

Йосип БЕРКО, Мирослава ГРИЦИНА

ПАРЦІЯЛЬНІ СУЦВІТТЯ СИНФЛОРЕСЦЕНЦІЇ *VERBASCUM NIGRUM* L., ЇХ МОРФОГЕНЕЗ ТА СТРУКТУРА

*Основним структурним елементом синфлоресценції монокарпічних пагонів рослин *Verbascum nigrum* є парціяльні суцвіття. Кожне з цих суцвіть є комплексним утворенням, сформованим унаслідок взаємопов'язаних процесів наростання і галузження квітконосних осей щораз вищих порядків. Складаються вони з центрального симподія простих дихазій і розвинених на їх супротивних осях II порядку бічних симподіїв, які є монохазіями. Парціяльні суцвіття з такою морфоструктурою доцільно виділити в окремий вид цимозних суцвіть, назвавши його множинний простий дихазій з бічними монохазіями.*

Verbascum nigrum L. — один із представників роду *Verbascum* L. родини Scrophulariaceae, який широко розповсюджений у більшості флористичних районів України [5]. За життєвою формою це стрижнекореневий каудексовий трав'яний багаторічник, рідше малорічник, з монокарпічними в генеративному періоді пагонами моноциклічного типу, які, базисимподіяльно наростаючи і розсіяно галузячись, завершуються за умов їхнього повного розвитку головним суцвіттям, а їхні бічні пагони (пαραкладії) суцвіттями, морфологічно подібними головному суцвіттю. Сукупність обох видів суцвіть — головного суцвіття головного пагона та суцвіть паракладіїв — становить синфлоресценцію [2.7.10] монокарпічного пагона, або об'єднане суцвіття [2]. Н. Гриценко [3] вважає, що синфлоресценція цього виду належить до типу тирсоїдної колосовидної китиці. Структурною і функціональною особливістю синфлоресценції цього типу є те, що її головна вісь, як і осі паракладіїв, завдяки постійно вегетативному органогенезу апікальних меристем наростають моноподіяльно, тоді як бічні пазушні меристеми приквіткових цих осей навпаки — відзначаються генеративним органогенезом, утворюють квітконосні осі, що наростають симподіяльно, унаслідок чого формуються складні, або парціяльні суцвіття [2].

Розвиваючись у пазухах приквіток головної і бічних осей (пαραкладіїв), парціяльні суцвіття є основним елементом синфлоресценції монокарпічного пагона, визначаючи її габітус та характер морфоструктурної організації. Синфлоресценції з таким способом наростання головної і бічних осей В. Троль [10] відносить до тирсоподібних політелічного типу.

Парціяльні суцвіття *V. nigrum*, незважаючи на їхню провідну роль у будові синфлоресценцій пагонів цього виду, стосовно особливостей генезису та морфоструктурної організації залишаються до останнього

часу недостатньо вивченими. Одні з дослідників [5,9] за візуальне сприйняття форми цих суцвіть називають їх „пучками“, інші [3], урахувавши деякі властиві їм структурні ознаки, відносять їх до типу цимозних суцвіть —простих або складних дихазіів.

Однак наведені літературні відомості дають лише загальне уявлення про особливості будови парціяльних суцвіть досліджуваного виду. Натомість вивчення морфогенезу та структури цих суцвіть у видів роду *Verbascum* може мати важливе значення для розв'язання багатьох проблемних питань системи роду, а також встановлення модусів еволюції його флоральних структур.

Зважаючи на це, нами здійснена спроба докладнішого з'ясування будови парціяльних суцвіть через дослідження їх морфогенезу в часовому інтервалі від початкових до кінцевих стадій розвитку, що ними завершується формування остаточної структури цих флоральних утворень як складового елемента синфлоресценцій монокарпічних пагонів.

Матеріал і методика досліджень. Матеріалом для досліджень обрано парціяльні суцвіття нижньої частини головного суцвіття головного пагона рослин із природних популяцій *V. nigrum*, а також із рослин, вирощуваних в умовах культури на ботанічній ділянці Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. Гжицького. Добір матеріалу проводили з 25 монокарпічних пагонів у фенофазі плодоношення рослин (III декада серпня — половина вересня), коли парціяльні суцвіття досягають свого максимального розвитку і найвищого ступеня морфоструктурної організації.

У цьому стані вони як динамічні системи, у котрих упродовж вегетаційного періоду постійно відбувається генеративний органогенез пазушних меристем, являють собою структуру, що складається з квітконосних осей, відмінних між собою за часом утворення та рівнем розвитку. Одні з осей у цей період завершуються плодами, інші — квітучими квітками або бутонами, а ще інші перебувають лише на різних стадіях формування квіткових бруньок. У зв'язку з цим у кожному суцвітті підраховували кількість квітконосних осей, що завершувалися плодами, квітками чи бутонами, а також за допомогою мікроскопа МБС-1 встановлювали чисельність і вивчали будову осей, що перебували на початкових стадіях розвитку у стані бруньок. Водночас з'ясовували спосіб та порядок наростання квітконосних осей суцвіття, на підставі чого складали графічні схеми та діаграми їх будови.

Результати дослідження. Парціяльні суцвіття у структурі синфлоресценції монокарпічного пагона *V. nigrum* є флоральними утвореннями, які розвиваються у пазухах приквітків його головної осі та осей паракладіїв [рис. 1]. Кожне з таких суцвіть у своєму розвитку започатковується з пазушної квіткової бруньки, діяльність верхівкової меристеми якої зумовлює формування квітки з квітконіжкою, або квітконосної осі I порядку [рис. 4]. Морфологічно квітконіжка має два вузли з двома супротивними в кожному вузлі приквітничками, які ще від основи розділяють її на три міжвузля: гіпоподій, мезоподій та епіподій [8]. Розміщення приквітничків уздовж квітконіжки є навхрест супротивне. Перші два міжвузля порівняно з епіподієм є укорочені, при тому гіпоподій з адаксіяльного боку зростається з віссю головного суцвіття

монокарпичного пагона, унаслідок чого приквітничок і пазушна брунька першого вузла є заблоковані і не розвиваються. Життєдіяльними є лише пазушна брунька цього вузла з його абаксіального боку та супротивні пазушні бруньки другого вузла квітконіжки.

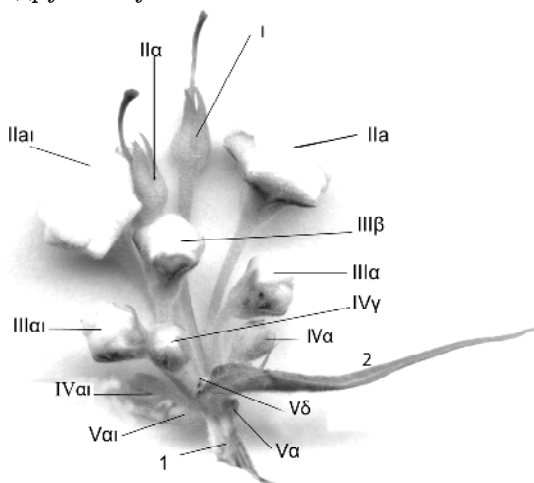


Рис. 1. Парціальне суцвіття *Verbascum nigrum* L. (початок фази цвітіння)
Умовні позначення: I, II α , III β , IV γ , V δ — порядки квітконосних осей наростання центрального симподію суцвіття. Квітки осей I, II α порядку відцвіли, III β , IV γ — на стадії формування бутона, V δ — зачаткова квітка. II α , II α ₁; III α , III α ₁; IV α , IV α ₁; Va, Va₁, — супротивні квітконосні осі галуження (їхні квітки на стадіях від зачаткових до сформованих бутонів) осей наростання відповідно I, II α , III β , IV γ порядків. 1 — частина стебла головного суцвіття пагона; 2 — приквіток, у пазусі якого розвинулося парціальне суцвіття.

Найприкметнішою властивістю бруньок обох вузлів є не стільки їх різне топографічне положення у межах квітконіжки, як морфологічна відмінність, суть якої полягає у тому, що з бруньки першого вузла завжди розвивається подальша вісь наростання, тоді як із бруньок другого вузла — супротивні осі галуження. Власне завдяки цим процесам — наростанню і галуженню квітконосних осей, що відбуваються синхронно, здійснюється морфогенез і формується структура кожного парціального суцвіття синфлоресценції монокарпичного пагона.

Послідовність цього процесу відбувається так [рис. 3, 4]: одночасно з розвитком квітконосної осі I порядку з абаксіальної бруньки її першого вузла починає розвиватися вісь наростання II α порядку, яка у стані повної сформованості за будовою аналогічна попередній, тобто осі I порядку. Надалі з абаксіальної бруньки осі II α порядку розвивається вісь III β порядку, а з такої ж бруньки цієї осі відбувається розвиток осі IV γ порядку і в такий же спосіб наростання осей подальших вищих порядків.

Наростання цих осей відбувається базисимподіально за монохазіальним типом у напрямі до основи пагона вздовж його осі. Унаслідок цього процесу утворюється центральний симподій квітконосних осей наростання зростаючих порядків — від I до VI ϵ . Характерно, що процес

наростання осей з кожним подальшим порядком поступово втрачає свою активність, свідченням чого є поступове зменшення біометричних показників осей симподія. Так, наприклад, якщо вісь I порядку є завдовжки 11 мм, то лінійні розміри подальших осей зростаючих порядків (II_a — VI_ε) відповідно становлять 9; 7,5; 5,5; 0,9 і 0,5 мм. Відповідно різними є вік та стан сформованости генеративних органів цих осей. Так, якщо осі I — III_β порядків несуть плоди, ступінь зрілости яких зменшується з порядком осі, то вісь IV_γ порядку завершується квітучою квіткою, а вісь V_δ порядку має квітку, у якої морфологічно диференціювалися лише елементи оцвітини, андроцею та гінецею. Стосовно осі VI_ε порядку, то вона представлена конусом наростання, на якому починають закладатися тільки горбочки чашолистиків і пелюсток.

Відзначимо, що з процесом наростання квітконосних осей центрального симподія синхронно відбувається процес їхнього галуження завдяки супротивним брунькам других вузлів. Із цих бруньок утворюються квітконосні осі, які за будовою є дуже відмінні від материнських, тобто осей наростання центрального симподія, на яких вони утворюються. Якщо перші є двовузлові, то другі навпаки — одновузлові. У них відбулася редукція другого вузла із супротивними приквітничками та пазушними бруньками, унаслідок чого квітконосна вісь залишилася з одним вузлом — першим (базальним) з життєдіальною абаксіальною меристемою.

Галуження кожної з квітконосних осей зростаючих порядків центрального симподія парціального суцвіття на дві супротивні осі галуження призводить до утворення на їхній основі суцвіття типу простого дихазія. Однак стан розвитку цих дихазіїв на осях наростання зростаючих порядків є різний, що зумовлено наявністю тісних корелятивних зв'язків, які складаються у процесі наростання і галуження осей: чим краще розвинена вісь наростання, тим краще розвинені її супротивні осі галуження і навпаки. Зменшення активности процесу розвитку осей наростання із зростанням їхнього порядку супроводжується водночас і зменшенням процесу їх галуження, що, своєю чергою, призводить до відповідного ступеня розвитку простих дихазіїв. Так, якщо на осі наростання I порядку центрального симподія супротивні осі галуження II_a і II_{a1} порядку є завдовжки 8 мм, несуть зрілі плоди й утворюють морфологічно розвинений простий дихазій, то на осі наростання II_a лінійні розміри осей галуження III_a і III_{a1} порядку зменшуються до 6 мм, плоди їх незрілі, однак утворюваний ними простий дихазій, будучи відповідно менший від попереднього, все ж таки має виражену властиву йому морфологічну конструкцію. Стосовно осей галуження IV_a і IV_{a1} порядків на осі наростання III_β, то їх довжина є удвічі менша від осей галуження II_a і II_{a1} порядків, завершуються вони квітками, а утворений ними простий дихазій морфологічно ледь простежується. На подальших осях наростання IV_γ і V_δ порядків центрального симподія осі галуження є лише в зачатковому стані (завд. 0,5 і 0,2 мм), унаслідок чого вони утворюють лише потенційно прості дихазії, які у зв'язку із завершенням життєвого циклу монокарпічного пагона після фенофази плодоношення і обнасінення так і залишаються на цій стадії розвитку, не реалізувавшись у повноцінні квітки, і разом із парціальним суцвіттям та всім пагоном відмирають. Отже, унаслідок процесів галуження квітконосних осей

наростання I—VIє порядків центрального симподія утворюються відносно самостійні суцвіття типу простого дихазія, ступінь вираженості яких поступово зменшується із зростанням порядку цих осей. Однак процесом галуження квітконосних осей наростання центрального симподія не завершується морфогенез парціального суцвіття.

Наявність у ньому одноузлових квітконосних осей галуження з діяльними абаксіальними бруньками приводить до значних змін у формуванні його структури. З бруньок цих осей започатковується розвиток супротивних бічних правосторонніх і лівосторонніх симподіїв, топографічно перпендикулярних до центрального симподія [рис. 2, 3, 4]. Так, з абаксіальних бруньок осей галуження IIα і IIα₁ утворюються квітконосні одноузлові осі наростання IIIα і IIIα₁ порядку, а з їхніх бруньок такі ж осі IVα і IVα₁ порядку, і в такий же спосіб осі Vα і Vα₁ порядку. Завдяки базисимподіальному за монохазіяльним типом наростанням цих осей утворюються супротивні бічні симподії A і A₁. Як і в осей наростання центрального симподія, так і в осей наростання бічних симподіїв A і A₁ із збільшенням їх порядку поступово зменшуються довжина та ступінь розвитку кожної з них. Так, якщо вісь IIIα симподія A завершується незрілою коробочкою і є завдовжки 10 мм, то вісь IVα порядку несе квітучу квітку і її довжина становить 5 мм. Подальші осі Vα і VIα порядку є у стані зачаткових бруньок, кожна з яких завдовжки відповідно 0,7 і 0,25 мм. Аналогічним є стан і розміри осей супротивного симподія A₁.

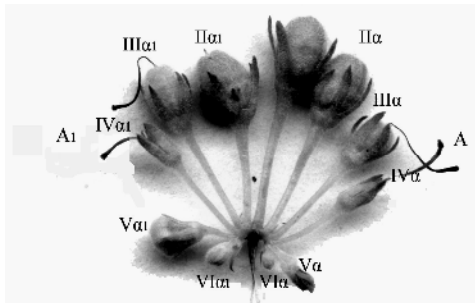


Рис. 2. Правосторонній (A) і лівосторонній (A₁) бічні симподії квітконосних осей наростання *Verbascum nigrum* L. (фрагмент суцвіття у фазі плодоношення)
Умовні позначення: I — квітконосна вісь I порядку центрального симподія; IIα, IIα₁ — супротивні осі галуження осей наростання I порядку; IIIα, IVα, Vα, VIα і IIIα₁, IVα₁, Vα₁, VIα₁ відповідно осі наростання правостороннього і лівостороннього симподіїв, що є монохазіями; осі I, IIα і IIα₁, IIIα і IIIα₁ порядків завершуються плодами різного ступеня зрілості, IVα і IVα₁ — квітками, що відцвіли, Vα і Vα₁ — на стадії формування бутона, VIα і VIα₁ — на стадії зачаткової квіткової бруньки.

Так само розвиваються бічні супротивні симподії B і B₁, однак за ступенем розвитку вони поступаються симподіям A і A₁. Кожен з них складається лише з осей наростання IVα і IVα₁ порядків завдовжки 5 мм, які несуть квітучу квітку та зачаткової осі Vα і Vα₁ порядків у стані бруньки завдовжки лише 0,5 мм. З осей наростання IIIβ і подальших порядків

центрального симподія унаслідок різкого сповільнення діяльності пазушних меристем їхніх других вузлів, не розвиваються осі галуження (перебувають у стані зачаткових бруньок) і відповідно бічні супротивні симподії.

Розвинені бічні супротивні симподії А, А₁ і Б, Б₁ як складові частини парціального суцвіття, за своєю природою є монохазіями, позаяк кожна їх вісь наростання одного порядку утворює лише одну таку ж вісь подальшого порядку.

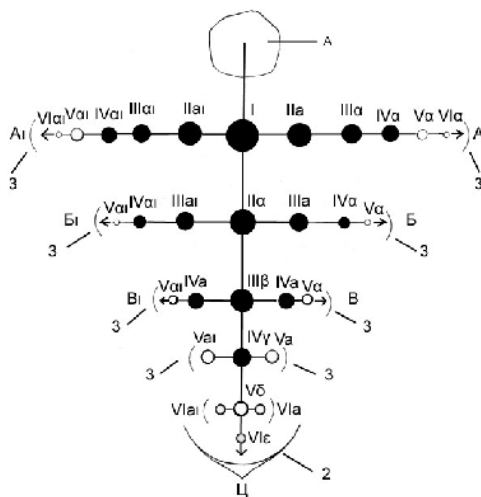


Рис. 3. Діаграма парціального суцвіття *Verbascum nigrum* L.

Умовні позначення: 1 — стебло пагона; 2 — приквіток; 3 — супротивні приквітнички другого вузла квітконосних осей наростання зростаючих порядків.

Симподії квітконосних осей наростання: Ц — центральний, А, Б, В — правосторонні і А₁, Б₁, В₁ — лівосторонні бічні, навхрест супротивні центральному. I, IIα, IIIβ, IVγ, Vδ, VIε — порядки квітконосних осей наростання центрального і IIIα — IVα і IIIα₁ — VIα₁ — навхрест супротивних бічних симподіїв; IIα, IIα₁ — VIα, VIα₁ — порядки осей галуження осей наростання. Чорні кружечки — квітки, що цвітуть та утворюють плоди. Білі кружечки — квітки на стадії від зачаткових бруньок до бутонів. Різні діаметр та довжина сполучних ліній чорних і білих кружечків означає зменшення метричних параметрів квіток та ступеня їх розвитку. Стрілками показано напрям росту центрального і бічних симподіїв.

Отже, парціальне суцвіття *V. nigrum* є цілісним комплексним утворенням, яке складається з відносно самостійних, повністю морфологічно розвинених, простих дихазіїв, утворених унаслідок галуження квітконосних осей I і IIIβ порядків та потенційно простих дихазіїв, що можуть розвинутиися на осях наростання IVγ і вищих порядків центрального симподія, а також з відносно самостійних супротивних бічних симподіїв А, А₁ і Б, Б₁, які являють собою монохазії. Зважаючи на цю особливість морфоструктурної організації парціального суцвіття *V. nigrum*, його можна виділити в окремий вид цимозних суцвіть, назвавши його множинний простий дихазій з бічними монохазіями.

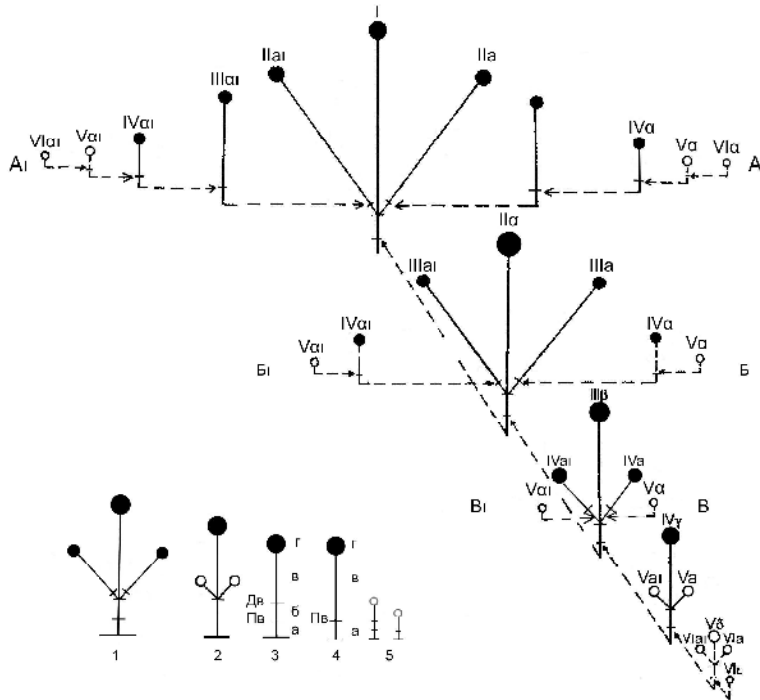


Рис. 4. Схема будови та розвитку парціального суцвіття *Verbascum nigrum* L., розділеного на окремі структурні елементи (прості дихазії). Умовні позначення: 1 — повністю розвинені прості дихазії; 2 — не повністю розвинені прості дихазії (перебувають на різних стадіях розвитку); 3 — повністю розвинена квітка з двовузловою квітконіжкою (квітконосною віссю): а — гіпоподій, б — мезоподій, в — епіподій (міжвузля квітконіжки), г — власне квітка; Пв і Дв — відповідно перший і другий вузли квітконіжки; 4 — квітка з однузловою квітконіжкою; квітки на різних стадіях розвитку — від зачаткових бруньок до бутонів.

Пунктирними стрілками показано перший вузол (Пв) квітконосної осі попереднього порядку, з абаксіальної бруньки якого утворюється вісь наростання подальшого порядку, що є основою простого дихазія. Решта позначень ті ж, що й на рис. 1.

Загальна кількість квіток у такому парціальному суцвітті, наприклад, що графічно зображене на рис. 3 і 4, становить 30, з яких 16 є повністю розвиненими, квітують і утворюють плоди, а решта 14 перебуває у стані квіткових бруньок на різних стадіях розвитку і не реалізується у повноцінні квітки до кінця вегетації рослин. Варто відзначити, що наведені дані щодо чисельності квіток у парціальних суцвіттях цього виду, які називають „пучками“, значно відрізняються від наведених у літературі [5, 9]. Пояснюється це тим, що в кожному з пучків дослідники візуально підраховували лише видимі квітучі квітки, які в сукупності мають вигляд пучка. Кількість квіток у таких пучках — від 5 до 10. Натомість, як це видно з наших досліджень, загальна кількість квіток у суцвітті („пучку“), ураховуючи також квітки на різних стадіях розвитку

— від зачаткових до бруньок, що візуально не простежуються, є значно більша. Усе це переконливо засвідчує низьку інформативність фізіономічного підходу до типіфікації парціяльних суцвіть порівняно з підходом, що ґрунтується на основі вивчення їх морфогенезу та структурного аналізу [6, 7].

З його результатів, зокрема, видно, що кожне з парціяльних суцвіть, яке має вигляд пучка квіток, насправді являє собою динамічну структуровану систему, утворену впродовж усього періоду її розвитку з однотипних конструктивних компонентів двох видів: а) двовузлових квітконосних осей з навхрест супротивним філотаксисом і функціонально відмінними пазушними меристемами — абаксіальною першого вузла (адаксіальна не утворюється) і супротивними другого вузла та б) двовузлових квітконосних осей з розвиненим лише першим вузлом (другий редукований) і його абаксіальною пазушною меристемою. Обидва види квітконосних осей є основними структурними елементами парціяльного суцвіття, або модулями [1, 7], які обумовлюють збірний характер його загальної структури. Зважаючи на базовий статус цих модулів у структурі суцвіття, їх можна вважати модулями першого рівня його модульної організації.

У процесі розвитку суцвіття відбувається не тільки поява все нових модулів цього рівня, а й ускладнення їх будови. Причиною тому є діяльність пазушних меристем модулів, одні з яких (абаксіальні перших вузлів) зумовлюють процес базисимподіального наростання за монохазіальним типом нових двовузлових модулів наростання зростаючих порядків, а інші (супротивні пазушні других вузлів) — їх галуження, однак не на двовузлові, а на одновузлові (з першим вузлом) модулі. Унаслідок того на базі кожного з модулів наростання зростаючих порядків утворюються триосьові структури, що складаються з центральної осі симетрії і двох симетричних бічних. Кожна з цих структур являє собою не що інше, як суцвіття типу простого дихазія. Усі ці структури, тобто прості дихазії, завдяки яким відбулося ускладнення структури парціяльного суцвіття і котрі є відносно самостійними його конструктивними елементами, можна вважати модулями другого рівня його модульної організації.

Свою чергою, модулі цього рівня є складовими модуля третього рівня у структурі суцвіття, яким є його центральний симподій, утворений у процесі базисимподіального наростання за монохазіальним типом двовузлових модулів наростання зростаючих порядків, на базі яких утворилися галуження прості дихазії. Окрім центрального симподія, у структурі парціяльного суцвіття наявні також ще супротивні бічні симподії, що започатковуються з абаксіальної меристеми першого вузла супротивних осей галуження простих дихазіїв. Ця меристема на противагу такій самій меристемі першого вузла осей наростання центрального симподія утворює не двовузлові, а лише одновузлові осі зростаючих порядків, що нарастають базисимподіально і являють собою окрему, відносно самостійну, структуру у складі парціяльного суцвіття, якою є суцвіття типу монохазія. Позаяк ці симподії утворені з одновузлових модулів наростання, чим якісно відрізняються від центрального симподія, то їх можна вважати за модулі четвертого рівня модульної організації парціяльного суцвіття.

Нарешті відзначимо ще одну рису модульної структури цього суцвіття, котра є особливо йому притаманна — її різновіковість, яка зумовлена тим, що наявні в ній модулі всіх чотирьох рівнів її організації у зв'язку з поступальним розвитком суцвіття перебувають у кінці вегетації рослин на різних стадіях органогенезу — від цілком сформованих до зачаткових квіткових бруньок. Водночас цим підкреслюється ще одна морфобіологічна особливість парціального суцвіття, якою треба вважати високій органогенний потенціал пазушних меристем квітконосних осей, котрий не реалізується повністю і вимушено обмежується некрозом монокарпичного пагона після завершення ним життєвого циклу.

Наявність такого не до кінця реалізованого потенціалу пазушних меристем модулів (квітконосних осей) вказує на потенційну здатність парціального суцвіття *V. nigrum* до необмеженого росту та розвитку. На перший погляд таке твердження нібито не має підстав, адже верхівкові меристеми модулів повністю витрачаються на утворення квіток і не здатні далі наростати. За цією ознакою суцвіття такого типу відносять до цимозних, або закритих. Протилежними їм є рацемозні суцвіття з необмеженою діяльністю апікальних меристем їхніх осей.

Однак загальноприйнятому критерію поділу суцвіть на рацемозні (відкриті) і цимозні (закриті) як контраргумент можна висунути твердження, суть якого полягає у тому, що в цимозних парціальних суцвіть *V. nigrum* здатність до необмеженого росту зумовлюють не апікальні, як у рацемозних суцвіть, а пазушні меристеми, що здатні продукувати все нові порядки квіткових осей. Отже, саме завдяки їм суцвіття стає відкритим, бо, хоч і іншим способом, має здатність до необмеженого наростання [4].

Насамкінець не можемо не зауважити, що описані раніше будова і розвиток парціальних суцвіть *V. nigrum* не є сталі і властиві для усіх його особин. У процесі досліджень виявлено значну варіабельність їхньої будови, що зумовлена різним ступенем редукції других вузлів квітконосних осей та їх супротивних пазушних меристем. Наприклад, в окремих суцвіть редукованими виявилися не тільки другі вузли осей наростання супротивних бічних симподіїв, а й частина осей наростання центрального симподія, зокрема, вищого порядку. Інколи суцвіття формується лише одновузловими осями наростання і набуває, таким чином, характеру монохазійного типу [2].

Виявлена варіабельність будови парціальних суцвіть, очевидно, зумовлена еволюційними тенденціями, якими охоплені ці флоральні структури у видів роду *Verbascum*, основним модусом яких є олігомеризація їхніх квітконосних осей. Проявляється вона, як уже відзначено раніше, у редукції других вузлів у частини з цих осей, що призводить до формування парціальних суцвіть, у структурі котрих поєднуються двовузлові осі з одновузловими, унаслідок чого суцвіття стає структурно різно-рідне, складаючись із простих дихазіїв і монохазіїв, або рідше лише з монохазіїв.

Підтвердженням вірогідності цього припущення може слугувати те, що, як показують наші попередні дослідження парціальних суцвіть видів роду *Verbascum* флори України, у групи видів з підсекції *Heterandra* секції *Fasciculata* всі осі суцвіть є двовузлові, а в частини видів підсекції

Isandra навпаки — одновузлові. *V. nigrum* і близькі йому види, очевидно, належать до перехідної групи, у структурі суцвіття яких ще збереглися вихідні його ознаки, тобто двовузлові квітконосні осі, і водночас появилися еволюційно прогресивні, якими є осі з розвиненим лише одним вузлом.

Висновки. Парціяльне суцвіття *V. nigrum*, яке за його зовнішньою формою відносять до суцвіть типу „лучок“, насправді є комплексним утворенням, якому властива структура модульного типу, що складається з однотипних модулів чотирьох рівнів модульної організації: а) двовузлових і одновузлових модулів, або квітконосних осей (1-й рівень), б) простих дихазій (2-й рівень), в) центрального симподія простих дихазій (3-й рівень) і г) бічних симподіїв — монохазій (4-й рівень).

Розвиток парціяльного суцвіття *V. nigrum* і формування його структури є результатом діяльності функціонально і топографічно відмінних пазушних меристем — абаксіальної першого та супротивних другого вузлів квітконосних осей (модулів). З першою з них пов'язані процеси базисимподіального за монохазіяльним типом наростання цих осей, а з другою — їх галуження, що приводить до утворення множин відносно самостійних суцвіть у структурі парціяльного суцвіття — простих дихазій і монохазій.

Ураховуючи особливості модульної структури парціяльного суцвіття *V. nigrum*, його можна виділити в окремий вид цимозних суцвіть під попередньою назвою „множинний простий дихазій з бічними монохазіями“.

Парціяльним суцвіттям *V. nigrum* властива мінливість їхньої морфоструктурної організації, яка зумовлена процесом еволюції цих флореальних утворень монокарпічних пагонів, що виражається у редукції других вузлів у частини квітконосних осей (модулів) і перетворення останніх на одновузлові осі. Найявність у парціяльному суцвітті цих двох типів осей зумовлює через їх наростання та галуження формування у його структурі відносно самостійних утворень типу простого дихазія і монохазія.

ЛІТЕРАТУРА

1. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. — М.: Мир, 1989. — Т. 1. — 667 с.
2. Васильев А. Е., Воронин Н. С., Еленевский А. Г. Серебрякова Т. И., Шорина Н. И. Ботаника. Морфология и анатомия растений. — М.: Просвещение, 1988. — 480 с.
3. Гриценко Н. В. Виды Коровяка (*Verbascum* L.) секции *Isandra* Franch. в СССР (критический обзор): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л., 1972. — 24 с.
4. Кондорская В. Р. О применении термина „дихазий“ // Биол. науки. — 1989. — № 2. — С. 66 — 71.
5. Котов М. I. Рід Дивина — *Verbascum* L. — К.: Вид. АН УРСР, 1960. — С. 407—431. — (Флора УРСР; Т. 9).
6. Кузнецова Т. В. Методы исследования соцветий. 1. Описательный метод и концепция синфлоресценции Вильгельма Тролля // Бюлл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. — 1985. — 90. — Вып. 3. — С. 62—72.

7. Кузнецова Т. В. О комплементарных подходах в морфологии соцветий // Ботан. журн. — 1992. — 77, — № 12. — С. 7—24.
8. Федоров Ал. А., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. — Л.: Наука, 1979. — 296 с.
9. Федченко Б. А. Коровяк — *Verbascum* L. — М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1955. — С. 122—170. — (Флора СССР; Т. 22).
10. Troll W. Die Infloreszenzen. Bd. 1. — Jena. Fischer Verlag. — 1964. — 615 s.

SUMMARY

Josyp BERKO, Myroslava HRYTSYNA

PARTIAL INFLORESCENCE SYNFLORESCENCE OF *VERBASCUM NIGRUM* L. AND THEIR MORPHOGENESIS AND STRUCTURE

The main structural element synflorescence of monocarpic shoots of *Verbascum nigrum* plants is a partial inflorescences. Each of these inflorescence formed by interconnected processes of growth and branching flowering axes of higher orders. They consist of a central sympodium simple dychasium and developed them opposing axes of the second order lateral sympodium that are monochasium. Partial inflorescences with the morphological structure appropriate to provide a separate species of cymoid inflorescences, calling it a multiple simple dichasium with lateral monochasium.