

СТРУКТУРНА ОРГАНІЗАЦІЯ ПАГОНОВИХ СИСТЕМ *GENTIANA L.*

Андрій І. Прокопів

Анотація. Виділено дві групи моделей пагоноутворення в роді *Gentiana L.*, що суттєво відрізняються за рівнем морфо-функціональної диференціації пагонів. Зокрема, до першої групи віднесені пагонові системи з пагонами, які потенційно завершують свій розвиток утворенням генеративних органів і однаково формують багаторічну частину пагонової системи, а до другої групи – пагонові системи з вегетативними і генеративними пагонами, з яких лише перші беруть участь у формуванні багаторічної частини пагонової системи. Запропоновані нові моделі пагоноутворення для опису структури пагонових систем.

Ключові слова: *Gentiana*, пагонові системи, моделі пагоноутворення, морфо-функціональна диференціація пагонів

Львівський національний університет імені Івана Франка, вул. Грушевського, 4, Львів, 79005, Україна; aprokopiv@franko.lviv.ua

Для аналізу організації живих організмів, останнім часом, часто застосовують концепцію модульної організації (Гатцук 1994, 2008; Шафранова и Гатцук 1994; Нотов 1999), а для всебічної характеристики – концепцію фракталів (Нотов 2001). Для спостереження за розвитком рослин та збору інформації про нього, зазвичай, потрібно чимало часу, що найчастіше здійснити неможливо. Ф. Галле з колегами (HALLE *et al.* 1978) запропонували інформацію про розвиток формалізувати в архітектурних моделях, які вони розробили для тропічних дерев, хоча в подальшому їх застосовували значно ширше, зокрема й для трав'яних рослин (JEANNODA-ROBINSON 1977).

Однак не завжди критерії застосовані до опису деревних рослин можна беззастережно використати для опису розвитку структури у трав'яних рослин, хоча й таких спроб є чимало (RENOVALES *et al.* 1999 та ін.). Більш зручно для аналізу структурної організації трав'яних рослин все ж застосовувати концепцію моделей пагоноутворення Т. Серебрякової (СЕРЕБЛЯКОВА 1977). При виділенні моделей пагоноутворення тирличів традиційно використовують ознаки, пов'язані з довжиною міжвузль пагонів і способом наростання пагонової системи (СЕРЕБЛЯКОВА 1979). Поза увагою залишаються такі важливі характеристики останньої, як ступінь диференціації пагонів, тривалість їх існування, напрямок і орієнтація росту. З введенням нових класів ознак для характеристики моделей пагоноутворення може збільшитися їх кількість, а тому варто використати ці ознаки для встановлення груп і варіантів моделей пагоноутворення.

При аналізі пагонових систем *Gentiana L.* нам вдалося розділити їх на дві групи, що суттєво відрізняються за рівнем диференціації. Першу групу складають такі системи, яким не властива морфо-функціональна диференціація пагонів. Усі вони, щонайменш потенційно, завершують свій розвиток утворенням генеративних органів і однаково беруть участь у формуванні багаторічної частини пагонової системи. До другої групи належать пагонові системи із морфо-функціональною диференціацією пагонів на суто вегетативні та генеративні, з яких лише перші беруть участь у формуванні багаторічної частини пагонової системи. Співставлення пагонових систем за ступенем морфо-функціональної диференціації структурних елементів дає незаперечний критерій для визначення їх відносної еволюційної просунутості. Пагонові системи другого типу, безумовно, варто вважати еволюційно більш високоспеціалізованими. Їх формування в межах роду *Gentiana* завжди пов'язане із становленням моноподіально наростаючих скелетних вегетативних пагонів, що підтверджує первинність симподіального і вторинність моноподіального наростання пагонових систем. Останнє, однак, не виключає можливості моноподіального наростання поліциклічних монокарпічних пагонів до цвітіння в межах, в цілому, примітивної симподіальної пагонової системи.

Генеративні пагони переважної більшості тирличів монокарпічні, що також пов'язано із первинною симподіальністю наростання її пагонових систем. Т.-Н. Хо і С.-Х. Лю (Ho & Liu 1990) описали утворення багаторічних квітконосних пагонів у видів з серії *Decoratae* секції *Otophora*. Відсутність у роботі цих авторів

детального морфологічного опису не дозволяє визначити спосіб наростання і підтвердити справжню полікарпічність пагонів. Однак, встановлено, що поліциклічні спеціалізовані генеративні пагони представників серії *Decoratae* входять до складу моноподіально наростаючої пагонової системи, якій властива сильна редукція центральної розетки. З останньою і може бути пов'язане вторинне виникнення багаторічних квітконосів, які перебрали на себе функцію живлення рослин.

Монокарпічні пагони тирличів розрізняються за тривалістю розвитку до цвітіння і відмирання. У більшості видів вони, якщо брати до уваги позабруньковий період розвитку, моноциклічні. Регулярна поліциклічність генеративних пагонів характерна лише для *G. lutea* L. (Прокопів 1996), *G. punctata* L. і близьких видів, а також для *G. verna* L. Більшість монокарпічних пагонів *G. laciniata* Kit. ex Kanitz. (Прокопів 1994), *G. acaulis* L. і *G. clusii* J.O.E. Perrier & Sonjeon дициклічні, але їх структура не відповідає структурі ди- і поліциклічних пагонів *G. verna* зі схожою диференціацією міжвузль. Всі частини монокарпічного пагона у видів цієї групи формуються за один рік, включно з термінальною квіткою, яка залишається в бруньці. На другий рік існування такого пагона лише видовжується квітконос і розкривається квітка. Такий морфогенез можна розглядати як пристосування до дуже короткого в умовах високогір'я вегетаційного періоду. Затримка у розвитку квітки у перший рік існування пагона дозволяє повніше використати вегетаційний період наступного року для цвітіння і забезпечення розвитку насіння. Типові пагони *G. laciniata* (Прокопів 1994), *G. acaulis* і *G. clusii* таким чином, дворічні, але моноциклічні як одиниці квантового морфогенезу пагонової системи. Можливо, як відзначено вище, типова поліциклічність пагонів трапляється у видів серії *Decoratae* секції *Otophora*. Моноциклічність пагонів взагалі можна розглядати як еволюційну спеціалізацію, прискорення онтогенезу пагонів та інтенсифікацію зміни осей в пагоновій системі (Хохряков 1981). Тоді можна припустити, що поліциклічність генеративних пагонів примітивна в межах роду *Gentiana*. Багаторічність скелетних розеткових пагонів типу *G. cruciata* L., *G. pneumonanthe* L. і *G. septemfida* Pall. є наслідком моноподіальності їх наростання.

Диференціація міжвузль монокарпічних пагонів за довжиною відрізняється в окремих видів. Для напіврозеткових моно-, ди- і поліциклічних, рівно ж як і безрозеткових пагонів властиві вкорочені міжвузля в базальній частині, які входять до складу розетки або бруньки. У столоноутворюючих видів, природно, видовжені власне базальні міжвузля, оскільки розеткова частина припадає на середню частину пагона. Чітка диференціація міжвузль за довжиною втрачається у спеціалізованих моноциклічних генеративних пагонів *G. cruciata*, *G. pneumonanthe* і *G. septemfida*. Відхилення зміни довжини міжвузль вздовж пагона цих видів від класичної та рівномірної одновершинної кривої пов'язане, як показав ще Шеппі (СНАЕРРІ 1969), лише зі своєрідністю будови флоральної зони пагона і потужністю шару субстрата, через який, пронизуючи, росте пагін, що розвивається із бруньки. Таким чином, за виключенням високоспеціалізованих генеративних пагонів видів із моноподіальним наростанням суто вегетативної осі, для пагонів всіх досліджених тирличів характерна зона вкорочених міжвузль, існування якої не обов'язково пов'язане з наявністю розетки.

Виявлені особливості структури пагонових систем і пагонів, що їх складають, дозволяють запропонувати наступну класифікацію моделей пагоноутворення *Gentiana*.

I. Група моделей пагоноутворення без морфо-функціональної диференціації пагонів (Рис. 1 А-Г). Всі пагони потенційно генеративні, полі- або моно-, дициклічні. Суто вегетативні пагони розвиваються нерегулярно, внаслідок випадкових причин, які перешкоджають завершенню їх циклу розвитку цвітінням. Будова вегетативних і генеративних пагонів однакова. Наростання пагонової системи симподіальне.

1. Симподіальна напіврозеткова модель (Рис. 1 А, Б). Базальна частина монокарпічного пагона з вкороченими міжвузлями утворює розетку.

Варіант 1. (Рис. 1 А). Пагони поліциклічні. Кореневище вертикальне, вкорочене, епігеогенне (*G. lutea*, *G. punctata*, *G. purpurea* L., *G. pannonica* (Scop.) F.W. Schmidt).

Варіант 2. (Рис. 1 Б). Пагони моно- та дициклічні. Кореневище відсутнє (*G. nivalis* L., та інші одно- та дворічні).

Пагонові системи даного типу недовговічні,

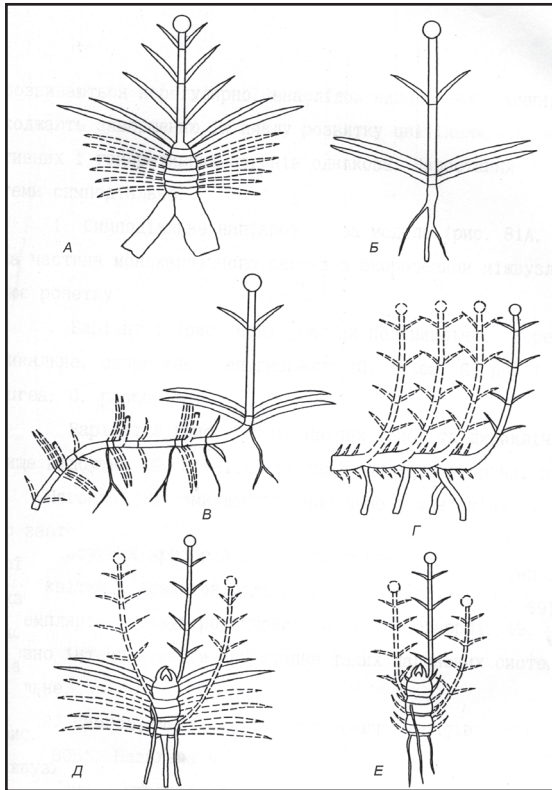


Рис. 1. Моделі пагоноутворення *Gentiana*: симподіальна напіврозетка з поліциклічними (А), і моно-, дикіциклічними (Б) пагонами; симподіальна столоноутворююча напіврозетка (В); симподіальна безрозеткова (Г); моноподіальна короткоосьова з розетковими і безрозетковими (Е) скелетними пагонами.

Fig. 1. Models of shoot formation of *Gentiana*: sympodial semi-rosette with polycyclic (A) and mono-, dicyclic (B) shoots; sympodial stoloniferous semi-rosette (B); sympodial rosetteless (D); short axis monopodial with rosette and rosetteless (E) skeletal shoots.

а тому до них важко застосувати критерій типу наростання. Але утворення верхівкової квітки і розвиток додаткових квітконосів у нетипово потужних екземплярів з пазух розеткових листків (СНАЕРРІ 1969), дозволяє умовно інтерпретувати наростання таких пагонових систем як симподіальне.

2. Симподіальна столоноутворююча напіврозетка модель (Рис. 1 В). Базальна частина монокарпічного пагона з видовженими міжвузлями, утворює столоноподібне кореневище. Розетка розвивається в середній частині пагона. Кореневище горизонтальне, видовжене, гіпо- або епігеогенне.

Дана модель встановлена нами вперше, оскільки види, яким вона властива, суттєво

відрізняються за метамерною організацією пагона і структурою та способом формування кореневища від видів попередньої та наступної моделей.

Варіант 1. (Рис. В). Пагони поліциклічні (*G. verna*).

Варіант 2. (рис. В). Пагони моно-, дикіциклічні (*G. acaulis*, *G. laciniata*, *G. clusii*), внаслідок сильного вкорочення столоноподібної частини пагона, складає перехід до попередньої моделі.

3. Симподіальна безрозеткова модель (Рис. 1 Г). Базальна частина монокарпічного пагона із вкороченими міжвузлями і низовими листками. Розетка не утворюється. Кореневище горизонтальне, з вкороченими міжвузлями, гіпогеогенне (*G. asclepiadea* L., *G. shistocalyx* K. Koh).

Дана модель відповідає симподіальній довгопагоновій моделі Серебрякової (СЕРЕБРЯКОВА 1979), але запропонована нами назва точніше відповідає структурі монокарпічних пагонів видів, у яких вона представлена. Термін «безрозеткова» забезпечує більшу однорідність використаної термінології.

II. Група моделей пагоноутворення з морфо-функціональною диференціацією пагонів на скелетні вегетативні та генеративні. Вегетативні пагони з вкороченими міжвузлями, поліциклічні. Наростання пагонової системи моноподіальне.

4. Моноподіальна короткоосьова модель (рис. 1 Д, Е). Пагони наростають моноподіально і утворюють головну вісь пагонової системи з вкороченими міжвузлями.

Дана модель об'єднала моноподіальну розеткову і моноподіальну безрозеткову моделі пагоноутворення тирличів, виділені Серебряковою (СЕРЕБРЯКОВА 1979). Ці моделі не розрізняються за метамерною організацією пагонів. Термін «моноподіальна безрозеткова модель» – невдалий, оскільки може бути застосований для пагонових систем без вкорочених пагонів, а заміна даного терміна на термін «моноподіальна умовно розеткова модель» (Захарова 1993) не обґрунтовує суттєвих ознак, що цю модель характеризують, а сам термін залишається морфологічно невизначеним.

Варіант 1. Бічні генеративні пагони

багаторічні. Встановлений для видів серії *Decoratae* секції *Otophora* за даними Хо і Лю (Хо & Liu 1990).

Варіант 2. (Рис. 1 Д, Е). Бічні генеративні пагони моноциклічні. За типом листків скелетного пагона можна виділити розеткові (*G. cruciata*, Рис. 1 Д) і безрозеткові (*G. pneumonanthe*, *G. septemfida*, Рис. 1 Е) форми зі всіма переходами між ними (СЕРЕБРЯКОВА 1979).

Запропонована класифікація моделей пагоноутворення тирличів, безумовно, не відображає всієї їх різноманітності в межах роду. Однак даний варіант класифікації з послідовним застосуванням критеріїв для виділення моделей пагоноутворення, їх груп і варіантів більш універсальний, а ніж запропонований попередниками (СЕРЕБРЯКОВА 1979; ЗАХАРОВА 1990; RENOVALES *et al.* 1999), оскільки може доповнюватись в ході наступних досліджень та служити зручним інструментом для аналізу нового фактичного матеріалу.

Використані джерела

- Гатцук Л.Е. 1994. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне. *Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки*: 18–19. Прометей, Москва.
- Гатцук Л.Е. 2008. Унитарные и модульные живые существа: к истории развития концепции. *Вестн. Тверского гос. ун-та* 25 (85): 29–42.
- ЗАХАРОВА И.П. 1990. К вопросу о дифференциации «широколистных» горечавок (*Gentiana* L.) секции *Pneumonanthe* Bunge. *Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.* 95 (1): 92–97.
- НОТОВ А.А. 1999. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов. *Журн. общ. биологии* 60 (1): 60–79.
- НОТОВ А.А. 2001. Концепция модульной организации и

проблема организационного полиморфизма на разных уровнях структурной иерархии живых организмов. *Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия (Труды IX школы по теоретической морфологии растений «Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений»)*: 119–129. Санкт-Петербургский союз ученых, СПб.

- ПРОКОПВ А.І. 1994. Життєва форма і модель пагоноутворення *Gentiana laciniata* Kit. ex Kanitz. (*Gentianaceae*). *Укр. ботан. журн.* 51 (5): 56–63.
- ПРОКОПВ А.І. 1996. Морфологічні закономірності формування життєвої форми *Gentiana lutea* L. *Актуальные вопросы ботаники и экологии. (Тез. докл. конф. молодых ученых и специалистов)*: 90.
- ПРОКОПВ А.І. 2006. Значення морфо-функціональної диференціації пагонів при виділенні груп моделей пагоноутворення. *Матер. XII з'їзду Українського ботан. т-ва*: 487.
- СЕРЕБРЯКОВА Т.И. 1977. Об основных архитектурных моделях травянистых многолетников и модусах их преобразования. *Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.* 82 (5): 112–128.
- СЕРЕБРЯКОВА Т.И. 1979. Модели побегообразования и некоторые пути их эволюции в роде *Gentiana* L. *Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.* 84 (6): 97–109.
- ХОХРЯКОВ А.П. 1981. Эволюция биоморф растений. Наука, Москва.
- ШАФРАНОВА и ГАТЦУК Л.Е. 1994. Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система. *Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки*: 6–7. Прометей, Москва.
- HALLE F., OLDEMAN R.A.A. & TOMLINSON P.B. 1978. *Tropical Trees and Forests: an Architectural Analysis*. Springer, New York.
- HO T.-N. & LIU S.-H. 1990. The infrageneric classification of *Gentiana* (*Gentianaceae*). *Bulletin of the British Museum of Natural History (Botany)* 20: 169–192.
- JEANNODA-ROBINSON V. 1977. Contribution à l'étude de l'architecture des herbes. Thèse Université Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.
- RENOVALES G., DE DIEGO E., LOPEZ-QUINTANA A.J., DOMINGUES J.B. 1999. Vegetative morphology in the genus *Gentiana* L.: architectural models. In: KURMAN M.H. & HEMSLEY A.R. (eds). *The evolution of plant architecture*: 123–133. Whitstable Litho Printers Ltd, Whitstable, Kent.
- SCHAEFFLI H. 1969. Über die Gestaltung der Sprosse bei einigen einheimischen *Gentianaceen*. *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zurich* 114: 1–27.

STRUCTURAL ORGANIZATION OF SHOOT SYSTEM OF *GENTIANA* L.

ANRIY I. PROKOPIV

Abstract. Two groups of shoot formation models in the genus *Gentiana* L. were highlighted. The models differ significantly in terms of shoots morpho-functional differentiation. In particular, the first group includes shoots systems with shoots which potentially complete their development with the generative organs formation and in any case form the part of the shoot system. The second group of shoot systems includes those with vegetative and generative shoots and only former are involved in the formation of perennial part of shoot system. The new models of shoot formation for description of the structure of shoot systems were proposed.

Key words: *Gentiana*, shoot systems, models of shoot formation, morpho-functional differentiation of shoots

Ivan Franko National University of Lviv, Grushevskiy Str., 4, Lviv, 79005, Ukraine; aprokopiv@franko.lviv.ua