Эннан А. А., Шихалеев И. И., Шихалеева Г. Н., Адобовский В. В., Кирюшкина А. Н. Причины и последствия деградации Куяльницкого лимана (Северо-Западное Причерноморье, Украина) // Вісник ОНУ. Хімія. – 2014. – Т. 19, вип. 3 (51). С. 60–69.
31. Dably D.H. Some variation in *Salicornia* and its significance / Lousley J.E. (ed.) Species Studies in the British Flora. – Buncl, Arbroath : Botan. Soc. British Isles, 1955. – P.133 – 134.
32. Ingrouille M.J., Pearson J. The pattern of morphological variation in the *Salicornia europaea* L. aggregate (*Chenopodiaceae*) // Watsonia. – 1987. – 16. – P.269 – 281.
33. Kadereit G., Mucina L., Freitag H. Phylogeny of *Salicornioideae* (*Chenopodiaceae*): diversification, biogeography and evolutionary trends in leaf and flower morphology // Taxon. – 2006. – Vol. 55. – P. 617–642.
34. Kadereit G., Ball P., Beer S. et al. A taxonomic nightmare comes true: phylogeny and biogeography of grassworts (*Salicornia* L., *Chenopodiaceae*) // Taxon. – 2007. – Vol. 56, N 4. – P. 1143–1170.
35. Scott D.B., Frail-Gauthier J., Mudie P.J. Coastal Wetlands of the World: Geology, Ecology, Distribution and Applications. – Cambridge Univ. Press, 2014. – 364 p.
36. Sukhorukov A.P. Einige neue und wenig bekannte Taxa aus der Familie *Chenopodiaceae* in Europa und im östlichen Mittelmeergebiet // Fedd. Repert. – 2007. – 118, H. 3-4. – S. 73–83.

References:

1. Akopian JA. Biomorphological peculiarities and taxonomical composition of the *Chenopodiaceae* Vent. family in South Transcaucasia. Doctor of Sciences thesis. Erevan: NAS of Armenia; 2013. (In Russian).
2. Akopian JA. Biological-morphological study of annual species of the tribe Salsoleae C.A. Mey. (*Chenopodiaceae*) Southern Transcaucasia [Biologomorfologicheskoe issledovanie odnoletnikh vidov triby Salsoleae C.A. Mey. (*Chenopodiaceae*) Iuzhnogo Zakavkazia]. Ph.D. thesis. Leningrad: Botanical Institute. V.L. Komarova of the USSR Academy of Sciences; 1984. (In Russian).
3. Bochancev VP. Two genera from family *Chenopodiaceae* [Dva roda iz semejstva marevykh]. In: *Sbornik rabot po geobotanike, lesovedeniiu, paleogeografii i floristike, posviashch. akademiku V.N. Sukhachevu k 75-letiiu so dnia rozhdeniia*. Moscow, Leningrad: Izd-vo. AN SSSR; 1956: 234–245.
4. Bochancev VP. Genus *Salsola* L., a brief history of its development and settlement [Rod *Salsola* L., kratkaia istoriia ego razvitiia i rasseleniia]. *Bot. zhurn.* 1969; 54 (7): 989–1001. (In Russian).
5. Butnik AA, Toderich KN, Matiunina TE, Zhapakova UN, Yusupova DM. Handbook of fruit morphology and biology of seed germination of desert plants of Central Asia [Spravochnik po morfologii plodov i biologii prorstaniia semian pustynnykh rastenij Centralnoj Azii]. Tashkent: Ynginashr; 2016. (In Russian).
6. Voronkova NM, Bezdeleva TA. Seed germination, seedling structure and life forms of some coastal plants from the Southern Primorye. *Vestnik KrasGAU*. 2009; 9: 31–36. (In Russian).
7. Voronkova NM, Burkovskaya EV, Burundukova OL, Bezdeleva TA. Morphological and biological features of plants related to their adaptation to coastal habitats [Morfologicheskie i biologicheskie osobennosti rasteniy v sviazi s adaptaciey k usloviyam morskikh poberezhij]. *Ekologiya*. 2008; 1: 3–9. (In Russian).

8. Ziman SM, Mosiakin SL, Grodzinskij DM et al. Illustrative guide to the morphology of flowering plants [Iliustrativnyi dovidnik z morfologii kvitkovykh Roslyn]. Kyiv; 2012. (In Ukrainian).
9. Iliin MM. Chenopodiaceae. In: *FloraURSR. Vol. 4*. Kyiv: Vyd-vo AN URSS; 1952: 260–400. (In Ukrainian).
10. Keller BA. Vegetation of saline soils of the USSR [Rastitelnost zasolennykh pochv SSSR]. In: *Akademiik B.A. Keller. Izbrannyye sochineniia*. Moscow: AN SSSR; 1951: 177–211. (In Russian).
11. Krasilnikov PK. Methods of field study of underground parts of plants (taking into account the specifics of resource research) [Metodika polevogo izucheniia podzemnykh chastei rasteniy (s uchetoim specifiki resursovedcheskikh issledovaniy)]. Leningrad: Nauka; 1983. (In Russian).
12. Kuzmina IS, Shihaleeva GN. Pigment complex of vascular plants dominating on the coast of the hypersaline Kuyalnik estuary [Pigmentnyy kompleks dominiruyushchih na poberezh'e gipersolenogo Kujal'nickogo limana sosudistyh rasteniy]. In: *Biotehnologiya: zvershennyya ta nadiyi: tezy IV Vseukr. nauk.-prakt. konf. studentiv, aspirantiv ta molodyh vchenih*. Kyiv: VC NUBiP Ukrainy; 2015: 114–116. (In Russian).
13. Petrushenko VV, Shikhaleyeva GN, Ennan AA, Shikhaleyev II. Genetic resources, mechanisms of salt tolerance and application of halophytes. *Introduktsiia roslyn*. 2015; 65 (1): 19–29. (In Russian).
14. Rabotnov TA. The lifecycle of perennial herbaceous plants in meadow cenosis [Zhiznennyytsikl mnogoletnykh travianistnykh rasteniy v lugovykh cenozakh]. *Trudy BIN AN SSSR*. 1950; 6: 14–44. (In Russian).
15. Rabotnov TA. Methods for determining the age and longevity of plants in grassy plants [Metody opredeleniia vozrasta i dlitelnosti zhizni rasteniy v travianistnykh rasteniy]. In: *Polevaia geobotanika. Vol. 2*. Moscow, Leningrad: Nauka; 1960: 141–149. (In Russian).
16. Sacyperova IF. On the methodological approaches in the study of the features of the ontogenesis of herbaceous plants in collection nurseries [O metodicheskikh podkhodakh pri izuchenii osobennostey ontogeneza travianistnykh rasteniy v kollekcionnykh pitomnikakh]. In: *Ontogenez vysshikh cvetkovykh rasteniy*. Kyiv; 1989: 111–117. (In Russian).
17. Serebriakov IG. Morphology of the vegetative organs of higher plants [Morfologiya vegetativnykh organov vysshikh rasteniy]. Moscow: Sovetskaya nauka; 1952. (In Russian).
18. Serebriakov IG. Ecological plant morphology [Ekologicheskaiia morfologiya rasteniy]. Moscow: Vysshaya shkola; 1962. (In Russian).
19. Serebriakov IG. Life forms of higher plants and their study [Zhiznennyye formy vysshikh rasteniy i ikh izuchenie]. In: *Polevaia geobotanika. Vol. 3*. Moscow, Leningrad: Nauka; 1964: 146–206. (In Russian).
20. Serebriakov IG, Serebriakova TI. Ecological morphology of higher plants in the USSR [Ekologicheskaiia morfologiya vysshikh rasteniy v SSSR]. *Botan. zhurn*. 1967; 52 (10): 1449–1471. (In Russian).
21. Simagina NO. Allelopathic properties of glycogalophyte *Artemisia santonica* L. [Allelopaticheskie svoystva glikogalofita *Artemisia santonica* L.]. *Uchenyye zapiski Tavricheskogo nac. un-ta im. V.I. Vernadskogo. Seriya «Biologiya, khimiia»*. 2006; 19 (4): 177–185. (In Russian).
22. Smirnova OV, Zaugolnova LB., Gorokhova NA. et al. Criteria for the selection of age states and the features of the course of ontogenesis in plants of various biormorphs [Kriterii vydeleniia vozrastnykh sostoianiy i osobennosti khoda ontogeneza u rasteniy razlichnykh biormorf]. In: *Cenopopuliacii rasteniy*. Moscow: Nauka; 1976: 14–43. (In Russian).
23. Sukhorukov AP. Carpology of the Chenopodiaceae family in connection with the problems of phylogeny, systematics and diagnostics of its representatives [Karpologiya semejstva *Chenopodiaceae* v svyazi s problemami filogenii, sistematiki i diagnostiki ego predstaviteley]. Tula: Grif i K; 2014. (In Russian).
24. Uranov AA. The life status of the species in the plant community [Zhiznennoe sostoianie vida v rastitelnom soobshchestve]. *Biuliten MOIP*. 1960; 65 (3): 77–92. (In Russian).
25. Uranov AA. Large life cycle and age range of coenopopulational flowering plants [Bolshoy zhiznennyytsikl i vozrastnoy spektr cenopopuliaciy cvetkovykh rasteniy]. In: *Tezisy dokladov siezda Vsesoiuznogo botanicheskogo obshchestva*. Kyiv; 1973: 217–219. (In Russian).
26. Uranov AA. Age spectrum of phytocenopopulations as a function of time and energy wave processes [Vozrastnoy spektr fitocenopopuliaciy kak funktsiia vremeni i energeticheskikh volnovykh processov]. *Biol. nauki*. 1975; 2: 7–33. (In Russian).
27. Chebotareva OV. Flora of saline habitats of the Saratov region [Flora zasolennykh mestoobitaniy Saratovskoy oblasti]. Ph.D. thesis. Saratov: Saratov State University; 2013. (In Russian).
28. Shihaleeva GN, Chursina OD, Kiryushkina AN. Evaluation of the elemental composition of the *Salicornia europaea* L., which grows on the coast of the hypersaline Kuyalnik estuary (North-Western Black Sea Region) [Otsenka elementnoho sostava

- Salicornia europaea* L., proyzrastaiushchei na poberezhe hypersolenoho Kuialnytskoho lymana (Severo-Zapadnoe Prychernomore)]. In: *Aktualni problem botaniki ta ekologiyi: materialy Mizhnarodnoyi konferentsiyi molodyh uchenyh, prisvyachenoyi 120-rychchyu vid dnya narodzhennya D.K. Zerova*. Poltava; 2015: 92–93. (In Russian).
29. Shykhaleyeva GM, Tsarenko OM, Tymbalyuk ZM, Ennan AA-A, Kiryushkina AM. Morphological features of generative organs of *Salicornia perennans* (*S. prostrata*) (Chenopodiaceae) of the Kuialnytsky Estuary coast. *Ukr Bot J*. 2018; 75 (5): 470–479. doi:10.15407/ukrbotj75.05.470.
 30. Ennan AA, Shykhaleyev II, Shykhaleyeva GN, Adobovsky VV, Kiryushkina AN. Effects of Kuyalnik estuary degradation (northwest Black Sea region, Ukraine). *Visnyk ONU. Seria Khimiya*. 2014; 19 (51): 60–69.
 31. Dably DH. Some variation in *Salicornia* and its significance. In: Lousley JE, ed. *Species Studies in the British Flora*. Buncle, Arbroath: Botan. Soc. British Isles; 1955: 133–134.
 32. Ingrouille MJ, Pearson J. The pattern of morphological variation in the *Salicornia europaea* L. aggregate (Chenopodiaceae). *Watsonia*. 1987; 16: 269–281.
 33. Kadereit G, Mucina L, Freitag H. Phylogeny of *Salicornioideae* (Chenopodiaceae): diversification, biogeography and evolutionary trends in leaf and flower morphology. *Taxon*. 2006; 55: 617–642.
 34. Kadereit G, Ball P, Beer S. et al. A taxonomic nightmare comes true: phylogeny and biogeography of grassworts (*Salicornia* L. Chenopodiaceae). *Taxon*. 2007; 56 (4): 1143–1170.
 35. Scott DB, Frail-Gauthier J, Mudie PJ. Coastal Wetlands of the World: Geology, Ecology, Distribution and Applications. Cambridge Univ. Press; 2014.
 36. Sukhorukov AP. Einige neue und wenig bekannte Taxa aus der Familie *Chenopodiaceae* in Europa und im östlichen Mittelmeergebiet. *Fedd. Repert*. 2007; 118 (3–4): 73–83.

BIOMORPHOLOGICAL FEATURES OF THE *SALICORNIA PERENNANS* WILLD. (CHENOPODIACEAE) IN THE STEPPE OF UKRAINE

G.M. Shykhaleyeva, O.M. Tsarenko, A.A.-A. Ennan, A.M. Kiryushkina

*The research results of the biomorphological features of *Salicornia perennans* Willd (Chenopodiaceae) in conditions of saline areas of the Ukraine Steppe are generalized. It has been shown that the plants are herbaceous annuals, with succulent stems nonrosetteous monocyclic monocarpic prostrate or erect shoots, monopodial shoot growth (in the early stages of development) or sometimes passing (at the end of the pregenerative developmental period and during the generative period) to the sympodial shoot growth. In the life cycle, three periods and six age-state (seed, seedling, juvenile, immature, virginil, and generative) are identified and described. The variability of the forms of growth and the rates of passing through the stages of development by individuals are noted, indicating the polyvariant nature of the ontogenesis. The adaptive morphological and biological signs of plants (non-simultaneous ripening fruit, extended period of germination of seeds and the presence of original adaptations for spreading and fixing in soil, epigeal type of germination of seeds, succulence of cotyledons and shoots, capable of formation of extended forms, precipitation of segments of shoots with accumulated salts and others) are important for survival in extreme conditions. The results of researches of the *S. perennans* ("green form" and "red form") coenopopulations that are dominant on the coast of the hypergalian Kuyalnik estuary are discussed. As a result of the study of "green" and "red" plants, no significant differences were found between them in the morphostructure, but some difference in the intensity of the passage by plants the juvenile and immature stages of development, the quantitative characteristics of the shoots and root system, the degree of branching of the shoots, are established. These differences are insignificant for solving taxonomic issues of "green" and "red" forms. Further observations and comprehensive study of plants is required, in particular, at the molecular genetic level.*

*Keywords: *Salicornia perennans* Willd. Chenopodiaceae, ontogeny, biomorphological features, age-state of plants, adaptation*

Отримано редколегією 08.12.2018