

**М.Р. ГРИЦИНА**

Львівська національна академія ветеринарної медицини ім. С.З. Гжицького  
вул. Пекарська, 64, Львів, 79008

**ОНТОМОРФОГЕНЕЗ МОНОКАРПІЧНОГО ПАГОНА ТРАВ'ЯНОГО  
МАЛОРІЧНИКА *VERBASCUM PHOENICEUM* L.**

**Ключові слова:** *Verbascum phoeniceum* L., онтоморфогенез, пагін.

**Key words:** *Verbascum phoeniceum* L., ontomorphogenesis, stem.

---

**M. GRZYCYNA**

**ONTOMORHOGENESIS OF *VERBASCUM PHOENICEUM* L.  
MONOCARPIC STEM**

Lviv S.Gzytski National Academy of Veterinarian Medicine  
64 Pekarska str., Lviv, 79008, Ukraine

The information about ontomorphogenesis of monocarpic stem of *Verbascum phoeniceum* L. is presented.

---

Рід *Verbascum* L. з родини *Scrophulariaceae* є цікавим об'єктом для з'ясування можливих шляхів соматичної еволюції трав'яних рослин на її заключному етапі – від трав'яних малорічників до дво- та однорічників. Оскільки представникам цього роду властиві всі перераховані вище життєві форми, це робить його вдалим об'єктом для вивчення механізмів їх трансформації. Одним зі шляхів пізнання цих механізмів є дослідження онтоморфогенезу рослин різних життєвих форм, у тому числі їхніх монокарпічних пагонів.

Об'єктом досліджень обрано *Verbascum phoeniceum* L., морфогенез пагона якого залишається не вивченим. Поширений цей вид більш-менш звичайно по всій території України, однак у її західному регіоні трапляється спорадично. Його місцевиростання приурочені до рослинних угруповань степів, сухих лук, узлісь і пісків [3].

Вивчення морфогенезу монокарпічного пагона цього виду проводили на дослідній ділянці кафедри біології Львівської НАВМ ім. С.З.Гжицького протягом 2001-2003 років за методикою В.В.Скрипчинського [1]. Вегетативний органогенез досліджували щомісяця, а генеративний – щотижня з використанням мікроскопа МБС-1. Схема повного онтоморфогенезу пагона представлена на рисунку.

За життєвою формою *V. phoeniceum* належить до трав'яних малорічників з монокарпічними пагонами озимого типу. Конус наростання закладається на початку липня в бруньці відновлення розеткової частини генеративного пагона, який знаходиться у фазі плодоношення. Протягом наступних двох місяців він перебуває в стані спокою і лише у вересні його меристемою утворюється два горбочковидні зачатки листків, а ще через місяць закладається два-три наступні. Таким чином, сміність ініціальної бруньки під зиму становить 4–5 метамерів і вона має 1,5 мм завдовжки. У двох її перших зачаткових опушених листочків починається диференціація на пластинку й черешок, а

два інші є голими, язичковидними й неопушеними. У зимові місяці в ініціальній бруньці органотворчі й формотворчі процеси припиняються.

Бруньки відновлення активізують свою діяльність лише наприкінці березня. До половини квітня вони мають 2 мм заввишки і 2,25 мм завширшки, а їх ємність становить 8–10 метамерів, із яких 4–6 є новоутвореними. У перших числах травня в бруньках відновлення відбуваються ростові процеси. Закладені раніше 4–6 листків розвиваються і диференціюються на черешок і пластинку, 2–4 зачаткові мають вигляд язичків, а 1–2 – горбочків. Протягом травня, коли материнський пагін знаходиться у фазі цвітіння, ріст і розвиток бруньок знову сповільнюється і на конусі наприкінці місяця закладається лише два нових метамери. Утворені у квітні 4–6 листків у подальшому стануть листками-катафілами, а решта – справжніми, морфологічно сформованими дорослими листками літньої генерації.

У червні внаслідок прискорення ростових і органотворчих процесів з бруньок відновлення розвивається надземний розетковий пагін, утворений 3–4 недорозвиненими листками-катафілами, рідко опушеними простими волосками. Їхні черешки вдвічі довші від округлої пластинки, довжина якої дорівнює ширині й становить 4–5 мм. Верхівкова брунька представлена 4 зачатковими листками, диференційованими на пластинку й черешок, одного язичковидного й одного у вигляді горбочка на конусі наростання.

Протягом першої половини липня перші три-чотири лускоподібні листочки відмирають, пагони утворені 9–10 метамерами, з яких 4–5 є новоутвореними. Їхні листки активно розвиваються і стануть характерними для цього виду дорослими листками осінньо-весняної генерації. У їхніх пазухах закладається конус “внучатого” генеративного пагона.

До кінця липня поступово відмирають катафіли, два-три листки стають дорослими морфологічно сформованими, від 35 до 45 мм завдовжки. У їхній верхівковій бруньці продовжуються вегетативний органогенез завдяки чому її ємність становить 8–9 метамерів. З них два листки виразно диференційовані на черешок і пластинку, зовні з фіолетовим відтінком, у трьох наступних лише закладаються пластинки, а решта знаходиться на стадії язичковидних утворень різної величини. Брунькоскладання здвоєне.

На початку серпня активізується ріст закладених у червні листків, і вони стають дорослими листками літньо-осінньої генерації. На конусі наростання за цей час утворюється лише один-два нові метамери.

У вересні помітнішими стають органотворчі процеси структур пагона і в його верхівковій бруньці закладається майже вся префлоральна зона майбутнього квітконосного пагона. Периферійні розеткові дорослі листки відмирають, живими залишаються короткочерешкові 3–4 дорослих листки від 60 до 85 мм завдовжки і 25–35 мм завширшки, та 5 листків від 60 до 17 мм завдовжки, що перебувають на різних стадіях формування. Верхівкова брунька 7,2 мм завдовжки і 2 мм завширшки зформована 8–10 метамерами, листки яких мають неоднаковий ступінь розвитку: 2–4 листки від 7 до 2,5 мм завдовжки і від 2 до 0,3 мм завширшки зі здвоєним листкоскладанням пластинок, у двох листків до 5 мм завдовжки лише починає утворюватися пластинка з фіолетовим забарвленням на верхівці, один-два листки язичковидні (до 1 мм

завдовжки) і один-два у вигляді горбочків (0,37 і 0,15 мм завдовжки), конус наростання є плоским.

У передзимовий період розетковий пагін має 3–4 дорослих, морфологічно сформованих листків, які є короткочерешковими з видовжено-еліптичними, темно-зеленими пластинками, зверху рідко опушеними білими багатоклітинними волосками 1 мм завдовжки, а знизу опушені густіше, більше по жилках, але значно коротшими білими, булавовидними волосками (0,25 мм завдовжки). Довжина пластинок становить 70–75 мм, ширина – 45–55 мм. Окрім цього, 1–2 листки є молодими, морфологічно сформовані, але не набули остаточних розмірів і 3 листки перебувають на різних стадіях розвитку й мають довжину від 10 до 25 мм. Ці листки весною стануть нижніми розетковими листками видовженого квітконосного пагона.

Смність термінальної бруньки пагона 14 мм завдовжки і 6 мм завширшки в передзимовий період становить 8–10 вегетативних метамерів. Її листки мають розміри від 8 до 0,12 мм і перебувають на різних етапах формування. Так, перші три листки мають коротенький черешок і пластинку темно-фіолетового кольору, яка опушена білими волосками, у наступних трьох листків, від 2 до 0,75 мм завдовжки лише починає формуватися листкова пластинка. Крім них, ще є два зачаткові листки, язичковидної форми, не диференційовані на черешок і пластинку, від 0,37 до 0,12 мм завдовжки. Конус наростання плоский. Протягом зимових місяців верхівкова брунька перебуває у стані спокою і лише наприкінці березня у ній активізуються органотворчі процеси. Конус стає опуклим (1,5–2 мм завдовжки) і на ньому починають закладатися генеративні метамери флоральної зони видовженого пагона. Таким чином, термінальна брунька стає фінальною [2].

У квітні розетковий пагін утворений 4–5 старими листками, які перезимували, 4–7 молодими листками, що є морфологічно сформовані, але не досягли остаточних розмірів. Вони мають фіолетовий відтінок листкової пластинки, зверху зі складчастою поверхнею і досить густо опушені білими залозистими волосками 2–2,5 мм завдовжки, між якими трапляються довші, прості (до 10 мм). Знизу пластинки теж опушені, але волоски концентруються здебільшого по жилках, які добре випинаються над листковою поверхнею. У 5–6 листків, які розвиваються, лише починається диференціація на пластинку й черешок, їх довжина становить від 40–50 см до 20–25 мм і зменшуються до верхівки пагона.

Фінальна брунька у середині квітня утворена 50–60 генеративними метамерами, які формують усю флоральну зону генеративного пагона. У нижніх її 5–10 метамерах у пазухах зачаткових листків розвиваються зачаткові бічні квітконоси (паракладії). Вони утворені з двох зачаткових листків, декількох примордіальних і декількох горбочкоподібних. Вище від них починається власне суцвіття. У пазухах його зачаткових приквітників, світло-зеленого кольору з фіолетовим відтінком на верхівці, знаходиться по одній квітці, в якій розвивається п'ять чашолистків і стільки ж пелюсток, а тичинки й маточка мають вигляд горбочків. Розміри й ступінь сформованості зачаткових квітконосних метамерів пагона зменшуються в апікальному напрямку.

До кінця квітня квітконосний пагін видовжується до 5–6 см. Минулорічні розеткові листки старіють, набувають жовтого кольору й відмирають.

Листки весняної генерації, закладені влітку попереднього року, утворюють нижню розеткову частину квітконосного пагона. Вони мають темно-зелені листки з яйцевидно загостреною пластинкою 10–12 см завдовжки й короткими зверху фіолетово забарвленими черешками. Нижні 4 метамери префлоральної зони видовженого пагона мають міжвузля до 15 мм завдовжки. Стебло багатогранне, густо опушене м'якими білими залозистими волосками до 15 мм завдовжки.

У верхівковій бруньці продовжується формування генеративних метамерів флоральної зони. Їхні приквітники зеленого кольору, видовжено загострені, трикутної форми, по краях опушені короткими залозистими волосками. Квітка продовжує розвиватися, набуває зеленого кольору, а її розміри збільшуються до 25 мм з квітконіжкою 2,5 мм завдовжки. Чашолистки морфологічно сформовані, зовні опушені залозистими білими волосками (1 мм завдовжки). Пелюстки теж морфологічно сформовані, жовтувато-зеленого кольору, накладаються одна на одну. Андроцей утворений п'ятьма морфологічно сформованими тичинками (0,97 мм завдовжки). Їхні нитки світло-зеленого кольору, 0,55 мм завдовжки, а пиляки бурувато-фіолетового забарвлення 0,75 мм завширшки. Маточка конусовидної форми, її ширина при основі дорівнює висоті й становить 0,75 мм. Ступінь сформованості квіток по стеблу поступово зменшується. Посередині флоральної зони чашолистки й пелюстки продовжують розвиватися, а андроцей і гінецей мати вигляд горбочків, тоді як біля конуса наростання у пазухах зачаткових листочків наявні лише горбочки квіток.

Усі бічні бруньки в пазухах листків префлоральної зони, включаючи нижні розеткові листки, є генеративними, і з них можуть розвиватися вегетативно-генеративні пагони збагачення. Найкраще вони сформовані в пазухах листків верхньої частини цієї зони, ємність яких становить 26–28 метамерів, тоді як у нижній її частині їхня ємність є вдвічі меншою.

Через два тижні (на початку травня) квітконосний пагін досягає 25–35 см завдовжки, з яких 4 см становить флоральна зона.

Продовжується розвиток її квіток, довжина яких збільшується до 45 мм, а довжина квітконіжки – до 3,5 мм. Вони мають морфологічно сформовані зелені чашолистки, які зовні опушені дрібними залозистими білими волосками 0,2 мм завдовжки, віночок світло-зелений, голий.

Маточка має добре виражені всі частини: зав'язь тупо конічної форми 1,5 мм завдовжки і завширшки, стовпчик до 0,6 мм завдовжки, приймочка з обох сторін злегка збігає на стовпчик, вкрита світлими волосками. У зав'язі знаходиться велика кількість білих (0,075 мм), насінних зачатків. Пиляки темнувато-бурого кольору (0,095 мм завдовжки) нирковидної форми з дрібногорбочкуватою поверхнею та коротенькою ниткою, яка біля пиляка має борідку фіолетових волосків. У пиляках розвивається пилок оранжевого кольору й вони починають розтріскуватися. Приквітники 4 мм завдовжки, ромбовидної форми з витягнутою загостреною верхівкою, по краях опушені залозистими волосками 0,15–0,2 мм завдовжки.

У першій половині травня рослини перебувають у стані бутонізації. Чашолистки квіток відігнені, пелюстки темно-фіолетового кольору, перекривають одна одну, у нижній частині зростаються. З внутрішньої сторони пелюстки віночка червонувато-фіолетові, при основі з трикутною плямою та трьо-

ма-п'ятьма вертикальними рядами білих булавовидних волосків 0,5 мм завдовжки, фіолетових при основі.

Пиляки повністю морфологічно сформовані, темно-бурі, 1 мм завширшки. Довжина двох довших тичинок становить 2,5 мм, вони густо опушені фіолетовими волосками до 1 мм завдовжки. Три інші коротші тичинки мають нитки 1,5 мм завдовжки. Їхні нитки густо опушені знизу фіолетовими, а зверху білими довгими (до 1 мм) волосками. Пилок дозрілий жовтий, еліптичної форми, з однією боріздкою, 0,045 мм завдовжки й 0,015 мм завширшки. З дотиком пиляки розтріскуються.

Маточка конічної форми, при основі 18 мм завширшки й стільки ж заввишки, зеленого кольору, у верхній частині вкрита дрібнесенькими 0,075 мм завдовжки білими залозистими волосками. Її стовпчик зігнений, приймочка вкрита залозистими волосками. У середині зав'язі знаходиться велика кількість насінних зачатків оберненоконічної форми 0,2 мм завдовжки та 0,1 мм завширшки.

Бічні квітконоси розвиваються за типом акротонії. Найбільший верхній з них має 3 см завдовжки й утворений 7 вегетативними метамерами, причому в пазухах трьох нижніх із них закладаються бічні квітконоси третього порядку до 2,5 мм завдовжки. Однак, у подальшому їх ріст і розвиток припиняється.

У половині травня починається процес цвітіння. Суцвіття головного пагона й бічних квітконосів сильно видовжуються. Розпускаються нижні квітки. Віночок повністю сформований, світло-фіолетовий, до половини зрослопелюстковий і при основі утворює трубочку 2 мм завдовжки. Усередині темніший, оточений зверху й знизу світло-зеленими кільцями та кільцем фіолетових, злегка булавовидних, волосків 1 мм завдовжки. До основи його внутрішньої сторони прикріплюються тичинки, яких є п'ять: дві довші, а три коротші. Довгі тичинки 7–9 мм завдовжки, їхні пиляки нирковидні, розкриті по серединному шву, з оранжевим пилом. Нитки тичинок темно-бурі з фіолетовим відтінком, посередині з одного боку густо опушені довгими (до 2,5 мм) булавовидними волосками. Три задні тичинки трохи коротші (5,5–6 мм), від основи опушені з усіх боків фіолетовими короткими (1,5 мм) булавовидними волосками, інколи вони до верхівки стають білими, або повністю білими. Зав'язь маточки густо опушена коротенькими цвяшкоподібними волосками, які переходять на нижню частину круглого стовпчика 9–9,5 мм завдовжки і 2,5 мм завширшки. Доверху він стає сплюсненим (до 7,5 мм) і фіолетово забарвленим. Приймочка зеленого кольору, із двох боків збігає на стовпчик. Насінні зачатки в зав'язі маточки 2,5 завдовжки й 1,5 мм завширшки. Квітка цвіте один день, у суцвітті одночасно розпускаються 3-5 нижніх квіток. Цвітіння поширюється уздовж по суцвіттю і через тиждень воно доходить до середньої частини флоральної зони, а верхня в цей час знаходиться у фазі бутонізації.

До половини червня рослини, які набули остаточних розмірів (80–90 см) цвітуть лише у верхній частині флоральної зони, а в нижній відбувається формування плодів та їх дозрівання.

Наприкінці червня плоди на зелених плодоніжках до 2 см завдовжки, із слабим фіолетовим відтінком, опушені коротенькими цвяшкоподібними во-

лосками з фіолетовими головками. Довжина чашолистків становить 7–8 мм, а ширина – 3–3,5 мм. Плід – коробочка, загострено-яйцевидна (конічна) 6,5–7 мм завдовжки, 5,5 завширшки з чубчиком на верхівці, зрідка опушена, з одного боку з фіолетовим відтінком. Оплідень дуже твердий. Плоди містять насіння світло-зеленого кольору, 11 мм завдовжки й 7 мм завширшки, у базальній частині трохи ширше. До половини липня при плодах чашолистки відмирають, насіння досягає і набуває зрізано-конічної форми з помітними гранями й скульптурованою поверхнею. Наприкінці липня коробочки починають розтріскуватися і рослини переходять у фазу обнасінення, яка завершується до початку серпня. Генеративні пагони охоплені процесами некрозу, який поширюється до їхньої основи й вони відмирають.

Таким чином, тривалість онтоморфогенезу монокарпічного пагона *Verbascum phoeniceum* від початку закладання конусу наростання до його відмирання триває 24 місяці.

Закладання конусу наростання нового пагона на материнському відбувається в середині літа й збігається з фазою обнасінення та початком його відмирання.

Увесь процес морфогенезу пагона складається з трьох фаз: а) бруньки, підземний розвиток якої триває 11 місяців; б) вегетативного розеткового пагона з тривалістю розвитку 9 місяців; в) напіврозеткового генеративного пагона, час функціонування якого становить лише 3 місяці.

Особливістю морфогенезу пагона є переважання в ньому вегетативного органогенезу над генеративним, який становить 87,5 відсотка від його повної тривалості.

## ЛІТЕРАТУРА

1. **Серебрякова Т.И.** Почка как этап развития побега // Тез. докл. VII делегат. съезда Всесоюзн. ботан. о-ва. – Л.: Наука, 1983. – С. 232.

2. **Скрипчинский В.В., Дударь Ю.А., Скрипчинский Вл.В., Шевченко Г.Т.** Методика изучения и графического изображения морфогенеза монокарпического побега и ритмов сезонного развития травянистых растений // Тр. Ставропольского н.-и. ин-та сельского хозяйства. Вып. X. Морфогенез растений. Часть II. – Ставрополь: Книжное изд-во, 1970. – С. 3-16.

3. **Флора УРСР.** – Київ: Вид. АН УРСР, 1960. – 689 с.