



Й.М. БЕРКО, М.Р. ГРИЦИНА

Львівський національний університет ветеринарної медицини та біотехнологій ім. С.З. Гжицького
вул. Пекарська, 50, м. Львів, 79010, Україна
hrytsynamr@gmail.com

РОЗВИТОК І МОРФОСТРУКТУРА ПАРЦІАЛЬНОГО СУЦВІТТЯ *VERBASCUM PHLOMOIDES* L. (*SCROPHULARIACEAE*)

Ключові слова: Scrophulariaceae, *Verbascum phlomoides* L., синфлоресценція, цимоїди, парціальне суцвіття, розвиток

Парціальні суцвіття монокарпічних пагонів видів роду *Verbascum* L. — це складні цимоїдні суцвіття, утворені з багатьох квітконосних осей зростаючих порядків із властивим їм симподіальним способом наростання. Розвиваються у пазухах покривних листків верхової формації на головній осі монокарпічного пагона, формуючи головне суцвіття, а також, у разі його галуження, — на бічних пагонах збагачення або паракладіях. Сукупність головного суцвіття і суцвіть паракладіїв монокарпічного пагона є структурною єдністю, яка має назву об'єднаного суцвіття [2], або синфлоресценції [14]. За типологічною класифікацією синфлоресценції видів роду *Verbascum* належать до політелічних тирсоїдного типу [2, 4, 8, 12, 14]. Їм властиві різні способи наростання осей: головна вісь і осі паракладіїв розгалуженого пагона завдяки постійній діяльності їхніх апікальних меристем наростають моноподіально, тоді як бічні квітконосні осі парціальних суцвіть — лише симподіально.

Морфологія і структура парціальних суцвіть, незважаючи на їх чільну роль у формуванні синфлоресценцій видів роду *Verbascum*, вивчені ще недостатньо. Н.В. Гриценко [3], яка дослідила суцвіття понад 100 видів цього роду, вважає, що, залежно від виду, вони бувають простими або складними дихазіями, останні з яких утворені з багатьох квіток — сидячих або з розвиненими квітконіжками. Однак віднесення цих суцвіть до типу «дихазій» дає лише загальне уявлення про їх будову, тим більше, що останнім часом ставиться під сумнів однозначність тлумачення цього класичного терміна [6]. Ще менш конкретним і малоінформативним є термін «пучок», який широко вживається в ботанічній літературі [3, 7, 13] для найменування парціальних суцвіть видів *Verbascum*. На думку Т.В. Кузнецової [9], він характеризує лише зовнішній вигляд суцвіття і є збірним поняттям, яке застосовують до агрегацій квіток з різноманітною структурною організацією.

З огляду на викладене вище нашою метою було вивчення на прикладі *Verbascum phlomoides* L. особливостей формування морфологічної структури парціальних суцвіть, які серед видів *Verbascum* відзначаються найскладнішою будовою та найвищим рівнем розвитку. Попереднє ознайомлення з будовою парціальних суцвіть в інших видів дає підстави сподіватися, що результати до-

© Й.М. БЕРКО, М.Р. ГРИЦИНА, 2009





слідження цієї категорії суцвіть можуть мати значення не лише для пізнання їх морфологічної природи, а й для з'ясування питань класифікації та еволюції суцвіть видів цього роду і його внутрішньородової систематики.

Об'єкти і методика досліджень

Польовий матеріал збирали в популяції *Verbascum phlomoides*, розташованій на північній околиці м. Броди Львівської обл. Відбирали суцвіття з 25—30 рослин високої життєвості, які перебували у фенофазі плодоношення (III декада серпня). У цей період вони як дворічники завершують життєвий цикл і мають цілком сформовані суцвіття, що дає змогу виявити потенційні можливості генеративного органогенезу пазушних меристем монокарпічних пагонів. Морфолого-структурному аналізу піддавали парціальні суцвіття («пучки») нижньої, середньої та верхньої частин флоральних зон головних пагонів. У кожному суцвітті підраховували квітки, з яких утворилися плоди, і ті, котрі ще цвіли або були в бутонах. За допомогою мікроскопа МБС-1 встановлювали чисельність і будову інших квіток суцвіття, що перебували на початкових стадіях розвитку бруньок. Також вивчали спосіб і порядок наростання та галуження квітконосних осей. Аналізуючи суцвіття, складали їх діаграми та графічні схеми.

Результати досліджень та їх обговорення

Формування структури парціальних суцвіть монокарпічного пагона *V. phlomoides* починається із пазушних бруньок приквітків осі головного суцвіття та осей паракладіїв. З кожної такої бруньки розвивається квітка з квітконіжкою завдовжки понад 2 см, яка у структурі суцвіття є квітконосною віссю I порядку. Вона має два вузли, що ділять її на три міжвузля — гіпоподій, мезоподій і епіподій. Однак добре вираженим є лише останнє, оскільки два інші надто вкорочені, причому гіпоподій і перший вузол візуально не вирізняються, а довжина мезоподія не перевищує 1—2 мм. Квітконіжці властиве навхрест супротивне розташування приквітничків і пазушних бруньок, проте стан їх розвитку на обох вузлах є різним. На першому вузлі приквітнички й адаксіальна пазушна брунька, окрім абаксіальної, не розвиваються зовсім. Причиною цьому є не тільки різке зменшення довжини гіпоподія, що, як відомо, призводить до редукції приквітничків [4], а й зростання його основи з адаксіального боку з головною віссю головного суцвіття пагона, внаслідок чого блокується розвиток адаксіальної бруньки першого вузла. Нормально розвиненими є приквітнички і супротивні пазушні бруньки лише другого вузла квітконіжки. Прикметно, що абаксіальна брунька першого та супротивні бруньки другого вузлів розрізняються між собою також функціонально. Брунька першого вузла виконує функцію наростання квітконосної осі наступного порядку, тоді як бруньки другого вузла — галуження квітконосної осі I порядку.

Зауважимо, що власне така морфологічна будова квітконосної осі I порядку, особливості її поздовжньої симетрії, філотаксис та функціональна диференціація вузлових бруньок є визначальними у формуванні всієї майбутньої



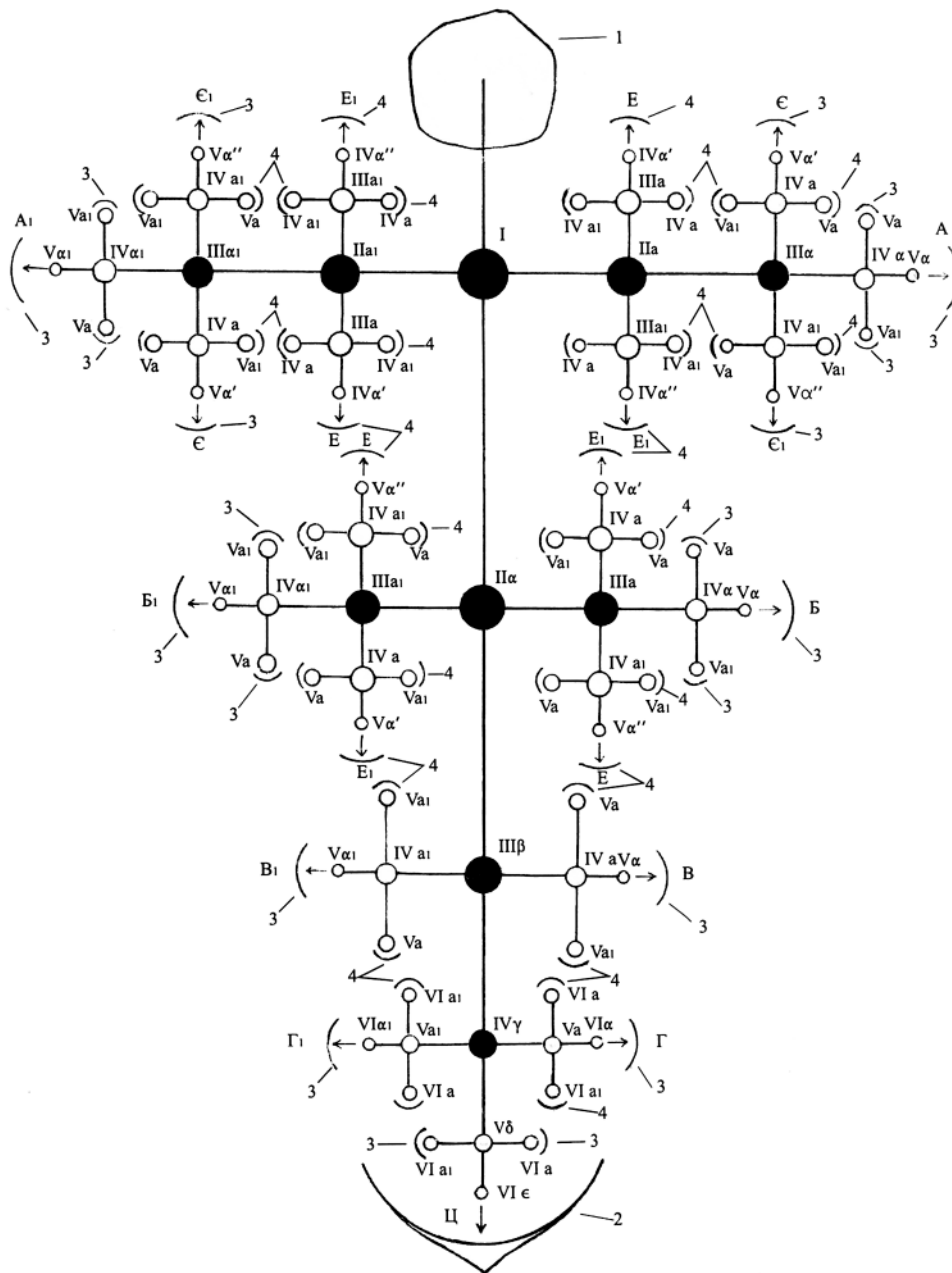


Рис. 1. Діаграма парціального суцвіття *Verbascum phlomoides* L. У м о в н і п о з н а ч е н н я: 1 — стебло; 2 — приквіток; 3 — супротивні приквітнички другого вузла квітконосних осей наростання зростаючих порядків; 4 — супротивні приквітнички другого вузла квітконосних осей галуження зростаючих порядків (тут і на рис. 2). Симподії квітконосних осей наростання: Ц — центральний; А, Б, В, Г — правосторонні і А₁, Б₁, В₁, Г₁ — лівосторонні бічні, навхрест супротивні центральному симподію; Е, Е' — правосторонні і Е₁, Е₁' — лівосторонні, навхрест супротивні бічним. I, II_α, III_β, IV_γ, V_δ, VI_ε — порядки квітконосних осей наростання центрального і III_α, III_α₁ — VI_α, VI_α₁ — порядки осей наростання навхрест супротивних



бічних симподіїв; IVa' і IVa'' , Va' і Va'' — порядки квітконосних осей наростання зачаткових симподіїв E , E_1 і \mathcal{E} , \mathcal{E}_p ; Πa і Πa_1 — VIa і VIa_1 — порядки квітконосних осей галуження. Чорні кружечки — квітки, що цвітуть і з яких утворюються плоди. Білі кружечки — квітки на стадії бруньок з різним рівнем розвитку. Різні діаметр та довжина сполучних ліній чорних і білих кружечків означають зменшення метричних параметрів квіток та рівня розвитку бруньок. Стрілками вказано напрям росту центрального і бічних симподіїв

Fig. 1. Diagram of the partial inflorescence of *V. phlomoides*. Symbols indicate: 1 — stem; 2 — bract; 3 — opposite bracteoles of the second node of the floriferous axes of growth of subsequent orders; 4 — opposite bracteoles of the second node of the floriferous branching axes of subsequent orders (here and on the fig. 2). Sympodia of floriferous axes: \mathcal{C} — central; A , B , B , Γ — right-sides and A_p , B_p , B_p , Γ_1 — left-sides lateral decussate to central sympodia; E , \mathcal{E} — right-sides and E_p , \mathcal{E}_1 — left-sides, decussate to lateral sympodia. I , Πa , $\text{III}\beta$, $\text{IV}\gamma$, $V\delta$, $\text{VI}\epsilon$ — orders of floriferous axes of growth of central sympodia and $\text{III}a$, $\text{III}a_1$ — VIa , VIa_1 — orders of floriferous axes of growth of decussate lateral sympodia; IVa' and IVa'' , Va' and Va'' — orders of floriferous axes of growth of embryonic sympodia E , E_1 and \mathcal{E} , \mathcal{E}_p ; Πa and Πa_1 — VIa and VIa_1 — orders of floriferous axes of branching. Black circles — blossoming flowers, from which the fruits develop. The white circles — flowers inside of the buds. The different diameter and length of the connecting lines between of the black and white circles reflect the reduction of parameters of flowers and degree of development of buds. Arrows show a direction of growth of the central and lateral sympodia

структури парціального суцвіття, що реалізується завдяки постійно активним процесам наростання і галуження квітконосних осей зростаючих порядків, які за всіма морфологічними і функціональними параметрами є аналогічними осі I порядку. Обидва ці процеси впродовж усього періоду формування суцвіття відбуваються синхронно, однак для більшого унаочнення послідовності розвитку його головних структур розглянемо кожен з них окремо, починаючи з наростання квітконосної осі Πa порядку з абаксіальної бруньки осі I порядку (рисунки 1, 2). Утворена з цієї бруньки вісь Πa порядку за будовою подібна до попередньої, тому аналогічним чином на ній розвивається вісь $\text{III}\beta$ порядку і в такій самій послідовності — осі наступних — $\text{IV}\gamma$, $V\delta$ і $\text{VI}\epsilon$ порядків.

Важливо зауважити, що інтенсивність наростання квітконосних осей тісно корелює з рівнем порядку їх утворення: чим вищий порядок осі, тим нижчими є її біометричні показники та рівень сформованості органів квітки. Так, у фазі плодоношення рослин середні значення лінійних розмірів осей I, Πa і $\text{III}\beta$ порядків дорівнювали, відповідно, 26, 22 та 16 мм, а з їх квіток утворювалися плоди, що перебували на різних стадіях дозрівання. Натомість вісь $\text{IV}\gamma$ порядку закінчується лише бутонем квітки, а її довжина досягає близько 11 мм. Наступні осі — $V\delta$ і $\text{VI}\epsilon$ порядків — разом із зачатками квіток знаходяться тільки на початкових стадіях розвитку і їх загальна довжина становить, відповідно, 1,5 і 0,5 мм. Квітконосні осі Πa — $\text{VI}\epsilon$ порядків наростають базисимподіально за моноазіальним типом, унаслідок чого утворюється симподій квітконосних осей, просторово зорієнтований у базальному напрямку стосовно осі головного пагона і під певним кутом до неї.

Розглянемо тепер особливості галуження квітконосних осей наростання цього симподія. Починається він з двох супротивних бруньок другого вузла осі



I порядку, з кожної розвивається по квітконосній осі Pa і Pa_1 порядків. Внаслідок розвитку цих осей на осі I порядку формується суцвіття типу простого дихазія. Його осі II порядку за довжиною (до 24 мм) помітно поступаються осі I порядку і не перевершують її. За цією ознакою простий дихазій, як і всі наступні дихазії парціального суцвіття *V. phlomoides*, відрізняються від класичного дихазія, в якого супротивні осі II порядку розвиваються у верхній частині квітконосної осі I порядку і переростають її верхівку [2, 5, 10, 12]. Квітконосні осі Pa і Pa_1 порядків простого дихазія завдяки супротивним брунькам їх других вузлів продовжують галузитися, кожна на осі Pa і Pa_1 порядків, внаслідок чого дихазій ускладнюється. Їх довжина (5—6 мм) значно поступається довжині осей попереднього порядку, а квітки на них, за окремими винятками, не розвиваються. Галуження осей Pa і Pa_1 порядків на супротивні осі IVa і IVa_1 порядків є лише зачатковим. Лінійні розміри пазушних квіткових бруньок цих осей становлять 0,2—0,3 мм, а розвиток квіток перебуває на стадії диференціації елементів оцвіттини.

Таким чином, у процесі аксілярного супротивного галуження квітконосної осі I порядку монохазіального симподія формується суцвіття типу потенційно складного дихазія, утворене з семи простих дихазіїв: перший (за часом формування) є цілковито розвиненим, а всі наступні перебувають на різних стадіях розвитку. Загалом у цьому суцвітті налічується 19 осей різних порядків, з них 3, рідше — 4 є нормально розвиненими з квітками, з яких утворюються плоди, а решта перебуває у стані бруньок з різним рівнем сформованості квіткових елементів.

Наступна квітконосна вісь Pa порядку монохазіального симподія галузиться аналогічно осі I порядку. Однак через сповільнення ростових і формотворчих процесів на її базі утворюється потенційно складне суцвіття дихазійного типу; у ньому нормально розвинені лише супротивні осі Pa і Pa_1 порядків з квітками, з яких утворюються плоди, а решта супротивних осей IVa і IVa_1 та Va і Va_1 порядків є зачатковими. Структурно суцвіття, утворене внаслідок галуження осі Pa порядку, є таким самим, як і суцвіття осі I порядку. Воно теж складається з семи простих дихазіїв, з яких лише один — перший — повністю розвинений, а всі наступні перебувають на етапі початкового [11] чи внутрішньобрунькового галуження. У цьому суцвітті теж 19 квіток, проте лише три з них цвітуть, а всі інші — на стадії зачаткових квіткових бруньок.

Поступове сповільнення ростових й органотворюючих процесів в акропетальному напрямку монохазіального симподія різко послаблює галуження його квітконосних осей зростаючих порядків. Зокрема, вісь $III\beta$ порядку, яка несе нормально розвинену квітку, не має видимого галуження. Її супротивні пазушні бруньки другого вузла не розвиваються у квітконосній осі IVa і IVa_1 порядку, однак галузяться на зачаткові супротивні осі Va і Va_1 порядків. Внаслідок такого галуження утворюється потенційно складний дихазій, що складається лише з трьох зачаткових простих дихазіїв. У ньому налічується дев'ять квіток, проте цвіте та утворює плід лише одна квітка, тоді як інші є зачатковими. Подібне за будовою, але слабше розвинене суцвіття, утворене внаслідок початкового

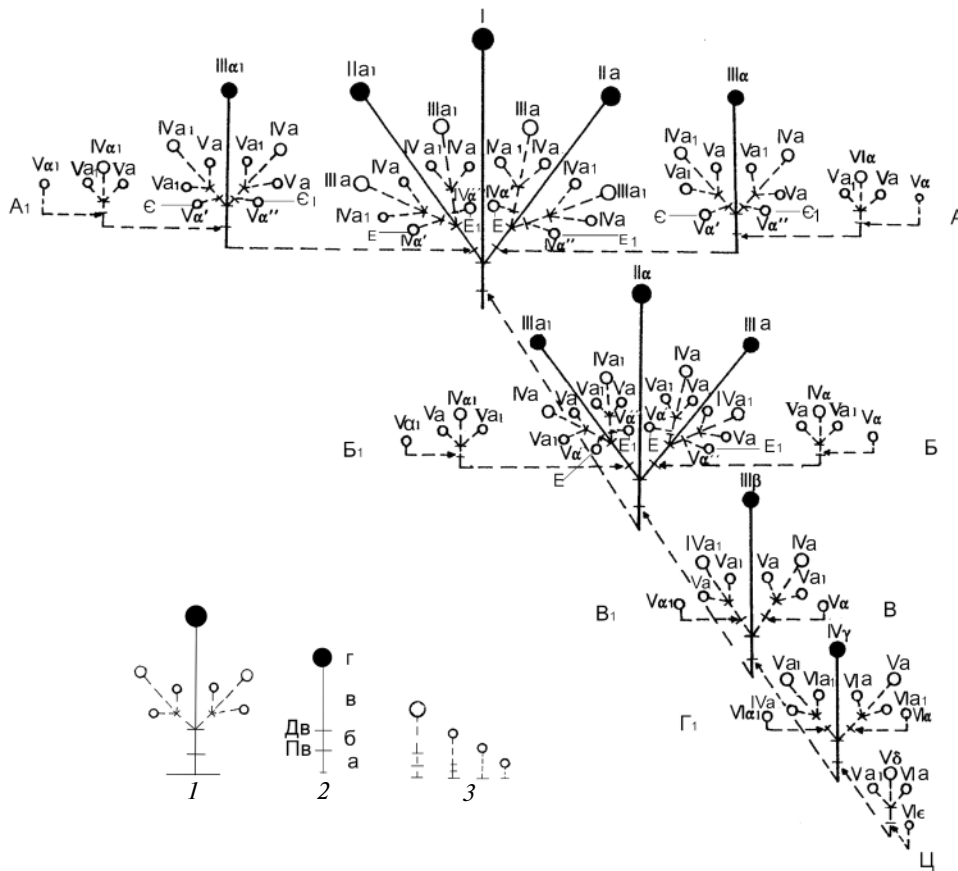


Рис. 2. Схема парціального суцвіття *V. phlomoides*, розділеного на окремі структурні елементи. У м о в н і п о з н а ч е н н я: 1 — різновікові потенційно складні дихазії; 2 — повністю розвинена квітка: *a* — гіпододій (збільш.), *б* — мезоподій і *в* — епіподій квітконіжки (квітконосної осі), *z* — власне квітка, *Пв* — перший і *Дв* — другий вузли квітконіжки; 3 — квітки на стадії бруньок з різним рівнем розвитку. Пунктирними стрілками вказане місце утворення (*Пв*) осі наростання зростаючого порядку на осі попереднього порядку

Fig. 2. Scheme of the partial inflorescence of *V. phlomoides* divided into separate structural elements. S y m b o l s i n d i c a t e: — different-aged potentially complex dichasium; 2 — completely developed flower: *a* — hypopodium (magnified), *б* — mezopodium and *в* — epipodium of pedicel, *z* — flower, *Пв* — first and *Дв* — the second, nodes of the pedicel; 3 — flowers in the phase of different aged flower buds. Dotted arrows show the place of development (*Пв*) of the growing axis of increasing order on the previous axis

галуження квітконосної осі наростання $IV\gamma$ порядку. Щодо наступних двох квітконосних осей наростання $V\delta$ і $VI\epsilon$ порядків цього симподія, то перша з них є на стадії бруньки, що початково галузиться на дві супротивні осі VIa і VIa_1 порядків, унаслідок чого утворюється зачаткове суцвіття — простий дихазій з трьома квітками, а друга являє собою лише конус наростання з примордіями чашолистків.



Таким чином, монохазіальний симподій, утворений внаслідок базисимподіального наростання квітконосних осей зростаючих порядків та їх супротивного галуження, складається з п'яти відносно самостійних потенційно складних дихазій, ступінь сформованості яких зменшується зі зростанням порядку квітконосних осей наростання, де вони розвиваються. Сумарна кількість квіток усіх цих дихазійних суцвіть дорівнює 60, однак лише 8 з них досягають повного розвитку, а всі інші перебувають на різних стадіях формування — від зачаткових квіток до бутонів. Проте монохазіальний симподій, який назвемо центральним (рисунки 1, 2, Ц), — не єдина структура у загальній архітектурі парціального суцвіття. Одночасно з розвитком цього симподія відбувається його галуження в акропетальному напрямку на бічні супротивні симподії — правосторонні (А—Г) і лівосторонні (А₁—Г₁), аналогічні центральному за будовою квітконосних осей зростаючих порядків та способом їх наростання і галуження. Однак, на противагу центральному, бічні симподії суттєво поступаються йому за інтенсивністю ростових і формотворчих процесів, тому більшість з них перебуває у зачатковому стані. Найкраще розвиненими серед них є проксимальні бічні супротивні симподії А і А₁, формування кожного з яких починається з абаксіальних бруньок перших вузлів супротивних осей галуження IIa і IIa₁ порядків, що розвинулися на осі I порядку. З них шляхом базисимподіального наростання формуються квітконосні осі IIIa і IIIa₁ порядків завдовжки 16—18 мм, які завершуються квітками, що утворюють плоди. Наступні супротивні осі наростання IVa і IVa₁ порядків теж беруть початок з абаксіальних бруньок перших вузлів осей попереднього порядку, однак вони перебувають лише на стадії квіткових бруньок завдовжки 5—6 мм. У перших вузлах цих бруньок закладаються зачатки абаксіальних бруньок завдовжки до 1 мм — потенційних квітконосних осей наростання Va і Va₁ порядків. Одночасно з наростанням квітконосних осей обох супротивних симподіїв А і А₁ відбувається їх галуження за рахунок супротивних пазушних бруньок других вузлів. Проте у нормальні квітконосні осі ці бруньки не розвиваються. Вони відрізняються мінімальними розмірами (до 1 мм), зачатковим галуженням, інтенсивність якого поступово зменшується зі зростанням порядку осі. Так, нормально розвинені квітконосні осі наростання IIIa і IIIa₁ порядків обох симподіїв галузяться на зачаткові супротивні осі IVa і IVa₁ порядків, останні — на зачатки осей Va і Va₁ порядків, утворюючи потенційно складний дихазій із трьох простих дихазій з сумарною кількістю квіток, що дорівнює 9, з яких одна цвіте, а решта — зачаткові. Наступні осі наростання — IVa і IVa₁ порядків — цих симподіїв є на стадії зачаткових і галузяться на такі самі за рівнем розвитку супротивні осі Va і Va₁ порядків. Завдяки цьому утворюється потенційно простий дихазій з трьох зачаткових квіток, кожна з яких являє собою конус наростання з примордіями чашолистків та пелюсток. Бічні симподії Б і Б₁ суттєво поступаються у своєму розвитку бічним симподіям А і А₁. Вони є лише на стадії абаксіальних бруньок перших вузлів осей галуження IIIa і IIIa₁ порядків осі наростання IIa порядку центрального симподія. Кожна з цих бруньок — це зачаткові квітконосні осі наростання IVa і IVa₁ порядків потенційно бічних симподіїв, відпо-



відно, правостороннього B і лівостороннього B_1 , яка завдяки супротивним брунькам її другого вузла початково галузиться на зачаткові осі Va і Va_1 порядків, утворюючи простий зачатковий дихазій з трьох зачаткових квіток. Натомість абаксіальні бруньки перших вузлів цих осей є потенційними квітконосними осями наростання наступних — Va і Va_1 порядків — обох бічних симподіїв. Два інші бічні супротивні симподії B і B_1 та Γ і Γ_1 центрального симподія представлені лише зачатковими абаксіальними бруньками перших вузлів супротивних осей галуження IVa і IVa_1 порядків осі наростання $III\beta$ порядку і таких самих осей Va і Va_1 порядків осі наростання $IV\gamma$ порядку, які перебувають на стадії конуса наростання з примордіями елементів оцвіттини.

Окрім бічних до центрального симподіїв, у процесі розвитку парціального суцвіття в його структурі закладаються також зачатки нової генерації симподіїв — E , E_1 і ϵ , ϵ_1 (рисунки 1, 2), паралельних центральному і навхрест супротивних бічним. Цими зачатками є абаксіальні бруньки перших вузлів осей галуження потенційно складних дихазіїв центрального та бічних симподіїв A і A_1 , з яких можуть розвинути осі наростання IVa' , IVa'' і Va' , Va'' порядків як перші елементи симподіїв нової генерації.

Отже, як видно з викладеного вище, парціальне суцвіття *V. phlomoides* відзначається високою активністю процесу генеративного органогенезу пазушних меристем квітконосних осей наростання і галуження, однак його програма вповні не реалізується в часових рамках життєвого циклу виду. Саме з цієї причини абсолютна більшість квіток суцвіття перебуває на початкових стадіях розвитку і лише окремі з них досягають фази цвітіння. Так, у суцвіття, зображеного на рисунках 1 і 2, загальна чисельність квіток його потенційно складних дихазіїв центрального і бічних симподіїв становить 98, проте лише 10 із них є цілковито розвинені, цвітуть, утворюючи плоди, а решта перебуває на стадії різною мірою сформованих бруньок. Варто також відзначити, що рівень розвитку парціальних суцвітть цього виду тісно корелює з їх топографічним положенням у флоральній зоні головного пагона. Найкраще розвинені вони в його нижній частині, де в кожному з суцвітть нараховується 75—98 квіток, проте лише 6—9 з них досягають стану цвітіння та утворення плодів. У суцвіттях середньої частини зони чисельність квіток зменшується майже вдвічі, причому тільки 4—5 з них цілком розвинені. Найбільш спрощеною є будова суцвітть верхньої частини зони. Вони утворені лише з 7—14 квіток і тільки 2—3 досягають повного розвитку.

Підсумовуючи результати вивчення будови та розвитку парціального суцвіття *V. phlomoides*, відзначимо передусім найсуттєвіші особливості для пізнання структурної організації цього утворення як основного елемента синфлоресценцій монокарпічних пагонів досліджуваного виду. Одна з найголовніших — це модульна структура суцвіття [1, 9], представлена трьома рівнями модульної організації. Основним її конструктивним модулем є квітконосна вісь з двома вузлами, навхрест супротивним філотаксисом та діяльними пазушними абаксіальною брунькою першого (адаксіальна брунька не розвивається) та супротивними бруньками другого вузлів. З однотипних модулів такої будови власне і складається вся морфо-



логічна структура парціального суцвіття. За віком вона неоднорідна, що зумовлено різним віком модулів — від цілком сформованих, на які припадає лише 8—9 %, тоді як усі інші перебувають на різних стадіях розвитку у стані квіткових бруньок.

Механізм «складання» суцвіття з таких модулів доволі простий і пов'язаний з функціонально різною діяльністю їх пазушних меристем першого (лише абаксіальної) та супротивних другого вузлів. З меристем перших вузлів базисимподіально за монохазіальним типом завжди в акропетальному напрямку послідовно розвиваються модулі наростання наступних порядків, завдяки чому збільшуються лінійні розміри суцвіття та утворюється його центральний симподій. З меристем других вузлів модулів наростання, навпаки, формуються модулі галуження зростаючих порядків, ступінь розвитку яких є обернено пропорційним числовому значенню їх порядку в структурі суцвіття. Внаслідок цього на базі модулів наростання центрального симподія утворюються 3—4 відносно самостійні потенційно складні дихазії, рівень розвитку яких зменшується в акропетальному напрямку вздовж центрального симподія.

Разом з цим симподієм аналогічним чином формуються суцвіття за рахунок бічних супротивних симподіїв. Починається їх розвиток з абаксіальних бруньок перших вузлів супротивних осей галуження модулів наростання центрального симподія. Парціальне суцвіття набуває пірамідальної форми, поступово спрощуючись до верхівки за рівнем розвитку та будовою. Його різновікові потенційно складні дихазії є окремими модулями другого рівня організації суцвіття, а центральний і бічні супротивні різновікові симподії як найвищі за структурою його елементи — модулями третього рівня. Отже, парціальне суцвіття *V. phlomoides* не є «пучком» лише з 2—4 [7] чи 3—4 (8) [13] квітучих квіток, а значно складнішим утворенням, в якому налічується у десятки разів більше квітконосних осей (до 100), котрі перебувають на стадії квіткових, різною мірою сформованих бруньок. У структурному плані воно є системою взаємопов'язаних, відносно самостійних потенційно складних різновікових дихазій, тому його можна виділити в окремий вид цимозних суцвіть під назвою «множинний потенційно складний дихазій». Водночас цим також стверджується недоцільність вживання у ботанічній літературі [3, 7, 13] для найменування парціального суцвіття *V. phlomoides* та інших видів роду *Verbascum* терміна «пучок», який характеризує лише зовнішню форму, а не властиву йому складну морфоструктуру.

Нарешті вкажемо ще на одну особливість парціального суцвіття *V. phlomoides*, яка не мала би бути йому властивою і суперечить загальноприйнятому тлумаченню [2, 5, 10] типу цього суцвіття, згідно з яким воно належить до цимозних (закритих, визначених), оскільки верхівкові меристеми їх осей різних порядків наростання та галуження не здатні до тривалого росту, бо кожна з них витрачається на утворення квітки. Однак, зважаючи на безперервну діяльність пазушних меристем квітконосних осей суцвіття протягом усього періоду його розвитку, що продукують нові квіткові бруньки, а це збільшує число порядків нових квітконосних осей наростання та галуження, то, на думку, В.Р. Кондорської [6], за такої умови суцвіт-



тя по суті стає відкритим (невизначеним) з тією лише різницею, що необмеженість його росту досягається іншим способом, ніж у рацемозних суцвіть.

Висновки

Парціальне суцвіття *V. phlomoides*, якому властивий модульний тип структурної організації, складається з багатьох (до 100) різновікових модулів — квітконосних осей, однотипних за будовою та функціями, з яких лише не більше 10 мають цілковито розвинені квітки, а решта перебуває у стані бруньок різного рівня розвитку.

Структура парціального суцвіття *V. phlomoides* формується завдяки двом взаємопов'язаним, але функціонально відмінним процесам — базисимподіального за монохазіальним типом наростання квітконосних осей зростаючих порядків та супротивного їх галуження на осі таких самих порядків, унаслідок чого на базі осей наростання утворюються численні різновікові потенційно складні дихазії. Парціальне суцвіття даного виду, що складається із сукупностей таких дихазій, слушно розглядати як окремих вид цимозних суцвіть і назвати «множинним потенційно складним дихазієм».

Широковживаний для найменування парціальних суцвіть видів роду *Verbascum* термін «пучок» є малоінформативним, оскільки він відображає лише зовнішню будову суцвіття, а не особливості його морфоструктурної організації.

Цимозне (закрите, визначене) парціальне суцвіття *V. phlomoides* здатне до тривалого росту, однак за рахунок не апікальних меристем своїх осей, що властиво рацемозним суцвіттям (відкритим, невизначеним), а пазушних, завдяки постійній і високій активності генеративного органогенезу яких утворюються нові порядки різновікових квітконосних осей наростання та галуження.

1. *Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 1. — М.: Мир, 1989. — 667 с.
2. *Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г. и др.* Ботаника. Морфология и анатомия растений. — М.: Просвещение, 1988. — 480 с.
3. *Гриценко Н.В.* Виды Коровяка (*Verbascum* L.) секции *Isandra* Franch. в СССР (критический обзор): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л., 1972. — 24 с.
4. *Грудзинская И.А.* Соцветия видов *Ulmus* L. // Ботан. журн. — 1966. — 51, № 1. — С. 15–27.
5. *Зиман С.М., Мосякин С.Л., Булах О.В. та ін.* Иллюстрированный довідник з морфології квіткових рослин. — Ужгород: Медіум, 2004. — 156 с.
6. *Кондорская В.Р.* О применении термина «дихазий» // Биол. науки. — 1989. — № 2. — С. 66–71.
7. *Котов М.И.* Рід Дивина — *Verbascum* L. — К.: Вид-во АН УРСР, 1960. — С. 407–431. — (Флора УРСР; Т. 9).
8. *Кузнецова Т.В.* Методы исследования соцветий. 1. Описательный метод и концепция синфлуоресценции Вильгельма Тролля // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. — 1985. — 90, вып. 3. — С. 62–72.
9. *Кузнецова Т.В.* О комплементарных подходах в морфологии соцветий // Ботан. журн. — 1992. — 77, № 12. — С. 7–24.
10. *Нечитайло В.А., Кучерява Л.Ф.* Ботаніка. Вищі рослини. — К.: Фітосоціоцентр, 2000. — 431 с.
11. *Нухимовский Е.Л.* Ветвление и кушение семенных растений // Изв. ТСХА. — 1974. — Вып. 2. — С. 50–62.



12. Федоров Ал. А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. — Л.: Наука, 1979. — 296 с.
13. Федченко Б.А. Коровяк — *Verbascum* L. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. — С. 122—170. — (Флора СССР; Т. 22).
14. Troll W. Die Infloreszenzen. Bd. 1. — Jena: Fischer Verlag, 1964. — 615 s.

Рекомендує до друку
С.Л. Мосякін

Надійшла 14.07.2009

И.Н. Берко, М.Р. Грицына

Львовский национальный университет ветеринарной медицины и биотехнологий
им. С.З. Гжицкого

РАЗВИТИЕ И МОРФОСТРУКТУРА ПАРЦИАЛЬНОГО СОЦВЕТИЯ *VERBASCUM PHLOMOIDES* L. (*SCROPHULARIACEAE*)

В результате проведенных нами исследований установлено, что исходным органом для парциальных соцветий *Verbascum phlomoides* L. являются пазушные почки прицветников на осях соцветий главного и боковых побегов, из которых развивается ось соцветия первого порядка. Эта ось несет два узла с накрест супротивно расположенными прицветничками и пазушными почками. Ось нарастания второго порядка развивается из абаксиальной почки первого узла, а оси ветвления — из супротивных почек второго узла. Развитие осей нарастания следующих порядков и их супротивное ветвление на осях предыдущих порядков происходит аналогичным образом, после чего на каждой оси нарастания развивается потенциально сложный дихазий. Совокупность таких сравнительно самостоятельных дихазиев представляет собой морфологическую структуру парциального соцветия, которое может рассматриваться как «множественный потенциально сложный дихазий». Вопреки общепринятым терминологическим определениям, парциальное соцветие *V. phlomoides* относится к рацемозным (открытым) соцветиям из-за непрекращающейся деятельности пазушных меристем его цветоносных осей, на которых развиваются новые оси следующих порядков.

К л ю ч е в ы е с л о в а: Scrophulariaceae, *Verbascum phlomoides* L., синфлоресценция, цимойды, парциальное соцветие, развитие.

J.M. Berko, M.R. Hrytsyna

S.Z. Gzhytskyj Lviv National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies

THE DEVELOPMENT AND MORPHOSTRUCTURE OF PARTIAL INFLORESCENCE OF *VERBASCUM PHLOMOIDES* L. (*SCROPHULARIACEAE*)

It has been shown that initial organs of the partial inflorescences of *Verbascum phlomoides* L. are the axillary buds of the bracts of the main or lateral shoot axes of inflorescences, from which the inflorescence axis of the first order develops. This axis of growth of the second order develops from the abaxial bud on the first node. The development of the axes of growth of the next orders and their opposite branching on the axes of the previous orders occur by the close way after what on each axis of growth the potentially complex dichasium develops. A set of these comparatively independent dichasia is the morphological structure of the partial inflorescence, which can be regarded as a «plural potentially complex dichasium». Despite the generally accepted definitions, the partial inflorescence of *V. phlomoides* belongs to the racemous (open) inflorescences because of the constant activity of the axillary meristems of its floriferous axes, which produce the new axes of the next orders.

К e y w o r d s: Scrophulariaceae, *Verbascum phlomoides*, partial inflorescence, cymoids, development, synflorescence.

