

УДК 581.4:582.374.2:575.16

СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНІ ОСОБЛИВОСТІ *EQUISETUM ARVENSE* L. В ОНТОГЕНЕЗІ

© 2016 р. Л. В. Войтенко, М. М. Щербатюк, І. В. Косаківська

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного

Національної академії наук України

(Київ, Україна)

В огляді проаналізовані й узагальнені результати власних досліджень і літературні відомості про структурно-функціональні особливості одного з найближчих існуючих попередників сучасних насінневих рослин вищої спорової рослини *Equisetum arvense* L. на різних етапах онтогенезу. Особливу увагу приділено дослідженню спорофіту. Розглянуті питання життєвого циклу і феноритму, анатомії і морфології. Представлені узагальнені відомості про будову кореневища, бруньок, весняних спороносних і літніх вегетативних пагонів, стробіла, спор і гаметофіту. Наведено морфометричну характеристику репродуктивних і асиміляційних пагонів і стробіла на різних фенологічних фазах розвитку. Детально проаналізовано будову стебла, анатомічні й ультраструктурні характеристики апексу та ростових зон міжвузлів. Розглянуто стратегію репродуктивного і вегетативного розмноження. Обговорюється роль кремнезему у забезпеченні міцності стебел і гілок, наведені відомості про його локалізацію в органах, тканинах і клітинах рослини. Наголошується, що результати власних досліджень структурно-функціональних особливостей *E. arvense* в онтогенезі і літературні відомості свідчать про доцільність подальшого вивчення адаптаційних змін, що забезпечили існування цього древнього виду за складних мінливих умов довкілля впродовж тривалого часу.

Ключові слова: *Equisetum arvense* L., онтогенез, спорофіт, гаметофіт, морфологія, анатомічна будова

Хвоцеподібні (*Equisetaceae*) належать до однієї з найменш чисельних груп сучасних судинних рослин, проте посідають провідне місце за кількістю і різноманіттям викопних видів (Ryberg et al., 2008; Мосякін, Тищенко, 2010; Husby, 2013). Хвощі (*Equisetum*) утворюють таксономічно ізольований рід, попередники якого з'явилися у девонський період і найбільшого розквіту досягли у період палеозою (Bell et al., 2000; Smith et al., 2006). Результати молекулярно-філогенетичних досліджень дають підставу для включення хвощів разом із папоротеподібними до монофілетичної групи, яка об'єднує найближчих існуючих попередників сучасних насінневих рослин (Pryer et al., 2001; Qiu et al., 2007; Karol et al., 2010). Представники роду *Equisetum* здатні до швидкої колонізації територій, якій сприяє ефективна стратегія репродуктивного й вегетативного розмноження (Мосякін, Тищенко, 2010).

До найбільш поширених видів флори України належить *Equisetum arvense* L., легко помітний завдяки специфічній членистій структурі пагона, що нагадує молоді сосонки (Дідух та ін., 2000). Вид зростає у різних за вологістю екотопах, збагачених оксидами заліза. Належить до цінних лікарських рослин. Вегетативні пагони *E. arvense* містять антиоксиданти (каротиноїди, вітамін С, флавоноїди), органічні кислоти, і ліпіди, а спороносні – вуглеводи, каротиноїди, фенолкарбонові кислоти та їх похідні, азотовмісні сполуки й флавоноїди (Растительные ресурсы, 1996; Mimica-Dukic et al., 2008; Stanjer et al., 2008). Водночас *E. arvense* належить до злісних бур'янів, росте на парових полях і серед посівів зернових культур (Marsh et al., 2000). Хвощі закислюють ґрунт і вважаються природними індикаторами його кислотності (Флора Беларуси, 2009). Величина рН сольової витяжки ґрунту, на якому росте *E. arvense*, становить 4,8 (Бабенко та ін., 2012).

E. arvense рівноспорова багаторічна трав'яниста рослина, у життєвому циклі якої відбувається чергування розвитку незалежного не-

Адреса для кореспонденції: Косаківська Ірина Василівна, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська, 2, Київ, 01601, Україна;
e-mail: phytohormonology@ukr.net

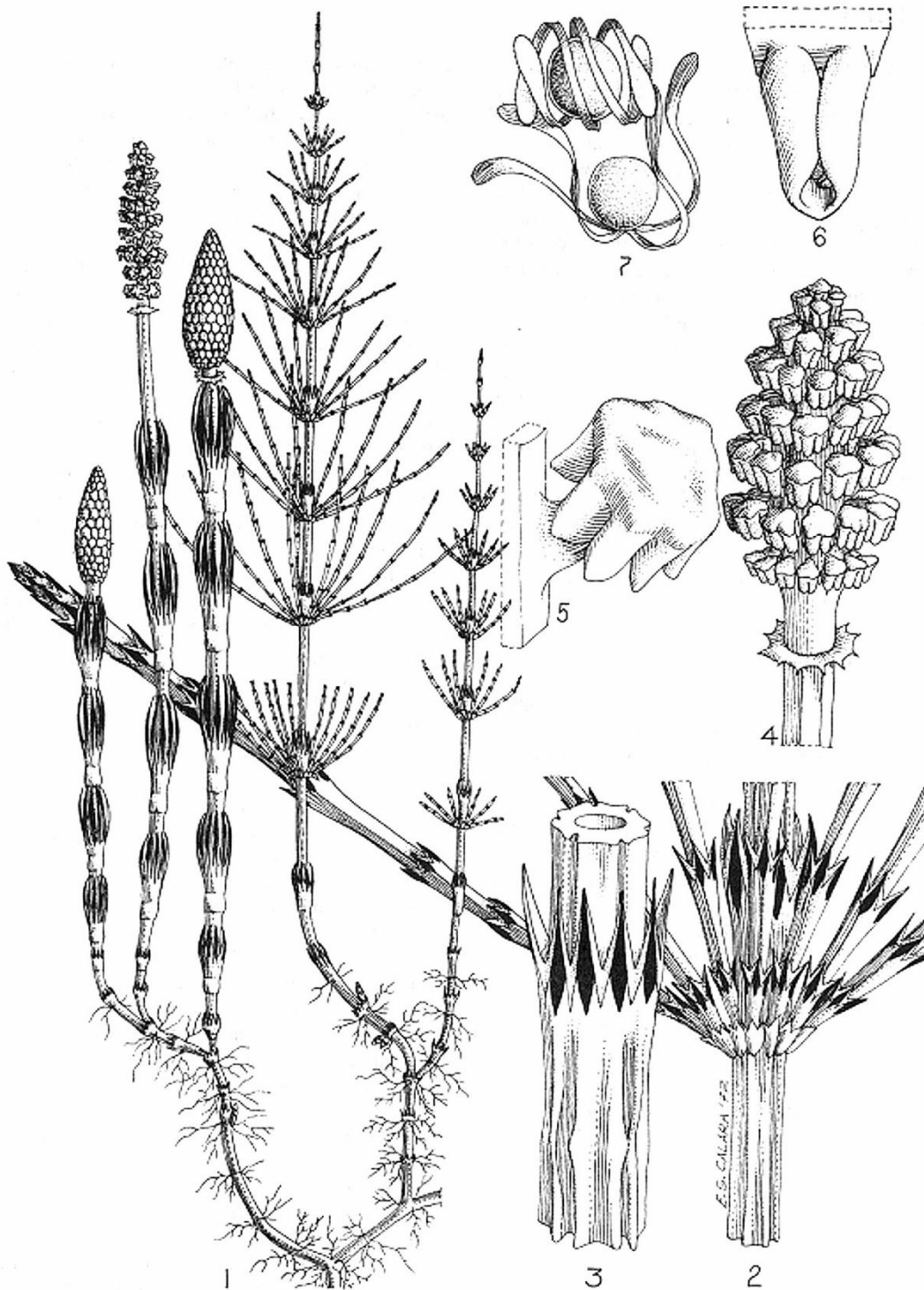


Рис. 1. Репродуктивний і стерильний пагони (1), гілки (2), листки (3), стробіл (4), спорангіофор (5), спорангій (6) та спори з елатерами (7) *Equisetum arvense* L. (адаптовано за: LeRoy et al., 1991).

статевого (спорофіт) і статевого (гаметофіт) поколінь (рис. 1).

Багаторічний спорофіт, який має весняні спороносні та літні асиміляційні пагони, що утворюються на розгалуженому кореневищі і

відрізняються за морфометричними показниками і фізіологічними функціями, переважає у життєвому циклі хвощів. Комплексне дослідження структурно-функціональних особливостей *E. arvense* в онтогенезі не проводилося.



Рис. 2. Фрагмент горизонтального кореневища і пучків вертикальних коренів *E. arvense* з репродуктивними бруньками (А) та крохмалевмісними бульбочками (Б) (власні дані).

Водночас, роботи саме у цьому напрямі дозволять поглибити знання про адаптаційні зміни, що забезпечили існування цього древнього виду за складних мінливих умов довкілля впродовж тривалого часу, і, можливо, проникнути у глибини інтеграційних взаємовідносин гаметофітного і спорофітного поколінь. Це допоможе зробити наступний крок до розуміння еволюційних шляхів утворення вищих насінних рослин. Метою цього огляду є аналіз й узагальнення літературних відомостей і результатів власних досліджень структурно-функціональних особливостей спорофітної фази розвитку *E. arvense*.

Збір матеріалу для дослідження проводився нами в осінньо-зимовий, весняний і літній сезони 2010-2013 рр. на ділянках науково-експериментальної бази Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України «Феофанія» (м. Київ), в Обухівському районі Київської області й у Житомирській області.

Були проведені фенологічні спостереження і морфометричні вимірювання. Структуру поверхні зрізів різних органів *E. arvense* вивчали за допомогою сканувального електронного мікроскопа JEOL JSM-6060 LA. Ультраструктуру клітин вивчали на трансмісійному електронному мікроскопі JEOL JEM-1230. Розміри структур на мікрофотографіях визначали за допомогою програми UTHSCSA Image Tool 3.0. Отримані дані обробляли статистично за допомогою програми Statistica V.10. Відмінності обговорюваних результатів достовірні за рів-

ня значення $p \leq 0,05$ відповідно до критерію Ст'юдента. У таблицях в чисельнику представлені середні арифметичні та їх стандартні помилки, у знаменнику CV – коефіцієнт варіації.

Кореневище

У *E. arvense* горизонтальні, частково здерев'янілі, товсті (діаметр 1-5 мм), буровато-чорні кореневища, розташовані на глибині 0,5-2 м, мають бурі лусковидні листки, довгі міжвузля й вузли, від яких відходять кільця тонких (діаметр менше 1 мм, довжина до 10 см) вертикальних коренів, що проникають в глибші водонесні горизонти, мають зачатки листових поясів і короткі міжвузля (рис. 2).

У роботах інших дослідників відзначалося, що більша частина кореневища *E. arvense*, який росте на піщаному суглинистому ґрунті, локалізована на глибині 25 см, тоді як 10% – на глибині 75-100 см. Масове формування бульбочок на вузлах кореневища відбувається на глибині 50 см, зі збільшенням глибини залягання кореневища маса бульбочок зростає. Через два роки вегетації до 80% кореневища й бульбочок переміщалися до верхнього (25 см) шару ґрунту (Williams, 1979). При вирощуванні *E. arvense* в тепличних умовах маса бульбочок, сформованих впродовж одного вегетаційного сезону, зменшувалася після появи нових пагонів, і проростання пагонів спостерігалось восени, а не влітку, як зазвичай. Не було виявлено залежності і між глибиною залягання кореневища (до 25 см) та кількістю пророслих пагонів, розвиток яких починався пізніше (Williams, 1979).

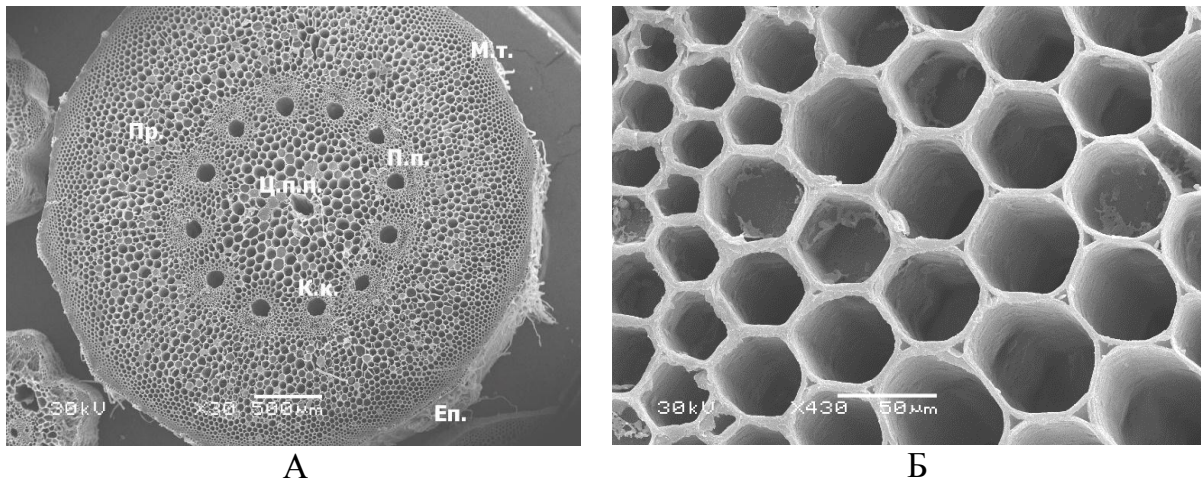


Рис. 3. Поперечний зріз горизонтального кореневища (А) *E. arvense* та збільшені клітини основної паренхіми (Б).

Позначення: Еп. – епідерма, К.к. – каринальні канали, Пр. – паренхіма, П.п. – провідні пучки, М.т. – механічна тканина, Ц.п.п. – центральна повітряна порожнина. Сканувальна електронна мікроскопія (за: Бабенко та ін., 2015).

Показано, що вміст крохмалю у кореневищі нижчий, ніж у бульбочках, однак ініціація росту нових пагонів із нього вища, що зумовлено великою кількістю бруньок, які утворюються на вузлах кореневища і його фрагментах. В цілому здатність до вегетативного розмноження у кореневища залежить від накопичення крохмалю й кількості бруньок (Sakamaki, Ino, 2006).

Форма поперечного зрізу міжвузля кореневища округла з ледь помітними впадинами та ребрами по краю (рис. 3, А). Під епідермою (ризодермою) розташовані дрібні клітини механічної тканини з масивним кутикулярним шаром та шар у 5-6 рядів клітин паренхіми. Вона сформована дрібними товстостінними нездерев'янілими клітинами діаметром $22,3 \pm 4,1$ мкм, клітинні стінки яких пронизані жироподібними речовинами і кремнеземом (Holzhüter et al., 2003) та 10-12 шарами тонкостінних великих клітин діаметром $57,3 \pm 10,0$ мкм основної паренхіми (рис. 3, Б). Темний колір кореневища зумовлений наявністю численних осмієфільних пігментних гранул, ідентифікованих у клітинах мезодерми та поверхневих шарах клітин паренхіми (Бабенко та ін., 2015).

По краю центрального циліндра по колу розташовано 12 провідних пучків з каринальними водонесними каналами. Весь центральний циліндр кореневища також вистелений 7-8 шарами великих тонкостінних клітин паренхіми. В центрі кореневища формується невелика центральна повітряна порожнина (рис. 3).

У другій половині літа у тонкостінних вакуолізованих клітинах основної паренхіми

міжвузлів кореневища в амілопластах накопичуються крохмальні зерна (Бабенко та ін., 2015). З цих клітин формуються запасні кулеподібні чорнуваті бульбочки діаметром 5-7 мм. Крохмаль, як запасна речовина, важливий для проростання весняних пагонів хвоща. Найстаріші ділянки кореневища поступово відмирають і сприяють вегетативному самостійному існуванню багаточисельних рослин від одного клону.

Бруньки

Восени на вузлах кореневищ під листковими піхвами закладаються зачатки бруньок, більшість яких залишаються сплячими, а зачатки коренів в основі бруньок проростають, утворюючи кільця тонких коренів (рис. 4). На одному вузлі кореневища в осінньо-зимовий період (листопад-грудень) нами були виявлені двітри сформовані бруньки, вкриті лусковидними буро-чорними листками довжиною 14-16 мм, розташованими у кілька рядів, які на верхівці замикались у ковпачок. Сплячі бруньки довжиною 5-8 мм і масою 0,3-0,7 г, як правило, розташовані одна проти одної, відходять від основи репродуктивної бруньки, довжина якої становить 24-26 мм, маса 0,83-0,90 г, діаметр 7 мм в екваторіальній частині та по 4 мм біля основи та верхівки бруньки.

На повздовжньому зрізі репродуктивної бруньки видно, що 90% її внутрішнього простору займає зародковий світло-жовтого кольору стробіл з шестигранными спороносними щитками – спорангієфорами, а 10% – меристематичне зародкове стебло з шкірястими, буро-

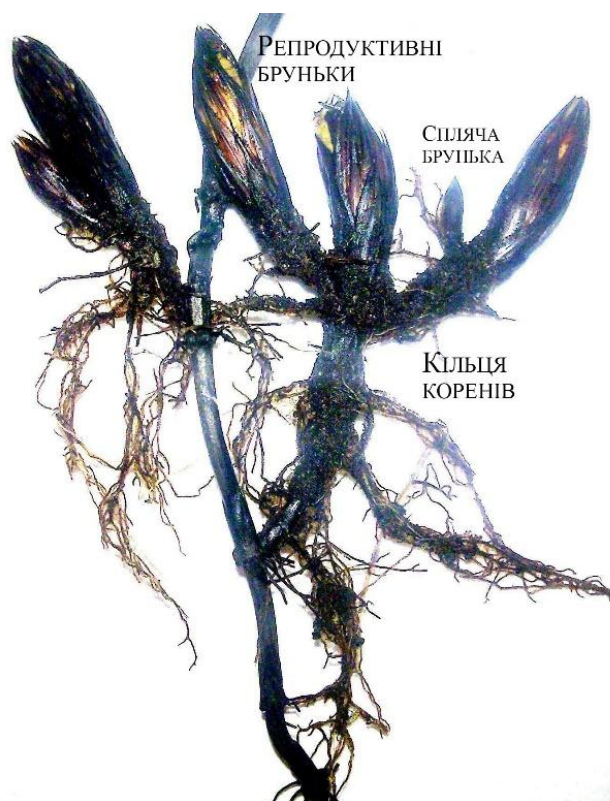


Рис. 4. Репродуктивні й сплячі бруньки на кореневищах *E. arvense* (власні дані).

чорними листками різного віку, розміщеними один над одним. Вузли зближені, витягування міжвузлів не відбувалося (рис. 5).

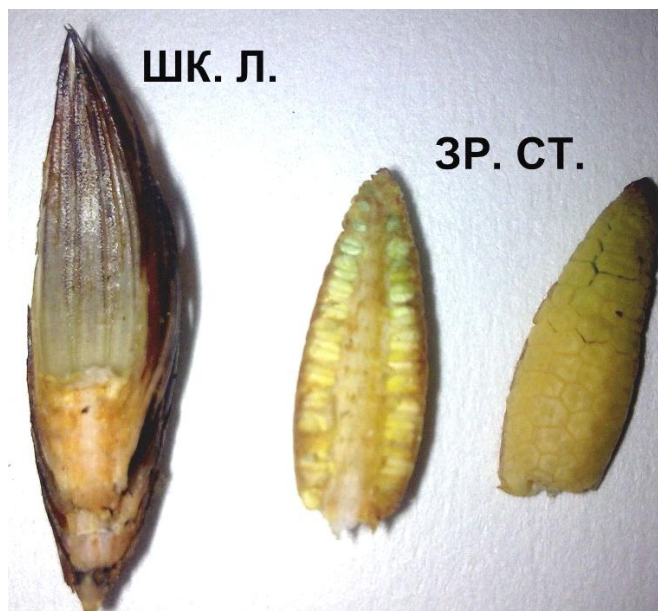
Весняні спороносні пагони

Навесні (березень-квітень) сплячі репродуктивні бруньки інтенсивно проростають (рис. 6, А, Б), формуючи надземні спороносні рожево-білого кольору меристематичні пагони (рис. 6, В) овально-витягнутої форми, які складаються з 6-7 міжвузлів довжиною від 2 до 4 мм з 6-12-ма гладенькими ребрами, розташованими під коричнево-чорними листками, та 6 вузлів. Від вузлів вгору по міжвузлях відходять трубчасті буро-коричневі клиновидні листки, які зростаються у дзвоникоподібні потовщені піхви (рис. 6, Б). Листкові піхви щільно прилягають до міжвузлів у зоні інтеркалярної меристеми, розташованої над вузлами. Кільця утворені з 8-12 шиловидних зубчастих світло-бурих шкірястих частково зрослих (по 2-3) листків. Верхні трикутно-ланцетні зубці загострені, чорно-бурого кольору з білою каймою по краю пластинки (рис. 6, Б). Листки *E. arvense* редуковані до лусочок і за походженням, ймовірно, є мегафілами (Рейвн и др., 1990). Згодом краї листків всихають і основна фотосинтетична активність спостерігається у хлоренхімі міжвузлів стебла, розміщеній безпосередньо під епідермою (Stern et al., 2003).

Темпи росту репродуктивного весняного пагона *E. arvense* у березні повільні і прискорюються до максимуму у другій декаді квітня. Нами була встановлена варіабельність морфо-



А



Б

Рис. 5. Повздовжній зріз репродуктивної бруньки *E. arvense*: А – загальний вигляд; Б – зародковий стробіл (зр. ст.) з спороносними щитками, шкірясті листки (шк. л.) (власні дані).

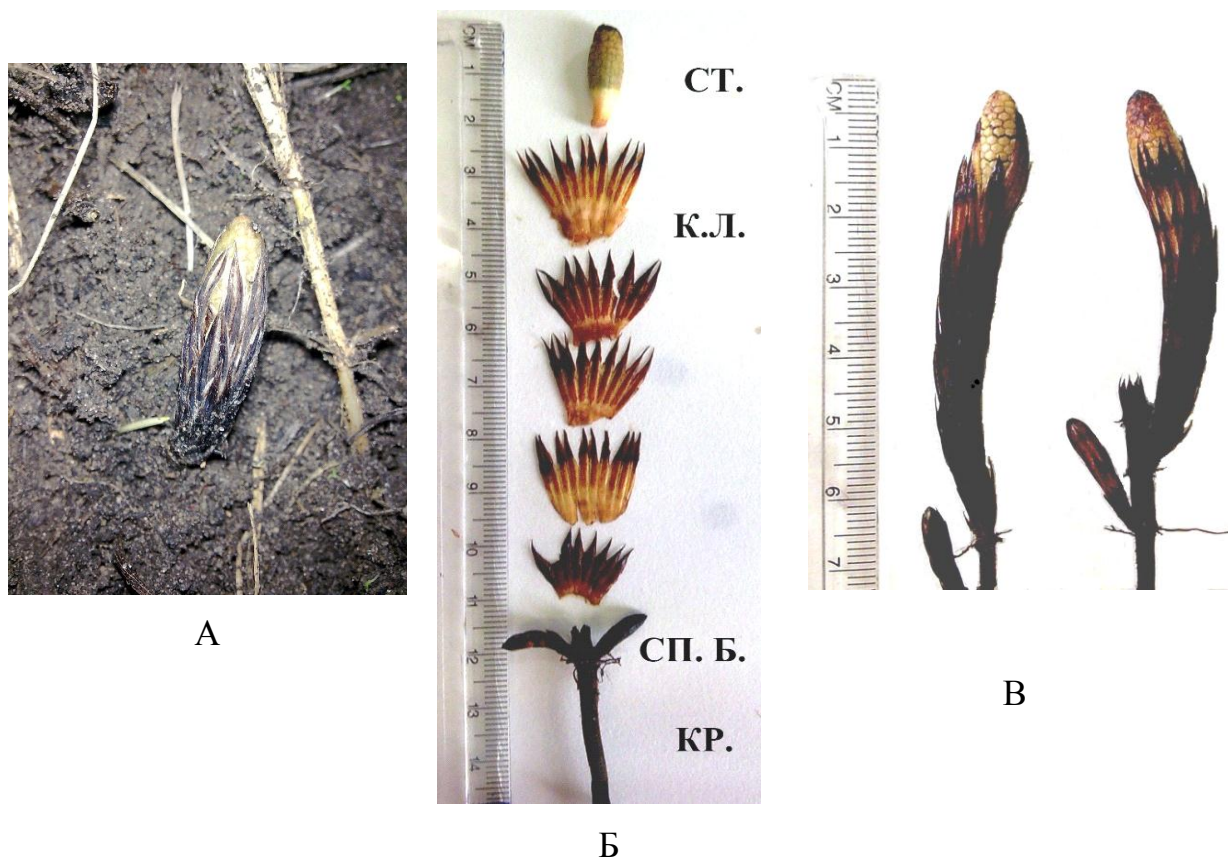


Рис. 6. Проросла репродуктивна брунька (А, Б) та меристематичні пагони (В) *E. arvense*.

Позначення: ст. – стробіл, к. л. – кільця листків, сп.б. – спляча брунька, кр. – кореневище (власні дані).

метричних показників репродуктивного пагона й стробіла *E. arvense* на різних фенологічних фазах розвитку (табл. 1).

Інтенсивність росту репродуктивного пагона *E. arvense* збільшувалася і досягала максимуму у фазі напіввідкритого стробіла ($141,8 \pm 9,10$ мм і $1,87 \pm 0,80$ г). Разом із ростом пагона збільшувалася довжина міжвузлів (рис. 7).

Слід відзначити, що у фазі напіввідкритого стробіла вдвічі збільшилася довжина двох верхніх міжвузлів. У фазу відкритого стробіла, при дозріванні і масовому висипанні спор ріст пагона, видовження міжвузлів й збільшення їхньої ваги припинялися. Поступово збільшувалася довжина кілець листків (рис. 7), розташованих у вузлах вздовж пагона, і їх маса зроста-

Таблиця 1. Морфометрична характеристика репродуктивного пагона та стробіла *E. arvense* на різних фенологічних фазах розвитку (власні дані)

Фенологічна фаза (дата збору)	Пагін без стробіла		Стробіл	
	Довжина, мм	Маса, г	Довжина, мм	Маса, г
Пророслі бруньки (03.04)	$17,3 \pm 2,06$	$0,23 \pm 0,04$	$10,5 \pm 0,53$	$0,36 \pm 0,005$
Меристематичний пагін (13.04)	11,9	17,4	0,1	1,4
Закритий стробіл (19.04)	$56,0 \pm 4,39$	$0,90 \pm 0,16$	$17,1 \pm 1,2$	$0,52 \pm 0,07$
Напіввідкритий стробіл (21.04)	7,8	17,8	7,0	13,5
Відкритий стробіл (25.04)	$88,0 \pm 3,97$	$1,96 \pm 0,12$	$20,0 \pm 1,12$	$0,53 \pm 0,03$
	4,5	6,1	5,6	5,7
	$141,8 \pm 9,10$	$1,87 \pm 0,80$	$30,3 \pm 3,51$	$0,59 \pm 0,11$
	6,4	42,8	11,6	17,0
	$125,0 \pm 7,19$	$1,58 \pm 0,48$	$37,6 \pm 2,22$	$0,83 \pm 0,26$
	5,8	30,4	5,9	31,3

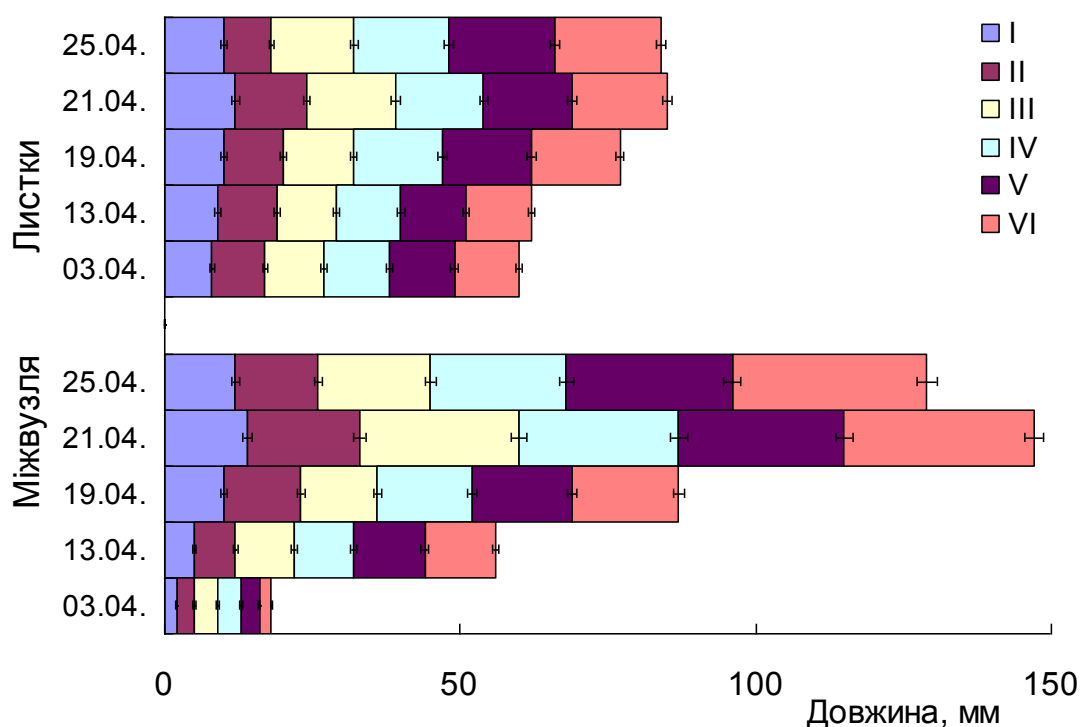


Рис. 7. Довжина I-VI-го (від кореневища) міжвузля та кілець листків репродуктивного пагона *E. arvense* на різних фенологічних фазах росту і розвитку (власні дані).

ла від $0,036 \pm 0,002$ г у фазі проростання репродуктивної бруньки до $0,121 \pm 0,007$ г у фазі відкритого стробіла. Довжина стробіла досягла максимуму у відкритому стані і становила 37,6 мм. Найбільшими показниками накопичення маси сирової речовини характеризувалися стробіли на останній фазі репродуктивного розвитку (табл. 1), що напевно пов'язано із збільшенням маси спор та спорофілів. Нами було встановлено, що на всіх досліджуваних фазах коефіцієнт варіації (CV) довжини пагона мав низький (менше 10%) рівень мінливості (табл. 1). Коефіцієнт варіації маси пагона на початкових етапах розвитку мав середнє значення (до 17%), а на двох останніх фазах репродуктивного розвитку досягав підвищеного рівня мінливості (42,8% та 30,4%, відповідно). Отже, на початкових етапах репродуктивного розвитку маса пагона є мінливою кількісною ознакою.

Показники довжини і маси стробіла характеризувалися меншою мінливістю порівняно з показниками пагона (табл. 1). Так, коефіцієнт варіації довжини стробіла відповідав низькому рівню мінливості на всіх етапах розвитку, за винятком фази проростання бруньки (0,1%). Коефіцієнт варіації маси стробіла змінювався двічі від низького до середнього рівня мінливості і лише на останній фазі ця ознака мала високий показник варіації (31,3%). Маса відкри-

того стробіла загалом належить до неоднорідних, мінливих показників.

Таким чином, спороносні, рожево-бурі, нерозгалужені, членисто-кільчасті репродуктивні пагони *E. arvense* інтенсивно ростуть впродовж квітня до початку травня.

Стробіл, спори та гаметофіт

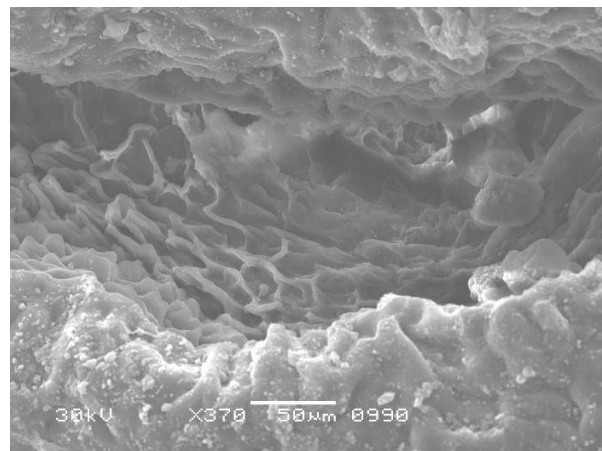
На верхівці весняного спороносного пагона розвивається овально-циліндричний стробіл жовто-бурого кольору з тупою верхівкою. В основі стробіла міститься комірець, який є залишком редукованої піхви листків. На осі стробіла по колу розташовуються спорофіли, або спорангіофори. Кожен спорангіофор (рис. 8, А) має вигляд багатошарової шестикутної пластинки буро-коричневого кольору – щитка (рис. 8, Б), яка кріпиться до осі стробіла за допомогою ніжки. Площа щитка становить $1,45 \pm 0,1$ мм². На внутрішньому боці щитка навколо ніжки розташовано 5-13 довгастих мішкоподібних спорангіїв, які у зрілому віці вкриті одношаровою стінкою. Спорангії розвиваються з групи поверхневих клітин, мають багатошарову стінку, внутрішні шари якої руйнуються до дозрівання спор і товщина стінки скорочується до одного-двох шарів (рис. 8, В). Після припинення росту міжвузлів спороносного пагона (кінець квітня – початок травня) вісь стробіла продовжує видовжуватися, а щільно зімкнені



А



Б



В

Рис. 8. Стробіл *E. arvense* з розкритими дозрілими спорангіофорами (А) та мікрофотографії шестигранних щитків верхівки стробіла (Б) і тканин спорангію, на яких розвивалися спори (В), СЕМ (власні дані).

шестигранні щитки, які прикривають спорангії, поступово розходяться спочатку у нижній частині стробіла (фаза напіввідкритого стробіла) до верхівки (фаза розкритого стробіла), після чого спори висипаються (рис. 8, А).

На гребінчастій поверхні щитка нами були виявлені неповністю розвинені структури, подібні до продихів (рис. 9, А), і скупчення кремнієвих горбкуватих структур, частково занурених у кутикулу (рис. 9, Б). Продихи округлої форми, довжиною $25,4 \pm 2,2$ мкм і шириною $25,8 \pm 2,1$ мкм. Спорангіофори, ймовірно, мають листкове походження, однак в ході еволюції розміщені на них продихи втратили свою функцію і тепер є залишковими рудиментарними структурами.

Порожнину спорангію хвоща польового заповнюють спороцисти, які редуційно діляться, утворюючи тетради кулястих спор брудно-зеленого кольору діаметром $25,3 \pm 1,9$ мкм.

Спори мають три оболонки – ендоспорій, екзоспорій і периспорій і містять багаточисельні хлоропласти із зернами крохмалю. При дозріванні спори утворюють здатні до гігроскопічних рухів парні нитковидні, розширені на кінцях елатери, які щільно закручуються навколо спори (рис. 10, А, Б).

Дозріваючи, спори підсихають, елатери розкручуються, що посилює тиск на стінку висушеного спорангію, внаслідок чого виникає поздовжня щілина, через яку спори, з'єднані елатерами в грудочки, висипаються і підхоплюються вітром. Таким чином відбувається їх розповсюдження (Лотова, 2001).

Спора життєздатна впродовж кількох днів. Потрапивши у сприятливі умови, вона проростає, утворюючи ризодіальну і заросткову (проталіальну) клітини. З останньої формується спочатку ниткоподібний, потім пластинчастий, а згодом і багат шаровий фототрофний зарос-

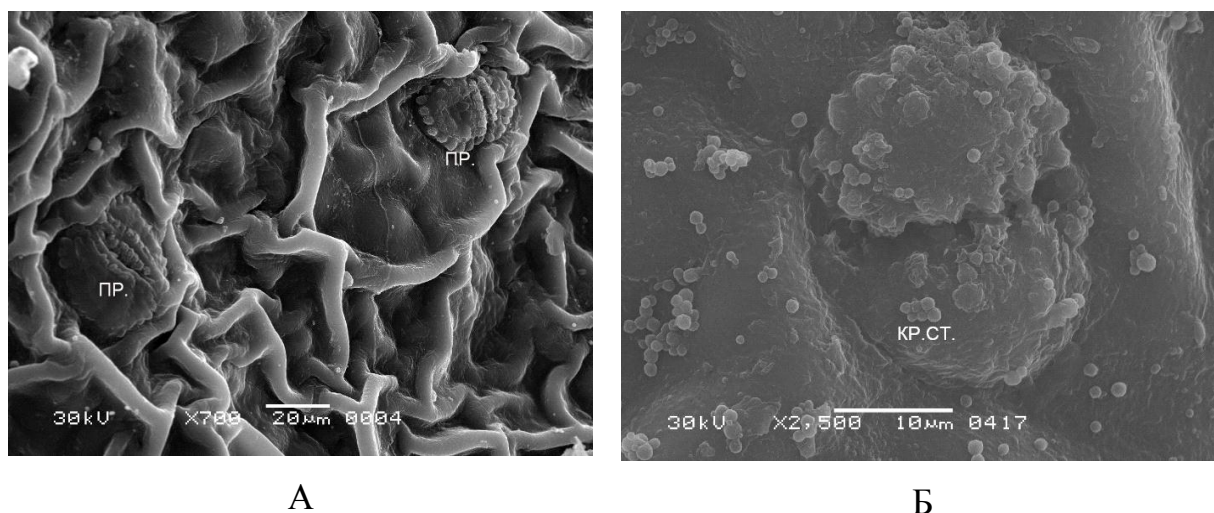


Рис. 9. Мікрофотографії продихів (А) на поверхні щитка *E. arvense* і скупчення кремнієвих структур (Б), СЕМ (власні дані).

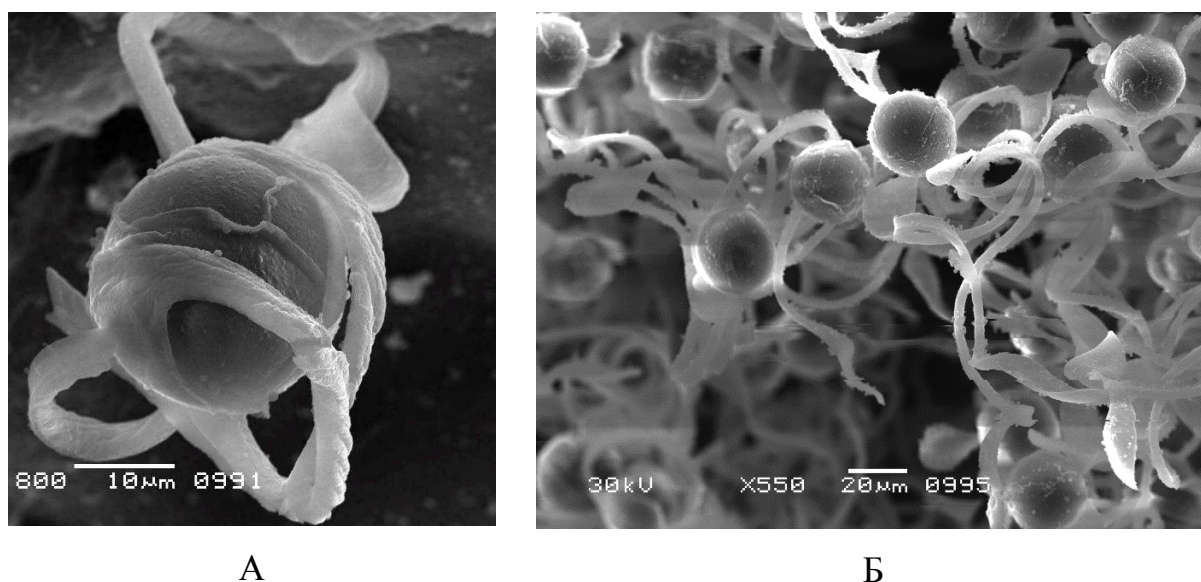


Рис. 10. Мікрофотографія незрілої спори (А) та скупчення зрілих спор (Б) з елатерами, СЕМ (власні дані).

ток – подушка. На верхньому боці заростка розвиваються пластинчасті гіллясті вирости, клітини яких містять хлоропласти, а на нижньому – ризоїди, які забезпечують його прикріплення до ґрунту (Лотова, 2001). У хвощів зустрічаються двостатеві, чоловічі та жіночі заростки (гаметофіти), які готові до репродуктивного процесу за 3-5 тижнів, що значною мірою визначається умовами зовнішнього середовища (Рейвн и др., 1990; Лотова, 2001). При достатньому освітленні і вологості формуються сильно розчленовані жіночі заростки, висотою від 3 до 30 мм, при слабшому освітленні – чоловічі,

що, як правило, втричі дрібніші і менш розчленовані (Duckett, 1985; Guillon, Fievet, 2003). Стимуляція розвитку чоловічого гаметофіту спостерігається при введенні цукру в середовище культивування заростків в умовах *in vitro* (Guillon, Fievet., 2003).

На одному гаметофіті запліднюється кілька яйцеклітин, з яких потім розвиваються зародки – молоді спорофіти (Жизнь растений, 1978). У сформованому вигляді зародок складається з зачатків стебла, листків і кореня, з яких формуються і розвиваються спорофітні пагони.

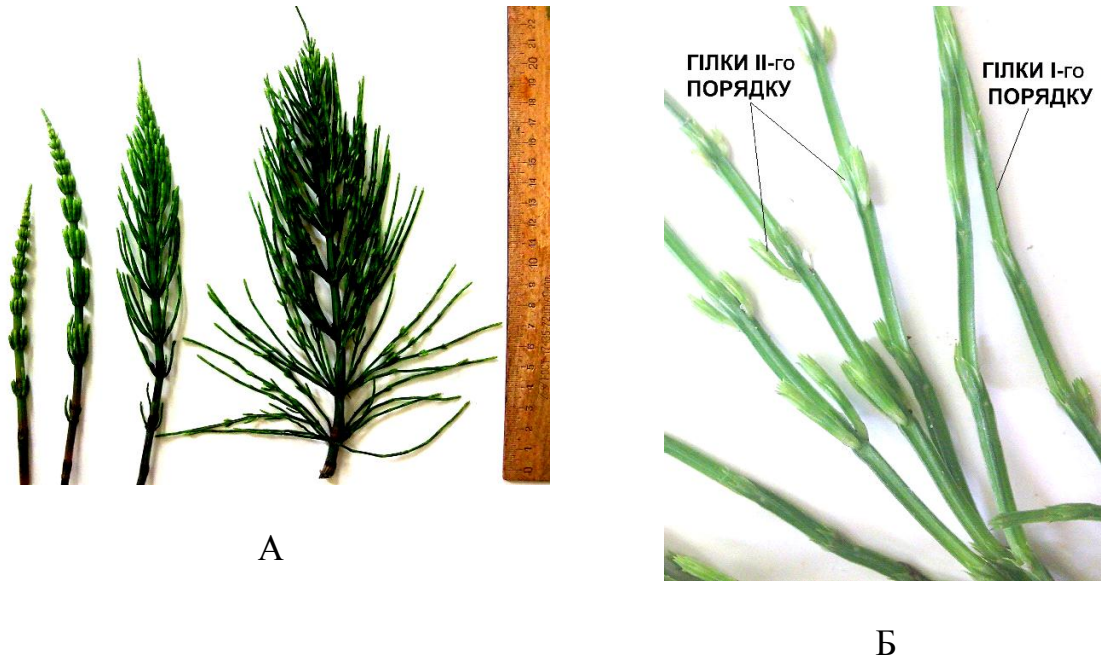


Рис. 11. Асиміляційні пагони *E. arvense* на різних фенологічних фазах розвитку (А) та гілки, які на них формуються (Б) (власні дані).

Літні вегетативні пагони

Після дозрівання спор спороносні пагони відмирають, і наприкінці травня – початку червня починають розвиватися зелені розгалужені вегетативні, або ж асиміляційні, пагони, які мають членисто-кільчасту структуру (рис. 11 А).

Верхівки стебел не мають гілок. Зелені гілки ребристі, членисто-кільчастої структури, ланцетної форми, зібрані у кільця. Листкові зубці на гілках відігнуті в сторони. Гілки формуються у вузлах стебел і виходять назовні, пробиваючи біля основи зрослі листкові піхви. Одне кільце містить від 12 до 14 гілок. На ранніх етапах росту асиміляційного пагона у 12 і 17-сантиметрових рослин число гілок у кільцях варіює від 6 до 12. У 30-50-сантиметрових рослин на листових вузлах розвиваються гілки II-го порядку (рис. 11, Б), довжина яких варіює від 0,8 до 4,2 см. Листкові піхви стебел вузько-дзвоникуваті. Знизу листки яскраво-зелені, зверху – розділені на темно-бурі трикутноланцетні зубці (8-12), які мають білу облямівку по краю. Пагін інтенсивно росте до середини липня, досягаючи довжини 50 см і більше, після чого ріст поступово припиняється, але продовжуються процеси запасання поживних речовин у кореневищі. Морфометричні показники органів асиміляційного пагона представлені у табл. 2.

Рослини, які щойно проросли (4-10 см), мали вкорочені міжвузля середнього та верхнього ярусів і кільця молодих гілочок, довжиною 0,4-0,6 см, які розвивалися з третього (тут і далі від кореневища) вузла. Слід відзначити, що довжина пагонів, відібраних 17 травня, була в межах 12-21 см, 5 червня – 25-30 см, 18 червня – 36-40 см і 5 липня – 50-52 см. Вегетативні пагони (табл. 2) мають невисокий коефіцієнт варіації довжини (до 7,3%), що, ймовірно, зумовлено однаковими умовами зростання досліджуваних рослин, а саме: температурою, рН ґрунту, типом ґрунту, вологістю, освітленістю, вмістом азоту, нечисельними рослинами, що зростають поруч тощо (Жизнь растений, 1987; De Souza, Da Silva., 1987; Dall'Armellina, Zimdahl, 1988; Andersson, Lundegårdh, 1999).

Водночас в межах одного ареалу була виявлена значна мінливість *E. arvense* за розмірами органів. Так, в умовах добре освітленої ділянки зростання за відсутності інших видів рослин стебла у *E. arvense* були тонкими (діаметр 1-3 мм), низькими (до 50 см), розлогими, однак, якщо оточуюча рослинність інтенсивно росла, від зрілих кореневищ клону відходили потужні прямостоячі нерозгалужені стебла довжиною 70-80 см і діаметром 4 мм з масивними гілками I-го порядку довжиною до 30 см та гілками II-го порядку – до 6 см.

Таблиця 2. Морфометрична характеристика асиміляційних пагонів *E. arvense* на різних фазах онтогенезу (матеріал аналізували у період з середини травня до початку серпня) (власні дані)

Дата збору	Довжина стебла, см	Маса однієї рослини, г	Маса гілок однієї рослини, г	Маса міжвузлів однієї рослини, г	Маса 3-го (від кореневища) кільця листків, мг	Діаметр 3-го (від кореневища) міжвузля, мм
17.05	<u>12,4±0,9</u>	-	-	-	-	-
	7,3	-	-	-	-	-
	<u>17,3±0,8</u>	<u>1,0±0,1</u>	<u>0,5±0,03</u>	<u>0,5±0,03</u>	-	1
	4,6	10	6	6	-	-
05.06	<u>20,7±0,5</u>	<u>1,1±0,2</u>	<u>0,6±0,03</u>	<u>0,5±0,03</u>	-	1
	2,4	18,2	5	6	-	-
	<u>25,9±1,5</u>	<u>1,3±0,2</u>	<u>0,8±0,03</u>	<u>0,5±0,03</u>	-	1,5
	5,8	15,4	3,8	6	-	-
18.06	<u>31,9±1,4</u>	<u>1,6±0,3</u>	<u>1,2±0,04</u>	<u>0,7±0,04</u>	5	2
	4,4	18,8	3,4	5,7	5	2
	<u>40,6±1,4</u>	<u>5,1±0,6</u>	<u>4,0±0,2</u>	<u>1,5±0,1</u>	5	2
	3,4	11,8	5	6,7	5	2
05.07	<u>51,6±3,6</u>	<u>7,9±1,2</u>	<u>5,3±0,3</u>	<u>1,8±0,1</u>	5	3
	7,0	15,2	5,7	5,6	5	3
	<u>70,6±1,3</u>	<u>12,8±1,6</u>	<u>10,0±0,5</u>	<u>3,8±0,3</u>	8	3
	1,8	12,5	5	7,9	8	3
23.07	<u>80,8±1,7</u>	<u>9,6±1,3</u>	<u>4,7±0,2</u>	<u>5,0±0,2</u>	11	4
	2,1	13,5	4,3	4	11	4

- вимірювання не проводилися

Коефіцієнт мінливості маси досліджуваних рослин був менше 10%, що, ймовірно, зумовлено різною швидкістю росту гілок, міжвузлів та листків впродовж вегетативної фази розвитку спорофіту. Так, маса міжвузлів і гілок у молодих меристематичних рослин (17-26 см) була однаковою, тоді як у зрілих та старіючих органах (30-40 та 52 см пагони, відповідно) приріст біомаси гілочок збільшився у 1,5-2,5 раза порівняно з міжвузлями (табл. 2).

Шкірясті, зрілі при основі у трубочку листки характеризувалися низькою інтенсивністю росту. Максимальної довжини листки досягли у рослин висотою 40 см, коли ще не повністю розвинулася оточуюча рослинність, та у 80-сантиметрових рослин, які розвивалися серед високорослого трав'яного покриву (рис. 12). Зміна довжини кілець листків, розташованих у вузлах вздовж пагона, залежала від інтенсивності розтягування міжвузлів, до яких вони приростають основою, прикриваючи та захищаючи клітини інтеркалярної меристеми. Нижні зрілі листки 3-6-го вузлів були у 1,5-2 рази довгими, ніж листки біля основи міжвузлів верхньої частини пагона. З віком та розвитком рослин характер зміни довжини листків вздовж пагона зберігався (рис. 12).

Протягом розвитку рослин змінювалася довжина міжвузлів та гілок. При цьому у різно-

вікових рослин найдовшими були 2-4-е нижні міжвузля та верхівка (рис. 12). Інтенсивний ріст гілок спостерігався у 30-сантиметрових рослин і досягав максимуму у 70-сантиметрових пагонах. При цьому найдовшими були гілки нижньої і середньої частини пагона (рис. 12). Видовження гілок 80-сантиметрових рослин уповільнювалося.

Таким чином, аналіз кривих росту різних органів асиміляційного пагона *E. arvense* виявив, що у травні їх видовження відбувається нерівномірно, тоді як у червні-липні розміри органів вирівнюються, після чого спостерігається уповільнення росту та розвитку. Починаючи з середини липня і до осені, настає тривала стаціонарна фаза, коли припиняються ростові процеси і відбувається накопичення поживних речовин.

Подібні результати були отримані при вирощуванні *E. arvense* у вегетаційних ємностях на відкритому повітрі (Marshall, 1986). Темпи росту рослин у березні були низькими і прискорювалися до максимуму в липні. Найбільшої висоти рослини досягали у серпні, а найбільша кількість стебел була у вересні. Максимум ростової активності кореневища також спостерігався у липні, а маса сухої речовини накопичувалася до жовтня. З наближенням зими суха маса тканин кореневища знижувалася. Бульби,

СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНІ ОСОБЛИВОСТІ *EQUISETUM ARVENSE* L.

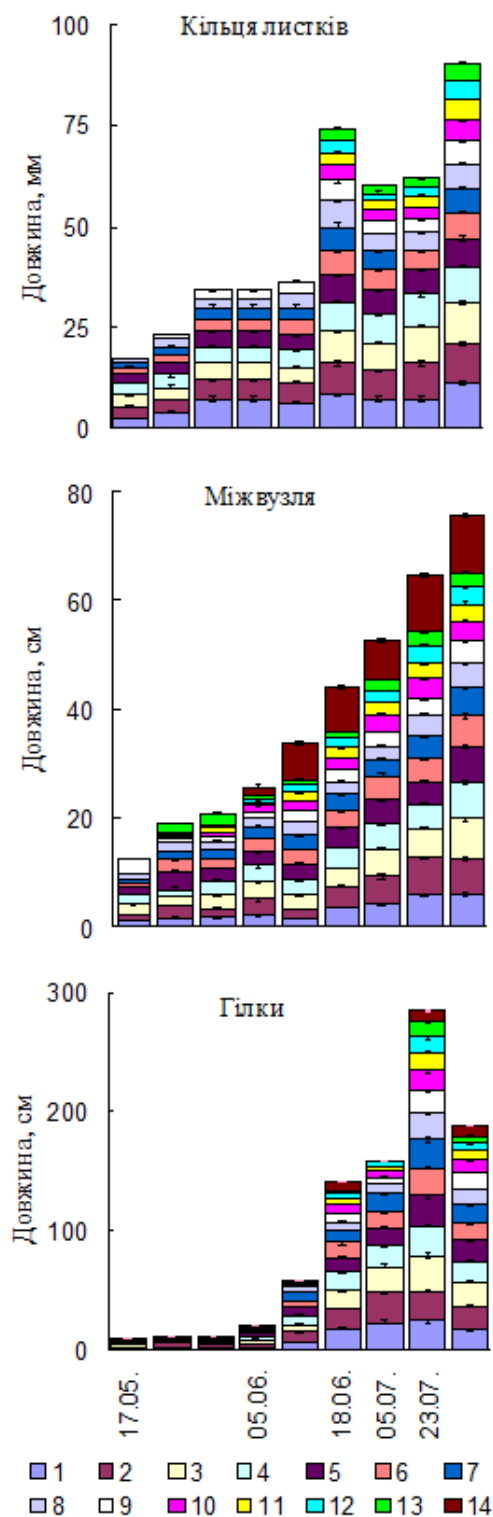


Рис. 12. Довжина різновікових органів асиміляційного пагона *E. arvense* на різних етапах онтогенезу (власні дані).

ініційовані протягом серпня, збільшувалися за розміром і кількістю до листопада після періоду активного росту пагона. Їхня маса стабілізувалася з початком процесу старіння і відмирання надземної частини рослин (Marshall, 1986). Зменшення інтенсивності освітлення, як і дефіцит азоту, негативно впливали на ріст вегетативного пагона *E. arvense* (Torsten, Andersson, 1999).

Пагони набували конічної форми, зменшувалася суха маса підземної частини та кореневища, тоді як суха маса надземного пагона не змінювалася (Holm et al., 1977; Torsten, Andersson, 1999). Порівняно з іншими багаторічними рослинами *E. arvense* на ранніх стадіях

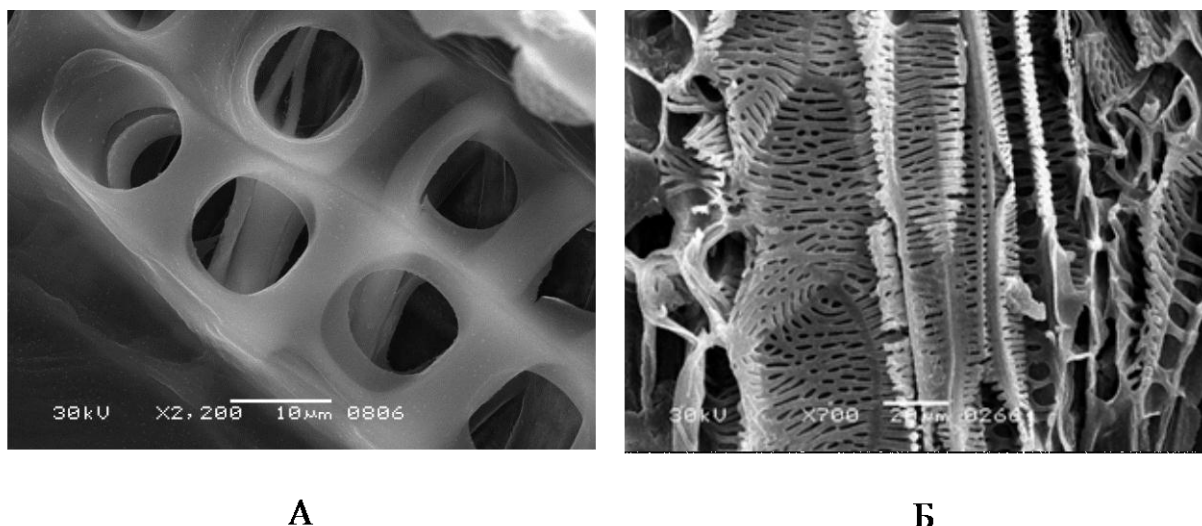


Рис. 13. Трахеїди (А) і анастомози (Б) у зоні біля вузла над восьмим міжвузлям вегетативного стебла *E. arvense*, СЕМ (власні дані).

росту характеризується тіньовитривалістю, що зумовлюється формуванням й розвитком репродуктивного безхлорофільного пагона до появи асиміляційного (Kvist, Håkansson, 1985; Torsten, Andersson, 1999). *E. arvense*, як і інші повільнорослі види, невибагливий до вмісту азоту в ґрунті, проте за умов конкуренції із швидкорослими видами його ріст пригнічується (Korsmo, 1954; Torsten, Andersson, 1999). Так, густі посіви пшениці пригнічували ріст *E. arvense*. Кореневище виявилось більш стійким до змін рН ґрунту і вмісту азоту, ніж бульбочки і пагони (Williams, 1979).

Поверхневі структури надземних і підземних органів *E. arvense*, як і багатьох інших видів трав'янистих рослин, а особливо злаків, вкриті кремнеземом (Sapei et al., 2007; Perry et al., 1987; Mitani, Ma, 2005; Currie, Perry, 2009). Кремнезем відіграє важливу роль у життєдіяльності рослин, виступаючи як мінеральний бар'єр, що перешкоджає проникненню патогенних мікроорганізмів, важких металів, а також є важливим фактором природного захисту рослин від посухи, фітофагів та виступає елементом, який сприяє механічній міцності рослини (Raven, 2003). Таким чином, кремній забезпечує стійкість клітинної стінки до біотичних й абіотичних стресорів (Currie, Perry, 2009). *E. arvense* здатний поглинати двоокис кремнію із ґрунту і накопичувати його головним чином на зовнішніх стінках клітин епідерми (Sapei et al., 2007).

Товщина поверхневого шару кремнезему, що занурений у кутикулярний матрикс, на сте-

блі *E. arvense* варіює і може досягати 7 мкм. На різних ділянках одного міжвузля форма макроскопічних зерен не однакова. Так, в заглибинах між ребрами зрілих міжвузлів і на молодих тканинах міжвузлів, де немає добре сформованої ребристої структури, це, головним чином, пластинки, а на бічних поверхнях ребер під кутикулою – пластинки і зерна неправильної форми (Holzhüter et al., 2003; Стахів та ін., 2013). Встановлено, що клітинна стінка *E. arvense* містить (1→3,1→4)-β-D глюкан (MLG), присутність якого характерна для однодольних рослин (Fry et al., 2008; Кнох, 2008; Sorensen et al., 2008). У мохів, папоротей і харових водоростей MLG не виявлений. Вважається, що MLG задіяний у накопиченні кремнію у хвощів і однодольних трав (Fry et al., 2008). Лікарські властивості *E. arvense* також пов'язують з високою (іноді до 25% маси сухої речовини) концентрацією кремнезему (Sanderson, Adler, 2008; Holzhüter et al., 2003). Кремній ефективно протидіє грибним захворюванням, захищає стебла та гілки *E. arvense* від поїдання комахами, іншими фітофагами та гризунами (Quarles, 1995; Epstein, 1999). Кремній у хвощів виступає бар'єром на шляху втрати вологи через епідерму (Kaufman et al., 1971).

Отже, наявність компактного і доволі однорідного шару кремнеземових пластинок та зерен забезпечує високу міцність і жорсткість стебел та гілок *E. arvense*, що, в свою чергу, сприяє поширенню та домінуванню виду в окремих фітоценозах.

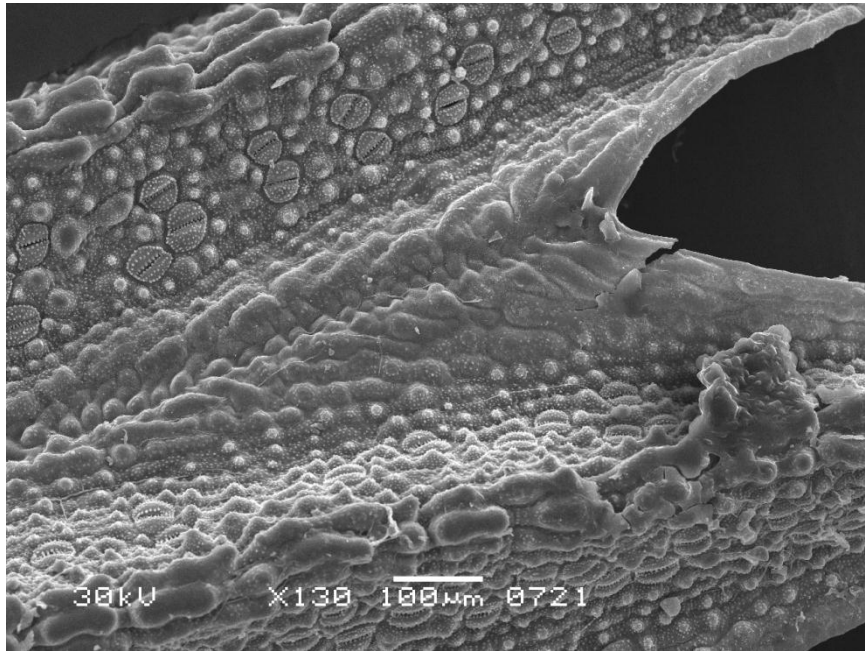


Рис. 14. Продири на поверхні листка, розташованого біля основи восьмого міжвузля вегетативного стебла *E. arvense*. СЕМ (власні дані).

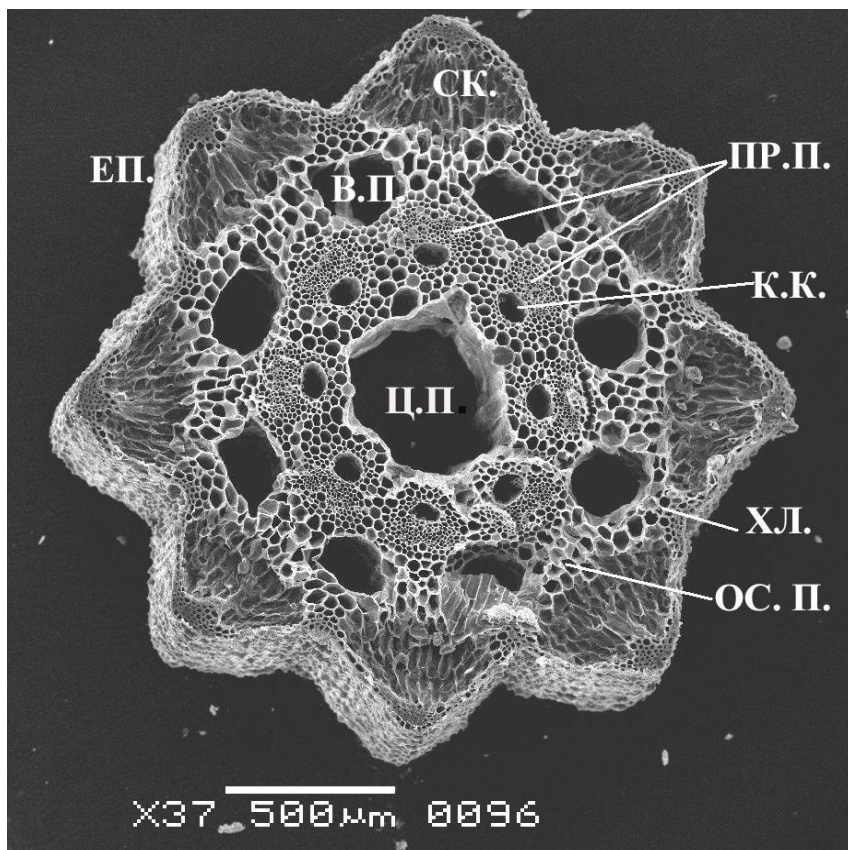


Рис. 15. Поперечний зріз середнього сегменту восьмого міжвузля вегетативного стебла *E. arvense*.

Позначення: в.п. – валекулярні порожнини, еп. – епідерма, к.к. – каринальні канали, пр.п. – провідні пучки, ск. – склеренхіма, ос. п. – основна паренхіма (кортекс), хл. – хлоренхіма, ц.п. – центральна порожнина. СЕМ (власні дані).

Анатомічна будова стебла

E. arvense членистостеблова рослина, має чітко розмежовані на вузли і міжвузля ребристі стебла, ребра одного міжвузля чергуються з впадинами сусідніх. Вузли злегка випуклі і складаються з паренхімної тканини та метаксилеми, яка представлена ізодіаметричними сітчастими або пористими мертвими трахеїдами з простими та облямованими порами діаметром $11,12 \pm 0,62$ мкм, розташованими правильними рядами на бічних стінках клітин у кількості 500 на мм^2 (рис. 13). Поріві пластинки та перфораційні пластинки трахеїд метаксилеми утворюють численні анастомози у вузлах міжвузлів. Анастомози виконують як провідну, так і механічну функції.

Від вузлів відходять лускоподібні, короткі, зубцеподібні на верхівці листки, які біля основ міжвузлів зливаються своїми основами, утворюючи комір (піхву). У початкові періоди розвитку листки мають зелене забарвлення, згодом вони підсихають. Хлоренхіма листків (фотосинтезуюча тканина) редукована, тому фотосинтетична активність у *E. arvense* головним чином пов'язана з хлоренхімою міжвузлів стебла (Лотова, 2001). В епідермі листових пластинок містяться продихи, зовнішні клітини яких мають довжину $44,3 \pm 2,2$ мкм та ширину $37,1 \pm 3,7$ мкм (рис. 14).

Кількість продихів досягає лише 80-ти на мм^2 . Епідерма листків та зовнішні продихові клітини пронизані кремнеземом у вигляді горбкуватих нашарувань. На внутрішній поверхні піхви, сформованої листками, над провідним пучком у епідермі є гідатооди, через які відбувається видалення надлишкової води. Під гідатоодами є тонкостінна паренхімна тканина, що прикриває жилку. Чергуючись з листками, від вузлів латерально відходять гілки.

Міжвузля вегетативного стебла складається з епідерми, кори, провідних пучків та центрального циліндра (рис. 15). Міжвузля вкриті однорядною епідермою, яка складається з дрібних округлих клітин, зовнішня клітинна стінка яких інкрустована кремнеземом та вкрита кутикулою. Під епідермою розташована первинна кора, яка у ребрах міжвузлів представлена тяжами склеренхіми (механічна тканина), що не дерев'яніє, а у впадинах між ребрами – ділянками хлоренхіми.

Клітини склеренхіми довжиною до 0,5-1,5 мм витягнуті вздовж стебла, їх клітинна оболонка пронизана кристалами кремнезему. Внутрішня частина кори (кортекс) складається з тонкостінних, нещільно розташованих клітин

основної паренхіми. Навпроти впадин під кожною ділянкою асиміляційної тканини по колу розташовані дрібні, наповнені повітрям валекулярні (від лат. *vallecula* – заглиблення) порожнини – канали, якими спочатку транспортується вода, а згодом вони стають пустотілими і заповнюються повітрям. У центральній частині стебла молодих рослин міститься серцевина, на місці якої згодом утворюється велика центральна повітроносна порожнина (рис. 15).

Вздовж ребер під механічною тканиною розташовані закриті колатеральні провідні судинні пучки з елементами протоксилеми, частково з'єднані з каринальним водоносним каналом (рис. 15). Така структура центрального циліндра з судинними пучками називається еустель і виникає внаслідок руйнування елементів протоксилеми. Провідні судинні пучки *E. arvense* закриті, не містять камбію, через що стебла не здатні до вторинного потовщення (Комарницький и др., 1975; Лотова, 2001). Зовні до каринального каналу прилягає флоема, бічні частини якої обмежені двома невеликими групами елементів метаксилеми – трахеїдами.

У вузлі (рис. 16) кожен пучок розщеплюється на три гілочки: одна йде до листка, а дві інші з'єднуються з такими ж гілочками відповідно лівого і правого сусідніх пучків, утворюючи складні симподіальні пучки, що проходять уздовж ребер нижнього міжвузля (Лотова, 2001).

Отже, члениста будова стебел *E. arvense* виявляється у морфології і анатомо-топографічних особливостях провідної системи. Тому стебло *E. arvense* називають артростелю (від лат. *arthrus* – членистий). Перицикл у хвощів відсутній (Лотова, 2001; Stern et al., 2003).

Еустель *E. arvense* оточена однією загальною ендодермою, яка відіграє значну роль у забезпеченні механічної міцності стебел (Spatz, Emanns, 2004).

В епідермі впадин восьмого міжвузля *E. arvense* над асиміляційною тканиною міститься $137,5$ продихів на мм^2 , пара зовнішніх клітин яких мають довжину $37,0 \pm 1,45$ мкм і ширину $44,02 \pm 2,19$ мкм (рис. 17). Продихи розташовані рівномірно витягнутими вздовж осі міжвузля рядами (Стахів та ін., 2013).

Поверхня зовнішніх продихових клітин вкрита кутикулою (рис. 17, Б). На відміну від більшості вищих рослин, у яких замикаючі клітини розташовуються приблизно в одній площині із клітинами супутниками, у *E. arvense* продиховий апарат складається із чотирьох

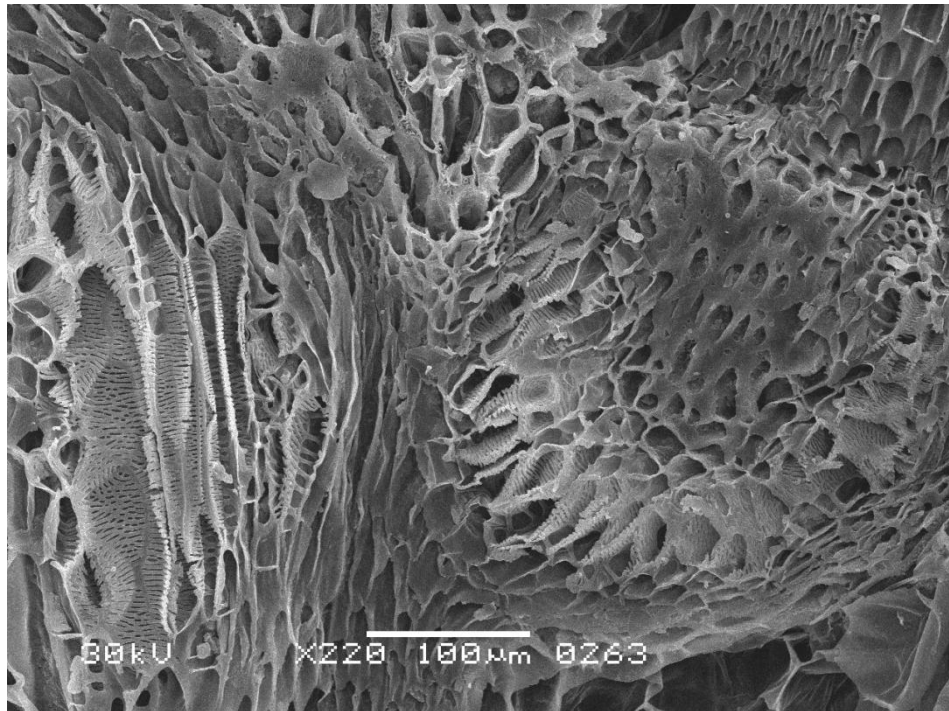
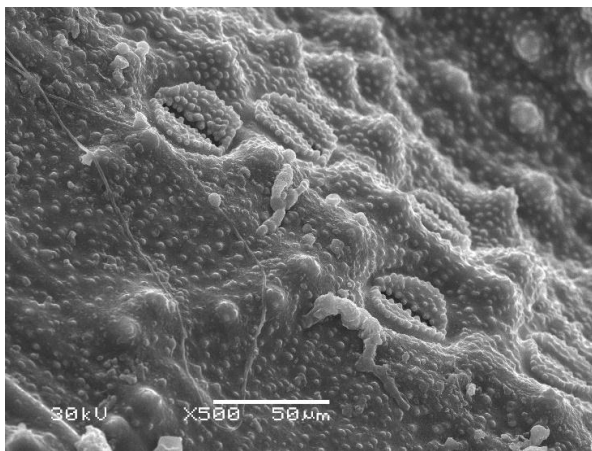
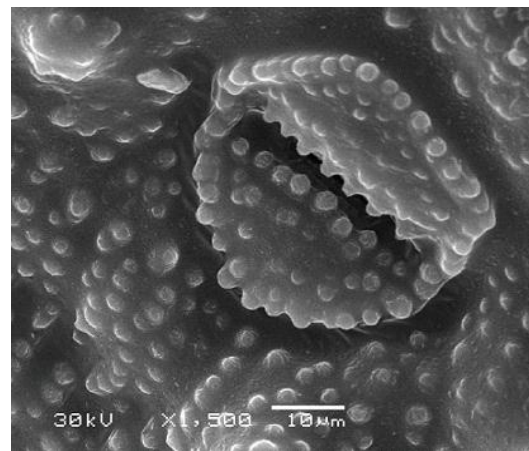


Рис. 16. Повздовжній переріз вузла з анастомозами над восьмим міжвузлям вегетативного пагона *E. arvense*, СЕМ (власні дані).



А



Б

Рис. 17. Продихи (А) на бічній поверхні ребра восьмого міжвузля *E. arvense* в зоні інтеркалярної меристеми з кульками кремнезему (Б), СЕМ (власні дані).

клітин, розміщених у два яруси. Перша пара зовнішніх нерухомих клітин бобоподібної форми за будовою подібна до основних клітин епідерми. Як відзначалося, їх клітинні стінки насичені оксидом кремнію (рис. 17, Б). Як замикаючі функціонують клітини нижнього ярусу (Лотова, 2001; Stern et al., 2003). Зовнішні клітини закривають продихову щілину замковим механізмом і є практично нерухомими (Жизнь растений, 1978). Нами встановлено, що

продихи міжвузлів дещо менші, ніж продихи листків і мають не таку видовжену форму. В свою чергу, продихи на репродуктивному і вегетативному пагоні за своєю будовою подібні.

Анатомічні й ультраструктурні особливості апексу стебла та ростових зон міжвузлів. Хвощі мають лише одну велику клітинуюніціаль на апексі стебла (Езау, 1980). Вона домінує у дистальній групі клітин і є вихідною для всіх клітин пагона. Апікальна клітина має

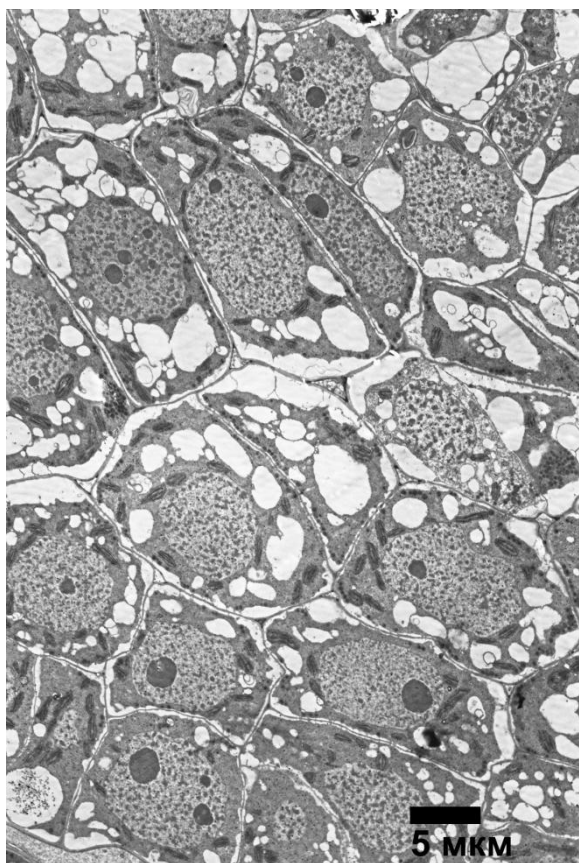


Рис. 18. Клітини апекса вегетативного пагона *E. arvense* (власні дані).

пірамідальну форму і ділиться паралельно своїм нижнім поверхням. Клітини нижче розташовуються у відповідності до поділів. Таке розташування дочірніх клітин апекса є ознакою їх онтогенетичного зв'язку з апікальною клітиною навіть після того, як вони самі починають ділитися і започатковують нові генерації клітин (Evert, 2007). Таким чином, на відстані 1-2 мм, під апікальною клітиною міститься кілька шарів клітин, які перебувають на початкових етапах росту розтягненням і дають початок різним типам тканин (рис. 18). Для цих клітин апексу стебла *E. arvense* характерна тонка клітинна оболонка ($0,16 \pm 0,04$) і велика кількість амілопластів у цитоплазмі.

Проведені дослідження показали, що клітини міжвузля *E. arvense*, що росте, мають неоднорідну будову і перебувають на різних стадіях диференціації. Виходячи з неоднорідності будови міжвузля, що росте, яку зумовлюють поділ і ріст клітин розтягненням, його, подібно до міжвузля кукурудзи (Мартин, 1988), можна поділити на ростові зони – інтеркалярну меристему, сформовану дрібними клітинами із електронно щільною цитоплазмою, зону росту розтягненням і зону остаточної диференціації. На відміну від злаків, інтеркалярна меристема *E. arvense* розташовується безпосередньо над



Рис. 19. Нижня частина 8-го міжвузля *E. arvense*, де локалізована інтеркалярна меристема (власні дані).

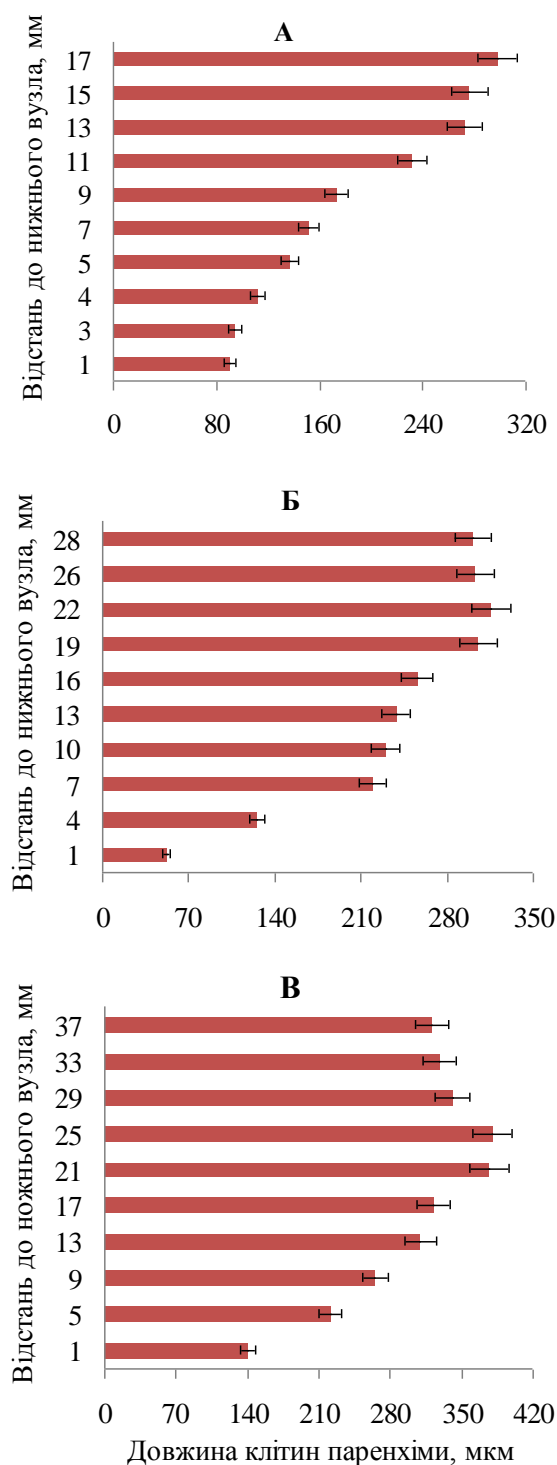


Рис. 20. Довжина клітин основної паренхіми 13-го (а), 8-го (б) та 3-го (в) від кореневища міжвузля *E. arvense*, що росте (власні дані).

морфологічно нижнім вузлом поступово переходячи до зони клітин, які ростуть розтягненням (рис. 19), тобто у міжвузлях практично відсутня ділянка клітин підмеристеми. При цьому частина клітин інтеркалярної меристеми ділиться в площині, паралельній до осі стебла,

внаслідок чого збільшується число рядів клітин по вертикалі і забезпечується ріст у товщину. Тому інтеркалярна меристема має конусоподібну конфігурацію, поступово розширюючись від основи до верхівки.

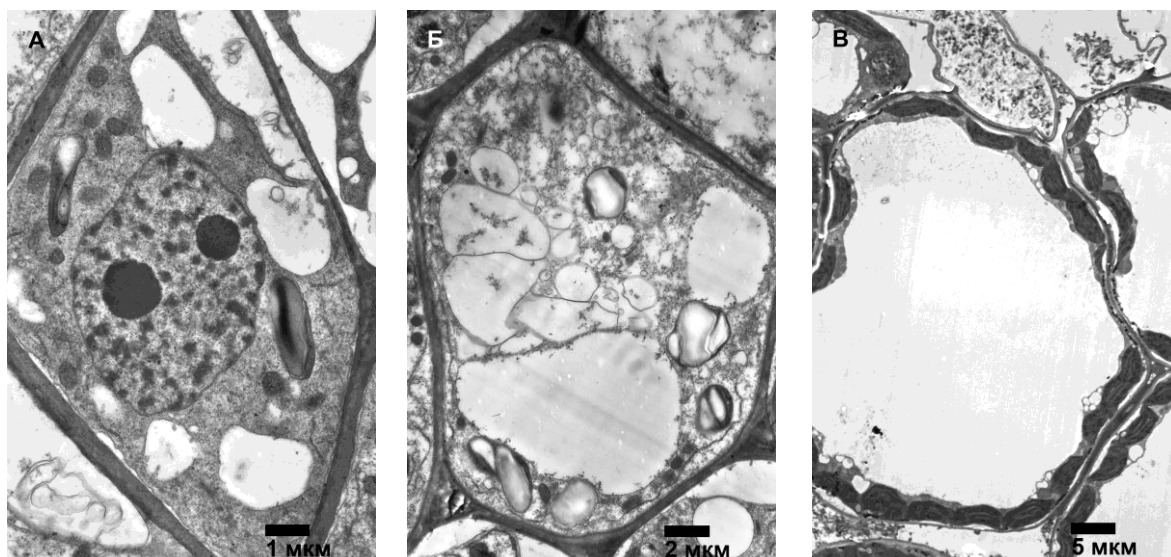


Рис. 21. Ультраструктура клітин зон росту 8-го міжвузля *E. arvense*: А – зона інтеркалярної меристеми, Б – зона росту розтягнення, В – зона диференціації (за: Войтенко та ін., 2012).

Показано, що інтеркалярна меристема функціонує лише у молодих міжвузлях. Проліферація та ріст клітин відбуваються спочатку у нижніх, а потім у верхніх міжвузлях. Про це свідчить зміна розміру клітин паренхіми в міжвузлях (рис. 20). В майже сформованих стеблах *E. arvense*, відібраних наприкінці червня, у нижній частині 13-го від кореневища міжвузля, довжина клітин незмінна на ділянці протяжністю 4 мм. Ця ділянка і є інтеркалярною меристемою. У середній частині цього ж міжвузля розміри клітин збільшуються, вони переходять до росту розтягнення. Повністю диференційовані клітини є лише у верхній ділянці міжвузля. Клітин меристематичного типу у 3-му нижньому та 8-му міжвузлях від кореневища із середньої частини стебла міжвузлях в цей час майже немає, однак добре розрізняються зона росту розтягнення та диференціації.

Електронно-мікроскопічні дослідження показали (Войтенко та ін., 2012), що в клітинах меристематичної зони дрібні вакуолі займають незначний об'єм (рис. 21, А). Як і для апікальних клітин стебла, для клітин вставної меристеми хвоща польового характерна цитоплазма з високим вмістом органел.

Клітини вставної меристеми характеризуються більшими розмірами, порівняно з клітинами апікальних меристем стебла та кореня. Клітинне ядро зазвичай округлої, зрідка овальної форми з контрастною оболонкою. Нуклеоплазма має високу гомогенність, ядерця великі. Цитоплазма електроннощільна. У ній рівномірно розподілені невеликі мітохондрії округлої

форми. Пластиди представлені типовими амілопластами більш-менш овальної форми з одним, рідше двома, або трьома крохмальними зернами. Товщина клітинних оболонок у зоні інтеркалярної меристеми складає $0,18 \pm 0,1$ мкм (Войтенко та ін., 2012). Слід зазначити, що, у інтеркалярних меристемах немає центру спокою – вони активно функціонують незначний проміжок часу (Іванов, 2004).

Перехід клітин до росту розтягнення супроводжується збільшенням компартментизованої вакуолі, за рахунок злиття дрібніших вакуоль та надходження води (рис. 21, Б). У вакуолі не лише накопичуються іони та метаболіти, а й відбувається безперервна їх взаємодія з вмістом цитоплазми (Атлас ..., 1972; Іванов, 2004; Обручева, 2008). Завдяки швидкому збільшенню об'єму вакуолі змінюється співвідношення цитоплазма/вакуоля на користь останньої, оскільки її об'єм зростає значно швидше, ніж об'єм цитоплазми. Підтримуючи тургор, вакуоля забезпечує баланс між площею поверхні та об'єму протопласту, завдяки якому відбувається інтенсивний обмін речовинами з навколишнім середовищем і рецепція сигналів, що надходять до цитоплазми (Іванов, 2004; Обручева, 2008). Суттєву роль при цьому відіграють фітогормони. Зокрема, для нормального проходження росту розтягненням необхідне постійне надходження ауксину з апексу пагона, гібереліни переключають програму розвитку клітини від меристематичної діяльності до росту (Stern et al., 2003). У клітин зони розтягнення (рис. 21, Б) спостерігається новоутворення мі-

тохондрій, які мають добре розвинену внутрішню систему мембран і чітку, електронно-контрастну оболонку, відповідно, відзначаються високою енергетизацією. Ядра набувають неправильної форми. В амілопластах спостерігається накопичення великих крохмальних зерен та формування периферійних мембранних структур (Войтенко та ін., 2012). Оболонка клітин зони розтягнення досягає $0,35 \pm 0,07$ мкм.

Клітинам зони диференціації притаманна наявність однієї великої вакуолі (рис. 21, В). У шарі цитоплазми з низькою електронною щільністю, що прилягає до оболонки, містяться рівномірно розподілені органели: мітохондрії з чіткою зовнішньою мембраною, видовжені хлоропласти, ядро з ядерцем. Судячи з ультраструктурних особливостей, хлоропласти у диференційованих клітин паренхіми мають високу функціональну активність (Войтенко та ін., 2012). Оболонка клітин зони диференціації в товщину досягає $0,38 \pm 0,1$ мкм. Для зони диференціації характерне утворення великих міжклітинників трикутної або злегка еліпсоїдної форми, як результат збільшення об'єму клітин і зміни їх форми. Збільшення довжини міжвузлів у хвоща польового відбувається послідовно (Evert, 2007). За допомогою електронно-мікроскопічних досліджень показано, що клітини різних ростових зон міжвузля хвоща мають різну структуру і перебувають на різних стадіях росту та диференціації. Ріст міжвузлів здійснюється як за рахунок клітинних поділів, що здійснюються найвірогідніше за типом поділів, характерних для колончатої меристеми, так і за рахунок базипетального розтягнення клітин.

Висновки

E. arvense рівноспорова, багаторічна трав'яниста рослина, утворює дві незалежні життєві форми – спорофіт і гаметофіт, які різняться за будовою й фізіологічними особливостями. Спорофіт має весняні репродуктивні і літні вегетативні пагони. У межах одного ареалу виявлено значну фенотипічну пластичність виду. Завдяки ефективній стратегії репродуктивного і вегетативного розмноження, *E. arvense* є найбільш поширеним видом роду *Equisetum* в Україні. Міцність і жорсткість стебел і гілок забезпечується шаром кремнезему, зануреним у кутикулярний матрикс стебла. Товщина мікроскопічних зерен варіює залежно від віку й структурованості тканин міжвузлів. Подальші дослідження доцільно спрямувати на вивчення інтеграції гаметофітного і спорофітного поко-

лінь *E. arvense*, ролі фітогормонів в регуляції онтогенезу й формуванні адаптаційних змін.

ЛІТЕРАТУРА

- Атлас ультраструктуры растительных клеток / Под ред. Г.М. Козубова, М.Ф. Даниловой. – Петрозаводск, 1972. – 296 с.
- Бабенко Л.М., Войтенко Л.В., Скатерна Т.Д., Мусатенко Л.І. Ідентифікація ліпоксигеназної активності в спороносних пагонах *Equisetum arvense* L. // Доповіді НАН України. – 2012. – № 12. – С. 163-167.
- Бабенко Л.М., Щербатюк М.М., Косаківська І.В. Активність ліпоксигенази й ультраструктурна будова кореневища спороносного і вегетативного пагонів *Equisetum arvense* L. // Studia Biologica. – 2015. – V. 9, № 1. – Р. 153-162.
- Войтенко Л.В., Щербатюк М.М., Стахів М.П., Мусатенко Л.І. Ультраструктурні особливості клітин міжвузлів хвоща польового (*Equisetum arvense* L.) // Доповіді НАН України. – 2012. – № 2. – С. 170-172.
- Дідух Я.П., Плюта П.Г., Протопопова В.В. Екофлора України. – К.: Фітосоціоцентр, 2000. – Т. 1. – 284 с.
- Эзу К. Анатомия семенных растений. – М.: Мир, 1980. – Т. 1. – 218 с.
- Эзу К. Анатомия семенных растений. – М.: Мир, 1980. – Т. 2. – 558 с.
- Жизнь растений. Т. 4. Мхи, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные растения / Под ред. И.В. Грушвицкого, С.Г. Жилина. – М.: Просвещение, 1978. – 513 с.
- Иванов В.Б. Меристема как самоорганизующаяся система: поддержание и ограничение пролиферации клеток // Физиология растений. – 2004. – Т. 51, № 6. – С. 926-941.
- Комарницкий Н.А., Кудряшов Л.В., Уранов А.А. Ботаника. (Систематика растений). – М.: Просвещение, 1975. – 608 с.
- Лотова Л.И. Морфология и анатомия высших растений. – М.: Эдиториал УРСС, 2001. – 528 с.
- Мартин Г.Г. Клітинний ріст стебла кукурудзи // Укр. ботан. журн. – 1988. – Т. 45, № 4. – С. 35-39.
- Мосякін С.Л., Тищенко О.В. Прагматична філогенетична класифікація спорових судинних рослин флори України // Укр. ботан. журн. – 2010. – Т. 67, № 6. – С. 802-817.
- Обручева Н.В. Поступление воды как фактор растяжения клеток // Укр. ботан. журн. – 2008. – Т. 65, № 4. – С. 596-603.
- Растительные ресурсы России и сопредельных государств. Ч. I – Семейства *Lycopodiaceae* – *Ephedraceae*; Ч. II – Дополнения к 1–7-му томам. СПб: Мир и семья-95, 1996. – 571 с.

- Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника. / Под. ред. А.Л. Тахтаджяна. Пер. с англ. – М.: Мир, 1990. – Т. 1. – 348 с.
- Стахів М., Щербатюк М., Войтенко Л., Мусатенко Л. Ультроструктурні особливості поверхні міжвузлів хвоща польового (*Equisetum arvense* L.) // Modern Phytomorphol. – 2013. – V. 4. – С. 355-358.
- Флора Беларуси. Сосудистые растения. Т. 1. Lycopodiophyta. Equisetophyta. Polypodiophyta. Ginkgophyta. Pinophyta. Gnetophyta. / Под общ. ред. В.И. Парфенова. – Минск: Беларуская навука, 2009. – 199 с.
- Andersson T.N., Lundegårdh B. Growth of field Horsetail (*Equisetum arvense*) under low light and low nitrogen conditions // Weed Sci. – 1999. – V. 47(1). – P. 41-46.
- Bell P.R., Hemsley A.R. Green Plants: their Origin and Diversity. – Cambridge: Cambridge University Press, 200. – 349 p.
- Dall'Armellina A., Zimdahl R. Effect of light and development of field bindweed (*Convolvulus arvensis*) and Russian knapweed (*Centaurea repens*) // Weed Sci. – 1988. – V. 36. – P. 779-783.
- De Souza J.G., Da Silva J. Partitioning of carbohydrates in annual and perennial cotton (*Gossypium hirsutum* L.) // J. Exp. Bot. – 1987. – V. 38. – P. 1211-1218.
- Duckett J.G. Wild gametophytes of *Equisetum sylvaticum* // Amer. Fern J. – 1985. – V. 7. – P. 120-127.
- Epstein E. Silicon // Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. – 1999. – V. 50. – P. 641-664.
- Evert R.F. Esau's Plant Anatomy. Third edition. – Hoboken, New Jersey.: Wiley Interscience, 2007. – 607 p.
- Fry S.C., Nesselrode B.H., Miller J.G., Mewburn B.R. Mixed-linkage (1→3,1→4)-beta-D-glucan is a major hemicellulose of *Equisetum* (horsetail) cell walls // New Phytol. – 2008. – V. 179. – P. 104-115.
- Guillon J.M., Fievet D. Environmental sex determination in response to light and biased sex ratios in *Equisetum gametophytes* // J. Ecol. – 2003. – V. 91. – P. 49-57.
- Holm L.G., Plucknett D.L., Pancho J.V., Herberger J.P. The world's worst weeds: distribution and biology. – Honolulu: University press of Hawaii, 1977. – 609 p.
- Holzhiuter G., Narayanan K., Gerber T. Structure of silica in *Equisetum arvense* // Anal. Bioanal. Chem. – 2003. – V. 372. – P. 512-517.
- Husby C. Biology and Functional Ecology of *Equisetum* with Emphasis on the Giant Horsetails // Bot. Rev. – 2013. – V. 79. – P. 147-177.
- Karol K.G., Arumuganathan K., Boore J.L., Duffy A.M., Everett K.D., Hall J.D., Hansen S.K., Kuehl J.V., Mandoli D.F., Mishler B.D., Olmstead R.G., Renzaglia K.S., Wolf P.G. Complete plastome sequences of *Equisetum arvense* and *Isoetes flaccida*: implications for phylogeny and plastid genome evolution of early land plant lineages // BMC Evolution. Biol. – 2010. – 10:321 DOI: 10.1186/1471-2148-10-321
- Kaufman P.B., Bigelow W.C., Schmid R., Ghosheh N.S. Electron microscope analysis of silica in epidermal cells of *Equisetum* // Amer. J. Bot. – 1971. – V. 58. – P. 309-316.
- Knox J.P. Mapping the walls of the kingdom: the view from the horsetails // New Phytol. – 2008. – V. 179. – P. 1-3.
- Korsmo E. Anatomy of weeds. – Oslo: Kirstes Boktrykkeri, 1954. – 413 p.
- Kvist M., Hakansson S. Rhythm and dormancy periods in the vegetative development and growth of some weeds. – Uppsala, Sweden: Swedish University of Agricultural sciences Rep., 1985. [in Swedish with English summary]. – 110 p.
- Marsh A.S., Arnone J.A., Bormann B.T. The role of *Equisetum* in nutrient cycling in an Alaskan shrub wetland // J. Ecol. – 2000. – V. 88. – P. 999-1011.
- Marshall G. Growth and development of field horsetail (*Equisetum arvense* L.) // Weed Sc. – 1986. – V. 34. – P. 271-275.
- Mimica-Dukic N., Simin N., Cvejic J., Jovin E., Dejan Orcic, Bozin B. Phenolic compounds in field horsetail (*Equisetum arvense* L.) as natural antioxidants // Molecules. – 2008. – V. 13 (7). – P. 1455-1464.
- Mitani N., Ma J.F. Uptake system of silicon in different plant species // J. Exp. Biol. – 2005. – V. 56. – P. 1255-1261.
- Perry C.C., Williams R.J.P., Fry S.C.J. Cellwall biosynthesis during silicification of grass hairs // Plant. Physiol. – 1987. – V. 126. – P. 437-448.
- Pryer K.M., Schneider H., Smith A.R., Cranfill R., Wolf P.G., Hunt J.S., Sipes S.D. Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants // Nature. – 2001. – V. 409. – P. 618-622.
- Qiu Y.B., Li L.B., Wang B., Chen Z.D., Dombrowska O., Lee J., Kent L., Li R.Q., Jobson R.W., Hendry T.A., Taylor D.W., Testa C.M., Ambros M. A nonflowering land plant phylogeny inferred from nucleotide sequences of seven chloroplast, mitochondrial, and nuclear genes. // Int. J. Plant Sci. – 2007. – V. 168. – P. 691-708.
- Quarles W. The truth about horsetails or natural plant disease protection from silica // Common Sense Pest Control. – 1995. – V. 11 (2). – P. 18.
- Raven J.A. Cycling silicon the role of accumulation in plants. Commentary // New. Phytol. – 2003. – V. 158. – P. 419-421.
- Ryberg P.E., Hermsen E.J., Taylor E.L., Taylor T.N., Osborn J.M. Development and ecological implications of dormant buds in the high-Paleoaltitude Tri-

СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНІ ОСОБЛИВОСТІ *EQUISETUM ARVENSE* L.

- assic Sphenophyte *Spacynodum* (Equisetaceae) // Amer. J. Bot. – 2008. – V. 95. – P. 1443-1453.
- Sakamaki Y., Ino Y. Tubers and rhizome fragments as propagules: competence for vegetative reproduction in *Equisetum arvense* // J. Plant Res. – 2006. – 119 (6). – P. 677-683.
- Sanderson M.A., Adler P.R. Perennial forages as second generation bioenergy crops // Int. J. Molec. Sci. – 2008. – V. 9. – P. 768-788.
- Sapei L., Gierlinger N., Hartmann J., Nöske R., Strauch P., Paris O. Structural and analytical studies of silica accumulations in *Equisetum hyemale* // Anal. Bioanal. Chem. – 2007. – V. 389. – P. 1249–1257.
- Smith A.R., Pryer K.M., Schuettpelz E., Korall P., Schneider H., Wolf P.G. A classification for extant ferns // Taxon. – 2006. – V. 55. – P. 705-731.
- Spatz H.Ch., Emanns A. The mechanical role of the endodermis in *Equisetum* plant stems // Amer. J. Bot. – 2004. – V. 91. – P. 1936-1938.
- Stanjer D., Popovic B.M., Canadanovic-Brunet J., Anackov G. Exploring *Equisetum arvense* L., *Equisetum ramosissimum* L. and *Equisetum telmateia* L. as sources of natural antioxidants // Phytotherapy Res. – 2008. – V. 23. – P. 546-550.
- Stern K.R., Jansky S., Bidlack J.E. Introductory plant biology. – New York.: McGraw-Hill, 2003. – 624 p.
- Sorensen I., Pettolino F.A., Wilson S.M., Doblin M.S., Johansen B., Bacic A., Willats W.G. Mixed-linkage (1→3,1→4)-beta-D-glucan is not unique to the Poales and is an abundant component of *Equisetum arvense* cell walls // Plant J. – 2008. – V. 54. – P. 510-521.
- Torsten T. Andersson Growth of field horsetail (*Equisetum arvense*) under low light and low nitrogen condition // Weed Sci. – 1999. – V. 34. – P. 271-275.
- Williams E.D. Studies on the depth distribution and on the germination and growth of *Equisetum arvense* L. (field horsetail) from tubers // Weed Res. – 1979. – V. 19. – P. 25-32.

Надійшла до редакції
29.12.2015 р.

STRUCTURAL AND FUNCTIONAL CHARACTERISTICS OF *EQUISETUM ARVENSE* L. IN ONTOGENESIS

L. V. Voytenko, M. M. Shcherbatiuk, I. V. Kosakivska

M.G. Kholodny Institute of Botany
of National Academy of Science of Ukraine
(Kyiv, Ukraine)
e-mail: phytohormonology@ukr.net

Literature data and results of our studies of structural and functional peculiarities of the closest existing predecessor of modern seed plants, the cryptogam *Equisetum arvense* L. at the different ontogenesis stages have been analyzed and summarized. Sporophyte studies were given a particular attention. Issues of the life cycle and phenorhythm, anatomy and morphology were dealt with. Summarized data on the rhizome, buds, spring spore-bearing and summer vegetative shoots, strobile, spores and gametophyte have been presented. Morphometric description of reproductive and assimilated shoots and strobile at the different phenological stages of development is given. The stem structure, anatomic and ultrastructural characteristics of the apex and internode growth zones have been analyzed in detail. Strategy of reproductive and vegetative reproduction is described. The role of silica in providing strength of stem and branches is discussed; data on its localization in plant organs, tissues and cells are presented. It is noted that the results of our researches of structural and functional features of *E. arvense* in ontogenesis together with literature data indicate the feasibility of further study of adaptations that ensure the existence of this ancient species under complicated, changeable environmental conditions for a long time.

Key words: *Equisetum arvense* L., ontogenesis, sporophyte, gametophyte, morphology, anatomic structure

**СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ
EQUISETUM ARVENSE L. В ОНТОГЕНЕЗЕ**

Л. В. Войтенко, Н. Н. Щербатюк, И. В. Косаковская

*Институт ботаники им. Н.Г. Холодного
Национальной академии наук Украины
(Киев, Украина)
e-mail: phytohormonology@ukr.net*

В обзоре проанализированы и обобщены литературные сведения и результаты собственных исследований структурно-функциональных особенностей одного из ближайших существующих предшественников современных семенных растений высшего спорового растения *Equisetum arvense* L. на разных этапах онтогенеза. Особое внимание уделено исследованию спорофита. Рассмотрены вопросы жизненного цикла и феноритма, анатомии и морфологии. Представлены обобщенные данные о строении корневища, почек, весеннего спороносного и летнего вегетирующего побегов, стробила, спор и гаметофита. Дана морфометрическая характеристика органов репродуктивных и ассимиляционных побегов и стробила на разных фенологических фазах развития. Особое внимание уделено изучению строения стебля, анатомическим и ультраструктурным характеристикам апекса и ростовых зон междоузлий. Рассмотрена стратегия репродуктивного и вегетативного размножения. Обсуждается роль кремнезема в обеспечении прочности стеблей и ветвей, приведены сведения о его локализации в органах, тканях и клетках растения. Отмечается, что результаты собственных исследований структурно-функциональных особенностей *E. arvense* в онтогенезе и литературные сведения свидетельствуют о целесообразности дальнейшего изучения адаптационных изменений, обеспечивших существование этого древнего вида в сложных меняющихся условиях окружающей среды в течение длительного времени.

Ключевые слова: *Equisetum arvense* L., онтогенез, спорофит, гаметофит, морфология, анатомическое строение