

РОЗВИТОК МОНОКАРПІЧНОГО ПАГОНА *MISCANTHUS SINENSIS* ANDERSS. ПРИ ІНТРОДУКЦІЇ В ЛІСОСТЕПУ ТА НА ПОЛІССІ УКРАЇНИ

Описано морфогенез монокарпичного пагона *Miscanthus sinensis* Anderss. при інтродукції в Лісостепу та на Поліссі України. Виділено п'ять фаз розвитку пагона: фаза формування бруньки (ембріональна фаза), фаза розгортання низових листків та росту кореневища, фаза формування суцвіття і квітконосного стебла, фаза цвітіння пагона та фаза вторинної діяльності кореневища. Встановлено терміни їх проходження і морфологічні особливості пагона на кожному етапі розвитку. Монокарпичний пагін *M. sinensis* під час інтродукції проходить ембріональну фазу розвитку і фазу розгортання низових листків та росту кореневища протягом 24 міс. Утворення конуса наростання зачаткового пагона *M. sinensis* відбувається з II-III декади жовтня до II-III декади квітня. Його диференціація припадає на I-III декаду листопада (для пагонів, конус наростання яких утворився в жовтні) та I-III декаду травня (для пагонів, конус наростання яких утворився в квітні). Розгортання перших асиміляційних листків стебла та закладання суцвіття спостерігаються в II-III декаді жовтня в озимих пагонів і в II-III декаді квітня наступного року в пагонів весняного відростання. Рослини *M. sinensis* характеризуються пізнім (постгенеративним) куцінням пагонів.

Ключові слова: *Miscanthus sinensis*, монокарпичний пагін, морфогенез, фази розвитку пагона.

Адаптація рослин до нових ґрунтово-кліматичних умов виявляється не лише в морфологічних ознаках та фізіологічних реакціях, а й в особливостях розвитку їх морфологічних структур. Результатом морфогенезу як окремих органів, так і рослини в цілому є життєва форма рослини та її габітус. Оскільки рослина багаторічного злаку являє собою складну систему пагонів різних порядків, які відрізняються за віком і ступенем сформованості, вивчення ритму розвитку пагонів та закладання їх органів має важливе значення для інтродукції. Для рослин *Miscanthus sinensis* Anderss. ці питання частково висвітлено в роботах вітчизняних та зарубіжних авторів [8–11].

Мета роботи — з'ясувати особливості морфогенезу та структури пагонів рослин *M. sinensis* у зв'язку з їх інтродукцією в Лісостепу та на Поліссі України.

Матеріал та методи

Об'єкт досліджень — рослини *M. sinensis*, інтродуковані в Національному ботанічному саду ім. М.М. Гришка НАН України.

© Т.О. ЩЕРБАКОВА, Д.Б. РАХМЕТОВ, 2015

Фази розвитку монокарпичного пагона визначали за Т.І. Серебряковою [5]. Опис морфологічних структур пагона здійснювали за І.Г. Серебряковим, використовуючи «Атлас по описательной морфологии растений» і термінологію згідно із П.Ю. Жмильовим [1, 4, 6-7]. Органотвірні процеси в бруньках поновлення досліджували згідно з рекомендаціями Ф.М. Куперман [3].

Статистичну обробку отриманих результатів проводили за методикою Г.М. Зайцева з використанням програми Microsoft Excel [2].

Результати та обговорення

Дослідження морфологічних особливостей рослин *Miscanthus sinensis* виявило, що вони є кореневищними трав'янистими полікарпіками з асимілюючими пагонами несуккулентного типу. Їх вегетативне поновлення відбувається симподіально: материнська вісь у надземній частині пагонів після плодоношення повністю відмирає, а поновлення завжди відбувається за рахунок бруньок підземної (кореневищної) частини.

Рік	А												В											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
1																								
2																								
3																								
4																								
5>																								

▨ a ■ b ■ c ● d □ e

Рис. 1. Фази розвитку монокарпічних озимих (А) та весняних (В) пагонів *Miscanthus sinensis* в умовах Лісостепу та Полісся України: *a* — ембріональна фаза; *b* — фаза розгортання низових листків та росту кореневища; *c* — фаза формування суцвіття та квітконосного стебла; *d* — фаза цвітіння пагона; *e* — фаза вторинної діяльності кореневища; I–XII — місяць

Fig. 1. The phases of development of monocarpic winter (A) and spring (B) shoots of *Miscanthus sinensis* in Forest-Steppe and Polissya of Ukraine: *a* — embryonic phase; *b* — phase of unfolding squama and rhizomatous growth; *c* — phase of the developing inflorescence and stem; *d* — flowering phase; *e* — phase of secondary rhizomatous activities; I–XII — month

Монокарпічні пагони починають розвиватися із бруньок поновлення під землею як спеціалізовані підземні органи (кореневища). Через деякий час вони виходять на поверхню, розгортаючи асиміляційні листки та формуючи суцвіття. Спочатку напрямку росту пагонів є плагіотропним і лише перед виходом на поверхню він змінюється на ортотропний, тобто пагони *M. sinensis* анізотропного типу. В умовах Лісостепу та Полісся України монокарпічні пагони досліджуваного виду є безрозетковими. Встановлено, що формування пагонів відбувається екстравагінально. За походженням кореневище є гіпогеогенним [8].

Дослідження особливостей морфогенезу рослин *M. sinensis* дало змогу виділити 5 фаз розвитку їх монокарпічних пагонів (рис. 1).

I. *Фаза формування бруньки, або ембріональна фаза розвитку пагона.* Триває від закладання конуса наростання в пазухах лусок (катафілів) до початку розгортання низових листків, розсування лускоподібних листків та росту міжвузлів кореневищної частини зачаткового пагона. Протягом цього періоду конус наростання формує зачатки катафілів та зелених листків, тобто проходить I–II етап органогенезу за Ф.М. Куперман.

Розвиток монокарпічного пагона *M. sinensis* розпочинається з моменту виникнення мерис-

тематичного горбика в пазусі катафілів у зоні вкорочених міжвузлів материнської бруньки поновлення попереднього порядку (рис. 2). Ініціалізація конуса наростання відбувається з II–III декади жовтня до II–III декади квітня. Це зумовлено періодом спокою, якого зазнають рослини в умовах інтродукції. Період спокою становить (147 ± 7) діб і триває з кінця листопада до середини квітня.

У зимовий період органотвірні процеси в бруньках спочатку сповільнюються, а потім припиняються. Зимовий період визначає тривалість ембріональної фази. Для бруньок, закладених в осінній період, вона триває 19 міс, включаючи два зимових періоди спокою, для бруньок, котрі почали формуватися навесні, — 14 міс, включаючи один зимовий сезон. Утворення конусів наростання майбутніх пагонів збігається з фенологічними фазами закінчення цвітіння восени та початку відростання рослин *M. sinensis* навесні.

Диференціація конуса наростання та утворення перших 2–6 метамерів майбутнього пагона припадають на I–III декаду листопада (для пагонів, конус наростання яких утворився в жовтні) та I–III декаду травня (для пагонів, конус наростання яких утворився в квітні).

Закладання примордіїв лусок та листків на конусі наростання відбувається в акропеталь-

ному напрямку. Протягом літньо-осіннього періоду утворюються від 6 до 11 зачаткових лусок. Особливо інтенсивно формування лусок на конусі наростання пагона відбувається з вересня до листопада. В кінці листопада ємність бруньок, які перебувають на 6-му місяці розвитку, становить 5—7 зачатків катафілів, а ємність бруньок, які перебувають на 12-му місяці розвитку, — 9—11 повністю сформованих лусок та 2—4 примордії нижніх листків стебла.

Наприкінці першої фази на кожному міжвузлі закладеного кореневища можна виявити по 2 зачатки додаткових коренів, а на 4—9-му міжвузлі — меристиматичні горбки дочірніх пагонів. Бруньки в цей час сягають 10—12 мм завдовжки та 6—8 мм завширшки, вкриті твердими лусками материнського пагона.

II. Фаза розгортання низових листків та росту кореневища. Фаза розпочинається з розгортання низових лускоподібних листків, їх розсування та росту міжвузлів кореневища, а завершується розкриттям першого асимілюючого листка стебла. В пагонів, закладених восени позаминулого року, ця фаза триває 5 міс (з II-III декади травня до I-II декади жовтня). Зачаткові пагони, закладені навесні минулого року, вступають у фазу розгортання низових листків у II-III декаді червня, а закінчують її в квітні наступного року. Тривалість цієї фази у них становить близько 10 міс, оскільки зимовий період стричиняє другий етап спокою зазначених пагонів, під час якого вони припиняють ростові та органотвірні процеси.

Протягом цього періоду відбувається ріст зачаткового пагона, особливо його плагіотропної кореневищної частини. Довжина кореневища становить 3—5 см, товщина — 0,9—1,0 см. Укорочені міжвузля (9—11) витягуються до 3—4 мм. Сформовані катафіли тверді блискучі, темно-бурого кольору, $(22,0 \pm 0,8)$ мм завширшки та $(26,2 \pm 2,3)$ мм завдовжки. В зоні вкорочених міжвузлів кореневища можна виявити від 4 до 6 бруньок поновлення наступного порядку 0,5—1,5 см завдовжки.

Наприкінці вересня на конусі наростання повністю завершується утворення листкових примордіїв та зачаткових вузлів стебла в кіль-

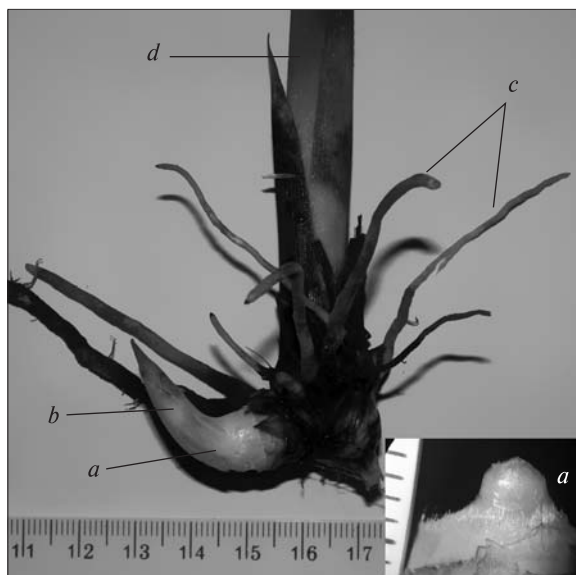


Рис. 2. Монокарпічний пагін *Miscanthus sinensis* на початку вегетації: *a* — дочірня брунька поновлення; *b* — материнська брунька поновлення; *c* — додаткові корені; *d* — надземна частина монокарпічного пагона

Fig. 2. *Miscanthus sinensis* monocarpic shoot at the beginning of the growing season: *a* — axillary bud; *b* — maternal bud; *c* — adventitious roots; *d* — aboveground part of monocarpic shoot

кості 12—13 шт, з них три листкові примордії зовнішні — це листки перехідного типу, вісім — асиміляційні, диференційовані на піхву та листкову пластинку, два внутрішні листкові примордії мають вигляд пластинки і валика відповідно.

Установлено, що монокарпічні пагони *M. sinensis* проходять ембріональну фазу та фазу розгортання низових листків протягом 24 міс.

III. Фаза формування суцвіття та квітконосного стебла пагона. Фаза розпочинається з розгортання першого асиміляційного листка стебла, а закінчується виходом сформованого суцвіття з піхви останнього стеблового листка, тобто викиданням волотті.

Розгортання перших асиміляційних листків спостерігається в II-III декаді жовтня у пагонів, закладених восени позаминулого року. В умовах Лісостепу та Полісся України такі пагони є озимими, тобто їх перехідні листки та 1—4 нижні асиміляційні листки виходять

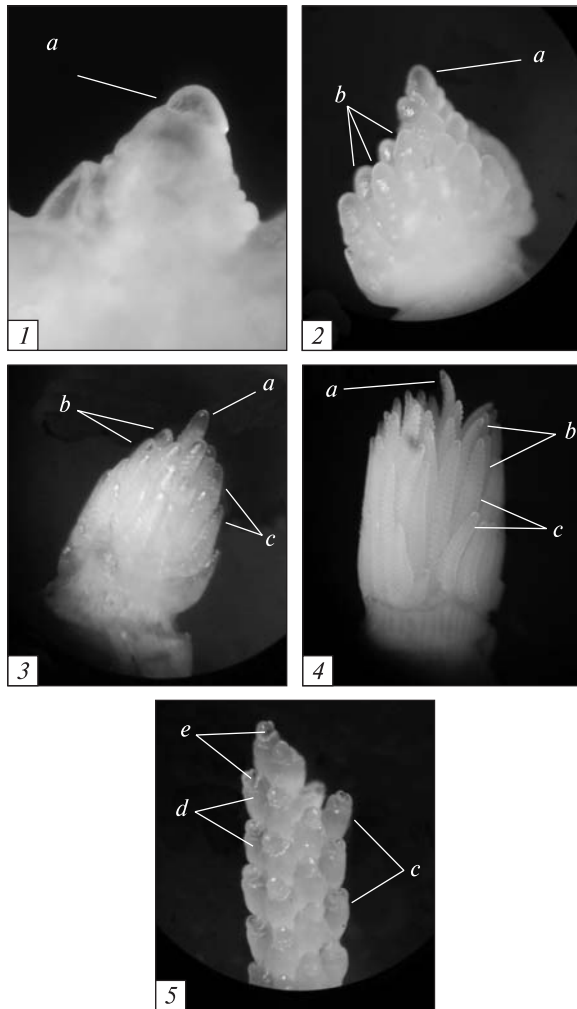


Рис. 3. Формування суцвіття *Miscanthus sinensis*: 1 — закладання головної вісі суцвіття (III етап органогенезу); 2 — поява бічних гілочок волоті (IV етап органогенезу); 3 — диференціація колосків із лопатей суцвіття; 4-5 — диференціація покривних і генеративних органів квіток (V етап органогенезу); *a* — головна вісь суцвіття; *b* — бічні гілочки волоті; *c* — зачаткові колоски; *d* — зачаткові колоскові луски; *e* — зачаткові квіткові луски

Fig. 3. Formation of *Miscanthus sinensis* inflorescence: 1 — inception of main inflorescence axis (the III stage of organogenesis); 2 — emergence of lateral panicle branches (the IV stage organogenesis); 3 — spikelets differentiation of the blades inflorescence; 4-5 — differentiation coating and reproductive organs of flowers (the V organogenesis stage); *a* — main inflorescence axis; *b* — lateral panicle branches; *c* — rudimentary spikelets; *d* — rudimentary empty glumes; *e* — rudimentary flower glumes

на поверхню ґрунту у вересні, а пагін закінчує цикл розвитку наступної осені. Решта пагонів розгортають листки в II-III декаді квітня наступного року. До кінця вегетаційного сезону вони формують суцвіття, цвітуть та відмирають. Оскільки материнський пагін у цей час перебуває у фазі завершення цвітіння або відмирання, то рослини *M. sinensis* характеризуються пізнім (постгенеративним) кушінням.

Протягом III фази відбувається формування гілочок волоті та елементів квітки (III—V етап органогенезу) (рис. 3). При переході конуса наростання з вегетативного стану у генеративний спостерігається його різка онтогенетична трансформація. Перед закладанням зачатків центральної вісі суцвіття конус витягується в довжину і збільшується в діаметрі. Одночасно з формуванням головної вісі спостерігається утворення бічних гілочок та квіток.

Озимі пагони входять у зимовий період із закладеною верхньою частиною зачаткової вісі суцвіття. У пагонів весняного відростання закладання центральної вісі та гілочок суцвіття розпочинається в квітні—травні наступного року. Розвиток елементів квітки, мікро- і мегаспорогенез з утворенням гаметофіту припадають на липень—серпень (V—VIII етап морфогенезу).

Одночасно з розвитком елементів суцвіття та квітки спостерігається витягування міжвузлів стебла і розгортання асиміляційних стеблових листків. Завдяки швидкому інтеркалярному росту стебло виносить сформовану волоть з піхви листка в кінці серпня — в середині вересня. В подовжених вегетативних пагонів генеративні органи не закладаються, але стебло витягується і листки розгортаються.

IV. Фаза цвітіння пагона. Фаза розпочинається з відкриття квіток, а закінчується відмиранням квітконоса з волоттю. Початок цвітіння пагонів *M. sinensis* є досить розтягнутим і настає в II декаді вересня — II декаді жовтня. В умовах інтродукції частина пагонів встигають завершити цвітіння до настання перших морозів, решта завершують вегетаційний сезон у фазі цвітіння. З настанням перших морозів квітконос відмирає.

V. Фаза вторинної діяльності кореневища і зони кущіння. Оскільки рослини *M. sinensis* характеризуються пізнім (постгенеративним) кущінням пагонів, то вихід пагонів другого та наступних порядків на поверхню ґрунту відбувається після цвітіння восени або навесні наступного року. Значення материнського кореневища, яке залишається живим більше ніж 5 років після відмирання стебла, є важливим. При штучному вегетативному розмноженні шляхом відокремлення монокарпичних пагонів від материнського кореневища в перший рік після пересадки рослини не завжди формують генеративну сферу, що підтверджує значення материнського кореневища у додатковому живленні дочірних пагонів.

Висновки

Монокарпичний пагін *M. sinensis* проходить 5 фаз розвитку при інтродукції в умовах Лісостепу та Полісся України: фазу формування бруньки (ембріональну фазу), фазу розгортання низових листків та росту кореневища, фазу формування суцвіття та квітконосного стебла, фазу цвітіння пагона та фазу вторинної діяльності кореневища.

Утворення конусів наростання зачаткових пагонів *M. sinensis* відбувається з II-III декади жовтня до II-III декади квітня. Їх диференціація припадає на I—III декаду листопада (для пагонів, конус наростання яких утворився в жовтні) та I—III декаду травня (для пагонів, конус наростання яких утворився в квітні).

Установлено, що монокарпичні пагони *M. sinensis* під час інтродукції проходять ембріональну фазу розвитку і фазу розгортання низових листків та росту кореневища протягом 24 міс. Розгортання перших асиміляційних листків стебла і закладання суцвіття спостерігається в II-III декаді жовтня в озимих пагонів та в II-III декаді квітня наступного року в пагонів весняного відростання.

Початок цвітіння пагонів *M. sinensis* розтягнутий і настає в II декаді вересня — II декаді жовтня. В умовах Лісостепу та Полісся України частина пагонів встигає завершити цвітіння до настання перших морозів, решта завершують вегетаційний сезон у фазі цвітіння.

Рослини *M. sinensis* характеризуються пізнім (постгенеративним) кущінням пагонів, тобто вихід пагонів другого та наступних порядків на поверхню ґрунту відбувається восени після цвітіння або навесні наступного року.

1. *Биоморфология растений* / П.Ю Жмылев, Ю.В. Алексеев, Е.А. Карпухина, С.А. Баландин. — М.: Наука, 2005. — 264 с.
2. *Зайцев Г.Н.* Математический анализ биологических данных / Г.Н. Зайцев. — М.: Наука, 1991. — 184 с.
3. *Куперман Ф.М.* Морфофизиология растений / Ф.М. Куперман. — М.: Высш. шк., 1977. — 288 с.
4. *Серебряков И.Г.* Морфология вегетативных органов высших растений / И.Г. Серебряков. — М.: Высш. шк., 1952. — 391 с.
5. *Серебрякова Т.И.* Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков / Т.И. Серебрякова. — М.: Наука, 1971. — 360 с.
6. *Федоров А.А.* Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие / А.А. Федоров, З.Т. Артюшенко. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. — 348 с.
7. *Федоров А.А.* Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень / А.А. Федоров, М.Э. Кирпичников, З.Т. Артюшенко. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. — 348 с.
8. *Щербакова Т.О.* Морфологічні особливості монокарпичних пагонів видів роду *Miscanthus* Anderss. у зв'язку з інтродукцією в Лісостепу та Поліссі України / Т.О. Щербакова, Д.Б. Рахметов // Інтродукція рослин. — 2014. — № 2. — С. 3—9.
9. *Root ethylene signalling is involved in *Miscanthus sinensis* growth promotion by the bacterial endophyte *Herbaspirillum frisingense* GSF30(T) / D. Straub, H. Yang, Y. Liu et al. // Journal of Experimental Botany. — 2013. — Vol. 64, N 14. — P. 4603—4615.*
10. *Kobayashi K.* Shoot population dynamics of persisting clones of *Miscanthus sinensis* in the warm-temperate region of Japan / K. Kobayashi, Y. Yokoi // Journal of Plant Research. — 2003. — Vol. 116, N 6. — P. 443—453.
11. *The ecology and agronomy of *Miscanthus sinensis*, a species important to bioenergy crop development, in its native range in Japan: A review / J.R Stewart, Y. Toma, F.G. Fernandez et al. // GCB Bioenergy. — 2009. — Vol. 1, N 2. — P. 126—153.*

REFERENCES

1. *Zhmylev, P.Ju., Alekseev, Ju.V., Karpuhina, E.A. and Balandin, S.A.* (2005), *Биоморфология растений* [Biomorphology plants], М., Nauka, 264 p.
2. *Zajcev, G.N.* (1991), *Математический анализ биологических данных* [Mathematical analysis of biological data], М., Nauka, 184 p.

3. Kuperman, F.M. (1977), Morfofiziologija rastenij [Morphophysiology plants], M., Vyssh. shk., 288 p.
4. Serebrjakov, I.G. (1952), Morfologija vegetativnyh organov vysshih rastenij [The morphology of the vegetative organs of higher plants], M., Vyssh. shk., 391 p.
5. Serebrjakova, T.I. (1971), Morfogenez pobegov i jevoljucija zhiznennyh form zlakov [Morphogenesis of shoots and the evolution of life forms grasses], M., Vyssh. shk., 360 p.
6. Fedorov, A.A. and Artjushenko, Z.T. (1962), Atlas po opisatel'noj morfologii vysshih rastenij. Socvetie [Atlas of descriptive morphology of higher plants. Inflorescence], M., L., Izd-vo AN SSSR, 348 p.
7. Fedorov, A.A., Kirpichnikov, M.Je. and Artjushenko, Z.T. (1962) Atlas po opisatel'noj morfologii vysshih rastenij. Stebel' i koren' [Atlas of descriptive morphology of higher plants. Stem and root], M., L., Izd-vo AN SSSR, 348 p.
8. Shherbakova, T.O. and Rahmetov, D.B. (2014), Morfolozhichni osoblivosti monokarpichnih pagoniv vidiv rodu *Miscanthus* Anderss. u zv'jazku z introdukciejju v Lisostepu ta Polissi Ukraini [The morphological peculiarities of monocarpic shoots of *Miscanthus* Anderss. species due to introduction in Forest-Steppe and Polissya of Ukraine]. Introdukcija roslin [Plant Introduction], N 2, pp. 3–9.
9. Straub, D., Yang, H., Liu, Y., Tsap, T. and Ludewig, U. (2013), Root ethylene signalling is involved in *Miscanthus sinensis* growth promotion by the bacterial endophyte *Herbaspirillum frisingense* GSF30(T). *Journal of Experimental Botany*, Vol. 64, N 14, pp. 4603–4615.
10. Kobayashi, K. and Yokoi, Y. (2003), Shoot population dynamics of persisting clones of *Miscanthus sinensis* in the warm-temperate region of Japan. *Journal of Plant Research*, vol. 116, N 6, pp. 443–453.
11. Stewart, J.R., Toma, Y., Fernandez, F.G., Nishiwakis, A., Yamada, T. and Bollero, G. (2009), The ecology and agronomy of *Miscanthus sinensis*, a species important to bioenergy crop development, in its native range in Japan: A review. *GCB Bioenergy*, vol. 1, N 2, pp. 126–153.

Рекомендував до друку В.Ф. Горобець

Надійшла до редакції 09.02.2015 р.

Т.А. Щербакова, Д.Б. Рахметов

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

РАЗВИТИЕ МОНОКАРПИЧЕСКОГО ПОБЕГА *MISCANTHUS SINENSIS* ANDERSS. ПРИ ИНТРОДУКЦИИ В ЛЕСОСТЕПИ И НА ПОЛЕСЬЕ УКРАИНЫ

Описан морфогенез монокарпического побега *Miscanthus sinensis* Anderss. при интродукции в Лесостепи и на Полесье Украины. Выделены пять фаз развития побега: фаза формирования почки (эмбриональная фаза), фаза развертывания низовых листьев и роста корневища, фаза формирования соцветия и цвето-

носного стебля, фаза цветения побега и фаза вторичной деятельности корневища. Установлены сроки их прохождения и морфологические особенности побега на каждом этапе развития. Монокарпический побег *M. sinensis* во время интродукции проходит эмбриональную фазу развития, а также фазу развертывания низовых листьев и роста корневища в течение 24 мес. Образование конуса нарастания зачаточного побега *M. sinensis* происходит со II-III декады октября по II-III декаду апреля. Его дифференциация приходится на I—III декаду ноября (для побегов, конус нарастания которых образовался в октябре) и I—III декаду мая (для побегов, конус нарастания которых образовался в апреле). Развертывание первых ассимиляционных листьев стебля и заложение соцветия наблюдается во II-III декаде октября для озимых побегов и во II-III декаде апреля следующего года для побегов весеннего отрастания. Растения *M. sinensis* характеризуются поздним (постгенеративным) кушением побегов.

Ключевые слова: *Miscanthus sinensis*, монокарпический побег, морфогенез, фазы развития побегов.

T.O. Scherbakova, D.B. Rakhmetov

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

THE MORPHOGENESIS OF *MISCANTHUS SINENSIS* ANDERSS. MONOCARPIC SHOOT DUE TO INTRODUCTION IN FOREST-STEPPE AND POLISSYA OF UKRAINE

The morphogenesis of *Miscanthus sinensis* Anderss. monocarpic shoot in conditions of the introduction of the Forest-Steppe and Polissya of Ukraine has been described. Five phases of shoots morphogenesis (phase of developing bud (embryonic phase), phase of unfolding of squama and rhizomatous growth, phase of the developing inflorescence and stem, flowering phase and phase of secondary rhizomatous activities) have been identified. Terms of phase duration and morphological characteristics of shoots at every stage of development have been found. It was established that the duration of the phases of developing bud and unfolding of squama and rhizomatous growth is 24 months. The formation of *M. sinensis* shoot apices is from the II-III decade of October to the II-III decade of April. Their differentiation is necessary on I—III decade of November (for shoot apex which was formed in October) and I—III decade of May (for shoot apex which was formed in April). The unfolding of the first assimilation leaves and formation of rudimentary inflorescences was observed in II-III decade of October for winter shoots and in II-III decade of April next year for spring shoots. *M. sinensis* plants have postreproductive tillering.

Key words: *Miscanthus sinensis*, monocarpic shoot, morphogenesis, phases of shoot morphogenesis.