

УДК 582.929.4(292.451/454)

## ПОЗДОВЖНЯ СИМЕТРІЯ ПАГОНА ТА ЇЇ ОСОБЛИВОСТІ У РОСЛИН РОДИНИ ГУБОЦВІТІ (LAMIACEAE) ФЛОРИ УКРАЇНИ

Йосип Берко

**Анотація.** Вивчено особливості поздовжньої симетрії монокарпичного пагона на прикладі зміни довжини міжвузлів його елементарних метамерів у понад 60 видів рослин напівчагарничкових і трав'яних життєвих форм родини губоцвіті. Побудовані статистично репрезентативні модельні криві зміни цього параметру метамерів пагонів для переважної більшості видів виявилися одновершинними, однак надзвичайно різноманітними за своєю формою і до того ж видоспецифічними. Дво- і багатoverшинні криві зміни довжини міжвузлів властиві обмеженому числу видів рослин і зумовлені «квантованістю» росту їхніх пагонів.

**Ключові слова:** Lamiaceae, життєві форми рослин, монокарпичний пагін, поздовжня симетрія, метамер, довжина міжвузлів метамера

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

Питання морфологічної будови пагона займають чільне місце у багатогранній проблемі з'ясування сутності природи життєвих форм рослин, особливостей їх структурної організації, закономірностей морфогенезу та виявлення можливих шляхів соматичної еволюції. Пояснюється це не тільки тим, що пагін є основною структурною і функціональною одиницею пагонової сфери рослин, але й тим, що характер його морфологічної і, зокрема метамерної, будови, будучи результатом здійснювання впродовж онтогенезу скоординованих, квантованих і локалізованих у просторі ростових та формотворчих процесів (ШАФРАНОВА 1980), багато в чому визначає тип і динаміку їх життєвої форми.

Найприкметнішою рисою метамерної будови пагона, як відомо, є його поздовжня симетрія, суть якої полягає у тому, що утворювані його апексом метамери як елементарні структури (БАРЬКИНА и ГУЛЕНКОВА 1983), або основні конструктивні модулі (БИГОН и др. 1989)

чи елементарні модулі (САВИНЫХ 2013) за комплексом зовнішніх і внутрішніх ознак залишаються нетотожними між собою завдяки гетерохронності органогенезу, а їхні ознаки закономірно змінюються вздовж осі пагона в акропетальному напрямку – від його основи до верхівки (ГОЕВЕЛ 1928 та TROLL 1959, цит. за СЕРЕБРЯКОВОЮ 1971; КРЕНКЕ 1940; СЕРЕБРЯКОВ 1952; САБИНІН 1963; СЕРЕБРЯКОВА 1971).

За умови графічного зображення зміни кількісних значень параметрів елементарних метамерів, наприклад, довжини міжвузлів, лінійних розмірів листків тощо, отримуються переважно одновершинні криві з симетричними або несиметричними їхніми висхідними і низхідними частинами. Рідше такі криві бувають дво- або багатoverшинними. На думку процитованих вище та інших авторів (КОНДРАТЬЄВА-МЕЛЬВИЛЬ 1980), ці криві поздовжньої симетрії пагона, або його градації (PRAТ 1935, цит. за СЕРЕБРЯКОВОЮ 1971) є виявом внутрішніх закономірностей його розвитку

в онтогенезі, які відбуваються під впливом різноманітних умов зовнішнього середовища і не зазнають суттєвих відхилень, оскільки є генетично детермінованими і специфічними для кожного виду рослин (СЕРЕБРЯКОВА 1971; МАГОМЕДМИРЗАЕВ и ГРИЦЕНКО 1986; ШУЛЬГІН *и др.* 1986; БАРАНОВА 1989; БЕРКО і КОЗИЙ 1991; САВИНЫХ 2013).

Проведені нами вперше біометричні дослідження низки важливих параметрів елементарних метамерів (елементарних модулів) монокарпічних пагонів понад 60 видів напівчагарничкових та полікарпічних і монокарпічних трав'яних рослин родини губоцвіті (*Lamiaceae*) флори України і побудовані на їх основі за розробленими нами спільно з математиком Б.І. Козієм оригінальними методиками (БЕРКО и КОЗИЙ 1987; БЕРКО і КОЗИЙ 1991; КОЗИЙ і БЕРКО 1989, 1991) статистично репрезентативні моделі цих параметрів метамерів узагальному, як це властиво пагонам більшості рослин (СЕРЕБРЯКОВА 1971), підтверджують їх послідовну зміну вздовж осі пагона у вигляді, як правило, більш-менш плавної одновершинної кривої. Проте їх одновершинність є лише найзагальнішою закономірністю поздовжньої симетрії пагона, за якою маскуються багато характерних рис зміни окремих параметрів елементарних метамерів як у межах пагона одного виду рослин, так і у межах пагонів інших видів, що належать до відповідних життєвих форм.

Із низки ознак елементарних метамерів пагона зупинимося лише на одній з них, зокрема, на довжині міжвузлів та на особливостях їх зміни вздовж його осі. Зауважимо, що з багатьох ознак метамерної будови пагона ознаці довжини міжвузлів у морфології рослин надавалося чи не найбільшої уваги. Пояснюється це як значною доступністю вивчення цієї ознаки, так і тим, що вона являється, з одного боку, наслідком низки важливих фізіологічних функцій онтогенезу пагона, зокрема, ростових (САБИНІН 1963), а з другого – виявом його морфоструктурної організації, яка істотним чином відображається на морфологічному розмаїтті типів цього органу й, у кінцевому

результаті, на життєвій формі всієї рослини (СЕРЕБРЯКОВ 1952; СЕРЕБРЯКОВА 1971; ШАФРАНОВА 1980; НУХИМОВСКИЙ 1988).

Як показали наші дослідження, пагони видів губоцвітих відрізняються значним різноманіттям властивої їм поздовжньої симетрії або градацією довжини їх міжвузлів, які не завжди узгоджуються з постульованою закономірністю, що виражається графічно у вигляді плавної одновершинної кривої. У певній частини видів губоцвітих зміна довжини міжвузлів їх пагонів відбувається з певними відхиленнями від цієї закономірності, що свідчить про дещо інший внутрішній ритм росту і розвитку рослини. У пагонів таких видів довжина міжвузлів змінюється не за одновершинною, а у вигляді дво- або багатoverшинної кривої. Оскільки одновершинні і багатoverшинні криві зміни довжини міжвузлів відображають принципово різні закономірності внутрішньої ритміки життєдіяльності монокарпічного пагона, доцільно розглядати такі криві як окремі типи, що об'єднують усі варіанти цієї ознаки, властиві пагонам рослин різних життєвих форм і таксономічних категорій. Відповідно до цього й виділяються два типи кривих: тип одновершинних кривих і тип дво-, багатoverшинних кривих, кожен з яких розглянемо поокремо.

#### **Тип одновершинних кривих**

Зміна довжини міжвузлів монокарпічних пагонів губоцвітих за типом одновершинної кривої є найбільш розповсюдженою серед рослин цієї родини, будучи відміченою приблизно в 80% її видів. Однак, не дивлячись на свою однотипність, у пагонів різних видів ці криві відрізняються своєрідністю і значним відхиленням від типової одновершинної кривої. Виражаються вони, як правило, в різному розташуванні точки максимуму кривої в межах префлоральної і флоральної зон пагона, а також у графіці її висхідної і низхідної частин. Із врахуванням цих особливостей криві даного типу за розташуванням точки максимуму в зональній метамерній структурі пагона розподіляються нами на два підтипи, а саме: *підтип А* з

максимумом кривої у префлоральній та *підтип* Б з максимумом кривої у флоральній зонах пагона.

Криві зміни довжини міжвузлів *підтиму* А у кількісному стосунку займають домінуюче становище у типі одновершинних кривих. Вони характерні для монокарпічних пагонів з безрозетковою та напіврозетковою морфоструктурою, які властиві рослинам напівчагарничкових і трав'яних життєвих форм. Прикметною особливістю цих кривих є їхня графічна неоднорідність за ознакою розташування точки максимуму у числовому зростаючому ряді міжвузлів вздовж префлоральної зони пагона. В одних видів вона може знаходитися у межах верхньої частини цієї зони (на будь-якому із порядкових номерів міжвузлів), тоді як в інших – у її нижній частині.

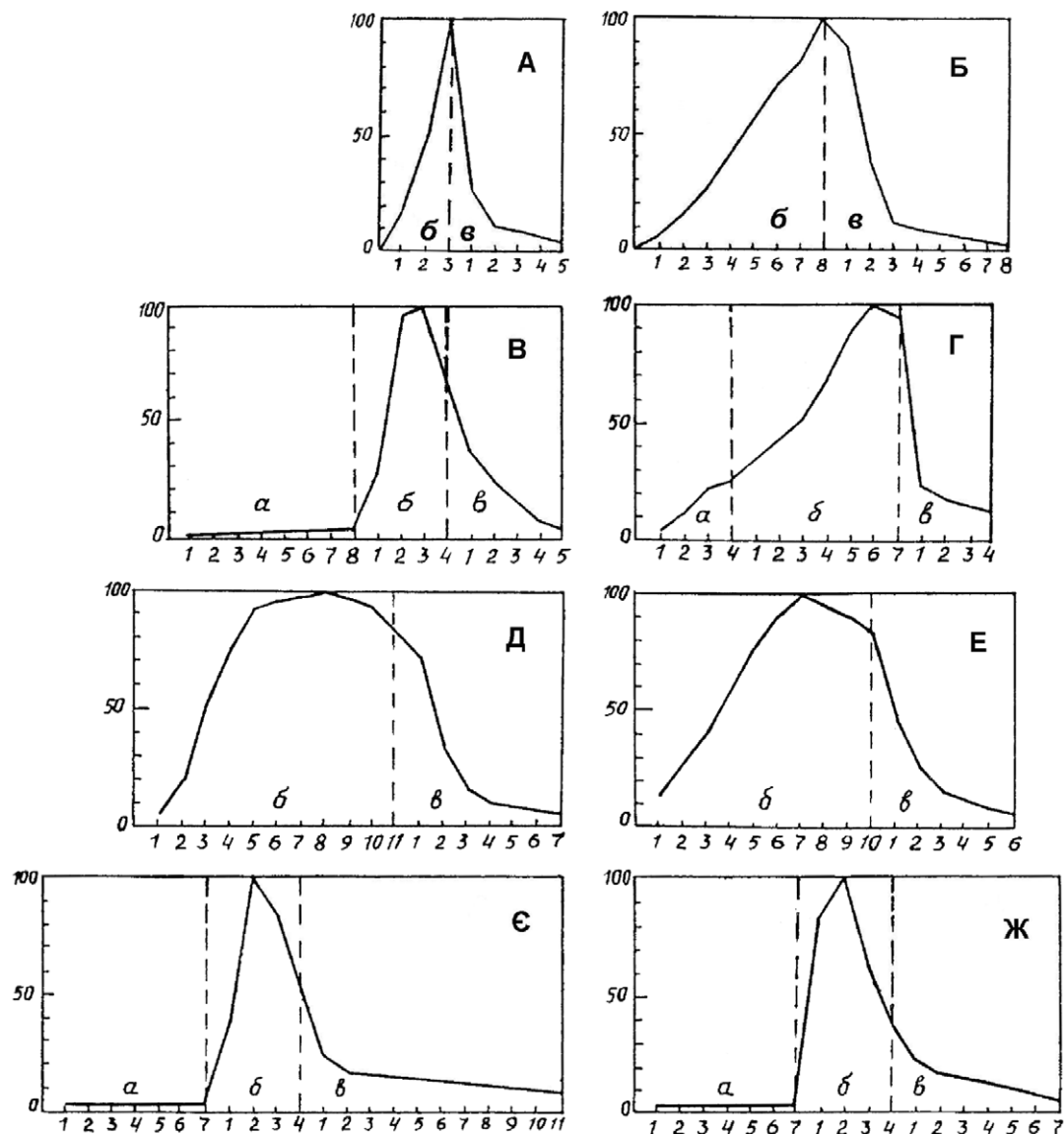
Так, наприклад, у частини напівчагарничкових видів роду *Thymus* L., які поширені в високогір'ї Українських Карпат (*Th. pulcherrimus* Schur, *Th. alpestris* (Celak.) Tausch ex A. Kern.), у степовій частині України (*Th. moldavicus* Klokov et Des.-Shost.) та Гірському Криму (*Th. tauricus* Klokov et Des.-Shost.), а також у столоноутворюючого трав'яного багаторічника *Galeobdolon luteum* Huds. максимум кривої припадає на верхнє (субфлоральне) міжвузля префлоральної зони пагона (Рис. 1 А, Б). На друге, рахуючи зверху, міжвузля цієї зони припадають максимуми кривих у пагонів короткореневищних симподіальних (*Melittis sarmatica* Klokov, *Prunella grandiflora* (L.) Scholler), вкорочено кореневищних моноподіальних (*Betonica officinalis* L.), коренепаросткових (*Ajuga genevensis* L.) трав'яних багаторічників, а також у генеративного однорічника *Stachys annua* (L.) L. і напівчагарничка *Thymus callieri* Borb. ex Velen. (Рис. 1 В, Г). На третьому і четвертому міжвузлях верхньої частини префлоральної зони відмічені максимуми кривих у пагонів вегетативного малорічника *Prunella vulgaris* L. і генеративного однорічника *Elsholtzia ciliata* (Thunb.) Nyl. та стрижнекореневих напівчагарничків *Teucrium pannonicum* A. Kern., *Thymus*

*pallasianus* Heinr. Braun і *Th. serpyllum* L. (Рис. 1 Д, Е). На міжвузлях нижньої частини цієї зони, головним чином, на передостанньому й останньому, знаходяться максимуми кривих довжин міжвузлів пагонів напіврозеткових (*Salvia pratensis* L., *S. austriaca* Jacq., *Phlomis tuberosa* L.) (Рис. 1 Є, Ж) і безрозеткових (*Ballota ruderalis* Sw., *Leonurus quinquelobatus* Gilib. та *Salvia verticillata* L.) багаторічників.

Загальний «графічний портрет» кривих довжин міжвузлів пагонів аналізованого підтипу загалом характеризується асиметричністю їх висхідних і низхідних частин. Зумовлена ця риса кривих як розташуванням їх точок максимуму у межах префлоральної зони, так і кількістю метамерів, що її утворюють. У пагонів з малометамерними префлоральними зонами (3-4 метамери) висхідним частинам кривих властивий різкий підйом, який переходить після точки максимуму в такий же різкий їхній спад. Такими кривими зміни довжини міжвузлів відзначаються, як зазначалося вище, пагони видів *Thymus pulcherrimus* і *Melittis sarmatica* (Рис. 1 А, В).

Інший характер кривих спостерігається у пагонів, префлоральні зони яких утворені з великої кількості (8-14) метамерів. Такі зони характерні, зокрема, пагонам видів *Thymus alternans* Klokov, *Th. pallasianus*, *Th. serpyllum*, *Teucrium pannonicum*, *Ballota ruderalis*. Криві зміни довжини міжвузлів у межах цієї зони відзначаються плавністю підйому до точки максимуму, яка в основному припадає на їх верхні порядкові номери, і такою ж плавністю спаду, зберігаючи цю тенденцію і в подальшому в межах флоральної зони (Рис. 1 Д, Е). Завдяки такій графічній «поведінці» висхідної і низхідної частин одновершинної кривої, остання за своєю формою наближається до її типового графічного зображення, тобто симетричності обох її частин.

Стосовно кривих зміни довжини міжвузлів монокарпічного пагона *підтиму* Б, то нагадаємо, що їх точки максимумів знаходяться в межах флоральної зони цього пагона. На відміну від кривих підтипу А,



**Рис. 1.** Одновершинні модельні криві зміни довжини міжвузлів вздовж осі монокарпічного пагона видів рослин родини губоцвіті (Lamiaceae) з їхнім максимумом у префлоральній зоні (підтип А). Види рослин: А – *Thymus pulcherrimus*; Б – *Th. alpestris*; В – *Melittis sarmatica*; Г – *Prunella grandiflora*; Д – *Thymus pallasianus*; Е – *Th. serpyllum*; Є – *Salvia pratensis*; Ж – *Phlomis tuberosa*. Зони пагона: а – базальна; б – префлоральна; в – флоральна; на осі абсцис – порядкові номери міжвузлів зон пагона; на осі ординат – довжина міжвузлів (в % від максимального значення; прийнятого за 100 %).

**Fig. 1.** One-vertex model plots of the change of length of internodes along the axis of monocarpic shoot with maximum in prefloral zone for Lamiaceae species (subtype A). Plant species: А – *Thymus pulcherrimus*; Б – *Th. alpestris*; В – *Melittis sarmatica*; Г – *Prunella grandiflora*; Д – *Thymus pallasianus*; Е – *Th. serpyllum*; Є – *Salvia pratensis*; Ж – *Phlomis tuberosa*. Shoot zones: а – basal; б – prefloral; в – floral; X-axis – numbers of internodes in shoot zones; Y-axis – length of the internodes (in % from its maximal value).

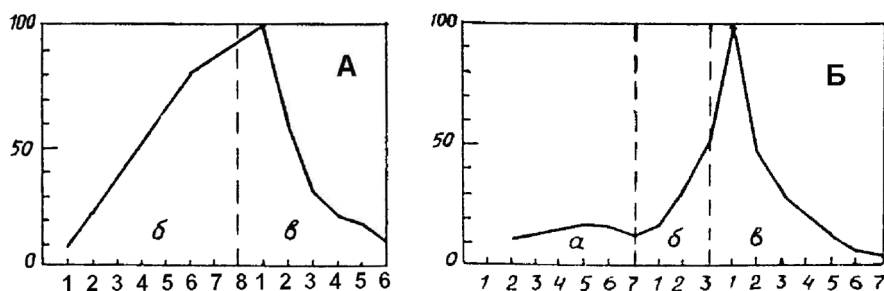


Рис. 2. Одновершинні модельні криві зміни довжини міжвузлів вздовж осі монокарпічного пагона видів рослин родини губоцвіті (Lamiaceae) з їхнім максимумом у флоральній зоні (підтип Б). Види рослин: А – *Thymus calcareus*; Б – *Lamium album*. Інші пояснення ті ж, що на Рис. 1.

Fig. 2. One-vertex model plots of the change of length of internodes along the axis of monocarpic shoot with maximum in floral zone for Lamiaceae species (subtype B). Plant species: А – *Thymus calcareus*; Б – *Lamium album*. Other explanations – see Fig. 1.

усім кривим, які належать до цього підтипу, властива повна одноманітність за ознакою розташування точки максимуму у поздовжній симетрії пагона. Незалежно від життєвої форми рослини, її систематичного положення, максимуми кривих довжин міжвузлів їхніх пагонів завжди припадають на перше міжвузля суцвіття, тобто перше міжвузля флоральної зони. До числа таких рослин належать, зокрема, види роду *Thymus* (*Th. dzevanovskyi* Klokov et Des.-Shost., *Th. calcareus* Klokov et Des.-Shost.), а також трав'яні багаторічники і однорічники роду *Lamium* L., наприклад, *L. maculatum* (L.) L., *L. album* L., *L. purpureum* L. (Рис. 2 А, Б).

Варто зауважити, що за винятком схожості за ознакою розташування точки максимуму у префлоральній чи флоральній зонах пагона, за низкою інших ознак криві цього підтипу виявляють значну графічну різноманітність, яка багато у чому визначається кількісними характеристиками будови базальних і префлоральних зон пагонів. Так, у напіврозеткових пагонів видів *Thymus* з їхніми багатометамерними префлоральними зонами висхідні частини кривих відзначаються плавним підйомом до своєї вершини, тоді як у безрозеткових пагонів видів роду *Lamium*, у яких префлоральні зони складаються лише з 1-3 метамерів, ті ж частини кривих мають спочатку короткий плавний, який

переходить на першому міжвузлі флоральної зони у різкий, підйом і такий же спад після точки максимуму, внаслідок чого загальна форма кривої стає вузькоконусоподібною.

Узагальнюючи наведені вище відомості про графічні особливості типу одновершинних кривих зміни довжини міжвузлів монокарпічних пагонів різних видів рослин і життєвих форм, бачимо, що їм властива значна різноманітність у рамках загальної закономірності, що виражається графічно у вигляді плавної одновершинної біологічної кривої. Причини цього явища стосовно видів родини губоцвіті висвітлені у літературі дуже скупо. Більш докладно вони аналізувалися на прикладі видів однодольних, зокрема родини тонконогові, або злакові (КУПЕРМАН и РЖАНОВА 1963; СЕРЕБРЯКОВА 1971). Було з'ясовано, що однією з основних причин, які зумовляють появу різних варіантів відхилень від плавної одновершинної кривої, є корелятивні відношення, що встановлюються у процесі розвитку монокарпічного пагона між етапами органогенезу суцвіття і ростом окремих міжвузлів. Суттєве значення має час закладання на апексі пагона зачатків квіток і, звичайно, ритміка розвитку всього пагона, контрольована генетичною програмою, властивою рослині того чи іншого виду. Чим раніше закладається суцвіття, тим інтенсивніше йде ріст початкових міжвузлів.

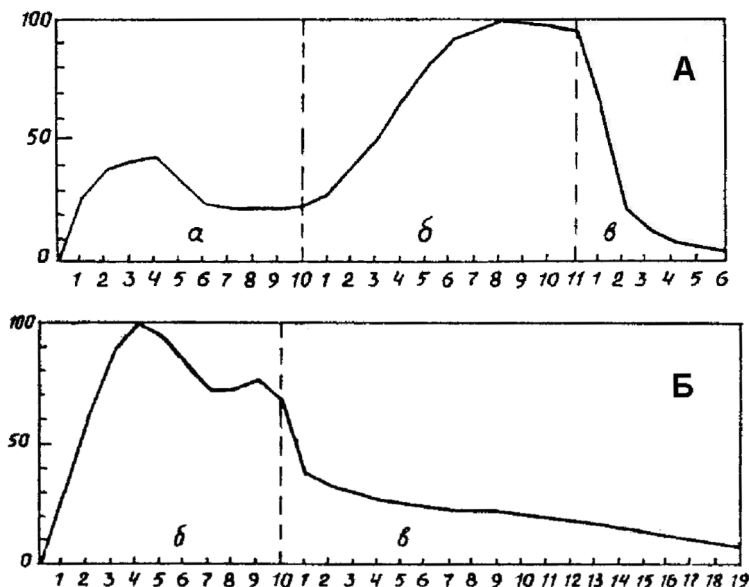


Рис. 3. Двовершинні модельні криві зміни довжини міжвузлів вздовж осі монокарпічного пагона видів рослин родини губоцвіті (Lamiaceae). Види рослин: А – *Teucrium pannonicum*; Б – *Salvia glutinosa*. Інші пояснення ті ж, що на Рис. 1.

Fig. 3. Two-vertex model plots of the change of length of internodes along the axis of monocarpic shoot for Lamiaceae species. Plant species: А – *Teucrium pannonicum*; Б – *Salvia glutinosa*. Other explanations – see Fig. 1.

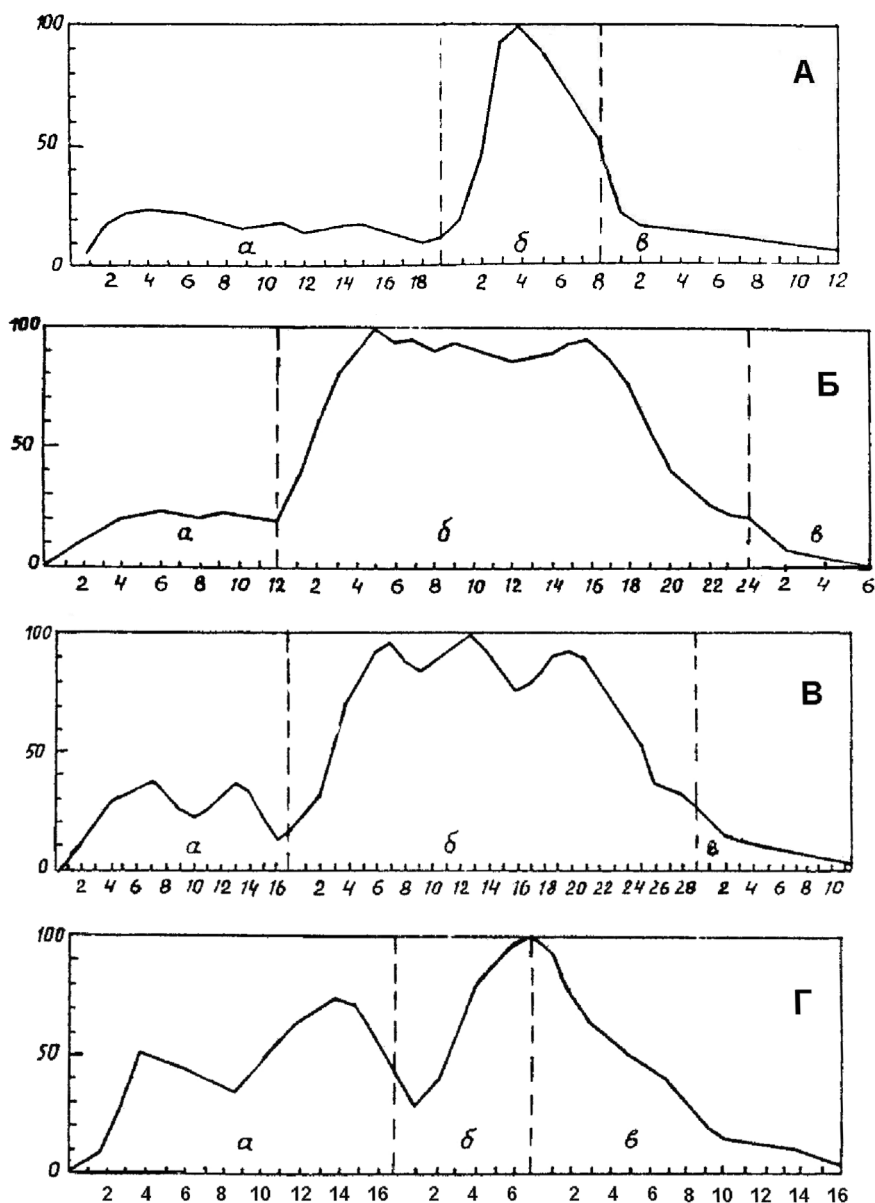
Установлені закономірності властиві, як можна думати, не тільки монокарпічним пагонам злаків. Вони цілком дотичні до пагонів видів губоцвіті, що спробуємо проілюструвати на окремих прикладах. Так, у низки видів, які належать до напіврозеткових і безрозеткових трав'яних полікарпиків, серед яких *Salvia pratensis*, *Phlomis tuberosa*, *Melittis sarmatica*, *Lamium maculatum*, *L. album*, *Ajuga reptans* L., закладання суцвіття відбувається ще у зачатковому пагоні в осінній період. Саме у цих видів, що зацвітають раною весною наступного року, крива довжин міжвузлів повністю розвиненого пагона має різкий крутий підйом висхідної частини, зумовлений більшими лінійними розмірами перших двох міжвузлів, із яких друге є найдовшим (Рис. 1 Є, Ж).

У видів, у яких закладання генеративних органів на апексі монокарпічного пагона відбувається у різні строки постембріонального періоду його розвитку, видовження наступних, детермінованих міжвузлів префлоральної зони відбувається поступово. Очевидно, саме з цим і пов'язаний

більш-менш плавний підйом висхідної частини кривої зміни довжини міжвузлів вздовж осі пагона. Звичайно, наведені приклади є лише екстраполяцією виявленої у пагонів злакових рослин закономірності кореляцій між довжиною міжвузлів пагона і етапами органогенезу його суцвіття, однак застосування їх стосовно рослин губоцвітих, як нам здається, не викликає сумніву.

#### Тип дво- і багатOVERSHINНИХ КРИВИХ

Зміна довжин міжвузлів за типом дво- або багатOVERSHINНИХ кривих серед рослин родини губоцвітих флори України має обмежене поширення і властива лише монокарпічним пагонам із своєрідною циклічністю і внутрішньою річною ритмікою росту. До таких пагонів, як правило, належать ди-, поліциклічні генеративні пагони напівчагарничків із родів *Thymus*, *Teucrium* L., *Sideritis* L., а також деяких трав'яних багаторічників, які мають у структурі свого тіла кореневищні або столонні ділянки, наприклад, як у видів *Mentha longifolia* (L.) L., *M. arvensis* L., *Stachys sylvatica* L., *Origanum vulgare* L. та інших. Явище дво- або



**Рис. 4.** Багатовершинні модельні криві зміни довжини міжвузлів вздовж осі монокарпічного пагона видів рослин родини губоцвіті (Lamiaceae). Види рослин: А – *Stachys sylvatica*; Б – *Origanum vulgare*; В – *Mentha longifolia*; Г – *Mentha arvensis*. Інші пояснення ті ж, що на Рис. 1.

**Fig. 4.** Multi-vertex model plots of the change of length of internodes along the axis of monocarpic shoot for Lamiaceae species. Plant species: А – *Stachys sylvatica*; Б – *Origanum vulgare*; В – *Mentha longifolia*; Г – *Mentha arvensis*. Other explanations – see Fig. 1.

багатовершинності кривих зміни довжин міжвузлів пагона неоднорідне за своєю природою і зумовлене різними причинами біологічного і структурного характеру.

Так, наприклад, у *Teucrium rannonicum* і *Salvia glutinosa* L. зміна довжин міжвузлів відбувається за двовершинною кривою, однак фактори, які зумовляють подібну градацію

довжин міжвузлів у пагонів цих видів суттєво різні (Рис. 3 А, Б). Якщо у першого виду, у якого монокарпічні пагони дициклічні, тобто утворені з двох послідовно зчленованих річних пагонів, зміна довжин міжвузлів кожного з яких має вигляд одновершинної кривої, у зв'язку з чим крива всього монокарпічного пагона стає двовершинною, то у другого виду з його моноциклічним типом пагона двовершинність кривої має зовсім інший каузальний підтекст і потребує зовсім іншого пояснення.

Напевно, двовершинність кривої останнього виду може розглядатися як відхилення від одновершинної кривої, оскільки наявність другої, хоч і меншої вершини, спостерігається на її низхідній частині, поблизу від флоральної зони. Аналогічне явище відмічене Т.І. СЕРЕБРЯКОВОЮ (1971) у генеративних пагонів декількох видів злаків, зокрема в *Roegneria canina* (L.) Nevski. На її думку, воно може бути пояснене можливим впливом доволі пізно закладуваного в онтогенезі пагона суцвіття, коли більшість міжвузлів у його верхівковій бруньці уже детерміновалися стосовно їх довжини. Зауважимо, що *Salvia glutinosa* належить також до пізноквітучих рослин. Перехід апекса її монокарпічного пагона від вегетативного до генеративного органогенезу відбувається в останній місяць весни. Гормональний вплив формованого в цей час суцвіття на верхні міжвузля префлоральної зони стимулює їх часткове видовження, яке графічно виражається у вигляді другої вершини на низхідній частині кривої довжин міжвузлів усього пагона.

Більш складний характер кривих градації довжин міжвузлів спостерігається у довгокореневищних (*Mentha longifolia*, *Stachys sylvatica*) і підземностолонних (*Mentha arvensis*, *Lycopus europaeus* L.) представників родини. Їхні пагони утворені з великої кількості метамерів, загальне число яких в окремих видів становить, наприклад, у *Mentha arvensis* – 30, у *Stachys sylvatica* – 39, в *Origanum vulgare* – 46, у *Lycopus europaeus* – 50, а у *Mentha longifolia* – 56. Зміна довжин міжвузлів пагонів цих видів виражається

багатовершинними кривими, якими вони суттєво відрізняються від одновершинних та двовершинних кривих. Якщо в останніх зміна довжин міжвузлів у межах кожного річного пагона відбувається за типом одновершинної кривої (для усього монокарпічного пагона вона двовершинна), то у видів *Mentha arvensis*, *M. longifolia*, *Stachys sylvatica*, *Lycopus europaeus*, *Origanum vulgare* у межах їхніх річних пагонів виділяється ряд послідовних одновершинних кривих, які надають усій кривій пагона багатовершинний вигляд. Аналіз таких кривих, як це видно з Рис. 4, свідчить, що чергування одновершинних кривих вздовж осі пагона є не випадковим, а підпорядковується доволі чітко вираженій закономірності, суть якої полягає у тому, що кожна окремо взята одновершинна крива, назвемо її елементарною кривою, графічно відображає зміну довжин не будь-якого, а порівняно однакового числа міжвузлів, тобто їх порційність у загальній метамерній структурі пагона.

Так, наприклад, крива довжин міжвузлів пагона *Stachys sylvatica* в межах базальної (кореневищної), префлоральної і частково флоральної зон складається із трьох одновершинних кривих, кожна з яких відображає зміну відповідно 9, 9 і 11 міжвузлів (Рис. 4 А). Така ж крива пагона *Origanum vulgare* у тих же зонах має також три одновершинних криві, що охоплюють кожна відповідно 12, 12 і 14 міжвузлів (Рис. 4 Б). Відмічена для пагонів *Stachys sylvatica* і *Origanum vulgare* закономірність у пагонів інших видів, нібито, порушується. Наприклад, у *Mentha longifolia* елементарні криві відображають зміну довжин відповідно 10, 6, 10, 7 і 16 (Рис. 4 В), а у *Mentha arvensis* – 9, 9, 16 міжвузлів пагона (Рис. 4 Г). Однак, це порушення є таким лише на перший погляд. Ритмічне, більш-менш постійне, поздовжнє чергування елементарних кривих довжин груп міжвузлів або «порцій» міжвузлів, яке властиве цим пагонам губоцвітих, є відображенням загальної закономірності, що спостерігається у багатьох квіткових рослин різних життєвих форм та систематичних груп. Суть цієї закономірності зумовлюється



явищем «квантованості» росту, в процесі якого відбувається тенденційне варіювання числових і розмірних ознак метамерів пагона (ШМИДТ 1968). Одиницею такого ритму росту, як вказує Т.І. СЕРЕБРЯКОВА (1969, 1971), є «квант», що складається з групи метамерів, кількість яких нерідко співпадає з ємністю закритої або відкритої бруньки відновлення.

Аналіз таких бруньок у пагонів губоцвітих загалом збігається із твердженням Т.І. Серебрякової, до якого вона дійшла на основі вивчення явища «квантованості» у структурі пагонів злаків. Згідно з нашими дослідженнями, ємність зрілої верхівкової бруньки кореневища *Stachys sylvatica* осінню становить 8-9 зачаткових метамерів, що відповідає приблизно одному «кванту» росту пагона. Як видно з Рис. 4 А, таких «квантів» у структурі базальної (кореневищної), префлоральної і частково флоральної зон пагона цього виду нараховується три. Графічно зображуючи зміну довжин міжвузлів кожного з «квантів» отримуємо одновершинні криві, які разом надають усій кривій пагона вигляду багатoverшинності. Аналогічні у цілому характер «квантованості» росту і зміну довжин міжвузлів спостерігаємо також у пагонів *Mentha longifolia*, ємність зрілої бруньки відновлення якої також нараховує 8-9 зачаткових метамерів (Рис. 4 В). Однак, як виявилось, не завжди елементарна крива є відображенням зміни довжини міжвузлів, що складають один «квант». Наприклад, кожна з трьох елементарних кривих довжин міжвузлів пагона *Origanum vulgare* відображає градацію цієї ознаки для 12 метамерів, хоча ємність зрілої бруньки відновлення у цього виду, яка відповідає одному «кванту», дорівнює 6 метамерам (Рис. 4 Б). Таким чином, елементарна крива пагона *Origanum vulgare* є відображенням зміни довжин міжвузлів двох «квантів» метамерів.

Можливі також інші варіанти цього явища. Так, крива довжин міжвузлів пагона *Mentha arvensis* трьохвершинна, а ємність зрілої бруньки відновлення становить 8-9 метамерів. Перші дві елементарні криві цієї ознаки відображають її зміну для 9 метамерів

кожна, що відповідає одному «кванту», Третя елементарна крива охоплює відтинки пагона (всю його префлоральну і більшу частину флоральної зон), який складається з 16 метамерів, тобто майже з двох «квантів», що дорівнюють двом ємностям зрілої бруньки (Рис. 4 Г).

Із наведених даних напрашується висновок, що багатoverшинність кривих зміни довжин міжвузлів монокарпічних пагонів рослин губоцвітих є результатом особливого типу їх ростової ендогенної ритміки, одиницею якої виступає не окремих метамер, а певна група метамерів або «квант». У пагонів одних видів або у межах пагона одного і того ж виду елементарна одновершинна крива може бути графічним вираженням змін довжини міжвузлів одного «кванту» або двох їх, що взаємно чергуються у структурі монокарпічного пагона.

## Висновки

1. Монокарпічним пагонам видів рослин різних життєвих форм родини губоцвіті властиве явище поздовжньої симетрії, що виражається у закономірній зміні довжини міжвузлів елементарних метамерів (елементарних модулів) в акропетальній послідовності – від найнижче до найвище розташованих у загальній структурі пагона.

2. Побудовані статистично репрезентативні моделі зміни довжини міжвузлів вздовж осі пагонів мають для переважної більшості видів рослин вигляд різноманітних за формою видоспецифічних одновершинних кривих з точкою максимуму у їхніх префлоральній (підтип А) або флоральній (підтип Б) зонах.

3. Дво- і багатoverшинні криві зміни довжини міжвузлів метамерів монокарпічних пагонів властиві для обмеженого числа видів з пагонами як моноциклічного, так і дициклічного типів. Такий характер поздовжньої симетрії довжин міжвузлів пагонів рослин зумовлюється «квантованістю» росту, що є проявом ендогенної ритміки діяльності їх апікальних меристем.

## Використані джерела

- БАРАНОВА М.В. 1989.** Онтогенез видов рода *Lilium* L. (Liliaceae) и его закономерности. *Ботан. журн.* **74** (12): 1689–1700.
- БАРЫКИНА Р.П., ГУЛЕНКОВА М.А. 1983.** Элементарный метамер побега цветкового растения. *Бюлл. МОИП. Отд. биол.* **88** (4): 114–124.
- БЕРКО И.Н., КОЗИЙ В.И. 1987.** О методике моделирования морфологического строения монокарпического побега травянистых многолетников. *V Всесоюзная школа по теор. морфологии растений* (17-18 сентября 1987 г., Львов): 98.
- БЕРКО Й М., КОЗИЙ В.І. 1991.** Поздовжня симетрія пагона як систематична ознака. *Укр. ботан. журн.* **48** (5): 33–42.
- БИГОН М., ХАРПЕР Дж., ТАУНСЕНД К. 1989.** Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 1. Мир, Москва.
- КОЗИЙ Й.М., БЕРКО Й.М. 1989.** Методика позоначного моделювання будови монокарпичного пагона трав'яних багаторічників. *Укр. ботан. журн.* **46** (2): 93–97.
- КОЗИЙ Й.М., БЕРКО Й.М. 1991.** Гармонійний аналіз у порівняльній оцінці метамерної будови монокарпичних пагонів рослин. *Укр. ботан. журн.* **48** (4): 87–90.
- КОНДРАТЬЕВА-МЕЛЬВИЛЬ Е.А. 1980.** Ярусная изменчивость листьев в онтогенезе однолетнего двудольного растения. *Ботан. журн.* **65** (8): 1113–1119.
- КРЕНКЕ Н.П. 1940.** Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение. Сельхозгиз, Москва.
- КУПЕРМАН Ф.М., РЖАНОВА Е.И. 1963.** Биология развития растений. Высш. школа, Москва.
- МАГОМЕДМИРЗАЕВ М.М., ГРИЦЕНКО Л.А. 1986.** Эколого-генетические аспекты метамерной организации побеговой системы растений. *Журн. общ. биол.* **47** (2): 198–208.
- НУХИМОВСКИЙ Е.Л. 1988.** Второй принцип фенетической организации биморф семенных растений и эволюция на рубежах пластичности. *Успехи совр. биол.* **105** (2): 300–318.
- САБИНИН Д.А. 1963.** Физиология развития растений. Изд АН СССР, Москва.
- САВИНЫХ Н. 2013.** Модульная организация цветковых растений и ее последствия. *Mod. Phytomorphol.* **3**: 139–145.
- СЕРЕБРЯКОВ И.Г. 1952.** Морфология вегетативных органов высших растений. Сов. наука, Москва.
- СЕРЕБРЯКОВА Т.И. 1969.** О ритмичности в структуре и онтогенезе побегов у злаков. *Бюлл. МОИП. Отд. биол.* **74** (4): 60–71.
- СЕРЕБРЯКОВА Т.И. 1971.** Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. Наука, Москва.
- ШАФРАНОВА Л.М. 1980.** О метамерности и метамерах растений. *Журн. общ. биол.* **41** (3): 437–447.
- ШМИДТ В.М. 1968.** О квантированности роста и органогенеза у растений. *Вестн. Ленингр. ун-та. 3. Биология* **1**: 99–111.
- ШУЛЬГИН И.А., ЩЕРБИНА И.П., АЙДОСОВА С.С., ПАНКРУХИНА Т.В., ГАЛУШЕВСКАЯ И.Ю. 1986.** Архитектура растений пшеницы как фактор их продуктивности. *Биол. науки* **5**: 5–25.

LENGTHWISE SHOOT SYMMETRY AND ITS FEATURES IN PLANTS OF LAMIACEAE FAMILY OF UKRAINIAN FLORA

YOSYP BERKO

**Abstract.** The features of lengthwise symmetry of monocarpic shoots (on example of changing of the length of internodes in its elemental metamers) in more than 60 species of half-shrub and grass plants from the family Lamiaceae were studied. The statistically representative plots of changes of this parameter for the most species appeared to be one-vertex, but very different by shape and specific. Two- and multi-vertex plots characterize limited number of species and appear as a result of quantized growth of shoots.

**Key words:** Lamiaceae, life forms, monocarpic shoot, lengthwise symmetry, length of metamer internodes