Вегетативна рухливість в онтоморфогенезі *Potentilla reptans* L. (Rosaceae)

НАДІЯ РОМАНІВНА ПАВЛОВА

ПАВЛОВА Н.Р., 2009: **Вегетативна рухливість в онтоморфогенезі *Potentilla reptans* L. (Rosaceae).** *Чорноморськ. бот. ж.,* т. 5, N4: 502-516.

В статті наводяться матеріали щодо пагоноутворення, типів бруньок, опису різних вікових груп рослин і особливостей спеціалізованого і неспеціалізованого вегетативного розмноження. Виділено п'ять фаз морфогенезу. Описані особливості просторової структури особин.

Ключові слова: вікові групи, партикуляція, брунька, пагоноутворення.

PAVLOVA N.R., 2009: **Vegetative mobility in ontomorphogenesis of *Potentilla reptans* L. (Rosaceae).** *Chornomors'k. bot. z.*, vol. 5, N4: 502-516.

The data on the shoot formation, types of buds, different age groups of plants and the peculiarities of the specialized and non-specialized vegetative reproduction are given in the article. Five stages of morphogenesis are shown. The features of spatial structure of individuals are described.

Keywords: age group, particulation, bud, shoot formation

ПАВЛОВА Н.Р., 2009: **Вегетативная подвижность в онтоморфогенезе *Potentilla reptans* L. (Rosaceae).** *Черноморск. ботан. ж.*, Т. 5, №4: 502-516.

В статье приведены сведения о типах растительных почек, описания разных возрастных групп растений и особенностей специализированного и неспециализированного вегетативного размножения. Выделено пять фаз морфогенеза. Описаны особенности пространственной структуры особей.

Ключевые слова: возрастные группы, партикуляция, почка, побегообразование.

Potentilla L. – великий рід, ареал якого охоплює більшу частину північної півкулі, за виключенням південної частини Північної Америки, центральної частини Месопотамії, південної частини півострова Індокитай. В південній півкулі немає жодної специфічної групи перстачів [WOLF, 1908; SCHARFETTER, 1953; ГОЛУБЕВ, 1965].

Представники роду широко поширені від тундр до напівпустель і пустель. Різні умови навколишнього середовища призвели до різноманітності життєвих форм. Більшість представників роду відноситься до трав'янистих багаторічників, рідко малорічників і кущиків [ШАФРАНОВА, 1970; КУРБАТСКИЙ, 1984]. В наш час накопичений великий матеріал з вивчення життєвих форм, морфології і анатомії черешків і листків, морфофізіологічної характеристики перстачів [ЧЕВТАЄВА, 1972; ЩЕРБІНА, 1972; КУРБАТСКИЙ, 1984, 2004; ТОЛМАЧЕВА, 2004; СТЕПАНОВА, 2004 та ін.], але й досі недостатньо вивчені онтогенетичні особливості вегетативно-рухливих життєвих форм, які широко поширені і відіграють важливу роль в різних ценозах. Цим і пояснюється відбір вегетативно рухливого виду *P. reptans* як об'єкта дослідження.

P. reptans широко поширений на заливних луках, берегах, галявинах, а також по краях доріг та канавах. В тугаях Середньої Азії, на антропогенних місцезростаннях півдня України та Західної Словакії [ELIAS, 1978] іноді утворює суцільний покрив у

© Н.Р. Павлова
Чорноморськ. бот. ж., 2009, т. 5, N 4: 502-516.

вологих зниженнях. Екологічна ніша *P. reptans* обмежена відкритими, добре дренованими місцезростаннями, часто з незімкненим трав'янистим покривом. Відповідно до районування „Флори СССР" [Юзенчук, 1941], *P. reptans* має наступне поширення:

Європ. ч.: Лад. – Ільм., Верх. Волж., Волж. – Кам., Верх. – Дніпр., Волг. – Дон., Середн. – Дніпр., Причорн., Нижн. – Дон., Заволж., Ниж. – Волж., Крим; Кавказ: всі р–ни; Зах. Сибір; Обск., Верх. – Тоб., Ірм.; Ср. Азія: майже всі райони.

Загальне поширення: вся Зах. Євр., М. Азія, Іран, Сирія, Афганістан, Кашмір, Півн. Африка.

Як і більшість видів роду, *P. reptans* багатий вуглеводами, органічними кислотами, дубильними речовинами, флавоноїдами, кумаринами. Може використовуватись в гомеопатії, в парфумерній промисловості, при лікуванні хвороб шлунково-кишкового тракту, при хворобах горла, кровотечах, а також як в'яжуче та жарознижуюче [Растительные ресурсы СССР, 1987].

В наш час загальноприйнятною є точка зору, що всі існуючі життєві форми рослин виникли в результаті довгого історичного розвитку у зв'язку з освоєнням різних умов зростання. Ми виходимо з положення, що спеціалізоване вегетативне розмноження в деяких таксонах насінних рослин, з підвищенням рівня організації, виникає, ускладнюється, інтенсифікується і стає все більш стійким [Warming, 1884; Висоцький, 1915; Серебряков, 1952, 1955; Смирнова, 1968, 1974; Серебрякова, 1981; Лєвіна, 1981 та ін.].

З цієї точки зору цікаво вивчити особливості вегетативного розростання і розмноження в онтоморфогенезі вегетативно рухливого виду. Саме до такої групи відноситься *P. reptans*. Завданням нашої роботи було: вивчити особливості пагоноутворення, описати вікові групи *P. reptans*, проаналізувати особливості вегетативної рухливості різних вікових груп, а також відмітити і описати етапи і фази морфогенезу.

Матеріали та методика дослідження

Збір і опрацювання матеріалів щодо особливостей пагоноутворення, виділення етапів і фаз морфогенезу *P. reptans* приводились за методикою школи І.Г. та Т.Г. Сєрєбрякових [1952, 1962, 1964, 1979, 1981; Гатцук, 1976]. Для кожної фази морфогенезу характерні тільки для неї істотні морфологічні зміни (утворення кореневищ, формування первинного куща, розвиток системи скелетних пагонів тощо), які не співпадають з межами вікових станів. Матеріали для дослідження збирали в різні сезони року по берегах річок Дніпро, Інгул, Інгулець в Херсонській та Миколаївській областях. Вікові групи виділені за методикою Т.А. Работнова [1950], О.В. Смирнової та ін. [1976]. Кожна вікова група має характерні тільки для неї особливості будови системи надземних і підземних органів. Для характеристики біоморф ми використовували класифікацію О.В. Смирнової [1976], побудовану з урахуванням вегетативного розмноження. За характером розміщення пагонової і кореневої систем в межах особини і зміни цього показника в онтогенезі виділено 3 типи біоморф: моноцентричні з одним центром розростання, неявно поліцентричні з кількома з'єднаними між собою центрами розростання, які зливаються в один, і явно поліцентричні з кількома центрами розростання, з'єднаними між собою спеціальними пагонами.

Під вегетативним розмноженням ми, вслід за авторами [Шалит, 1965; Любарський, 1967; Смирнова та ін., 1976], розуміємо збільшення числа особин даного виду в результаті відділення життєздатних частин вегетативного тіла рослини. При природному вегетативному розмноженні відділяються частини рослини, здатні самостійно існувати. В літературі вони називаються різними термінами.

Найпоширеніший термін Г.Н. Висоцького [1915] – „партикула”, а процес розділення на окремі частини називаються партикуляцією. За Т.А. Работновим [1969] з доповненнями О.В. Смирнової та ін. [1976] виділяється ювенільна, нормальна і сенильна партикуляція. Ювенільну партикуляцію ми відносимо до спеціалізованого способу вегетативного розмноження, а нормальну і сенильну до неспеціалізованого типу, тому що вони відбуваються без спеціальних пристосувань до вегетативного розмноження в результаті відмирання старих частин рослин.

Результати дослідження та їх обговорення

Подаємо коротку характеристику виду на основі наших спеціальних спостережень. *P. reptans* – моноподіально-розетковий літньозимовозелений трав’янистий багаторічник. У особин насінного походження довгий час функціонує система головного кореня, а у особин вегетативного походження – два масивні додаткові кореня. І головний, і додатковий корені – потовщені, запасаючі. У старіючих рослин, незалежно від походження, коренева система додаткова, але завжди один корінь розвинений сильніше від інших.

Надземні пагони розеткові, їх верхівкова брунька відкрита, спеціальних брунькових лусок не має, верхівка пагону захищена прилистками. Розеткові листки пальчасті, п’ятірні, утворюють 2 генерації: весняно-літню та осінньо-зимову, відповідно генераціям листків формуються 2 типи пазушних бруньок. В пазухах листків осінньо-зимової генерації формуються вегетативні бруньки. В умовах півдня України закладання брунькових ініціалів починається в другій половині серпня в пазухах зачаткових листків скелетного розеткового пагона. До листопаду формуються незрілі вегетативні бруньки з 2-3 зачатковими метамерами. За зиму вони збільшуються в розмірах і стабілізується їх ємність. У весняно-літній період наступного вегетаційного сезону їх ємність збільшується до 5-6 зачаткових метамерів і вегетативні бруньки стають зрілими (рис. 1). Протягом року формується 5-6 зрілих вегетативних бруньок. Знизу вверх в межах бруньки поступово зменшуються розміри зачаткових прилистків (рис. 1, А). На початку розвитку зачаткові бруньки захищені прилистками зачаткових, потім асимілюючих і, нарешті, відмерлих листків.

У рослин всіх вікових груп зрілі вегетативні бруньки разом з материнськими пагонами втягуються в ґрунт і стають сплячими. Вони повільно ростуть, поступово збільшується їх ємність, закладаються лусково-пазушні бруньки. Число живих зачаткових метамерів дорівнює 5-6. З частини сплячих бруньок розвиваються скелетні пагони другого і наступних порядків, при цьому поступово скорочується довжина життя пагонів більш високих порядків.

В межах однієї ценопопуляції *P. reptans* виявлено 2 типи відновлення [Серебрякова, Павлова, 1986]. У рослин насінного походження акросимподіальне відновлення, в ценопопуляції таких рослин мало. У них вся вісь скелетного пагону після відмирання верхівкової бруньки втягується в ґрунт і залишається в складі багаторічного тіла рослини. На кореневищі багато сплячих вегетативних бруньок, які протягом 12-15 років зберігають здатність до утворення надземних вегетативних пагонів, потім більшість з них, не реалізувавшись в пагони, відмирає разом з базальною частиною кореневища. На відміну від насінних, у рослин вегетативного походження запас сплячих бруньок незначний і поповнюється за рахунок утворення додаткових бруньок, які за будовою не відрізняються від пазушних. Базитонією особини вегетативного походження відрізняються від особин насінних, де перевершинювання, як правило, акротонне.

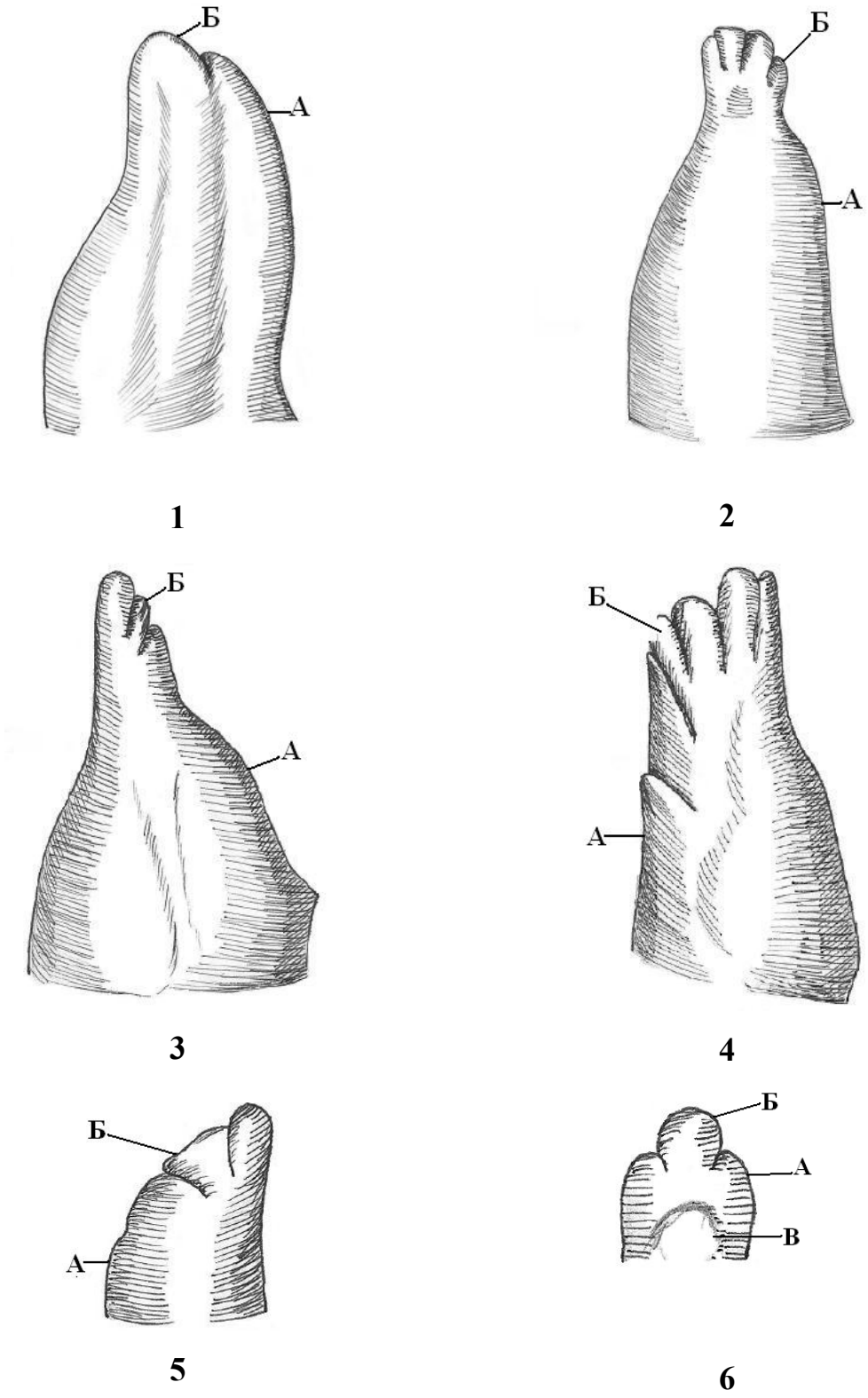

Рис. 1. Будова сплячих вегетативних бруньок *P. reptans*.
А – прилистки, Б – листкова пластинка, В – вегетативний конус. Цифрами позначена послідовність листових членів.

Fig. 1. Structure of dormant vegetative buds of *P. reptans*.
А – stipules, Б – leaf blade, В – apex. Numbers show the sequence of leaves

В пазухах листків весняно-літньої генерації формується вегетативно-генеративні бруньки – зачаткові столони-вуса. Закладання зачаткових столонів починається в березні і продовжується до середини серпня. Ємність зрілих бруньок – зачаткових столонів, якщо вони сформувались на початку вегетаційного сезону – 4 зачаткових метамери, у сформованих влітку – три. Термінальне положення в бруньці займає зачаток квітки, брунька вегетативно-генеративна (рис. 2, 3, 4). За вегетативний період у *P. reptans* закладається 6-10 зачаткових столонів. У зрілих генеративних рослин розвивається більша їх частина. У рослин інших вікових груп більшість столонів відмирає в зачатковому стані.

На багаторічному кореневищі чітко виділяються зони вегетативних бруньок і відмерлих столонів, за їх чергуванням можна визначити межі річних приростів, а значить, і відносний вік рослин. На межі двох зон формуються нежиттєздатні бруньки, які відмирають в рік формування.

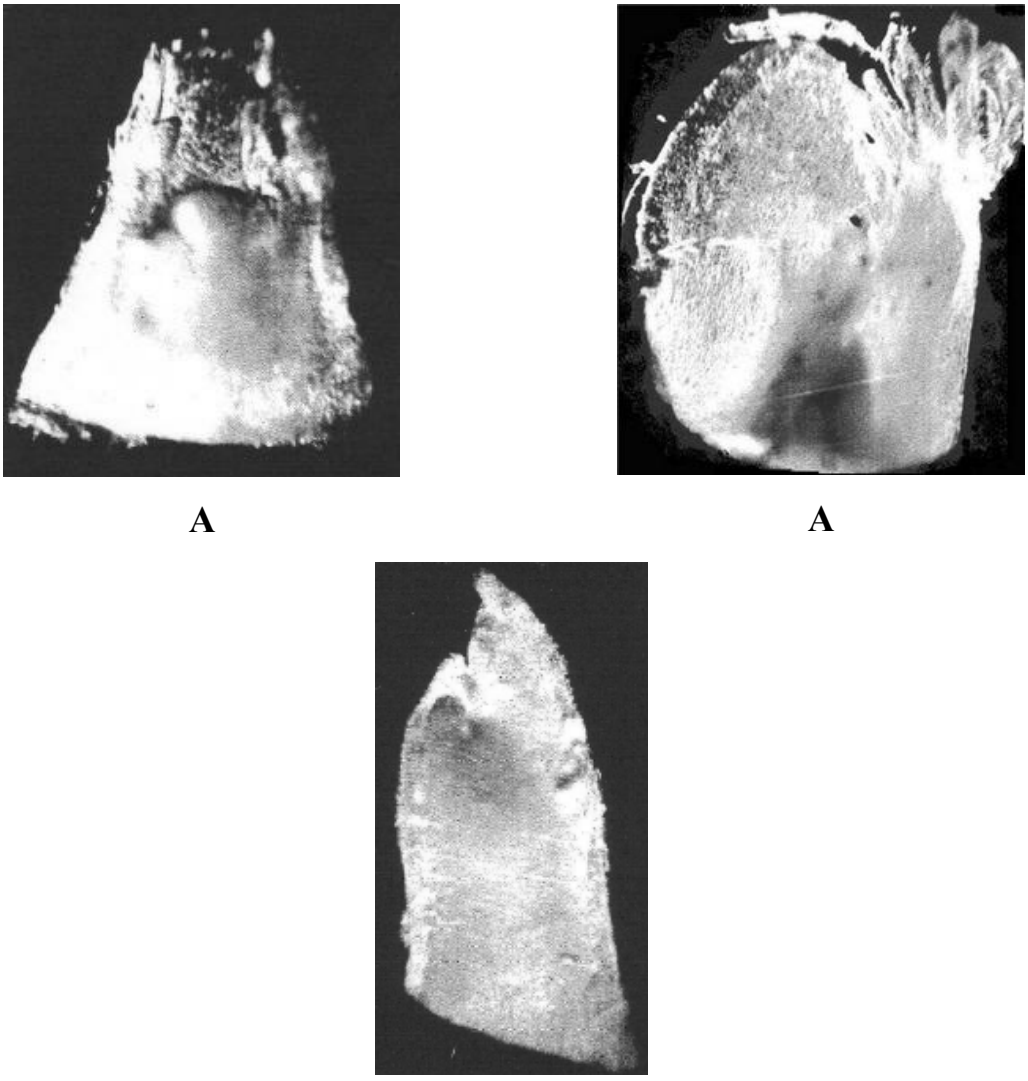

Рис. 2. Зовнішній вигляд вегетативно-генеративних бруньок *P. reptans.*
А – сформовані на початку вегетаційного сезону, Б –сформовані в середині вегетаційного сезону.

Fig. 2. Morphology of vegetative and generative buds of *P. reptans.*
А – early developed buds, Б – buds developed in the middle of vegetative season.

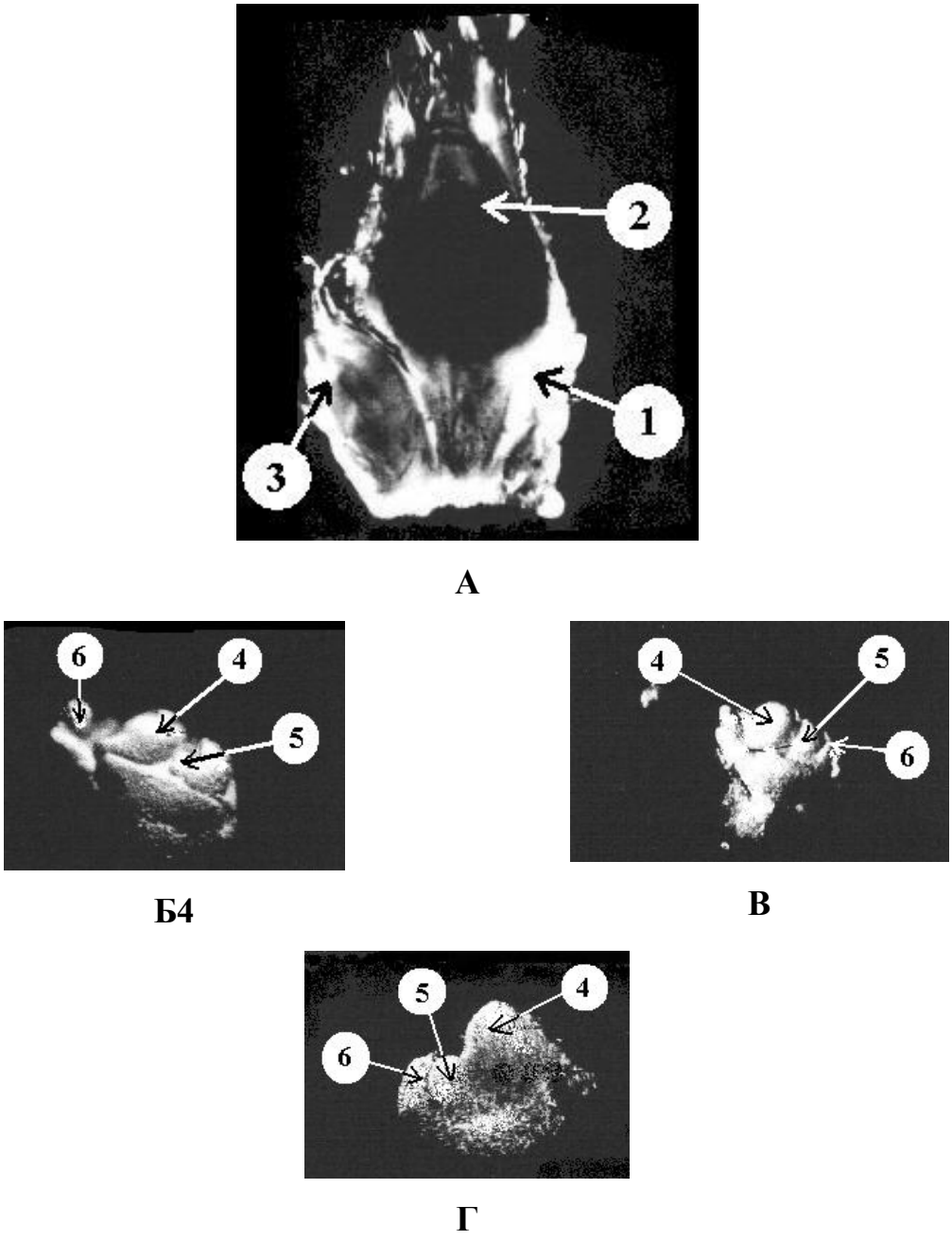

Рис. 3. Зачаткова фаза розвитку столонів *P. reptans*.
Мікрофотографія. Збільшення: А – 50× ; Б, В, Г – 120×.
1 – зачатковий вкорінюючий розетковий пагін; 2 – зачатковий квітконосний пагін; 3 – зачатковий наростаючий кінець столонів; 4 – квітковий горбик; 5 – вегетативний конус наростання, що формує розетковий пагін; 6 – приквітки.

Fig. 3. Rudimentary phase of development of *P. reptans'* runners.
Microphotography. Zoom: A – 50×; Б, В, Г – 120×.
1 – primordial rooted rosette shoot; 2 – primordial flower-bearing shoot ; 3 – primordial runner; 4 – floral primordium; 5 – vegetative apex that forms rosette shoot; 6 – floral bract.

З вегетативних бруньок виростають нові скелетні вегетативні пагони, які протягом 4-5 років наростають моноподіально, а з вегетативно-генеративних бруньок формуються бічні однорічні столони – видозмінені суцвіття, вони не мають власної зони відновлення і не приймають участі в побудові багаторічного тіла материнської

особини. Структура столонів описана Т.І. СЕРЕБРЯКОВОЮ [1981]. Нами описана ембріональна фаза розвитку, вікова і сезонна мінливість столонів в умовах півдня України [ПАВЛОВА, 1983].

Вікові особливості пагоноутворення, будови підземних органів і вегетативного розмноження розглянемо в онтоморфогенезі *P. reptans*. Нами описані вікові групи, виділені етапи і фази морфогенезу та тип біоморф (рис. 6).

Фаза первинного пагону

До цієї фази морфогенезу відносяться проростки, ювенільні та імматурні рослини, вони нерозгалужені. **Проростки** (рис. 4, 7p) з'являються в кінці травня – на початку червня. Проростання надземне, сім'ядолі овальні, перші 2 листки прості, третій-четвертий листки – трійчасті, наступні – п'ятірні. В пазухах асимілюючих листків закладаються вегетативні бруньки. Головний корінь контрактильний, і базальна частина пагону втягується в грунт, і згодом дає початок епігеогенному кореневищу.

У **ювенільних рослин** (рис. 7j) відмирають сім'ядолі. В цій віковій групі продовжується моноподіальне наростання скелетного розеткового пагону, поступово збільшуються розміри листків, кореневища, головного кореня, закладаються перші додаткові корені. В пазухах фотосинтезуючих листків формуються вегетативні бруньки. У ювенільних рослин функціонує скелетний розетковий пагін першого порядку.

У **імматурних рослин** (рис. 7im), порівняно з ювенільними, збільшуються розміри листків, кореневища, головного кореня, ємність і розміри пазушних бруньок. Між цими віковими групами важко провести межу.

Фаза первинного пагону характеризується стрижневокореневими проростками, стрижнедодатковокореневими ювенільними та імматурними рослинами. Особини цієї фази морфогенезу вегетативно нерухливі моноцентричні.

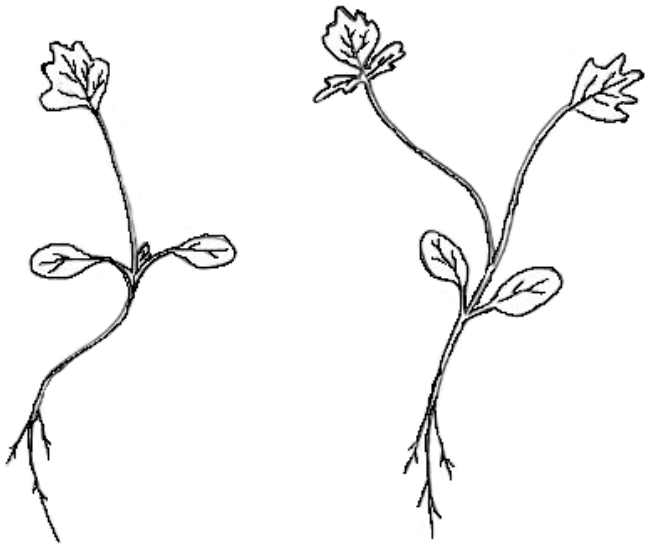

Рис. 5. Проростки *P. reptans*

Fig. 5. Sprouts of *P. reptans*.

А **Б** **В** **Г**

Рис. 6. Вікові групи рослин *P. reptans*

А – молоді вегетативні рослини. Б – молоді генеративні рослини. В – старі вегетативні рослини. Г – сенильні рослини
1 – залишки материнського столону; 2 – столони генеративних рослин; 3 – залишок столону минулого року з 1 вкорінюючим пагоном; 4 – квітконіс; 5 – дочірні вкорінюючи пагони; 6 – наростаючий кінчик столону; 7 – кореневище.

Fig. 6. Age groups in *P. reptans*
А – young vegetative plants. Б – young generative plants. В – old vegetative plants. Г – senile plants.
1 – rests of maternal runner; 2 – runners of generative plants; 3 – rests of previous–year runner with rooted shoot; 4 – flower-bearing stem; 5 – second rooted shoots; 6 – apex of runner; 7 – rhizome.

Фаза столоноутворення на базі первинного пагону

До цієї фази морфогенезу відносяться молоді вегетативні (рис. 5А; рис. 7v) і молоді генеративні (рис. 5б; 7g1) рослини, які вегетативно розмножуються за допомогою столонів-вусів. Структура столонів описана Т.І. СЕРЕБРЯКОВОЮ [1981]. Ембріональна фаза розвитку, вікова і сезонна мінливість столонів в умовах півдня України описана нами [ПАВЛОВА, 1983]. Столон – видозмінене суцвіття, яке виконує функцію насінного і вегетативного розмноження. Столони *P. reptans* симподіальні, кожен членик симподію в зачатковому стані має зачаткову термінальну квітку з 2 приквітками, які в пазухах формують наступні членики симподіального столона.

У **віргінільних** (рис. 7v), або молодих вегетативних рослин починається галуження. В цій віковій групі на епігеогенному кореневищі виділяється 1-2 елементарних пагона з живими вегетативними і відмерлими вегетативно-генеративними бруньками. Функціонує стрижнедодаткова коренева система. В цій віковій групі розпочинається спеціалізоване вегетативне розмноження. Із 1-2 вегетативно-генеративних бруньок розвиваються столони, на яких зачаткові квітки відмирають в ембріональному стані, а бічні вкорінюючи пагони розвиваються нормально. Такі столони виконують функцію тільки вегетативного розмноження.

Прегенеративний період особин насінного походження продовжується 2-3 роки. За цей час формується скелетний моноподіально-розетковий пагін з пазушними моноциклічними столонами, тобто формується система моноподіального пагону.

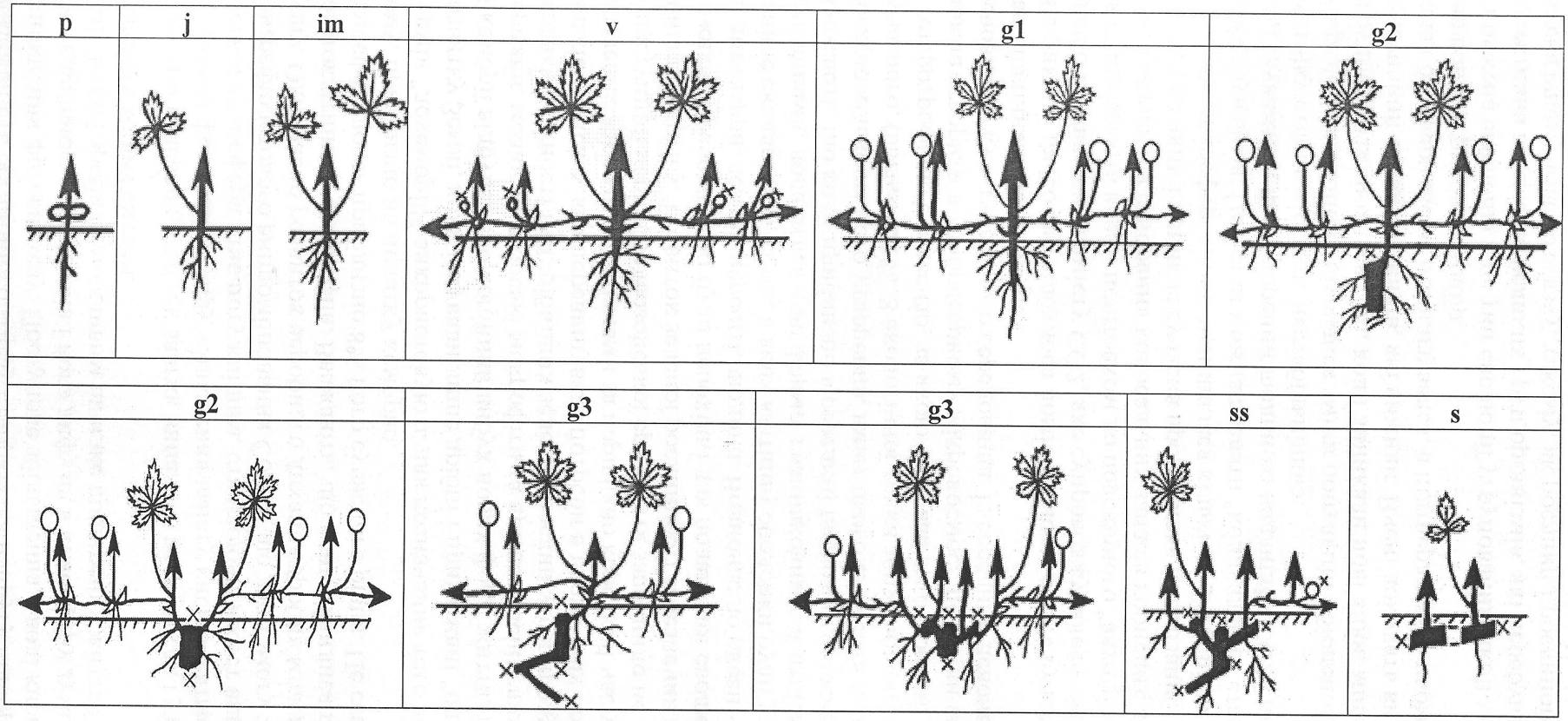

Рис. 7. Схема онтоморфогенезу *Potentilla reptans* (насінний ряд) з поясненнями

Fig. 7. Scheme of *Potentilla reptans* ontomorphogenesis (seminal sequence) with explanations.
Умовні позначення:

– вегетативні моноподіально-розеткові пагони; – квітки; – столони-вуса, видозмінені суцвіття; × – відмираючи частини рослини

Пояснення до рисунку 7:

Вікові групи	**p**	**j**	**im**	**v**	**g1**	**g2**	**g2**	**g3**	**g3**	**ss**	**s**
Етапи морфо-генезу	Стрижне-кореневі нерозталу-жені	Стрижне-додатково-кореневі нерозгалужені		Стрижнедодатково-кореневі зі столонами і скелетними пагонами I порядку		Додатковокореневі зі столонами і скелетними пагонами різних порядків, кореневище вертикальне				Додатково кореневі з короткими столонами в горизонтальними кореневищами	Додатково кореневі нерозгалужені з горизонтальним кореневищем
Фази морфо-генезу	Первинного пагону			Столоноутворення на базі первинного пагону		Столоноутворення і вегетативного розмноження на базі системи скелетних пагонів				Кінець столоноутворення і вегетативного розпаду	Одиночних скелетних пагонів n–порядку
	аклоністи			клоністи							
Тип вегета-тивного розмно-ження	–			Ювенільна партикуляція						Сенильна партикуляція	
						Нормальна партикуляція					
Тип біоморфи	Вегетативно нерухливі моноцентричні			Вегетативно рухливі явно-поліцентричні							Вегетативно нерухливі вторинно-моноцентричні

У **молодих генеративних рослин** (рис. 5б, 7g1) сплячі вегетативні бруньки не розвиваються, і рослини цієї вікової групи теж відносяться до одноосних. У них функціонує скелетний розетковий пагін першого порядку. На кореневищі можна нарахувати 3-4 елементарних пагона. Зберігається головний і додатковий корені, також розвивається 1–2 столона з розвиненими квітконосами і бічними вкорінюючими розетковими пагонами. Столони виконують функцію насінного і вегетативного розмноження. В кінці вегетаційного сезону вони відмирають.

У фазі столоноутворення на базі первинного пагону функціонує скелетний пагін першого порядку і головний корінь з додатковими, відбувається ювенільна партикуляція, рослини явнополіцентричні вегетативнорухливі.

Фаза столоноутворення і вегетативного розмноження на базі системи скелетних пагонів включає зрілі (рис. 7g2) і старіючі (рис. 7g3) генеративні рослини.

Зрілі генеративні рослини – найбільш масивні за своїм розвитком. Верхівкова брунька відмирає після 4–5-річного функціонування у вегетативних, і 7–8-річного у насінних за походженням особин. Після відмирання термінальної бруньки утворюється система скелетних пагонів, виростають бічні вегетативні пагони: один – у насінних, і 1–2 і більше – у вегетативних за походженням особин. У рослин насінного походження відновлення акросиподіальне, а у рослин вегетативного походження – базисимподіальне. В цій віковій групі починається нормальна партикуляція. Більша частина зрілих генеративних рослин складається з 3-4 скелетних розеткових пагонів, з'єднаних кореневищами епігеогенного типу. На останніх в місцях розвитку скелетних пагонів утворюються додаткові контрактильні корені. Вони втягують в грунт кореневище, яке згинається у основи розеткового пагона і обривається. В результаті розетковий пагін з молодими додатковими коренями відділяється від материнської рослини. Такі особини незначно омолоджені, у них більші, порівняно з материнською рослиною, листки і столони.

У зрілих генеративних рослин щорічно розвивається 4–5 багатометамерних столонів, що розвиваються з вегетативно-генеративних бруньок протягом весняно-літньо-ранньоосіннього періоду. Столони виконують функції насінного і вегетативного розмноження (рис. 8).

В середині жовтня у зрілих генеративних рослин *P. reptans* формуються своєрідні короткі столони, за структурою близькі до суцвіть, на них не розвиваються бічні вкорінюючі пагони (рис. 8.3).

У **старіючих генеративних рослин** продовжується партикуляція, що розпочалась у зрілих генеративних рослин. Поступово зменшується омолодження партикул, кількість і сила розвитку додаткових коренів. В цій віковій групі функціонує розгалужена система скелетних моноподіальних пагонів. У рослин розвивається один-два столона з розвиненими квітконосами. На них формується значно менше число члеників симподія, ніж у зрілих генеративних рослин. Поступово послаблюється діяльність кореневої і пагонової систем, і зменшуються розміри рослин.

У фазі столоноутворення і вегетативного розмноження на базі системи скелетних пагонів рослини додатковокореневі зі столонами і скелетними пагонами різних порядків, кореневище вертикальне, крім спеціалізованого вегетативного розмноження столонами (ювенільна партикуляція) відбувається і неспеціалізоване вегетативне розмноження (нормальна партикуляція), в результаті вегетативного розмноження формується клон. Особини вегетативно рухливі явнополіцентричні.

Рис. 8. Схема розвитку різних варіантів столонів протягом вегетаційного періоду у генеративних рослин *P. reptans*.
1, 2 – довгі весняно-літні столони; 1 – „квітучий”; 2 – „не квітучий”; 3 – короткі осінні „квітучі” столони.
а, б – членики симподію з повним циклом розвитку і з бічними вкорінюючи ми пагонами; а – 3-4 вузловий; б, в – двовузлові; в – з неповним циклом розвитку і бічними вкорінюючи ми пагонами; г – ростучий кінець столону.
Кружечки – квітки, стрілки – вкорінюючи пагони, хрестики – відмираючи і недорозвинені зачаткові пагони. Послідовні членики симподіальної осі показані поперемінно білим і чорним.

Fig. 8. Scheme of development in different tipes of runners of generative plants of *P. reptans* within vegetative period.
1, 2 – long spring-sommer runners; 1 – „flowering”; 2 – „not flowering”; 3 – short autumn „flowering” runners.
а, б – parts of a complete developed sympodium with lateral rooted shoots; а – 3-4 node; б, в – two-node; в – with non-complete developed sympodium with lateral rooted shoots; г – growing tip of a runner.
Circles – flowers, arrows – rooted shoots, crosses – died-off and immature primordial shoots.
The sequence of sympodial parts marked with white and black.

Фаза кінця столоноутворення і вегетативного розпаду. До цієї фази морфогенезу відносяться старі вегетативні рослини (рис. 5В, 7ss). У них продовжується розвиток скелетних пагонів із вегетативних бруньок з послідуючою їх партикуляцією і обособленням. У партикул, що відділилися, слабко розвинена коренева і пагонова системи. Скелетні розеткові пагони іноді формують один, рідше 2 столони, які складаються з члеників симподія з неповним циклом розвитку. Верхівкові генеративні бруньки закладаються, але відмирають в зачатковому стані. На столонах формуються слабенькі розеткові пагони, які частіше відмирають в несприятливий період року.

Фаза одиночних скелетний пагонів n–порядку.

До цієї фази морфогенезу відносяться сенильні рослини (рис. 5Г, 7s). У них в результаті партикуляції епігеогенне кореневище розпадається на окремі кусочки, на яких з бруньок відновлення виростають ослаблені вегетативні особини з дрібними листками. Вони протягом кількох років можуть утримувати площу зростання.

Таким чином, в життєвому циклі *P. reptans* виділяється 5 фаз морфогенезу: первинного пагону (p, j, im), столоноутворення на базі первинного пагону (v, g1), столоноутворення і вегетативного розмноження на базі системи скелетних пагонів (g2, g3), фаза кінця столоноутворення і вегетативного розпаду (ss), і фаза одиночних скелетних пагонів n–порядку (s).

У *P. reptans* в онтоморфогенезі проявляються неспеціалізовані типи вегетативного розмноження – нормальна і сенильна партикуляція, в результаті чого рослини мають деяку вегетативну рухливість, і вид може довго утримувати за собою територію. У *P. reptans* є ще й спеціалізоване вегетативне розмноження з глибоко омолодженим вегетативним потомством за допомогою столонів–вусів, видозмінених суцвіть, що виконують функції насінного і вегетативного розмноження.

Типи вегетативного розмноження *P. reptans* ми розглядаємо, як можливі еволюційні кроки розвитку вегетативної рухливості цього виду. Неспеціалізовані типи вегетативного розмноження, вірогідно, виникли еволюційно першими. В результаті нормальної і сенильної партикуляції територія, зайнята видом, поступово заповнюється старіючими особинами, де немає місця для розвитку молодого вегетативного і генеративного потомства. Спеціалізований тип вегетативного розмноження за допомогою столонів-вусів дозволяє виду перейти до нової стратегії життя, забезпечуючи вегетативну рухливість і захоплення нових територій, де розвивається глибоко омолоджене вегетативне потомство. У *P. reptans* вегетативне розмноження домінує над насінним [WOODWALD, JONES, 1984].

Висновки

1. У *P. reptans* 2 типи бруньок: вегетативні і вегетативно-генеративні, відповідно їм функціонує 2 типи пагонів. З вегетативних бруньок розвиваються скелетні поліциклічні полікарпічні пагони різних порядків, які наростають строго ритмічно і на них виділяються вегетативні і вегетативно-генеративні зони галуження, що закономірно чергуються. Цьому чергуванню відповідає зміна генерацій листків: весняно-літня та осінньо-зимова. З вегетативно-генеративних бруньок ростуть бічні однорічні плагіотропні столони, які не мають власної зони відновлення і не приймають участі в побудові багаторічного тіла рослини. Вони виконують функції вегетативного і насінного розмноження.
2. *Potentilla reptans* – літньозимовозелений моноподіально-розетковий стрижнедодатковокореневий, епігеогенно-короткокореневищний, вегетативно-рухливий багаторічник з довгим онтогенезом. В ценопопуляціях є всі вікові групи рослин: проростки, ювенільні, імматурні, віргінільні, молоді, зрілі, старіючі генеративні, старі вегетативні і сенильні.
3. У великому життєвому циклі *P. reptans* існує три типи вегетативного розмноження. Два з них неспеціалізовані і не супроводжуються омолодженням, або з незначним омолодженням вегетативного потомства, третій – спеціалізований з глибоко омолодженим вегетативним потомством. Типи вегетативного розмноження можна розглядати як можливі еволюційні кроки розвитку вегетативної рухливості виду.
4. У великому життєвому циклі *P. reptans* виділяється 5 фаз морфогенезу: первинного пагону (p, j, im), столоноутворення на базі первинного пагону (v, g1), столоноутворення і вегетативного розмноження на базі системи скелетних пагонів (g2,

g3), фаза кінця столоноутворення і вегетативного розпаду (ss) і фаза одиночних скелетних пагонів n-порядку (s).

5. У *P. reptans* по особливостям просторової структури особин проростки, ювенільні і імматурні рослини вегетативно нерухливі моноцентричні; віргінільні, молоді, зрілі, старіючі генеративні і старі вегетативні рослини – вегетативно рухливі явно поліцентричні; сенильні рослини – вегетативно нерухливі вторинно моноцентричні біоморфи.

Список літератури

Высоцкий Г.Н. Ергеня. Культурно-фитологический очерк // Труды Бюро по прикладной ботанике. – Петрогард, 1915. – №10-11. – С. 1113-1443.

Гатцук Л.Е. Содержание понятия «травы» и проблема их эволюционного положения // Проблемы экологической морфологии растений. – М., 1976. – С. 55-130.

Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. – М.: Наука, 1965. – 287 с.

Курбатский В.Н. Род *Potentilla* в горах Южной Сибири: Автореф. дисс. … канд. биол. наук. – Томск, 1984. – 18 с.

Курбатский В.Н. Анатомическое строение черешка сибирских видов *Potentilla* и близких родов Dasiphora и Comarum // Труды VII международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. – Москва, 2004. – С. 138-139.

Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. – М.: Наука, 1981. – 94 с.

Любарский Е.Л. Экология вегетативного размножения высших растений. – Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1964. – 163 с.

Павлова Н.Р. Вегетативная подвижность некоторых моноподиальных лапчаток (*Potentilla* L., Rosaceae) // Бюлл. МОИП. Отд. биологии. – 1983. – Т. 88, вып. 5. – С. 70-81.

Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних растений в луговых ценозах / Труды БИН АН СССР. – Серия 3. Геоботаника. – М., Л.: 1950. – 204 с.

Работнов Т.А Некоторые вопросы изучения ценотических популяций // Бюлл. МОИП. Отд. биологии. – 1969. – Т. 74, вып. 1. – С. 141-149.

Растительные ресурсы СССР. /отв.ред. П.Д. Соколов. – 30. Род *Potentilla* L. – Лапчатка. – С. 67-68.

Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. – М.: Советская наука, 1952. – 391 с.

Серебряков И.Г. Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений // Бюлл. МОИП. Отд. биологии. – 1955. – Т. 60, вып. 3. – С. 71-91.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. – М.: Выс. школа, 1962. – 378 с.

Серебряков И.Г. Сравнительный анализ некоторых признаков ритма сезонного развития растений различных ботанико-географических зон СССР // Бюлл. МОИП. Отд. биологии. – 1964. – Т. 69, вып. 5. – С. 62-73.

Серебрякова Т.И. Об основных архитектурных моделях травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюлл. МОИП. Отд. биологии. – 1977. – Т. 82, вып. 5. – С. 112-128.

Серебрякова Т.И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих трав: структура, спектры и эволюция. – М., 1981. – С. 161-179.

Серебрякова Т.И., Павлова Н.Р. Побегообразование, ритм развития и вегетативное размножение в секции *Potentilla*, рода *Potentilla* L. (Rosaceae) // Ботан. журн. – 1986. – Т. 71, №2. – С. 154-167.

Степанова А.В. Строение вторичной ксилемы многолетних побегов травянистых лапчаток в связи с проблемой древесности и травянистости / Труды VII международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. – Москва, 2004. – С. 233.

Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б. и др. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений. – М., 1976. – С. 13-43.

Толмачева Т.Н. Морфология листьев лапчаток (*Potentilla, Rosaceae*) юга Дальнего Востока России, явление гетерофилии / Труды VII международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. – Москва, 2004. – С. 244.

Чевтаева В.А. Виды рода с пальчатыми листьями из Памиро-Алая (систематика, география, анатомия, палинология и цитология): Автореф. дисс. … канд. биол. наук. – Душанбе, 1982. – 18 с.

Шафранова Л.М. О некоторых путях перехода от кустарников к травам в роде лапчатка (*Potentilla* L.): Автореф. дисс. … канд. биол. наук. – Москва, 1970. – 30 с.

ШАЛЫТ М.С. Партикуляция у высших растений // Проблемы современной ботаники. – М., 1965. – т. 2. – С. 117-122.

ЩЕРБИНА Н.П. К вопросу о морфофизиологической характеристике и дислокации некоторых видов лапчаток: Автореф. дисс. … канд. биол. наук. – Москва, 1972. – 14 с.

ЮЗЕПЧУК С.В. Род лапчатка – *Potentilla* L. // Флора СССР. – М., Л., 1941. – Т. 10. – С. 78-223.

ELIÁŠ P. A new classification of communities dominated by *Potentilla reptans* L. antropogenis habitatis of western Slovata // Floris.geobot. et phytotaxon. – 1978. – Vol. 13, N4. – S. 371-379.

SCHARFETTER R. Biographien von Pflanzensippen. – Wien: Springer-Verlag, 1953. – 546 s.

WARMING E. Uber perenne Gewachse // Bot. Sentralblatt. – 1884. – Bd. 18, N19. – S. 16-22.

WOODWARD F., JONES N. Growth studies of selected plant species with well-defineol European distributions. Field observations and computer simulations on plant life cycles at two altitudes // J. Ecol. – 1984. – Vol. 72, N3. – P. 1019-1030.

WOLF Th. Monographic der Gattung Potentilla / Bibliotheca Botanica, Stuttgart. 1908. – 694 s.

Рекомендує до друку
О.Є. Ходосовцев

Отримано 13.04.2009 р.

Адреса автора:
Н.Р. Павлова
Херсонський державний університет
вул. 40 років Жовтня, 27
Херсон, 73000
Україна

Author's address
N.R. Pavlova
Kherson State University
27, 40 rokiv Zhovtnya str.
Kherson, 73000
Ukraine