

ЗАХИСТ І КАРАНТИН РОСЛИН

УДК 582.675.1:581.41

[http://dx.doi.org/10.31548/biologiya15\(2\).2024.005](http://dx.doi.org/10.31548/biologiya15(2).2024.005)

<https://journals.nubip.edu.ua/index.php/Biologiya/article/view/49733>

БИОМОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ *HELLEBORUS PURPURASCENS* WALDST. ET KIT.

І.В. БОЙКО,

*кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник відділу
трав'янистих рослин*

Національний дендрологічний парк «Софіївка» НАН України

E-mail: irinaivankovska@gmail.com

ORCID 0000-0002-4643-6315

І.П. ДІДЕНКО,

кандидат біологічних наук, завідувач відділу трав'янистих рослин

Національний дендрологічний парк «Софіївка» НАН України

E-mail: fritillaria2007@gmail.com

ORCID 0000-0002-4198-3432

О.Г. УСОЛЬЦЕВА,

*кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник відділу
трав'янистих рослин*

Національний дендрологічний парк «Софіївка» НАН України

E-mail: usoltseva.og@gmail.com

ORCID 0000-0001-9253-885X

В.О. ПОНОМАРЕНКО,

*кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник відділу
дендрології та паркобудівництва*

Національний дендрологічний парк «Софіївка» НАН України

E-mail: valentina1pohomarenko@gmail.com

ORCID 0000-0002-2872-6693

Л.Л. ДЖУС,

молодший науковий співробітник відділу трав'янистих рослин

Національний дендрологічний парк «Софіївка» НАН України

E-mail: lyudmiladzhus88@gmail.com

ORCID 0000-0003-3586-7432

Анотація. *Helleborus purpurascens* Waldst. et Kit. – цінна лікарська та декоративна рослина. Біоморфологічні дослідження, як складова всебічного вивчення виду є основою для розробки комплексу заходів задля збереження природних популяцій і для подальшого широкого прикладного застосування господарсько-цінних ознак рослин при їх культивуванні.

Досліджено онтоморфогенез *H. purpurascens* в умовах культури у Національному дендрологічному парку «Софіївка» НАН України. З'ясовано, що на всіх етапах віргінільного періоду онтогенезу відбувається моноподіальне наростання осьового пагону за домінування апікальної меристеми. Травматична елімінація апікальної меристеми на всіх етапах віргінільного періоду призводить до заміщення осьового пагону бічним, але не сприяє галуженню. При типовому ході онтогенезу генеративний період настає на четвертому році життя особин, після чого відбувається перехід до симподіальної моделі пагоноутворення. Монокарпічні пагони розвиваються за типом дициклічних, розвиток за типом неповних, оліго- чи поліциклічних є проявами поліваріантності. Описано особливості структурно-функціональної організації монокарпічних пагонів, охарактеризовано їх морфо-структурні зони. З'ясовано, що: нижня зона гальмування (НЗГ) представлена 2-3 метамерами з короткими міжвузлями та катафілами з дормінтивними бруньками в їх пазухах; зона поновлення (ЗП) – одним (2) метамером (метамерами) з коротким міжвузлям та катафілом з брунькою поновлення в його пазусі; середня зона гальмування (СЗГ) – одним (2-3) метамером з фотофільним типовим листком (листками) серединної формації; зона збагачення (ЗЗ) – суцвіттям цимоїдного типу.

За характером розташування окремих структурних елементів пагонової та кореневої сфери в межах дорослої особини *H. purpurascens* належить до моноцентричних, вегетативно нерухомих біоморф, руйнування осьової частини основного пагона у яких не призводить до природного вегетативного розмноження та збільшення кількості особин.

Ключові слова: онтоморфогенез, монокарпічні пагони, галуження, вікові стани.

Вступ.

Helleborus purpurascens Waldst. et Kit. (чемерник червонуватий) – третинний релікт, раритетний вид, в Україні розміщений на північно-східній межі свого ареалу та приурочений до Західного регіону (Melnyk, 2015). Рослини здавна відомі завдяки своїм лікарським властивостям, є джерелом цінної сировини для фармацевтичної промисловості. Тривалий період цвітіння (близько трьох місяців) та дуже ранній його початок

(з кінця лютого), наявність досить привабливих квіток вкупі з великими шкірястими темно-зеленими розсіченими листками, стійкість до уражень хворобами та шкідниками – властивості, що визначають цінність та перспективність виду у декоративному садівництві. Всебічні дослідження *H. purpurascens*, у тому числі онтогенетичні та біоморфологічні, необхідні як для розробки комплексу заходів задля збереження природних популяцій так і подальшого широкого прикладного застосування госпо-

дарсько-цінних ознак рослин при їх культивуванні.

Більшість дослідників виду в Україні займалися висвітленням питань пов'язаних із вивченням структури природних популяцій (Korotchenko, 2011;), станом їх збереження (Melnyk, 2015), дослідженням насінневої продуктивності (Tokariuk 2010), особливостей онтогенезу (Boiko et al., 2022). Вагомий вклад у вивчення *H. purpurascens* у межах родини *Ranunculaceae* Juss. належить Світлані Зиман. Велика кількість робіт вітчизняних та зарубіжних авторів присвячена фітохімічним та фармакологічним дослідженням (Grigore et al., 2021; Pilut et al., 2022; Segneanu et al., 2023), уточненню таксономії (Long et al., 2023). Але відомостей про *H. purpurascens* з позиції структурної фітоморфології на сьогодні все ще недостатньо.

Тому, з метою доповнення біоморфологічної характеристики *H. purpurascens*, було досліджено онтоморфогенез пагонів, охарактеризовано їх структурно-функціональні зони, з'ясовано особливості становлення біоморфи в процесі онтогенезу в умовах Правобережного Лісостепу України.

Матеріали та методика досліджень

Дослідження здійснювались на колекційній та «Тіньовій» ділянках Національного дендрологічного парку «Софіївка» упродовж 2017-2023 рр. У роботі використано насіння місцевої репродукції, матеріалом для досліджень стали різновікові особини *H. purpurascens*. Складовими біоморфологічного аналізу були: характеристика структурно-функціональних

зон монокарпічних пагонів, описана згідно уявлень (Troll, 1964; Prat цит. за Serebryakova, 1971) з доповненнями (Shherbakova and Rahmetov 2014) та (Berko, 2013) відповідно, моделі пагоноутворення за (Savitskykh, et al., 2017), тип біоморфи – (Smirnova et al., 2002).

Результати дослідження та їх обговорення.

Проростання насіння надземне. Проростки *H. purpurascens* безепікотильні, гіпокотиль завдовжки 2-3 см. Пластинки сім'ядоль еліптично-продовгуватої форми з дещо звуженою основою та округлою верхівкою. Зародковий корінець ниткоподібний, починає галузитись вже на етапі проростків, але досягнувши довжини у 8-10 см, припиняє ріст. Втрапивши своє первинне значення, він зберігається у системі коренів ще впродовж 5-7 послідовних років. Перший справжній листок має тричі роздільну листову пластинку з сегментами витягнуто-ромбічної форми та крупнозубчастим краєм. Відмираючи, він не опадає, а тримається на особині до наступної весни, додатково захищаючи брунечку від дії низьких температур взимку. Ємність термінальної бруньки – 3-4 метамери (2 лускоподібних листки низової формації (катафіли) та зачатки 1-2 типових листків серединної формації).

Навесні наступного року, в іматурному віковому стані, пагін з укороченими міжвузлями продовжує моноподіальне наростання (рис 1.).

Катафіли відмирають впродовж 6-8 тижнів, після чого, стають помітними 1-2 аксілярні бруньки, закладені у їх пазухах. Вони недиференційовані або малометамерні слабо диференційовані, дормітив-



Рис.1. Моноподіальне наростання пагона *H. purpurascens* (імагатурний віковий стан)



Рис. 2. Вимушено гемосимподіальне наростання пагону *H. purpurascens* (перевершинення) в імагатурному віковому стані

ного типу. Травматична елімінація апікальної меристеми призводить до перевершення за рахунок пробудження однієї з бруньок та розгортанню бічного пагону, але не сприяє галузженню (рис. 2).

Асимілюючий листок зазвичай один, іноді два (другий менший за розміром). Черешок з фіолетовими штрихами у базальній частині, пластинка тричі-роздільна. В гіпокотильній зоні утворюються шнуроподібні додаткові корені у числі 2-4. Ємність термінальної бруньки – 3-5 метамерів (2-3 катафіли та 1-2 зачатки асимілюючих листків).

На третьому році життя особин, у віргінільному віковому стані, пагін з укороченими міжвузлями продовжує моноподіальне наростання (рис. 3).

Після його розгортання та відмирання катафілів, помітно 2-3 брунь-

ки, закладені в їх пазухах. Зазвичай вони також переходять у стан спокою або одна з них, розгортаючись, заміщує головний пагін при пошкодженні верхівкової меристеми (рис. 4).

При типовому ході онтогенезу у віргінільному періоді асимілюючі листки серединної формації у числі 1 (2-3), з пальчатороздільними пластинками, додатково перисторозсічені на сегменти 2-го порядку. Додаткові корені, у числі 9-12, закладаються в акропетальному напрямку. На початку літа відбувається генеративна диференціація апікальної меристеми термінальної бруньки та починається закладання генеративних структур.

Цвітіння та плодоношення, яке відбувається на четвертому році життя особин, знаменує завершення моноподіального наростання осевого пагону та перехід до симподіальної



Рис. 3. Моноподіальне наростання пагона *H. purpurascens* (віргінільний віковий стан)



Рис. 4. Перевершинення осевого пагона *H. purpurascens*, внаслідок елімінації меристеми термінальної бруньки у віргінільному віковому стані

моделі пагоноутворення з утворенням латеральних модулів (монокарпічних пагонів) другого та послідовних порядків. Одним із проявів поліваріантності онтоморфогенезу є подальше закладання вегетативних структур впродовж ще деякого часу (іноді багатьох років), аж поки умови для початку цвітіння не стануть більш сприятливими. На середньовікових генеративних особинах за один вегетаційний сезон розгортається 6-7 квітконосних та 9-12 вегетативних пагонів. Особливістю сезонного розвитку є ранньовесняне цвітіння, яке дещо передуює розгортанню асимілюючих листків (розвиток за проантним типом).

Основною структурною одиницею пагонових систем більшості багаторічних трав'яних рослин є монокарпічні пагони, в яких закономірно поєднуються певні структурно-функ-

ціональні зони. У відповідності до концепції морфо-структурного зонування пагонів Prat та послідовників, монокарпічні пагони *H. purpurascens* можна розділити на три зони, що відрізняються за будовою, функціональним призначенням та тривалістю існування. Флоральні частини представлені спеціалізованими квітконосними пагонами, які по завершенню цвітіння та дисемінації повністю відмирають, залишивши характерні рубці. Префлоральні – укороченими метамерами з асимілюючими листками серединної формації, час існування яких зазвичай співпадає з тривалістю вегетаційного сезону та завершується з настанням несприятливих умов. Базальні частини монокарпічних пагонів після завершення малого циклу онтогенезу разом з розташованими на них додатковими коренями та дор-



Рис. 5. Система пагонів середньовікової генеративної особини *H. purpurascens* (корені видалені) а – вегетативні пагони; б – генеративні пагони; в – дормітивні бруньки; г – резиди у складі симподію

мінтивними бруньками продовжують існування у вигляді резидів у складі симподію (рис. 5).

Такий, утворений резидними (персистентними) пагонами та іншими невідмираючими взимку органами – зимуючими бруньками (геморезидами) та листками або залишками листків (фрондорезидами) комплекс, утворює резидний пагін або корезид.

Проаналізувавши структуру пагонів *H. purpurascens* за формулою, запропонованою Troll, доповнену та доопрацьовану іншими авторами, з'ясували що: нижня зона гальмування (НЗГ) представлена 2-3 метамерами з короткими міжвузлями і катафілами в пазухах яких знаходиться дормітивні бруньки; зона поновлення (ЗП) – одним (2) метамером з катафілом та брунькою (бруньками) поновлення; середня зона гальмування (СЗГ) – одним (2-3) метамером з фотофілімним типовим листком (листками) середньої формації; зона збагачення (ЗЗ)

представлена суцвіт'ям цимойдного типу (рис. 6).

Бруньки НЗГ перебувають у стані спокою тривалий час, часто аж до повного відмирання ділянки пагону, на якій вони розташовані. Діяльність меристеми таких бруньок зводиться до продукування 1-2 лускоподібних листків за рік, доки не припиняється повністю. Іноді ростові та органотворчі процеси посилюються, бруньки пробуджуються. До початку формування генеративних структур у розвитку таких пагонів зазвичай відбувається

зміна серій укорочених річних вегетативних приростів. Вбудовуючись у структуру пагонової системи, вони додатково сприяють її галуженню.

При типовому ході морфогенезу, монокарпічні пагони *H. purpurascens* розвиваються за дициклічним типом, послідовно проходячи такі фази: вегетативної бруньки, розеткового асимілюючого пагону, генеративної бруньки, спеціалізованого квітконосного пагону. По завершенню дисемінації, базальні ділянки ще довго, іноді десятки років, продовжують своє існування у фазі вторинної діяльності. Розвиток пагонів за неповним, оліго- чи поліциклічним типом є одним із проявів поліваріантності.

За класифікацією біоморф по характеру розташування окремих структурних елементів пагонової та кореневої сфери в межах дорослої особини визначаємо *H. purpurascens* як такий, що належить до моноцентричних, вегетативно нерухомих

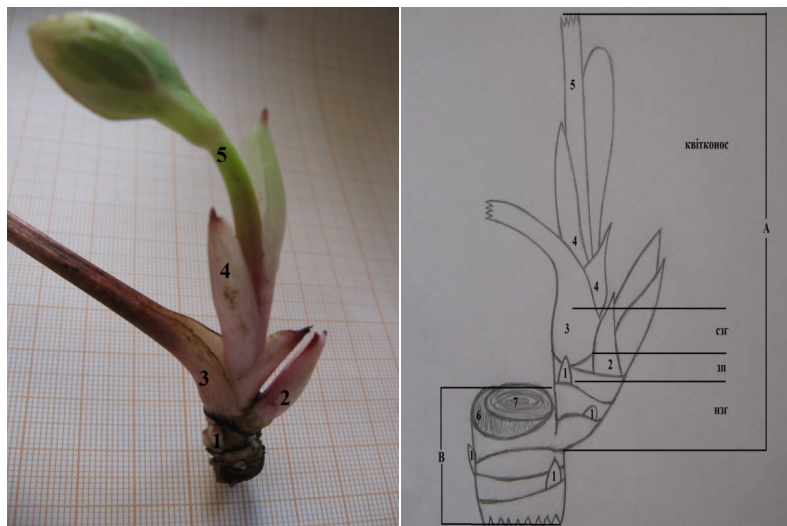


Рис. 6. Структурно-функціональні зони монокарпічного пагону *H. purpurascens*: 1 – сплячка брунька, 2 – брунька поновлення, 3 – минулорічний листок, 4 – катафіли, 5 – квітконос (суцвіття та верхівкова квітка), 6 – рубець, що залишився від фотофільного листка, 7 – рубець, що залишився від квітконоса; НЗГ – нижня зона гальмування, ЗП – зона поновлення, СЗГ – середня зона гальмування; А – монокарпічний пагін, В – резид

видів. Руйнування осрової частини основного пагону зазвичай не призводить до вегетативного розмноження та збільшення кількості особин.

Становлення біоморфи *H. purpurascens* відбувається в два основних етапи: моноподіальне або вимушено гемісимподіальне наростання осцевого пагону за оліго- або поліциклічним типом при домінуванні апікальної меристеми термінальної бруньки у віргінільному періоді; симподіальне галуження за рахунок латеральних модулів другого та послідових порядків у генеративному періоді онтогенезу.

Висновки та перспективи.

Зміна онтобіоморф *H. purpurascens* пов'язана з переходом від моноподіального наростання осцевого

пагону за оліго- або поліциклічним типом при домінуванні апікальної меристеми у прегенеративному (віргінільному) періоді до симподіального за рахунок утворення монокарпічних пагонів другого та послідових порядків у генеративному періоді. Травматична елімінація апікальної меристеми верхівкової бруньки у віргінільному періоді (в іматурному та віргінільному вікових станах) призводить до заміщення головного пагону бічним, але не сприяє галуженню.

Монокрпічні пагони *H. purpurascens* при типовому ході онтоморфогенезу розвиваються за дициклічним типом. Морфо-структурні зони представлені: НЗГ – 2 (3) метамерами з короткими міжвузлями і катафілами з дормітивним бруньками в їх пазухах; ЗП – одним (2) метамером з

катафілом та брунькою (бруньками) поновлення; СЗГ – одним (2-3) метамером з фотофільним типовим листком (листками) серединної формації; ЗЗ – суцвіттям цимодного типу.

Отримані результати доповнять біоморфологічну характеристику *H. purpurascens*, допоможуть оцінити адаптаційні можливості виду та підібрати найбільш оптимальний комплекс агротехнічних заходів при культивуванні, стануть основою для розробки практичних рекомендацій з насіннєвого і вегетативного розмноження та будуть корисними у геоботаничних і фітоценотичних дослідженнях.

References

1. Melnyk, V.I. (2015). *Helleborus purpurascens* Waldst. et Kit. (Ranunculaceae) – rідkisnij vid flori Evropi na skhidnij mezhi arealu [*Helleborus purpurascens* Waldst. et Kit. (Ranunculaceae) is rare species of European flora in eastern limit of area]. Plant Introduction, 67, 17-24. <https://doi.org/10.5281/zenodo.2526992> (in Ukraine).
2. Korotchenko, V.V. (2011). Struktura pryrodnykh populiatsii *Helleborus purpurascens* Waldst. Et Kit. (Ranunculaceae Juss.) v Ukraini. [The structure of natural populations of *Helleborus purpurascens* Waldst. Et Kit. (Ranunculaceae Juss.)] *Scientific bulletin of UNFU*, 21 (12), 57-61. (in Ukraine).
3. Tokariuk, A.I (2010). *Helleborus purpurascens* Waldst. & Kit (Ranunculaceae) u flori Cherniveckoi oblasti [*Helleborus purpurascens* Waldst. et Kit (Ranunculaceae) in the flora on the Chernivtsi region]. *Biological System*, 2(2). 78–82 (in Ukraine).
4. Boiko, I., Chekanov, M. & Didenko, I. (2022). Pochatkovі etapi ontogenezy *Helleborus purpurascens* Waldst. et Kit v umovakh Natsionalnogo dendrolohichnogo parku "Sofiivka" NAN Ukrainy [Initial stages of ontogenesis of *Helleborus purpurascens* Waldst. Et Kit. in the conditions of the Sofiivka National Dendrological Park of the National Academy of Sciences of Ukraine]. *Grail of Science*, (12-13), 210–215 <https://doi.org/10.36074/grail-of-science.29.04.2022.032> (in Ukraine).
5. Grigore, A., Bubueanu, C., Pirvu, L., Neagu, G., Bejanaru, I., Vulturescu, V., Panteli, M., Rasit, I. (2021) Immunomodulatory Effect of *Helleborus purpurascens* Waldst. & Kit. *Plants*, 10, 1990. <https://doi.org/10.3390/plants10101990>.
6. Pilut, C.N., Manea, A., Macasoi, I., Dobrescu, A., Georgescu, D., Buzatu, R., Faur, A., Dinu, S., Chioran, D., Pinzaru, I. et al. (2022). Comparative Evaluation of the Potential Antitumor of *Helleborus purpurascens* in Skin and Breast Cancer. *Plants* 11, 194. <https://doi.org/10.3390/plants11020194>.
7. Segneanu, A.-E.; Vlase, G.; Vlase, T.; Sicoe, C.A.; Ciocalteu, M.V.; Herea, D.D.; Ghirlea, O.-F.; Grozescu, I.; Nanescu, V. (2023). Wild-Grown Romanian *Helleborus purpurascens* Approach to Novel Chitosan Phyto-Nanocarriers—Metabolite Profile and Antioxidant Properties. *Plants*, 12, 3479. <https://doi.org/10.3390/plants12193479>.
8. Long et al. (2023). A Comprehensive Review of the Morphological and Molecular Taxonomy of the Genus *Helleborus* (Ranunculaceae) *Reviews in Agricultural Science*. 11: 106–120, https://doi.org/10.7831/ras.11.0_106.
9. Troll W. (1964) *Die Infloreszenzen* Bd.I. – Jena: Fischer. 1–615
10. Serebryakova, T.I. (1971). Morfogenez pobegov i evolyutsiya zhiznennykh form zlakov [Morphogenesis of shoots and the evolution of life forms of cereals]. 360.
11. Shherbakova, T.O. and Rahmetov, D.B. (2014), Morfologichni osoblivosti monokarpichnih pagoniv vidiv rodu *Miscanthus* Anderss. u zv'jazku z introdukcією v Lisostepu ta Polissi Ukraini [The morphological peculiarities of monocarpic

- shoots of *Miscanthus* Anderss. species due to introduction in Forest-Steppe and Polissya of Ukraine]. *Introdukciya roslin* [Plant Introduction], № (2), P. 3–9.
11. Berko, Y. M. (2013). Monopodialna systema pahoniv hubotsvitykh (Lamiaceae) flory Ukrainy ta modeli yii formuvannia [Monopodial system of shoots of Lamiaceae (Lamiaceae) flora of Ukraine and models of its formation]. *Suchasna fitomorfologhiia materialy druhoi mizhnarodnoi naukovoï konferentsii z morfologhii roslyn*. [Modern Phytomorphology: materials of the second international scientific conference on plant morphology]. Lviv (4), P. 261–268.
 12. Saviykh, N. P., Shabalkina, S. V., Maltseva, T. A. (2017). Structural organization of semi-rosette hygrophelophytes. *Wulfenia*. № 24, P. 258–266.
 13. Smirnova, O., Paljonova, M. and Komarov, A. (2002). Ontogenez rastenij raznykh zhiznennykh form i osobennosti vozrastnoj i prostranstvennoj struktury ih populacij [Ontogenesis of plants of different life forms and features of the age and spatial structure of their populations]. *Ontogenez* [Ontogenesis], № 33 (1), P. 5–15.

**Boyko I., Didenko I., Usoltseva O., Ponomarenko V., Dzhus L. (2024).
BIOMORPHOLOGICAL FEATURES OF HELLEBORUS PURPURASCENS WALDST.
& KIT.**

BIOLOGICAL SYSTEMS: THEORY AND INNOVATION, 15(2): 51-59.

<https://journals.nubip.edu.ua/index.php/Biologiya/article/view/49733>

[http://dx.doi.org/10.31548/biologiya15\(2\).2024.005](http://dx.doi.org/10.31548/biologiya15(2).2024.005)

Abstract. *Helleborus purpurascens* Waldst. & Kit. – a valuable medicinal and decorative plant. Biomorphological research as a component of a comprehensive study of the species is the basis for the development of a set of measures for the preservation of natural populations and for the further wide application of economic and valuable traits of plants in their cultivation. The ontomorphogenesis of *H. purpurascens* under culture conditions in the Sofiyivka National Dendrological Park of the National Academy of Sciences of Ukraine was investigated. It was found that at all stages of the virginal period of ontogenesis monopodial growth of the axial shoot takes place with the dominance of the apical meristem. Traumatic elimination of the apical meristem at all stages of the virginal period leads to the replacement of the axial shoot by a lateral one, but does not promote branching. In the typical course of ontogenesis, the generative period begins in the fourth year of life of individuals, after which there is a transition to the sympodial model of shoot formation. Monocarpic shoots develop according to the type of dicyclic, development according to the type of incomplete, oligo- or polycyclic are manifestations of polyvariance. Features of the structural and functional organization of monocarpic shoots are described, their morpho-structural zones are characterized. It was found that: the lower inhibition zone (LIZ) is represented by 2-3 metamers with short internodes and cataphylls with dormant buds in their axils; innovation zone (IZ) – one (2) metamer(s) with a short internode and a cataphyll with a renewal bud in its axil; middle inhibition zone (MIZ) – one (2-3) metamer with a photophilic typical leaf(s) of the middle formation; amplification zone (AZ) – inflorescences of the cymoid type. According to the nature of the location of individual structural elements of the shoot and root sphere within the adult individual, *H. purpurascens* belongs to monocentric, vegetatively immobile biomorphs, the destruction of the axial part of the main shoot in which does not lead to natural vegetative reproduction and an increase in the number of individuals.

Key words: ontomorphogenesis, monocarpic shoots, branching, ontogenetic state.