

РАННІ ЕТАПИ ОНТОМОРФОГЕНЕЗУ ДЕЯКИХ РІДКІСНИХ ВИСОКОГІРНИХ ВИДІВ РОДИНИ *ASTERACEAE*

Т. Починок

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

У роботі наведено результати лабораторного дослідження процесів латентного і прегенеративного періоду розвитку рослин чотирьох рідкісних високогірних видів *Aster alpinus*, *Saussurea alpina*, *Achillea schurii*, *A. lingulata*. Підтверджено літературні дані, що насіння великих розмірів із більшим запасом поживних речовин має нижчі показники проростання (*Saussurea alpina*, *Aster alpinus*). За період тривалістю 5 місяців найвищу схожість спостерігали у насіння *Achillea schurii* (84 %) й *Achillea lingulata* (75 %). Через три роки після збору показник проростання насіння для одних видів залишався високим (*Achillea lingulata*), а для інших – суттєво знижувався (*Achillea schurii*, *Saussurea alpina*) чи насіння взагалі не проростало (*Aster alpinus*). Інтенсивність проростання насіння досліджуваних видів неоднакова: найвища впродовж усього першого місяця в обох видів *Achillea*, тоді як у *Saussurea alpina* й *Aster alpinus* – висока лише протягом першої або другої декади відповідно.

Проростання насіння епігеальне гіпокотиллярне – лише в *Saussurea alpina* котиledonарне – розпочиналося протягом першої декади від початку експерименту. Утворення бічних і додаткових коренів спостерігали на перший (*Achillea lingulata*) або другий (*Aster alpinus*) місяць від початку проростання та дещо пізніше (*Saussurea alpina*, *Achillea schurii*). Проростки після утворення перших справжніх листків пересаджували у горщики із ґрунтом для подальшого спостереження. Ювенільний стан розпочинався після відмирання сім'ядоль на 4–5-му місяці життя (*Aster alpinus*, *Achillea lingulata*) чи трохи згодом (*Saussurea alpina*, *Achillea schurii*). У всіх досліджених видів головний пагін розетковий, а в *Aster alpinus*, *Achillea schurii* його формування може відбуватися за розетковим або видовженим типом. У іматурних рослин головний пагін одноосьовий, хоча в *Aster alpinus*, *Achillea lingulata* він також двохосьовий, а в *A. schurii* – трьохосьовий унаслідок розвитку бічних пагонів із бруньок у пазухах фотосинтезуючих листків. У цьому віковому стані в *Achillea schurii* та *Saussurea alpina* починали розвиватися підземні плагіотропні пагони з пазушних бруньок у вузлах перших трьох базальних метамерів, занурених у субстрат. Таким чином, ми спостерігали формування кореневища у прегенеративному періоді, яке уможливило розвиток пристосувань до оселищ.

Ключові слова: високогірні *Asteraceae*, онтогенез, схожість насіння, проростки, пагін, кореневище, життєва форма

Дослідження початкових етапів онтогенезу рослин має важливе значення для з'ясування особливостей процесів індивідуального розвитку рослин, формування вегетативних і генеративних структур у різних вікових станах, виявлення їхньої ролі у пристосуванні рослин до виживання в різних екологічних умовах, пізнання стратегії їхньої поведінки в цих умовах. Крім того, спостереження стадійності онтоморфогенезу також є можливим і зручним інструментом для аналізу формування пагонової системи та її функціонування залежно від доступності ресурсів. Особливе значення такі дослідження мають стосовно рідкісних рослин [1], зокрема, екологічного моделювання, яке базується на багаторічних даних про біологічні й екологічні характеристики конкретного виду [25].

Зауважимо, що питанню вивчення початкових етапів онтогенезу високогірних рідкісних рослин у літературі приділено певну увагу [4, 7, 8, 13]. Наявні дослідження такого типу стосуються також об'єктів наших досліджень: циркумполярного аркто-альпійського виду – *Aster alpinus* L., аркто-альпійського виду Євразії – *Saussurea alpina* (L.) DC. [32] (наведеного раніше як циркумполярного [18]), східно-південно-карпатського ендемічного альпійського виду – *Achillea schurii* Sch. Bip., середньоевропейського карпато-балканського субальпійського виду – *A. lingulata* Waldst. et Kit., для яких з'ясовано лише особливості біології проростання насіння залежно від висоти, на якій розташовані їхні оселища [2, 3, 8, 13], а також залежно від року збору і тривалості його зберігання [13, 21]. Для *Saussurea alpina* вивчено будову проростків і пагонової системи [12], особливості онтогенезу та структуру популяцій [6, 7].

Власне початковим етапом вивчення онтогенезу цих рослин і обмежуються наші відомості у пізнанні повної картини їхнього індивідуального розвитку. Зважаючи на це, метою нашої роботи було дослідити в лабораторних умовах особливості як латентного, так і прегенеративного вікових періодів їхнього онтогенезу.

Матеріал і методика досліджень

Для дослідження ранніх стадій онтогенезу відібрано насіння чотирьох видів, занесених до Червоної книги України (2009) [17]: *Aster alpinus*, *Saussurea alpina*, *Achillea schurii*, *A. lingulata*. Збір насіння проведено в серпні–вересні 2009 р. 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 областях, на північно-східному схилі г. Близниця (1830–1851 м н.р.м.) масиву Свидовець у Закарпатській області. У роботі термін «насіння» застосовується для позначення однонасінного плоду складноцвітих, якою є сім'янка. Насіння через 6–7 місяців після збору, а саме 01.03.2010 р., пророщували в чашках Петрі на вологому фільтрувальному папері по 100 насінин у кожній чашці в лабораторних умовах. Підрахунки проводили кожного дня. Оцінку ступеня схожості насіння проводили за методикою І.В. Вайнагія (1963) [3]. Тривалість пророщування насіння становила 142 дні. Проростки після появи справжніх листків переміщали в горщики з ґрунтом. Повторний експеримент для оцінки схожості насіння після тривалого його зберігання проведено у 2012 р. Масу насінин визначали як середнє арифметичне чотирьох вимірів по 100 насінин кожного виду за допомогою ваги AXIS A500. Розміри насінин визначали як середнє арифметичне десяти вимірів. За допомогою програми MY STAT [39] здійснювали кореляційний аналіз для виявлення залежності між такими, отриманими під час експерименту, показниками, як маса і схожість насіння. У проростків вивчали морфологію сім'ядоль, головного кореня, перших листків. За ювенільними й іматурними особинами в горщиках проводили морфологічні спостереження, звертали увагу на особливості формування надземних і підземних пагонів, їхнє галуження, розвиток, утворення ортотропних і плагіотропних пагонів, які видозмінюються у кореневище. Періодизацію онтогенезу, виділення вікових станів подано за Т.А. Работновим із доповненнями та змінами [16], опис проростків – за І.Г. Серебряковим [14].

Результати досліджень

Латентний період

Насінини *Aster alpinus* і *Saussurea alpina* середніх розмірів масою 0,08 г і 0,17 г відповідно характеризуються наявністю папуса. Насінини *Achillea schurii* та *A. lingulata* без папуса, дрібних розмірів, легші за насінини інших видів (див. таблицю). Насіння досліджуваних видів проростає у рік його збору без вимушеного припинення стану спокою. А повторне пророщування насіння після майже трьох років зберігання показало зниження схожості для всіх видів, окрім *Achillea lingulata*.

Унаслідок проведення кореляційного аналізу виявлено сильний обернений зв'язок ($r = -0,74$) між масою і схожістю насіння. Тобто насіння великих розмірів, маючи більший вміст запасних речовин [36], здатне формувати життєздатні проростки, проте його схожість невисока і проростання майже одночасне, як у *Saussurea alpina* й *Aster alpinus* (рис. 1). Дрібне насіння утворюється в більших кількостях (за однакової наявності фотосинтетичної енергії), легше потрапляє в тріщини у ґрунті й корелює з меншим ураженням шкідниками [26], здатне забезпечити значно триваліший час своєї життєздатності [21, 23, 35] і характеризується високою схожістю, як у представників роду *Achillea* (рис. 1). Широкий діапазон поширення дрібного насіння збільшує шанси на успішне розмежоване в часі проростання у сприятливих умовах.

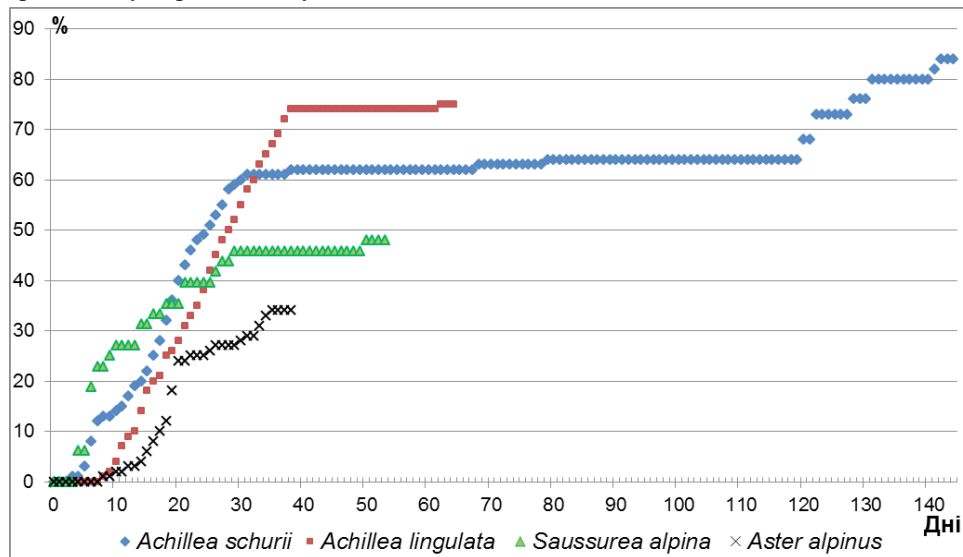


Рис. 1. Інтенсивність проростання насіння досліджуваних видів

Деякі характеристики насіння досліджуваних високогірних видів

Назва виду	Довжина сім'янки*, мм n=10	Ширина сім'янки, мм n=10	Маса 100 насінин, г n=3	D ₀ **	Схожість насіння, %	
					2010 р.	2012 р.
<i>Aster alpinus</i>	3,2±0,31	1,3±0,21	0,08±0,017	8	34	0
<i>Saussurea alpina</i>	3,6±0,37	1,2±0,15	0,17±0,044	4	48	6
<i>Achillea schurii</i>	2,9±0,14	1,1±0,04	0,03±0,001	3	84	4
<i>Achillea linguata</i>	2,8±0,28	1,02±0,05	0,02±0,005	8	75	85

Примітка: * – без урахування довжини папуса; **D₀ – доба початку проростання насіння

Прегенеративний період

Aster alpinus L.

Проростки. Проростання епігеальне, починається на 7–9-ту добу (рис. 1). Лабораторна схожість насіння становить 34 % (див. таблицю). Протягом другої декади з'являється більшість проростків (рис. 1) – майже 65 % від кількості усіх пророслих насінин, а решта ще протягом наступних двох декад. У восьмиденних проростків довжина гіпокотилія 0,25–0,5 см та головного кореня 0,13–0,2 см (рис. 2, А). Сім'ядолі зелені, опушені поодинокими волосками, еліптичні, обернено-яйцеподібні з виїмчастою чи загостреною верхівкою. Розміри листової пластинки сім'ядоль змінюються від 0,45 до 0,88 см довжини

та від 0,19 до 0,34 см ширини (рис. 2, Б–Г), а відношення її довжини до ширини – від 2,37 до 2,59. Епікотиль 0,10–0,18 см завд.

Через місяць після початку проростання з'являється перший справжній листок (рис. 2, Д), листовка пластинка якого опушена, вужча ніж сім'ядольні листки, обернено-яйцеподібна, із загостреною верхівкою. Спостерігається видовження головного кореня до 2,2–3,1 см. Бічні корені (рис. 2, Е) з'являються через два місяці після початку проростання, а додаткові – трохи пізніше, причому галузяться до третього і четвертого порядку. Довжина гіпокотіля сягає 1,5–2,3 см. Стеблові листки шерстисто опушені, розташовуються почергово, листові пластинки вузькі, міжвузля короткі. Протягом трьох–чотирьох місяців рослини переходять до наступного вікового стану.

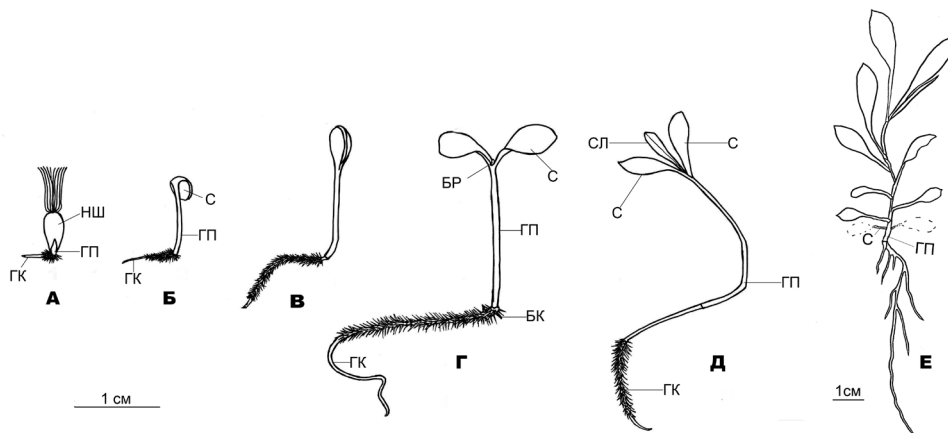


Рис. 2. Будова рослин *Aster alpinus* L. на початкових етапах розвитку. А – проросла насінина (8-й день); Б, В, Г, Д – проростки (12-, 15-, 20-, 35-й день); Е – ювенільна рослина (90-й день); БК – бічний корінь, БР – брунька, ГК – головний корінь, ГП – гіпокотиль, НШ – насіннева шкірочка, С – сім'ядоля, СЛ – справжній листок

Ювенільний стан. Сім'ядолі зазвичай відмирають після утворення шести–семи листків на видовженому чи вкороченому стеблі (через 4–5 місяців від початку проростання), а бруньки у пазухах сім'ядоль разом із бруньками інших метамерів помітні у особин старше одного року. На видовженому чи розетковому пагоні з'являються листки середньої формації. У пазухах відмерлих базальних листків закладається по одній бруньці, а згодом нижче кожної з'являється один додатковий корінь. Завдяки пазушним брунькам забезпечується галуження пагона за певних умов. Вже у піврічних особин починає формуватися надземне кореневище: видовжені пагони – безлисті у проксимальній частині, але зі сплячими пазушними бруньками у дистальній – ростуть плагіотропно, укорінюються після утворення додаткових коренів.

Іматурний стан. У одно-півторарічних особин добре виражене кореневище з 10–40 вкорочених міжвузль. Спеціалізація видовжених (безрозеткових) пагонів із подальшим перетворенням у коротке кореневище відбувається внаслідок значного потовщення їхньої стеблової частини (зокрема, зони первинної кори та провідного циліндра, а також перидерми). Часто функціонують 2–3 бічні розеткові пагони, а нечисленні додаткові корені формуються при основі новоутворених пагонів.

Saussurea alpina (L.) DC.

Проростки. Проростання епігеальне, починається на 4–6 добу (рис. 1). Лабораторна схожість насіння становить 48 % (див. таблицю). У процесі проростання насіння *Saussurea alpina* можна виділити три етапи (рис. 1): протягом першої декади з'являється більше по-

ловини проростків – 56,3 % від кількості усіх пророслих насінин, протягом другої і третьої декад – 16,7 % і 22,9 % відповідно. У шестиденних проростків головний корінь 0,2–0,3 см завдовжки з кільцем кореневих волосків біля кореневої шийки, а гіпокотиль (0,20–0,25 см завд.) циліндричний, світло-зелений (рис. 3, А, Б). Протягом кількох наступних днів гіпокотиль видовжується до 1,0–1,2 см. Сім'ядолі плоскі, обернено-яйцеподібної форми з добре помітним сітчастим жилкуванням, злегка загорнутими краями на абаксальну поверхню (рис. 3, В, Г). Розміри листової пластинки сім'ядоль змінюються від 0,67 до 1,33 см довжини та від 0,17 до 0,47 см ширини, а співвідношення її довжини до ширини – від 3,94 до 2,83. Між сім'ядолями розташована густо опушена брунька, яка сягає 0,05 см завд. На 10-ту добу головний корінь значно видовжується (до 1,0–4,0 см). Натомість гіпокотиль лише потовщується. Епікотиль 0,10–0,17 см завд.

Пооява першого справжнього листка припадає на 14–20-ту добу після проростання. Листкова пластинка ланцетної форми з виїмчастим або зубчастим краєм, гострою верхівкою і густим повстистим опушенням (рис. 3, Г). Головний корінь галузиться до четвертого порядку. На гіпокотилі закладаються поодинокі додаткові корені. Розміри гіпокотिला і сім'ядоль не змінюються. На третій місяць від початку проростання формується розетковий пагін із трьох–п'яти вузлів. Листки розетки з вужчою пластинкою, ніж у першого справжнього листка, та із зубчастим її краєм (рис. 3, Д).

Ювенільний стан. Сім'ядолі починають відмирати через 5–6 місяців. Базальні вкорочені міжвузля укорінюються в субстрат довгими додатковими коренями, які галузяться до третього–четвертого порядку. Нижні листки розетки відмирають, а додаткові бруньки, розташовані в їхніх пазухах, здатні формувати плагіотропне підземне кореневище після втягування у субстрат. Верхні листки розеткового пагона – середньої формації. Спостерігаючи за розвитком особин до 1 року, нами не було виявлено ні розгалуження пагона першого порядку, ані сформованого кореневища.

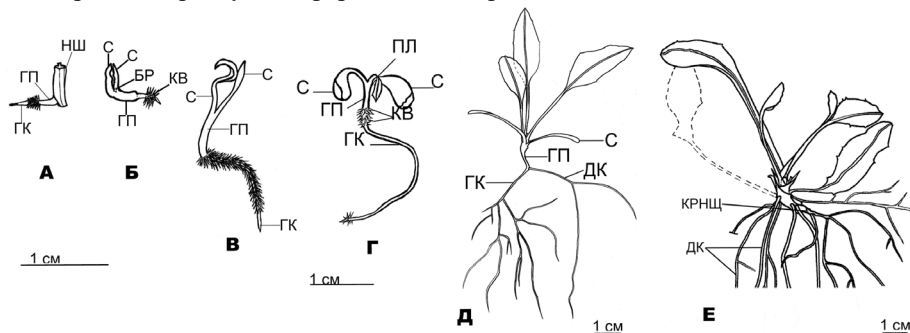


Рис. 3. Будова рослин *Saussurea alpina* (L.) DC. на початкових етапах розвитку: А – проросла насінина (6-й день); Б [18], В, Г, Д – проростки (7-, 10-, 20-, 120-й день); Е – імагуна рослина (1,5-річна); БР – брунька, ГК – головний корінь, ГП – гіпокотиль, ДК – додатковий корінь, КВ – кореневі волоски, КРНЩ – кореневище, НШ – насіннева шкірочка, ПЛ – перший справжній листок, С – сім'ядоля

Achillea schurii Sch. Bip.

Проростки. Проростання епігеальне, починається на 3–5-ту добу (рис. 1), лабораторна схожість насіння становить 84 % (див. таблицю). У довготривалому процесі проростання насіння *Achillea schurii* можна виділити три етапи (рис. 1): майже три чверті проростків з'являються протягом першого місяця, лише поодинокі проростки – протягом наступних трьох місяців, і понад 20 % проростків – протягом п'ятого місяця. Довжина головного кореня 0,15–0,5 см (рис. 4, А, Б, В). Гіпокотиль (0,2–0,3 см завд.) світло-зеленого кольору. Сім'ядолі плоскі, еліптичні в обрисах, обернено-яйцеподібної форми із загостреною вер-

хівкою. Розміри листкової пластинки сім'ядоль змінюються від 0,25 до 0,33 см довжини та від 0,13 до 0,15 см ширини, а співвідношення її довжини до ширини – від 1,92 до 2,20. Між сім'ядолями розташована опушена брунька (0,03 см завд.). Протягом третього тижня значно видовжується корінь (0,9–1,0 см завд.), а згодом – і гіпокотиль (0,4–1,5 см завд.) (рис. 4, Г). Епікотиль вкорочений. Поява першого стеблового черешкового листка припадає на 21–30-ту добу, листкова пластинка якого вузьколанцетної форми із загостреною верхівкою, спочатку цілісна, але згодом у верхній частині розсічена (рис. 4, Д). Через півтора місяці головний корінь видовжується та слабо галузиться до другого порядку, водночас формується декілька нерозгалужених додаткових коренів. Розміри гіпокотіля не змінюються. Міжвузля пагона вкорочені або видовжені, пагін із двома–трьома складними листками. Сім'ядолі продовжують функціонувати у піврічних проростків разом із п'ятьма–шістьма розсіченими черешковими листками розетки. Головний корінь галузиться до четвертого порядку, згодом видовжується (в 3–10 разів перевищує довжину розеткового пагона), а протягом наступних восьми місяців відмирає, як і сім'ядолі. Рослини переходять до наступного вікового стану.

Ювенільний стан. Додаткові корені довгі та розгалужені до другого, іноді третього порядку. У пазусі нижніх листків (від третього до шостого) трохи збільшуються в розмірах бруньки (одна–три), які протягом наступних двох місяців формують бічні надземні розеткові пагони збагачення. При основі розеткового пагона інтенсивно утворюються один–три бічні пагони з трьома–п'ятьма листками, які протягом одного місяця сягають розмірів листків, сформованих на пагоні першого порядку. Тривалість вікового стану – від двох до шести місяців.

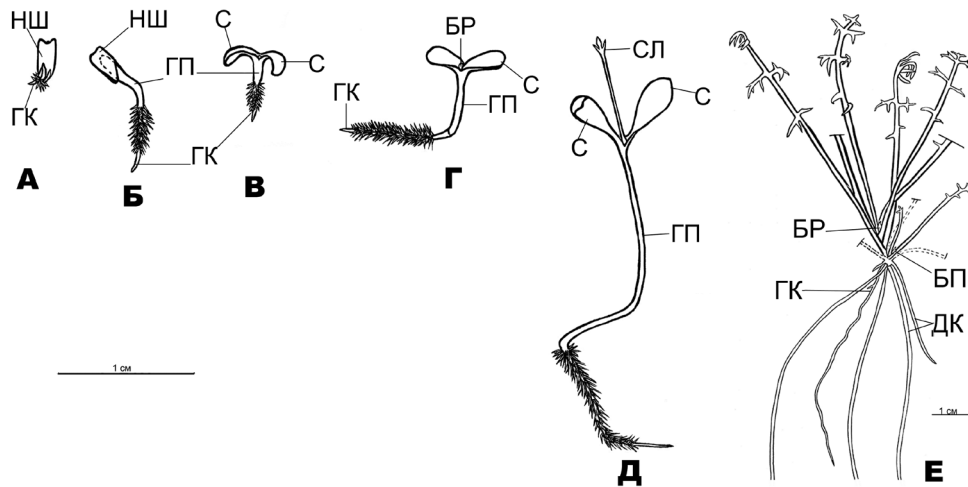


Рис. 4. Будова рослин *Achillea schurii* Sch. Вір. на початкових етапах розвитку: А – проросла насінина (3-й день); Б, В, Г, Д – проростки (5-, 7-, 15-, 31-й день); Е – іматурна рослина (310 днів); БП – бічний пагін; БР – брунька, ГК – головний корінь, ГП – гіпокотиль, ДК – додатковий корінь; НШ – насіннева шкірочка, С – сім'ядоля, СЛ – справжній листок

Іматурний стан. За рік–півтора формується комплекс головного й бічних розеткових (чи напіврозеткових) пагонів: один пагін першого порядку, від двох до чотирьох пагонів другого порядку, від одного до двох – третього порядку. Водночас одна із бруньок трьох базальних підземних метамерів (а також у пазухах сім'ядольних листків) дає початок безбарвному підземному пагону з трьома–чотирма міжвузлями, лускоподібними листками та верхівковою брунькою відновлення. Такий плагіотропний пагін, здатний до галузнення, перетворюється на підземне кореневище.

Achillea lingulata Waldst. et Kit.

Проростки. Проростання епігеальне, починається на 6–8-му добу (рис. 1), лабораторна схожість насіння становить 75 % (див. таблицю). Максимум появи перших проростків, як і в *A. schurii*, припадає на перший місяць, але проростання відбувається у порівняно стислі терміни (рис. 1). Проростки мають головний корінь завдовжки 0,2–0,3 см з кільцем кореневих волосків біля кореневої шийки та гіпокотиль (0,15–0,25 см завд.) світло-зеленого кольору з розсіяно-волосистим опушенням (рис. 5, А, Б). Сім'ядолі плоскі, обернено-яйцеподібної форми, з добре помітним сітчастим жилкуванням і злегка опушені (рис. 5, В, Г). Розміри листової пластинки сім'ядоль змінюються від 0,28 до 0,42 см довжини та від 0,17 до 0,19 см ширини, а відношення її довжини до ширини – від 1,65 до 2,21. Термінальна густо опушена брунька досягає 0,01 см завдовжки. На 15-ту добу нерозгалужений головний корінь (0,7–1,0 см завд.) і гіпокотиль (0,6–1,1 см завд.) значно видовжуються (рис. 5, Г). Епікотиль у одних проростків вкорочений (0,28 см), у інших – видовжений (0,83 см). Поява першого справжнього листка припадає на 20–23-тю добу після проростання, листовая пластинка якого вузьколанцетної форми з виїмчастим краєм, гострою верхівкою і густим волосистим опушенням. Інтенсивне утворення бічних коренів спостерігається уже через місяць (рис. 5, Е, Є). Розміри гіпокотिला не змінюються. Розетка сформована одним–трьома метамерами. Головний корінь, на відміну від додаткових, інтенсивно галузиться (до третього порядку). Через 2–3 місяці від початку проростання, після утворення шести листків на розетковому пагоні, сім'ядолі продовжують функціонувати. Особини переходять у наступний віковий стан на 3–4-й місяць.

Ювенільний стан. Розетковий пагін несе дрібні низові листки та значно більші листки середньої формації (у кількості 3–6), листові пластинки останніх обернено-яйцеподібні, чим нагадують листки генеративних особин, проте із трохи розділеним, городчастим краєм у верхній частині, опушені поодинокими волосками. У пазухах відмерлих базальних листків третього–шостого метамера розвиваються бічні бруньки, які забезпечують галуження надземного пагона. Часто формується від двох до п'яти пагонів другого порядку (пагони збагачення), а також додаткові корені, які укорінюють їх у субстрат. Тривалість періоду – понад 8 місяців.

Іматурний стан. У півторарічних особин починає формуватися надземне кореневище із базальних безлистих міжвузль головного та бічних пагонів. Додаткові корені численні, сформовані при основі новоутворених пагонів.

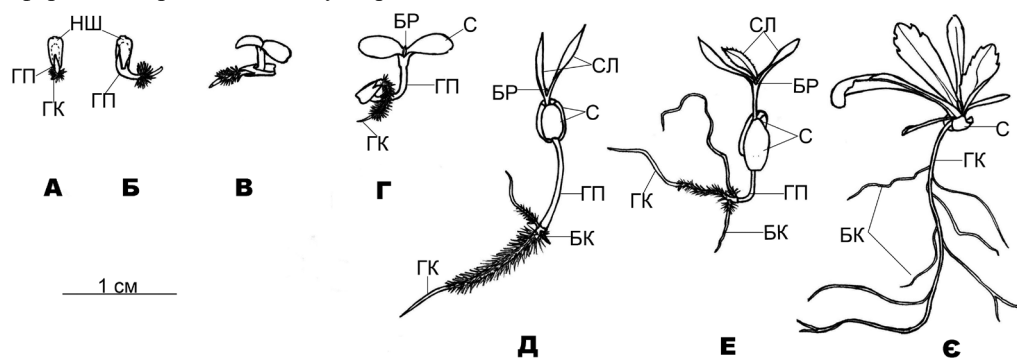


Рис. 5. Будова рослин *Achillea lingulata* Waldst. et Kit. на початкових етапах розвитку: А – проросла насінина (8-й день); Б, В, Г, Д, Е – проростки (9-, 11-, 15-, 35-, 47-, 61-й день); БК – бічний корінь, БР – брунька, ГК – головний корінь, ГП – гіпокотиль, НШ – насіннева шкірочка, С – сім'ядоля, СЛ – справжній листок

Досліджувані види є багаторічними трав'яними кореневищними рослинами. Спостереження ювенільних та іматурних фаз онтогенезу є важливим для розуміння шляху походження кореневища як видозміни пагонів різного типу [15]. Так, після збільшення кількості міжвузль надземного пагона (в *Achillea lingulata*, *Aster alpinus*) формується епігеогенне кореневище, а внаслідок інтенсивного видовження сталої кількості міжвузль підземного пагона (у *Saussurea alpina*, *Achillea schurii*) – гіпогеогенне кореневище.

Обговорення результатів

Схожість насіння досліджуваних видів після півроку зберігання змінювалася в широкому діапазоні: обидва види *Achillea* можна умовно віднести до групи рослин із високою схожістю насіння (75–84 %), а *Saussurea alpina* й *Aster alpinus* – середньою (34–48 %). Хоча раніше для двох останніх видів було відзначено високу схожість насіння [3, 8, 12], а для *Achillea schurii* – низьку [3]. Більшість проростків з'явилися протягом перших 3–10 днів, що узгоджується з даними інших дослідників [3, 4, 13, 35]. З часом зберігання схожість насіння знижується, хоча у повторному експерименті через два роки показник схожості був вищим для *Achillea lingulata*, натомість насіння *Aster alpinus* взагалі не проростало (див. таблицю). Втрата насінням здатності до проростання була відома раніше для *Aster alpinus* [21] й *Achillea lingulata* [13] після відповідно трьох і чотирьох років зберігання, що може бути спричинене нежиттєздатністю насіння або його ураженням шкідниками [8]. Установлено обернену кореляцію між схожістю насіння і його масою, що підтверджує закономірності ефективнішого проростання насіння дрібних розмірів.

У всіх видів насіння проростало нерівномірно, у декілька етапів, що забезпечує оптимальні можливості їхнього поширення в нові локалітети і водночас уникання несприятливих умов у просторі та часі, а решту – потенційно здатного до проростання насіння – залишається у ґрунті як резерв банку насіння. Більшість проростків видів *Achillea* та *Saussurea alpina* з'явилися поступово протягом першого місяця і лише поодинокі проростки – у наступні місяці. Натомість насіння *Aster alpinus* проростало протягом других двох декад, причому менш інтенсивно, адже значна частина життєздатного насіння залишалась у стані спокою. Тривалий період проростання в *Achillea schurii* (142 дні) може бути зумовлений низкою умов середовища, ендогенними процесами. Однак чіткої залежності між проростанням насіння карпатських високогірних видів і їхнім систематичним положенням раніше не було виявлено [8]. Проте вважається, що біологічна й еволюційна інтерпретація взаємозв'язку між проростанням насіння рослин альпійського та субальпійського поясу і філогенетичною спорідненістю є комплексною [29]. Схожу тенденцію можна спостерігати в період проростання насіння у двох видів *Achillea*, а також у двох аркто-альпійських таксонів (рис. 1).

Ранній прояв фенотипу у досліджуваних видів є схожим, проте у кожного спостерігаються відмінності у процесі проростання і формування проростків, що, безумовно, залежить від особливостей та локалізації їхніх оселищ [29]. Проростання – епігеальне, оскільки з появою головного кореня видовжується гіпокотиль, виносячи сім'ядоль, які здатні до фотосинтезу ще кілька місяців. У проростків *Aster alpinus*, *Achillea lingulata*, *A. schurii* черешки сім'ядоль короткі, а гіпокотиль не перевищує 5 мм завд. – проростання гіпокотиллярне. Тоді як у *Saussurea alpina* розвитку головного кореня передують інтеркалярне розростання черешків сім'ядоль, такий тип проростання є когиледонарним. Притому співвідношення значень довжини до ширини листової пластинки сім'ядоль у першому випадку зменшується, в другому – збільшується.

На третій тиждень від початку проростання у проростків з'являються перші справжні листки, трохи густіше опушені порівняно з гіпокотилем і листками іматурних особин. Опушення проростків вважається пристосувальною ознакою ксеро-мезофітів до запобі-

гання втрати вологи рослинами [5]. Наприкінці першого–третього місяця починає формуватися вторинна гоморизна коренева система, яка є типовою для дорослих особин. У *Aster alpinus* і *Achillea schurii* розвиток бічних та додаткових коренів відбувається значно повільніше. Особливості формування додаткових коренів можна пояснювати передусім формою росту й тим, що *Aster alpinus* і *Achillea schurii* ростуть на добре освітлених, помірно зволжених схилах північно-східної експозиції з рухомих субстратом, натомість *Achillea lingulata* і *Saussurea alpina* – на добре освітлених задернованих схилах південно-східної та північно-східної експозиції.

У іматурних особин *Saussurea alpina* надземний пагін одноосьовий, в усіх інших унаслідок галузнення формується система пагонів другого і третього порядку. Для видів із коротким епігеогенним кореневищем, *Aster alpinus* та *Achillea lingulata*, характерні розеткові та напіврозеткові ортотропні надземні пагони, а для *Achillea schurii* та *Saussurea alpina*, окрім надземних пагонів, розеткових і напіврозеткових, характерні безрозеткові плагіотропні підземні пагони, які формують довге гіпогеогенне кореневище. Наявність розеткових пагонів із черешковими листками є типовою для геліофітів [5], пагони яких часто мають неповний цикл розвитку. Базальні багаторічні частини надземних пагонів (*Aster alpinus*, *Achillea lingulata*) чи підземні пагони (*Achillea schurii*, *Saussurea alpina*) в подальшому (через 5–10 місяців) перетворюються на кореневище відповідного типу, водночас головний корінь відмирає.

Рослини досліджуваних видів на ранніх стадіях розвитку проявляють ознаки, характерні для геліофітів і ксеромезофітів, вказуючи на особливості оселищ.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Берко Й.М. Вивчення життєвих форм рідкісних видів: методи і напрямки // Наук. вісник Нац. лісотех. ун-ту України: збірник наук.-техн. праць., 2004. 14 (8). С. 139–142.
2. Вайнагій І.В. Інтенсивність проростання насіння деяких рослин Українських Карпат, зібраного з різних висот // Укр. ботан. журн. 1960. 17 (2). С. 50–60.
3. Вайнагій І.В. Схожість насіння дикорослих трав'янистих рослин Карпат у лабораторних умовах // Укр. ботан. журн. 1963. 20 (4). С. 48–57.
4. Вайнагій І.В., Вайнагій В.І. Насіннева продуктивність деяких рідкісних трав'янистих рослин Українських Карпат, що потребують охорони // Укр. ботан. журн. 1994. 51 (5). С. 80–89.
5. Горьшина Т.К., Антонова І.С., Самойлов Ю.И. Практикум по екології рослин: уч. посіб. СПб.: Изд-во С.-Петербургу. ун-та, 1992. 140 с.
6. Залеская О.В. Особенности онтогенеза и возрастной состав ценопопуляций *Saussurea alpina* L. в Пинежском государственном природном заповеднике // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сб. материалов I Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола: Изд-во Мар. ун-та, 2004. С. 208–210.
7. Кияк В.Г. Малі популяції рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат. Львів: Ліга-Прес, 2013. 248 с.
8. Малиновский К.А. Всхожесть семян высокогорных растений Карпат // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1957. 62 (1). С. 51–63.
9. Нахуцишвили Г.Ш. Современное состояние экологических исследований растительности высокогорий // Бот. журн. 1974. 59 (5). С. 731–737.
10. Нахуцишвили Г.Ш. Особенности структуры и ритма развития высокогорных растений. Жизненные формы: структура, спектры и эволюция // Труды МОИП. Отд. биол., секц. бот. М.: Наука, 1981. Т. LVI. С. 265–281.

11. Полянская Т.А. Онтогенетическая структура ценопопуляций бореальных длиннокорневищных растений // Вестн. Удмурт. ун-та. Биология. Науки о земле. 2011. 4. С. 55–63.
12. Починок Т.В., Проконів А.І. Особливості формування пагонової системи *Saussurea alpina* (L.) DC. (*Asteraceae*) // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2010. 53. С. 19–27.
13. Сапоженкова Т.В., Сенчина Б.В., Дручас І.В. Схожість насіння деяких видів високогірних рослин Карпат в умовах культури // Укр. ботан. журн. 1986. 43 (5). С. 28–31.
14. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука, 1952. 392 с.
15. Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И. О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1965. 70 (1). С. 67–81.
16. Ценопопуляції рослин (очерки популяційної біології) / Л.Б. Заугольнова і др. М.: Наука, 1988. 184 с.
17. Червона книга України. Рослинний світ / за ред. Я.П. Дідуха. К.: Глобалконсалтинг, 2009. 912 с.
18. Чоник В.І. Високогірна флора Українських Карпат. К.: Наукова думка, 1976. С. 115–146.
19. Billings W.D., Mooney H.A. The ecology of arctic and alpine plants // Biol. Rev. 1968. 43. P. 481–529.
20. Bliss L.C. Arctic and alpine plant life cycles // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1971. 2. P. 405–438.
21. Czarnačka B., Władysław M. Ecological meaning of seed size and shape for seed persistence and germinability in some mountain plants from the collection of the Botanical Garden in Lublin // Bulletin of Botanical Gardens. 2007. 16. 3–10.
22. Donohue K. Seed dispersal as a maternally influenced character: mechanistic basis of maternal effects and selection on maternal characters in an annual plant // American Naturalist. 1999. 154 (6). P. 674–689.
23. Donohue K., Rubio de Cass R., Burghardt L., Kovach K., Willis C. Germination, postgermination adaptation, and species ecological ranges // Annu. Rev. Ecol. Syst. 2010. 41. P. 293–319.
24. Ellstrand N.C., Elam D.R. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1993. 24. P. 217–242.
25. Elzinga C.L., Salzer D.L., Willoughby J.W. Measuring and monitoring plant populations. Bureau of Land Management. U.S. Department of the Interior, 1998. 492 p.
26. Fenner M. Seed ecology. London, New York: Chapman and Hall, 1985. 151 p.
27. Fischer R.A., Turner N.C. Plant productivity in the arid and semiarid zones // Ann. Rev. Plant Physiol. 1978. 29. P. 277–317.
28. Hagen D. Propagation of native Arctic and alpine species with a restoration potential // Polar Research. 2002. 21 (1). P. 37–47.
29. HaiYan Bu, GuoZhen Du, XueLin Chen, Yifeng Wang, XiuLi Xu, Kun Liu. The evolutionary significance of seed germinability in an alpine meadow on the Eastern Qinghai-Tibet Plateau // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. 2009. 41 (1). P. 97–102.
30. Jónsdóttir I.S. Diversity of plant life histories in the Arctic // Preslia. 2011. 83. P. 281–300.
31. Levin D. Ancient dispersals, propagule pressure, and species selection in flowering plants // Syst. Bot. 2006. 31 (3). P. 443–448.
32. Meusel H., Jäger E. Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. Karten. Literatur. Register. Band III. Jena; Stuttgart; New York: Gustav Fischer Verlag, 1992. P. 450–560.
33. Popay A.I., Roberts E.H. Factors involved in the dormancy and germination of *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. and *Senecio vulgaris* L. // J. Ecol. 1970. 58 (1). P. 103–139.
34. Savile D.B.O. Arctic adaptations in plants. Monograph No. 6. Ottawa: Information Canada, 1972. P. 7–54.

35. Schwienbacher E., Erschbamer B. Longevity of seeds in a glacier foreland of the Central Alps – a burial experiment // Bulletin of the Geobotanical Institute ETH Zurich. 2002. 68 (1). P. 63–71.
36. Stebbins G.L. Relationships between adaptive radiation, speciation and major evolutionary trends // Taxon. 1971. 20 (1). P. 3–16.
37. Wager H.G. Growth and survival of plants in the Arctic // Journal of Ecology. 1938. 26 (2). P. 390–410.
38. Warren Wilson J. Observations on the temperatures of Arctic plants and their environment // J. Ecol. 1957. 45 (2). P. 499–531.
39. <http://www.systat.com/MystatProducts.aspx>

EARLY ONTOMORPHOGENETIC STAGES OF SOME RARE HIGH MOUNTAIN *ASTERACEAE*

T. Pochynok

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

In the paper there are provided the results of examining the processes of latent and pregenerative period of four rare high-mountain *Asteraceae* plant species (*Aster alpinus*, *Saussurea alpina*, *Achillea schurii*, *A. lingulata*) sampled from the native populations in the Ukrainian Carpathians. The previously known from the literature data were confirmed: large seeds with higher content of reserved substances show lower values of seed germination (*Saussurea alpina*, *Aster alpinus*). During the 5 month-period the highest level of seed germination was observed in *Achillea schurii* (84 %) and *Achillea lingulata* (75 %). Thus, the germination ability of seeds, stored 3-years, maintained high (*Achillea lingulata*), considerably decreased (*A. schurii*, *Saussurea alpina*), or was completely lost (*Aster alpinus*). The seed germination intensity differed within studied species and was the highest during the first month in both *Achillea* species, and during the first and second two decades in *Saussurea alpina* and *Aster alpinus* respectively.

Germination started within first decade and appeared to be epigeal hypocotylar (but cotyledonal in *Saussurea alpina*). Lateral and additional roots appeared in one-month old seedlings of *Achillea lingulata*, in two-month old seedlings of *Aster alpinus*, and much later in seedlings of *Saussurea alpina* and *Achillea schurii*. Seedlings after forming the first leaf were transplanted into substrate from the Petri-dishes. Further morphogenesis processes were observed. The cotyledons died back in the 4–5-months old individuals (*Aster alpinus*, *Achillea lingulata*) and older (*Saussurea alpina*, *Achillea schurii*). Juvenile individuals of four studied species formed the main shoots of rosette type. Yet, *Aster alpinus* and *Achillea schurii* individuals additionally formed elongated shoots. All immature individuals formed uniaxial main shoot. Though, it was also two-axial (*Aster alpinus*, *Achillea lingulata*) and three-axial (*A. schurii*) due to the development of aerial lateral shoots from the buds initiated in the axils of stem leaves. During the same ontogenetic state the formation of underground plagiotropic shoots was observed in *Achillea schurii* and *Saussurea alpina*. The shoots originated from the axillary buds within proximal three basal nodes buried in the substrate. Therefore, during pregenerative period there was observed the formation of rhizome, enabling the development of adaptations to the particular habitat.

Keywords: high-mountain *Asteraceae*, ontogenesis, germination, seedling, shoot, rhizome, life form