



ФОРМУВАННЯ ПАГОНОВОЇ СИСТЕМИ У ХОДІ ОНТОГЕНЕЗУ АКЛОНАЛЬНОЇ ОСОБИНИ *CENTAUREA JACEA* L. (ASTERACEAE)

НАТАЛІЯ В. КОКАР

Анотація. У статті наведені результати багаторічних досліджень (2005-2011 рр.) підциклу аклоніста великого життєвого циклу *Centaurea jacea* L. Детально описані вікові стадії розвитку та їх особливості. Широко висвітлені етапи формування пагонової системи.

Ключові слова: *Centaurea jacea*, моноподіальне та симподіальне галузнення, онтогенез, пагонова система

Прикарпатський національний університет ім. В. Стефаніка, кафедра біології та екології, вул. Галицька, 201, м. Івано-Франківськ, 76000, Україна; kokar_nata@mail.ru

Вступ

Життєва форма – це своєрідний габітус певної групи рослин, який склався в онтогенезі у результаті їх росту і розвитку у визначених умовах середовища (Нухимовский 1997). Пагонова система формується за рахунок верхівкових, бічних або пазушних, а інколи й додаткових бруньок. Ступінь галузнення, напрямок росту пагонів та їх розміри визначають зовнішній вигляд рослини – її габітус. Будучи за своєю природою системним утворенням, пагін є лише частиною цілого, інакше кажучи, підсистемою системи, яку складає весь організм рослини. Однак, незважаючи на це, пагонова підсистема, з позицій системного підходу, у свою чергу, складається з дрібніших системних одиниць, які структурно й функціонально пов'язані між собою та із системою рослинного організму в цілому (Парпан і Кокар 2010).

Об'єктивною причиною виникнення та існування ієрархії підсистем є їх часова ритмічність, яка відображена у ритмічному характері структурних складових. За визначенням Б.А. Юрцева, пагонова система являє собою гнучкий зліпок онтогенезу особини, динаміку її верхівкових меристем, ритмічний запис історії росту, яка в багатьох випадках може бути піддана розшифровці (Парпан і Кокар 2010).

Метою наших досліджень було вивчити і проаналізувати формування пагонової системи у процесі онтогенезу аклональної особини волошки лучної (*Centaurea jacea* L.) в умовах природнього оселища виду (м. Івано-Франківськ).

C. jacea – багаторічна рослина, гемікриптофіт,

мезотерм, мезогігрофіт, мезотроф. По відношенню до едафічних, орографічних та ценотичних факторів характеризується широкою екологічною амплітудою – евритопний вид (Кокар 2011а, 2011б).

Волошка лучна – короткочоренищна рослина, яка під час проходження онтоморфогенезу здатна до вегетативної рухливості. Відноситься до неявно поліцентричного типу біоморфи, формує складний індивід. Вегетативне відновлення рослини відбувається з бруньок, що розташовані в основах персистентних частин пагонів (Кокар 2009, 2011а, 2011б).

Матеріали і методи досліджень

Дослідження формування пагонової системи проводили у ході вивчення онтогенезу *C. jacea* в умовах природнього оселища виду. Великий життєвий цикл розділили на два підцикли: насінневого (аклоніст) та вегетативного (клоніст) походження (Берко 1973, Нухимовский 1997). У кожному підциклі виділяли вікові спектри за схемою періодизації великого життєвого циклу, запропонованою Т.О. Работновим (Работнов 1950) та доповненою іншими авторами (Смирнова *и др.* 1976; Смирнова 1987).

Результати та їх обговорення

У результаті довготривалих досліджень (2005-2011 рр.) встановили, що великий життєвий цикл волошки лучної-аклоніста включає вікові періоди, які характеризуються своїми структурно-морфологічними та

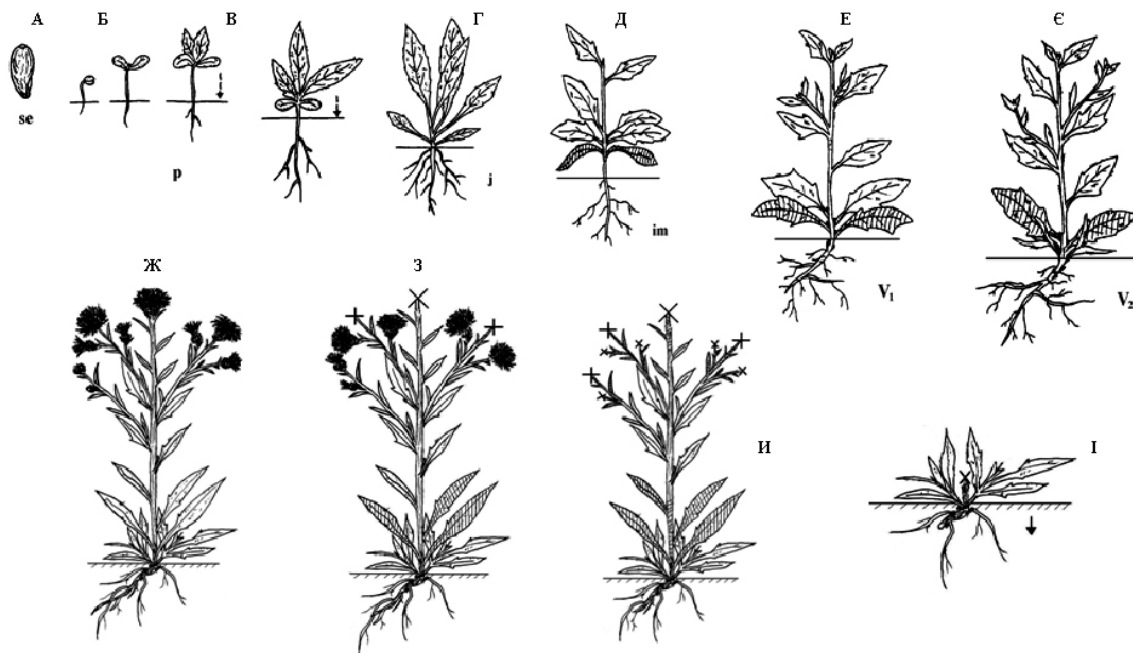


Рис. 1. Схематичне зображення проходження фаз онтоморфогенезу аклоніста *Centaurea jacea* L.: А – сім'янка (se); Б-В – проростки (р); Г – ювенільна рослина (j); Д – іматурна рослина (im); Е – молода вегетативна рослина (v1); Є – доросла вегетативна рослина (v2); Ж – середньовікова генеративна рослина (g2); З – стара генеративна рослина (g3); И – стара вегетативна рослина (ss); I – сенильна рослина (s). Відмерлі частини пагона заштриховані.

Fig. 1. Scheme of ontogenesis phases of *Centaurea jacea* L. acclonist: 1 – achene (se); Б-В – seedlings (p); Г – juvenile plant (j); Д – immature plant (im); Е – young vegetative plant (v1); Є – adult vegetative plant (v2); Ж – generative plant of average age (g2); З – old generative plant (g3); И – old vegetative plant (ss); I – senile plant (s). Sphacelated parts are hatched.

біологічними особливостями.

Латентний період. Насінина *C. jacea* – циліндрична сім'янка сірувато-бурого кольору, гола, гладка, блискуча, без чубка, за формою продовгасто-яйцеподібна. Її довжина 3-3,5 мм, товщина – 1,5-1,8 мм (Рис. 1 А).

Віргінійний період. Насіння волошки лучної проростає у березні-квітні після тривалої дії низьких температур. У відкритому ґрунті в умовах природної вологозабезпеченості з'являються сходи. Проростання насіння надземне. Епікотиль нерозвинутий, у результаті чого утворюються проростки розеткового типу. Гіпокотиль довгий, його середня частина з'являється на поверхні ґрунту. У проростків (р) гіпокотиль і зовнішня поверхня сім'ядолей слабо опушена (Рис. 1 Б). У середині квітня довжина гіпокотіля становить 1,8-2,2 см, товщина – 0,04-0,05 см; довжина сім'ядолей – 0,4-0,5 см, ширина – 0,3-0,4 см. Сім'ядолі черешкові, оберненояйцевидні з тупим кінцем на верхівці. Ростуть швидко, переважно у ширину. У семи-восьмидобових проростків починається

галуження зародкового корінця.

У травні розгортається перша пара листкових пластинок з довжиною 1,2-1,4 см і шириною – 0,7-0,8 см. Листки черешкові, видовжено-ланцетні, павутинчасто опушені, з віддалено-зубчастим краєм та загостреною верхівкою. Ріст пластинок сім'ядолей в цей час сповільнюється і вони розташовуються майже паралельно до поверхні ґрунту. Сім'ядолі досягають 0,7-0,9 см завдовжки та 0,6-0,8 см завширшки, функціонують тривалий час (довше 1 місяця) (Рис. 1 В).

Встановили, що на першому році вегетації утворюються проростки, сходи та ювенільні рослини (j) з розетковим пагоном, який переходить через гіпокотиль у невеликий головний корінь, що має контрактильні властивості. Втягуюча діяльність гіпокотіля і головного кореня призводить до переміщення сім'ядольного вузла до поверхні та вглиб ґрунту (Рис. 1 В, Г). Після завершення вегетації рослина переходить до осінньо-зимового періоду – у стан спокою.

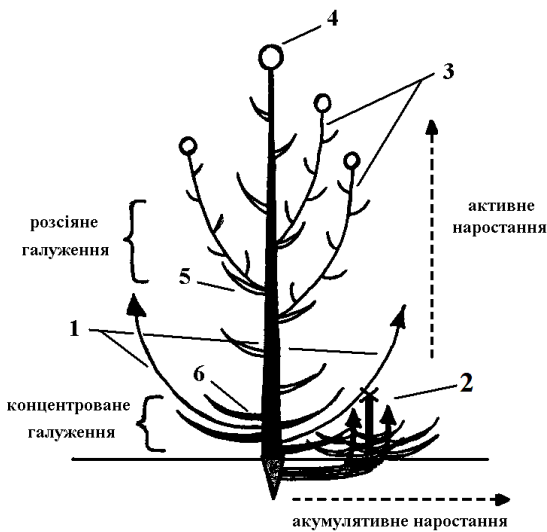


Рис. 2. Схема двох способів наростання та галузнення *Centaurea jacea* L.: 1 – силептичні пагони базитонічного галузнення; 2 – парцела; 3 – силептичні пагони збагачення; 4 – суцвіття-кошик; 5 – живий асиміляційний листок; 6 – відмерлий листок.

Fig. 2. Scheme of the growth and branching of *Centaurea jacea* L. shoot: 1 – sylleptic tillering at the base of shoot; 2 – parcel; 3 – sylleptic shoots of enriching; 4 – inflorescence-calathium, 5 – alive assimilative leaf, 6 – sphacelated leaf.

Весною другого року у волошки лучної помітно змінюється структура надземних та підземних органів. З'являються дорослі риси в структурі пагона, проте зберігаються й окремі елементи первинного пагона – ювенільна рослина. Значних розмірів досягає стрижнева коренева система.

Упродовж літа до осені формується розетка черешкових листків розеткоутворюючого пагона, що зимує (Рис. 1 Г). Листки ювенільних рослин характеризуються тим, що тривалість їх життя є більшою на відміну від листків інших вікових станів, і вони є витривалішими до перенесення зимового періоду. У ході досліджень встановили, що ювенільна рослина має безсім'ядольний вегетативний розетковий пагін, який щорічно моноподіально наростає. Ювенільна фаза життя аклоніста волошки лучної триває два роки.

Листки розетки – це листки нижньої формації. Вони черешкові, продовгуватоговальної, віддалено крупно-зубчасті, павутинчасто опушені, на верхівці загострені. Прикореневі листки дуже швидко відмирають, а міжвузля, розташовані вище розетки, витягуються формуючи молодий вегетативний

напіврозетковий пагін – іматурна рослина (im) (Рис. 1 Д). На цьому етапі онтогенетичного розвитку спостерігали активний спосіб наростання медіалі – головного пагона (Рис. 2).

У волошки лучної у травні третього року життя відмітили початок прихованого розсіяного галузнення акротонного типу в зоні збагачення пагона (Рис. 1 Е; Рис. 2). Галузнення головного пагона (утворення аксиллярних латералей) – моноподіальне із спіральним (черговим) розташуванням силептичних пагонів збагачення (Рис. 2). Послідовність розвитку бруньок у пагона другого порядку – акропетальна (v_1).

Листкорозміщення на бічних пагонах, як і на головному – спіральне (Рис. 1 Е). Розміри листків змінюються в залежності від положення на пагоні, – вони поступово зменшуються у розмірах від основи до верхівки. Термінальна брунька медіалі продовжує активне наростання, відчленовуючи нові метамери пагона.

У червні *C. jacea* переходить до зрілого вегетативного вікового стану (v_2). На цьому етапі спостерігали явне розсіяне галузнення в зоні збагачення пагона (Рис. 1 Є). Утворені аксиллярні латералі пов'язані між собою через зону контакту (Нухимовський 1997, Парпан і Кокар 2010). Утворення бічних пагонів при моноподіальному наростанні відбувається в акропетальній послідовності. Принцип моноподіального наростання зберігається і на бічних пагонах наступних порядків.

Стає помітним потовщення нижньої частини стебла та головного кореня. Коренева система на цьому етапі розвитку вже добре сформована. Розвивається багато додаткових коренів. Ріст головного кореня сповільнюється, проте прискорюється у коренів другого і третього порядків (Рис. 1 Є). У верхній ділянці зони відновлення з бруньок відновлення починають розгортатися силептичні пагони базитонного кушіння (Рис. 2), розвиток яких гальмується переходом рослини до генеративного періоду. Це пагони концентрованого галузнення, їх розвивається не більше чотирьох при основі медіалі (Рис. 2).

Генеративний період. Волощі лучній, за характером органоутворюючої діяльності верхівкової меристеми пагона, притаманний детермінальний тип апікального наростання. Вегетативний апекс у молодих генеративних рослин (g_1) у процесі розвитку у липні переходить

у генеративний та формує термінальне суцвіття-кошик на верхівці медіалі.

У молодих генеративних рослин, як показали проведені нами спостереження, процеси новоутворення переважають над відмиранням. Численними є бічні пагони розсіяного галушення, що розташовані в зоні збагачення. Продовжується видовження міжвузля. Формуються листки верхівкової формації, що знаходяться у верхній частині зони збагачення та верхній зоні гальмування.

На бічних пагонах починають закладатися суцвіття-кошики. На час масового цвітіння (g_2) відмітили здерев'яніння нижньої частини стебла, що охопило перше-третє міжвузля медіалі. Стрижнева коренева система невелика, складається з дерев'янистого, короткого, галузистого головного кореня та численних бічних (Рис. 1 Ж).

Зрілість генеративних рослин (g_3) настає у серпні-вересні (Рис. 1 З).

Встановили, що початок визрівання насіння припадає на кінець серпня. Плодоносять рослини одночасно із завершенням цвітіння. У фазі плодоношення прискорюються процеси старіння пагона, які поступово охоплюють його листки в акропетальному напрямку, а згодом і стебло – в базипетальному.

Масове відмирання пов'язане з різким похолоданням у кінці жовтня (Рис. 1 И). Головний корінь у волошки лучної починає відмирати у дорослому генеративному віковому стані, а замінює його система додаткових коренів стеблового походження (вузлових або міжвузлових), яка функціонує впродовж усього життя багаторічної рослини.

Після завершення цвітіння та плодоношення, як показали наші спостереження, вся надземна частина пагона відмирає (Рис. 1 П). Тканини піддаються руйнуванню в результаті некротичних процесів, які у волошки лучної розповсюджуються до базальної частини пагона, а саме до органів інновації, блокуючи їх подальший розвиток. У ґрунті залишається тільки базальна частина – нижня зона гальмування та зона відновлення з бруньками відновлення та з силептичними пагонами базитонного кушіння. Ці пагони входять до складу короткометамерного кореневища (резиди), і функціонують не більше 3-4 років. Деякі мініморезиди у структурі кореневища живуть до 5 років, якщо існують несприятливі

умови для їх росту та розвитку.

Волошка лучна відноситься до напіврозеткових гемісимподіальних компактно-ризомних нещільнокущових ретардаційно-кондивідуальних трав'яних багаторічників. Тривалість життя і старіння волошки лучної залежить від тривалості її вегетативного розростання та розмноження. Загальна тривалість великого життєвого циклу вегетативно рухливої рослини *C. jacea* приблизно становить 30-40 років, що безпосередньо залежить від зовнішніх умов існування виду.

Висновки

У результаті наших досліджень з'ясували, що у процесі формування пагонової системи у ході онтогенезу аклональна особина *C. jacea* проходить наступні вікові періоди: латентний (se), віргінільний (p, j, im, v₁, v₂) та генеративний (g₁-g₃). Загальна тривалість аклонального підциклу великого життєвого циклу волошки лучної становить три роки. *C. jacea* є розеткоутворюючою рослиною, оскільки розетковий пагін формується у ювінільній та іматурній стадії розвитку. В молодих вегетативних рослин віргінільного періоду починають видовжуватися метамери вздовж медіальної осі пагона формуючи напіврозетковий ортотропний пагін, а вже у червні третього року життя у особини насінневого походження з'являються всі риси характерні для цього типу життєвої форми.

Дійшли висновку, що для волошки лучної властиве комбіноване галушення, яке включає в себе зону почергового розсіяного (надземного) та концентрованого (приземного) галушення. У зоні розсіяного галушення із бруньок збагачення розвиваються силептичні пагони збагачення, а в зоні концентрованого галушення – силептичні пагони базитонного кушіння (мініморезиди). Симподіальному відновленню притаманне акумулятивне наростання, а моноподіальному – активне.

Використані джерела

- Берко Й.М. 1973. До питання вивчення і періодизації великого життєвого циклу вегетативно рухливих рослин. *Укр. ботан. журн.* 33 (6): 604–609.
- Кокар Н.В. 2009. Особливості морфогенезу та вегетативної рухливості монокарпичного пагона *Centaurea jacea* L.

- (Asteraceae). *Екологія та ноосферологія* 20 (1–2): 188–193.
- КОКАР Н.В. 2011а. Явище вегетативної рухливості у короткочоренивщинної рослини волошки лучної (*Centaurea jacea* L., Asteraceae). *Молодь і поступ біології (Збірник тез VII Міжнародної наукової конференції студентів і аспірантів, Львів)*: 98–99.
- КОКАР Н.В. 2011б. Роль контрактильних коренів у формуванні короткого кореневища та виживанні виду *Centaurea jacea* L. у несприятливих умовах існування. *Актуальні проблеми ботаніки та екології (Матеріали міжнародної конференції молодих учених, Київ)*: 107–108.
- НУХИМОВСКИЙ Е.Л. 1997. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 1. Теория организации биоморф. Недра, Москва.
- ПАРПАН В.І. і КОКАР Н.В. 2010. Морфологія рослин: Навч. посіб. для студ. вищ. навч. закл. Вид-во Прикарпатського національного університету імені Василя Стефаника, Івано-Франківськ.
- РАБОТНОВ Т.А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. *Тр. Ботан. Ин-та АН СССР. Сер. 3. 6*: 6–204.
- СМИРНОВА О.В. 1987. Структура травяного покрова широколиственных лесов. Наука, Москва.
- СМИРНОВА О.В., ЗАУГОЛЬНАЯ Л.Б. и др. 1976. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф. В: *Ценопопуляции растений (основные понятия и структура)*: 4–43. Наука, Москва.

SHOOT SYSTEM FORMATION DURING THE ONTOGENESIS
OF *CENTAUREA JACEA* L. (ASTERACEAE) ACLONIST INDIVIDUAL

NATALYA V. КОКАР

Abstract. The article presents the results of research (2005-2011 years) of *Centaurea jacea* L. aclonist large lifecycle. There are described in detail the age and stage of plant features. Widely covered the stages of shoot system formation.

Key words: *Centaurea jacea*, monopodial and sympodial branching, ontogenesis, shoot system

Vasil Stefanik Precarpathians National University, Galitcka Str., 201, Ivano-Frankivsk, 76000, Ukraine; kokar_nata@mail.ru