

УДК: 581. 14

Грицина М.Р., к. б. н., © (hrytsynamr@gmail.com)

Львівський національний університет ветеринарної медицини та біотехнологій імені С.З. Гжицького

**ОСОБЛИВОСТІ ПРОЦЕСУ ПЛОДОНОШЕННЯ ОСОБИН
VERBASCUM DENSIFLORUM BERTOL. РІЗНОГО РІВНЯ ЖИТТЄВОСТІ**

За габітусом рослини в популяції *Verbascum densiflorum* розділено на чотири рівні життєвості - високий, середній, низький і дуже низький. Особини кожного рівня життєвості, що виділені за комплексом морфометричних ознак будови вегетативних органів, відрізняються також за особливостями плодоношення та насінневою продуктивністю.

Ключові слова: *Verbascum densiflorum Bertol.*, рівень життєвості особин, монокарпічний пагін, насіннева продуктивність, маса 1000 насінин.

Вступ. Насіннева продуктивність є одним з головних критеріїв, які визначають життєвість виду та здатність його популяції до самовідновлення і самопідтримання. Модельним об'єктом наших досліджень обрано *Verbascum densiflorum Bertol.* (*V. thapsiforme Shcrad*) з родини ранникові (*Scrophulariaceae*), який утворює в природі нестійкі, гетерогенні за віталітетною структурою, ценопопуляції [13] в ектопах з зруйнованим рослинним покривом: на берегах рік, відслоненнях порід, сухих луках, узбіччях шосейних та залізничних доріг, смітниках, виникнення яких зумовлене природним шляхом або господарською діяльністю людини [1]. За життєвою формою цей вид належить до стрижнекоренових трав'яних дворічних монокарпиків, які після процесів цвітіння і плодоношення повністю відмирають, залишаючи по собі в ґрунті велику кількість довгоживучого, дрібного насіння [3]. Так, з літературних джерел відомо, що насіння видів роду зберігає життєздатність протягом дуже довгого часу - 40-50 [7, 13] і навіть 120 [14] років.

У видів всіх роду *Verbascum* плід однотипний – верхня синкарпна коробочка з повною перегородкою і центральною плацента цією. За формою вона кулясто-яйцевидна, а розмір її становить 5-7 мм. Коробочкам властиве септицидно-латерально-дорзальне розкривання, тобто по швах зростання плодолистиків з поздовжнім розщепленням перегородок і відділенням стулок від центральної колонки. Крім цього, стулки на верхівці частково розкриваються по середній жилці, набуваючи двозубчастої форми [6].

Насіння коробочок численне (до 500 штук в плоді), дрібне (0,5–0,7 – 1-2 мм завдовжки), продовгувате конічно-призматичної форми із зрізаною верхівкою [10]. З поверхні воно сильно скульптуроване (сітчасто - дрібноямчасте) з 6-9 рядами пухирців (альвеол), що зумовлене особливостями його внутрішньої будови. Зокрема, ендосперм насінини утворює своєрідні

вирости, які помітні на її поверхні у вигляді виступів пухирчатої форми. Оболонка насінини складається з тонкого епідермісу і товстого губчастого ендотелію. Епідерміс утворений ізодіаметричними клітинами з слабо потовщеними стінками. Проте, його зовнішні тангентальні стінки вкриті восковим нальотом, завдяки чому вони здатні збільшувати коефіцієнт відбиття падаючих сонячних променів та збільшувати гідрофобність насіння. Ендотелій має губчасту структуру і є сильно адсорбуючим шаром, що легко гідратується. Це дає можливість покращення проростання насіння в сухих умовах місцезростань.

Матеріали і методи. Метою нашої роботи було вивчити особливості процесу плодоношення особин *V. densiflorum* з різним рівнем віталітету в природній популяції, розташованій на сухій луці в північній околиці м. Миколаєва Львівської області. Поділ особин в популяції на рівні життєвості проводили за методикою Ю.А. Злобіна [5] та Г.Г. Жилиєва [4]. Для вивчення процесу плодоношення рослин у відповідній фенофазі з кожної з виділених за рівнем життєвого стану груп визначали кількість та вагу плодів на рослину, їх кількість в парціальному суцвітті та кількість цих суцвіть у нижній, середній і верхній частинах її флоральної зони. Вивчали також насінневу продуктивність, для чого підраховували кількість насіння в одній коробочці в різних частинах суцвіття та його загальну кількість в кожній частині суцвіття та на пагін. Визначали масу 1000 насінин, утворених як на пагін, так і в кожній частині його флоральної зони.

Результати досліджень. Встановлено, що диференціація особин *V. densiflorum* за рівнем життєвості спостерігається протягом усіх етапів онтогенезу [2]. У фазі закінчення цвітіння, яка припадає на III декаду липня у високо- і середньожиттєвих рослин, а у низько – і дуже низькожиттєвих рослин – на I декаду серпня у них припиняються ростові процеси і вони досягають остаточних розмірів. В цей час процеси життєдіяльності зосереджені у флоральній зоні пагона, де відбувається поступове формування плодів та насіння вздовж осі суцвіття.

Кількісні показники, що характеризують ступінь плодоношення та насінневу продуктивність рослин, суттєво залежать від рівня їх життєвості. Так, як видно з таблиці 1, загальна кількість плодів на пагоні та їх маса, кількість плодів, утворених з квіток парціального суцвіття, є найвищими в особин високої життєвості. Із падінням рівня життєвості рослин ступінь їх плодоношення поступово зменшується і є мінімальним в особин з дуже низьким рівнем життєвості. Так, у особин цієї життєвості порівняно з особинами високої життєвості на пагоні утворюється в 11 разів менше плодів, а їх маса є меншою в 20 разів. Встановлено, що кількість плодів на пагоні суттєво залежить від місця їх утворення у його флоральній зоні. При цьому, ця закономірність спостерігається в особин різного рівня життєвості. Так, наприклад, найбільша кількість плодів утворюється в середній частині суцвіття, дещо нижчою вона є в нижній його частині і значно меншою – в верхній (табл.

1). Така ж закономірність спостерігається в межах флоральної зони пагона в особин середнього, низького і дуже низького рівня життєвості.

Таблиця 1

Кількісна характеристика плодів монокарпічних пагонів *Verbascum densiflorum* залежно від рівня життєвості рослини

| Ознаки | Рівні життєвості | | | | |
|--|-----------------------------|------------------------------|-----------------------------|----------------------------------|------------|
| | Ж ₁ (високий) | Ж ₂ (середній) | Ж ₄ (низький) | Ж ₄ (дуже низький) | |
| Загальна кількість плодів на пагоні | 326,66±11,23 | 172,45±6,72 | 77,36±3,50 | 29,37±1,5 | |
| Кількість плодів по частинах суцвіття | В | 92,75±12,15 | 47,45±5,92 | 22,73±2,82 | 8,87±0,87 |
| | Б | 134,58±11,62 | 68,45±8,58 | 28,91±3,61 | 10,25±1,81 |
| | А | 99,33±9,92 | 56,54±5,67 | 25,73±4,10 | 10,25±1,82 |
| Маса плодів на пагоні, г | 26,41±1,16 | 9,27±0,45 | 4,69±0,24 | 1,32±0,16 | |
| Маса плода в різних частинах суцвіття, гр. | В | 6,10±0,71 | 2,61±0,39 | 1,49±0,18 | 0,30±0,06 |
| | Б | 9,43±0,89 | 3,63±0,45 | 1,69±0,21 | 0,52±0,16 |
| | А | 10,88±1,16 | 3,03±0,31 | 1,51±0,24 | 0,50±0,15 |
| Середня кількість плодів, утворених в пучках квіток по частинах суцвіття | В | 3,04±0,27 | 1,54±0,10 | 1,12±0,09 | 1,1±0,1 |
| | Б | 4,66±0,32 | 3,0±0,27 | 1,90±0,12 | 1,22±0,14 |
| | А | 4,92±0,28 | 3,36±0,20 | 2,5±0,18 | 1,44±0,17 |

Примітка. Частина суцвіття: А – нижня частина суцвіття, Б - середня частина суцвіття, В - верхня частина суцвіття.

Відрізняються також особини різної життєвості за кількістю утвореного насіння в плоді. Встановлено, що найбільша кількість насіння утворюється в плоді в особин високої життєвості, тоді як в особин середньої життєвості вона є в 1,3 раза меншою, а низької життєвості – 2,3 раза. Виняток складають особини дуже низької життєвості, у плоді яких утворюється не найменша, як можна було сподіватись, кількість насіння, а на чверть більша від особин низької життєвості. Пояснюється це, очевидно, тим, що в особин дуже низької життєвості флоральна зона утворена з порівняно меншої кількості квіток, ніж в особин низької життєвості, з яких розвиваються плоди, на утворення яких витрачається більше пластичних речовин.

Таблиця 2

Насіннєва продуктивність рослин *Verbascum densiflorum* залежно від рівня їх життєвості

| Ознаки | Рівні життєвості | | | | |
|--|-----------------------------|------------------------------|-----------------------------|----------------------------------|-------------|
| | Ж ₁ (високий) | Ж ₂ (середній) | Ж ₄ (низький) | Ж ₄ (дуже низький) | |
| Кількість насіння на пагоні | 173958 | 60104 | 20755 | 8826 | |
| Середня кількість насіння в плоді на рослину | 548,94±12,11 | 344,05±50,46 | 267,50±9,46 | 299,0±17,57 | |
| Середня кількість насіння в плоді в різних частинах суцвіття | В | 527,0±18,03 | 257,20±38,67 | 250,0±37,63 | 266,0±33,33 |
| | Б | 551,0±20,31 | 342,95±25,66 | 270,0±46,36 | 326,0±27,63 |
| | А | 568,83±14,70 | 432,0±26,15 | 282,50±54,52 | 305,0±17,07 |
| Маса 1000 насінин з різних частин суцвіття, г | В | 0,9 | 0,82 | 0,5 | 0,46 |
| | Б | 0,9 | 0,88 | 0,58 | 0,8 |
| | А | 0,9 | 1,04 | 0,79 | 0,85 |
| Маса 1000 насінин, гр. | 0,9 | 0,91 | 0,6 | 0,7 | |

Неоднаковою є кількість насіння, утвореного у плоді в нижній, середній і верхній частині в межах усього суцвіття у рослин різних рівнів життєвості. Так, в особин високої, середньої і низької життєвості кількість насіння поступово зменшується вздовж суцвіття – від нижньої через середню до верхньої частини. Щодо особин дуже низької життєвості, то у них найбільша кількість насіння утворюється в плодах середньої частини суцвіття, менше – в плодах нижньої, і найменше в плодах його верхньої частини та помітно зростає, порівняно з особинами низької життєвості.

Певною відмінністю відзначаються рослини різної життєвості за масою 1000 насінин. У особин високої і середньої життєвості значення цього показника у них є однаковим, тоді як в особин низької життєвості він є від них в 1,8 рази меншим, а в особин дуже низької життєвості – дещо вищим від особин низької життєвості. Щодо залежності маси 1000 насінин від місця його утворення у суцвітті, то встановлено, що в особин високої життєвості цей показник не залежить від місця утворення насіння в суцвітті, тоді як в особин середньої, низької і дуже низької життєвості він поступово зменшується від нижньої до верхньої частини суцвіття.

Подібні результати спостерігаємо також і у інших авторів. Так, П. Еліаш [9], встановив, що маса насіння *V. speciosum* зменшується в акропетальному напрямку вздовж осі суцвіття та залежить від ступеня галузнення рослини. Чим більше галузяться рослини, тим легше насіння вони утворюють. Існує припущення, що така особливість схожості і маси насіння залежно від його топографії зумовлена неоднаковим рівнем живлення насіння, внаслідок цього формування і досягання плодів проходить в різний час і, відповідно, за різних погодних, температурних та інших екологічних умов. У сухий рік утворюється легше насіння. Маса насіння збільшується також з збільшенням величини рослини.

Взаємозалежність між висотою квітконосних пагонів рослин, частотою відвідування їх квіток комахами-запилувачами та насінневою продуктивністю було з'ясовано С. Доннелі, К. Лорте і Л. Аарссеном [8, 11] на прикладі *V. thapsus*. Рослини, які мають пагони висотою понад 2 м і не галузяться, інтенсивно відвідуються комахами (бджоли, джмелі), які забезпечують їх перехресне запилення. Натомість, у рослин з низькими пагонами частіше відбувається самозапилення, що призводить до генетичного закріплення низького рівня життєвості в таких рослин, яке веде до зниження насінневої продуктивності.

Проте, нерідко у *V. thapsus* спостерігається зменшення утворення насіння в плодах, що може бути зумовлено пошкодженням як апікальної меристеми стебла, так і квіток головного суцвіття шкідником довгоносом (*Gymnetron tetrum*) [12].

Висновки. Популяції *V. densiflorum* представлені надзвичайно неоднаковими за життєвістю особинами, які відрізняються між собою не лише за своїм габітусом, а й за кількісними показниками плодоношення і насінневою продуктивністю.

Загальна кількість плодів на пагоні, їх маса, кількість плодів, утворених з квіток парціального суцвіття, є найвищими в особин високої життєвості і зменшується з кожним наступним рівнем, досягаючи мінімуму в особин з дуже низьким рівнем життєвості. Така ж закономірність спостерігається у кількості насіння, утвореного на пагін та в одній коробочці. Лише у особин дуже низького рівня кількість насіння в коробочці є дещо вищою, ніж у особин низького рівня життєвості.

Маса насіння у особин високого і середнього рівня життєвості є однаковою, тоді як в особин низької життєвості вона є дещо меншою, а в особин дуже низької життєвості – дещо вищою від особин низької життєвості.

Збільшення насінневої продуктивності в особин дуже низького рівня життєвості зумовлено, очевидно, максимальним вкладання рослинами ресурсів у генеративну сферу в екстремальних умовах зростання.

Література

1. Василевич В. И., Мотекайте В. П. Рудеральные сообщества как особый тип растительности // Ботан. журн. – 1988. – Т. 73, № 12. – С. 1699-1707.
2. Грицина М.Р. Особливості онтогенезу рослин особин *Verbascum densiflorum Bertol.*, зумовлені рівнем їх життєвості в популяціях // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. 2011. – Вип. 57. – С. 32-39.
3. Грицина М.Р. Структура та генезис життєвих форм видів роду *Verbascum L.* флори західного регіону України : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : / спец. «03.00.05» - ботаніка. - К., 2010. - 20 с.
4. Жилиев Г. Г. Жизнеспособность популяций растений. - Львов, 2005. – 204 с.
5. Злобин Ю.А. О неравноценности особей в ценопопуляциях растений // Ботан. журн. – 1980. – Т. 65, № 3. – С. 311-322.
6. Каден Н.Н., Смирнова Н.И. К морфологии плодов норичниковых // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. – 1964. – Т. 79. - Вып. 3. – С. 77-91.
7. Baskin Jerry M. Baskin C. Carol. Seasonal change in germination responses of buried seeds of *Verbascum thapsus* and *Verbascum blattaria* and ecological implication // Can. J. Bot. – 1981.- Vol. 59, № 9. – P. 1769-1775.
8. Donnelly S. E., Lortie C. J., Aarssen L. W. Pollination in *Verbascum thapsus* (Scrophulariaceae): the advantage of being tall // Am. J. Botany. – 1998. – Vol. 85, № 11 - P. 1618-1625.
9. Eliaš P. Is the seed weight determined by plant size in *Verbascum speciosum*? // Preslia. – 1988. – Vol. 60, № 1. - P. 89-92.
10. Juan R., Fernandes I., Pastor J. Systematic consideration of microcharacters of fruit and seed in the genus *Verbascum* (Scrophulariaceae) // Ann. Bot. – 1997. – Vol. 80, № 11. – P. 591-598.
11. Lortie C. J., Aarssen L. W. The advantage of being tall: Higher flowers receive more pollen in *Verbascum thapsus L.* (Scrophulariaceae) // Ecoscience. – 1999. - Vol. 6, № 1. P. 68-71.
12. Mittelbach G. G., Gross R. L. Experimental studies of seed predation in old-fields // Oecologia. – 1984. – Vol. 65, № 1. P. - 7-13.

13.Reinartz J. A. Life history variation of common mullein (*Verbascum thapsus*) : 1. Latitudinal differences in population dynamics and timing of reproduction // Journal Of Ecology. – 1984 a. – Vol. 72, № 3. P. 897-912.

14.Telewski F.W., Zeevaart A.D. The 120-yr period for Dr. Beal's seed viability experiment / Am. J. Bot. – 2002. – Vol. 89, № 5. – P. 1285-1288.

Summary

Hrytsyna M.R.

FEATURE OF FRUITING PROCESS INDIVIDUALS *VERBASCUM*

DENSIFLORUM BERTOL. OF DIFFERENT VITAL LEVEL

Population Verbascum densiflorum different behind a vital level of individuals. Behind this indicator of a plant are divided into four levels of viability: high, average, low and very low. Plants of each level digger in the sizes vegetative and generative organs, feature of fruiting process and formation of seeds.

Рецензент – д.б.н., професор Берко Й.М.