



УДК 582. 681. 81: 581. 4

ЗАГАЛЬНІ РИСИ ФОРМУВАННЯ ПАГОНОВОЇ СИСТЕМИ *SALIX HERBACEA* L. У ВИСОКОГІР'І УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

А. І. Прокопів, С. О. Волгін

Львівський національний університет імені Івана Франка
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна
e-mail: aprokopiv@franko.lviv.ua

Визначено структурні особливості пагонової системи *Salix herbacea* L., що забезпечують адаптацію рослин до умов росту у високогір'ї. Простратна форма росту та ксилоризомна активно-вегетативно-рухома життєва форма представлена горизонтально розташованими багаторічними частинами пагонів і менш довговічними надземними частинами пагонів. Незважаючи на те, що *S. herbacea* є деревним хамефітом, за типом пагонів він наближається до геофітів.

Ключові слова: біоморфологія, вегетативні органи, системи пагонів, *Salix herbacea*.

Секція *Retusae* A. Kerner роду *Salix* L., до якої належить *Salix herbacea* L., об'єднує сланкі або частково занурені в субстрат чагарнички, що поширені в Арктиці, Скандинавії, в горах Європи (Пиренеї, Балкани), Сибіру і на Далекому Сході. *S. herbacea* відносять до європейського аркто-альпійського елемента з широким аркто-альпійським поширенням у Європі, Північній Америці й на сході Азії, за винятком Тихоокеанського регіону [25]. Вид поширений на скелях і кам'янистих розсипах у високогір'ї, а в арктичних місцезростаннях приурочений до сирих тундр, берегів річок та озер, в місцях з пізньоталим снігом. Найчастіше росте на кислих силікатних породах, а іноді й на вапняках. В Українських Карпатах трапляється у високогір'ї Чорногори та Свидовця на скелястих схилах і ділянках, де зазвичай найдовше затримується сніг.

S. herbacea - дводомний, розпростертий карликовий чагарничок з обширною системою сланких пагонів і підземним кореневищем, що формують розлогий килим. Стебла надземних пагонів темно-коричневого або червоного забарвлення, виростають до 5 см вище поверхні ґрунту, але іноді досягають і 10 см, спершу тонковолосисті, але потім стають гладкими [10].

Топографічні умови високогір'я спричиняють нерегулярний розподіл снігового покриву, зокрема нагромадження снігу в ущелинах, де він зберігається до середини літа. Мікроклімат середовища існування виду формує комплекс факторів,

зокрема субстратні ресурси, вологість, експозицію схилу, що можуть суттєво змінюватися в межах незначних за розміром територій [16; 33; 1]. *S. herbacea* зазвичай трапляється на малопоживних кислих ґрунтах, на відміну від *S. reticulata*, що віддає перевагу вапняковим субстратам [13], хоча існує висока ймовірність потрапляння частин пагонів верби трав'яної шляхом пересування із талими водами й снігом в улоговини на карбонати [14].

Властива високогірним вербам форма росту сформована у післяльодовиковий період і зумовлена кліматичними умовами, зокрема їхній плагіотропний ріст спричинений сильними вітрами та великою кількістю снігу у високогір'ї [31]. *S. herbacea* – найменша з українських верб, що може вдало використовувати різні екотопи, переживати пориву вітру, що панують на гірських вершинах з мінімумом снігового захисту, або ж бути вкритою глибоким снігом, що спричинює механічне пошкодження численних пагонів. Поза тим, малий розмір рослин дещо обмежує й здатність *S. herbacea* до конкуренції в місцезростаннях, більш сприятливих для росту інших рослин [33], але водночас тривале залягання снігу дозволяє існувати у відкритих угрупованнях, де конкуренція достатньо обмежена [10]. Однак різноманітні кліматичні умови та їх зміни можуть призводити до втрати генетичного різноманіття у різних частинах ареалу даного виду [9].

Особливі екологічні умови у високогір'ї, зокрема скорочені терміни вегетації, обмежені ресурси поживних речовин, сильні вітри і тривалий сніговий покрив [20] впливають не лише на поширення видів [19; 24], але й часто обмежують насіннєве розмноження у *S. herbacea* [18], тому у виду переважає вегетативне відтворення [27]. Найбільш поширені способи вегетативного розмноження в екстремальних умовах: „фаланга” і „партизанська стратегія” [17; 30], де перший характеризується утворенням клону поблизу материнської рослини, а другий – розвитком дочірніх особин на значній віддалі. Видам, що утворюють „фаланги”, властива консервативна стратегія з низьким рівнем пластичності та вищою інтегрованістю особин. Видам, що використовують „партизанську” стратегію, властивий високий рівень пластичності й низький рівень інтеграції [30]. *S. herbacea* реалізує обидві стратегії вегетативного розмноження, що сприяє індивідуальному довголіттю, але, залежно від погодних умов поточного року, дає змогу успішно відновлюватися насінням, що, поза іншим, сприяє адаптації до мінливих умов навколишнього середовища і до захоплення нових місцезростань [28]. Насіння проростає лише тоді, коли опиняється на вологому, добре окисленому субстраті, і найчастіше оптимальний рівень його зволоження забезпечують талі снігові води.

Формування річних пагонів, за впливу різних екологічних факторів, детально досліджено на прикладі деревних рослин [6]. Однак обмаль досліджень стосується карликових чагарників і чагарничків [3; 4]. Високогірні види *Salix*, зазвичай, використовують запасні ресурси попереднього вегетаційного сезону для швидкого приросту на початку наступної вегетації [11; 13; 23], а тому, величина приросту пагонів залежить переважно від погодних умов попереднього року, а не поточного [21].

Пагонова система *S. herbacea* складається з численних надземних пагонів, зв'язаних з розлогою кореневищною системою. Надземні пагони висхідні та вирізняються добре вираженою сегментацією стебла, кожний сегмент відповідає річному приросту пагона [29; 34]. Річний приріст пагона у кореневищного чагарничка *S. herbacea* змінюється залежно від товщини снігового покриву [34]

відносна довжина річних приростів стебла *S. herbacea* зменшується зі збільшенням віку пагона [33], причому відбувається це вже протягом перших років росту. Поряд із тим, зменшення розмірів модуля з віком у деревних рослин [32] пов'язане із збільшенням кількості модулів. Простежується стійка кореляція між порядком галуження і довжиною річних приростів пагонів у дерев [22]. Отже, величину приросту пагона *S. herbacea* визначають вік пагона, порядок галуження, а також товщина снігового покриву.

Сланкі верби у своєму поширенні обмежені майже виключно арктичною і помірною зонами. Їхні пагони, після моноподіального наростання, з відмиранням верхівкової бруньки у надземній фазі росту починають наростати симподіально. За Rauh [26] у *S. herbacea* підземний пагін до осені росте у довжину моноподіально, згодом відбувається перевершинення і формується симподій. Надземні пагони утворюються наприкінці вегетаційного періоду, і відразу наростають симподіально.

Спробуємо проаналізувати структурні особливості формування та розвитку пагонової системи, її структурних частин і їх функціонування.

МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Для дослідження біологічних особливостей і морфоструктури *S. herbacea* проводили спостереження за рослинами у природних місцезростаннях у різних екоотопах на г. Бребенескул (Чорногора) на висотах 1720–1800 м н.р.м. та на г. Близниця (Свидовець) на висотах 1750–1870 м н.р.м., а також збирали необхідний рослинний матеріал і фіксували у 70% етанолі для подальшого аналізу та визначення морфологічних показників. Для виявлення вікових і сезонних змін у формуванні пагонової системи місцезростання відвідували у різні пори року.

Зібраний матеріал дає можливість скласти уявлення про основні закономірності структурної організації системи вегетативних органів *S. herbacea*.

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХНЄ ОБГОВОРЕННЯ

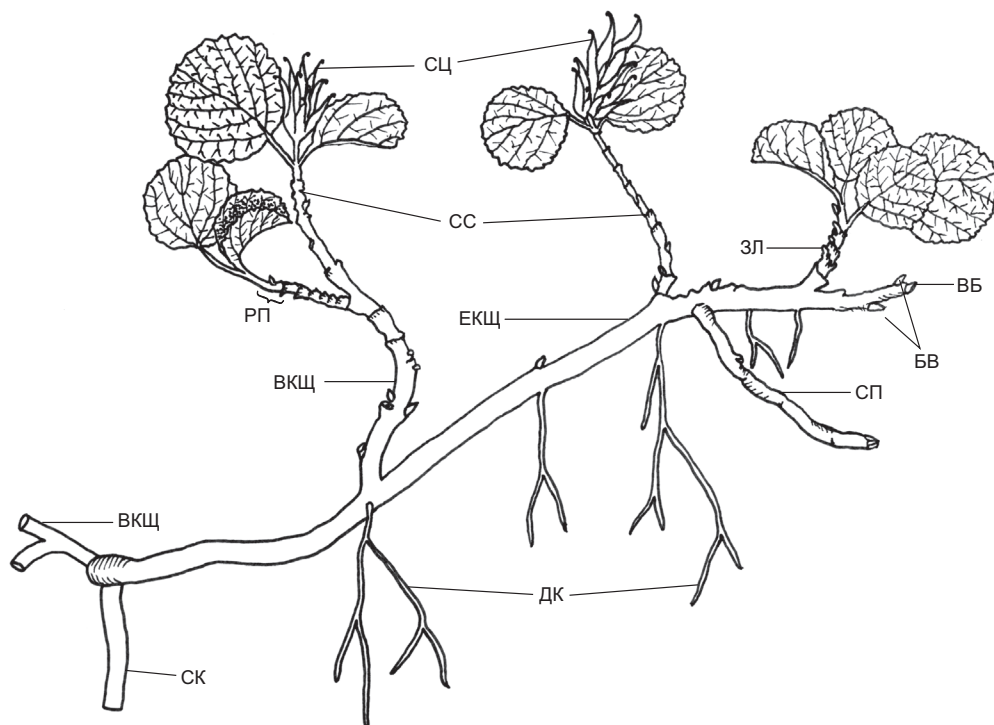
За результатами польових і лабораторних досліджень, відповідно до еколого-морфологічної класифікації [6], встановлено життєву форму *S. herbacea* [27] і визначено модель пагоноутворення [7]. Використано також інші методологічні підходи до аналізу структурних особливостей вегетативних органів.

Листки *S. herbacea* дуже змінні за розміром 6–20 мм завдовжки без прилистків. Черешки 2–6 мм завдовжки, бурі, голі або слабкоопушені. Листкові пластинки округлі або широкояйцевидні, 0,5–2,1 см завдовжки і 0,5–2,3 см завширшки, з округлосерцевидною або ширококлиновидною основою, зарубчасто-пилчасті або зубчасті по краю, верхівка округла або дрібнопоріzana, іноді гостра. Поверхня пластинки яскраво світло-зелена, гладенька, блискуча, лише у молодих листків з рідкими волосками, жилки добре помітні на абаксальній поверхні. Листки амфістоматичні з високою щільністю продихів, що не властива іншому високогірному виду *S. reticulata* [12]. Зі збільшенням висоти над рівнем моря спостерігали тенденцію до збільшення щільності продихів.

Бруньки, яйцевидні або еліптичні, 1,0–2,5 мм завдовжки, стиснуті, округлі на верхівці, бурі або червонувато-бурі. Бруньки відновлення *S. herbacea* захищені однією лускою, що має форму ковпачка і тому, після їх опадання, стебло

виразно оперезане по контуру в місці розташування брунькової луски. Такі бруньки закладаються в кінці кожного вегетаційного періоду, а брунькові кільця визначають чітко виражену сегментацію стебла на річні прирости (рис.). Генеративні бруньки, із зачатками сережок, ззовні мало відрізняються від вегетативних. Розкривання генеративних та вегетативних бруньок відбувається одночасно, але цвітіння розпочинається вже при розгорнутих листках. Сережки з'являються одночасно з листками у червні-липні, або ж й пізніше, у рослин, які ростуть в улоговинах де затримується сніг (г. Близниці, між Жандармами, Свидовець; над г. Петросул, Черногора), малопомітні (до 12-х квіток), переважно термінальні на коротких відгалуженнях 8 мм завдовжки (5–15 мм), а приквіткові луски жовтуваті або світло-бурі, після цвітіння не опадають, коробочка гола.

Однорічні прирости надземних пагонів достатньо вкорочені, рідше – більш витягнуті, їхні стебла зеленуваті, зеленувато-бурі або червонувато-бурі, голі або опушені рідкими волосками. Листки надземних пагонів, що відмирають восени,



Структурні особливості пагонової системи *S. herbacea*.

Умовні позначення: ЕКЦ – епігеогенне кореневище; ВКЦ – відгалуження кореневища; РП – річний пагін; СП – столоноподібні пагони; СК – стрижневий корінь; ДК – додаткові корені; ВБ – верхівкова брунька; БВ – брунька відновлення; СС – сегментовані стебла; ЗЛ – залишки відмерлих листків; СЦ – суцвіття

Conditional denotations: ЕКЦ – epigeogeneous rhizome; ВКЦ – rhizome branch; РП – annual shoot; СП – stolonous shoot; СК – tap root; ДК – additional roots; ВБ – apical bud; БВ – renewal bud; СС – segmented stems; ЗЛ – tailings of dying off leaves; СЦ – inflorescence

залишаються висохлими на пагонах (нам навіть вдавалося спостерігати їх зимо-зеленими). На час відцвітання на кореневищі закладаються бруньку відновлення, які дуже швидко розвиваються до осені та зимують зі сформованими листковими зачатками.

З ювенільних рослин рано формуються сланкі пагони, що ростуть горизонтально під поверхнею ґрунту і несуть сплячі бруньки, які можуть іноді розвиватися і давати початок карликовим надземним пагонам. Під час тривалого вегетаційного сезону галуження часто набагато інтенсивніше, а тому й формується чагарничкова форма росту. Монокарпічний пагін зрілих рослин має сегментоване стебло, що наростає впродовж кількох вегетаційних періодів та зазнає здерев'яніння, натомість стебла молодих пагонів не здерев'янілі та здатні активно фотосинтезувати. Монокарпічний пагін розвивається впродовж кількох вегетаційних сезонів і його варто означити як поліциклічний. Простратна форма росту і тонкий шар гумусу тісно пов'язані з глибоким сніговим покривом, що сприяє формуванню додаткових коренів і на надземних частинах монокарпічних пагонів. Додаткові корені інколи утворюються на сегментах наземних пагонів і спричинюють початково їхнє полягання, а згодом і їхнє вростання у ґрунт, що ускладнює диференціацію в пагоновій системі на кореневище і надземні пагони.

Ми спостерігали у *S. herbacea* утворення тонких, білуватих, афільних підземних пагонів, що ростуть у товщі субстрату (див. рисунок) та укорінюються численними додатковими коренями. Формування підземних стolonів [8] з катафілами відкриває додаткові можливості для вегетативного розмноження і розселення.

Хоча концепцію моделей пагоноутворення розроблено Т. Серебряковою [7] для трав'янистих рослин, її можливо використати для аналізу пагонової системи *S. herbacea*. За відсутності морфофункціональної диференціації пагонів у пагоновій системі [5], кореневище наростає симподіально з утворенням підземних стolonів, а тому модель пагоноутворення відповідає симподіальній стolonоутворюючій з поліциклічними пагонами, що можна вважати різновидом існуючих типових моделей з урахуванням специфічної стратегії росту даного виду.

Кореневище утворене базальними частинами пагонів попередніх років до 10 мм завтовшки, здерев'яніле і формує обширну систему розгалужень (в т.ч. стolonоподібних пагонів), на яких і розвиваються надземні пагони (див. рисунок). Додаткові корені закладаються на кореневищі та на базальних частинах надземних пагонів, особливо часто на нещодавно розвинутих бічних розгалуженнях. У деяких особин можна простежити зв'язок кореневища зі стрижневим коренем.

Таким чином, *S. herbacea* можна охарактеризувати як дводомний карликовий чагарничок з обширною системою розгалужень кореневища. За класифікацією життєвих форм сланких деревних рослин В. Коліщука [3], він належить до сланких геокормних вегетативнорухомих напівпростратних чагарничків. Формування життєвої форми *S. herbacea* зумовлене низкою морфологічних і біологічних особливостей виду, зокрема здатності виживання пагонової системи за сильного механічного впливу, що призводить до полягання пагонів, а також плагіотропний ріст підземних стolonоподібних пагонів і утворення додаткових коренів у підземних та полягаючих пагонів. Очевидно, такі специфічні особливості даного виду властиві й для інших видів роду *Salix*, що поширені у високогір'ї,

а поза тим варто відзначити і високу геліофітність, що проявляється за таких умов і водночас надійний захист верхівкових точок росту в період спокою під поверхнею ґрунту або ж під сніговим покривом.

Не лише у високогір'ї, але й в арктичних місцезростаннях, найчастіше серед верб, трапляється життєва форма сланкого стрижнекореневого чагарничка з надземними пагонами і здерев'янілими епігеогенними кореневищами (ксилоризомами [2]). Можливо, що предками нині існуючих простратних форм верб були форми з ортотропними пагонами, тобто типи життєвих форм, що властиві вербам прибережних місцезростань і меж субальпійського та лісового поясів. При просуванні у високогір'я з екстремальним кліматом у чагарничкових форм швидко відмирили ортотропні пагони, зокрема ті, які були розташовані вище снігового покриву, і найдовше зберігалися приземні пагони, що містилися у найбільш сприятливому в тепловому сенсі шарі.

У *S. herbacea* розгалуження завжди простратні, що є яскраво вираженим пристосуванням до умов росту у високогір'ї, та являють собою ксилоризомні активно-вегетативнорухомі життєві форми зі схованими або розташованими на самій поверхні ґрунту багаторічними (більше 10 років) частинами пагонів і кількома припіднятими менш довговічними (зазвичай до 7–8 років) надземними частинами пагонів. Цілком можна погодитися із трактуванням М. Мазуренко [4], що умови високогір'я зумовлюють мініатюризацію, олігомеризацію, полягання, розвиток вегетативної рухомості і, нарешті, страв'яніння чагарникових рослин. Незважаючи на те, що *S. herbacea* є деревним хамефітом, нами встановлено, що за розташуванням бруньок відновлення вона наближається до гемікриптофітів.

1. Гетманец І.А. Биоморфы ив (*Salix* L.) как индикаторы некоторых субстратно-экологических групп. **Биоморфологические исследования в современной ботанике**: Матер. междунар. науч. конф., Владивосток, 2007. Владивосток, 2007.
2. Дервиз-Соколова Т.Г. Анатомо-морфологическое строение *Salix phlebophylla* и *Salix rotundifolia*. **Бюл. МОИП, Отд. биол.**, 1982; 71(3): 124–128.
3. Колищук В.Г. **Стелющиеся древесные растения (эколого-морфологический анализ)**: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ленинград, 1971.
4. Мазуренко М.Т. **Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера**. Москва, 1986.
5. Прокопів А.І. Значення морфофункціональної диференціації пагонів при виділенні груп моделей пагоноутворення // Матер. XII з'їзду Українського ботан. т-ва (Одеса, 15–18 травня 2006 р.) Одеса, 2006. С. 487.
6. Серебряков И.Г. **Экологическая морфология растений**. Москва, 1962.
7. Серебрякова Т.И. Об основных архитектурных моделях травянистых многолетников и модусах их преобразования. **Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.**, 1977; 82(5): 112–128.
8. Скворцов А.К. **Ивы СССР: Систематический и географический обзор**. М., 1968.
9. Alsos I.G., Alm T., Normand S., Brochmann Ch. Past and future range shifts and loss of diversity in dwarf willow (*Salix herbacea* L.) inferred from genetics, fossils and modeling. **Global Ecology & Biogeography**, 2009; 18(2): 223–239.
10. Beerling D.J. Biological flora of the British Isles: *Salix herbacea* L. **Journ. of Ecology**, 1998; 86: 872–895.
11. Billings W.D., Bliss L.C. An alpine snow bank environment and its effects on vegetation, plant development and productivity. **Ecology**, 1959; 40: 388–397.

12. *Binns W.W., Blunden G.* Comparative anatomy of *Salix* species and hybrids. **Botan. Journ. of Linnean Society**, 1980; 81: 205–214.
13. *Bliss L.C.* A comparison of plant development in microenvironments of arctic and alpine tundras. **Ecological Monographs**, 1956; 26: 303–337.
14. *Du Rietz G.E.* Phytogeographic Excursion to the Surroundings of Lake Torneträsk in Torne Lappmark (Northern Sweden). **Excursion guide. Seventh Intern. Botan. Congr.** Stockholm, 1950.
15. *Ellenberg H.* **Vegetation Ecology of Central Europe**. 4th edn. Cambridge University Press. Cambridge, 1988.
16. *Gjaerevoll O.* The plant communities of the Scandinavian alpine snow-beds. **Det Kunglige Norske videnskabers selskabs skrifter**. Trondheim, 1956.
17. *Harper J.L.* **Population biology of plants**. London, 1977.
18. *Jenik J., Kubikova J.* Contribution to the ecology of *Salix herbacea* L. **Journ. of Indian Botany**, 1962; XLII: 281–290.
19. *Kikvidze Z, Pugnaire F.I., Brooker R.W.* et al. Linking patterns and processes in alpine plant communities: a global study. **Ecology**, 2005; 86: 1395–1400.
20. *Körner C.* **Alpine plant life**. 2nd edn. Berlin, 2003.
21. *Kozłowski T.T.* Shoot growth in woody plants. **Botanical Review**, 1964; 30: 335–392.
22. *Leopold L.B.* Trees and streams: the efficiency of branching patterns. **Journ. of Theoretical Biology**, 1971; 31: 339–354.
23. *Mooney H.A., Billings W.D.* The annual carbohydrate cycle of alpine plants as related to growth. **Amer. Journ. of Botany**, 1960; 47: 594–598.
24. *Moser D., Dullinger S., Englisch T* et al. Environmental determinants of vascular plant species richness in the Austrian Alps. **Journ. of Biogeography**, 2005; 32: 1117–1127.
25. *Preston C.D., Hill M.O.* The geographical relationships of British and Irish vascular plants. **Botan. Journ. of Linnean Society**, 1997; 124: 1–120.
26. *Rauh W.* Beiträge zur Morphologie und Biologie der Holzgewächse. **Nova Acta Acad. Leop.-Carol**, 1937; 5: 30 s.
27. *Raunkiaer C.* **The life forms of plants and statistical plant geography**. Oxford, 1934.
28. *Reisch Ch., Schurm S., Poschlod P.* Spatial Genetic Structure and Clonal Diversity in an Alpine Population of *Salix herbacea* (*Salicaceae*). **Annals of Botany**, 2007; 1–5.
29. *Resvoll T.R.* Om planter som passer til kort og kold sommer. **Arkiv for matematik og naturvidenskab**, 1917; 35: 1–224.
30. *Stöcklin J.* Environment, morphology and growth of clonal plants an overview. **Botanica Helvetica**, 1992; 102: 3–21.
31. *Scharfetter R.* **Biographien von Pflanzensippen**. Wien, 1953.
32. *White J.* Demographic factors in populations of plants / Demography and Evolution in Plant Populations. **Botanical Monographs**, 1980; 15: 21–48.
33. *Wijk S.* Performance of *Salix herbacea* in an alpine snow bed gradient. **Journ. of Ecology**, 1986a; 74: 675–684.
34. *Wijk S.* Influence of climate and age on annual shoot increment in *Salix herbacea*. **Journ. of Ecology**, 1986b; 74: 675–684.

GENERAL CHARACTERISTICS OF SHOOT SYSTEM FORMATION OF *SALIX HERBACEA* L. IN HIGH-MOUNTAIN ZONE OF THE UKRAINIAN CARPATHIANS

A. I. Prokopiv, S. O. Volgin

Ivan Franko National University of Lviv, 4, Hrushevskiy St., Lviv 79005, Ukraine

The structural features of *Salix herbacea* L. shoot system are determined. These organs provide its adaptation to the high mountains growing conditions. The prostrate growth-form and xylorhizome active-vegetative-mobile life form are presented by long-term shoot parts and less long-term ground shoot parts that are horizontally placed. Despite the fact that *S. herbacea* is a wood hamephyte, it comes nearer to geophytes on the basis of the shoots type.

Key words: biomorphology, vegetative organs, shoot system, *Salix herbacea*.

ОБЩИЕ ЧЕРТЫ ФОРМИРОВАНИЯ ПОБЕГОВОЙ СИСТЕМЫ *SALIX HERBACEA* L. В ВЫСОКОГОРЬЕ УКРАИНСКИХ КАРПАТ

А. И. Прокопів, С. А. Волгін

*Львовский национальный университет имени Ивана Франко
ул. Грушевского, 4, Львов 79005, Украина*

Определены структурные особенности побеговой системы *Salix herbacea* L. обеспечивающие адаптацию растений к условиям роста в высокогорье. Простратная форма роста и ксилоризомная активно-вегетативно-подвижная жизненная форма представлена горизонтально расположенными многолетними частями побегов и менее долговечными надземными частями побегов. Несмотря на то, что *S. herbacea* является древесным хамефитом, по типу побегов он тяготеет к геофитам.

Ключевые слова: биоморфология, вегетативные органы, системы побегов, *Salix herbacea*.

Одержано: 03.11.2009