

УДК 582.683:581.4:581.44:

Г. О. Рудік, Л. М. Вознюк

Ботанічний сад імені академіка О.В. Фоміна
Київського національного університету
імені Тараса Шевченка
вул. Комінтерну, 1, Київ, 01032

ФОРМУВАННЯ І РОЗВИТОК ПАГОНОВИХ СИСТЕМ *IBERIS SAXATILIS* L. ТА *I. SEMPERVIRENS* L.

Iberis saxatilis L., *I. sempervirens* L., пагонові системи, біоморфа, моноподіальний та симподіальний тип наростання пагонів.

Вивчення структури і розвитку пагонових систем рослин має важливе значення для вирішення теоретичних питань систематики і філогенії, а також для розробки раціональних методів їх вирощування і розмноження. Діагностичні ознаки пагонових систем часто стають вирішальними при визначенні біоморф рослин, особливо тих, яким притаманна морфологічна однотипність, слабка варіабельність кореневої системи та значний поліморфізм надземних структур. Саме до категорії таких рослин належать представники роду *Iberis* L. Отримані дані можуть бути використані при визначенні типів біоморф рослин даного роду.

Матеріал і методика досліджень

Об'єктами досліджень є багаторічні рослини роду *Iberis* L. (*I. sempervirens* L., *I. saxatilis* L.) з колекції Ботанічного саду ім. академіка О.В. Фоміна Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Дослідження проводили протягом 2005-2007 рр. При дослідженнях пагонових систем використовували дані власних спостережень за рослинами в умовах культури (Ботанічний сад ім. академіка О.В. Фоміна, м. Київ), а також за рослинами з природних місцезростань (Гірський Крим). Пагонові системи рослин, їх структуру і формування досліджували на основі понятійного апарату наукових концепцій І.Г. Серебрякова [4, 5], А.П. Хохрякова і М.Т. Мазуренко [3,6,7], В.М. Голубєва [1,2].

Результати дослідження та їх обговорення

Структурна основа пагонових систем досліджених рослин складається із скелетної вегетативної частини і короткоживучої репродуктивної, що представлена суцвіттями.

Встановлено, що у рослин *I. sempervirens* в умовах культури протягом першого і другого років життя (прегенеративний період) наростання головного пагону (проростки, ювенільні рослини) і бічних пагонів другого порядку (іматурні рослини) відбувається за моноподіальним типом. Як правило, на другий рік життя у віргінільних рослин починається інтенсивне бічне базитонне галуження, пагонова система у цей період складається із довгометамерних вегетативних пагонів (діаметр пагонів 0,15-0,25 см, довжина міжвузлів 0,3-0,6 см). У весняний період на початку вегетації спостерігається інтенсивне наростання пагонів з довгометамерними ділянками; формування листків, характерних для дорослих рослин. Протягом літнього періоду листки на базальних частинах пагонів поступово відмирають. Наростання пагонів у посушливий період (липень-серпень) уповільнюється, утворюються короткометамерні ділянки пагонів. Восени на термінальних ділянках пагонів утворюються "розетки" листків. Починаючи з третього року життя (генеративний період) на апікальних ділянках поліциклічних вегетативних пагонів регулярно формуються бічні репродуктивні дициклічні пагони. Моноподіальний тип наростання пагонової системи змінюється симподіальним. В окремі роки після завершення періоду вегетації (III декада листопада – I декада грудня) аномально теплі погодні умови стимулюють розвиток апікальних меристем репродуктивних пагонів, спостерігається вихід верхівок репродуктивних пагонів з-під щільно скручених верхівкових листків і навіть поява генеративних бруньок (наприклад, під час тривалої відлиги взимку 2006-2007 рр.). Сформовані з осені репродуктивні пагони перезимовують і

продовжують свій розвиток навесні наступного року (звичайно у II-III декаді квітня). Під час префлорального розвитку репродуктивні пагони короткометамерні. Після інтенсивного наростання головної осі суцвіття репродуктивні пагони значно видовжуються, стають довгометамерними, досягаючи 15-20 см завдовжки. На довгометамерних ділянках під суцвіттям формуються листки іншої форми і менших розмірів порівняно з листками на вегетативних пагонах. На одному вегетативному пагоні може утворюватись до 7 репродуктивних пагонів. Після закінчення плодоношення (III декада червня - I декада липня) репродуктивні пагони цілком відмирають. Репродуктивні пагони рослин цього виду не беруть активної участі у формуванні пагонової системи, виконуючи лише функцію репродукції.

У рослин *I. sempervirens* протягом перших чотирьох років життя розвивається лише система головного кореня. Довжина головного кореня чотирирічних рослин досягає 24-26 см, діаметр біля кореневої шийки - 0,6-0,9 см. У рослин п'ятого і наступних років життя за певних умов (полив у посушливий період, відсутність механічної обробки ґрунту) на базальних плагіотропних ділянках бічних пагонів, напівзанурених у верхній шар ґрунту, утворюються додаткові корені, які функціонують одночасно з системою головного кореня. Додаткові корені недостатньо розвинуті, більша їх частина звичайно відмирає протягом зимового сезону, хоча за умов теплої зими чи наявності тривалого і стійкого снігового покриву ці додаткові корені зберігаються; рослина поступово починає набувати вигляду компактної "куртини" діаметром близько 1 м, зберігаючи систему головного кореня. Тобто, за певних умов рослин стають вегетативно-рухливими, моноцентричний тип біоморфи змінюється на неявнополіцентричний. Під час експедицій до Криму на території Нікітського ботанічного саду (м. Ялта) ми спостерігали розростання рослин *I. sempervirens*: окремі добре розвинуті бічні пагони видовжувались до 0,5 м, їх плагіотропні частини, контактуючи з поверхнею ґрунту, активно вкорінювались, утворюючи парціальні "кущі" з добре розвинутою кореневою системою; зв'язок із материнською рослиною при цьому не втрачався, за виключенням випадків механічного пошкодження. Отже, рослини *I. sempervirens* в умовах Нікітського ботанічного саду (середземноморський тип клімату з теплою і вологою зимою) є вегетативно рухливими, що призводить до часткової неспеціалізованої дезінтеграції особин і формування біоморфи неявно-поліцентричного типу. Для біоморф цього типу характерна відсутність спеціалізованих пагонів розростання, рослини мало рухливі, хоча і мають декілька центрів розростання. В умовах Головного ботанічного саду м. Москви (континентальний тип клімату з досить тривалим зимовим періодом), за усім повідомленням Р.А.Карпісонової, у рослин *I. sempervirens* п'ятого року життя верхівки головного кореня відмирають, проте укорінення бічних пагонів і утворення додаткових коренів не спостерігається. Тобто, рослини стали вегетативно-нерухливими, у них зберігався моноцентричний тип біоморфи. Отже, для рослин *I. sempervirens* характерна варіабельність біоморфоструктур у різних умовах існування, яка має важливе адаптивне значення і свідчить про високу інтродукційну здатність рослин даного виду.

У рослин *I. sempervirens* вік окремого пагону можна визначити шляхом підрахунку кількості річних приростів. Як вже зазначалося вище, протягом року вегетативні поліциклічні пагони звичайно мають два періоди росту: протягом квітня-червня пагін активно наростає і утворює ділянку з відносно довгими міжвузлями (0,5-0,8 см завдовжки при діаметрі стебла 0,25 см). У липні-серпні наростання пагонів значно уповільнюється, майже зупиняється й утворюються ділянки із вкороченими міжвузлями. Отже, чергування на пагоні ділянок з довгими (довгометамерні ділянки) та короткими (короткометамерні ділянки) міжвузлями дозволяє простежити ритміку наростання і вік окремого поліциклічного пагону. Сукупність однієї довгометамерної і однієї короткометамерної ділянки разом складає річний приріст пагону.

Багаторічні пагони складають скелетну основу пагонової системи рослин *I. sempervirens*. З часом базальні і середні частини багаторічних пагонів потовщуються і дерев'яніють. У п'ятирічних пагонів діаметр базальної частини досягає 0,5-0,7 см. Базальна частина такого пагону, на відміну від апікальної трав'янистої, характеризується відсутністю листків, більшим діаметром, здерев'янінням. Протягом періоду досліджень рослин даного виду ми спостерігали скелетні осі, утворені пагонами другого і третього порядків. Заміна їх скелетними осями, утвореними пагонами наступних порядків, відбувалась здебільшого внаслідок дії зовнішніх факторів на апікальну частину багаторічних пагонів (обламування, обмерзання тощо).

У праці М.Т.Мазуренко і А.П.Хохрякова [3], присвяченій вивченню структури і морфогенезу кущів і кущиків, наведено коротку характеристику будови і розвитку пагонової системи *I. saxatilis in situ*. Авторами вказано, що основною одиницею морфогенезу, з якої

складається "скелет" особини, є вегетативний приріст дициклічного пагону. Перший приріст - завдовжки до 5 см, із вузькими листками, зібраними у розетки на верхівках пагонів. Другий (весняний) приріст – репродуктивний (китицеподібне суцвіття), майже безлистий, до 15 см завдовжки, відмирає після плодоношення. Пагони продовження (від 1 до 5) розвиваються у пазухах розеткових листків. Серед них виживають і стають у подальшому скелетними осями не більше двох. На десятирічних і більш старих гілках утворюються пагони доповнення, проте це не змінює основного характеру наростання і галуження верхівки рослини.

Наші спостереження в цілому підтвердили наведені вище дані стосовно формування і розвитку пагонової системи рослин даного виду. У рослин *I. saxatilis* в умовах культури наростання пагонової системи протягом першого року життя (прегенеративний період) відбувається за моноподіальним типом. Проростки і ювенільні рослини мають ортотропний напрямок росту головного пагону. Іматурний віковий стан не простежується. У віргінільних рослин протягом періоду вегетації напрямок росту головного пагону змінюється: базальна і середня частини пагону плагіотропні, верхівка ортотропна. Головний пагін безрозетковий, довгометамерний, вкритий листками. На плагіотропній частині головного пагону формуються від 2 до 8 бічних пагонів другого порядку, серед яких домінуючими стають 1 - 3. Наприкінці періоду вегетації першого року довжина головного пагону досягає 6-10 см, галуження не перевищує другого порядку; листки у базальній частині відмирають; на термінальних частинах пагонів спостерігається скорочення довжини міжвузлів і формування "розетки" з листків. Навесні наступного року (другий рік життя, генеративний період) на апікальних ділянках головного і домінуючих бічних пагонів розвиваються ортотропні репродуктивні пагони представлені видовженими суцвіттями завдовжки 5-10 см. Суцвіття мають вигляд щільної щиткоподібної китиці, яка злегка видовжується протягом цвітіння. Після закінчення плодоношення репродуктивні пагони цілком відмирають до зони інновації (апикальна частина вегетативного приросту попереднього року). У зоні інновації в пазухах листків восени формуються від 1 до 6 бічних пагонів, з яких продовжують свій розвиток тільки 1-2. Наступного року ці пагони розвиваються за дициклічним типом і також стають репродуктивними. Вегетативні прирости дициклічних пагонів у подальшому дерев'яніють і стають основою пагонової системи рослини, поступово збільшуючи її лінійні розміри та розширюючи площу зростання. Моноподіальний тип наростання пагонів рослин першого року життя змінюється симподіальним, оскільки на головному пагоні на другий рік формується термінальне суцвіття, після відмирання якого у зоні інновації утворюються 1-2 замінюючих пагони наступних порядків, які повторюють цикл розвитку материнського пагону. Таким чином, для рослин *I. saxatilis* першого року життя (прегенеративний період) характерне моноподіальне наростання, яке на другий рік (генеративний період) змінюється симподіальним. Вегетативні прирости дициклічних репродуктивних пагонів у подальшому дерев'яніють і стають основою пагонової системи рослини.

Варто зауважити, що в умовах культури у особин *I. saxatilis* четвертого і подальших років життя, на відміну від рослин *I. sempervirens*, не спостерігається вкорінення базальних плагіотропних частин пагонів. В природних умовах (Гірський Крим, Нікітська яйла, 1100-1200 м н.р.м.) ми також не спостерігали вкорінення базальних частин пагонів, занурених у ґрунт. Рослини *I. saxatilis in situ* та *ex situ* є вегетативно-нерухливими й відносяться до моноцентричного типу біоморфи.

У багаторічних рослин роду *Iberis*, на відміну від однорічників, моноциклічність пагонів змінюється ди- і поліциклічністю, що дозволяє рослинам переживати несприятливі періоди року. Можливою причиною цього явища, за В.М. Голубєвим [2], є несприятливі для життєдіяльності рослин умови існування: посушливий і спекотний літній період та холодний зимовий.

Висновки

Освою основу пагонової системи рослин *I. sempervirens* складають моноподіально наростаючі поліциклічні анізотропні вегетативні пагони, на апікальних ділянках яких щорічно розвиваються бічні дициклічні ортотропні репродуктивні пагони, які після плодоношення цілком відмирають.

Освою пагонової системи рослин *I. saxatilis* складають вегетативні здерев'янілі прирости симподіально наростаючих дициклічних репродуктивних пагонів.

У багаторічних рослин роду *Iberis*, на відміну від однорічних, моноциклічність пагонів змінюється ди- і поліциклічністю.

ЛІТЕРАТУРА

1. Голубев В.Н. Морфогенетический анализ структуры поликарпической системы побегов покрытосеменных в эволюционном ряду жизненных форм от деревьев к травам //Бюл. МОИП. - 1973. - Т.78 (5). - С. 90-106.
2. Голубев В.Н. О генезисе структурно-биологических типов генеративных побегов древесно-кустарниковых растений субтропиков из некоторых таксонов //Структура флоры и растительности Крыма. Сборн. Научн. тр. - Ялта: УААН ГНБС, 1997. - Т. 117. - С.21-32.
3. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарников. -М.: Наука, 1977.- 160с.
4. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. - М.: Высшая школа, 1962. - 378 с.
5. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение. // Полевая геоботаника. Т.3. - М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1964. - С. 146-208.
6. Хохряков А.П. Биоморфология репродуктивных органов растений // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. - М.: Прометей, 1994. - С. 121-122.
7. Хохряков А.П., Мазуренко М.Т. Бластоид - элементарный блок побеговых растений // Жизненные формы: онтогенез и структура. - М.: Прометей. - 1993. - С. 118-122.

Rudik G. O., Vozhyuk L. M.

STRUCTURE AND DEVELOPMENT OF SHOOT SYSTEMS OF *IBERIS SAXATILIS* L. AND *I. SEMPERVIRENS* L.

The results of investigations of the structure and development peculiarities of shoot systems of *Iberis saxatilis* L. and *I. sempervirens* L. are given. The obtained data may be used for the definition of the life-form type and for the systematic and phylogeny of the genus *Iberis* L.

Надійшла 28.11.2007 р.