

МОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ЛИСТКІВ *DELPHINIUM SERGII* WISSJUL. В ОНТОГЕНЕЗИ

АЛЛА М. ГНАТЮК

Анотація. Представлено результати дослідження морфологічної різноманітності листків у особин *Delphinium sergii* Wissjul., ендеміка східного Причорномор'я, при вирощуванні його в культурі в Національному ботанічному саду ім. М.М. Гришка НАН України. Встановлено, що для *D. sergii* характерна гетерофілія та морфологічна мінливість форми листкових пластинок, що проявляється в онтогенезі при формуванні вегетативного і генеративного пагонів. Встановлено зв'язок ступеня розчленованості листкових пластинок з ярусами їх формування та віком. Більш розчленовані листки є «старшими», а прості – більш «молодими». В межах пагона спостерігається ускладнення форми листкових пластинок у напрямку від низової формації до серединної і поступове спрощення у листків верхової формації. Формування різних за формою листків у одновікових особин однакового вікового стану залежало від освітлення, зволоженості ґрунту, щільності посівів, генетичної неоднорідності особин, а отже пластичності виду в різних умовах зростання.

Ключові слова: Ranunculaceae, *Delphinium sergii*, морфологічна мінливість листків, гетерофілія, поліморфізм, онтогенез

Національний ботанічний сад ім. М.М. Гришка НАН України, вул. Тімірязєвська, 1, 01014, м. Київ, Україна; colchicum@i.ua

Вступ

Явище гетерофілії – утворення на одному стеблі листків різної форми, яке супроводжується змінами їх структурно-функціональної організації, описане у багатьох видів судинних рослин, в тому числі у суходільних і вищих водних рослин. Зміна форми листків – це вияв пластичності їхнього росту на всіх рівнях організації: починаючи зі зміни напрямку поділу клітин, і закінчуючи змінами на субклітинному та молекулярному рівнях (Недиха 2011). У суходільних рослин гетерофілія спостерігається як під час росту вегетативного пагона, так і при формуванні квітоносного пагона (Givnish 1987; Givnish *et al.* 1994; Наумов 2009).

Особливий інтерес у дослідників завжди викликали ті рослини, в яких ще на початку структурування є видимими значні відмінності ювенільних етапів розвитку від більш пізніх. Ця різниця є особливо помітною в характері листків, які у молодих рослин значно відрізняються від таких у дорослих особин. Подібний тип розвитку був названий

К. Гебелем (Goevel 1882) гетеробластним. Н.П. Кренке (1933-1935) відмічав, що у окремих видів рослин існує значна кореляція ступеня розчленованості листкової пластинки з ярусами їх формування, що вказує на те, що їх розчленованість є віковою ознакою. Збільшення глибини розчленування у кожному черговому ярусі виражає ступінь зрілості даної групи рослин.

Відомо, що в стресових умовах реалізується ширший спектр морфогенетичних траєкторій чи «морфозів», який в звичайних «нормальних» умовах зарегульований і не проявляється у повній мірі. Будь-яка мінливість характеризує фенотипічну пластичність і рухливість організму та вказує на можливості і шляхи його формоутворення. В ході розвитку метамери стикаються з великою різноманітністю умов його реалізації, і за їх фенотипічною різноманітністю можна судити про морфогенетичну «широту норми реакції» даної особини (Васильєв 2009). Дослідження морфологічної мінливості рослин в умовах інтродукції (*ex situ*) є

особливо актуальним для раритетних видів, оскільки воно демонструє адаптивні можливості особин.

Безумовний інтерес у цьому відношенні має родина Ranunculaceae, представники якої вирізняються значною адаптивною та еволюційною пластичністю (Барькіна 1995). Часто зовнішні ознаки, що самі по собі не мають пристосувального значення, можуть бути показниками біологічних і фізіологічних властивостей і можуть допомогти зрозуміти спрямування тих процесів, в результаті яких виробляються екотипи (Синская 1948).

Вихідною формою у родині Ranunculaceae вважають трійчато-лопатеві або розсічені листки, а пальчато-розсічені або роздільні листки – як такі, що утворились за рахунок розділення середнього сегмента трійчатої пластинки на три, а бокових – на дві частини. Складні листки розвивались з простих в результаті розділення пластинки на сегменти до основи і формування самостійних черешків (Зиман 1985).

Значна внутрішньо- та міжвидова варіабельність форми, розмірів та характеру розчленування листкових пластинок часто спостерігається у видів роду *Delphinium* L., що дещо ускладнює їх систематику (Мухаметзянова *и др.* 2001; Федоров 2003). Незважаючи на велику кількість публікацій, присвячених представникам роду та їх онтоморфогенезу, усе ще недостатньо уваги приділено дослідженню поліморфізму листків на різних етапах розвитку рослин цього роду. В зв'язку з цим були здійснені дослідження морфологічної різноманітності листків у особин *D. sergii* при вирощуванні його в культурі в Національному ботанічному саду ім. М.М. Гришка НАН України.

Матеріали і методи досліджень

Дослідження здійснювали протягом 5 років. Матеріалом слугували рослини *D. sergii* колекції ділянки «Рідкісні рослини флори України» НБС ім. М.М. Гришка НАН України. Рослини розмножували генеративно і слідували за розвитком і ростом в умовах культури (насіння висівали

в ґрунт на різні ділянки у дворазовій повторності). Щороку здійснювали дослідження їх розвитку. З появою нових органів, рослини вимірювали та здійснювали фотофіксацію. Дослідження проводили окремо по кожній групі особин у однаковому віковому стані: досліджували форму та розмір їх листкових пластинок у різних особин різного віку та особливості та черговість появи листків на окремій особині. За основу класифікації вікових станів прийнято термінологію та схему Т.А. Работнова (1950), доповнену в подальшому його послідовниками (Семенова 1989). Розміри встановлювали за результатами вимірювання 10-30 листків. Такий показник як діаметр листової пластинки відповідає найбільшому діаметру кола, в яке можна її вписати. Для опису ступеня розчленування листової пластинки підраховували кількість її сегментів (часток), не враховуючи глибину розсічення (Рис. 1).

Результати та їх обговорення

D. sergii – ендемік східного Причорномор'я, занесений до Червоної книги України зі статусом «вразливий». В природних умовах трапляється в Понтичній провінції та на Кавказі. В Україні знайдений на Донецькому кряжі та Приазовській височині. *D. sergii* – багаторічна трав'яниста ефемероїдна рослина 40-100 см заввишки, з прямостоячим простим або розгалуженим стеблом і пальчаторозсіченими листками. Вид поліморфний і рослини варіюють за забарвленням квіток, опушенням та порізаністю листків (Дідух 2009).

D. sergii відносять до секції *Diedropetala* Huth підроду *Oligophyllon* Dimitrova, куди занесено види, представлені безрозетковими бульбкореневищними трав'янистими полікарпіками з характерним бульбоподібним потовщенням базальних частин пагонів та раннім відмиранням системи головного кореня. Види цієї групи – геліофіти-ксерофіти, оскільки приурочені до відкритих більш-менш сухих ділянок в горах та на рівнинах (Зиман 1985).

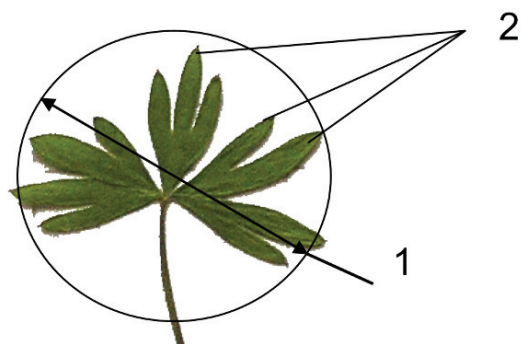


Рис. 1. Параметри листової пластинки *Delphinium sergii*: 1 – діаметр; 2 – сегменти.

Fig. 1. Parameters of *Delphinium sergii* leaf blade: 1 – diameter; 2 – segments.

Прегенеративні особини розвивають поліциклічні або дициклічні розеткові пагони з різною кількістю листків. Перші фази розвитку пагона у *D. sergii*, як у класичного геофіта, проходять в ґрунті. Проростки безепікотильні, гіпокотиль короткий. Вони формуються навесні наступного після сівби року (проростання спостерігається при підвищенні температури вдень від 15-19 °С), проростання надземне (проте насінні оболонки не завжди виносяться на поверхню). Сім'ядольних листочків два, близько 0,4-1 см. завдовжки та 0,5-0,8 см завширшки, з округлими чи еліптичними загостреними на верхівці листовими пластинками, на черешках, які зрослися в базальній частині (Рис. 2). На даному етапі розвитку не спостерігалось відхилень у формі листових пластинок, особини відрізнялись лише їх розмірами. У частини рослин через 4-5 тижнів після появи сім'ядольних листків розгортається перший справжній листок. Він має черешок від 2 до 10 см завдовжки та листову пластинку 1-2(3) см в діаметрі, дво-, три-, чоти- та п'ятилопатеву, пальчато-роздільну чи розсічену. У деяких рослин згодом відростає ще один або 2 листки з різним ступенем розсіченості листової пластинки: від трійчато-розсічених до майже пальчато-роздільних, трійчато-роздільних і двичлопатевих. Внаслідок розчленування листової пластинки утворюються від 2 до 8 сегментів і можна прослідкувати послідовний ряд їх утворення (Рис. 3). Перший справжній



Рис. 2. Проростки *Delphinium sergii*.

Fig. 2. Seedlings of *Delphinium sergii*.

та наступні листки візуально розміщуються поряд із сім'ядольними, оскільки піхви їх черешків знаходяться в ґрунті біля бруньки відновлення.

Вже у перший рік вегетації спостерігається відмінність у морфологічній будові листків особин однієї вікової групи та окремої особини і поступове ускладнення форми листової пластинки в процесі онтогенезу (Гнатюк 2014). Існує певна адаптивна різниця у формуванні листових пластинок у особин, що перебувають у різних умовах освітлення: в напівтінні формувались менш розсічені листки з більшою площею фотосинтетичної поверхні, ніж у рослин в умовах повного освітлення (Рис. 3 а, б).

На другий рік вегетації формуються іматурні, віргінільні та молоді генеративні особини. Іматурні і віргінільні особини утворюють 2-3 справжніх листки, що можуть суттєво різнитися за розмірами у окремих особин, вони від 1 до 6 см в діаметрі і розділені на 4-16 сегментів (Рис. 4 а). Листки менші та мають листові пластинки іншої форми, ніж у генеративних особин. Кожний наступний листок, що формується на особині (старший за віком), переважно, має більш складну за формою листову пластинку і вже у віргінільних особин листки мають від 6 до 34 сегментів (Рис. 4 б). В онтогенезі *D. sergii* спостерігається перехід біоморфи рослини від розеткової з моноподіальним типом наростання і напіврозеткової до безрозеткової. *D. sergii* в прегенеративному

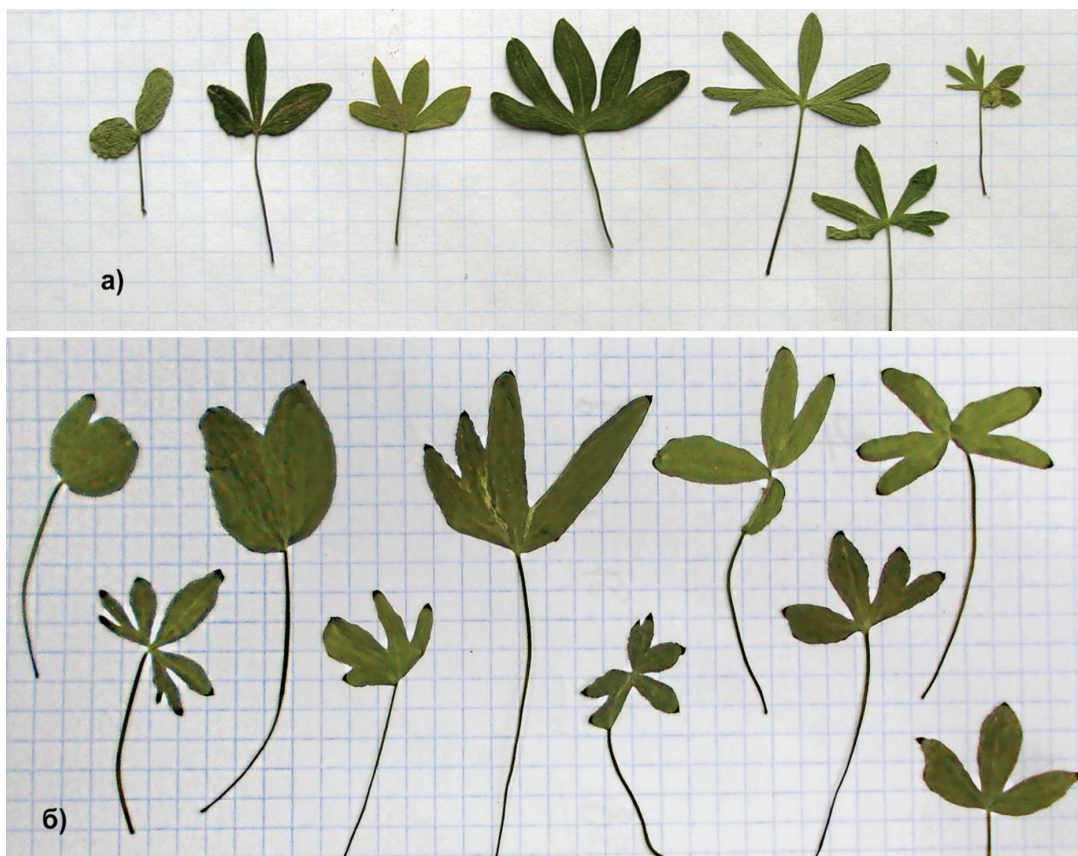


Рис. 3. Листки одновікових (однорічних) ювенільних особин *Delphinium sergii*: **а** – в освітлених умовах; **б** – у затінку. 1 клітинка = 5 × 5 мм.

Fig. 3. Leaves of same-aged (annual) juvenile individuals of *Delphinium sergii*: **a** – in bright conditions; **b** – in shaded conditions. 1 scale cell = 5 × 5 mm.

періоді розвитку знаходиться у стані відкритого вкороченого пагона, утворюючи розетку прикореневих (приземних) листків, а у генеративному віковому стані головний пагін завершує свій розвиток як відкритий та формує безрозетковий пагін з почерговим листорозміщенням, ріст якого закінчується утворенням суцвіття.

Неодноразність розвитку листків у генеративних особин, а також наявність на одному пагоні різновікових листків, що відрізняються морфологією, дають можливість говорити про гетерофілію у особин *D. sergii* і виділяти листкові серії. В листкову серію входить ряд послідовно сформованих листків: від найстарших до молодих. Листки одного віку у складі серії формують листкову формацію.

У *D. sergii* виділяємо наступні три листкові формації: 1) низову – представлену розетковими листками, піхви черешків яких знаходяться в ґрунті біля бруньки); 2) серединну – це зрілі, дефінітивні листки розміщені надземно на квітконосному пагоні; 3) верхову – недорозвинені видозмінені листки, що утворюються по мірі росту суцвіття та приквітти. Перехід між формаціями на квітконосному пагоні поступовий і полягає у спрощенні їх структури, зокрема, у редукції черешка, зменшенні числа часток листкової пластинки та їх загального розміру. Листки низової формації на момент квіткування відмирають.

Листки верхової формації розташовані на рівні суцвіття. Це сидячі листки-приквітти, які на нижніх рівнях мають розсічену

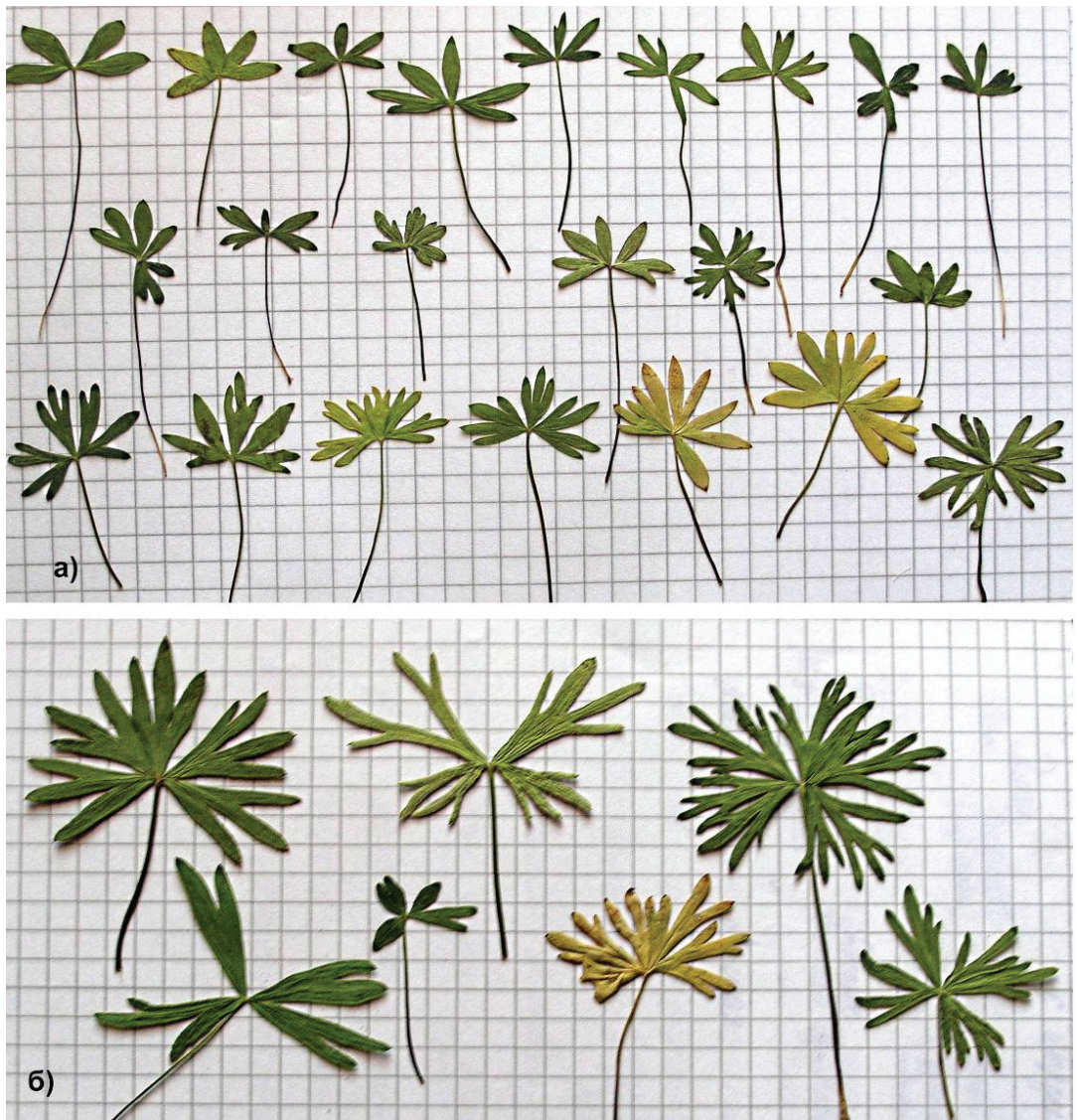


Рис. 4. Листки дворічних імагурних (а) та віргінільних (б) особин *Delphinium sergii*. 1 клітинка = 5 × 5 мм.

Fig. 4. Leaves of biennial immature (a) and virginile (b) individuals of *Delphinium sergii*. 1 scale cell = 5 × 5 mm.

пластинку, що поступово змінюється на майже цілісну або цілісну ланцетоподібну на вищих рівнях. Процес переходу від листків середньої формації до верхової проявляється у зменшенні довжини черешка до майже повної його редукції та зменшенні розмірів і розчленованості листкової пластинки (Рис. 5).

Найбільшими за розмірами і ступенем розсіченості є дефінітивні листки середньої формації. Їх 3-7, вони від 5 до 23 см в діаметрі

(їх розмір насамперед залежить від розміру самої рослини і умов вирощування) і переважно тричі розсічено п'ятироздільні за формою.

На генеративній стадії розвитку поліморфізм листків між особинами виражений менше і проявляється у різній ширині часток на які розділена листкова пластинка (від 0,2 до 0,7 см) та кількості цих часток (від 70 до 105), при цьому у кожній окремій особини можна чітко



Рис. 5. Листки верхової формації у окремої особини *Delphinium sergii* (зліва направо – від основи до верхівки суцвіття). 1 клітинка = 5 × 5 мм.

Fig. 5. Leaves of the upper formation of *Delphinium sergii* individual (from left to right – from the base to the top of the inflorescence). 1 scale cell = 5 × 5 mm.



Рис. 6. Листки генеративних особин *Delphinium sergii* (перший листок верхової формації). 1 клітинка = 5 × 5 мм.

Fig. 6. Leaves of generative individuals of *Delphinium sergii* (the first leaf of upper formation). 1 scale cell = 5 × 5 mm.

прослідкувати зміни у формі листків серединної та верхової формації (Рис. 6).

Нашим дослідженням встановлено, що в результаті генеративного розмноження *D. sergii* утворює покоління особин, що відрізняються між собою формою та ступенем розсіченості листкових пластинок. Ця різниця є помітною не лише у прегенеративних особин, а також у генеративних особин під час цвітіння (Рис. 7).

Висновки

Таким чином, *D. sergii* характерна як гетерофілія, що проявляється в онтогенезі при формуванні вегетативного і генеративного пагонів так і морфологічна мінливість, що

проявляється у розвитку різних за формою листкових пластинок у різних особин.

Зарозміщенням на рослині можна виділити наступні листові формації (серії): низову, серединну та верхову. Перехід між низовою і серединною формаціями поступовий і полягає в збільшенні розсіченості та розмірів листкових пластинок. Процес переходу від листків серединної формації до верхової проявляється у зменшенні довжини черешка до майже повної його редукції та зменшенні розмірів і розчленованості листової пластинки.

В онтогенезі відбувається ускладнення цілісної форми листової пластинки шляхом поступового розчленування до трійчастої і наступного розділення бічних сегментів трійчастої пластинки на 2 і 4



Рис. 7. Листки середньої формації особин *Delphinium sergii* за однакових умов вирощування.

Fig. 7. Leaves of the middle formation of *Delphinium sergii* individuals under identical growing conditions.

частки у ювенільних особин і середнього сегмента на 3 і більше часток – у іматурних і віргінільних особин. Як наслідок, в межах пагона спостерігається ускладнення форми листових пластинок у напрямку від низової формації до середньої і поступове спрощення у листків верхової формації. Найхарактернішою є тричленна структура листка, яка проглядається і у дефінітивних листків середньої формації у генеративних особин, що виглядають майже п'ятичленними за рахунок значного розсічення бічних сегментів.

Існує кореляція ступеня розчленованості листової пластинки з ярусами їх формування та їх віком. Більш розчленовані листки є «старшими», а прості – більш «молодими» що вказує на те, що їх розчленованість є віковою ознакою. Збільшення глибини та ступеня розчленування у кожному черговому ярусі та віковій групі особин виражає ступінь зрілості рослин.

Слід відмітити, що формування різних за формою листків у одновікових особин однакового вікового стану по різному проявлялось під впливом зовнішніх факторів. Їх розмір та різноманітність залежить від освітлення, зволоженості ґрунту, щільності посівів та конкуренції: найбільшою різноманітністю форм листових пластинок вирізнялись рослини, що зростали у затінені місці, проте варіабельність спостерігалась на всіх дослідних ділянках, що підтверджує генетичну неоднорідність

особин та пластичність виду в різних умовах зростання.

Найбільшою різноманітністю форм листових пластинок вирізняються прегенеративні особини. З переходом до генеративного стану поліморфізм листків менш виражений, спостерігається тенденція збереження більшої або меншої розсіченості листових пластинок при консервативності інших ознак, зокрема, форми та розмірів квіток.

Використані джерела

- БАРЬКИНА Р.П. 1995.** Морфолого-екологические закономерности соматической эволюции в семействе лютиковых (Ranunculaceae Juss.). Автореф. дис... д.б.н. Москва.
- [Barykina R.P. 1995. Morpho-ecological trends of somatic evolution in the buttercup family (Ranunculaceae Juss.). Abstr. Dr thesis. Moscow. (In Russian)]
- ВАСИЛЬЕВ А.Г. 2009.** Феногенетическая изменчивость и популяционная мерономия. *Журнал общей биологии* **70** (3): 195–209.
- [Vasiljeva A.G. 2009. Phenogenetic variation and populational meronomics. *J. Common Biol.* **70** (3): 195–209. (In Russian)]
- ГНАТЮК А.М. 2014.** Особливості онтоморфогенезу *Delphinium sergii* Wissjul. в умовах культури в Національному ботанічному саду ім. М.М. Гришка НАН України. *Інтродукція рослин* **4**: 39–44.
- [Gnatiuk A.M. 2014. Peculiarities of ontomorphogenesis of *Delphinium sergii* Wissjul. in conditions of culture in M.M. Gryshko National botanical garden of NAS of Ukraine. *Plant Introd.* **4**: 39–44. (In Ukrainian)]
- ДІДУХ Я.П. (ред.) 2009.** Червона книга України. Рослинний світ. Глобалконсалтинг, Київ.

- [Didukh Ya.P. (ed.) 2009. Red book of Ukraine. Plant world. Globalconsulting, Kyiv. (In Ukrainian)]
- ЗИМАН С.Н. 1985.** Морфология и филогения семейства лютиковых. Наук. думка, Київ.
- [Zyman S.N. 1985. Morphology and phylogeny of buttercup family. Nauk. dumka, Kyiv. (In Russian)]
- КРЕНКЕ Н.П. 1933-1935.** Фенетическая изменчивость. Т. 1. Москва.
- [Krenke N.P. 1933-1935. Phenogenetic variation. Vol. 1. Moscow. (In Russian)]
- МУХАМЕТЗЯНОВА К.Ф., КАНЧУРИН М.Н., ФЕДОРОВ Н.И., РЕДЬКИНА Н.Н. 2001.** Морфологические особенности растений рода *Delphinium* L. на ранних этапах онтогенеза. Труды Сибайского института Башкирского гос. университета 1: 117–121. Сибай.
- [Mukhametzianova K.F., Kantchurin M.N., Fedorov N.I., Red'kina N.N. 2001. Morphological peculiarities of plants from the genus *Delphinium* L. on early stages of ontogenesis. Proc. Sibai Inst. Bashkir. State Univer. 1: 117–121. Sibai. (In Russian)]
- НАУМОВ С.Ю. 2009.** Морфология и анатомия листа сельдерейных. Этон-2, Луганск.
- [Naumov S.Yu. 2009. Morphology and anatomy of celeries leaf. Elton-2, Luhansk. (In Russian)]
- НЕДУХА О.О. 2011.** Гетерофілія у рослин. Альтерпрес, Київ.
- [Nedukha O.O. 2011. Heterophylly in plants. Altpress, Kyiv. (In Ukrainian)]
- РАБОТНОВ Т.А. 1950.** Определение возрастного состава популяций видов в сообществе. Полевая геоботаника. Наука, Москва – Ленинград.
- [Rabotnov T.A. 1950. Determination of the age composition of species populations in the community. Field geobotany. Science, Moscow – Leningrad. (In Russian)]
- СЕМЕНОВА Г.П. 1989.** Интродукция редких растений как один из методов ускоренного изучения онтогенеза. В сб.: Рекомендации: онтогенез высших цветковых растений: 117–122. ЦУОП Госагропрома УССР, Киев.
- [Semenova G.P. 1989. Introduction of rare plants as a method of accelerated learning method of ontogenesis. In: Recommendations: ontogeny of higher flowering plants: 117–122. TSUOP Gosagroproma URSR, Kyiv. (In Russian)]
- СИНСКАЯ Е.Н. 1948.** Динамика вида. Огизсельхозгиз, Москва.
- [Sinskaya Ye.N. 1948. Species dynamics. Ogizselhozgiz, Moscow. (In Russian)]
- ФЕДОРОВ Н.И. 2003.** Род *Delphinium* L. на Южном Урале: экология, популяционная структура и биохимические особенности. Гилем, Уфа.
- [Fedorov N.I. 2003. Genus *Delphinium* L. in Southern Ural: ecology, population structure and biochemical peculiarities. Gilem, Ufa. (In Russian)]
- GIVNISH T.J. 1987.** Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. *New Phytol.* 106 (Suppl.): 131–160.
- GIVNISH T.J., SYTSA K.J., SMITH J.F., HAHN W.J. 1994.** Thorn-like prickles and heterophylly in *Cyanea*: adaptations to extinct avian browsers on Hawaii. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA.* 91: 2810–2814.
- GOEBEL K. 1882.** Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes III. Über die Anordnung der Staubblätter in einigen Blüten. *Bot. Ztg.* 40: 353–364.

MORPHOLOGICAL FEATURES OF *DELPHINIUM SERGII* WISSJUL. LEAVES IN ONTOGENY

A.M. GNATIUK

Abstract. There are represented results of the study on leaf shape and its morphological diversity of the *Delphinium sergii* Wissjul. which is an endemic species of Eastern Black Sea Coast and was introduced in the culture at the M.M. Gryshko National Botanical Garden NAS of Ukraine. It is found that *D. sergii* is characterized by heterophylly and morphological variability of leaf blades which is manifested during ontogeny, in process of formation of its vegetative and generative shoots. The correlation of the dissection degree of the leaf blades with their formation and age has been established. More deeply dissected leaves are «older» while with complete laminas are more «younger». During the ontogenesis firstly occurs the complication of a simple lamina in seedlings by its division into segments. And, as a result, along the shoot the complication from lower to middle formations and further simplification of leaf structure in upper formation in generative individuals is observed. Formation of different by shape leaves in individuals of the same age stage as well as of the same age depends from conditions of lighting, soil moisture, crop density, and genetic heterogeneity, and therefore – from morphological plasticity of individuals in different conditions of growth.

Key words: Ranunculaceae, *Delphinium sergii*, morphological variability, polymorphism, heterophylly, ontogenesis

M.M. Gryshko National Botanical Garden NAS of Ukraine, Timiryazevska str. 1, 01014 Kyiv, Ukraine; colchicum@i.ua