

СТРУКТУРНА ОРГАНІЗАЦІЯ ПАГОНОВИХ СИСТЕМ СКЕЛЕТНИХ ГІЛОК ВИДІВ РОДУ *CELTIS* L.

Виявлено п'ять основних типів пагонів в кроні дерев видів роду *Celtis*: ростовий, силептичний, бічний, верхівковий та генеративний. Представлена схема формування скелетної гілки з типовим взаємним розміщенням пагонів. Проведено аналіз структурної організації пагонової системи, на основі якого було встановлено конструктивні особливості ростових та заповнюючих пагонових систем. Визначено приналежність представників роду *Celtis* до п'ятої групи архітектурних моделей дерев.

Вступ

Кожна життєва форма рослини в першу чергу характеризується складом пагонів, а також закономірностями їх розвитку та структурою всієї пагонової системи. Виділення пагонових систем різних типів дозволяє розділити крону дерева на конструктивні елементи, що дає можливість описати тіло рослини та виявити особливості його життєдіяльності, які пов'язані з характером росту, гілкування, формування габітусу та плодоношення. В свою чергу аналіз структурної організації крони рослин-інтродуцентів дасть змогу оцінити їх адаптивний стан в світлі принципів побудови архітектурних моделей дерев помірної зони [2, 6, 9, 10, 11, 12, 13].

Тому нашим завданням було встановити основний склад пагонів, провести аналіз структурної організації пагонових систем скелетних гілок крони та визначити тип архітектурної моделі дерев видів роду *Celtis*.

Матеріали та методика досліджень

Об'єктом нашого дослідження були види роду *Celtis* Національного дендрологічного парку «Софіївка» НАНУ: *C. caucasica*, *C. crassifolia* та *C. occidentalis*. Серед досліджуваних дерев є екземпляри різного віку, тобто від 14 до 120 років. Визначення основного складу пагонів в кроні дерев проводили за довідниками з морфології квіткових рослин [1, 4].

Дослідження пагонових систем було проведено на скелетних гілках дерев, які знаходяться в генеративному періоді розвитку. Аналізуючи пагонові системи, ми користувались методом Савінова І. А. [10],

та враховували наступні ознаки: тривалість життя меристем, диференціація меристем на вегетативні та генеративні осі, послідовність розвитку бічних та генеративних осей, кількість річних приростів, просторове розміщення різних порядків галузження, кут відходження та орієнтація осей. Для кожної гілки складалась детальна схема будови. На схемах наведених в статті, представлено формування пагонових систем скелетних гілок крони з типовим взаємним розміщенням пагонів.

На основі ступеню участі генеративних органів у формуванні скелетної частини крони видів роду *Celtis* було проведено визначення типу архітектурної моделі дерев за методом Костіної М. В. [6].

Результати досліджень та їх обговорення

В результаті дослідження основного складу пагонів крони видів роду *Celtis*, було виявлено наступні типи пагонів: ростовий, силептичний, бічний, верхівковий та генеративний, які розвиваються з відповідних типів бруньок [1, 4, 7, 9, 12].

Ростовий пагін утворює стовбур та скелетні гілки й розвивається з бічної вегетативної бруньки верхівкового пагону. До кінця вегетації це товсте прямостояче стебло $1,23 \pm 0,27$ м довжини (рис. 1.). Ростовий пагін характеризується розвитком крупних листків, розміщених почергово. Верхівкова брунька не закладається, оскільки ріст пагону зупиняють перші приморозки. В пазухах листків ростового пагону сформовані вегетативні бруньки. Вони трикутної форми, вкриті п'ятьма лусками, щільно прилягають до самого пагону

і наступного року дають початок бічним пагонам. Можливий варіант, коли 1–2 таких бруньки

проростають в цьому ж році, утворюючи силептичні пагони.



Рис. 1. Ростовий пагін *C. caucasica*

Силептичний пагін — стебло другого порядку галузження ростового пагону, який розміщується під гострим кутом до головної осі. Такий пагін утворюється довжиною $0,76 \pm 0,24$ м, несе на собі крупні листки в пазухах яких знаходяться вегетативні бруньки, але верхівкова брунька не закладається. Особливість його формування полягає в тому, що він відростає з бічної бруньки середньої частини материнського пагону без періоду спокою. В такому випадку, силептичний пагін разом з ростовим пагоном являють собою єдиний елементарний пагін [8].

Бічний пагін — коротке однорічне стебло з нетривалим періодом росту, яке до кінця травня досягає $13,3 \pm 2,6$ см довжини та закладає верхівкову бруньку (рис. 2.). Бічний пагін несе на собі сформовані листки, але в 2 рази менші за розміром ніж на ростовому пагоні. В пазухах бічного пагону закладаються генеративні бруньки. Генеративна брунька, на відміну від вегетативної, має більш опуклу трикутну форму та загострену верхівку, зовні вкрита п'ятьма лусками. Генеративна брунька дає початок генеративному пагону.



Рис. 2. Бічний пагін *C. caucasica*

Залежно від довжини ростового пагону на ньому може бути розташовано $21,7 \pm 9,5$ бічних пагонів, останній з яких формується як верхівковий пагін.

Верхівковий пагін — стебло другого порядку галуження апікальної частини ростового пагону, який розвивається з останньої живої бруньки та досягає $22,7 \pm 7,9$ см довжини. В медіальній та апікальній частинах верхівкового пагону закладаються вегетативні бруньки, які під час наступного вегетативного сезону дадуть початок новому ростовому пагону.



Рис. 3. Генеративний пагін *C. occidentalis*

Слід відмітити, що найпершими в кроні дерева починають розвиватися генеративні пагони. Цвітіння генеративного пагону відбувається ще до завершення росту самого пагону, коли його асимілюючі листки ще недостатньо сформовані. Генеративний пагін відмирає після дозрівання плодів та опадає разом з ними на початку або в кінці зими [3].

Формування скелетної частини крони у досліджуваних видів роду *Celtis* відбувається за рахунок ростової пагонової системи. Вона розвивається на основі довгого ростового пагону, на якому в одній площині по чергово розміщені численні короткі бічні пагони другого порядку та одного верхівкового пагону. Бічні пагони, на відміну від верхівкового, у формуванні скелетної частини крони участі не беруть, тому ростова система пагонів являє собою дворічну систему та складається з великого ростового та верхівкового пагонів. Ростова система виконує структурну функцію скелетної частини крони.

А в його базальній частині — генеративні, з яких формуються генеративні пагони.

Генеративний пагін — це однорічне, коротке стебло ($11,4 \pm 2,8$ см), що несе на собі спочатку квіти, а потім — плоди (рис. 3.). Ріст такого пагону починається в кінці квітня та завершується до кінця травня. На той час він несе на собі близько $6,2 \pm 1,3$ сформованих листків, в пазухах яких нараховується $3,6 \pm 2,5$ плодів.

Перший рік формування системи пагонів починається з утворення ростового пагону. Такий пагін розвивається з бічної вегетативної бруньки апікальної частини верхівкового пагону попередньої дворічної ростової системи пагонів (рис. 4. а), а тому пагони ростової системи нарастають симподіально.

На другий рік з вегетативних бруньок ростового пагону утворюється велика кількість коротких бічних пагонів другого порядку та одного верхівкового пагону (рис. 4. б). Бічні пагони розташовані в одній площині з ростовим та відходять перпендикулярно від його основи, мають чергове розміщення на відстані $6,3 \pm 1,2$ см один від одного. Такі пагони в 5–8 разів коротші за головну ось, лише один верхівковий формується в 2 рази довшим за бічні. На цьому цикл дворічного розвитку ростової пагонової системи завершується.

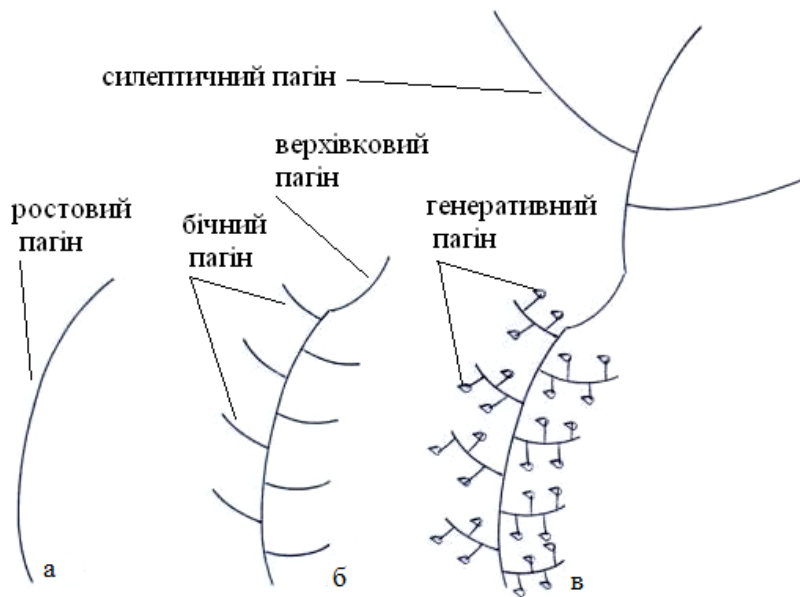


Рис. 4. Схема формування системи пагонів *C. occidentalis* 1 (а), 2 (б) та 3 (в) року

На третій рік розвитку скелетної гілки з вегетативної бруньки верхівкового пагону дворічної ростової пагонової системи утворюється ростовий пагін ортотропної орієнтації. В середній частині ростового пагону в цьому ж році можливе проростання однієї-двох бруньок, з яких розвиваються силептичні пагони другого порядку. (Рис. 4. в). Утворений ростовий пагін з розміщеними на ньому силептичними пагонами складають основу ростової пагонової системи. В кроні дерева силептичні пагони несуть функцію гілкування та займають нові ділянки простору.

З генеративних бруньок бічних та верхівкового пагонів у цьому році утворюються генеративні пагони. Генеративні пагони розташовуються по відношенню до ростової пагонової системи в поперечній площині, завдяки чому генеративні пагони не заважають один одному отримувати достатню кількість світла. На одному бічному пагоні розміщується $6,7 \pm 1,5$ генеративних пагонів. До кінця вегетації генеративний пагін не дерев'яніє, а в пазухах його листків знаходяться плоди. До початку зими генеративні пагони відсихають і опадають, що більш характерно для суцвіття, ніж для пагону. Часто генеративні пагони осипаються разом із бічними пагонами, оголюючи материнський пагін. Тому лише ростові, силептичні та верхівкові пагони приймають участь у формуванні скелетних гілок дерева, а бічні та утворені на них генеративні пагони

формують дворічну заповнюючу пагонову систему. Заповнююча пагонова система виконує в кроні дерева генеративну та асиміляційну функції. Крім того зазначимо, що утворення генеративних пагонів третього порядку галуження на бічних пагонах, які в свою чергу розміщені на головній осі великого материнського пагону є типовим взаємним розміщенням пагонів в кроні видів роду *Celtis*.

На четвертий рік у верхній частині скелетної гілки на минулорічних ростових та силептичних пагонах відростають бічні та верхівкові пагони. В нижній частині скелетної гілки з додаткових бруньок проростають бічні та ростові пагони (рис. 5. а).

Додаткові вегетативні бруньки за розміром набагато менші за вегетативні чи генеративні бруньки та вкриті лише однією лускою, тому ледве помітні. Додаткові бруньки закладаються на місці відпадання генеративних та бічних пагонів.

Бічні пагони нижньої частини гілки, які повторно наростають на позаминулорічних бічних пагонах, заповнюють вільний простір та несуть асимілятивну функцію.

Ростові пагони нижньої частини скелетної гілки мають близький до прямого кут відходження, тобто плагіотропну орієнтацію для захоплення нових ділянок простору. Наростаючи з кожним роком, плагіотропно орієнтовані вісі формують крону неправильної форми [5], якою в більшій мірі відрізняється

саме *C. occidentalis*. Таким чином, чотириохрічна скелетна гілка не плодоносить та несе на собі лише вегетативні пагони. В цей час плодоношення відбувається в іншій частині крони дерева.

На п'ятий рік розвитку скелетної гілки формування дворічних пагонових систем повторюється. На ростових пагонах нижньої частини скелетної гілки утворюються численні бічні, а на бічних пагонах

в середній частині — генеративні, тому п'ятирічна скелетна гілка є плодоною (рис. 5. б). У верхній частині скелетної гілки з вегетативних бруньок верхівкових пагонів відростають ростові та силептичні пагони. В кінці вегетації генеративні пагони осипаються разом із плодами, а деякі разом із бічними пагонами, залишаючи оголені скелетні гілки.

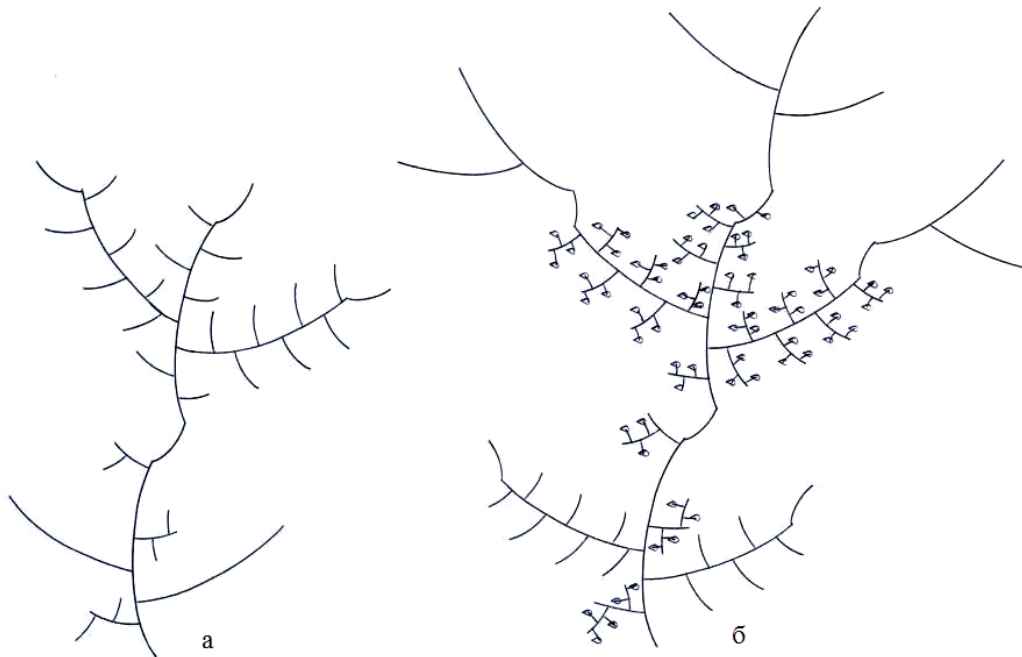


Рис. 5. Схема формування системи пагонів скелетної гілки *C. occidentalis* 4 (а) та 5 (б) року

На шостий рік на ростових пагонах у верхній частині скелетної гілки відбувається формування бічних та верхівкових пагонів. Відмінність розвитку пагонових систем шестирічної гілки полягає в тому, що в її середній частині бічні пагони загалом не утворюються, а наростання генеративних пагонів відбувається на двох гілках нижньої частини скелетної гілки (рис. 6. а). На сьомий рік плодоношення відбувається у верхній частині скелетної гілки (рис. 6. б), яка несе на собі утрічі більше генеративних пагонів, ніж попереднього року (рис. 6. а), чим і пояснюється нестабільність врожайності досліджуваних видів та характерне плодоношення кожного року в різних частинах крони (рис. 6. а, б). Порівнюючи інтенсивність плодоношення шестирічної та семирічної скелетної гілки зазначимо, що в нижній частині семирічної гілки відбувається наростання бічних пагонів, які в наступному році сформують вже меншу кількість врожаю (рис. 6. б).

Надалі розвиток скелетних гілок відрізняється тим, що при їх основі відбувається всихання не тільки бічних пагонів, але й багаторічних вегетативних частин заповнюючих пагонових систем, які опинилися в середині крони. Таким чином, скелетні гілки формуються досить видовженими та слабо розгалуженими, що є характерною особливістю для крони видів роду *Celtis*. Поступово формування дворічних ростових та заповнюючих пагонових систем переходить на зовнішню частину крони.

Конструктивні особливості організації деревних рослин помірної зони визначають п'ять груп архітектурних моделей. Критерієм розподілу по групам є ступінь участі генеративних пагонів в побудові багаторічної скелетної системи рослини. Наприклад, в першу групу архітектурних моделей ввійшли рослини, у яких багаторічна скелетна система формується на основі генеративних пагонів. П'ята архітектурна модель рослин характеризуються

утворенням генеративних пагонів, які не впливають на характер наростання скелетних осей та забезпечують ранні терміни цвітіння [6, 10, 13]. Більшість деревних рослин помірної зони мають архітектурні

моделі, які відносяться до останніх трьох груп, кожна з яких визначається особливостями будови та ритмом розвитку генеративних пагонів раннього строку цвітіння.



Рис. 6. Схема формування системи пагонів скелетної гілки *C. occidentalis* 6 (а) та 7 (б) року.

Види роду *Celtis* належать до дерев, генеративні пагони яких відмирають в кінці вегетації, а тому такі пагони не приймають участі у формуванні скелетних гілок. Ранні терміни цвітіння досліджуваних видів забезпечуються невеликими розмірами генеративного пагону ($11,4 \pm 2,8$ см) та коротким періодом його формування (28 ± 5 діб). Власне цвітіння починається на 9 ± 2 добу, після початку росту генеративного пагону.

Отже, за ступенем участі генеративних пагонів в побудові багаторічної скелетної системи рослин видів роду *Celtis* належать до п'ятої групи архітектурних моделей деревних рослин помірної зони [6], що характерна для інтродукованих та аборигенних дерев та кущів з короткими однорічними генеративними пагонами (1–15 см) раннього терміну цвітіння, які не приймають безпосередньої участі у формуванні багаторічної скелетної системи рослини.

Висновки

— У кроні дерев видів роду *Celtis* виявлено п'ять основних типів пагонів, які відрізняються морфологічно та функціонально: ростовий, силептичний, бічний, верхівковий та генеративний.

– наростання багаторічних скелетних осей відбувається за участі ростових, силептичних та верхівкових пагонів, які складають дворічну ростову пагонову систему.

– дициклічні бічні пагони з бічним розміщенням коротких монокарпічних пагонів складають заповнюючу пагонову систему.

– утворення генеративних пагонів третього порядку галуження на бічних пагонах, які в свою чергу розміщені на головній осі великого материнського пагону є типовим взаємним розміщенням пагонів у кроні.

– симподіальне наростання головної осі відбувається з утворенням силептичних пагонів другого порядку.

– формування досить видовжених слабо розгалужених скелетних осей з ортотропною орієнтацією

у верхньому ярусі та плагіотропною в нижньому є характерним для крони видів роду *Celtis*.

– за ступенем участі генеративних пагонів в побудові скелетної системи у деревних рослин помірної зони види роду *Celtis* належать до дерев п'ятої групи архітектурних моделей.

Перелік посилань

1. *Биоморфология растений: Иллюстрированный словарь.* / П. Ю. Жмылев, Ю. Е. Алексеев, Е. А. Карпухина, С. А. Баландин // — М.: Изд-во МГУ.— 2002, — 240 с.
2. *Гатцук Л. Е.* Растительный организм: опыт построения иерархической системы его структурно-биологических единиц / Л. Е. Гатцук // Современные подходы к описанию структуры растения. — Киров, 2008. — С. 27–47.
3. *Джапаридзе Л. И.* Об осеннем опадении плодущих веточек у *Celtis saucasica* Willd. / Л. И. Джапаридзе // Труды Тифл. Бот. Ин-та/ — 1934. — Т. 1. — С. 225–261.
4. *Ілюстрований довідник з морфології квіткових рослин.* Навчально-методичний посібник / С. М. Зиман, С. Л. Мосякін, О. В. Булах, О. М. Царенко, Л. М. Фельбаба-Клушина. — Ужгород: Медіум, 2004. — 156 с.
5. *Колесников А. И.* Декоративная дендрология / А. И. Колесников. — М.: Лесная промышленность, 1974. — 700 с.
6. *Костина М. В.* Генеративные побеги древесных покрытосеменных растений умеренной зоны: автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук: спец. 03.00.05. — ботаника / Костина М. В. — Москва, 2009. — 40 с.
7. *Куян В. Г.* Плодівництво / В. Г. Куян. — К.: Аграрна наука, 1998. — 472 с.
8. *Михалевская О. Б.* Элементарный побег у силептически ветвящихся древесных растений / О. Б. Михалевская // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М.: 1994, — С. 57–58.
9. *Романщак С. П.* Ботаніка / С. П. Романщак. Навч. посібн. — К.: Вища шк., 1995. — 544 с.
10. *Савинов И. А.* Метод архитектурных моделей в анализе побеговых систем представителей семейства Celastraceae R. Br. / И. А. Савинов // Весник ТвГУ, серия «Биология и экология». — 2008, — Вып. 9. — С. 224–227.
11. *Савиных Н. П.* Модели побегообразования и архитектурные модели растений с позиции модульной организации. / Н. П. Савиных // Конструкционные

единицы в морфологии растений. Материалы X школы по теоретической морфологии растений. — Киров, 2004. — С. 89–95.

12. *Серебряков И. П.* Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных / И. П. Серебряков. — М.: Высшая школа, 1962. — 337 с.
13. *Halle F.* Tropical trees and forests. An architectural analysis/ F. Halle, R.A.A. Oldeman, P. B. Tomlinson. — Berlin, Heidelberg, New York.: Springer Verlag. — 1978, — 441 p.

Рекомендував до друку Грабовий В. М.

Ю. О. Румянков

Национальный дендрологический парк «Софиевка» НАН Украины

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ СКЕЛЕТНЫХ ВЕТВЕЙ ВИДОВ РОДА *CELTIS* L.

Установлено пять основных типов побегов в кроне деревьев видов рода *Celtis*: ростовой, силептический, боковой, верхушечный и генеративный. Представлена схема формирования скелетной ветви с типичным взаимным размещением побегов. Проведен анализ структурной организации пагоновой системы, на основе которого было установлено конструктивные особенности ростовых и заполняющих пагоновых систем. Определена принадлежность представителей рода *Celtis* к пятой группе архитектурных моделей деревьев.

Y. O. Rumyankov

The National dendrological park «Sofievka» of the scientific research institute of the Ukrainian National academy of sciences of Ukraine

STRUCTURAL ORGANIZATION OF SPROUT SYSTEM OF SKELETAL BRANCHES OF THE *CELTIS* L. GENUS SPECIES.

Five main types of sprouts in the crown of the *Celtis* genus species: primary, sylleptic, lateral, apical, generative have been considered. Structural scheme of typical location sprouts of skeletal branches has been presented. Analysis of the structural organization of sprout system has been carried out, by means of which structural features of growth and filling of sprout system has been discovered. The affiliation of the studied species to the fifth group of the architecture models within trees was established.