

УДК 581.4:634.651

Павлов В.В.

**МОДЕЛІ ПАГОНОУТВОРЕННЯ ТРАВ'ЯНИСТИХ
ПОЛІКАРПІЧНИХ РОСЛИН ФЛОРИ ПІВНІЧНОГО
ПРИСИВАШСЯ**

Херсонський державний аграрний університет, м.Херсон
e-mail: pavlovv1973@ukr.net

Вегетативні органи рослин і динаміка їх систем пагонів у онтогенезі вивчаються з точки зору «моделей пагоноутворення» або «архітектурних моделей», які були запропоновані для тропічних дерев. За Т.І. Серебряковою концепція «моделей пагоноутворення» корисна для вивчення життєвих форм рослин. Виділені 4 основні моделі, які характеризують тільки форму росту рослин незалежно від розмірів та загальної тривалості життя, передаються спадково та можуть використовуватися як важливий таксономічний показник. В роботі проаналізовані особливості формування моделей пагоноутворення трав'янистих полікарпічних рослин Північного Присивашся на прикладі модельних видів.

Ключові слова: *трав'янисті полікарпічні рослини, модель пагоноутворення, модельний вид, Північне Присивашся*

Вступ. *Вегетативні органи рослини та динаміка пагонових систем в онтогенезі вивчаються з позицій концепції “архітектурних моделей” або “моделей пагоноутворення”, запропонованої для тропічних дерев [14-17, 19]. На думку Т.І. Серебрякової концепція “архітектурних моделей” корисна для вивчення життєвих форм [8-11]. Вона виділила чотири основні моделі пагоноутворення – симподіальну напіврозеткову, симподіальну довгопагонову, моноподіальну розеткову і моноподіальну довгопагонову. Модель пагоноутворення характеризує тільки форму росту рослини незалежно від розмірів і загальної довжини життя, яка передається по спадковості і може використовуватись як важлива таксономічна ознака [2, 7, 11-13]. Останні можуть бути різними для видів одного роду і однаковими для неспоріднених представників. Проаналізовано особливості формування моделей пагоноутворення рослин трав'янистих полікарпиків флори Північного Присивашся і розглянуто їх формування на прикладі модельних видів.*

Матеріали та методи дослідження. *В основу роботи покладені матеріали польових досліджень на території Північного Присивашся, які було здійснено маршрутно-рекогносцировочним методом. Були охоплені всі основні ландшафтні виділи, особлива увага приділялась вивченню життєвих форм та моделям пагоноутворення. Моделі пагоноутворення вивчалися за Т.І. Серебряковою [8-13].*

Результати дослідження та їх обговорення. Трав'янисті полікарпічні рослини з симподіально-напіврозетковою моделлю пагоноутворення. Ця група рослин налічує 216 видів, що відносяться до слідуєчих родин Asteraceae (55 видів), Poaceae (49), Brassicaceae, Apiaceae і Limoniaceae (по 13), Cyperaceae (11), Caryophyllaceae (9), Rosaceae (7), Fabaceae і Lamiaceae (по 6), Polygonaceae і Juncaceae (по 5), Malvaceae (4), Boraginaceae, Ranunculaceae і Typhaceae (по 3), Linaceae і Scrophulariaceae (по 2), Lythraceae, Geraniaceae, Butomaceae, Iridaceae, Papaveraceae, Valerianaceae і Resedaceae (по 1 виду). У класичній морфології такі рослини називались “напіврозетковими” [1, 18, 20].

Розглянуто формування цієї моделі пагоноутворення на прикладі модельного виду *Limonium caspium* (Willd.) Gams. [3]. У прегенеративному періоді головний моноподіально-розетковий пагін *L. caspium* має ортотропний розетковий приріст який контрактильною кореневою системою втягується в ґрунт і утворює епігеогенне кореневище. В пазухах листків формуються тільки вегетативні бруньки, вони деякий час зберігаються на кореневищі (сплячі бруньки відновлення). В генеративному періоді головний пагін починає інтенсивно рости й утворює прямостояче багатоквіткове суцвіття із довгими міжвузлями і лускуватими зеленими листками. Суцвіття після плодоношення відмирає до розеткової частини з бруньками відновлення. В кінці літа на початку осені 3-4 наймолодші пазушні вегетативні бруньки починають рости, вони формують осінньо-зимову генерацію листків і розеткову частину скелетних пагонів наступних порядків. До весни, завершується диференціація розеткових частин скелетних пагонів із вегетативними бруньками відновлення. На початку літа починається безрозеткова фаза розвитку скелетних пагонів, знову виростають прямостоячі багатоквіткові суцвіття, які в кінці вегетаційного сезону відмирають до розеткової частини. У прегенеративних рослин *L. caspium* пагони моноподіально-розеткові, у генеративних – головний пагін поліциклічний монокарпічний, після перевершинювання система пагонів стає симподіальною. Пагони другого й послідуєчих порядків – діциклічні, монокарпічні. У старіючих генеративних рослин частина скелетних пагонів не переходить у генеративний стан і залишається моноподіально-розетковими з неповним циклом розвитку. У *L. caspium* в генеративному періоді функціонують типові напіврозеткові пагони, їх нижня частина розеткова з короткими міжвузлями і з бруньками відновлення, а верхня – безрозеткова з довгими міжвузлями і сформованими суцвіттями. Розеткові частини пагонів є складовою частиною багаторічної загонової системи рослин, їх висота 0,9-1,4 см, безрозеткова частина пагонів відмирає, їх висота 35-45 см. У старіючих і старих вегетативних рослин усі пагони моноподіально-розеткові.

Таким чином, вегетативне тіло генеративних рослин з симподіально-напіврозетковою моделлю пагоноутворення складаються з скелетних дициклічних монокарпічних пагонів різних порядків, у яких добре виражена вегетативна (розеткова) і вегетативно-генеративна (безрозеткова) фази розвитку.

Серед симподіально-напіврозеткових рослин домінують літньоозимовозелені (170 видів), багато стрижнекореневих каудексових (115 видів) і мичкуватокореневих дернинних (52) життєвих форм. Більшість рослин зростає на степових територіях (106 видів) солонцях (56) і луках (55 видів).

Таким чином, серед симподіально-напіврозеткових рослин домінують стрижнекореневі каудексові життєві форми. При зменшенні зволоженості і збільшенні засоленості води і ґрунту збільшується роль стрижнекореневих каудексових видів рослин. Рівномірний розподіл між стрижнекореневими та дернинними видами відмічається у помірно зволжених умовах.

Трав'янисті полікарпічні рослини з симподіально-довгопагоновою моделлю пагоноутворення. Ця група рослин нараховує 105 видів відносяться до слідуєчих родин Fabaceae (15 видів), Asteraceae (13), Lamiaceae (11), Rubiaceae (8), Potamogetonaceae і Caryophyllaceae (6), Euphorbiaceae, Scrophulariaceae і Ranunculaceae (по 5), Boraginaceae і Asparagaceae (по 3), Malvaceae, Onagraceae, Cyperaceae, Ruppiaceae, Zannichelliaceae, Zosteraceae і Clusiaceae, (по 2), Geraniaceae, Peganaceae, Primulaceae, Santalaceae, Solanaceae, Urticaceae, Verbenaceae, Zygophyllaceae, Ceratophyllaceae, Haloragaceae і Crassulaceae (по 1 виду).

Розглянуто в онтогенезі формування симподіально-довгопагонової моделі пагоноутворення на прикладі модельного виду *Thalictrum minus* L. У ювенільних рослин головний видовжений вегетативний пагін відмирає в кінці першого вегетаційного сезону, на наступний рік з бруньки відновлення, що розташована на гіпогеогенному кореневищі [40], розвивається бічний вегетативний моноциклічний пагін, який більше розвинений, ніж головний, і поступово збільшуються розміри бічних пагонів наступних порядків. У всіх прегенеративних рослин пагони однотипові моноциклічні видовжені, із неповним циклом розвитку, вони щорічно відмирають до приземної зони відновлення. У генеративних рослин пагони видовжені моноциклічні монокарпічні з повним циклом розвитку, після цвітіння й плодоношення вони теж відмирають до зони відновлення. У постгенеративних рослин (як і у прегенеративних) пагони видовжені моноциклічні з неповним циклом розвитку. Із старінням рослин зменшуються їх розміри. В онтогенезі *Thalictrum minus* щорічно формуються однотипові видовжені пагони з неповним (у пре- і постгенеративних) і з повним циклом розвитку (у генеративних рослин).

Таким чином, вегетативне тіло генеративних рослин з симподіально-довгопагоновою моделлю пагоноутворення складається з однотипових видовжених моноциклічних пагонів з повним циклом розвитку з приземною або підземною зоною відновлення.

Серед рослин з симподіально-довгопагоновою моделлю пагоноутворення майже рівномірний розподіл між літньозимовозеленими (56 видів) і літньозеленими (49) видами. Переважають стрижекореневі каудексові (50 видів) і мичкуватокореневі короткочореневі (29) життєві форми рослин. Кількість симподіально-довгопагонових рослин зменшується в напрямку степові рівнинні території – мілководді водойм – солонці – луки – піщано-черепашкові коси та пересипи і прибережно водні території – солончаки – болота.

Трав'янисті полікарпічні рослини з моноподіально-розетковою моделлю пагоноутворення. Рослини цієї групи налічують 21 вид і відносяться до родин Asteraceae (8 видів), Plantaginaceae (6), Rosaceae, Fabaceae і Juncaginaceae (по 2), Alismataceae (1 вид). Розглянуто формування цієї моделі пагоноутворення на прикладі модельного виду *Plantago salsa* Pall. У прегенеративних рослин *P. salsa* функціонує головний моноподіально-розетковий пагін з укороченим до 1-2 мм міжвузлями. В пазухах фотосинтезуючих листків закладаються тільки вегетативні бруньки. Головний корінь контрактильний, поперечно-зморшкуватий, він втягує в ґрунт ортотропний розетковий приріст пагона, який дає початок вертикальному короткому кореневищу. У дорослих вегетативних рослин головний пагін з 4-5 вузьколінійними фотосинтезуючими листками довжиною до 20 см шириною 1-1,5 см.

У молодих генеративних рослин 7-8 фотосинтезуючих листків до 25 см висотою і 1-1,2 мм шириною, в їх пазухах закладаються генеративні бруньки, з них 1, рідко 2 формує квітконосні моноциклічні пагони, які після цвітіння й плодоношення відмирають, вони не мають власної зони відновлення і не залишають резидів, це недовговічні компоненти скелетного моноподіального пагону. Скелетний короткометрамерний моноподіальний пагін продовжує наростати, на ньому неодноразово формується пазушні квітконоси. У молодих генеративних рослин від кореневища відростає 1-2 додаткових кореня, при цьому продовжує функціонувати головний і бічні. Усі корені контрактильні і після відмирання листків продовжують втягувати в ґрунт скелетний короткометрамерний пагін.

У зрілих генеративних рослин продовжує функціонувати головний моноподіально-розетковий пагін, одночасно з вегетативних бруньок відновлення базитонно виростає 2-5 бокових скелетних пагонів. На кожному скелетному пагоні по 5-8 фотосинтезуючих листків довжиною 20-25 см, шириною 2-2,5 см, кореневище шириною 2-2,5 см і довжиною 2,5 см. У більшості зрілих генеративних рослин кореневище розгалужене на

2-5 бічних осей, кожна наростає моноподіально, формуючи короткі міжвузля. Кожен скелетний пагін формує 1-2 пазушних квітконосних моноциклічних монокарпічних пагони, які після цвітіння й плодоношення повністю відмирають. Середня довжина коренів у цій віковій групі рослин 20-40 см і товщина 5-10 мм. На кореневищі розташовані вегетативні бруньки й зберігаються залишки листків та квітконосів.

У старих генеративних рослин відмирає верхівкова меристема головного скелетного пагону, а сам він залишається в складі багаторічного тіла рослини, це “довговічний компонент” вегетативного тіла рослини. В цій віковій групі руйнується старе кореневище і починається партикуляція яка продовжується в постгенеративному періоді і приводить до виникнення клону з кількох особин вегетативного походження. Поступово зменшуються розміри рослин, на деяких скелетних частинах формується по одному генеративному пагону. Спостерігається відмирання листків і додаткових коренів.

У субсенільних рослин продовжується відмирання рослини. Кореневище напівзруйноване, розеткові пагони формують по 3-4 листка, менших розмірів ніж у генеративних рослин. Квітконоси не формуються.

Сенільні рослини представлені поодинокими скелетними пагонами з дрібними як у ювенільних рослин листочками. Кореневище у старих рослин відмирає. Таких рослин у природі мало.

У всіх рослин цього виду в генеративному періоді функціонує два типи спеціалізованих пагонів, які ніколи не переходять один в одного – багаторічні скелетні короткометрамерні моноподіальні і однорічні пазушні, що повністю відмирають після цвітіння й плодоношення. У пре- і постгенеративних рослин усі пагони скелетні моноподіально-розеткові.

У генеративних рослин з моноподіально-розетковою моделлю пагоноутворення вегетативне тіло складається з двох типів спеціалізованих пагонів – багаторічних вегетативних скелетних моноподіальних короткометрамерних і однорічних пазушних генеративних.

Серед рослин з моноподіально-розетковою моделлю пагоноутворення домінують літньоозимовозелені (14 видів) та стрижнекореневі каудексові (14) рослини, мичкуватокореневих короткокореневищних рослин менше (5 видів). Кількість моноподіально-розеткових рослин зменшується в напрямку луки – солонці – степові території – болота і прибережно водні території – солончаки – піщано-черепашкові коси та пересипи. У помірно зволжених умовах переважають каудексові і короткокореневищні, а у посушливих – каудексові життєві форми.

Трав’янисті полікарпічні рослини з моноподіально-довгопагоновою моделлю налічує 3 види з родин Convolvulaceae, Fabaceae і Scrophulariaceae. Вона характерна для повзучих багаторічних трав, з плагіотропним ростом вегетативних пагонів, що наростають верхівкою причому верхівкові бруньки можуть відмирати, але пагони ніколи не переходять до цвітіння. Квітки і

суцвіття у цієї моделі пазушні, вони повністю відмирають після плодоношення і не мають власної зони відновлення.

Таким чином, моноподіально-довгопагонові рослини відносяться до стрижнекорених і земноводних життєвих форм, які приурочені до посушливих засолених і водних місцезростань.

Проаналізовано, який тип біоморф та життєві форми характерні для рослин різних моделей пагоноутворення (табл. 1. та 2). Аналіз табл. 1 показав, що для симподіально-напіврозеткових і моноподіально-розеткових рослин характерний моноцентричний тип, з незначною участю видів з явнополіцентричним та неявнополіцентричним типом біоморф.

Таблиця 1.

**Моделі пагоноутворення та тип біоморф рослин флори
Північного Присивашся**

Тип біоморф	Моделі пагоноутворення.							
	СНР		СДП		МР		МДП	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Моноцентрична	163	76	65	61	18	85	-	-
Неявнополіцентрична	19	9	21	21	1	4,7	1	33,3
Явнополіцентрична	33	15	19	18	2	9,5	2	66,6
Всього	215	100	105	100	21	100	3	100

Тут і далі в таблицях: СНР – симподіально-напіврозеткова; СДП – симподіально-довгопагонова; МР – моноподіально-розеткова; МДП – моноподіально-довгопагонова.

Таблиця 2.

**Моделі пагоноутворення та життєві форми рослин флори
Північного Присивашся**

Життєві форми.	Моделі пагоноутворення.							
	СНР		СДП		МР		МДП	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Стрижнекореневі (з них)	127	58,7	65	62,3	15	71	2	66
Каудексові	120	56	55	52,8	14	67	1	33
Кореневопаросткові	4	1,8	8	7,5	-	-	-	-
Стрижне-мичкуватокореневі	3	1,3	2	1,8	1	4,7	1	33
Мичкуватокореневі (з них)	89	41,2	40	37,7	-	-	-	-
Короткокореневищні	21	9,7	30	28,3	6	28,5	-	-
Довгокореневищні	9	4,2	9	8,4	-	-	-	-
Столонні	1	0,5	-	-	-	-	1	33
Рихлокущові	7	3,2	-	-	-	-	-	-
Щільнокущові	29	13,4	-	-	-	-	-	-
Довгокореневищні дернинні	16	7,4	-	-	-	-	-	-
Бульбові	6	2,7	1	0,9	-	-	-	-
Всього:	216	100	105	100	21	100	3	100

Серед симподіально-довгопагонових рослин більше моноцентричних, менше неявнополіцентричних і ще менше явнополіцентричних рослин. Моноподіально-довгопагонові рослини представлені двома явнополіцентричними і одним неявнополіцентричним видом.

Висновок. Серед проаналізованих 345 багаторічних видів домінують рослини з симподіально-напіврозетковою моделлю (216 видів, 62 %), наполовину менше симподіально-довгопагонових (105 видів, 30 %), мало характерні моноподіально-розеткові (21 вид, 6 %), зрідка зустрічаються моноподіально-довгопагонові рослини (3 види, 0,8 %). Серед рослин всіх типів моделей пагоноутворення домінують стрижнекореневі каудексові рослини (190 видів, 55 %), багато мичкуватокореневих короткокореневищних (57 видів 15 %) і дернинних рослин (52 види, 16 %). Для більшості рослин характерний моноцентричний тип біоморфи (244 види, 71 %) [3 – 6]. Отже, найбільш пристосованими до екстремальних еколого-кліматичних умов району дослідження виявились симподіально-напіврозеткові рослини, що підтверджує висновки, зроблені Т.І. Серебряковою [9, 10].

ЛІТЕРАТУРА

1. Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ Лесостепи. – М.: Наука, 1965. – 270 с.
2. Захарова И.П. Модели побегообразования и жизненные формы некоторых видов *Gentiana L.* Секции *Pneumonanthe Bunge.*: Автореф.дисс... канд. биол. наук: 03.00.05. / Моск. гос. пед. ин-т. – М., 1991. – 16 с.
3. Маляренко С., Павлов В., Павлова Н. Модель пагоноутворення представників родини *Limoniaceae* Херсонської області. // Метода: Зб. наук. пр. Вип. “Тези”. – Херсон. – 2001. – С. 27-31.
4. Павлов В.В. Модель побегообразования *Triglochin maritimum L.* и *T. palustre L.* (*Juncaginaceae*) в условиях Северного Присивашья. // Труды международной конференции по фитоценологии и систематике высших растений, посвященной 100 летию со дня рождения А.А. Уранова. Под. ред. проф. А.Г. Еленевского. МГПУ 2001. – М., 2001. – С. 130.
5. Павлов В.В. Моноподіальні моделі пагоноутворення у видів флори Північного Присивашья. // Еколого-біологічні дослідження на природних та антропогенно-змінених територіях: Матеріали наукової конференції молодих вчених (Кривий Ріг, 13 – 16 травня 2002 р.). – Кривий Ріг, 2002. – С. 293-295.
6. Павлов В.В. Модель пагоноутворення та життєві форми представників родини *Plantaginaceae* у флорі північного Присивашья. // Зб. наук. пр. Природничий альманах. Біологічні науки, вип.2. – Херсон, “Персей”, 2002. – С. 160-166.
7. Петухова Л.В. Сравнительно-морфологическое исследование жизненных форм моноподіально-розеточных растений семейства *Rosaceae*: Автореф.дисс...канд. биол. наук: 03.00.05. / Моск. гос. пед. ин-т. – М., 1980. – 12 с.
8. Серебрякова Т.И. Об основных “архитектурных моделях” травянистых многолетников и модусах их преобразования. // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биологии. – 1977. – Т. 82, №5. – С. 112-128.

9. Серебрякова Т.И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих трав. / Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. – М.: Наука, 1981. – С. 161-179.
10. Серебрякова Т.И. О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав. // Межвуз. сб. науч. тр. – Морфогенез и ритм развития высших растений. – М.: МГПИ имени В.И. Ленина, 1987. – С. 3-19.
11. Серебрякова Т.И., Богомолова Т.В. Модели побегообразования и жизненные формы в роде *Viola L.* (Violaceae). // Бот. журн. – 1984. – Т. 69, №6. – С. 729-742.
12. Серебрякова Т.И., Петухова Л.В. Архитектурная модель и жизненные формы некоторых травянистых розоцветных. // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биологии. – 1978. – Т. 83, №6. – С. 51-65.
13. Серебрякова Т.И., Павлова Н.Р. Побегообразование, ритм развития и вегетативное размножение секции *Potentilla* рода *Potentilla L.* (Rosaceae). // Бот. журн. – 1986. – Т. 71, №2. – С. 154-167.
14. Bell. A.D., Tomlinson P.B. Adaptive architecture in rhizomatous plants. // Bot. J. Linn. Soc. – 1980. – 80, P. 125-160.
15. Halle F., Oldeman R.A.A. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. P.: Mason, 1970, p. 178.
16. Halle F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. Tropical trees and forests: an architectural analysis. – Berlin; New York: Springer, 1978. p. 442.
17. Halle F., Martin R. Etude de la croissance rythmique chez l'Hevea (*Hevea brasiliensis* Müll.-Arg., Euphorbiaceae-Crotonoideae). – *Adansonia* (N.S.), 1968, t. 8, N 4, P. 475-503.
18. Scharfetter R. Biographien von Pflanzensippen. Wien: Springer, 1953. – S. 546.
19. Tomlinson P.B. Branching and axis differentiation in tropical trees. – In: *Tropical trees as living systems* / Ed. P.B. Tomlinson, M.H. Zimmermann. Cambridge: Univ. Press, 1978, P. 187-207.
20. Troll W. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. I. Berlin 1937.

Pavlov V.V.

MODELS FOR THE SPROUT FORMATION OF GROUND POLYCARPIC PLANTS OF THE NORTHERN PRISIVASH FLORA

The vegetative organs of plants and the dynamics of their sprout systems in ontogenesis are studied from the point of view of "models of sprout formation" or "architectural models" that have been proposed for tropical trees. According to T.I. Serebryakova the concept of "models of sprout formation" has been useful for studying the life forms of plants. Four main models have been emphasized that characterized only the form of growth regardless of size and overall life expectancy, which has transmitted by heredity and can be used as an important taxonomic indicator. The peculiarities of organization of models of sprout formation of herbaceous polycarpic plants of the Northern Prisivash are analyzed in the work using the example of model species.

Key words: *herbaceous polycarpic plants, models of sprout formation, the model species, the Northern Prisivash.*