

УДК 582.542.11:581.44:[581.522.4+581.95](477:292.485)

Т.О. ЩЕРБАКОВА, Д.Б. РАХМЕТОВ

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

МОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ МОНОКАРПІЧНИХ ПАГОНІВ ВИДІВ РОДУ *MISCANTHUS* ANDERSS. У ЗВ'ЯЗКУ З ІНТРОДУКЦІЄЮ В ЛІСОСТЕПУ ТА ПОЛІССІ УКРАЇНИ

Установлено особливості морфологічної структури монокарпичних пагонів рослин *Miscanthus sinensis* Anderss. і *M. sacchariflorus* (Maxim) Benth. у зв'язку з інтродукцією в Лісостепу та Поліссі України. З'ясовано особливості формування і куцїння пагонів. Монокарпичні пагони *M. sinensis* та *M. sacchariflorus* є анізотропними безрозетковими коротко- і довгокореневищними відповідно. Формування пагонів обох видів відбувається екстравагінально. При інтродукції в умовах Лісостепу та Полісся України закладання зачаткового пагона і розвиток його підземної та надземної частини відбуваються протягом двох років. Рослини *M. sinensis* і *M. sacchariflorus* утворюють моноциклічні генеративні та подовжені вегетативні пагони. Побудовано графіки змін окремих морфологічних параметрів метамерів пагонів, які мають вигляд одновершинних та трьохвершинних кривих і є видоспецифічними.

Ключові слова: *Miscanthus sinensis*, *M. sacchariflorus*, інтродукція, монокарпичні пагони, метамери.

Рід Міскантус (*Miscanthus* Anderss.) належить до підродини Просові (*Panicoideae*), родини Тонконогові (*Poaceae*). Близько 20 видів поширені в тропічній, субтропічній і теплопомірній зонах Азії, Африки, Далекого Сходу та Австралії. В культурі застосовують 4 види та понад 100 форм і сортів [10]. Найважливішими напрямками інтродукції рослин роду *Miscanthus* є їх використання для отримання біоетанолу, целюлози, тепло- та електроенергії, а також як декоративних рослин для різних варіантів озеленення [9–12].

Рослини роду *Miscanthus*, як і будь-яких багаторічних злаків, являють собою симподіальну систему пагонів послідовних порядків, які змінюють один одного. Кожен пагін є монокарпичним. Закладається у пазусі листка материнського пагона. Пагін проходить послідовні фази — бруньки, вегетативного та генеративного пагона і завершує цикл утворенням плодів та насіння. В кінці плодоношення монокарпичні пагони відмирають, за винятком базальної частини, де розміщені органи поновлення, які дають початок дочірнім па-

гонам та додатковим кореням. Монокарпичний пагін є основним структурним елементом багаторічної трав'янистої рослини. Послідовні метамери, які складають пагін, змінюються закономірно, відповідно до внутрішніх властивостей і зовнішніх факторів [5, 6]. Під час інтродукції пагонові системи рослин виявляють морфологічні особливості, зумовлені новими ґрунтово-кліматичними умовами.

Мета роботи — встановити особливості структури монокарпичних пагонів рослин *Miscanthus sinensis* Anderss. та *M. sacchariflorus* (Maxim) Benth. за морфологічними ознаками в зв'язку з інтродукцією в Лісостепу та Поліссі України.

Об'єкт та методи

Об'єкт досліджень — рослини *Miscanthus sinensis* та *M. sacchariflorus*, інтродуковані в Національному ботанічному саду ім. М.М. Гришка НАН України.

Визначення морфологічних особливостей монокарпичних пагонів рослин протягом 2008–2013 рр. проводили за методикою І.Г. Серебрякова та Т.І. Серебрякової [5, 6], використовуючи «Атлас по описательной морфологии растений» [7, 8] і термінологію згідно із

П.Ю. Жмільовим [1]. Особливості морфогенезу пагонів вивчали за методичними вказівками І.П. Ігнат'євої [3]. Органотворчі процеси в бруньках поновлення досліджували згідно з рекомендаціями Ф.М. Куперман [4].

Статистичну обробку отриманих результатів проводили за методикою Г.М. Зайцева з використанням програми Microsoft Excel [2].

Результати та обговорення

Згідно з результатами досліджень морфобіологічних особливостей рослин *Miscanthus sinensis* та *M. sacchariflorus* вони є кореневищними трав'янистими полікарпіками з асимілюючими пагонами несуккулентного типу. Вегетативне відновлення *M. sinensis* та *M. sacchariflorus* відбувається симподіально: материнська вісь у надземній частині пагона повністю відмирає, а поновлення відбувається завжди за рахунок бруньок на його підземній частині.

Монокарпічні пагони *M. sinensis* та *M. sacchariflorus* починають розвиватися із бруньок під землею як спеціалізовані підземні органи, які несуть лише лускоподібні листки. Через деякий час вони виходять на поверхню, розгортаючи асиміляційні листки. Формування пагонів обох видів відбувається екстраваганально. Спочатку напрям їх росту є плагіотропним і лише перед виходом на поверхню він змінюється на ортотропний, тобто пагони *M. sacchariflorus* та *M. sinensis* анізотропного типу. Встановлено, що досліджувані види характеризуються пізнім (постгенеративним) кушінням пагонів. Бруньки поновлення у них починають розгортатися після цвітіння: восени (*M. sinensis*) або навесні наступного року (*M. sinensis*, *M. sacchariflorus*).

Дослідження особливостей циклу розвитку монокарпічних пагонів *M. sinensis* та *M. sacchariflorus* в умовах Лісостепу і Полісся України показало, що закладання зачаткових пагонів та розвиток їх підземної та надземної частини відбуваються протягом двох років. Монокарпічні пагони *M. sinensis* і *M. sacchariflorus* в умовах інтродукції є моноциклічними безрозетковими: від розкриття бруньок до цвітіння та плодоношення пагонів проходить один ве-

гетаційний сезон. На відміну від *M. sacchariflorus* 25% пагонів *M. sinensis* є озимими, тобто бруньки поновлення розкриваються восени, перехідні листки та 1–2 нижні асиміляційні починають розгортатися, перезимовують і закінчують цикл наступної осені. Лімітуючими факторами осіннього відростання є температура повітря та вологість ґрунту.

У загальній схемі структури монокарпічних пагонів досліджуваних рослин можна виділити три зони: базальну, представлену підземною ортотропною ділянкою пагона — кореневищем, префлоральну — надземну прямостоячу соломину та флоральну — зону суцвіття.

На кореневищі формуються луски (катафіли), пазушні бруньки та додаткові корені. За походженням кореневище міскантусу є гіпогеогенним. Перехід до ортотропної частини генеративного пагона супроводжується закладанням на конусі наростання пагона зелених асимілюючих листків, а потім суцвіття. Недостатня кількість освітлення та вологості ґрунту під час культивування *M. sinensis* та *M. sacchariflorus* призводить до формування подовжених вегетативних пагонів, що зумовлено недостатнім розвитком генеративної сфери. При штучному вегетативному розмноженні шляхом відокремлення монокарпічних пагонів від материнського кореневища в перший рік після пересадки рослини також можуть формувати подовжені вегетативні пагони, що підтверджує важливе значення материнського кореневища у додатковому живленні дочірних пагонів.

Співвідношення довжини плагіотропної та ортотропної частин монокарпічного пагона злаків визначає загальний габітус рослин. Так, *M. sinensis* є пухкокушовим злаком. Бічні пагони розвиваються нахилено вверх по відношенню до материнських. Плагіотропна частина пагона значно коротша, ніж у *M. sacchariflorus* (рис. 1). Її довжина становить $(5,2 \pm 0,8)$ см, товщина — $(0,8 \pm 0,1)$ см. Укорочені міжвузля кореневища у кількості 9–11 у середньому завдовжки $(5,0 \pm 0,9)$ мм. Катафіли тверді бліскучі, темно-бурого кольору, $(22,0 \pm 0,8)$ мм

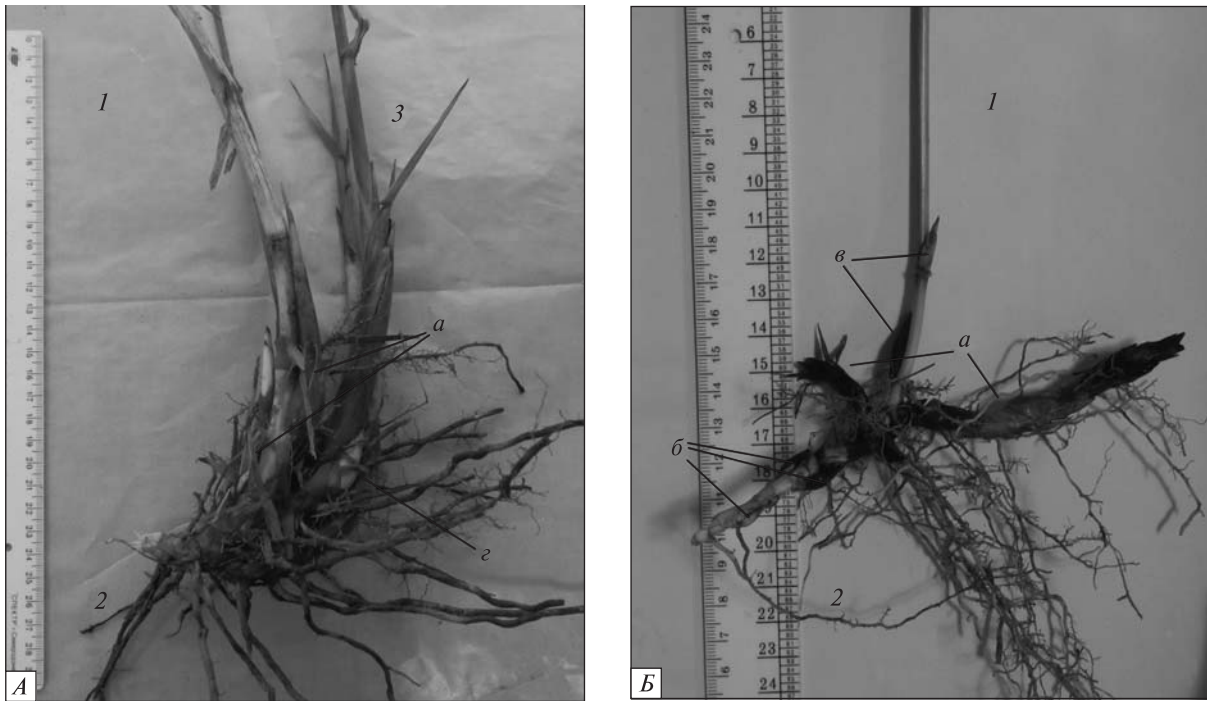


Рис. 1. Нижня частина монокарпічних пагонів *Miscanthus sinensis* (А) та *M. sacchariflorus* (Б): 1 — ортотропна частина пагона; 2 — плагіотропна частина пагона; 3 — озимі пагони поновлення; а — бруньки поновлення; б — резервні бруньки; в — стеблові бруньки; г — бруньки поновлення 2-го порядку

завширшки та $(26,2 \pm 2,3)$ мм завдовжки. В кінці листопада між 4-м і 9-м міжвузлями сформовано від 4 до 6 бруньок поновлення, які перебувають на III–IV етапі органогенезу. Бруньки поновлення, розташовані як на абаксіальному, так і на адаксіальному боці дуги вкорочених міжвузлів кореневища, ростуть лише назовні, тобто підпорядковуються правилу відцентрового розвитку позапіхвових діагеотропних пагонів [6].

M. sacchariflorus є довгокореневищним злаком. Бічні пагони починають формуватися на підземній частині пагона перпендикулярно материнській осі. Горизонтальна плагіотропна частина пагона *M. sacchariflorus* відрізняється від такої *M. sinensis* значною довжиною — у середньому $(13,5 \pm 0,8)$ см, що зумовлено не лише довжиною міжвузлів, а і їх більшою кількістю. Тонкі кореневища *M. sacchariflorus* діаметром $(0,5 \pm 0,1)$ см несуть 18–24 міжвузля завдовжки $(25,2 \pm 1,2)$ мм, вкриті тонкими

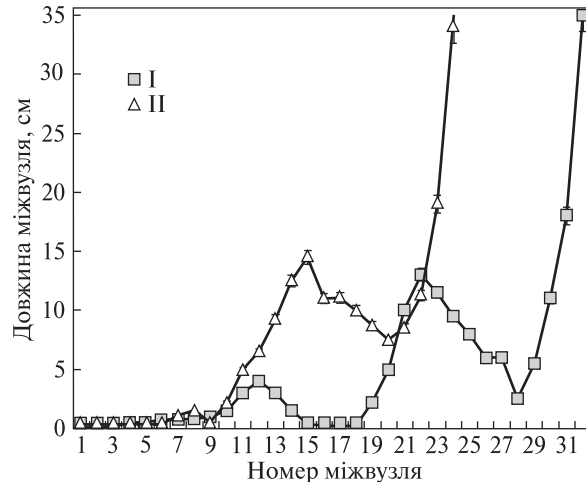


Рис. 2. Зміна довжини міжвузлів генеративних пагонів: I — *Miscanthus sacchariflorus* (1-ше–18-те міжвузля — кореневищна зона пагона; 19-те–32-ге міжвузля — префлоральна зона пагона); II — *M. sinensis* (1-ше–11-те міжвузля — кореневищна зона пагона; 12–24-те міжвузля — префлоральна зона пагона)

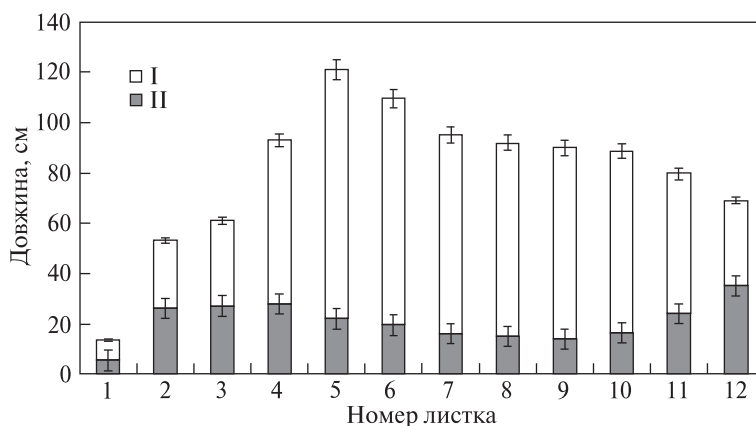


Рис. 3. Співвідношення довжини листових пластинок (I) та піхвових частин (II) листків генеративного пагона *Miscanthus sinensis*

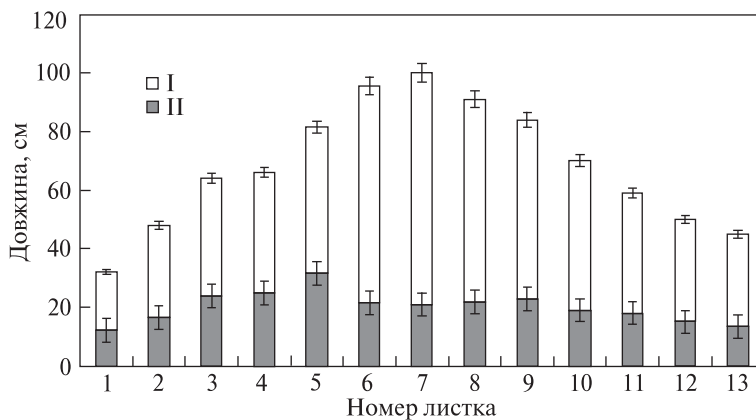


Рис. 4. Співвідношення довжини листових пластинок (I) та піхвових частин (II) листків генеративного пагона *Miscanthus sacchariflorus*

сірувато-коричневими катафілами. Середній розмір лусок — $(15,0 \pm 0,2)$ мм — $(12,5 \pm 0,6)$ мм. Кожне міжвузля несе по 2 додаткових корені завдовжки $(19,8 \pm 2,5)$ см. На верхній частині кореневища розташовано 4–6 бруньок поновлення, які перебувають на III–IV етапі органогенезу, на середній — від 4 до 6 резервних бруньок (I–II етап органогенезу). Здатність *M. sacchariflorus* до формування більшої кількості зачаткових пагонів зумовлює його вищу пагоноутворюючу здатність порівняно з *M. sinensis*. Крім того, в нижній частині стебла *M. sacchariflorus* на відміну від *M. sinensis* спостерігається закладання пазушних бруньок і навіть їх розкриття до фази 2–4 листків.

Монокарпічним пагонам *M. sinensis* та *M. sacchariflorus* властива метамерна будова, характерною ознакою якої є поздовжня симетрія, а саме послідовність зміни параметрів метамерів уздовж осі пагона. Графіки змін окремих морфологічних параметрів метамерів пагонів мають вигляд одновершинних та трьохвершинних кривих і є видоспецифічними.

Для пагонів *M. sinensis* і *M. sacchariflorus* характерна закономірність у розподілі подовжених та вкорочених міжвузлів (рис. 2). Криві зміни довжини міжвузлів мають трьохвершинний характер. Базальна (кореневищна) зона пагонів характеризується вкороченими міжвузлями та наявністю бруньок поновлення. У



Рис. 5. Суцвіття *Miscanthus sacchariflorus* (А) та *M. sinensis* (Б)

M. sacchariflorus вона представлена 1–18, а в *M. sinensis* — 1–11 міжвузлями. Перший максимум довжини міжвузлів відповідає кореневищній частині пагона, що, ймовірно, зумовлено зовнішніми факторами. В період плагіотропного росту найбільший вплив має коливання вологості ґрунту. При переході від підземної до надземної частини пагонів відбувається спад кривої, який характеризує дугу вкорочених міжвузлів, яка є значно довшою у *M. sacchariflorus*.

У надземній частині генеративних пагонів *M. sinensis* та *M. sacchariflorus* залежно від будови і функцій метамерів можна виділити префлоральну та флоральну зони. Префлоральна зона характеризується витягуванням міжвузлів, це відповідає другому максимуму на кривій зміни довжини міжвузлів. У *M. sacchariflorus* ця зона містить 19–32, а у *M. sinensis* — 12–24 міжвузля. Третій максимум подовження міжвузлів відповідає зоні безпосередньо під суцвіттям. Формування волоті спричиняє різку акротонію в межах субфлоральної частини стебла.

На генеративних пагонах досліджуваних видів можна виділити три типи листків: видозмінені — луски кореневища (катафіли), листки

перехідного типу з рудиментарними пластинками, які формуються в зоні вкорочених міжвузлів, та стеблові, котрі виконують основну асиміляційну функцію. Зміна довжини листків надземної частини пагона показує її зростання в середній частині стебла (рис. 3 та 4).

Спостерігається зменшення довжини листової пластинки відносно піхвової частини в базальній та апікальній частинах соломини. Виявлено кореляцію між довжиною піхвової частини листка і довжиною міжвузля. Рослини *M. sinensis* характеризуються більшою довжиною та шириною листових пластинок і міжвузлів стебла порівняно з *M. sacchariflorus*.

Флоральна зона монокарпічних пагонів *M. sinensis* та *M. sacchariflorus* представлена суцвіттям типу волоть (рис. 5). В умовах культури довжина волотей рослин *M. sinensis* дорівнює у середньому $(35,8 \pm 2,8)$ см, ширина — $(28,5 \pm 1,8)$ см, довжина гілочки — $(28,8 \pm 3,5)$ см. Розмір суцвіття *M. sacchariflorus* — $(21,8 \pm 1,9)$ см — $(8,5 \pm 1,2)$ см, довжина гілочки — $(16,5 \pm 1,4)$ см. Міжвузля головної осі завдовжки від $(11,5 \pm 0,2)$ до $(21,2 \pm 0,5)$ мм у *M. sinensis* та $((12,3–32,1) \pm 1,2)$ мм у *M. sacchariflorus*. У суцвітті

обох видів спостерігається поступове зменшення довжини міжвузлів.

Волоть *M. sinensis* — кільчата, обернено-йцеподібна, пухка, з пониклими гілочками, кожна з яких несе (78,0±8,5) шт. колосків. Кількість бічних осей — (28,6±3,5) шт. Волоть *M. sacchariflorus* — обернено-йцеподібна, пухка, з пониклими гілочками. На кожній гілочці формується (48,5±5,5) шт. колосків. Кількість бічних осей — (14,6±2,5) шт.

Висновки

Установлено, що монокарпічні пагони *Miscanthus sinensis* та *M. sacchariflorus* є анізотропними безрозетковими коротко- та довгокореневищними відповідно. Формування пагонів обох видів відбувається екстраординарно. За походженням їх кореневища гіпогеогенні.

При інтродукції в умовах Лісостепу та Полісся України закладання зачаткового пагона і розвиток його підземної та надземної частини відбуваються протягом двох років. *M. sinensis* і *M. sacchariflorus* утворюють моноциклічні генеративні та подовжені вегетативні пагони.

Пагони досліджуваних видів відрізняються між собою за кількістю метамерів як підземної, так і надземної частини та їх морфологічними параметрами: довжиною і товщиною міжвузлів кореневища, шириною та довжиною листків і волотей.

Графіки змін окремих морфологічних параметрів метамерів пагонів мають вигляд односторонніх та трьохвершинних кривих і є видоспецифічними. Структурні особливості пагонів можуть бути додатковими діагностичними ознаками видів.

1. Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.В., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений. — М.: Наука, 2005. — 264 с.
2. Зайцев Г.Н. Математический анализ биологических данных. — М.: Наука, 1991. — 184 с.
3. Игнатьева И.П. Онтогенетический морфогенез вегетативных органов травянистых растений. — М., 1983. — 55 с.
4. Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. — М.: Высш. шк., 1977. — 288 с.
5. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. — М.: Высш. шк., 1952. — 391 с.

6. Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. — М.: Наука, 1971. — 360 с.
7. Федоров А.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. — М., Л.: Изд-во АН СССР, 1962. — 348 с.
8. Федоров А.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень. — М., Л.: Изд-во АН СССР, 1962. — 348 с.
9. Шумный В.К., Вепрев С.Г., Нечипоренко Н.Н. и др. Новая форма Мискантуса китайского (Веерника Китайского *Miscanthus sinensis* Anders.) как перспективный источник целлюлозосодержащего сырья // Вестн. ВОГиС. — 2010. — 14, № 1. — С. 122–126.
10. Griffiths M. Index of Garden Plant. — Oregon: Timber Press, 1994. — 1234 p.
11. Lewandowski I., Clifton-Brown J.C., Scurlock J.M.O., Huisman W. Miscanthus: European experience with a novel energy crop // Biomass & Bioenergy. — 2000. — 19, N 4. — P. 210.
12. Lewandowski I., Scurlock J.M.O., Lindvall E., Christou M. The development and current status of perennial rhizomatous grasses as energy crops in the US and Europe // Biomass & Bioenergy. — 2003. — 25, N 25. — P. 335–361.

Надійшла до редакції 08.10.2013 р.
Рекомендував до друку В.Ф. Горобець

Т.А. Щербакова, Д.Б. Рахметов

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

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МОНОКАРПИЧЕСКИХ ПОБЕГОВ ВИДОВ РОДА *MISCANTHUS* ANDERSS. В СВЯЗИ С ИНТРОДУКЦИЕЙ В ЛЕСОСТЕПЬ И ПОЛЕСЬЕ УКРАИНЫ

Установлены особенности морфологической структуры монокарпических побегов растений *Miscanthus sinensis* Anderss. и *M. sacchariflorus* (Maxim) Benth. в связи с интродукцией в Лесостепь и Полесье Украины. Выявлены особенности формирования и кушения побегов. Монокарпические побеги *M. sinensis* и *M. sacchariflorus* являются анизотропными безрозеточными коротко- и длиннокорневищными соответственно. Формирование побегов обоих видов происходит экстраординарно. При интродукции в условиях Лесостепи и Полесья Украины закладка побега и развитие его подземной и надземной части происходят на протяжении двух лет. Растения *M. sinensis* и *M. sacchariflorus* образуют моноциклические генеративные и удлинённые вегетативные побеги. Построены графики изменений отдельных морфологических параметров метамеров побегов, которые имеют вид односторонних и трехвершинных кривых и являются видоспецифическими.

Ключевые слова: *Miscanthus sinensis*, *M. sacchariflorus*, інтродукція, монокарпіческие побеги, метамеры.

T.O. Scherbakova, D.B. Rakhmetov

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

THE MORPHOLOGICAL PECULIARITIES
OF MONOCARPIC SHOOTS OF *MISCANTHUS*
ANDERSS. SPECIES DUE TO INTRODUCTION
IN FOREST-STEPPE AND POLISSYA OF UKRAINE

The peculiarities of the morphological structure of plant shoots of *Miscanthus sinensis* Anderss. and *M. sacchariflorus* (Maxim) Benth. due to introduction in Forest-Steppe

and Polissya of Ukraine have been found. Peculiarities of formation and tillering of shoots have been defined. Monocarpic shoots of *M. sinensis* and *M. sacchariflorus* are non-rosetteous short- and longrhizome respectively. Type of forming shoots of both species is extravaginal. Embryonic shoot forming and development of its underground and above-ground parts occur within two years in conditions of Forest-Steppe and Polissya of Ukraine. Plants of *M. sinensis* and *M. sacchariflorus* form a monocyclic generative and vegetative shoots. Graphs of some morphological parameters of shoot metameres have been constructed. They look like single-humped and tricrotic curves and they are specific for each species.

Key words: *Miscanthus sinensis*, *M. sacchariflorus*, introduction, monocarpic shoots, metameres.