

ОНТОМОРФОГЕНЕЗ ТА СТРУКТУРНО-МОРФОЛОГІЧНА ОРГАНІЗАЦІЯ ПАГОНОВОЇ СИСТЕМИ *SCOPOLIA CARNIOLICA* JACQ. (*SOLANACEAE* JUSS.) *EX SITU TA IN SITU*

Досліджено онтоморфогенез *Scopolia carniolica* Jacq. у природних умовах в Україні та в умовах культури у Національному ботанічному саду ім. М.М. Гришка НАН України. Описано особливості структурної організації пагонової системи, пагоноутворення, квіткорозміщення і формування гіпогеогенного кореневища у особин *S. carniolica* на різних етапах онтогенезу. Великий життєвий цикл триває, ймовірно, понад 30 років і включає 4 основні етапи та 9 вікових станів. Наведено уточнені діагностичні ознаки вікових станів. Установлено, що особини у прегенеративний період відрізняються переважно за морфометричними показниками пагонової системи, молоді, зрілі і старі генеративні особини — за метамерною смістю вегетативної зони, ступенем галузнення флоральної зони, потужністю розвитку органів надземної та підземної сфери. Виділено фази морфогенезу особин *S. carniolica*: первинний пагін → первинний (одновісний) симподій → дифузно розгалужений симподій, нещільний кущ → автономні партикули у складі дифузного клону.

Ключові слова: онтоморфогенез, структурна організація пагонової системи, фази морфогенезу, *Scopolia carniolica*.

Scopolia carniolica Jacq. — центральноєвропейсько-кавказький вид, який в Україні зростає на північно-східній межі ареалу. Місцезростання виду приурочені до вологих урочищ у широколистяних лісах: схилів північних експозицій, вузьких долин річок та струмків. *S. carniolica* має національний созологічний статус [8]. На державному рівні вид охороняється також в Італії, Молдові, Польщі, Сербії, Словаччині, Словенії, Угорщині та Хорватії.

S. carniolica — короткочореневищний багаторічний геофіт. Загальні риси онтогенетичного розвитку особин виду вперше дослідив В.П. Кисельов [3]. Він вивчив біоморфологічні особливості рослин у перші 4 роки життя, проаналізував характер відростання вегетативних та генеративних пагонів, описав будову, фази розвитку і тривалість життя квіток, період життєздатності маточки та пилку. Є.Ф. Петрова [9, 10] дослідила природні популяції виду на Кавказі та описала біоморфологічні особливості всіх вікових станів. Вона відзначила складність визначення відміннос-

тей дорослих вегетативних особин від генеративних з перервою у цвітінні. Авторка встановила, що особини вегетативного походження за будовою надземних органів подібні до особин насінневого походження, а за будовою підземних — відрізняються. Л.Г. Любінська [7] дослідила онтогенетичні особливості *S. carniolica* на Поділлі. І.Л. Крилова [5] детально описала морфологічну структуру генеративного пагона. І.Б. Сандина у своїх працях [12, 13] наводить морфологічну характеристику надземних і підземних органів.

Мета роботи — уточнити діагностичні ознаки особин *S. carniolica* всіх вікових станів.

Особливу увагу приділяли встановленню відмінностей у структурній організації пагонів різновікових особин.

Матеріал та методи

Дослідження проведено за матеріалами власних зборів у Київській, Чернівецькій, Хмельницькій, Тернопільській, Вінницькій та Черкаській областях (2011—2014), на ділянках Національного ботанічного саду ім. М.М. Гришка НАН України, а також колекцій 9 гербаріїв

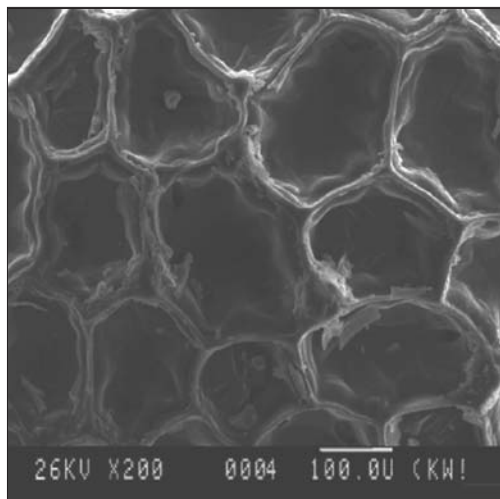
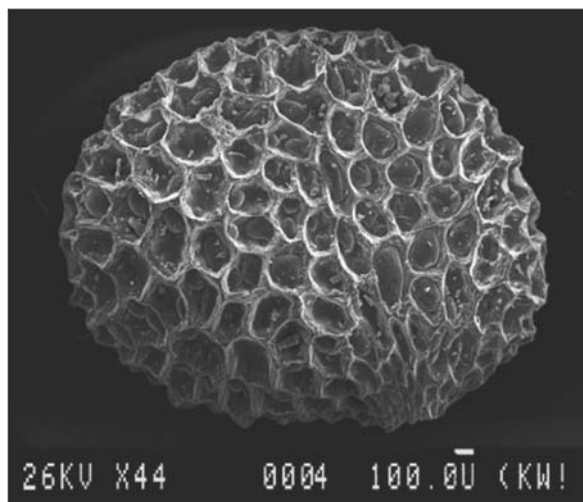


Рис. 1. Ультраструктура насінини *S. carniolica*

Fig. 1. Ultrastructure of seed of *S. carniolica*

України: *KWHA, KW, KWU, LUM, LWS, LW, CHER, TERN, PTR*.

При вивченні розвитку особин та виділенні фаз їх морфогенезу дотримувалися концепції дискретного опису онтогенезу [11, 17]. Визначали тип біоморфи з урахуванням особливостей морфогенезу та виявив морфологічної дезінтеграції [16]. Структурну організацію пагонової системи описано відповідно до вказівок В. Тролля [19], Т.І. Серебрякової [15], І.В. Борисової та Т.А. Попової [1]. При вивченні генеративної сфери застосовували типологічний підхід В. Тролля [19], Т.В. Кузнецової зі

співавт. [6] з урахуванням праць І.Л. Крилової [5], І.Б. Сандиної [13] та ін.

Дослідження особливостей метамерної структури пагонів дало змогу визначити вікові стани без повного вилучення особин з природи. З позицій сучасної структурної фітоморфології розглянуто особливості будови флоральної зони пагонів генеративних особин різного вікового стану.

Результати та обговорення

Початкові етапи онтогенезу *S. carniolica* досліджували у лабораторних умовах.

Латентний період

Плід *S. carniolica* — ценокарпна двогнізда, рідше — тригнізна багатонасінна коробочка, в якій розвиваються від 26 до 100 насінин. Абсолютна середня маса зрілого насіння — 1,6–2,4 г.

Насіння (se) ниркоподібне, розміром 2,5–3,0 × 1,5–2,2 мм, дещо стиснуте з боків. З дорзального боку насінини округлі, з вентрального — вдавнені. Насінневий рубчик округлої форми, виступає над насінниною, з обідком у вигляді валика. Поверхня насінини сітчаста, з глибокими 5-6-гранними комірками, жовтого або коричневого кольору (рис. 1).

Прегенеративний період

Проростки (p). Проростання насіння надземне. Гіпокотиль дещо потовщений, має вдвічі більший діаметр, ніж корінь, верхня частина його зеленувата, нижня — біла. Головний корінь слабо розгалужений, блідо-жовтого кольору. Сім'ядольні листки ланцетні, з виразною центральною жилкою, зелені. Вони зберігаються до кінця першого вегетаційного періоду.

Перший справжній листок з'являється через 7–8 днів після проростання насіння [9]. До кінця першого вегетаційного періоду триває моноподіальне наростання первинного пагона до 8–10 (15) см, формуються 6–8 (9) метамерів з фотофільними листками і вкороченими міжвузлями. Листки короткочерешкові, яйцеподібні або широкояйцеподібні, 1,0–5,5 (8,5) см завдовжки, 0,5–4,0 см завширшки



Рис. 2. Листкова серія пагона іматурної особини: 1 — коричневі лускоподібні катафіли; 2 — білі лускоподібні катафіли; 3 — листки перехідного типу; 4 — листки середньої формації

Fig. 2. Series of leaves of shoot of immature individual: 1 — brown scale-shaped cataphylls; 2 — white scale-shaped cataphylls; 3 — leaves of intermediate type; 4 — leaves of middle formation

(рис. 2). В пазухах сім'ядолей і перших справжніх листків закладаються бруньки поновлення (рис. 3). Галуження первинного пагона в перший рік життя не відбувається [9, 10]. Завдяки контрактильній здатності кореня нижні метамери пагона з бруньками поновлення та рештками відмерлих листків заглиблюються в ґрунт, де зберігаються впродовж зимового періоду. Вся надземна частина пагона наприкінці вегетації відмирає.

Ювенільні особини (j). В ювенільний віковий стан особини *S. carniolica* переходять на другому році життя. Перевершинення первинного пагона відбувається за рахунок розвитку однієї з бруньок поновлення, найчастіше — бруньки, розташованої в пазусі сім'ядольного листка. Відбувається перехід від моноподіального наростання осьової системи до симподіального, при цьому головний корінь зберігається (див. рис. 3). На потовщеному гіпокотилі з'являються додаткові корені. Розвивається єдиний пагін поновлення, який зберігає одновісну структуру і характеризується неповним циклом розвитку. Базальні вкорочені метамери (3—5) річного пагона ювенільних рослин на відміну від проростків несуть лускоподібні листки низової формації (катафіли). Останні мають форму від широко-трикутної до довгастої, заокруглену або коротко загострену верхівку, до 0,7 см завдовжки та до 0,3 см завширшки, нижні — коричневі,

верхні — повністю білі або білі при основі та блідо-зелені до верхівки. В пазухах цих листків закладаються бруньки поновлення та сплячі бруньки. Підземна частина пагона 7,0—8,0 см завдовжки. Надземний приріст річних пагонів від 6,0 до 13,0 см заввишки, складається з 5—7 метамерів з листками середньої формації (асимілюючі листки). Листки черешкові, яйцеподібні, обернено-вузько-яйцеподібні, загострені на верхівці, 1,0—5,5 см завдовжки, 0,4—3,0 см завширшки. Міжвузля між листками, розташованими в середній частині стебла, подовжені, а між верхніми — вкорочені.

Іматурні особини (im). Головний корінь відмирає. В підземній сфері функціонує симподіальне одновісне плагіотропне кореневище з численними додатковими коренями, 3,0—10,0 см завдовжки, до 1,2 см у діаметрі, забарвлення — від світло-коричневого до темно-коричневого. Річні прирости кореневища формуються з базальних частин пагонів поновлення. В іматурних рослин розвивається лише один пагін поновлення (див. рис. 3), тому за кількістю рубців відмерлих пагонів можна встановити приблизний вік особин. Пагони моноциклічні, з неповним циклом розвитку, від 6 до 16 см завдовжки, порівняно з пагонами ювенільних особин мають більшу метамерну ємність, відповідно збільшується кількість листків, а також розмір листових

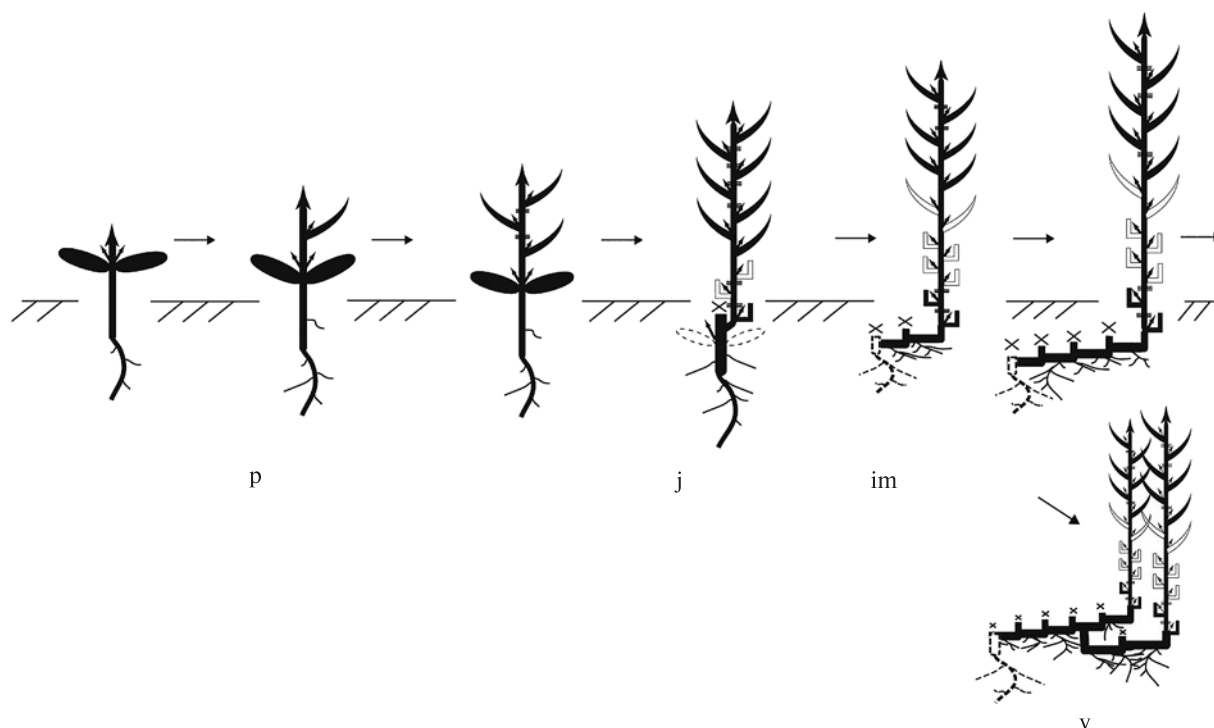


Рис. 3. Прегенеративний період онтогенезу *S. carniolica*: — сім'ядольні листки; — листки серединної формації; — листки перехідного типу; — білі лускоподібні катафіли; — коричневі лускоподібні катафіли; — аксиллярні і термінальна бруньки; ----, × — відмерлі структури; — симподій кореневища

Fig. 3. Pregenerative phase of ontogenesis of *S. carniolica*: — cotyledonous leaves; — leaves of middle formation; — leaves of intermediate type; — white scale-shaped cataphylls; — brown scale-shaped cataphylls; — axillary and terminal buds; ----, × — dying structures; — sympodium of rhizome

пластинок. Базальні 3—6 метамерів вкорочені (міжвузля 0,5—1,0 см завтовшки), несуть лускоподібні коричневі катафіли. Ці метамери становлять зону поновлення пагона. Наступні 2—8 метамерів з видовженими міжвузлями 1—2 см завдовжки, білими лускоподібними катафілами 0,3—1,0 см завтовшки, 0,3—0,5 см завширшки. Вище розташована серія метамерів з фотофільними листками перехідного типу (1-2) і типовими серединними листками (5—9) (див. рис. 3). Довжина міжвузлів — 1-2 см, на верхівці — 0,2—0,5 см. Листки перехідного типу мають нечітко диференційований черешок і менші розміри. За формою вони довгасті або обернено-вузькояйцеподібні, 0,3—1,5 см завдовжки, 0,1—0,5 см завширшки. Типові че-

решкові листки яйцеподібні, обернено-вузькояйцеподібні, з коротко загостреною верхівкою, цілокраї або зубчасті, 1,0—8,0 см завдовжки, 0,5—3,5 см завширшки. Іматурний стан триває від 2 до 5 років.

Віргінільні особини (v). У віргінільних особин продовжує формуватися первинний симподій, щорічні прирости якого складаються з базальних частин моноциклічних пагонів поновлення. Кореневище зазвичай нерозгалужене, воно галузиться лише якщо на ньому розвиваються два пагони поновлення (див. рис. 3). Пагони віргінільних особин від 10 до 30 см завдовжки. Метамерна ємність пагонів віргінільних особин однакова з такою пагонів іматурних особин, проте розміри листків

більші: лускоподібні — 0,5—2,0 см завдовжки, 0,3—0,7 см завширшки, перехідні — відповідно 2,5—5,5 та 1,0—2,5 см, серединні — 3,0—18,0 і 1,2—6,5 см. За формою листки всіх формацій у віргінільних особин не відрізняються від листків іматурних особин. У зміні довжини міжвузлів пагона від його основи до верхівки не виявлено чіткої закономірності. Зазвичай відбувається чергування серій метамерів з вкороченими та видовженими міжвузлями. На верхівці листки зібрані у розетку. Довжина міжвузлів у підземній частині пагона становить 0,3—1,0 см, а у надземній — 1,0—2,0 см, між перехідними і типовими серединними листками — 1,0—2,5 см, біля верхівки — 0,3—1,0 см. Є.Ф. Петрова виявила галуження верхньої частини стебла у віргінільних особин [9, 10], але ми це явище не підтверджуємо. Тривалість віргінільного стану — 3—7 років.

Генеративний період

Молоді генеративні особини (*g*). Кореневище розгалужене або однове. Формуються моноциклічні монокарпічні пагони поновлення як з повним, так і з неповним циклом розвитку. Кількість квітконосних пагонів — 1, зрідка — 2. Вегетативні пагони розвиваються рідше. Спостерігали утворення пагонів зі слабко диференційованою верхівковою квіткою (рис. 4). Квітконосні пагони не розгалужені у вегетативній зоні, 26,0—45,0 см завдовжки.

Метамерна ємність пагонів молодих генеративних особин суттєво збільшується насамперед за рахунок розвитку вдвічі більшої кількості метамерів з листками серединної формації і представлена 3—7 вкороченими метамерами (0,5—1,0 см завдовжки) із лускоподібними коричневими листками, 8—11 видовженими метамерами (1,5—3,0 см завдовжки) з білими лускоподібними листками, 2—3 метамерами з перехідними листками, 15—20 метамерами з листками серединної формації. В структурі пагона спостерігається чергування ділянок із серій вкорочених та видовжених метамерів. Довжина міжвузлів — від 0,5—1,5 до 1,5—3,5 см. Низові листки до 2,0 см завдовжки та до 0,6 см

завширшки, серединні — відповідно 6,0—19,0 і 2,0—7,0 см. За формою листки різних формацій не відрізняються від відповідних листків віргінільних особин.

Щодо флоральної зони *S. carniolica* існують різні думки. Квітки найчастіше описують як поодинокі і розташовані у розгалуженнях стебла та у пазухах попарно наближених листків [2, 14].

К. Гебель [18], характеризуючи суцвіття видів родини *Solanaceae*, застосував поняття «антокладій» — система пагонів різних генерацій із симподіальним чи моноподіальним наростанням і закономірним чергуванням вегетативних та генеративних органів. Генеративна частина його представлена квітками, вегетативна — зеленими листками або лише предлистками. Ступінь розвитку цих структур може бути різним. Якщо замість серединних асимілюючих листків розвиваються лише верхівкові, то антокладій є звичайним суцвіттям. В. Троль [19] детально описав будову антокладія *S. carniolica*, відзначивши, що це паракладій, який зберігає облиствленість під час подальшого галуження. На думку автора, паракладій — це пагін повторення, тобто бічний пагін, який повторює структуру головного. В.П. Кисельов [3, 4] розглядав суцвіття видів роду *Scopolia* як змішане із симподіальним типом галуження — дихазій чи плейохазій.

І.Л. Крилова [5] описує антокладій видів роду *Scopolia* як симподіальну систему елементарних квітконосних пагонів, кожен із яких — окремих член антокладію, котрий складається з трьох укорочених метамерів, з яких два перших несуть профілі (α і β) (рис. 5), а останній завершується термінальною квіткою. Профілі подібні до листків серединної формації головного пагона. Перший член антокладію закладається у пазусі покривного листка на головному пагоні під термінальною квіткою. Під час розвитку покривний листок зростається з віссю першого члена антокладію і відходить на рівні профіла. В пазусі верхнього профіла закладається елементарний квітконосний пагін наступного порядку галуження.

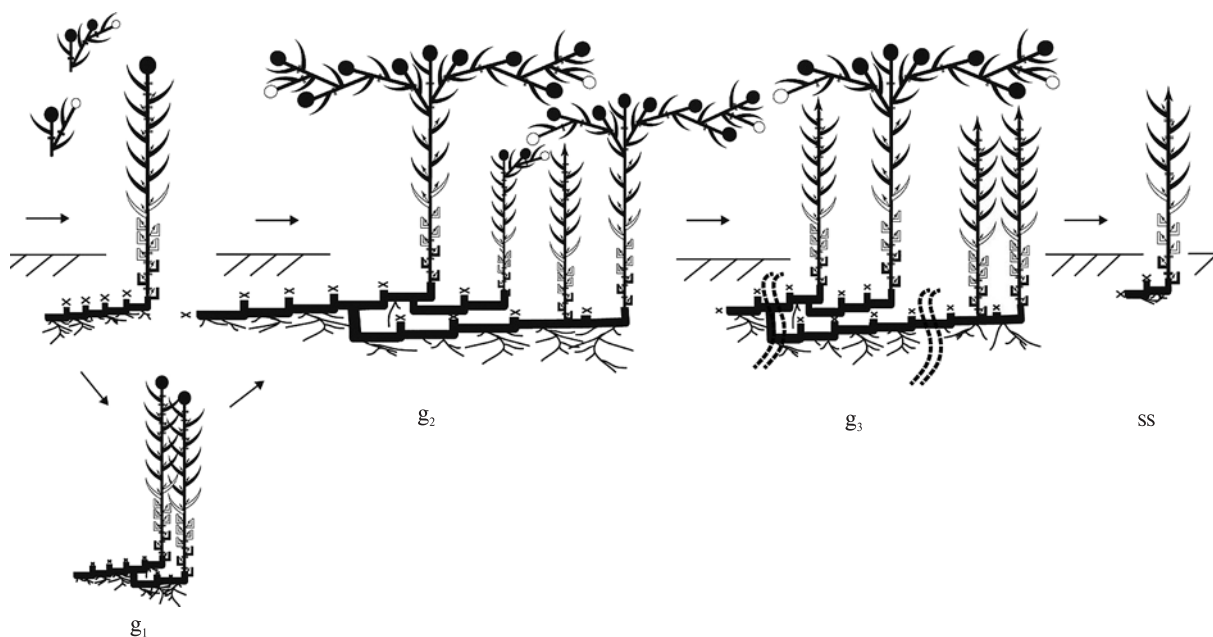


Рис. 4. Генеративний та постгенеративний періоди онтогенезу *S. carniolica*: \bullet — квітки; \circ — недорозвинені квітки; $\} \}$ — місце розпаду материнської особини; решта позначень такі самі, як і на рис. 3.

Fig. 4. Generative and postgenerative phases of ontogenesis of *Scopolia carniolica*: \bullet — flowers; \circ — undeveloped flowers; $\} \}$ — location of disintegration of maternal individual; other symbols the same as on figure 3.

Внаслідок зростання покривного листка зі своєю пазушною віссю кожна квітка розташована не між своїми профілами, а між профілом і своїм покривним листком. Таким чином формула профілів кожного члена антокладія — $\beta_n + \alpha_{n+1}$. Система елементарних пагонів у складі антокладію наростає лише за типом монохазію (рис. 6). І.Л. Крилова вказує на основні відмінності антокладію від типового суцвіття: антокладій несе асимілюючі листки, тому виявляє автотрофність, у межах типових суцвіть розвиваються переважно брактеї і вони є гетеротрофними.

І.Б. Сандина [13] характеризує суцвіття видів роду *Scopolia* як ди- або плейохазіальні облиствлені цимодії з кінцевими монохазіями. Вона не вживає термін «антокладій» і вказує на різницю у морфологічній будові профілів (покривні листки квітконосів і приквітки): той, який зростається зі стеблом (рекаулесціюючий), значно більший від іншого. Т.В. Куз-

нецова [6] розглядає квітконосну частину пагона *S. carniolica* як об'єднане суцвіття — синфлоресценцію, організовану за типом дихазію, бічні гілки є монохазіями.

Ми встановили, що у молодих генеративних рослин вісь головного суцвіття галузиться за типом монохазія. Паракладії, якщо розвиваються, то малочленні (I—III порядку галузження). Часто суцвіття молодих генеративних особин редуковані до поодиноких верхівкових квіток. Довжина окремих квітконосів — від 0,8 см до 3,5 см. Покривні листки парціальних суцвіть та приквітки суттєво не відрізняються за морфологічними ознаками та розміром від листків середньої формації, тому суцвіття ми визначили як фрондозне.

Цей стан настає у віці 5—10 років.

Зрілі генеративні особини (g₂). У цьому стані рослини мають найбільшу вегетативну потужність і найвищий репродуктивний потенціал. У них формується потовщене розгалу-

жене кореневище з розвинуеною системою додаткових коренів. Найбільш активними є дистальні кінці кореневища, на кожному з яких з бруньок поновлення щорічно розвиваються 1–2 монокарпічні пагони заміщення. В основі річного пагона закладається 1, рідше — 2 бруньки поновлення, одна з них завжди є більшою. На кореневищі більшість бруньок сплячі. Загалом у особин цього вікового стану розвиваються від 2 до 5 квітконосних пагонів та 1–2 вегетативних (див. рис. 4). Довжина пагонів — від 10 до 60 см.

Вегетативна частина квітконосних пагонів зрілих генеративних особин представлена меншою кількістю метамерів, ніж у молодих генеративних. Суттєво зменшується кількість метамерів із серединними листками. Метамери вегетативної частини пагона до флоральної зони розподілені так: 4–8 з коричневими катафілами, 4–14 з білими катафілами, 2 із перехідними листками, 4–9 з листками серединної формації. Розміри листків суттєво не відрізняються від таких листків молодих генеративних особин: у катафілів — до 2,5 см завдовжки та до 0,6 см завширшки, у серединних — відповідно 7,0–21,0 та 2,5–9,0 см. Нерівномірний характер розподілу метамерів за довжиною міжвузлів типовий для квітконосних пагонів рослин різного віку. Довжина міжвузлів у пагонів зрілих, молодих та старих генеративних особин суттєво не відрізняється.

У флоральній зоні пагонів зрілих генеративних особини розвиваються 1–3 розгалужені паракладії. Отже, головна вісь галузиться за типом моно-, ди- або плейохазію. Порядок галуження осьових паракладіїв — II–VII. Паракладії розгалужені за типом монохазіїв. На одному пагоні формується від 2 до 22 квіток. Довжина окремих квітконосів — від 0,3 до 7,0 см. Зрілий генеративний стан у особин *S. carniolica* настає у віці 6–20 років.

Старі генеративні особини (g₃). Кореневище у рослин зберігає розгалужену структуру, але спостерігаються ознаки відмирання проксимальних ділянок, унаслідок цього може відбутися його повна партикуляція. У надземній сфері розвиваються 1–2 квітконосних та 5–



Рис. 5. Профілі (предлистки) α та β

Fig. 5. Prophylls α and β

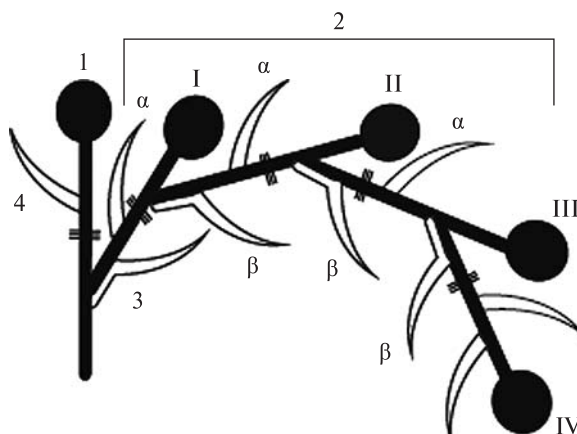


Рис. 6. Схема суцвіття *S. carniolica*: 1 — термінальна квітка головного пагона; 2 — паракладій (бічна вісь); 3 — покривний листок паракладію; 4 — приквітковий листок (профіл) термінальної квітки; I, II, III, IV — порядок галуження осьового паракладію; α і β — профілі квітконосів у складі паракладію

Fig. 6. Scheme of inflorescence of *S. carniolica*: 1 — terminal flower of main shoot; 2 — paracladium (lateral axis); 3 — sheathing leaf of paracladium; 4 — bracteal leaf (prophyll) of terminal flower; I, II, III, IV — order of branching of axial paracladium; α i β — prophylls of flower stalks in structure of paracladium

7 вегетативних пагонів (див. рис. 4). Квітконосні пагони від 30,0 до 45,0 см завдовжки. Порівняно з особинами інших вікових станів квітконосні пагони старих генеративних особин мають найменшу метамерну ємність: 3–5 метамерів з коричневими, 6–8 — з бі-

лими катафілами, 2 — з перехідними, 6—7 — із серединними листками. Лускоподібні листки 2,5 см завдовжки та 1,5 см завширшки, перехідні — до 10,0 см завдовжки і до 4 см завширшки, серединні — 2,5—18,5 см завдовжки, 1,0—8,0 см завширшки. Менша метамерна ємність пагонів корелює з дещо більшими розмірами міжвузлів: між катафілами — від 0,6—1,5 см до 3,5—4,5 см, між серединними листками — від 2,0—3,0 до 4,5—6,5 см. На одному пагоні формуються від 2 до 9 міжвузлів. Довжина елементарних квітконосних пагонів — від 0,3 до 6,0 см.

Вегетативні пагони від 4,0 до 26,0 см завдовжки. Метамерів з коричневими катафілами — 4—5, з білими — 2—9, з перехідними листками — 2, із серединними листками — 9—12. За кількістю метамерів із серединними листками вони посідають проміжне місце між пагонами молодих та зрілих генеративних особин. Катафіли 1,0—2,2 см завдовжки, 0,3—0,6 см завширшки, перехідні листки — відповідно 2,2—8,0 і 1,0—3,0 см, серединні — 3,5—13,0 та 1,2—5,5 см. Довжина міжвузлів метамерів з катафілами — від 0,5—1,5 см до 3,0—3,5 см, між серединними листками — 2,0—2,5 см, на верхівці — 0,5—1,5 см. Приблизний вік старих генеративних особин — 17—23 роки.

Постгенеративний період

Субсенільні особини (ss). Відмирання найстаріших проксимальних ділянок кореневища призводить до повного розпаду материнської особини на вегетативні клони. Спеціалізовані органи розростання не утворюються, тому автономні партикули просторово не віддаляються, їх фітогенні поля перекриваються, тобто формується біоморфа неявинополіцентричного типу, а дезінтеграція має неспеціалізований характер. Кореневище автономних партикул товсте, потужне, темного кольору, розгалужене або одновісне, з вираженими некротичними плямами. У надземній сфері розвиваються 1—3 вегетативних пагони (див. рис. 4) 13,5—16,0 см завдовжки. Пагони складаються з 4—5 метамерів з коричневими, 5—

7 метамерів з білими катафілами, 2 метамерів з перехідними та 8—10 метамерів із серединними листками. Катафіли 0,4—3,6 см завдовжки, до 0,3 см завширшки, серединні листки — відповідно 1,2—7,0 та 0,4—3,0 см. Довжина міжвузлів між коричневими катафілами — 0,1—0,3 см, між білими катафілами — 1,6—3,6 см, між серединними листками — 1,2—3,5 см, на верхівці — 0,3—0,5 см.

Приблизний вік окремих партикул, установлений за рубцями відмерлих пагонів, становить 2—4 роки. З партикуляцією материнського куща пов'язаний перехід від простого онтогенезу до складного. Останній складається з онтогенезів материнської особини та всіх її вегетативних нащадків. Загальну тривалість складного онтогенезу особин *S. carniolica* точно визначити складно, ймовірно, понад 30 років.

Таким чином, *S. carniolica* — короткочореневищний геофіт, який розвивається за симподіальною довгопагоною моделлю пагоноутворення і належить до неявнополіцентричного типу біоморф з повною пізньою неспеціалізованою дезінтеграцією. В онтоморфогенезі особин виду виділено 4 основні етапи і 9 вікових станів.

Прегенеративні особини *S. carniolica* переважно однопагонові, їх пагони складаються з 8—12 метамерів (у ювенільних особин) або 11—25 (в іматурних та віргінільних). Пагони прегенеративних особин різних вікових станів суттєво відрізняються за морфометричними параметрами.

Для пагонів молодих генеративних особин характерна диференціація конуса наростання у репродуктивні органи, а також збільшення кількості метамерів із листками серединної формації. У зрілих генеративних особин формується фрондозна політелічна синфлоресценція з 1—3 бічними багаточленними паракладіями, а головна вісь суцвіття розгалужена за типом моно-, ди- або плейохазію. Пагони різновікових генеративних особин відрізняються за метамерною ємністю вегетативної зони, ступенем галуження флоральної зони, потужністю розвитку органів надземної та

підземної сфери. Впродовж генеративного періоду змінюється співвідношення в структурі куща пагонів з повним та неповним циклом розвитку.

У процесі розвитку особини виду проходять такі фази морфогенезу: первинний пагін [p] → первинний (одновісний) симподій [j, im, v] → дифузно розгалужений симподій, нещільний куш [(v), g₁ — g₃] → автономні партикули у складі дифузного клону [(g₃) ss]. У субсенільних (іноді — у старих генеративних) особин кореневище розпадається на партикули, що супроводжується омолодженням вегетативних нащадків.

Загальна тривалість складного онтогенезу особин *S. carniolica*, ймовірно, понад 30 років.

1. Борисова И.В. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав / И.В. Борисова, Т.А. Попова // Ботан. журн. — 1990. — Т. 75, №10. — С. 1420—1426.
2. Віслюліна О.Д. *Scopolia* Jacq. // Флора УРСР. — К. : Вид-во АН УРСР, 1960. — Т. 9. — С. 378—380.
3. Киселев В.П. Некоторые особенности развития и продуктивность скополии карниолийской и гималайской в условиях Московской области / В.П. Киселев // Лекарственные растения. — 1968. — Т. 13. — С. 418—429.
4. Киселев В.П. Особенности цветения карниолийской и гималайской скополий при их интродукции в Московской области / В.П. Киселев // Бюл. ГБС АН СССР. — 1971. — Вып. 79. — С. 93—97.
5. Крылова И.Л. О морфологической структуре видов рода *Scopolia* Jacq. emend. Link в связи с эволюцией рода / И.Л. Крылова // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1973. — Т. 78, вып. 4. — С. 107—112.
6. Кузнецова Т.В. Соцветия (морфологическая классификация) / Т.В. Кузнецова, Н.И. Пряхина, Г.П. Яковлев. — С.-Петербург : Изд-во хим.-фарм. ин-та, 1992. — 127 с.
7. Любінська Л.Г. Особливості *Scopolia carniolica* Jacq. в умовах НПП «Подільські Товтри» / Л.Г. Любінська // Наук. пр. Кам'янець-Поділ. держ. ун-ту: Сер. природничі науки. — 2007. — Вип. 1. — С. 37—43.
8. Мельник В.І. *Scopolia carniolica* Jacq. // Червона книга України. Рослинний світ / [за ред. Я.П. Дідуха]. — К. : Глобалконсалтинг, 2009. — 900 с.
9. Петрова Е.Ф. Особенности развития скополии карниолийской (*Scopolia carniolica* Jacq.) на Кавказе и влияние промышленных заготовок на возрастной состав популяции. I. Ритм сезонного раз-

вития и возрастные группы скополии карниолийской в онтогенезе / Е.Ф. Петрова // Биол. науки. — 1978. — № 3. — С. 83—89.

10. Петрова Е.Ф. Особенности развития скополии карниолийской (*Scopolia carniolica* Jacq.) на Кавказе и влияние промышленных заготовок на возрастной состав популяции. II. Возрастной спектр скополии карниолийской и влияние промышленных заготовок на их состав / Е.Ф. Петрова // Биол. науки. — 1978. — № 6. — С. 83—89.
11. Работнов Т.А. Определение возрастного состава популяций видов в естественных растительных сообществах / Т.А. Работнов // Полевая геоботаника. — М.; Л. : Наука, 1964. — Т. 3. — С. 132—145.
12. Сандина И.Б. Особенности строения и формирования подземных органов у видов *Scopolia* Jacq. (*Solanaceae*) / И.Б. Сандина // Ботан. журн. — 1977. — Т. 62, № 3. — С. 371—381.
13. Сандина И.Б. Структурные особенности побега у видов *Scopolia* Jacq. (*Solanaceae*) / И.Б. Сандина // Ботан. журн. — 1979. — Т. 64, № 6. — С. 820—833.
14. Семенова М.Н. Скополия и ее народнохозяйственное значение : Автореф. дис. ... канд. биол. наук / М.Н. Семенова. — Ленинград, 1955. — 18 с.
15. Серебрякова Т.И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования / Т.И. Серебрякова // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1977. — Т. 82, вып. 5. — С. 112—128.
16. Смирнова О.В. Онтогенез растений разных жизненных форм и особенности возрастной и пространственной структуры их популяций / О.В. Смирнова, М.М. Палёнова, А.С. Комаров // Онтогенез. — 2002. — Т. 33 (1). — С. 5—15.
17. Уранов А.А. Возрастной состав фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов / А.А. Уранов // Биол. науки. — 1975. — № 2. — С. 7—34.
18. Goebel K. Blütenbildung und Sprossgestaltung (Anthokladien und Infloreszenzen. Zweiter Ergänzungsband zur Organographie der Pflanzen). — Jena: Fischer, 1931. — 242 S.
19. Troll W. Die Infloreszenzen. — Jena : Fischer Verlag, 1964. — Bd. 1.— 615 S.

REFERENCES

1. Borisova, I. and Popova, T. (1990), Raznoobrazie funkcionalno-zonalnoj struktury pobegov mnogoletnih trav [A variety of functional and zonal structure of shoots of perennial grasses]. Botan. zhurn. [Botanical Journal], vol. 75, N10, pp. 1420—1426.
2. Visjulina, O. (1960), *Scopolia* Jacq. In Kotov M. (Ed.). Flora Ukrainian SSR. Kyiv, vidavnistvo AN URSR, vol. 9, pp. 378—380.

3. Kiselev, V. (1968), Nekotorye osobennosti razvitiya i produktivnost skopolii karniolijskoj i gimalajskoj v uslovijah Moskovskoj oblasti [Some features of development and productivity of *Scopolia carniolica* and *S. lurida* in terms of Moscow region]. Lekarstvennye rastenija [Medicinal plants], vol. 13, pp. 418–429.
4. Kiselev, V. (1971), Osobennosti cvetenija karniolijskoj i gimalajskoj skopolij pri ih introdukcii v Moskovskoj oblasti [Features of flowering of *Scopolia carniolica* and *S. lurida* at their introduction in the Moscow region]. Bjull.GBS AN SSSR [Bulletin of the Main Botanical Garden of AS USSR], vol. 79, pp. 93–97.
5. Krylova, I. (1973), O morfologicheskoj strukture vidov roda *Scopolia* Jacq. v svyazi s evoluciej roda [On the morphological structure of *Scopolia* species in connection with the evolution of the genus]. Bjul. MOIP. Otd. biol., [Bulletin of Moskov association of investigators of nature. Department of biology], vol. 78, N 4, pp. 107–112.
6. Kuznecova, T., Prjahina, N. and Jakovlev, G. (1992), Socvetija (morfologicheskaja klassifikacija) [Inflorescence (morphological classification)]. St. Petersburg, izdatel'stvovo him.-farm. in-ta, 127 p.
7. Ljubinska, L. (2007), Osoblivosti *Scopolia carniolica* Jacq. v umovah NPP «Podil's'ki Tovtri» [Features of *Scopolia carniolica* Jacq. in terms of national parks "Podilski Tovtry"]. Naukovi praci Kam'janec-Podil'skogo derzhavnogo universitetu. Serija prirodnihi nauki, [Scientific papers of Kamenetz-Podolsk State University: series of natural sciences], vol. 1, pp. 37–43.
8. Mel'nyk, V. (2009), *Scopolia carniolica* Jacq. In Diduh J. (Ed.). Chervona knyha Ukrainy. Roslyny [Red Book of the Ukraine. Plants.]. Kyiv, Globalkonsalting, 900 p.
9. Petrova, E. (1978), Osobennosti razvitiya *Scopolia carniolica* Jacq. na Kavkaze i vlijanija promyshlennyh zagotovok na vozrastnoj sostav populjacji. I. Ritm sezonogo razvitiya i vozrastnye gruppy *Scopolia carniolica* v ontogeneze [Features of *Scopolia carniolica* on the Caucasus and influence of industrial blanks on the age structure of the population. I. The rhythm of seasonal development and age groups of *Scopolia carniolica* during ontogenesis]. Biologicheskie nauki [Biological sciences], N 3, pp. 83–89.
10. Petrova, E. (1978), Osobennosti razvitiya *Scopolia carniolica* Jacq. na Kavkaze i vlijanija promyshlennyh zagotovok na vozrastnoj sostav populjacji. II. Vozrastnoj spektr *Scopolia carniolica* Jacq. i vlijanie promyshlennyh zagotovok na ih sostav [Features of *Scopolia carniolica* Jacq. on the Caucasus and influence of industrial blanks on the age structure of the population. II. The age range of *Scopolia carniolica* and influence of industrial blanks on their structure]. Biologicheskie nauki [Biological sciences], N 6, pp. 83–89.
11. Rabotnov, T. (1964), Opredelenie vozrastnogo sostava populjacij vidov v estestvennyh rastitel'nyh soobshhestvah [Determination of the age structure populations of species in natural plant communities]. Polevaja geobotanika [Field geobotany], vol. 3, pp. 132–145.
12. Sandina, I. (1977), Osobennosti stroenija i formirovanija podzemnyh organov u vidov *Scopolia* Jacq. (*Solanaceae*) [Peculiarities of structure and formation of underground organs in species of *Scopolia* Jacq. (*Solanaceae*)]. Botanicheskij zhurnal, [Botanical Journal], vol. 62, N 3, pp. 371–381.
13. Sandina, I. (1979), Strukturnye osobennosti pobega u vidov *Scopolia* Jacq. (*Solanaceae*) [Structural peculiarities of shoot in species of *Scopolia* Jacq. (*Solanaceae*)]. Botanicheskij zhurnal [Botanical Journal], vol. 64, N 6, pp. 820–833.
14. Semenova, M. (1955), Skopolija i ee narodnohozjajstvennoe znachenie (avtoref. diss. ... kand. biol. nauk) [*Scopolia* and its national economic importance]. Leningrad, 18 p.
15. Serebrjakova, T. (1977), Ob osnovnyh "arhitekturnyh modeljah" travjanistyh mnogoletnikov i modusah ih preobrazovanija [About the basic "architectural model" herbaceous perennials and moduses of their conversion]. Bjul. MOIP. Otd. Biol. [Bulletin of Moskov association of investigators of nature. Department of biology], vol. 82, N5, pp. 112–128.
16. Smirnova, O., Paljonova, M. and Komarov, A. (2002), Ontogenez rastenij raznyh zhiznennyh form i osobennosti vozrastnoj i prostranstvennoj struktury ih populjacij [Ontogenesis of plants of different life forms and features of the age and spatial structure of their populations]. Ontogenez [Ontogenesis], vol. 33 (1), pp. 5–15.
17. Uranov, A. (1975), Vozrastnoj sostav fitocenopopuljacij kak funkcija vremeni i jenergeticheskikh volnovykh processov [The age structure of phytocenopopulations as a function of time and energy wave processes]. Biologicheskie nauki [Biological sciences], N 2, pp. 7–34.
18. Goebel, K. (1931), Blütenbildung und Sprossgestaltung (Anthokladien und Infloreszenzen). Zweiter Ergänzungsband zur Organographie der Pflanzen. Jena, Fischer Verlag, 242 S.
19. Troll, W. (1964), Die Infloreszenzen. Jena, Fischer Verlag, Bd. 1, 615 S.

Рекомендував до друку В.І. Мельник
Надійшла до редакції 28.01.2015 р.

Ю.М. Неграш¹, О.Ф. Шербакова²

¹ Национальный ботанический сад имени Н.Н. Гришко НАН Украины, Украина, г. Киев

² Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины, Украина, г. Киев

ОНТОМОРФОГЕНЕЗ И СТРУКТУРНО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОБЕГОВОЙ СИСТЕМЫ *SCOPOLIA CARNIOLICA* JACQ. (*SOLANACEAE* JUSS.) *EX SITU* И *IN SITU*

Исследован онторморфогенез *Scopolia carniolica* Jacq. в природных условиях в Украине и в условиях культуры в Национальном ботаническом саду им. Н.Н. Гришко НАН Украины. Описаны особенности структурной организации побеговой системы, побегообразования, расположения цветков и формирования гипогеевого корневища у особей *S. carniolica* на разных этапах онтогенеза. Большой жизненный цикл длится, вероятно, более 30 лет и включает 4 основных этапа и 9 возрастных состояний. Приведены уточненные диагностические признаки возрастных состояний. Установлено, что особи в прегенеративный период отличаются преимущественно по морфометрическим показателям побеговой системы, молодые, зрелые и старые генеративные особи — по метамерной емкости вегетативной зоны, степени ветвления флоральной зоны, мощности развития органов надземной и подземной сферы. Выделены фазы морфогенеза особей *S. carniolica*: первичный побег → первичный (одноосный) симподий → диффузно разветвленный симподий, рыхлый куст → автономные партикулы в составе диффузного клона.

Ключевые слова: онторморфогенез, структурная организация побеговой системы, фазы морфогенеза, *Scopolia carniolica*.

Ju. M. Nehrash¹, O. F. Scherbakova²

¹ M. M. Gryshko National Botanical Garden, National Academy of Sciences of Ukraine, Ukraine, Kyiv

² National Museum of Natural History, National Academy of Sciences of Ukraine, Ukraine, Kyiv

ONTOMORPHOGENESIS, STRUCTURAL AND MORPHOLOGICAL ORGANIZATION OF SHOOT'S SYSTEM OF *SCOPOLIA CARNIOLICA* JACQ. (*SOLANACEAE* JUSS.) *EX SITU* AND *IN SITU*

Ontomorphogenesis of *Scopolia carniolica* Jacq. in natural conditions in Ukraine and also in conditions of culture in M. M. Gryshko National Botanical Garden is investigated. Features of the structural organization of shoot's system, forming of shoots, location of flowers and forming of hypogean rhizome of individuals of *S. carniolica* are described on different phases of ontogenesis. Big vital cycle of investigated species probably lasts more than 30 years and includes 4 phases and 9 age states. Specified diagnostic features of age states are presented. It is founded that individual of pregenerative phase differ morphometric parameters of shoot's system, young, mature and old generative individuals — different number of metamers of vegetative zones, the degree of branching of floral zone, capacity of development of aboveground and underground sphere. Phases of morphogenesis of individuals are determined: the primary shoot → primary (uniaxial) sympodium → diffusely branched sympodium, loose bush → autonomous particle as a part of diffuse clone.

Key words: ontomorphogenesis, structural organization of shoot's system, phases of morphogenesis, *Scopolia carniolica*.