

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ  
Центральний ботанічний сад ім. М.М.Гришка

*На правах рукопису*

ПРОКОПІВ  
Андрій Іванович

УДК [581.84.581.43] : 582.396.2

АНАТОМІЧНА ОРГАНІЗАЦІЯ КОРЕНІВ  
І СТРУКТУРА ПАГОНОВИХ СИСТЕМ ТИРЛИЧІВ  
(GENTIANA L., GENTIANACEAE JUSS.)

03.00.01 - Ботаніка

А в т о р е ф е р а т  
дисертації на здобуття наукового ступеня  
кандидата біологічних наук

Київ - 1997

58



Дисертацією є рукопис

Робота виконана на кафедрі ботаніки Львівського державного університету ім. І.Франка

Науковий керівник: доктор біологічних наук, доцент С.О.Волгін

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук, професор В.І.Чопик  
доктор біологічних наук, професор Є.Л.Кордюм

Провідна установа: Інститут екології Карпат НАН України

Захист дисертації відбудеться "28" березня 1997р. на засіданні Спеціалізованої вченої ради КО1.82.01 при Центральному ботанічному саду ім.М.М.Гришка НАН України за адресою: 252014, м. Київ, вул. Тімірязєвська, 1.

З дисертацією можна ознайомитися у бібліотеці Центрального ботанічного саду ім. М.М.Гришка НАН України

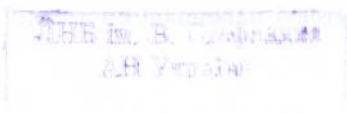
Автореферат розісланий "27" лютого 1997р.

Вчений секретар  
Спеціалізованої вченої ради  
кандидат біологічних наук

Г.М.Музичук

**Актуальність теми.** До основних проблем сьогодення належить охорона біологічної різноманітності та раціональне використання ресурсів флори світу і України зокрема (Чопик, 1978; Червона книга України, 1996). Вирішення цієї проблеми вимагає пізнання специфік адаптивних стратегій окремих видів рослин, які на рівні організму структурно виявляються в анатомо-морфологічних особливостях вегетативних органів, закономірностях процесів наростання пагонових і кореневих систем. Вивчення життєвих форм і моделей пагоноутворення створює основу для з'ясування адаптивної стратегії рослин (Серебряков, 1962; 1964; Голубев, 1968; Серебрякова, 1985; Зиман, 1985; Берко, 1993), але поза увагою дослідників часто залишається структура і особливості кореневої системи (Uhlarz, 1982; Hagemann, 1983; Серебрякова, 1985), в першу чергу анатомічної будови коренів, що її складають. Актуальність вибору роду *Gentiana* як об'єкта дослідження визначається високими декоративними якостями видів, які постійно намагаються ввести в культуру (Раздорская, 1935; Wilkie, 1950; Борисова, 1959а, б; Bartlett, 1975; Туманян, 1979; Encke, Buchheim, Seybold, 1980; Demuth, Forstreuter, Weber, 1989) і тим, що багато тирличів є джерелом цінної лікарської сировини (Guyot, 1916; Борисова, 1957; Ивашин, 1976; Крысь, 1972), але, одночасно, знаходяться під загрозою зникнення і підлягають охороні (Чопик, 1978; Заверуха, Андриенко, Протопопова, 1983; Красная книга СССР, 1984; Стойко, Андрощук, 1987; Червона книга України, 1996).

**Мета досліджень.** В роботі поставлено за мету, на модельних об'єктах з'ясувати закономірності організації системи вегетативних органів тирличів, які визначають своєрідність адаптивних стратегій різних представників роду *Gentiana* на рівні організму.



**Основні завдання досліджень:**

- дослідити моделі пагоноутворення тирличів на основі вивчення будови і ритміки розвитку пагонів, їх морфо-функціональної диференціації в пагоновій системі, динаміки формування останньої;

- вивчити типи анатомічної організації коренів, послідовність онтогенетичних змін системи їх покривних тканин, зв'язок будови коренів і моделей пагоноутворення в системах вегетативних органів різних видів *Gentiana*.

**Наукова новизна і теоретична цінність роботи.** Встановлений новий для покритонасінних тип покривної тканини, визначений спосіб її виникнення та місце в системі покривних тканин коренів тирличів. Для роду *Gentiana* створені нові класифікації типів організації системи покривних і захисних тканин кореня, загальної анатомічної організації скелетних коренів, моделей пагоноутворення. Визначені стратегії різних груп видів у створенні запасів поживних речовин і, пов'язані з ними, особливості організації системи вегетативних органів.

**Теоретичне значення роботи** полягає у встановленні можливостей формування вторинних покривних тканин покритонасінних не лише на основі тангентальних поділів клітин бічних меристем, але й з використанням моделі дилатаційних антиклінальних поділів клітин периферійних тканин (перициклу і вторинної флоєми). Запропоновані принципи встановлення груп та варіантів моделей пагоноутворення і їх класифікація можуть бути використані для створення більш детальної та універсальної типології стратегій росту трав'янистих покритонасінних. Порівняння моделей пагоноутворення за ступенем морфо-функціональної диференціації пагонів дає об'єктивний критерій рівня еволюційної просунутості пагонової системи.

**Практичне значення роботи.** Прикладне значення роботи полягає в обґрунтуванні, на основі анатомо-морфологічних особливостей вегетативних органів, вразливості тирличів до зміни біотичних і абіотичних умов в місцях їх зростання. Виявлені ознаки анатомії коренів тирличів можуть бути використані у фармакогнозії для експертизи рослинної сировини. Матеріали дисертації включені в лекційні курси з ботаніки та екологічної анатомії рослин, що читаються студентам біологічного факультету Львівського державного університету ім. І.Франка.

**Основні положення, що виносяться на захист:**

1. Модель онтогенетичних і еволюційних перетворень системи покривних і захисних тканин коренів у роді *Gentiana*.
2. Класифікація коренів тирличів за ступенем і характером їх спеціалізації до функції запасання поживних речовин.
3. Класифікація моделей пагоноутворення тирличів і підходи до оцінки рівня їх еволюційної просунутості.
4. Класифікація систем вегетативних органів тирличів за стратегією структурної адаптації до накопичення поживних речовин, необхідних для щорічного відновлення надземних частин тіла і розвитку генеративних пагонів.

**Апробація роботи.** Результати проведених досліджень доповідались на VIII Московській нараді з філогенії рослин (Москва, 1991), на міжнародному симпозіумі "Рідкісні та зникаючі види рослин, їх охорона і відновлення" (Польща, Люблін, 1994), на міжнародній конференції "Вивчення онтогенезу рослин природних та культурних флор у ботанічних закладах Євразії" (Київ-Львів, 1994), на конференції молодих вчених і спеціалістів "Актуальні питання ботаніки і екології" (Харків, 1996), а також на щорічних наукових конференціях Львівського державного університету ім. І.Франка (Львів, 1991-1996). Дисертація

апробована на розширених засіданнях кафедри ботаніки Львівського державного університету ім. І.Франка і відділу природної флори Центрального ботанічного саду ім. М.М.Гришка НАН України. За її матеріалами опубліковано 6 робіт (3 наукові статті та 3 тези доповідей на наукових конференціях та симпозіумах).

**Структура та обсяг роботи.** Дисертація складається із вступу, 7 розділів, висновків, списку цитованої літератури, що включає 214 джерел. Її текст викладений на 260 сторінках, з яких основного тексту 147 сторінок і 82 сторінки рисунків з підписами до них та 3 таблиці. В додатку міститься список використаних у тексті назв видів та їх авторів.

## ЗМІСТ РОБОТИ

### Розділ 1. ІСТОРИЯ ТАКСОНОМІЇ РОДУ *GENTIANA* L.

Родина *Gentianaceae* у складі порядку *Gentianales* відноситься до підкласу *Lamiidae* класу дводольних (Ehrendorfer, 1983; Goldberg, 1986; Тахтаджян, 1987). Більшість видів тирличевих належить до роду *Gentiana* L, об'єм якого по-різному трактувався різними авторами, що пов'язано як з недостатньою вивченістю об'єднаних в ньому видів, так і зі складністю визначення родових меж, обумовленою особливостями еволюції тирличевих, які утворюють численні паралельні ряди конвергентних форм (Sharfetter, 1953; Дыренков, Жемадукова, 1987; Зуев, 1991).

Проаналізовані роботи з таксономії та філогенії роду *Gentiana*. В нашій роботі прийнятий об'єм і систематичний поділ роду *Gentiana* за Хо і Ліу (Ho, Liu, 1990), який в основному відповідає підроду *Eugentiana* в першій філогенетичній системі Кузнецова (Кузнецов, 1894; Kuznezow, 1895). Рід *Gentiana* включає 15 секцій з 361 видом. В роботах систематиків переважно використовувалися габітуальні ознаки вегетативного тіла, але детальний аналіз моделей пагоноутворення Т.І.Серебряковою (1979) показав

високу інформативність ознак, пов'язаних зі способами наростання та відновлення пагонів, механізмами формування габітуально подібних життєвих форм. Спроба Хо і Ліу (Ho, Liu, 1990) використати в систематиці тирличів новий комплекс ознак реалізована, в основному, на рівні описової, а не порівняльної морфології, тому що лише у незначній кількості видів моделі пагоноутворення вивчені детально.

## Розділ 2. ІСТОРІЯ АНАТОМО-МОРФОЛОГІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ ВЕГЕТАТИВНИХ ОРГАНІВ ТИРЛИЧІВ

### 2.1. Основні підходи до вивчення систем вегетативних органів рослин

Для характеристики і класифікації життєвих форм рослин найширшого розповсюдження набрали підходи К.Раункієра (Raunkiaer, 1934) та І.Г.Серебрякова (1962). Т.І.Серебрякова (1977) успішно використала концепцію архітектурних моделей дерев (Halle, Oldeman, 1970) для аналізу пагонових систем трав'янистих рослин із застосуванням терміна "модель пагоноутворення" і виділила 4 основні моделі на основі критеріїв, апробованих у дослідженнях різних таксонів (Серебрякова, Петухова, 1978; Серебрякова, 1979, 1983; Петухова, 1980; Серебрякова, Богомолова, 1984; Зиман, 1985; Берко, 1993). Основними ознаками моделей пагоноутворення трав є структура, напрям і ритміка росту, метамерна структура окремих пагонів, спосіб їх галузнення і наростання системи пагонів в цілому. При аналізі життєвих форм і моделей пагоноутворення структура і особливості кореневих систем часто залишаються поза увагою дослідників (Uhlarz, 1982; Hagemann, 1983; Серебрякова, 1985), що пов'язано як із суто методичними складностями вивчення підземних органів рослин, так і з об'єктивно слабшою морфологічною диференціацією коренів у порівнянні з пагонами.

## 2.2. Морфологічні дослідження вегетативних органів тирличів

Життєва форма і динамічна структура пагонової системи детально описані лише в одиничних видів тирличів, а повний життєвий цикл - тільки у *G. lutea*. Класифікація типів пагонових систем видів роду розроблена на основі критеріїв, пов'язаних із морфо-функціональною диференціацією пагонів (Wydler, 1857, 1860, із синдромом розетковості-безрозетковості (Troll, 1937) і з концепцією моделей пагоноутворення (Серебрякова, 1977). Останній підхід виявився найбільш інтегральним. Кореневі системи, як складова частина системи вегетативних органів тирличів, майже не вивчені, навіть в описово-морфологічному аспекті.

## 2.3. Анатомічні дослідження вегетативних органів тирличів

Вивчення анатомічної будови вегетативних органів необхідне для розширення знань про їх системи (Василевская, Борисовская, 1981) і, ще суттєвіше, при вивченні порівняно слабше диференційованих коренів. Спеціальних робіт з анатомії коренів *Gentiana* дуже мало (Meyer, 1883a, b; Luhan, 1954). Оскільки корені цих рослин широко використовуються як лікарська сировина, то більшість досліджень проведено у фармакогностичних цілях і є вкрай фрагментарними (Vesque, 1875; Weiss, 1880a, b; Jost, 1890; Scott, Brebner, 1890-1891; Perrot, 1897; Щербачев, 1939; Szujko-Lacza, Sen, 1979). Однак для коренів тирличів характерний ряд цікавих і незвичайних для дводольних рис анатомічної будови (Solereeder, 1899; Metcalfe, Chalk, 1950): сильна паренхіматизація провідних тканин; наявність інтерксілярної флоеми; інтенсивний поділ радіальними перегородками клітин ендодерми, яка здатна виконувати функцію первинної покривної тканини; утворення корку виявлено лише у одиничних представників роду. Покривні тканини, що виникають в коренях тирличів, і послідовність їх формування вивчені недостатньо. Вивчення ана-

томічних ознак коренів у порівнянні з морфологічними особливостями і стратегіями росту пагонових систем тирличів може пролити світло на екологічну стратегію видів, еволюційне відношення життєвих форм та моделей пагоноутворення, таксономічні та філогенетичні зв'язки між таксонами роду.

### **Розділ 3. МАТЕРІАЛ І МЕТОДИКА**

Обрані об'єкти дослідження представляють всі відомі життєві форми і моделі пагоноутворення тирличів, які достатньо репрезентують таксономічну різноманітність. Нами вивчено 12 видів з майже половини секцій, що об'єднують близько 70% відомих видів тирличів. Не досліджені секції, в основному, поширені в Гімалаях або інших районах Східної Азії, але властиві представникам цих секцій життєві форми представлені і у вивчених видів. Зібраний матеріал дозволяє скласти уявлення про основні закономірності структурної організації системи вегетативних органів тирличів, але примушує обережно ставитися до узагальнень стосовно деталей еволюційних відношень між життєвими формами та філетичних міжсекційних зв'язків, оскільки відсутній матеріал із секцій, приурочених у своєму розповсюдженні до центру виникнення роду.

Матеріал для дослідження зібраний в 1983-1995 роках під час власних експедиційних поїздок. Для виявлення вікових та сезонних змін у будові вегетативних органів спостереження проводилися протягом всього вегетаційного періоду. Для кожного виду, на основі дослідження живого, гербарного і фіксованого в етанолі матеріалу, встановлена життєва форма за Раункієром і еколого-морфологічною класифікацією та модель пагоноутворення, вивчена морфологія кореневої системи, а на тимчасових і постійних препаратах зрізів - анатомічна будова коренів та її вікові зміни.

#### Розділ 4. БУДОВА ПАГОНІВ І СТРУКТУРА ПАГОНОВИХ СИСТЕМ ТИРЛИЧІВ

Досліджені морфологія, метамерна організація пагонів та структура і спосіб наростання пагонових систем тирличів.

*Sectio Gentiana* (*G. lutea*, *G. punctata*). Гемікриптофіти, багаторічні, літньозелені, вегетативно малорухомі полікарпічні трави з симподіальним епігеогенним кореневищем і довгий час моноподіально наростаючими поліциклічними, монокарпічними, морфо-функціонально не диференційованими напіврозетковими пагонами і системою додаткових багаторічних запасуючих коренів. У *G. punctata* крім запасуючих розвиваються ще й висні (провідні) корені.

Метамерна структура квітконосного пагона *G. lutea* описана вперше і, в загальних рисах, відповідає такій у *G. punctata* (Schaepfi, 1969). Захисні низові листки елементарного пагона, всупереч вказівкам інших дослідників (Meуer, 1883a), утворюють порівняно короткі спільні піхви.

*Sectio Pneumonanthe*. *G. pneumonanthe* і *G. septemfida* - гемікриптофіти, вегетативно малорухомі, багаторічні, літньозелені, безрозеткові полікарпічні трави з гіпогеогенним кореневищем і системою багаторічних запасуючих коренів. Пагонова система представлена двома типами пагонів, які відрізняються за структурою, функціями і ритмікою розвитку. Багаторічну скелетну основу формує поліциклічний вегетативний розетковий пагін, на якому виникають моноциклічні бічні генеративні пагони.

*G. asclepiadea* і *G. schistocalyx* - гемікриптофіти, багаторічні, літньозелені, вегетативно малорухомі, безрозеткові, полікарпічні трави з гіпогеогенним симподіальним кореневищем, моноциклічними, монокарпічними, безрозетковими пагонами і системою додаткових багаторічних запасуючих коренів. Дослідження

близького до *G. asclepiadea* виду *G. schistocalyx* (Гроссгейм, 1952, 1967; Туманян, 1970; Туманян, Зайцев, 1972; Davis, 1978; Meusel, 1978; Захарова, 1990) не виявило жодних відмінностей в будові та організації системи вегетативних органів цих видів.

*Sectio Cruciata* (*G. cruciata*). Гемікриптофіт, багаторічна, літньозелена, вегетативно малорухома, розеткова, полікарпічна трава із епігеогенним кореневищем, поліциклічними, короткомерними, фотосинтезуючими розетковими і моноциклічними, монокарпічними, видовженими, фотосинтезуючими репродуктивними пагонами. В пагоновій системі *G. cruciata* наявні два типи пагонів: скелетні короткомерні багаторічні вегетативні пагони з розетковими листками і видовжені моноциклічні пагони, як квітконосні, так і вегетативні.

*Sectio Calathianae* (*G. verna*). Гемікриптофіт, вегетативно рухома, багаторічна, зимозелена, напіврозеткова, полікарпічна трава із гіпогеогенним, що переходить в епігеогенне, столоноподібним симподіальним кореневищем і системою додаткових коренів. Поліциклічний пагін утворює кілька розеток, розмежованих ділянками з видовженими міжвузлями. Вперше встановлена ди-, поліциклічність пагонів у *G. verna*, що суттєво змінює попередні уявлення про їх метамерну структуру (Schaepfi, 1969).

*Sectio Calathianae* (*G. nivalis*). Одно- або дворічна монокарпічна напіврозеткова трава з тонким, простим і рідше розгалуженим головним пагоном з добре вираженим акладієм.

*Sectio Ciminalis* (*G. acaulis*, *G. clusii*). Гемікриптофіти, вегетативно рухомі, багаторічні, зимозелені, напіврозеткові, полікарпічні трави, з гіпогеогенним (у *G. clusii* епігеогенним) симподіальним кореневищем і системою багаторічних додаткових коренів.

*Sectio Chondrophyllae* (*G. laciniata*). Гемікриптофіт, веге-

тативно рухома, багаторічна, зимозелена, напіврозеткова, столоноутворююча, перехідна до повзучих трав'янистих багаторічників, полікарпічна трава із епігеогенним симподіальним кореневищем і системою додаткових коренів. Динаміка наростання системи пагонів тісно скорельована з наростанням дерновини, поза якою *G. laciniata* існувати не пристосована.

## Розділ 5. АНАТОМО-МОРФОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА КОРЕНІВ ТИРЛИЧІВ

Описана первинна і вторинна анатомічна будова всисних і запасаючих коренів досліджених видів. Відмінності в будові скелетних коренів, в основному, пов'язані зі становленням системи покривних та захисних тканин і спеціалізацією до функції запасаання пластичних речовин.

У *G. lutea* і *G. punctata* функцію покривної тканини кореня поступово виконують: ризодерма; модифікована радіальними поділами клітин екзодерма (МЕК); модифікована чисельними радіальними поділами клітин ендодерма (МЕН); атипова покривна тканина перичиклічного походження (АПТ); перидерма. Вторинна флоема і ксилема сильно паренхіматизовані, а в останній наявна включена флоема.

Корінь *G. pneumonanthe*, *G. septemfida* і *G. cruciata* послідовно вкривають: ризодерма із сильно потовщеними зовнішніми тангентальними стінками (*G. septemfida*); екзодерма і МЕК (*G. pneumonanthe*); МЕН; АПТ, при чому остання регулярно оновлюється і лише в *G. pneumonanthe* утворюється один раз. Внутрішнім шаром клітин перичиклу властиве коленхіматозне потовщення оболонки. Вторинна флоема сильно паренхіматизована.

У *G. asclepiadea* і *G. schistocalyx* корінь послідовно вкритий: ризодермою; МЕК; МЕН; АПТ, яка регулярно оновлюється

і може закладатися не лише в перициклі, але й серед елементів вторинної флоеми. В одного з досліджених зразків у поверхневих шарах кореня під АПТ виявлені осередки інтенсивних неупорядкованих поділів клітин, які зумовлюють виникнення раневої перидерми, що, очевидно, пов'язано з пошкодженням кореня. Вторинні флоема і ксилема сильно паренхіматизовані, а в останній виявлена інтерксіярна флоема.

Корінь *G. laciniata* і *G. verna* поступово вкриває: ризодерма; екзодерма; МЕН. Оболонки клітин перициклу слабо колєнхіматозно потовщені. Вторинна флоема і ксилема слабо паренхіматизовані.

У *G. acaulis* і *G. clusii* функцію покривної тканини послідовно виконуть: ризодерма; екзодерма; модифікована радіальними і тангентальними поділами клітин багат шарова ендодерма. Клітинні оболонки перициклу сильно колєнхіматозно потовщені. Вторинні флоема і ксилема помірно паренхіматизовані.

Корінь *G. nivalis* послідовно вкривають: тонкостінні ризодерма і МЕК; МЕН. Оболонки клітин сильно колєнхіматозно потовщені. У вторинній ксилемі майже відсутні паренхімні елементи, а флоема слабо паренхіматизована.

## Розділ 6. ЗАКОНОМІРНОСТІ АНАТОМІЧНОЇ ОРГАНІЗАЦІЇ

### КОРЕНІВ ТИРЛИЧІВ

Серед тирличів трапляються види з системою головного кореня (одно-дворічні види) і вторинно гоморизною кореневою системою. Можна виділити запасючі та всисні (провідні) корені, між якими наявні перехідні форми. Порівняльний аналіз анатомічної будови доцільний для скелетних коренів, оскільки різниця в анатомічній організації їх всисних розгалужень мінімальна.

### 6.1. Анатомо-топографічні зони коренів тирличів та їх тканинний склад

У всіх досліджених видів ризодерма пристосована до виконання захисної функції і не утворює кореневих волосків. У субри-зодермальному шарі клітин екзодерми вже на ранніх фазах розвитку кореня зовнішні стінки потовщуються і суберинізуються, що не властиво лише *G. nivalis*. Вперше встановлено, що екзодерма, у більшості досліджених видів тирличів, після злущування ризодерми стає покривною тканиною кореня. Ендодерма на ранніх етапах розвитку складена тонкостінними клітинами з дуже слабо розвинутими поясками Каспарі, а згодом оболонки її клітин рівномірно потовщуються і корквіють, а самі клітини діляться антиклінальними перегородками. Модифікована радіальними поділами клітин ендодерма виконує функцію покривної тканини після злущування екзодерми і мезодерми.

Особливості будови перициклу пов'язані як з тривалістю існування кореня, так і зі ступенем його потовщення. Потужний механічний перицикл не може існувати у багаторічних коренях з інтенсивним вторинним потовщенням (*G. lutea*, *G. punctata*, *G. asclepiadea* (Прокопів, Волгин, 1991), і його існування невинуватиме у тонких, нетривало існуючих коренях *G. verna* і *G. laciniata* (Прокопів, 1994а), тому він найкраще розвинутий у багаторічних коренях *G. acaulis* і *G. clusii* з помірним вторинним потовщенням. Розвиток коленхіматозно потовщених оболонок клітин перициклу у *G. nivalis* пов'язаний із слабо вираженими захисними функціями периферійних шарів кореня (тонкостінні ризодерма і екзодерма).

Виявлено ряд специфічних анатомічних ознак коренів тирличів, які можна застосувати у фармакогнозії, для експертизи заготівельної сировини.

## 6.2. Система покривних і захисних тканин коренів тирличів

У тирличів з тривалим і потужним вторинним потовщенням нами вперше виявлено утворення АПТ, яка виникає за рахунок дилатації клітин одного шару перициклу. Оболонки цих клітин потовщуються і корковіють, а самі клітини багаторазово діляться антиклінальними перегородками. Така АПТ вперше виявлена у *G. lutea* і *G. punctata*, в яких її утворення передують утворенню корку. У *G. asclepiadea*, *G. cruciata*, *G. schistocalyx*, *G. pneumonanthe*, *G. septemfida* корінь при вторинній будові вкритий АПТ, природу якої попередні дослідники визначили невірно (Щербачев, 1939; Luhan, 1954; Szujko-Lacza, Sen, 1979). У решті досліджених видів функцію вторинної покривної тканини кореня виконує МЕН, яка у *G. acaulis* і *G. clusii* зазнає поділів ще і тангентальними перегородками.

Описана АПТ може закладатись повторно у глибинних шарах перициклу, а у *G. asclepiadea* згодом і у вторинній флоемі. АПТ суттєво відмінна від типового корку, оскільки утворена без участі фелогену. Її клітини виникають в результаті не периклінальних, а антиклінальних поділів тангентально витягнутих клітин перициклу і в період функціонування залишаються живими. Ця тканина, що змінює ендодерму в тирличів, повинна розглядатись як вторинна, оскільки виникає при вторинному рості кореня, а утворення її послідовних шарів призводить до його потовщення.

Виявлення принципово нового типу покривної тканини дозволяє по-новому розглядати і модифіковані екзодерму і ендодерму, які виконують захисну функцію, і відносити їх до єдиного типу вперше описаної покривної тканини - метаерми, яка може бути і первинною, і вторинною. За концепцією гомеозису (Sattler, 1988) виникнення вторинної метаерми може бути результатом

перенесення особливостей розвитку модифікованої ендодерми тирличевих на клітинні шари перициклу. Визнання гомеозису механізмом еволюційних перетворень екзодерми і захисних шарів перициклу в коренях тирличів обґрунтовує гомологічність різних типів первинної і вторинної метадерми.

Різні типи системи покривних і захисних тканин коренів у видів роду *Gentiana* утворюють ряд, в якому зберігається порядок зміни однієї покривної тканини іншою, але, як правило, кожний наступний тип відрізняється від попереднього відсутністю деяких кінцевих фаз розвитку. Найбільш повна послідовність покривних тканин з вторинною метадермою та перидермою притаманна типу *G. lutea*, який найближчий до примітивного. Втрату перидерми, у більшості видів роду *Gentiana*, можна інтерпретувати як прискорення морфогенезу, його вкорочення шляхом випадання кінцевої фази розвитку системи покривних тканин. Така абревіація ланцюга стадій у розвитку системи покривних тканин кореня можлива при збереженні інтенсивного вторинного потовщення центрального циліндра і при втраті здатності до такого потовщення. У першому випадку виникає тип системи покривних тканин *G. asclepiadea* з посиленою зміною шарів вторинної метадерми, а в другому - тип *G. pneumonanthe*, якому властива менш інтенсивна зміна шарів вторинної метадерми.

Зменшення інтенсивності камбіального потовщення кореня тирличів призводить до виникнення групи типів систем покривних тканин, розвиток яких завершується формуванням ендодермальної метадерми. Вони можуть виникати як до еволюційного формування вторинної метадерми при редукції перидерми, так і після редукції перидерми і виникненні вторинної метадерми за рахунок втрати останньої. Примітивним слід вважати тип *G. verna*, якому притаманний менш спеціалізований перицикл зі

слабо коленхіматозно потовщеними оболонками клітин. Для типу *G. acaulis* властивий не лише товстостінний перицикл, але й багат шарова модифікована ендодерма, а у типу *G. nivalis* утворення товстостінного перициклу зумовлене наявністю тонкостінних ризодерми та екзодерми, не здатних успішно виконувати захисну функцію.

### 6.3. Типи скелетних коренів тирличів

Класифікуючи корені тирличів за типами їх організації, слід зважати на їх неоднорідність в межах однієї кореневої системи і брати до уваги лише корені низького порядку галуження з тривалим існуванням, які складають скелетну основу кореневої системи. При виділенні типів анатомічної організації скелетних коренів, поряд із особливостями покривних тканин, враховані стратегія видозмін будови коренів у зв'язку із функцією запасання. Не виявлено рис такої спеціалізації в першому типі коренів, в головних коренях одно-дворічних видів *G. nivalis* та додаткових *G. laciniata* і *G. verna*. Незначна спеціалізація до запасання речовин спостерігається в коренях другого типу із запасуючою вторинною флоемою, вкритих ендодермальною метадермою (*G. acaulis* і *G. clusii*). Виразніша спеціалізація властива кореням третього типу із потужним розвитком вторинних запасуючих провідних тканин і слабо паренхіматизованою деревиною, оточених вторинною метадермою (*G. pneumonanthe*, *G. septemfida* і *G. cruciata*). Крайня спеціалізація властива кореням четвертого типу, із потужною паренхіматизованою вторинною деревиною і включеною флоемою, вкритих вторинною метадермою або корком (*G. lutea*, *G. punctata* і *G. asclepiadea*).

Архаїчна будова системи покривних тканин у четвертого типу коренів поєднується із найбільш спеціалізованою вторинною деревиною, яка не лише сильно паренхіматизована, але й містить

інтерксілярну флоему. Можна припустити, що виявлені типи анатомічної організації коренів тирличів, можуть бути виведені від ще невідомого архаїчного типу організації без вторинної метадерми і крайніх рис спеціалізації з перидермальним корком.

## Розділ 7. СТРУКТУРНА ОРГАНІЗАЦІЯ СИСТЕМИ ВЕГЕТАТИВНИХ ОРГАНІВ ТИРЛИЧІВ

За рівнем організації пагонові системи тирличів можна розділити на дві групи. До першої з них належать види з недиференційованими пагонами, потенційно генеративними, які беруть участь у формуванні багаторічної частини пагонової системи, а до другої - види зі спеціалізованими вегетативними і генеративними пагонами, з яких лише перші беруть участь у формуванні багаторічної частини пагонової системи. Пагонові системи другого типу еволюційно більш високоспеціалізовані. Їх формування пов'язане зі становленням моноподіально наростаючих скелетних вегетативних пагонів, що підтверджує первинність симоподіального наростання пагонових систем тирличів.

Для напіврозеткових та безрозеткових пагонів характерні вкорочені міжвузля в базальній частині стебла, яка входить до складу розетки або бруньки. У видів тирличів зі столоноподібним кореневищем видовжені базальні міжвузля, а розеткова частина припадає на середню частину пагона. Чітка диференціація міжвузель за довжиною втрачається у спеціалізованих моноциклічних генеративних пагонів *G. cruciata*, *G. pneumonanthe*, *G. septemfida*. Відхилення зміни довжини міжвузель вздовж пагона цих видів від класичної рівномірної одновершинної кривої (Schaerpi, 1969) пов'язане лише зі своєрідністю будови флоральної зони пагона та потужністю шару субстрата, в якому розвивається брунька.

Виявлені особливості структури пагонових систем та пагонів, що їх складають, дозволяють виділити групу моделей пагоно-

утворення з відсутньою морфо-функціональною диференціацією монокарпічних пагонів: симподіальна напіврозеткова (*G. lutea*, *G. nivalis*), безрозеткова (*G. asclepiadea*) і столоноутворююча напіврозеткова (*G. verna*, *G. laciniata*, *G. acaulis*), встановлена вперше. Для першої та останньої моделей характерні варіанти із поліциклічними і моно-, дициклічними пагонами. Група моделей із морфо-функціональною диференціацією пагонів характеризується виникненням моноподіально наростаючого вегетативного скелетного пагона і включає моноподіальну короткоосьову модель пагоноутворення з поліциклічними або моноциклічними генеративними пагонами, останні можуть бути представлені розетковими (*G. cruciata*) і безрозетковими формами (*G. pneumonanthe*, *G. septemfida*).

Простежується кореляція між типами моделей пагоноутворення і типами коренів. Можна встановити наступні стратегії накопичення запасних поживних речовин: у листках розетки (*G. laciniata*, *G. verna*, *G. nivalis*); в коренях, кореневищі і листках (*G. acaulis*, *G. clusii*); у коренях і вкороченому кореневищі (*G. cruciata*, *G. pneumonanthe*, *G. septemfida*); в основному у коренях (*G. lutea*, *G. punctata*, *G. asclepiadea*, *G. shistocalyx*).

Пагонова система примітивних тирличів, очевидно, складалася з морфо-функціонально не диференційованих, поліциклічних, монокарпічних пагонів і наростала симподіально. Для їх коренів властива перидерма і тривале вторинне потовщення без утворення спеціалізованих до запасання вторинних провідних тканин. Жодна з відомих моделей пагоноутворення тирличів не відповідає наведеній сукупності ознак і не може бути вихідною для іншої.

Особливості пагонових і кореневих систем тирличів, їх стратегії росту, дозволяють визначити наше ставлення до їх охо-

рони як компонента сучасної флори. Відсутність корневих волосків у ризодермі та наявність сильно розвинутої ендомікоризи обумовлюють вузькоспецифічні умови для забезпечення ефективного функціонування кореневої системи. Висока спеціалізованість корневих систем видів симподіальної напіврозеткової пагонової системи з поліциклічними пагонами визначає її низьку регенераційну здатність і лише слабку здатність до вегетативного розмноження, тому саме ці види виявляються найбільш вразливими (*G. lutea* і *G. punctata*). Низька здатність до вегетативного розмноження, але менша спеціалізація кореневої системи властива видам з моноподіальною короткоосьовою пагоновою системою (*G. pneumonanthe*, *G. septemfida*, *G. cruciata*). Вегетативно рухомі види з симподіальною столоноутворюючою напіврозетковою пагоновою системою (*G. laciniata*, *G. verna*, *G. ascaulis*, *G. clusii*) мають малоефективну систему запасаючих поживних речовин. Розвиток системи їх тонких кореневищ тісно скорельований з динамікою наростання дерновини інших рослин, без якої вони існувати не пристосовані. Лише *G. asclepiadea* здатна до активної регенерації кореневої системи та вегетативного розмноження.

Стратегія росту видів *Gentiana* та їх взаємодії з зовнішнім середовищем обумовлюють необхідність збереження всього комплексу абіотичних і біотичних факторів середовища їх існування як передумови їхнього збереження у складі нашої флори.

### ВИСНОВКИ

1. Покривна тканина потовщених коренів *G. asclepiadea*, *G. schistocalyx*, *G. septemfida*, *G. pneumonanthe*, *G. cruciata* виникає за рахунок антиклінальних поділів клітин перициклу або вторинної флоєми з наступним скорковінням оболонок материнських клітин, являє собою новий тип покривної тканини і названа вторинною метадермою. Ідентичні видозміни екзодерми і

ендодерми ведуть до утворення первинної метадерми екзодермального і ендодермального походження.

2. Вторинна метадерма виникає шляхом гомеозису ознак модифікованої ендодерми, являє собою еволюційне новоутворення і еволюційну вставку в онтогенетичну послідовність покривних тканин кореня. Основний шлях еволюції системи покривних тканин - онтогенетична абревіація.

3. Встановлено 6 типів системи покривних і захисних тканин коренів *Gentiana*, для яких характерна ризодерма з виразною захисною функцією і які відрізняються наступною послідовністю змін покривних тканин і характером перичиклу: 1 - екзодермальна і ендодермальна метадерма, вторинна перичиклічна метадерма, корок; перичикл слабо коленхіматизований; 2 - екзодермальна і ендодермальна метадерма, вторинні метадерми перичиклічного і флоемного походження; перичикл слабо коленхіматизований; 3 - екзодермальна і ендодермальна метадерма, вторинна перичиклічна метадерма; перичикл слабо коленхіматизований; 4 - екзодерма, ендодермальна метадерма; перичикл слабо коленхіматизований; 5 - екзодермальна і ендодермальна метадерма; перичикл сильно коленхіматизований; 6 - екзодерма, ендодермальна багатощарова метадерма; перичикл сильно коленхіматизований.

4. Встановлено 4 типи анатомічної організації скелетних коренів *Gentiana*: 1 - без спеціалізації до функції запасання, кінцевий тип покривної тканини - ендодермальна метадерма; 2 - із незначною спеціалізацією до запасання речовин (паренхіматизована вторинна флоема і незначна паренхіматизація вторинної деревини), кінцевий тип покривної тканини - ендодермальна метадерма; 3 - сильна спеціалізація до запасання речовин у потужній паренхіматизованій вторинній флоемі і помірно паренхіматизова-

ній вторинній ксилемі, кінцевий тип покривної тканини - вторинна перициклічна метадерма; 4 - крайня спеціалізація до запасання речовин в потужній сильно паренхіматизованій вторинній ксилемі з інтерксілярною флоемою, кінцевий тип покривних тканин - вторинна флоемна метадерма або корок.

5. При класифікації моделей пагоноутворення видів *Gentiana* доцільно враховувати наявність морфо-функціональної диференціації пагонів, їх метамерну структуру і тривалість розвитку до цвітіння, виділяти групи і варіанти моделей пагоноутворення.

6. У групі моделей пагоноутворення із відсутньою морфо-функціональною диференціацією монокарпічних пагонів можна виділити симподіальні напіврозеткову, безрозеткову і столоноутворюючу, встановлену вперше, моделі. Для першої та останньої характерні варіанти із поліциклічними і моно-, дициклічними пагонами. Група моделей із морфо-функціональною диференціацією пагонів характеризується виникненням моноподіально наростаючого суто вегетативного скелетного пагона і включає моноподіальну короткоосьову модель пагоноутворення з полі- або моноциклічними генеративними пагонами. Останній варіант представлений розетковою і безрозетковою формами.

7. За типами пагонів і коренів можна виділити типи систем вегетативних органів *Gentiana*, яким притаманна власна стратегія накопичення поживних речовин: в листках розетки; в коренях, видовженому кореневиці та листках розетки; у коренях і у вкороченому кореневиці; переважно у коренях.

8. Примітивний тип системи вегетативних органів *Gentiana* характеризувався поліциклічністю монокарпічних пагонів, симподіальним наростанням пагонової системи; коренями з тривалим вторинним потовщенням, слабо спеціалізованими до функції запасання поживних речовин, відсутністю вторинної метадер-

ми, корком як покривною тканиною на кінцевих фазах розвитку. Жодна з описаних систем вегетативних органів тирличів не може вважатись предковою для інших.

9. Анатомо-морфологічні особливості коренів, стратегія росту пагонових систем і запасання поживних речовин видів роду *Gentiana* визначають їх підвищену вразливість до змін абіотичних і біотичних факторів середовища існування. Більшість видів тирличів потребують охорони шляхом збереження природніх біотопів їх існування, стратегію якої повинні визначити спеціальні дослідження.

**За матеріалами дисертації опубліковані такі роботи:**

1. Прокопів А.И. О путях становления системы покровных тканей корня *Gentiana* L. (*Gentianaceae*) в онтогенезе и филогенезе // Филогения и систематика растений. - М.: Наука, 1991. - С. 85-87.

2. Прокопів А.И., Волгин С.А. Возрастные изменения анатомического строения *Gentiana asclepiadea* и *Gentiana lutea* (*Gentianaceae*) // Ботан. журн. - 1991. - Т. 76, N 11. - С. 1472-1481.

3. Прокопів А.И. Життєва форма та модель пагоноутворення *Gentiana laciniata* Kit. ex Kanitz. (*Gentianaceae*) // Укр. ботан. журн. - 1994. - Т. 51, N 5. - С. 56-63.

4. Прокопів А.И. Формування пагонової системи *Gentiana asclepiadea* L. в онтогенезі / Вивчення онтогенезу рослин природних та культурних флор у ботанічних закладах Європи. - К., Л., 1994. - С. 198-200.

5. Prokopiv A.I. Growth strategy and life form in *Gentiana laciniata* Kit. ex Kanitz. / Zagrozone i ginace gatunki roslin, ich ochrona i restytucja - Lublin, 7-9 czerwca 1994. - P. 18.

6. Прокопів А.И. Морфологічні закономірності формування життєвої форми *Gentiana lutea* L. / Актуальные вопросы ботаники и экологии. - Тез. докл. конф. молодых ученых и специалистов. - Харьков, 5-7 июня 1996. - С. 90.

## АНОТАЦІЇ

**Prokopiv A.I. Anatomical organization of roots and structure of shoots system in gentians (*Gentiana* L., *Gentianaceae* Juss.)**

Dissertation (manuscript) for competition on scientific degree of Candidate of biological sciences on the speciality 03.00.01 - botany. M.M.Gryshko Central Botanical Garden, National Academy of Science of Ukraine, Kyiv, 1997.

The regularities of system of vegetative organs in gentians, that define the peculiarities in adaptive strategies of species, have been determined. The models of shoots formation in gentians are investigated, the types of root anatomical organization are studied, the sequence of ontogenetical modifications in system of covering tissues and the relation of root structure with models of shoots formation in systems of vegetative organs are determined. A new for angiosperms type of covering tissue, the metaderm, is established.

**Прокопів А.І. Анатомічна організація коренів і структура побегової системи горечавок (*Gentiana* L., *Gentianaceae* Juss.)**

Дисертація на соискание ученої ступені кандидата біологічних наук по спеціальності 03.00.01 - ботаніка. Центральний ботанічний сад ім. Н.Н.Гришка НАН України, Київ, 1997.

Визначено закономірності організації системи вегетативних органів горечавок, які обумовлюють своєобразие адаптивних стратегій видів. Вивчені моделі побегоутворення горечавок, вивчені типи анатомічної організації коренів, визначено послідовність онтогенетических змін системи покривних тканин і зв'язок будови коренів з моделями побегоутворення в системах вегетативних органів. Встановлено новий для покритосемених тип покривної тканини - метадерма.

Ключові слова: *Gentiana*, пагін, корінь, анатомія, морфологія, модель пагоноутворення, життєва форма, охорона.





33A

425000

AB 37.014