



УДК: 581. 41

## ОНТОГЕНЕЗ І ЖИТТЄВА ФОРМА *VERBASCUM PHOENICEUM* L.

**М. Р. Грицина**

*Львівський національний університет ветеринарної медицини та біотехнологій  
імені С.З. Гжицького  
вул. Пекарська, 50, Львів 79010, Україна*

За життєвою формою *Verbascum phoeniceum* належить до розгалужено-стрижнекоренових каудексових симподіальних полікарпиків з озимими моноциклічними напіврозетковими монокарпічними пагонами. Тривалість його онтогенезу становить 5–7 років, протягом якого особини перебувають у латентному, віргінільному та генеративному періодах і відповідних їм вікових станах. Сенільний період у переважної більшості особин відсутній, унаслідок чого їхній онтогенез завершується у старому генеративному віковому стані.

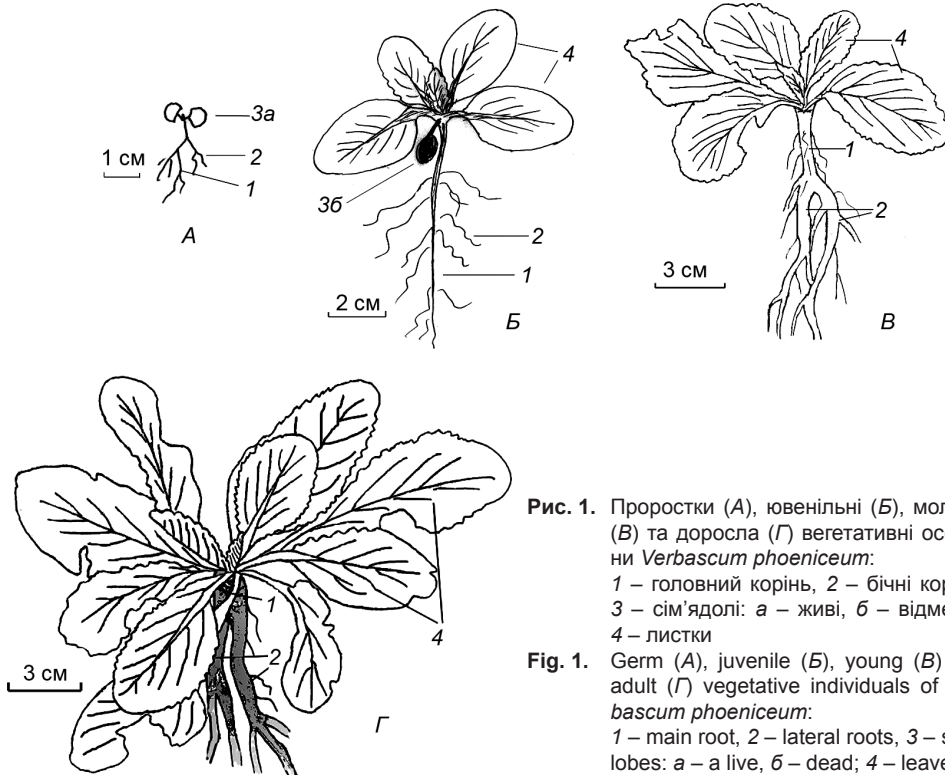
**Ключові слова:** *Verbascum phoeniceum*, життєва форма, трав'яний полікарпик, онтогенез, монокарпічний пагін, каудекс, резид.

*Verbascum phoeniceum* L. у природних умовах росте у складі різнотрав'я в лучних, остепнених лучних і степових угрупованнях, а також на перелогах і пісках переважно в південній частині України, за винятком гірських районів Карпат. На території західної частини України трапляється рідко і поодинокі [7]. У степових ценозах Донецького кряжу в цього виду формується життєва форма трав'яного багаторічника з поліциклічними розетковими пагонами [6]. Відомо також, що при інтродукції в північні райони Росії (колишня Ленінградська область) більшість особин *V. phoeniceum* перетворювалися з багаторічників на дворічники, а іноді й однорічники [11]. Завдяки своїй високій декоративності цей вид і його сорти мають дуже широке використання в озелененні, особливо у країнах Західної Європи.

У зв'язку з недостатнім вивченням життєвої форми трав'яного багаторічника *V. phoeniceum* нами було проведено дослідження його біоморфології на дослідній ділянці Львівського НУВМ та БТ ім. С.З. Гжицького. Дотримуючись схеми вікової періодизації онтогенезу рослин О.В. Смирнової зі співавторами [10], в онтогенезі *V. phoeniceum* ми виділяємо три вікові періоди – латентний, віргінільний і генеративний та відповідні їм вікові стани особин.

**Латентний період.** Насінини *V. phoeniceum* темно-коричневого забарвлення, зрізаноконічної форми, з помітними гранями і скульптурованою поверхнею, завдовжки 1,1 мм. Після досягання воно розсівається біля рослини на невелику відстань і може відразу проростати. У лабораторних умовах насінини першого року зберігання мають навесні на світлі високу схожість, яка становить 88,5%.

**Віргінільний період.** У цьому періоді рослини перебувають протягом першого року життя. Основна частина *проростків* з'являється у першій декаді травня. Проростання насінин надземне, сім'ядолі короткочерешкові, їхні пластинки округлолопатковидної форми, рідко опушені простими волосками. На конусі наростання закладаються два перші справжні листки (рис. 1, А). У другій половині травня у рослин формується розетковий пагін, утворений із двох листків завдовжки 12 мм, на його конусі наростання закладаються 3 зачаткові листки, і рослини вступають у віковий стан *сходів*.



**Рис. 1.** Проростки (А), ювенільні (Б), молода (В) та доросла (Г) вегетативні особи *Verbascum phoeniceum*:

1 – головний корінь, 2 – бічні корені, 3 – сім'ядолі: а – живі, б – відмерлі; 4 – листки

**Fig. 1.** Germ (A), juvenile (B), young (B) and adult (Г) vegetative individuals of *Verbascum phoeniceum*:

1 – main root, 2 – lateral roots, 3 – seed lobes: a – a live, б – dead; 4 – leaves

До кінця першої декади червня у сходів активізуються ростові процеси, їхні сім'ядолі відмирають, і рослини вступають у *ювенільний віковий стан* (рис. 1, Б). Їхній корінь стрижневий, збільшується удвічі і сягає 7 см завдовжки, густо вкритий тонкими корінцями. У деяких рослин від його верхньої частини відходить 3–4 крупні бічні корені, що мають майже однакові розміри з головним коренем. Розетковий пагін складається з 6 листків, наймолодші мають суцільнокраї, з округлою верхівкою еліптичні пластинки завдовжки 2,5–3 см і завширшки 2–2,5 см, опушені булавовидними волосками, розташовані на фіолетовому черешку завдовжки до 1 см. Ємність верхівкової бруньки становить 2–3 зачаткові листки. До кінця червня ювенільні листки відмирають, у розетці міститься ще три дорослі листки, розміри яких збільшуються удвічі та сягають 5 см. Ємність верхівкової бруньки становить 4 зачаткові листки.

У липні рослини вступають у *молодий вегетативний віковий стан* (рис. 1, В). Їхні розеткові пагони утворені з 6 листків завдовжки 7–9 см, із яких 2–2,5 см займає фіолетово забарвлений черешок. Листкові пластинки стають видовженоеліптичними, по краях тупогородчасті. Ємність верхівкової бруньки становить 4–5 метамерів.

Упродовж серпня і вересня у рослин інтенсивно проходять ростові й органотворчі процеси, що проявляється у збільшенні їхніх лінійних розмірів, і вони вступають у *дорослий вегетативний віковий стан* (рис. 1, Г). Розетковий пагін містить 5–6 листків, завдовжки 10–12 см з овальними слабоклиновидними при основі пластинками, які ледь збігають на короткий фіолетовий черешок. Зверху пластинки листків рідко опушені булавовидними волосками з деякою домішкою простих, тоді як знизу, по середніх жилках, вони опушені білими простими волосками, між якими трапляються і булавовидні. Окрім дорослих, на пагоні розвивається ще 3 листки завдовжки 2–4 см. Ємність верхівкової бруньки становить 10 метамерів завдовжки від 8 мм до 0,2 мм.

У більшості дорослих вегетативних рослин формується стрижнева розгалужена коренева система. Головний корінь зверху має товщину 6–7 мм. Від його основи розвивається кілька бічних коренів, завтовшки 4–6 мм, які вкриті тонкими корінцями. Покривною тканиною кореня є перидерма (рис. 3, А). Первинна кора широка, утворена дрібноклітинною паренхімою, в якій помітні окремі скупчення тонкостінних клітин, розміщених через певний інтервал по колу, що є внутрішніми вмістищами продуктів вторинного синтезу речовин. Кільця флоєми і камбію вузькі, слабо виділяються. Вторинна ксилема характеризується дифузним розміщенням судин із просвітами невеликого діаметра, між якими розташовані нечіткі вузькі радіальні промені паренхіми. Первинна ксилема утворена чотирма широкими променями, більшість клітин її заповнені жовто-оранжевим вмістом.

У передзимовий період пагін складається з 7–8 листків, 4–5 з яких є дорослими, завдовжки до 11–13 см, інші – морфологічно сформовані, але не набули ще остаточних розмірів. Ємність верхівкової бруньки розеткового пагона становить до 12 метамерів, що перебувають на різних етапах розвитку. Вони утворюють базальну (розеткову) і префлоральну зони генеративного пагона наступного року життя.

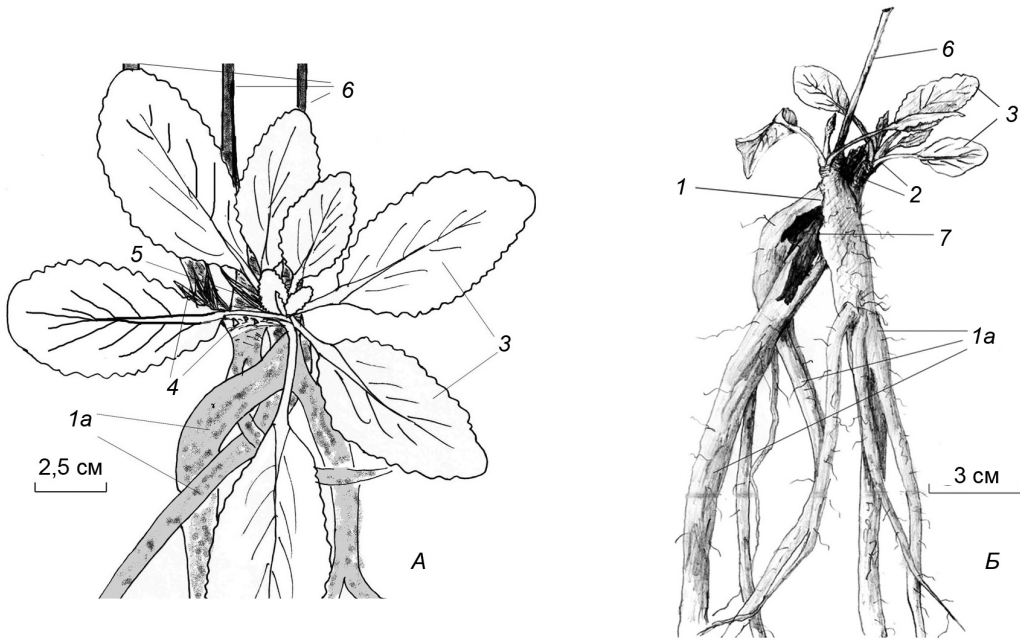
У пазухах розеткових листків містяться бічні бруньки різних розмірів і будови. Так, у пазусі дорослого листка розташована найбільша брунька заввишки 4 мм, утворена з 9–10 метамерів. Нижче, в пазусі старіючих листків бруньки мають удвічі менші розміри і наполовину меншу ємність.

Генеративний період. Із верхівкової бруньки розеткового пагона, сформованого протягом першого року життя, навесні другого року у рослин розвивається напіврозетковий видовжений генеративний пагін, який є одноосним і має порівняно невелику висоту (50–60 см). Це свідчить про перехід рослин у генеративний період онтогенезу, зокрема його *молодий генеративний віковий стан*.

Упродовж другого року життя у рослин розвивається достатньо потужна коренева система, яка досягає глибини 20–25 см. Головний корінь діаметром до 10 мм, у більшій частині рослин галузиться на кілька бічних, також потовщених (4–6 мм) коренів. Як видно на поперечному перерізі (рис. 3, Б), значна товщина коренів зумовлена сильним розвитком корової частини, утвореної повітронною паренхімою з міжклітинниками. Зовні кора вкрита шаром коричневої перидерми. У вторинній флоємі та ксилемі переважає паренхіма, в клітинах якої акумулюються запасні поживні речовини. Річні переходи ксилемі нечіткі, мають вигляд темних вузьких колових смужок, які відрізняються дрібноклітинністю і майже повною відсутністю судин.

У кінці червня після завершення обнасенення пагони відмирають до базальної частини з бруньками відновлення, яка залишається життєдіяльною і стає першим резидом багаторічної підземної частини рослини, або каудекса. З відмиранням генеративних пагонів наростання пагонів у наступні роки здійснюється симподіально. Уже в липні починається видимий ріст більших бруньок відновлення, розташованих у пазухах відмерлих розеткових листків, тоді як розташовані під ними бруньки відновлення перебувають у загальмованому стані. До осені з верхніх бруньок сформується частіше 2–3, рідше один розеткові пагони, що мають 5–6 листків і розвинену у бруньці зачаткову префлоральну зону майбутнього видовженого пагона.

У середньовіковий генеративний стан рослини вступають на третьому році їхнього життя, в якому вони перебувають переважно три роки (рис. 2, А). Навесні,



**Рис. 2.** Середньовікова генеративна (А) і стара генеративна особина (Б) *Verbascum phoeniceum*: 1 – головний корінь, 1а – бічні корені, 2 – розетковий пагін, 3 – листки, 4 – бруньки відновлення, 5 – каудекс, 6 – відмерлі пагони поточного року життя, 7 – порожнина в корені, заповнена ґрунтом

**Fig. 2.** Middle-aged (А) and old generative (Б) individuals of *Verbascum phoeniceum*: 1 – main root, 1а – lateral roots, 2 – rosette shoot, 3 – leaves, 4 – buds of restoration, 5 – caudex, 6 – dead shoots of current years of life, 7 – cavity in the root filled with ground

після зимового спокою з верхівкової бруньки кожного розеткового пагона розвивається видовжений генеративний пагін. У цьому віковому стані в особин спостерігається зміна типу структури монокарпічного пагона з дициклічного напіврозеткового на озимий моноциклічний напіврозетковий. У цих рослин одна особина може утворювати 2–3 генеративні пагони, які є нерівноцінні між собою. Одні більші, висотою до 80–110 см і сильно галузяться, інші, навпаки, значно менших розмірів і нерозгалужені. Їхня базальна зона завдовжки 2 см. У пазухах відмерлих у попередньому році та живих листків розеткового пагона міститься 7–9 бруньок відновлення,

ступінь розвитку яких зменшується зверху вниз від 2,5 до 1 мм, а ємність – від 12 до 6 метамерів. Префлоральна зона генеративних пагонів завдовжки 20–25 см, утворена з 8–10 метамерів. У межах цієї зони листки вгору по стеблу стають сидячими, а їхня довжина зменшується від 12 до 2 см. Усі бічні бруньки пагона є генеративними і лише з 5–6 верхніх бруньок можуть розвиватися в акропетальному напрямку вегетативно-генеративні пагони збагачення. Флоральна зона пагона утворена з 50–60 метамерів, у пазухах приквіток яких міститься по одній квітці. Вони утворюють просте суцвіття – китицю.

З другої половини травня до кінця червня у рослин проходять фази цвітіння, плодоношення й обнасінення. Після цього їхні пагони відмирають до базальної частини, кожна з яких стає життєдіяльним резидом з розвиненими на ньому бруньками відновлення, з яких у липні почнуть розвиватися розеткові пагони.

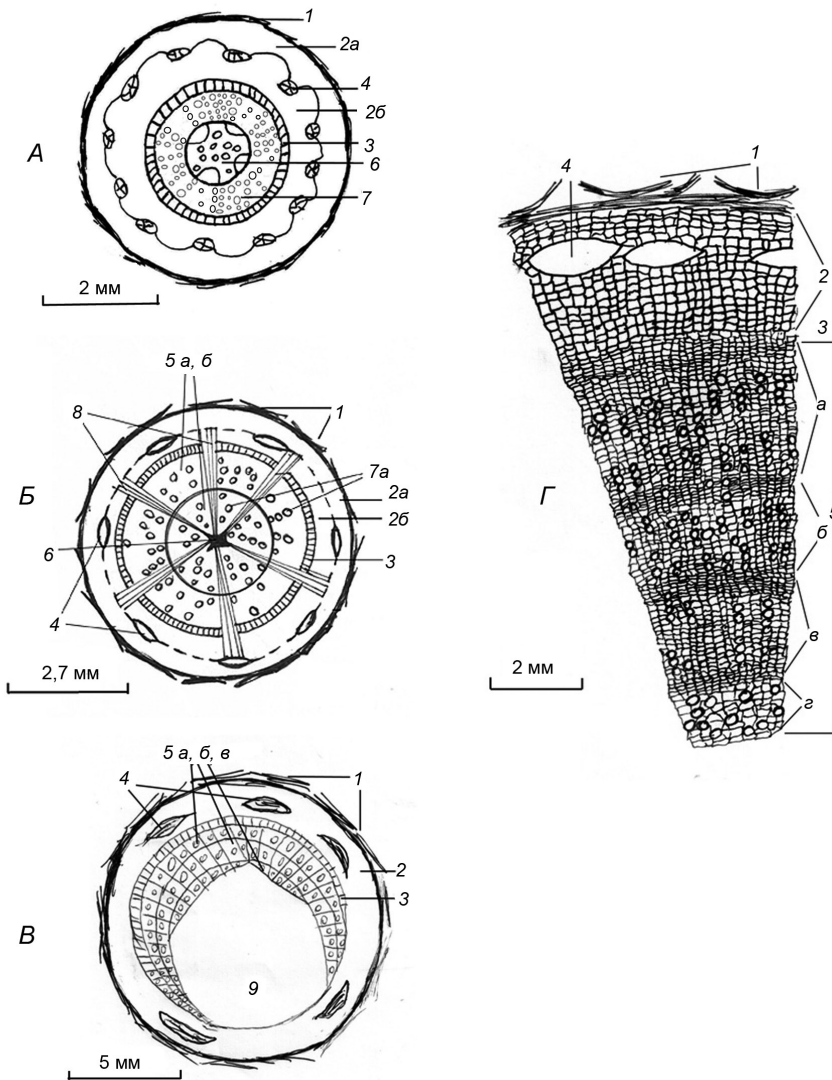
Розвиток розетки у рослин різних видів, зокрема, у досліджуваного нами роду *Verbascum* [4], очевидно, є пристосувальною реакцією на несприятливі екологічні умови зростання, якими є інтенсивний світловий фактор, низька температура та дефіцит вологи, що спостерігається на відкритих місцях (схили, піски) та степових ценозах, в яких поширені види цього роду, особливо *V. phoeniceum* [5, 9, 13, 14]. Не виключено, що утворення розетки у цього виду пов'язане із явищем озимості, тобто необхідністю перезимівлі та впливу низьких температур для проходження ним повного життєвого циклу [12]. Про явище екологічної спеціалізації виду свідчить також формування розгалуженої кореневої системи з потужним розвитком запасуючої паренхіми в бічних коренях, малометамерність префлоральної зони та розвиток простого суцвіття – китиці [9].

Вивчення поперечних зрізів коренів середньовікових генеративних особин засвідчує (рис. 3, Г), що характерними змінами в їхній анатомічній будові та структурі тканин є перевага ксилемної частини над коровою. У коровій паренхімі з'являються порожнини на місці зруйнованих груп тонкостінних клітин, кількість яких з віком рослини і потовщенням кореня зростає від 7–8 до 11–13. У ксилемі спостерігається чітка система річних кілець, у яких переважає паренхіма. Судини невеликого діаметра, розміщені ланцюжкоподібними радіальними групами по 2–5 рядів.

Характерною особливістю резид каудекса є те, що їхні бруньки відновлення відрізняються між собою за ступенем розвитку залежно від розташування на резиді. Якщо у більшості трав'яних багаторічників найкраще розвиненими є бруньки в нижній частині [1, 2], то у цього виду вони краще розвинені у верхній частині резиду, причому їхня кількість не перевищує 3–5 і з них розвиваються нові пагони наступних порядків. Бруньки нижньої частини залишаються недорозвиненими і поступово відмирають. Очевидно, таке розташування бруньок і зменшення їхньої кількості на резиді пагонів зростаючих порядків призводить до того, що на кожному наступному з таких резидів ступінь омолодження бруньок стає дедалі меншим, а утворені з них пагони є слабше розвиненими. Резиди таких пагонів майже не мають бруньок відновлення, внаслідок чого відгалуження каудекса поступово відмирають, що призводить до деградації каудекса і скорочення життєвого циклу рослин. Некротичні процеси з резидів переходять на тканини центрального циліндра кореня, де з'являється велика порожнина, яка заповнюється ґрунтом (рис. 2, Б; 3, В).

На 5–6 році життя рослини вступають у *старий генеративний віковий стан*. У них розвивається по одному напіврозетковому генеративному пагону заввишки до 50 см (рис. 2, Б). У зоні розетки цього пагона закладається декілька бруньок





**Рис. 3.** Схема поперечного перерізу кореня: вегетативної (А), молоді (Б) та середньовікової (В) генеративних особин і анатомічна будова (Г) кореня середньовікової генеративної особини *Verbascum phoeniceum*:

1 – перидерма, 2 – кора: а – корова паренхіма, б – флоема, 3 – камбій, 4 – порожнини, розташовані в корі, 5 – центральний циліндр: а, б, в, г – річні прирости ксилеми, 6 – первинна ксилема, 7 – вторинна ксилема: а – судини, 8 – радіальні паренхімні промені, 9 – порожнина, утворена відмиранням внутрішніх тканин центрального циліндра кореня

**Fig. 3.** Schematic diagram of cross section of the root: of vegetative (A), young (B), middle-aged (B) generative individuals and anatomic structure (Г) of the root of middle-aged generative individuals of *Verbascum phoeniceum*:

1 – periderm; 2 – bark: а – bark parenchyma, б – bark; 3 – cambium; 4 – cavities situated in bark; 5 – central cylinder: а, б, в, г – annual increases of xylem; 6 – primary xylem; 7 – secondary xylem: а – vessels; 8 – radial parenchymal rays; 9 – cavity formed by atrophy (dying off) of internal tissues of central cylinder of root

відновлення, проте жодна з них не розвивається у розетковий пагін. Домінування процесів старіння у рослин цього віку засвідчує також майже повна деградація каудекса, а також відмирання внутрішніх тканин кореня вздовж його центрального циліндра. Отже, онтогенез *V. phoeniceum* завершується у старому генеративному віковому стані, подібно, як і в інших стрижнекоренових видів [1– 5, 8].

## ВИСНОВКИ

У процесі онтогенезу в особин *V. phoeniceum* формується життєва форма трав'яного розгалуженого стрижнекоренового каудексового симподіального полікарпіка з озимими моноциклічними напіврозетковими монокарпічними пагонами.

Тривалість онтогенезу *V. phoeniceum* становить 6–7 років, під час якого особи не перебувають у латентному, віргінільному та генеративному вікових періодах і відповідних їм вікових станах.

У середньовіковому генеративному стані спостерігається зміна типу структури монокарпічного пагона з напіврозеткового дициклічного на озимий напіврозетковий моноциклічний.

Сенільний період у більшості особин відсутній, унаслідок чого їхній онтогенез завершується старим генеративним віковим станом.

Формування генеративних пагонів із бруньок відновлення верхньої частини резид зростаючих порядків призводить до зниження їхньої відновлювальної функції, раннього руйнування внутрішніх тканин каудекса, яке передається в головний корінь, що призводить до швидкого затухання процесів життєдіяльності, скорочення тривалості онтогенезу рослин і, можливо, є причиною перетворення життєвої форми трав'яного багаторічника на малорічник.

1. Берко Й.М. Особливості великого життєвого циклу шавлії лучної (*Salvia pratensis* L.). **Укр. ботан. журнал**, 1974а; 31(1): 4–11.
2. Берко Й.М. Особливості великого життєвого циклу шавлії кільчастої (*Salvia verticillata* L.). **Укр. ботан. журнал**, 1974б; 31(6): 702–709.
3. Былова А.М. Онтогенез и возрастные группы василька шероховатого (*Centaurea scabiosa* L.). В кн.: **Вопросы морфогенеза цветковых растений и строение их популяций**. Москва: Наука, 1968: 103–124.
4. Грицина М.Р. **Структура та генезис життєвих форм видів роду *Verbascum* L. флори західного регіону України**: автореф. дис. ... канд. біол. наук : / спец. „03.00.05” ботаніка. К., 2010. 20 с.
5. Дорохина Л.Н. Особенности жизненной формы полыни Стеллера (*Artemisia stelleriana* Bess.). **Науч. докл. высшей школы. Биол. науки**, 1978; 5: 81–87.
6. Зиман С.Н. **Жизненные формы и биология степных растений Донбасса**. Киев: Наук. думка, 1976. 191 с.
7. Котов М.І. Рід Дивина – *Verbascum* L. В кн.: **Флора УРСР**. Київ: Вид-во АН УРСР, 1960; 9: 407–431.
8. Пигучина Е.В. Особенности онтогенеза *Jurinea cyanooides* (Asretaceae) на северной границе ареала. **Растительные ресурсы**, 2006; 3: 10–25.
9. Серебряков И.Г. **Морфология вегетативных органов высших растений**. Москва: Сов. наука, 1952, 391 с.
10. Смирнова О.В. и др. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф. В кн.: **Ценопопуляции растений**. Москва: Наука, 1976. С.14–43.

11. Уличева Г.М. Биологические особенности видов рода *Verbascum* L., обладающих ихтиотоксической активностью, при выращивании в Ленинградской области. **Растительные ресурсы**, 1987; 23(36): 356–367.
12. Чайлахян М.Х. Основные закономерности онтогенеза высших растений. Москва: Изд-во АН СССР, 1958. 79 с.
13. Reinartz J.A. Life history variation of common mullein (*Verbascum thapsus*): 1. Latitudinal differences in population dynamics and timing of reproduction. **Journal of Ecology**, 1984a; 72(3): 897–912.
14. Reinartz J.A. Life history variation of common mullein (*Verbascum thapsus*): 3. Differences among sequential cohorts. **Journal of Ecology**, 1984c; 72(3): 927–936.

---

## ONTOGENESIS AND LIFE FORM OF *VERBASCUM PHOENICEUM* L.

**M. R. Hrytsyna**

*Lviv Stepan Hzhyskiy National Academy of Veterinary Medicine  
50, Pekarska St., Lviv 79010, Ukraine*

The life form of *Verbascum phoeniceum* is a grassy individual branched main root caudex simpodial polycarpic plant with winter monocarpic half-rosette generative shoots. The duration of its ontogenesis is 5 to 7 years, during which the individuals are staying in latent, vegetative and generative periods and corresponding age states. In overwhelming majority, senile period is absent, and their ontogenesis is completed by the old generative age state.

**Key words:** *Verbascum phoeniceum*, life form, herbaceous polycarpic, ontogeny, monocarpic shoot, caudex, resid.

## ОНТОГЕНЕЗ И ЖИЗНЕННАЯ ФОРМА *VERBASCUM PHOENICEUM* L.

**М. Р. Грицина**

*Львовский национальный университет ветеринарной медицины и биотехнологий  
имени С.З. Гжицкого  
ул. Пекарская, 50, Львов 79010, Украина*

Жизненная форма *Verbascum phoeniceum* относится к травянистым разветвленно-стержнекорневым каудексовым симподиальным поликарпикам с озимыми моноциклическими полурозеточными монокарпическими побегами. Длительность его онтогенеза составляет 5–7 лет, во время которого особи находятся в латентном, виргинильном и генеративном периодах и соответствующих им возрастных состояниях. Сенильный период у подавляющего большинства особей отсутствует, в результате чего их онтогенез завершается старым генеративным возрастным состоянием.

**Ключевые слова:** *Verbascum phoeniceum*, жизненная форма, травянистый поликарпик, онтогенез, монокарпический побег, каудекс, резид.

Одержано: 27.09.2010