

УДК 581.3+581.143.28:582.998.2

В.І. Парпан, Н.В. Кокар

**ОНТОМОРФОГЕНЕЗ ТРАВ'ЯНОГО БАГАТОРІЧНИКА
CENTAUREA JACEA L. (ASTERACEAE)**

Парпан В.І., Кокар Н.В. **Онторморфогенез трав'яного багаторічника *Centaurea jacea* L. (Asteraceae)** // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 193-201.

В статье приведены результаты многолетних исследований по изучению онтоморфогенеза вегетативно подвижного растения *Centaurea jacea* L. на Прикарпатье. Детально описаны аклональный и клональный этапы прохождения ним большого жизненного цикла, включая возрастные периоды и возрастные состояния. Широко освещён вопрос формирования и развития короткого корневища, а также фазы прегенеративного и, частично, постгенеративного кущения.

Parpan V.I., Kokar N.V. **Ontomorphogenesis of grass renascent *Centaurea jacea* L. (Asteraceae)** // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 193-201.

The article deals with the results of long-lived researches on the learning of the ontomorphogenesis of vegetative mobility plant – *Centaurea jacea* L. (Asteraceae) in the Ciscarpathian region. In detail aclonal and clonal stages of passing by him large life cycle is described, including age-dependent periods and age-dependent states. The question of forming and development of short rhizome is widely lighted up, and also phase of pre-generative and, partly, post-generative branching.

Вивчення онтоморфогенезу має дуже важливе теоретичне значення для розкриття загальних біологічних питань формування, росту і розвитку рослин в залежності від абіотичних і біотичних факторів навколишнього середовища. Дослідження індивідуального розвитку відповідних життєвих форм рослин дає багатий матеріал та можливість виявити вразливі, критичні етапи в житті конкретного виду.

Нашою метою було вивчення великого життєвого циклу *Centaurea jacea* L. для виявлення особливостей формування її морфологічних структур, тривалості життєвого циклу та окремих етапів розвитку в умовах Передкарпаття.

Матеріали і методи досліджень

Об'єктом досліджень був обраний вид *Centaurea jacea*, що відноситься до родини Asteraceae, підродина Tubuliflorae, роду *Centaurea* [11]. В Україні рід представлений 63 видами, які належать до 9 підродів.

Найбільш анцестральним типом роду слід вважати підрід *Jacea* Juss., а саме, його секцію *Jacea* Науек, що має найпростіший, недиференційований придаток листочка обгортки [2].

C. jacea – трав'яний багаторічник, який належить до середземноморського за походженням та середземноморсько-причорноморського за сучасним поширенням підроду *Jacea* [2, 11]. За відношенням до едафічних, орографічних та ценотичних факторів характеризується широкою екологічною амплітудою. Зростає на луках, лісових галявинах, по узліссях та чагарниках, по берегах водойм (озер і рік), на

узбіччях доріг, кам'яних насипам, досить часто в передгір'ї та зоні гірських лісів Карпат та Криму, у східних лівобережних районах Лісостепу і Степу [2]. Дуже гарний медонос. З її листків отримують жовту фарбу. Використовують в традиційній медицині як діуретичний, жовчогінний та протизапальний засіб при ревматизмі, екземі, артриті та інших захворюваннях [12].

Онторморфогенез рослини вивчали за методикою Т.О. Работнова [5] та І.Г. Серебрякова [6] з доповненнями Й.М. Берка [1], що стосуються відображення великого життєвого циклу вегетативно рухливих рослин, які в онтоморфогенезі рано переходять до вегетативного розмноження [1, 5, 8]. Експеримент проводили як у природних місцевиростаннях виду, так і в лабораторних умовах, що дозволило простежити фенологічні етапи розвитку виду та виділити характерні ознаки всіх його вікових станів. Біоморфологічну характеристику рослин визначали на основі вимірів 25 особин.

Результати досліджень та їх обговорення

C. jacea є вегетативно малорухливим короткочореним видом, що значно поступається довгочореним за енергією вегетативного розмноження. Тому весь її великий життєвий цикл можна поділити, за Й.М. Берком [1], на два великі етапи – аклональний (особини насінневого походження) та клональний (особини-клоністи).

Аклональний етап великого життєвого циклу включає такі вікові періоди [10].

Латентний період. Насіння *C. jacea* – циліндрична сім'янка сірувато-бурого кольору, гола, гладка, блискуча, без чубка, за формою довгасто-яйцевидна. Її довжина 3-3,5 мм, товщина – 1,5-1,8 мм (рис. 1.1).

Віргінільний період. Насіння *C. jacea* проростає в безсніжні-квітні після тривалої дії низьких температур. У відкритому ґрунті в умовах природної вологозабезпеченості з'являються сходи. Проростання насіння надземне. Гіпокотиль довгий, його середня частина з'являється на поверхні ґрунту. У проростків (р1) гіпокотиль і зовнішня поверхня сім'ядолей слабо опушена. В середині квітня довжина гіпокотіля становить 16,1-17,2 мм, товщина – 0,4-0,5 мм; довжина сім'ядолей – 9-10,9 мм, ширина – 0,17-0,19 мм. Сім'ядолі черешкові, оберненояйцевидні з тупим кінцем на верхівці. Ростуть швидко, переважно в ширину. У 7-8-добових проростків починається галуження зародкового корінця (рис. 1.2).

У квітні відбувається перехід рослини у ювенільний віковий стан (j). Розгортається перша пара листкових пластинок з довжиною 4,3-4,4 мм і шириною – 1,9-2,4 мм. Вони черешкові, видовжено-ланцетні, павутинисто опушені, з рівним краєм та загостреною верхівкою. Ріст пластинок сім'ядолей в цей час сповільнюється і вони розташовуються майже паралельно до поверхні ґрунту. Сім'ядолі досягають 12,4-13,3 мм завдовжки та 2,2-2,3 мм завширшки, функціонують тривалий час (довше 1 місяця) (рис. 1.3).

Помітно змінюється структура надземних та підземних органів (рис. 1.4). З'являються окремі дорослі риси в структурі пагона, проте зберігаються й окремі елементи первинного пагона – іматурна рослина (im).

В нижній зоні гальмування та зоні відновлення формується невелика розетка з вкороченими міжвузлями і досить великими листками. Листки розетки – це листки нижньої формації. Вони черешкові, продовгувато-овальні, крупно-зубчасті, павутинисто опушені, на верхівці загострені. Прикореневі листки відмирають, а

міжвузля розташовані вище розетки витягаються формуючи молодий вегетативний напіврозетковий пагін. Спостерігається початок бічного галуження в зоні збагачення (травень). Галуження головного пагона – моноподіальне з спіральним (черговим) розташуванням бічних відгалужень. Послідовність розвитку бруньок у пагони другого порядку базипетальна. Листкорозташування на бічних пагонах, як і на головному – спіральне. Величина листків у волошки лучної зумовлена їх положенням на пагоні – вони поступово зменшуються в розмірах від основи до верхівки пагона (рис. 1.5).

У червні *C. jacea* переходить до дорослого вегетативного вікового стану (v). На цьому етапі з'являються всі риси характерні для цього виду життєвої форми. Рослина має дорослі листки середньої формації, частина з яких черешкові, інша – сидячі; за формою видовженоланцетні, на верхівці загострені, по краю з одним-двома великими зубцями. Стає помітним потовщення нижньої частини стебла та головного кореня. Коренева система на цьому етапі розвитку вже добре сформована. Ріст головного кореня сповільнюється, проте прискорюється у коренів другого і третього порядків. У верхній ділянці зони відновлення з бруньок починають розгортатися інтравагінальні пагони – клоністи, розвиток яких гальмується переходом рослини до генеративного стану (рис. 1.6).

Генеративний період. У молодих генеративних рослин (g_1) на верхівці головної осі в липні з'являється суцвіття – кошик. Квітки лілово-пурпурового кольору. Обгортка 13-20 мм завдовжки та 10-20 мм завширшки, бурувата, з довгастояйцевидних шкірястих зелених листочків. Придатки зовнішніх і середніх листочків обгортки темно-коричневі або сріблясті, цілісні, довготорочкуваті, округлі; по краях неправильнозубчасті або торочкуватозубчасті, не збігають на краї листочків.

На цьому етапі процеси новоутворення переважають над відмиранням, численними є бічні пагони, кількість яких коливається від 4 до 13, що пов'язано зі збільшенням кількості генеративних пагонів. Продовжується видовження міжвузль. Формуються листки верхньої формації, що знаходяться в верхній частині зони збагачення та верхній зоні гальмування. Вони сидячі, видовжено-ланцетні, цілісні, павутинисто опушені, на верхівці загострені. На бічних пагонах починається розвиток суцвіть. На час масового цвітіння відмічається здерев'яніння нижньої частини стебла, що охоплює перше-третє міжвузля головного пагона (рис. 1.7).

Зрілість генеративних рослин (g_2) настає у серпні – вересні. Довжина базальної частини стебла на цей час варіює у межах 2,79-6,54 см. Довжина головної осі пагона коливається від 37,9 до 98 см. Стрижнева коренева система в цілому невелика, складається з дерев'янистого, короткого, гіллястого головного кореня та численних бічних. Початок визрівання насіння припадає на кінець серпня. Плодоносять рослини одночасно із закінченням цвітіння. Масове відмирання рослин пов'язане з різким похолоданням наприкінці жовтня (рис. 1.8).

Після завершення цвітіння та плодоношення вся надземна частина пагона відмирає до поверхні ґрунту. Тканини пагона піддаються руйнуванню внаслідок некротичних процесів. *C. jacea* властиве акропетальне відмирання пагона – некротичні процеси починаються виключно зверху і розповсюджуються до базальної частини пагона, а саме до органів інновації, які блокують їх подальший розвиток (рис. 1.9). У ґрунті залишається тільки її базальна частина – нижня зона гальмування та зона відновлення з бруньками відновлення, що входять до складу короткометамерного кореневища і функціонують не більше 3-4 років (рис. 1.10).



Рис. 1. Великий життєвий цикл волошки лучної – акюніста: 1 – насіння (se); 2 – проростки (p); 3 – ювенільні (j); 4 – іматурні (im); 5 – молоді вегетативні (v_1); 6 – дорослі вегетативні (v_2); 7 – молоді генеративні (g_1); 8 – зрілі генеративні (g_2); 9 – старі вегетативні (ss); 10 – сенильні (s). Відмерлі частини пагона заштриховані.

У *C. jacea* область формування пагонів кушіння – клоністів, співпадає з дугою вкорочених міжвузль, що знаходиться в зоні відновлення.

У результаті досліджень встановлено, що у *C. jacea* спостерігається прегенеративне кушіння головної осі, яке відбувається у рослини в травні-червні, коли вона ще не досягла генеративної фази (рис. 1.6), та частково виражене постгенеративне осіннє і рідше – весняне пагоноутворення у верхніх ділянках зон кушіння генеративних пагонів, що відцвіли [8].

C. jacea притаманне змішане відновлення, яке відбувається за рахунок формування з бруньок відновлення пагонів відновлення – екстравагінальних та інтравагінальних (рис. 1.10).

Екстравагінальні пагони утворюються з бічної бруньки діагеотропно – це короткокореневищні пагони. Інтравагінальні пагони утворюються з бруньки, що росте апогеотропно - паралельно материнській осі [6, 9].

У *C. jacea* кореневище формується з бруньки, що розташована в зоні відновлення [7]. Брунька відновлення має конусоподібну форму та міцні тканини для кращого просування в твердому субстраті. З неї формується екстравагінальний пагін, який росте діагеотропно, пробиваючи своєю верхівкою піхву покривного листка. Довжина міжвузль екстравагінальних пагонів є незначною, так як і інтенсивність їх наростання, в результаті чого формується коротке кореневище і рослина, відповідно, називається короткокореневищною [6].

Крім співвідношення довжин міжвузль важливо врахувати, що ці пагони мають виключно підземне походження – це гіпогеогенні кореневища. Вони розвиваються з бруньок відновлення, що розташовані під ґрунтом, як спеціалізовані підземні органи, що несуть безбарвні луски, в пазухах яких закладаються бруньки, з яких розвиваються підземні і надземні пагони. Також в їх вузлах закладаються додаткові корені – контрактильні. Ці корені виникають в результаті пристосувань до перенесення холодних зим, оскільки вони направлені на заглиблення зимуючих частин рослини глибше в ґрунт. Контрактильні корені мають навесні вигляд довгих, товстих та м'ясистих коренів молочного забарвлення, з досить розвинутою механічною тканиною. Восени вони висихають, стають темно коричневими і значно скорочуються в довжину. При цьому виникають сили, що втягають в ґрунт зимуючі бруньки відновлення, корені та кореневище.

Навесні (початок квітня) наступного року екстравагінальний пагін виходить верхівкою на поверхню ґрунту, утворюючи розетку зелених асимілюючих листків, тобто він змінює свій напрям росту з підземного-плагіотропного на надземне-ортотропне. Розвиваючись таке кореневище не проходить фотофільної фази. Розеткова частина незначна (зимує), листки в цій зоні великі, черешкові, цілокраї, видовженоланцетні, з загостреною верхівкою, опушені. З її верхівкової бруньки виростає продовження цього пагона – напіврозетковий вегетативний (навесні третього року життя – травень), а згодом (червень) з нього формується напіврозетковий генеративний пагін. До часу його цвітіння більша частина прикореневих листків встигає відмерти, а з бруньок відновлення, що розташовані в цій зоні, починають формуватися інтравагінальні пагони, утворюючи розетки з незначною кількістю міжвузль (серпень), які будуть перезимовувати. Таким чином, генеративний напіврозетковий пагін, що утворився в результаті екстравагінального галузнення виглядає як головний у самостійної особини *C. jacea*, яка продовжує

подальше кушіння і відновлення. Власне екстравагінальні пагони – дициклічні: на першому році життя вони зимують в ґрунті; на другому – формують вегетативну розетку з неповним циклом, яка також зимує; на третьому році – напіврозеткові короткочореневищні пагони з повним циклом. Саме екстравагінальні пагони дають початок окремим парціальним кущам (рис. 2).

В рік утворюється одне покоління коротких кореневищ – це головна вісь парціального куща. Формування бічних пагонів на них (інтравагінальних) починається вже на першому році його життя. Цвітіння головної осі парціального куща починається на третій рік його життя, після чого кущ може існувати ще кілька років з останніми на ньому бічними пагонами, а потім повністю відмирає залишаючи тільки сухий пеньок (див. рис. 2).

Висока життєвість кореневищ сприяє швидкому вегетативному розмноженню, але, незважаючи на те, що кореневище є багаторічним пагоном, його підземна частина щорічно відмирає [9, 13]. Кореневище наростає своїм дистальним кінцем і поступово відмирає та руйнується на проксимальному. Головний корінь у *C. jacea* не зберігається.

Влітку (першого року життя) спостерігається пауза в інтравагінальному кушінні, яка співпадає з фазою утворення генеративних органів. Продовжується кушіння в серпні після відцвітання суцвіття – кошика на головній осі, і триває аж до кінця вегетаційного періоду (кінець жовтня – початок листопада). Низькі температури не гальмують цей процес, хоча при вищих температурах він проходить інтенсивніше.

Літньо-осінні пагони кушіння за своїм походженням інтравагінальні, на початковій фазі розвитку (липень-серпень) формують розетку, яка перезимує. Весь цей час розетковий пагін використовує кореневу систему материнського пагона, яка до цього часу вже набуває значних розмірів. Вкорінення бічних пагонів, яке вважають одним з головних ознак кушіння, у неї проходить з різною швидкістю та інтенсивністю. Відсутність вкорінення значно впливає на тривалість їх життя: вони існують недовго і відмирають разом з материнським пагоном. Ті пагони, які вкоренились, стають самостійними і служать для відновлення та розмноження.

Наступного року з верхівкової бруньки розеткового пагона, що перезимував, формується його продовження – видовжений напіврозетковий вегетативний, а згодом і генеративний пагін. Таким чином, інтравагінальні пагони у *C. jacea* є дициклічними: на першому році життя формують вегетативну розетку з неповним циклом, а наступного року – генеративні напіврозеткові пагони з повним циклом (див. рис. 2).

Утворення пагонів з неповним циклом І.Г. Серебряков вважав спеціалізацією. На його думку, вони сприяють інтенсивнішому фотосинтезу рослини, що надзвичайно важливо для забезпечення нормального розвитку генеративних пагонів у майбутньому, а також для повноцінного вегетативного відновлення та розмноження [6].

Пагони в одній зоні кушіння можуть відрізнятися один від одного за кількістю вузлів, ступенем вкоріненості, за розмірами плагіотропної частини, способом росту, за часом утворення їх з бруньок відновлення. Видовжені та вкорочені, ортотропні і плагіотропні, надземні та підземні пагони в системі не є точно спеціалізованими, а представляють собою тільки фазу розвитку одного і того ж пагона [4, 8].

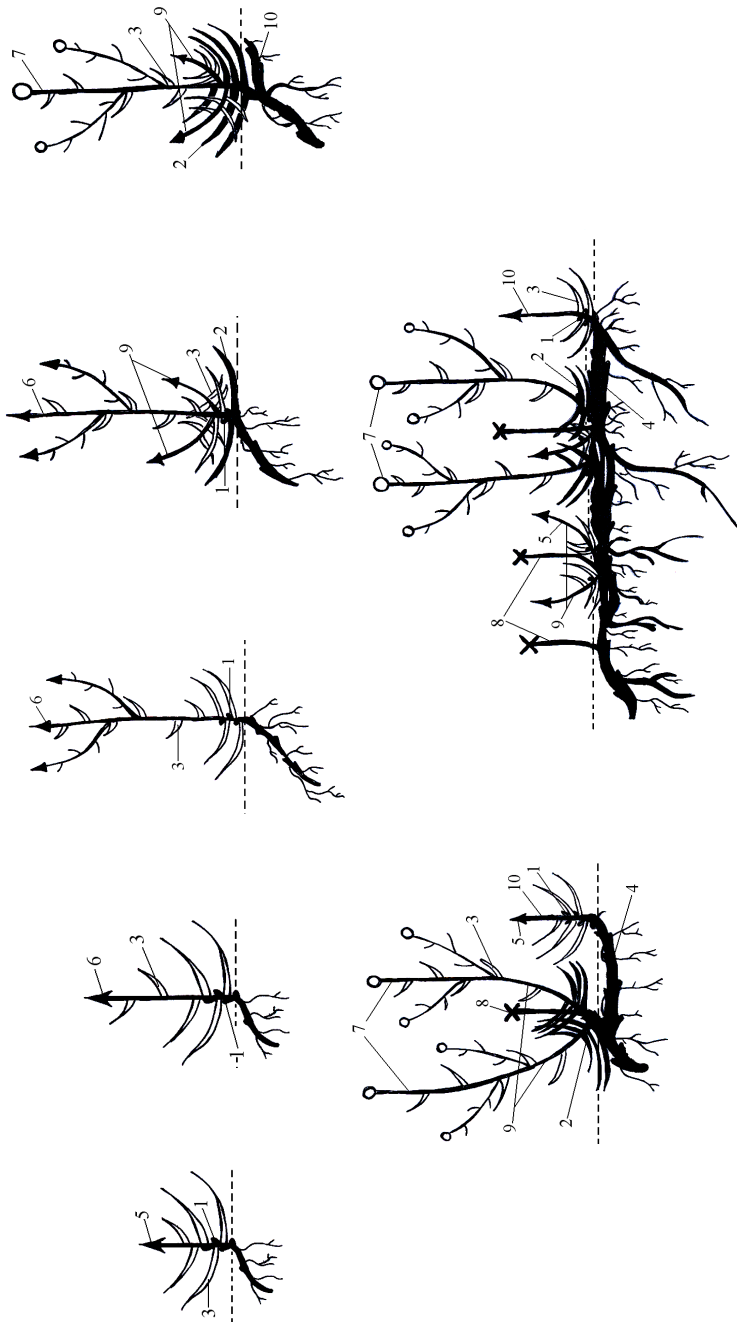


Рис. 2. Схематичне зображення фаз онтоморфогенезу (клоністів) *Centaurea jacea* L., яка переходить до вегетативної рухливості: 1 – брунька відношення; 2 – відмерлий листок; 3 – живий асиміляційний листок; 4 – коротке кореневище; 5 – вегетативний розетковий пагінь; 6 – вегетативний напіврозетковий пагінь; 7 – генеративний напіврозетковий пагінь; 8 – пенюк; 9 – інтравагінальний пагінь; 10 – екстравагінальний пагінь.

Базитонія кущіння є свідченням того, що при змішаному відновленні інтравагінальні пагони майже завжди розташовуються в верхній частині зони кущіння, а екстравагінальні (з більшою кількістю вузлів) – в нижній.

C. jacea притаманне порушення базитонії кущіння, яке пояснюється „правилом відцентрового розвитку екстравагінальних підземних діагеотропних пагонів і дорзовентральністю осей” [8]. Короткочореневищний пагін, загинаючись, утворює дугу вкорочених міжвузль, де розташована зона кущіння. Дуга, що несе бруньки відновлення, має опуклу зовнішню (абаксіальну) і ввігнуту внутрішню (адаксіальну) сторони. Бруньки, що розташовані як на одній, так і на іншій стороні, під час утворення підземних екстравагінальних пагонів ростуть тільки на зовнішню сторону, віддаляючись від материнської осі (див. рис. 2).

Крім повороту кореневищ, в ряді випадків, був відмічений недостатній розвиток бруньок внутрішньої адаксіальної ортостихи зони відновлення, або утворення з них інтравагінальних пагонів, які б чергувались з короткочореневищними плагіотропними пагонами зовнішньої ортостихи. В цьому і заключається порушення базитонії, яке пов'язано з дорзовентральністю зони кущіння.

Біологічний ріст кореневищ тільки в зовнішню сторону сприяє швидкому розростанню особини і захопленню нею площі, а також вегетативному розмноженню. Загальна тривалість великого життєвого циклу *C. jacea* становить приблизно 15-25 років, що безпосередньо залежить від зовнішніх умов її існування.

Висновки

У результаті проведених досліджень встановлено, що у *C. jacea* спостерігається:

1. Прегенеративне кущіння головної осі, яке відбувається у рослини в травні-червні, коли вона ще не досягла генеративної фази (віргінільний період), та частково виражене постгенеративне осіннє і, рідше – весняне пагоноутворення в верхніх ділянках зон кущіння генеративних пагонів, що відцвіли.

2. Змішане відновлення, яке відбувається за рахунок формування з бруньок відновлення пагонів відновлення – екстравагінальних та інтравагінальних.

Власне екстравагінальні пагони – дициклічні: на першому році життя вони зимують в ґрунті; на другому – формують вегетативну розетку з неповним циклом, яка також зимує; на третьому році – напіврозеткові короткочореневищні пагони з повним циклом. Саме екстравагінальні пагони дають початок окремим парціальним кущам.

Інтравагінальні пагони у *C. jacea* дициклічні: на першому році життя формують вегетативну розетку з неповним циклом, а наступного року – генеративні напіврозеткові пагони з повним циклом.

3. Порушення базитонії кущіння, яке спричинено тим, що бруньки під час утворення підземних екстравагінальних пагонів ростуть тільки на зовнішню сторону, віддаляючись від материнської осі.

4. На різних етапах формування клону розгортання з бруньок відновлення екстравагінальних та інтравагінальних пагонів, за їх співвідношенням, досить значно відрізнялось [3]. На початкових етапах формування клону утворення екстравагінальних пагонів переважало над інтравагінальними, потім їх кількість зрівнялась, а в кінцевому результаті на всьому протязі м'ясистого кореневища

спостерігалось утворення тільки інтравагінальних пагонів, що відповідно свідчило про старіння та подальшу загибель клону, оскільки ці пагони вже не вкорінювались.

Наявність у рослини екстра- та інтравагінальних пагонів відіграє важливу роль в житті куща і всієї рослини. Короткокореневищні (екстравагінальні) та інтравагінальні пагони є „внутрішньокущовими”. Вони збільшують тривалість функціонування компактного парціального куща і сприяють закріпленню за ним відповідної площі серед рослин у фітоценозі [4, 8].

1. Берко Й.М. До питання вивчення і періодизації великого життєвого циклу вегетативно рухливих рослин // Укр. бот. журн. – 1976. – Т. 33, № 6. – С. 604-609.
2. Доброчаєва Д.М. Рід 928. Волошка – *Centaurea* L. // Флора УРСР. – Т. XII. – К.: Наук. думка, 1965. – С. 37-93.
3. Злобин Ю.А. К познанию строения клонов *Vaccinium myrtillus* // Ботан. журн. – 1961. – Т. 46, № 3. – С. 414-419.
4. Нухимовский Е.Л. О соотношении понятий «партикуляция» и «вегетативное размножение». // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1973. – Т. 78, № 5. – С. 107-120.
5. Работнов Т.А. Определение возраста и длительность жизни у многолетних травянистых растений // Усп. совр. биол. – 1947. – Т. 24, вып. 1 (4). – С. 133-149.
6. Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И. О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1965. – Т. 70, вып. 1. – С. 67-81.
7. Серебрякова Т.И. Почка как этап развития побега // VII съезд Всесоюз. ботан. общества: тезисы докл. – 1963. – С. 25-26.
8. Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. – М.: Наука, 1971. – 360 с.
9. Смирнова О.В. Некоторые особенности жизненных циклов вегетативно-подвижных растений / Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ // Уч. зап. Пермского пед. ин-та. – 1968. – Т. 64. – С. 153-158.
10. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А., Фаликов Л.Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1976. – С. 14-43.
11. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. – Л.: Наука, 1987. – 439 с.
12. Универсальная энциклопедия лекарственных растений / Сост. И. Пугырский, В. Прохоров. – М.: Махаон, 2000. – 656 с.
13. Шалыт М.С. Методика изучения морфологии и экологии подземной части отдельных растений и растительных сообществ // Полевая геоботаника. – М.; Л.: Наука, 1960. – Т. 2. – С. 369-447.

Прикарпатський національний університет ім. Василя Стефаника,
Інститут природничих наук, м. Івано-Франківськ
e-mail: parpan@il.if.ua