

ЕКОЛОГІЯ, ГІГІЄНА ТВАРИН, ВЕТЕРИНАРНА САНІТАРІЯ, ВЕТЕРИНАРНО-САНІТАРНА І РАДІОЛОГІЧНА ЕКСПЕРТИЗА

ECOLOGY, HYGIENE OF ANIMAL, VETERINARY SANITATION, VETERINARY-SANITARY AND RADIOLOGICAL EXAMINATION

УДК 581:582.929.4

Берко Й.М., д.б.н., професор[©]

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

ОСОБЛИВОСТІ МОРФОЛОГІЧНОЇ БУДОВИ ТА РОЗВИТКУ ПАРЦІАЛЬНИХ СУЦВІТЬ МОНОКАРПІЧНИХ ПАГОНІВ ГЛУХОЇ КРОПИВИ БІЛОЇ (*LAMIUM ALBUM L.*)

*Встановлено, що парціальні суцвіття глухої кропиви білої (*Lamium album L.*) з родини губоцвіті (*Lamiaceae*) є цимоїдами дихазійно-монохазійної природи, які являють собою прості дихазії з двійчастими звивинами (двійчасті монохазії). Формування такої структури суцвіття детерміноване навхрест супротивним філотаксисом, що властивий пагонам цього виду.*

Ключові слова: *Lamiaceae, Lamium album, inflorescentia, парціальне суцвіття, цимоїди, простий дихазій з двійчастими звивинами (двійчастий монохазій)*

Монокарпічні пагони видів родини губоцвіті (*Lamiaceae*) флори України відзначаються великою морфологічною різноманітністю утворених у процесі їх онтогенезу суцвіть, морфогенетичні і структурні особливості яких залишаються ще недостатньо вивченими. Особливо це стосується складових цих суцвіть, які розвиваються в пазухах покривних листків (приквітків) головної осі пагона чи його паракладіїв.

У більшості видів губоцвітих – це складні або парціальні суцвіття з симподіальним наростанням рівнозначних квітконосних осей, в системі яких немає вияву головної осі. Суцвіття такого типу будови названо цимоїдами, що в різних рослин губоцвітих представлені монохазіями, дихазіями та плеїохазіями або їх поєднаннями, серед яких найчастіше розвиваються дихазії з двійчастими монохазіями [7].

Дослідження морфології та розвитку парціальних суцвіть видів рослин з різних родів родини губоцвіті мають вагомe значення для глибшого пізнання їх природи, встановлення закономірностей морфогенезу, з'ясування напрямків еволюції, а також особливостей біології цвітіння і плодоношення рослин [1]. У цьому контексті значний інтерес представляє загалом нечисленний в Україні (лише 8 видів) рід глуха кропива (*Lamium L.*), парціальні суцвіття якого щодо їх розвитку та морфоструктурної організації потребують докладнішого дослідження. Для з'ясування цих питань обрано за модельний один із видів роду, яким є глуха кропива біла (*Lamium album L.*), парціальні суцвіття якого вважали несправжньою кільцевими звивинами (Wydler, 1851; цит. за [6]) або несправжніми кільцями [5], яких вони візуально нагадують, розташовуючись у пазухах супротивних покривних листків в кожному з вузлів суцвіття монокарпічного пагона. За зовнішньою формою цих суцвіть, як побачимо нижче, скривається доволі непроста картина їх будови та розвитку.

Матеріал і методика дослідження. Для вивчення парціальних суцвіть глухої кропиви білої у типових для цього виду оселищах (забур'янені місця біля садиб і парків) відбирали не менше 25 пагонів рослин, що перебували у фазі цвітіння. З допомогою мікроскопа МБС – 1 аналізували стан розвитку парціальних суцвіть на головній осі монокарпічного пагона, починаючи від закладання на його конусі наростання їх першої квітки в пазусі примордія приквітка другого вузла і далі в базипетальному напрямку в пазухах приквіткових кожного з наступних вузлів, закінчуючи найнижчим вузлом цього суцвіття.

У парціальних суцвіттах нижньої частини пагона, які на час дослідження були повністю розвиненими, підраховували у них кількість квіток, стан їх розвитку, відзначали за послідовністю зацвітання кожної з них порядок її наростання та положення в суцвітті, розташованому на нижній пристебловій частині черешка в пазусі приквітка. За матеріалами досліджень склалися у відповідному мірілі схеми будови розвинутого парціального суцвіття з відображенням на них топографії його квіток на черешку приквітка.

Результати дослідження та їх обговорення. У рослин *Lamium album* суцвіття, які охоплюють верхню третину, а нерідко і верхню половину монокарпічних пагонів, складаються з головної квітконосної осі, якою є стеблова частина цих пагонів та бічних складних парціальних суцвіть, які розвиваються на ній в пазухах навхрест супротивних приквіткових, що являють собою черешкові з добре розвиненими яйцевидно-трикутними або довгасто-яйцевидно-ланцетними пластинками листки. Такі суцвіття, що мають приквітки у формі нормально розвинених листків, подібних до листків середньої формації, належать до типу фрондозних [9].

Характерною особливістю суцвіть *Lamium album* є також і те, що апікальна меристема їх головної осі завжди знаходиться у вегетативному стані, забезпечуючи її тривале моноподіальне наростання, тоді як меристеми бічних осей парціальних суцвіть, що представлені цимоїдами, навпаки, витрачаються на утворення верхівкових квіток, унаслідок чого їх наростання, яке призводить

до збільшення порядків цих осей, відбувається симподіально без виявлення у них головної осі.

Суцвіття з такими відмінними один від другого способами наростання їх головної осі і бічних осей названо тирсом або тирзусом [9]. Правда, І.А. Грудзинська [3] вважає, з чим, очевидно, варто погодитися, що під це поняття підходять комплексні суцвіття найрізноманітнішої будови (китицеподібні, головчасті тощо), унаслідок чого воно не може означати тип суцвіття, а є поняттям, що характеризує тип його розвитку.

У зв'язку з цим вона, вивчаючи комплексні суцвіття видів роду *Ulmus* із змішаним розвитком головної і бічних осей, використовує для їх означення термін «тирсоїдний», який у свій час був запропонований її попередниками (Celakowsky, 1893; Тахтаджян, 1964; цит. за [3]).

Як усі тирсоїдні суцвіття, розвиток яких відбувається в акропетальній послідовності, суцвіття *Lamium album* не є винятком, у зв'язку з чим ступінь їх розвитку і сформованості вздовж по головній осі пагона є різним. Так, якщо на час дослідження нижня, тобто перша пара цимоїдів у пазухах супротивних приквітків суцвіття на цій осі представлена квітками, що відцвіли і в них відбувається процес формування плодів, то верхня десята пара цимоїдів представлена лише закладеними на конусі наростання меристематичними горбочками квіток I порядку в пазухах супротивних примордіїв приквітків.

Найбільш чисельними за багатством квіток є цимоїди супротивних приквітків третього – четвертого вузлів нижньої частини суцвіття, в яких нараховується найчастіше 8 – 10 квіток. З огляду на цю обставину, суцвіття цих вузлів було обрано за об'єкти дослідження будови і розвитку парціальних суцвіть рослин *Lamium album*.

З'ясовано, що розвиток парціального суцвіття в одному з цих, як і, до речі, в будь-яких інших вузлах пагона, започатковується пазушною квітковою брунькою в одного з супротивних листків, який стане приквітком суцвіття. Хоча, як зазначає К. Есау [4], термін «пазушний» не є зовсім правильним, бо такі квіткові бруньки насправді виникають екзогенно на стеблі і лише згодом унаслідок наступних перебудов і в процесі росту зміщуються до основи листка, якою у *Lamium album* є нижня ділянка його черешка. У стані повної сформованості ця квітка, назвемо її квіткою I порядку, є практично сидячою. Її квітконіжка завдовжки лише 0,2 – 0,5 мм, гола, виділяється темнувато-зеленим забарвленням на фоні світлішого забарвлення нижньої частини чашечки квітки.

Ще будучи на етапі зачаткового розвитку і маючи лише заввишки 0,15 мм, у пазухах кожного з її супротивних, теж зачатково розвинених приквітничків, закладається по меристематичному горбочку квіток II і IIa порядків. Таким чином, перебуваючи ще в зачатковому стані, у квітки I порядку відбувається супротивне галуження її квітконосної осі, яка зовнішньо не є розвинутою, галузиться, як бачимо, скрито, екзогенно у відносно поверхневих тканинах основи черешка її приквітка. Супротивний тип галуження квітконосної осі I порядку і супротивне розташування її приквітничків свідчить про властивий їй супротивний філотаксис. Водночас унаслідок такого галуження квітконосної

осі I порядку на квітконосні осі II і IIa порядків започатковується розвиток важливої структури парціального суцвіття, якою є простий дихазій.

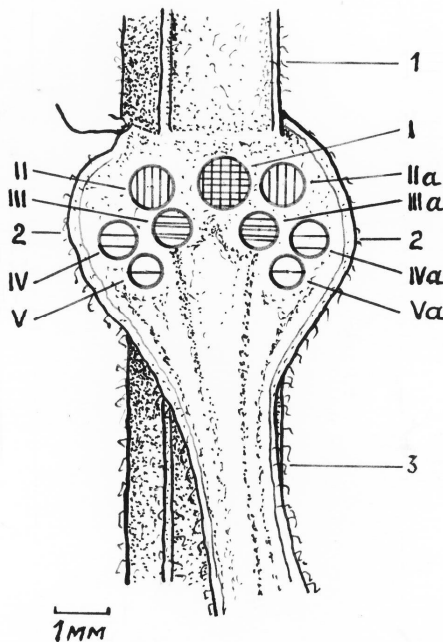
Супротивні його квітки II і IIa порядків, досягнувши повної зрілості, теж є майже сидячими, бо їх осі сягають завдовжки не більше 0,5 мм. Решта довжини цих осей, як і в осі квітки I порядку, теж скриті в приповерхневих тканинах черешка приквітків. Скритим є теж і їх вузол, бо супротивні приквітнички кожної з цих квіток розташовуються на поверхні черешка, при цьому займають навхрест супротивне розташування стосовно супротивних приквітничків квітки I порядку. Правда, розвиненими є лише приквітнички з абаксіальної сторони квіток, тоді як з протилежної, адаксіальної, сторони вони не розвиваються через зростання осей цих квіток з стебловою віссю і блокування унаслідок цього розвитку пазушних меристем. Подібне явище властиве також рослинам з інших родів та родин квіткових рослин, наприклад, з роду *Verbascum* родини *Scrophulariaceae* [2]. Можливі інші причини недорозвинення одного чи абортів усіх приквітничків [6].

У пазухах кожного з абаксіальних приквітничків квіток II і IIa порядків з їх меристематичних ділянок розвивається по квітці III і IIIa порядків, які у своєму розташуванні на черешку приквітка є взаємозближеними до його серединної лінії, тобто знаходяться під певним кутом до квіток попереднього порядку. Інакше кажучи, квітка III порядку є зміщена вправо до цієї лінії, тоді як квітка IIIa порядку, навпаки, вліво до неї (рис.). Із розвитком квіток III і IIIa порядків основну роль у формуванні парціального суцвіття починає відігравати процес базисимподіального наростання квітконосних осей зростаючих порядків, який замінив процес супротивного галуження, що властивий лише для квітконосної осі I порядку.

Квітки III і IIIa порядків, досягнувши повної зрілості, теж мають недорозвинені квітконіжки, є майже сидячими і мають навхрест супротивні до попередніх квіток приквітнички, з яких розвивається лише по одному, розташованому кожен із зовнішніх (правого і лівого) боків черешка листка, тоді як їх супротивні приквітнички, що стикаються з тканинами серединної частини черешка, залишаються не розвиненими. З пазушних меристем кожного з розвинених приквітничків започатковується розвиток квіток IV і IVa порядків, які в суцвітті розташовуються взаємопротилежно: квітка IV порядку вліво від квітки III порядку, а квітка IVa порядку, навпаки, вправо від квітки IIIa порядку.

Подібним же чином відбувається розвиток квіток V і Va порядків з пазушних меристем навхрест супротивно розташованих абаксіальних приквітничків (адаксіальні не розвиваються) квіток IV і IVa порядків. Вони за своїм розташуванням, на протилежності квіткам IV і IVa порядків, навпаки, є взаємозближеними, тобто квітка V порядку спрямована вправо у напрямку до серединної лінії черешка приквітка, натомість квітка Va порядку вліво до неї. Квітками V і Va порядків у суцвіттях більшості досліджених пагонів рослин завершується процес наростання квітконосних осей, унаслідок чого у них нараховується по 9 квіток. Лише в окремих суцвіттях зафіксована наявність

квіток VI і VI а порядків, завдяки чому число квіток у них збільшується до 11, а розташування є аналогічним квіткам IV і IVa порядків.



Умовні позначення: 1 - стебло; 2 – нижня пристеблова розширена частина черешка листка; 3 - нормально розвинена частина черешка листка;

I, II, IIa, III, IIIa, ... - порядки послідовно утворюваних квітконосних осей з квітками парціального суцвіття;

різний діаметр кружечків (від найбільшого до найменшого) – стан розвитку квіток на момент спостереження у послідовності, починаючи від найстаршої за віком першої квітки: завершення цвітіння і початок формування плодів (I) - кінець цвітіння (II, IIa) - повне цвітіння (III, IIIa) – початок цвітіння (IV, IVa) – бутонізація (V, Va).

Примітка. Масштаб кружечків, якими позначено квітки, не збережено.

Рис. Схема розташування та послідовного розвитку квіток парціального суцвіття глухої кропиви білої (*Lamium album* L.), розвиненого на нижній пристебловій розширеній частині черешка її листка.

З викладеного вище розвитку парціального суцвіття *Lamium album* бачимо, що однією з характерних його особливостей є участь у ньому двох процесів - супротивного галуження та базисимподіального наростання квітконосних осей. Перший з них є одноактним і пов'язаний з супротивним галуженням квітконосної осі I порядку на дві функціонально такі ж осі II і IIa порядків, результатом чого є утворення базового компонента парціального суцвіття – простого дихазію. Базовим він є тому, що з його виникненням основним і домінуючим процесом подальшого розвитку суцвіття стає процес базисимподіального наростання його квітконосних осей, який розпочинається синхронно з осей II і IIa порядків. Причому з кожної з них шляхом такого наростання формуються паралельні монохазіальні структури з осей зростаючих порядків (III – V, рідше VI). Структуру, що започаткувалася з осі II порядку

назвемо лівою, а структуру, започатковану з осі Па порядку, – правою (рис.). Наростають, як і започаткувалися, обидві структури синхронно і за принципом «сходимося – розходимося», тобто осі одного порядку наростання лівої і правої структур, наприклад, III і IIIa, спрямовані назустріч одна одній (до серединної лінії черешка), тоді як осі наступного порядку (IV і IVa), навпаки, спрямовані в протилежні сторони. Наростання осей V і Va порядків відбувається подібно осям III і IIIa порядків, а в суцвіттях з осями VI і VIa порядків їх наростання відбувається подібно осям IV і IVa порядків.

Завдяки такому способу наростання осей кожен із двох монохазіїв (лівий і правий) мають вигляд звивин, а вся структура суцвіття є простим дихазієм із двома звивинами або двійним монохазієм [3]. На подібний характер розвитку й особливості будови парціальних суцвіть видів родини губоцвіті вказують окремі автори, які займалися питаннями морфології суцвіть квіткових рослин [6]. Зумовлене це явище, на нашу думку, навхрест супротивним листкорозміщенням приквітничків квіток парціального суцвіття, серед яких одні з них (адаксіальні) не розвиваються, починаючи з квіток II і наступних порядків.

З базисимподіальним наростанням квітконосних осей зростаючих порядків парціального суцвіття корелятивно пов'язана низка інших морфологічних ознак та біологічних властивостей його квіток. Так, із зростанням порядку цих осей відповідно сповільнюється стан розвитку їх квіток, про що можна судити, наприклад, на підставі готовності кожної з них до цвітіння. Так, якщо квітка I порядку знаходиться в стані завершення цього процесу, то квітки II порядку є на стадії повного цвітіння, а квітки вищих (III - V) порядків відповідно на стадіях: початку цвітіння – завершення бутонізації – початку бутонізації. Відповідним чином з цією ознакою пов'язана й послідовність зацвітання квіток: чим вищий порядок наростання квітконосної осі, тим пізніше зацвітає її квітка. Із зростанням порядку квітконосних осей відбувається зменшення розмірів квіток та їх приквітничків. Так, найбільші розміри приквітничків властиві квіткам I порядку (до 3-4 мм завдовжки), тоді як у квіток V порядку вони є у декілька разів коротшими.

Не менш характерною особливістю парціального суцвіття цього виду є те, що воно розташовується у нижній пристебловій частині черешка приквітка на його адаксіальній стороні, тобто його верхній поверхні. Причиною цього є формування суцвіття, починаючи з квітки I порядку, шляхом базисимподіального наростання квітконосних осей зростаючих порядків в сторону, протилежну від грані стебла з вузлом, від якого відходить черешок з пластинкою приквітка.

Концентрація квіток парціального суцвіття на нижній частині черешка впродовж 3-4 мм від місця його відходу від вузла стала однією з передумов її метаморфозу, без якого це суцвіття, що складається з 9-11 квіток, не змогло б на ній розміститися через брак площі. Внаслідок процесу метаморфізації краї цієї частини черешка набули напеліптичних криловидних утворень, що призвело, з одного боку, до зміни її форми, яка із лінійноподібної стала

яйцеподібною, а з другого, до збільшення площі для розташування суцвіття. У найширшій частині яйцеподібна основа черешка має 5 - 6 мм завдовжки, тоді як ширина грані стебла, від вузла якого відходить черешок, становить лише 2,2 – 2,5 мм. Орієнтовна площа, зайнята парціальним суцвіттям на черешку, становить 12 – 18 кв.мм.

Топографічно парціальне суцвіття на пристебловій яйцеподібно розширеній частині черешка виразно поділяється на ліву і праву ділянки, що розділяються квіткою I порядку, яка розташована в центрі краю основи черешка, та його серединною частиною, що пролягає вздовж усього черешка і продовжується в пластинку приквітка (рис.). У кожній із обох цих ділянок із злегка нахиленими поверхнями у зовнішні боки від серединної частини черешка, розташовуються квітки відповідно лівої і правої монохазіальних звивин суцвіття.

Однак, унаслідок метаморфозу нижньої частини черешка відбулося не лише розширення її верхньої поверхні, яка набула яйцеподібної форми. Відповідні зміни торкнулися і його нижньої поверхні, яка набула форми своєрідної «інженерної» конструкції у вигляді подвійної підставки для підтримання суцвіття. Утворюють її два провідні пучки черешка приквітка, які паралельно і роздільно, на віддалі 1 мм один від другого, входять в стебло. У місці контакту із стеблом кожен із пучків ребристо потовщується, набуваючи трикутноподібної форми. Верхня сторона цього потовщення, яка зникається з нижньою поверхнею черешка, має завдовжки 1,5 мм, а бічна, яка зростається зі стеблом, є коротшою і становить біля 1 мм завдовжки. Між ребристими потовщеннями пучків утворюється ямка завглибшки 2 мм. Лінійні параметри підставки з нижнього боку черешка збігаються з такими ж параметрами ділянок, зайнятими суцвіттям на його верхній поверхні, що свідчить про взаємозв'язок і взаємозалежність цих морфологічних ознак нижньої частини черешка приквітка, зумовлених процесом її метаморфозу.

Висновки:

1. Суцвіття монокарпічних пагонів глухої кропиви білої (*Lamium album*) належать до складних фрондозних суцвіть тирсоїдного типу.

2. Парціальні суцвіття монокарпічних пагонів глухої кропиви білої представлені цимоїдами, які за своєю природою є структурно-функціональними дихазійно-монохазійними системами, утвореними простими дихазіями з розвиненими на їх базі двійчастими монохазіальними звивинами або інакше – двійчастими монохазіями.

3. Розвиток парціальних суцвіть глухої кропиви білої відбувається шляхом базисимподіального наростання квітконосних осей зростаючих порядків (до V - VI), а формуваннях монохазіальних звивин детерміноване їх навхрест супротивним філотаксисом.

Література

1. Байкова Е.В. Структурные особенности соцветий в роде *Salvia* (Lamiaceae) // Раст. ресурсы. – 2000. – Т. 40, вып. 4. – С. 1 – 18.

2. Берко Й.М., Грицина М.Р. Розвиток і морфоструктура парціального суцвіття *Verbascum phlomoides* L (Scrophulariaceae) // Укр. ботан. журн. – 2009. – Т. 66, № 6. – С. 794 – 804.
3. Грудзинская И.А. Соцветия видов *Ulmus* L. (формирование, строение и некоторые вопросы эволюции) // Ботан. журн. – 1966. – Т. 51, №1. – С. 15 – 27.
4. Эсау К. Анатомия растений. – М.: Мир, 1969. – 564 с.
5. Клоков М.В. Родина губоцвіті – Labiatae Juss. // Флора УРСР. - Т. IX. – К.: Вид-во АН УРСР, 1960. – С. 5 – 364.
6. Кондорская В.Р. Монохазальные соцветия // Биол. науки. – 1990. - № 2. – С. 81 – 92.
7. Серебрякова Т.И., Воронин Н.С., Еленевский А.Г. и др. Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений. Учеб. для вузов. – М.: ИКЦ «Академкнига», 2007. – 543 с.
8. Федоров Ал. А., Артющенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. – Л.: Наука, 1979. – 296 с.
9. Troll W. Die Infloreszenzen. Bd. 1. – Jena: Fischer Verlag, 1964, – 615 s.

Summary

J. M. Berko

CHARACTERISTIC FEATURES OF MORPHOSTRUCTURE AND DEVELOPMENT OF PARTIAL INFLORESCENCES OF MONOCARPIC SPROUTS OF *LAMIUM ALBUM* L.

*It has been shown that partial inflorescence of *Lamium album* L. is a simple dichasium with dual monochasia developed on it, caused by crosswise opposition phyllotaxis.*

Рецензент – к.б.н., доцент Хомик Р.І.