

ОНТОГЕНЕЗ *SYMPHYTUM CORDATUM* WALDST. ET KIT. EX WILLD.

В. Кобів

Інститут екології Карпат НАН України
вул. Козельницька, 4, Львів 79026, Україна
e-mail: valentyakbv@gmail.com

Стаття присвячена вивченню онтогенезу карпатського субендемичного виду *Symphytum cordatum* у різних екологічних умовах в Українських Карпатах і на суміжних рівнинних територіях. Встановлено особливості різних вікових станів і вплив несприятливих факторів на проходження онтогенезу живокосту серцелистого. Визначено етапи і тривалість повного складного онтогенезу *S. cordatum*.

Ключові слова: *Symphytum cordatum*, онтогенез, клон, екологічні умови.

Важливою видовою особливістю рослин є перебіг повного онтогенезу [8] або ж, за визначенням різних авторів, – великого життєвого циклу [5], синонтогенезу [4] чи вікового циклу кондивіда [1], від чого залежить насамперед вікова, просторова та генетична структура, а також самопідтримання і тривалість існування популяцій.

Повний онтогенез насінневих рослин буває двох типів. Перший – простий онтогенез, який передбачає односпрямоване проходження особоною всіх етапів розвитку від його початку до відмирання. Другий тип – це складний онтогенез, властивий клональним рослинам, у яких материнська особина (насіневого походження) у ході свого розвитку зазнає одно- або багаторазового вегетативного поділу на кілька дочірніх, яким властива інша послідовність розвитку [8].

Саме до клональних рослин належить вузькоареальний вид *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd., онтогенез якого до цього часу не був досліджений.

Матеріали та методи

Для вивчення онтогенезу використовували морфологічно цілісні одиниці, тобто особини (генети) *S. cordatum*. Онтогенез вивчали шляхом довготривалих спостережень за ходом розвитку 50-ти фіксованих особин [6]. Фази морфогенезу виділяли за І. Г. Серебряковим [7] з доповненнями О. В. Смірної та ін. [9]. Шляхом порівняльно-морфологічного аналізу були встановлені онтогенетичні зміни у розвитку підземних і надземних органів живокосту серцелистого. Виділяли такі вікові стани особин: «se» – насіння; «р» – проростки; «j» – ювенільні; «im» – іматурні; «v» – віргінільні; «g» – генеративні; «ss» – субсенільні; «s» – сенільні [5; 9]. Тривалість повного онтогенезу визначали за класифікацією О. В. Смірної [8].

Результати і їхнє обговорення

Живокіст серцелистий – багаторічна, трав'яна, кореневищна, вегетативно рухлива рослина. Встановлено, що онтогенез *S. cordatum* складається з таких періодів і вікових станів:

І. Латентний період

Онтогенез живокосту серцелистого починається з проростання насіння (se) (рис. 1), яке має дуже низьку схожість.

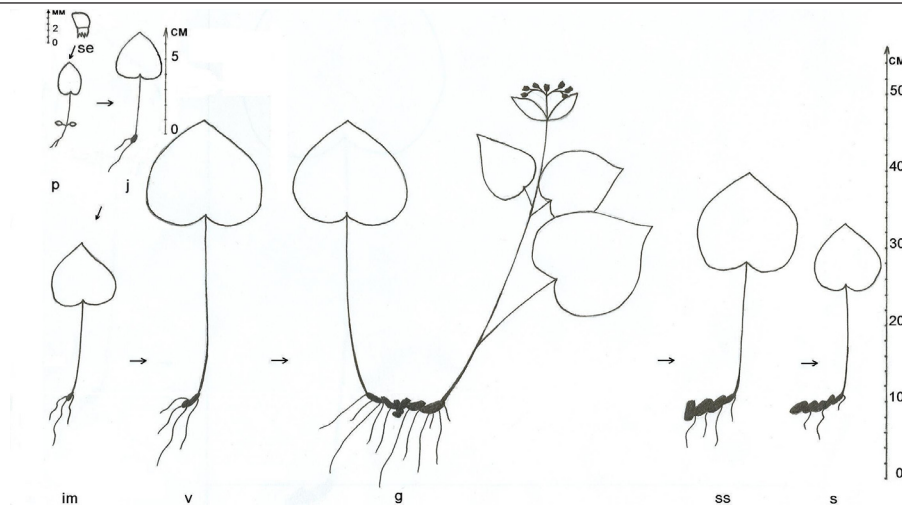


Рис. 1. Онтогенез *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd. Вікові стани: se – насіння, p – проросток, j – ювенільний, im – іматурний, v – віргінільний, g – генеративний, ss – субсенільний, s – сенільний.

II. Прегенеративний період

Проростання починається з розвитку зародкового корінця, який розриває перикарпій на верхівці горішка і заглиблюється в землю. Далі відбувається ріст брунечки.

Поява *проростків* (p) найчастіше спостерігається на початку вегетаційного сезону. Проросток представлений двома сім'ядольними й одним справжнім листками, підсім'ядольним коліном і тонким розгалуженим білуватим первинним коренем (рис. 1). Сім'ядолі спочатку еліптичні, м'ясисті, білуваті, 3–7 мм завдовжки і 2–4 мм завширшки. Вони з'являються під землею, а потім виносяться на поверхню ґрунту, зеленіють і, підростаючи, набувають форми маленьких короткочерешкових яйцеподібних листків. Довжина підсім'ядольного коліна 2–4 мм. Перший справжній листок серцеподібної форми з невеликою пластинкою (1,2–3,0×0,8–2,5 см), як і всі наступні, шорсткий. Проростки досягають 2–7 см заввишки (табл. 1). За рахунок інтенсивного росту бічних коренів домінування головного кореня не проявляється. Ця стадія триває лише близько 3–4 тижнів. Потім сім'ядолі відмирають, і рослини переходять у ювенільний віковий стан.

Слід відзначити, що проростки і ювенільні особини вибагливі до умов оселища і не витримують недостатнього зволоження ґрунту, сильного затінення або надмірного освітлення, задернування та значного накопичення підстилки. Тому їх поява і розвиток можливі лише в окремих придатних локусах за наявності сприятливих умов – постійного режиму достатнього зволоження, помірного затінку і відсутності щільного задернування.

Таблиця 1

Біометричні показники проростків живокосту серцелистого

Висота, см	К-ть справжніх листків, шт.	Довжина листкової пластинки, см	Ширина листкової пластинки, см	Довжина черешка, см	Довжина кореневої системи, см
$4,8 \pm 0,3$	1	$2,2 \pm 0,1$	$1,7 \pm 0,1$	$2,6 \pm 0,2$	1,4±0,1
2,2–7,0		1,2–3,0	0,8–2,5	1,0–4,7	

Примітка. *Тут і далі над дробовою рисою подане середнє арифметичне та його похибка, а під нею – мінімальне та максимальне значення показника.

У ювенільному (j) віковому стані з'являється невелике кореневище, що становить вузлоподібне потовщення діаметром близько 4 мм, від якого відходять додаткові корені (3–7 шт.) довжиною 0,5–9,0 см, котрі несуть бічні корінці. Кореневище спочатку ясно-коричневого кольору, а потім темніє. Надземний пагін має до 3–9 см заввишки і несе здебільшого 1 листок (рис. 1, табл. 2), натомість пізніше іноді розвиваються ще 1–2 листки. Розміри листової пластинки незначно збільшуються (до 1,8–3,6×1,4–3,3 см). Тривалість цього вікового стану є недовгою і не перевищує одного вегетаційного сезону.

У особин іматурного (im) вікового стану за сприятливих умов починається галуження кореневища, яке може мати 1–2 бічні відгалуження (рис. 2). Воно видовжується до 1–2 см, незначно потовщується (табл. 2) та набуває темно-бурого кольору, подібно до дорослих особин. Розміри надземного пагона значно збільшуються, його висота становить 7–40 см. Пагін може бути представлений 1–2 листками з великими пластинками (табл. 2, рис. 1). Іматурні особини живокосту серцелистого бувають як насінневого, так і вегетативного походження. Цей віковий стан триває 1–2 роки.

Таблиця 2

Біометричні показники прегенеративних особин
Symphytum cordatum Waldst. et Kit. ex Willd.

Висота пагона, см	К-ть листків, шт.	Довжина листової пластинки, см	Ширина листової пластинки, см	Довжина черешка, см	Параметри річних приростів кореневища		Довжина додаткових коренів, см
					діаметр, см	довжина, см	
Ювенільні особини							
<u>7,0±0,5</u> 3,1–8,5	<u>2,3±0,1</u> 1–3	<u>3,0±0,1</u> 1,8–3,6	<u>2,7±0,1</u> 1,4–3,3	<u>4,0±0,2</u> 1,3–5,5	0,4±0,02	0,4±0,02	<u>4,6±0,3</u> 0,5–9,0
Іматурні особини							
<u>23,0±1,9</u> 7,0–39,8	<u>1,5±0,1</u> 1–2	<u>7,7±0,3</u> 5,2–10,3	<u>7,5±0,4</u> 4,0–12,6	<u>15,3±1,4</u> 7,8–27,9	0,4±0,03	1,2±0,05	<u>6,6±0,4</u> 1,0–10,0
Віргінільні особини							
<u>34,6±2,0</u> 20,3–64,6	<u>1,5±0,1</u> 1–2	<u>12,6±0,9</u> 7,3–25,0	<u>12,9±1,0</u> 5,3–26,5	<u>22,0±1,3</u> 6,0–44,7	<u>0,6±0,04</u> 0,4–0,8	<u>2,3±0,06</u> 1,0–3,9	<u>8,5±0,5</u> 1,0–12,0

На ранніх етапах онтогенезу до початку галуження кореневища особини *S. cordatum* є моноцентричними, а після настання галуження – явнопіцентричними.

Віргінільна (v) особина *Symphytum cordatum* найчастіше утворює куртину, яка містить 2–3 парціальні пагони. Їхня кількість, а також ступінь просторової дезінтеграції, залежать від умов середовища. Парціальні пагони однієї особини, з'єднані кореневищем, завжди чітко відокремлені, у чому проявляється поліцентричний тип біоморфи, характерний для дорослих особин цього виду. У особин віргінільного вікового стану рамета представлена одним або двома великими довгочерешковими серцеподібними листками. Листкова пластинка розміром 7,3–25,0×5,3–26,5 см; висота пагона 20–65 см (рис. 1). Діаметр кореневища у сприятливих умовах досягає 0,8 см, наявні виразні щорічні прирости довжиною 1–4 см (табл. 2), які містять 3–10 додаткових коренів. Наростання кореневищ, як правило, симподіальне. Із бічних ростових бруньок розвиваються парціальні пагони, тобто відбувається розростання, а в деяких випадках і партикуляція, тобто вегетативне розмноження.

У віргінільних особин загалом не спостерігається односпрямованого ходу онтогенезу, що послідовно передбачав би генерування, а потім старіння і відмирання. Подальша доля кожної особини залежить від умов середовища. У сприятливих умовах



Рис. 2. Початок галузнення кореневища у іматурних особин *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd.

через 2–4 роки після початку віргінільного періоду на кореневищах закладаються великі генеративні бруньки, з яких потім розвиваються квітконосні пагони.

III. Генеративний період

Генеративний (g) віковий стан пов'язаний із появою якісно нового утворення – квітконосного пагона. Генеративний пагін *S. cordatum* складається зі стебла висотою (14-)30-50(-85) см з (2-)5-6(-17) листками й 1-3 суцвіттями на верхівці, які містять по (3-)10-15(-27) квіток кожне.

Суцвіття в *S. cordatum* складне – верхівкові подвійні короткі завійки (довжиною 1–8 см). Віночок світло-жовтий, трубчато-дзвоникоподібний, 14–18 мм завдовжки.

Встановлено, що у живокосту серцелистого, як виняток, трапляється явище бічного пагоноутворення на генеративному пагоні, яке ми спостерігали лише в ізолюваному рівнинному оселищі біля м. Полонне, що є однією з крайніх північно-східних точок трапляння цього виду [2].

Залежно від розташування, листки дещо відрізняються за формою та розмірами. Листкова пластинка низових і серединних листків серцеподібна (з рівно- або нерівносторонньою основою і загостреною верхівкою). Серединні листки бувають також загострено-яйцеподібними (з округлою або відтягнутою основою і загостреною верхівкою). Розміри пластинок низових листків становлять 4–20×5–22 см, а серединних – 4–19×2–24 см. Низові листки мають довгі черешки (3-38 см), натомість у серединних – вони коротші (0,5–16 см).

Пластинка верхових листків видовжено-яйцеподібна, загострено-яйцеподібна або ланцетна, розміром 1–12×0,3–7 см, з загостреною верхівкою і коротко відтягнутою рівно- або нерівносторонньою основою, що часто зумовлює крилатий характер прилеглої частини стебла. Верхові листки здебільшого сидячі, іноді мають короткий черешок завдовжки 5–10 мм. На генеративному пагоні *S. cordatum* верхові та низові листки трапляються не завжди.

Кореневище інтенсивніше галузиться та містить більше бруньок відновлення, порівняно з віргінільними особинами. Розміри його річних приростів збільшуються (довжина

досягає 2,5–4,5(-7,0) см, діаметр – 0,8–1,0(-1,4) см). Наростання кореневища симподіальне. Воно містить додаткові корені діаметром 1–1,5 мм і довжиною 1–15 см з невеликою кількістю бічних коренів.

Генеративна особина, як правило, утворює куртину, що складається з 1–3 генеративних і кількох вегетативних рамет, з'єднаних між собою добре розвиненим і розгалуженим кореневищем (рис. 1). Вегетативні рамети можуть належати до різних вікових станів (наприклад, до віргінільного або іматурного).

На цьому етапі онтогенезу посилюється вегетативне розмноження, коли материнська особина розділяється на кілька дочірніх, яким властива своя послідовність розвитку. Утворений клон складається з різновікових партикул. У процесі розростання він захоплює щоразу більшу територію.

У сприятливих умовах генеративний віковий стан може тривати кілька десятиліть.

IV. Постгенеративний період

Субсенільні (ss) особини – це рослини з низькою життєвістю, які не утворюють генеративних пагонів. Від іматурних і віргінільних вони відрізняються меншими розмірами надземної частини, послабленим галуженням кореневища, яке містить менше бруньок відновлення, а також тим, що сегменти кореневища поточного року є тоншими та коротшими за прирости минулих років (рис. 1). Довжина додаткових коренів коливається від 1 до 4 см. Надземні органи представлені 1–2 черешковими серцеподібними невеликими листками з розміром пластинки 4–9×6–8 см. Висота пагона становить 8–21 см.

Тривалість цього вікового стану є різною і залежить від динаміки умов мікрооселища. При сприятливих змінах рослини можуть перейти у віргінільний віковий стан і тривалий час існувати, натомість при погіршенні умов відбувається швидке (1–2 роки) і незворотне старіння особин.

Сенільні (s) особини – це старі рослини, представлені лише одним черешковим листком з невеликою пластинкою (3–4 см завдовжки і завширшки), що характеризуються найнижчою життєвістю. Висота пагона становить 7–11 см. Напіввідмерле кореневище має незначну кількість додаткових коренів. Процеси відмирання є незворотними і виразно переважають над процесами новоутворення. Цей віковий стан здебільшого є нетривалим (один вегетаційний період) і завершується відмиранням особин.

Отже, особини живокосту серцелистого, як правило, проходять такі фази онтогенезу: первинну моноцентричну, явнополіцентричну та вторинну моноцентричну.

Аклональний підцикл [1] онтогенезу особини *S. cordatum* завершується з появою вегетативного розмноження, яке настає внаслідок фрагментації кореневища. Дочірні партикули здатні тривалий час існувати у вигляді клону. Вони можуть перебувати в тому ж віковому стані, що й материнські, чи бути старішими або ж глибоко- чи неглибокоомолодженими порівняно з ними. У живокосту серцелистого найчастіше важко виділити просторово відокремлені клони, що значно утруднює оцінку їх абсолютного віку. Встановлено, що пересаджені на дослідну ділянку фрагменти кореневища *S. cordatum* за 10 років утворили клони площею приблизно 0,25 м², які продовжують далі розростатися. Таким чином, великий життєвий цикл генети *S. cordatum* може тривати необмежено довго. Клон є потенційно безсмертним [11], і тривалість його існування залежить від можливості виживання рамети у несприятливих умовах. За оптимальних умов вона може бути співвимірною з часом існування усєї популяції [3].

У ході онтогенезу живокосту серцелистого можливі різноспрямовані переходи від одного вікового стану до іншого (рис. 3).

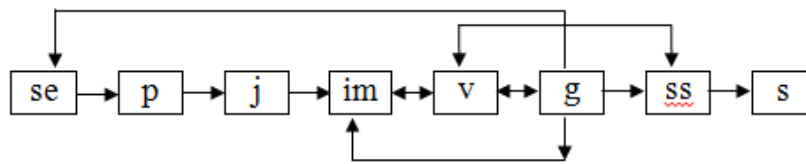


Рис. 3. Схема повного складного онтогенезу *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd.

Такий перебіг онтогенезу особин є загальним у всіх досліджених популяціях *S. cordatum*, однак, залежно від конкретних умов, можливі деякі його особливості.

Наприклад, при інтенсивному антропогенному навантаженні з онтогенезу живокосту серцелистого випадає генеративна вікова група, що також спостерігається при значному затінненні (у гірських смерекових лісах) і низькій вологості ґрунту.

За неоптимальних умов віргінільний віковий стан може тривати дуже довго – роки і десятиліття (так званий синдром Оскара) [10]. Значне пригнічення може спричинити перехід особини *S. cordatum* цього вікового стану безпосередньо до субсенільної стадії розвитку.

Наші дослідження показали, що у живокосту серцелистого генеративний стан не є неодмінним послідовним етапом онтогенезу, а проявляється тільки у особин, які ростуть у більш-менш сприятливих умовах, і є індикатором достатнього рівня життєвості. В умовах песимуму генерування не відбувається взагалі. Тривалість цього періоду розвитку особин *S. cordatum* є також різною залежно від умов навколишнього середовища.

Як правило, у цвітінні особин спостерігаються перерви, спричинені дією несприятливих факторів. Таким чином, особина протягом свого існування може неодноразово переходити від генеративного до вегетативного стану і назад. При значному погіршенні умов особини переходять у субсенільний віковий стан. У природних умовах спостерігається смертність не лише в постгенеративному, а й у пре- і генеративному періодах.

Таким чином, в онтогенезі живокосту серцелистого виділено 4 періоди та 8 вікових станів. Повний онтогенез *S. cordatum* включає аклональний і клональний етапи, тобто є складним. На підставі підсумовування часу перебування особин в окремих вікових станах і мінімальної тривалості клонального періоду встановлено, що онтогенез живокосту серцелистого є тривалим і становить понад 15 років. У несприятливих умовах переважно спостерігається випадіння генеративного вікового стану і скорочення онтогенезу в цілому.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Берко Й. М. До питання вивчення і періодизації великого життєвого циклу вегетативно рухливих рослин // Укр. ботан. журн. 1976. Т. 33. № 6. С. 604–609.
2. Кобів В. М. Особливості *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd. на північно-східній межі ареалу // Актуальні проблеми ботаніки та екології. Київ, 2007. С. 145–146.
3. Кобів Ю. Й. Екологія та популяційно-онтогенетичні особливості *Arnica montana* L. (Asteraceae) в Українських Карпатах // Укр. ботан. журн. 1992. Т. 49. № 3. С. 46–51.
4. Нухимовский Е. Л. О соотношении понятий „партикуляция” и “вегетативное размножение” // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биолог. 1973. Т. 78. № 5. С. 107–120.
5. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних растений в луговых ценозах // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 3. 1950. Вып. 6. С. 7–204.

6. *Работнов Т. А.* К методике наблюдения над травянистыми растениями на постоянных площадках // Ботан. журн. 1951. Т. 36. № 6. С. 643–645.
7. *Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.
8. *Смирнова О. В.* Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 207 с.
9. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 216 с.
10. *Falińska K.* Przewodnik do badań biologii populacji roślin. Warszawa: Wydawnictwo naukowe PWN, 2002. 588 p.
11. *Silander J. A.* Microevolution in clonal plants // Population Biology and Evolution of Clonal Organisms. New Haven & London: Yale Univ. Press, 1985. P. 107–152.

Стаття: надійшла до редакції 14.01.11

прийнята до друку 03.02.11

ONTOGENY OF *SYMPHYTUM CORDATUM* WALDST. ET KIT. EX WILLD.

V. Kobiv

*Institute of Ecology of the Carpathians of NAS of Ukraine
4, Kozelnytska St., Lviv 79026, Ukraine
e-mail: valentynakbv@gmail.com*

The article deals with the study of ontogeny of subendemic Carpathian species *Symphytum cordatum* in various ecological conditions in the Ukrainian Carpathians and on the adjacent lowland territories. Characteristics of different age states and impact of negative factors on the course of ontogeny of *S. cordatum* are established. The stages and duration of full complex ontogeny of this species are defined.

Key words: Symphytum cordatum, ontogeny, clone, ecological conditions.

ОНТОГЕНЕЗ *SYMPHYTUM CORDATUM* WALDST. ET KIT. EX WILLD.

В. Кобив

*Институт экологии Карпат НАН Украины
ул. Козельницкая, 4, Львов 79026, Украина
e-mail: valentynakbv@gmail.com*

Статья посвящена изучению онтогенеза карпатского субэндемического вида *Symphytum cordatum* в различных экологических условиях в Украинских Карпатах и на смежных равнинных территориях. Установлены особенности разных возрастных состояний и влияние неблагоприятных факторов на прохождение онтогенеза окопника сердцелистного. Определены этапы и продолжительность полного сложного онтогенеза *S. cordatum*.

Ключевые слова: Symphytum cordatum, онтогенез, клон, экологические условия.