

УДК 581.84:582.675.1

Новіков А.В.

**ВИСОТНА ОБУМОВЛЕННІСТЬ СТРУКТУРИ
СУЦВІТТЯ *ACONITUM VARIEGATUM* L.
(RANUNCULACEAE)**

Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів,
e-mail: novikoffav@gmail.com

Ключові слова: *Aconitum*, суцвіття, морфологія, висотність

Рід *Aconitum* L., що нараховує більш як 300 видів [3], широко представлений як у бореальній, так і у субарктичній частинах Євразії та Північної Америки. Його представники – це переважно мезофіти, що, загалом мають досить широку амплітуду реакцій на екологічні чинники, зокрема щодо рівня освітленості, вологості та висотності місцезростання. До останніх належать представники секції *Camarum* DC., зокрема *A. variegatum* L. Одним з найцікавіших екологічних факторів, що знаходить своє вираження в організації їх тіла, є висотність зростання. Проте спеціальні дослідження щодо морфології суцвіття представників роду загалом та екологічної обумовленості його структури зокрема відсутні. Натомість, представленні дані є фрагментарними та неповними [1, 4].

Матеріали та методи

Дослідження проводились протягом 2008-2009 рр. на базі Державного природознавчого музею НАН України (м. Львів) та Ботанічного саду Ягеллонського університету (м. Краків, Польща). Для досліджень використовувався гербарний матеріал з гербарію Інституту ботаніки Ягеллонського університету (KRA). Проаналізовано 145 гербарних зразків. Дослідження проводились за стандартними метричними методиками, зокрема вимірювались довжина міжвузль та щільність розміщення структурних елементів суцвіття, а також ступінь його розгалуженості. Використовувались біокуляри PZO NSK та Nikon SM2800.

Формалізовані схеми наведені для трьох відібраних екземплярів *A. variegatum* subsp. *variegatum*:

1) Poland, Silesian Upland, Dąbrowa Górnicza, Park Zielona, <400 m a.s.l.; leg., det. J. Mitka, 15.09.2002 (KRA 0319067);

2) Rep. Česka, Králický Snežnik, potok Moravka; 700-750 m a.s.l.; leg., det. J. Mitka, 08.08.2002 (KRA 0319058);

3) Tatry, Krokiew od strony Kuźnic; Młodnik, skaliste murawy, 1150 m a.s.l.; leg. B. i S. Pawłowsky, 17.08.1965; det. J. Mitka, 24.02.2005 (KRA 0122066).

Результати досліджень та їх обговорення

A. variegatum є характерним європейським монтанним видом, який представлений у Західних та Південних Карпатах, проте, ймовірно може зростати і на території Східних Карпат, хоча тут його локалітети на сьогоднішній день не відомі [3]. Цей вид зростає на різних висотах і приурочений переважно до відкритих добре освітлених ділянок. Зокрема, трапляється як компонент високогірних трав'яних угруповань, на узліссях та вздовж потоків, інколи інтродукується як декоративна рослина на присадибних ділянках. На генеративній стадії – це прямостоячі, напіврозеткові рослини з добре вираженим термінальним суцвіттям.

Для *A. variegatum*, як і для більшості представників роду, характерне складне фрондо-брактеозне китицеподібне суцвіття відкритого типу (рис. 1). На основній осі суцвіття розташовані бічні осі другого порядку, які поступово у акропетальному напрямку заміщуються поодинокими квітками, що розташовуються на видовжених квітконіжках. Бічні осі другого порядку та квітки, що заміщують їх, а також осі третього порядку та відповідні квітки, розташовані почергово з кроком спіралі $1/3$. Ця спіраль, як на основній осі, так і на осях другого порядку, є лівозакрученою. Інколи в межах спіралі на основній осі та на осях другого порядку спостерігається помітне видовження окремих міжвузль. Таке непропорційне подовження міжвузль не має закономірного характеру і трапляється спорадично. Проте, завжди знизу або зверху видовженого міжвузля є також непропорційно вкорочене, а спільна довжина цих двох міжвузль приблизно однакова з довжиною двох типових міжвузль. Таким чином, такі випадки видовження міжвузль слід розглядати радше як онтогенетичні відхилення.

При основі бічних осей та при основі квітконіжок окремих квіток розташовано по одній приквітці. Приквітки при основі суцвіття мають виражений фрондозний характер, є 5-роздільними і диференційовані на черешок та листкову пластинку. Ці приквітки є подібними за розмірами та формою до типових асиміляційних листків середини стебла, що розміщуються нижче. Проте, поступово в акропетальному напрямку вони спрощуються за своєю структурою і поблизу верхівок суцвіття стають сидячими однопластинковими ланцетоподібними структурами, подібними вже за розмірами та формою до приквіточок.

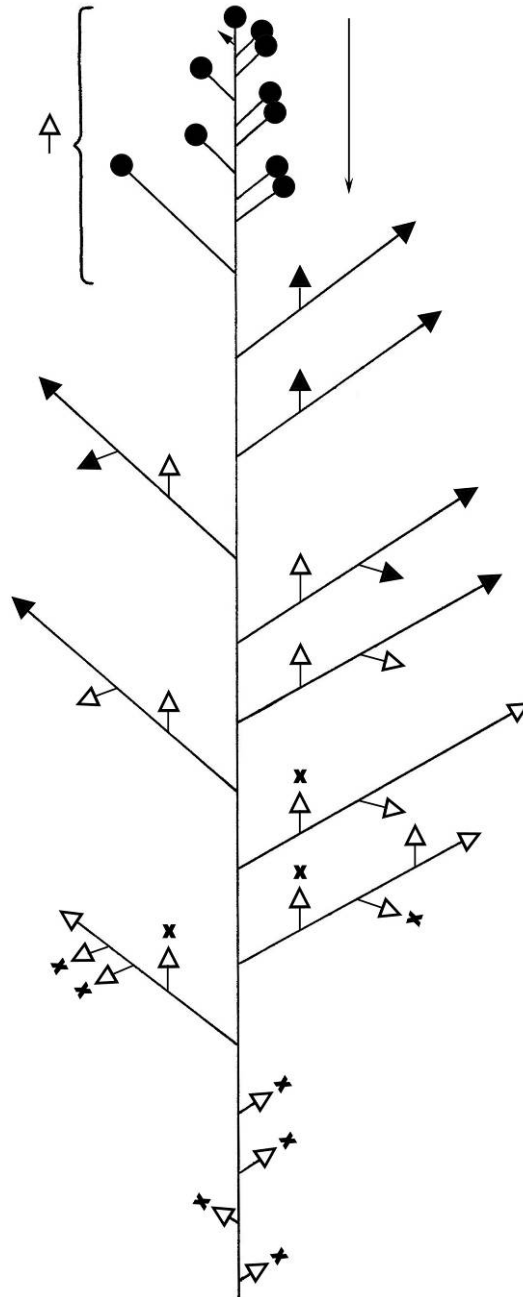


Рис. 1. Загальна організація суцвіття *A. variegatum*. Редуковані частини суцвіття позначені хрестиком, напрям розпускання квіток позначено стрілкою, розквітлі частини затушовано, апекс позначено стрілкою.

Спрощення структури приквіток полягає не лише у редукції елементів листової пластинки та черешка, але і у редукції їх провідної системи. Якщо при основі суцвіття у черешок приквітки входить по 6-8 провідних пучків, що розташовуються радіально навколо його центральної порожнини, то на вищих рівнях суцвіття в черешок вже входить три провідні пучки, що розташовуються

дорзвивентрально, оскільки центральна порожнина відсутня. Окрім того, провідна система листкової пластинки також спрощується. На нижніх рівнях суцвіття вона являє собою сильно розгалужену замкнену сітку, що зникається біля верхівки листкової пластинки, поблизу гідатоци. Натомість у приквітках поблизу верхівки суцвіття провідна система може бути представлена трьома паралельними провідними пучками, що не анастомозують, або ж навіть одним з них.

На самих квітконіжках, вище від їхньої середини розташовано по парі приквіточок, що розміщуються супротивно, або ж з незначним зміщенням одна відносно одної. Зміщення приквіточок одна відносно іншої є доволі типовим явищем для представників роду і в окремих випадках, зокрема у таких видів як *A. lasiocarpum* (Rchb.) Gáyer, *A. x gayeri* Starmühl., *A. stoerkianum* Rchb. та *A. x pawlowskii* Mitka et Starmühl., може сягати 3 мм. В такому випадку приквіточки розташовуються почергово. Для всіх наведених вище видів характерне велике та розлоге суцвіття з вираженими бічними осями при основі. Натомість для високогірних видів з компактними щільними суцвіттями, таких як *A. bucovinense* Zapał., *A. firmum* Rchb. та *A. x czarnohorensse* (Zapał.) Mitka, зміщення приквіточок майже не характерне і трапляється дуже рідко. Таким чином, імовірно, явище зміщення приквіточок можна пояснити загальним видовженням міжвузль суцвіття. Для *A. variegatum* зміщення приквіточок трапляється доволі рідко навіть серед екземплярів низинних місцезростань і не перевищує 2 мм. Воно має місце переважно на особливо довгих квітконіжках верхніх квіток суцвіття, що розміщуються безпосередньо на його основній осі. Значних варіацій у самій формі та розмірах приквіточок, відповідно до розташування у суцвітті, не спостерігається, хоча вони дещо зменшуються у акропетальному напрямку. У всіх випадках приквіточки *A. variegatum* – це ланцетовидні сидячі морфоструктури, довжиною близько 5-7 мм.

Квітки розпускаються у базипітальному напрямку, як в межах основної осі суцвіття, так і у межах бічних осей. При цьому порядок зацвітання окремих квіток є доволі складним. Спершу зацвітає верхня квітка суцвіття, за нею кілька розташованих нижче, а тоді зацвітає верхня квітка найближчої бічної осі. Далі зацвітання квіток бічних осей та решти квіток основної осі відбувається паралельно, від чого може скластися хибне враження про його двонапрявленість. Натомість квітки, що розташовуються на осях третього порядку поблизу основи суцвіття, можуть так і залишатися на стадії бутонів та не зацвітати взагалі.

Таким чином, розглянувши загальну організацію суцвіття *A. variegatum* та зробивши наголоси на окремих її особливостях, слід перейти до екологічної її зумовленості відповідно до висотності зростання. Як вже згадувалось, цей вид має доволі широку амплітуду висотності, що знаходить відображення у організації його тіла. Зокрема було встановлено, що зі збільшенням висоти над рівнем моря зростає загальна щільність суцвіття, тобто вкорочуються міжвузля та зменшується кількість та ступінь розгалуження його бічних осей. Для рослин, що зростають в субальпійському та верхньому монтанному поясах [2] характерне невисоке, до 50-60 см, прямостояче стебло та коротке щільне суцвіття, загальна кількість квіток в якому може не перевищувати 10. Бічні осі в такому суцвітті відсутні взагалі, а довжина міжвузель не перевищує 2 см. В той же час довжина квітконіжок може сягати 4 см, що зумовлено необхідністю винести квітки над рівнем густо розміщеного листя. Цікавим є той факт, що приквітки, які поступово спрощуються у акропетальному напрямку, навіть поблизу верхніх квіток можуть мати черешок та розділену листкову пластинку. Тобто, вони не досягають максимального ступеня редуції. Приквіточки у таких рослин, враховуючи загальну щільність суцвіття, розташовуються супротивно. У такому випадку суцвіття є простою китицею, оскільки розгалужені бічні осі просто не розвиваються. Такі рослини зростають переважно серед злакового високотрав'я, а їх суцвіття незначно виноситься над загальним рівнем трав'яного покриву, що захищає їх від дії таких несприятливих факторів як буревії та грози. Лише в рідких випадках, коли рослина зростає серед кам'янистих розсипів і, відповідно є захищеною від поривів вітру, її суцвіття може мати при основі 1-2 небагатоквіткові бічні осі (рис. 2 А).

Натомість рослини, що зростають дещо нижче, на висотах до 1000 м н.р.м., а також на узліссі та серед чагарникових угруповань, мають більшу загальну висоту пагона. Їх висота може сягати 80-90 см, а суцвіття при основі має кілька, переважно не більше п'яти, бічних осей другого порядку. Осі третього порядку тут переважно не розвиваються, або ж є недорозвинутими. Загальна кількість квіток в такому суцвітті, відповідно, є більшою і становить від одного до двох десятків. Міжвузля, які поблизу верхівки суцвіття мають довжину не більше 2 см, поступово видовжуються донизу і поблизу його основи сягають 4-5 см. Приквітки поблизу верхівки суцвіття набувають виражено брактеозного характеру, хоча за розмірами все ще перевищують приквіточки. Натомість самі приквітки в окремих випадках можуть бути зміщені одна відносно одної, але не більше ніж

на 1 мм. Такі рослини вже мають типове складне китецеподібне фрондобрактеозне суцвіття і візуально відрізняються від високогірних екземплярів, що часто призводить до неправильного їх визначення (рис. 2 Б).

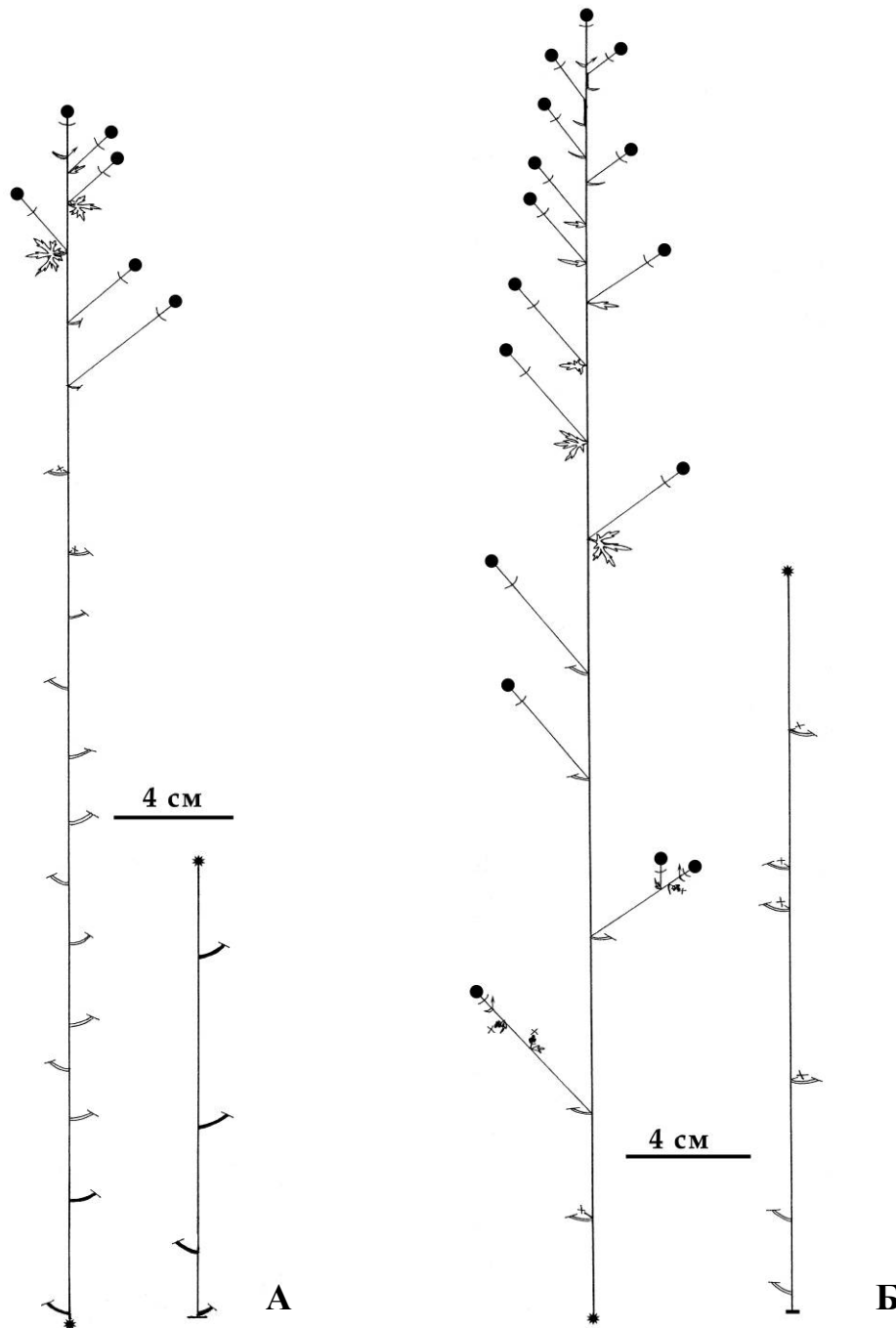


Рис. 2. Структура суцвіття 3-го (KRA 0122066) (А) та 2-го (KRA 0319058) (Б) екземплярів. Редуковані частини суцвіття позначені хрестиком.

До третього типу належать рослини, що зростають на нижчих висотах, зокрема поблизу гірських потоків, які протікають у

заглибленнях, а також ті, що інтродукуються на присадибних ділянках. Такі рослини в силу різних причин мають значно більшу загальну висоту, яка може перевищувати 1 м, та багатоквіткове сильно розгалужене суцвіття. Зокрема рослини, що ростуть вздовж потоків мають значно більші розміри, оскільки тут трав'яний ярус є значно вищим. Окрім того, часто береги потоків є похилими і рослини зростають також під певним нахилом, що зумовлює деяке викривлення осей суцвіття. Рослини, що інтродукуються на присадибних ділянках, зокрема ті, що були відібрані з високогірних місцезростань, також розвиваються значно краще, оскільки позбавлені впливу більшості негативних факторів і мають кращі умови живлення. В загальному, кількість квіток в суцвіттях таких рослин *A. variegatum* перевищує 30 одиниць, а кількість бічних осей другого порядку, на яких розвиваються повноцінні квітки, сягає 10. На нижніх рівнях суцвіття тут присутні осі третього порядку, які також несуть повноцінні квітки. Міжвузля в такому суцвітті поблизу його верхівки мають довжину до 2 см, а поблизу його основи – близько 5 см. Саме суцвіття є виражено фрондо-брактеозним (рис. 3).

Саме на суцвіттях останньої групи рослин добре простежується інша особливість їхньої організації, пов'язана з їх вертикальною структурою, оскільки такі суцвіття є функціонально завершеними і реалізують в собі весь потенціал (рис. 1, 3). Зокрема, добре простежується їхня модульність, оскільки поблизу верхівки можна виділити елементарний модуль, що утворений групою поодинокі розташованих квіток, який нижче повторюється вже як бічні осі другого порядку, а поблизу основи суцвіття – як осі третього порядку. Окрім того, добре помітно, що суцвіття поступово ускладнюється у базипітальному напрямку, а досягнувши певного моменту, переважно це є 5-7 осей другого порядку, починає спрощуватись шляхом поступової редукції бічних осей. Тобто, спершу редукуються осі третього порядку, а на їх місці лишаються приквітки з недорозвинутими бруньками. Потім зменшується кількість поодинокі квіток на осях другого порядку, вкорочуються їх квітконіжки та міжвузля, єдиною повноцінно розвинутою квіткою лишається лише верхівкова. Нижче відбувається різка редукція осей другого порядку, що деякий час, не більше 5 вузлів, зберігаються в пазухах листків у вигляді рудиментарних бруньок.

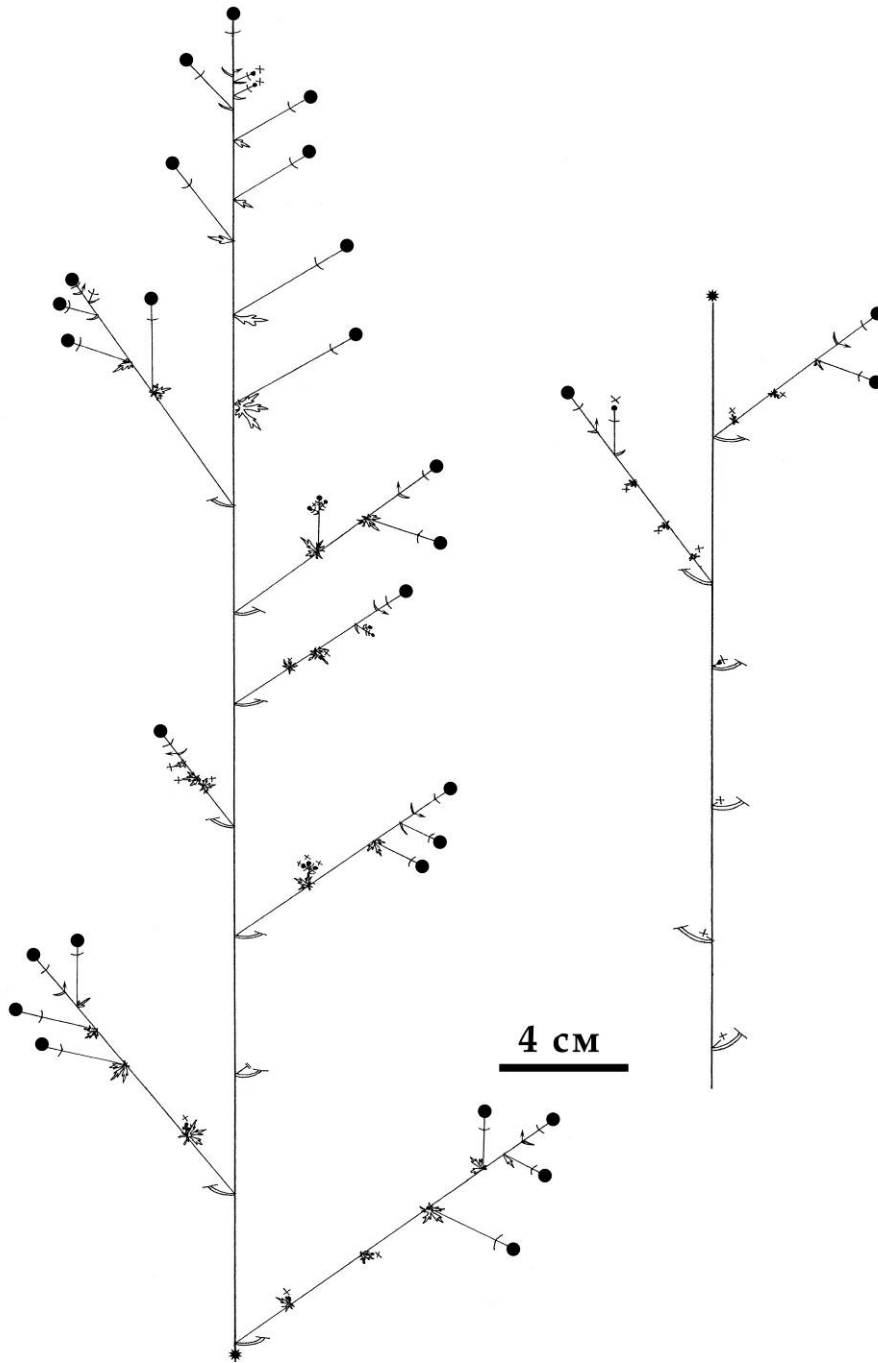


Рис. 3. Структура суцвіття 1-го екземпляра (KRA 0319067). Редуковані частини суцвіття позначені хрестиком.

Серед інших спільних закономірностей організації суцвіття *A. variegatum* слід виділити поступове видовження, а потім знову вкорочення його міжвузль у акропетальному напрямку. Співвідношення довжин міжвузль для трьох зразків наведено на діаграмі (рис. 4). На цій діаграмі також добре видно, що непропорційне видовження міжвузль має спорадичний характер і не проявляє жодних закономірностей. Окрім того, на рис. 3 можна

побачити, що інколи може пригнічуватися розвиток цілих осей другого порядку, що також є радше онтогенетичним відхиленням.



Рис. 4. Відношення довжин міжвузль у трьох екземплярів *A. variegatum*, розпочинаючи від верхівки суцвіття.

Висновки

1) Встановлено, що для *A. variegatum* характерне складне відкрите фрондо-брактеозе китицеподібне суцвіття з базипітальним напрямком зацвітання;

2) Виявлено, що серед основних особливостей організації суцвіття даного виду є його модульна організація та наявність значного числа бічних осей, що розвиваються у випадку сприятливих умов зростання;

3) Встановлено, що структура суцвіття дослідженого виду безпосередньо залежить від висотності зростання конкретного екземпляру.

Подяки

Робота була виконана в межах програми стипендії Фонду королеви Ядвіги Ягеллонського університету (м. Краків, Польща) протягом лютого 2009 р. Автор висловлює щирі подяки всім працівникам гербарію Інституту ботаніки Ягеллонського університету (KRA) та доктору Й. Мітці за люб'язно наданий матеріал, а також всім працівникам бібліотеки вищезгаданого інституту за наданий доступ до фондів.

ЛІТЕРАТУРА

1. Кузнецова Т.В., Пряхина Н.И., Яковлев Г.П., Соцветия. Морфологическая классификация. – СПб.: Изд-во хим.-фарм. ин-та., 1992. – 126 с.
2. Mirek Z. Zasięgi wysokościowe roślin naczyniowych w Karpatach i ich klasyfikacja // Wiadomości botaniczne. – 1989. – 33 (2). – S. 57-64.
3. Mitka J. The genus *Aconitum* L. (Ranunculaceae) in Poland and adjacent countries: A phenetic-geographic study. – Krakow: Inst. of botany of the Jagell. Un-ty, 2003. – 204 p.
4. Weberling F. Morphology of flowers and inflorescences. – Cambridge: Cambridge University Press, 1992. – 405 p.

А.В. Новиков

**ВЫСОТНАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ СТРУКТУРЫ СОЦВЕТИЯ
ACONITUM VARIEGATUM L. (RANUNCULACEAE)**

Ключевые слова: *Aconitum*, соцветие, морфология, высотность

В работе представлены результаты изучения структуры соцветия *Aconitum variegatum* с учётом фактора высотности произрастания. Было установлено, что структура соцветия зависит от высоты локалитетов над уровнем моря и упрощается с ее увеличением. Такое соцветие описано как сложное кистевидное открытое фрондо-брактеозное с базипетальным типом зацветания.

A.V. Novikoff

**ALTITUDE - DEPENDENT INFLORESCENCE STRUCTURE OF
ACONITUM VARIEGATUM L. (RANUNCULACEAE)**

Keywords: *Aconitum*, inflorescence, morphology, altitude

The article presents the results of investigating the effect of altitude on the *Aconitum variegatum* inflorescence structure. It has been determined that the inflorescence structure is conditioned by a locality altitude and becomes simpler at higher altitudes. The inflorescence developed under high-altitude conditions is described as an open frond-bracteal compound racemule with a basipetal type of flowering.