

## МОРФОЛОГІЯ, АНАТОМІЯ І КЛІТИННА БІОЛОГІЯ РОСЛИН

УДК 57.017.6:581.143:582.374

### ОСОБЛИВОСТІ РОСТУ Й РОЗВИТКУ *EQUISETUM HUEMALE* L. В УКРАЇНІ

© 2019 р. Л. В. Войтенко, І. В. Косаківська

*Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного  
Національної академії наук України  
(Київ, Україна)*

Проаналізовані особливості росту й розвитку *Equisetum huemale* L. (хвоща зимуючого) – рівноспорової, багаторічної трав'янистої рослини з вічнозеленим феноритмотипом розвитку, спорадично поширеної в Україні. Досліджували репродуктивні пагони першого та вегетативні другого років розвитку з редукованими листками, стробіли та кореневища у фазах передвесняного пробудження, проростання репродуктивних пагонів, інтенсивного росту репродуктивних пагонів першого року розвитку, літньої та осінньої вегетації й зимового спокою. Рослинний матеріал збирали на експозиційній ділянці вищих спорових рослин Ботанічного саду Київського національного університету ім. Тараса Шевченка протягом 2014-2015 рр. Встановлено, що впродовж розвитку спорофіту (два роки) довжина кореневища була в межах одного порядку. Незначне збільшення спостерігалось при проростанні репродуктивних пагонів, тоді як зменшення зафіксоване під час вимушеного спокою. Натомість маса сирої речовини кореневища збільшувалась і досягала максимуму у фазі інтенсивного росту репродуктивних пагонів, а в подальшому залишалась практично без змін. Довжина і кількість міжвузлів та листків у різних типів пагонів впродовж росту та розвитку спорофіту змінювалася нерівномірно. Найбільший приріст довжини всіх міжвузлів виявлено у фазі осінньої вегетації. Найбільшу довжину листків, розташованих кільцями у вузлах вздовж пагона, спостерігали у фазі інтенсивного росту. Листки репродуктивних пагонів характеризувалися більш інтенсивним ростом. Максимальна маса сирої речовини вегетативних пагонів зафіксована у фазі передвесняного пробудження. Перехід репродуктивних пагонів до вимушеного спокою супроводжувався суттєвим зростанням їхньої маси. Найбільша маса сирої речовини стробілів зафіксована у фазі осінньої вегетації, що відповідало масовому дозріванню та висипанню спор зі зрілих розкритих спорофілів. Коефіцієнти варіації довжини і маси сирої речовини пагонів та стробілів мали низький (менше 10%) рівень мінливості.

**Ключові слова:** *Equisetum huemale*, спорофіт, пагони, стробіли, кореневища, онтогенез

Серед сучасних судинних спорових рослин хвощеподібні є найменш чисельною групою, водночас вони посідають провідне місце за кількістю і різноманіттям викопних видів. Рід *Equisetum* відносять до кладу, котра почала розходитися з іншими еуфілофітами принаймні у Ранньому Девоні (Upper Devonian) близько 370 млн. р. тому (Taylor et al., 2009; Rothwell, Ash, 2015; Testo, Sundue, 2016). На основі мо-

лекулярно-філогенетичного аналізу хвощі разом із папоротеподібними включені до монофілетичної групи, яка об'єднує найближчих існуючих попередників сучасних насінневих рослин (Karol et al., 2010; Elgorriaga et al., 2018).

Відділ *Equisetophyta* представлений одним родом *Equisetum*, що налічує від 15 до 60 видів (Hauke, 1993; Скворцов, 2008). У флорі України хвощеподібні об'єднують дев'ять видів (Дідух та ін., 2000). Хвощі – рівноспорові, багаторічні рослини, в життєвому циклі яких чергуються безстатеве (спорофіт) і статеве (гаметофіт) фізіологічно незалежні одне від одно-

Адреса для кореспонденції: Косаківська Ірина Василівна, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська, 2, Київ, 01601, Україна;  
e-mail: phytohormonology@ukr.net



**Рис. 1.** Загальний вигляд популяції рослин *E. huemale*, що зростали на експозиційній ділянці спорових рослин Ботанічного саду ім. О.В. Фоміна.

го покоління. Зі спори розвивається гаметофіт, в якому після запліднення яйцеклітини формується спорофіт. Останній певний час живиться за рахунок гаметофіту, згодом відділяється і стає незалежним організмом. Спорофіти хвощів мають членисті надземні пагони та кореневища. Пагони, як правило, прямостоячі, у видів з весняно-осінніми феноритмотипом відмирають на зиму, у вічнозелених – перезимовують (Блажевич и др., 2009). Хвощі здатні до швидкої колонізації територій, якій сприяє ефективна стратегія репродуктивного й вегетативного розмноження (Мосякін, Тищенко, 2010).

До типових представників хвощів належить *Equisetum huemale* L. – рівноспорова, багаторічна трав'яниста рослина, з вічнозеленим феноритмотипом розвитку, заввишки до 1 м. Вид поширений спорадично, невеликими агрегаціями по всій території України, окрім півдня Степу та високогірних районів. Зростає в соснових і мішаних лісах, у ярах і на сухих галлявинах, утворює густі зарості на берегах лісових струмків (Дідух та ін., 2000). В Україні хвощ зимуючий не має масового застосування як джерело лікарських речовин. Однак він широко використовується в традиційній китайській медицині та емпіричній терапії на євразійському й

американському материках (Шретер и др., 2004). Лікувальні властивості *E. huemale* зумовлені наявністю у його складі фенольних сполук, флавоноїдів, алкалоїдів, каротиноїдів, ліпідів, сполук кремнію, 37 інших макро- та мікроелементів (Мінарченко та ін., 2018). Природні ресурси хвоща зимуючого в Україні обмежені, через що вид потребує додаткового культивування. Метою нашої роботи було проаналізувати особливості росту та розвитку *Equisetum huemale*.

## МЕТОДИКА

Досліджували репродуктивні пагони першого та вегетативні другого років розвитку з редукованими листками, стробіли та кореневища хвоща зимуючого (*Equisetum huemale* L.), що зростав на експозиційній ділянці вищих спорових рослин Ботанічного саду ім. Академіка О.В. Фоміна Київського національного університету ім. Тараса Шевченка (рис. 1).

Рослинний матеріал відбирали впродовж 2014-2015 рр. у репродуктивний та пострепродуктивний періоди на шести фенологічних фазах розвитку спорофіта. Перша фаза передвесняного пробудження (лютий) характеризувалася наявністю надземних пагонів, на верхівці яких частково були присутні сухі стробіли.

У другій фазі проростання репродуктивних пагонів (квітень) спостерігалася масова поява молодих пагонів першого року розвитку довжиною 3,0-3,5 см, що відростали від першого прикореневищного вузла і були розташовані один проти одного (рис. 2, А). Міжвузля молодих пророслих пагонів були повністю вкриті лусковидними буро-чорними зрослими листками, котрі на верхівці змикалися у ковпачок з чубчиком.

Третя фаза інтенсивного росту репродуктивних пагонів першого року розвитку (червень) відзначалася активним видовженням міжвузлів. Нижня третина кожного міжвузля (від нижнього вузла з кільцем зрослих шкіроподібних світло-коричневого кольору листків) набувала смарагдового кольору, котрий поступово до верхньої частини міжвузля ставав темно-зеленим. Чисельні зубчики листків мали темно-коричневе забарвлення. Забарвлення міжвузлів поступово змінювалось від смарагдового при основі до оливкового у верхній частині. Новосформовані спороносні пагони містили продовгувато-яйцевидні стробіли довжиною 5-7 мм, верхівка яких мала чорно-коричневий шипувато-загострений кінчик довжиною 1 мм (рис. 2, Б). Четверта та п'ята фази літньої та

## ОСОБЛИВОСТІ РОСТУ Й РОЗВИТКУ *EQUISETUM HUEMALE* L. В УКРАЇНІ

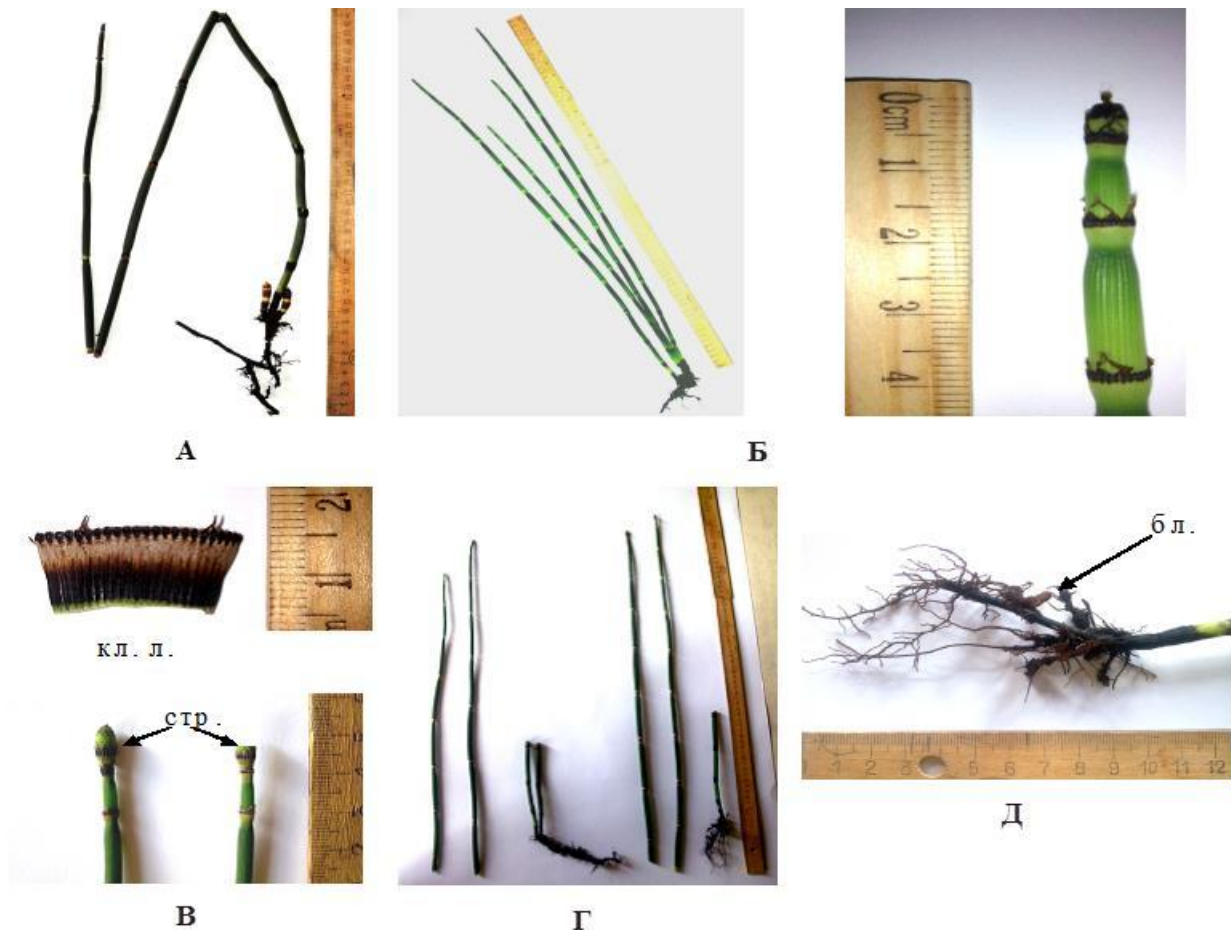


Рис. 2. Надземні пагони *E. huemale* у фазах проростання (А), інтенсивного росту (Б) та осінньої вегетації (В, Г). Вертикальне кореневище у фазі вимушеного зимового спокою (Д). Позначення: кл. л. – кільце листків, стр. – стробіли, бл. – бульбочки.

осінньої вегетації (липень та вересень, відповідно) характеризувалися появою сформованих репродуктивних пагонів із закритими стробілами довжиною 10-15 мм. Міжвузля пагонів набували темно зеленого кольору, а кільця листків – коричневого.

У фазі вимушеного спокою (листопад) сформовані репродуктивні пагони зберігали життєздатність, тоді як вегетативні пагони II-го року розвитку, на верхівках яких були сухі стробіли, частково всихали і зрештою відмирили (рис. 2, Г). Поряд з репродуктивними пагонами першого року розвитку на всіх фазах дослідження були присутні стерильні (вегетативні) пагони другого року розвитку. Впродовж усіх досліджуваних фаз проводили збір кореневищ. У вузлах осіннього і зимового кореневища (V та VI фази) зафіксовані поодинокі продовгуватої форми бульбочки (рис. 2, Д).

Для виявлення характерних ознак онтогенезу спорофіту *E. huemale* у кожній віковій

групі на різних фенологічних фазах були досліджені 10 особин. Для оцінки потужності життєвості хвоща використовували такі характеристики: кількість, довжина і маса міжвузлів, кільце листків, стробілів і кореневища, характер спороношення, наявність ознак пригнічення (Воронин и др., 2015).

## РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

Рослини трав'янистого багаторічного хвоща зимуючого мають довге, матово-чорне, жорстке кореневище, на якому на початку осені формуються поодинокі, видовженої форми (довжиною до 1 см, діаметром – 0,3-0,4 см) бульбочки (рис. 2, Д). Від центрального порожнистого кореня відходять слабо розгалужені придаткові корені. Кореневища хвоща залягали горизонтально на глибині 30-40 см. Встановлено, що під час розвитку спорофіту довжина кореневища була в межах одного порядку з незначним збільшенням у фазі проростання репродуктивних пагонів та зменшенням у фазі вимуше-

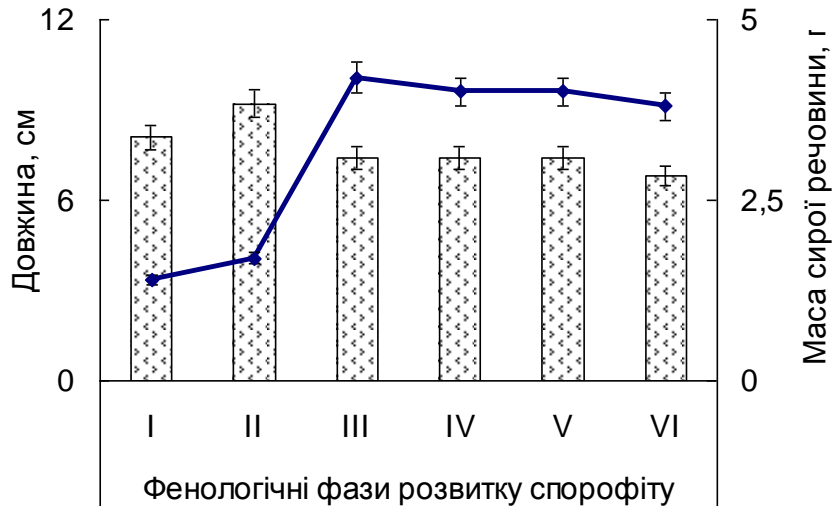


Рис. 3. Біометричні показники кореневища *E. huemale* на різних фенологічних фазах розвитку: I – передвесняного пробудження, II – проростання репродуктивних пагонів 1-го року розвитку, III – інтенсивного росту репродуктивних пагонів, IV – літньої вегетації, V – осінньої вегетації, VI – вимушеного зимового спокою. Стовпчики – довжина, крива – маса сирої речовини.

ного зимового спокою. Натомість вага кореневища збільшувалась і досягла найбільшого значення у фазі інтенсивного росту репродуктивних пагонів, а в подальшому залишалася практично незмінною (рис. 3).

Надземні пагони хвоща зимуючого монорморфні (репродуктивні пагони I року розвитку відрізняються від вегетативних 2-4 року роз-

витку наявністю стробілу). Клон однієї рослини містить 5-9 пагонів, з яких 2-4 – репродуктивні. Пагони метамерної структури, представлені почергово розташованими міжвузлями і вузлами зі зрослими у трубочку піхвовими листками. У щойно пророслих репродуктивних пагонах кількість міжвузлів і вузлів становить 4-5 (6) штук, тоді як у повністю сформованих пагонах обох типів спостерігається по 13-15 (16) метамерів. Діаметр міжвузлів нижньої та середньої частини зрілих пагонів обох типів сягає 0,6-0,8 см, поступово зменшується до верхівки і становить 0,3-0,4 см у репродуктивних пагонів. Листкові піхви стебла біля міжвузля циліндричні, темно-зеленого кольору. Знизу вони дещо звужені і щільно прилягають до стебла, а зверху – розширюються і закінчуються чорнобурими зубцями з лінійно-ниткоподібними вістрями, що рано опадають. Галуження бічних гілок не спостерігається. Іноді трапляються рослини, що містять поодинокі чи дві одна проти одної розташовані гілки у верхній частині пошкоджених репродуктивних або старих пагонів, поява яких спостерігалася у фазі літньої вегетації (рис. 4). Довжина міжвузлів бічних новоутворених гілок (від основи головного пагона) становила 0,3-1,6-0,5 см, відповідно. Верхівки новоутворених гілок містили по одному яйцевидно-продовгуватому стробілу довжиною 0,3-0,4 см темно-зеленого кольору.



Рис. 4. Верхівка пошкодженого репродуктивного пагона *E. huemale* з бічними репродуктивними гілками у фазу літньої вегетації.

Довжина і кількість міжвузлів та листків у різних типів пагонів впродовж росту та розвитку змінювалась нерівномірно (рис. 5). Так, у



**ОСОБЛИВОСТІ РОСТУ Й РОЗВИТКУ *EQUISETUM HUEMALE* L. В УКРАЇНІ**

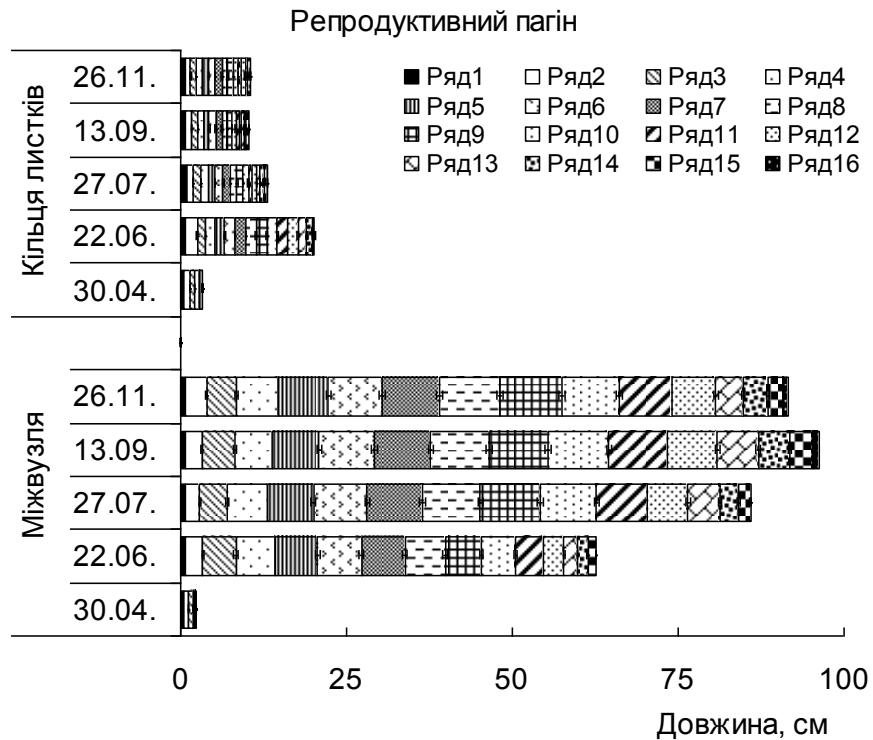


Рис. 5. Довжина міжвузлів та листків репродуктивного пагона I-го року розвитку *E. huemale*.

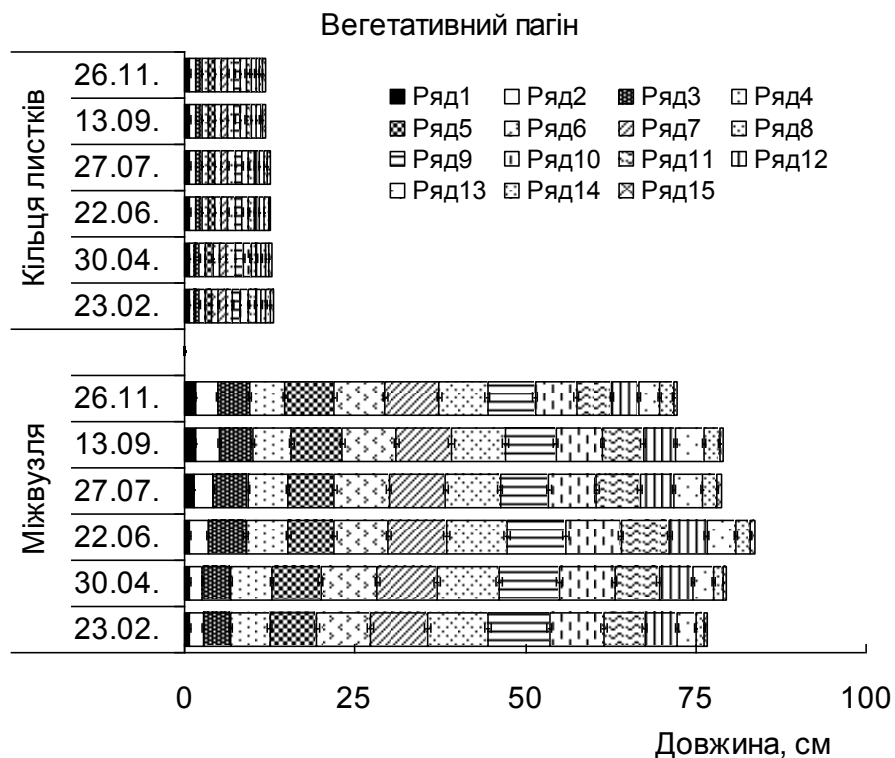


Рис. 6. Довжина міжвузлів та листків вегетативного пагона II-го року розвитку *E. huemale*.

щойно пророслих репродуктивних пагонах кількість міжвузлів і вузлів з кільцями листків становила до 6 шт. У подальшому кількість метамерів збільшувалася до 15 (16) шт. і лишала-

ся незмінною впродовж всього періоду спостереження. Довжина міжвузлів на пагоні поступово збільшувалася від нижньої до середньої частини пагона (6-10 міжвузля, від кореневи-

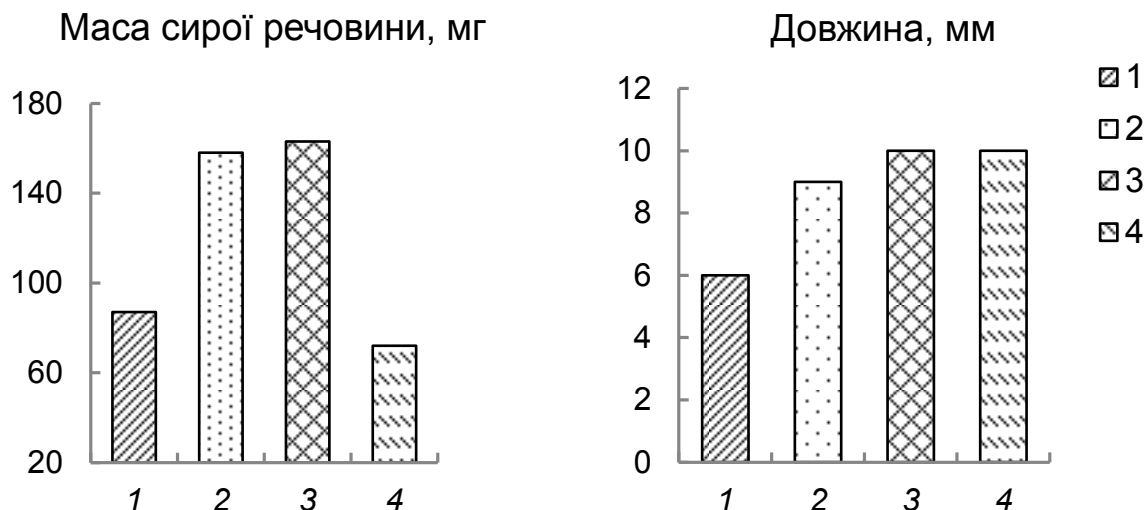


Рис. 7. Рістові показники стробілу *E. huemale* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіту: 1 – інтенсивного росту репродуктивних пагонів, 2 – літньої вегетації, 3 – осінньої вегетації, 4 – вимушеного зимового спокою.

ща), а потім знову зменшувалася, набуваючи найменшого значення у міжвузлях верхівки. Довжина міжвузлів середньої частини впродовж розвитку спорофіту збільшувалася від  $6,5 \pm 0,3$  до  $9,3 \pm 0,5$  см (рис. 5). Найбільший приріст довжини всіх міжвузлів виявлено у фазі осінньої вегетації. Ріст міжвузлів у фазі вимушеного зимового спокою дещо уповільнився переважно за рахунок трьох метамерів верхньої потовщеної частини репродуктивного пагона. Інтенсивність росту листків була дуже низькою. Найбільшу довжину листків, розташованих кільцями у вузлах вздовж пагона, спостерігали у фазі інтенсивного росту. Надалі їх довжина дещо зменшилась і у фазі осінньої та зимової вегетації перебувала на однаково низькому рівні. Зменшення довжини листків всіх ярусів зумовлено обламанням сухого ниткоподібного вістря на їх верхівці (рис. 5).

Загалом зміни у довжині міжвузлів, розташованих вздовж вегетативного пагона другого року вегетації, була подібною до такої, що мала місце у репродуктивного пагона (рис. 6). Встановлено, що довжина міжвузлів середньої (5-10 від кореневища) та верхньої (11-15) частини пагона впродовж вегетації залишалися без змін і була в межах 6-9 см та 6-0,5 см, відповідно. У літньо-осінній період видовження міжвузлів середньої та верхньої частин пагона фактично припинилося. Водночас, спостерігалось незначне видовження першого та другого (від кореневища) нижніх міжвузлів. Найнижчі показники довжини виявлено у зимових зразках всіх міжвузлів у фазі вимушеного спокою. Інтенсив-

ність видовження листків впродовж розвитку вегетативного пагона була дуже низькою. Розміри всіх листків, розташованих у вузлах вздовж пагона, були в межах одного порядку. Повне припинення їх росту спостерігалось в осінньо-зимовий період (рис. 6). Таким чином, довжина зібраних у кільця листків у вегетативних пагонах була незмінною впродовж всього періоду дослідження. Натомість у репродуктивних пагонах інтенсивне видовження листків спостерігалось у літній період розвитку. Отже, кільця листків вегетативних пагонів спорофіту, на відмінну від листків репродуктивних пагонів, відзначалися меншою інтенсивністю ростових процесів на всіх фазах дослідження. Зміна довжин обох пагонів хвоща зимуючого впродовж онтогенезу була зумовлена зміною довжини міжвузлів (таблиця). Слід зазначити, що довжина вегетативних пагонів II року розвитку була більшою, ніж репродуктивних пагонів I-го року і дещо зменшувалася при переході до фази вимушеного спокою.

Маса сирої речовини репродуктивних пагонів першого року розвитку на момент проростання становила  $0,65 \pm 0,03$  г і була у десять разів нижчою, ніж в період літньо-осінньої вегетації. Після видовження міжвузлів (фаза інтенсивного росту) і до завершення осінньої вегетації маса репродуктивних пагонів залишалася без змін (таблиця). Перехід репродуктивних пагонів до вимушеного спокою супроводжувався збільшенням маси майже вдвічі. Максимальна маса вегетативних пагонів ( $19,18 \pm 1,00$  г) зафіксована у фазі передвесняного пробудження, коли сформовані репродуктивні пагони перебу-

## ОСОБЛИВОСТІ РОСТУ Й РОЗВИТКУ *EQUISETUM HUEMALE* L. В УКРАЇНІ

Біометричні показники пагонів *Equisetum huemale*  
на різних фенологічних фазах розвитку.  $X \pm SD$ ,  $n = 10$

Фаза розвитку	Репродуктивні пагони I-го року розвитку (без стробілу)		Вегетативні пагони II-го року розвитку	
	Довжина, см	Маса сирі речовини, г	Довжина, см	Маса сирі речовини, г
Передвесняного пробудження	-	-	95,2 ± 4,7	19,2 ± 1,0
Проростання репродуктивного пагона	2,7 ± 0,1	0,65 ± 0,03	96,8 ± 4,7	12,8 ± 0,2
Інтенсивного росту репродуктивного пагона	59,7 ± 3,1	6,52 ± 0,30	98,7 ± 4,9	7,9 ± 0,4
Літньої вегетації	79,9 ± 4,0	6,80 ± 0,30	96,6 ± 4,8	6,3 ± 0,3
Осінньої вегетації	96,8 ± 4,8	6,90 ± 0,30	96,4 ± 4,8	5,1 ± 0,3
Вимушеного зимового спокою	96,2 ± 4,8	11,4 ± 0,60	88,4 ± 4,4	8,1 ± 0,4

вали у стані спокою і проростання репродуктивних пагонів не відбувалося.

Після зими, маса вегетативних пагонів поступово зменшувалась, досягаючи мінімального значення ( $5,1 \pm 0,3$  г) в осінній період розвитку спорофіту. Як і у випадку з репродуктивними пагонами, маса пагонів другого року при переході до фази вимушеного спокою збільшувалася у 1,6 раза (таблиця). На нашу думку, виявлене зростання маси пагонів на початку вимушеного спокою дає можливість рослинам в подальшому успішно пережити тривалий вплив низьких температур. Збільшення маси вегетативних пагонів другого року розвитку на 68% після зимівлі репродуктивних пагонів першого року розвитку може свідчити про активацію біосинтетичних процесів у них навесні, продукти яких, ймовірно, спрямовуються на формування та розвиток нових репродуктивних пагонів і паралельно для підтримання життєдіяльності багаторічних стерильних пагонів.

Спороношення хвоща зимуючого відбувається в період з квітня до серпня/вересня. Стробіл, що формується і розвивається на верхівці репродуктивного пагона I-го року розвитку, має овально-яйцевидну форму темно-зеленого кольору. Довжина стробілу впродовж онтогенезу спорофіту збільшувалася з  $6,0 \pm 0,3$  до  $10,0 \pm 0,5$  мм, після чого залишалася без змін (рис. 7 А.). Максимум маси сирі речовини стробілів зафіксовано у фазі осінньої вегетації (рис. 7, Б), що відповідало масовому дозріванню та висипанню спор зі зрілих розкритих спорофілів.

Нами було встановлено, що на всіх досліджуваних фазах коефіцієнти варіації довжини і ваги пагонів та стробілів мали низький (менше 10%) рівень мінливості. При цьому показники довжини і маси сирі речовини стробілу характеризувались меншою мінливістю порівняно з такими ж показниками пагону (міжвузля).

### Підсумки

Характерною особливістю спорадично поширеного в Україні хвоща зимуючого є одночасний розвиток двох типів пагонів різного віку в одному угрупованні (клоні) рослин – однорічних репродуктивних та багаторічних вегетативних. Репродуктивні пагони першого року розвитку спорофіту містять на верхівці стробіли, в спорангіях яких формуються спори. Натомість вегетативні пагони другого року і старші не мають стробілів і виконують лише фотосинтезуючу та накопичувальну функції. Вкорочене кореневище хвоща зимуючого розташовано вертикально. Наприкінці літа на його вузлах формуються поодинокі бульбочки, в яких накопичуються крохмальні зерна. Встановлено, що біометричні показники різних органів хвоща впродовж розвитку спорофіту однорідні і маломінливі.

*Публікація містить результати досліджень, проведених в рамках наукового проекту Національної Академії наук України № III-71-14.431 «Гормональний контроль росту та розвитку спорових рослин (різної таксономічної належності)».*

### ЛІТЕРАТУРА

- Воронин А.А., Серикова В.И., Кузнецов Б.И. 2015. Эколого-биологические особенности папоротниковидных региональной флоры при интродукции в ботаническом саду им. проф. Б.М. Козо-Полянского Воронежского госуниверситета. Самарский научный вестник. 1 (10) : 51-55.
- Дідух Я.П., Плюта П.Г., Протопопова В.В., Єрмоленко В.М., Коротченко І.А., Каркуцієв, Г.М., Бурда Р.І. 2000. Екофлора України. Т. 1. К. : 284 с.
- Мінарченко В.М., Тимченко І.А., Двірна Т.С., Махія Л.М., Ковальська Н.П. 2018. Лікарські папоротеподібні, плауноподібні та хвощеподібні України. К. : 184 с.
- Мосякін С.Л., Тищенко О.В. 2010. Прагматична філогенетична класифікація спорових судинних

- рослин флори України. Укр. ботан. журн. 67 (6) : 802-817.
- Скворцов В.Э. 2008. Род *Equisetum* в российской и мировой флоре. Морфология, экология, таксономия. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Москва : 22 с.
- Блажевич Р.Ю., Дмитриева С.А., Парфенов В.И., Яковлева И.М., Семеренко Л.В., Третьяков Д.И., Дубовик Д.В., Скуратович А.Н., Рыковский Г.Ф., Джус М.А., Тихомиров Вал. Н., Колесников М.П. 2009. Флора Беларуси. Сосудистые растения. В 6 т. Т. 1. Lycopodiophyta. Equisetophyta. Polypodiophyta. Ginkgophyta. Pinophyta. Gnetophyta. Под общ. ред. В.И. Парфенова. Минск : 199 с.
- Шрертер А.И., Валентинов Б.Г., Наумова Э.М. 2004. Природное сырье китайской медицины. Т. 1. Москва : 506 с.
- Elgorriaga A., Escapa I.H., Rothwell G.W., Tomescu A.M.F., Cúneo N.R. 2018. Origin of *Equisetum*: Evolution of horsetails (Equisetales) within the major euphyllophyte clade Sphenopsida. *Amer. J. Bot.* 105 (8) : 1-18.
- Hauke R. 1993. *Equisetaceae* Michaux ex DeCandolle. *Flora of North America*. 2 : 76-84.
- Karol K.G., Arumuganathan K., Boore J.L., Duffy A.M., Everett K.D., Hall J.D., Hansen S.K., Kuehl J.V., Mandoli D.F., Mishler B.D., Olmstead R.G., Renzaglia K.S., Wolf P.G. 2010. Complete plastome sequences of *Equisetum arvense* and *Isoetes flaccida*: implications for phylogeny and plastid genome evolution of early land plant lineages. *BMC Evolutionary Biol.* 10 : 321-337.
- Rothwell G.W., Ash S.R. 2015. Internal anatomy of the Late Triassic *Equisetocaulis* gen. nov., and the evolution of modern horsetails. *J. Torrey Bot. Society.* 142 : 27-37.
- Taylor T.N., Taylor E.L., Krings M. 2009. *Paleobotany. The biology and evolution of fossil plants*. 2nd ed. Academic Press. Amsterdam. Netherlands : 1252 p.
- Testo W., Sundue M. 2016. A 4000-species dataset provides new insight into the evolution of ferns. *Molecular Phylogenetics and Evolution.* 105 : 200-211.
- Didukh Ya.P., Plyuta P.G., Protopopova V.V., Yermolenko V.M., Korotchenko I.A., Karkutsiev, G.M., Burda R.I. 2000. *Ecoflora of Ukraine*. V. 1. Kiev : 284 p.
- Minarchenko V.M., Timchenko I.A., Dvirna T.S., Mahina L.M., Kovalska N.P. 2018. Medicinal fern-like, flat-faced and horsetail-shaped Ukraine. Kiev : 184 p.
- Mosyakin S.L., Tishchenko O.V. 2010. Pragmatic phylogenetic classification of spore vascular plants of Ukrainian flora. *Ukr. Bot. J.* 67 (6) : 802-817.
- Skvortsov V.E. 2008. Genus *Equisetum* in the Russian and world flora. Morphology, ecologist, taxonomy. PhD Thesis. Moscow : 22 p.
- Blazhevich R.Yu., Dmitrieva S.A., Parfenov V.I., Yakovleva I.M., Semerenko L.V., Tretyakov D.I., Dubovik D.V., Skuratovich A.N., Rykovsky G.F., Dzhus M.A., Tikhomirov Val. N., Kolesnikov M.P. 2009. *Flora of Belarus. Vascular plants*. In 6 vol. V. 1. Lycopodiophyta. Equisetophyta. Polypodiophyta. Ginkgophyta. Pinophyta. Gnetophyta. Under the Society. Ed. V.I. Parthenov. Minsk : 199 p.
- Shreter A.I., Valentinov B.G., Naumova E.M. 2004. *Natural raw materials of Chinese medicine*. V. 1. Moscow : 506 p.
- Elgorriaga A., Escapa I.H., Rothwell G.W., Tomescu A.M.F., Cúneo N.R. 2018. Origin of *Equisetum*: Evolution of horsetails (Equisetales) within the major euphyllophyte clade Sphenopsida. *Amer. J. Bot.* 105 (8) : 1-18.
- Hauke R. 1993. *Equisetaceae* Michaux ex DeCandolle. *Flora of North America*. 2 : 76-84.
- Karol K.G., Arumuganathan K., Boore J.L., Duffy A.M., Everett K.D., Hall J.D., Hansen S.K., Kuehl J.V., Mandoli D.F., Mishler B.D., Olmstead R.G., Renzaglia K.S., Wolf P.G. 2010. Complete plastome sequences of *Equisetum arvense* and *Isoetes flaccida*: implications for phylogeny and plastid genome evolution of early land plant lineages. *BMC Evolutionary Biol.* 10 : 321-337.
- Rothwell G.W., Ash S.R. 2015. Internal anatomy of the Late Triassic *Equisetocaulis* gen. nov., and the evolution of modern horsetails. *J. Torrey Bot. Society.* 142 : 27-37.
- Taylor T.N., Taylor E.L., Krings M. 2009. *Paleobotany. The biology and evolution of fossil plants*. 2nd ed. Academic Press. Amsterdam. Netherlands : 1252 p.
- Testo W., Sundue M. 2016. A 4000-species dataset provides new insight into the evolution of ferns. *Molecular Phylogenetics and Evolution.* 105 : 200-211.

## REFERENCES

Надійшла до редакції  
28.08.2018 р.



## ОСОБЛИВОСТІ РОСТУ Й РОЗВИТКУ *EQUISETUM HUEMALE* L. В УКРАЇНІ

### FEATURES OF GROWTH AND DEVELOPMENT OF *EQUISETUM HUEMALE* L. IN UKRAINE

L. V. Voytenko, I. V. Kosakivska

*Kholodny Institute of Botany  
of National Academy of Sciences of Ukraine  
(Kyiv, Ukraine)*

*E-mail: phytohormonology@ukr.net*

The features of growth and development of *Equisetum huemale* L. – eusporous, perennial herbaceous plant with an evergreen development, sporadically spread in Ukraine, were analyzed. Reproductive shoots of the first and second years of development with reduced leaves, strobili and rhizomes in the phases of pre-awakening, reproductive shoots sprouting, intensive growth of reproductive shoots of the first year of development, summer and autumn vegetation, winter dormancy were investigated. The plant material was collected at the exposition site of the higher spore plants of the Botanical Garden of Taras Shevchenko Kyiv National University during 2014-2015. It was established that during the development of the sporophyte, the length of the rhizome was within the same order. A slight increase was observed with germination of reproductive shoots, whereas a decrease was recorded during forced rest. The weight of the fresh matter of the rhizome increased and reached a maximum in the phase of intensive growth of reproductive shoots, and remained virtually unchanged in the future. The length and number of internodes and leaves in different types of shoots during the growth and development of the sporophyte varied unevenly. The greatest increase in the length of all internodes was found during the autumn vegetation phase. The largest length of leaves, located in rings at the nodes along the shoot, was observed during the intensive growth phase. Leaves of reproductive shoots were characterized by more intensive growth. The maximum fresh weight of the raw material of the vegetative shoots was fixed in the phase of pre-awakening. The transition of reproductive shoots to forced rest was accompanied by an increase in their weight of raw material. The largest fresh weight of strobili was recorded during the autumn vegetation phase, which corresponded to massive ripening and spilling of spores from mature open sporophyll. The coefficients of variation in the length and fresh weight of shoots and strobili had a low (less than 10%) level of variability.

**Key words:** *Equisetum huemale*, sporophyte, shoots, strobile, rhizome, ontogenesis

## ОСОБЕННОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ *EQUISETUM HUEMALE* L. В УКРАИНЕ

Л. В. Войтенко, И. В. Косаковская

*Институт ботаники им. Н.Г. Холодного  
Национальной академии наук Украины  
(Киев, Украина)*

*E-mail: phytohormonology@ukr.net*

Проанализированы особенности роста и развития *Equisetum huemale* L. (хвоща зимующего) – равноспорового, многолетнего травянистого растения с вечнозеленым феноритмотипом развития, спорадически распространенного в Украине. Исследовали репродуктивные побеги первого и вегетативные второго года развития с редуцированными листьями, стробилы и корневища в фазах предвесеннего пробуждения, прорастания репродуктивных побегов, интенсивного роста репродуктивных побегов первого года развития, летней и осенней вегетации, зимнего покоя. Растительный материал собирали на экспозиционном участке высших споровых растений Ботанического сада Киевского национального университета им. Тараса Шевченко в течение 2014-2015 гг. Установлено, что на протяжении развития спорофита (два года) длина корневища была в пределах одного порядка. Незначительное увеличение наблю-

## **ВОЙТЕНКО, КОСАКІВСЬКА**

далось при прорастании репродуктивных побегов, тогда как уменьшение зафиксировано во время вынужденного покоя. Масса сырого веса корневища увеличивалась и достигала максимума в фазе интенсивного роста репродуктивных побегов, и в дальнейшем оставалась практически без изменений. Длина и количество междоузлий и листьев у разных типов побегов в процессе роста и развития спорофита менялась неравномерно. Наибольший прирост длины всех междоузлий обнаружен в фазе осенней вегетации. Наибольшую длину листьев, расположенных кольцами в узлах вдоль побега, наблюдали в фазе интенсивного роста. Листья репродуктивных побегов характеризовались более интенсивным ростом. Максимальная масса сырого вещества вегетативных побегов зафиксирована в фазе предвесеннего пробуждения. Переход репродуктивных побегов к вынужденному покою сопровождался приростом массы их сырого вещества. Наибольшая масса стробиллов зафиксирована в фазе осенней вегетации, что соответствовало массовому созреванию и высыпанию спор из зрелых раскрытых спорофилов. Коэффициенты вариации длины и массы сырого вещества побегов и стробиллов имели низкий (менее 10%) уровень изменчивости.

**Ключевые слова:** *Equisetum hiemale*, спорофит, побеги, стробиллы, корневища, онтогенез