

УДК: 581. 14

Грицина М.Р., канд. біол. наук, [©] (Е-mail: hrytsynamr@gmail.com)Львівський національний університет ветеринарної медицини та біотехнологій
імені С.З. Гжицького

РОЗВИТОК ФЛОРАЛЬНОЇ ЗОНИ ПАГОНА VERBASCUM THAPSIFORME SHCRAD

Структурним компонентом (модулем) парціального суцвіття *Verbascum thapsiforme* є квітка з двовузловою квітконосною віссю. Внаслідок процесів наростання і галуження, які здійснюються з пазушних меристем вузлів осей зростаючих порядків, у цього виду формується парціальне суцвіття множинний складний дихазій.

Ключові слова: *Verbascum thapsiforme*, florальна зона, парціальні суцвіття, модулі суцвіття, двовузлові квітконосні осі.

Вивчення різноманітності та структури парціальних суцвіть є актуальним питанням сучасної морфології рослин. На особливу увагу заслуговують суцвіття з різним типом наростання головної та бічних осей. До таких суцвіть належать види роду *Verbascum*, зокрема *Verbascum thapsiforme Shcrad.* у якого головна вісь суцвіття наростає моноподіально, а бічні – симподіально, утворюючи парціальні суцвіття цимоїдного типу. За типологічною класифікацією суцвіття *V. thapsiforme* належать до політелічних тирсоїдного типу.

Проте, структура і морфогенез цимоїдних парціальних суцвіть вивчені ще недостатньо. В класичній ботанічній літературі [5] говорять, що у видів роду *Verbascum* квітки зібрані в «пучки» у пазусі приквітка. Проте, цей термін відображає лише зовнішній вигляд суцвіття. Так, Н.В. Гриценко [2], дослідивши суцвіття понад 100 видів цього роду, вважає, що, залежно від виду, бічні суцвіття або «пучки» бувають простими або складними дихазіями, останні з яких утворені з багатьох квіток – сидячих або з розвиненими квітконіжками.

Як було нами встановлено [1,3,4], у видів підсекції *Heterandra* Franch. ex Murb. секції *Fasciculata* Murb. роду *Verbascum* L., до якої належить досліджуваний нами вид *V. Thapsiforme*, розвивається парціальне суцвіття множинний складний дихазій. Структурним компонентом, або модулем цього суцвіття є квітка з квітконосною віссю, що має два вузли, які її ділять на три міжвузля: гіпоподій, мезоподій і епіподій (рис. 1). У першому вузлі в пазусі приквітка розташована лише абаксіальна меристема, оскільки з протилежного боку квітконіжка зростається з віссю суцвіття. В другому вузлі, навхрест супротивно до першого в пазухах приквітничків закладаються дві квіткові бруньки. З меристеми першого вузла здійснюється процес наростання осей зростаючих порядків за монокарніальним типом. З меристем другого вузла квітконіжки відбувається галуження, внаслідок чого на кожній з осей

утворюється суцвіття - простий або складний дихазій. Ступінь сформованості квіток в структурі парціального суцвіття залежить від часу їх утворення.

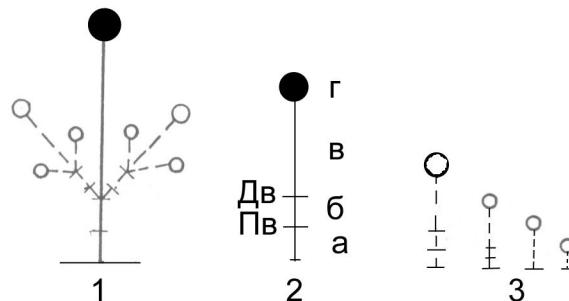


Рисунок 1. Схема будови квітконосної осі (модуля) парціального суцвіття *Verbasum thapsiforme*

Умовні позначення: 1 – складний дихазій; 2 – квітка з двовузловою квітконіжкою: а – гіпоподій, б – мезоподій, в – епіподій (міжузля квітконіжки), г – власне квітка; Дв і Пв – відповідно перший і другий вузли квітконіжки; 3 – квітки на різних стадіях розвитку – від бутонів до зачаткових бруньок. Чорні кружечки – квітки, що цвітуть і утворюють плоди. Білі кружечки – квітки на стадії різновікових бруньок.

Метою роботи було вивчення процесу формування парціального суцвіття *V. thapsiforme* в порядку закладання його квітконосних осей в процесі формування флоральної зони пагона. Для дослідження відбирали верхівкові бруньки пагонів, що розвивалися, а впродовж вегетаційного сезону – їх суцвіття через кожні два тижні, починаючи з моменту росту розеткових пагонів до завершення фенофази плодоношення. Під часожної вибірки фіксували кількість новоутворених квіток та таких, що розвиваються, бутонізують, цвітуть та плодоносять. Ступінь сформованості квіток парціального суцвіття відображали графічно за допомогою схем.

Початок формування флоральної зони припадає на половину травня, коли у верхівковій бруньці розеткового пагона завершується вегетативний і починається генеративний органогенез з закладання горбочків квіток в пазусі приквітків. Це співпадає з початком видовжування пагона. Зачаткова квітка має діаметр 0,6 мм розташована в пазусі приквітка. У неї диференційовані чашолистки, пелюстки, горбочки тичинок, в центрі розміщена ямочка, яка є зачатком маточки.

До кінця травня у верхівковій бруньці міститься 65-70 метамерів, які утворять флоральну зону пагона. В пазухах приквітків починається розвиток парціальних суцвіть. Так, квітка осі наростання I порядку завширшки 0,9 мм, у неї чашолистки і пелюстки зелені, тичинки диференційовані на ниркоподібні піляки і невеликі нитки, маточка – у вигляді горбочка заввишки 0,25 мм (рис. 2.А). В першому вузлі квітконіжки осі I порядку починає розвиток квітка осі наростання II а порядку, з якої починається розвиток центрального симподію. В другому вузлі осі I порядку закладені осі галуження у вигляді горбочків квіток.

До половини червня ступінь сформованості парціальних суцвіть суттєво збільшується, вони утворені з 13 квіток, що перебувають на різних етапах розвитку. Центральний симподій цього суцвіття утворений з 4 квітконосних

осей (рис. 2.Б). Квітка осі наростання I порядку заввишки 9 мм, чашолистки і пелюстки розвиваються, піляки нирковидні, оранжевого кольору, нитки у передніх тичинок опущені, у задніх – ні, маточка конічної форми (рис. 2.Б). Квітка осі наростання II а заввишки 6,5 мм, всі її елементи знаходяться на різних стадіях розвитку. Квітка осі наростання III β порядку заввишки 3,5 мм, в її першому вузлі закладена наступна вісь наростання IVγ порядку вигляді горбочка квітки. Розвиток супротивних осей галуження, що розвиваються на осіх наростання зростаючих порядків центрального симподію, також зменшується до верхівки суцвіття. Так, супротивні квітконосні осі галуження осі наростання I порядку завдовжки 3,5 мм, осі наростання II порядку – зачаткові, розміром 0,5 мм, вісь наростання IIIβ порядку цього симподію має лише зачаткові приквітнички. Супротивні осі галуження IIIα і IIIα₁ порядків осі наростання I порядку є двовузловими. В їх першому вузлі закладаються осі наростання IIIα і IIIα₁ порядків, з яких починається розвиток бічних супротивних симподіїв A і A₁. Квітки цих осей мають вигляд горбочків діаметром 0,5 мм з диференційованими елементами оцвітини. В другому вузлі цих осей є закладені зачаткові осі галуження IIIα₁ і IIIα₂ порядків. Внаслідок подвійного галуження на основі осі наростання I порядку формується суцвіття складний дихазій, утворений з 3 простих дихазіїв, а на осі наростання II а порядку – простий дихазій.

У кінці червня в більшості рослин починається фенофаза бутонізації. Центральний симподій парціальних суцвіть в цей час утворений з 5 квітконосних осей. Найрозвиненішою є квітка осі наростання I порядку цього симподію, що перебуває на етапі бутона (рис. 2.В). Її п'ять чашолистків витягнуто ланцетовидної форми, заввишки 13 мм, п'ять пелюсток зрослі до половини, жовтувато-бліуватого кольору. Андроцей утворений з 5 тичинок, що нитками приростають до віночка. Піляки нирковидні, оранжеві, містять сформований пилок. Маточка заввишки 6 мм, стовпчик зігнутий, приймочка лопатковидна. Вісь наростання II а завширшки 7,5 мм, всі її елементи перебувають на різних етапах розвитку. Вісь наростання IIIβ порядку 5,3 мм заввишки, також продовжує формуватися, в її першому вузлі знаходитьсь зачаткова вісь наростання IVγ, що має закладену вісь наступного - Vδ порядку. Оси галуження осей наростання центрального симподію також продовжують формуватися. Так, осі галуження IIIα і IIIα₁, порядків квітконосної осі наростання I порядку аналогічні квітці осі наростання II а порядку центрального симподію. Вони є двовузлові, з їх другого вузла відбувається галуження на супротивні зачаткові осі IIIα₂ і IIIα₃ порядків, а з першого вузла продовжують розвиватися бічні супротивні симподії A і A₁, утворені кожен з двох осей. Так, осі наростання IIIα і IIIα₁ мають квітку заввишки 5 мм, що розвивається. В першому вузлі кожної з цих осей є закладені осі наростання наступних IVα і IVα₁ порядків, а з другого вузла відбувається супротивне галуження на осі IVα і IVα₁ порядків. Що стосується осі наростання II а порядку центрального симподію, то її супротивні осі галуження IIIα₂ і IIIα₃ порядків представлени квітками заввишки 3,5 мм, у яких диференційовані елементи оцвітини, а тичинки і маточка – у вигляді горбочків. В їх першому вузлі помітні зачатки осей наростання IVα і IVα₁ порядку бічних супротивних симподіїв B і B₁. Оси

галуження IV а і IV а₁ осі наростання III β порядку центрального симподію є зачаткові.

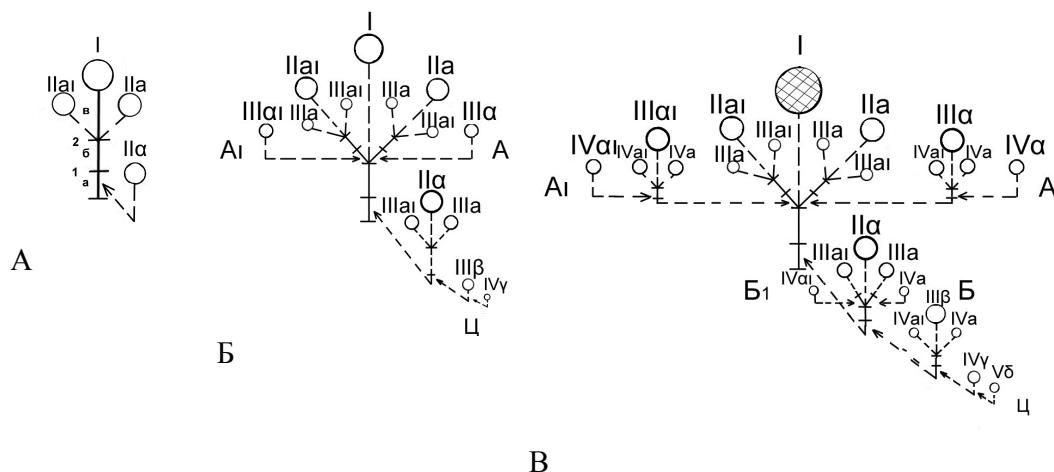


Рисунок 2. Схема будови та морфогенезу парціального суцвіття *Verbascum thapsiforme*, розділеного на окремі структурні елементи (дихазії). А, Б, В – парціальні суцвіття, що перебувають на різних етапах розвитку

Умовні позначення: Симподії квітконосних осей наростання: Ц – центральний; А, Б, – правосторонні і А₁, Б₁ – лівосторонні бічні навхрест супротивні центральному, Е – правосторонній і Е₁ – лівосторонній, навхрест супротивні бічним симподії. І, ІІа, ІІІβ, ІVγ, Vδ – порядки квітконосних осей наростання центрального і ІІа, ІІІα – VIa, VIa₁ – порядки осей наростання навхрест супротивних бічних симподіїв; ІІа і ІІІα – VIa і VIa₁ – порядки квітконосних осей галуження. Чорні кружечки – квітки, що цвітуть і утворюють плоди. Заштриховані кружечки – квітки на стадії бутонів. Білі кружечки – квітки на стадії різновікових бруньок. Різні діаметр та довжина сполучних ліній чорних і білих кружечків означає зменшення метричних параметрів квітів та ступеня розвитку бруньок. Пунктирними стрілками показано перший вузол квітконосної осі попереднього порядку, з абаксіальної бруньки якого утворюється вісь наростання наступного порядку, що є основою простого дихазія та осі галуження, які знаходяться в зачатковому стані.

На початку липня рослини вступають у фазу цвітіння, яка починається з зацвітання квітконосної осі I порядку центрального симподія парціального суцвіття. Приквітки цього суцвіття серцевидної форми з видовжено – загостреною верхівкою, які вгору вздовж пагона стають ланцетними і поступово звужуються до лінійних. Чашолистки квітки ланцетовидні, завдовжки 6-12 мм, зовні опушенні, утворюють вільнополисту чашечку. Віночок жовтий, 2,5 – 3 см у діаметрі, колесовидний, зовні опушений зірчастими волосками, його середня пелюстка дещо більша від інших. Нитки двох передніх тичинок довші від трьох задніх, майже голі, їх піляки збіжисті на нитки. Три задні тичинки з нитками, що густо вкриті оранжевими сосочковидними волосками та нирковидними піляками. Маточка грушоподібна, опушена, стовпчик доверху потовщується, приймочка лопатковидна, значно збігає на стовпчик.

До половини липня процес цвітіння поширюється вздовж всієї флоральної зони пагона, яка утворена приблизно з 120 парціальних суцвіть. В парціальних суцвіттях 5 квіток відцвіло (квітконосні осі I, II_a, I_{IIa} порядку осі наростання центрального симподію та осі галуження II_a і II_{a1} осі наростання I порядку). Всі інші квітки перебувають на стадії бутонізації або формуються. У сильно розвинутих рослин можуть цвісти осі наростання III_a і III_{a1} порядків бічних супротивних симподіїв A і A₁ (рис. 3), рідко після них цвітуть осі галуження III_a і III_{a1} квітконосної осі II_a порядку центрального симподію.

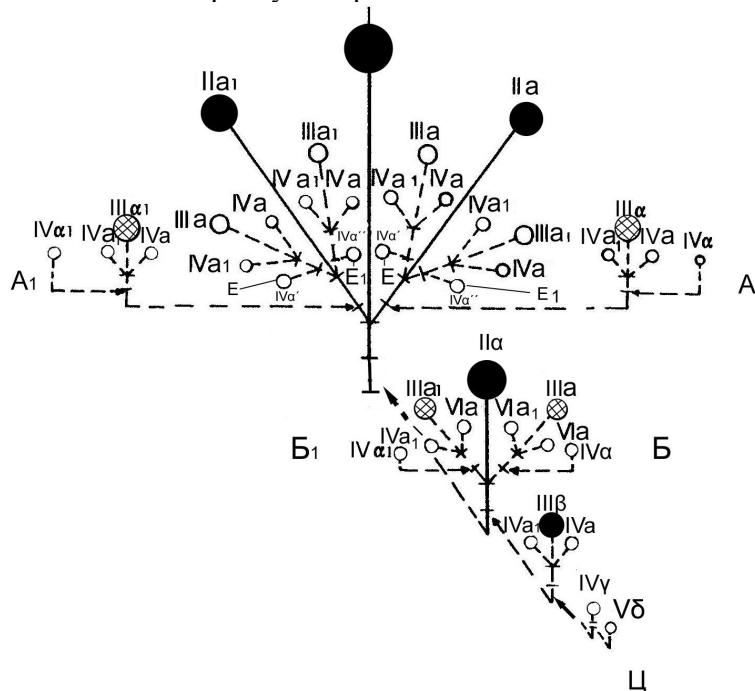


Рисунок 3. Схема будови та морфогенезу парціального суцвіття *Verbascum thapsiforme* розділеного на окремі структурні елементи (дихазії).
Умовні позначення: ті ж, що на рис. 2.

Окрім того, у цих рослин осі галуження другого порядку III_a і III_{a1} осей галуження осі наростання I порядку центрального симподію є двовузловими, в їх першому вузлі закладаються чотири бічні симподії E і E₁ топографічно супротивні до бічних і паралельні до центрального (рис. 3).

Внаслідок поступового закладання і розвитку лише двовузлових квітконосних осей та їх наростання і галуження у *V. thapsiforme* формується парціальне суцвіття, яке аналогічне парціальному суцвіттю *V. phlomoides*, що було назване нами множинний потенційно складний дихазій [1,3,4]. Утворене воно з 11 симподіїв відмінних за напрямком росту. На основі осей наростання I і II_a порядків центрального симподію формуються два потенційно складні дихазії, на його осі наростання III_b порядку та осі наростання III_a і III_{a1} порядків бічних супротивних симподіїв A і A₁ ряду – прості зачаткові дихазії. Інші симподії є зачатковими. У кінці липня рослини вступають у фазу плодоношення. В парціальному суцвітті закладається до 40 квіток, з яких плід

формується лише у 9, всі інші перебувають на стадії різного ступеня розвитку квіткових бруньок. Отже, як видно з викладеного матеріалу, різна ступінь розвитку квіток в межах парціального суцвіття зумовлена різним часом їх закладання в його структурі.

Висновки. Структурним компонентом парціального суцвіття *V. thapsiforme* є двовузлові квітконосні осі. Внаслідок наростання, яке здійснюється з абаксіальної меристеми першого вузла та галуження – з супротивних меристем другого вузла в процесі морфогенезу суцвіття у даного виду формується парціальне суцвіття типу «множинний складний дихазій». Утворений він з 5 дихазіїв, з яких два є складні, а три – прості. В структурі такого парціального суцвіття в процесі морфогенезу закладається близько 40 квіток, з яких лише третина утворює плоди, інші – не завершують свого розвитку до кінця вегетаційного сезону. Неодночасність цвітіння квіток і ступінь їх розвитку залежать від часу їх закладання в структурі парціального суцвіття.

Література

1. Берко Й.М., Грицина М.Р. Розвиток і морфоструктура парціального суцвіття *Verbascum phlomoides* L. (Scrophulariaceae) / Український ботанічний журнал. – 2009. – Т. 66, № 6. – С. 794-804.
2. Гриценко Н.В. Виды Коровяка (*Verbascum L.*) секции *Isandra* Franch. в СССР (критический обзор): Автореф. дис. ... канд. бiol. наук. - Л., 1972. - 24 с.
3. Грицина М.Р. Структура та генезис життєвих форм видів роду *Verbascum L.* флори західного регіону України : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. бiol. наук : / спец. «03.00.05» ботаніка. - К., 2010. - 20 с.
4. Грицина М.Р. Особливості морфогенезу та структури парціальних суцвіть видів підсекції *Heterandra* Franch. ex Murb. секції *Fasciculata* Murb. роду *Verbascum L.* флори України / Вісник Київського національного університету ім. Т.Г. Шевченка „Інтродукція та збереження рослинного різноманіття”. – 2007. – Вип. 13. – С. 67-71.
5. Котов М.І. Рід Дивина – *Verbascum L.* – К.: Вид. - во АН УРСР, 1960. – С. 407 -431. – (Флора УРСР; Т. 9).

Summary

*The structural component (modul) of parcial inflorescence of *Verbascum thapsiforme* are flower with two – node pedicel (floriferous axis). As a result of processes of growth and branching, which are carried out from lateral meristem located in nodes of the peduncles, is formed the morphologic structure of partial inflorescence, which can be regarded as a plural complex dichasium.*

Стаття надійшла до редакції 29.04.2011