

УДК 581.84:582.675.1

А.В. Новіков

МОРФОЛОГІЧНА ТА АНАТОМІЧНА ОРГАНІЗАЦІЯ НАДЗЕМНОГО ПАГОНА АКОНІТІВ (RANUNCULACEAE) СХІДНИХ КАРПАТ

Новиков А.В. Морфологическая и анатомическая организация надземного побега борцов (Ranunculaceae) Восточных Карпат // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2010. – Вып. 26. – С. 137-164.

Представлены результаты анатомических и морфологических исследований 9 видов аконитов, произрастающих в Восточных Карпатах. На основе полученных данных сделаны заключительные и обобщающие выводы касательно особенностей структуры их тела. Установлены три основных морфотипа надземных побегов, а также шесть основных типов трихом, покрывающих разные их части. Подтверждена примитивность дорзивентрального типа организации проводящей системы черешка. Проведен морфофункциональный анализ структуры проводящих и механических тканей осевых вегетативных органов.

Novikoff A.V. Morphological and anatomical organization of overground spear of monkshoods (Ranunculaceae) from Eastern Carpathians // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2010. – 26. – P. 137-164.

The results of anatomical and morphological investigation on 9 monkshood species, which occur in the Eastern Carpathians, are presented. Conclusions and generalization on monkshoods bodies' structure result from data obtained. 3 basic morphotypes of overground spears and 6 basic trichome types were established. The petiole dorsoventral vascular system's primitivism was confirmed. Morphofunctional analysis of transmitting and mechanical tissues structure from axial vegetative organs was conducted.

Дослідженням морфології та анатомії аконітів присвячено чимало наукових публікацій. Перші з них були фундаментальними працями, які не лише описували різноманіття організації вегетативного тіла аконітів, але й були покликані впорядкувати його відповідно до прийнятих систем. Серед таких праць слід згадати роботи Г. Райхенбаха [39, 40]. Проте, враховуючи останні ревізії роду *Aconitum* L., у яких сучасні дослідники [31, 35, 42] роблять акцент власне на особливостях морфології, чималий інтерес становить поглиблене вивчення структури надземного пагона на різних рівнях в контексті прийнятих у новій системі таксонів. Такі дослідження покликані не лише краще зрозуміти організацію тіла аконітів, що у подальшому дозволить проводити порівняльно-інтерпретаційний аналіз на різних таксономічних рівнях, але й виявити цілком нові або ж переоцінити значення вже існуючих таксономічних ознак.

Для аконітів в Європі визнано існування двох центрів ендемізму, один з яких розташовується в Карпатах, що обумовлює значний рівень їх різноманітності на цій території. Загалом для Карпат описано більше 30 видів та підвидів аконітів, з яких за різними даними на території Східних Карпат трапляються 13 або 16 видів (рис. 1). Такі розбіжності у числі видів зумовлені різним розумінням системи роду деякими сучасними дослідниками. Зокрема, у західноєвропейських публікаціях для підроду *Anthora* (DC.) Peterm. з цієї території наводиться лише один вид – *A. anthora* L. [42], в той час як вітчизняні та російські дослідники схильні розділяти цей вид на три

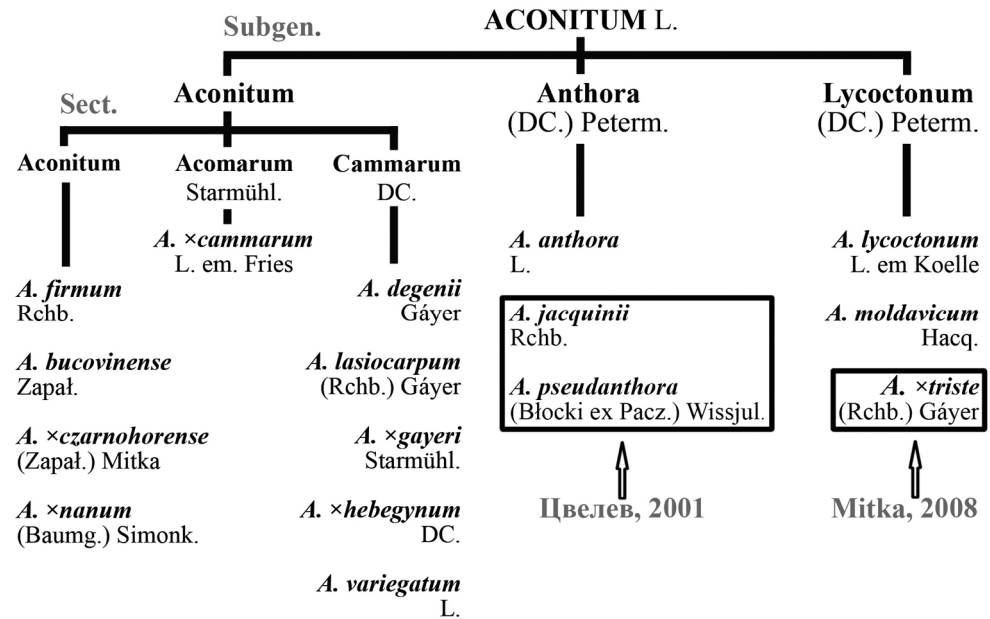


Рис. 1. Таксономічна структура роду *Aconitum* у Східних Карпатах згідно Й. Мітки [35]. Кольором виділено вид, запропонований Й. Міткою пізніше [36], та види, виокремлені М.М. Цвельовим [26].

окремих – *A. anthora*, *A. pseudanthora* (Błocki ex Pacz.) Wissjul. та *A. jacquinii* Rchb. [26]. Однак, попри значний поступ останніх років у систематиці роду, такі розбіжності у поглядах дослідників є непоодинокими. І якщо в останньому випадку така неузгодженість обумовлена недостатньою вивченістю цих дуже рідкісних таксонів, то в інших випадках справа полягає скоріше у відсутності єдиного класифікаційного алгоритму, у прийнятті різних ознак за таксономічно вагомі і відхиленні інших, а також у прийнятті за базову різних концепцій виду. У свою чергу, це не може не призводити до плутанини безпосередньо у визначеннях конкретних екземплярів різними дослідниками. А це ще раз підтверджує необхідність проведення подальших анатомо-морфологічних та таксономічних досліджень, які б не лише відображали погляд окремого дослідника на структуру цього складного роду, але й нарешті дозволили б створити єдину класифікаційну систему, зрозумілу для широкого загалу ботаніків.

Стаття покликана на основі власних анатомо-морфологічних досліджень та інформації, представленої в існуючих публікаціях, узагальнити дані щодо організації вегетативного тіла аконітів Східних Карпат, наголосити на існуючих проблемах та особливостях, з якими можуть зіткнутися дослідники в майбутньому.

Матеріали та методика досліджень

Дослідження проводили протягом 2008-09 рр. на базі ДПМ НАН України. Для досліджень використовували гербарний та фіксований матеріал. Для фіксації живого

матеріалу використовували 70% розчин етанолу. Для анатомічних досліджень гербарний матеріал розмочували у 1-2% розчині NaOH з додаванням лактофенолу протягом 2 діб при температурі 22-26°C, після чого промивали дистильованою водою та фіксували у 70% розчині етанолу. З фіксованого матеріалу виготовляли тимчасові гліцеринові препарати за стандартною методикою [20]. Зрізи виготовляли за допомогою небезпечної бритви та забарвлювали 1% спиртовим розчином сафраніну. Препарати вивчали за допомогою мікроскопа Carl Zeiss Q1. Для виготовлення анатомічних рисунків використовували рисувальний апарат PA-1 (Ломо). Для морфологічних досліджень використовували бінокляр PZO NSK. Мікрофотографії виготовлено за допомогою камери Logitech QuickCam V-UBK45 та опрацьовано з використанням комп'ютерної програми ImageJ ver.1.40g.

Для досліджень було використано наступні види: *A. anthora*, *A. bucovinense* Zapł., *A. degenii* Gayer, *A. firmum* Rchb., *A. lasiocarpum* (Rchb.) Gayer, *A. lycoctonum* L. em. Koelle, *A. moldavicum* Hacq., *A. variegatum* L., *A. xcammarum* L. em. Fries, *A. xgayeri* Starmühl.

Результати досліджень

Загальна морфологічна організація

Надземний вегетативний пагін. Надземний пагін аконітів складається зі стебла, почергово розташованих листків та термінального суцвіття. Довжина цього пагона у дорослих особин варіює в межах від 15-20 см до 1,5 м, що залежить як від видових особливостей, так і від деяких інших особливостей онтоморфогенезу та екологічних умов існування конкретного екземпляра. Для аконітів Східних Карпат характерні три основні морфотипи пагонів, один напіврозетковий, притаманний представникам підроду *Lycoctonum* (DC.) Peterm., та два безрозеткові – характерні для решти представників роду. Два останні морфотипи розрізняються щільністю розташування бічних елементів на основній осі пагона. Окрім того, відповідно до двох згаданих типів, пагони аконітів можуть бути відносно короткими і виражено ортотропними або ж видовженими, похиленими, плагіотропними. Плагіотропні пагони притаманні напіврозетковим представникам підроду *Lycoctonum* (рис. 2А), в той час як ортотропні безрозеткові з вкороченими міжвузлями – представникам підроду *Anthora* та sect. *Aconitum* однойменного підроду (рис. 2Б). А ортотропні безрозеткові видовжені пагони властиві представникам двох секцій підроду *Aconitum* – sect. *Cammarum* DC. та nsect. *Acomarum* Starmühl. (рис. 2В).

Зокрема, для групи, яка приурочена до високогірних умов існування в альпійському та субальпійському поясі, характерний відносно невисокий (до 50-60 см) безрозетковий ортотропний надземний пагін з вкороченими міжвузлями. Листки таких аконітів є найменшими, а листкова пластинка – найбільш розсіченою. Це пояснюється тим, що ці рослини існують в умовах найкращої освітленості, проте, в той же час, на них діє низка негативних факторів, найвиразнішим з яких є присутність постійних і потужних повітряних потоків. Обвітрювання посилює випаровування вологи, що зумовлює необхідність зменшення самої поверхні випаровування – ксероморфність листкової пластинки. Сильними вітрами пояснюється також загальне вкорочення пагона, основною функцією якого, окрім

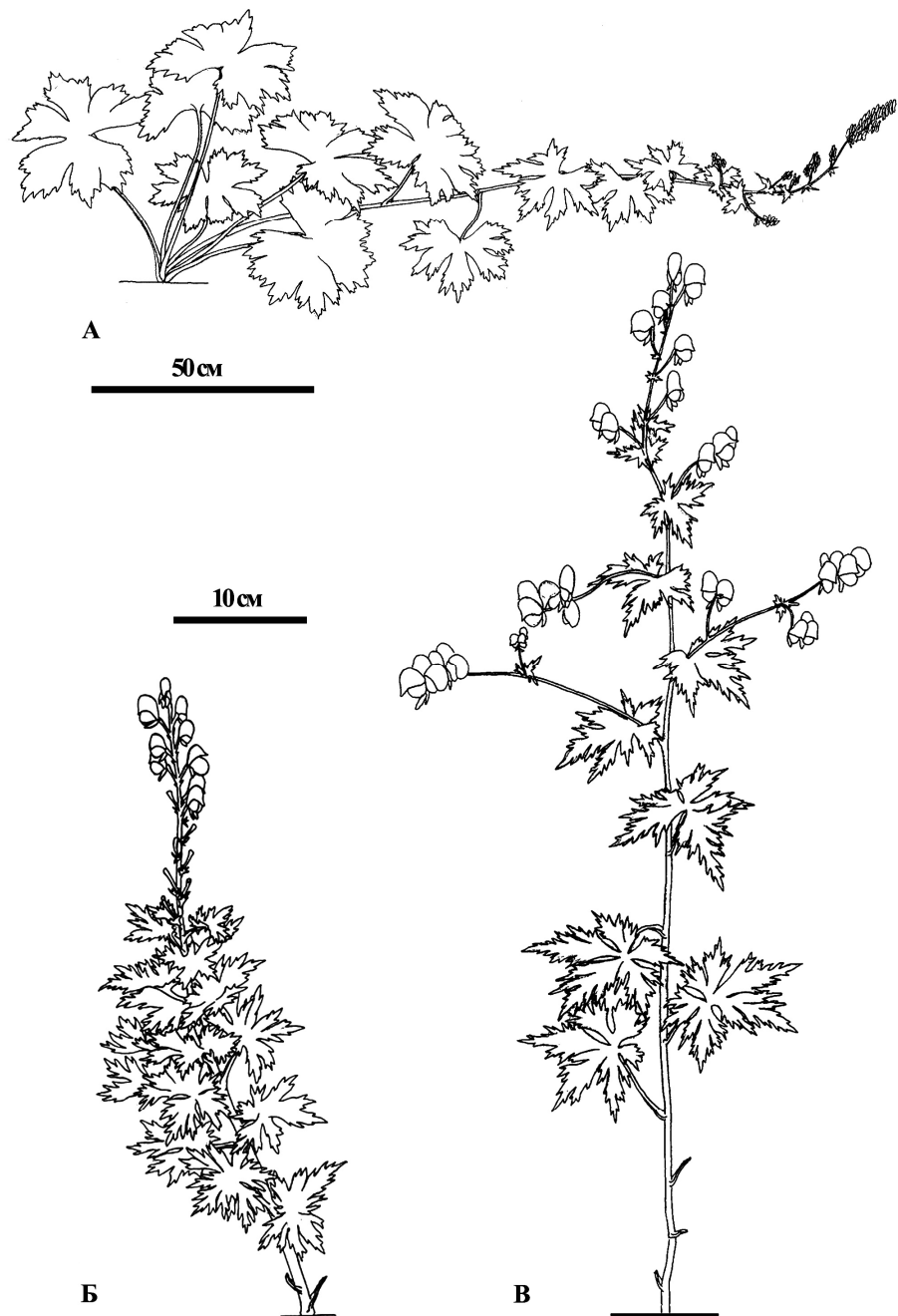


Рис. 2. Основні морфотипи надземного пагона аконітів: А – плагіотропний напіврозетковий, Б – ортотропний безрозетковий з вкороченими міжвузлями, В – ортотропний безрозетковий з видовженими міжвузлями.

фотосинтезу, є винесення суцвіття над рівнем злакового травостою. Така адаптивність, ймовірно, виникла давно, оскільки вже генетично закріпилася. У рослин з високогірних місць існування, які ростуть на ділянках нижчої висотності, міжвузля дещо видовжене, а саме стебло відносно тонке, однак, такі рослини все одно не досягають розмірів рослин інших двох морфотипів.

Рослини, що ростуть у нижчих поясах (монтанному, субмонтанному), формують другу групу, для якої характерний морфотип з безрозетковим ортотропним надземним пагоном. Ці рослини ростуть переважно вздовж потоків, інколи на лісових галявинах і рідше – у розріджених широколистяних або мішаних лісах. Ці рослини відзначаються значно більшими загальними розмірами. Вони переважно не відчувають браку освітленості, однак позбавлені впливу вітру, тому їхня листовая пластинка є менше розсіченою і ширша, а сам пагін – часто галузистий. Проте цим аконітам все ж таки необхідно виноситися над рівнем трав'яного ярусу, висота якого тут є значно більшою. Характерним є те, що ці рослини формують проміжну ланку між першим і останнім морфотипами і тому характеризуються широкою амплітудою морфологічних ознак. В окремих випадках вони можуть заходити і в субальпійський пояс, і навіть підніматися до рівня альпійського, де також набувають таких ознак ксероморфності, як вкорочений негалузистий або слабогогалузистий пагін та відносно невелика дуже розсічена листовая пластинка. В протилежному випадку вони можуть опускатися нижче, заходити у міжгірські долини, де відзначаються значною розгалуженістю пагона та крупними листками.

Рослини третього морфотипу – це аконіти, які приурочені переважно до субмонтанних висотних рівнів, але також часто трапляються і на монтанному рівні. Їм властивий напіврозетковий пагін з видовженою плагіотропною галузистою верхньою ділянкою. Це рослини переважно затінених місць існування, ростуть вздовж потоків, на заболочених ділянках лісу, на схилах вздовж шляхів. Розетка сформована крупними листками з дуже широкими листовими пластинками, які виносяться над трав'яним ярусом на довгих черешках. Натомість плагіотропна ділянка стелиться поверх трав'яного покриття або по ґрунті. Ці аконіти можуть у рідких випадках заходити в субальпійський пояс, проте тут їх пагін вкорочується і стає практично ортотропним, а листки значно зменшуються у розмірах.

Стебло аконітів округле з незначними нерівностями. До основи воно поступово розширюється і дерев'яніє, втрачаючи фотосинтезуючу функцію. Переважно стебло аконітів є голим, або ж опушене поодинокими гачкуватими волосками, густина розміщення яких зростає у акропетальному напрямку. У верхній частині стебло продовжується в основну вісь суцвіття. Суцвіття аконітів може бути представлене простою китицею, мати одну вісь і незначне число квіток (не більше 10) (рис. 2Б) або ж галузитися, формуючи складну багатоквіткову китицю з осями не вище третього порядку (рис. 2А, В). Як основна вісь суцвіття, так і її бічні осі, які виступають у ролі квітконосів, морфологічно не відрізняються від стебла і є його цілісним продовженням. Однак, дуже часто у аконітів спостерігається явище, коли стебло є голим, натомість суцвіття – опушене, що дає підставу визначати формальну межу між власне вегетативним пагоном та суцвіттям.

Аконітам притаманне чергове (трирядне) листкорозміщення, формула якого становить $1/3$. Листки представлені у трьох формаціях – низинній, серединній та верховій. Перехід між формаціями є поступовим і полягає в акропетальному

спрошенні їх структури, тобто редукції черешка, зменшенні числа долей листової пластинки та загальних розмірів. Листки низинної формації – це прикореневі фотосинтезуючі листки, які у представників підродів *Aconitum* та *Anthora* на момент квіткування переважно відмирають, а у представників підроду *Lycostonum* формують розетку. Ці листки диференційовані на черешок та листову пластинку, прилистки відсутні. Їхня пластинка часто опушена, поділена на 3-5 долей, які в свою чергу є дуже розсіченими (підроди *Aconitum* та *Lycostonum*) або роздільними (підрід *Anthora*). Листки серединної формації – це типові вегетативні фотосинтезуючі листки, які також диференційовані на черешок та листову пластинку (рис. 3).

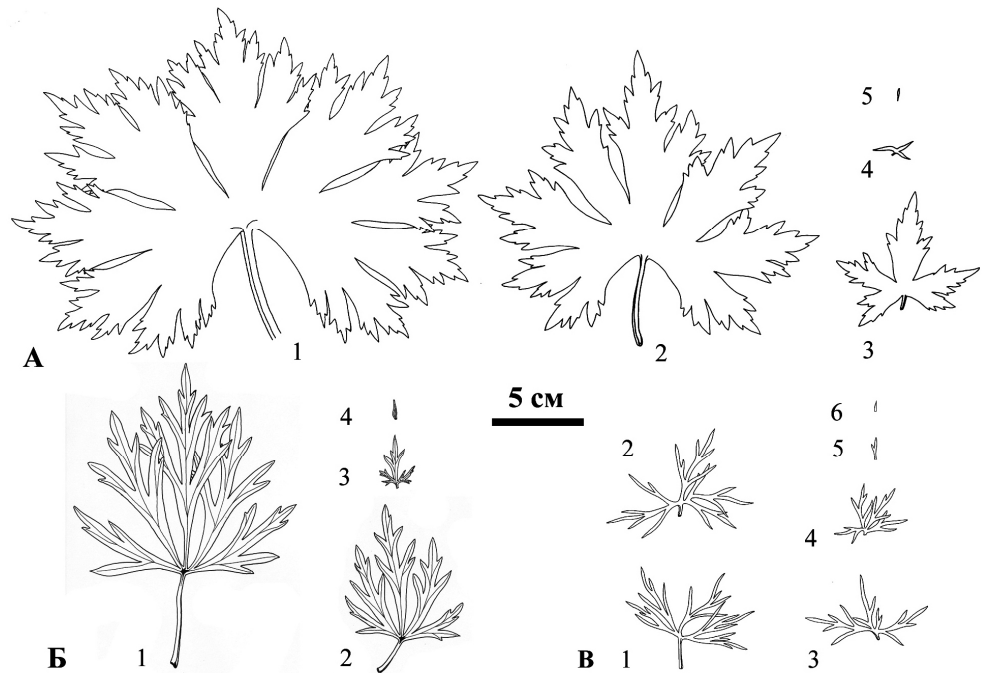


Рис. 3. Зовнішній вигляд листової пластинки з різного рівня прикріплення на прикладі *A. moldavicum* (А), *A. cammarum* (Б) та *A. anthora* (В). Черговість листків у акропетальному напрямку позначено цифрами.

Прилистки також відсутні. Листкова пластинка п'ятипальчасто-розсічена або п'ятипальчасто-розділена. Ці листки переважно мають повністю опушений (або лише на абаксильній поверхні) черешок та листову пластинку, яка опушена на абаксильній поверхні переважно вздовж крупних жилок. Загальні розміри цих листків є найбільшими у представників з безрозетковим пагоном, в той час як у напіврозеткових видів найбільшими є власне розеткові прикореневі листки. Листки верхової формації розташовуються на рівні суцвіття. Це – сидячі листки-приквітки, які на нижчих рівнях можуть ще мати розсічену пластинку, проте на вищих рівнях переважно цілюнокраї та ланцетовидні, подібні до приквіточок (рис. 3). Часто листки верхової формації повторюють характер опушення осей суцвіття.

Квітконіжки у аконітів видовжені, округлі на поперечному зрізі. Вони розташовуються у пазухах приквіток і у верхній частині різко розширюються у ребристе квітколоже (рис. 4А). Формально в межах квітконіжки можна виокремити дві ділянки – нижче рівня прикріплення приквіточок та вище цього рівня. Виокремлення цих ділянок знаходить своє виправдання у тому факті, що їхнє опушення може відрізнятися і мати таксономічне значення [19, 31, 34, 36].

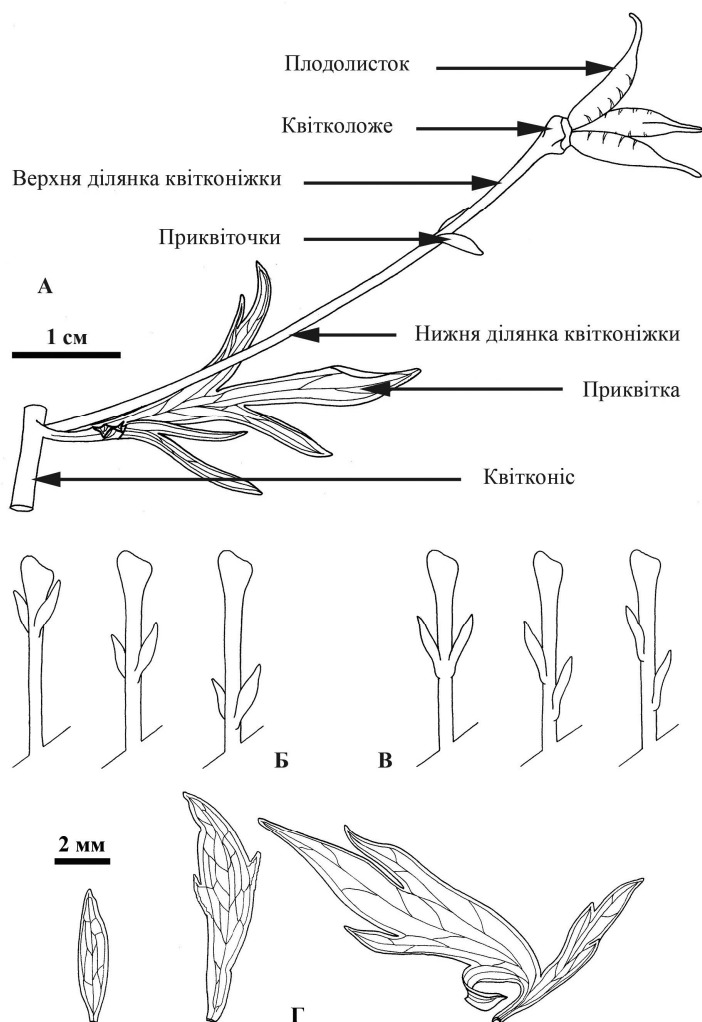


Рис. 4. Квітконіжки та приквіточки аконітів: А – загальний вигляд, Б – рівні розміщення приквіточок (під квітколожем, посередині та при основі квітконіжки), В – характер розміщення приквіточок (супротивне, зміщене, чергове), Г – типи приквіточок (цільнокрая, зубчаста, роздільна).

Приквіточки у аконітів парні, розташовуються на квітконіжках на різних їх рівнях. Вони можуть розміщуватися ближче до основи квітконіжки, посередині або ж майже на квітколожі (рис. 4Б). Квітконіжки можуть розміщуватися супротивно або ж бути зміщеними одна відносно одної, тобто розташовуватися чергово (рис. 4В). Приквіточки аконітів також розрізняються за формою пластинки (рис. 4Г). Переважно це є ланцетовидні сидячі утвори. Однак, часто при основі суцвіття приквіточки можуть мати складнішу форму – зубчасту або розділену пластинку, тим самим продовжуючи морфологічний ряд приквіток. Приквіточки в більшості випадків повторюють характер опушення квітконіжки.

Квітка. Квітки аконітів термінальні, зигоморфні, великі. Вони складаються з забарвленої простої оцвітини, пари нектарників, стамінодіїв, численних тичинок та трьох або п'яти плодолистків (рис. 5).

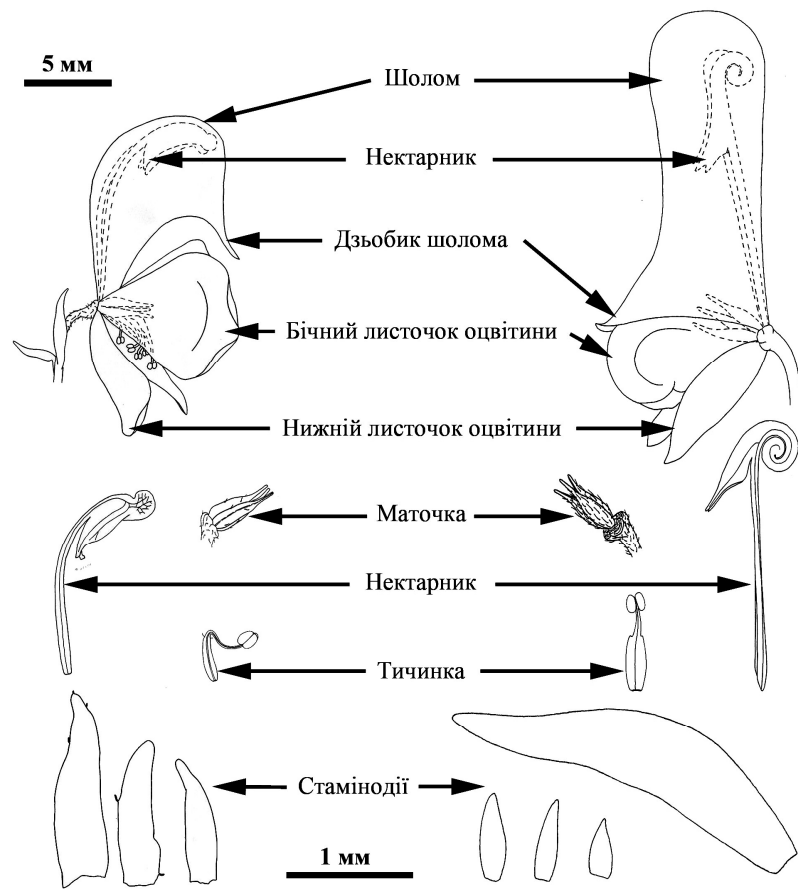


Рис. 5. Будова квітки на прикладі *A. degenii* та *A. moldavicum*.

Проста оцвітину аконітів представлена п'ятьма забарвленими листочками, лише два з яких є симетрично подібними. Забарвлення оцвітину у аконітів може бути білим, жовтим, синім та фіолетовим. Також спостерігаються різні проміжні варіанти з найрізноманітнішими відтінками жовтого та синього. В межах оцвітину можна виокремити два нижніх листочки, два бічних та один верхній – шолом (рис. 5). Нижні листочки оцвітину є найменшими за розмірами і часто відрізняються за формою між собою. Зокрема, один з нижніх листочків оцвітину завжди вужчий, в той час, як інший – широкий човникоподібний. Окрім того, інколи вони різняться також і за характером опушення адаксиальної поверхні, менший з них часто позбавлений опушення, в той час як більший – має виражені довгі нитчасті волоски. Бічні листочки оцвітину у всіх аконітів є широко-лопаткоподібними, з випинанням абаксиальних поверхонь внаслідок огортання значного числа тичинок. Ці листочки оцвітину подібні між собою як за формою, так і за характером опушення адаксиальної поверхні – зазвичай тут присутні аналогічні довгі нитчасті волоски, що разом з волосками нижнього листочка оцвітину повністю огортають у бутоні тичинки. Шолом є одною з найваріабельніших за формою структур у аконітів загалом, що спонукає використовувати цю його особливість у систематиці роду. Найкраще ця різноманітність форми шолому виражається через індекс його висоти (ІВШ) – відношення висоти від рівня дзьобика до ширини на цьому ж рівні [29, 31, 41]. Описово, відповідно до загальних обрисів, для аконітів можна виокремити шоломи півмісяцевої, напівсферичної, конічної, циліндричної та трубчастої форми, між якими існують всі перехідні ланки (рис. 6А).

Кожна з вищезгаданих основних форм шолому характеризується своїм показником ІВШ. Зокрема для півмісяцевих шоломів характерне значення ІВШ в межах від 0,3 до 0,4, для напівсферичних – близько 0,5, для конічних – 0,7-0,9, для циліндричних – 1-2, для трубчастих – більше 2. Шолом аконітів має складну форму і закінчується дзьобиком, який також може мати різноманітну форму, бути коротким і невиразним або ж довгим і загнутим (рис. 6Б). Лобова доля шолому може бути похилою або ж нависати над дзьобиком (рис. 6В). Таким чином, внаслідок розростання лобової частини та дзьобика загальні обриси шолома можуть значно змінюватися і різко відрізнятися від типових, згаданих вище. Зокрема, у представників підроду *Anthora* часто трапляються шоломи з вираженою лобною частиною, що нависає над довгим дзьобиком. Такий шолом можна скоріше назвати бобовидним, аніж напівсферичним, хоча показники ІВШ у них аналогічні. Шолом на своїй абаксиальній поверхні має аналогічне до решти листочків оцвітину опушення, натомість на адаксиальній – переважно голий або ж має поодинокі прямі волоски. Якщо шолом опушений, то густина опушення є максимальною в районі дзьобика.

Одразу під шоломом розташовується пара нектарників складної будови (рис. 5). Ці нектарники розділяються на ніжку та долю, або тіло нектарника. Тіло нектарника розділяється на верхній шпорець, губу та пару кігтиків, що закінчують губу знизу (рис. 7А). Довжина ніжки може бути різною і варіює в межах від 11 до 17 мм, залежно від загальних розмірів нектарника. Так само різняться і розміри самої долі нектарника. Доля нектарника – порожниста, з виходом у нижній частині. Довжина кігтиків також може бути різною. Натомість неабияке значення для опису таксонів має форма шпорця, який може бути безголовчастим, коротким головчастим, відхиленим до заду або ж навіть напівспіралью закрученим (рис. 7Б). Нектарники

можуть досягати даху шолома і загинатися вперед, в сторону його лобової частини або ж не досягати його, тоді вони є більш-менш прямостоячими (рис. 7В).

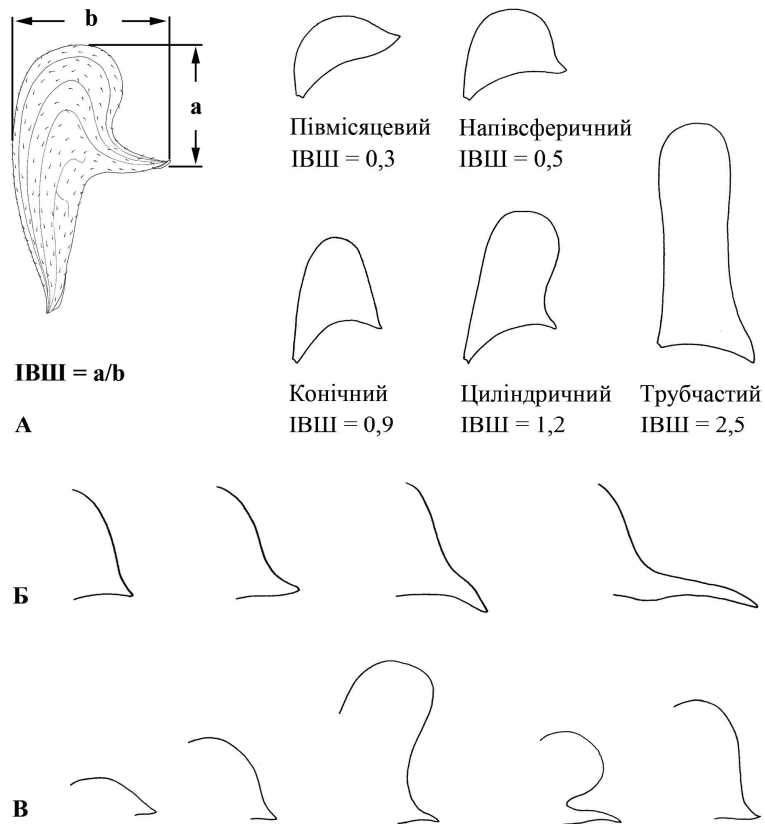


Рис. 6. Будова шолома аконітів: А – загальний вигляд та деякі основні форми шолому з обрахованим індексом висоти шолому (IBШ), Б – різноманітні форми дзьобика, В – різноманітні форми лобової частини.

Окрім пари нектарників, одразу за кільцем оцвітчини, можуть розташовуватися лускоподібні стамінодії, які різняться розмірами (рис. 5). Дуже часто є один дуже великий стамінодій, який вдвічі більший за наступний, а всі решта – зменшуються поступово. Кількість та порядок розташування стамінодіїв не є сталими, зокрема часто у квітках навіть одного екземпляра може бути різна кількість стамінодіїв. Інколи вони відсутні взагалі або ж редуковані до дрібних випинань квітколожа. Стамінодії розташовуються спіралью і продовжують зовнішній цикл тичинок.

Андроцей представлений великим несталим числом тичинок (в середньому їх кількість становить близько 40), які розташовані спіралью з кроком $3/8$ (рис. 5).

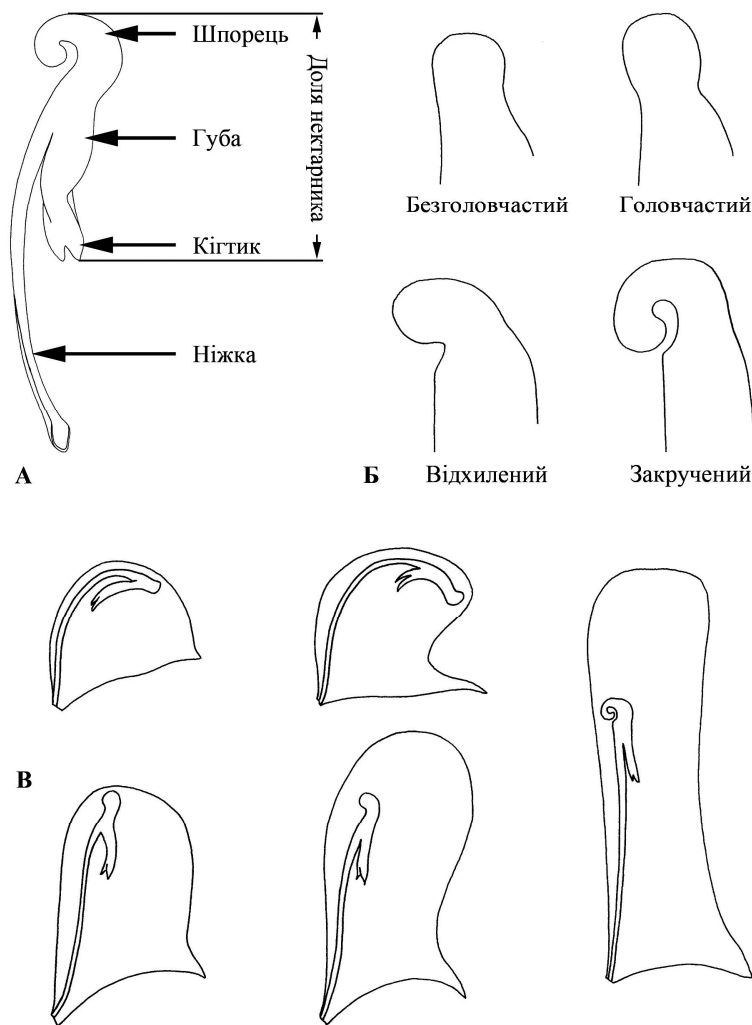


Рис. 7. Нектарники: А – загальний вигляд та будова, Б – основні типи шпорців, В – характер розміщення у шоломі.

Тичинки складаються з тичинкової нитки та пари пиляків, які повністю прикріплені до неї у районі в'язальця таким чином, що не можуть хитатися (рис. 8А). Надв'язальце відсутнє. Кожний з пиляків має по парі тек. Тичинкова нитка має виражені дві ділянки – розширену стрічкоподібну при основі та нитчасту верхню. Поблизу переходу у нитчасту ділянку вона може мати пару рогоподібних виростів, а сам перехід бути різким або ж поступовим. Зокрема, часто для тичинок розташованих проксимальніше, характерні тичинкові нитки з вираженою широкою нижньою частиною та рогоподібними виростами, в той час як тичинки, що розміщуються дистальніше, характеризуються лише ледь розширеною основою, яка

плавно звужується доверху. Таким чином, у відцентровому напрямку у тичинок спочатку зникають рогоподібні вирости, а потім поступово згладжується перехід між нижньою та верхньою ділянками та звужується сама нижня стрічкоподібна ділянка (рис. 8Б). Тичинкові нитки можуть бути опушеними на рівні верхньої нитчастої ділянки.

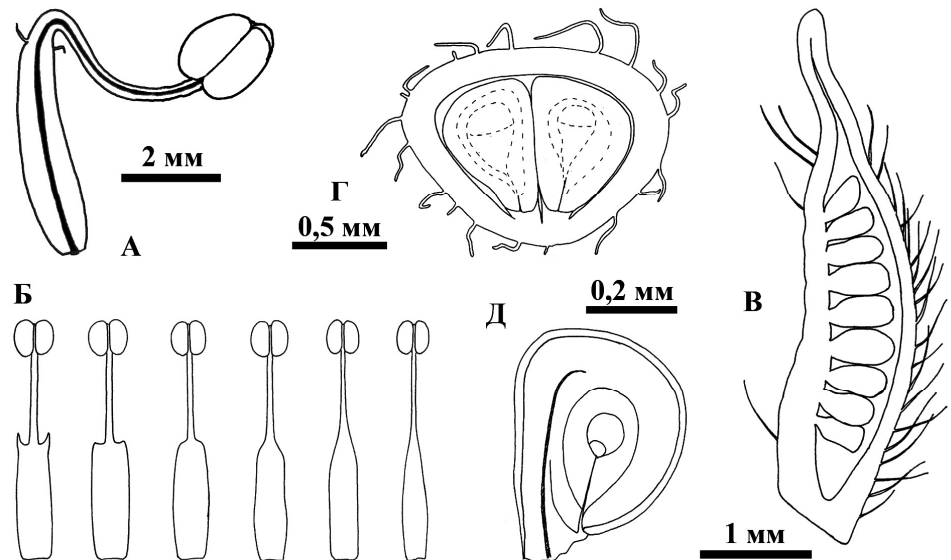


Рис. 8. Тичинка та плодолисток: А – загальний вигляд тичинки, Б – перехідний ряд тичинкових ниток, В – повздовжній переріз плодолистка, Г – поперечний переріз плодолистка, Д – насінневий зачаток.

Гінецей представлений трьома або п'ятьма вільними плодолистками, що незалежно кріпляться своїми основами до дещо випуклого квітколожа (рис. 5). Ці плодолистки мають пляшкоподібну форму з вираженими зав'яззю та стовпчиком, натомість приймочка не виражена і є ледь розширеним закінченням стовпчика. Часто, що характерно для представників роду загалом [44], плодолистки мають неповністю замкнуті вентральні шви. Плодолистки містять від 12 до 20 анатропних насінних зачатків, що розташовуються в два ряди вздовж вентрального шва (рис. 8В-Д). Таким чином, плацентація є типовою центрально-кутовою. Плодолистки можуть мати опушення різного характеру, або ж залишатися голими, що також використовується як діагностична ознака [35].

Загальна анатомічна організація

Осьові вегетативні органи. Вегетативні осьові органи у аконітів представлені такими морфоструктурами, як стебло, квітконос та квітконіжка. Для цих органів властива значною мірою подібна анатомо-топографічна організація

тканин, що дозволяє розглядати їх як аналогічні структури, які проте відрізняються функціонально.

Вегетативні осові органи вкриті одношаровою епідермою, яка представлена основними клітинами та продиховими клітинами аномоцитного типу (рис. 9; рис. 10Є). Часто тут також трапляються волоски (трихоми) різного типу. Під шаром епідерми розташовується шар гіподерми, представленої коленхіматизованими клітинами, подібними за обрисами до епідермальних [25]. Глибше розміщується паренхіма, яка диференційована на зовнішнє кільце асиміляційної паренхіми (хлоренхіму), середнє кільце здерев'янілої основної паренхіми та внутрішнє кільце тонкостінної паренхіми серцевини. Кільце основної паренхіми у свою чергу також може бути більш-менш виразно диференційованим на зовнішній шар дрібноклітинної та внутрішній шар – крупноклітинної паренхіми. Інколи, коли здерев'яніння є незначним, диференціація на шари у паренхімі не простежується, що характерно для верхніх ділянок стебла, квітконосів та квітконіжок (рис. 9А, Б).

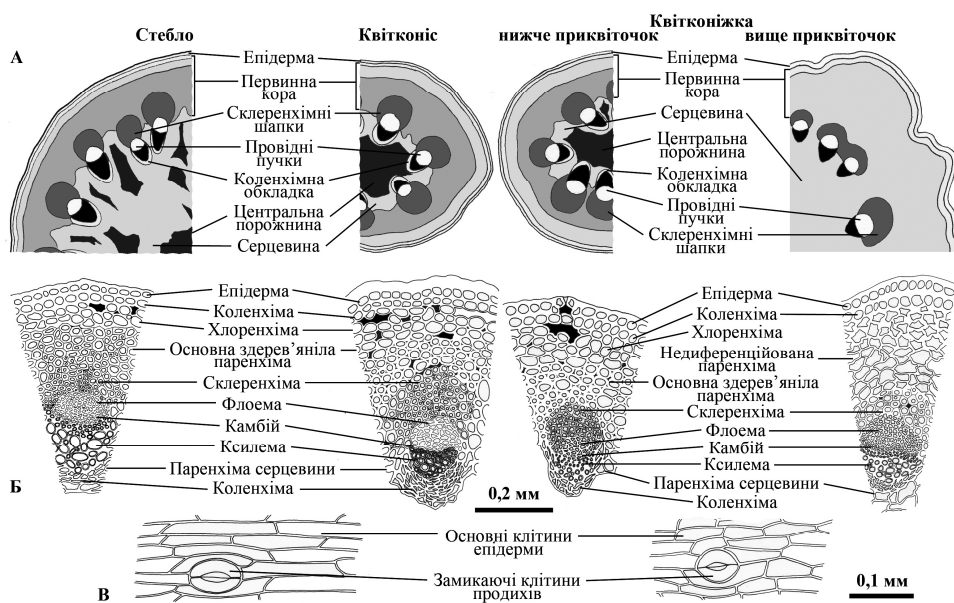


Рис. 9. Анатомічна організація осових вегетативних органів: А – топографія тканин, Б – фрагменти поперечних зрізів, В – рисунок епідермальних клітин.

У товщу паренхіми занурені відкриті колатеральні провідні пучки, що розташовуються радіально, переважно в одному колі. Міжпучковий камбій завжди відсутній. Число провідних пучків також є різним як для різних екземплярів, так і для різних рівнів цих осових органів одного екземпляра. Провідні пучки супроводжуються тяжами механічних тканин, які можуть бути виражені різною мірою або взагалі відсутні. Зі сторони флоєми провідні пучки супроводжуються склеренхімними волокнами, які на поперечному зрізі виглядають як групи

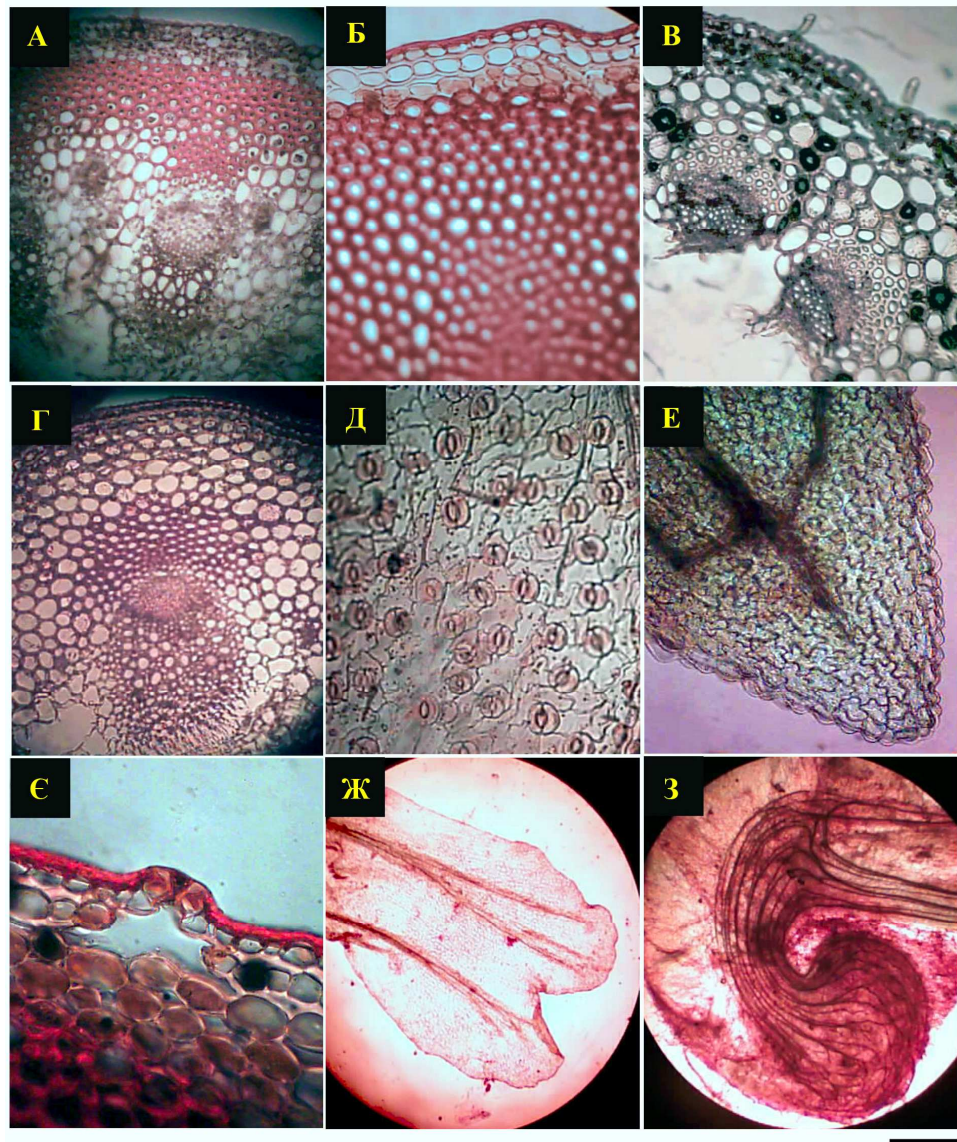


Рис. 10. Анатомічна організація деяких частин надземного пагона аконітів: А,Б – поперечний зріз стебла, В – поперечний зріз квітконіжки, Г – поперечний зріз черешка, Д – епідерма листка, Е – кінчик приквіточки, Є – будова продихового апарату епідерми стебла, Ж – кігтики нектарника, З – шпорець нектарника. Ціна поділки для А-Е становить 0,1 мм, для Є – 0,05 мм, для Ж та З – 0,8 мм.

товстостінних тісно прилягаючих клітин багатокутних обрисів, що спонукає називати їх склеренхімними "шапками" [25]. Склеренхімні "шапки" переважно щільно прилягають до флоєми провідних пучків, однак інколи можуть бути

відмежовані одним або кількома шарами паренхімних клітин. Натомість зі сторони флоєми провідні пучки супроводжуються групами дрібних коленхіматизованих клітин – коленхімними тяжами, які завжди щільно прилягають до них. До всього, слід розрізняти коленхіму, що формує гіподерму та коленхіму, котра супроводжує провідні пучки, оскільки вони мають різну природу, на чому наголошувала ще К. Есау [28]. В центрі вегетативні осьові органи аконітів можуть бути або заповнені тонкостінною паренхімою, або ж містити порожнину, яка поступово зменшується у розмірах в акропетальному напрямку аж до повного зникнення в апікальних його ділянках (рис. 10А-В).

Таким чином, аналізуючи анатомо-морфологічну організацію цих органів (рис. 9А), можна виділити наступні ділянки – покривну тканину, первинну кору та центральний циліндр. Їхня покривна тканина, як вже зазначалося, представлена одношаровою епідермою. Первинна кора представлена одношаровою коленхімою (гіподермою), хлоренхімою та основною паренхімою. Перицикл у аконітів відсутній, тому центральний циліндр представлений лише провідним циліндром пучкового типу (еустелою) та серцевиною, яка формується суцільною паренхімою або ж містить центральну порожнину.

Неосьові вегетативні органи. Неосьові вегетативні органи у аконітів представлені листками, приквітками (брактеями) та приквіточками (брактеолями). Неосьові вегетативні органи вкриті також одношаровою епідермою, складеною з основних клітин різноманітної будови, продихів та трихом. Слід зауважити, що трихоми характерні переважно для абаксимальної поверхні, в той час як на адаксіальній трапляються зрідка. Натомість продихи присутні виключно на абаксимальній поверхні і не трапляються на адаксіальній (рис. 11; рис. 10Д).

Організація внутрішніх тканин різних неосьових вегетативних органів дещо відмінна, тому її слід розглянути на прикладі окремих морфоструктур. Зокрема, для типових вегетативних листків та для приквіток на нижніх рівнях суцвіття властива диференціація на листову пластинку та черешок. В той час як приквітки вищих рівнів суцвіття та всі приквіточки є сидячими і досить примітивно зорганізованими морфоструктурами. Таким чином, приквітки формують перехідну ланку в анатомо-морфологічній організації від складно зорганізованих типових вегетативних листків до примітивно зорганізованих приквіточок.

Черешки під шаром епідерми можуть містити суцільний або ж переривчастий шар коленхіматизованих клітин (рис. 11А, Б; рис. 10Г). У випадку, якщо коленхіма не утворює суцільного кільця, вона розташовується лише по кутах черешків, де може бути представлена кількома (не більше трьох) шарами. Глибше розташовується паренхіма, котра не диференційована на асиміляційну і основну і є значною мірою гомогенною. В тканину паренхіми занурені відкриті провідні пучки колатерального типу. В середній частині черешків провідні пучки переважно розташовані радіально в одному колі. Міжпучковий камбій відсутній. За кільцем провідних пучків розміщується паренхіма, котра не відрізняється від розташованої ззовні і продовжує її. В центрі черешка може міститися центральна порожнина. У такому випадку анатомо-топографічна організація черешків значною мірою подібна до такої у осьових вегетативних органів і логічно продовжує її. Зокрема, у такому випадку тут також можна виокремити покривні тканини, первинну кору, яка також представлена коленхімою та паренхімою, та центральний циліндр, який представлений еустелою та

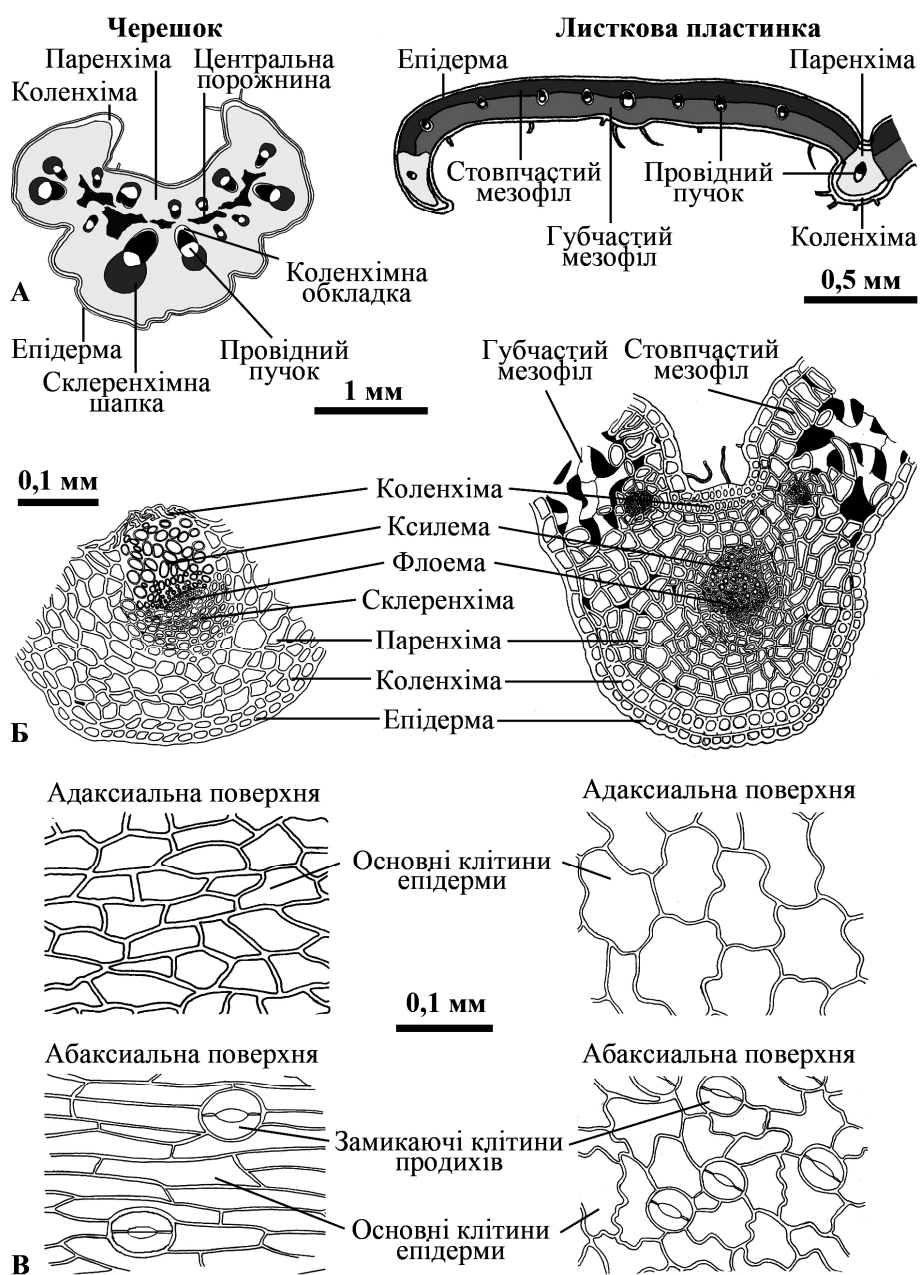


Рис. 11. Анатомічна організація листка: А – топографія тканин, Б – фрагменти поперечних зрізів, В – рисунок епідермальних клітин.

серцевиною. Однак така анатомічна організація характерна не для всіх черешків та не для всіх їх ділянок. Зокрема, у черешків з вищих рівнів пагона провідні пучки зорієнтовані ксилемою до їх адаксиальної поверхні і розташовані рядно, а центральна порожнина відсутня взагалі. У такому випадку топографія тканин черешка значно відрізняється від такої, скажімо, у квітконосі. Детальніше анатомічна організація черешків аконітів та структура їх провідної системи зокрема обговорюватимуться в наступних публікаціях, оскільки тут є багато дискусійних моментів.

Анатомічна організація листової пластинки така, як у мезофітів в цілому (рис. 11А). Під верхньою епідермою розташовується шар стовпчастого мезофілу, клітини якого значно видовжені перпендикулярно до площини листової пластинки. Стовпчастий мезофіл межує з кількома (переважно не більше чотирьох) шарами губчастого, клітини якого мають складну амебоїдну форму і утворюють великі міжклітинні проміжки. На межі між стовпчастим та губчастим мезофілом розташовуються колатеральні провідні пучки, які дуже рідко, переважно лише у випадку крупних жилок, є відкритими. Малі провідні пучки закриті й оточені лише шаром дрібних паренхімних клітин. Натомість великі провідні пучки оточені паренхімою, котра займає весь проміжок між поверхнями листової пластинки, не лишаючи місця мезофілу. Окрім того, на радіусах таких пучків, під епідермою розміщується коленхіма, котра може бути представлена як одним, так і кількома шарами клітин. Інколи найкрупніші з провідних пучків листової пластинки супроводжуються клітинами механічної обкладки – склеренхімним тяжем зі сторони флоєми та коленхімним тяжем зі сторони ксилеми. Проте ці механічні тканини переважно слабо виражені і трапляються лише при основі листової пластинки, що дозволяє стверджувати про їх залишковий характер. Групи коленхімних клітин також зосереджені по краях листової пластинки. Разом із субепідермальною коленхімою на радіусах великих провідних пучків вони є продовженням гіподерми черешка.

Пластинки приквіток верхніх рівнів пагона та приквіточок, як вже згадувалося, мають доволі примітивну організацію. Під одношаровою епідермою, клітини якої переважно значно дрібніші, ніж аналогічні на листових пластинках, розміщується всього кілька шарів недиференційованої паренхіми. У цю паренхіму занурені дрібні закриті колатеральні провідні пучки без жодних механічних тяжів. Часто провідна система цих морфоструктур взагалі представлена єдиним провідним пучком, котрий проходить через середину пластинки і сліпо закінчується поблизу її кінця (рис. 10Е).

Квітка. Квітка у аконітів – одна з найскладніше зорганізованих морфоструктур, особливості будови якої часто визначають місце виду у системі роду. Однак, анатомічна організація квітки, на відміну від морфологічної, є досить примітивною. Серед особливостей анатомічної будови окремих частин квітки слід наголосити на наступних. Листочки оцвіттини на обидвох поверхнях вкриті звивистою епідермою (рис. 12Б). На адаксиальній поверхні, крім основних клітин епідерми, можуть траплятися трихоми різного типу. Натомість на абаксиальній поверхні, крім основних клітин епідерми та трихом, присутні поодинокі продихи аномоцитного типу. Густина розміщення продихів та трихом залежить як від виду, так і від особливостей окремого екземпляру, а також змінюється в межах окремих листочків оцвіттини. Зокрема, якщо характер опушення абаксиальної поверхні має систематичне значення і є більш-менш сталою ознакою для всіх листочків оцвіттини конкретного виду, то характер опушення адаксиальної поверхні не має жодного

систематичного значення і може відрізнятися у різних особин. Цікавим є факт, що на адаксиальній поверхні бічних, а також одного або обидвох нижніх листочків оцвітини, часто присутня група довгих нитчастих волосків, що у бутоні огортають тичинки та плодолистки.

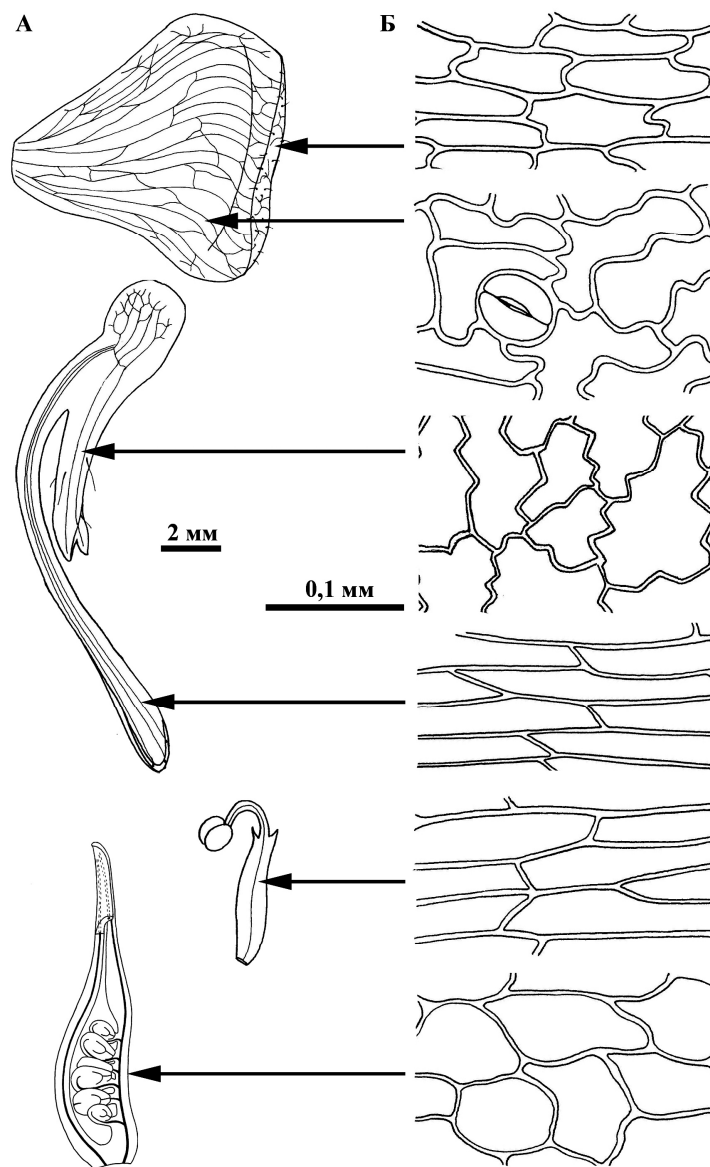


Рис. 12. Анатомічна організація квітки: А – структура провідної системи, Б – рисунок епідермальних клітин.

При основі листочки оцвітини живляться переважно п'ятьма провідними пучками, проте інколи їх лише три (рис. 12А). В такому випадку ці три провідні пучки деякий час продовжуються паралельно, але незабаром бічні з них розгалужуються. Провідна система листочків оцвітини представлена більш-менш розгалуженою сіткою відкритого типу. Відповідно до малих розмірів нижніх листочків оцвітини і їх провідна система має простішу побудову, а її сітка менше розгалужена.

Нижки нектарників вкриті продовгастими епідермальними клітинами, натомість тіло нектарника – клітинами неправильної форми, які можуть мати дуже звивисті стінки (рис. 12Б). Продихи тут відсутні. Окрім основних клітин епідерми як на ніжці нектарника, так і на його долі можуть траплятися нитчасті волоски. Нектарники при основі живляться трьома провідними пучками, що незалежно продовжуються у ніжці і анастомозують лише увійшовши в губу (рис. 12А). В цьому місці вони галузяться, формуючи два відгалуження вниз, до кігтиків та три вверх – в сторону шпорця (рис. 10Ж, 3). У шпорці провідні пучки інтенсивно галузяться та анастомозують, формуючи розгалужену сітку, яка власне і живить залозисті тканини нектарника.

Стамінодії аконітів позбавлені власної провідної системи і утворені лише парою шарів епідермальних клітин неправильної форми, подібних за обрисами до епідермальних клітин, що вкривають плодолистки. Продихи тут відсутні, хоча інколи, у дуже рідких випадках, на найбільших зі стамінодіїв можуть траплятися одна-дві трихоми.

Епідерма тичинкових ниток представлена витягнутими вздовж їх осі або веретеноподібними основними клітинами (рис. 12Б). Інколи тут також трапляються трихоми того чи іншого типу. Продихи відсутні. Живляться тичинки одним провідним пучком, котрий, не галузячись, продовжується у в'язальце, де сліпо закінчується (рис. 12А).

Плодолистки вкриті епідермою, основні клітини якої мають неправильні обриси (рис. 12Б). Окрім основних клітин тут також може траплятися опушення того чи іншого характеру, що також використовується у систематиці. Провідна система плодолистків є примітивною і представлена однією дорзальною жилкою та двома вентральними. Вентральні жилки живлять насінневі зачатки, а дорзальна продовжується у стовпчик, де сліпо закінчується поблизу приймочки (рис. 12А).

Трихоми. Як вже зазначалося, для аконітів характерна присутність трихом різного типу на певних ділянках тіла. Зокрема, на основі характеру опушення тих чи інших частин аконітів та комбінації ознак опушення з іншими морфологічними ознаками побудовано більшість сучасних таксономічних систем [31, 35]. Це підкреслює виняткове значення цієї ознаки і спонукає зупинитися на ній детальніше.

Для досліджених аконітів характерні прості одноклітинні волоски шести основних типів. Перший тип представлений незалозистими, гачкувато загнутими, відносно короткими (довжиною близько 0,3 мм) трихомами з шерхатою поверхнею (рис. 13А). Такі трихоми вкривають черешки, а також трапляються на листових пластинках усіх аконітів. Також у деяких видів такі трихоми вкривають стебло, квітконос, квітконіжки, приквіточки та трапляються на абаксильній поверхні листочків оцвітини. Рідше, скорше як виняток, вони можуть траплятися на тичинкових нитках та стамінодіях, зокрема у *A. degenii*, інколи – на плодолистках

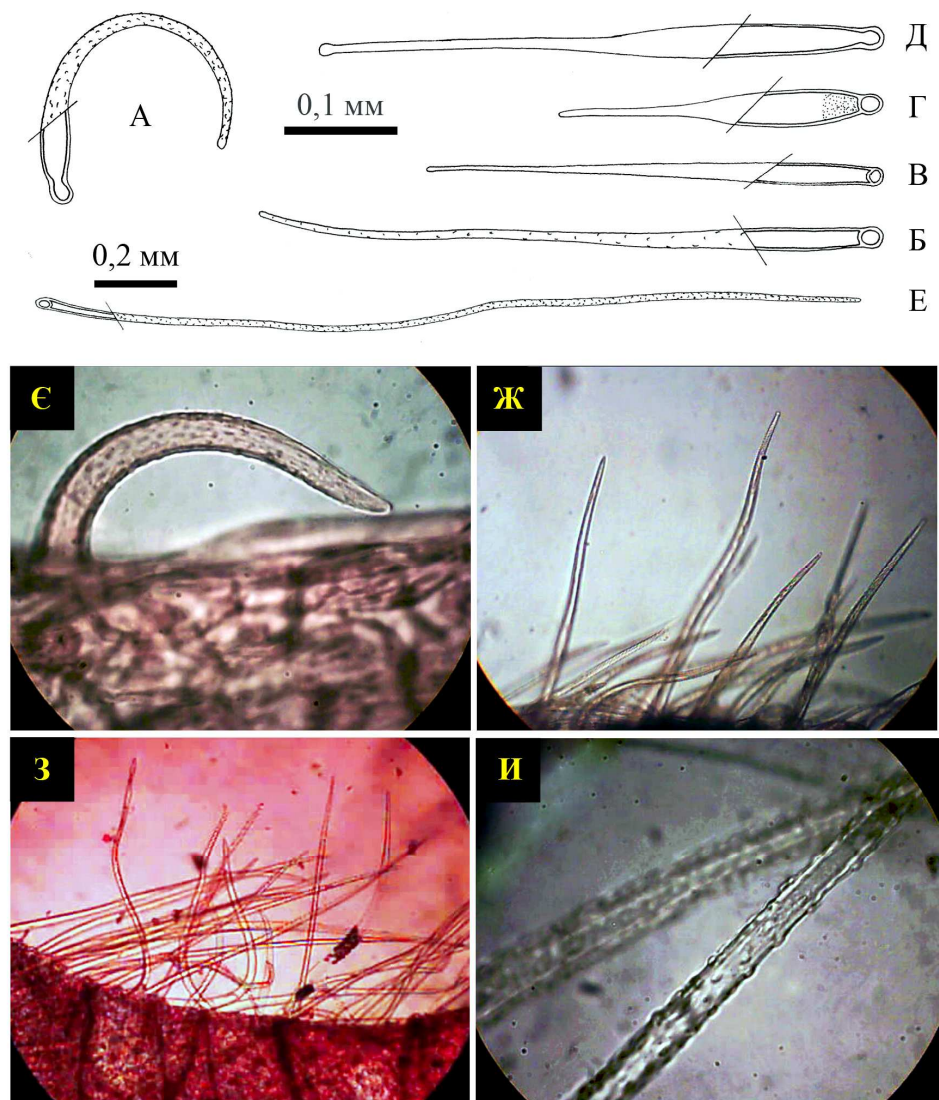


Рис. 13. Типи трихом: А – незалозистий гачкуватий волосок з шерехатою поверхнею; Б – короткий незалозистий прямий волосок з шерехатою поверхнею; В – короткий незалозистий прямий волосок з гладкою поверхнею; Г – короткий залозистий волосок; Д – довгий залозистий волосок; Е – довгий незалозистий нитчастий волосок з шерехатою поверхнею; Є – гачкуватий волосок з абаксальної поверхні листочка оцвітини; Ж – короткі незалозисті прямі волоски плодолистка; З – нитчасті волоски з адаксиальної поверхні листочків оцвітини; И – текстура поверхні нитчастого волоска. Ціна поділки для Є та Ж становить 0,2 мм, для З – 0,07 мм, для И – 0,05 мм.

A. firmum. Другий тип – це незалозисті, прямі, відносно короткі (довжиною близько 0,3-0,5 мм) трихоми з шерехатою поверхнею (рис. 13Б). Таке опушення часто характерне для тичинкових ниток, плодолистків та квітконіжок, рідше – для листочків оцвіттини. Трихоми другого типу часто трапляються разом з трихомами третього типу – незалозистими, прямими, також короткими, але з гладкою поверхнею (рис. 13В). Однак, останні в більшості випадків також характерні для адаксиальної поверхні листочків оцвіттини та для нектарників. Трихоми другого і третього типів мають голкоподібні обриси і часто загострений або ж ледь розширений кінчик. До четвертого типу належать довгі (довжиною від 1,5-2 мм), прямі або дещо загнуті, незалозисті трихоми з більш-менш шерехатою поверхнею (рис. 13Г). Ниткоподібні трихоми четвертого типу характерні виключно для бічних листочків оцвіттини і трапляються на їх адаксиальній поверхні, де формують щільне сплетіння. Ці волоски огортають у бутоні тичинки та плодолистки і, ймовірно, виконують захисну функцію, запобігаючи механічному пошкодженню генеративних частин квітки. Окрім вищезгаданих незалозистих трихом, у аконітів, зокрема на плодолистках, зовнішній поверхні листочків оцвіттини, квітконіжках та приквіточках часто трапляються і залозисті прості одноклітинні волоски, які мають більш-менш виразне розширення основи з зернистим наповненням і кулястий кінчик. Під мікроскопом такі трихоми виразно відрізняються від решти завдяки характерному заломлюванню світла за зміни фокусної відстані. Таким чином, до п'ятого типу належать короткі (завдовжки близько 0,3 мм), прямі, залозисті волоски з гладкою поверхнею (рис. 13Д), а до шостого – довгі (довжиною від 0,5 мм) залозисті волоски, також з більш-менш гладкою поверхнею (рис. 13Е).

Окрім вищезгаданих типів трихом, можна виокремити кілька типів за характером їх розміщення. Зокрема, трихоми можуть розташовуватися поодинокі, або ж повністю густо вкривати певну частину тіла рослини. Також часто вони можуть або більш-менш щільно прилягати до поверхні рослини, або ж бути відстовбурченими. Однак, слід зауважити, що короткі волоски, котрі щільно прилягають до плодолистків, дуже часто під час дозрівання насіння видовжуються і дещо закручуються, відстовбурчуючись від їх поверхні. До того ж, різні частини тіла рослини можуть мати різне опушення, бути голими, опушеними незалозистими або залозистими трихомами, або навіть мати змішане залозисте та незалозисте опушення.

Обговорення результатів досліджень

Отже, як морфологічна, так і анатомічна організація надземного пагона досліджених видів виявляють високий ступінь подібності, що, у свою чергу, дозволяє говорити про монофілетичну єдність цієї групи з одної сторони і ускладнює задачу виявлення ознак систематичної вагомості – з іншої.

За своєю морфологічною організацією аконіти Східних Карпат є типовими багаторічними травами. Питання щодо морфотипів у роді *Aconitum* піднімалося неодноразово різними авторами. Одним з перших на це питання звернув увагу В.М. Ворошилов, а пізніше до нього повернулися Т.І. Серебрякова з Н.О. Полинцевою [22]. Згадані дослідження дали підставу для низки наступних публікацій, серед яких слід згадати праці Р.П. Барикіної [3] та О.І. Литвиненко [10], основні ідеї яких узагальнила С.М. Зиман [7], а пізніше перейняли й інші дослідники

[21]. У цих працях автори пропонують можливі шляхи морфогенезу та еволюції життєвих форм представників роду і чимале значення надають організації їх підземної частини. Зокрема, С.М. Зиман [6] припускає існування п'яти основних життєвих форм та трьох біоморфологічних груп, які на її думку, не цілком відповідають таксономічним підрозділам. Враховуючи, що виокремлення вищезгаданих морфотипів не в останню чергу ґрунтується на морфології підземних органів та онтогенезі цих рослин, це хоча й дозволяє краще зрозуміти еволюцію роду та його сучасну структуру, проте є проблематичним для поточного використання при визначенні конкретних особин. Часто дослідник не має повноцінного гербарного зразка, або ж працює з живими екземплярами у полі і тому важко уявити, що для їх визначення необхідно знищити часто рідкісні види. Водночас наші спостереження дозволяють виокремити три основні морфотипи надземного пагона аконітів Східних Карпат: а) з безрозетковим ортотропним вкороченим, б) з безрозетковим ортотропним видовженим та в) з напіврозетковим плагіотропним видовженим пагоном. Ці морфотипи є функціонально обумовленими, виражаються через приуроченість певних груп аконітів до децю відмінних умов існування і є доволі стабільною ознакою, хоча і мають певну амплітуду мінливості. Окрім того, вони певною мірою відповідають основним таксономічним підрозділам сучасної системи роду [35], що дозволяє використовувати їх як діагностичну ознаку. Зокрема, перший тип характерний для представників секції *Aconitum*, другий – для представників інших двох секцій – *Acomarum* та *Cammarum*, підроду *Aconitum*. Натомість третій морфотип характеризує цілий підрід *Lycostomum*. Логічно було би виокремити в окремий морфотип представників третього підроду *Anthora*. Проте, зважаючи на недостатню кількість матеріалу та недостатню дослідженість його представників, які є доволі рідкісними видами, ми наразі схильні відносити їх до першого морфотипу.

Щодо еволюції життєвих форм у роді *Aconitum*, то ми схиляємося до точки зору С.М. Зиман [6, 7], яка розглядає напіврозеткову організацію надземного пагона та наявність партикулюючого кореневища як примітивні ознаки по відношенню до безрозеткового надземного пагона та бульб. Проте суперечливим виглядає віднесення згаданим автором таких ознак квітки як високий шолом і спіральний тип шпорця нектарника до просунутих, оскільки саме ці ознаки організації квітки трапляються у представників з напіврозетковим пагоном та кореневищем. Таким чином, на нашу думку, для розв'язання цієї суперечності необхідні подальші дослідження.

Окрім загальної морфологічної організації пагона, як вже зазначалося, неабиякої уваги заслуговує будова квітки аконітів, адже саме тут можна віднайти низку ознак, що використовуються у систематиці роду загалом [31]. Попри те, що в межах роду квітка є досить варіабельною структурою, і навіть в межах виду вона виявляє значну мінливість залежно від дії різних факторів, тим не менш, комплексне використання ознак її морфології дозволяє виділяти таксони субвидового та нижчих рангів. Зокрема, особливої уваги заслуговують наступні ознаки: форма шолому, форма шпорця нектарника, рівень розміщення приквіточок, а також характер опушення різних частин квітки. Тому дивно виглядає ситуація, що вітчизняні дослідники та дослідники з пострадянського простору довгий час не надавали належної уваги вивченню морфології квітки аконітів. Натомість неабиякого значення надавалось цим ознакам дослідниками Західної Європи. Зокрема, тут слід згадати фундаментальні

праці Е. Гетца [29] та В. Сайтца [41]. Саме у цих працях вперше автори комплексно проаналізували деякі морфологічні ознаки організації квітки аконітів та сформулювали основні положення її аналізу, що у подальшому лягло в основу систематичних досліджень і було прийнято сучасними систематиками. Зокрема ці автори запропонували використовувати індекс висоти шолому та характер опушення різних частин квітки для виокремлення певних таксонів.

Торкаючись питання опушення тіла аконітів, слід зазначити, що на його винятковому значенні для систематики роду неодноразово наголошували такі видатні дослідники як Ю. Кадота [31], В. Мюхер [37], Й. Мітка та В. Штармюлер [34]. Однак, при опрацюванні згаданих публікацій, особливо у неспеціаліста з цієї групи, не може не виникнути низки запитань. Зокрема, ці дослідники вслід за Е. Гетцом [29] розрізняють три основні типи волосків: залозистий з гладкими стінками, незалозистий прямий, голкоподібний з шерехатою поверхнею та незалозистий, гачкоподібно загнутий, також з шерехатою поверхнею. Відповідно, ці дослідники розрізняють три основні типи опушення, які використовують у своїх таксономічних дослідженнях: незалозисте, залозисте та змішане. Зокрема, Й. Мітка у своїй підсумковій монографії [35] на початку згадує, що для аналізу таксонів він розрізняв ці три типи опушення, перший з яких традиційно називає "pubescentia-type", другий – "pilosa-type", залишаючи третій без назви. Проте далі у тексті він неодноразово для визначення типу опушення (зокрема для *A. xnanum* (Baumg.) Simonk та *A. firmum* n. subsp. *zapalowiczii* Starmühl. in Starmühl & Mitka) вживає термін "glandular pubescent", що може ввести в оману, оскільки не зрозуміло який з вище згаданих типів мається на увазі. Подібним чином Ю. Кадота у статті 1981 року [31] використовує для своїх таксономічних досліджень три вищезгадані типи трихом та три типи опушення квітконіжок. Цікавим є те, що перший тип опушення він визначає як тип **c** (тип "strigose"), який характеризується присутністю виключно гачкуватих незалозистих трихом. Другим типом **v** (тип "vilose") визначає опушення, яке складається з прямих прилеглих волосків з домішками поодиноких залозистих, але число останніх при основі квітконіжки стає значним. Третім типом **m** (тип "mixed") визначає змішаний тип опушення. Як бачимо, тут автор не наголошує на структурі поверхні самих волосків, проте у подальшому [32] він вже вирізняє 5 основних типів волосків: а) незалозисті гачкуваті з шерехатою поверхнею, б) незалозисті голкоподібні з шерехатою поверхнею, в) незалозисті голкоподібні з гладкою поверхнею; г) довгі незалозисті ниткоподібні з адаксиальною поверхнею листочків оцвіттини; д) залозисті з гладкою поверхнею. Таким чином, Ю. Кадота не наводить для своїх досліджень довгих нитчастих волосків з шерехатою поверхнею, однак натомість описує з гладкою, а також не розрізняє коротких і довгих залозистих волосків. На нашу думку, останні необхідно розрізняти, оскільки саме короткі залозисті волоски формують вищезгаданий тип "glandular pubescent", в той час як довгі – "glandular pilose", про які згадує Й. Мітка. Виходячи з цього, можна припустити існування семи основних типів волосків у аконітів: шести представлених нами та типу незалозистих нитчастих волосків з гладкою поверхнею, який наводить Ю. Кадота.

Питання опушення аконітів також розглядають К. Алеїкутті та Дж. Інамдар [27], проте їх дослідження охоплюють 119 видів порядку Ranales, з яких лише один – це *A. delphinifolium* DC. Тому вони лише визначають, що для аконітів характерні

прості одноклітинні незалозисті волоски. Подібно, С. Хут [30] у своїх філогенетичних дослідженнях родини Ranunculaceae згадує лише *A. volubille* Koelle, для якого визначає характерним наявність лише трихом з розширеною основою та кінчиком (на нашу думку залозистих). Ні у першому, ані у другому випадку автори не зазначають з яких саме ділянок рослин вони відбирали проби та виготовляли препарати. Ще одна спроба описати різноманіття трихом зроблена в анатомічному атласі О.О. Нікітіна та І.О. Панкової [11]. Ці автори розрізняють чотири основні типи волосків: а) прямі, б) кігтеподібно зігнуті, в) дуже звужені до верхівки з ледь роздутим кінчиком і золотистим вмістом, г) маленькі балоноподібні. Перші три типи спостерігалися у досліджених нами видів, в той час як четвертий тип трихом нам не траплявся і тому потребує уточнення. Третій тип відповідає типовим залозистим волоскам. Звісно, ці праці не відображають усього різноманіття опушення аконітів.

Морфологічна організація квітки аконітів традиційно викликає найбільше дискусій, оскільки виявляє широкий спектр варіабельності [43]. Проте саме тут приховане безцінне джерело таксономічної інформації, яке на сьогоднішній день є чи не єдиним достовірним [32, 35, 36, 42]. Саме високий рівень варіабельності ознак опушення різних частин квітки та форми її шолому в комплексі з сучасною концепцією морфолого-географічного виду дозволяють їх результативно використовувати [35]. В основі виокремлення таксонів різних рівнів у роді *Aconitum* від самого початку була закладена ця варіабельність. Достатньо згадати хоча б роботи Г. Райхенбаха [39, 40], який успішно використовував ознаки квітки для розмежування видів. Хоча наявність багатьох перехідних форм між більшістю ознак та присутність значного числа гібридів ускладнювали, і надалі ускладнюють, роботу таксономів, проте, за умов застосування сучасних методик таксономії та комплексного підходу, це питання більше не виглядає неможливим для вирішення.

Продовжуючи тему морфологічної організації квітки, слід зауважити, що надзвичайно цікавою у цьому плані є робота К. Косуги і М. Тамури [33]. Автори, на основі досліджень будови та онтогенезу нектарників аконітів, виокремлюють шість основних їх типів. А також пропонують використовувати ці структурні типи як таксономічну ознаку, яка, на наш погляд, заслуговує неабиякої уваги, хоча і вимагає спеціальних навиків та обладнання для аналізу. Вивчення структурних типів нектарників аконітів Східних Карпат є перспективною темою для подальших досліджень, яка не повинна залишитися поза увагою дослідників.

Зупинятися детально на структурі суцвіття аконітів немає потреби, оскільки попередні результати досліджень представлені нами в іншій публікації [14], а для узагальнень необхідно вивчити її на більшому видовому матеріалі. Слід лише зауважити, що сама структура суцвіття, хоча і не виявляє особливої складності, проте змінюється у представників одного виду залежно як від гіпсометричного рівня розташування локалітету, так і від віку конкретної особини. Морфологію суцвіття аконітів досліджувала також Т.В. Кузнецова [8], яка охарактеризувала його як складну закриту китицю, складену з відкритих брактеозних китиць. З цим визначенням можна цілком погодитися з врахуванням зауважень щодо згаданих особливостей, оскільки, скажімо, у молодій генеративної рослини з альпійського поясу суцвіття представлене малоквітковою простою відкритою фрондо-брактеозною китицею з вкороченими міжвузлями, яка, фактично, відповідає лише одній флоральній одиниці Т.В. Кузнецової.

Аналізуючи в загальному анатомічну організацію пагона, слід наголосити на тому, що і тут чимале значення має функціональна обумовленість тих чи інших ознак. Зокрема, чималу роль відіграє розташування механічних тканин та присутність центральної порожнини. Коленхімне кільце, що розташовується одразу під епідермою, надає пагону гнучкості, в той час, як присутність кільця здерев'янілої паренхіми та склеренхімних тяжів (які на поперечному зрізі мають вигляд "шапок" над провідними пучками) у глибших шарах надає пагону пружності. В комплексі ці тканини обумовлюють те, що пагін може бути якщо не виражено ортотропним, то, принаймні, відносно довгим і виноситися над рівнем трав'яного покриву. Такий морфофункціональний підхід до аналізу ознак будови тіла рослин не є новим і вже давно увійшов до класичних підручників з ботаніки [4], проте часто дослідники нехтують ним, забуваючи про фундаментальні принципи побудови живих організмів.

Анатомічна організація вегетативного тіла аконітів, як вже зазначалося, є доволі одноманітною і навряд чи може представляти інтерес для подальшого дослідження на описовому рівні. Тут складно знайти стабільні ознаки, які потенційно можна було б використати як систематичні, про що свого часу наголошувала С.М. Зиман [6]. А ті ознаки, які були запропоновані О.О. Нікітіним та І.О. Панковою [11] як характерні для певних секцій, на більшому масиві матеріалу не справдились. Зокрема, кутикулярні якореподібні заглиблення спостерігаються не лише у представників групи *Anthora*, а щільне прилягання склеренхімних "шапок" до флоєми властиве не всім представникам групи *Lycotum*. виправданим виглядає лише визнання систематично вагомим для представників групи *Lycotum* розмежування кільця здерев'янілої паренхіми на два шари – зовнішній з дрібних клітин і внутрішній – з крупніших. Загалом, усі досліджені види не виявили суттєвих відмінностей у своїй анатомії і подібні будовою до видів, вивчених раніше [1, 2, 9, 12, 13, 15, 16, 19, 38].

Деякий інтерес для вивчення становить структура провідної системи черешків аконітів, яка частково наведена у попередній нашій публікації [18]. Загалом, структуру провідної системи черешків типових асиміляційних листків можна віднести до радіального типу, в той час як черешки листків з рівня суцвіття відрізняються типово дорзовентральним типом провідної системи. Така поступова зміна структури провідної системи, поряд зі спрощенням загальної анатомічної та морфологічної організації в акропетальному напрямку, пояснюється типовим онтогенетичним ярусним диференціюванням, що деякою мірою також корелює з законом Заленського [23]. Тобто структура листка загалом є молодшою на вищих рівнях і, на нашу думку, відповідає примітивнішому рівню організації. Таким чином, не можна погодитися з С.А. Туманян [25] щодо таксономічного значення числа провідних пучків у черешку. Для різних рослин з різних регіонів і різного віку це число буде відмінним. Окрім того, важко уявити, що можна чітко стандартизувати листки цих рослин і порівнювати тотожні з них, оскільки часто у аконітів нижні стеблові листки відмирають. Також не можна погодитися і з позицією В.І. Тріфонові [24], яка визнає радіальний тип організації провідної системи черешків примітивним.

Розглядаючи питання васкулярної анатомії, слід зазначити, що провідну систему осевих вегетативних органів аконітів можна окреслити як типову еустелу, що в цілому є типовим для дводольних, проте властиве не всім представникам родини *Ranunculaceae* Juss. Нам не вдалося виявити жодних ознак нетипової організації

провідної системи, які дозволили б розглядати її як близьку до примітивної атакостели однодольних [11]. Однак, відсутність міжпучкового камбію, поряд з апокарпним гінецеєм, що складений з напіввідкритих плодолистків, свідчить про деяку примітивність представників роду *Aconitum*.

Натомість, цікавими та перспективними видаються деякі кількісні та метричні дослідження, зокрема дослідження мікроморфології епідерми листка [17]. Так, вдалося встановити, що такі показники, як розміри продихів та їхня частота розміщення, а також продиховий індекс хоча і не мають чіткої видової належності, проте дозволяють опосередковано розмежувати диплоїдні і тетраплоїдні види, а також певною мірою судити про гібридну природу того чи іншого з них. Звісно, ці показники частково варіюють, залежно від умов існування та відповідно до вже згаданого закону Заленського [23], проте при аналізі на великих вибірках все ж таки дозволяють робити ті чи інші висновки. Не менш перспективними і певною мірою дискусійними виглядають, на нашу думку, морфометричні дослідження з залученням значного числа ознак та видів, які дозволять встановити кореляційні зв'язки між окремими з них та виявити найбільш стабільні і, відповідно, таксономічно вагомі [31].

Висновки

В результаті проведених досліджень встановлено, що:

1) загальна анатомічна та морфологічна організація надземного пагона аконітів Східних Карпат виявляє високий ступень одноманітності, що дає підстави стверджувати про монофілію групи в цілому;

2) структура провідної системи, а також загальна анатомічна організація осових органів та черешків, значною мірою мають функціональну обумовленість;

3) для досліджених видів є властивими три основні морфотипи надземного пагона: безрозетковий ортотропний вкорочений, безрозетковий ортотропний видовжений та напіврозетковий плагіотропний видовжений;

4) для досліджених видів характерні шість основних типів трихом: гачкуваті незалозисті шерехаті, короткі голчасті і довгі нитчасті незалозисті шерехаті, короткі голчасті незалозисті гладкостінні, короткі та довгі залозисті;

5) слід очікувати, що комплексне використання ознак морфології квітки разом із результатами морфометричних досліджень, а також з урахуванням основних морфотипів надземного пагона аконітів, дозволять не лише уточнити структуру цього роду, але й краще оцінити його різноманіття.

1. Барыкина Р.П., Гулянян Т.А., Чубатова Н.В. Морфолого-анатомическое исследование некоторых представителей рода *Aconitum* L. секции *Lycoctonum* DC. в онтогенезе // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1976. – 81 (1). – С. 99-116.
2. Барыкина Р.П., Гулянян Т.А., Чубатова Н.В. Морфолого-анатомическое исследование некоторых представителей рода *Aconitum* L. секций *Aconitum* и *Anthora* DC. в онтогенезе // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1977. – 82 (1). – С. 132-148.
3. Барыкина Р.П., Гулянян Т.А., Чубатова Н.В. К вопросу о направлении эволюции жизненных форм в роде *Aconitum* L. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1977. – 82 (3). – С. 114-118.

4. Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Серебрякова Т.И. Ботаника. Анатомия и морфология растений / Учеб. пособие для студ. биол. спец. пед. ин-тов. – М.: Просвещение, 1978. – 480 с.
5. Ворошилов В.Н. Заметки по систематике видов аконита флоры СССР // Ботан. журн. – 1945. – 30 (3). – С. 125-143.
6. Зиман С.М. Порівняльна морфологія та філогенія роду *Aconitum* L. (родина Ranunculaceae Juss.) // Укр. бот. журн. – 1983. – 40 (2). – С. 112-117.
7. Зиман С.Н. Морфология и филогения семейства лютиковых. – К.: Наук. думка, 1985. – 248 с.
8. Кузнецова Т.В., Прякина Н.И., Яковлев Г.П. Соцветия. Морфологическая классификация. – С.-Пб: Хим.-фарм. ин-т, 1992. – 127 с.
9. Куклина Л.А. Сравнительная анатомия вегетативных органов растений семейства лютиковых // Бюлл. Глав. бот. сада. – 1961. – 42. – С. 66-75.
10. Литвиненко О.И. Морфогенез и эволюционные взаимоотношения жизненных форм некоторых видов рода *Aconitum* L. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1977. – 82 (4). – С. 68-77.
11. Никитин А.А., Панкова И.А. Анатомический атлас полезных и некоторых ядовитых растений. – Л.: Наука, 1982. – 768 с.
12. Новіков А.В. Особливості анатомічної будови надземного вегетативного пагона *Aconitum bucovinense* Zapał. (Ranunculaceae) // Біологія: від молекули до біосфери: матеріали III міжнар. конф. мол. наук., Харків, 18-21 лист. 2008. – С. 333-334.
13. Новіков А. Анатомічна та морфологічна організація квітки *Aconitum degenii* Gáyer (Ranunculaceae) // Молодь та поступ біології: V міжнар. наук. конф. студ. і аспір., Львів, 12-15 трав. 2009 р.: тези доп. – Львів, 2009. – С. 22-23.
14. Новіков А.В. Висотна обумовленість структури суцвіття *A. variegatum* L. (Ranunculaceae) // Природн. альманах. Серія біол. – 2009. – 12. – С. 147-156.
15. Новіков А.В. Особливості анатомо-морфологічної організації стебла *A. x cammarum* L. em. Fries (Ranunculaceae) // Вісник Київ. нац. ун-ту ім. Т. Шевченка / Інтрод. та збереж. рослин. Різноманіття. – 2009. – 27. – С. 121-122.
16. Новіков А.В. Порівняльна анатомія та морфологія надземного вегетативного пагона *Aconitum bucovinense* Zapał. та *Aconitum x gayeri* Starmühl. (Ranunculaceae) // Наук. зап. Держ. природознавч. музею. – 2009. – Вип. 25. – С. 219-230.
17. Новіков А.В. Метричні та кількісні дослідження продихів деяких представників роду *Aconitum* L. (Ranunculaceae) // Актуальні проблеми ботаніки та екології: Міжнар. конф. мол. вчених, Кременець, 11-15 серп. 2009 р.: тези доп. – Кременець, 2009. – С. 197-198.
18. Новіков А.В. Анатомічна організація черешків деяких видів роду *Aconitum* L. // Інтродукція, селекція та захист рослин: матеріали II міжнар. наук. конф., Донецьк, 6-8 жов. 2009. – Донецьк, 2009. – С. 135-140.
19. Новиков А.В. Сравнительная анатомия и морфология цветков *Aconitum bucovinense* Zapał. и *Aconitum x gayeri* Starmühl. (Ranunculaceae) // Молодые исследователи – ботанической науке 2009: материалы II междунар. науч.-практ. конф., Гомель, 24-25 сен. 2009. – Гомель, 2009. – С. 60-64.
20. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений / 4-е изд. перераб. и доп. – М.: Агропромиздат, 1988. – 271 с.
21. Прокопів А.І. Особливості структури і ритміка розвитку високогірних аконітів // Наук. вісн. УкрДЛТУ, Проблеми урбоєкології та фітомеліорації. – 2003. – 13 (5). – С. 351-355.
22. Серебрякова Т.И., Полинцева Н.А. Ритм развития побегов и эволюция жизненных форм в роде *Aconitum* L. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1974. – 79 (6). – С. 78-97.
23. Синнот Э. Морфогенез растений / под ред. И.Г. Серебрякова. – М.: Изд-во. иностр. лит-ры, 1963. – 604 с.
24. Трифонова В.И. Сравнительно-анатомическое исследование черешка некоторых представителей родов *Consolida* (DC.) S. F. Gray, *Aconitella* Spach, *Delphinium* L. и *Aconitum* L. (Ranunculaceae) // Ботан. журн. – 1977. – 62 (6). – С. 866-876.

25. Туманян С.А. Особенности анатомического строения стебля и листа у видов *Aconitum* L. // Бюлл. Глав. бот. сада. – 1965. – 59. – С. 59-66.
26. Флора Восточной Европы. Том X: Покрытосеменные. Двудольные / под ред. Н.Н. Цвелева. – СПб.: Мир и семья, 2001. – С. 55-66.
27. Aleykuty K.M., Inamdar J.A. Structure, ontogeny and classification of trichomes in Ranales // Fedd. Rep. – 1980. – 91 (1-2). – S. 95-108.
28. Esau K. Anatomia roślin. – Warszawa: PWRiL, 1973. – 860 s.
29. Götz E. Die *Aconitum variegatum*-Gruppe und ihre Bastarde in Europa // Fedd. Rep. – 1967. – 76 (1-2). – S. 1-62.
30. Hoot S.B. Phylogeny of the Ranunculaceae based on epidermal microcharacters and macromorphology // Syst. Bot. – 1991. – 16 (4). – P. 741-755.
31. Kadota Y. A taxonomic study of *Aconitum* (Ranunculaceae) of the Akaishi Mountain Range in Central Japan // Bull. Nat. Sci. Mus. Ser. B. – 1981. – 7 (3). – P. 91-114.
32. Kadota Y. A revision of *Aconitum* subgenus *Aconitum* (Ranunculaceae) of East Asia. – Utsunomiya: Sanwa Shoyaku Co. Ltd., 1987. – 284 p.
33. Kosuge K., Tamura M. Morphology of the petal in *Aconitum* // Bot. Mag. Tokyo. – 1988. – 101. – P. 223-237.
34. Mitka J., Starmühler W. Phenetic variability of *Aconitum lasiocarpum* (Rchb.) Gáyer (Ranunculaceae): extension of taxonomic and geographic borders // Acta Soc. bot. Poloniae. – 2000. – 69 (2). – P. 145-155.
35. Mitka J. The genus *Aconitum* L. (Ranunculaceae) in Poland and adjacent countries: A phenetic-geographic study. – Cracow: Inst. of Botany of the Jagellonian Un-ty, 2003. – 204 p.
36. Mitka J. *Aconitum moldavicum* Hacq. (Ranunculaceae) and its hybrids in the Carpathians and adjacent regions // Roczn. Bieszczadzkie. – 2008. – 16. – S. 233-252.
37. Mucher von W. Der bunte Eisenhut, *Aconitum variegatum* L. (Ranunculaceae), in der Steiermark // Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark. – 1991. – 121. – S. 195-198.
38. Novikoff A.V. The leaf blade anatomy of some aconites from the Eastern Carpathian Mountains // Біорізноманіття. Екологія. Адаптація. Еволюція: IV міжнар. конф. молодих вчених, Одеса, 16-19 вер. 2009: тези доп. – Одеса, 2009. – P. 54-55.
39. Reichenbach H.G.L. Übersicht der Gattung *Aconitum*. – Regensburg, 1819. – 84 s.
40. Reichenbach H.G.L. Flora germanica excursoria. – Leipzig: bei Friedrich Hofmeister, 1839-1840. – S. 125-140.
41. Seitz W. Die Taxonomie der *Aconitum napellus*-Gruppe in Europa // Fedd. Rep. – 1969. – 80 (1). – S. 1-76.
42. Starmühler W. Fortschritte in der Systematik der Gattung *Aconitum* in Siebenbürgen // Naturwissenschaftliche Forschungen über Siebenbürgen. Beitr. Geogr. Bot. Zool. Paläontol. / Begr. H. Heltmann, H. Killyen von. – Köln, Weimar, Wien: Böhlau Verlag, 2000. – S. 9-24.
43. Utelli A.-B., Roy B.A., Baltisberger M. Molecular and morphological analyses of European *Aconitum* species (Ranunculaceae) // Plant. Syst. Evol. – 2000. – 224. – P. 195-212.
44. Weberling F. Morphology of flowers and inflorescences / transl. R.J. Pankhurst. – Cambridge: Cambridge Un-ty Press, 1992. – 423 p.

Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів
novikoffav@gmail.com