

## БІОМОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ *VERONICA APHYLLA* L.

М. Гелеш, А. Прокопів

Львівський національний університет імені Івана Франка  
вул. Черемшини, 44, Львів 79014, Україна  
e-mail: helesh.m@ukr.net

Дослідили морфогенез і структуру пагонової системи *Veronica aphylla* L. в аспекті сезонного розвитку. У пагоновій системі виявили два типи пагонів, відмінних за своїми морфо-функціональними особливостями: вегетативні поліциклічні та генеративні моноциклічні. Для *V. aphylla* характерне формування розеткових пагонів у поєднанні з довгим кореневищем, що підкреслює вузьку стенотопність виду до росту на слабо задернованих ділянках. Визначили властиву для виду життєву форму – зимозелений гемікриптофіт з ознаками хамефіта й моноподіальну розеткову модель пагоноутворення. Виявили способи пристосування до умов зростання і визначили причини вразливості виду.

Ключові слова: *Veronica aphylla* L., біоморфологія, пагонова система.

Якщо донедавна ніхто не піддавав сумніву приналежність роду *Veronica* L. до родини *Scrophulariaceae*, то в результаті APG-класифікації [19–21] рід віднесений до родини *Plantaginaceae*. А на основі останніх каріологічних, морфологічних та біогеографічних досліджень і аналізу послідовності ДНК запропоновані зміни й у межах триби *Veroniceae* [16, 17]. При пошуку відмінностей між таксономічними групами в межах роду часто виникають труднощі, пов'язані з морфологічними синапоморфіями, які намагаються розв'язувати з використанням різноманітних фітохімічних характеристик при розмежуванні клад у роді *Veronica* [18, 22, 25]. Разом з тим продовжується пошук нових ознак, зокрема в ультраструктурі насінин [23], і поглиблений детальний аналіз раніше отриманих даних морфологічної структури окремих видів, що можуть бути використані як додаткові ознаки при побудові кладограм і нададуть додаткову інформацію про філогенію роду. Саме до такого детального аналізу структурної організації пагонової системи одного із видів *Veronica* ми намагалися підійти у даній роботі, в тому числі зважаючи й на те, що біоморфологічні особливості відображають адаптаційну стратегію рослин до умов екотопу [5, 11].

На особливу увагу заслуговують високогірні види *Veronica*, чимало з яких є рідкісними і зникаючими та потребують не лише охорони, але і з'ясування причин їх обмеженого поширення у природі. Зокрема, *Veronica aphylla* L. – реліктовий вид із диз'юнктивним ареалом, поширений у високогір'ї Альп, Карпат і Балкан. В Українських Карпатах трапляється на Свидовці (гг. Близниця і Драгобрат) в субальпійському поясі на висоті 1700–1800 м н.р.м. на схилах південної експозиції, слабо задернованих ділянках, відслоненнях, осипах, на розсипищах і збагачених кальцієм скелях [3, 13–15]. Свидовець – єдиний гірський масив в Українських Карпатах, де трапляються оселища *V. aphylla* завдяки наявності кальцитових домішок у материнській породі, де петрофітна флора урізноманітнена базофільними видами [4].

Доволі детальний аналіз структури пагонових систем на широкому колі видів провела Н. П. Савіних [7–9], однак не у всіх цих видів був досліджений морфогенез пагонових систем та їх сезонний розвиток. Життєву форму *V. aphylla* Н. П. Савіних означила як

літньоозимозелений і вічнозелений гемікриптофіт, довгокореневищна трав'яна рослина з епігеогенним кореневищем, а модель пагоноутворення як симподіальну розеткову (варіант моделі за Н. П. Савіних) [9]. Проте відсутні дані, що стосуються особливостей пагоноутворення у ритмі сезонного розвитку. Такі дослідження *V. aphylla* допоможуть з'ясувати характерні пристосувальні риси у структурі пагонової системи та виявити причини вразливості виду.

### Матеріали та методи

Дослідження структури пагонової системи *V. aphylla* проводили на живому, фіксованому (70% етанолом) і гербарному матеріалі, який був зібраний у 2007, 2011 роках (г. Близниця і г. Драгобрат, хребет Свидовець). Проаналізували будову і розвиток пагонової системи з використанням різних методичних підходів [1, 2, 9–12]. Встановили життєву форму за біоморфологічною класифікацією К. Раункієра [24] і згідно з еколого-морфологічною класифікацією І. Г. Серебрякова [11].

### Результати і їхнє обговорення

*V. aphylla* – рихлодернинна рослина з розетковими пагонами і довгим тонким повзучим кореневищем, завдяки якому у рослини добре виражена здатність до вегетативного розростання. Пагони відновлення з'являються з приземних і надземних пазушних бруньок, часто по два-три, а тому кореневище розгалужене і з часом занурюється у ґрунт внаслідок засипання старших частин і обумовлює утворення рихлих куртин надземних пагонів.

У *V. aphylla* відстежуємо формування двох типів пагонів (рис. 1):

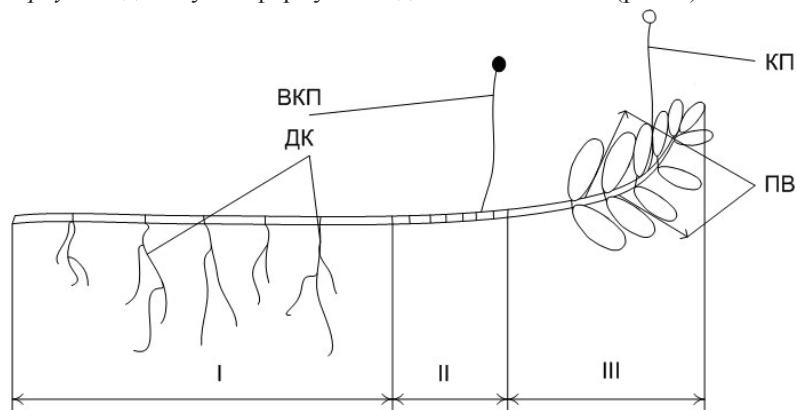


Рис. 1. Схема формування пагонової системи *Veronica aphylla* L.: ДК – додаткові корені, ВКП – відмерлий квітконосний пагін; КП – квітконосний пагін; ПВ – пагони відновлення; I, II, III – роки формування.

1 тип – відкриті суто вегетативні пагони, що здатні довго наростати моноподіально і ніколи не утворюють верхівок суцвіть.

2 тип – неуліснені генеративні пагони у вигляді квітконосів (стрілок), виключно пазушні, моноциклічні, що не мають власної зони відновлення.

Пагони відновлення першого року наростають плагіотропно і формують ділянку з 5–6 видовжених (7–12 мм завдовжки) міжвузль. Трапляються особини, у яких плагіотропна ділянка пагона відновлення складається з 15–20 метамерів, що, ймовірно, залежить від умов росту. Листкорозміщення супротивне, листки обернено-яйцеподібні, по краю зубрені, сидячі, 9–12 мм завдовжки та 5–6 мм завширшки, адаксіальна поверхня листка опушена довгими простими волосками. Наступного року пагін продовжує наростати і фор-

мує висхідну ділянку (розетку) з 6–9 сильно вкорочених (1–2 мм завдовжки) міжвузль, на якій розвиваються 1–2 пазушні ортотропні генеративні пагони (квітконоси). Генеративні пагони видовжені, безлисті, за винятком приквіткових листків. Листки, що формують розетку, мають більші лінійні параметри, аніж листки плагіотропної ділянки (12–22 мм завдовжки, 6–12 мм завширшки). У часі цвітіння в пазухах нижніх листків розетки наявні 2–3 плагіотропні пагони відновлення на різних стадіях розвитку. У цей період у них вже сформовано 2–3 видовжених міжвузля з 2–4 парами супротивних листків. Плагіотропна ділянка пагона попереднього року вкорінюється. Численні додаткові корені тонкі, довгі (до 9 см завдовжки), розгалужені, без слідів контрактильності, розвиваються винятково у вузлах. Після відцвітання пазушні генеративні пагони повністю відмирають. Плагіотропна та розеткова зони вегетативного пагона з часом опиняються під відмерлими рослинними рештками і субстратом, формуючи епігеогенне кореневище. Кореневище тонке члените з наявними чіткими «видовженими» та «вкороченими» ділянками, часто здерев'яніле. Натомість, верхівка розетки залишається відкритою, завдяки чому на наступний рік пагін продовжує наростати. Таким чином, формується скелетний вегетативний поліциклічний пагін.

У багатьох особин ми спостерігали «поверховий» ріст пагонів: над сформованою розеткою, що складається з 5–7 вкорочених міжвузль, розвивається 1–2 видовжених міжвузля і вище утворюється нова розетка листків (рис. 2). Квітконосний пагін формується, як правило, на другій розетці. Найімовірніше, перша розетка листків сформувалася наприкінці вегетації у попередньому році та залишилася у бруньковій фазі розвитку, і на ній не встиг розвинути пазушний генеративний пагін. При цьому новоутворена брунька-розетка зберігається в асимілюючому стані під снігом і вже на наступний рік розетковий пагін продовжує наростати з утворенням наступних листків розетки. Не виключено також, що цей розвиток може пришвидшуватися і відбуватися впродовж одного вегетаційного сезону, хоча в силу кліматичних умов високогір'я часто бракує пластичних речовин, необхідних для формування квітконосного пагона впродовж короткого періоду вегетації, а тому його формування пролонговане в часі.

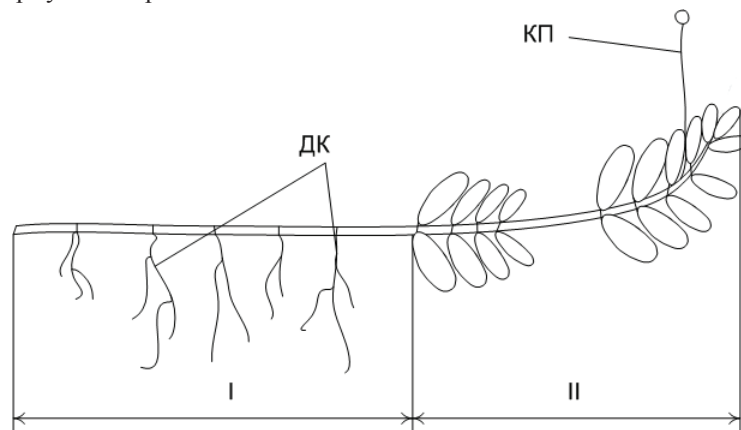


Рис. 2. Фрагмент пагона *Veronica aphylla* L. на якому формуються дві розетки: ДК – додаткові корені, КП – квітконосний пагін; I, II – роки формування.

Таким чином, у *V. aphylla* чітко простежується структурна і функціональна диференціація пагонів. Плагіотропна ділянка пагона виконує функцію розростання та захоплення нових територій. Формування розеткової ділянки пагона забезпечує можливість розвитку на ній пазушних квітконосів, які потребують багато енергії та пластичних матеріалів.

Оскільки розетка в обмеженому просторі максимально розвиває листову поверхню, це забезпечує високу біологічну продуктивність. Окрім цього, у *V. aphylla* спостерігаємо досить своєрідне поєднання довгого кореневища і розетки. Зазвичай у рослин із розетковими пагонами та схожою морфо-функціональною структурою пагонової системи формується коротке кореневище (наприклад у *Gentiana cruciata* L.) [6]. Така структурна особливість підкреслює вузьку стенотопність цього виду, оскільки формування рихлих куртин можливе у місцях, де сильно видовжене епігеогенне кореневище, здатне вкорінитися на слабо задернованих ділянках, осипах і відслоненнях. Тобто рослина заселяє достатньо екстремальні екотопи, що дає їй змогу уникнути конкуренції з боку інших видів. Ще однією ознакою, що визначає високу пристосувальну спеціалізацію біоморфи, є зимозеленість *V. aphylla*, яка підвищує асиміляційну здатність, що особливо важливо в умовах короткого вегетаційного періоду, який панує у високогір'ї.

Щодо життєвої форми *V. aphylla* за К. Раункієром, то окремі дослідники відносять її до гемікриптофітів [9, 15] інші – до хамефітів [13]. Дослідженням нами особинам *V. aphylla* властиве здерев'яніння основ пагонів, а тому життєву форму найпевніше означити як гемікриптофіт з ознаками хамефітів. Останні якнайкраще пристосовані до найбільш несприятливих місцезростань і достатньо часто трапляються у високогір'ї [9].

Отже, *V. aphylla* – зимозелений гемікриптофіт з ознаками хамефіта, довгокореневищна трав'яна багаторічна рослина з епігеогенним кореневищем. Модель пагоноутворення у *V. aphylla* можемо охарактеризувати як моноподіальну розеткову (класична III модель за Т.І. Серебряковою), з пагонами, чітко диференційованими на два типи: поліциклічні вегетативні анізотропні та моноциклічні генеративні ортотропні. Структурні особливості формування пагонової системи *V. aphylla* демонструють вузьке пристосування до росту на незадернованих ділянках з дрібнощербенистим субстратом, оскільки вид характеризується наявністю сильно видовженого епігеогенного кореневища і формуванням розеткових поліциклічних пагонів та обмеженою здатністю до конкуренції зі супутніми видами. На нашу думку, однією з основних причин рідкисності виду є зменшення площ відповідних локалітетів унаслідок їх заростання та задернування.

#### СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Гатцук Л. Е. Геммаксилярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып 1. С. 100–113.
2. Гатцук Л. Е. К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып 3. С. 84–99.
3. Малиновський К., Царик Й., Кияк В., Нестерук Ю. Рідкісні, ендемічні, реліктові та погранично-ареальні види рослин Українських Карпат. Львів: Ін-т екології НАНУ, 2002. 75 с.
4. Кобів Ю., Прокопів А., Борсукевич Л., Гелеш М. Поширення, стан популяцій та характеристика оселищ рідкісних і загрожених видів рослин у північній частині Свидовця (Українські Карпати) // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2009. Вип. 49. С. 63–82.
5. Мазуренко М. Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М.: Наука, 1986. 208 с.
6. Прокопів А. І. Структурна організація пагонових систем *Gentiana* L. // Modern Phytomorphol. 2012. № 1. С. 149–152.
7. Савиных Н. П. Побегообразование и взаимоотношения жизненных форм в секции *Veronica* рода *Veronica* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып 3. С. 92–105.

8. Савиных Н. П. Эволюционные преобразования побеговых систем при формировании трав сезонного климата (на примере секции *Veronica* рода *Veronica* L.). // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т. 86. Вып. 5. С. 89–98.
9. Савиных Н. П. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров: Изд-во ВятГГУ, 2006. 324 с.
10. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с.
11. Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение. Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 146–205.
12. Серебрякова Т. И. Об основных архитектурных моделях травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып 5. С. 112–128.
13. Червона книга України. Рослинний світ. К.: Глобалконсалтинг, 2009. 900 с.
14. Чоник В. І. Високогірна флора Українських Карпат. К.: Наук. думка, 1976. 268 с.
15. Aeschmann D., Lauber K., Moser D. M., Theurillat J. P. Flora Alpina 2. Bern, Stuttgart, Wien: Haupt Verlag, 2004. 1188 p.
16. Albach D. C., Chase M. W. Incongruence in *Veroniceae* (*Plantaginaceae*): evidence from two plastid and a nuclear region // Mol. Phylogenet. Evol. 2004. N 32. P. 183–197.
17. Albach D. C., Martinez-Ortega M. M., Fischer M. A., Chase M. W. A new classification of the tribe *Veroniceae*: problems and a possible solution // Taxon. 2004. N 53. P. 429–452.
18. Albach D. C., Grayer R. J., Kite G. C., Jensen S. R. *Veronica*: acylated flavone glycosides as chemosystematic markers // Biochem. Syst. Ecol. 2005. N 33. P. 1167–1177.
19. APG. An ordinal classification for the families of flowering plants // Ann. Missouri Bot. Gard. 1998. Vol. 85. P. 531–553.
20. APG. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II // Bot. J. Linn. Soc. 2003. Vol. 141. P. 399–436.
21. APG III. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants // Bot. J. Linn. Soc. 2009. Vol. 161. P. 105 – 121.
22. Jensen S. R., Albach D. C., Ohno T., Grayer R. J. *Veronica*: Iridoids and cornoside as chemotaxonomic markers // Biochem. Syst. Ecol. 2005. N 33. P. 1031–1047.
23. Muñoz-Centeno L. M., Albach D. C., Sanches-Agudo J. A., Martinez-Ortega M. M. Systematic significance of seed morphology in *Veronica* (*Plantaginaceae*): a phylogenetic perspective // Ann. Bot. 2006. N 98. P. 335–350.
24. Raunkiaer K. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford: Clarendon Press, 1934. 632 p.
25. Taskova R. M., Albach D. C., Grayer R. J. Phylogeny of *Veronica*: a combination of molecular and chemical evidence // Plant Biology. 2004. N 6. P. 673–682.

Стаття: надійшла до редакції 26.06.13

доопрацьована 11.11.13

прийнята до друку 12.11.13

**BIOMORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF *VERONICA APHYLLA* L.****M. Helesh, A. Prokopiv**

*Ivan Franko National University of Lviv  
44, Tcheremshyna St., Lviv 79014, Ukraine  
e-mail:helesh.m@ukr.net*

The structure and morphogenesis *Veronica aphylla* L. shoot system in terms of seasonal development were investigated. The two different types of shoots – vegetative polycyclic and generative monocyclic – with different morpho-functional features were discovered. *V. aphylla* is likely to form rosette shoots combined with long rhizomes, which emphasizes its narrow adaptation for growth on special areas. The life form of *V. aphylla* (wintergreen hemicryptofite with signs of hamefite) and the *monopodial-rosette model* were determined. The *V. aphylla* ways to adapt for growth conditions were discovered and the causes of vulnerability of species were identified.

*Keywords:* *Veronica aphylla* L., biomorphology, shoot system.

**БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *VERONICA APHYLLA* L.****М. Гелеш, А. Прокопів**

*Львовский национальный университет имени Ивана Франко  
ул. Черемшины, 44, Львов 79014, Украина  
e-mail:helesh.m@ukr.net*

Исследовали морфогенез и структуру побеговой системы *Veronica aphylla* L. в аспекте сезонного развития. Обнаружили два типа побегов, которые отличаются по своим морфо-функциональным особенностям: вегетативные полициклические и генеративные моноциклические. Побеговая система *V. aphylla* характеризуется формированием розеточных побегов в сочетании с длинным корневищем, которые подчеркивают узкую стенопопность вида к росту на незадернированных участках. Определили свойственную для вида жизненную форму – зимозеленый гемикриптофит с признаками хамефита и модель побегообразования моноподиальную розеточную. Обнаружили способы приспособления к условиям произрастания и определили причины уязвимости вида.

*Ключевые слова:* *Veronica aphylla* L., биоморфология, побеговая система.