

С.В. КЛИМЕНКО¹, С.М. ОСАВЛЮК²

¹ Національний ботанічний сад ім. М.М. Гришка НАН України
вул. Тімірязєвська, 1, Київ, 01014

² Донецький ботанічний сад НАН України
пр. Ілліча, 110, Донецьк, 83059

ФОРМУВАННЯ СИСТЕМИ ПАГОНІВ У *CORNUS MAS L.* В РІЗНИХ ЕКОЛОГІЧНИХ УМОВАХ

Ключові слова: *Cornus mas*, система пагонів, екологія,
Північний Лісостеп, південний схід

Cornus mas L. (*Cornaceae* Dumort.) широко застосовується у сучасному плодівництві і декоративному садівництві. Основу його промислового асортименту складають численні природні зразки та культивари, одержані селекційно. Екологічна толерантність, неодноразово відмічена авторами, які досліджують кизил в різних регіонах України [2], сприяє розширенню культурного ареалу кизилу, бо уможливило введення його до складу культурфітоценозів. Висока продуктивність кизилу зумовлена відсутністю періодичності плодоношення при культивуванні, високими морозо- та посухостійкістю. Однак показники урожайності і продуктивності передусім визначаються активністю вегетативної сфери — ростом і розвитком системи пагонів, а також формуванням та співвідношенням вегетативних і генеративних елементів в онтогенезі. Морфогенез вегетативних і генеративних бруньок кизилу детально вивчала і описала С.В. Клименко [1] по зразках акліматизаційного саду ім. М.Ф. Кашенка — філіалу Національного ботанічного саду ім. М.М. Гришка НАН України (НБС, м. Київ), де представлено велику різноманітність форм *C. mas*. Систему пагонів не досліджено, хоча формування структури крони є важливим для оцінки розвитку рослин в різних екологічних умовах.

Метою нашої роботи було дослідження впливу екологічних факторів на формування пагонів, а також порівняльне вивчення структури і динаміки систем пагонів *C. mas* в умовах культури у Північному Лісостепу та на Південному Сході України.

Проблема морфогенезу економічно важливих рослин, до яких належить *C. mas*, має як наукове, так і прикладне значення. Архітектура вегетативної сфери рослинного організму — це сукупність його часових, якісних і кількісних характеристик.

Морфологію вегетативних органів вищих рослин детально розглядав І.Г. Серебряков [5]. Характеризуючи основні закономірності формування пагонів у деревних рослин, він відмічав, що довжина міжвузлів, відображуючи інтенсивність росту пагона — де б він не розвивався і які б функції не виконував — не залишається постійною по всій його довжині. Характер цих змін

© С.В. КЛИМЕНКО, С.М. ОСАВЛЮК, 2004

різний у різних видів рослин, але існує загальна закономірність зміни довжин міжвузлів за типом одновершинної кривої.

Р. Gleissner, аналізуючи кореляцію структурної організації системи пагонів деревних рослин у часі, виділив вегетативний річний пагін як елементарну одиницю наростання, що забезпечує безперервність росту і визначає габітуальну композицію крони [7]. В аналітичному огляді С. Jones [8] розглянуто проблеми виявлення морфологічних ознак при ідентифікації репродуктивного та нерепродуктивного статусу в онтогенезі рослин, а також трансформації цих ознак за зміни умов вирощування рослин. Розвиткові генеративної сфери передує розвиток вегетативної, від конструкції системи пагонів залежать габітус рослини і ритми її розвитку. Успішність інтродукції залежить від збереження чи зміни конструкції системи пагонів [4].

Матеріали і методи досліджень

Об'єктами наших досліджень були чотири сорти *C. mas* — Лук'янівський, Ніколка, Кораловий, Елегантний (оригінальні сорти — НБС, м. Київ). Дослідні рослини вирощуються в колекції Донецького ботанічного саду НАН України (ДБС), контрольні — на колекційно-селекційній ділянці НБС.

Основні метеорологічні показники, що характеризують кліматичні умови районів зростання дослідних (ДБС) і контрольних (НБС) зразків наводяться в табл. 1.

Порівняння екологічних умов Донецька та Києва показало, що основним лімітуючим фактором вирощування рослин є низькі зимові температури: зокрема, в Донецьку абсолютний мінімум в січні 1994 р. становив -29°C , і в Києві іноді трапляються такі зниження температур — у грудні 1997 р. абсолютний мінімум становив -27°C (табл. 1).

Абсолютний максимум температури в Донецьку в липні 1996 р. становив 41°C , що ускладнюється недостатнім вологозабезпеченням.

Комплекс здебільшого несприятливих екологічних умов впливає на формування вегетативних і генеративних бруньок і призводить до змін у наростанні та формуванні крони дослідних рослин порівняно з контрольними.

Таблиця 1. Метеорологічні показники районів культивування *Cornus mas* L. (за період 1994—2002 рр.)

Показник	ДБС	НБС
Середньорічна температура повітря, $^{\circ}\text{C}$	7,9	7,6
Середня температура повітря в липні, $^{\circ}\text{C}$	21	20,4
Середньорічна температура в січні, $^{\circ}\text{C}$	-6,6	-5,5
Абсолютний максимум температури, $^{\circ}\text{C}$	41 (липень, 1996)	33 (липень, 1999)
Абсолютний мінімум температури, $^{\circ}\text{C}$	-29 (січень, 1994)	-27 (грудень, 1997)
Середньорічна сума опадів, мм	472	550

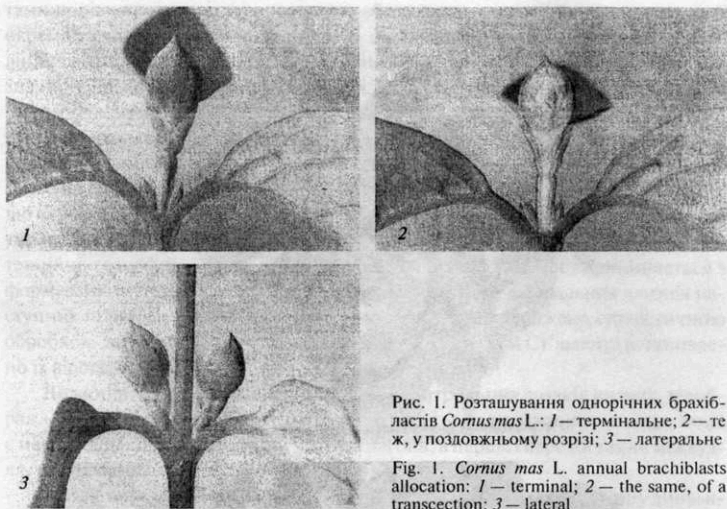


Рис. 1. Розташування однорічних брахібластів *Cornus mas* L.: 1 — термінальне; 2 — те ж, у поздовжньому розрізі; 3 — латеральне

Fig. 1. *Cornus mas* L. annual brachiblasts allocation: 1 — terminal; 2 — the same, of a transection; 3 — lateral

Ми досліджували термінальні і латеральні пагони та міжвузля однорічних пагонів *C. mas*. Біоморфологічну порівняльну характеристику пагонів склали за розробками І.Г. Серебрякова [5], М.Т. Мазуренка та А.П. Хохрякова [3]; морфологічний опис проводили відповідно до Атласу з описової морфології вищих рослин [6]. Однорічні пагони вимірювали в центральній частині крони рослини у вересні, після завершення лінійного росту і формування всіх бруньок. Статистичну обробку даних виконано з використанням програми Microsoft Excel. Вірогідність порівняння ознак оцінювали за критерієм Ст'юдента на 95%-му рівні значущості (t становить 2,014 при вибірці $n = 25$).

Результати досліджень та їх обговорення

Рослини контрольних і дослідних зразків формувалися однаково і мають низькоштабову форму або вирощуються у вигляді куща. Їх крони утворені чотирма—восьмома стовбурами формування зі складною багатопорядковою системою вегетативних і генеративних пагонів.

Аналіз **структурної організації крони** рослин кизилу, як і інших деревних рослин [5], показав, що її елементарною структурною одиницею є річний пагін. Розвитку цих пагонів передують формування бруньок, які у *C. mas* чітко диференційовані на вегетативні і генеративні. Топографічно на пагоні розрізняють бруньки термінальні і супротивні латеральні. Слід зазначити, що у кизилу однорічний приріст складається з річних пагонів двох типів — ауксібластів і брахібластів, причому останні утворюються пролептично. Однорічний брахібласт — це укорочений пагін близько 1,5 см завдовжки, що має термінальну

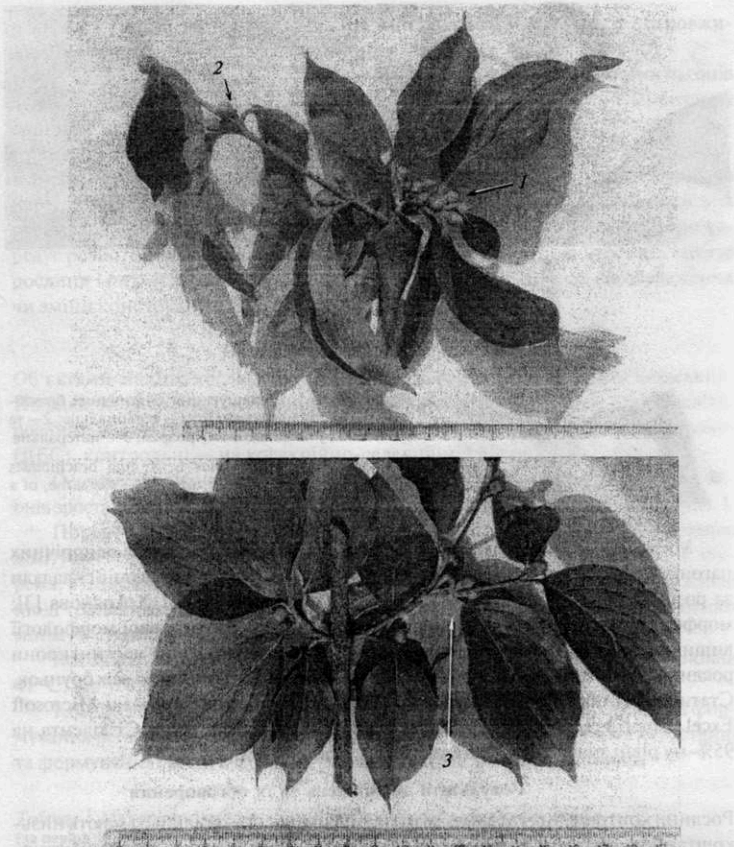


Рис. 2. Типи латеральних пагонів *C. mas*: 1 — симподіальні брахібласти; 2 — моноподіальний ауксибласт; 3 — симподіальний ауксибласт

Fig. 2. Types of *C. mas* lateral shoots: 1 — sympodial brachiblasts; 2 — monopodial auxiblast; 3 — sympodial auxiblast

квіткову бруньку з чотирма шкірястими захисними лусками і дві пари супротивних латеральних вегетативних бруньок, розташованих у пазухах лускоподібних редукованих листків (рис. 1).

Візуальне спостереження за розвитком крони дослідних і контрольних рослин у різних умовах вирощування дало змогу порівняти їх габітуси. За результа-

тами порівняльного аналізу виявлено збереження типової будови крони та її окремих складових елементів. Однак, як свідчить морфометричний аналіз, лінійні розміри міжвузлів і пагонів у експериментальних та контрольних рослин значно відрізняються між собою (табл. 2). Так, у експериментальних зразків (сорти Лук'янівський, Ніколка, Кораловий), на відміну від контрольних, довжина латеральних пагонів є відносно більшою, а термінальних — меншою. Це уповільнює лінійний ріст осьових пагонів формування, а відтак, зменшується загальна висота рослин. Водночас ріст латеральних пагонів дослідних зразків, що перевершує такий у контрольних, призводить до швидкого розгалуження та ущільнення крони куша. З часом кожний латеральний вегетативний пагін потенційно трансформується в генеративний, його лінійний ріст припиняється з формуванням термінальних брахібластів і утворенням латеральних пагонів наступних порядків. Візуальні спостереження було підтверджено статистичною обробкою даних морфометричних вимірів і за критерієм Ст'юдента встановлено їх вірогідну різницю.

Довжина міжвузлів як дослідних, так і контрольних зразків кизилу, відображаючи інтенсивність росту пагонів, змінюється за довжиною пагона. Вона є максимальною у центральній частині пагона, а перше і передостаннє міжвузля, як правило, є найкоротшими.

Аналіз просторово-часової організації крони *C. mas* виявив щорічну динаміку формування системи пагонів. Так, вегетативна фаза онтогенезу, яка у дослідних рослин кизилу тривала від 3 до 5 років, в усіх чотирьох сортів характеризувалася розвитком осьових пагонів формування, які складаються з термінальних і латеральних пагонів. Осьовий пагін наростає моноподіально і щорічно

Таблиця 2. Морфометрична характеристика річних вегетативних пагонів *Cornus mas*

Сорт	Довжина термінального пагона, мм		Довжина латерального пагона, мм		Довжина міжвузлів, мм	
	$M \pm m$	C_V	$M \pm m$	C_V	$M \pm m$	C_V
Лук'янівський	32,09 ± 1,47	21,53	14,55 ± 1,16	35,71	7,48 ± 0,38	23,56
Лук'янівський, К	39,41 ± 2,76	28,89	11,45 ± 0,78	30,04	6,17 ± 0,27	14,99
<i>t</i>	2,43		2,22		2,81	
Ніколка	25,25 ± 1,43	26,49	11,72 ± 0,74	25,17	6,43 ± 0,30	20,38
Ніколка, К	34,13 ± 2,63	75,08	9,69 ± 0,56	23,15	8,98 ± 0,63	23,12
<i>t</i>	2,97		2,18		3,63	
Кораловий	24,30 ± 0,94	17,26	14,90 ± 1,16	34,76	5,64 ± 0,29	23,16
Кораловий, К	26,69 ± 0,22	33,39	10,62 ± 0,85	36,77	6,12 ± 0,36	20,17
<i>t</i>	2,47		2,98		2,43	
Елегантний	22,13 ± 0,92	18,66	7,48 ± 0,47	32,66	5,59 ± 0,25	19,94
Елегантний, К	30,85 ± 1,10	15,99	9,39 ± 0,83	46,84	5,98 ± 0,80	40,03
<i>t</i>	6,08		2,002		0,47	

П р и м і т к и: К — контроль; $M \pm m$ — середнє арифметичне значення; C_V — коефіцієнт варіації; *t* — коефіцієнт Ст'юдента.

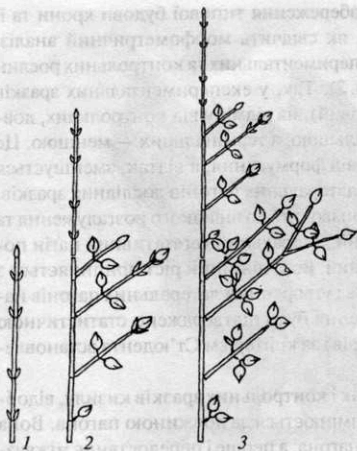


Рис. 3. Схема структурно-часової динаміки системи пагонів *C. mas*: 1 — однорічний вегетативний пагін — ауксібласт; 2 — дворічний осьовий пагін формування; 3 — трірічний осьовий пагін формування

Fig. 3. Scheme of spatial-temporal dynamics of a *C. mas* shooting system: 1 — annual vegetative shoot — auxiblast; 2 — biannual stem shoot of formation; 3 — three-annual shoot of formation

утворює термінальну вегетативну бруньку. Латеральний пагін у перші 2–3 роки звичайно зберігає моноподіальний характер галузнення — доки не сформується термінальна генеративна брунька. При цьому лінійний ріст припиняється, а моноподіальний вегетативний пагін трансформується в симподіальний генеративний пагін (рис. 2). Генеративна фаза онтогенезу характеризується прогресивним збільшенням числа генеративних пагонів, що полягає у заміні термінальних вегетативних бруньок генеративними у латеральних пагонів третього–четвертого і вищих порядків, а також формуванням і розвитком дормітивних генеративних бруньок на пагонах другого–третього порядків. Протягом багаторічного розвитку осьового пагона в системі пагонів формування зберігається латеральна і ярусна симетрія (рис. 3).

Висновки

За даними порівняльного аналізу зразків *C. mas*, що зростають на Південному Сході України (дослід) та у Північному Лісостепу (контроль), встановлено, що структурна організація крони в усіх інтродуцентах є однотипною та ідентичною з контрольними зразками. Однак у дослідних рослин зменшуються лінійні розміри вегетативних пагонів, а також встановлено прогресивний характер трансформації вегетативних пагонів у генеративні, що супроводжується інтенсивною заміною моноподіального галузнення на симподіальне. Таким чином, зміна умов вирощування кизилу спричинює зміну морфометричних характеристик, але при цьому зберігається характер розвитку органів генеративної сфери — бруньок і брахібластів, що забезпечує щорічне цвітіння та плодоношення рослин. Виявлені особливості морфогенезу є реакцією рослин на процес акліматизації і можуть бути критеріями оцінки успішності адаптації кизилу в нових умовах вирощування.

Сорти Лук'янівський, Ніколка та Кораловий мають тенденцію до зменшення висоти крони, що дозволяє уникнути постійного вкорочення пагонів і сприяє формуванню спурових крон.

У сорту Елегантний відмічене зменшення довжини латеральних пагонів, що сприяє достатньому освітленню крони, формуванню одномірних плодів, завдяки цьому рослини не вимагатимуть прорідження.

За аналізом просторово-часової організації системи пагонів всіх сортів кизилу, вони добре адаптувалися в природно-кліматичній зоні Південного Сходу України.

1. Клименко С.В. Морфолого-біологічні особливості плодоношення кизилу // Біологічні особливості корисних рослин природної флори в зв'язку з їх інтродукцією на Україні. — К., 1978. — С. 95—98.
2. Клименко С.В. Кизил на Україні. — Киев: Наук. думка, 1990. — 176 с.
3. Мазуренко М.Т., Хохлач А.П. Структура и морфогенез кустарников. — М.: Наука, 1977. — 160 с.
4. Мазуренко М.Т. Биоморфологические аспекты интродукции растений // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI вв: Тез. докл. Русск. ботан. о-ва (Санкт-Петербург, 26—29 мая, 1998). — С.-Пб., 1998. — Ч. 2. — С. 307—308.
5. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. — М.: Советская наука, 1952. — 392 с.
6. Федоров Ал.А., Кириченко М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. — 352 с.
7. Gleisner P. Arrangement of reproductive elements in some temperate deciduous tree species // Systematics and geography of plants. — 1999. — P. 95—111.
8. Jones C. An essay on juvenility, phase change, and heteroblasty in seed plants // Intern. journal of plant sciences. — 1999. — 160, № 6. — P. 105—111.

Рекомендує до друку

Надійшла 21.05.2003

В.В. Протопопова

С.В. Клименко, С.Н. Осавлюк

Национальный ботанический сад им. Н.Н. Гришко НАН Украины

ФОРМИРОВАНИЕ СИСТЕМЫ ПОБЕГОВ У *CORNUS MAS* L. В РАЗНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ ДОНЕЦКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД НАН УКРАИНЫ

Проведен анализ пространственно-временной организации системы побегов *Cornus mas* L. Приводятся результаты сравнительной морфометрической характеристики однолетних побегов четырех сортов кизила (Лукияновский, Николка, Коралловый, Элегантный), произрастающих на Юго-Востоке Украины и в Северной Лесостепи. Установлены особенности формирования системы их побегов в зависимости от условий произрастания.

S.V. Klymenko, S.M. Osavliuk

M.M. Grisko National Botanical Gardens, National Academy of Sciences of Ukraine
Donetsk Botanical Gardens, National Academy of Sciences of Ukraine

FORMATION OF *CORNUS MAS* L. SHOOT'S SYSTEM IN THE DIFFERENT ECOLOGICAL CONDITION

The analysis of the spatial-temporal organization of *Cornus mas* L. shoot's system has been carried out. The result of the comparative morphometrical characteristic of dogwood annual shoots for four cultivars (Luk'ianivskiy, Nikolka, Corallovyi, Elegantnyi) planting in the south-eastern Ukraine and the northern Steppe-Forest is presented. The peculiarities of the formation of *C. mas* shoot's system depending on conditions of plants' growing have been revealed.