

УДК 581.431.44:578.087.1

**Н. В. КОКАР\***

**ВИДІЛЕННЯ СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНИХ ЗОН МОНОКАРПІЧНОГО  
ПАГОНА В МЕТОДИЦІ ПОЗОНАЛЬНОГО МОДЕЛЮВАННЯ Б. І. КОЗІЯ,  
Й. М. БЕРКА**

*Прикарпатський національний університет ім. В. Стефаника, Інститут природничих наук,*

Детально описано методику позонального моделювання Б. І. Козія, Й. М. Берка. Порівнюються характеристики структурно-функціональних зон, виділені різними вченими. Виводиться сучасна схема виділення цих зон і доводиться доцільність її використання в методиці Б. І. Козія, Й. М. Берка.  
Ключові слова: метамер, структурно-функціональні зони, монокарпичний пагін, поздовжня симетрія.

Особливості поздовжньої симетрії пагона специфічні для кожного виду і тому можуть використовуватись як об'єктивні критерії при вирішенні завдань систематики й таксономії рослин. Метамер – одиниця росту й елементарний етап розвитку пагона в його життєвому циклі. Послідовні метамери вздовж головної осі пагона не тотожні один одному, ступінь їхніх змін може бути різноманітною залежно від багатьох зовнішніх і внутрішніх чинників. Саме тому науковці розглядають рослинний організм, як систему елементів, блоків, які певним чином взаємопов'язані й розвиваються за певними закономірностями. Такими елементами в системі рослинного організму є метамери різного рівня [7, 8].

Утворені апексом елементарні метамери відрізняються один від одного не лише гетерохронністю органогенезу, але й наявністю загальних зв'язків, які властиві їх окремим групам – агрегаціям. Метамери, що складають ці групи, виконують однакові функції, мають подібну морфологічну й анатомічну будову елементів (вузла, листка, міжвузля). Саме за ознаками подібності метамери об'єднують в агрегації, якими є окремі структурно-функціональні зони [2].

Метамерна будова кожної зони монокарпичного пагона будь-якого виду нетотожна такій самій будові іншого. Пагін певного виду за кількісним співвідношенням метамерів своїх зон є чітко видоспецифічним і відображає тим самим лише йому властивий внутрішній ритм розвитку [3, 4].

Концепція зональної будови пагона є одним із найважливіших етапів у загальному процесі розробки вчення про метамерну організацію пагонового тіла рослини. Завдяки їй поглибилися знання про природу пагонів різних життєвих форм і їх зв'язок із зовнішнім середовищем.

Свого часу Б. І. Козій і Й. М. Берко розробили методику позонального моделювання будови монокарпичного пагона трав'янистих багаторічників і, на відміну від Г. Н. Добриніна й Л. Л. Єременко, зробили значний крок у вивченні поздовжньої симетрії пагонів, запропонувавши замість пометамерного моделювання проводити позональний аналіз метамерної будови генеративного пагона. В основу цього методу автори поклали основні положення морфології рослин: поздовжню симетрію, метамерну будову пагона та його структурно-функціональну зональність [1, 2, 5].

Сутність методу полягає в тому, що з дослідних ділянок рендомізовано відбирають 25 середньовікових генеративних пагонів. Репрезентативність вибірки досягають випадковим відбором варіант, що забезпечує рівні можливості для всіх членів генеральної сукупності потрапити у склад вибірки [2, 5].

Морфометричні заміри кожного пагона у вибірці проводять за допомогою штангенциркуля в поздовжньому напрямку, від основи до верхівки, з урахуванням його структурно-функціональної зональності за такими ознаками: довжина і товщина міжвузля, лінійні параметри листових пластинок, загальна довжина пагона, загальна кількість метамерів і кількість метамерів кожної структурно-функціональної зони. Всі ці ознаки визначають

\* © Н. В. Кокар, 2008

габітуальні, конституційні й діагностичні характеристики життєвої форми того чи іншого виду або групи видів. Виділяючи структурно-функціональні зони, обов'язково враховують: наявність бічних бруньок, їх розташування вздовж головної осі пагона; розвиток їх у пагони збагачення та відновлення [2, 5].

На основі отриманих замірів будують статистичні таблиці, вихідні дані яких за ознаками заносять відповідно до виділених зон з урахуванням середньої кількості метамерів кожної з них.

Середню кількість метамерів у кожній зоні вираховують за формулою (1)

$$\bar{A} = \frac{\sum_{i=1}^N A_i}{N}, \quad (1)$$

де  $N$  – кількість елементів вибірки;

$A_i$  – метамер відповідної зони;

$\bar{A}$  – середня кількість метамерів.

У таблицях обраховують суму, середнє значення та похибку його репрезентативності. За формулою (2) знаходять значення коефіцієнта –  $k$  кожної зони.

$$k = \frac{\sum_{i=1}^N \sum b_{ij}}{N \sum_{j=1}^m b_j}, \quad (2)$$

де  $k \leq 1$ ;

$b_{ij}$  – морфологічний параметр кожного метамера зони;

$b_j$  – середньоарифметичне значення відповідної ознаки метамера.

Вираховують параметри моделі за формулою (3), а отримані дані переводять у відсоткові відповідно до максимального параметра моделі відповідної ознаки.

$$V_j = k \times b_j, \quad (3)$$

де  $V_j$  – параметр моделі;

$k$  – коефіцієнт, який є постійним значенням для даної зони відповідної вибірки.

Щоб перевірити, якою мірою параметри отриманої моделі відповідають середньоарифметичним, визначають достовірність різниці між ними, вираховуючи критерій Стюдента (4) й порівнюючи його із стандартним значенням для рівнів вірогідності 95 і 99 %.

$$t = \frac{V_j - B}{\sqrt{m_{B_j}^2 + m_B^2}} \quad (4)$$

На підставі отриманих даних будують репрезентативні модельні криві кількісних значень морфологічних ознак генеративних пагонів досліджених ценопопуляцій. З метою порівняння отриманих кривих здійснюють їх накладання за морфологічними ознаками [2, 5].

Автори методики виділяють структурно-функціональні зони за Пратом, що характеризуються такими рисами.

1. Базальна зона монокарпічного пагона розвивається у підземному або надземному середовищі. Характеризується непотовщеними основами листків, наявністю великої кількості додаткових коренів і життєздатних пазушних бруньок. У підземній сфері метамери базальної зони не мають хлорофілу, листові елементи внаслідок редукції перетворюються на луски різної форми й конституції, в пазухах яких розвиваються бруньки відновлення. Метамери базальної зони можуть бути представлені вкорочено-, довго- і короткометамерними типами. Елементи метамерів базальної зони виконують додаткові функції: накопичення

запасних речовин, вегетативне розмноження. У зв'язку з цим, базальна зона може бути представлена у вигляді кореневища або підземного столона. Базальна зона, яка розташована над ґрунтом, або приземна, також різноманітна за морфологічною структурою. Вона може займати ортотропне положення і складається з невеликої кількості метамерів з листками нижньої формації, а може бути представлена одним або кількома річними пагонами, які складаються або з укорочених розеткових метамерів, або з почергово розташованих коротких і довгих метамерів між ними [2, 7].

2. Префлоральна зона – це вегетативна ділянка пагона, яка відмежована верхнім метамером базальної та нижнім метамером флоральної зон. Завжди розташована над ґрунтом, зберігає ортотропне положення. Якісними ознаками морфоструктурної організації префлоральної зони є: серединна формація листкових пластинок, видовжені міжвузля, бічні вегетативні й вегетативно-генеративні пагони збагачення [2, 7].

3. Флоральна зона розташована у верхній частині монокарпічного пагона і є його головним суцвіттям, яке разом із суцвіттям паракладіїв префлоральної зони утворює синфлоресценцію, або об'єднане суцвіття. Між цими зонами існують переходи, які є перехідним вузлом [2, 7].

Дуже подібним до Прата є виділення структурно-функціоналах зон за Тролем:

– зона гальмування – це ділянка пагона, на якій відсутні життєздатні бруньки та бічне галушення;

– зона відновлення, або кущіння – ділянка зі зближеними вузлами й підвищеною здатністю до галушення;

– зона збагачення – верхня ділянка квітконосного пагона, яка має синфлоресценцію (об'єднане суцвіття) або бічні генеративні пагони [6, 7].

Іншими словами, базальна зона, за Пратом, відповідає зоні відновлення, або кущіння, за Тролем; префлоральна зона відповідає зоні гальмування; флоральна – зоні збагачення.

При аналізі літературних джерел було виявлено, що окрім виділених зон за Пратом і Тролем існують інші зони, які мають певну структуру і виконують відповідні функції. Таким чином, структурно-функціональний ряд зон постійно поповнювався і нині вже відомо три зони гальмування: нижня, середня, верхня – зона відновлення, зона збагачення і верхівкове суцвіття [6].

Нижня зона гальмування (НЗГ) знаходиться в базальній частині пагона, розташована завжди у ґрунті. Вона не має бруньок відновлення або несе резервні (сплячі) бічні бруньки, які в майбутньому проростуть або загинуть.

Зона відновлення (ЗВ) знаходиться також у ґрунті, вище від НЗГ. Тут закладаються бічні бруньки відновлення, з яких розвиваються монокарпічні пагони наступних порядків.

Середня зона гальмування (СЗГ) може розташовуватися як у ґрунті, так і над ним (геофіти), або лише над ґрунтом (гемікриптофіти). Вона не має бічних бруньок, вони можуть відмирати, не реалізуючись у пагони. Ця частина несе перехідні і справжні зелені листки та виконує лише функцію фотосинтезу.

Зона збагачення (ЗЗ) – це розгалужена ділянка пагона, що несе вегетативні або генеративні (або ті й інші) пагони другого, третього й наступних порядків. Розташована в надземній частині, як і всі наступні зони. Функції: фотосинтез і репродукція.

Верхня зона гальмування (ВЗГ) – це ділянка пагона, яка розташована над зоною збагачення і в пазухах якої бічні бруньки не закладаються. Ця зона виконує, зокрема, функцію фотосинтезу.

Верхівкова квітка, або суцвіття (ВК, або ВС) завершує монокарпічний пагін. Основна функція цієї частини пагона – репродуктивна [6].

Набір структурно-функціональних зон і кількість вузлів кожної з них певною мірою визначають габітус пагона.

**Висновок.** Використання сучасного виділення структурно-функціональних зон у методиці позонального моделювання Б. І. Козія, Й. М. Берка надає можливість поглибити й

розвинути знання про природу пагона різних життєвих форм та його зв'язок із зовнішнім середовищем. Базальна зона за Пратом може включати нижню зону гальмування і зону відновлення; префлоральна – середню зону гальмування, зону збагачення і верхню зону гальмування; флоральна – зону збагачення і верхівкове суцвіття. Кожна з цих зон характеризується лише її властивою кількістю метамерів із комплексом екзоморфологічних ознак, які тісно корелюють із функцією, котру виконує зона протягом усього життєвого циклу пагона. Розглянуті підходи можуть використовуватись при вирішенні задач систематики й таксономії рослин.

#### **СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ**

1. Берко Й. М. Поздовжня симетрія пагона як систематична ознака // Укр. ботан. журн. – 1991. – Т. 48, № 5. – С. 33 – 42.
2. Берко Й. М. Життєві форми губоцвітих України (структура, морфогенез, класифікація): Дис. ... д-ра біол. наук.: 03.00.05. – К., 1993. – С. 38 – 55.
3. Васильев Б. Р., Гольцова Н. И. Некоторые закономерности строения годичного вегетативного побега *Liriodendron tulipifera* L. Изменения строения метамеров в зависимости от их положения на закончившем рост побеге // Вестн. Ленингр. ун - та. Биология. – 1983. – Вып. 1. – С. 44 – 50.
4. Дорохина Л. Н. Модели побегообразования и жизненные формы в роде *Artemisia* L. (Asteraceae) // Жизненные формы в экологии и систематике растений: Межвузовский сборник научных трудов. – М.: МГПИ им. В. И. Ленина, 1986. – С. 66 – 69.
5. Козій Б. І., Берко Й. М. Методика позоного моделювання будови монокарпічного пагона трав'яних багаторічників // Укр. ботан. журн. – 1989. – Т. 46, № 2. – С. 93 – 97.
6. Попова Т. А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Жизненные формы в экологии и систематике растений. Межвуз. сб. науч. тр. – М.: Изд - во МГПИ им. В. И. Ленина, 1986. – С. 64 – 65.
7. Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. – М.: Наука, 1971. – 360 с.
8. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Под ред. О. В. Смирнова, Л. Б. Заугольнова, И. М. Ермакова и др. – М.: Наука, 1976. – 217 с.

Kokar N. V.

DISTINGUISHING OF STRUCTURAL & FUNCTIONAL ZONES OF MONOCARPIC SHOOT IN THE METHODS OF ZONAL MODELING BY B. KOZIY, J. BERKO

*Precarpathian National University of V. Stefanyk, Institute of Natural Sciences.*

Methods of zonal modeling made by B. Koziy and J. Berko are described in details. Characteristics of structural & functional zones distinguished by different scholars are compared. Modern scheme of distinguishing of these zones is suggested and the expediency of it's use in the methods of B. Koziy and J. Berko is proved.

**К е у w o r d s :** metamere, structural & functional zones, monocarpic shoot, longitudinal symmetry.

Кокар Н. В.

ВЫДЕЛЕНИЕ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ЗОН МОНОКАРПИЧЕСКОГО ПОБЕГА В МЕТОДИКЕ ПОЗОНАЛЬНОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ Б. И. КОЗИЯ, Й. Н. БЕРКА

*Прикарпатский национальный университет им. В. Стефаныка, Институт естественных наук*

Подробно описана методика позоного моделирования Б. И. Козия, И. Н. Берко. Сравняются характеристики структурно-функциональных зон, выделенные разными учёными. Представлена современная схема выделения этих зон и доказана целесообразность её использования в методике Б. И. Козия, И. Н. Берко.

**К л ю ч е в ы е с л о в а :** метамер, структурно-функциональные зоны, монокарпический побег, продольная симметрия.

*Одержано редколегією 2.09.2008 р.*