

А.І. ЖИЛА

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

ОСОБЛИВОСТІ МОРФОСТРУКТУРИ ПАГОНОВОЇ СИСТЕМИ *PHAEDRANASSA CINEREA RAVENNA (AMARYLLIDACEAE)*

Установлено зв'язок між будовою цибулини *Phaedranassa cinerea Ravenna* та еколого-географічними умовами зростання.

Ключові слова: *Phaedranassa cinerea*, морфологічна будова.

Неотропічний рід *Phaedranassa Ravenna* визнано як монофілетичний андійської класифікації родини *Amaryllidaceae*, входить до триби *Stenomesseae*, до якої належать роди з черешковими листками і хромосомним числом $2n = 46$ [14]. Відомо 10 видів, 7 з яких зростають в Еквадорі (6 з них є ендемами), решта — в Перу, Коста-Риці і Колумбії [19]. Вперше *Phaedranassa cinerea Ravenna* (федранаса попеляста) описано у 1984 р. [21]. Вид становить інтерес як культура, придатна для вирощування в прохолодних оранжереях і невідома вітчизняному квітництву.

P. cinerea є ендеміком Еквадору, занесена до Червоного списку МСОП, має категорію «Vulnerable» (вразливий вид). Після пошукових досліджень протягом 1997–2000 років зареєстровано 20 ізольованих популяцій виду у 6 локалітетах на схилах Анд [18], розташованих переважно на узбіччях доріг у сухих і скелястих областях у межах провінцій Пічинча, Котопаксі, Чимборасо [22]. Через скорочення місцезнаходжень *P. cinerea* запропоновано надати їй статус «Endangered» (перебуває під загрозою) [19]. Відомо, що ендемічні рослини є найвразливішою частиною флори, більшість з них є рідкісними видами з точковими диз'юнктивними ареалами. Найчастіше представлені малими ізольованими популяціями [5, 6], яким загрожує зникнення [20]. У природі

зникнення федранас зумовлено вирубкою лісів, господарською діяльністю, туризмом, природними катастрофами (виверження вулканів).

Представники роду *Phaedranassa* спершу населяли області вологого гірського лісу, але в самому лісі не траплялися, їх оселищем є відкриті місцевості — схили скелястих гір або відроги глибоких каньйонів [19]. Рівень вирубки лісів і втрата біологічної різноманітності в Еквадорі є найвищими у Південній Америці [16], а популяції *Phaedranassa* розташовані у найбільш позбавленому лісу регіоні країни. Вказується, що поширення окремого виду *Phaedranassa* обмежене певною долиною, вид розташований за певним висотним градієнтом і адаптований до певних особливостей клімату. Специфічна кліматична толерантність окремих видів невідома, а їх екологічна ніша потребує точнішого визначення [19].

Обмеженням для зростання представників роду *Phaedranassa* в Еквадорі є висота 3500 м н. р. м., а *P. cinerea* зростає в межах середніх висот — 500–2000 м. На висоті від 500 до 3200 м зростає популяція, розташована в центральній-східній частині ареалу, яку вважають іншим видом на підставі генетичного диференціювання і діапазону висотного розподілу [19]. Саме на середній висоті схилів Анд, де зростає *P. cinerea*, припадає пік різноманіття судинних рослин — так званий Mid-Domain-Effect [12].

Межі зростання *P. cinerea* припадають на зону панування субтропічного клімату [23], де температура повітря рідко нижча за + 15 °С, а сезонні коливання температури — незначні. Проте тут погода може змінюватися протягом доби, а коливання температури можуть сягати близько 20 °С [24]. Частина Анд, розташована в Екваторі, характеризується різномірністю просторового і часового розподілу опадів [13], а їх північна частина належить до субекваторіального поясу, для якого характерне чергування вологих та сухих сезонів. Для районів зростання *P. cinerea* характерний бімодальний розподіл опадів (два дощові і два сухіші періоди протягом року). Головний сухий сезон триває з червня до вересня, що збігається з зимою, а менш виражений сухий період припадає на січень [17]. Дощовий період триває з лютого до червня (найвологіший місяць — квітень), а менш виражений короткий — у жовтні [25].

Мета роботи — встановити зв'язок структури біоморфи *P. cinerea* з еколого-географічними умовами її зростання (щоденними перепадами температури, сильною інсоляцією (відкриті місця зростання) та різкими вітрами).

До Національного ботанічного саду ім. М.М. Гришка НАН України *P. cinerea* надійшла у 1998 р. з Мейсе (Бельгія) у вигляді насіння, отриманого за делектусом. Для аналізу структури цибулини *P. cinerea* формалізували розташування органів у горизонтальному розрізі, що використовується при побудові схем цибулин, зокрема амарилісових [4, 8]. Протягом 2010–2012 рр. парували сіянці різних років генерації, які досягли репродуктивного віку. Рослини аналізували під бінокулярною лупою, послідовно видаляючи луски. Малий життєвий цикл монокарпічного пагона визначали від моменту його виникнення у вигляді ділянки недиференційованої меристеми, проходження внутрішньобрунькової фази, фази вегетації (з цвітінням і плодоношенням) до відмирання його лусок [10].

У представників роду листки переважно гістерантні (ріст квітконоса випереджає ріст листків), черешкові (псевдочерешкові), з ланцетоподібною або еліптичною листовою пластинкою [15, 19]. Листок у статевозрілої рослини *P. cinerea* має псевдочерешок до 25 см завдовжки, листову пластинку до 38 см завдовжки і до 8 см завширшки, абаксіальний бік листової пластинки сріблястий. Нами відзначено поодинокі випадки синантного типу розвитку, коли листки з'являлися одночасно з квітконосом.

Щодо типу поновлення цибулин у амарилісових субтропічного поясу, то в цілому визнається їх симподіальне наростання. При такому типі наростання цибулин луска, розташована за квітконосом, завжди повернена до нього нижньою поверхнею [4]. Гіпотезу винятково симподіального поновлення цибулин у родині амарилісових висуває В.В. Чуб [11], наводячи приклади послідовної редукції передлиста бруньки поновлення, починаючи з представників роду *Zephyranthes* Herb., у яких він зовсім не зазнає явищ редукції. Перший листок бруньки поновлення представників цього роду має розвинену листову пластинку [7].

У цибулин *P. cinerea*, як і у представників *Zephyranthes*, перший листок бруньки поновлення (передлисток) не зазнає явищ редукції, і також має листову пластинку, розташовуючись нижньою поверхнею до квітконоса.

У цибулинних рослин тропічної і субтропічної зони формування листових серій відбувається безперервно. У дорослої цибулини можна нарахувати до 6–8 листових серій з квітконосами, з яких щорічно реалізуються лише 2–3, а решта продовжують повільно розвиватись [3]. У цибулин помірних широт протягом вегетаційного періоду закладається лише одна листовая серія з квітконосом, яка реалізується під час майбутньої вегетації. Ми виявили, що у *P. cinerea* протягом року закладається лише одна листовая серія подібно до цибулин рослин помірної поясу, тоді як, наприклад, у

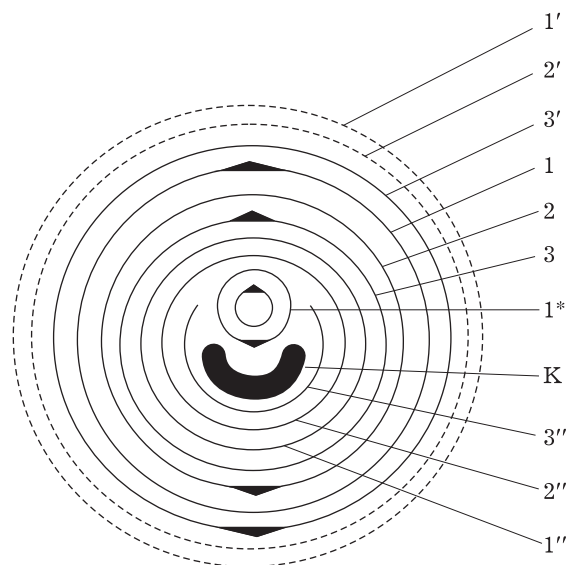


Схема будови статевозрілої цибулини *Phaedranassa cinerea* Ravenna

Умовні позначення:

- — залишки листка;
- ▲ — листок з листковою пластинкою;
- — луска;
- ☪, К — квітконос;
- 1'-3' — листки попереднього року вегетації;
- 1-3 — листки поточного року вегетації;
- 1''-2'' — тунікатні луски;
- 3''' — нетунікатна луска;
- 1* — перший листок наступного року вегетації

Zephyranthes verecunda протягом року закладаються 5 листкових серій [9].

У 3-5-річному віці цибулина *P. cinerea* набуває «критичної маси» і переходить до стаціонарної фази, тобто діаметр цибулини, який досягає близько 4 см, і кількість листків, які входять до листкової серії, надалі залишаються постійними. Щодо кількості листків у листковій серії, то вказують, що представники федранас мають один або два черешкових листка [26]. Нами встановлено, що до складу листкової серії статевозрілої *P. cinerea* входять 3 листки з листковою пластинкою, тобто ті листки, які можна побачити під час вегетації рослин.

Слід враховувати і якісний склад листкової серії, кількість листків яких складає 3. Так, і у *Galanthus caucasicus* (Baker) Grossh.

[2], і у *Zephyranthes candida* [7] між квітконосами виникають 3 листкових елементи, але у *G. caucasicus* один з них представлений низовим листком і не має листкової пластинки, а у *Z. candida* всі три листки мають зелені пластинки. Листок, який передує квітконосу, в обох видів має незамкнену піхву.

При визначенні тривалості поновлення багаторічних цибулин необхідно обов'язково вказувати, в якій фазі річного циклу перебуває цибулина на момент її препарування — від цього залежить число повних і неповних пагонів (приростів, листкових серій), що її складають [1].

У *P. cinerea* тривалість поновлення багаторічної цибулини визначається 2 пагонами попереднього та поточного року вегетації. З моменту утворення квіткової бруньки у цибулині формуються і вегетативні, і репродуктивні органи. Одночасно із зачатком суцвіття закладається незамкнена луска, а з початком відростання квітконоса починає формуватися брунька поновлення. Лише на нетривалий час у фазі цвітіння рослини до її складу входить вкорочена частина 3-го пагона — пагона наступного року вегетації, який пішов у ріст. Саме в цей час інтенсивно витрачаються пластичні речовини залишків пагона попереднього року вегетації.

Смність цибулини (у фазі цвітіння) зазвичай складається з 1 листка попереднього року генерації (саме біля основ листків попереднього року генерації закладено корені, які живлять луску), 6 листків поточного року генерації та 1-2 листків, закладених у бруньці поновлення (наступного року генерації), тобто з 1 повного приросту та 2 неповних (рисунок).

Листкова серія поточного року генерації складається з 3 соковитих листків з листковою пластинкою та 3 лусок. Перший листок бруньки поновлення нередукований, має листкову пластинку з псевдочерешком і розташовується нижньою поверхнею до квітконоса. Перша луска тунікатна, соковита, заввишки як попередній листок середньої формації (близько 65 мм заввишки),

із безчерешковою редукованою листковою пластинкою заввишки до 25 мм. Друга луска тунікатна, шкіряста, заввишки до 25 мм у найвищому місці і до 2 мм заввишки — у найнижчому, тому може скластися враження, що луска нетунікатна. Саме в пазусі другої луски закладається брунька поновлення (пагін наступного року вегетації). Третя луска є фертильною — нетунікатною, шкірястою, конічної форми (заввишки 10 мм, завширшки 10 мм), в пазусі якої закладається квітконос.

Отже, нова листкова серія бічного пагона починається з нормально розвинених листків без формування типових листків (лусок) низової формації; листкова серія монокарпічного пагона закінчується серією з 3 лусок, у пазусі передостанньої луски закладається брунька поновлення, а у пазусі останньої (єдиного нетунікатного листка в листковій серії) — квітконос.

Під час вегетації (до переходу у флоральний стан) у цибулині наявні 2 листкові серії — попереднього і поточного року вегетації. Під час стану спокою відмирають листкові пластинки у листків поточного року вегетації і починають усихати базальні частини (луски) листків попереднього року вегетації. Отже, цибулина підтримується у вегетативному стані лусками двох років генерації, при переході до стану цвітіння — лише за рахунок лусок поточного року генерації.

Загальна тривалість життя асимілюючого листка статевозрілої цибулини становить близько 2 років: 1) внутрішньобруньковий стан — 3 міс (від моменту закладання бруньки поновлення до моменту виходу листка з цибулини асимілюючою частиною — листковою пластинкою на псевдочерешку); 2) 7–8 міс у вигляді псевдочерешкового листка з листковою пластинкою; 3) близько 14 міс у вигляді соковитих лусок (після відмирання листкової пластинки під час та після періоду спокою), пластичні речовини яких поступово реалізуються для відростання квітконоса після періоду спокою, його цвітіння, плодоношення та побудови нової листкової серії.

Малий життєвий цикл монокарпічного пагона *P. cinerea* (від утворення конуса наростання до відмирання лусок, які належать до цього пагона) практично збігається з тривалістю життя його стеблової частини — денця цибулини, оскільки деструкція стеблової частини відбувається дуже швидко на відміну від інших тропічних і субтропічних амарилісових, резиди пагонів яких тривалий час можуть входити до складу цибулини.

Отже, протягом вегетаційного періоду у рослин *P. cinerea* закладається одна листкова серія з квітконосом, яка реалізується під час наступної вегетації рослин, подібно до цибулин рослин помірних широт.

За будовою цибулину *P. cinerea* можна віднести до найбільш просунутих в еволюційному плані, оскільки вона малолускова, складається не лише з листків з листковою пластинкою, а і з лусок. Екологічні умови зростання (високогір'я тропічних лісів) зумовили щорічний, подібний до цибулин рослин помірних широт, тип поновлення цього тропічного виду.

1. Аксенова Л.Н., Седова Е.А. Жизненные циклы и ритмы развития некоторых видов семейства амариллисовых // Вестн. МГУ. — 1983. — 16, № 3. — С. 18–24.

2. Артюшенко З.Т. Амариллисовые СССР. Морфология, систематика и использование. — Л.: Наука, 1970. — 180 с.

3. Артюшенко З.Т. Семейство Амариллисовые (Amaryllidaceae) // Жизнь растений / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. — М.: Просвещение, 1982. — Т. 6. — С. 104–116.

4. Артюшенко З.Т., Щепак А.В. Ветвление побега у представителей семейства Amaryllidaceae // Ботан. журн. — 1982. — 67, № 8. — С. 1074–1062.

5. Горчаковский П.Л., Зуева В.Н. Возрастная структура и динамика малых изолированных популяций уральских эндемичных астрагалов // Экология. — 1984. — № 3. — С. 3–11.

6. Горчаковский П.Л., Игошева Н.И. Мониторинг популяций орхидных в уникальном месте их скопления на Среднем Урале // Экология. — 2003. — № 6. — С. 403–409.

7. Дзидзигури Л.К. Ветвление побега у *Zephyranthes* Herb. (Amaryllidaceae) // Ботан. журн. — 1979. — 64, № 1. — С. 64–68.
8. Капинос Г.Е. Биологические закономерности развития луковичных и клубнелуковичных растений на Апшероне. — Баку: Изд-во АН АзССР, 1965. — 239 с.
9. Прилуцкая С.А. Биоморфологические особенности большого и малого циклов *Zephyranthes vesicunda* Herb. (семейство Amaryllidaceae Jaime St.-Hil.) в условиях интродукции в защищенный грунт Донецкого ботанического сада НАН Украины // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона. — 2005. — № 5. — С. 61–67.
10. Седова Е.А. Особенности органогенеза и жизненного цикла луковичных и клубнелуковичных геофитов. — М.: МГУ, 1976. — 30 с.
11. Чуб В.В. Роль позиционной информации в регуляции развития органов цветка и листовых серий побегов: Автореф. дис. ...д-ра биол. наук. — М., 2008. — 45 с.
12. Beck E., Richter M. Ecological aspect of a biodiversity hotspot in the Andes of Southern Ecuador // Biodiversity and Ecology Series. — 2008. — N 2. — P. 195–217.
13. Celleri R., Willems P., Buytaert W., Feyen J. Space-time variability of rainfall in the Paute river basin of South Ecuador // Hydrological Processes. — 2007. — N 21. — P. 3316–3327.
14. Meerow A.W., Guy C.L., Li Q. Phylogeny of the American Amaryllidaceae based on nrDNA ITS sequences // Systematic Botany. — 2000. — 25. — P. 708–726.
15. Meerow A.W., Snijman D.A. Amaryllidaceae // K. Kubitzki (ed.). The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. III. Flowering plants monocotyledons, liliaceae (except Orchidaceae). — Berlin; Heidelberg; New York: SpringerVerlag, 1998. — P. 106.
16. Mosandl R., Günter S. Sustainable management of tropical mountain forests in Ecuador // Gradstein S.R. et al. (eds.): The Tropical Mountain forest — Patterns and processes in a biodiversity hotspot. Biodiversity and ecology. — 2008. — Series 2. — P. 177–193.
17. Neil D.A. Climates // Jørgensen P.M., León-Yáñez S. (eds.). Catalogue of the vascular plants of Ecuador: Monogr. Syst. Bot. — Missouri Bot. Gard., 1999. — 75. — P. 8–13.
18. Oleas N. Amaryllidaceae // Libro Rojo de las Plantas Endémicas del Ecuador 2000. — Quito: Publicaciones del Herbario QCA, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, 2000. — P. 66–67.
19. Oleas N. Landscape genetics of *Phaedranassa* Herb. (Amaryllidaceae) in Ecuador. FIU Electronic Theses and Dissertations, 2011. — 443 p. (<http://digitalcommons.fiu.edu/etd/443>).
20. Pitman N.C.A., Jørgensen P.M. Estimating the Size of the World's Threatened Flora // Science. — 2002. — 298. — P. 989.
21. Ravenna P.F. New species in *Phaedranassa* and *Eucrosia* (Amaryllidaceae) // Phytologia. — 1984. — 56. — P. 196–198.
22. <http://www.iucnreadlist.org/>
23. http://www.losvisionarios.org/A_modelbiosphere.html
24. <http://www.BiblioFond.ru/view.aspx?id=2673>
25. http://www.ask.com/wiki/Geography_of_Ecuador
26. <http://www.rareplants.co.uk/search.asp?..Phaedranassa>

Рекомендувала до друку Т.М. Черевченко

А.И. Жила

Национальный ботанический сад
им. Н.Н. Гришко НАН Украины,
Украина, г. Киев

ОСОБЕННОСТИ МОРФОСТРУКТУРЫ
ПОБЕГОВОЙ СИСТЕМЫ PHAEDRANASSA
CINEREA RAVENNA (AMARYLLIDACEAE)

Установлена связь между строением луковицы *Phaedranassa cinerea* Ravenna с эколого-географическими условиями произрастания.

Ключевые слова: *Phaedranassa cinerea*, морфологическое строение.

A.I. Zhila

M.M. Gryshko National Botanical Gardens,
National Academy of Sciences of Ukraine,
Ukraine, Kyiv

MORPHOLOGICAL STRUCTURE FEATURES
OF PHAEDRANASSA CINEREA RAVENNA
(AMARYLLIDACEAE) CHOOT

The connection between the structure of a bulb of *Phaedranassa cinerea* Ravenna and ecological and geographical conditions of growth is established.

Key words: *Phaedranassa cinerea*, morphological structure.