

УДК 581.446

**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПАГОНОВОЇ СИСТЕМИ  
*SAUSSUREA ALPINA* (L.) DC. (ASTERACEAE)**

**Т. Починок, А. Прокопів**

Львівський національний університет імені Івана Франка  
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна  
e-mail: [tania.pochynok@gmail.com](mailto:tania.pochynok@gmail.com)

Уже на ранніх етапах онтогенезу в особин формуються адаптивні ознаки, які притаманні дорослим особинам. Встановлено, що *S. alpina*, трав'яний напіврозетковий гемікриптофіт із коротким гіпогеогенним плагіотропним кореневищем, за екстремальних умов високогір'я може зазнавати відхилення від встановленого типу біоморфи та набувати безрозеткової форми з довгим розгалуженим кореневищем, що в цілому сприяє активізації вегетативної рухливості виду.

*Ключові слова:* аркто-альпійський вид, *Saussurea alpina*, життєві форми, адаптація, гемікриптофіт, моделі пагоноутворення.

Чимало чинників навколишнього середовища, зокрема зміна середньодобових температур і режиму зволоження повітря та ґрунту, рівня інсоляції, вплив вітру зумовлюють специфічні умови росту рослин у високогір'ї та розвиток адаптивних анатомо-морфологічних ознак і фізіологічних реакцій, зміну тривалості вегетаційного періоду. У біоморфології акцентується увага на проблемах зв'язку організму та середовища, зокрема залежності рослини від середовища та протистояння йому, посилення ростових процесів, додаткове коренеутворення, вегетативна рухливість, мобілізація життєвих сил для створення власного середовища існування. Саме життєва форма відображає ступінь адаптації рослинного організму до середовища завдяки пластичності його вегетативних органів, а за екстремальних умов, якими і є високогір'я, взаємовідносини виражені найбільш різко, причому зі збільшенням тиску середовища гармонія досягається шляхом найбільш контрастних модифікаційних змін біоморф [5].

Рід *Saussurea* DC. охоплює понад 300 видів [12]. Види роду характеризуються значною пластичністю, нестабільністю ознак як вегетативних, так і генеративних органів. Це свідчить про те, що рід є відносно молодим і перебуває у стані інтенсивного формоутворення. Особливо така непостійність ознак спостерігається у видів, які займають значні ареали. Ареал більшості таксонів *Saussurea* DC. займає в основному Азію, хоча деякі представники роду, зокрема циркумполярний аркто-альпійський вид *S. alpina* (L.) DC., мають досить обширний ареал. При цьому спостерігається чітка закономірність зменшення кількості видів у напрямках до західної (Західна Європа) і східної (Північна Америка) меж ареалу роду. Виключне різноманіття життєвих форм *Saussurea* DC., а також видова насиченість припадають на Гімалаї та гірські частини Китаю [4]. У Європі кількість видів роду незначна, однак достеменно визначити їхню кількість важко через різне трактування концепції виду [11, 12]. У Східних Карпатах трапляється 3 рідкісних види *S. alpina* (L.) DC., *S. discolor* (Willd.) DC., *S. porcii* Degen. Проте список видів може бути розширеним, якщо визнавати окремі підвиди *S. alpina* як види [11].

*S. alpina* (L.) DC. – надзвичайно поліморфний вид, у якого особливо мінлива висота стебла, форма, розмір, опушення та край листкової пластинки, тип суцвіття, а також фор-

ма й опушення його обгортки. Поліморфізм виду у Західній Європі частково спричинений мінливістю середовища, але також і гібридизацією, ймовірно з *S. discolor* [11]. Ареал цього виду охоплює Європу в напрямку на південь до Піреней, Південних Альп і Південних Карпат Європи, Середню та Центральну Азію, Північну Америку [9, 11]. За даними Söyüncü [13], цей вид дуже рідко трапляється на відкладеннях полікарбонату, що є літо-стратиграфічним формуванням верхнього тріасу в альпійських районах (вапняк, доломіт, мергелі й такі уламкові породи, як сланець або пісковик), на максимальній висоті 2404 м н.р.м. В Українських Карпатах росте на горах Петрос, Гутин-Томнатик, Гаджина, Шпиці (Чорногора) та Комин (Свидовець) [3] в альпійському та субальпійському поясах на висоті 1800–1900 м н.р.м., у зоні зеленівільхового криволісся. Трапляється на скелях і кам'янистих схилах, осипах, на свіжих малогумідних ґрунтах, що добре освітлюються сонцем, але є індіферентним видом [8, 9, 11].

Для високогірного виду *S. alpina* властиві популяції з малою чисельністю особин і їхньою високою мінливістю та популяції у локусах з відмінними умовами середовища. Визначальними факторами, які впливають на морфометричні ознаки, онтогенез і розмноження, є експозиція схилу, інсоляція та параметри едафотопу, а також поточне антропогенне навантаження [2, 3]. У гірських системах Альп і Карпат спостерігається пізнє цвітіння цього виду, поряд із тим трапляються популяції, в яких дуже мало генеративних особин або в яких протягом кількох років узагалі не відбувається генеративне поновлення [13].

При аналізі пагонових систем трав'яних рослин найчастіше послуговуються концепцією моделей пагоноутворення Т.І. Серебрякової [7]. За ритмом, типом галузнення та способом наростання пагонових систем Т.І. Серебрякова охарактеризувала більшість представників родини *Asteraceae* як види зі симподіальною напіврозетковою моделлю, у яких головний пагін нарастає кілька років моноподіально до утворення квітконоса, а після першого перевершинення вся система стає симподіальною. При аналізі структури пагонової системи *S. alpina* спробуємо теж застосувати концепцію Т.І. Серебрякової.

Дослідження проводили на живому та фіксованому (в 70% етанолі) матеріалі рослин *S. alpina*, зібраному у липні-вересні 2009 року на північно-східному схилі г. Петрос (1850 м н.р.м.) та південно-східному схилі г. Шпиці (1834 м н.р.м.) хребта Чорногора в Івано-Франківській і Закарпатській обл. Для дослідження ранніх етапів онтогенезу насіння пророщували в чашках Петрі на вологому фільтрувальному папері. Насіння отримане з ботанічного саду університету м. Грац в Австрії (GZU). Рослинний матеріал розглядали під мікроскопом МБС-10 та зарисовували. Моделі пагоноутворення встановлювали за загальноприйнятими методиками [7, 10], а життєві форми – на основі морфолого-біологічної класифікації життєвих форм [6].

Для з'ясування особливостей будови пагонової та кореневої систем було проведено спостереження за рослинами на ранніх етапах розвитку. Латентний період онтогенезу: сім'янки ( $0,36 \pm 0,05$  см завд. та  $0,15 \pm 0,02$  см завш.) є еліптичними в обрисах, мають гладку поверхню та жовтувато-чорне забарвлення. Довжина чубка сягає  $0,96 \pm 0,05$  см. Прегенеративний період: насіння починає проростати на 5–7-му добу, лабораторна схожість насіння становить 85,7%. Проростання надземного типу. Проростки являють собою самостійні рослини з функціонуючою кореневою системою та фотосинтезуючими зародковими листками (рис. 1, А). Головний корінь  $0,2–0,3$  см завдовжки та  $0,02–0,03$  см завширшки з кільцем кореневих волосків біля кореневої шийки. Гіпокотиль ( $0,20–0,25$  см завд. та  $0,06–0,07$  см завш.) циліндричний, світло-зелений, з епідермальними виростами. Сім'ядолі плоскі ( $0,3–1,0$  см завд.,  $0,15–0,30$  см завш., а їх

товщина 0,05–0,06 см), зрослі при основі. Між сім'ядолями, нижче рівня їх зчленування, розташована брунечка, яка сягає 0,05 см завдовжки та 0,02 см завширшки. На 9-ту добу довжина кореня значно збільшується – 1,0–4,0 см завдовжки, 0,05–0,10 см завширшки. Кореневі волоски видовжуються до 0,3 см і з часом концентруються в апікальній частині кореня. Гіпокотиль опушений одноклітинними, багатоклітинними та залозистими волосками. Подальше видовження гіпокотіля не спостерігається, лише його потовщення (0,2–0,3 см завд. та 0,12–0,13 см завш.). Сім'ядольні листки плоскі з коротким черешком та видовженою пластинкою (1,8 см завдовжки, 0,35 см завширшки, товщина пластинки 0,005 см, а черешка 0,05 см), обернено-яйцевидної форми, що злегка загортається на абаксальну поверхню (рис. 1, В) з добре помітним сітчастим жилкуванням. Розташовані близько одна до одної сім'ядолі захищають густо опушену брунечку, яка починає розгортатися (0,15 см завд., 0,03 см завш.). Поява першого справжнього листка припадає на 14–16-ту добу після проростання, листовка пластинка якого незначних розмірів (0,3 см завдовжки, 0,1 см завширшки), ланцетної форми з виїмчастим краєм і гострою верхівкою (рис. 1, С). Відрізняється густим повстистим опушенням. У ювенільних особин формуються перші справжні листки, закладаються додаткові корені, а сім'ядолі починають відмирати через 2,5–3 місяці. Проростки відрізняються від дорослих особин листкорозміщенням, яке змінюється від супротивного до почергового. Наростання моноподіальне, перші справжні листки розміщуються супротивно до пари сім'ядолей. Міжвузля вище сім'ядолей недорозвиваються, що призводить до утворення розеткового типу росту, який не властивий дорослому стану. Лише при переході до цві-

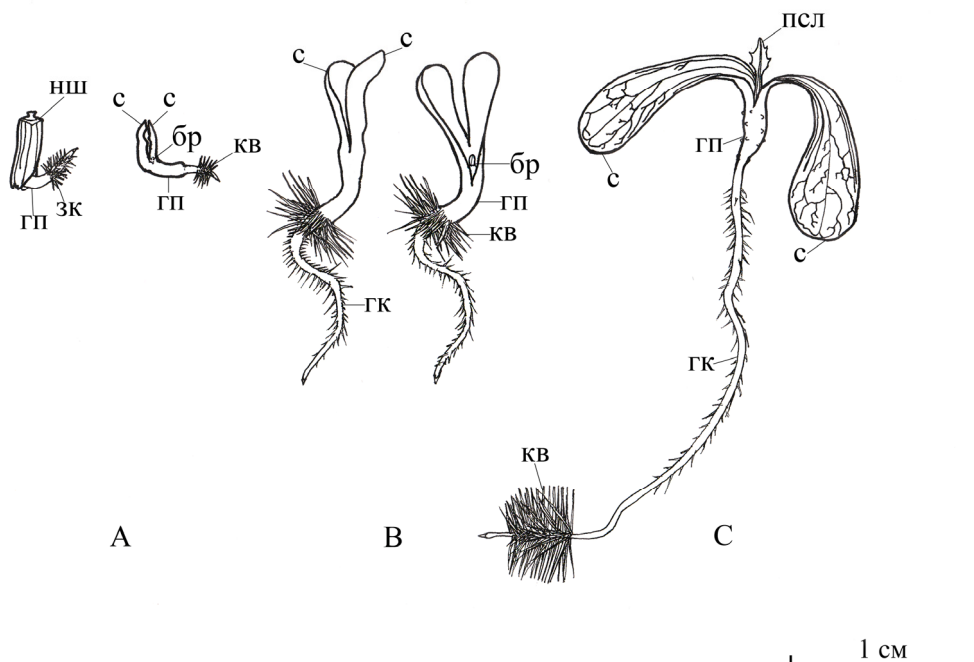


Рис. 1. Схема будови проростків *Saussurea alpina* (L.) DC.: А – 7-денні проростки, В – 9-денні проростки, С – 14-денні проростки; бр – брунечка, гк – головний корінь, гп – гіпокотиль, зк – зародковий корінець, кв – кореневі волоски, нш – насіннева шкірочка, псл – перший справжній листок, с – сім'ядолі.

тіня і плодоношення їхні міжвузля видовжуються і пагін переходить до безрозеткової форми росту. Коренева система представлена головним коренем, але згодом його змінює система додаткових вузлових і міжвузлових коренів, яка функціонує протягом усього життя рослини. Додаткові корені потовщені, запасуючі. Ювенільні особини на цій стадії онтогенезу дуже чутливі до дії зовнішніх чинників.

Елементарною структурно-функціональною одиницею розвитку пагонової системи трав'яних рослин є монокарпічний пагін, який розвивається з бруньки відновлення у пазусі листка материнського пагона і закінчується суцвіттям. Важливою ознакою при встановленні життєвих форм є циклічність розвитку надземних монокарпічних пагонів. Протягом вегетаційного сезону монокарпічний пагін *S. alpina* наростає моноподіально як розетка (з 2–9 фотосинтезуючими листками і термінальною відкритою брунькою). На відміну від розеткового пагона термінальна брунька перезимовує та формує видовжене ортотропне стебло зі сидячими листками та генеративними органами. Бруньки відновлення наступного року закладаються в червні у рік, що передує цвітінню. Відповідно, пагони відновлення формуються з пазушних бруньок розетки й утворюють нові розетки, які нарастають моноподіально та розвиваються за тим же типом.

Монокарпічний пагін складається з плагіотропної й висхідної підземних частин та ортотропної надземної частини. Після відмирання базальна частина монокарпічного пагона з бруньками відновлення входить до складу багаторічного гіпогеогенного кореневища. На кореневищі, яке в особин окремих популяцій сягає завдовжки понад 10–15 см та завширшки 0,15–0,3 см (міжвузля 0,5–1,0 см завд., 0,15–0,25 см завш.), розміщуються видовжені лускоподібні листки (1,5 см завд., 0,4 см завш.), які буріють і відмирають, а в їхніх пазухах влітку закладаються додаткові бруньки та додаткові корені (рис. 2, А, Б).

Плагіотропна частина пагона складається з 2–4 міжвузль по 0,5–1,5 см завдовжки. Листки сидячі, лускоподібні, ланцетні, 1–1,5 см завдовжки, 0,2–0,3 см завширшки. Висхідна частина коротка, складається з 3–5 міжвузль по 0,2–0,3 см завдовжки та 0,25–0,35 см завширшки, основи розеткових листків захищають бруньки відновлення, що закладаються у цій зоні. Ортотропна частина пагона представлена розеткою з 2–10 листків, які сягають 6–11 см завдовжки. Листки прості, ланцетні, виїмчасті, розміщуються почергово. Основи листків утворюють коротку спільну піхву, охоплюючи стебло над вузлом (рис. 2, А). Ортотропна частина генеративного пагона сягає 19–30 см заввишки та 0,3–0,6 см завширшки. На багаторічному підземному пагоні іноді з'являються некротичні ділянки (рис. 3), часто вони можуть бути результатом механічних ушкоджень скелетних плагіотропних пагонів або наслідком відокремлення провідних пучків.

Прикриті субстратом та основами відмерлих листків, бруньки відновлення формуються протягом літа, забарвлені у колір від світло-зеленого до фіолетового, захищені бруньковими лусками. Вже у липні вони сягають 0,2–0,5 см завдовжки та 0,1–0,3 см завширшки. В середині бруньки *S. alpina* закладені 5–6 зачаткових листків із густим опушенням на адаксіальній поверхні на конусі наростання, що властиво й для інших аркто-альпійських видів [1].

Сплячі бруньки, що розміщуються нижче бруньок відновлення та на дистальній частині кореневища, мають коричневе забарвлення. Наприкінці літа підземні пагони, що можуть розвиватися з таких бруньок, сягають 2,0 см завдовжки та 0,2–0,3 см завширшки, причому неозброєним оком можна розрізнити пару зелених листків із густим білим опушенням. Пагони, що утворюються з цих бруньок, нарастають моноподіально у протилежному напрямку до наростання кореневища. Восени у вузлах таких бічних підземних

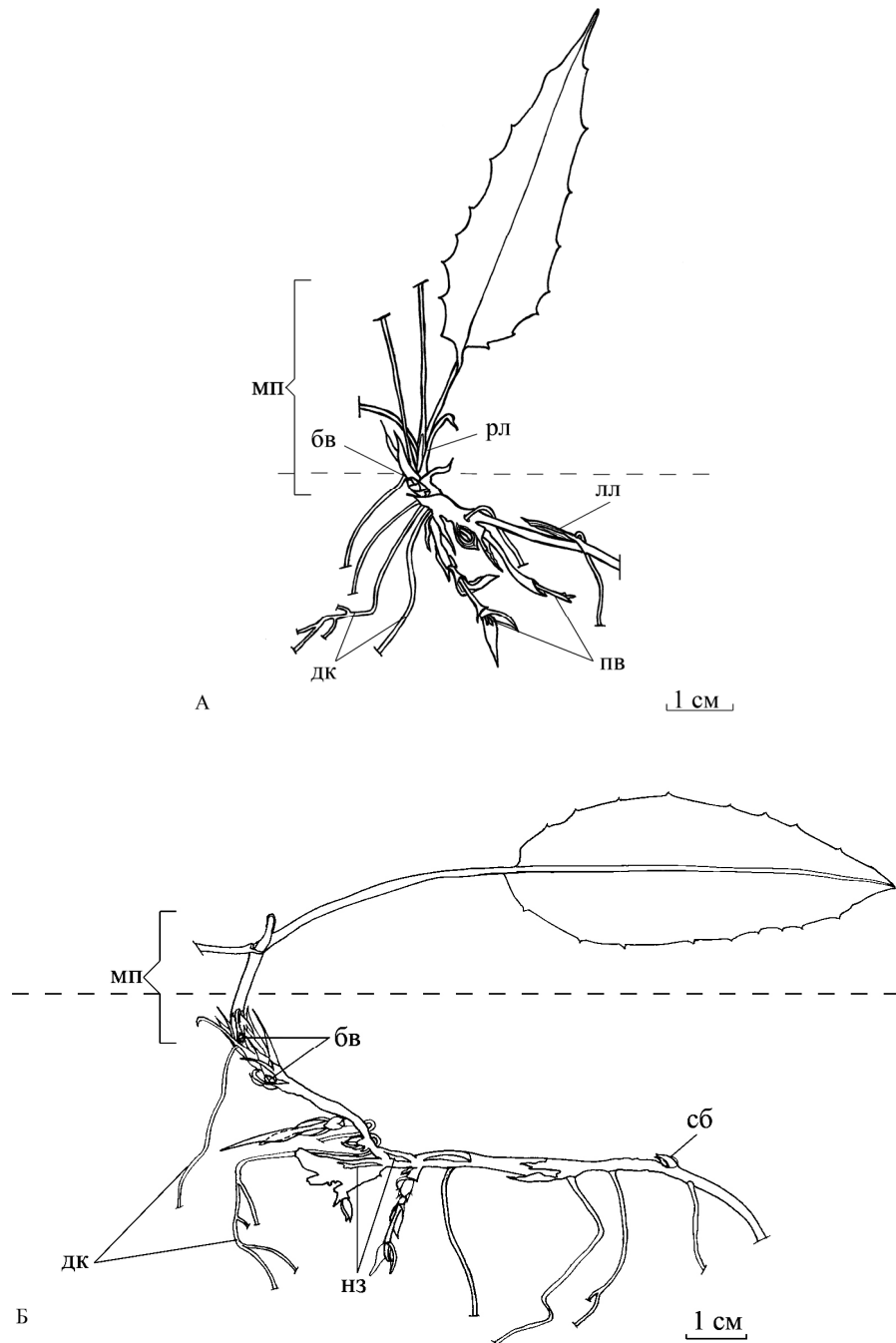


Рис. 2. Монокарпічний пагін (А) і фрагмент багаторічного підземного кореневища (Б) *S. Alpine*: бв – брунька відновлення, дк – додатковий корінь, лл – лускоподібний листок, мп – монокарпічний пагін, нз – некротичні зони, пв – пагін відновлення, рл – розетка листків, сб – спляча брунька.

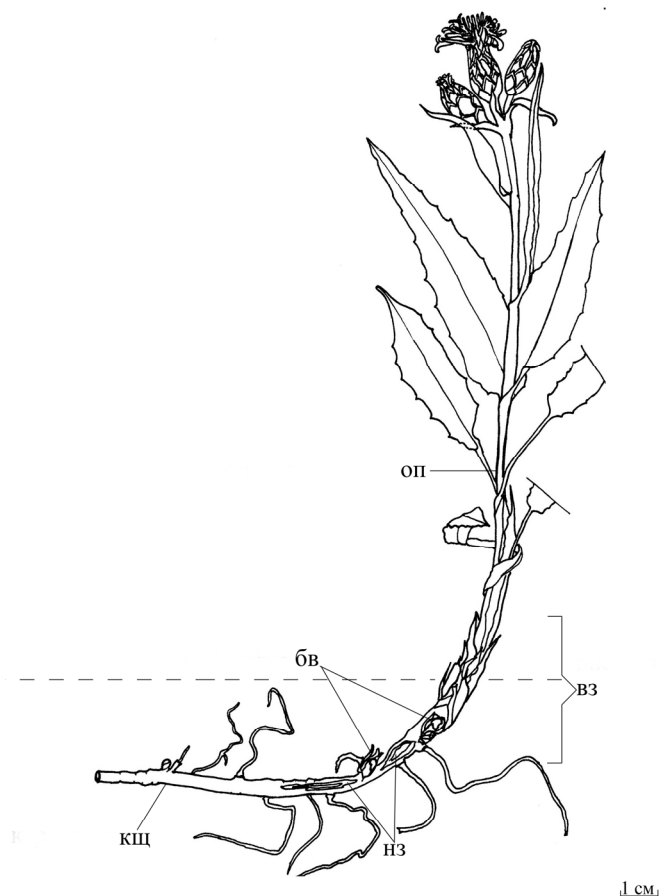


Рис. 3. Загальний вигляд генеративної особини *S. Alpina*: бв – бруньки відновлення, вз – висхідна зона, нз – некротичні зони, кщ – кореневище, оп – ортотропний пагін.

пагонів закладаються бруньки, які сягають 0,1 см як у довжину, так і в ширину, а додаткові корені, що закладаються вище бруньки в пазусі того ж листка – до 0,5 см завдовжки. Спочатку він являє собою зачаткову бруньку, яка містить 3–5 зачаткових листків, конус наростання з примордієм та 1–2 додаткові бруньки в пазухах нижніх брунькових листків, а наступного вегетаційного сезону шляхом моноподіального наростання утворює розетку фотосинтезуючих листків.

За структурою скелетних осей, тривалістю життя і характером просторового розміщення пагонів, коренів та бруньок відновлення *S. alpina* є трав'яною багаторічною рослиною з неявинополіцентричним типом біоморфи з коротким кореневищем, яке може видовжуватися за сприятливих для вегетативної рухливості умов едафотопу. Коренева система представлена додатковими коренями. Розеткові листки овально-ланцетні, при основі заокруглені чи клиноподібні, цілісні або дещо зубчасті з виїмчастим краєм та з довгим вузькокрилатим черешком. Абаксіальна поверхня сіро-зелена від павутинистого опушення. Верхові листки генеративного пагона сидячі (8–11 см завдовжки та 1,3–2,1 см завширшки), змінюються від видовжено-ланцетних до лінійних з нерівносторонньою основою [1, 8, 11], гострою верхівкою, а край листової пластинки змінюється від виїм-

частого до зубчастого. У процесі індивідуального розвитку простежується детермінований морфогенез вегетативних органів, завдяки чому габітус рослини на різних онтогенетичних стадіях є дещо відмінним. Після проростання насінини з появою перших справжніх листків формується розетка листків, розміщених почергово, а внаслідок видовження міжвузлів спостерігається перехід до напіврозетковості, починають формуватися додаткові гіпокотильні корені. Відмирання монокарпічних пагонів провокує реалізацію бруньок відновлення, а за певних умов і сплячих, які забезпечують формування пагонової системи. Отже, із коливанням умов середовища збалансовуються процеси наростання та відмирання, а також змінюється ступінь розгалуженості підземного кореневища, завдяки чому набувається здатність до вегетативної рухливості.

Високогірний вид *S. alpina* характеризується дициклічним ростом монокарпічних пагонів, що підтверджує таку закономірність: відсоток рослин із дициклічними пагонами в регіональних флорах поступово збільшується в напрямку з півдня на північ, сягаючи максимуму в арктичних і високогірних районах. Відповідно чергуються розеткова та безрозеткова форми росту, які представляють вегетативну і генеративну фази розвитку пагона. За дії екстремальних факторів навколишнього середовища саме розеткова форма є оптимальною. У популяції рослин, пагони яких не переходять до цвітіння, вегетативна фаза розвитку пагонів відтермінується в часі, а тип розвитку пагона в такому випадку змінюється до поліциклічного.

Таким чином, монокарпічний пагін наростає моноподіально, після його відмирання завдяки брунькам відновлення забезпечується симподіальне наростання. Натомість, із бруньок на кореневищі утворюються нові короткометрамерні підземні пагони, які наростають моноподіально (знову ж таки формуючи додаткові бруньки), апекс яких може утворити нову розетку листків або відмерти. Внаслідок обмеженого періоду життєдіяльності верхівкової меристеми скелетних пагонів частина їх відмирає, а система скелетних пагонів стає симподіальною.

Зважаючи на такі обставини, важливо уявити біоморфологічні закономірності цього виду та виявити ті ознаки, які мають адаптивний характер. Вегетація проходить у досить стислі терміни 3,5–4 місяці. У таких мінливих умовах високогір'я рослини повільно набувають здатності адаптуватися до них. Біоморфологічні адаптації є взаємообумовлені: формування підземного кореневища та вегетативних розеток з бруньками відновлення тісно пов'язані зі збільшенням вегетативної рухливості; темне забарвлення молодих частин рослини, густе опушення надають здатності протистояти впливові абіотичних факторів, а приземний ріст дає можливість рослині розташовуватися в особливому температурному мікрокліматі біля поверхні субстрату і на декілька сантиметрів глибше [14]. Потужність шару субстрату незначна, а за рахунок формування підземних розгалужених пагонів забезпечується виживання альпійських і субальпійських популяцій на нестабільних кам'янистих ґрунтах. Саме витривалість і пластичність рослин є тими властивостями, що надають їм конкурентоздатності. Витривалість забезпечується завдяки здатності рослин до тривалого перебування в ювенільному і віргінільному станах, а інтенсивна регенерація сприяє вегетативному розмноженню, а відтак і захопленню нових територій. Завдяки створенню елементів власного середовища шляхом розкладання відмерлих частин і утворення гумусу виробляється здатність протистояти редуруючому впливу навколишнього середовища [5].

Спосіб пагоноутворення у процесі онтогенезу змінний, але демонструє пристосувальний характер, властивий також іншим аркто-альпійським видам високогір'я. В ці-

лону наростання пагона гемісимподіальне [10], а кожна його наступна частина (вісь) перевершинює попередню та продовжує наростати кілька років моноподіально чи симподіально, а її базальна частина входить до складу кореневища. Таким чином, високоміликий вид *S. alpina* – трав'яний напіврозетковий гемікриптофіт з коротким гіпогеогенним плагіотропним кореневищем, однак за специфічних умов субстрату (уламки скель, камені) життєва форма може зазнавати змін до безрозеткових форм з довгим розгалуженим кореневищем. А тому й модель пагоноутворення виду можна умовно віднести до гемісимподіальної напіврозеткової моделі пагоноутворення.

1. *Вихирева-Василькова В. В.* О почках возобновления арктических растений // Ботан. журн. 1962. Т. 47. № 8. С. 1141–1151.
2. *Кияк В. Г.* Алгоритм життєвого циклу і динаміка екологічної ніші популяції рослин // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2008. Вип. 46. С. 109–118.
3. *Кияк В. Г.* Особливості структури й життєздатності малих популяцій рідкісних та ендемічних видів рослин високогір'я Карпат // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2002. Вип. 29. С. 93–101.
4. *Липшиц С. Ю.* Род *Saussurea* DC. (Asteraceae). Л.: Наука, 1979. 283 с.
5. *Мазуренко М. Т.* Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М.: Наука, 1986. 209 с.
6. *Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 278 с.
7. *Серебрякова Т. И.* Об основных “архитектурных моделях” травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. 1977. Т. 82. № 5. С. 112–128.
8. Флора СССР. Т. XXVII / Обраб. С.Ю. Липшиц. Л.: Изд. Акад. наук. СССР, 1962. С. 361–535.
9. *Чоник В. І.* Високогірна Флора Українських Карпат. К.: Наук. думка, 1976. 270 с.
10. *Guédès M.* A simpler morphological system of tree and shrub architecture // Phytomorphol. 1982. Vol. 32. No 1. P. 1–14.
11. *Lipschitz S. J., Saussurea D. C.* Flora Europaea // Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1976. Vol. 4: Plantaginaceae to Compositae (and Rubiaceae). P. 216–217.
12. *Narits A., Leht M., Paal J.* Taxonomic status of *Saussurea alpina* subsp. *esthonica* (Asteraceae): phenetical analysis // Ann. Bot. Fennici. 2000. 37. P. 197–206.
13. *Söyrinki N.* Vermehrungökologische studien in der Pflanzenwelt der Bayrischen Alpen. I Spezieller Teil, Die Pflanzengesellschaften und Samenpflanzen der alpinen Stufe des Schachengebietes und ihre Vermehrungsverhältnisse // Ann. Bot. Soc. “Vanamo”, Helsinki, 1954. Vol. 27. N 1. S. 216.
14. *Warren Wilson J.* Observations on the temperatures of Arctic plants and their environment // J. Ecol. 1957. Vol. 45. N 2. P. 499–531.



**SHOOT SYSTEM FORMATION FEATURES  
OF *SAUSSUREA ALPINA* (L.) DC. (*ASTERACEAE*)**

**T. Pochynok, A. Prokopiv**

*Ivan Franko National University of Lviv  
4, Hrushevskiyi St., Lviv 79005, Ukraine  
e-mail: tania.pochynok@gmail.com*

During early stages of ontogenesis plant individuals have already formed the adaptive features that are common for adults. *S. alpina* is defined to be herbaceous semirosette hemicryptophyte with short hypogeogenic plagiotropic rhizome. The rhizome under extreme high-mountain conditions may have deviations from the type of biomorph and acquires rosetteless form with a long branched rhizome that in the whole contributes to enhancing the mobility of the vegetative form.

*Key words:* arcto-alpine species, *Saussurea alpina*, life forms, adaptation, hemicryptophyte, shoot formation models.

**ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ПОБЕГОВОЙ СИСТЕМЫ  
*SAUSSUREA ALPINA* (L.) DC. (*ASTERACEAE*)**

**Т. Починок, А. Прокопів**

*Львовский национальный университет имени Ивана Франко  
ул. Грушевского, 4, Львов 79005, Украина  
e-mail: tania.pochynok@gmail.com*

Уже на ранних этапах онтогенеза у особей формируются адаптивные признаки, которые свойственны взрослым особям. Установлено, что *S. alpina*, травянистый полурозеточный гемикриптофит с коротким гипогенным плагиотропным корневищем, в экстремальных условиях высокогорья может испытывать отклонение от установленного типа биоморфы и приобретает безрозеточную форму с длинным разветвленным корневищем, что в целом способствует активизации вегетативной подвижности вида.

*Ключевые слова:* аркто-альпийский вид, *Saussurea alpina*, жизненные формы, адаптация, гемикриптофит, модели побегообразования.

Стаття надійшла до редколегії 09.02.10

Прийнята до друку 29.04.10