

ОСОБЛИВОСТІ БІОЛОГІЇ ТА ФОРМУВАННЯ СТРУКТУРИ ПАГОНОВОЇ СИСТЕМИ *OXYRIA DIGYNA* (L.) HILL

А.І. ПРОКОПІВ, кандидат біологічних наук;

М.Д. НАДРАГА

Ботанічний сад Львівського національного університету ім. Івана Франка,
м. Львів

Вступ

Про походження арктичних видів, що сформувалися на північних окраїнах Євразії та Америки у зв'язку з похолоданням клімату під час четвертинних зледенінь можна судити за їх сучасним ареалом, а також на основі молекулярних даних про генетичну спорідненість популяцій з різних частин ареалу. Певні арктичні види *Salix herbacea* L., *Dryas octopetala* L. і серед них *Oxyria digyna* (L.) Hill під час зледеніння опинилися на півдні Європи і Північної Америки. Чимало тундрових видів характеризуються надзвичайно глибокою адаптацією до суворих заполярних умов і тому з достатньо високою ймовірністю можна стверджувати, що вони сформувалися ще до виникнення тундри як природної зони і очевидно преадаптувалися у високогір'ї.

Oxyria digyna (L.) Hill (*Rumex digynus* L., *Oxyria reniformis* Hook.) – релікт третинного походження, циркумполярний аркто-альпійський вид з довкола полярним розповсюдженням широкого широтного рангу, трапляється не лише далеко на півдні в гірських районах Європи і Північної Америки [13], а й в деяких країнах Центральної та Південно-Східної Азії, зокрема в Китаї, Індії та ін., на Далекому Сході та Сибірі [8]. В Україні *Oxyria digyna* – zagrożений вид [2] з ізольованими або локальними популяціями, поширений в субальпійському і альпійському поясах Свидовця і Чорногори (не виключено, що й Мармарошських Альп) на висоті 1700–2060 м н.р.м. серед тінистих сирих скель, на кам'янистих моренових осипах, переважно на північно–східних експозиціях, частіше на глинистих, бідних, вологих ґрунтах в угрупованнях *Doronicetum carpaticum* разом з *Sesleria coerulans*, *Polygonum viviparum*, *Pedicularis verticellata*, *Rhodiola rosea*, *Cerastium lanatum*, *Thymus subalpestris* [6]. Найчастіше у відкритих асоціаціях, але також і в закритих, добре забезпечених водою, що сприяє ефективності вегетативного і насінневого відтворення виду [19], а вікова структура популяцій залежить від поповнення, смертності, специфіки росту та міграції [14]. В Українських Карпатах місцезростання *O. digyna* приурочені до скель та осипів від поясу криволісся до альпійського, хоча іноді трапляються дещо нижче.

Певні особливості біології *O. digyna* обумовлені частковим апоміксисом [10], хоча її вважають одним з кількох справді «добрих» арктичних видів [20], що відрізняються в різних популяціях лише

розмірами листків і висотою суцвіття. Не зважаючи на аеродинамічні властивості насіння *O. digyna*, перенесення його на значні віддалі обмежене висотою квітконоса, що не перевищує 15 см [11]. Плоди і насіння потрапляють на дрібнозем і легко з ним змішуються під час змивання дощовою або талою водою. Разом з піском і дрібноземом насіння заповнює заглибини між більшими каменями, де успішно проростає [12]. Розетки листків *O. digyna* найчастіше помітні серед каменів, що часто затінені їх зеленими екранами, хоча іноді оселяються на алювіальних і пошкоджених трав'яних поверхнях. Найбільш надійним субстратом все ж є щебінь й галька. Для виживання в нестабільному субстраті важливе значення має формування кореневища, і часто вегетативне відновлення переважає насіннєве. Схоже відтворення властиве й *O. sinensis* Hemsl. клони якої сформовані кореневищами вздовж щілин та ущелин, що допомагає краще експлуатувати субстратні ресурси і підтримувати утворення й ріст нових рамет [17].

Структура та динаміка субстрату, водний баланс, мінеральне живлення, інсоляція, вміст вуглеводню та інші фактори є специфічними і ключовими у формуванні екотопів альпійської зони [15]. У природних умовах низька температура може суттєво впливати на фотосинтетичний апарат рослин, особливо коли поєднана з дією інтенсивного світла, що є звичайним для північних рослин [16], але водночас властиве й альпійським видам. Такі умови забезпечують та оптимізують фотосинтетичні процеси у *O. digyna* при високих денних температурах і посилення розвитку антоціанів під час зниження температури [1].

В задачу дослідження входило вивчення біоморфології, стратегії росту та формування пагонової системи *O. digyna*, що є суттєвими і необхідними для вирішення питань збереження виду в природних локалітетах.

Об'єкти і методи досліджень

Для дослідження зібрані різновікові особини *O. digyna* на кам'янистих схилах та осипах північно-східної експозиції г. Близниці, в улоговинах між Жандармами в 12 км від смт Ясиня Рахівського р-ну Закарпатської обл. У високогір'ї своєрідні умови росту рослин, зокрема короткий, теплий період року в 3-4 місяці з добрим прогріванням приземного шару повітря влітку і довгою сніжною порою зимового спокою, що розмежовані прохолодним і вологим періодами. Місцезростання *Oxyria* приурочені до розщелин і виступів скель та кам'янистих осипів, де практично відсутня конкуренція інших рослин.

Спостереження за рослинами проводили в природних популяціях і брали до уваги стан розвитку рослин у різний час вегетації та аналізували особини різного віку, а також під час культивування в умовах Ботанічного саду Львівського національного університету імені Івана Франка.

Для аналізу стратегії росту використовували загальноприйняті методики [5, 21].

Результати і обговорення

При проростанні насіння *O. digyna* над поверхнею ґрунту виносяться видовжені яйцеподібні за формою сім'ядолі на черешках. У природі, на відміну від умов культури [3], онтоморфогенез проходить значно повільніше і до закінчення першої вегетації розвивається перший справжній листок з ниркоподібною пластинкою на видовженому черешку. Наступного вегетаційного сезону пагін продовжує моноподіально наростати і утворюється 2 листки, а базальна частина із залишками відмерлих листків попереднього року поступово втягується в ґрунт. Наступної вегетації кількість листків, що встигають сформуватися збільшується до трьох [4]. Впродовж наступних років розростається епігеогенне, вертикально розташоване кореневище, щорічні прирости якого поступово збільшуються. Верхівкова точка росту залишається на рівні поверхні ґрунту, захищена відмерлими рештками листків попередніх років, завдяки контрактильній діяльності коренів. Згодом на кореневищі спостерігається закладення бруньок відновлення, що спричинює розвиток бічних пагонів. На 5-7 році життя рослин закладається термінальна генеративна брунька, що реалізується наступного сезону у напівзакрите брактеозне волотеподібне суцвіття на видовженому квітконосі.

Дихазії (розгалужені до 3-4-го порядків та несуть до 40 квіток) розташовані у тирсах, в межах яких сусідні вузли часто зближені по 2-3, а тирси зібрані у волоть з тирсів. В утворенні компактних чисельних дихазій, очевидно, важливу роль відіграло вкорочення довжини гіпоподіїв і мезоподіїв. Елементарні суцвіття, розташовані у пазухах плівчастих криючих листків (брактей), однак квітки в межах дихазій без будь-яких листкоподібних структур [7].

З переходом рослини до генеративної фази розвитку ініціюється розвиток чисельних бруньок, що закладаються на старих ділянках кореневища і в пазухах листків пагонів біжучого року, які забезпечать розвиток пагонової системи в наступному році. Врешті формується каудекс з чисельними розгалуженнями, що занурені в субстрат, з добре розвинутою системою додаткових коренів, що утворюються на кореневищі, але при цьому залишається функціональною і система головного кореня. Розташовані над поверхнею ґрунту напіврозеткові пагони, як вегетативні так і генеративні формують симподіальну пагонову систему. Однак, за умов рухомого субстрату, що має місце на кам'янистих осипах утворюються достатньо сильно видовжені відгалуження, що присипаються субстратом і тривалий час вегетативно нарастають верхівкою не зазнаючи розгалужень. В такому разі утворюються сланкі прикриті уламковим матеріалом підземні частини, які можуть зазнавати

ушкоджені і руйнування, що у свою чергу сприяє вегетативному розмноженню та розселенню виду.

Бруньки відновлення захищені лускоподібними листками і несуть зачатки асиміляційних листків. Такі пагони відновлення утворюються щорічно під поверхнею ґрунту або й над нею, найчастіше з наймолодших, багаторічних частин пагонів, хоча іноді виростають також із старших підземних частин. Початково ростуть плагіотропно під поверхнею ґрунту і лише при досягненні відповідної довжини (звичайно кілька або кільканадцять см) верхівки їх змінюють напрямок росту з плагіотропного на ортотропний. Якщо пагони відновлення утворюються на надземних частинах пагонів, то найчастіше вони обмерзають впродовж зими або засихають під час літньої спеки. Вони ніколи не ростуть зі значної глибини, а тому не бувають сильно видовженими не дивлячись на те, що часто ростуть серед гострих каменів.

Листки від основи 3-12 см завдовжки, на довгих черешках, листкова пластинка ниркоподібна або овально-ниркоподібна, 1,5-3 см завдовжки, 2-4 см завширшки, при основі серцеподібна. Наявні лускоподібні прилистки 1-8 мм завдовжки і 3-6 мм завширшки.

Кліматичні умови високогір'я зумовлюють ефективне використання короткого вегетаційного сезону рослинами і найбільш пластичними виявляються вегетативні органи, що демонструють своєрідну стратегію розвитку. Найчастіше у таких рослин зимозелені листки "wintergreen" [9], які починають розвиватися і частково розширюватися впродовж I сезону та сильно розростаються наступного літа і відмирають наприкінці другого сезону, що є ознакою адаптації до короткого літа. Листки, що зимують, наступного сезону мають коричневі або червоні краї пластинок у той час як нові листки цілком зелені. Схоже забарвлення листків спостерігаємо і у *O. digyna*, однак розвиваються та відмирають вони до завершення сезону в якому утворилися, хоча трапляються випадки, коли окремі листки зберігаються до початку наступного літа. При відмиранні листків та прилистків залишаються не опадаючі залишки волокон черешка і прилистків, які врешті і формують муфту довкола базальної частини монокарпічного пагона.

Коренева система розвивається інтенсивніше ніж пагонова. Потужно розвинутий головний корінь оптимально використовує субстратні ресурси. Швидко потовщується і стає м'ясистим, але все ж росте більше в глибину ніж горизонтально [12]. Система головного кореня функціонує тривалий час, але частіше головний корінь відмирає цілком або частково. У старих екземплярів спостерігаємо повне відмирання головного кореня, а його функцію виконують додаткові корені.

Таким чином, *O. digyna* – багаторічна літньозелена вегетативномалорухома трав'яна рослина 5-30 см заввишки з коротким каудексом, гемікриптофіт з ознаками хамефітів. Монокарпічні пагони

O. digyna однотипні за будовою - напіврозеткові, з плагіотропною підземною і ортотропною надземною зонами з кількома ниркоподібними листовими пластинками на довгих черешках і, як правило, безлистими ортотропними квітконосами. Моноподіальне наростання пагонової системи триває до часу цвітіння і вже опісля розвивається симподіальна пагонова система монокарпічні пагони якої ростуть від каудексу ортотропно незначно віддаляючись один від одного завдяки висхідній зоні. Чохол із залишків листків огортає верхівку кореневища.

Монокарпічні пагони, що розвиваються з бруньок відновлення - поліциклічні та виконують водночас функцію збагачення. Чіткого розмежування функцій у пагоновій системі спостерігати не доводиться, оскільки потенційно кожний пагін може закінчувати свій розвиток утворенням квітконосу, однак це залежить не лише від умов середовища але й від стану розвитку бруньки, що закладається наприкінці попереднього сезону.

У цього виду спостерігаємо досить потужну кореневу систему головного кореня і багаторічне наростання підземних частин пагонів. Виразно помітне повне відмирання найстарших коренів і прилеглих до них найстарших частин пагонів, або ж кінцевий процес відмирання і відновлення. За типом морфологічного розвитку її можна вважати перехідною формою між ризокаулофітами і кореневищними каулофітами [18].

За рухомого субстрату пагони щорічно засипаються та відновлюються шляхом симподіального наростання наступного сезону і формують осі широко розпростертих повзучих пагонів. Епігеогенне кореневище (2-10 мм в діаметрі) з короткими відгалуженнями, дещо товстішими у базальній частині від чисельних брунатних, плівчастих решток опалих листків. Саме на ньому розвиваються адвентивні корені, що інтенсивно галузяться. Рослина, однак, не надто страждає від того, оскільки засипані частини осей несуть не лише достатню кількість всмоктуючих коренів, але можуть утворювати також і додаткові корені, що за діаметром дорівнюють м'ясистим відгалуженням головного кореня. Врешті на старих частинах кореневища лише такі корені й функціонують.

Висновки

1. В *O. digyna* розвиваються однотипні напіврозеткові монокарпічні поліциклічні пагони з плагіотропною підземною і ортотропною надземною зонами без ознак морфо-функціональної диференціації.
2. Моноподіальне наростання пагонової системи триває лише до генеративної фази розвитку а потім формується симподіальна напіврозеткова модель пагоноутворення.

3. На епігеогенному кореневищі формуються видовжені розгалуження на рухомому субстраті (кам'янисті осипи), що сприяють не лише виживанню, але оптимізують вегетативне відновлення.

4. Потужна система головного кореня згодом змінюється на систему додаткових коренів, що занурені серед уламкового матеріалу та дрібнозему.

Список літератури

1. Королева О.Я. Адаптация фотосинтетического аппарата арктического вида *Oxyria digyna* к низкой температуре // Физиология растений. 1996. – Т. 43, № 3. – С. 367–373.

2. Малиновський К.А., Крічфалушій В.В. Високогірна рослинність // Рослинність України / Гол. ред. Соломаха В.В. – К.: Фітосоціоцентр, 2000. – Т. 1. – 230 с.

3. Надрага М. Д., Прокопів А. І. Онтоморфогенез кисличника двостовпчикового (*Oxyria digyna* L.) // Биол. вестн. – 2008. – Т.12, № 1. – С. 88–90.

4. Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений: Т. 2. Габитус и формы роста в организации биоморф. – М.: Оверлей, 2002. – 859 с.

5. Серебрякова Т.И. Об основных архитектурных моделях травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 1977. – Т. 82, вып. 5. – С. 112–128.

6. Чопик В.І. Високогірна флора Українських Карпат – К.: Наук. думка, 1976. – 268 с.

7. Юрцева О.В. Структура соцветий в семействе *Polygonaceae* // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. – 2006. – Т. 111, вып. 2.– С. 48–61.

8. Anjen L., Grabovskaya-Borodina A.E. *Oxyria* Hill. / Flora of China. – Vol. 5, 2003. – P. 332–333.

9. Bell K.L., Bliss L.C. Overwinter phenology of plants in a polar semidesert // Arctic. 1977. – 30 (2). – P. 118–121.

10. Edman G. Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung *Oxyria* Hill, nebst zytologischen, embriologischen und systematischen Bemerkungen über einige andere *Polygonaceen* // Acta Horti Bergiani. 1929. – Vol. 9. – P. 165–291.

11. Harper J.L. Population biology of plants – London: Academic Press, 1977. – 892 p.

12. Hess E. Über die Wuchsformen der alpinen Gerollpflanzen // Beihefte zum Botanischen Centralblatt. 1910. – Bd. 27. – S. 1–170.

13. Hulten E. Flora of Kamtchatka and the adjacent islands // Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. Tredje Serien. 1928. – Bd. 5.–P. 1–346.

14. Humlum C. Age distribution and fertility of populations of the arctic-alpine species *Oxyria digyna* // *Holarctic Ecology*. 1981. – Vol. 4. – P.238–244.
15. Korner Ch. *Alpine plant life – functional plant ecology of high mountain ecosystems* – Springer, Heidelberg, 2003. – 344 p.
16. Krause G.H. Photoinhibition induced by low temperatures // *Photoinhibition of photosynthesis. From molecular mechanisms to the field* / Oxford: BIOS Sci. Publ., 1994. – P.331–348.
17. Liu F.-H., Yu F.-H., Liu W.-Sh., Krüsi B.O., Cai X.-H., Schneller J.J., Dong M. Large clones on cliff faces: expanding by rhizomes through crevices // *Ann. Bot.* July 2007. – T. 100. – P. 51–54.
18. Lukasiewicz A. Rodzaj *Oxyria* Hill. // *Morfologiczno rozwojowe typy bylin*. – Poznan: Poznanskie towarzystwo przyjaciol nauk, 1962. – S. 123–125.
19. Mooney H.A., Billings W.D. Comparative physiological ecology of arctic and alpine populations of *Oxyria digyna* // *Ecological Monographs*. 1961.– 31. – P. 1–29.
20. Polunin N. Botany of the Canadian Eastern Arctic. Part I. // *Nat. Mus. Can. Bull.* 1940. – 92. – 408 p.
21. Raunkiaer K. *The life forms of plants and statistical plant geography*.– Oxford: Claredon Press, 1934. – 632 p.

Biology and forming structure peculiarities of shoot system of *Oxyria digyna* (L.) Hill

Prokopiv A.I., Nadruga M.D.

Oxyria digyna (L.) Hill is an arctic-alpine species which optimally utilizes minimum substrat resources in rocks crevice and among stones. After the generative phases of development the shoot system grows monopodially and then sympodially due to development of semirosette polycyclic monocarpic shoots, which developed from the buds of renewal on an epigeogenous rhizome. On mobile substrat the forks of rhizome are provided not only the survival of plant but also effective vegetative renewal.