

**ОСОБЛИВОСТІ МОРФОГЕНЕЗУ ТА ВЕГЕТАТИВНОЇ РУХЛИВОСТІ
МОНОКАРПІЧНОГО ПАГОНА *CENTAUREA JACEA* L. (*ASTERACEAE*)**

Прикарпатський національний університет ім. Василя Стефаника

Наведено результати досліджень морфогенезу та вегетативної рухливості *Centaurea jacea* L. (*Asteraceae*) на Передкарпатті. Процес морфогенезу розглядається як співвідношення константних та спеціальних фаз. Спостереження за сезонним розвитком рослин описується з виділенням послідовних фенофаз. Доведено, що вегетативна рухливість окрім вегетативного розмноження призводить до поступового старіння і в кінцевому результаті до смерті рослини.

Ключові слова: морфогенез, вегетативна рухливість, фенофази, монокарпична рослина.

N. V. Kokar

Vasyl Stefanyk Precarpathian national university

**SPECIAL FEATURES OF THE MORPHOGENESIS AND VEGETATIVE MOBILITY
OF MONOCARPIC PLANTS *CENTAUREA JACEA* L. (*ASTERACEAE*)**

Results of a research of the morphogenesis and vegetative mobility of *Centaurea jacea* L. (*Asteraceae*) in Precarpathian region are presented in the present paper. The process of morphogenesis is considered as a correlation of a constant and a special phases. Observation of the season plants' growth is described while concentrating on the consecutive phenological stages. It was proved that the vegetative mobility (except vegetative reproduction) leads to a gradual aging up to the plant's death.

Key words: morphogenesis, vegetative mobility, phenological stages, monocarpic plant.

Малий життєвий цикл – ознака тривалості життя пагонів від розгортання бруньки на пагоні попереднього порядку до відмирання всіх його частин. Дослідження морфогенезу широко використовується в екології та морфології рослин. Цій ознаці надавали великого значення ще Раункієр, Вармінг, Фолькарт.

Фази морфогенезу – це основні етапи становлення життєвої форми та її деградації в ході онтогенезу. Життєва форма, за І. Г. Серебряковим, – загальний зовнішній вигляд рослини або визначеної групи рослин, який склався в онтогенезі в результаті росту й розвитку в певних умовах середовища.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Дослідження проводили в умовах природного місцезростання виду на стаціонарній ділянці в м. Івано-Франківськ протягом 2006–2008 років.

Спостереження за сезонним розвитком рослин здійснювали шляхом періодичної реєстрації їх фенологічного стану. Відмічали морфологічні зміни. Фіксували послідовні зміни зовнішнього вигляду рослини. У ряді випадків фенологічні спостереження супроводжувались фонетричними замірами. Зміни стану рослини в період спокою виявляли шляхом періодичного перенесення зимуючої рослини в тепло (Горьшина, 1979).

Малий і річний цикл розвитку – морфогенез пагона вивчали за загальноприйнятою методикою, розробленою В. В. Скрипчинським та ін. (1970) з доповненнями Й. М. Берка, які стосувались того, що пагони різних типів неоднорідні між собою за кількістю фаз морфогенезу, що послідовно змінюються в процесі онтогенезу. Залежно від типу пагона число таких фаз може варіювати від 6 до 11. Відповідно до цього Й. М. Берко виділив константні та спеціальні фази морфогенезу (Скрипчинський, 1970; Берко, 1993).

Вегетативну рухливість досліджували, використовуючи класифікацію біоморф за особливостями їх онтогенезу, що розроблена для поліцентричних видів В. О. Смирною (1976).

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Дослідження сезонної періодичності в житті рослин тісно пов'язане з дослідженням морфогенезу. Протягом річного циклу, починаючи з весняного пробудження, рослина проходить такі основні етапи сезонного розвитку, або фенологічні фази (фенофази): вегетація на початку циклу розвитку; бутонізація; цвітіння; плодоношення; вегетація в кінці циклу розвитку (після закінчення плодоношення); відмирання; стан спокою (Скрипчинський, 1970). Під час проходження вегетативних фаз виділяли окремі підфази.

На основі фенологічних спостережень установлювали фенодати, тобто календарні дати початку фенологічних фаз. Терміни й тривалість фенофаз зображали графічно у вигляді фенологічного спектра (рис. 1).

Увесь хід сезонного розвитку рослини пов'язаний тісною взаємозалежністю із впливом зовнішніх умов середовища. На початку вегетаційного сезону сильно проявляється дія температури. Початок тієї чи іншої фенофази можливий лише при прогріванні повітря або ґрунту до визначеної температури. Температурний фон впливає не тільки на терміни початку проходження, але й на тривалість фенофаз (Горышина, 1979).

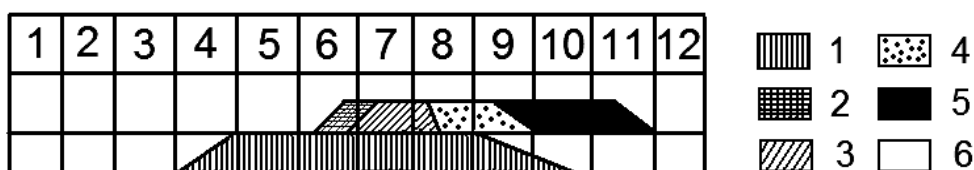


Рис. 1. Терміни й тривалість фенофаз річного циклу *Centaurea jacea* L.
Фенологічні фази: 1 – вегетація; 2 – бутонізація; 3 – цвітіння; 4 – плодоношення;
5 – відмирання; 6 – стан спокою

У другій половині вегетації роль провідного фактора переходить до фотоперіоду, хоча температура також у значній мірі визначає швидкість фенологічного розвитку. У сезонних явищах можна розпізнати й елементи ендегенної природи – своєрідний прояв «біологічного годинника» (Горышина, 1979).

Завдяки поєднанню зовнішніх впливів та ендегенних особливостей сезонний ритм рослини синхронізується з кліматичними умовами. Синхронізація забезпечується не тільки необхідними темпами фенологічного розвитку, але й пластичністю самої рослини, завдяки чому вона може пристосовуватись до різних погодних умов.

Волошка лучна – монокарпічна, дициклічна, напіврозеткова, ортотропна, короткокореневищна, акронекрозна трав'яниста багаторічна рослина.

Морфогенез *Centaurea jacea* L. включає константні та спеціальні фази:

1. Фаза зачаткового пагона. Ініціація конуса наростання в пазусі розеткового листка материнського пагона попереднього порядку для інтравагінальних пагонів починається в травні–червні, коли головний пагін перебуває у віргінільному періоді (раннє прегенеративне відновлення), а для екстравагінальних пагонів, які є основою парціального куща, – у серпні (пізнє постгенеративне відновлення). Протягом цієї фази конус наростання формує зачатки лусок та зелених асиміляційних листків. Загальна тривалість цієї фази становить приблизно 12 місяців (рис. 2).

2. Фаза плагіотропного підземного кореневища, що розвивається, триває від розгортання передлиста до розгортання першого зеленого листка розетки. Протягом цієї фази проходить ріст основ лусок низових листків та їх розходження завдяки незначному витягуванню міжвузль (Берко, 1993; Куперман, 1977).

На конусі наростання продовжується формування листкових зачатків. Утворюється вкорочена дугоподібна основа пагона – коротке кореневище. Верхівкова брунька залишається закритою. Ця фаза становить 8 місяців і проходить швидше в екстравагінальних короткокореневищних пагонів, на відміну від довгокореневищних (рис. 2).

Фаза плагіотропного підземного кореневища повністю випадає в ортотропних інтравагінальних пагонів.

3. Фаза розеткового вегетативного пагона, що розвивається, триває від розгортання першого зеленого листка на розеткоутворюючому пагоні до початку розгортання однієї з бічних бруньок у зоні кущіння або до початку формування видовжених міжвузль майбутнього напіврозеткового пагона (Берко, 1993; Куперман, 1977). Вихід екстравагінального пагона верхівкою на поверхню ґрунту спостерігається на початку квітня.

У цей період разом з ростом даного пагона (розгортання зелених розеткових листків та утворення коротких міжвузль) на ньому формуються й бічні бруньки. Таким чином, виникає вісь майбутньої зони відновлення (кущіння). На конусі наростання продовжуються формуватися листові зачатки. Верхівкова брунька пагона залишається відкритою.

Ця фаза триває досить довго, оскільки волошка лучна є дициклічною рослиною. У фазі розетки вона зимує, переходячи в стан спокою, а навесні наступного року, у березні–квітні, конус наростання продовжує свою діяльність. Протягом фази первинного кущіння продовжується ріст пагона - міжвузля витягуються, спостерігається бічне галузнення (у травні), і вже в червні формується дорослий напіврозетковий вегетативний пагін. Тривалість фази розеткового вегетативного пагона становить 11–12 місяців. Формування напіврозеткового ортотропного вегетативного пагона становить 3–4 місяці (рис. 2).

4. Фаза напіврозеткового розгалуженого вегетативно-репродуктивного пагона. Галузнення головного пагона моноподіальне зі спіральним розташуванням бічних відгалужень. Послідовність розвитку бруньок у пагони другого порядку базипетальна. Листкорозташування на бічних пагонах, як і на головному, спіральне.

Протягом цієї фази формується суцвіття та продовжується витягування міжвузль генеративних метамерів. Розгортаються стеблові листки верхньої формації. Завершується інтеркалярний ріст пагона, розпускаються квіти, відбувається запилення, запліднення й дозрівання плодів. Тривалість цієї фази становить 3–4 місяці (з липня до вересня – початку жовтня) (рис. 2).

5. Фаза старіючого й відмираючого розгалуженого вегетативно-репродуктивного пагона. Після запліднення починається поступове акронекрозне відмирання пагона. Некротичні процеси починаються виключно зверху й розповсюджуються до базальної частини пагона, а саме – до органів інновації, які блокують їх подальший розвиток. Ця фаза починається з кінця жовтня і може тривати до кінця листопада (рис. 1).

6. Фаза резиди, або вторинної діяльності кореневища і зони кущіння (пенька). Вторинна діяльність кореневища полягає в утворенні бічних пагонів з резервних бруньок, що залишились на кореневищі і в зоні кущіння (постгенеративне кущіння), а також в життєдіяльності кореневища і зони кущіння (пенька) разом з додатковими коренями як провідних та запасуючих органів. Вони залишаються живими після відмирання верхньої видовженої надземної частини пагона протягом декількох років та підтримують зв'язок між пагонами вищих порядків, забезпечуючи існування єдиного куща (рис. 2).

Після відмирання і цієї ділянки існування пагона зупиняється, а його вегетативне потомство, яке до цього входило в склад куща, утворює клон.

Потрібно зазначити, що волошці лучній притаманне змішане відновлення з прегенеративним та постгенеративним галузненням (кущінням), у результаті якого з бруньок відновлення утворюються екстравагінальні та інтравагінальні пагони.

Екстравагінальні пагони є основою парціального куща. Вони вкорінюються і тим самим забезпечують вегетативну рухливість рослини. Інтравагінальні пагони збільшують фотосинтезуючу поверхню парціального куща. Більша частина з них не вкорінюється, а відмирає повністю (Смирнова, 1976).

Волошка лучна є ядерним видом і належить до лучно-степової еколого-ценотичної групи, яку на основі опрацювання великої кількості літературних джерел і гербарних зразків виділили О. В. Смирнова, Л. Б. Заугольнова, О. І. Євстигнєєв, на основі груп А. А. Ніценка та історичних свит Г. М. Зозуліна.

Centaurea jacea L. є вегетативно малорухливою – це короткочореневищний вид, що значно поступається довгокореневищним за енергією вегетативного розмноження.

У потовщених і коротких кореневищах накопичуються поживні речовини, які використовуються на формування нових пагонів.

Доросла особина будь-якого типу біоморфи може мати один або декілька центрів розростання – це місце, де найактивніше відбувається новоутворення коренів, пагонів та бруньок відновлення. Кожний центр розростання – це місце, де зосереджується біомаса рослини. Він є доволі автономним, окремим центром впливу на середовище, у зв'язку з чим його можна розглядати як елементарне джерело фітогенного поля, яке безпосередньо впливає на середовище (Смирнова, 1974, 1976).

Тип біоморфи, до якої належить волошка лучна, – неявнополіцентрична з повною ранньою неспеціалізованою дезінтеграцією. Дорослі особини *Centaurea jacea* L. мають декілька центрів розростання. В онтогенезі ці центри знаходяться досить близько один біля одного, тому їх достатньо важко відмежувати. Для них характерне значне перекриття мінімальних фітогенних полів. Внаслідок цього перекриття мінімальні фітогенні поля в межах особини зливаються в одне загальне поле. Тісна скупченість цих центрів призводить до того, що біомаса особини розподіляється на площі, яку вона займає, досить рівномірно (Любарский, 1967; Смирнова, 1976).

У результаті онтогенезу досліджуваній нами вид проходить такі фази:

1. Первинна моноцентричність (первинний пагін) – розвиток особини насінневого походження – аклоніста від утворення проростка до початку вегетативного розмноження. Моноцентричні особини характеризуються тим, що корені, пагони та бруньки відновлення сконцентровані в єдиному центрі, який є центром розростання особини. Таким чином, уся доросла особина моноцентричного типу являє собою тільки одне елементарне джерело фітогенного поля (рис. 3).

2. Неявнополіцентричність:

1) утворення первинного пагона з дифузним підземним галушенням. Дифузне галушення виникає в результаті вкорінення первинного пагона, яке супроводжується багаторазовим екстравагінальним дифузним галушенням. Екстравагінальні пагони утворюються тоді, коли бічна брунька, що розташована в ґрунті, починає рости плагіотропно (діагеотропно) і пробиває своєю верхівкою піхву покривного листка. Це короткочореневищні пагони, які ростуть на початкових етапах під землею і тільки згодом своєю верхівкою виходять на поверхню. Такий тип пагоноутворення сприяє швидкому розростанню особин та вегетативному розмноженню.

Дорослі особини характеризуються частковим відмежуванням окремих підпорядкованих центрів усередині загального фітогенного поля, являючись, тим самим, перехідним типом між видами, що належать до моно- і явнополіцентричних біоморф (Смирнова, 1976);

2) утворення партикули з дифузним підземним галушенням – структура, що виникає в результаті відокремлення групи пагонів від первинного пагона з дифузним підземним галушенням та наступним багаторазовим галушенням відокремленої частини в поєднанні з укоріненням по всій довжині пагона (рис. 3).

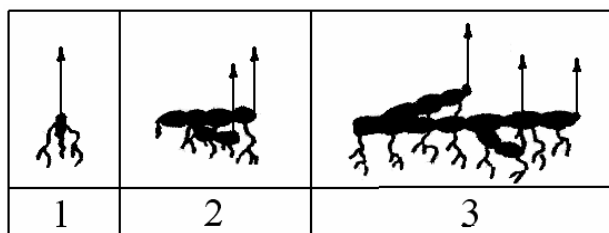


Рис. 3. Схематичне зображення зміни структури неявнополіцентричної вегетативно рухливої особини волошки лучної в ході онтогенезу

Умовні позначення: 1 – особина – аклоніст (насінневого походження); 2 – первинний пагін з дифузним підземним галушенням; 3 – партикула з дифузним підземним галушенням. Тонкі стрілочки – однорічні пагони; чорним кольором замальовано багаторічну частину особини. Бруньки відновлення не позначено.

3. Вторинна моноцентричність у волошки лучної не спостерігається.

Морфологічна дезінтеграція – процес автономізації окремих частин особини, що в кінцевому результаті призводить до їх відокремлення та самостійного існування. Повна морфологічна дезінтеграція означає власне вегетативне розмноження, незважаючи на те, на якому етапі онтогенезу воно відбулось, а неспеціалізована тому, що немає спеціальних пагонів розростання (Зиман, 1973; Смирнова, 1976).

Повна морфологічна дезінтеграція, коли б вона не проходила – на початку, у середині чи в кінці онтогенезу, означає вегетативне розмноження. У видів, які належать до цієї групи, тривалий час, переважно протягом прегенеративного й частково генеративного періодів, особина існує у вигляді компактного утворення, а згодом, у генеративній фазі, проявляється часткова партикуляція, яка призводить до утворення відмерлого центра особини.

ВИСНОВКИ

Волошка лучна – монокарпічна, дициклічна, напіврозеткова, ортотропна, короткокореневищна, акронекрозна трав'яниста багаторічна рослина, морфогенез якої включає 6 фаз: зачаткового пагона, плагіотропного підземного кореневища, розеткового вегетативного пагона, напіврозеткового розгалуженого вегетативно-репродуктивного пагона, старіючого і відмираючого розгалуженого вегетативно-репродуктивного пагона та резиди.

Тип біоморфи, до якої належить волошка лучна, – неявнополіцентрична з повною ранньою неспеціалізованою дезінтеграцією. Волошка лучна належить до короткокореневищних партикулюючих трав, початкові етапи морфологічної дезінтеграції у якої відмічаються в прегенеративному періоді, а повна морфологічна дезінтеграція – у генеративному. У постгенеративному періоді відокремлені дочірні особини також мають неявнополіцентричну структуру. Сам термін «партикуляція» означає будь-який процес поділу вегетативного тіла рослини на життєздатні частини, у тому числі й утворення клонів під час поділу кореневищ.

Окремі партикули хоча й зберігають життєздатність протягом певного часу, проте не сприяють процесам активного розселення та розмноження, а являють собою результат старіння.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

Берко Й. М. Життєві форми губоцвітих України (структура, морфогенез, класифікація): Дис. ... д-ра біол. наук: 03.00.05. – К., 1993.

Горышина Т. К. Сезонная периодичность в жизни растений // Экология растений: Учеб. пособие. – М.: Высш. шк., 1979. – С. 320-328.

Зиман С. М. Вегетативно рухливі рослини, їх еколого-біологічні особливості та роль у степових фітоценозах на Донецькому кряжі // Укр. ботан. журн. – 1973. – 30, № 6. – С. 715–724.

Куперман Ф. М. Морфофизиология растений. Морфофизиологический анализ этапов онтогенеза различных жизненных форм покрытосеменных растений: Учеб. пособие. – М.: Высш. шк., 1977. – 288 с.

Любарский Е. Л. Экология вегетативного размножения высших растений. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1967. – 181 с.

Скрипчинский В. В. Методика изучения и графического изображения морфогенеза монокарпического побега и ритмов сезонного развития травянистых растений / В. В. Скрипчинский, Ю. А. Дударь, Вл. В. Скрипчинский и др. // Тр. Ставроп. НИИСХ, 1970. – Вып. X, 2.

Скрипчинский В. В. Морфогенез монокарпического побега и его связь с сезонами года у луковичных, кореневищных и клубневых теофитов ставропольской флоры / В. В. Скрипчинский, Вл. В. Скрипчинский, Г. Т. Шевченко // Тр. Ставроп. НИИСХ, 1970. – Вып. X, 2.

Смирнова О. В. Особенности вегетативного размножения травянистых растений дубрав в связи с вопросом самоподдержания популяций // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. – М., 1974.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Под ред. О. В. Смирновой, Л. Б. Заугольнова, И. М. Ермакова и др. – М.: Наука, 1976. – 217 с.

Надійшла до редколегії 05.11.08