

БОТАНІКА

УДК: 581.14

ОСОБЛИВОСТІ ОНТОГЕНЕЗУ ОСОБИН *VERBASCUM DENSIFLORUM* BERTOL. ЗУМОВЛЕНІ РІВНЕМ ЇХНЬОЇ ЖИТТЄВОСТІ В ПОПУЛЯЦІЯХ

М. Грицина

*Львівський національний університет ветеринарної
медицини та біотехнологій імені С.З. Гжицького
вул. Пекарська, 50, Львів 79010, Україна
e-mail: hrytsynamr@gmail.com*

Онтогенез рослин у популяції *Verbascum densiflorum* Bertol. залежить від рівня їхньої життєвості. Так, рослинам із високим рівнем життєвості, порівняно з особинами інших рівнів, властиві пришвидшення настання фаз морфогенезу, потужний розвиток вегетативних і генеративних органів, які забезпечують високу насінневу продуктивність. Зі зниженням рівня життєвості особин сповільнюється на одну-дві декади початок фаз морфогенезу, збільшується їхня тривалість, зменшуються габітуальні показники рослин та їхня насінна продукція.

Ключові слова: *Verbascum densiflorum* Bertol. **рівень життєвості особин, монокарпічний пагін, онтогенез, фази морфогенезу.**

Видам роду *Verbascum* L. властива значна гетерогенність особин у популяції, яка проявляється в різних розмірах, потужності розвитку вегетативної та генеративної сфери, насінневої продуктивності. Таке явище в літературі називають різною життєвістю особин, яка є наслідком взаємодії організму з умовами оточуючого середовища [2, 5, 6].

Питанням залежності онтогенезу особин від рівня їхньої життєвості у рослин різних систематичних груп та життєвих форм – деревних і трав'яних, займалися багато авторів [2, 3, 5–7]. Проте майже не вивченими залишаються особини з дворічною життєвою формою, до яких належить більшість видів роду *Verbascum*. Модельним об'єктом досліджень ми обрали дворічник *Verbascum densiflorum*, який характеризується значною гетерогенністю особин у популяції і утворює угруповання як в екотопах зі зруйнованим рослинним покривом (на берегах рік, відслоненнях порід, узбіччях доріг, смітниках, виникнення яких зумовлене природним шляхом або господарською діяльністю людини), так і на сухих луках [4,7].

Матеріали та методи

Вивчення залежності онтогенезу рослин від рівня їхньої життєвості проводили за методиками Ю.А. Злобіна [5] та Г.Г. Жилиєва [6]. У популяціях *V. densiflorum* за розмірами пагонів виділяли чотири рівні життєвого стану особин – високий, середній, низький і дуже низький. Із рослин кожного рівня життєвості за способом рендомності відбирали восени та через кожні два тижні впродовж другого року життя по 25 особин, які підлягали морфометричному аналізу. Окрім того, проводили спостереження за діяльністю конуса наростання верхівкової бруньки, формуванням суцвіття і часом переходу рослин різного рівня життєвості з однієї фази розвитку в іншу.

Результати і їхнє обговорення

У природних популяціях, де проводилися наші дослідження, найсильніше проявляється диференціація особин за рівнем життєвості на початку осені, коли рослини вступають у дорослий вегетативний віковий стан, перебуваючи в ньому на стадії розеткового

пагона. Так, рослини високої життєвості (табл. 1) за діаметром головного кореня, діаметром розеткового пагона, кількістю його листків та довжиною найбільшого з них, а також ємністю верхівкової бруньки, в півтора разу більші від особин середньої життєвості, а за масою кореня та листків – у 4–5 разів перевищують ці особини. Ще більше контрастують за ступенем розвитку з високожиттєвими рослини з низьким рівнем життєвості. Так, діаметр кореня і стебла їхнього розеткового пагона, ємність його верхівкової бруньки є у п'ять з половиною разів меншими, а за іншими показниками (діаметр розетки, кількість її листків і довжина найбільшого листка) – втричі меншими. Найсильніше відрізняються від особин високого рівня життєвості рослини з дуже низьким рівнем. За діаметром кореня вони є меншими від них у 10, стебла – у 7,5, а розеткового пагона – у 5 разів, а за ємністю верхівкової бруньки – у 6 разів. За масою головного кореня та листків розетки різниця становить, відповідно, 59 і 104 рази.

Таблиця 1

Морфологічні ознаки особин різних рівнів життєвості в онтоморфогенезі
Verbascum densiflorum (фаза морфогенезу дорослого вегетативного розеткового пагона)

Ознаки	Рівні життєвості			
	Ж ₁ (високий)	Ж ₂ (середній)	Ж ₃ (низький)	Ж ₄ (дуже низький)
Діаметр головного кореня, мм	13,70±1,31	7,58±0,38	2,50±0,17	1,77±0,15
Діаметр стебла розеткового пагона, мм	18,11±1,75	9,83±0,57	3,34±0,19	2,40±0,21
Діаметр розетки, см	49,66±4,25	34,31±1,16	17,40±1,37	10,53±1,11
Кількість листків розетки	20,0±1,34	7,90±0,37	5,20±0,26	4,60±0,29
Довжина найбільшого листка розетки, см	19,83±1,21	12,97±0,87	6,26±0,27	4,49±0,25
Ємність (кількість метамерів) верхівкової бруньки пагона	47,0±2,08	30,50±1,50	10,50±1,19	7,0±1,0
Маса кореня, г	7,70±1,83	1,72±0,20	0,18±0,01	0,13±0,01
Маса листків, г	33,90±6,19	7,50±0,99	0,63±0,09	0,32±0,04

Після перезимівлі у рослин високої та середньої життєвості в третій декаді квітня, а двох інших рівнів – на початку другої декади травня починаються ростові процеси з утворення нових вегетативних метамерів на конусі наростання верхівкової бруньки розеткового пагона. У цей час рослини вступають у фазу молодого вегетативного напіврозеткового пагона, яка триває майже місяць у особин двох перших рівнів та є на одну декаду коротшою – у двох нижчих рівнів життєвості. Протягом цього часу в рослин завершується закладання префлоральної зони, яка утворена з 70 метамерів у високо- та 50 – у середньожиттєвих особин, а у рослин двох нижчих рівнів віталітету, відповідно, 35 і 15 метамерів. Видимий ріст напіврозеткового пагона починається у найбільш потужно розвинених рослин в другій, а низько- і дуже низькожиттєвих рослин – у третій декаді травня.

З переходом конуса наростання до генеративного органогенезу рослини з високим і середнім рівнем віталітету вступають у фазу молодого вегетативно-генеративного пагона в третій декаді травня, а у рослин з низьким і дуже низьким рівнем – у першій декаді червня. У цей час висота вегетативно-генеративного облиственого пагона збільшується до 20 см, на ньому формується до 40 листків, довжина яких поступово зменшується вздовж пагона від 40 см до 8 см. Окрім того, у верхівковій бруньці міститься ще близько 30 листків, які перебувають на різних етапах розвитку. В інших 80–90 метамерах верхівкової бруньки відбувається процес формування парціального суцвіття. У рослин середньої життєвості, порівняно з рослинами з високою життєвістю, кількісні показники висоти пагона, кількість розташованих на ньому листків і ємність верхівкової бруньки є приблизно на третину меншими. Окрім цього, значно повільнішими є темпи розвитку пазушних парціальних

суцвіть, які представлені лише зачатковими квітками. Ще меншими є досліджувані показники росту і розвитку у рослин двох інших рівнів. Так, пагін у низькожиттєвих особин досягає висоти 4–5 см і несе 10–12 листків. Ємність його верхівкової бруньки становить 37 метамерів, половина з яких є вегетативними, а інші, наймолодші, несуть зачаткові квітки в пазусі приквітка. У рослин дуже низької життєвості висота пагона заледве сягає 2 см, а у верхівковій бруньці закладено до 25 метамерів, і лише під кінець першої декади червня у них починається закладання зачатків квіток у пазухах приквіток.

Упродовж червня у рослин відбувається активний ріст пагона разом із суцвіттям у висоту і формування закладених парціальних цимодіних суцвіть. Так, у рослин високої та середньої життєвості видимий ріст суцвіття починається в першій декаді червня і вже в її кінці його довжина у високожиттєвих особин сягає 20 см, що становить четверту частину висоти пагона, утворене суцвіття приблизно зі 120 парціальних суцвіть. Щодо особин середньої життєвості, то значення кількісних показників їх генеративних органів є на третину меншими (кількість парціальних суцвіть становить близько 80). У особин низької та дуже низької життєвості ріст суцвіття започатковується лише впродовж третьої декади червня, а у верхівковій бруньці закладено, відповідно, 63 та 40 парціальних суцвіть.

Унаслідок постійних процесів росту і розвитку рослин фаза морфогенезу молодого вегетативно-генеративного напіврозеткового пагона змінюється наступною фазою його морфогенезу – дорослого вегетативно-генеративного напіврозеткового пагона. Найшвидше, на початку липня, вступають у цю фазу рослини високого рівня життєвості, яка триває у них до кінця місяця. Впродовж липня рослини досягають повного розвитку і відзначаються найвищими з-поміж особин інших рівнів життєвості кількісними показниками своїх вегетативних і генеративних органів (табл. 2). Так, високожиттєві рослини мають найбільший діаметр кореня та стебла розеткового пагона, висоту видовженого генеративного пагона поточного року, а також кількість метамерів префлоральної та флоральної зони. У верхній частині префлоральної зони розвивається 3-7 вегетативно-генеративних пагонів збагачення. Основні органотворчі процеси у цій фазі зосереджені у флоральній зоні пагона і пов'язані з подальшим розвитком пазушних парціальних суцвіть у верхній та початком формування плодів у її нижній частинах. Зумовлено це моноподіальним наростанням пагона, який щораз утворює нові метамери, внаслідок чого ступінь розвитку парціальних суцвіть поступово зменшується вгору по головному суцвіттю.

Таблиця 2

Морфологічні ознаки особин різних рівнів життєвості в онтоморфогенезі *V. densiflorum* (фаза морфогенезу дорослого вегетативного-генеративного напіврозеткового пагона)

Ознаки	Рівні життєвості			
	Ж ₁ (високий)	Ж ₂ (середній)	Ж ₃ (низький)	Ж ₄ (дуже низький)
Діаметр кореня, мм	30,0±1,15	24,0±0,20	10,30±0,80	7,3±0,88
Діаметр стебла розетки, мм	32,33±1,45	26,0±0,25	20,0±0,1	13,0±2,08
Висота пагона, см	144,66±6,35	114,33±2,02	74,0±3,05	36,75±2,44
Довжина префлоральної зони	78,33±1,66	64,33±3,71	37,33±1,45	21,75±1,35
Довжина флоральної зони	66,33±4,70	50,0±5,68	36,66±3,75	16,18±1,67
Кількість метамерів префлоральної зони	69,0±6,55	50,0±1,52	28,66±1,76	20,0±0,70
Кількість метамерів флоральної зони	155,0±6,24	95,0±3,60	71,66±6,38	51,60±4,78
Довжина листка серединної формації	24,66±0,88	17,33±1,20	12,33±1,22	8,1±0,6
Видовженого пагона, см				
Кількість плодів на пагоні	326,66±11,23	172,45±6,72	77,36±3,50	29,37±1,5
Кількість насіння на пагоні	173958	60104	20755	8826

Настання фази дорослого напіврозеткового пагона у рослин середньої життєвості приблизно збігається з високожиттєвими рослинами. Проте рослини середньої життєвості є в 1,2–1,5 разу меншими від особин високої життєвості й відстають від них за ступенем розвитку генеративних органів і настанням фази цвітіння, яка припадає не на початок, а на кінець першої декади липня. Стосовно особин низької життєвості, то вони за габітуальними показниками вегетативних і генеративних органів приблизно удвічі відрізняються від особин високої життєвості. Окрім цього, їм властиві сповільнені темпи розвитку генеративних органів і вони вступають у фазу цвітіння на декаду пізніше, зокрема, протягом другої декади липня. Стану дорослого генеративного пагона рослини досягають лише у першій декаді серпня. Найпізніше, у кінці другої декади липня в фазу дорослого видовженого пагона вступають особини дуже низького рівня життєвості. Так, діаметр їхнього головного кореня, висота генеративного пагона та довжина його флоральної зони є у 4 рази меншими, а більшість інших показників мають значення, що є у 2,5–3 рази меншими від значень у особин високого рівня життєвості.

Слід відзначити, що фаза морфогенезу дорослого напіврозеткового пагона у рослин високої та середньої життєвості триває впродовж липня місяця, тоді як у рослин низької та дуже низької життєвості вона є на третину коротшою, оскільки починається в другій декаді липня, але порівняно з рослинами двох попередніх рівнів життєвості завершується тільки в кінці першої декади серпня. Пояснюється це тим, що для особин низької та дуже низької життєвості характерні сповільнені темпи росту і розвитку, внаслідок чого у них формується пагін з невеликою кількістю метамерів та пазушних парціальних суцвіть у пазухах приквітків флоральної зони. За кількістю квіток ці суцвіття є нечисленними (2–4 квітки), і на формування їх припадає значно менше часу, ніж у високо- і середньожиттєвих особин, що мають понад сотню парціальних суцвіть, кожне з яких утворене з 7–10 квіток.

У фазі закінчення цвітіння, яка припадає на третю декаду липня у високо- і середньожиттєвих рослин, і на першу декаду серпня у низько- і дуже низькожиттєвих рослин, у цих рослин припиняються ростові процеси, лише у флоральній зоні відбувається поступове формування плодів та насіння вздовж осі суцвіття. Цей стан рослин свідчить про настання в онтогенезі рослин фази морфогенезу старіючого і відмираючого напіврозеткового пагона. Кількісні показники, що характеризують ступінь плодоношення та насінну продуктивність рослин, суттєво залежать від рівня їхньої життєвості (табл. 2). Так, у особин дуже низької життєвості, порівняно з особинами високої життєвості, на пагоні утворюється в 11 разів менше плодів, а їхня маса є меншою у 20 разів. Щодо кількості утвореного насіння на пагоні, то у середньожиттєвих рослин, порівняно з високожиттєвими, цей показник є майже втричі меншим, у рослин низької життєвості – більш ніж у 9 разів, а дуже низької – майже в 19 разів меншим. Завершується онтогенез рослин усіх рівнів життєвості майже одночасно їхнім повним відмиранням у кінці серпня, після утворення великої кількості дрібного насіння.

Отже, популяції *V. densiflorum* представлені неоднаковими за життєвістю особинами, які відрізняються між собою за габітусом, метричними показниками вегетативних і генеративних органів, тривалістю проходження фаз розвитку та насінневою продуктивністю. Причиною різноякісності особин у популяції, на думку ряду авторів, може бути: а) гетерогенність особин за віковим станом, б) формування популяцій з генетично неоднорідного насіння, що проявляється у формі генетичного поліморфізму, в) зміна морфоструктури та рівня фізіологічних процесів особин під впливом екологічних і фітоценологічних умов [6], г) різноякісність насіння і різночасовість його проростання, д) мікроекологічні абіотичні умови і е) конкурентні взаємовідносини [8, 15].

Однією з найважливіших причин різної життєвості рослин у популяції та різної тривалості їхнього онтогенезу є, очевидно, екологічні (мікрокліматичні) та фітоценологічні (вік сукцесії, конкуренція) умови. Усі представники роду *Verbascum* належать до рудеральних видів і за своєю стратегією є видами експлерентами [3]. Так, при дослідженні популяцій *V. thapsus* в умовах Північної Америки Джеймс Рейнартс встановив [13–15], що цей вид є ранньосукцесійним, облігатним дворічником, який першим з'являється на місцях із переважно антропогенно порушеною рослинністю, але не здатний утворювати щільних, довготривалих популяцій і витісняється з оселища багаторічними видами, не витримуючи конкуренції за світло. Проте, маючи довгий період спокою насіння в ґрунтовому банку (40–100 років) [13], проростки *V. thapsus* можуть першими з'являтися в місцезростанні при порушенні рослинного покриву.

Як на розміри особин у популяції, так і на тривалість онтогенезу *V. thapsus* значний вплив має вік сукцесії [15]. Так, сукцесійні зміни в оселищі призводять до змін у популяційній динаміці особин: скорочення проростання й виживання проростків і зменшення здатності зав'язувати плоди. Це, у свою чергу, зумовлює фенотипові зміни у рослин: затримку репродукції, меншу насінневу продуктивність і менший розмір рослини. Нащадки перших когорт утворюють близько 95% насіння банку, тоді як інші – лише 5%, тому роль пізньосукцесійних рослин у угрупованні є мізерною.

Причиною різної життєвості особин у популяції того ж *V. thapsus*, на думку Сари Доннелі й інших авторів [10], може бути також спосіб запилення рослини. Так, високі рослини, які запилюються бджолами, утворюють насіння, з якого розвиваються потужні рослини. Натомість, у низьких рослин відбувається самозапилення, при якому відсутній обмін генетичним матеріалом між особинами, що з покоління в покоління веде до зниження життєздатності особин і рівня їхньої життєвості. Генетична гетерогенність насіння рослин зумовлена різним походженням зародків, які можуть утворюватися внаслідок статевого процесу, а можуть бути соматичними, утвореними без запліднення. Саме наявністю у ґрунтовому банку гетерогенного насіння й забезпечується гомеостаз популяції рослин [1].

На життєвий стан рослин і час вступання їх у репродуктивну фазу суттєвий вплив мають розміри листових розеток вегетативних пагонів першого року життя. Дослідженнями Джеймса Рейнартса [12, 13] встановлено, що особини, діаметр розеток яких становить 31–40 см або дещо більше, на другому році життя досягають повного розвитку, цвітуть і плодоносять, завершуючи свій життєвий цикл як типові дворічники. Натомість особини, які протягом першого року життя утворюють розетки листків менше 30 см, наступного року не переходять у генеративну фазу, а вегетують і зацвітають лише на третьому році життя. Рослини, що до кінця першого року мають розеткові пагони, діаметр яких не перевищує 5 см, перебувають на дуже низькому життєвому рівні та, як правило, не перезимовують.

На розмір розеткового пагона значний вплив мають як кліматичні умови [13], так і час проростання насіння. Так, за даними Катеріни Гросс [8], особини *V. thapsus*, що розвиваються з насіння, пророслого у травні, до кінця вегетаційного періоду представлені великими вегетативними розетковими пагонами, з верхівкових бруньок яких наступного року формуються потужні генеративні пагони, які утримують більші від пагонів особин, утворених з насіння, що проросло у червні. Ці рослини не лише поступаються весняним (травневим) за габітуальними показниками, але й мають розтягнутий період цвітіння, і лише половина їхніх квіток дає повноцінне насіння. Натомість рослини, що розвинулися зі серпневих (пізньолітніх) сходів, відзначаються низькою життєвістю.

Окрім того, Сюзанна Паркер та інші дослідники [11] при вивченні популяцій *V. thapsus* у горах Сьєрра-Невада встановили, що відмінність у темпі росту, розмірі рослин, їхній

морозостійкості в межах однієї популяції є значно вищою, ніж між різними популяціями, розташованими на різних висотах у горах і культурі. Це свідчить, на думку дослідників, не про швидку адаптацію виду, а про універсальність генотипу та широку норму реакції ознак.

Різноманітність особин популяції *V. densiflorum* проявляється не лише у кількісних параметрах утвореної ними біомаси вегетативних і генеративних органів, але й також в особливостях їхнього онтогенетичного розвитку. Особини, що мають високий рівень життєвості, відзначаються пришвидшеними темпами розвитку, у них значно раніше відбувається настання фаз морфогенезу, рослини відзначаються потужним розвитком вегетативних і генеративних органів, які забезпечують високу продукцію насіння, що є основним засобом самопідтримання та самовідновлення популяцій. Зі зниженням рівня життєвості особин сповільнюються темпи їхнього росту і розвитку. Так, особини низької, а особливо дуже низької життєвості на одну-дві декади пізніше вступають у фази морфогенезу, збільшується їхня тривалість, зменшуються габітуальні показники рослин і їхня насінна продуктивність.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Батыгина Т. Б. Генетическая гетерогенность семян: эмбриологические аспекты // Физиол. раст. 1990. Т. 46. № 3. С. 438–454.
2. Бондарева Л. М., Злобин Ю. А. Популяції *Hypericum perforatum* L. (Hypericaceae Juss.) на північному сході України // Укр. ботан. журн. 2001. Т. 58. № 1. С. 21–26.
3. Берко Й. М., Грицина М. Р. Особливості віталітетної структури ценопопуляцій *Verbascum thapsiforme* та *Verbascum phlomoides* // Наук. вісн. ЛНАВМ ім. С.З. Гжицького. 2003. Т. 5. С. 75–80.
4. Василевич В. И., Мотекайте В. П. Рудеральные сообщества как особый тип растительности // Ботан. журн. 1988. Т. 73. № 12. С. 1699–1707.
5. Жиляев Г. Г. Жизнеспособность популяций растений. Львов, 2005. 204 с.
6. Злобин Ю. А. Теория и практика виталитетного состава ценопопуляций растений // Ботан. журн. 1989. Т. 74. № 6. С. 769–781.
7. Котов М. И. Рід Дивина – *Verbascum* L. // Флора УРСР. К. : Вид. АН УРСР, 1960. Т. 9. С. 407–431.
8. Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. М.: Наука, 1976. 216 с.
9. Gross K. L. Colonization by *Verbascum thapsus* (Mullein) of an old-field in Michigan: experiments on the effect of vegetation // J. Ecol. 1980. Vol. 68. N 3. P. 919–927.
10. Donnelly S. E., Lortie C. J., Aarssen L. W. Pollination in *Verbascum thapsus* (Scrophulariaceae): the advantage of being tall // Am. J. Bot. 1998. Vol. 85. N 11. P. 1618–1625.
11. Ingrid M. Parker, Joseph Rodriguez, Michael E. Loik. An Evolutionary Approach to Understanding the Biology of Invasions: Local Adaptation and General-Purpose Genotypes in the Weed *Verbascum thapsus* // Conservation Biology. 2003. Vol. 17. Issue 1. P. 59–72.
12. Reinartz J. A. Life history variation of common mullein (*Verbascum thapsus*): 1. Latitudinal differences in population dynamics and timing of reproduction // J. Ecol. 1984 a. Vol. 72. N 3. P. 897–912.
13. Reinartz J. A. Life history variation of common mullein (*Verbascum thapsus*): 2. Plant size, biomass partitioning and morphology // J. Ecol. 1984 b. Vol. 72. N 3. P. 913–926.
14. Reinartz J. A. Life history variation of common mullein (*Verbascum thapsus*): 3. Differences among sequential cohorts // J. Ecol. 1984 c. Vol. 72. N 3. P. 927–936.

15. *Telewski F. W., Zeevaart A. D.* The 120-yr period for Dr. Beal's seed viability experiment // *Am. J. Bot.* 2002. Vol. 89. N 5. P. 1285–1288.

Стаття: надійшла до редакції 24.06.11

доопрацьована 07.09.11

прийнята до друку 16.09.11

FEATURE OF ONTOGENESIS OF INDIVIDUALS OF *VERBASCUM DENSIFLORUM* BERTOL. CAUSED BY ON THE LEVEL OF VITALITY IN THE POPULATION

M. Hrytsyna

*Lviv National University
of Veterinary Medicine and Biotechnologies
named after S. Z. Gzhytskyi
50, Pekarska St., Lviv 79010, Ukraine
e-mail: hrytsynamr@gmail.com*

Ontogenesis of plants in the population of *Verbascum densiflorum* Bertol. depends on the level of their vitality. Thus, the plants with the high level of vitality, comparatively with the individuals of other levels, are characterized by earlier occurrence of morphogenesis phases as well as by powerful development of vegetative and generative organs which provide high seminal production. With the decline of level of vitality of individuals, the beginning of phases of morphogeny is slowed by ten to twenty days, the duration of phases of morphogeny increases, the size of plants and their seed productivity diminish.

Key words: *Verbascum densiflorum* Bertol., monocarpic shoot, level of vitality plants, ontogeny, phases of morphogeny.

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА ОСОБЕЙ *VERBASCUM DENSIFLORUM* BERTOL. ОБУСЛОВЛЕННЫ УРОВНЕМ ИХ ЖИЗНЕННОСТИ В ПОПУЛЯЦИЯХ

М. Грицина

*Львовский национальный университет ветеринарной медицины
и биотехнологий имени С.З. Гжицкого
ул. Пекарская, 50, Львов 79010, Украина
e-mail: hrytsynamr@gmail.com*

Онтогенез растений в популяции *Verbascum densiflorum* Bertol. зависит от уровня их жизненного состояния. У растений с высоким уровнем жизненности, в сравнении с особями других уровней, быстрее наступают фазы морфогенеза, свойственно мощное развитие вегетативных и генеративных органов, которые обеспечивают высокую семенную продуктивность. При снижении уровня жизненности особей замедляется на одну-две декады начало фаз морфогенеза, увеличивается их длительность, уменьшаются габитуальные показатели растений и их семенная продукция.

Ключевые слова: *Verbascum densiflorum* Bertol., уровень жизненности особей, монокарпический побег, онтогенез, фазы морфогенеза.