Міністерство освіти і науки України
Київський національний університет імені Тараса Шевченка
Міністерство освіти і науки України
Київський національний університет імені Тараса Шевченка

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

АВЄКІН ЯРОСЛАВ ВОЛОДИМИРОВИЧ

Гриф
Прим. №_____

УДК 582.923.5:581.522.5:581.141+581.526.5+581.522.4

ДИСЕРТАЦІЯ

МОРФОГЕНЕЗ ТА РЕПРОДУКТИВНА ЗДАТНІСТЬ РАРИТЕТНИХ КАУДЕКСОПОДІБНИХ СУКУЛЕНТІВ В УМОВАХ ІНТРОДУКЦІЇ

03.00.05 – ботаніка
біологічні науки

Подається на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело
_____Я. В. Авєкін
Науковий керівник: Гайдаржи Марина Миколаївна, доктор біологічних наук, старший науковий співробітник

Київ – 2018

АНОТАЦІЯ

Авєкін Я. В. Морфогенез та репродуктивна здатність раритетних каудексоподібних сукулентів в умовах інтродукції. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.05 – ботаніка. – Київський національний університет імені Тараса Шевченка МОН України, Київ. – 2018.

Дисертаційна робота присвячена дослідженню особливостей формування сукулентних видозмін у каудексоподібних представників родини *Apocynaceae* на прегенеративному етапі онтогенезу, а також спрямована на пошук шляхів їхньої репродукції в умовах закритого ґрунту.

У першому розділі на основі аналізу літературних джерел було виявлено, що дослідження каудексоподібних рослин родини *Apocynaceae* представлені фрагментарно та не висвітлюють повної картини щодо походження та анатомо-морфологічних особливостей сукулентних видозмін. Через це поняття «каудексоподібні рослини» досі залишається дискусійним недостатньо поясненим та обґрунтованим, при характеристиці цих рослин. Одна з причин полягає в тому, що попередні дослідження проводилися на окремих таксонах різного віку та походження, тому це не давало змоги простежити усі процеси та динаміку утворення характерних видозмін. У процесі літературного пошуку було виявлено, що каудексоподібні сукуленти родини *Apocynaceae* є досить популярними декоративними рослинами, які мають перспективне застосування в медицині та фармакології, як джерела корисних вторинних метаболітів. До того ж вони є рідкісними та ендемічними рослинами, що занесені до Червоного списку МСОП та Червоного списку Південної Африки. Поза тим дослідження останніх років вказують, що каудексоподібні рослини, з досить високою ймовірністю, могли бути першою еволюційною ланкою при формуванні сукулентних ознак у мезофітів. Але для повного розуміння усіх філогенетичних процесів необхідні системні

дослідження цих рослин з різних родин як на молекулярно-генетичному, так і на анатомо-морфологічному рівнях.

Тому було поставлено низку завдань, головними з яких проведення анатомо-морфологічних досліджень каудексоподібних рослин різних таксонів з родини *Apocynaceae* на ранніх стадіях онтогенезу, для визначення основних напрямків та стратегій розвитку сукулентних видозмін у досліджуваних таксонів, а також пошуки шляхів їхнього штучного генеративного розмноження в умовах інтродукції. Обрані напрямки досліджень проводилися вперше і будуть сприяти розширенню уявлень щодо особливостей біології та репродукції каудексоподібних сукулентних рослин в цілому. Отриманий науковий доробок може знайти своє застосування в рамках подальших досліджень еволюції сукулентів та як додаткове обґрунтування поняття «каудексоподібні рослини».

У другому розділі обґрунтовано вибір модельних об’єктів досліджень, якими стали три сукулентні види з родини *Apocynaceae*: *Adenium obesum*, *Petopentia natalensis* та *Fockea edulis*. Подано загальну ботанічну інформацію про обрані таксони. Виявлено, що досліджувані таксони є раритетними рослинами, що зумовлено їхньою ендемічністю та охоронним статусом. Відповідно поставленим завданням показано методи досліджень з фенології, морфології та анатомії рослин з доповненнями і модифікаціями автора, що використовувалися на різних етапах досліджень та з відповідним біологічним матеріалом: квітки, пилок, насінини, рослини різних вікових станів прегенеративного періоду онтогенезу. Обрано статистичні методи обробки отриманих метричних даних.

У третьому розділі представлені результати фенологічних та морфологічних досліджень цвітіння каудексоподібних сукулентів в умовах інтродукції на прикладі модельного таксону *A. obesum*, що проводилися з метою встановлення оптимального способу генеративного розмноження цього виду шляхом штучного перехресного запилення та отримання життєздатного насіння. Було встановлено, що генеративний цикл *A. obesum* починається з третьої декади лютого та характеризується появою перших бутонів. Закінчення циклу відбувається в третій декаді вересня, коли спостерігається повне визрівання плодів.

Морфологічні дослідження квіток *A. obesum* показали, що вони характеризуються типовою складною ентомофільною архітектурою: п’ятичленністю, формуванням трубчастого віночка, складною приймочкою та тичинками, що формують склепіння над приймочкою та мають видозмінені довгі зв’язники і зовнішні пиляки. Показано, що починаючи з другої доби життя у квіток *A. obesum* утворюється перетяжка в зоні з’єднання стилодіїв в стовпчик маточки, яка призводить до його відділення від плодолистиків, тому запилення можна проводити тільки до цього моменту. В результаті отриманих даних було розроблено дієву методику перехресного запилення, яку можна використовувати як модель й для інших представників родини *Apocynaceae* з характерною будовою квіток.

Четвертий розділ присвячений анатомо-морфологічному дослідженню насінин *A. obesum*, *P. natalensis* та *F. edulis*. Результати досліджень показали, що будова насінин в *A. obesum* та *F. edulis* має низку головних особливостей не характерних більшості мезофітним представникам родини *Apocynaceae*: це формування складної бітегмальної тести екзо-мезотестального типу та утворення слабко розвиненого нуклеарного ендосперму. Особливої уваги заслуговує будова зародку, що має товстий розвинений гіпокотиль, який виконує основну запасаючу функцію та заповнює майже весь внутрішній об’єм насінини. В *P. natalensis* насінини мають типову, для більшості мезофітів родини, структуру: проста унітегмальна (екзотестальна) будова тести, розвинений ендосперм, а також типова будова зародку без видимих потовщень. В цілому було визначено два шляхи пристосування каудексоподібних сукулентних рослин родини *Apocynaceae* до виживання в аридних умовах. Перший шлях притаманний *A. obesum* і *F. edulis*, у яких на латентному етапі онтогенезу утворюється більш складна теста та зародок з потовщеним гіпокотилем, що передбачає його активний розвиток з подальшими видозмінами одразу ж після проростання насінин. Другий шлях притаманний насінинам *P. natalensis*, які можуть проростати в більш м’яких та вологих умовах, а накопичені поживні речовини в розвиненому ендоспермі витрачаються вже на

розвиток проростку та подальшого розростання гіпокотиля на прегенеративному етапі онтогенезу.

У п’ятому розділі представлені результати досліджень морфогенезу *A. obesum*, *P. natalensis* та *F. edulis* трьох вікових станів прегенеративного періоду онтогенезу. Було встановлено, що проросткам цих видів характерне значне активне розростання гіпокотиля у порівнянні з іншими органами. При цьому в *A. obesum* та *F. edulis* гіпокотиль починає активно розвиватися та потовщуватися одразу ж після проростання, що зумовлено особливостями будови зародків у цих таксонів. У проростків *P. natalensis* активний розвиток гіпокотиля починається на 20-22 добу після проростання. Розростання гіпокотилів відбувається шляхом первинного кортикального та медулярного потовщення стебла та має схожу анатомічну організацію. Виключення складають лише гіпокотилі проростків *A. obesum* у яких вже починає утворюватися вторинна покривна тканина (перидерма).

В ювенільних особин внаслідок активного первинного медулярно-кортикального потовщення першого гіпокотилярного міжвузля формується розширена базальна частина стебла (далі БЧС). При цьому у представників *P. natalensis* та *F. edulis* верхня частина стебла (далі ВЧС) є тонкою несукулентною ліаною з паралельним листкорозташуванням, в цей час як в *A. obesum* верхня частина стебла характеризується спіральним розташуванням листків та є семісукулентною, що зумовлено первинним потовщенням, але набагато менш вираженим у порівнянні з БЧС. В *P. natalensis* та *F. edulis* виявлено утворення перидерми та розвиток механічної тканини. На цьому етапі розвитку у досліджуваних особин також активно розвиваються видільні тканини у вигляді молочників та спостерігається початок розвитку вторинних потовщень.

В іматурних особин вторинне потовщення в базальній частині стебла відбувається двома індивідуальними шляхами: в *A. obesum* камбій генерує суцільні кільця флоеми та паренхіматизованої ксилеми, як у деревних рослин (мікро- та нанофанерофітів); в *P. natalensis* та *F. edulis* зберігається пучковий тип провідних елементів, що притаманно напівкущикам (хамефітам). У цьому віковому стані було виявлено значне потовщення головного кореня в *A. obesum* та *F. edulis*, яке

відбулося шляхом утворення та розростання паренхіматизованої ксилеми. Було встановлено, що ліаноподібне стебло в *P. natalensis* та *F. edulis* характеризується утворенням багаторічної здерев'янілої частини з якої щосезонно відростає трав'яна однорічна частина, як у напівдеревних рослин. З цього випливає, що в іматурних представників *A. obesum* та *F. edulis* внаслідок значного первинного потовщення БЧС та вторинного потовщення головного кореня утворюється сукулентна частина рослини, що виконує функцію резервуару для накопичення води та поживних речовин. В *P. natalensis* внаслідок первинного потовщення сукуленту частину рослин представляє лише БЧС, що сформувалася лише з першого гіпокотилярного міжвузля.

Таким чином, протягом прегенеративного періоду онтогенезу у досліджуваних видів утворюються метаморфози, що представлені розрослим потовщеним гіпокотилем, з якого формується БЧС, а також потовщеним головним коренем, які разом виконують лише водозапасаючу функцію. Функцію відновлення бере на себе та багаторічна частина пагону, яка не характеризується вираженими сукулентними властивостями. Тому сукулентні видозміни гіпокотиля в *P. natalensis* разом з видозмінами коренів в *A. obesum* та *F. edulis* не задовольняють усі критерії таких термінів як «каудекс» чи «стеблокорінь». Оскільки досліджуваним таксонам характерне утворення вираженої алоризної кореневої системи це також не збігається з описами типових кореневих чи стеблових бульб, що мають вторинно-гоморизну кореневу систему.

Зважаючи на те, що введене Г. Роулі поняття «каудексоподібні рослини» використовується в контексті багатьох сукулентних рослин з подібними морфологічними особливостями, було запропоновано надати йому змістовний опис в межах родини *Apocynaceae*: до каудексоподібних рослин відноситься частина сукулентів, яким характерні метаморфози головного кореня та/або виключно гіпокотиля, розвиток якого призводить до утворення розширеної базальної частини стебла. Значний розвиток гіпокотиля може спостерігатися вже на латентному етапі онтогенезу, як в *A. obesum* та *F. edulis* або після проростання (*P. natalensis*). Запасаюча функція даних метаморфоз забезпечується

тонкостінними паренхімними клітинами первинного медулярно-кортикального потовщення, як в *P. natalensis,* а також додатково шляхом вторинного потовщення, що зумовлено утворенням паренхіматизованої ксилеми (*A. obesum* та *F. edulis*). Також каудексоподібним рослинам родини *Apocynaceae* характерне раннє утворення перидерми, що може спостерігатися майже одразу після проростання, як в *A. obesum* або в ювенільних рослин (*P. natalensis* та *F. edulis*).

Ключові слова: *Adenium obesum*, *Petopentia natalensis*, *Fockea edulis*, сукуленти, каудексоподібні рослини, гіпокотиль, морфогенез, інтродукція.

SUMMARY

Aviekin Y. V. Morphogenesis and reproductive ability of rare caudiciform succulents in the conditions of introduction. – Manuscript.

Thesis for the degree degree of candidate of biology sciences, speciality 03.00.05 – botany. – Taras Shevchenko National University of Kyiv, Ministry of Education and Science of Ukraine, Kyiv, 2018.

The research focuses on the features of the formation of succulent variations in caudiciform succulents from the family *Apocynaceae* on the pregenerative stage of ontogenesis and is aimed at finding ways of their reproduction in greenhouse conditions.

The first chapter of the dissertation is devoted to the literary review. The analysis of literary sources has shown that the data on the study of caudiciform plants of the *Apocynaceae* family are presented fragmentarily and do not cover all processes concerning the origin and anatomo-morphological features of typical succulent modifications. Therefore, the term «caudiciform plants» remains controversial, insufficiently explained and justified. Studies of recent years indicate that caudiciform plants or caudiciform succulents could be the first evolutionary link in the formation of succulent features in mesophytes. However, for a thorough understanding of all phylogenetic processes, in-depth studies of these plants from different families are needed on both the molecular genetics and the anatomo-morphological levels. Therefore, for the first time, the task of conducting anatomical and morphological studies of caudiciform plants from the family of *Apocynaceae* in the early stages of ontogenesis was set up to

determine the directions and strategies for the development of modification in the studied taxa as well as finding ways of their artificial generative reproduction in the conditions of introduction.

The second chapter of the dissertation describes the model objects, which revealed three succulent species from the family *Apocynaceae*: *Adenium obesum*, *Petopentia natalensis,* and *Fockea edulis*. These species are rare and endemic plants that have a protected status and are listed in the Red List of South Africa and IUCN Red List. The chapter gives the general botanical information about the selected taxons, shows the methods of research on phenology, morphology, and anatomy of plants with the author's additions and modifications, which were used at different stages of the study. The statistical methods of processing of the received metric data are also described in this chapter.

The third chapter presents the results of phenological and morphological studies of the features of flowering caudiciform succulents in the conditions of introduction on the example of the model taxon *A. obesum*. It was conducted with the aim of establishing an optimal method of generative reproduction of these species by artificial cross-pollination. It has been shown that since the second day of life in *A. obesum* flowers, a constriction in the zone of connection of styluses with a column is formed, which leads to its separation from the carpels. Therefore, pollination can be carried out until this time. As a result of the obtained data, an effective method of artificial cross-pollination was developed, which can be used as a model for other representatives of the *Apocynaceae* family with a similar structure of flowers.

The fourth chapter is devoted to the anatomical-morphological study of the seeds of *A. obesum*, *P. natalensis,* and *F. edulis*. The results of the studies have shown that the structure of the seeds in *A. obesum* and *F. edulis* has a number of peculiarities not typical for mesophytic representatives of the *Apocynaceae* family: the formation of a bitegmal testa of the exo-mesotestal type, formation of a poorly developed nuclear endosperm and a thickened hypocotyl of embryo, which performs the main storage function. Seeds of *P. natalensis* have typical, for most of the family mesophytes, structure: simple unitegmal (exotestal) structure of testa, developed endosperm and embryo structure without visible

thickening. Two ways of adapting the studied plants of the *Apocynaceae* family to survival in arid conditions were identified. The first way is inherent *A. obesum* and *F. edulis*, which produces the complex structure of testa and embryo with a thickened hypocotyl, at the latency stage of ontogenesis, which determines in advance its active development immediately after germination. The second way is inherent to the seeds of *P. natalensis*, which have a typical mesophytic structure. Consequently, the formation of thickened hypocotyl occurs 20-22 days after germination. Our research has shown dependence between the embryo volume and the degree of the development of the endosperm of the studied species seeds: the larger the volume of the hypocotyl part of the embryo, the thinner the endosperm layer.

The fifth chapter presents the results of studies on the morphogenesis of *A. obesum*, *P. natalensis* and *F. edulis* of the three age-stages of the pregenerative period of ontogenesis. The study of morphogenesis has defined two strategies for the development of succulent signs in the model objects. The first is characterized in *A. obesum* and *F. edulis* and stipulated by the active development of the hypocotyl already at the stage of seedlings and, in the future, the formation of the extended basal part of the stem and the thick main root. The second is characterized in *P. natalensis* and stipulated by the formation of an expanded basal part of the stem at the stage of the juvenile plant, without modification of other organs. We have found that the formation of the extended basal part of the stem is due to the combined medullary-cortical primary thickening. The secondary thickening in the basal part of the stem occurs in two individual ways: in *A. obesum*, cambium generates continuous rings of phloem and parenchymatous xylem; in *P. natalensis* and *F. edulis* retains the bundle type of the vessel elements. The thickening of the main root in *A. obesum* and *F. edulis* occurs due to the formation of parenchymatous xylem.

The formation of periderm is a characteristic of seedlings *A. obesum* and juvenile plants of *P. natalensis*, *F. edulis*, which most likely is an evolutionary adaptation to arid climate conditions. It was found that in the juvenile representatives of *P. natalensis* and *F. eudulis*, the upper non-succulent part of the stem is a thin liana with a parallel arrangement of the leaves, while in *A. obesum* the upper part of the stem is semi-succulent

and characterized by the spiral arrangement of the leaves. It is due to the primary thickening, but much less pronounced in comparison to the basal succulent part of the stem.

Therefore, it was determined that during the pregenerative period ontogenesis the studied species have a succulent basal part of the stem, formed from the hypocotyl, and thickened main root, which performs only the water-storage function. The assimilative and regenerative functions are performed by the perennial non-succulent upper part of the stem, which is not characterized by pronounced succulent properties. It indicates that the structure of the typical caudtex is more complex, compared with the succulent modifications in the studied species. Consequently, our research has shown that the modifications of the stems in the studied taxa according to their morphological features do not correspond to the term "tuber", "caudex" or "rootstock".

It was suggested that the term «caudiciform plants» introduced by G. Rowley, which is used in the context of many succulent plants with similar morphological features, could be provided with a meaningful description within the family of *Apocynaceae.* Caudiciform plants include succulents which are characterized by metamorphoses of the root and/or exclusively, hypocotyl, whose development leads to the formation of an enlarged basal part of the stem. Significant development of hypocotyl can already be observed in the latent stage of ontogenesis, as in *A. obesum* and *F. edulis* or after germination (*P. natalensis*). The water-storage function of these modifications is provided by thin-walled parenchymal cells of primary medullary-cortical thickening, like in *P. natalensis* and *F. edulis*, as well as by secondary thickening due to the formation of parenchymatouse xylem (*A. obesum*). Also, caudiciform plants of the *Apocynaceae* family are characterized by the early formation of periderm, which can occur almost immediately after germination, as in *A. obesum* or in the juvenile age as in *P. natalensis* and *F. edulis*.

Keywords: *Adenium obesum*, *Petopentia natalensis*, *Fockea edulis*, succulents, caudiciform plants, hypocotyl, morphogenesis, introduction conditions.

ПЕРЕЛІК НАУКОВИХ ПРАЦЬ, ОПУБЛІКОВАНИХ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті у фахових наукових журналах:

1. Авєкін Я. В. Життєздатність насіння сукулентних представників родини *Apocynaceae* / Я. В. Авєкін, М. М. Гайдаржи // Modern Phytomorphology. – 2015. – Vol. 8. – P. 101-105.
2. Авєкін Я. В. Структура насінин сукулентних представників родини *Apocynaceae* / Я. В. Авєкін, М. М. Гайдаржи, Н. В. Нужина // Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія: біологія. – 2016. – Вип. 26. – С. 16-28.
3. Авєкін Я. В. Генеративне розмноження *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Shult. в умовах інтродукції / Я. В. Авєкін, М. М. Гайдаржи // Інтродукція рослин. – 2016. – № 3 (71). – С 57-63.
4. Авєкін Я. В. *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult. (Apocynaceae): розвиток вегетативних органів на ранніх етапах онтогенезу / Я. В. Авєкін, М. М. Гайдаржи // Ukrainian Journal of Ecology. – 2017. – Vol. 7 (2). – P. 173-183. doi: 10.15421/2017_34
5. Авєкін Я. В. Особливості розвитку *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult. (*Apocynaceae*) на перших етапах онтогенезу / Я. В. Авєкін // Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. – 2017. – Вип. 1 (35). – С 40-43.

Публікації, які засвідчують апробацію матеріалів дисертації:

6. Авєкін Я. В. Анатомо-морфологічні особливості насіння *Pachypodium lamerei* Drake / Я. В. Авєкін, М. М. Гайдаржи // Наукові основи збереження біотичної різноманітності: матеріали I (XII) міжнародної конференції молодих учених (21-22 травня 2015 р.). – Львів, 2015. – С. 15-17.
7. Авєкін Я. В. Анатомо-морфологічні особливості насіння *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult / Я. В. Авєкін, М. М. Гайдаржи, Н. В. Нужина // Актуальні

проблеми ботаніки та екології: матеріали міжнародної конференції молодих учених (15-20 вересня 2015 р.). – Полтава, 2015. – С. 127.

8. Авєкін Я. В. Порівняльна характеристика насінин сукулентних представників родини *Apocynaceae* / Я. В. Авєкін, М. М. Гайдаржи // Молодь і поступ біології: матеріали XII міжнародної конференції молодих учених (19-21 квітня 2016 р.). – Львів, 2016. – С. 78-79.

9. Авєкін Я. В. Анатомо-морфологічні особливості десятиденного проросту *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult. / Я. В. Авєкін, М. М. Гайдаржи // Від молекули до біосфери: матеріали XI Міжнародної конференції молодих науковців (29 листопада-2 грудня 2016 р.). – Харків, 2016. – С. 112-113.

10. Авєкін Я. В. Анатомо-морфологічні особливості вегетативних органів сукулентних представників родини *Apocynaceae* на прегенеративному етапі розвитку / Я. В. Авєкін, М. М. Гайдаржи // Сучасні проблеми біології, екології та хімії: матеріали V Міжнародної науково-практичної конференції (26-28 квітня 2017р.). – Запоріжжя, 2017. – С. 15-17.

11. Aviekin Y. Features of forming caudex of *Adenium obesum* representatives on pre-generative stage of ontogenesis / Y. Aviekin // «Save Plants for Earth's Future»: materials of 8th Planta Europa conference (May 22-26, 2017). – Kyiv, 2017. – P. 48.

ЗМІСТ

Перелік умовних скорочень 15
ВСТУП 17
Список використаних джерел 23
РОЗДІЛ 1. Сучасні погляди на біоморфологічні та анатомо-морфологічні особливості сукулентних представників родини *Apocynaceae* 28
1.1. Загальні відомості щодо систематики родини *Apocynaceae* 28
1.2. Загальна характеристика родини *Apocynaceae* 40
1.3. Біологічні особливості сукулентних рослин родини *Apocynaceae* 50
Висновки до розділу 1 61
Список використаних джерел до розділу 1 63
РОЗДІЛ 2. Об'єкти, умови та методи дослідження 81
2.1. Загальна характеристика модельних об'єктів 81
2.2. Умови дослідження 84
2.3. Методи дослідження 85
Висновки до розділу 2 89
Список використаних джерел до розділу 2 90
РОЗДІЛ 3. Особливості морфології, фенології цвітіння та генеративного розмноження *Adenium obesum* в умовах інтродукції 99
3.1. Морфологічні особливості будови квіток *Adenium obesum* 99
3.2. Фенологія цвітіння *Adenium obesum* в умовах інтродукції 102
3.3. Особливості штучного перехресного запилення та плодоношення *Adenium obesum* в умовах інтродукції 108
Висновки до розділу 3 111
Список використаних джерел до розділу 3 113
РОЗДІЛ 4. Особливості будови каудексоподібних сукулентів родини *Apocynaceae* на латентному етапі онтогенезу 115
4.1. Анатомо-морфологічна будова насінин *Adenium obesum* 115
4.2. Анатомо-морфологічна будова насінин *Petopentia natalensis* 118

4.3. Анатомо-морфологічна будова насінин *Fockea edulis* 122
4.4. Порівняльний аналіз структури насінин *Adenium obesum*, *Petopentia natalensis* та *Fockea edulis* та їхнє місце в родині *Apocynaceae* 125
Висновки до розділу 4 132
Список використаних джерел до розділу 4 134
РОЗДІЛ 5. Особливості розвитку каудексоподібних сукулентів родини *Apocynaceae* на прегенеративному етапі онтогенезу 137
5.1. Морфогенез рослин *Adenium obesum* 137
5.2. Морфогенез рослин *Petopentia natalensis* 151
5.3. Морфогенез рослин *Fockea edulis* 167
5.4. Порівняння особливостей морфогенезу *Adenium obesum*, *Petopentia natalensis* та *Fockea edulis* 183
5.5. Дискусія щодо проблем сучасного трактування особливостей сукулентної спеціалізації та метаморфоз в *Adenium obesum, Petopentia natalensis* та *Fockea edulis* 196
Висновки до розділу 5 210
Список використаних джерел до розділу 5 213
ВИСНОВКИ 221
Додаток А 223
Додаток Б 226
Додаток В 246

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ

кн – квітконіжка

чк – чашечка

чл – чашолистики

трб – трубка

вдг – відгини

пл – плодолистики

стп – стовпчик

фрч – фертильна частина приймочки

стч – стерильна частина приймочки

плк – пиляки

тчн – тичинкова нитка

св – списоподібні вирости

хп – хвостоподібні придатки

мпл – мікропіле

ншв – насінних шов

хлз – халаза

смд – сім’ядолі

гкот – гіпокотиль

зкр – зародковий корінець

пл – плюмула

екзт – екзотеста

мзт – мезотеста

обш – облітерований шар

есп – ендосперм

лт – летючка

олт – основа летючки

вчс – верхня частина стебла

вчсб – верхня частина стебла багаторічна

вчсо – верхня частина стебла однорічна

бчс – базальна частина стебла

гк – головний корінь

бк – бічний корінець

дк – додатковий корінець

смр – сім’ядольний рубець

ювл – ювенільні листки

імл – іматурні листки

брв – брунька відновлення

епд – епідерма

епб – епіблема

екд – екзодерма

флм – фелема

флг – фелоген

флд – фелодерма

пк – паренхіма кори

енд – ендодерма

фл – флоема

іфл – інтраксилярна флоема

лбв – луб’яні волокна

кз – камбіальна зона

кс – ксилема

пкс – паренхіма ксилеми

вл – волокна лібриформу

свп – судинно-волокнистий пучок

сцв – серцевина

сп – серцевинний промінь

мл – молочники

дз – друзи

ВСТУП

Актуальність теми. Серед великого різноманіття сукулентів (листкові, стеблові та ін.) наймаловивченішою групою є каудексоподібні рослини. Це поняття (ориг.: «caudiciform plants») було запропоноване Гордоном Роулі в 1948 р. як об'єднання рослин, у яких набуття сукулентних ознак зумовлено видозмінами базальної частини пагона [36-41]. До групи каудексоподібних рослин або каудексоподібних сукулентів відноситься декілька десятків таксонів з родин: *Asparagaceae* Juss., *Dioscoreaceae* R.Br., *Cucurbitaceae* Juss., *Euphorbiaceae* Juss., але найбільш широко ці рослини представлені в родині *Apocynaceae* Juss. [2, 3, 10, 15, 36, 39]. Більшість з них розповсюджені в аридних та семіаридних регіонах Африканського континенту, а також є рідкісними або ендемічними рослинами, що занесені до Червоного списку МСОП, Червоного списку Південної Африки та бази CITES [2, 6, 8, 11-13, 17, 20, 28, 29, 34, 35, 42, 44]. Представники цієї групи сукулентів є досить популярними декоративними рослинами, а також мають перспективне застосування в медицині та фармакології як джерела корисних вторинних метаболітів [2, 14, 45, 46]. За висновками дослідників сукулентів відомо, що каудексоподібні рослини – поняття дискусійне і не збігається з типовими рослинами, що в процесі онтогенезу утворюють каудекс [1, 4, 5, 7]. При цьому наголошується, що недостатня кількість анатомо-морфологічних досліджень каудексоподібних рослин в процесі їхнього розвитку не дає можливості критично оцінити та визначити їхній біоморфологічний статус [16, 18, 19, 26, 27, 30-32, 43, 47]. Це призвело до того, що при характеристиці сукулентних рослин, які мають видозмінену базальну частину стебла, вживається низка таких термінів як: «бульба», «гротескно розширена основа», «каудекс», які базуються на описових морфологічних дослідженнях рослин різного віку та походження. Тому на нинішній момент недостатньо відомо на якому етапі онтогенезу, які саме тканини та частини рослин підлягають сукулентизації з подальшим формуванням характерних видозмін [8, 10, 15, 31, 33, 36-41]. Поза тим недавні дослідження, спрямовані на виявлення еволюційних зв'язків між сукулентами, встановили низку

припущень у яких йдеться про те, що каудексоподібні рослини, з досить високою ймовірністю, могли бути першою еволюційною ланкою при формуванні сукулентних ознак [19, 24, 25, 30-32, 47, 48]. Однак, недостатня кількість анатомо-морфологічних відомостей, що могли би встановити початкові етапи розвитку та точну локалізацію ключових видозмін у цих рослин, а також висока таксономічна дисперсія представників цієї групи не дають змоги остаточно підтвердити ці припущення [16, 24, 25, 32, 49]. Детальні дослідження, що проводилися лише на прикладі дорослих каудексоподібних рослин з роду *Adenia* Forssk. виявили декілька можливих стратегій утворення сукулентних ознак на тканинному рівні, але кількість цих даних є недостатньою для повного розуміння проблеми, яка потребує анатомо-морфологічних досліджень з таксонами інших родин на різних, особливо ранніх, етапах розвитку [21-25, 30-32, 48].

В родині *Apocynaceae* каудексоподібні сукуленти представлені недостатньо вивченими таксонами, що представлені в колекціях ботанічних садів в обмеженій кількості [1, 3, 23]. Однією з головних причин цього є складність їхнього генеративного розмноження в умовах інтродукції, що зумовлено складною будовою ентомофільних квіток – характерною ознакою родини *Apocynaceae* та відсутністю асоційованих природних запилювачів [2, 3, 6, 9]. Тому пошуки шляхів штучного генеративного розмноження в умовах інтродукції, а також анатомо-морфологічні дослідження каудексоподібних представників родини *Apocynaceae* є актуальними та будуть сприяти розширенню уявлення щодо особливостей їхньої біології та еволюції.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами.

Дисертаційна робота виконана у період з 2015-2017 рр. відповідно до науково-дослідної тематики НДЛ «Інтродукованого та природного фіторізноманіття» ННЦ «Інститут біології та медицини» Київського національного університету імені Тараса Шевченка: «Збереження, інтродукція, репродукція рідкісних та зникаючих рослин і моніторинг біологічного різноманіття модельних екосистем природно-заповідних територій» (2016-2017, № державної реєстрації 0116U002640), «Моніторинг, охорона та корекція природних, трансформованих і

модельних екосистем природно-заповідних територій та інтродукційні заходи з метою збереження біорізноманіття та підвищення їх стійкості до змін довкілля» (2014-2015, № державної реєстрації 0114 U00 3470) та особистого плану дисертанта.

Мета і завдання дослідження. Мета роботи – з'ясування особливостей цвітіння та репродукції каудексоподібних представників родини *Apocynaceae,* а також формування та локалізації сукулентних видозмін у процесі морфогенезу на ранніх етапах їхнього розвитку.

Для досягнення мети були поставлені такі завдання:

- дослідити фенологічні та морфологічні особливості цвітіння модельних об'єктів досліджуваних рослин для виявлення оптимальних способів генеративного розмноження в умовах інтродукції;
- виявити анатомо-морфологічні особливості насінин каудексоподібних рослин родини *Apocynaceae*;
- дослідити особливості морфогенезу та анатомічної будови модельних об'єктів у різних вікових станах прегенеративного періоду онтогенезу;
- визначити стратегії утворення сукулентних ознак та провести уточнюючу біоморфологічну характеристику досліджуваних таксонів.

Об'єкт дослідження – стратегія структурних пристосувань каудексоподібних рослини родини *Apocynaceae*.

Предмет дослідження – особливості морфогенезу та репродукції каудексоподібних рослин родини *Apocynaceae* в умовах інтродукції.

Методи дослідження*:* фенологічні, анатомо-морфологічні з використанням світлової мікроскопії, порівняльні, статистичні.

Наукова новизна одержаних результатів. Вперше досліджено анатомо-морфологічну структуру насінин модельних об'єктів та виявлено низку індивідуальних особливостей їхньої будови, що не притаманні типовим мезофітним представникам родини *Apocynaceae*. Виявлена залежність між величиною зародка та розвитком ендосперму. Подальші анатомо-морфологічні дослідження модельних об'єктів впродовж усього прегенеративного періоду

розвитку дали змогу вперше виявити основні етапи утворення сукулентних видозмін шляхом формування розширеної базальної частини пагону, яка утворилася з розрослого гіпокотиля, а також потовщення головного кореня. На основі цих даних було визначено дві стратегії утворення сукулентних ознак на органному та дві на тканинному рівнях, що збігаються з сучасними науковими припущеннями. Вперше з'ясовано, що формування розширеної базальної частини стебла у досліджуваних рослин відбувається внаслідок комбінованого медулярно-кортикального потовщення, що не притаманне більшості стеблових сукулентів. Вперше встановлено, що для молодих рослин *Adenium obesum*, *Petopentia natalensis* та *Fockea edulis* характерно формування перидерми на ранніх етапах розвитку. На основі отриманих даних було значно обґрунтовано поняття «каудексоподібні рослини», в межах родини *Apocynaceae*, та визначено, що сукулентні видозміни, характерні досліджуваним таксонам, не відповідають поняттям «бульба» та «каудекс». Отримана інформація суттєво розширює погляди на біологію каудексоподібних рослин, а також поповнює теоретичну базу в рамках сучасних досліджень біології та еволюції сукулентів.

Практичне значення одержаних результатів. За результатами досліджень морфології та фенології квіток модельних особин *A. obesum*, було розроблено дієву методику штучного перехресного запилення, яка може використовуватися працівниками ботанічних садів як базова модель штучного запилення й інших раритетних сукулентних та мезофітних таксонів родини *Apocynaceae* зі складною будовою ентомофільних квіток, що дає змогу їхнього відтворення та зберігання в умовах інтродукції з можливою подальшою реінтродукцією в природних місцях поширення. Отримані дані щодо будови насінин досліджуваних таксонів можуть бути використані систематиками та карпологами як додаткова уточнююча теоретична інформація. Виявлена виражена мікробіотичність насінин *A. obesum* спонукає до пошуків ефективніших способів їхнього тривалого зберігання. Результати досліджень морфогенезу каудексоподібних рослин можуть знайти своє застосування в навчальних дисциплінах з анатомії та морфології рослин як у шкільних, так і у вищих навчальних закладах.

Особистий внесок здобувача. Дисертаційна робота є самостійним завершеним дослідженням автора. Здобувач особисто здійснив інформаційний пошук, вибрав модельні об'єкти, провів статистичний аналіз отриманих даних. Виготовлення мікропрепаратів та подальші анатомо-морфологічні дослідження були проведені особисто здобувачем. Аналіз отриманого матеріалу та написання тексту дисертації виконано автором самостійно. Формулювання завдань досліджень та наукових висновків було здійснено у результаті критичного аналізу та обговорення даних із науковим керівником. Результати проведених досліджень показані в наукових публікаціях та дисертаційній роботі. В опублікованих роботах у співавторстві, особистий внесок здобувача становить не менше 70%. Права співавторів публікацій не порушені.

Апробація результатів досліджень. Результати досліджень представлені на XII Міжнародній конференції молодих учених «Наукові основи збереження біотичної різноманітності» (Львів, 21-22 травня 2015 р.); Міжнародній конференції молодих учених «Актуальні проблеми ботаніки та екології» (Полтава, 15-20 вересня 2015 р.); XII Міжнародній конференції молодих учених «Молодь і поступ біології» (Львів, 19-21 квітня 2016 р.); XI Міжнародній конференції молодих науковців «Від молекули до біосфери» (Харків, 29 листопада-2 грудня 2016 р.); V Міжнародній науково-практичній конференції «Сучасні проблеми біології, екології та хімії» (Запоріжжя, 26-28 квітня 2017 р.); 8th Planta Europa conference «Save Plants for Earth's Future» (Київ, 22-26 травня 2017 р.).

Публікації. За результатами дослідження опубліковано 11 наукових праць загальним обсягом 3 д.а. (з них 2,5 д.а. належать особисто автору) – 5 наукових статей (2,6 д.а., з них 2 д.а. – авторські), у тому числі 4 у фахових виданнях України (з них 3 статті у виданнях, які входять до науко-метричних баз даних: Thomson Scientific Master Journal List, Index Copernicus Journals Master List та Web of Science) та 6 матеріалів і тез доповідей на наукових конференціях.

Структура та обсяг роботи. Робота містить вступ, перелік умовних скорочень до рисунків, п'ять розділів основної частини з відповідними списками використаної літератури, висновки та додатки. Повний обсяг дисертації становить

248 сторінок, з яких основного змісту – 140 сторінок. Робота проілюстрована 24 таблицями, а також 43 рисунками в які входить понад 70 фотографій, зроблених автором.

Список використаних джерел

1. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. Учебное пособие. / [П. Ю. Жмылев, Ю. Е. Алексеев, Е. А. Карпухина, С. А. Баландини др.]. – 2-е. изд., испр. и доп. – М. : 2005. – 256 с.
2. Гайдаржи М. Н. Раритетные растения Южной Африки в коллекции ботанического сада им. акад. А. В. Фомина / М. Н. Гайдаржи, В. В. Никитина, Е. М. Баглай // Роль ботанических садов и природных охраняемых территорий в изучении и сохранении разнообразия растений и грибов: материалы Всероссийской конференции с международным участием. – Ярославль, 2011. – С. 54-57.
3. Гайдаржи М. М. Каудексні сукулентні рослини в колекції Ботанічного саду / М. М. Гайдаржи [та ін.] // Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. – 2015. – Вип. 1 (33). – С. 11-14.
4. Ілюстрований довідник з морфології квіткових рослин / С. М. Зиман, С. Л. Мосякін, О. В. Булах, О. М. Царенко. – Ужгород: Медіум, 2004. – 156 с.
5. Словарь ботанических терминов / Под общ. ред. И. А. Дудки. – К. : Наук. думка, 1984. – 308 с.
6. Нікітіна В. В. Види сукулентних рослин, що занесено до Червонного списку МСОП і представлено в колекції Ботанічного саду ім.акад. О. В. Фоміна / М. В. В. Нікітіна, К. М. Баглай, М. М. Гайдаржи // Вісник Київ.ун-ту імені Тараса Шевченка. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. – 2011. – Вип.29 . – С. 28-32.
7. Федоров Ал. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень / Ал. А. Федоров, М. Э. Кирпичников, З. Т. Артюшенко / Под общ. ред. П. А. Баранова. – М., Л. : Изд-во АН СССР, 1962. – 349 с.
8. Цвелев Н. Н. Жизнь растений. Семейство *Apocynaceae*. Семейство *Asclepiadaceae* / Н. Н. Цвелев / Под общ. ред. А. Л. Тахтаджяна. – М. : Просвещение, 1981. – Т. 5 (2). – 512 с.

9. Albers P. Pollination of *Apocynaceae* / P. Albers, L. J. G. Van Der Maesen / Wageningen Agric. Univ. Papers. – 1994. – Vol. 94 (3). – P. 61-81.
10. Albers F. Illustrated handbook of succulent plants: *Asclepiadaceae* / F. Albers, U. Meve. – Berlin: Springer, 2004. – 321 p.
11. Cactus and succulent plants: status survey and conservation action plan / Compiled by S. Oldfield. – IUCN / SSC cactus and succulent specialist group, The World International Union for conservation of nature and natural resources, 1997. – 226 p.
12. Checklist of Cites species. UNEP world concervation monitoring centre. URL: http://checklist.cites.org/
13. Court D. Succulent flora of Southern Africa. / D. Court. – Rotterdam: A. A. Balkema, 1981. – 224 p.
14. Dipak P. Biological activities of *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult.: a concise review / P. Dipak, B. Karabi, S. Sankar Narayan // Mal. J. of Biosc. – 2015. – Vol. 2 (4). – P. 214-221.
15. Eggli U. Illustrated handbook of succulent plants: Dicotyledons / U. Eggli. – Berlin: Springer, 2002. – 547 p.
16. Eggli U. Living under temporarily arid conditions – succulence as anadaptive strategy / U. Eggli, R. Nyffeler // Bradleya – 2009. – Vol. 27. – P. 13-36.
17. Fuller D. Conservation and commerce of cacti and other succulents / D. Fuller, S. Fitzgerald. – Washington: Traffic, 1987. – 264 p.
18. Gibson A. C. The anatomy of succulence / [A. C. Gibson, I. P. Ting, M. Gibbs, et al.] // Americ. soc. of plant physiolog. – 1982. – P. 1-17.
19. Gibson A. C. Structure-function relations of warm desert plants / A. C. Gibson. – Berlin: Springer-Verlag, 1996. – 215 p.
20. Golding J. Southern African plant red data lists / J. Golding. – Pretoria: SABANET, 2002. – 249 p.
21. Hearn D. J. *Adenia* (*Passifloraceae*) and its adaptive radiation: phylogeny and growth form diversification / D. J. Hearn // Syst. Bot. – 2006. – Vol. 31. – P. 805-821.

22. Hearn D. J. Descriptive anatomy and evolutionary patterns of anatomical diversification in *Adenia* (*Passifloraceae*) / D. J. Hearn // A Jour. of Syst. and Evol. Bot. – 2009. – Vol. 27 (1). – P. 13-38.
23. Hearn D. J. Developmental patterns in anatomy are shared among separate evolutionary origins of stem succulent and storage rootbearing growth habits in *Adenia* (*Passifloraceae*) / D. J. Hearn // Am. J. Bot. – 2009b. – Vol. 96. – P. 1941-1956.
24. Hearn D. J. Dissection of evolutionary networks to assess their role in the evolution of robustness, function, and diversification / D. J. Hearn // Evolution. – 2013. – Vol. 67. – P. 2273-2283.
25. Hearn D. J. The evolution of growth forms with expanded root and shoot parenchymatous storage is correlated across the eudicots / D. J. Hearn, R. Spicer // Int. J. of Plant Sci. – 2013. – Vol. 174 (7). – P. 1049-1061. doi: 10.1086/671745.
26. Hickey M. The Cambridge illustrated glossary of botanical terms / M. Hickey, C. King. – 1-th edition. – Cambridge: Cambridge University Press, 2000 – 222 p.
27. Ihlenfeldt H. -D. Lebensformen und überlebens strategien bei sukkulenten / H.-D. Ihlenfeldt // Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1985. – Vol. 98. – P. 409-423.
28. Jurgens N. Floristic biodiversity and history of African arid regions / N. Jurgens // Biodiv. And Cons. – 1997. – Vol. 6. – P. 495-514. doi: 10.1023/A:1018325026863.
29. Lawson G. W. Plant life in West Africa / G. W. Lawson. – Accra: Oxford University Press, 1966. –150 p.
30. Ogburn R. M. The ecological water-use strategies of succulent plants / R. M. Ogburn, E. J. Edwards // Adv. in Bot. Res. – 2010. – Vol. 55. – P. 179-225. doi: 10.1016/B978-0-12-380868-4.00004-1.
31. Pate J. S. Plants with fleshy underground storage organs – a Western Australian survey. The biology of Australian plants / J. S. Pate, K. W. Dixon / Under the general editorship J. S. Pate & A. J. Mccomb (eds.). – Nedlands: University of Western Australia Press, 1981. – P. 181-215.

32. Pate J. S. Tuberous, cormous and bulbous plants. Biology of anadaptive strategy in Western Australia / J. S. Pate, K. W. Dixon. – Nedlands: University of Western Australia Press, 1982. – 268 p.
33. Rauh W. Die grossartige welt der sukkulenten. / W. Rauh. – Berlin, Hamburg: Verlag Paul Parey, 1979 – 183 p.
34. Red List of South African plants / [D. Raimondo, L. von Staden, J. E. Victor, N. A. Helme et al.] // SANBI. – Pretoria, 2009. – 668 p.
35. Red List of South African plants. SANBI. URL: https://www.sanbi.org/
36. Rowley G. D. Caudiciform succulents / G. D. Rowley // Nation. Cact. Succ. J. – 1948. – Vol. 3. – P. 102-103.
37. Rowley G. D. Name that succulent. Keys to the families and genera of succulent plantsin cultivation / G. D. Rowley. – Cheltenham: Stanley Thornes Ltd., 1980. – 268 p.
38. Rowley G. D. The pollination mechanism of *Adenium* (*Apocynaceae*) / G. D. Rowley // The Nat. Cactus and Succulent J. – 1980. –Vol. 35, No. 1. – P. 2-5.
39. Rowley G. Caudiciform and pachycaul succulents: Pachycauls, Bottle-, Barrel- and Elephant-trees and their kin: a collector's miscellany / G. Rowley. – U.S.A: Strawberry Press, 1987. – 282 p.
40. Rowley G. D. A history of succulent plants / G. D. Rowley. – Mill Valley: Strawberry Press, 1997. – 409 p.
41. Rowley G. *Pachypodium* & *Adenium* / G. Rowley // Cactus File. – 1999. – Vol. 5. – 179 p.
42. Smith G. F. List of Southern African succulent plants / [G. F. Smith, E. J. Van Jaarsveld, T. H. Arnold, F. E. Steffens, R. D. Dixon, J. A. Retief, et al.]. – Pretoria: Umdaus Press, 1997. – 175 p.
43. Swartz D. Collegiate dictionary of botany / D. Swartz. – New York: Ronald Press Company, 1971. – 520 p.
44. The IUCN Red List of Threatened Species. URL: http://www.iucnredlist.org/

45. Yamauchi T. Cardiacglycosides and pregnanes from *Adenium obesum* (studies on the constituents of *Adenium*. I) / T. Yamauchi, F. Abe // Chem. and Pharmac. Bull. – 1990. – Vol. 38 (3). – P. 669-672.
46. Vethaviyasar N. 16-anhydro-3-acetyl-gitoxigenin in *Adenum obesum* / N. Vethaviyasar, D. John // Planta Medica – 1982. – Vol. 44. – P. 123-124.
47. Willert D. J. Desert succulentsand their life strategies / [D. J. Willert, B. M. Von Eller, M. J. A. Werger, E. Brinckmann] // Vegetatio – 1990. – Vol. 90. – P. 133-144.
48. Willert D. J. Life strategies of succulents in deserts. With special reference to the Namib desert / [D. J. Willert, B. M. Von Eller, M. J. A. Werger, E. Brinckmann, H. -D. Ihlenfeldt]. – Cambridge: Cambridge University Press, 1992. – 368 p.
49. Wyka T. Water tissues of succulents. Part 1 / T. Wyka // Kaktusy i Inne. – 2008. – Vol. 5 (1). – P. 4-11.

РОЗДІЛ 1
СУЧАСНІ ПОГЛЯДИ НА БІОМОРФОЛОГІЧНІ ТА АНАТОМО-МОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ СУКУЛЕНТНИХ ПРЕДСТАВНИКІВ РОДИНИ *APOCYNACEAE*

1.1. Загальні відомості щодо систематики родини *Apocynaceae*

Таксономічні дослідження родини *Apocynaceae* проводяться вже понад 300 років та характеризуються своєю неоднозначністю через високу анатомо-морфологічну варіативність її представників, що зумовлено різноманітними стратегіями пристосування до навколишніх умов [31]. Початок активних таксономічних досліджень родини почався з робіт М. Адансона та А. Жюсьє, в яких були зроблені перші узагальнення та запропоновані перші системи родини [31, 33, 184]. Роботою, яка визначила систематику *Apocynaceae* майже на 100 років була праця Р. Брауна, де автор, на основі анатомо-морфологічних особливостей будови квіток, розділив її представників на дві самостійні родини: *Asclepiadaceae* (види з полініями) та *Apocynaceae* s. str. (види без полініїв) [28-30, 40]. Дещо пізніше, в родині *Apocynaceae* було виділено дві підродини: *Plumerioideae* та *Apocynoideae*, що складалися з 12 триб і 27 підтриб [109]. При цьому родина *Asclepiadaceae* поділялася на три підродини: *Asclepiadoideae, Secamonoideae* та *Periplocoideae* [122, 163, 200]. Хоча деякі автори висловлювали сумніви щодо такого розподілу, наприклад: Деметра, Сафворт, Джудд, Струве та ін., більшість систем будувалися за принципом «дворідинності» [155]. А. Л. Тахтаджян у своїй системі квіткових рослин також виділив дві окремі родини: *Apocynaceae* з двома підродинами *Apocynoideae* та *Plumerioideae*, а також, *Asclepiadaceae* з підродинами *Asclepiadoideae* та *Periplocoideae*. Поза тим автор неодноразово вказував на їхню високу спорідненість [31, 33]. Такі твердження базувались на дослідженнях ентомофільних пристосувань квіток, анатомічних особливостей пилку, деревини, утворення інтраксилярн здебільшого оїї флоеми, а також будови ендосперму та покривних інтегументів насінин [28-30].

Впровадження молекулярно-генетичних, філогенетичних методів та побудови нових систем (APG I-IV) значно змінили погляди на таксономію родини *Apocynaceae*. Дослідження Б. Сеннблада та Б. Бремера, а також М. Ендрес, С. Ліеде зі співавт. показали, що підродини *Plumerioideae* і *Apocynoideae* та більшість триб підротини *Plumerioideae* не є монофілетичними [125, 154, 165, 177]. Також, роботи Б. Сеннблада та ін., були спрямовані на дослідження досить великої триби *Wrightieae* (*Apocynoideae*) за Лівенбергом (1994) [177], але також включали представників й інших триб *Apocyneae* та *Asclepiadeae* [83, 178]. Результати *rbc*L, *trl*L-F сиквенсів показали, що жодна з описаних триб у межах підродини *Apocynoideae* не є монофілетичною, у результаті чого, було запропоновано переглянути класифікацію триби *Wrightieae* та вичленити з неї дві окремі триби: *Nerieae* та *Malouetieae* [166, 177, 178].

Дослідивши класифікацію *Asclepiadaceae*, запропоновану Брауном, авторами С. Ліеде-Шуманн, Ф. Альберс та ін. було підтверджено, що підродини *Periplocoideae* і *Secamonoideae* є монотрибальними [125, 190]. Крім того, дослідження Сівейлера та ін. вказували на те, що підродина *Secamonoideae* є монофілетичною, а підродина *Asclepiadoideae* є досить близькою до неї, але не характеризувалася монофілетичністю [83, 165, 168, 178].

Останні дослідження морфології квіток, зокрема морфології пилку [187, 188], а також, в основному, молекулярні дослідження М. Едресс зі співавт. дали змогу значно поглибити уявлення про класифікацію родини. Це призвело до того, що родина *Asclepiadaceae* була остаточно включена до родини *Apocynaceae* як п’ята досить велика підродина *Asclepiadoideae*, при цьому підродина *Plumerioideae* знижена до рангу триби в межах підродини *Rauvolfioideae* [83, 84, 126, 178]. Також були проведені перебудови на рівні триб, вітдак *Vinceae* тепер поділяється на триби *Rauvolfieae*, *Kopsieae*, та *Ophioxyleae* як трьох нових підтриб. До триби *Tabernaemontaneae* як нижчих таксономічних рангів включені триби: *Melodineae*, *Hunterieae*, *Carisseae*. До триби *Plumerieae* у статусі підтриб включено триби *Allamandeae* та *Thevetieae*. Також до триби *Echiteae* включено трибу *Prestonieae*, у статусі нової підтриби.

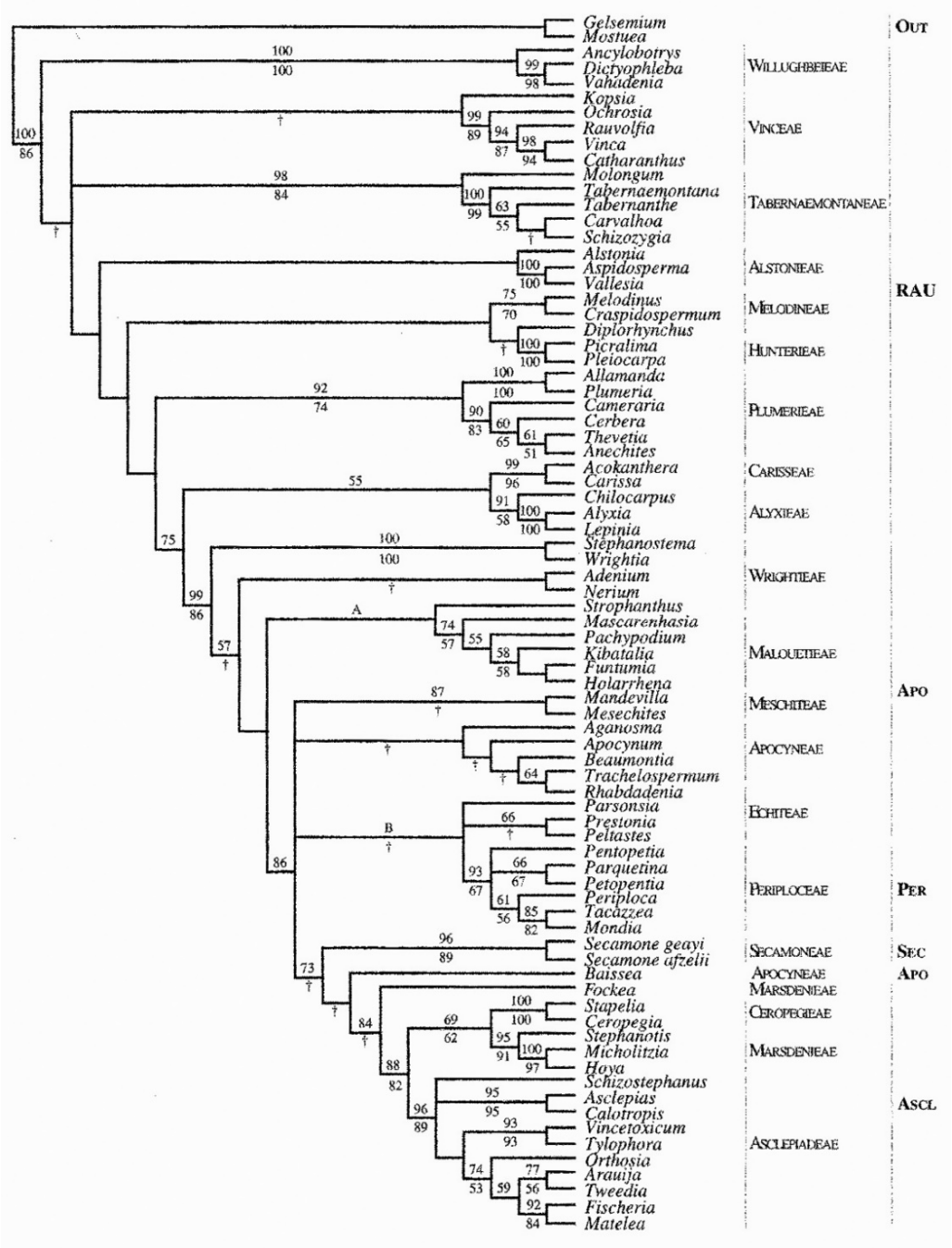

Рис.1.2.1. Консенсус комбінованої складової або напівстрогий консенсус з 252 найбільш парсимонічних дерев за послідовним зважуванням генів *rbc*L (за Б. Сеннблад та ін.) [178]. Класифікація підродин та триб відповідно до М. Ендресс і В. Брюнс [83]. Для підродин використовується трибуквенний код: RAU – *Rauvolfioideae*, APO – *Apocynoideae*, PER – *Periplocoideae*, SEC – *Secamonoideae* та ASC – *Asclepiadoideae*. Гілки, які відсутні в строгому консенсусному дереві за послідовним зважуванням, позначаються хрестом (†). Для гілок, позначених А або В, підтримка складає 95% або 50%, відповідно всі інші гілки мають 100% підтримку.

У підродині *Secamonoideae* триба *Toxocarpeae* була знижена до рівня роду. До триби *Asclepiadeae* у статусі підтриб та нижчих таксономічних рангів включені триби *Cynancheae Gonolobeae, Oxypetaleae, Tylophoreae, Orthosieae* та *Vincetoxiceae* [83, 84, 126]. На основі *ndh*F, *rbc*L та *mat*K сиквенсів було виявлено підтриби в межах підродин *Rauvolfioideae* та *Apocynoideae*, а в підродині *Asclepiadoideae* визначено одну нову трибу *Eustegieae* та три підтриби: *Diplolepinae, Pentacyphinae* і *Tassadiinae*, що були також додатково морфологічно описані та підтверджені [84, 147, 166, 192].

Таким чином, можна зазначити, що сучасна класифікація родини *Apocynaceae* ще далека до свого завершення, але на нинішній момент дослідники доводять поліфілетичність родини *Apocynaceae*, виділяючи в її межах п’ять підродин: *Apocynoideae*, до якої входить 9 триб, 17 підтриб та 82 роди; *Asclepiadoideae*, що має 5 триб, 15 підтриб та 164 роди; *Rauvolfioideae*, що включає 12 триб, 16 підтриб та 79 родів; *Periplocoideae*, до якої входить 33 роди, та *Secamonoideae*, що включає лише 8 родів (рис. 1.2.1) [84].

Нижче наведена найбільш повна та сучасна на нинішній момент класифікація родини *Apocynaceae*, під редакцією М. Ендресс зі співавт. (напівжирним шрифтом виділені роди де трапляються сукулентні представники) [84]:

Домен: *Eukaryota*
Царство: *Viridiplantae*
Відділ: *Streptophyta*
Надклас: *Magnoliophyta*
Клас: *Eudicots*
Підклас: *Asterids*
Порядок: *Gentianales* Juss. ex Bercht. & J.Presl
Родина: *Apocynaceae* Juss., nom. cons.
Підродина: *Rauvolfioideae* Kostel.
Триба: *Aspidospermateae* Miers.

Роди: *Aspidosperma* Mart. & Zucc., *Geissospermum* Allemão, *Haplophyton* A. DC., *Microplumeria* Baill., *Strempeliopsis* Benth., *Vallesia* Ruiz & Pav.

Триба: *Alstonieae* G. Don.

Роди: *Alstonia* R. Br., *Dyera* Hook. F.

Триба: *Vinceae* Duby.

Підтриба: *Kopsiinae* Leeuwenb.

Роди: *Kopsia* Blume.

Підтриба: *Ochrosiinae* Pichon ex Boiteau.

Роди: *Ochrosia* Juss.

Підтриба: *Tonduziinae* M.E. Endress.

Роди: *Laxoplumeria* Markgr.

Підтриба: *Vincinae* M.E. Endress.

Роди: *Vinca* L.

Триба: *Catharanthinae* Pichon ex Boiteau.

Роди: *Catharanthus* G. Don, *Kamettia* Kostel., *Petchia* Livera.

Підтриба: *Rauvolfiinae* Benth. & Hook.f.

Роди: *Rauvolfia* L.

Триба: *Willughbeieae* A. DC.

Підтриба: *Leuconotidinae* Pichon ex Leeuwenb.

Роди: *Bousigonia* Pierre, *Cyclocotyla* Stapf, *Leuconotis* Jack.

Підтриба: *Willughbeiinae* A. DC.

Роди: *Willughbeia* Roxb.

Підтриба: *Lacmelleinae* Pichon ex Leeuwenb.

Роди: *Couma* Aubl., *Hancornia* Gomes, *Lacmellea* H. Karst., *Parahancornia* Ducke.

Підтриба: *Landolphiinae* K. Schum.

Роди: *Ancylobothrys* Pierre, *Chamaeclitandra* (Stapf) Pichon, *Clitandra* Benth., *Cylindropsis* Pierre, *Dictyophleba* Pierre,

Landolphia P. Beauv., *Orthopichonia* H. Huber, *Pacouria* Aubl., *Saba* (Pichon) Pichon, *Vahadenia* Stapf.

Триба: *Tabernaemontaneae* G. Don.

Підтриба: *Ambelaniinae* A.O. Simões & M.E. Endress.

Роди: *Ambelania* Aubl., *Macoubea* Aubl., *Molongum* Pichon, *Mucoa* Zarucchi, *Neocouma* Pierre, *Rhigospira* Miers, *Spongiosperma* Zarucchi.

Підтриба: *Tabernaemontaninae* A. DC.

Роди: *Callichilia* Stapf, *Calocrater* K. Schum., *Carvalhoa* K. Schum., *Crioceras* Pierre, *Schizozygia* Baill., *Tabernaemontana* L., *Tabernanthe* Baill., *Voacanga* Thouars.

Триба: *Melodineae* G. Don.

Роди: *Diplorhynchus* Welw. ex Ficalho & Hiern., *Craspidospermum* Bojer ex A. DC., *Melodinus* J.R. Forst., *Pycnobotrya* Benth., *Stephanostegia* Baill.

Триба: *Hunterieae* Miers.

Роди:*Gonioma* E. Mey., *Hunteria* Roxb., *Picralima* Pierre, *Pleiocarpa* Benth.

Триба: *Amsonieae* M.E. Endress.

Роди: *Amsonia* Walter.

Триба: *Alyxieae* G. Don.

Підтриба: *Condylocarpinae* Pichon ex Leeuwenb.

Роди: *Chilocarpus* Blume, *Condylocarpon* Desf., *Plectaneia* Thouars.

Підтриба: *Alyxiinae* A. DC.

Роди: *Alyxia* Banks ex R. Br., *Lepinia* Decne., *Lepiniopsis* Valeton, *Pteralyxia* K. Schum.

Триба: *Plumerieae* E. Mey.

Підтриба: *Allamandinae* A. DC.

Роди: *Allamanda* L.

Підтриба: *Plumeriinae* Pichon ex Leeuwenb.

Роди: *Himatanthus* Willd. ex. Schult., *Mortoniella* Woodson, *Plumeria* L.

Підтриба: *Thevetiinae* A. DC.

Роди: *Anechites* Griseb., *Cameraria* L., *Cerbera* L., *Cerberiopsis* Viell., *Skytanthus* Meyen, *Thevetia* L.

Триба: *Carisseae* Dumort.

Роди: *Acokanthera* G. Don.

Підродина: *Apocynoideae* Burnett.

Триба: *Wrightieae* G. Don.

Роди: *Pleioceras* Baill., *Stephanostema* K. Schum., *Wrightia* R. Br.

Триба: *Nerieae* Baill.

Підтриба: *Neriinae* Benth. & Hook.f.

Роди: ***Adenium*** Roem. & Schult., *Nerium* L.

Підтриба: *Alafiinae* Pichon ex Leeuwenb.

Роди: *Alafia* Thouars, *Isonema* R. Br., *Farquharia* Stapf, *Strophanthus* DC.

Триба: *Malouetieae* Müll.

Підтриба: *Galactophorinae* Pichon ex M.E. Endress.

Роди: *Galactophora* Woodson.

Підтриба: *Pachypodiinae* Pichon ex Leeuwenb.

Роди: *Neobracea* Britton in Britton & Millsp., ***Pachypodium*** Lindl.

Підтриба: *Malouetiinae* Pichon.

Роди: *Allowoodsonia* Markgr., *Carruthersia* Seem., *Eucorymbia* Stapf, *Funtumia* Stapf, *Holarrhena* R. Br., *Kibatalia* G. Don, *Malouetia* A. DC., *Malouetiella* Pichon, *Mascarenhasia* A. DC., *Spirolobium* Baill.

Триба: *Rhabdadenieae* Pichon ex M.E. Endress.

Роди: *Rhabdadenia* Müll.

Триба: *Echiteae* Bartl.

Підтриба: *Pentalinoninae* Pichon ex M.E. Endress.

Роди: *Angadenia* Miers, *Pentalinon* Voigt, *Salpinctes* Woodson.

Підтриба: *Peltastinae* Pichon ex M.E. Endress.

Роди: *Asketanthera* Woodson, *Macropharynx* Rusby, *Peltastes* Woodson, *Temnadenia* Miers.

Підтриба: *Echitinae* Kitt.

Роди: *Bahiella* J. F. Morales, *Echites* P. Browne, *Fernaldia* Woodson.

Підтриба: *Prestoniinae* Pichon ex M.E. Endress.

Роди *Hylaea* J. F. Morales, *Laubertia* A. DC., *Prestonia* R. Br., *Rhodocalyx* Müll.

Підтриба: *Parsonsiinae* Benth. & Hook.f.

Роди: *Artia* Guillaumin, *Ecua* Middleton, *Parsonsia* R. Br., *Thenardia* Kunth in Humb., *Thoreauea* J. K. Williams.

Триба: *Odontadenieae* Miers.

Роди: *Cycladenia* Benth., *Elytropus* Müll., *Odontadenia* Benth., *Pinochia* B. F. Hansen & M. E. Endress, *Stipecoma* Müll. , *Secondatia* A. DC., *Thyrsanthella* (Baill.) Pichon.

Триба: *Mesechiteae* Miers.

Роди: *Allomarkgrafia* Woodson, *Forsteronia* G. Mey., *Mandevilla* Lindl., *Mesechites* Müll., *Tintinnabularia* Woodson.

Триба: *Apocyneae* Rchb.

Підтриба: *Beaumontiinae* Pichon ex M.E. Endress.

Роди: *Beaumontia* Wall., *Parepigynum* Tsiang & P.T. Li, *Vallaris* Burm. f.

Підтриба: *Papuechitinae* Pichon ex M.E. Endress.

Роди: *Anodendron* A. DC., *Ixodonerium* Pit., *Papuechites* Markgr.

Підтриба: *Amphineuriinae* Pichon ex M.E. Endress.

Роди: *Amphineurion* (A. DC.) Pichon, *Sindechites* Oliv., *Streptoechites* D.J. Middleton & Livsh.

Підтриба: *Apocyinae* Pichon ex Leeuwenb.

Роди: *Apocynum* L., *Cleghornia* Wight.

Підтриба: *Urceolinae* Pichon ex M.E. Endress.

Роди: *Aganonerion* Pierre ex Spire, *Parameria* Benth., *Urceola* Roxb.

Підтриба: *Chonemorphinae* Pichon ex M.E. Endress.

Роди: *Chonemorpha* G. Don, *Trachelospermum* Lem., *Vallariopsis* Woodson.

Підтриба: *Ichnocarpinae* Benth. & Hook.f.

Роди: *Aganosma* (Blume) G. Don, *Amalocalyx* Pierre, Bull., *Baharuia* Middleton, *Epigynum* Wight, *Ichnocarpus* R. Br., *Micrechites* Miq., *Pottsia* Hook. & Arn.

Триба: *Baisseeae* M.E. Endress.

Роди: *Baissea* A. DC., *Dewevrella* De Wild., *Motandra* A. DC., *Oncinotis* Benth.

Підродина: *Periplocoideae* Endl.

Роди: *Atherandra* Decne., *Baroniella* Costantin & Gallaud, *Baseonema* Schltr. & Rendle, *Batesanthus* N.E. Br., *Camptocarpus* Decne., *Cryptolepis* R. Br., *Cryptostegia* R. Br., *Decalepis* Wight & Arn., *Ectadium* E. Mey., *Epistemma* D.V. Field & J.B. Hall, *Finlaysonia* Wall., *Gymnanthera* R. Br., *Hemidesmus* R. Br., ***Ischnolepis*** Jum. & H. Perrier, *Kappia* Venter, *Maclaudia* Venter & R. L. Verh., ***Mondia*** Skeels, *Myriopteron* Griff., *Parquetina* Baill., *Periploca* L., ***Petopentia*** Bullock, *Phyllanthera* Blume, ***Raphionacme*** Harv., *Sacleuxia*

Baill., ***Sarcorrhiza*** Bullock, ***Schlechterella*** K. Schum., ***Stomatostemma*** N.E. Br., *Streptocaulon* Wight & Arn., *Tacazzea* Decne., *Telectadium* Baill., *Zygostelma* Benth.

Підродина: *Secamonoideae* Endl.

Роди: *Calyptranthera* Klack., *Genianthus* Hook. f., *Goniostemma* Wight, *Pervillaea* Decne., ***Secamone*** R. Br., *Secamonopsis* Jum., *Toxocarpus* Wight & Arn., *Trichosandra* Decne.

Підродина: *Asclepiadoideae* R. Br. ex Burnett.

Триба: *Fockeeae* H. Kunze.

Роди: ***Cibirhiza*** Bruyns, ***Fockea*** Endl.

Триба: *Eustegieae* Rchb. ex Liede & Meve.

Роди: *Emicocarpus* K. Schum. & Schltr., *Eustegia* R. Br.

Триба: *Marsdenieae* Benth.

Роди: *Anatropanthus* Schltr., *Anisopus* N. E. Br., *Asterostemma* Decne., *Campestigma* Pierre ex Costantin, *Cathetostemma* Blume, *Cionura* Griseb., *Cosmostigma* Wight, ***Dischidia*** R. Br., *Dolichopetalum* Tsiang, *Gongronema* (Endl.) Decne., *Gunnessia* P.I. Forst., *Gymnema* R. Br., *Heynella* Backer, ***Hoya*** R. Br., *Jasminanthes* Blume, *Lygisma* Hook. f., ***Marsdenia*** R. Br., *Oreosparte* Schltr., *Pycnorhachis* Benth., *Rhyssolobium* E. Mey., *Sarcolobus* R. Br., *Stephanotis* Thouars, *Stigmatorhynchus* Schltr., *Telosma* Coville, *Treutlera* Hook. f., *Wattakaka* Hassk.

Триба: *Ceropegieae* Decne. ex Orb.

Підтриба: *Heterostemminae* Meve & Liede.

Роди: *Heterostemma* Wight & Arn.

Підтриба: *Leptadeniinae* Meve & Liede.

Роди: *Conomitra* Fenzl, *Leptadenia* R. Br., *Orthanthera* Wight, *Pentasachme* Wall. ex Wight.

Підтриба: *Anisotominae* Meve & Liede.

Роди: *Anisotoma* Fenzl, *Emplectanthus* N.E. Br., *Neoschumannia* Schltr., ***Riocreuxia*** Decne., *Sisyranthus* E. Mey.

Підтриба: *Stapeliinae* G. Don.

Роди: ***Anomalluma*** Plowes, ***Apteranthes*** J.C. Mikan, ***Australluma*** Plowes, ***Baynesia*** Bruyns, ***Brachystelma*** Sims, ***Caralluma*** R. Br., ***Caudanthera*** Plowes, ***Ceropegia*** L., ***Desmidorchis*** Ehrenb., ***Duvalia*** Haw., ***Duvaliandra*** M.G. Gilbert, ***Echidnopsis*** Hook. f., ***Edithcolea*** N.E. Br., ***Hoodia*** Sweet ex Decne., ***Huernia*** R. Br., ***Larryleachia*** Plowes, ***Lavrania*** Plowes, ***Monolluma*** Plowes, ***Notechidnopsis*** Lavranos & Bleck, ***Ophionella*** Bruyns, ***Orbea*** Haw., ***Orbeanthus*** L.C. Leach, ***Pectinaria*** Haw., ***Piaranthus*** R. Br., ***Pseudolithos*** P.R.O. Bally, ***Quaqua*** N.E. Br., ***Rhytidocaulon*** P.R.O. Bally, ***Richtersveldia*** Meve & Liede, ***Socotrella*** Bruyns & A.G. Miller, ***Stapelia*** L., ***Stapelianthus*** Choux ex White & Sloane, ***Stapeliopsis*** Pillans, ***Tavaresia*** Welw., ***Tridentea*** Haw., ***Tromotriche*** Haw., ***Whitesloanea*** Chiov.

Триба: *Asclepiadeae* Duby.

Підтриба: *Astephaninae* Endl. ex Meisn.

Роди: *Astephanus* R. Br., ***Microloma*** R. Br., *Oncinema* Arn.

Підтриба: *Asclepiadinae* Decne. ex Miq.

Роди: *Aidomene* Stopp, ***Asclepias*** L., ***Aspidoglossum*** E. Mey., ***Aspidonepsis*** Nicholas & Goyder, *Calciphila* Liede & Meve, *Calotropis* R. Br., *Cordylogyne* E. Mey., ***Fanninia*** Harv., ***Glossostelma*** Schltr., *Gomphocarpus* R. Br., *Kanahia* R. Br., *Margaretta* Oliv., *Miraglossum* Kupicha, ***Odontostelma*** Rendle, *Oxystelma* R. Br., ***Pachycarpus*** E. Mey., *Parapodium* E. Mey., *Pergularia* L., ***Schizoglossum*** E. Mey., *Solenostemma*

Hayne, ***Stathmostelma*** K. Schum., ***Stenostelma*** Schltr., ***Trachycalymma*** (K. Schum.) Bullock, *Woodia* Schltr., ***Xysmalobium*** R. Br.

Підтриба: *Cynanchinae* K. Schum.

Роди: *Adelostemma* Hook. f., ***Cynanchum*** L., *Glossonema* Decne., *Graphistemma* (Champ. ex Benth.) Champ. ex Benth., *Holostemma* R. Br., *Mahawoa* Schltr., *Metaplexis* R. Br., *Odontanthera* Wight, *Pentarrhinum* E. Mey., *Raphistemma* Wall., *Schizostephanus* Hochst. ex Benth., *Seshagiria* Ansari & Hemadri, *Sichuania* M.G. Gilbert & P.T. Li.

Підтриба: *Tylophorinae* K. Schum.

Роди: *Merrillanthus* Chun & Tsiang, *Pentastelma* Tsiang & P.T. Li, *Pentatropis* R. Br. ex Wight & Arn., *Vincetoxicum* Wolf.

Підтриба: *Pentacyphinae* Liede & Meve

Роди: *Pentacyphus* Schltr.

Підтриба: *Diplolepinae* Liede & Meve

Роди: *Diplolepis* R. Br.

Підтриба: *Orthosiinae* Liede & Rapini.

Роди: *Jobinia* E. Fourn., *Monsanima* Liede & Meve, *Orthosia* Decne., *Scyphostelma* Baill.

Підтриба: *Metastelmatinae* Endl. ex Meisn.

Роди: *Barjonia* Decne., *Blepharodon* Decne., *Ditassa* R. Br., *Hemipogon* Decne., *Hypolobus* E. Fourn., *Metastelma* R. Br., *Minaria* T.U.P. Konno & Rapini, *Nautonia* Decne., *Nephradenia* Decne., *Peplonia* Decne., *Petalostelma* E. Fourn., *Rhyssostelma* Decne.

Підтриба: *Tassadiinae* Liede & Meve.

Роди: *Stenomeria* Turcz., *Tassadia* Decne.

Підтриба: *Oxypetalinae*E. Fourn.

Роди: *Araujia* Brot., *Funastrum* E. Fourn., *Morrenia* Lindl., *Oxypetalum* R. Br., *Philibertia* Kunth, *Tweedia* Hook. & Arn., *Widgrenia* Malme.

Підтриба: *Gonolobinae* G. Don ex Liede.

Роди: *Fischeria* DC., ***Gonolobus*** Michx., *Gyrostelma* E. Fourn., *Ibatia* Decne., *Lachnostoma* Kunth in Humb., *Macroscepis* Kunth in Humb., ***Matelea*** Aubl., *Phaeostemma* E. Fourn., *Pherotrichis* Decne., *Pseudolachnostoma* Morillo, *Rhytidostemma* Morillo, *Rojasia* Malme, *Schubertia* Mart., *Stelmagonum* Baill., *Tylodontia* Griseb.

1.2. Загальна характеристика родини *Apocynaceae*

Родина *Apocynaceae*, або Барвінкові в сучасному її уявленні включає близько 366 родів та 5100 видів поширених на всіх континентах, окрім Антарктиди, полярних і приполярних зон, а також Нової Зеландії. Основна кількість таксонів зосереджена в Голарктичному, Палеотропічному та Неотропічному царствах, а також, в меншій мірі, в Австралійському та Капскому [8, 32, 39]. Більшість представників характеризуються пантропічним типом ареалу, оскільки саме в країнах тропіків обох півкуль планети налічується найбільше фіторізноманіття життєвих форм [5, 33, 39, 74].

Серед родини *Apocynaceae* трапляються багаторічні трав'яні рослини (*Catharanthus*, *Apocynum*, *Vinca*), здерев'янілі (*Landolphia*), або трав'яні виткі ліани (*Menispermum*), частіше орто- чи плагітропні кущі та кущики (*Nerium*, *Carissa*) та досить високі дерева (*Alstonia*, *Aspidosperma*, *Rauvolfia caffra* Sond.). Також трапляються й напівдеревні форми (*Mandevilla*) [26-33, 36, 39, 74]. Слід зазначити, що саме в тропічних та субтропічних поясах планети зосереджена більшість деревних, кущових та ліаноподібних форм, а в помірних широтах рослини родини *Apocynaceae*, здебільшого, представлені багаторічними травами [26-33, 39, 61, 74, 107, 108]. Багато таксонів цієї родини є ксерофітними рослинами, що пристосовані

до існування в умовах аридного чи семіаридного клімату. Сюди належать безлисті або майже безлисті кущі з лозоподібними членистими гілками (*Periploca aphylla* Decne., *Leptadenia pyrotechnica* (Forssk.) Decne.). Висушені стебла останнього виду широко розповсюдженого в пустелях Африки та Південно-Західної Азії, дуже легко спалахують і горять, призводячи до значних природних пожеж [55, 56, 85, 112, 124]. Серед представників родини *Apocynaceae* майже не трапляється водних рослин [107, 108].

Коренева система у більшості представників родини *Apocynaceae* стрижнева, виражено алоризна, рідше вторинно гоморизна з різним ступенем та характером галуження [28-30, 33, 36].

Листки барвінкових прості, цільні та цільнокраї, гіпостоматичні, майже завжди без прилистників, розташовані здебільшого супротивно (*Holarrhena*, *Vincetoxicum*), рідше кільчасто (*Rauvolfia*) або почергово (*Pachypodium*) [7, 33, 39, 79, 82, 105, 111, 174]. Форма листків досить різноманітна, від округлої та ланцетної до яйцеподібної чи оберненояйцеподібної, з загостреними або усіченими кінцями. Жилкування пірчасте, рідше сітчасте. Поверхня листків у більшості рослин цієї родини гладка, але може бути покрита досить товстим восковим нальотом (*Hoya*), або криючими трихомами (*Pachypodium namaquanum* (Wyley ex Harv.) Welw.) [19, 35, 53, 61, 79, 105, 175, 192]. У пазухах листків представників роду *Tabernaemontana* є особливі залозки, виділення яких ніби лакують прилеглі частини рослини [39, 74, 108-109].

Квітки *Apocynaceae* завжди двостатеві, зазвичай актиноморфні, рідше зигоморфні (*Condylocarpon*) та п’ятичленні [28-31, 33, 37, 39, 149]. Вони зібрані у волотеподібні, китицеподібні або щиткоподібні суцвіття, рідше формують цимоїдні суцвіття, або розташовуються поодиноко на верхівках пагонів чи в пазухах листків (*Vinca*) [38, 39, 74]. Головною особливістю представників родини *Apocynaceae* є те, що всі вони є комахозапильними рослинами, тому їхні квітки характеризуються різними ентомофільними пристосуваннями [24, 33, 39, 61, 127, 181]. Чашечка зазвичай майже повністю розсічена і нерідко має біля основи, з внутрішнього боку, залозисті лусочки або нектарики. Шляхом поздовжнього

зростання пелюсток віночок може бути трубчастим, лійчастим, дзвоникоподібним, колесоподібним або блюдцеподібним, а його внутрішній бік нерідко густо вкритий трихомами [19, 24, 37, 127, 149]. Краї пелюсток завжди формують відгини, розмір та форма яких досить різноманітні. Вони можуть розташовуватися паралельно відносно трубки, загинатися донизу, або зростатися своїми верхівками, у результаті чого утворюється вкрай своєрідна форма віночка. Особливо характерна вона для багатьох представників роду *Ceropegia*, у яких квітки нагадують ліхтарики з п’ятьма бічними отворами в їх верхній частині [37, 53, 57, 149]. Характерною особливістю будови квіток у представників підродини *Asclepiadoideae* є утворення так званої «корони» всередині віночка, що складаються з лускоподібних м'ясистих придатків самого віночка або дуже вкорочених тичинкових ниток чи стерильних частин пиляків. В деяких випадках окремі складові корони можуть бути вмістилищами нектару чи зростаються між собою, утворюючи на кшталт другого внутрішнього віночка (*Orbea ciliata* (Thunb.) L.C.Leach) [28-30, 33, 39, 53, 71, 149, 186]. Колір квіток може варіювати від білого (*Tabernaemontana divaricata* R.Br. ex Roem. & Schult.), жовтого (*Allamanda cathartica* L.), блакитного (*Vinca major* L.) до червоного (*Plumeria rubra* L.), чорного (*Brachystelma gerrardii* Harv.) або комбінованого (*Huernia reticulata* (Masson) Haw.) [19, 33, 37, 39, 53, 74, 181].

Гінецей апокарпний, рідше ценокарпний чи синкарпний з центрально-кутовою або парієтальною плацентацією, складається з двох чи 3-5 плодолистиків. Зав’язь частіше верхня, рідше нижня. Зазвичай, плодолистики вільні та зростаються лише біля основи, але їхні стилодії завжди утворюють простий стовпчик, що закінчується потовщеною видозміненою приймочкою [37, 44-46]. Від звичайної типові будови, приймочка *Apocynaceae* характеризується формуванням так званої «приймочкової голівки», що складається з верхньої залозистої стерильної частини, яка синтезує клейку речовину та нижньої фертильної частини, що знаходиться під кільцеподібним розширенням безпосередньо навпроти отворів між тичинковими нитками [24, 37, 44-46].

Андроцей характеризується досить різноманітною будовою. Тичинки кріпляться безпосередньо до трубки віночка, чергуючись з його зрослими

пелюстками, та мають дуже короткі тичинкові нитки. Лише у квітках деяких ліан (*Beaumontia*) пиляки на довгих тичинкових нитках далеко назовні виступають з трубки віночка [39]. У мексиканських ліан (*Thenardia floribunda* Kunth) трапляється інша особливість у будові тичинок, їхні нитки зростаються в коротку трубку, що нагадує гіностегій. Пиляки можуть бути двох типів, яким надається важливе таксономічне значення при розподілі *Apocynaceae* на підродини [40]. У примітивніших представників триби *Plumerieae* тичинки мають типову будову, їхні пиляки цілком вільні або лише стикаються з приймочкою гінецею, всі чотири гнізда у них однаково розвинені та містять пилок [39, 108, 109, 181]. У видів з більш високою ентомофільною спеціалізацією квіток (*Apocynoideae*) тичинки тісно зближуються одна з одною, утворюючи склепіння над приймочкою. Також пиляки своїм внутрішнім боком, можуть досить тісно прилягати до приймочки або навіть злипатися з її розширеною залозистою частиною. Крім того, зовнішні гнізда пиляків можуть бути видозміненими та позбавленими пилку і перетворюватися в списоподібні вирости, а зв’язники пиляків витягуватися в досить довгі хвостоподібні придатки (*Nerium*) [24, 28-30, 33, 40, 127, 200]. У представників підродини *Asclepiadoideae* пиляки усіх тичинок об’єднуються в кільце утворюючи гіностегій, що може приростати, або злипатися зі стерильною частиною приймочки. Власне фертильна її частина знаходиться нижче у вигляді п’яти, чітко відмежованих від іншої частини приймочки, ділянок. Таким чином, фертильна частина приймочки прикрита зверху п'ятигранною конусоподібною колонкою (стовпчиком) з пиляків [39, 40, 44-46]. У більш примітивної підродини *Periplocoideae* пилкові зерна в чотирьох гніздах пиляків об'єднані в досить численні тетради, а у представників підродини *Asclepiadoideae* всі мікроспори кожного з двох фертильних гнізд пиляків об'єднані в мішочкоподібні грудочки, або «поліни». Крім того, обидві підродини мають особливі утворення, так звані «транслятори», що розташовані в щілинах між пиляками та сформовані затверділими виділеннями спеціальних залозок на стерильній частині приймочки [24, 39, 74, 109]. У *Periplocoideae* транслятори мають ложкоподібну або лійкоподібну форму та закінчуються ніжкою з липким диском. У підродини *Asclepiadoideae* вони

складаються з затискаючого серединного тільця або «корпускули», від якої відходить пара ніжок, що прикріплюються до полін правого і лівого гнізд двох сусідніх пиляків. В залежності від таксона, деталі будови трансляторів можуть значно варіювати. Так, у представників роду *Stathmostelma* ніжки трансляторів сильно розширені, увігнуті та значно більші від полін [39, 53]. А в представників підродини *Secamonoideae* усі чотири гнізда пиляків розвинені і транслятори несуть не по дві, а по чотири поліни [39, 40].

Плоди рослин з родини *Apocynaceae* представлені багатонасінними (*Allamanda, Vahea*), рідше однонасінними (*Gynupogon*), поодинокими, або подвійними листівками, що розкриваються по дорзальному шву. Однак багато родів з підродини *Rauvolfioideae* (*Tabernaemontana*) мають м'ясисті плоди, що не розкриваються та поширюються ендозоохорно. Екзозоохорно поширюються плоди *Anechites lappulacea* Lam., що покриті дрібними гачкоподібними виростами [2, 6, 39]. М'ясисті плоди *Cerbera manghas* L. покриті сітчасто-волокнистими оболонками та можуть довгий час плавати в морській воді не втрачаючи схожості. Цим пояснюється широке поширення цього виду вздовж морського узбережжя від Мадагаскару до Нової Гвінеї. Синкарпними коробочками представлені плоди роду *Allamanda*, які густо вкриті шипами, що нагадують каштани [39, 43, 53, 74].

Насінини у більшості мезофітних представників родини *Apocynaceae* формуються з висячих анатропних (*Rauvolfia*, *Tabernaemontana*), гемітропних (*Lepinia*, *Nerium*, *Voacanga*) або амфітропних (*Apocynum*) насінних зачатків [22, 41, 43, 47, 114, 129-134]. Розміри насінин коливаються від дрібного в *Apocynum* (1,5-2,0 мм завдовжки, 0,4-0,6 мм завширшки та 0,2-0,3 мм завтовшки) до середнього у *Nerium* (6-10 мм завдовжки, 1,5-2 мм завтовшки та завширшки). Форма насінин здебільшого еліпсоподібна, паличкоподібна (*A. androsaemifolium* L.) чи яйцеподібна (*V. minor* L.), вони часто сплюснуті або здавлені з різних боків. Краї насінини іноді валикоподібні з поздовжніми гребенями на дорзальному боці (*Lepinia solomonensis* Hemsl.) [6, 43, 148, 150, 200]. На вентральному боці спостерігається борозна, валик чи невеликий кіль, що є насінним швом [22, 41, 43, 47, 89, 120, 129-133]. У більшості таксонів родини *Apocynaceae*, поширення насінин

відбувається анемохорно. Це зумовлено наявністю у зоні мікропіле летючки (султану). Слід відзначити, що окрім цього, представникам підродини *Asclepiadoideae* притаманне формування крилоподібної облямівки або крила [75, 120, 129-134, 148]. Поверхня тести має різноманітну скульптуру в залежності від роду рослини, тому авторами П. Легером та Аллогре було виділено 5 типів її будови: 1. Бугриста – поверхня тести вкрита одноклітинними горбками (*Ervatamia, Voacanga, Stemmadenia*); 2. Сітчаста – утворена шляхом формування потовщених борозн чи валиків (*Schizozygia, Carvalhoa, Calocrater*); 3. Комірчаста – одноклітинні інвагінації на поверхні тести (*Bonafousia, Peschiera, Tabernaemontana*); 4. Складчасто-гребінчаста – на поверхні тести формуються поздовжні, або поперечні складки та гребені (*Callichilia*); 5. Зморшкувата – насіннєва шкірка з круговими зморшкуватими складками (*Tabernaemontana*) [43, 59, 120, 148].

З точки зору ***анатомічної будови***, насінини більшості представників родини унітегмальні та екзотестальні, тобто теста формується з одного зовнішнього інтегументу і має просту структуру [43, 59, 75, 89, 134, 150]. Вона складається з одного (*Cassia*), рідше 2-3 шарів епідермальних клітин (*Thevetia*), які мають прямокутну або округлу форму. Було виявлено, що форма клітини екзотести може бути досить різноманітною в залежності від таксона [150, 176]. У представників роду *Strophanthus* вони мають потовщення на бічних стінках або папілоподібні вирости на периклинальній стінці. У *Chilocarpus* клітини епідерми багатокутні та тонкостінні, але покриті ззовні тонким гранулярним шаром [43, 134]. Представники роду *Lepinia* мають епідермоцити з потовщеною, лігніфікованою периклинальною стінкою, а у видів *Beaumontia* вона дещо викривлена. У багатьох родів (*Funtumia, Holarhena, Nerium, Wrightia*) епідермальні клітини в халазальній зоні формують досить довгі поодинокі трихоми, що можуть також вкривати всю поверхню насінин. У зоні мікропіле, де утворюються складки тести, формуються дуже довгі пустотілі трихоми (2-5 см) епідермального походження, які в основі дуже щільно прилягають один до одного утворюючи летючку, що складається з декількох сотень таких трихом [43, 59, 75, 89, 150].

Слід зауважити, що деяким представникам підродини *Asclepiadoideae* (*Calotropis, Asclepias*) характерна складніша багатошарова будова насінних покривів екзо-мезотестального типу. Тобто формування тести відбувається з двох інтегументів [43, 120, 134, 150, 195]. Екзотеста представлена 1-2 шарами циліндричних або округлих клітини з потовщеними клітинними стінками. Субепідермальний шар або мезотеста складається з округлих чи сплющених клітин з тоншими стінками, які розміщуються в декілька шарів (від 1 до 4). Глибші шари клітин облітерують до безструктурної плівки. [89, 120, 134, 150, 195]. Також у структурі насінин багатьох представників родини притаманна наявність облітерованого шару, що є не чим іншим, як одним з недорозвинених інтегументів, що межує з ендоспермом та не має оформленої клітинної будови [43, 134, 195].

Ендосперм нуклеарний, у деяких видів роду *Catharanthus* з вираженим халазальним гаусторієм. Здебільшого ендосперм має вигляд тонкої плівки, яка оточує зародок і складається з декількох шарів (1-3) тонкостінних або товстостінних клітин (*Chilocarpus, Lepinia*), а у представників родів: *Chilocarpus, Ervatamia, Lepinia, Tabernaemontana, Voacanga* він дуже потовщений або навіть румінований [43, 162]. В них можуть накопичуватись масла (*Funtumia*), білкові тіла з глобоїдами (*Strophanthus*), крохмаль (*Wrightia*) або кристали оксалатів (*Thevetia*) [43, 75, 89, 134].

Зародок прямий, займає центральне положення в насінині. Він може бути лопатоподібним (*Amsonia, Apocynum, Nerium, Carissa*), язичкоподібним або складчастим (*Chilocarpus, Lepinia, Tabernaemontana*). У виду *Rauvolfia serpentine* (L.) Benth. Ex Kurz виявлена поліембріонія, додаткові зародки ймовірно утворюються з синергіди [43, 129, 130, 134]. За даними багатьох дослідників, в зародку, а саме в досить розвинених потовщених сім’ядолях, можуть накопичуватись білки та крохмаль (*Apocynum cannabinum* L., *Marsdenia cundurango* Rchb.f*., Vincetoxicum officinale* Moench.). При цьому гіпокотиль характеризується малими розмірами, він циліндричний у 2-3 рази менший у порівнянні з сім’ядолями, та слабко розвинений. Зародковий корінець представлений меристематичним конусом наростання [22, 25, 43, 75, 89, 111, 114, 134].

Анатомічна будова листків в рослин родини *Apocynaceae* досить своєрідна. Епідерма здебільшого одношарова (*Landolphia*), клітини якої мають нерівномірно лігніфіковані стінки. Під епідермальним шаром може утворюватися одношарова гіподерма, що представлена округлими тонкостінними клітинами (*Ichnocarpus frutescens* R.Br., *Nerium odorum* Soland.), але може бути 2-3 шаровою (*Carpodinus lanceolatus* K. Scb.) [48-49]. Продихи парацитні, аномоцитні, рідше анізоцитні, завжди розміщуються з абаксіального боку листків [21, 33, 105, 195]. Також у деяких таксонів периклинальні стінки епідермальних клітин утворюють прості криючі трихоми різної довжини від 50 до 400 мкм. У таксонів (*Vinca major* L., *V. herbacea* Waldst. & Kit.) вони розміщуються здебільшого з адаксіального боку, а у *A. cannabinum* та *Landolphia ochracea* K. Schum. ex Hallier f. з абаксіального. Стовбчастий мезофіл має типову структуру та складається з 2-4 шарів палісадних клітин [1, 4, 7, 143, 144]. Особливу будову має губчастий мезофіл, який у багатьох видів набагато розвиненіший.

Дослідження Ф. Галлієра виявили незвичне явище так званої «желатинізації» губчастого мезофілу в родів: *Carpodinus, Chilocarpus, Clitandra, Cylindropsis, Landolphia*. Цей процес зумовлений секреторною функцією простих, нечленистих розгалужених молочників, які тягнуться вздовж основного судинно-волокнистого пучка та виділяють в міжклітинники губчастого мезофілу велику кількість цукрів та вторинних метаболітів, що й призводять до так званої «желатинізації» [97]. У черешках та головних жилках листків представників роду *Nerium* спостерігається від 5 до 7 біколатеральних судинно-волокнистих пучків, але у багатьох представників родини *Apocynaceae* налічуються по три колатеральних судинно-волокнистих пучків, з яких центральний є провідним, а два латеральних – недорозвинені та виконують механічну функцію, шляхом утворення великої кількості волокон [143-144]. Л. П'єр надавав велику систематичну цінність анатомії основного судинного пучка, що зумовлено різним характером його обкладки. У першому випадку клітини обкладки повністю огортають пучок (*Clitandra*), в другому – формують дуже вузький паз на її верхній стороні (*Carpodinus*) [97, 164].

Анатомічна будова стебла в також характеризується індивідуальною для родини *Apocynaceae* структурою. У багатьох таксонів, особливо трав'яних або напівдеревних ліаноподібних життєвих форм, впродовж усього періоду онтогенезу, спостерігається утворення одношарової епідерми, що представлена циліндричними клітинами з частково чи повністю лігніфікованими стінками [1, 4, 9, 49, 184]. Суберинізація виражена слабко. Деякі епідермальні клітини можуть утворювати вирости, що нагадують прості криючі трихоми (*Vinca*). Утворення перидерми притаманне більшою мірою деревним формам та характеризується епідермальним походженням [9, 21, 184]. Дослідження Ф. Галлієра та ін. показали, що у більшості випадків закладка фелогену з подальшою генерацією фелеми та фелодерми у молодих рослин відбувається протягом одного року онтогенезу, але не раніше 5-6 місяців активного росту [21, 33, 97, 143, 144]. Фелоген одношаровий, складається зі сплющених клітин таблитчастої форми. Утворення фелеми відбувається інтенсивніше у порівнянні з фелодермою. Вона буває тонкою та може складатися з 5-10 шарів циліндричних клітин, що поступово злущуються, як у *Nerium* або може бути у вигляді товстого шару до 5 см завтовшки, як в *Alstonia*. Клітини фелеми більш чи менш лігніфіковані, суберинізація виражена слабко. Фелодерма формується значно повільніше та може складатися з 3-8 шарів клітин [143, 144, 184]. За будовою вони дуже подібні до клітин паренхіми кори та мають живий протопласт, у якому можуть бути присутні хлоропласти. Слід зазначити, що у зоні фелодерми можуть утворюватися поодинокі склереїди та друзи оксалату кальцію (*Alstonia constricta* F. Muell.) [33, 144]. Паренхімні клітини здебільшого тонкостінні та ізодіаметричні, вони можуть бути вмістилищами крохмальних зерен та ліпідів, міжклітинники невеликі. Клітини зовнішніх шарів паренхіми кори можуть також мати хлоропласти [1, 48, 49]. Особливої уваги заслуговує провідна система. У більшості трав'яних представників вона пучкового типу, а у напівдеревних та деревних форм у вигляді суцільних кілець з гетерогенними чи гомогенними променями. Ксилема представлена здебільшого судинами, в меншій мірі трахеїдами [21, 48, 49, 111, 123]. Трахеальні елементи первинної ксилеми з простими перегородчастими чи облямованими порами. У вторинної ксилеми

спостерігаються спіральні потовщення трахеальних елементів. На пізніх стадіях онтогенезу спостерігається утворення волокон лібриформу. Паренхіма ксилеми розвинута слабко, вона апотрахеального рідше паратрахеального типу [33, 144, 184, 203]. Характерною рисою усіх представників родини *Apocynaceae* є формування інтраксилярної флоеми у вигляді пучків чи суцільного кільця, а також утворення великої кількості луб'яних волокон (*Amalocalyx, Bousigonia*) чи скам'янілих клітин (*Aganonerion, Parabarium, Xylinabaria*), що розміщуються суцільним кільцем, або окремими групами безпосередньо над вторинною флоемою та мають дуже потовщені склерифіковані стінки [1, 21, 48, 49, 68, 69, 159, 190].

За висновками Л. П'єра та ін. [143, 144, 164] формування інтраксилярної флоеми, скам'янілих клітин та волокон лубу відбувається шляхом функціонування прокамбію, але дослідження Б. Лейзерінга [121] на прикладі родів *Condylocarpon, Strychnos, Lyonsia* свідчать про те, що вони можуть бути і камбіального походження. В цьому випадку камбій відкладає однорідні тонкостінні клітини, диференціація яких відбувається досить пізно, вже на стадії формування вторинного потовщення [121, 144, 164]. Також багатьом представникам родини *Apocynaceae*, характерний розвиток секреторних тканин у вигляді простих нечленистих молочників. Здебільшого вони локалізуються біля флоеми та пучків інтраксилярної флоеми (*Melodinus, Tabernaemontana*), але й можуть бути хаотично розкиданими по всій товщі паренхіми (*Apocynum, Carissa, Ichnocarpus*) [144, 164, 184].

Слід відзначити, що в молочниках можуть накопичуватися різні речовини, зокрема глікозиди (*A. cannabinum, M. condurango, Strophanthus gratus* (Wall. & Hook.) Baill.), алкалоїди (*Rauvolfia serpentine* (L.) Benth. Ex Kurz) терпени та політерпени (*Clitandra*) [7, 31, 33, 39, 184]. Серцевина у багатьох представників родини розвинена слабко та представлена тонкостінним ізодіаметричними клітинами з живим протопластом [1, 9, 21]. У трав'яних представників зберігається лише перимедулярна зона серцевини, а її центральна частина облітерує та утворює порожнину. У напівдеревних та деревних форм серцевина набагато довгвовічніша

та може бути вмістилищем крохмалю та різних ергастичних включень [49, 144, 184].

Анатомічна будова кореня у більшості представників родини характеризується типовою структурою. Екзодерма здебільшого одношарова, паренхіма кори розвивається слабко, але нерідко може бути вмістилищем крохмалю (*Ceropegia*) [62]. Перидерма кореня у більшості таксонів родини *Apocynaceae* розвивається не з перицикл у, а на периферії здебільшого одразу під екзодермою [144, 184]. Центральний циліндр представлений тетрархним, поліархним, (*Thevetia*) рідше діархним та триархним (*Plumeria*) типом закладки ксилеми [33, 144]. Її трехеальні елементи мають аналогічну будову, як і в стебловій частині. Утворення лібриформу інтенсивніше у порівнянні зі стебловою частиною. Флоема зазвичай набагато менш розвинена порівняно з ксилемою та розміщується тонким суцільним кільцем, розсіченим серцевинними променями. На периферії флоеми можуть утворюватися поодинокі луб'яні волокна чи скам'янілі клітини, а також друзи оксалату кальцію [42, 144, 184].

1.3. Біологічні особливості сукулентних представників родини *Apocynaceae*

Серед багатого фіторізноманіття родини *Apocynaceae* досить своєрідною біоморфологічною групою є сукулентні рослини. Більшість цих рослин поширена в різних аридних та семіаридних регіонах Африканського континету (*Adenium, Brachystelma, Stapelia, Hoodia* та ін.), прилеглих островів Мадагаскар (*Pachypodium*), Сокотра, південної частини Аравійського півострова (*Adenium*), Південної та Південно-Східної Азії, а також західної частини Австралії та Полінезії (*Ceropegia, Cynanchum, Cibirhizia* та *Hoya*) [34, 39, 50-58, 63, 76, 95, 96, 115, 119, 124, 179, 180, 182, 194].

Сукуленти – це рослини, що характеризуються еволюційними пристосуваннями до існування в аридних умовах клімату шляхом видозмін стебла, або його частин, листків та коріння, що відбуваються шляхом розростання паренхімних тканин, в яких може накопичуватися вода та різні поживні речовини

(білки, крохмаль, ліпіди, тощо) [10, 15, 16, 79, 92, 156, 193]. На нинішній момент в межах родини *Apocynaceae* виділяють три типи сукулентів: листкові, стеблові та каудексоподібні [103, 153, 156, 167, 169-174, 193].

З доступних літературних джерел відомо, що ***листкові сукуленти*** в родині *Apocynaceae* представлені лише декількома родами (*Ceropegia, Cibirhizia, Dischidia, Hoya*), що характеризуються як напівдеревні, чи деревні ліани з плагітропними, рідше ортотропними стеблами, слабко розвиненою стрижневою кореневою системою та більш чи менш потовщеними соковитими листками. Поверхня листків може бути вкрита товстим шаром воскоподібних речовин – тритерпенолів (*Dischidia, Hoya*) або простими криючими трихомами як з абаксіальної, так і з адаксіальної сторін (*Ceropegia*), що по своєму виконують функцію зменшення надлишкової транспірації [53, 57, 62, 192]. Епідерма одношарова, але епідермоцити характеризуються дуже лігніфікованими стінками. Стовпчастий мезофіл одно- або двошаровий. Губчастий мезофіл дуже розвинений, тому виконує основну функцію запасу води та поживних речовин у вигляді простих крохмальних зерен. Клітини губчастого мезофілу паренхімні, тонкостінні та вакуолізовані, міжклітинники розвинені слабко. Провідна система у вигляді 3-5 колатеральних пучків з розвиненими луб'яними волокнами. Частина пучків може знаходитися в центрі листків, а частина зміщуватися до периферії, для охоплення більшого обсягу паренхімної тканини [90, 93, 105]. Анатомічна будова стебла та кореня характерна більшості напівдеревним та деревним мезофітним ліаноподібним представникам родини *Apocynaceae*. Виключення лише складають окремі таксони родів *Ceropegia* та *Cynanchum*, які характеризуються слабко потовщеними сукулентними стеблами, що не несуть листків (*C. crassipedicellatum* U. Meve & S. Liede, *C. ampanihense* Jumelle & Perrier, *C. bosseri* Rauh & Buchloh) [53, 57, 62, 79]. Слід зазначити, що Д. Віллерт та ін. [80, 153, 198, 199] піддавали сумнівам сукулентність представників цих родів, що зумовлено різним ступенем паренхіматизації губчастого мезофілу в листках, а також розвитком паренхіми кори в стеблах різних таксонів.

Стеблові сукуленти в родині *Apocynaceae* представлені більш широко та поділяються на дві окремі групи: багаторічні трав'яні та деревні, або пахікаульні [13, 15, 53, 80, 153]. Група багаторічних трав'яних сукулентних рослин зосереджена в підродині *Asclepiadoideae,* здебільшого в підтрибі *Stapeliinae* та вважається найбільшою в родині *Apocynaceae*. До неї відноситься більше ніж 30 родів найвідомішими з яких є: *Stapelia, Huernia, Hoodia, Pseudolithos, Orbea, Quaqua* та ін. [53, 79, 167]. Характерною особливістю цих рослин є формування поодиноких (*Pseudoliothos, Whitesloanea*) або розгалужених (*Stapelia, Huernia*), дуже соковитих, м'яких, зазвичай плагітропних, рідше ортотропних стебел (до 30 см завдовжки та 5 см у діаметрі), висота яких сягає не вище 40 см над рівнем ґрунту. Слід відзначити, що у представників з розгалуженими стеблами спостерігається явище партикуляції, що зумовлено їхнім поділом на окремі частини, які легко відділяються одна від одної, утворюючи нові повноцінні рослини. Тривалість життя окремих частин стебла у різних таксонів коливається від 3-4 до 10-15 років. Листки видозмінені в невеликі лусочки, або на кшталт колючок, що розміщуються на більш чи менш розвинених виростах стебла, які називають листковими подушками, або подаріями [13, 15, 53, 79, 80]. На верхній стороні цих утворень розміщуються пазушні сплячі бруньки, з яких можуть розвиватися нові пагони, окремі квітки, або квітконоси. Коренева система може бути стрижневою – алоризною (*Pseudoliothos, Quaqua*) або досить сильно розгалуженою, вторинно гоморизною (*Stapelia, Huernia, Orbea*). Характерною особливістю багатьох представників цієї групи є утворення контрактильних коренів, за рахунок яких рослини або їхні частини втягуються в ґрунт під дією несприятливих чинників [53, 80, 156].

Анатомічні дослідження вказують на те, що у стеблах багатьох представників цієї сукулентної групи утворюється одношарова або 2-3 шарова епідерма, що складається з дуже лігніфікованих та суберинізованих клітин. Деяким таксонам (*Pseudolithos*) характерна кутинізація поверхні стебла [53]. Формування потовщеного сукулентного стебла відбувається шляхом розростання паренхіми кори, що складається з тонкостінних ізодіаметричних клітин з хлоропластами, що

дає змогу фотосинтезувати всій поверхні стебла. Окрім великої кількості води, в паренхімних клітинах також може відкладатися значна кількість різноманітних включень (крохмаль, ліпіди, друзи та інші кристали). Серцевина також відзначається потовщеннями, але меншою мірою у порівнянні з паренхімою кори. Її клітини мають подібну будову та виконують схожі функції, окрім асиміляційної [79, 90, 156, 198, 199]. Доступних літературних даних щодо детальної будови провідної системи у цих рослин відомо недостатньо. Але деякі автори відзначають, що у таксонів роду *Hoodia* провідна система може бути у вигляді окремих судинно-волокнистих пучків, а також утворювати суцільні кільця провідних тканин, подібно деревним рослинам [79, 90, 156]. З огляду на це, і на той факт, що деякі представники роду *Hoodia* можуть досягати значної висоти (до 2 м), їх вважають перехідною формою між трав'яними та деревними сукулентними формами [153]. Слід відзначити, що за багатьма анатомо-морфологічними особливостями, представники цієї групи схожі з сукулентними рослинами з родин *Cactaceae* Juss. та *Euphorbiaceae* Juss., що підтверджується свідченнями багатьох дослідників, які вказували на особливості конвергентної еволюції між цими сукулентними таксонами, що походять з різних, досить віддалених, родин [16, 84, 85, 155, 196, 198, 199].

Інша група ***деревних стеблових або пахікаульних сукулентів*** у родині *Apocynaceae* представлена рослинами з роду *Pachypodium*, що безпосередньо входить до підродини *Apocynoideae* [79, 167, 173, 174]. Слід відзначити, що термін «пахікаульні рослини» (рослини, що утворюють товсті колоноподібні, соковиті стебла) був запропонований Г. Роулі та розвинутий Г. Іхленфельдтом, А. Гібсоном, У. Егглі, Д. Пейтом та Д. Віллертом у рамках поширеної в минулому сторіччі дискусії щодо дефініції сукулентних представників рослинного світу [79, 80, 90-92, 160, 161, 198, 199, 201]. Існувала постулятивна точка зору підтримувана дослідниками А. Гібсоном, Д. Віллертом та ін., яка стверджувала, що справжніми сукулентними рослинами вважалися лише ті, стебла яких потовщуються внаслідок розростання паренхіми кори, котра окрім запасу води та поживних речовин, виконує й асиміляційну функцію, замість редукованих листків. Серцевина

розвивається слабше, а деревина формує досить щільну стелу та виконує окрім транспортної, основну механічну функцію [90-92, 198, 199, 201]. Такими типовими стебловими деревними сукулентами вважалися представники родини *Cactaceae* (*Carnegia gigantea* (Engelm.) Britton & Rose) та деякі сукулентні таксони з родини *Euphorbiaceae* (*Euphorbia abyssinica* J. F. Gmel.), а так звана «сукулентність» інших деревних рослин піддавалась сумнівам через брак достовірних анатомо-морфологічних даних [153, 156]. Дослідження анатомії та морфології пахікаульних представників з родів *Adansonia* L., *Cyphostemma* (Planch.) Alston, *Dendrosicyos* Balf.f., *Dorstenia* L., *Fouquieria* Kunth, *Moringa* Adans., *Pachypodium* виявили, що окрім розростання паренхіми кори, їм також характерне утворення так званої «соковитої деревини», що утворюється шляхом особливого функціонування камбію, який окрім трахеальних елементів, утворює велику кількість тонкостінних паренхімних клітин ксилеми. У цих паренхімних клітинах, подібно клітинам паренхіми кори, також накопичується вода та різні поживні речовини [71, 72, 86, 87, 104, 106, 152, 157, 158, 185, 197, 203]. Це послугувало поштовхом до розширення поняття «сукуленти» у результаті чого поняття «пахікаульні» та «стеблові» деревні сукуленти набули майже синонімічного значення з невеликими уточненнями. У першому випадку рівномірно потовщені соковиті стебла-колони впродовж онтогенезу утворюють також повноцінні листки, які не характеризуються сукулентними властивостями. У другому випадку листки повністю редуковані, а всю асиміляційну функцію виконує сукулентне стебло, як у більшості *Cactaceae* [103, 156, 186, 199].

Стеблові чи пахікаульні рослини роду *Pachypodium* представлені невеликими деревами (*P. lamerei* Drake, *P. geayi* Costantin & Bois, *P. rutenbergianum* Vatke) та кущами (*P. ambongense* Poiss., *P. decaryi* Costantin & Bois, *P. saundersii* N. E. B.r.), яким характерне утворення поодиноких чи розгалужених сукулентних колоноподібних стебел, поверхня яких вкрита колючками [79, 85, 116, 117, 119]. Анатомо-морфологічні дослідження на прикладі *P. lamerei* показали, що колючки представлені видозміненими прилистками, клітинам яких характерна значна склерифікація, накопичення друз та кристалів. Слід зауважити, що детальні

анатомо-морфологічні дослідження пахікаульних рослин родини *Apocynaceae* проводилися лише з декількома таксонами роду *Pachypodium* (*P. lamerei, P. horombense* H. Poisson) та мали здебільшого ознайомчий характер [81, 82]. Відомо, що у дорослих рослин формується перидерма. Шар корку або фелеми складається з багатьох шарів клітин, стінки яких зазвичай тонкостінні, слабко лігніфіковані та швидко злущуються. Фелоген одношаровий та слабко детермінується. Фелодерма менш розвинена у порівнянні з фелемою та складається з 5-10 шарів тонкостінних циліндричних клітин з живим протопластом. У молодих приростах стебла *P. lamerei* клітини фелеми зазвичай мають хлоропласти, а в старіших зонах стебла ця тканина характеризується наявністю склереїдів та друз. Паренхіма кори дуже розвинена та складається з досить великих, тонкостінних, ізодіаметричних та вакуолізованих клітин, в яких трапляються зерна крохмалю. Ближче до флоеми, що розміщується тонким суцільним кільцем, наявні поодинокі молочники з прозорим вмістом. Над флоемою також спостерігаються поодинокі потовщені луб'яні волокна. Ксилема дуже розвинена, особливо в старих частинах стебла, представлена щільно розміщеними тяжами трахеальних елементів, більшість з яких є судинами зі спіральними потовщеннями. Паренхіма ксилеми розвинена слабко та розміщується апотрахеально. Серцевина, у порівнянні з паренхімою кори, менш розвинена, але навіть у старих частинах стебла не відмирає, а представлена великими, тонкостінними клітинами. Слід відзначити, що в серцевині було виявлено утворення окремих тяжів трахеальних елементів ксилеми та інтраксилярної флоеми. Коренева система у *P. lamerei* та *P. horombense* стрижневого типу, здебільшого з базальною алоризією та не характеризується сукулентними властивостями [81]. Детальних літературних відомостей щодо анатомічної будови коренів у пахікаульних представників родини *Apocynaceae* та інших таксонів недостатньо для аналізу.

Анатомічні дослідження листків на прикладі *P. lamerei* показали, що вони гіпостоматичні, епідерма одношарова як з адаксіального, так і з абаксіального боків. Епідермоцити кубічні або багатокутні, з лігніфікованими стінками. З адаксіального боку вони вкриті товстою кутикулою, а з абаксіального боку –

поодинокими криючими та залозистими трихомами. Продихи численні, анемоцитні з 4-6 допоміжними клітинами. Стовпчастий мезофіл одношаровий, губчастий розвиненіший та представлений 2-3 шарами тонкостінних клітин з великими міжклітинниками. Також у представників *P. lamerei* виявлено 2-4 шарову коленхіму, клітини якої мають потовщені лігніфіковані стінки. Провідна система представлена біколатеральними судинно-волокнистими пучками, що оточені паренхімними клітинами ксилеми. Обкладка пучків представлена ізодіаметричними, тонкостінними паренхімними клітинами, в яких трапляються поодинокі друзи оксалату кальцію. Кількість шарів клітин обкладки коливаються від 25 до 45 з адаксіального боку та від 11 до 20 з абаксіального боку. У цілому автори вказують на те, що листки у представників *P. lamerei* не характеризуються сукулентними властивостями, але мають деякі механізмами захисту від надлишкової транспірації у вигляді шару кутикули з адаксіального боку листків та трихом з абаксіального боку [82].

Серед різноманітних форм сукулентних рослин особливу групу представляють так звані ***«каудексоподібні рослини», або «каудексоподібні сукуленти»***. Вперше цей термін був вжитий Г. Роулі в 1948 році для об'єднання сукулентів, пагони яких мають видозмінену дуже розширену, багаторічну, сукулентну, базальну частину. Вона може бути надземною або напівзануреною в ґрунт, а її розміри значно більші у порівнянні з іншими частинами рослин [169-174]. Слід зауважити, що за висновками Д. Іхленфельдта Д. Пейта та ін. цей термін має описове неформальне трактування, здебільшого через недостатню кількість достовірних анатомо-морфологічних досліджень, які могли би пояснити характер та шляхи формування розширеної базальної частини пагонів у різних сукулентних таксонів, тому їх не слід плутати з типовими рослинами, які формують каудекс [110, 151, 160, 161].

Хоча група каудексоподібних сукулентів є малодослідженою, вона охоплює досить велику кількість рослин, які представлені невисокими сукулентними кущами та кущиками з родин *Vitaceae* Juss., nom. cons. (*Cyphostemma*), *Asparagaceae* Juss. (*Calibanus* Rose), а також напівдеревними формами

(напівкущики, невеликі ліани) з різних родин: *Dioscoreaceae* R. Br. (*D. elephantipes* (L'Hér.) Engl., *D. sylvatica* Eckl.), *Cucurbitaceae* Juss. (*Kedrostis* Medik., *Gerrardanthus* Harv. ex Benth. & Hook. f., *Momordica* L., *Ibervillea* (S. Wats.) Greene, *Zehneria* Endl., *Zygosicyos* Humbert), *Passifloraceae* Juss. ex Roussel (*Adenia* Forssk.) тощо. [11, 17, 18, 20, 53, 79].

У родині *Apocynaceae* каудексоподібні сукуленти трапляються серед різних родів, які характеризуються й іншими сукулентними особливостями. Зокрема, серед листових сукулентів роду *Ceropegia* є декілька видів, що формують розширену базальну частину пагона (*C. Africana* R. Br., *C. conrathii* Schltr., *C. linearis* E. Mey., *C. woodii* Schltr.) [53, 57]. За даними Ф. Альберс та У. Меве серед інших каудексоподібних сукулентів трапляються здебільшого багаторічні напівкущики (хамефіти, геофіти за Раункієром): *Brachystelma, Cibirhiza, Fockea, Microloma, Petopentia, Raphionacme, Secamone, Stathmostelma, Schlechterella* [11, 13, 17, 18, 20, 53, 60, 77, 189]. Слід відзначити, що ці дослідники користуються терміном «бульба», описуючи ці рослини, а не «каудекс» [145, 146].

Пахікаульні сукулентні представники роду *Pachypodium* також мають кілька каудексоподібних таксонів (*P. lealii* Welw., *P. bispinosum* (L.f.) A. DC., *P. succulentum* (L.f.) Sweet та *P. rosulatum* Baker), що є невеликими кущами до 1 м заввишки [169, 173, 174]. Низка дослідників звертають увагу на те, що саме каудексоподібні представники роду *Pachypodium* трапляються лише на півдні Африканського континенту, в той час як пахікуальні деревні представники є виключно ендеміками Мадагаскару [112, 113, 116, 117, 119]. Ця особливість вважається досить важливою у вивченні еволюційних зв’язків між окремими таксонами роду *Pachypodium* та загалом сукулентів Африки [128]. Також, до інших каудексоподібних сукулентних кущів, відносяться рослини з роду *Adenium,* що за останні роки здобули високу популярність як декоративні рослини, а також знайшли своє перспективне застосування як джерела вторинних метаболітів: алкалоїдів, кардіоглікозидів [78, 115, 165, 191, 202]. Проведені дослідження останніх десятиліть показали, що сік рослин цього роду характеризується

широкими медико-біологічними властивостями (антибактеріальними, антиканцерогенними, антивірусними, антиоксидантними тощо) [70, 191].

Слід відзначити, що доступних літературних джерел з анатомо-морфологічних досліджень каудексоподібних рослин родини *Apocynaceae*, недостатньо для розуміння їхнього чіткого біоморфологічного статусу. Відомо лише те, що дослідження, проведені Д. Віллертом та ін. деякий час ставили під сумнів «сукулентність» каудексоподібних рослин, оскільки окрім розширеної базальної частини пагонів, інша їхня частина не зазнає значних видозмін та лишається мезофітною [198, 199]. До того ж, до цього часу не визначена коректність вживання таких понять як: «бульба», «гротескно розширена основа», або «каудекс», що використовуються багатьма дослідниками для опису характерних видозмін у цих рослин [53, 79, 167, 169-174, 186]. Це зумовлено недостатністю відповідного критичного аналізу видозмінених частин пагонів цих таксонів, оскільки базуються здебільшого на описових дослідженнях модельних об’єктів різного віку та походження в природних умовах поширення. При цьому інформації щодо анатомічної будови та особливостей сукулентизації, яка би могла більш детально визначити біоморфологічний статус цих рослин, відомо недостатньо [80, 160, 161].

Найглибші анатомо-морфологічні дослідження проведені Д. Херном на прикладі дорослих каудексоподібних рослин роду *Adenia* (*Passifloraceae*) встановили, що багатьом таксонам цього роду характерне значне розширення базальної частини стебла та, частково, головного кореня. На поперечних анатомічних зрізах дорослих рослин було виявлено перидерму, що складалася з 15-20 шарової фелеми, представленої тонкостінними циліндричними клітинами, та 5-10 шарової фелодерми, тонкостінні клітини якої мали хлоропласти. Фелоген простежувався слабко. Стало відомо, що майже всім досліджуваним таксонам характерне помітне первинне потовщення внаслідок розростання серцевини та паренхіми кори. Паренхімні тонкостінні клітини відзначалися своїми великими розмірами, значним вмістом крохмальних зерен та різноманітних ліпідів. Також серед інших анатомічних особливостей було виявлено особливу будову досить

розвиненої спеціалізованої деревини, яка подібно деяким пахікаульним рослинам (*Adansonia, Cyphostemma, Dorstenia*), відзначалася значною паренхіматизацією та утворенням порожнин різного розміру, де накопичується вода [65-69, 98-103, 203].

З цього приводу Д. Херном разом з Т. Поулсеном, Р. Спайсер та ін., було здійснено спробу узагальнити доступну інформацію щодо будови стеблових, пахікаульних, а також каудексоподібних сукулентів, та, на основі наявних даних з анатомії та морфології, виявити можливі шляхи їхньої еволюції. У результаті досліджень, що базувались на порівнянні біоморфологічних та анатомо-морфологічних особливостей типових мезофітних рослин, а також стеблових, пахікаульних та каудексоподібних представників було висунуто припущення, що саме каудексоподібні рослини є найбільш зближеними з мезофітними представниками. Отримані результати вказували на те, що каудексоподібні рослини ймовірно можуть бути першою еволюційною ланкою в набутті сукулентних ознак, а деревні стеблові та пахікаульні рослини є складнішими та спеціалізованими формами. Автори також припускають, що формування розширених базальних частин пагонів у каудексоподібних рослин можуть відбуватися шляхом розвитку гіпокотиля або головного кореня [103]. Такі припущення частково збігаються з твердженнями Д. Маузета та ін., що досліджували потовщення коренів у примітивних кактусових (*Pereskia* Mill., *Peresciopsis* Britton & Rose) та виявили, що протягом еволюції утворення сукулентних видозмін у підземних та приземних частинах рослин ймовірніше, аніж в інших [135-142].

Базуючись на доступних джерелах з анатомії та морфології сукулентів, дослідники серед анатомічних особливостей каудексоподібних рослин виділяють у них три можливі стратегії утворення сукулентних ознак. У першому, примітивнішому, випадку частини пагонів можуть набувати сукулентних рис лише внаслідок первинних потовщень, камбій при цьому генерує невелику кількість трахеальних елементів, які хаотично розкидані в товщі паренхімних клітин у вигляді пучків. У другому випадку, окрім первинного потовщення, велику кількість паренхімних клітин разом з трахеальними елементами може генерувати камбій. У

третьому випадку сукулентизація відбувається виключно шляхом розростання паренхімних клітин ксилеми, а первинне потовщення майже не розвивається. Але з огляду на це, Д. Херн та ін. стверджують, що висунуті припущення не піддаються повному аналізу через недостатню кількість детальних відомостей з анатомії та морфології каудесоподібних рослин з різних таксонів та на різних, особливо ранніх, етапах розвитку. Це не дає повного розуміння того, з яких частин пагонів та з яких тканин формуються ті чи інші видозміни [98-103].

Висновки Д. Вікенса, Д. Віллерта, К. Нікласа та ін. додатково вказують не те, що набуття сукулентних властивостей у різних таксонів могли виникати майже одночасно під дією подібних абіотичних чинників, а схожі риси будови навіть у віддалених родин є проявом конвергентної еволюції [16, 84, 85, 155, 196, 198, 199]. Тому встановлення еволюційних та родинних зв'язків між різними сукулентними представниками потребує не тільки філогенетичних, а й анатомо-морфологічних досліджень [16].

Дослідники У. Егглі та В. Рау вказували, що для повнішого розуміння біологічних особливостей каудексоподібних рослин та сукулентів загалом велике значення слід надавати й спостереженням за їхнім розвитком в умовах інтродукції, що в багатьох випадках є проблематичним [79, 80, 167]. У першу чергу через те, що кількість цих рослин у колекціях ботанічних садів здебільшого обмежена, а їхній вік та походження іноді важко встановити. З іншого боку обмежені й шляхи отримання посівного матеріалу та нових рослин, оскільки більшість каудексоподібних та інших сукулентів мають охоронний статус, що ускладнює отримання нових особин та насінин з природних середовищ [17, 23, 64, 88, 95]. До того ж складна будова ентомофільних квіток та відсутність асоційованих природних запилювачів призводить до ускладнення процесу генеративного розмноження цих рослин в умовах інтродукції [12, 17, 18, 53, 80].

Тому на нинішній момент більшість дослідників вказують на актуальність пошуків та розробки дієвих способів репродукціїї каудексоподібних сукулентних рослин в умовах культури [12, 15-18].

Висновки до розділу 1

Узагальнюючи аналіз доступних літературних даних можна стверджувати, що родина *Apocynaceae* характеризується широким пантропічним ареалом та різноманітними життєвими формами. Систематика цієї родини характеризується своєю неоднозначністю та досить давньою історією.

Пристосування до життя в різномантних умовах призвели до формування характерних цій родині анатомо-морфологічних особливостей: складна спеціалізація органів розмноження (утворення складної приймочки, видозміни пиляків у вигляді полін, трансляторів, хвостоподібних придатків та утворення анемохорних пристосувань у насінин); формування інтраксилярної флоеми, яка може мати різне походження; наявність видільних таканин у вигляді молочників, що призводить до накопичення різноманітних метаблоітів у різних частинах рослин.

Сукуленти в родині *Apocynaceae* відзначаються різноманітними життєвими формами: листкові, стеблові трав'яні, пахікаульні та каудексоподібні, що зумовлено своєрідними видозмінами різних частин цих рослин. Серед обмеженої кількості доступних даних щодо біологічних особливостей сукулентних представників родини *Apocynaceae* наймаловивченішою групою є саме каудексоподібні рослини. У зв'язку з останніми дослідженнями еволюції сукулентів було встановлено, що саме каудексоподібні рослини є важливою початковою ланкою у формуванні сукулентних ознак у мезофітів, але недостатня кількість досліджених таксонів, інформації щодо їхнього онтогенезу та анатомо-морфологічних особливостей не дає змоги підтвердити більшість припущень. Крім того, недостатня кількість цих рослин в умовах інтродукції, складність будови квіток у зв'язку з ентомофільністю, ускладнює процес їхнього запилення та відтворення для подальших досліджень. Тому розробка дієвих способів репродукціїї каудексоподібних сукулентних рослин в умовах культури є актуальною на нинішній момент. Проведення анатомо-морфологічних досліджень каудексоподібних рослин різних таксонів на різних, особливо ранніх, стадіях

онтогенезу, представляє науковий інтерес для визначеня основних напрямків та стратегій розвитку сукулентних особливостей у різних рослин у рамках загальних досліджень еволюції сукулентів.

Список використаних джерел до розділу 1

1. Александров В. Г. Анатомия растений / В. Г. Александров. – 4-е изд., испр. и доп. – М. : Высшая школа, 1966. – 431 с.
2. Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод / З. Т. Артюшенко, Ал. А. Федоров. – Л. : Наука, 1986. – 392 с.
3. Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя / З. Т. Артюшенко. – Л. : Наука, 1990. – 204 с.
4. Барыкина. Р. П. Большой практикум по ботанике. Экологическая анатомия цветковых растений: учебно-методическое пособие / Р. П. Барыкина, Н. В. Чубатова. – М. : Т-во науч. изд. КМК, 2005. – 77 с.
5. Березина Н. А. Экология растений: учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений / Н. А. Березина, Н. Б. Афанасьева. – М. : Изд. центр «Академия», 2009. – 400 с.
6. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. Учебное пособие. / [П. Ю. Жмылев, Ю. Е. Алексеев, Е. А. Карпухина, С. А. Баландин и др.]. – 2-е. изд., испр. и доп. – М. : 2005. – 256 с.
7. Ботаника. Морфология и анатомия растений: учеб. пособие для студентов пед. ин-тов по биол. и хим. спец. / [А. Е. Васильев, Н. С. Воронин, А. Г. Еленевский и др.]. – 2-е. изд., перераб. – М. : Просвещение, 1988. – 480 с.
8. Быков Б. А. Геоботаника / Б. А. Быков. – 3-е. изд., перераб. – Алма-Ата: «Наука» КазССР, 1978. – 288 с.
9. Вехов В. Н. Практикум по анатомии и морфологии высших растений / В. Н. Вехов, Л. И. Лотова, В. Р. Филин. – М. : Изд-во Моск. ун-та, 1980. – 196 с.
10. Гайдаржи М. М. Сукулентність в рослинному світі / М. М. Гайдаржи // Наукові записки національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. – 2004. – 3-4 (24). – С. 111-117.
11. Гайдаржи М. Н. Происхождение, фитоценотические стратегии и жизненные формы суккулентных растений в связи с использованием в цветоводстве / М. Н. Гайдаржи // Биологический вестник, 2006. – Т. 10, N. 1. – С. 28-30.

12. Гайджаржи М. М. Інтродукція сукулентних рослин і можливості їх використання / М. М. Гайджаржи, В. В. Нікітіна, К. М. Баглай // Сучасні проблеми інтродукції та акліматизації рослин: матеріали міжнародної науково-практичної конференції. – Дніпропетровськ, 2008. – С. 109-110.
13. Гайджаржи М. М. Класифікація життєвих форм сукулентних рослин / М. Гайджаржи // Вісн. Київ. ун-ту. Сер.: Інтродукція та збереження рослинного різноманіття, 2009. – Вип. 18. – С. 10-14.
14. Гайджаржи М. Н. Онтогенез суккулентных растений в пределах крупных родов и семейств / М. Н. Гайджаржи, В. В. Никитина, Е. М. Баглай. Conservarea diversitatii plantenor: materialele Simpozionului stiintific international. – Chisinau, 2010. – P. 118-123.
15. Гайджаржи М. М. Сукулентні рослини (анатомо-морфологічні особливості, поширення й використання): навчальний посібник / М. М. Гайджаржи, В. В. Нікітіна, К. М. Баглай. – К. : Видавничий центр «Київський університет», 2011. – 174 с.
16. Гайджаржи М. М. Адаптаційні стратегії сукулентних рослин у прегенеративний період / М. М. Гайджаржи, В. В. Нікітіна, К. М. Баглай. С. О. Калашник // Відновлення порушених природних екосистем: матеріали міжнародної конференції. – Донецьк, 2011. – С. 90-92.
17. Гайджаржи М. Н. Раритетные растения Южной Африки в коллекции ботанического сада им. акад. А. В. Фомина / М. Н. Гайджаржи, В. В. Никитина, Е. М. Баглай // Роль ботанических садов и природных охраняемых территорий в изучении и сохранении разнообразия растений и грибов: материалы Всероссийской конференции с международным участием. – Ярославль, 2011. – С. 54-57.
18. Гайджаржи М. М. Каудексні сукулентні рослини в колекції Ботанічного саду / М. М. Гайджаржи [та ін.] // Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. – 2015. – Вип. 1 (33). – С. 11-14.

19. Имс А. Морфология цветковых растений / А. Имс. – М. : Просвещение, 1964. – 497 с.
20. Каталог тропічних і субтропічних рослин захищеного ґрунту / [В. В. Нікітіна, К. М. Баглай, М. М. Гайдаржи та ін.] // Природно-заповідні території України. Рослинний світ. – Ботанічний сад ім. акад. О. В. Фоміна, 2007. – Вип. 7. – С. 131-266.
21. Лотова Л. И. Сравнительная анатомия высших растений: учебно-методическое пособие / Л. И. Лотова, А. К. Тимонин. – М. : Изд-во МГУ, 1989. – 80 с.
22. Наумова Т. Н. Сравнительная эмбриология цветковых растений. Семейство *Asclepiadaceae* / Т. Н. Наумова / Под общ. ред. Т. Б. Батыгина. – Л. : Наука, 1987. – Т. 4. – 392 с.
23. Нікітіна В. В. Види сукулентних рослин, що занесено до Червоного списку МСОП і представлено в колекції Ботанічного саду ім. акад. О. В.Фоміна / В. В. Нікітіна, К. М. Баглай, М. М. Гайдаржи // Вісник Київ. ун-ту імені Тараса Шевченка. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. – 2011. – Вип. 29. – С. 28-32.
24. Первухина Н. В. Проблемы морфологии и биологии цветка / Н. В. Первухина. – Л. : Наука, 1979. – 111 с.
25. Поддубная-Арнольди В. А. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам / В. А. Поддубная-Арнольди. – М. : Наука, 1982. – 352 с.
26. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных / И. Г. Серебряков. – М. : Высшая школа, 1962. – 378 с.
27. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений / И. Г. Серебряков. – М. : Высшая школа, 1952. – 391 с.
28. Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных/ А. Л. Тахтаджян. – М. : МОИП, 1948. – 301 с.
29. Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растенй / А. Л. Тахтаджян. – Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1954. – 214 с.

30. Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных / А. Л. Тахтаджян. – М., Л. : Наука, 1964. – 236 с.
31. Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений / А. Л. Тахтаджян. – М., Л. : Наука, 1966. – 611 с.
32. Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли / А. Л. Тахтаджян. – Л. : Наука, 1978. – 248 с.
33. Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов / А. Л. Тахтаджян. – Л. : Наука, 1987. – 439 с.
34. Тропічні та субтропічні рослини захищеного ґрунту: монографія / [В. В. Капустян, В. В. Нікітіна, К. М. Баглай та ін.] / За ред. В. В. Капустяна. – К. : Видавничо-поліграфічний центр «Київський університет», 2005. – 224 с.
35. Федоров Ал. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист / Ал. А. Федоров, М. Э. Кирпичников, З. Т. Артюшенко / Под общ. ред. П. А. Баранова. – М., Л. : Изд-во АН СССР, 1956. – 301 с.
36. Федоров Ал. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень / Ал. А. Федоров, М. Э. Кирпичников, З. Т. Артюшенко / Под общ. ред. П. А. Баранова. – М., Л. : Изд-во АН СССР, 1962. – 349 с.
37. Федоров Ал. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок / Ал. А. Федоров, З. Т. Артюшенко. – Л. : Наука, 1975. – 352 с.
38. Федоров Ал. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие / Ал. А. Федоров, З. Т. Артюшенко. – Л. : Наука, 1979. – 296 с.
39. Цвелев Н. Н. Жизнь растений. Семейство *Apocynaceae*. Семейство *Asclepiadaceae* / Н. Н. Цвелев / Под общ. ред. А. Л. Тахтаджяна. – М. : Просвещение, 1981. – Т. 5 (2). – 512 с.
40. Чупов В. С. Некоторые таксономически и филогенетически важные признаки строения тычинок / В. С. Чупов // Ботанический журнал. – 1990. – Т. 75, № 7. – С. 965-973.
41. Шамров И. И. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение / И. И. Шамров. – М., 2008. – 350 с.

42. Шамров И. И. Проблемы современной ботаники: учебное пособие / И. И. Шамров. – СПб: Изд-во РГПУ им. А. И. Герцена, 2010. – 160 с.
43. Шамров И. И. Сравнительная анатомия семян. Семейство *Apocynaceae*. Семейство *Asclepiadaceae* / И. И. Шамров, Г. М. Анисимова, М. М. Геворкян / Под общ. ред. А. Л. Тахтаджяна. – СПб. : Наука, 2010. – Т. 7. – 468 с.
44. Шамров И. И. Структурная организация гинецея в семействе *Apocynaceae* / И. И. Шамров, М. М. Геворкян // Ботанический журнал. – 2010 а. – Т. 95, № 2. – С. 145-168.
45. Шамров И. И. Типы гинецея покрытосемееных растений: терминология и проблемы интерпретации / И. И. Шамров // Ботанический журнал. – 2010 а. – Т. 95, № 4. – С. 417-451.
46. Шамров И. И. Сравнительная характеристика гинецея в семействах *Apocynaceae*, *Asclepiadaceae* и *Gentinaceae* // Ботанический журнал. – 2010 б. – Т. 95, № 12. – С. 1673-1699.
47. Шевченко С. В. Сравнительная эмбриология цветковых растений. Семейство *Apocynaceae* / С. В. Шевченко / Под общ. ред. Т. Б. Батыгина. – Л. : Наука, 1987. – Т. 4. – 392с.
48. Эзау К. Анатомия растений / К. Эзау. – М. : Мир, 1969. – 564 с.
49. Эзау К. Анатомия семенных растений: в 2-х книгах. / К. Эзау / Пер. с англ. А. Е. Васильева, Ю. В. Гамалея и М. Ф. Даниловой / Под. ред. акад. А. Л. Тахтаджяна. – М. : Мир, 1980. – 555 с. 132 ил.
50. Abbiw A. K. Useful plants of Ghana. West African use of wild and cultivated plants / A. K. Abbiw. – London: International Technology Publishers, 1990. – 337 p.
51. Adam J. G. Le plus gros baobab de Sénégal n’est pas plus celui de Dakar. / J. G. Adam // Notes Africaines. – 1963. –Vol. 98. – P. 50-53.
52. Adam J. G. Noms vernaculaires de plantes du Sénégal / J. G. Adam // J. Agric. Trop. Bot. – 1970. – Appl. 17. – P. 243-294.
53. Albers F. Illustrated handbook of Succulent plants: *Asclepiadaceae* / F. Albers, U. Meve. – Berlin: Springer, 2004. – 321 p.

54. Andersson C. J. Lake Ngami, or exploration and discoveries during four years wanderings in the wilds of South-Western Africa / C. J. Andersson. – New York: Harper & Brothers, 1856. – 414 p.
55. Andrews F. W. Vernacular names of plants as described in Flowering plants of the Anglo-Egyptian Sudan / F. W. Andrews. – Khartoum (Sudan): Mc Corquodale & Co, 1948. – Vol. I. – 23 p.
56. Andrews F. W. Vernacular names of plants as described in Flowering plants of the Anglo-Egyptian Sudan / F. W. Andrews. – Khartoum (Sudan): Mc Corquodale & Co, 1953. – Vol. II. – 89 p.
57. Archer P. G. Kenya *Ceropegia* scrapbook. Notes and records of some Kenya *Ceropegia* / P. G. Archer. – Hobart (AUS): Artemis Publishing Consultants, 1992. – 183 p.
58. Ávila-Lovera E. Stem-succulent trees from the Old and New World tropics / E. Ávila-Lovera, E. Ezcurra // Tropic. tree physiology. – 2016. – Vol. 6. – P. 45-65.
59. Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects / W. Barthlott // Nord. J. Bot. – 1981. – Vol. 1. – P. 345-355.
60. Bayer M. B. Notes on species of the genera *Fockea* and *Raphionacme* / M. B. Bayer // Excelsa. – 1976. – Vol. 6 (61). – P. 87-91.
61. Bell A. D. Plant form: an illustrated guide of flowering plants morphology / A. D. Bell. – Oxford, New York, Tokyo: Oxford university press, 1991. – 340 p.
62. Bhandari M. Anatomical, physico-chemical, and phytochemical investigations of *Ceropegia bulbosa* var. *lushii* / M. Bhandari, An. Bhandari, Aa. Bhandari // Ind. J. of Nat. Prod. and Res. – 2016. – Vol. 7 (4). – P. 314-322.
63. Booth F. E. M. Non-timber uses of selected arid zone trees and shrubs in Africa / F. E. M. Booth, G. E Wickens // FAO Conservation Guide. – 1988. – No. 19. – P. 103-109.
64. Cactus and succulent plants: status survey and conservation action plan / Compiled by S. Oldfield. – IUCN / SSC Cactus and Succulent Specialist Group, The World International Union for conservation of nature and natural resources, 1997. – 226 p.

65. Carlquist S. A theory of paedomoiphosis in dicotyledonous woods / S. Carlquist // Phytomorphology. – 1962. – Vol. 12. – P. 30-45.
66. Carlquist S. Ecological strategies of xylem evolution / S. Carlquist. – Berkeley: University of California Press, 1975. – 259 p.
67. Carlquist S. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach / S. Carlquist // Amer. J. of Bot. – 1977. – Vol. 64. – P. 887-896.
68. Carlquist S. Further concepts in ecological wood anatomy, with comments on recent work in wood anatomy and evolution / S. Carlquist // Aliso. – 1980. – Vol. 9. – P. 499-553.
69. Carlquist S. Vessel grouping in dicotyledon woods: significance and relationship to imperforate tracheary elements / S. Carlquist // Aliso. 1984. – Vol. 10. – P. 505-525.
70. Cepleanu F. Screening of tropical medicinal plants for molluscicidal, larvicidal, fungicidal and cytotoxic activities / [F. Cepleanu, M. O. Hamburger, B. Sordat, J. D. Msonthi, et al.] // Int. J. of Pharmac. – 1994. – Vol. 32 – 294-307.
71. Chapotin S. M. Water relations of tropical dryforest flowers: pathways for water entry and the role of extracellular polysaccharides / [S. M. Chapotin, N. M. Holbrook, S. R. Morse, M. V. Gutiérrez] // Plant cell environ. – 2003. – Vol. 26. – P. 623-630.
72. Chapotin S. M. A biomechanical perspective on the role of large stem volume and high water content in Baobab trees (*Adansonia* sp.; *Bombacaceae*) / S. M. Chapotin, J. H. Razanameharizaka, N. M. Holbrook // Amer. J. Bot.– 2006. – Vol. 93. – P. 1251-1264.
73. Checklist of Cites species. UNEP world concervation monitoring centre. URL: http://checklist.cites.org/
74. Corner E. J. H. The life of plants / E. J. H. Corner. – London: Weidenfeld & Nicolson, 1964. – 315 p., fig.
75. Corner E. J. H. The seeds of Dicotyledons / E. J. H. Corner. – Cambridge: Cambridge University Press, 1976. – Vol. I. – 320 p.
76. Court D. Succulent flora of Southern Africa. / D. Court. – Rotterdam: A. A. Balkema, 1981. – 224 p.

77. Court G. D. *Fockea* Endl. – an African genus / G. D. Court // Asklepios. – 1987. – No. 40. – P. 69-74, ills.
78. Dipak P. Biological activities of *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult.: aconcise review / P. Dipak, B. Karabi, S. Sankar Narayan // Mal. J. of Biosc. – 2015. – Vol. 2 (4). – P. 214-221.
79. Eggli U. Illustrated handbook of succulent plants: Dicotyledons / U. Eggli. – Berlin: Springer, 2002. – 547 p.
80. Eggli U. Living under temporarily arid conditions – succulence as anadaptive strategy / U. Eggli, R. Nyffeler // Bradleya – 2009. – Vol. 27. – P. 13-36.
81. El-Kashef D. F. Morphological and anatomical studies of the stem of *Pachypodium lamerei* Drake, family *Apocynaceae*, cultivated in Egypt / A. N. E. Hamed, H. E. Khalil, M. S. Kamel // J. of Pharm. and Phytochem. – 2015 a. – Vol. 3 (5). – P. 25-31.
82. El-Kashef D. F. Botanical studies of the leaf of *Pachypodium lamerei* Drake, family *Apocynaceae*, cultivated in Egypt. / A. N. E. Hamed, H. E. Khalil, M. S. Kamel // J. of Pharm. and Phytochem. – 2015 b. – Vol. 3 (5). – P. 40-45.
83. Endress M. E. A revised classification of the *Apocynaceae* s.l. / M. E. Endress, P. V. Bruyns // Botanical Review. – 2000. – Vol. 66. – P. 1-56. doi: 10.1007/bf02857781.
84. Endress M. E. An updated classification for *Apocynaceae* / M. E. Endress, S. Liede-Schumann, U. Meve // Phytotaxa. – 2014. – Vol. 159 (3). – P. 175-194. doi:10.11646/phytotaxa.159.3.2.
85. Evenari M. Hot deserts and arid shrublands / [M. Evenari, I. Noy-Meir, D. W. Goodall, et al.] // Ecosyst. of the world. – 1986. – Vol. 12B. – P. 361-377.
86. Fenner M. Some measurements on the water-relations of baobab trees / M. Fenner // Biotrop. – 1980. – Vol. 12. – P. 205-209.
87. Fisher J. B. Wound healing by exposed secondary xylem in *Adansonia* (*Bombacaceae*) / J. B. Fisher // IAWA Bull. – 1981. – Vol. 2 (4). – P. 193-199.
88. Fuller D. Conservation and commerce of cacti and other succulents / D. Fuller, S. Fitzgerald. – Washington: Traffic, 1987. – 264p.

89. Gabr D. G. Seed morphology and seed coat anatomy of some species of *Apocynaceae* and *Asclepiadaceae* / D. G. Gabr // Ann. of Agric. Sc. – 2014. – Vol. 59 (2). – P. 229-238. doi:10.1016/j.aoas.2014.11.010.
90. Gibson A. C. The anatomy of succulence / [A. C. Gibson, I. P. Ting, M. Gibbs, et al.] // Americ. Soc. of plant physiolog. – 1982. – P. 1-17.
91. Gibson A. C. Vascular tissues. In *Caryophyllales* / [A. C. Gibson, H-D. Behnke, T. J. Mabry et al.] // Evol. and Syst. J. – 1994. – P. 45-74.
92. Gibson A. C. Structure-function relations of warm desert plants / A. C. Gibson. – Berlin: Springer-Verlag, 1996. – 215 p.
93. Gladys F. A. Growth patterns and different arrangements of vascular tissues in succulent leaves / [F. A. Gladys et al.] // Int. J. Plant Sci. – 2016. – Vol. 177 (8). – P. 643-660.
94. Golding J. Southern African plant red data lists / J. Golding. – Pretoria: Sabanet, 2002. – 249 p.
95. Goodman S. M. The natural history of Madagascar / S. M. Goodman, J. P. Benstead. – Chicago: University of Chicago Press, 2003. – 1728 p.
96. Grove A. T. The geography of semi-arid lands / A. T. Grove // Phil. Trans. Roy. Soc. of London. – 1977. – Vol. 278. – P.457-475.
97. Hallier F. Family *Apocynaceae*, Kautschuklianen in Jahrb / F. Hallier. – Hamburg: Wissensch. Anstalt., 1900. – 216 p.
98. Hearn D. J. Growth form evolution in *Adenia* (*Passifloraceae*) and a model of the evolution of succulence / D. J. Hearn // PhD diss. – Tucson: University of Arizona, 2004. – 380 p.
99. Hearn D. J. *Adenia* (*Passifloraceae*) and it's adaptive radiation: phylogeny and growth form diversification / D. J. Hearn // Syst. Bot. – 2006. – Vol. 31. – P. 805-821.
100. Hearn D. J. Descriptive anatomy and evolutionary patterns of anatomical diversification in *Adenia* (*Passifloraceae*) / D. J. Hearn //A Jour. of Syst. and Evol. Bot. – 2009. – Vol. 27 (1). – P. 13-38.

101. Hearn D. J. Developmental patterns in anatomy are shared among separate evolutionary origins of stem succulent and storage root bearing growth habits in *Adenia* (*Passifloraceae*) / D. J. Hearn // Am. J. Bot. – 2009 b. – Vol. 96. – P. 1941-1956.

102. Hearn D. J. Dissection of evolutionary networks to assess their role in the evolution of robustness, function, and diversification / D. J. Hearn // Evolution. – 2013. – Vol. 67. – P. 2273-2283.

103. Hearn D. J. The evolution of growth forms with expanded root and shoot parenchymatous storage is correlated across the eudicots / D. J. Hearn, R. Spicer // Int. J. of Plant Sci. – 2013. – Vol. 174 (7). – P. 1049-1061. doi: 10.1086/671745.

104. Henrickson J. Anatomy of periderm and cortex of *Fouquieriaceae* / J. Henrickson // Aliso. – 1969. – Vol. 7. – P. 97-126.

105. Hickey L. J. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves / L. J Hickey // Am. J. Bot. – 1973. – Vol. 60. – P. 17-33.

106. Humphrey R. R. A study of *Idria columnaris* and *Fouquieria splendens* / R.R. Humphrey // Amer. J. Bot. – 1935. – Vol. 22. – P. 184-207.

107. Hutchinson J. The families of flowering plants / J. Hutchinson. – Oxford: Clarendonpress, 1959. – Vol. I. – 328 p.

108. Hutchinson J. The genera of flowering plants / J. Hutchinson. – Oxford: Clarendonpress, 1967. – Vol. II. – 660 p.

109. Hutchinson J. Evolution and phylogeny of flowering plants: Dicotyledons / J. Hutchinson. – London: Academic, 1969. – 717 p.

110. Ihlenfeldt H. -D. Lebensformen und überlebens strategien bei sukkulenten / H.-D. Ihlenfeldt // Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1985. – Vol. 98. – P. 409-423.

111. Ilcim A. Exomorphic seed characters and anatomy of leaf and stem of some *Vincetoxicum* (*Asclepiadaceae* / *Apocynaceae*) species from Turkey / A. Ilcim, S. Güzel Özay, G. Kökdil // Ankara Ecz. Fak. Derg. – 2010. – Vol. 39 (1). – P. 1-16.

112. Jurgens N. Floristic biodiversity and history of African arid regions / N. Jurgens // Biodiv. and cons. – 1997. – Vol. 6. – P. 495-514. doi: 10.1023/ A:1018325026863.

113. Koechlin J. Flora and vegetation of Madagascar / J. Koechlin, R. Battistini, G. R. Vindard // Biogeog. and ecolog. in Madagascar. – 1972. – P. 145-190.

114. Kumar C. A. Taxonomic significance of fruit and seed morphology in identification of South Indian *Rauvolfia* (*Apocynaceae*) / [C. A. Kumar, S. Bindu, C. R. Chitra, P. J. Mathew] // Rheedea. – 2011. – Vol. 21 (2). – P. 160-166.

115. Kürschner H. The *Adenio obesi* - *Sterculietum africanae*, a relic Arabian mainland community vicarious to the Socotran *Adenium – Sterculia* wood land / [H. Kürschner, N. Kilian, P. Hein, A. Mukram] // Englera. – 2006. – Vol. 28. – P. 79-96.

116. Lavranos J. J. The habits of *Pachypodium*in Madagascar. Part 1 / J. J. Lavranos, W. Roosli // Cact. and Succ. J. – 1996. – Vol. 68. – P. 177-195.

117. Lavranos J. J. The habits of *Pachypodium*in Madagascar. Part 2 / J. J. Lavranos, W. Roosli // Cact. and Succ. J. – 1999. – Vol. 71. – P. 4-22.

118. Lawrence G. H. M. Taxonomy of vascular plants / G. H. M. Lawrence. – New York: Macmilan, 1965. – 126 p.

119. Lawson G. W. Plant life in West Africa / G. W. Lawson. – Accra: Oxford University Press, 1966. – 150 p.

120. Leger P. V. Recherches sur la structure anatomique duteguments eminaldes *Apocynacees* et des *Asclepiadacees*/ P. V. Leger. – Paris, 1913. – 215 p.

121. Leisering B. Interxylares leptom / B. Leisering. – Berlin, 1899. – 107 p.

122. Leeuwenberg A. J. M. Taxa of the *Apocynaceae* above the genus level. Series of revisions of *Apocynaceae* / A. J. M. Leeuwenberg // Agric. Univ. Papers. – 1994. – Vol 94. – P. 45-60.

123. Lens. F. Wood anatomy af *Rauvolfioideae* (*Apocynaceae*): a search for meaningful non-DNA characters at the tribal level[1] / [F. Lens, M. E. Endress, P. Baas, et al.] // Americ. J. of Bot. – 2008. – Vol. 95 (10). – P. 1199-1215.

124. Leroy J-F. Composition, origin, and affinities of the Madagascar vascular flora / J-F. Leroy // Ann. of the Miss. Bot. Garden. – 1978. – Vol. 65. – P. 535-589. doi: 10.2307/2398861.

125. Liede S. Subtribes and genera of the tribe *Asclepiadeae* (*Apocynaceae, Asclepiadoideae*) – a synopsis / S. Liede // Taxon. – 1997. – Vol. 46 (2). – P. 233-247.

126. Livshultz T. Phylogeny of *Apocynoideae* andthe APSA clade (*Apocynaceae* s.l.) / [T. Livshultz, D. J. Middleton, M. E. Endress, J. K. Williams] //Ann. of the Miss. Bot. Garden. – 2007. – Vol. 94. – P. 324-359. doi: 10.3417/0026-6493(2007)94[324:POAATA]2.0.CO;2.

127. Lopes A. V. Pollination and reproductive biology of *Rauvolfia grandiflora* (*Apocynaceae*): secondary pollen presentation, Herkogamy and Self-incompatibility / A. V. Lopes, I. C. Machado // Plant biol. – 1999. – Vol. 1. – P. 547-553.

128. Luthy J. M. Another look at the Pachypodiums of Madagascar / J. M. Luthy // Bradleya. – 2004. – Vol. 22. – P. 85-130.

129. Maheswari Devi H. Embryological studies in *Gentianaceae*: *Gentianoideae* and *Menyanthoideae* / H. Maheswari Devi // Proc. Indian Acad. Sci. – 1964. – Vol. 56 (4). – P.195-216.

130. Maheswari Devi H. Embryological studies in *Asclepiadaceae* / H. Maheswari Devi // Proc. Indian Acad. Sci. – 1964. – Vol. 60B (1). – P. 52-65.

131. Maheswari Devi H. Embryology of *Rauvolfia serpentina* and *Catharanthus roseus* / H. Maheswari Devi // Curr. Sci. – 1970. – Vol. 39 (13). – P. 376-377.

132. Maheswari Devi H. Embryology of *Apocynaceae*-1. *Plumiereae* / H. Maheswari Devi // J. Indian Bot. Soc. – 1971. – Vol. 50 (1). – P. 74-85.

133. Maheswari Devi H. Embryology of two cultivars of *Nerium indicum* Mill. / H. Maheswari Devi, K. Narayana // Curr. Sci. – 1975. – Vol. 44 (7). – P. 641-642.

134. Martin A. C. The comparative internal morphology of seeds / A. C. Martin // Amer. Midland. Natur. – 1946. – Vol. 36 (3). – P. 513-660.

135. Mauseth J. D. Cortical bundles in the persistent, photosynthetic stems of cacti / J. D. Mauseth, M. Sajeva // Ann. Bot. – 1992. – Vol. 70. – P. 317-324.

136. Mauseth J. D. Water-storing and cavitation-preventing adaptations in wood of cacti / J. D. Mauseth // Ann. Bot. – 1993. – Vol. 72. – P. 81-89.

137. Mauseth J. D. Collapsible water-storage cells in cacti / J. D. Mauseth // Bull. Torrey Bot. Club. – 1995. – Vol. 122. – P. 145-151.

138. Mauseth J. D. Evolution of extreme xeromorphic characters in wood: a study of nine evolutionary lines in *Cactaceae* / J. D. Mauseth, B. J. Plemons-Rodriguez // Amer. J. Bot. – 1998. – Vol. 85. – 209-218.

139. Mauseth J. D. Theoretical aspects of surface-to-volume ratios and water-storage capacities of succulent shoots / J. D. Mauseth // Amer. J. Bot. – 2000. – Vol. 88. – P. 1107-1115.

140. Mauseth J. D. Root wood differs strongly from shoot wood within individual plants of many *Cactaceae* / J. D. Mauseth, M. E. Stone-palmquist // Int. J. Pl. Sci. – 2001. – Vol. 162. – P. 767-776.

141. Mauseth J. D. The structure of photosynthetic succulent stems in plants other than cacti / J. D. Mauseth // Int. J. Pl. Sci. – 2004. – Vol. 165. – P. 1-9.

142. Mauseth J. D. Structure-function relationships in highly modified shoots of *Cactaceae* / J. D. Mauseth // Ann. Bot. – 2006. – Vol. 98. – P. 901-926.

143. Metcalfe C. R. Anatomy of the dicotyledons / C. R. Metcalfe, L. Chalk. – Oxford: Clarendon Press, 1957. – Vol. 1. – 806 p.

144. Metcalfe C. R. Anatomy of the dicotyledons / C. R. Metcalfe, L. Chalk. – 2-th edition. – Oxford: Clarendon Press, 1983. – Vol. 2. – 276 p.

145. Meve U. Floristic exchange between mainland Africa and Madagascar: a case study of *Apocynaceae* - *Asclepiadoideae* / U. Meve, S. Liede // Journal of Biogeography. – 2002. – Vol. 29. – P. 865-873. doi: 10.1046/j.1365-2699.2002.00729.x.

146. Meve U. Generic delimitations in tuberous *Periplocoideae* (*Apocynaceae*) from Africa and Madagascar / U. Meve, S. Liede // Annals of Botany. – 2004 a. – Vol. 93. – P. 407-414. doi: 10.1093/aob/mch057.

147. Meve U. Subtribal division of *Ceropegieae* (*Apocynaceae* - *Asclepiadoideae*) / U. Meve, S. Liede // Taxon. – 2004 b. – Vol. 53. – P. 61-72. doi: 10.2307/4135489.

148. Nawaihi A. S. Exomorphic seed characters of species of *Apocynaceae* in Egypt / A. S. Nawaihi, S. A. Hassan, Z. A. Elwan // Feddes Repert. – 2006. – Vol. 117. – P. 437-452.

149. Neal P. R. Floral symmetry and it's role in plant-pollinator systems: terminology, distribution, and hypothesis / P. R. Neal, A. Dafni, M. Giurfa // Ann. Rev. Ecol. Syst. – 1998. – Vol. 29. – P.345-373.

150. Netolitzky F. Anatomie der Angiospermen-Samen: handbook / F. Netolitzky. – Berlin: Pflanzenanat, 1926. – Bd. 10. – 364 p.

151. Newton L. E. Comments on the caudiciform cult / L. E. Newton // Nation. Cact. Succ. J. – 1974 a. – Vol. 29. – P. 14-17.

152. Newton L. E. Is the Baobab tree succulent ? / L. E. Newton // Nation. Cact. Succ. J. Gr. Brit. – 1974 b. – Vol. 36. – P. 57-58.

153. Newton L. E. Honorary succulents / L. E. Newton // Succ. News. – 2006. – Vol. 14 (3). – P. 11-12.

154. Nicholas A. A consensus classification for the order *Gentianales* with additional details on the suborder *Apocynineae* / A. Nicholas, H. Baijnat. // Bot. Rev. – 1994. – Vol. 60 (4). – P. 440-482.

155. Niklas K. J. The evolutionary biology of plants / K. J. Niklas. – Chicago: The University of Chicago Press, 1997. – 470 p.

156. Ogburn R. M. The ecological water-use strategies of succulent plants / R. M. Ogburn, E. J. Edwards // Adv. in Bot. Res. – 2010. – Vol. 55. – P. 179-225. doi: 10.1016/B978-0-12-380868-4.00004-1.

157. Olson M. E. Stem and leaf anatomy of the arborescent *Cucurbitaceae Dendrosicyos socotrana* with comments on the evolution of pachycauls from lianas / M. E. Olson // Pl. Syst. Evol. – 2003. – Vol. 239. – P. 199-214.

158. Olson M. E. Stem and root anatomical correlations with life form diversity, ecology, and systematics in *Moringa* (*Moringaceae*) / M. E. Olson, S. Carlquist // Bot. J. Linn. Soc. – 2001. – Vol. 135. – P. 315-348.

159. Outer R. W. Storied structure of the secondary phloem / R. W. Outer // IAWA Bull. – 1986. – Vol. 7. – P. 47-51.

160. Pate J. S. Plants with fleshy underground storage organs – a Western Australian survey. The biology of Australian plants / J. S. Pate, K. W. Dixon. Under the general editorship J. S. Pate & A. J. Mccomb (eds.). – Nedlands: University of Western Australia Press, 1981. – P. 181-215.

161. Pate J. S. Tuberous, cormous and bulbous plants. Biology of anadaptive strategy in Western Australia / J. S. Pate, K. W.Dixon. – Nedlands: University of Western Australia Press, 1982. – 268 p.

162. Periasamy K. Studies on seeds with ruminate endosperm. Development of rumination in certain members of the *Apocynaceae* / K. Periasamy // Proc. Indian Acad. Sci. – 1963. – Vol. 58B (6). – P. 325-332.

163. Pichon M. Classification des *Apocynacees*: I. *Carissees* et *Ambelaniees*. Memoires du museum National d'Histoire Naturelle / M. Pichon // Botanique. – 1948. – Vol. 24B. – P. 111-181.

164. Pierre L. Observations sur quelques *Landolphiees* / L. Pierre // Bull. Men. Soc. Linn. Paris. – 1898. – P. 33-40.

165. Plaizier A. C. A revision of *Adenium* Roem. & Schult. and of *Diplorhynchus* Welw. ex Fic. & Hiern (*Apocynaceae*) / A. C. Plaizier. – Wageningen: H. Veenman & Zonen B. V, 1980. – 40 p.

166. Potgieter K. Phylogenetic relationships within *Apocynaceae* s.l. based on *trn*L intron and *trn*L-F spacer sequences and propagule characters / K. Potgieter, V. Albert // Ann. Mo. Bot. Gard. – 2001. – Vol. 88 (4). – P. 523-549.

167. Rauh W. Die grossartige welt der sukkulenten / W. Rauh. – Berlin, Hamburg: Verlag Paul Parey, 1979 – 183 p.

168. Reveal J. L. Summary of recent systems of angiosperm classification / J. L. Reveal // Kew Bull. – 2011. – Vol. 66. – P. 5-48.

169. Rowley G. D. Caudiciform succulents / G. D. Rowley // Nation. Cact. Succ. J. – 1948. – Vol. 3. – P. 102-103.

170. Rowley G. D. Name that succulent. Keys to the families and genera of succulent plants in cultivation / G. D. Rowley. – Cheltenham: Stanley Thornes Ltd., 1980. – 268 p.

171. Rowley G. D. A history of succulent plants / G. D. Rowley. – Mill Valley: Strawberry Press, 1997. – 409 p.

172. Rowley G. The pollination mechanism of *Adenium* (*Apocynaceae*) / G. Rowley // The National Cact. and Succ. J. – 1980. – Vol. 35, № 1. – P. 2-5.

173. Rowley G. Caudiciform and pachycaul succulents: Pachycauls, Bottle-, Barrel- and Elephant-trees and their kin: a collector's miscellany / G. Rowley. – U.S.A: Strawberry Press, 1987. – 282 p.

174. Rowley G. *Pachypodium* & *Adenium* / G. Rowley // Cactus File. – 1999. – Vol. 5. – 179 p.

175. Rundel R W. Winter growth phenology and leaf orientationin *Pachypodium namaquanum* (*Apocynaceae*) in the succulent Karoo of the Richtersveld, South Africa. / [R. W. Rundel, R. M. Cowling, K. J. Esler, R M. Mustart, et al.] // Oecologia. – 1995. – Vol. 101. – P. 472-477.

176. Sahai K. Macro- and micromorphological seed characteristics of some *Cassia* species and their taxonomic significance / K. Sahai, K. Harbans, P. Aruna // Phytomorphology. – 1997. – Vol. 47. – P. 273-279.

177. Sennblad B. Morphology and molecular data in phylogenetic fraternity: the tribe *Wrightieae* (*Apocynaceae*) revisited / B. Sennblad, M. E. Endress, B. Bremer // Americ. J. of Bot. – 1998. – Vol. 85. – P. 1143-1158. doi: 10.2307/2446347.

178. Sennblad B. Classification of *Apocynaceae* s.l. according to a new approach combining Linnaean and phylogenetic taxonomy / B. Sennblad, B. Bremer// Syst. Biol. – 2002. – Vol. 51 (3). – P. 389-409. doi: 10.1080/10635150290069869.

179. Schatz G. E. Generic tree flora of Madagascar / G. E. Schatz. – Kew: Royal Botanic Gardens, 2001. – 490 p.

180. Schatz G. E. Generic tree flora of Madagascar / G. E. Schatz. – Kew: Royal Botanic Gardens, 2001. – 490 p.

181. Schlindwein C. Reproductive strategies in two sphingophilous apocynaceous trees attracting pollinators through nectar or deceit / C. Schlindwein, R. O. Darrault, T. Grisi // Symp. der A. F. W. Schimper-Stiftung. – Stuttgart, 2004. – P. 215-227.

182. Schweickerdt H. G. A short account of the succulent flora of the Transvaal / H. G. Schweickerdt // Succ. J. – 1935. – Vol. 3 (3). – P. 41-47.

183. Smith G. F. List of Southern African succulent plants / [G. F. Smith, E. J. Van Jaarsveld, T. H. Arnold, F. E. Steffens, R. D. Dixon, J. A. Retief, et al.]. – Pretoria: Umdaus Press, 1997. – 175 p.

184. Solereder H. Systematic anatomy of thedicotyledons: a handbook for labora toriesof pure and applied botany / H. Solereder. – Oxford: Clarendon press, 1908. – Vol. 2. – 1183 p.

185. Srivastava G. S. Schizocotyly and polycotyly in *Adansonia digitata* / G. S. Srivastava // Linn. Sci. Cult. – 1959. – Vol. 25. – 218-219.

186. Swartz D. Collegiate dictionary of botany / D. Swartz. – New York: Ronald Press Company, 1971. – 520 p.

187. Van der Ham R. Pollen morphology of the *Alyxieae* (*Apocynaceae*) / R. Van der Ham, Y. -M. Zimmermann, S. Nilsson, A. Igersheim // Grana. – 2001. – Vol. 40. – P. 169-191. doi: 10.1080/001731301317223114.

188. Van der Weide J. C. Pollen morphology and phylogeny of the tribe *Tabernaemontaneae* (*Apocynaceae*, subfamily *Rauvolfioideae*) / J. C. Van der Weide, R. W. J. M. Van der Ham // Taxon. – 2012. – Vol. 61. – P. 131-145.

189. Venter H. J. T. The genus *Petopentia* (*Periplocaceae*) / [H. J. T. Venter, et al.] // South Afr. J. Bot. – 1990. – Vol. 56 (3). – 393-398, ills.

190. Venter H. Diversity and relationships within the *Periplocoideae* (*Apocynaceae*) / H. Venter, R. Verhoeven // Ann. of the Miss. Bot. Garden. – 2001. – Vol. 88 (4). – P. 550-568.

191. Vethaviyasar N. 16-anhydro-3-acetyl-gitoxigenin in *Adenum obesum* / N. Vethaviyasar, D. John // Planta Medica – 1982. – Vol. 44. – P. 123-124.

192. Wanntorpa L. Wax plants disentangled: A phylogeny of *Hoya (Marsdenieae*, *Apocynaceae*) inferred from nuclear and chloroplast DNA sequences / L. Wanntorpa, A. Kocyana, S. S. Rennera // Molec. Phyl. and Evol. – 2006. – Vol. 39. – P. 722-733.

193. West J. What is a succulent ? / J. West // Cact. Succ. J. (U.S.). – 1931. – Vol. 3. – P. 71-72.

194. Werger M. J. A. Biogeography and ecology of Southern Africa / M. J. A. Werger, A. C. Bruggen, et al.]. – Hague: Dr W. Junk b..0v. Publishers, 1978. – Vol. II. – 1444 p.

195. Werker E. Seed anatomy. Handbuch der Pflanzenanatomie / E. Werker. – Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1997. – Bd. 10, T. 3. – 424 p.

196. Wickens G. E. Ecophysiology of economic plants in arid and semi-arid lands. – Berlin: Springer, 1998. – 343 p.

197. Wickens G. E. The Baobabs: pachycauls of Africa, Madagascar and Australia / G. E. Wickens, P. Lowe. – Luxembourg: Springer Science, Business Media b.v., 2008. – 534 p.

198. Willert D. J. Desert succulents and their life strategies / [D. J. Willert, B. M. Von Eller, M. J. A.Werger, E. Brinckmann] // Vegetatio – 1990. – Vol. 90. – P. 133-144.

199. Willert D. J. Life strategies of succulents in deserts. With special reference to the Namib desert / [D. J. Willert, B. M. Von Eller, M. J. A. Werger, E. Brinckmann, H. -D. Ihlenfeldt]. – Cambridge: Cambridge University Press, 1992. – 368 p.

200. Woodson R. E. Studies in the *Apocynaceae*. A critical study of the *Apocynoideae* (with special reference to the genus *Apocynum*) / R. E. Woodson // Ann. Missouri Bot. – 1930. – Vol. 17 (1-2). – P. 1-213.

201. Wyka T. Water tissues of succulents / T. Wyka // Kaktusy i Inne. – 2008. – Vol. 5 (1). – P. 4-11.

202. Yamauchi T. Cardiacglycosides and pregnanes from *Adenium obesum* (studies on the constituents of *Adenium*. I) / T. Yamauchi, F. Abe // Chem. and Pharmac. Bull. – 1990. – Vol. 38 (3). – 669-672.

203. Zimmermann M. H. Xylem structure and the ascent of sap / M. H. Zimmermann. – Berlin: Springer-Verlag, 1983. – 250 p.

РОЗДІЛ 2
ОБ'ЄКТИ, УМОВИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

2.1. Загальна характеристика модельних об'єктів

Для досліджень, спрямованих на розширення уявлень біології каудексоподібних рослин та з'ясування їхніх анатомо-морфологічних особливостей, було обрано три сукулентні види з родини *Apocynaceae*: *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult. (*Apocynoideae*), *Petopentia natalensis* (Schltr.) Bullock (*Periplocoideae*) та *Fockea edulis* (Thunb.) K. Schum. (*Asclepiadoideae*) [71].

Adenium obesum був відкритий П. Форрсколем, а описаний І. Ремером та Й. Шультесом в 1819 р. За сучасною систематикою цей вид є єдиним валідним таксоном, що робить рід *Adenium* монотипним [70, 92]. Єдиний вид цього роду *A. obesum* розповсюджений в аридних та семіаридних зонах, а також характеризується широким диз'юнктивним ареалом, що складається з невеликих та нечисленних ізольованих локалітетів, які розкидані від Сенегалу, Судану, Кенії і Сомалі аж до півдня Аравійського півострова та о. Сокотра. Окремі локації трапляються у Свазіленді та ПАР. Через це деякі дослідники виділяють декілька підвидів цього виду: *A. obesum subsp. arabicum* Balf.f., *A. obesum subsp. boehmianum* (Schinz) G. D. Rowley, *A. obesum subsp. oleifolium* (Stapf) G. D. Rowley, *A. obesum subsp. socotranum* (Vierh.) Lavr., *A. obesum subsp. somalense* (Balf.f.) G. D. Rowley та *A. obesum subsp. swazicum* (Stapf) G. D. Rowley [70, 77, 86, 87, 91, 92]. Варто відзначити, що окремі популяції даного виду, зокрема з півдня Аравійського півострова, Сомалі та о. Сокотра є ендемічними та нечисленними тому охороняються на місцевих рівнях. До го ж *A. obesum subsp. socotranum* занесений до Червоного списку МСОП [83, 95], а окремі популяції *Adenium* Свазіленду та Північної Капської провінції ПАР, внесені до Червоного Списку Південної Африки зі статусом (CR) - під критичною загрозою [88, 89].

Вернер Рау характеризує цей вид, як кущ, що повільно росте та має виражений здерев'янілий стовбур з гротескно розширеною основою або бульбою,

котра досягає 1,5 м заввишки та понад 1 м у діаметрі. На верхівці розміщуються розгалужені напівсукулентні гілки від 15 до 90 см завдовжки та 1-4 см у діаметрі. Поверхня стебла має сірувато-коричневий колір, а на молодих приростах гілок колір темно-зелений. На верхівках гілок протягом весняного періоду з'являються лійкоподібні, п’ятичленні квітки до 4-6 см завдовжки та приблизно стільки ж у діаметрі з червоними, рожевими або білими пелюстками. Квітки зібрані в невеликі щиткоподібні суцвіття та не мають запаху [87, 92]. Цвітіння продовжується протягом усього літнього періоду та закінчується у вересні-жовтні. З появою перших бутонів, на рослинах також розвиваються видовжені, шкірясті листки сірувато-зеленого кольору 10 см завдовжки, які після цвітіння починають засихати та опадати. Плоди представлені витягнутими подвійними листянками з дорзальними швами, 7 см завдовжки та 1,3 см у діаметрі. Колір плодів варіюється від темно-зеленого до зеленкувато-бурого [70, 87]. Як і у споріднених з ним родів *Nerium* та *Pachypodium*, має отруйний сік, тому цінується місцевими жителями як лікарська рослина, а також використовується у фармакології та медицині як джерело корисних алкалоїдів та глікозидів [70, 101].

Petopentia natalensis є видом з монотипного роду *Petopentia*, який був вперше відкритий і описаний як *Pentopetia natalensis* в 1894 р. Р. Шлехтером. Пізніше, в 1954 р., А. Баллок перевизначив цей таксон і присвоїв йому родову назву-анаграму, змінивши положення однієї букви [96]. Вид є ендемом, оскільки ареал цих рослин невеликий і знаходиться в семіаридних саванних лісах провінції Квазулу-Наталь в ПАР. На нинішній час вид охороняється на місцевому рівні та внесений до Червоного Списку Південної Африки [88, 89]. Це зумовлено тим, що місцеве населення активно використовує дорослі особини в харчових та лікарських цілях, через це чисельність популяції цього виду постійно зменшується [91].

Ф. Альберс, У. Меве та ін. описують рослини цього виду як ліани з білим латексом, які мають більш чи менш округлу прикореневу бульбу, що досягає 40 см у діаметрі та може бути частково зануреною в ґрунт. Її поверхня покрита корою червонувато-коричневого кольору та має невеликі поздовжні тріщини. Ліана може бути поодинокою, або розгалуженою та досягати 15 м завдовжки та 0,3-0,5 см у

діаметрі, обплітаючи інші дерева та кущі. У несприятливі посушливі періоди її більш трав'яна частина може частково всихати, або навіть відмирати повністю [57, 91, 96]. Листки прості від 5 до 13 см завдовжки та 1-6 см завширшки, розміщуються супротивно. Вони більш чи менш шкірясті, глянцевого темно-зеленого кольору з верхнього боку та, здебільшого, фіолетового з нижньої. Вони мають округлу, або циліндричну форму з загостреним кінцем та серцеподібною основою. Квітки п'ятичленні, зібрані в невеликі китицеподібні суцвіття, що формуються з пазушних бруньок на ліані. Чашечка складається з п'яти коротких округлих чашолистиків блідо-зеленого кольору, 1-2 мм завдовжки. Віночок розсічений, представлений тонкими ланцетоподібними пелюстками 12-14 мм завдовжки. Вони можуть бути блідо-зеленого, жовтуватого, або навіть фіолетового кольору. Корона віночка представлена невеликими базальними виростами пелюсток, що тісно прилягають один до одного, але не зростаються. Тичинки ланцетоподібної форми, розміщуються на коротких, базально зрощених тичинкових нитках. Пиляки Т-подібної форми, утворюють тетради. Транслятори 1,5 мм завдовжки та 1 мм у діаметрі, жовто-коричневого кольору. Плоди представлені витягнутими, подвійними листянками зленкувато-коричневого кольору з дорзальними швами. Форма плодів сплющено-веретеноподібна, 6-11 см завдовжки та 1,2-1,7 см у діаметрі [57, 70, 96].

Fockea edulis була вперше відкрита К. Тунбергом в 1794 р., як *Pergularia edulis* Thunb., а в 1893 р. описана К. Шуманом, який присвоїв цьому таксону родову назву *Fockea* nom. cons. За сучасною класифікацією *F. edulis* – один з шести видів роду *Fockea*, що розповсюджений у вигляді окремих нечисленних ендемічних локалітетів у аридних областях Західної та Східної Капської провінцій ПАР, а також у південних регіонах Свазіленду [57, 68]. Вид занесений до Червоного Списку Південної Африки та охороняється на місцевих рівнях, оскільки подібно *P. natalensis* піддається надмірному антропогенному впливу, що зумовлено розширенням агроценозів, а також їстівними, лікарськими та декоративними властивостями, призводячи до знищення окремих популяцій, а також незаконного вивозу окремих особин з природних місць поширення [88, 89, 91].

За характеристикою Ф. Альберса У. Меве та ін. дорослі представники *F. edulis* є багаторічними, частково здерев'янілими напівкущиками, або ліанами з білим латексом, які мають дуже масивну, поодиноку прикореневу бульбу округлої чи неправильної форми, що може досягати 0,5 м заввишки та 1 м у діаметрі. Вона може бути надземною, або частково зануреною в ґрунт. Поверхня бульби сірувато-зеленого кольору, кора розтріскана з різноманітними зморшками та бородавками. На верхівках бульби, здебільшого з однієї головної гілки, формуються тонкі, розгалужені, ліаноподібні гілочки сіро-зеленого кольору, до 80 см завдовжки та 0,4-0,8 мм у діаметрі, що можуть частково відмирати за несприятливих умов. Листки зеленого, або світло-зеленого кольору, розміщуються супротивно [57, 68]. Вони майже сидячі, коротко-черешкові 1-4 см завдовжки та 0,5-1,5 см завширшки, мають еліптичну чи яйцеподібну форму з хвилястим краєм. П'ятичленні квітки поодинокі або зібрані в невеликі китицеподібні суцвіття (по 4-7 квіток), що формуються з пазушних бруньок на гілочках. Квітки близько 3 см у діаметрі, вони дзвоникоподібні з майже повністю розсіченим віночком, розміщуються на опушених квітконіжках 2-6 мм завдовжки. Чашолистки короткі та ланцетоподібні, близько 2 мм завдовжки, опушені. Пелюстки близько 1 см завдовжки, зеленкуватого кольору, тонкі, ланцетоподібні, іноді спірально закручені. Корона віночка представлена видозміненими витягнутими пиляками, що формують на кшталт внутрішнього віночка білого кольору та, зростаючись основами тичинкових ниток, утворюють гіностегій. Плоди-листянки веретеноподібної форми, близько 7 см завдовжки та 2 см у діаметрі, темно-зеленого кольору та дорзальними швами [57, 68].

2.2. Умови дослідження

Дослідження проводилися в умовах захищеного ґрунту на базі Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна, що знаходиться в центральній частині міста Києва. Його географічні координати 57°27' північної широти та 30°30' східної довготи, висота над рівнем моря складає 167 м. Клімат цього району помірно-

континентальний, середня тривалість безморозного періоду 182 доби. Кількість опадів у середньому складає 610 мм на рік, а середня відносна вологість повітря 78%. Максимальна тривалість дня 17 годин 37 хвилин (червень), мінімальна – 6 годин 15 хвилин (грудень). Оранжереї південно-західної орієнтації, світлозабезпечення складає від 20 до 40% від загальної освітленості. Середня температура повітря протягом року становить +17,5ºС. Середня відносна вологість повітря складає 62%. Протягом року в оранжереях підтримуються два періоди – посушливий та прохолодний (третя декада вересня – друга декада березня), а також вологий і теплий (початок квітня – початок вересня). У першому випадку середня температура повітря в оранжереях складає +9 – +14ºС (мінімум +3 – +6ºС) та відносною вологістю повітря 20-40%. У другому випадку середня температура повітря в оранжереї коливається від +20 до +35ºС (максимум + 45ºС) при його відносній вологості від 30 до 98%. Модельні об’єкти вирощувалися в горщиковій культурі в спеціальній ґрунтосуміші, що складалася з частин листової землі, крупнозернистого піску та торфу, при оптимальній pH 6-6,5. Полив проводився згідно з календарним планом.

Для оцінки мікрокліматичних показників в оранжереях було використано: люксметр Ю-116 (вимірювання освітленості), рідинний спиртовий термометр (вимірювання добової температури), психрометр М-68 (вимірювання відносної вологості повітря).

2.3. Методи дослідження

Фенологічні та морфологічні дослідження Дослідження особливостей генеративного розмноження каудексоподібних рослин в умовах інтродукції проводилися на прикладі *A. obesum*, оскільки представники цього виду активно квітують в умовах оранжерей. Модельними об’єктами виступали 10 колекційних рослин генеративного періоду онтогенезу. Для морфологічних та фенологічних досліджень було відібрано від 3 до 5 квіток з кожної рослини. При морфологічній характеристиці квіток та плодів було використано наукову літературу з

посиланнями на відповідну наукову термінологію [3, 7, 8, 9, 11, 12, 14, 21, 25, 26-30, 33, 35, 36, 40, 42-45, 49-50, 52, 55, 57, 60, 70, 76, 87, 90, 92, 94].

Фенологічні дослідження та побудова феноспектру проводилися відповідними методиками [2, 23]. Спостереження за динамікою розвитку проводили за допомогою постійних контрольних замірів довжини, товщини, діаметру фертильної та стерильної частин квіток з періодичністю в 5 діб, від моменту появи бутонів, до моменту розкриття квіток. Спостереження за морфологічними особливостями квіток, з моменту розкриття до моменту відцвітання, проводилися щодоби. Визначення життєздатності пилку проводилося за допомогою методики З. П. Паушевої з використанням світлового мікроскопа XSP-146TR [5, 20].

Життєздатність отриманих насінин *A. obesum* визначалася за допомогою методики фарбування підготовлених насінин кислим фуксином [20, 24], а також за допомогою пророщування. При цьому розрізнялася схожість насіння – кількість пророслих насінин за відношенням до загальної кількості висіяних, виражених у відсотках та енергія проростання – кількість пророслих насінин у межах від початку проростання, до часу їхнього максимального проростання, також виражених у відсотках [10]. Зовнішню морфологію насінин трьох досліджуваних таксонів вивчали за методикою Мартіна [80] з доповненнями інших авторів [4, 37-43, 56, 57, 58, 67, 72, 78, 79, 84, 85, 94, 97]. Були досліджені такі параметри: лінійні розміри, форма, колір та структура поверхні, наявність анемохорних пристосувань та насінного шва. Морфологічні дослідження квіток та насінин проводилися за допомогою стереоскопічного мікроскопа Konus Crystal 7-45x Stereo.

Дослідження особливостей морфогенезу *A. obesum, P. natalensis* та *F. edulis* проводили на трьох вікових станах прегенеративного періоду онтогенезу: проростки, ювенільні рослини та іматурні рослини, орієнтуючись на методики Работнова [23]. Для проведення дослідження було відібрано по 15 модельних об’єктів з кожного таксону, що відповідали кожному віковому стану. Під поняттям «морфогенез» розумівся процес формування або становлення органів рослини (утворення і диференціація тканин і органів багатоклітинного організму), який

здійснюється через процеси закладання, росту й розвитку клітин (цитогенез), тканин (гістогенез) і органів (органогенез), що генетично запрограмовані та скоординовані між собою [1, 8, 11, 14-17, 25]. Морфологічні описи модельних об'єктів проводили загально прийнятими методами, з використанням відповідної наукової літератури та термінології [7-9, 11, 12, 13-16, 25-30, 35, 36, 40, 46, 47, 52, 53, 57, 59, 60, 66, 70, 71, 75, 76, 87, 91, 94, 98, 99]. Усі заміри проводилися за допомогою лінійки та штангенциркуля ШЦ-2.

Анатомічні дослідження. Для проведення анатомічних досліджень було відібрано по 15 зразків кожного з об'єктів (насінини, фрагменти стебел та коренів різних вікових станів) та кожного виду. Фіксація об'єктів проходила протягом п'яти діб у фіксаторі ФАА з подальшим зберіганням у 70% спиртовому розчині [5, 6, 20]. Для виготовлення мікроскопічних препаратів, як модельна основа, була використана методика заливки в желатин за Волковою-Єлєцьким (табл. 2.4.1) [5, 6, 20]. Сенс обраної методики полягав у тому, що вона вважається придатнішою для досліджень об'єктів, що мають велику кількість тонкостінних паренхімних клітин [4, 5, 22]. Просочування досліджуваного матеріалу желатином проходило у два етапи, розчинами різної концентрації: 12,5% та 25%. Для їхнього приготування використовувався кристалічний харчовий желатин, який розчиняли у відповідній кількості 1% водного розчину фенолу (карболова вода) у термостаті за температури +37°С. Готові розчини розливали у чисті ємності та зберігали в холодильній камері. Безпосередньо перед використанням необхідну кількість желатину поміщали в термостат для набуття рідкого робочого стану. Для кожного досліджуваного матеріалу з врахуванням його типу та розмірів було розроблено індивідуальні підходи заливки, що наведені в таблиці 2.4.1.

Блоки для нарізання виготовляли шляхом зрізання зайвих частин желатину та кріпили за допомогою води на заморожувальний столик системи ОМТ28-02Е. Поздовжні зрізи насінин та поперечні зрізи фрагментів рослин проводилися станковим мікротомом МС-2. Для видалення залишків желатину зрізи протягом 30 хвилин витримували в 10 % розчині гідроксиду калію при температурі +37°С.

Таблиця 2.4.1

Схема заливки в желатин за Волковою-Єлєцьким з доповненнями автора

Етапи / Матеріал	1	2	3	4	5
Насінини	вимивання фіксатору з об'єктів (12 год)	просочування в 12,5% р-ні желатину при +37°С (12 год)	просочування в 25% р-ні желатину при +37°С (5-6 год)	заливка у форми	зберігання в холодильній камері
Фрагменти рослин до 5 мм	вимивання фіксатору з об'єктів (12 год)	просочування в 12,5% р-ні желатину при +37°С (12-15 год)	просочування в 25% р-ні желатину при +37°С (4-5 год)		
Фрагменти рослин від 5 до 15 мм	вимивання фіксатору з об'єктів (18 год)	просочування в 12,5% р-ні желатину при +37°С (20-24 год)	просочування в 25% р-ні желатину при +37°С (10-20 год)		

Після цього зрізи промивали дистильованою водою та фарбували сафраніном (для забарвлення лігніфікованих клітинних стінок, хлоропластів та ядерець), а також Суданом III (для виявлення суберинізації клітинних стінок). Пофарбовані зрізи заключали в розчин гліцерин-желатину, що виготовлявся шляхом змішування 7 г желатину, 41 мл дистильованої води, 50 мл гліцерину та 1 г фенолу. Розігрітий рідкий розчин пропускали через крупнопористий фільтр, розливали у готові ємності та зберігали у холодильній камері. Перед використанням, розчин доводили до рідкого стану в термостаті та наносили на пофарбовані зрізи.

Мікроскопічні дослідження проводилися за допомогою світлового мікроскопа XSP-146TR. Фотографії виготовлялися за допомогою фотоапарату Canon 100D з використанням комплектуючої мікрофотонасадки та об’єктиву Canon 40 mm lens, macro 0.3m/0,98ft. Усі заміри мікрооб’єктів проводили за допомогою

програми Image J [100]. Дослідження анатомічної будови проводилися загальноприйнятими методами з використанням відповідної наукової літератури [1, 5-7, 11, 13, 16, 18-20, 22, 24, 31-34, 39, 51, 54, 61-67, 72-75, 81, 82, 93, 94, 97-99].

Статистична обробка даних. З метою з'ясування достовірності різниці проведених замірів та виявлення динаміки розвитку було використано метод пошуку стандартної похибки та порівняльний аналіз за t-критерієм Стьюдента в програмному середовищі Statistica 10. При дослідженні насінин *A. obesum*, *P. natalensis* та *F. edulis* проводили порівняння параметрів окремих їхніх складових (тести, ендосперму, зародків). Досліджуючи морфогенез трьох таксонів проводилися порівняння параметрів частин рослин, тканин та клітин різних вікових станів (проростки з ювенільними рослинами, ювенільні з іматурними рослинами), для виявлення достовірних змін, що відбувалися протягом розвитку [17].

Висновки до розділу 2

Стало відомо, що дослідники сукулентів по-різному описують видозмінену сукулентну частину стебла в *A. obesum*, *P. natalensis* та *F. edulis*, надаючи їм різноманітну морфологічну характеристику: «гротескно розширена основа», «бульба», «прикоренева бульба». У свою чергу Г. Роулі сукулентні видозміни у цих видів описує як «каудекс». При цьому слід відзначити, що інші частини рослин у цих видів мають типову, для своїх підродин, мезофітну будову.

До того ж аналіз доступної інформації показав, що обрані види є раритетними, оскільки характеризуються високим ступенем ендемізму, малою чисельністю та охоронним статусом.

Список використаних джерел до розділу 2

1. Александров В. Г. Анатомия растений / В. Г. Александров. – 4-е изд., испр. и доп. – М. : Высшая школа, 1966. – 431 с.
2. Алехин В. В. Методика изучения растительности и флоры // В. В. Алехин. – 2-е изд. – М. : Изд-во АН, 1938. – 474 с.
3. Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя / З. Т. Артюшенко. – Л. : Наука, 1990. – 204 с.
4. Барыкина Р. П. Основы микротехнических исследований в ботанике: справочное руководство / Р. П. Барыкина, Т. Д. Веселова, А. Г. Девятов. – М. : Изд-во кафедры высших растений МГУ, 2000. – 127 с.
5. Барыкина Р. П. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы / [Р. П. Барыкина, Т. Д. Веселова, А. Г. Девятов, Х. Х. Джалилова и др.]. – М. : Изд-во МГУ, 2004. – 312 с.
6. Барыкина. Р. П. Большой практикум по ботанике. Экологическая анатомия цветковых растений: учебно-методическое пособие / Р .П. Барыкина, Н. В. Чубатова. – М. : Т-во науч. изд. КМК, 2005. – 77 с.
7. Березина Н. А. Экология растений: учеб. пособие [для студ. высш. учеб. заведений] / Н. А. Березина, Н. Б. Афанасьева. – М. : Изд. центр «Академия», 2009. – 400 с.
8. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. Учебное пособие. / [П. Ю. Жмылев, Ю. Е. Алексеев, Е. А. Карпухина, С. А. Баландин и др.]. – 2-е. изд., испр. и доп. – М. : 2005. – 256 с.
9. Бондарцев А. С. Шкала цветов: пособие для биологов при научных и научно-прикладных исследованиях / А. С. Бондарцев. – М., Л. : Изд-во АН СССР, 1954. – 28 с.
10. Бородина Н. А. Семенное размножение интродуцированных древесных растений / Н. А. Бородина / Под ред. П. И. Лапина. – М. : Наука, 1970. – 320 с.

11. Ботаника. Морфология и анатомия растений: учеб. пособие для студентов пед. ин-тов по биол. и хим. спец. / [А. Е. Васильев, Н. С. Воронин, А. Г. Еленевский и др.]. – 2-е. изд., перераб. – М. : Просвещение, 1988. – 480 с.
12. Быков Б. А. Геоботаника. / Б. А. Быков. – 3-е. изд., перераб. – Алма-Ата: «Наука» КазССР, 1978. – 288 с.
13. Вехов В. Н. Практикум по анатомии и морфологии высших растений / В. Н. Вехов, Л. И. Лотова, В. Р. Филин. – М. : Изд-во Моск. ун-та, 1980. – 196 с.
14. Гайдаржи М. М. Класифікація життєвих форм сукулентних рослин / М. Гайдаржи // Вісн. Київ. ун-ту. Сер.: Інтродукція та збереження рослинного різноманіття, 2009. – Вип.18. – С. 10-14.
15. Гайдаржи М. Н. Онтогенез суккулентных растений в пределах крупных родов и семейств / М. Н. Гайдаржи, В. В. Никитина, Е. М. Баглай // Conservarea diversitatii plantenor: materialele Simpozionului stiintific international. – Chisinau, 2010. – P.118-123.
16. Гайдаржи М. М. Сукулентні рослини (анатомо-морфологічні особливості, поширення й використання): навчальний посібник / М. М. Гайдаржи, В. В. Нікітіна, К. М. Баглай. – К. : Видавничий центр «Київський університет», 2011. – 174 с.
17. Гумецький Р. Я. Математичні методи в біології: теоретичні відомості, програмований практикум, комп'ютерні тести: навч. Посібник / Р. Я. Гумецький, Б. М. Паляниця, М. Є. Чабан. – Львів: Видавничий центр ЛНУ імені Івана Франка, 2004. – 112 с.
18. Эзау К. Анатомия растений / К. Эзау. – М. : Мир, 1969. – 564 с.
19. Эзау К. Анатомия семенных растений: в 2-х книгах. / К. Эсау / Пер. с англ. А. Е. Васильева, Ю. В. Гамалея и М. Ф. Даниловой / Под. ред. акад. А. Л. Тахтаджяна. – М. : Мир, 1980. – 555 с. 132 ил.
20. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений / З.П. Паушева. – 4-е изд., испр. и доп. – М.: Агропромиздат, 1988. – 271 с.
21. Первухина Н. В. Проблемы морфологии и биологии цветка / Н. В. Первухина. – Л. : Наука, 1979. – 111 с.

22. Прозина М. Н. Ботаническая микротехника / М. Н. Прозина. – М. : Высш. шк., 1960. – 206 с.
23. Работнов Т. А. Экспериментальная фитоценология: учеб. пособие для студентов вузов, обучающихся по направлению и спец. «Биология». – М. : Изд-во МГУ, 1998. – 240 с.
24. Ромейс Б. Микроскопическая техника / Б. Ромейс. – М.: Иностранная литература, 1954. – 718 с.
25. Словарь ботанических терминов / Под общ. ред. И. А. Дудки. – К. : Наук. думка, 1984. – 308 с.
26. Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных / А. Л. Тахтаджян. – М. : МОИП, 1948. – 301 с.
27. Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений / А. Л. Тахтаджян. – Л. :Изд-во Ленингр. ун-та, 1954. – 214 с.
28. Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных / А. Л. Тахтаджян. – М., Л. : Наука, 1964. – 236 с.
29. Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений / А. Л. Тахтаджян. – М., Л. : Наука, 1966. – 611 с.
30. Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов / А. Л. Тахтаджян. – Л. : Наука, 1987. – 439 с.
31. Тимонин А. К. Большой практикум по экологической анатомии покрытосеменных растений. Часть 1. Лист. / А. К. Тимонин, А. А. Нотов. – Тверь: Изд-во Тверского гос. ун-та, 1993. – 196 с.
32. Тимонин А. К. Большой практикум по экологической анатомии покрытосеменных растений. Часть 2. Осевые органы. / А. К. Тимонин, А. А. Нотов. – Тверь: Изд-во Тверского гос. ун-та, 1993. – 78 с.
33. Тимонин А. К. Большой практикум по ботанике: цветок. / А. К. Тимонин. – М. : Т-во науч. изд. КМК, 2005. – 34 с.
34. Лотова Л. И. Сравнительная анатомия высших растений: учебно-методическое пособие / Л. И. Лотова, А. К. Тимонин. – М. : Изд-во МГУ, 1989. – 80 с.

35. Ілюстрований довідник з морфології квіткових рослин / С. М. Зиман, С. Л. Мосякін, О. В. Булах, О. М. Царенко. – Ужгород: Медіум, 2004. – 156 с.
36. Имс А. Морфология цветковых растений / А. Имс. – М. : Просвещение, 1964. – 497 с.
37. Шевченко С. В. Сравнительная эмбриология цветковых растений. Семейство *Apocynaceae* / С. В. Шевченко / Под общ. ред. Т. Б. Батыгина. – Л. : Наука, 1987. – Т. 4. – 392 с.
38. Наумова Т. Н. Сравнительная эмбриология цветковых растений. Семейство *Asclepiadaceae* / Т. Н. Наумова / Под общ. ред. Т. Б. Батыгина. – Л. : Наука, 1987. – Т. 4. – 392 с.
39. Поддубная-Арнольди В. А. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам / В. А. Поддубная-Арнольди. – М. : Наука, 1982. – 352 с.
40. Шамров И. И. Проблемы современной ботаники: учебное пособие / И. И. Шамров. – СПб: Изд-во РГПУ им. А. И. Герцена, 2010. – 160 с.
41. Шамров И. И. Сравнительная анатомия семян. Семейство *Apocynaceae*. Семейство *Asclepiadaceae* / И. И. Шамров, Г. М. Анисимова, М. М. Геворкян / Под общ. ред. А. Л. Тахтаджяна. – СПб. : Наука, 2010. – Т. 7. – 468 с.
42. Шамров И. И. Структурная организация гинецея в семействе *Apocynaceae* / И. И. Шамров, М. М. Геворкян // Ботанический журнал. – 2010 а. – Т. 95, № 2. – С. 145-168.
43. Шамров И. И. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение / И. И. Шамров. – М., 2008. – 350 с.
44. Шамров И. И. Типы гинецея покрытосемееных растений: терминология и проблемы интерпретации / И. И. Шамров // Ботанический журнал. – 2010 а. – Т. 95, № 4. – С. 417-451.
45. Шамров И. И. Сравнительная характеристика гинецея в семействах *Apocynaceae*, *Asclepiadaceae* и *Gentinaceae* // Ботанический журнал. – 2010 б. – Т. 95, № 12. – С. 1673-1699.

46. Федоров Ал. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист / Ал. А. Федоров, М. Э. Кирпичников, З. Т. Артюшенко / Под общ. ред. П. А. Баранова. – М., Л. : Изд-во АН СССР, 1956. – 301 с.
47. Федоров Ал. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень / Ал. А. Федоров, М. Э. Кирпичников, З. Т. Артюшенко / Под общ. ред. П. А. Баранова. – М., Л. : Изд-во АН СССР, 1962. – 349 с.
48. Федоров Ал. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок / Ал. А. Федоров, З. Т. Артюшенко. – Л. : Наука, 1975. – 352 с.
49. Федоров Ал. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие / Ал. А. Федоров, З. Т. Артюшенко. – Л. : Наука, 1979. – 296 с.
50. Чупов В. С. Некоторые таксономически и филогенетически важные признаки строения тычинок / В. С. Чупов // Ботанический журнал. – 1990. – Т. 75, № 7. – С. 965-973.
51. Проценко Д. П. Анатомія рослин / Д. П. Проценко, О. В. Брайон. – К. : Вид-во «Вища школа», 1981. – 280 с.
52. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных / И. Г. Серебряков. – М. : Высшая школа, 1962. – 378 с.
53. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений / И. Г. Серебряков. – М. : Высшая школа, 1952. – 391 с.
54. Наумов Н. А. Основы ботанической микротехники / Н. А. Наумов, В. Е. Козлов. – М. : « Советская наука», 1954. – 312 с.
55. Albers P. Pollination of *Apocynaceae* / P. Albers, L. J. G. Van Der Maesen / Wageningen Agric. Univ. Papers. – 1994. – Vol. 94 (3). – P. 61-81.
56. Albers F. A karyological survey of *Asclepiadoideae*, *Periplocoideae* and *Secamonoideae*, and evolutionary considerations in *Apocynaceae* s.l. / F. Albers, U. Meve, In: M. Endress, W. D. Stevens, eds. Proceedings of the International Botanical Congress (IBC), St Louis, 1999 // Ann. of the Miss. Bot. Garden. – 2001. – Vol. 88. – P. 624-656.

57. Albers F. Illustrated handbook of Succulent plants: *Asclepiadaceae* / F. Albers, U. Meve. – Berlin: Springer, 2004. – 321 p.
58. Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects / W. Barthlott // Nord. J. Bot. – 1981. – Vol. 1. – P. 345-355.
59. Bayer M. B. Notes on species of the genera *Fockea* and *Raphionacme* / M. B. Bayer // Excelsa. – 1976. – Vol. 6 (61). – P. 87-91.
60. Bell A. D. Plant form: an illustrated guide of flowering plants morphology / A. D. Bell. – Oxford, New York, Tokyo: Oxford university press, 1991. – 340 p.
61. Carlquist S. A theory of paedomoiphosis in dicotyledonous woods / S. Carlquist // Phytomorphology. – 1962. – Vol. 12. – P. 30-45.
62. Carlquist S. Ecological strategies of xylem evolution / S. Carlquist. – Berkeley: University of California Press, 1975. – 259 p.
63. Carlquist S. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach / S. Carlquist // Amer. J. of Bot. – 1977. – Vol. 64. – P. 887-896.
64. Carlquist S. Further concepts in ecological wood anatomy, with comments on recent work in wood anatomy and evolution / S. Carlquist // Aliso. – 1980. – Vol. 9. – P. 499-553.
65. Carlquist S. Vessel grouping in dicotyledon woods: significance and relationship to imperforate tracheary elements / S. Carlquist // Aliso. 1984. – Vol. 10. – P. 505-525.
66. Corner E. J. H. The life of plants / E. J. H. Corner.– London: Weidenfeld & Nicolson, 1964. – 315 p., fig.
67. Corner E. J. H. The seeds of Dicotyledons / E. J. H. Corner. – Cambridge: Cambridge University Press, 1976. – Vol. I. – 320 p.
68. Court G. D. *Fockea* Endl. – an African genus / G. D. Court // Asklepios. – 1987. – No. 40. – P. 69-74, ills.
69. Dipak P. Biological activities of *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult.: aconcise review / P. Dipak, B. Karabi, S. Sankar Narayan // Mal. J. of Biosc. – 2015. – Vol. 2 (4). – P. 214-221.

70. Eggli U. Illustrated handbook of succulent plants: Dicotyledons / U. Eggli. – Berlin: Springer, 2002. – 547 p.
71. Endress M. E. An updated classification for *Apocynaceae* / M. E. Endress, S. Liede-Schumann, U. Meve // Phytotaxa. – 2014. – Vol. 159 (3). – P. 175-194. doi:10.11646/phytotaxa.159.3.2.
72. Gabr D. G. Seed morphology and seed coat anatomy of some species of *Apocynaceae* and *Asclepiadaceae* / D. G. Gabr // Ann. of Agric. Sc. – 2014. – Vol. 59 (2). – P. 229-238. doi:10.1016/j.aoas.2014.11.010.
73. Gibson A. C. The anatomy of succulence / [A. C. Gibson, I. P. Ting, M. Gibbs, et al.] // Americ. Soc. of plant physiolog. – 1982. – P. 1-17.
74. Gladys F. A. Growth patterns and different arrangements of vascular tissues in succulent leaves / [F. A. Gladys et al.] // Int. J. Plant Sci. – 2016. – Vol. 177 (8). – P. 643-660.
75. Hickey L. J. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves / L. J Hickey // Am. J. Bot. – 1973. – Vol. 60. – P. 17-33.
76. Hickey M. The Cambridge Illustrated glossary of botanical terms / M. Hickey, C. King. – 1-th edition. – Cambridge: Cambridge University Press, 2000 – 222 p.
77. Kürschner H. The *Adenio obesi* - *Sterculietum africanae*, a relic Arabian mainland community vicarious to the Socotran *Adenium* – *Sterculia* wood land / [H. Kürschner, N. Kilian, P. Hein, A. Mukram] // Englera. – 2006. – Vol. 28. – P. 79-96.
78. Maheswari Devi H. Embryological studies in *Asclepiadaceae* / H. Maheswari Devi // Proc. Indian Acad. Sci. – 1964. – Vol. 60B (1). – P. 52-65.
79. Maheswari Devi H. Embryology of *Apocynaceae*-1. *Plumiereae* / H. Maheswari Devi // J. Indian Bot. Soc. – 1971. – Vol. 50 (1). – P. 74-85.
80. Martin A. C. The comparative internal morphology of seeds / A. C. Martin // Amer. Midland. Natur. – 1946. – Vol. 36 (3). – P. 513-660.
81. Metcalfe C. R. Anatomy of the dicotyledons / C. R. Metcalfe, L. Chalk. – Oxford: Clarendon Press, 1957. – Vol. 1. – 806 p.
82. Metcalfe C. R. Anatomy of the dicotyledons/ C. R. Metcalfe, L. Chalk. – 2-th edition. – Oxford: Clarendon Press, 1983. – Vol. 2. – 276 p.

83. Miller A. *Adenium obesum* Roem. *ssp. sokotranum* (Vierh.) Lav. / A. Miller // The IUCN Red List of Threatened Species. Least Concern ver. 3.1. – 2004. doi: 10.2305/IUCN.UK.2004.RLTS.T33687A9797051.en
84. Netolitzky F. Anatomie der Angiospermen samen: handbook / F. Netolitzky. –Berlin: Pflanzenanat, 1926. – Bd. 10. – 364 p.
85. Niklas K. J. The evolutionary biology of plants / K. J. Niklas. – Chicago: The University of Chicago Press, 1997. – 470 p.
86. Plaizier A. C. A revision of *Adenium* Roem. & Schult. and of *Diplorhynchus* Welw. ex Fic. & Hiern (*Apocynaceae*) / A. C. Plaizier. – Wageningen: H. Veenman & Zonen B. V, 1980. – 40 p.
87. Rauh W. Die grossartige welt der sukkulenten / W. Rauh. – Berlin, Hamburg: Verlag Paul Parey, 1979 – 183 p.
88. Red List of South African plants / [D. Raimondo, L. von Staden, J. E. Victor, N. A. Helme et al.] // SANBI. – Pretoria, 2009. – 668 p.
89. Red List of South African plants. SANBI. URL: https://www.sanbi.org/
90. Rowley G. The pollination mechanism of *Adenium* (*Apocynaceae*) / G. Rowley // The National Cact. and Succ. J. – 1980. – Vol. 35, № 1. – P. 2-5.
91. Rowley G. Caudiciform and pachycaul succulents: Pachycauls, Bottle-, Barrel- and Elephant-trees and their kin: a collector's miscellany / G. Rowley. – U.S.A: Strawberry Press, 1987. – 282 p.
92. Rowley G. *Pachypodium* & *Adenium* / G. Rowley // Cactus File. – 1999. – Vol. 5. – 179 p.
93. Solereder H. Systematic anatomy of thedicotyledons: a handbook for laboratories of pure and applied botany / H. Solereder. – Oxford: Clarendon press, 1908. – Vol. 2. – 1183 p.
94. Swartz D. Collegiate dictionary ofbotany / D. Swartz. – New York: Ronald Press Company, 1971. – 520 p.
95. The IUCN Red List of Threatened Species. URL: http://www.iucnredlist.org/
96. Venter H. J. T. The genus *Petopentia* (*Periplocaceae*) / [H. J. T. Venter, et al.] // South Afr. J. Bot. – 1990. – Vol. 56 (3). – 393-398, ills.

97. Werker E. Seed anatomy. Handbuch der Pflanzenanatomie / E. Werker. – Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1997. – Bd. 10, T. 3. – 424 p.
98. Wickens G. E. Ecophysiology of economic plants in arid and semi-arid lands. – Berlin: Springer, 1998. – 343 p.
99. Willert D. J. Life strategies of succulents in deserts. With special reference to the Namib desert / [D. J. Willert, B. M. Von Eller, M. J. A. Werger, E. Brinckmann, H. - D. Ihlenfeldt]. – Cambridge: Cambridge University Press, 1992. – 368 p.
100. www.imagej.net. URL: https://imagej.net/
101. Yamauchi T. Cardiacglycosides and pregnanes from *Adenium obesum* (studies on the constituents of *Adenium*. I) / T. Yamauchi, F. Abe // Chem. and Pharmac. Bull. – 1990. – Vol. 38 (3). – 669-672.

РОЗДІЛ 3
ОСОБЛИВОСТІ МОРФОЛОГІЇ, ФЕНОЛОГІЇ ЦВІТІННЯ ТА ГЕНЕРАТИВНОГО РОЗМНОЖЕННЯ *ADENIUM OBESUM* В УМОВАХ ІНТРОДУКЦІЇ

3.1. Морфологічні особливості будови квіток *Adenium obesum*

Квітки *A. obesum* двостатеві, актиноморфні, п’ятичленні близько 73,51 ± 9,08 мм завдовжки та 76,15 ± 5,73 мм у діаметрі, розміщуються на коротких квітконіжках та зібрані в щиткоподібні, цимоїдні суцвіття. Оцвітина подвійна, чашечка розсічена майже до самої основи, з п’ятьма чашолистиками. Колір чашечки коливається від зеленого до темно-зеленого кольору. Віночок складається з п’яти зрослих між собою пелюсток, які формують лійкоподібну трубку з перпендикулярно відігнутими краями. Вони округлої форми та хвилясті по краях, з обох сторін мають темно-рожевий або навіть червоний колір (рис. 3.1.1. А, табл. 3.1.1) [1].

Таблиця 3.1.1

Морфометричні показники стерильної частини квіток *Adenium obesum* (*M* ± *m*)

Параметри (мм)	Квітконіжка	Чашечка	Чашолистики	Віночок		
				Трубка	Зів	Відгини
l	13,72 ± 3,24	1,93 ± 0,22	9,61 ± 1,14	47,83 ± 10,74	0	38,62 ± 6,94
b	0	0	4,37 ± 0,48	0	0	37,45 ± 5,31
s	0	0	0,71 ± 0,08	0	0	0,21 ± 0,05
d	2,76 ± 0,47	4,59 ± 0,75	0	12,85 ± 2,89	11,73 ± 1,91	0

Примітки:
1. l – довжина, b – ширина, s – товщина, d – діаметр, згідно з міжнародною системою одиниць СІ.
2. 0 – заміри не проводились через відсутність цього параметру.

Трубка віночка ззовні рожевого чи світло-рожевого кольору, її можна поділити на 2 частини, тонку (8,75 ± 1,32 мм завдовжки та 3,84 ± 0,77 мм у діаметрі), де розміщуються плодолистики й стовпчик та розширену (45,62 ± 8,94 мм завдовжки та 10,96 ± 1,75 мм у діаметрі), в основі якої безпосередньо розміщуються тичинки з приймочкою. Зів квіток має білий або біло-рожевуватий колір. Внутрішня частина трубки зеленкуватого кольору та вкрита численними трихомами (рис. 3.1.1. А, табл. 3.1.1).

Гінецей ценокарпний, а точніше синкарпний, складається з двох зрослих в основі плодолистиків яйцеподібної форми та верхнім розташування. Стилодії плодолистиків зростаючись формують досить довгий стовпчик, який закінчується потовщеною видозміненою приймочкою. Верхня стерильна зона приймочки не приймає пилок, а виділяє клейку речовину і знаходиться безпосередньо під склепінням пиляків. Нижче цієї залозистої зони приймочки майже навпроти проміжків між тичинковими нитками, розташоване кільцеподібне розширення, під яким знаходиться її фертильна зона, що приймає пилок (рис. 3.1.1. Б, табл. 3.1.2).

Таблиця 3.1.2

Морфометричні показники фертильної частини квіток *Adenium obesum* (*M ± m)*

Параметри (мм)	Плодолистики	Стовпчик	Приймочка		Тичинки	
			Стерильна частина	Фертильна частина	Тичинкові нитки	Пиляки
l	1,92 ± 0,28	10,98 ± 1,31	1,07 ± 0,05	1,16 ± 0,07	2,65 ± 0,48	3,48 ± 0,36
d	1,21 ± 0,16	0,65 ± 0,11	1,27 ± 0,14	1,35 ± 0,13	1,29 ± 0,12	1,97 ± 0,16

Примітки: l – довжина, d – діаметр, згідно з міжнародною системою одиниць СІ.

Андроцей представлений п’ятьма видозміненими тичинками, що своїми короткими волосистими тичинковими нитками приростають до внутрішньої сторони трубки віночка у зоні переходу від вузької до широкої його частини. Тичинки мають стрілоподібну форму, розташовуються вільно, але водночас тісно

прилягають одна до одної, формуючи склепіння над стерильною частиною приймочки. Їхня зовнішня сторона густо покрита трихомами. Зв'язники пиляків видозмінені в довгі тонкі хвостоподібні придатки близько 49,73 ± 10,84 мм завдовжки та 0,98 ± 0,09 мм у діаметрі, які також густо вкриті трихомами та тягнуться вздовж квіткової трубки, виходячи на 4,35 ± 2,17 мм назовні квітки.

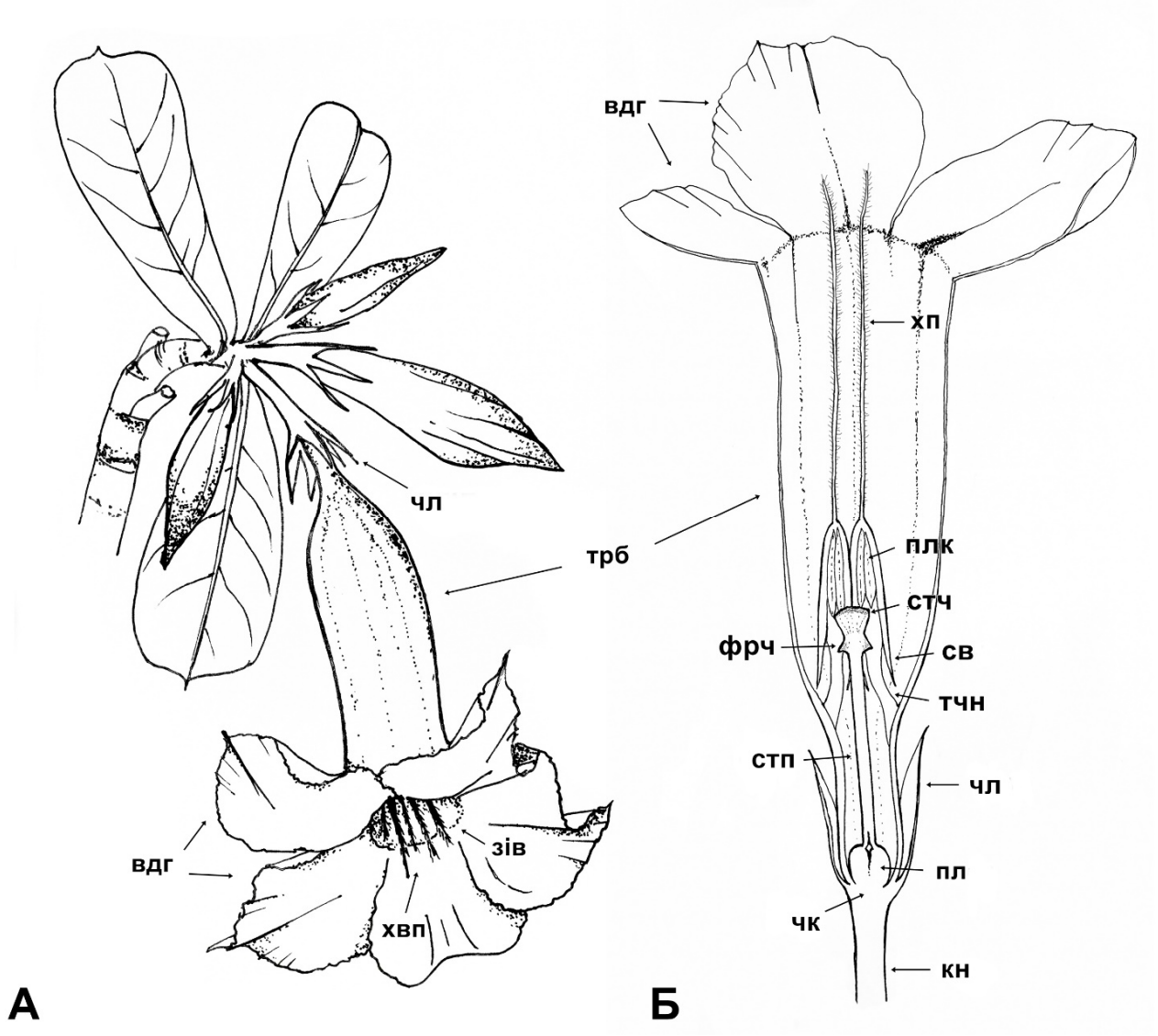

Рис. 3.1.1. Морфологічна будова квіток *Adenium obesum*: **А** – загальний вигляд квітки, **Б** – поздовжній розріз квітки.

Зовнішні гнізда пиляків видозмінені в списоподібні вирости (3,26 ± 0,54 мм завдовжки та 0,36 ± 0,07 мм у діаметрі), які направлені донизу і частково перекривають проміжки між тичинковими нитками. Два внутрішніх гнізда кожної

тичинки представляють 2 вертикальні щілини (1,82 ± 0,34 мм завдовжки) які при дозріванні пилку розкриваються. При цьому пилок, висипаючись на залозисту частину приймочки, просочується клейким секретом та злипається у конкреції, заповнюючи весь простір між пиляками та стерильною частиною приймочки (рис. 3.1.1. Б, табл. 3.1.2) [1].

Отримані дані вказують та те, що будова стерильної частини квітки (п'ятичленність, формування трубчастого віночка), а особливо фертильної частини квітки (ценокарпний гінецей, тичинки з видозміненими зв'язниками та зовнішніми гніздами, складна приймочка) *A. obesum* притаманна багатьом представникам підродини *Apocynoideae* (*Holarrhena*, *Pachypodium*, *Wrightia*, *Vinca*), що запилюються виключно перетичастокрилими комахами з хоботковим типом ротового апарату [2, 4, 5, 7-11, 15]. Судячи з літературних джерел найбільш подібна будова квіток притаманна представникам роду *Nerium*, що разом з *Adenium* входять в одну підтрибу *Neriinae* [4, 5]. Відмінність полягає лише в менших розмірах квіткової трубки та відгинів, а також в особливій формі хвостоподібних придатків тичинок, що закручуються в спіраль, а не розміщуються вільно, як в *Adenium* [5, 7]. Також, така складна структура квіток характерна деяким таксонам підродини *Asclepiadoideae* (*Ceropegia* L., *Hoya* R.Br.) які характеризуються найбільш еволюційно розвиненою ентомофільною спеціалізацією генеративних органів в родині *Apocynaceae* [6-8].

3.2. Фенологія цвітіння *Adenium obesum* в умовах інтродукції

Етапи розвитку квіток. Початок бутонізації рослин *A. obesum* в умовах інтродукції відзначався в третій декаді лютого при тривалості світлового дня близько 11 годин, температурі в оранжерейних умовах 15-22°С і освітленні від 600 до 3200 лк у залежності від погодних умов. Розвиток бутонів починається в кінці другої декади квітня при тривалості світлового дня близько 14 годин та середній температурі в умовах оранжерей близько +25°С з добовими перепадами від +5°С до +10°С і освітленні від 3400 до 13000 лк в залежності від погодних умов. Бутони

з’являються на верхівках пагонів до появи листків. Період розвитку окремого бутону проходить протягом 20-22 діб. Суцвіття можуть складатися з двох-трьох, п’яти-семи або до 12-28 бутонів на різних стадіях розвитку. Початок цвітіння розпочинався в другій декаді травня, у цей період на рослинах спостерігалося розкриття перших поодиноких квіток (від 1 до 5) на кожній з рослин. Масове цвітіння відбувалося з третьої декади травня по третю декаду липня. Слід зазначити, що в період масового цвітіння на одній рослині нараховувалося до 25 одночасно розкритих квіток. Початок відцвітання спостерігався з першої по третю декади серпня, на рослинах у середньому нараховувалося до 6 одночасно розкритих квіток. Кінець цвітіння продовжувався протягом першої декади вересня, на рослинах налічувалося від 1 до 3 квіток, та спостерігався початок розвитку плодів (див. Дод. А. 1) [1].

Вимірюючи бутони на різних стадіях розвитку було помічено, що збільшення їхньої довжини має чіткий експоненціальний характер та характеризується стрімким приростом, максимум якого припадає на кінцеві етапи розвитку. Збільшення діаметру бутонів має лінійний характер і характеризувався поступовим приростом протягом усього періоду розвитку (рис. 3.2.1). Розвиток окремих органів стерильної частини квіток *A. obesum* відбувався в різний період. Квітконіжки починали активний ріст у довжину з 5-6 доби розвитку, який продовжувався до розкриття квіток. Їхній середній приріст складав 0,83 ± 0,55 мм за кожні три дні. З 15 доби розвитку приріст збільшився до 4,47 ± 0,97 мм. Приріст діаметру квітконіжок спостерігався з третьої доби розвитку та відзначався поступовим збільшенням на 0,12 ± 0,06 мм. Розвиток чашечки характеризувався поступовим приростом довжини на 0,26 ± 0,14 мм та діаметру на 0,32± 0,13 мм. Активний приріст чашолистиків у довжину був помічений до 6 доби розвитку і складав 1,98 ± 0,23 мм за кожні 3 доби, далі збільшення довжини було незначним, близько 0,11 ± 0,04 мм (рис. 3.2.2., див. Дод. А. 2). Ширина та товщина чашолистиків збільшувалася на 0,24 ± 0,11 мм і 0,09 ± 0,04 мм відповідно. Трубка віночка відзначалася постійним активним приростом у довжину протягом усього

періоду розвитку. До 6 доби він складав 2,89 ± 0,32 мм, далі збільшився до 12,42± 3,89 мм.

Приріст діаметру трубки був поступовим і складав 6,78 ± 3,66 мм. Відгини віночка під час розвитку бутонів були щільно закручені та характеризувалися повільнішим розвитком відносно трубки (рис. 3.2.2., див. Дод. А. 2). Їхня довжина поступово збільшувалася з третьої доби розвитку та складала близько 4,32 ± 1,98 мм, а з 18 по 21 добу 17,87± 4,73 мм. Подібна ситуація спостерігалася і в прирості ширини відгинів, який до 3 по 18 добу складав 2,14 ± 0,37 мм, а з 18 по 21 добу – 19,52 ± 2,47 мм. Товщина відгинів характеризувалася повільним приростом протягом усього розвитку на 0,01± 0,005 мм [1].

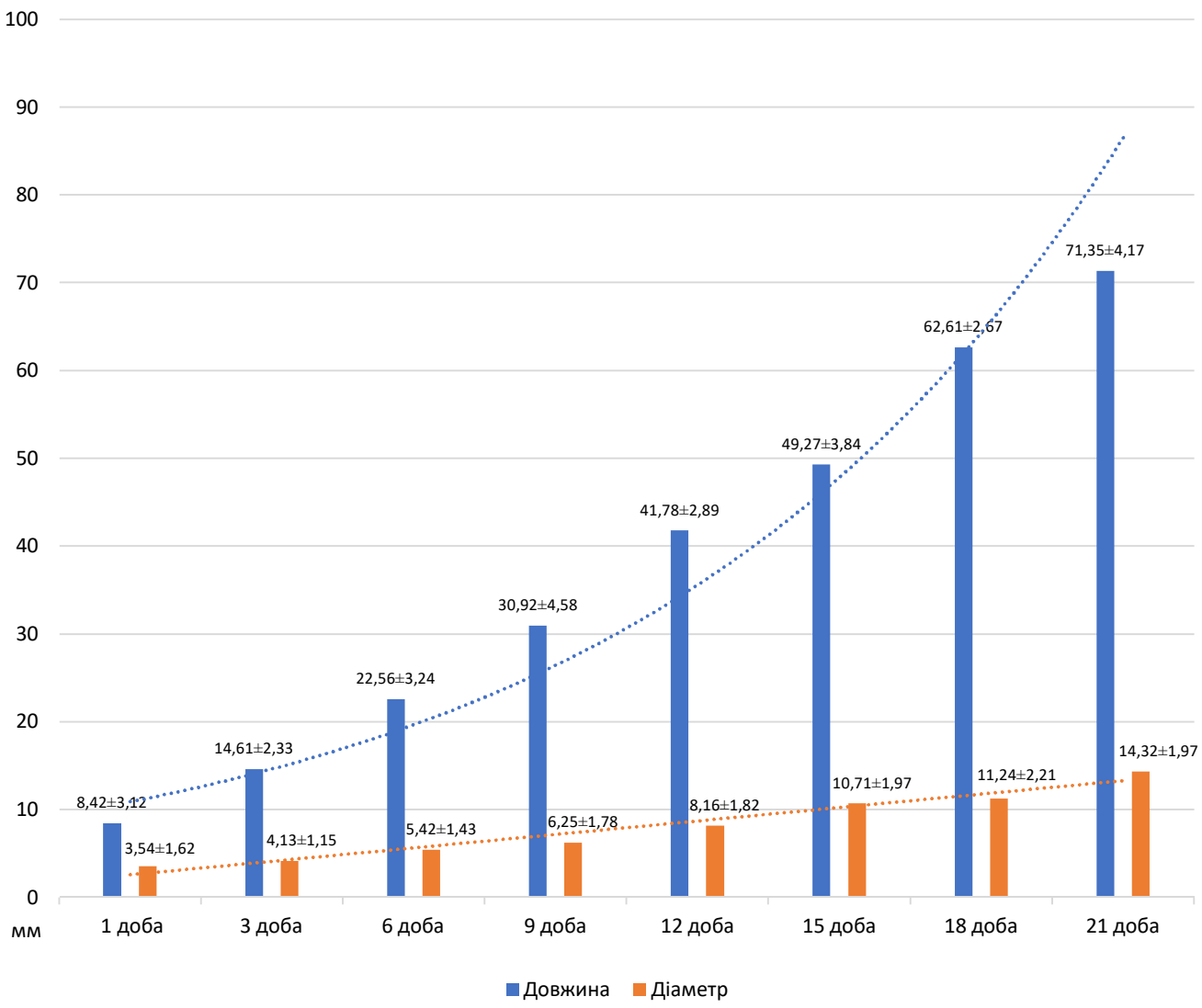

Рис. 3.2.1 Динаміка розвитку бутонів *Adenium obesum*

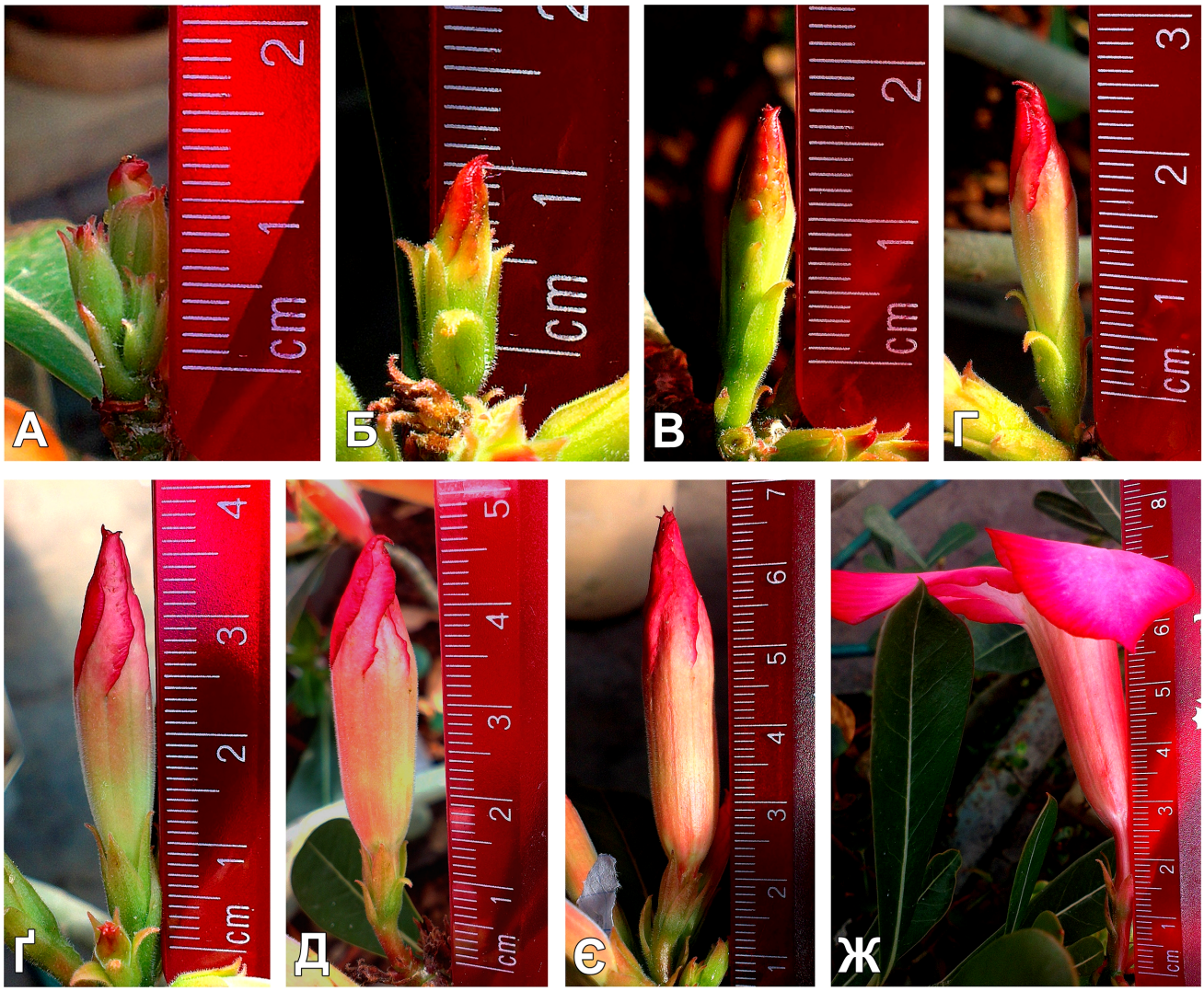

Рис. 3.2.2. Динаміка розвитку бутонів *Adenium obesum*: **А** – 1 доба вимірювань, **Б** – 3 доба вимірювань, **В** – 6 доба вимірювань, **Г** – 9 доба вимірювань, **Ґ** – 12 доба вимірювань, **Д** – 15 доба вимірювань, **Є** – 18 доба вимірювань, **Ж** – 21 доба вимірювань.

Окремі органи фертильної частини квіток *A. obesum* також характеризувалися різною інтенсивністю розвитку. Приріст довжини та діаметру плодолистиків був поступовим та незначним (0,12 ± 0,06 мм). Стовпчик характеризувався дуже інтенсивним постійним приростом у довжину (2,68 ± 1,27 мм) при незначному збільшенні діаметру (0,04 ± 0,03 мм). Довжина та діаметр як стерильної, так і фертильної зон приймочки збільшувалися поступово на 0,09 ± 0,04 мм за кожні 3 доби. Приріст довжини коротких тичинкових ниток у середньому складав 0,38 ± 0,16 мм, а діаметру 0,22 ± 0,11 мм. Пиляки розвивалися

з подібною інтенсивністю, приріст їхньої довжини та діаметру у середньому був близько 27,9 ± 0,19 мм (рис. 3.2.3., див. Дод. А. 2). Найінтенсивнішим розвитком довжини відзначалися хвостоподібні придатки та списоподібні вирости пиляків. У першому випадку з 1 по 12 добу середній приріст складав 4,68 ± 1,75 мм, а протягом наступного періоду розвитку збільшився на 9,53 ± 2,21 мм. В другому випадку приріст довжини був більш поступовим та складав 28,73 ± 2,45 мм протягом усього періоду розвитку. Слід зазначити, що діаметр як хвостоподібних придатків, так і списоподібних виростів збільшувався незначно, приблизно на 0,08 ± 0,04 мм (рис. 3.2.3., див. Дод. А.2) [1].

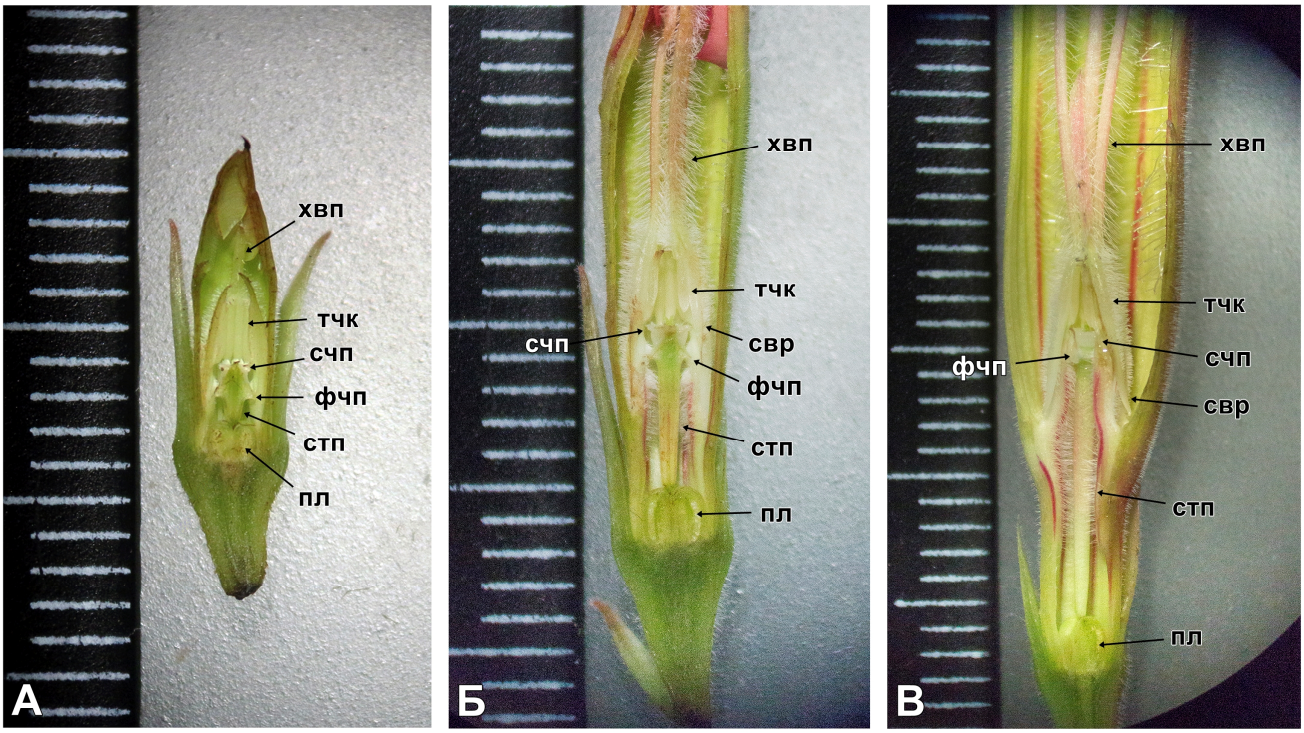

Рис. 3.2.3. Динаміка розвитку фертильної частини квіток *Adenium obesum*: **А** – 1-3 доба вимірювань, **Б** – 6-9 доба вимірювань, **В** – 12-18 доба вимірювань.

Етапи цвітіння квіток. Встановлено, що термін від розкриття до в'янення квіток *A. obesum* в умовах інтродукції при середній добовій температурі +25°С, складав від 5 до 6 днів. За цей період було виявлено низку морфологічних змін. На першу добу цвітіння квітки мають закриті пиляки, які відкриваються на другу добу цвітіння. Пилок, висипаючись на верхню частину приймочки, просочується

клейким секретом для кращої адгезії пилку до ротового апарату запилювачів. На цьому етапі у більшості квіток спостерігається утворення перетяжки у зоні з'єднання стилодіїв плодолистиків зі стовпчиком. На третю добу цвітіння перетяжка призводить до повного відділення стовпчика від плодолистиків, але квітка залишається розкритою ще впродовж 2-3 діб. У цей період також спостерігається і поступове всихання хвостоподібних придатків та їхнє часткове відділення від пиляків (рис. 3.2.4) [1].



Рис. 3.2.4. Особливості морфології квіток *Adenium obesum* на різних етапах життя: **А** – 1 доба, **Б** – 2 доба, **В** – 3 доба.

Дослідження життєздатності пилку показало, що його висока фертильність спостерігається протягом трьох діб цвітіння квітки. Внутрішній об'єм пилкових зерен щільно прилягає до інтини. Починаючи з четвертої доби фертильність пилку падає. Якщо впродовж 1-3 доби фертильність пилку становить близько 98%, то на четверту добу – досягає лише 65%, оскільки спостерігається деградація вмісту пилкових зерен та його відставання від внутрішньої оболонки (рис. 3.2.5). Г. Роулі відзначав, що цвітіння *Adenium* у природних умовах здебільшого відбувається впродовж 2-3 діб, а при найсприятливіших умов аж до чотирьох діб [12-14]. Це, на нашу думку, пояснює, чому перехресне запилення квіток рослин цього роду на прикладі *A. obesum* може відбуватися лише протягом перших двох діб.

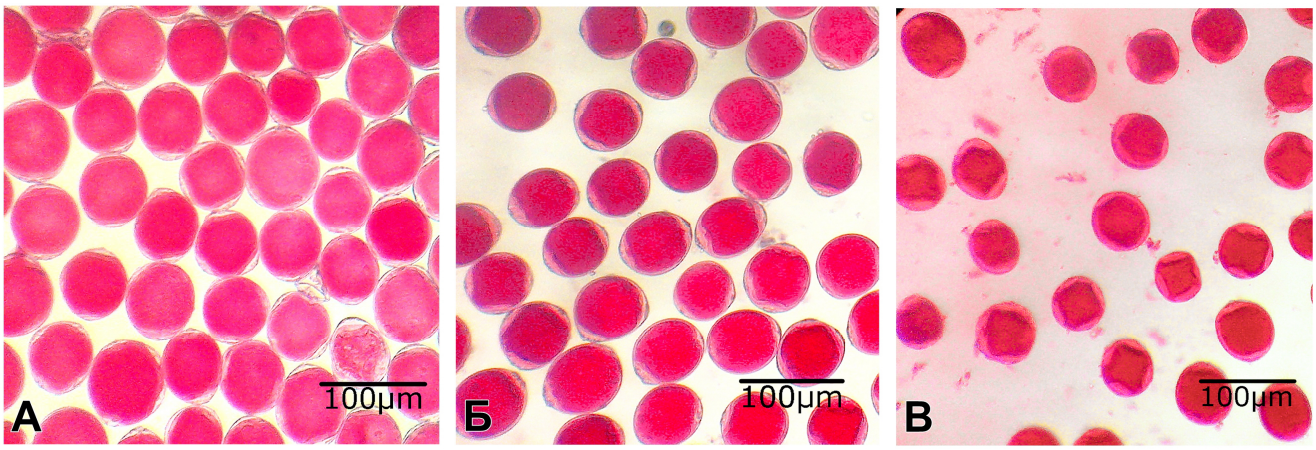

Рис. 3.2.5. Життєздатність пилку на різних етапах життя квіток *Adenium obesum*: **А** – 1 доба, **Б** – 2-3 доба, **В** – 4 доба.

3.3. Особливості штучного перехресного запилення та плодоношення *Adenium obesum* в умовах інтродукції

Методика штучного перехресного запилення. На основі отриманих даних щодо особливостей цвітіння представників *A. obesum* в умовах інтродукції було відпрацьовано дієву методику штучного перехресного запилення яка охоплює декілька етапів:

1. Відбираються одноденні або дводенні квітки у яких ще не утворилася перетяжка та не втратився зв'язок з плодолистиками. Процедуру запилення бажано проводити при середній температурі +25ºС;
2. Для полегшення доступу до фертильної частини квітки проводиться частковий зріз трубки віночка на 1 см вище рівня тичинок. Зрізання слід проводити обережно, щоб не пошкодити хвостоподібні придатки тичинок;
3. Забір пилку проводиться з дводенних або триденних квіток тонким предметом. Для цього найкраще використовувати шприцеву голку 0,6 × 30 мм 23G×1 ¼ зі сплюснутим та затупленим кінчиком. Для полегшення доступу до пилку, слід розсунути тичинки тонким пінцетом;
4. Зібрана маса пилку обережно переноситься з квітки однієї рослини на квітку іншої. За допомогою тонкого пінцета слід розсунути збоку тісно

зімкнуті тичинки, що закривають приймочку та обережним рухом нанести пилок безпосередньо на її фертильну зону;

5. Після проведення перехресного запилення, квітки бажано накрити захисними чохликами з поліетилену. Протягом наступних трьох діб спостерігається опадання оцвітини, що призводить до оголення плодолистиків.

Слід зазначити, що серед 20 штучних запилень, проведених за допомогою такої методики, вдалими виявилися 17.

Розвиток плодів. Процес розвитку та дозрівання плодів у рослин *A. obesum* проходив протягом чотирьох місяців. Розвиток плодолистиків був помічений через 5 діб після запилення, що стало початком процесу плодоношення (рис. 3.3.1., табл. 3.3.1) [1].

Спостереження за розвитком плодів показали, що вони характеризуються як подвійні витягнуті листянки зеленого або зелено-бурого кольору з дорзальними швами, як у більшості представників родини *Apocynaceae* [3, 7-9, 13]. Фаза розвитку плодів продовжувалася протягом 58-62 діб, у результаті чого вони досягли максимальної величини, яка коливалась у межах 17,5 ± 6 см завдовжки та 17 ± 0,2 мм у діаметрі (рис. 3.3.1., табл. 3.3.1).

Таблиця 3.3.1

Морфометричні показники плодів *Adenium obesum* на різних етапах розвитку (*M* ± *m*)

Параметри (мм)	Доба вимірювань						
	1	10	20	30	40	50	60
l	4,83 ± 1,42	11,53 ± 2,77	55,08 ± 14,15	78,36 ± 13,19	96,87 ± 18,64	131,24 ± 16,36	173,41 ± 25,13
d	2,57 ± 0,82	4,08 ± 1,12	7,49 ± 1,64	9,21 ± 1,48	12,55 ± 1,72	15,67 ± 1,96	18,13 ± 2,45

Примітки: l – довжина, d – діаметр, згідно з міжнародною системою одиниць CI.



Рис. 3.3.1. Динаміка розвитку плодів *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult.: **А** – 1 доба вимірювань, **Б** – 10 доба вимірювань, **В** – 20-30 доба вимірювань, **Г** – 40-50 доба вимірювань, **Ґ** – 60 доба вимірювань, **Ж** – зрілі розкриті плоди з насінням.

Приріст довжини плодів характеризувався експоненційним та нерівномірним розвитком. З 1 по 10 добу він складав 5,67 ± 2,75 мм, далі середній приріст за кожні 10 діб був близько 37,51 ± 10,06 мм. Приріст діаметру плодів був поступовим та

складав у середньому 1,93 ± 0,54 мм за кожні 10 діб розвитку. У кожному плоді нараховувалось близько 82 ± 27 щільно розміщених насінин з полярно розташованими летючками. Посів свіжозібраного насіння показав, що його схожість становить близько 96%, а енергія проростання склала 78% (рис. 3.3.1., табл. 3.3.1) [1].

Слід відзначити й той факт, що при штучному перехресному запиленні в умовах інтродукції отримані плоди *A. obesum* мають більшу довжину (173,41 ± 25,18 мм) та діаметр (18,34 ± 2,46 мм) у порівнянні з природними представниками, у яких плоди характеризуються меншими розмірами (близько 70 мм завдовжки та 13 мм у діаметрі) [12-14].

Висновки до розділу 3

Квітки *A. obesum* характеризуються вираженою ентомофільною спеціалізацією та складною архітектурою, яка притаманна багатьом представникам родини *Apocynaceae.* Це значно ускладнює процес штучного запилення, оскільки потребує врахування усіх морфологічних особливостей квітки та розробки оригінальних способів безпечного доступу до її фертильної частини.

При спостереженні за цвітінням *A. obesum* в умовах інтродукції було виявлено, що закладка бутонів у рослин цього виду починається вже в третій декаді лютого, коли довжина світлового дня в помірних широтах наближається до 11 годин, але початок активного розвитку бутонів припадає на кінець другої декади квітня Встановлено, що температурний чинник, інтенсивність освітлення та тривалість світлового дня відіграють провідну роль в активації генеративного розмноження в досліджуваного виду.

Було помічено, що характерною особливістю розвитку квіток у представників *A. obesum* є їхній активний ріст у довжину, що набагато випереджає приріст діаметру, а також розвиток тих її частин, що безпосередньо впливають на ентомофільність. Активним приростом серед окремих органів стерильної частини квіток відзначається трубка віночка та її відгини, які протягом розвитку

збільшуються майже у 25 разів. Також слід відзначити активний розвиток квітконіжок, які збільшуються приблизно в 17 разів. Серед фертильної частини квіток помітніше розвивається стовпчик, хвостоподібні придатки та списоподібні вирости тичинок. У першому випадку довжина збільшується майже у 18 разів, другому та третьому – в 160 та 36 разів відповідно. Менш інтенсивно розвиваються пиляки, що збільшуються майже удвічі, а також приймочка, частини якої розвиваються досить рівномірно, оскільки стерильна та фертильна її частини збільшуються приблизно в чотири рази. Слід звернути увагу на те, що найвища інтенсивність розвитку у більшості органів квіток спостерігається на початку (між 1 та 3 добою) та майже перед розкриттям квіток (18-21 доба).

Попри те, що життя квіток *A. obesum* в умовах інтродукції складає від 5 до 6 діб, можливість запилення окремої квітки може відбутися тільки в перші дві доби її життя. Це зумовлено тим, що відділення стовпчика маточки від плодолистиків призводить до унеможливлення проходження подвійного запліднення. При цьому висока фертильність пилку спостерігається протягом 3-4 діб цвітіння.

Запропонована методика штучного перехресного запилення в умовах інтродукції на прикладі *A. obesum* є досить простою, дієвою та результативною. Її використання полегшує отримання життєздатного насіння у представників *A. obesum* в умовах інтродукції. Вона може використовуватися для штучного запилення й інших таксонів роду *Adenium*, а також як модель для штучного генеративного розмноження раритетних видів з подібними морфологічними особливостями квіток.

Встановлено, що розвиток плодів *A. obesum* триває протягом 58-62 діб. Вони мають типову для родини *Apocynaceae* морфологічну будову. Було виявлено, що при штучному перехресному запиленні в умовах інтродукції отримані плоди мають майже втричі більшу довжину та вдвічі більший діаметр у порівнянні з природними представниками.

Список використаних джерел до розділу 3

1. Авєкін Я. В. Генеративне розмноження *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Shult. в умовах інтродукції / Я. В. Авєкін, М. М. Гайдаржи // Інтродукція рослин. – 2016. – № 3 (71). – С 57-63.
2. Первухина Н. В. Проблемы морфологии и биологии цветка / Н. В. Первухина. – Л. : Наука, 1979. – 111 с.
3. Шамров И. И. Сравнительная анатомия семян. Семейство *Apocynaceae*. Семейство *Asclepiadaceae* / И. И. Шамров, Г. М. Анисимова, М. М. Геворкян / Под общ. ред. А. Л. Тахтаджяна. – СПб. : Наука, 2010. – Т. 7. – 468 с.
4. Шамров И. И. Структурная организация гинецея в семействе *Apocynaceae* / И. И. Шамров, М. М. Геворкян // Ботанический журнал. – 2010 а. – Т. 95, № 2. – С. 145-168.
5. Цвелев Н. Н. Жизнь растений. Семейство *Apocynaceae*. Семейство *Asclepiadaceae* / Н. Н. Цвелев / Под общ. ред. А. Л. Тахтаджяна. – М. : Просвещение, 1981. – Т. 5 (2). – 512 с.
6. Albers F. Illustrated handbook of Succulent plants: *Asclepiadaceae* / F. Albers, U. Meve. – Berlin: Springer, 2004. – 321 p.
7. Archer P. G. Kenya *Ceropegia* scrapbook. Notes and records of some Kenya *Ceropegia* / P. G. Archer. – Hobart (AUS): Artemis Publishing Consultants, 1992. – 183 p.
8. Eggli U. Illustrated handbook of succulent plants: Dicotyledons / U. Eggli. – Berlin: Springer, 2002. – 547 p.
9. Evenari M. (1985). Adaptations of plants and animals to the desert environment. Ecosystems of the world / [M. Evenari, et al.]. – Amsterdam: Elsevier Science Publishers, 1985. – Vol. 12 B. – P. 79-92.
10. Lopes A. V. Pollination and reproductive biology of *Rauvolfia grandiflora* (*Apocynaceae*): secondary pollen presentation, Herkogamy and Self-incompatibility / A. V. Lopes, I. C. Machado // Plant biol. – 1999. – Vol. 1. – P. 547-553.

11. Neal P. R. Floral symmetry and it's role in plant-pollinator systems: terminology, distribution, and hypothesis / P. R Neal, A. Dafni, M. Giurfa // Ann. Rev. Ecol. Syst. – 1998. – Vol. 29. – P. 345-373.
12. Rowley G. The pollination mechanism of *Adenium* (*Apocynaceae*) / G. Rowley // The National Cact. and Succ. J. – 1980. – Vol. 35, № 1. – P. 2-5.
13. Rowley G. Caudiciform and pachycaul succulents: Pachycauls, Bottle-, Barrel- and Elephant-trees and their kin: a collector's miscellany / G. Rowley. – U.S.A: Strawberry Press, 1987. – 282 p.
14. Rowley G. *Pachypodium* & *Adenium* / G. Rowley // Cactus File. – 1999. – Vol. 5. – 179 p.
15. Schlindwein C. Reproductive strategies in two sphingophilous Apocynaceous trees attracting pollinators through nectar or deceit / C. Schlindwein, R. O. Darrault, T. Grisi // Symp. der A. F. W. Schimper-Stiftung. – Stuttgart, 2004. – P. 215-227.

РОЗДІЛ 4
ОСОБЛИВОСТІ БУДОВИ КАУДЕКСОПОДІБНИХ СУКУЛЕНТІВ РОДИНИ *APOCYNACEAE* НА ЛАТЕНТНОМУ ЕТАПІ ОНТОГЕНЕЗУ

4.1. Анатомо-морфологічна будова насінин *Adenium obesum*

Насінини *A. obesum* анатропного типу, паличкоподібної чи циліндричної форми, 10,2 ± 3,4 мм завдовжки та 2,38 ± 0,54 мм у діаметрі. Насінний шов розміщений на дорзальному боці насінини, тонкий і слабко помітний, а біля зони мікропіле виступає у вигляді невисокого притупленого кіля. У деякої частини насінин *A. obesum,* зібраного з одного плоду, спостерігалась відсутність чітко вираженого насінного шва і наявність лише незначного виросту біля мікропіле (рис. 4.1.1. А). На нашу думку, це може залежати від особливостей локалізації насінин у плоді, що призводить до різного кріплення фунікулюсу. Насінини *A. obesum* мають дві летючки у вигляді пучків численних видовжених трихом, що щільно прилягають одна до одної в основі. Вони мають екзотестальне походження, а їхня довжина складає 15,51 ± 4,56 мм. Летючки розміщуються безпосередньо на обох полюсах насінини, халазальному та мікропілярному (рис. 4.4.1. Б). У процесі дослідження було помічено, що у дозрілих насінин *A. obesum* летючки з обох сторін легко відділяються з частиною екзотести, що призводить до відкриття мікропіле та перфорації тести в халазальній частині насінини, у результаті чого оголюється частина зародкового корінця, сім'ядоль та ендосперму, що їх оточує (рис. 4.1.2. А, Б, 4.4.1. А) [2, 4, 5].

Поверхня насінин *A. obesum* кремового кольору, вкрита численними поздовжніми зморшками (рис. 4.1.1. А). Епідермальний шар (екзотеста) на дорзальному та вентральному боці насінин складається з 1, рідше 2 рядів тангенціально розміщених клітин циліндричної або веретеноподібної форми (табл. 4.1.1). Епідермоцити також характеризуються помітним потовщенням та лігніфікацією атиклинальних та периклинальних стінок, останні не характеризуються випинаннями чи виростами, протопласт відсутній (рис. 2.1.2, В).

Ближче до полюсів насінини кількість рядів цих клітин збільшується до 10-12, формуючи досить виражене мікропіле та подібну за будовою халазу. При цьому будова епідермоцитів залишається аналогічною, а форма змінюється на округлу (рис. 4.1.2. А, Б). Субепідермальний шар (мезотеста) чітко простежується лише на дорзальному та вентральному боці насінин, а у зоні мікропіле та халази він стає тонким та повністю облітерованим (табл. 4.1.1) [2, 4, 5].

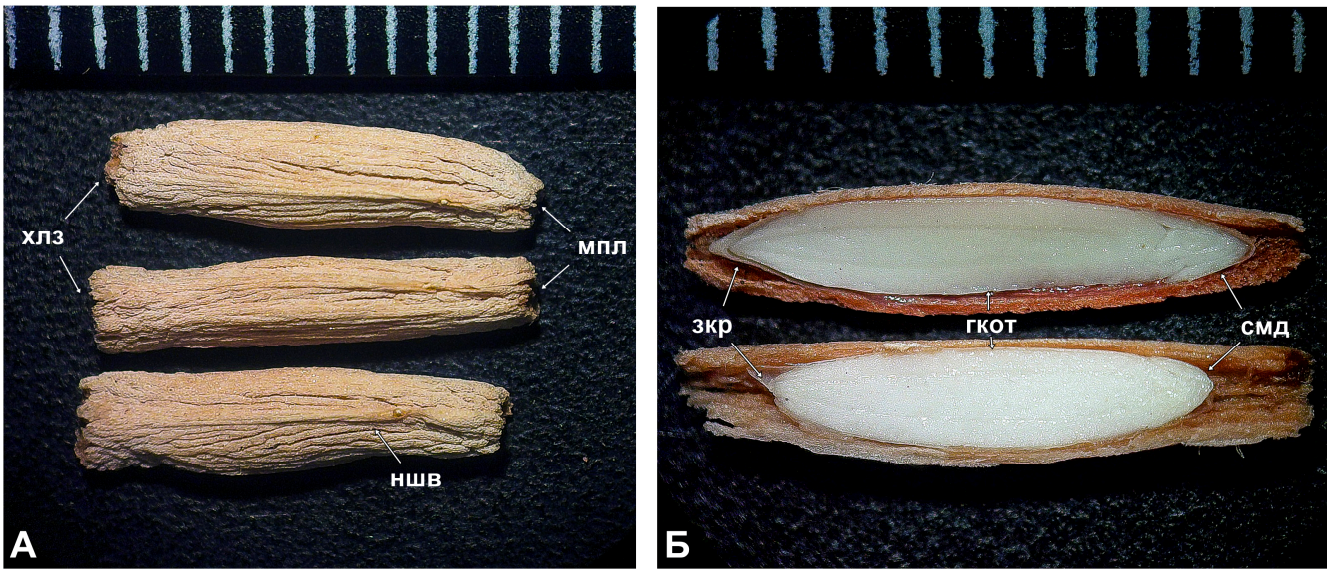

Рис. 4.1.1. Морфологія насінин та зародків *Adenium obesum*: **А** – загальний вигляд насінин без летючок з дорзального та вентрального боків, **Б** – загальний вигляд зародків в поздовжньому розрізі.

Клітини мезотести розміщуються у 2-4 шари ізодіаметричних, багатокутних клітини, які мають тонкі, місцями лігніфіковані, стінки. Варто відзначити, що більша частина цих клітин частково або повністю облітерована та втрачає свою клітинну структуру (рис. 4.1.2. В). Найглибший шар клітин тести тонкий і повністю облітерований, чітко детермінується лише на дорзальному та вентральному боках насінин (рис. 4.1.2, В, табл. 4.1.1).

Ендосперм, як і у більшості представників родини нуклеарного типу, складається з мілких округлих, частково облітерованих клітин. Йото товщина в різних частинах насінини майже не змінюється (рис. 4.1.2. В, табл. 4.1.1)

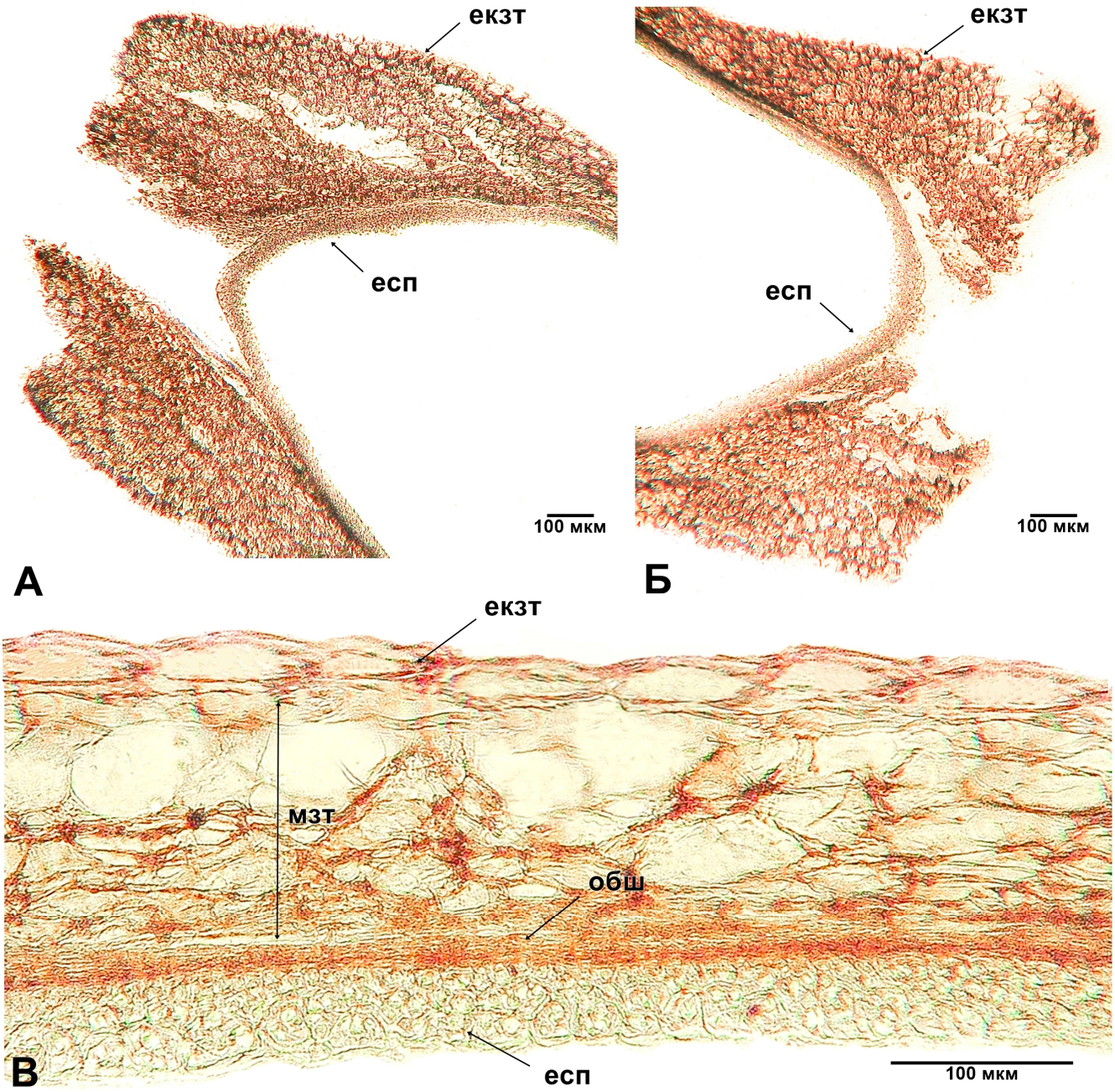

Рис 4.1.2. Анатомічна будова тести насінин *Adenium obesum*: **А** – мікропіле, **Б** – халаза, **В** – дорзальний бік.

Зародок *A. obesum* осьовий, веретеноподібної форми на поперечному зрізі циліндричний 10,92 ± 2,54 мм завдовжки, заповнює майже весь внутрішній об'єм насінини (рис. 4.1.1. Б). Сім'ядолі (3,76 ± 0,98 мм завдовжки, 1,53 ± 0,26 мм завширшки й 0,54 ± 0,11 мм завтовшки) щільно закручені та займають близько 20% від величини зародку, приблизно 78% усього об'єму займає потовщений циліндричний гіпокотиль (8,95 ± 1,62 мм завдовжки та 2,68 ± 0,24 мм у діаметрі).

Зародковий корінець представлений меристематичним конусом наростання (0,31 ± 0,09 мм завдовжки та 0,19 ± 0,06 мм у діаметрі) і займає близько 2% об'єму зародка [2, 4, 5].

Таблиця 4.1.1

Морфометричні показники тканин та клітин *Adenium obesum* на латентному етапі онтогенезу (*M* ± *m*)

Структурні складові	Параметри (мкм)	Мікропіле	Дорзальний та вентральний бік	Халаза
Екзотеста	s	428,72 ± 67,84	47,13 ± 14,36	403,45 ± 59,62
Епідермальні к-ни	тс	0	78,47 ± 11,24	0
	рс	0	37,62 ± 9,89	0
	d	65,33 ± 13,46	0	63,87 ± 12,45
Мезотеста	s	48,64 ± 10,71	148,34 ± 24,76	47,41 ± 8,18
Субепідермальні к-ни	тс	0	84,52 ± 16,21	0
	рс	0	76,97 ± 14,63	0
Облітерований шар	s	0	37,28 ± 16,24	0
Ендосперм	s	67,35 ± 13,44	67,35 ± 13,38	67,27 ± 13,51
К-ни ендосперму	d	9,66 ± 2,59	9,66 ± 2,59	9,66 ± 2,59

Примітки:
1. s – товщина, d – діаметр, згідно з міжнародною системою одиниць СІ.
2. тс – тангенціальна сторона клітин; рс – радіальна сторона клітин.
3. 0 – заміри не проводилися через відсутність цього параметру.

4.2. Анатомо-морфологічна будова насінин *Petopentia natalensis*

Насінини *P. natalensis* анатропного типу, сплющені, витягнутої обернено-яйцеподібної або майже еліпсоподібної форми (13,8 ± 1,9 мм завдовжки, 5,76 ± 1,73 мм завширшки та 1,44 ± 0,28 мм завтовшки), мають округлу халазу та клиноподібне мікропіле (рис. 4.2.1. А). Форма насінин також може бути багатокутною, що на нашу думку зумовлено тиском насінин одна на одну при дозріванні в плоді. Поверхня шорстка темно-бурого кольору з нечисленними

зморшками. По центру дорзальної сторони насінин спостерігається чітко виражений довгий насінний шов, який тягнеться від мікропіле та займає третину довжини насінини (рис. 4.2.1. А). На кінці мікропіле знаходиться анемохорне пристосування у вигляді летючки, що складається з пучків численних, щільно прилеглих в основі трихом епідермального походження, довжина яких складає 27,85 ± 7,14 мм [4, 5].

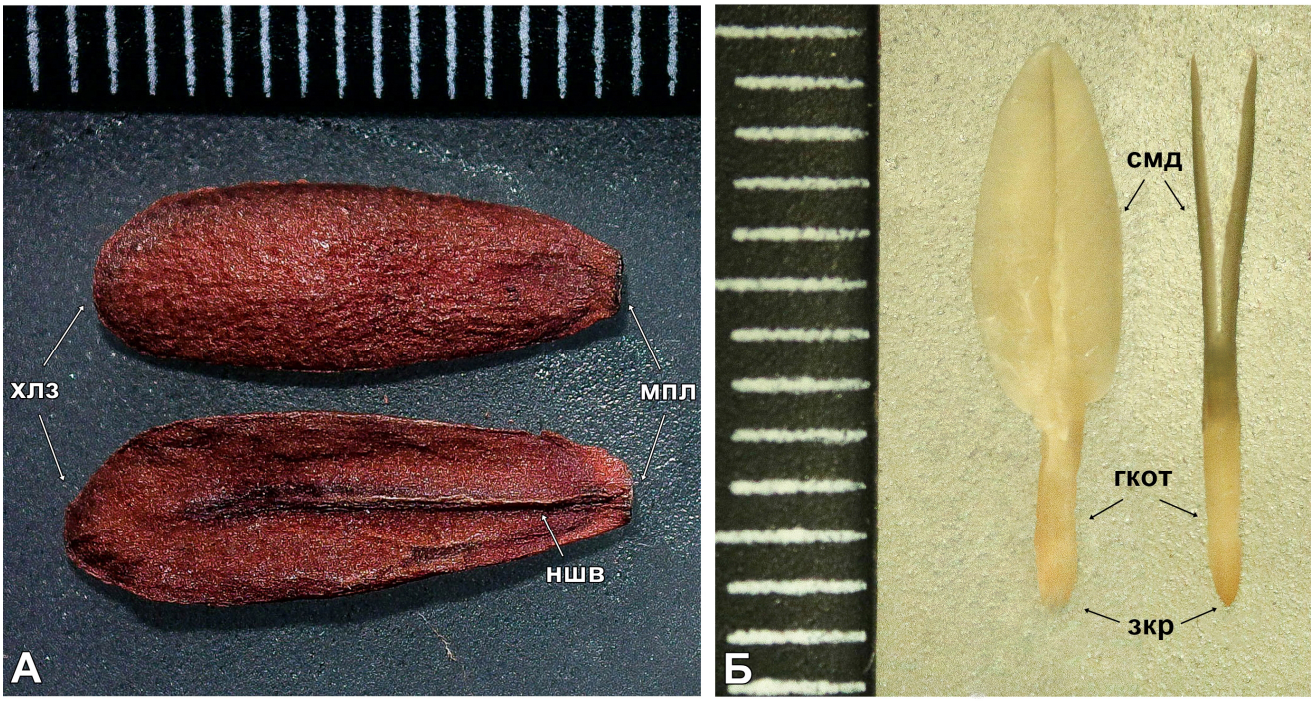

Рис. 4.2.1. Морфологія насінин та зародків *Petopentia natalensis*: **А** – загальний вигляд насінин без летючок з дорзального та вентрального боків, **Б** – загальний вигляд зародків з дорзального та латерального боків в поздовжньому розрізі.

Епідермальний шар (екзотеста) на дорзальному та вентральному боці насінин представлений клітинами кубічної або багатокутної форми, що розміщуються в 1-2 ряди (табл. 4.2.1). Вони мають потовщені лігніфіковані антиклинальні та периклинальні стінки. У деяких клітин епідермального шару виявлені невеликі вирости периклинальної стінки, що надають поверхні насінин *P. natalensis* шорсткості (рис. 4.2.2. В). На халазі епідермоцити розміщуються радіально та мають більший розмір у порівнянні з дорзальним та вентральним боками

(рис. 4.2.2. Б). Також було виявлено, що за рахунок епідермальних клітин формується досить витягнуте мікропіле. При цьому епідермоцити мають дещо більші розміри, округлу форму та розміщуються до 7 рядів [4, 5].

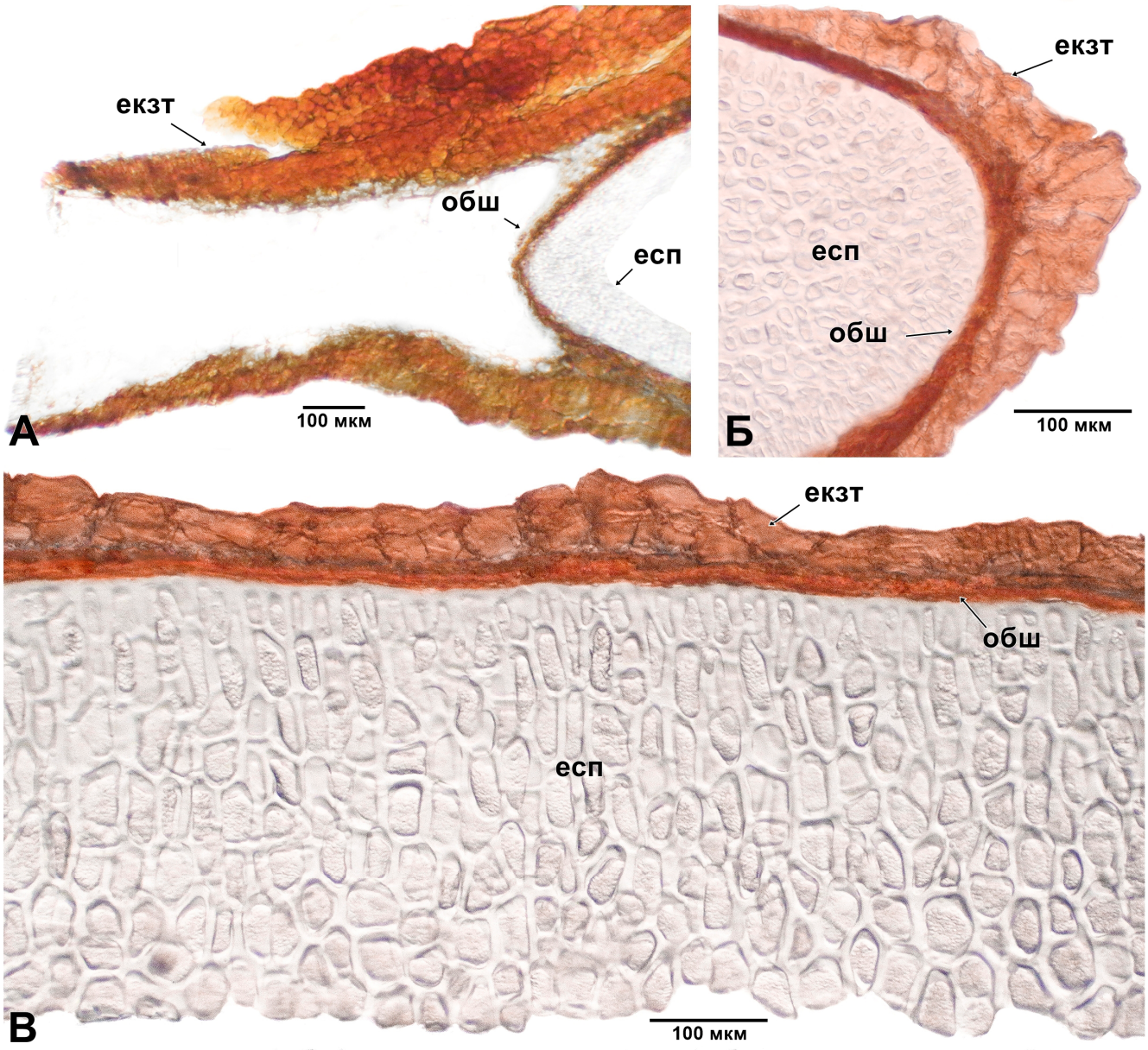

Рис 4.2.2. Анатомічна будова тести насінин *Petopentia natalensis*: **А** – мікропіле, **Б** – халаза, **В** – дорзальний бік.

Слід зазначити, що відділення від насінини летючки призводить до відкривання мікропіле, часткового оголення зародкового корінця та ендосперму, який його оточує (рис. 4.2.2. А). Мезотестальний шар у насінин *P. natalensis* не

виявлений, оскільки нижче екзотести спостерігається суцільний шар повністю облітерованих клітин, що безпосередньо межує з ендоспермом (рис. 4.2.2, табл. 4.2.1). Ендосперм нуклеарного типу досить розвинений, повністю огортає зародок та розміщується досить рівномірно. Лише у зоні халази його товщина дещо більша, ніж у районі мікропіле та дорзо-вентральному боці насінин (табл. 4.2.1). Окремі клітини ендосперму мають різну форму: від округлої та кубічної до багатокутної (рис. 4.2.2).

Зародок 12,81 ± 1,75 мм завдовжки, займає центральне положення в насінині та повністю оточений ендоспермом (рис.4.2.1. Б). Сім'ядолі витягнутої еліпсоподібної форми (7,23 ± 0,37 мм завдовжки, 3,25 ± 0,24 мм завширшки та 0,46 ± 0,08 мм завтовшки) розміщуються паралельно одна одній та займають близько 60% усього об'єму зародка [4, 5].

Таблиця 4.2.1

Морфометричні показники тканин та клітин *Petopentia natalensis* на латентному етапі онтогенезу (*M* ± *m*)

Структурні складові	Параметри (мкм)	Мікропіле	Дорзальний та вентральний бік	Халаза
Екзотеста	s	186,88 ± 87,59	64,76 ± 12,28	95,30 ± 18,75
Епідермальні к-ни	тс	0	49,23 ± 10,31	68,36 ± 14,11
	рс	0	32,37 ± 8,45	36,78 ± 9,19
	d	59,43 ± 12,57	0	0
Мезотеста	s	00	00	00
Субепідермальні к-ни	d	00	00	00
Облітерований шар	s	0	31,54 ± 11,87	0
Ендосперм	s	363,84 ± 51,92	363,97 ± 51,94	413,82 ± 73,24
К-ни ендосперму	d	25,35 ± 4,76	25,35 ± 4,76	25,35 ± 4,76

Примітки:
1. s – товщина, d – діаметр, згідно з міжнародною системою одиниць СІ.
2. тс – тангенціальна сторона клітин; рс – радіальна сторона клітин.
3. 0 – заміри не проводилися через відсутність цього параметру.
4. 00 – заміри не проводилися через відсутність даної структурної складової.

Гіпокотиль тонкий та циліндричний (3,61 ± 0,37 мм завдовжки, 0,84 ± 0,12 мм у діаметрі), займає близько 38% об'єму зародка. Зародковий корінець представлений меристематичним конусом наростання (0,24 ± 0,05 мм завдовжки, 0,19 ± 0,06 мм у діаметрі) і займає близько 2% об'єму зародка [4, 5].

4.3. Анатомо-морфологічна будова насінин *Fockea edulis*

Насінини *F. edulis* анатропного типу, сплющені, обернено-яйцеподібної форми (6,48 ± 1,13 мм завдовжки, 2,81 ± 0,54 мм завширшки та 1,13 ± 0,22 мм завтовшки) з розширеною халазою та відтягнутим мікропіле. Поверхня насінин гладка, глянцева, зеленого кольору. По краю ребра навколо насінини формується потовщене крило світло-коричневого кольору, яке дещо загнуте в дорзальному напрямку, утворюючи таким чином човник (рис. 4.3.1. А).

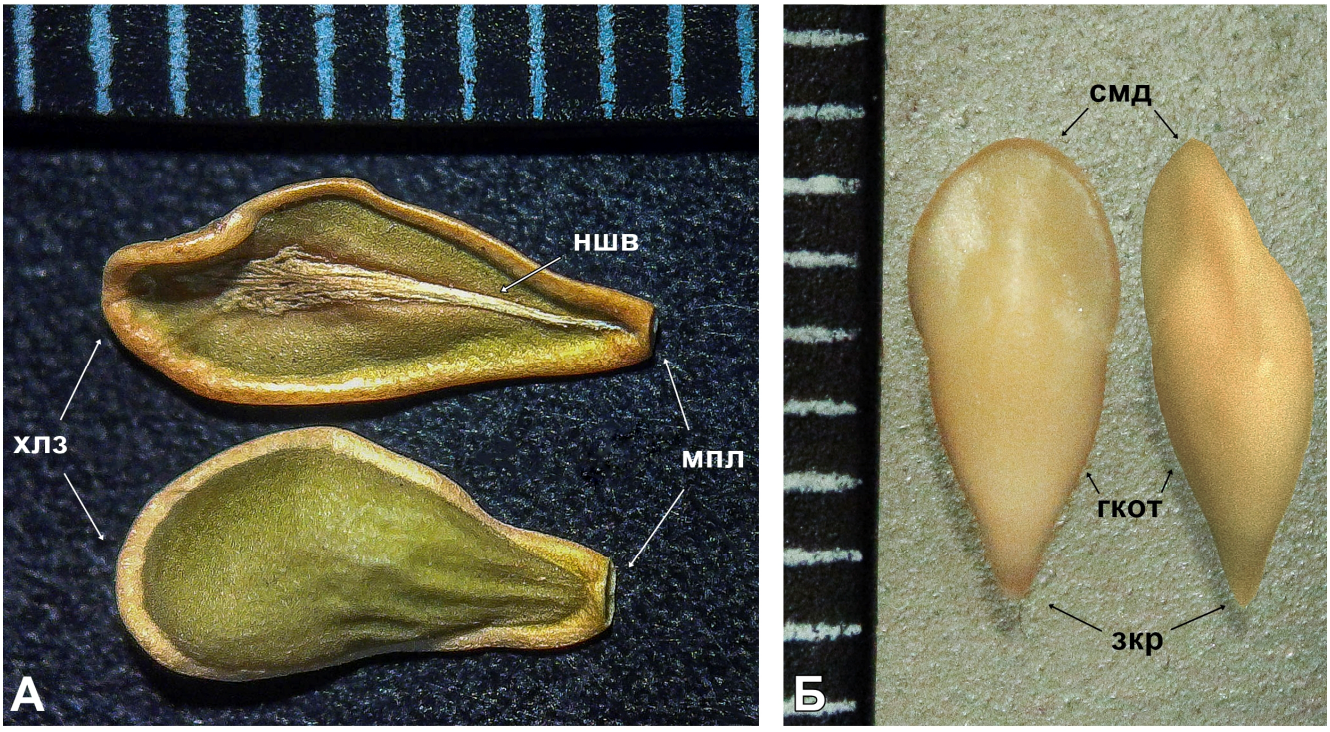

Рис. 4.3.1. Морфологія насінин та зародків *Fockea edulis*: **А** – загальний вигляд насінин без летючок з дорзального та вентрального боків, **Б** – загальний вигляд зародків з дорзального та латерального боків.

Також на дорзальному боці знаходиться довгий насінний шов кремового кольору, який займає третину довжини насінини та має форму витягнутої краплі [4, 5]. На кінці мікропіле розміщується анемохорне пристосування у вигляді летючки, що складається з численних трихом епідермального походження довжина яких складає 16,57 ± 5,08 мм.

Епідермальні клітини (екзотеста) на дорзальному та вентральному боці насінин розміщуються в один ряд, вони циліндричні з потовщеними клітинними стінками (рис. 4.3.2. В, табл. 4.3.1). У зоні халази та мікропіле, де проходить крило, епідермоцити мають округлу форму з вираженим сітчастим потовщенням та лігніфікацією стінок (рис. 4.3.2. А, Б) [4, 5].

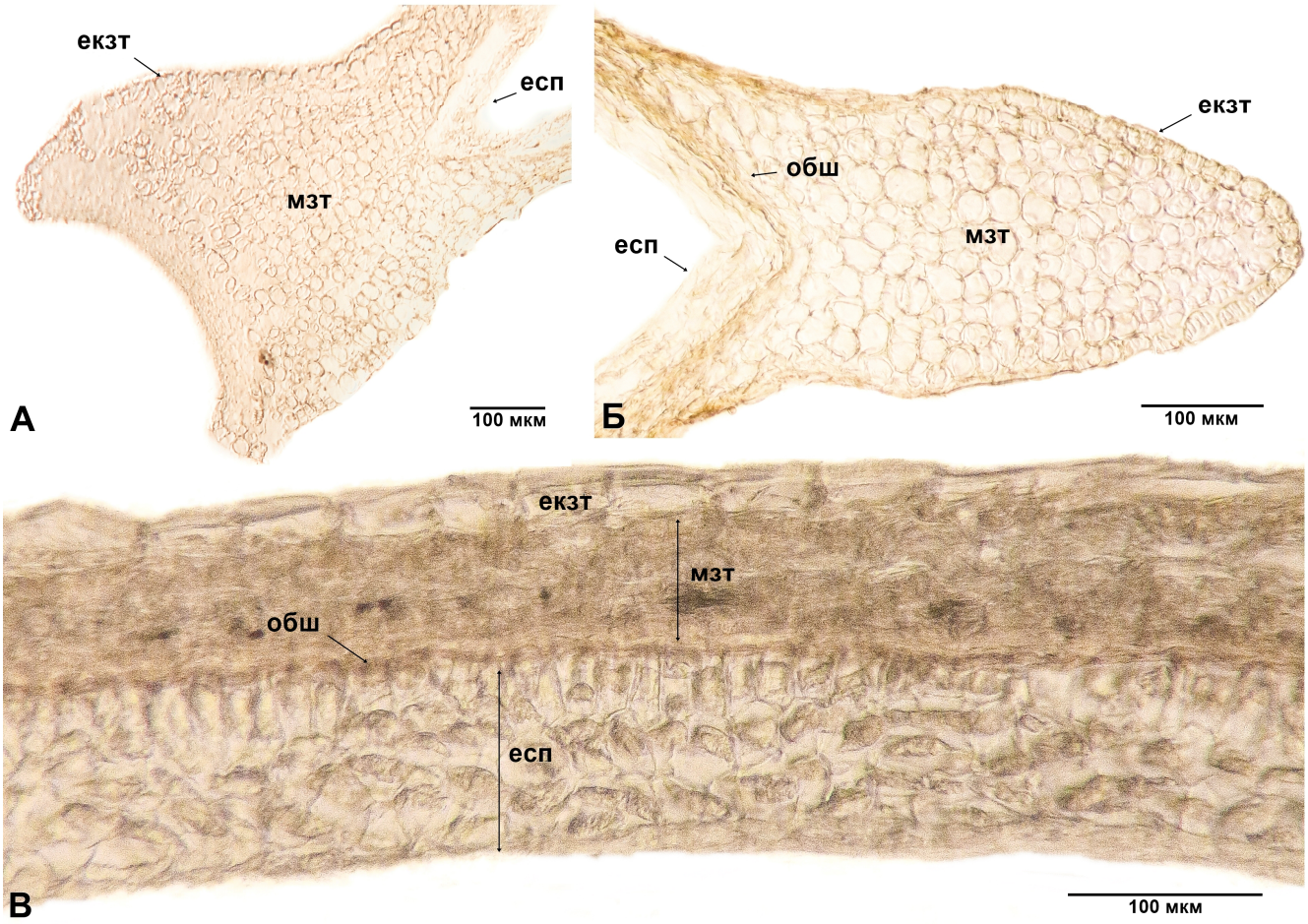

Рис 4.3.2. Анатомічна будова тести насінин *Fockea edulis*: **А** – мікропіле, **Б** – халаза з крилом, **В** – дорзальний бік.

Мезотеста представлена дуже облітерованими субепідермальними клітинами, лише в окремих місцях спостерігається структура з витягнутих сплющених клітин, які розміщуються в 3 шари (рис. 4.3.2. В, табл. 4.3.1). У зоні халази та мікропіле мезотестальні клітини чітко виражені, вони ізодіаметричні, тонкостінні та розміщуються в 5-9 рядів (рис. 4.3.2. А, Б). Таким чином, основа крила формується з мезотести. Було також помічено, що мікропіле у насінин *F. edulis* закрите крилом, яке дещо витягується і на кінці утворює розширення де й кріпиться летючка. При відділенні летючки мікропіле не відкривається, оскільки пошкоджується лише епідермальний шар, під яким знаходиться багатошарова мезотеста (рис. 4.3.2. А). Також, між мезотестою та безпосередньо ендоспермом, спостерігається тонкий шар повністю облітерованих клітин (рис. 4.3.2. Б, В).

Таблиця 4.3.1

Морфометричні показники тканин та клітин *Fockea edulis* на латентному етапі онтогенезу (*M* ± *m*)

Структурні складові	Параметри (мкм)	Мікропіле	Дорзальний та вентральний бік	Халаза
Екзотеста	s	17,86 ± 4,32	11,24 ± 2,62	17,86 ± 4,35
Епідермальні к-ни	тс	0	16,70 ± 3,95	0
	рс	0	11,13 ± 2,76	0
	d	17,91 ± 4,25	0	17,93 ± 4,22
Мезотеста	s	331,44 ± 71,53	54,73 ± 6,85	312,64 ± 52,91
Субепідермальні к-ни	тс	0	42,52 ± 7,30	0
	рс	0	14,28 ± 3,52	0
	d	18,76 ± 4,61	0	18,7 ± 4,6
Облітерований шар	s	7,85 ± 1,69	7,85 ± 1,69	7,85 ± 1,69
Ендосперм	s	62,42 ± 17,87	62,42 ± 17,87	62,42 ± 17,87
К-ни ендосперму	d	9,16 ± 1,43	9,16 ± 1,43	9,16 ± 1,43

Примітки:
1. s – товщина, d – діаметр, згідно з міжнародною системою одиниць СІ.
2. тс – тангенціальна сторона клітин; рс – радіальна сторона клітин.
3. 0 – заміри не проводилися через відсутність цього параметру.

Ендосперм нуклеарного типу повністю огортає зародок у вигляді тонкої плівки, оскільки складається з округлих клітин, що розміщуються від 4 до 6 рядів (рис. 4.3.2, табл. 4.3.1) [4, 5].

Зародок займає центральне положення в насінині та заповнює майже весь її об'єм, його довжина складає 5,78 ± 0,87 мм (рис. 4.3.1. Б). Сім'ядолі округлої форми (2,35 ± 0,14 мм завдовжки, 2,12 ± 0,26 мм завширшки та 0,55 ± 0,13 мм завтовшки), займають близько 42% об'єму зародка. Гіпокотиль потовщений, особливо у зоні межування з плюмулою, обернено-конусоподібної форми (3,48 ± 0,24 мм завдовжки та 2,39 ± 0,45 мм у діаметрі), займає близько 56% об'єму зародка. Зародковий корінець (0,37 ± 0,08 мм завдовжки та 0,26 ± 0,05 мм у діаметрі), займає приблизно 2% об'єму зародка і представлений меристематичним конусом наростання [4, 5].

4.4. Порівняльний аналіз структури насінин *Adenium obesum*, *Petopentia natalensis* та *Fockea edulis* та їхнє місце в родині *Apocynaceae*

Порівнюючи анатомо-морфологічну будову насінин досліджуваних таксонів один з одним, а також з літературними відомостями щодо будови насінин мезофітних представників родини *Apocynaceae* було встановлено, що за зовнішніми морфологічними ознаками насінини *P. natalensis* та *F. edulis* подібні за формою, але такі ознаки як лінійні розміри, скульптура поверхні та колір насінин значно відрізняються (табл. 4.4.1).

Паличкоподібна чи циліндрична форма, що притаманна насінинам *A. obesum* трапляється також у представників роду *Nerium* L. у якого, також як і у родів *Funtumia* Desf., *Holarhena* R.Br., *Wrightia* R.Br., попри утворення летючки у зоні мікропіле, з епідермальних клітин халази формуються окремі відособлені та довгі трихоми [8, 12, 17-19, 26]. Їхнє формування не призводить до утворення додаткової летючки на халазі насінин, тому полярне розташування оформлених анемохорних пристосувань в *A. obesum* є нетиповим для представників підродини *Apocynaceae* (рис. 4.4.1. Б) [6, 12-15, 17-19, 26, 29].

Цікавим також є те, що на відміну від *F. edulis* у насінин *A. obesum* та *P. natalensis* відділення летючок призводить до часткового або повного відкриття мікропіле, а у випадку з *A. obesum* й халази. Це добре видно на тангенціальному зрізі мікропілярної зони насінини *A. obesum* де летючка закриває своєю основою мікропіле, яке відкривається після її відділення (рис. 4.4.1. А, табл. 4.4.1).

Таблиця 4.4.1

Порівняння зовнішніх морфологічних та метричних ознак насінин *Adenium obesum*, *Petopentia natalensis*, та *Fockea edulis* (*M* ± *m*)

Ознаки (мм)	*A. obesum*	*P. natalensis*	*F. edulis*
Довжина	10,25 ± 3,44	13,82 ± 1,94	6,48 ± 1,13
Ширина	0	5,76 ± 1,73	2,81 ± 0,54
Товщина	0	1,44 ± 0,28	1,13 ± 0,22
Діаметр	2,38±0,54	0	0
Форма	Циліндрична	Обернено-яйцеподібна	Обернено-яйцеподібна
Скульптура тести	Шорстка, зморшкувата	Шорстка	Гладка, глянцева
Колір	Кремово-білий	Темно-бурий	Зеленуватий, світло-коричневий

Примітка: 0 – заміри не проводилися через відсутність цього параметру.

Ми припускаємо, що цей процес може бути певним пристосуванням до проростання насінин цих таксонів, а також може впливати на їхню життєздатність та термін зберігання. Таке припущення підтверджуються проведеними нами дослідженнями життєздатності насінин *A. obesum* та *Pachypodium lamerei* Drake, що показали значне її зниження (до 20% життєздатних насінин) в обох видів при зберіганні з відділеними летючками незалежно від умов протягом чотирьох років [3, 5].

Порівнюючи лінійні розміри насінин виявлено, що приблизно однаковими за довжиною є насінини *A. obesum* та *P. natalensis*, а найменшими – насінини *F. edulis*.

За даними Шамрова, насінини з такими параметрами характеризуються середніми розмірами як для родини *Apocynaceae* [12].

Порівнюючи дані анатомо-морфологічної будови та метричні дані насінних покривів дорзальної та вентральної сторін насінин *A. obesum* та *F. edulis* було виявлено помітну подібність у структурі тести, яка відноситься до екзо-мезотестального типу (рис. 4.1.2, 4.3.2). Відмінність полягає у тому, що товщина екзотести та мезотести у насінин *A. obesum* приблизно утричі більша у порівнянні з насінинами *F. edulis*. При цьому відмінність прослідковується й на клітинному рівні, оскільки метричні показники епідермальних та субепідермальних клітин у насінин *A. obesum* значно перевищують аналогічні показники у насінин *F. edulis* (табл. 4.4.2).

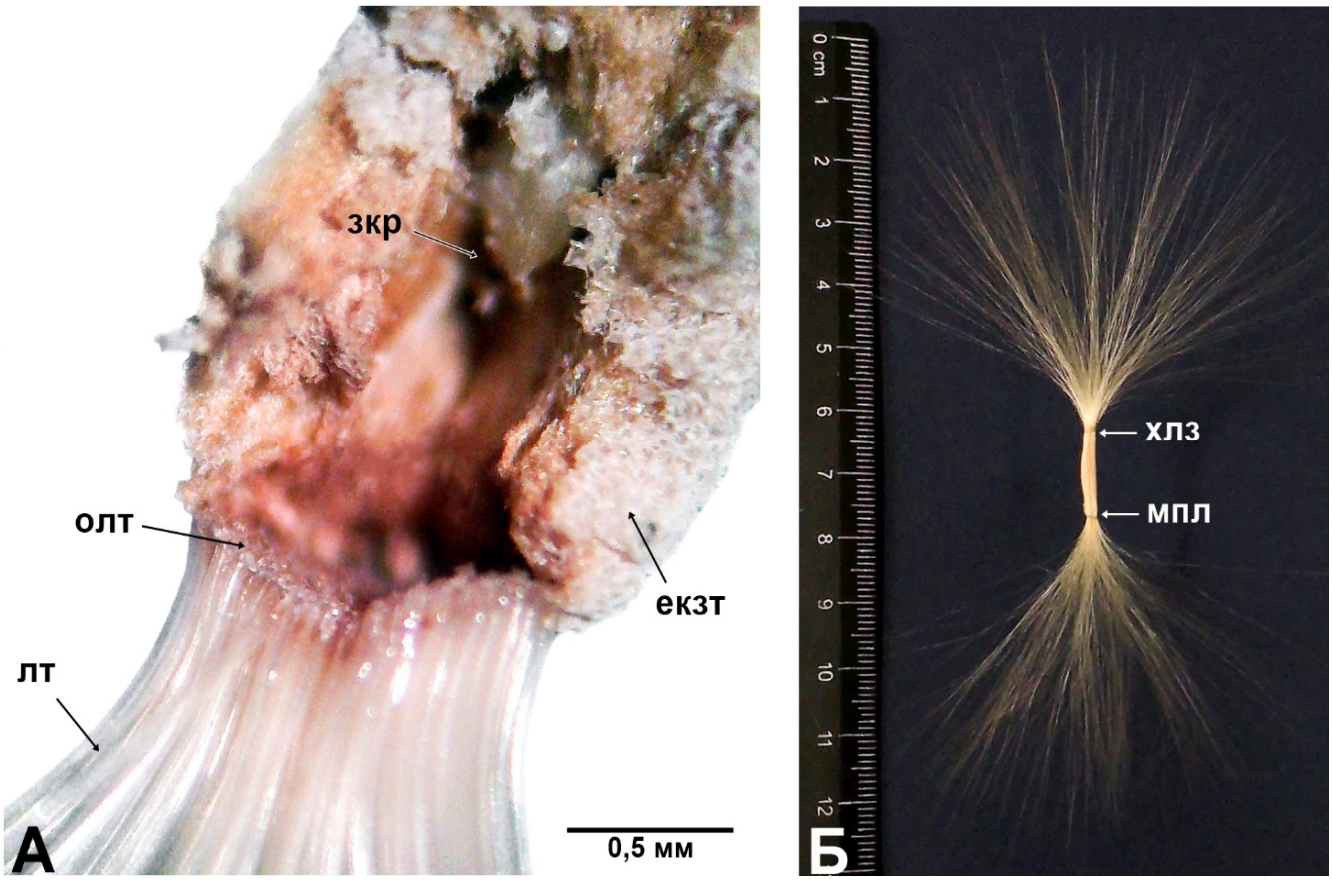

Рис. 4.4.1. Особливості морфологічної будови насінин *Adenium obesum*: **А** – тангенціальний зріз мікропіле, **Б** – загальний вигляд насінини з полярним розташуванням летючок.

Таблиця 4.4.2

Порівняння морфометричних показників тести базальної та вентральної сторін у насінин *Adenium obesum*, *Petopentia natalensis* та *Fockea edulis*

Складові насінин	Параметри (мкм)	*A. obesum*	*P. natalensis*	*F. edulis*
Екзотеста	s	47,13 ± 14,36	64,76 ± 12,28	11,24 ± 2,62
		***		
		***	***	
Епідермальні клітини	тс	78,47 ± 11,24	49,23 ± 10,31	16,70 ± 3,95
		***		
		***	***	
	рс	41,6 ± 9,8	32,37 ± 8,45	11,13 ± 2,76
		**		
		***	***	
Мезотеста	s	148,34 ± 24,76	00	54,73 ± 6,85
		00		
		***	00	
Субепідермальні клітини	тс	84,52 ± 16,21	00	42,52 ± 7,30
		00		
		***	00	
	рс	76,97 ± 14,63	00	14,28 ± 3,52
		00		
		***	00	
Облітерований шар	s	37,28 ± 16,24	31,54 ± 11,87	7,85 ± 1,69
		0		
		***	***	

Примітки:
1. Рівень значущості: * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.
2. s – товщина, d – діаметр, згідно з міжнародною системою одиниць СІ.
3. тс – тангенціальна сторона клітин, рс – радіальна сторона клітин.
4. 0 – незадовільна достовірність.
5. 00 – заміри не проводилися через відсутність даної ознаки.

Варто відзначити, що складніша бітегмальна будова тести *A. obesum* відрізняється від структури характерної для мезофітних представників родини *Apocynaceae*, більшості з яких характерна унітегмальна (екзотестальна) будова тести, що представлена одним шаром епідермальних клітин (*Allamanda*, *Rauvolfia*, *Tabernaemontana*, *Lepinia*, *Nerium*, *Voacanga*) [6, 12-15, 17-19, 26]. Виключення складають окремі представники роду *Thevetia,* у яких спостерігається до 3 шарів

епідермальних клітин [11, 15-25, 29]. Виявлена екзо-мезотестальна будова тести насінин *A. obesum* за будовою подібна лише до представників підродини *Asclepiadoideae,* до якої входить *F. edulis*, що характеризується типовою для підродини екзо-мезотестальною будовою [9, 12, 17, 20]. Подібна бітегмальна будова тести була також виявлена у насінин морфологічно та таксономічно близьких до *A. obesum* сукулентних видів *P. lamerei* та *P. rutenbergianum* Vatke [1, 2, 4, 5]. Це може додатково вказувати на можливу нетипову будову тести насінин в усіх сукулентних представників підродини *Apocynoideae,* як один з проявів пристосування до несприятливих умов клімату. Слід також зауважити, що подібність будови тести насінин *A. obesum* з підродини *Apocynoideae* з тестою насінин *F. edulis*, що відноситься до підродини *Asclepiadoideae*, може підтримувати останні таксономічні перебудови, що призвели до приєднання родини *Asclepiadaceae* до родини *Apocynaceae* як підродини *Asclepiadoideae* [16].

У насінин *P. natalensis* на відміну від попередніх досліджуваних таксонів, спостерігається спрощена унітегмальна будова тести, яка відноситься до екзотестального типу, що зумовлено відсутністю шару субепідермальних клітин (табл. 4.4.2). При цьому товщина екзотести насінин *P. natalensis* помітно більша у порівнянні з екзотестою *A. obesum* та *F. edulis*, що, на нашу думку, зумовлено саме спрощеною структурою тести та посиленням її захисних функцій (табл. 4.4.2). Ці дані вказують на те, що насінини *P. natalensis* за зовнішнім виглядом та анатомічною будовою насінних покривів схожі з насінинами мезофітних представників родини *Apocynaceae* [12-15, 17-19, 26, 28]. Товщина облітерованого шару в *A. obesum* та *P. natalensis* майже однакова, а у *F. edulis* приблизно у п’ять разів менша (табл. 4.4.2).

Також було виявлено досить цікаву залежність між товщиною ендосперму та будовою зародків досліджуваних таксонів. Отримані дані показали, що найрозвинутіший ендосперм спостерігався саме у насінин *P. natalensis*. Його товщина приблизно у 5 разів більша, ніж у насінин *A. obesum* та *F. edulis*, ендосперм яких майже однаковий завтовшки та слабко розвинений (табл. 4.4.3).

У цей час, попри те, що довжина зародків у *A.obesum* та *P. natalensis* майже однакова, їхня будова досить суттєво відрізняється. У *A.obesum* вони мають розвинутий потовщений гіпокотиль де, на нашу думку, зберігається більшість поживних речовин, а також набагато менш розвинені сім'ядолі.

Таблиця 4.4.3

Порівняння морфометричних показників ендосперму та зародків *Adenium obesum*, *Petopentia natalensis* та *Fockea edulis*

Ознаки (мм)	*A. obesum*	*P. natalensis*	*F. edulis*
Товщина ендосперму (мкм)	67,35 ± 13,38	363,97 ± 51,94	62,42 ± 17,87
	***		
	0	***	
Довжина зародку	10,92 ± 2,54	11,81 ± 1,75	5,78 ± 0,87
	0		
	***	***	
Довжина сім'ядоль	3,76 ± 0,98	7,23 ± 0,37	2,35 ± 0,14
	***		
	***	***	
Ширина сім'ядоль	1,53 ± 0,26	3,25 ± 0,24	2,12 ± 0,16
	***		
	***	***	
Товщина сім'ядоль	0,54 ± 0,11	0,46 ± 0,08	0,55 ± 0,13
	*		
	0	*	
Довжина гіпокотиля	8,95 ± 1,62	3,61 ± 0,37	3,48 ± 0,24
	***		
	***	0	
Діаметр гіпокотиля	2,68 ± 0,24	0,84 ± 0,12	2,39 ± 0,45
	***		
	*	***	
Довжина зародкового корінця	0,31 ± 0,09	0,24 ± 0,07	0,37 ± 0,08
	*		
	*	***	
Діаметр зародкового корінця	0,28 ± 0,05	0,19 ± 0,06	0,26 ± 0,05
	***		
	0	***	

Примітки:

1. рівень значущості: * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.
2. 0 – незадовільна достовірність.

Зародок *F. edulis* найменший за розміром, але подібний до зародка насінин попереднього виду, оскількти також має досить потовщений гіпокотиль (табл. 4.4.3). З літературних джерел відомо, що більшості досліджених мезофітних представників родини *Apocynaceae* не притаманне потовщення гіпокотилярної зони зародку, а більшість поживних речовин накопичується саме в розвиненому ендоспермі нуклеарного типу, якому також притаманна румінація [10, 12, 27, 29].

З огляду на це, у насінин *P. natalensis* зародки нагадують типову для мезофітних представників родини *Apocynaceae* (*Allamanda*, *Rauvolfia*, *Cassia*, *Chilocarpus, Ervatamia, Lepinia*, *Voacanga*) будову, де спостерігається значне потовщення ендосперму, а розмір сім'ядоль перевищує розмір тонкого, слабко розвиненого гіпокотиля [9, 12-15, 17-19, 26, 28]. Останній, при цьому, удвічі коротший, ніж в *A.obesum*, а його діаметр майже утричі менший у порівнянні з гіпокотилями *A. obesum* та *F. edulis* (табл. 4.4.3). Також ми припускаємо, що сім'ядолі зародків *P. natalensis* не виконують значної функції накопичення поживних речовин, що притаманно деяким представникам родини (*A. cannabinum*, *M. cundurango, V. officinale)* [13, 29, 30], оскільки метричні показники вказують на те, що їхня товщина помітно менша у порівнянні з менш розвиненими (коротшими та вужчими) сім'ядолями *A. obesum* та *F. edulis*.

Судячи з цього виходить, що подібність між *A. obesum* та *F. edulis* спостерігається за чотирма ознаками: екзо-мезотестальний тип будови тести, слабко розвинений ендосперм, малі сім'ядолі, потовщена гіпокотилярна зона зародку, в якій накопичується більшість поживних речовин.

Ми припускаємо, що саме такий тип заклади поживних речовин дає перевагу для виживання в екстремальних умовах, оскільки відомо, що їхнє накопичення в частинах зародків (сім'ядолі у представників родини *Fabaceae* Lindl.) призводить до зменшення енергетичних витрат на транспортування безпосередньо з ендосперму [10-12, 15, 29]. Подібність насінини *P. natalensis* з насінинами *F. edulis* спостерігається за двома показниками (обернено-яйцеподібна форма насінин, утворення анемохорного пристрою у зоні мікропіле).

З огляду на те, що за нашими спостереженнями в досліджуваних рослин *A. obesum* та *F. edulis* після проростання починає активно розростатися гіпокотиль з подальшим формуванням сукулентних видозмін, можна передбачити два шляхи пристосування сукулентних рослин родини *Apocynaceae* до виживання в аридних умовах. Перший шлях притаманний *A. obesum* і *F. edulis*, у яких вже на латентній стадії онтогенезу формується зародок з потовщеним гіпокотилем, що передбачає його активний розвиток. На відміну від попередніх видів насінини *P. natalensis* можуть ймовірно проростати тільки у вологіших умовах, а накопичені поживні речовини в ендоспермі витрачаються вже на розвиток проростку та розростання гіпокотиля, яке починається на 20-22 добу після проростання.

Висновки до розділу 4

Дослідження анатомо-морфологічної будови насінин *F. edulis*, *P. natalensis* та *A. obesum* показали, що насінини перших двох видів мають подібну, типову для родини *Apocynaceae*, обернено-яйцеподібну форму. Виявлена паличкоподібна чи циліндрична форма у насінин *A. obesum* трапляється значно рідше.

Насінини досліджуваних видів мають виражений насінний шов, до того ж в зоні мікропіле у них утворюється летючка, що складається з чисельних довгих трихом епідермального походження. При цьому насінинам *A. obesum* характерне нетипове для родини *Apocynaceae* полярне утворення летючок в зоні мікропіле та халази. На відміну від *F. edulis,* у насінин *A. obesum* та *P. natalensis* відділення летючок призводить до часткового або повного відкриття мікропіле, а у випадку з *A. obesum* й халази, що на нашу думку, може бути певним пристосуванням до проростання та може, ймовірно, впливати на їхню життєздатність.

Було встановлено, що для насінин *P. natalensis*, як і для мезофітних представників родини *Apocynaceae,* характерний мезотестальний тип будови тести, потовщений розвинений ендосперм та типова будова зародку, в якому не накопичуються поживні речовини. Бітегмальна структура тести екзо-мезотестального типу у насінин *A. obesum* подібна представникам підродини

Asclepiadoideae, до якої також входить *F. edulis,* що не притаманно для таксонів підродини *Apocynoideae*. До того ж у будові насінини *A. obesum* та *F. edulis* було виявлено низку ознак: малі сім'ядолі, потовщений циліндричний гіпокотиль, що займає майже весь об'єм зародка, та слабко розвинений ендосперм, які не притаманні мезофітним представникам родини *Apocynaceae*.

Тому ми вважаємо, що еволюційно схильність до формування сукулентних видозмін гіпокотиля у представників *A. obesum* та *F. edulis* закладається ще на латентному етапі розвитку, а у *P. natalensis* на прегенеративному етапі.

Список використаних джерел до розділу 4

1. Авєкін Я. В. Анатомо-морфологічні особливості насіння *Pachypodium lamerei* Drake / Я. В. Авєкін, М. М. Гайдаржи // Наукові основи збереження біотичної різноманітності: матеріали I (XII) міжнародної конференції молодих учених (21–22 травня 2015 р.). – Львів, 2015. – С. 15-17.
2. Авєкін Я. В. Анатомо-морфологічні особливості насіння *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult / Я. В. Авєкін, М. М. Гайдаржи, Н. В. Нужина // Актуальні проблеми ботаніки та екології: матеріали міжнародної конференції молодих учених (15-20 вересня 2015 р.). – Полтава, 2015. – С. 127.
3. Авєкін Я. В. Життєздатність насіння сукулентних представників родини *Apocynaceae* / Я. В. Авєкін, М. М. Гайдаржи // Modern Phytomorphology. – Lviv, 2015. – Vol.8. – P. 101-105.
4. Авєкін Я. В. Порівняльна характеристика насінин сукулентних представників родини *Apocynaceae* / Я. В. Авєкін, М. М. Гайдаржи // Молодь і поступ біології: матеріали XII міжнародної конференції молодих учених (19–21 квітня 2016 р.). – Львів, 2016. – С. 78-79.
5. Авєкін Я. В. Структура насінин сукулентних представників родини *Apocynaceae* / Я. В. Авєкін, М. М. Гайдаржи, Н. В. Нужина // Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія: біологія. – Харків, 2016. – Вип.26. – С. 16-28.
6. Александров В. Г. Анатомия растений / В. Г. Александров. – 4-е изд., испр. и доп. – М. : Высшая школа, 1966. – 431 с.
7. Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод / З. Т. Артюшенко, Ал. А. Федоров. – Л. : Наука, 1986. – 392 с.
8. Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя / З. Т. Артюшенко. – Л. : Наука, 1990. – 204 с.
9. Наумова Т. Н. Сравнительная эмбриология цветковых растений. Семейство *Asclepiadaceae* / Т. Н. Наумова / Под общ. ред. Т. Б. Батыгина. – Л. : Наука, 1987. – Т. 4. – 392 с.

10. Поддубная-Арнольди В. А. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам / В. А. Поддубная-Арнольди. – М. : Наука, 1982. – 352 с.
11. Шамров И. И. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение / И. И. Шамров. – М., 2008. – 350 с.
12. Шамров И. И. Сравнительная анатомия семян. Семейство *Apocynaceae*. Семейство *Asclepiadaceae* / И. И. Шамров, Г. М. Анисимова, М. М. Геворкян / Под общ. ред. А. Л. Тахтаджяна. – СПб. : Наука, 2010. – Т. 7. – 468 с.
13. Albers F. Illustrated handbook of Succulent plants: *Asclepiadaceae* / F. Albers, U. Meve. – Berlin: Springer, 2004. – 321 p.
14. Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects / W. Barthlott // Nord. J. Bot. – 1981. – Vol. 1. – P. 345-355.
15. Corner E. J. H. The seeds of Dicotyledons / E. J. H. Corner. – Cambridge: Cambridge University Press, 1976. – Vol. I. – 320 p.
16. Endress M. E. An updated classification for *Apocynaceae* / M. E. Endress, S. Liede-Schumann, U. Meve // Phytotaxa. – 2014. – Vol. 159 (3). – P. 175-194. doi:10.11646/phytotaxa.159.3.2.
17. Gabr D. G. Seed morphology and seed coat anatomy of some species of *Apocynaceae* and *Asclepiadaceae* / D. G. Gabr // Ann. of Agric. Sc. – 2014. – Vol. 59 (2). – P. 229-238. doi:10.1016/j.aoas.2014.11.010.
18. Kumar C. A. Taxonomic significance of fruit and seed morphology in identification of South Indian *Rauvolfia* (*Apocynaceae*) / [C. A. Kumar, S. Bindu, C. R. Chitra, P. J. Mathew] // Rheedea. – 2011. – Vol. 21 (2). – P. 160-166.
19. Leger P. V. Recherches sur la structure anatomique duteguments eminaldes *Apocynacees* et des *Asclepiadacees*/ P. V. Leger. – Paris, 1913. – 215 p.
20. Maheswari Devi H. Embryological studies in *Gentianaceae*: *Gentianoideae* and *Menyanthoideae* / H. Maheswari Devi // Proc. Indian Acad. Sci. – 1964. – Vol. 56 (4). – P.195-216.

21. Maheswari Devi H. Embryological studies in *Asclepiadaceae* / H. Maheswari Devi // Proc. Indian Acad. Sci. – 1964. – Vol. 60B (1). – P. 52-65.
22. Maheswari Devi H. Embryology of *Rauvolfia serpentina* and *Catharanthus roseus* / H. Maheswari Devi // Curr. Sci. – 1970. – Vol. 39 (13). – P. 376-377.
23. Maheswari Devi H. Embryology of *Apocynaceae*-1. *Plumiereae* / H. Maheswari Devi // J. Indian Bot. Soc. – 1971. – Vol. 50 (1). – P. 74-85.
24. Maheswari Devi H. Embryology of two cultivars of *Nerium indicum* Mill. / H. Maheswari Devi, K. Narayana // Curr. Sci. – 1975. – Vol. 44 (7). – P. 641-642.
25. Martin A. C. The comparative internal morphology of seeds / A. C. Martin // Amer. Midland. Natur. – 1946. – Vol. 36 (3). – P. 513-660.
26. Nawaihi A. S. Exomorphic seed characters of species of *Apocynaceae* in Egypt / A. S. Nawaihi, S. A. Hassan, Z. A. Elwan // Feddes Repert. – 2006. – Vol. 117. – P. 437-452.
27. Periasamy K. Studies on seeds with ruminate endosperm. Development of rumination in certain members of the *Apocynaceae* / K. Periasamy // Proc. Indian Acad. Sci. – 1963. – Vol. 58B (6). – P. 325-332.
28. Sahai K. Macro- and micromorphological seed characteristics of some *Cassia* species and their taxonomic significance / K. Sahai, K. Harbans, P. Aruna // Phytomorphology. – 1997. – Vol. 47. – P. 273-279.
29. Werker E. Seed anatomy. Handbuch der Pflanzenanatomie / E. Werker. – Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1997. – Bd. 10, T. 3. – 424 p.
30. Woodson R. E. Studies in the *Apocynaceae*. A critical study of the *Apocynoideae* (with special reference to the genus *Apocynum*) / R. E. Woodson // Ann. Missouri Bot. – 1930. – Vol. 17 (1-2). – P. 1-213.

РОЗДІЛ 5
ОСОБЛИВОСТІ РОЗВИТКУ КАУДЕКСОПОДІБНИХ СУКУЛЕНТІВ РОДИНИ *APOCYNACEAE* НА ПРЕГЕНЕРАТИВНОМУ ЕТАПІ ОНТОГЕНЕЗУ

5.1. Морфогенез рослин *Adenium obesum*

Проростки. Проростання насінин *A. obesum* відбувається на 3-4 добу після посіву, а повне звільнення від насінних покривів та розкриття сім'ядоль відбувається на десяту добу. Сім'ядолі округлої чи обернено-яйцеподібної форми, гіпостоматичні, темнувато-зеленого кольору та без виражених сукулентних ознак (рис. 5.1.1. А, табл. 5.1.1) [1-4, 20].

Гіпокотиль потовщений, циліндричної або веретеноподібної форми, зелено-бурого кольору (рис. 5.1.1. А, 5.1.4, табл. 5.1.1). На поперечному зрізі середньої частини гіпокотиля виявлена одношарова епідерма, представлена щільно розміщеними кубічними клітинами з лігніфікованими стінками. Під епідермальним шаром спостерігається утворення перидерми, яка складається з двох шарів таблитчастих клітин фелеми з лігніфікованими стінками, одношарового фелогену, що представлений тангенціально сплющеними тонкостінними клітинами та одного шару тонкостінних циліндричних клітин фелодерми, в протопласті яких наявні хлоропласти (рис. 5.1.2. А, див. Дод. Б. 1, Б. 2). Паренхіма кори розвиненіша у порівнянні з іншими тканинами, складається з 5-6 шарів великих тонкостінних ізодіаметричних клітин у протопластах яких наявні крохмальні гранули 0,05 ± 0,01 мкм у діаметрі. Варто відзначити, що виявлені гранули крохмалю будуть траплятися майже у всіх клітинах паренхіми кори та серцевини і в наступних досліджених представників *A. obesum.* У товщі клітин паренхіми кори, що прилягають до судинних пучків наявні молочники. Також у протопластах клітин паренхіми кори, які розташовані біля фелодерми, наявні хлоропласти (рис. 5.1.2. А, див. Дод. Б. 1, Б. 2). Провідна система проростків *A. obesum* налічує від 13 до 16 колатеральних судинних пучків. Зони флоеми менш розвинені у

порівнянні з ксилемою, що складається з радіально розміщених трахеальних елементів, кількість яких коливається від 4 до 5. Камбій пучкового типу, на поперечному зрізі у вигляді невеликих, тонкостінних та округлих клітин. Серцевина досить розвинена, складається з вакуолізованих великих тонкостінних ізодіаметричних клітин, серед яких помітні поодинокі молочники (рис. 5.1.2. А, див. Дод. Б. 1, Б. 2).

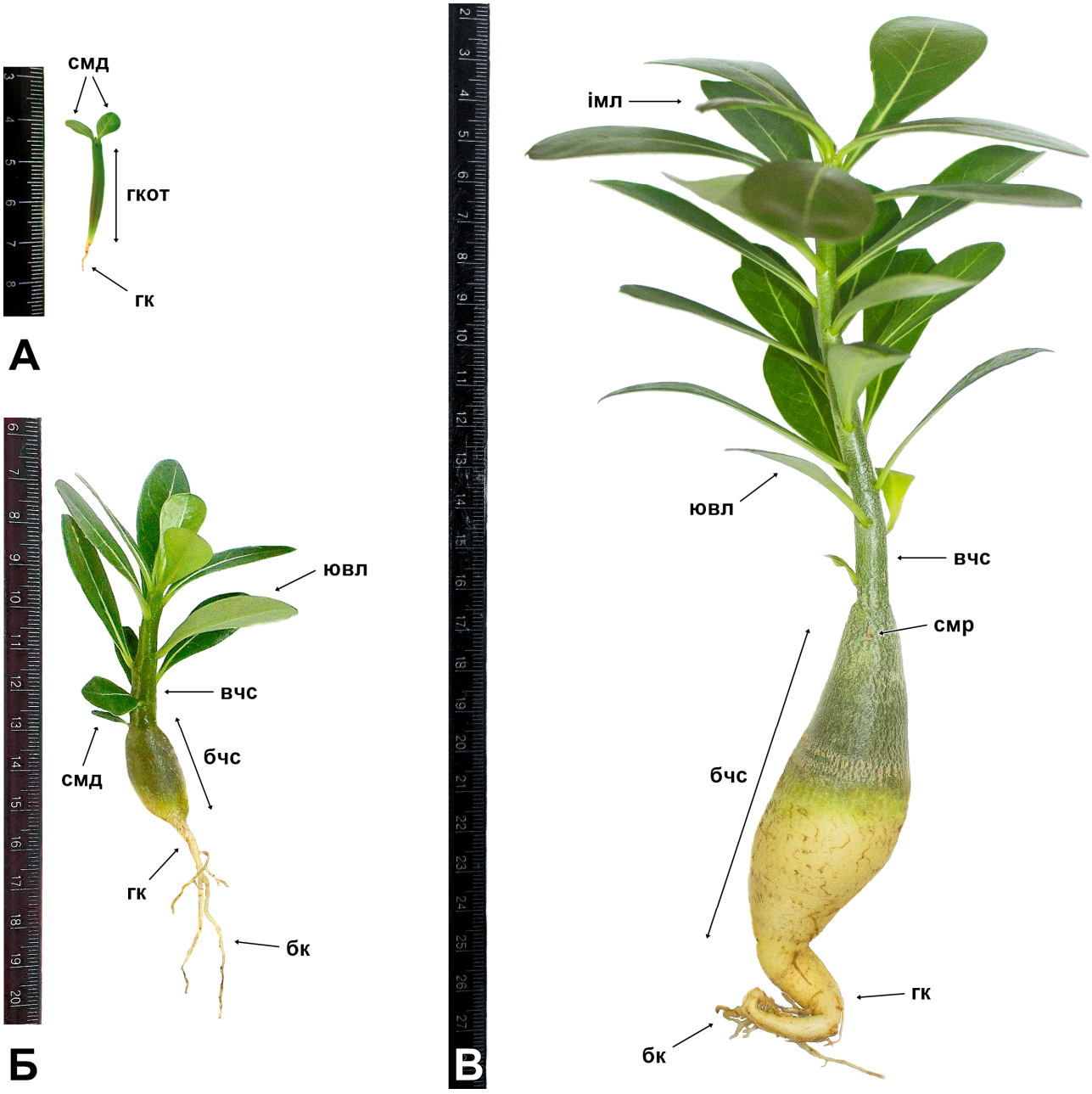

Рис. 5.1.1. Загальний вигляд рослин *Adenium obesum* різних вікових станів прегенеративного періоду онтогенезу: **А** – проросток, **Б** – ювенільна рослина, **В** – іматурна рослина.

Головний корінь на етапі проростку слабко розвинений, жовтуватого кольору без сформованих бічних корінців (рис. 5.1.1. А, 5.1.4, табл. 5.1.1). На поперечному зрізі головного кореня спостерігається шар клітин епіблеми представлений невеликими циліндричними клітинами з поодинокими кореневими волосками 65,64 ± 12,06 мкм завдовжки (рис. 5.1.2. Б, див. Дод. Б. 1, Б. 2). Екзодерма складається з одного шару кубічних або радіально розміщених циліндричних клітин зі слабко лігніфікованими стінками. Паренхіма кори кореня представлена 3-4 шарами ізодіаметричних або циліндричних тонкостінних клітин, серед яких спостерігаються поодинокі молочники. Шар ендодерми та перициклу майже не простежується. Центральний циліндр 54,71 ± 18,93 мкм у діаметрі. Чітко виражені трахеальні елементи ксилеми та провідні елементи флоеми (рис. 5.1.2. Б, див. Дод. Б. 1, Б. 2) [1-4, 20].

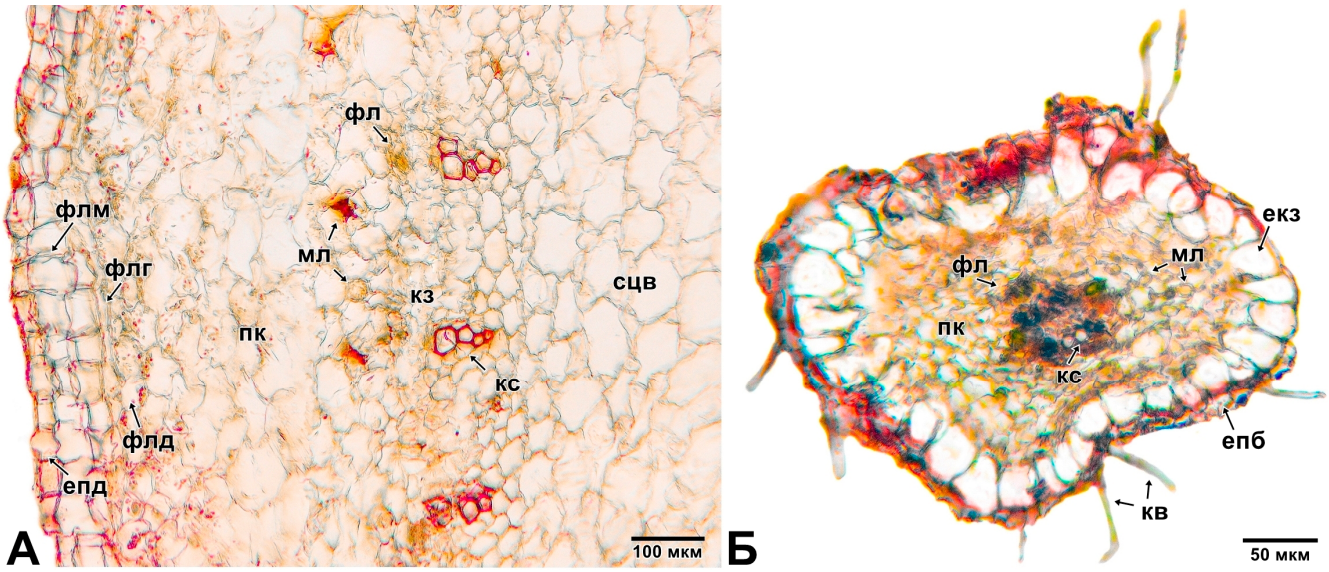

Рис. 5.1.2. Анатомічна будова проростків *Adenium obesum*: **А** – гіпокотиль, **Б** – головний корінь.

Ювенільні рослини. Протягом двох місяців вегетації проростки *A. obesum* досягають ювенільного стану формується пагін, на якому нараховується близько 8-10 вузлів з почерговим (спіральним) розташуванням 10-12 листків. Середня відстань між вузлами складає 4,37 ± 0,85 мм. Кількість листків в одному листковому циклі від 4 до 5, вони гіпостоматичні без виражених сукулентних

ознак, темно-зеленого кольору з адаксіального боку та молочно-зеленого кольору з абаксіального боку. Листкові пластинки розміщуються на коротких черешках 5,27 ± 0,52 мм завдовжки та 1,35 ± 0,64 мм у діаметрі. Їхня форма обернено-яйцеподібна, клиноподібна в основі, з суцільним краєм та пірчастим жилкуванням. Листкова серія характеризується поступовим збільшенням розміру листків (рис. 5.1.1. Б, табл. 5.1.1). Стебло в ювенільних представників *A. obesum* ортотропне, моноподіальне. Внаслідок нерівномірного потовщення стебла його можна умовно диференціювати на менш потовщену верхню частину (ВЧС) та потовщенішу нижню або базальну частину (БЧС) (рис. 5.1.1. Б, 5.1.4, табл. 5.1.1).

Таблиця 5.1.1

Морфометричні показники рослин *Adenium obesum* різних вікових станів прегенеративного періоду онтогенезу (*M* ± *m*)

Складові рослин	Параметри (мм)	Проростки	Ювенільні рослини	Іматурні рослини
Сім'ядолі / листки	l	6,24 ± 0,11	**54,93 ± 9,67*** **	**69,38 ± 14,82***
	b	4,57 ± 0,08	**19,28 ± 4,53*** **	**24,56 ± 5,24****
	s	0,27 ± 0,03	0,36 ± 0,07	**0,57 ± 0,13***
ВЧС	l	00	42,62 ± 12,7	**106,42 ± 23,15*** **
	d	00	4,72 ± 1,95	**6,23 ± 1,42***
Гіпокотиль / БЧС#	l	31,8 ± 5,4	32,64 ± 5,87	**81,83 ± 14,38*** **
	d	5,53 ± 1,72	**13,71 ± 3,15*** **	**42,65 ± 9,53*** **
Головний корінь	l	8,39 ± 3,65	**37,44 ± 18,96*** **	**78,27 ± 23,41*** **
	d	0,82 ± 0,31	**3,32 ± 1,44*** **	**13,86 ± 2,94*** **

Примітки:
1. ВЧС – верхня частина стебла в ювенільних та іматурних рослин.
2. БЧС – базальна частина стебла в ювенільних та іматурних рослин.
3. Рівень значущості: * $-P < 0,05$; ** $-P < 0,01$; *** $-P < 0,001$.
4. Достовірні значення виділені напівжирним шрифтом.
5. s – товщина, l – довжина, d – діаметр, згідно з міжнародною системою одиниць СІ.
6. 00 – заміри не проводилися через відсутність даної складової.

Оскільки діаметр його верхньої частини більш ніж утричі менший у порівнянні з базальною, зона диференціації між цими двома умовними частинами

проходить у межах другого міжвузля (епікотиля), де більш тонка верхня частина стебла плавно переходить у потовщену базальну частину стебла, що як виявилося, сформувалася з гіпокотиля (рис. 5.1.1. Б, табл. 5.1.1) [2, 3, 20].

Поверхня ***верхньої частини стебла*** (ВЧС) гладка, зеленого кольору, на її поперечному зрізі спостерігається перидерма, що складається з 3-4 шарів клітин фелеми таблитчастої форми зі слабко потовщеними лігніфікованими стінками (рис. 5.1.1. Б, 5.1.4, рис. 5.1.3. А). Шар фелогену представлений тонкостінними тангенціально сплющеними клітинами, що схожі на клітини фелодерми. Останні розміщуються у 2-3 шари, також тангенціально сплющені, тонкостінні, циліндричної форми з присутніми хлоропластами. На цьому віковому стані епідермальний шар клітин починає злущуватися. Паренхіма кори стебла в ювенільних представників *A. obesum* має приблизно таку ж саму товщину, як і у гіпокотилях проростків та представлена тонкостінними ізодіаметричними клітинами, що розміщуються в 8-10 шарів, у товщі яких розкидані молочники (рис. 5.1.3. А, див. Дод. Б. 1, Б. 2). Зовнішні шари клітин паренхіми кори разом з фелодермою виконують фотосинтетичну функцію через наявність в них хлоропластів. Також у деяких клітинах паренхіми кори, що прилягають до провідних тканин, трапляються друзи оксалату кальцію 29,54 ± 8,84 мкм у діаметрі. Провідні тканини представлені 14-17 біколатеральними судинними пучками, що зумовлено утворенням зон інтраксилярної флоеми камбіального походження. Спостерігається поступовий розвиток ксилеми, що складається з дещо більших в діаметрі трахеальних елементів з тонкостінними та слабко лігніфікованими стінками у порівнянні з проростками (рис. 5.1.3. А, див. Дод. Б. 1, Б. 2). Камбій здебільшого пучкового типу, але в окремих місцях спостерігається функціонування міжпучкового камбію, що відкладає поодинокі трахеальні елементи ксилеми та її паренхіми. Флоема менш розвинена у порівнянні з ксилемою, її провідні елементи зібрані в групи та розміщуються безпосередньо над ксилемою. Серцевина складається з великих тонкостінних ізодаметричних клітин, серед яких іноді трапляються друзи оксалату кальцію, а також поодинокі молочники (рис. 5.1.3. А, див. Дод. Б. 1, Б. 2).

Базальна частина стебла (БЧС) ювенільних рослин *A. obesum* бочкоподібної форми, шорстка, зеленого кольору. ЇЇ довжина у порівнянні з довжиною гіпокотиля проростків майже не змінюється. Тим часом діаметр збільшується приблизно утричі (рис. 5.1.1. Б, 5.1.4, табл. 5.1.1).

Епідермальний шар потовщується незначно у порівнянні з попередніми замірами та починає злущуватись. Перидерма БЧС потовщеніша порівняно з іншою верхньою частиною, при цьому кількість шарів фелеми та фелодерми залишається сталою. Потовщення відбувається шляхом збільшення розміру клітин (рис. 5.1.3. В, див. Дод. Б. 1, Б. 2). Паренхіма кори розвиненіша і складається з 12-15 шарів ізодіаметричних тонкостінних клітин. Зовнішні шари клітин паренхіми кори несуть у собі хлоропласти, а в деяких клітинах внутрішніх шарів трапляються друзи оксалату кальцію 48,66 ± 14,25 мкм у діаметрі. Кількість біколатеральних судинних пучків в БЧС подібна до такої, як і у його верхньої частини, при цьому їхня площа на зрізі більша через більшу кількість та діаметр елементів ксилеми та флоеми (рис. 5.1.3. А-В, див. Дод. Б. 1, Б. 2). Також виявлено утворення поодиноких провідних елементів ксилеми та флоеми між основними провідними пучками, що зумовлено діяльністю міжпучкового камбію. Слід також відзначити, що через розростання серцевинних променів значно збільшується відстань між окремими судинними пучками. Серцевина у порівнянні з іншими тканинами значно розростається. При цьому збільшується не тільки кількість клітин серцевини, а і їхній розмір (рис. 5.1.3. В, див. Дод. Б. 1, Б. 2). Як і в паренхімі кори, так і в серцевині спостерігаються поодинокі молочники та друзи оксалату кальцію, що здебільшого трапляються біля інтраксилярної флоеми. Варто звернути увагу на те, що у більшості ювенільних рослин *A. obesum* БЧС приблизно на ¼ занурена в ґрунт та втрачає здатність до фотосинтезу (рис. 5.1.1. Б), але в усьому іншому має аналогічний тип будови, як і у її надземної частини (рис. 5.1.3. В, див. Дод. Б. 1, Б. 2) [2, 3, 20].

Коренева система ювенільних рослин *A. obesum* у порівнянні з проростками, значно розвивається та галузиться. Діаметр головного кореня збільшується в середньому більше ніж утричі, довжина – майже у п’ять разів (рис. 5.1.4). Поряд з

головним коренем додатково розвиваються від 4 до 8 бічних корінців жовтуватого кольору 26,21 ± 10,09 мм завдовжки та 0,54 ± 0,28 мм у діаметрі (рис. 5.1.1. Б, табл. 5.1.1).

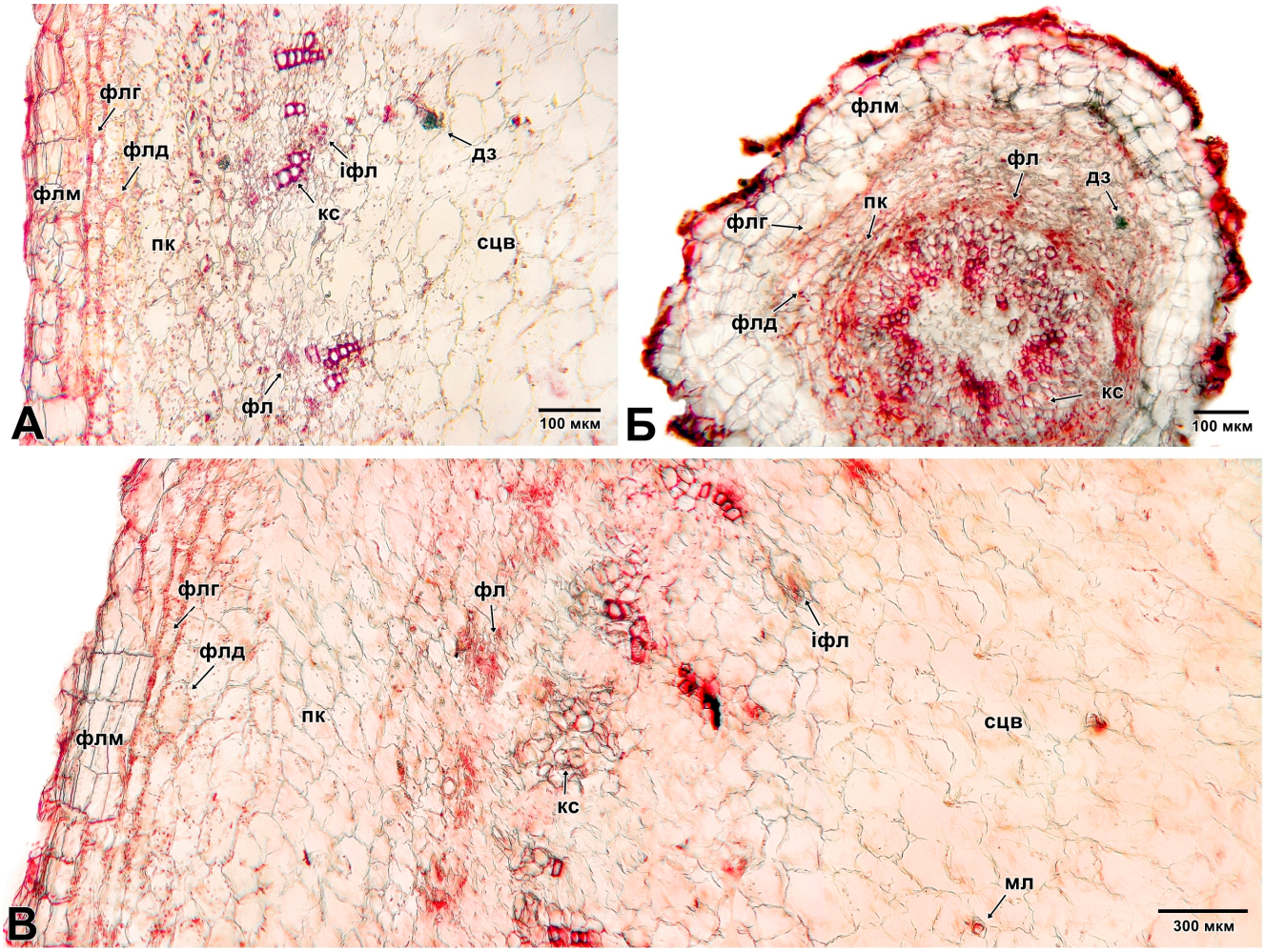

Рис. 5.1.3. Анатомічна будова ювенільних рослин *Adenium obesum*: **А** – верхня частина стебла (ВЧС), **Б** – базальна частина стебла (БЧС), **В** – головний корінь.

На поперечному зрізі середньої частини головного кореня спостерігається утворення перидерми. Епіблема, на якій знаходяться поодинокі кореневі волоски, втрачає свою функціональність та разом з екзодермою починає злущуватись. Фелема тришарова, складається з циліндричних клітин з потовщеними лігніфікованими стінками. Фелодерма також складається з трьох шарів циліндричних клітин з тоншими стінками (рис. 5.1.3. Б, див. Дод. Б. 1, Б. 2). Фелоген представлений одним шаром тангенціально зплюснутих таблитчастих

клітин з тонкими стінками. Паренхіма кори кореня представлена округлими або циліндричними тонкостінними клітинами, що морфологічно дуже схожі не клітини фелодерми, через це детермінація цих тканин ускладнюється. У товщі клітин паренхіми кори також наявні молочники. Помітно розвивається центральний циліндр, особливо за рахунок утворення трахеальних елементів вторинної ксилеми, що мають слабко лігніфіковані стінки. Спостерігається також формування незначної кількості паренхімних клітин ксилеми, що розміщуються апотрахеально. Менш помітно порівнняно з ксилемою розвивається флоема, що розміщується майже суцільним кільцем. Камбіальна зона слабко детермінується та на поперечному зрізі спостерігається у вигляді невеликих тонкостінних та округлих клітин (рис. 5.1.3. Б, див. Дод. Б. 1, Б. 2) [2, 3, 20].

Іматурні рослини. У віці одного року представники *A. obesum* досягають іматурного вікового стану, оскільки мають всі морфологічні риси дорослих вегетативних рослин, відмінність полягає лише в значно менших розмірах. У порівнянні з ювенільними рослинами *A. obesum* в іматурних представників формуються більші за розміром цільнокраї листки обернено-яйцеподібної, усіченої форми з клиноподібною основою. Така форма листків притаманна дорослим рослинам цього виду [73]. За іншими морфологічними ознаками листки іматурних рослин *A. obesum* не відрізняються від листків ювенільних представників. На одній рослині нараховується від 20 до 24 листків. (рис. 5.1.1. В, табл. 5.1.1) [2, 3, 20].

Довжина ***верхньої частини стебла*** збільшується майже утричі, а його діаметр – приблизно у два рази у порівнянні з ювенільними рослинами (рис. 5.1.4). Відстань між вузлами збільшується до 9,67 ± 3,43 мм. В іматурних представників *A. obesum* також спостерігається незначне потовщення стебла, яке у зоні межування з розширеною базальною частиною майже утричі більше, ніж у його апікальній частині (рис. 5.1.1. В, табл. 5.1.1). Перидерма на поперечному зрізі верхньої частини стебла значно потовщується, це більшою мірою відбувається за рахунок фелеми, яка складається більше ніж з 16 шарів циліндричних клітин з потовщеними стінками. Зовнішні шари відмерлих клітин фелеми починають злущуватись та розтріскуватись (рис. 5.1.5. А, див. Дод. Б. 1, Б. 2). Фелодерма також багатошарова,

складається з дуже сплющених циліндричних тонкостінних клітин в протопластах яких наявні хлоропласти. Фелоген одношаровий, складається з тонкстінних сплющених клітин. Паренхіма кори, що представлена тонкостінними ізодіаметричними клітинами, не зазнає особливих змін, її товщина майже не змінюється. Як і в ювенільних представників клітини паренхіми кори, що прилягають до фелодерми, мають хлоропласти, а в деяких клітинах, що прилягають до провідних тканин спостерігаються друзи оксалату кальцію. Поодинокі молочники, що пронизують всю товщу паренхіми кори дещо збільшуються у діаметрі у порівнянні з ювенільними рослинами (рис. 5.1.5. А, див. Дод. Б. 1, Б. 2).

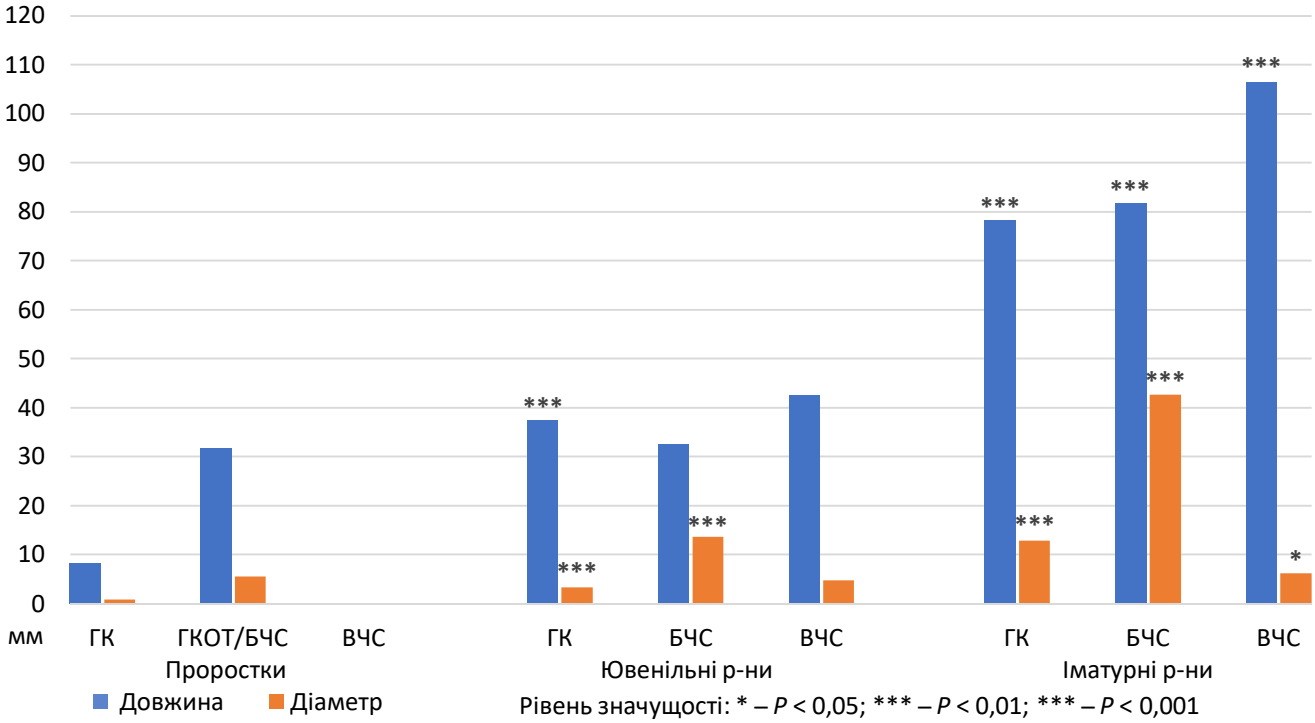

Рис. 5.1.4. Динаміка розвитку вегетативних органів *Adenium obesum* різних вікових станів прегенеративного періоду онтогенезу.

Помітно розвиваються провідні тканини, що зумовлено функціонуванням міжпучкового та пучкового камбію, а також утворення суцільних кілець провідних тканин. Ксилема представлена радіальними тяжами слабко лігніфікованих трахеальних елементів, між якими апотрахеально розміщується велика кількість паренхімних тонкостінних клітин 48,82 ± 19,11 мкм у діаметрі. Флоема менш розвинена та характеризується склерифікацією окремих її елементів, що

призводить до утворення поодиноких луб'яних волокон. При цьому площа зон інтраксилярної флоеми збільшується майже удвічі у порівнянні з ювенільними особинами. Камбіальна зона на поперечному зрізі представлена 2-3 шарами невеликих тонкостінних циліндричних клітин. Діаметр серцевини майже не збільшується у порівнянні з ювенільними рослинами, але при цьому спостерігається збільшення діаметру її клітин. У товщі серцевини також наявні поодинокі молочники (рис. 5.1.5. А, див. Дод. Б. 1, Б. 2) [2, 3, 20].

Базальна частина стебла в іматурних рослин *A. obesum* збільшується майже утричі у порівнянні з ювенільними особинами (рис. 5.1.1. В, 5.1.4, табл. 5.1.1). Перидерма має таку ж будову, як і в іншій частині стебла, виключення складає лише фелема, товщина якої дещо більша внаслідок збільшення розміру клітин. Більше ніж утричі у порівнянні з ювенільними рослинами збільшується товщина паренхіма кори та діаметр серцевини. При цьому збільшується не лише кількість клітин, а і їхній розмір (див. Дод. Б. 2). У клітинах паренхіми кори, що безпосередньо прилягають до фелодерми наявні хлоропласти, а в деяких клітинах, що прилягають до флоеми спостерігається наявність округлих друз оксалату кальцію 52,32 ± 16,07 мкм (рис. 5.1.5. В, табл. Б.1, Б.2). Провідні тканини БЧС мають аналогічну будову, що і у верхній непотовщеній частині стебла, але товщина ксилеми дещо більша, в цілому, за рахунок більших розмірів та кількості трахеальних елементів, а також паренхімних клітин. Окремі луб'яні волокна, що знаходяться безпосередньо над флоемою, в БЧС трапляються набагато рідше у порівнянні з верхньою частиною стебла. Площа пучків інтраксилярної флоеми в БЧС майже не змінюється у порівнянні з ювенільними рослинами (рис. 5.1.5. В, див. Дод. Б. 1, Б. 2). Слід відзначити, що частина трахеальних елементиів ксилеми, стінки яких зазнають значної лігніфікації разом з пучками інтраксилярної флоеми відділяються від основної частини ксилеми та заглиблюються в товщу перимедулярної зони серцевини. На нашу думку, це зумовлено активним розростанням серцевини та генерацією камбієм паренхімних клітин, що і призводить до такого явища. Також дещо збільшується діаметр молочників, що пронизують усю товщу БЧС (рис. 5.1.5. В, див. Дод. Б. 1, Б. 2) [2, 3, 20].

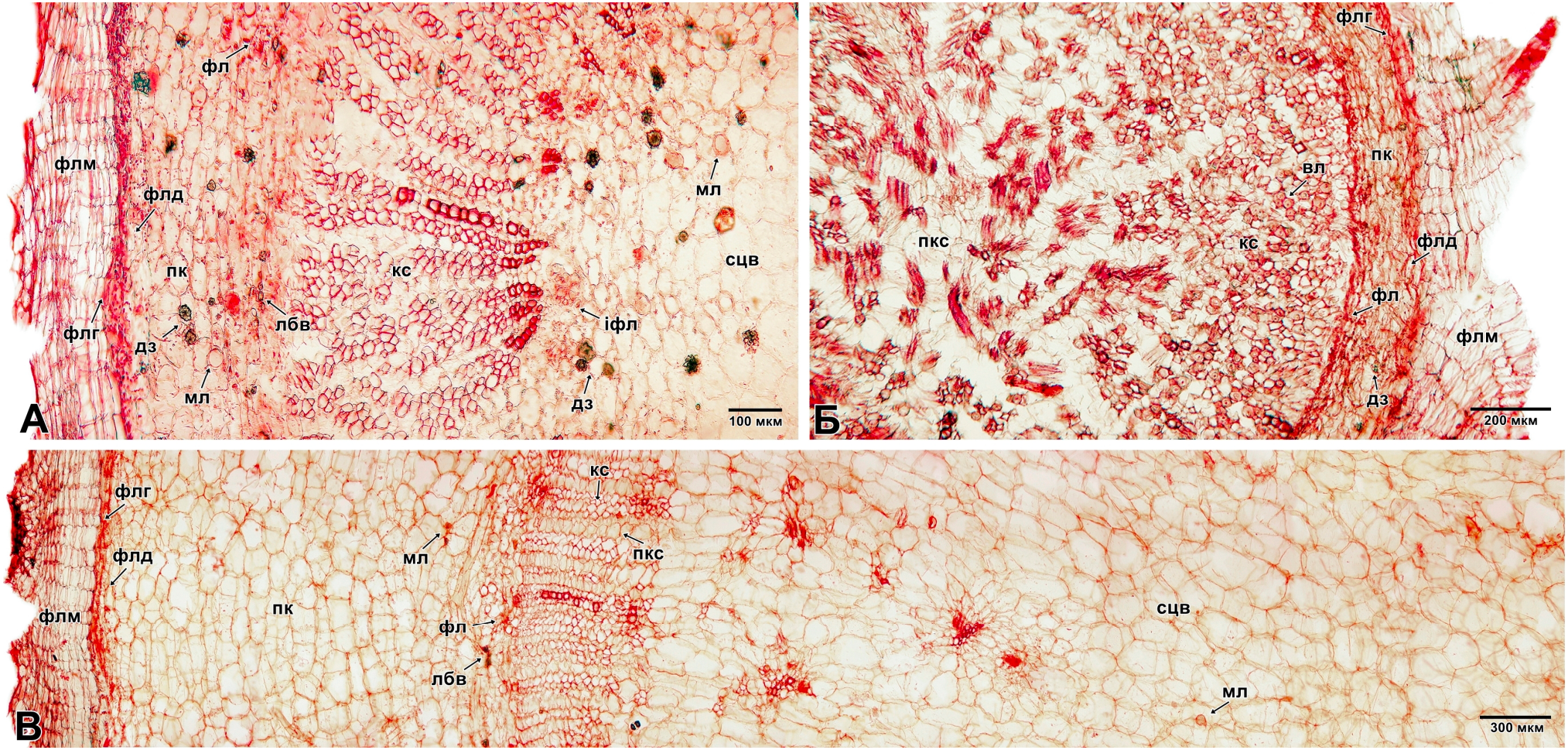

Рис. 5.1.5. Анатомічна будова іматурних рослин *Adenium obesum*: **А** – верхня частина стебла (ВЧС), **Б** – головний корінь, **В** – базальна частина стебла (БЧС).

Коренева система в іматурних рослин помітно розвивається, а саме головний корінь, довжина якого майже утричі більша у порівнянні з ювенільними рослинами, при цьому його діаметр збільшується більше, ніж у чотири рази (рис. 5.1.1. В, 5.1.4, табл. 5.1.1). Збільшення товщини кореня, особливо частини, що межує з базальною частиною стебла, відбувається частково за типом формування коренеплоду редьки. Тобто потовщення відбувається шляхом паренхіматизації ксилеми, основний об'єм якої складають хаотично розміщені тонкостінні, ізодіаметричні, паренхімні клітини 36,44 ± 5,28 мкм у діаметрі, а провідні елементи та виявлені волокна лібриформу розкидані невеликими групами (3-5 елементів) серед товщі цих клітин (рис. 5.1.5. Б, див. Дод. Б. 1, Б. 2). Флоема потовщується у незначній кількості у порівнянні з ювенільними рослинами. Перидерма представлена 9-10 шаровою фелемою, що складається з циліндричних клітин з потовщеними стінками, а також фелодермою тонкостінні клітини якої на цьому етапі онтогенезу майже неможливо відрізнити від клітин паренхіми кори. Клітини фелогену подібні до клітин фелеми та розміщуються одним шаром безпосередньо під фелемою (рис. 5.1.5. Б, див. Дод. Б. 1, Б. 2) [2, 3, 20].

Узагальнюючи отримані дані можна стверджувати, що у представників *A. obesum* одразу після проростання починає активно розростатися і потовщуватися гіпокотиль, з якого вже в ювенільних рослин формується досить розширена базальна частина стебла (БЧС) бочкоподібної форми (рис. 5.1.1, 5.1.4). Верхня частина стебла характеризується менш вираженими сукулентними властивостями, оскільки потовщується не так інтенсивно, як БЧС (рис. 5.1.6).

Слід звернути увагу, що дослідник В. Рау вказує на те, що тонка частина стебла *A. obesum* є семісукулентною, тобто напівсукулентною [68], що, на нашу думку, є досить вдалим способом логічно розділити потовщенішу базальну частину стебла, що є дійсно сукулентною, від набагато менш потовщеної верхньої частини стебла. Лише у зоні другого міжвузля (епікотиль) утворюється більш потовщена перехідна зона між розширеною БЧС та менш розширеною верхньою частиною стебла (рис. 5.1.1. Б-В). Первинне потовщення як верхньої, так і базальної частини стебла, відбувається за медулярно-кортикальним типом, тобто шляхом активного

розростання серцевини, а також частково за рахунок паренхіми кори. При цьому в БЧС паренхіма кори та особливо серцевина, розростаються набагато більше у порівнянні з іншими частинами стебла (рис. 5.1.6). Головний корінь починає галузитися, але не відзначається активним потовщенням. Починаючи з ювенільного періоду в представників *A. obesum* разом зі збільшенням серцевини та корової паренхіми, що призводить до подальшого розширення бочкоподібної БЧС, починають розвиватися провідні тканини (рис. 5.1.6). Виявлено, що цей процес збігається з появою інтраксилярної флоеми, яка, судячи з літературних даних, найімовірніше має камбіальне походження [58, 59, 74].

Окрім сталого первинного потовщення, розвиток провідних елементів також меншою мірою призводить до збільшення діаметру як верхньої, так і базальної частини стебла іматурних рослин та формування потовщеного редькоподібного головного кореня, де більшу частину його об'єму займає сильно паренхіматизована ксилема (рис. 5.1.5. Б, рис. 5.1.6). З цього випливає, що в іматурних представників *A. obesum* внаслідок активного первинного потовщення формується резервуар для накопичення води та поживних речовин, представлений дуже розширеним першим та частково другим міжвузлям стебла (гіпокотиль та епікотиль), а також вторинно потовщеним редькоподібним коренем (рис. 5.1.1) [2, 3, 20].

Утворення молочників вже на етапі проростання вказує на те, що за рахунок синтезу метаболітів (терпенів, глікозидів та алкалоїдів), представники *A. obesum* є умовно отруйними рослинами і таким чином захищають себе від поїдання [69-73]. Ми припускаємо, що саме в молочниках синтезується більшість біологічно-активних речовин. Розвиток перидерми на ранніх стадіях онтогенезу в *A. obesum* (рис. 5.1.2. А) ймовірно зумовлено пристосуванням до життя в аридних умовах клімату, оскільки відомо, що утворення вторинної покривної тканини призводить до ефективнішого захисту рослин від дії різноманітних агресивних абіотичних факторів [55, 56, 74].

При цьому присутність хлоропластів у клітинах фелодерми та частково в клітинах зовнішніх шарів паренхіми кори дає змогу фотосинтезувати всій надземній частині стебла *A. obesum*.

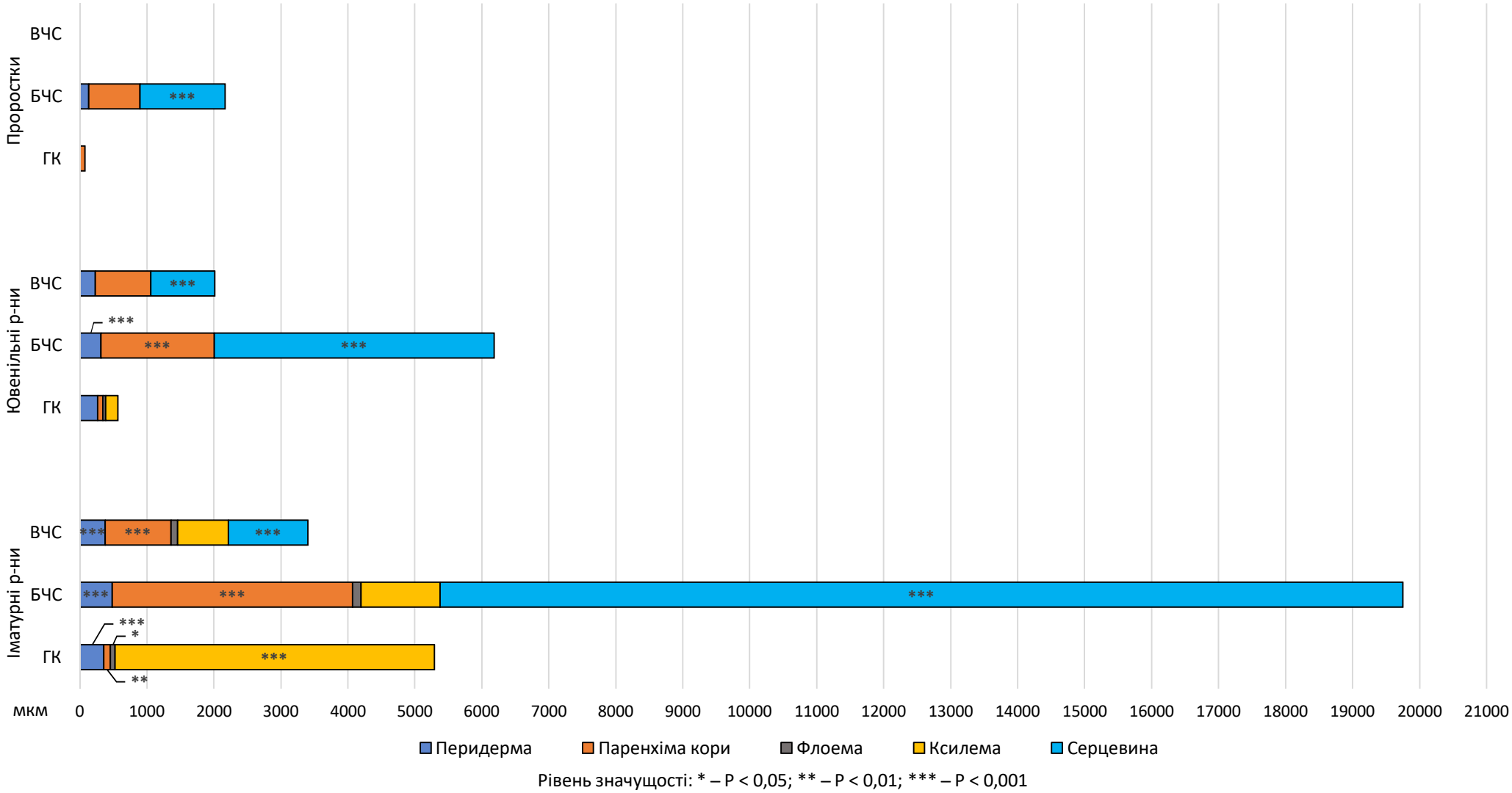

Рис. 5.1.6. Динаміка розвитку тканин *Adenium obesum*, що безпосередньо впливають на потовщення органів різних вікових станів прегенеративного періоду онтогенезу.

5.2. Морфогенез рослин *Petopentia natalensis*

Проростки. Насінини *P. natalensis* проростають на 7-8 день після посіву, а повне звільнення від насінних покривів та розкриття сім'ядоль відбувається на 16-19 день. Сім'ядолі ланцетоподібної форми, гіпостоматичні, світло-зеленого кольору з адаксіального боку та світло-рожевого з абаксіального боку (рис. 5.2.1. А, табл. 5.2.1) [2].

Гіпокотиль видовжений, тонкий, циліндричної форми, багряного, або світло-зеленого кольору (рис. 5.2.1. А, 5.2.4, табл. 5.2.1). На поперечному зрізі його середньої частини простежується чіткий епідермальний шар, що складається з циліндричних або кубічних клітин з потовщеними лігніфікованими стінками. Паренхіма кори значно потовщена у порівнянні з іншими тканинами, складається з 12-16 шарів великих тонкостінних ізодіаметричних клітин, у протопластах яких знаходяться крохмальні гранули 0,04 ± 0,02 мкм у діаметрі. Варто відзначити, що виявлені гранули крохмалю будуть зустрічатись майже у всіх клітинах паренхіми кори та серцевини на наступних вікових станах *P. natalensis.* У товщі клітин паренхіми кори, що прилягають до судинних пучків, наявні молочники. Провідна система проростків *P. natalensis* складається з 14 до 18 колатеральних судинних пучків. Флоема менш розвинена у порівнянні з ксилемою, трахеальні елементи якої розміщуються тангенціально (рис. 5.2.2. А., див. Дод. Б. 3, Б. 4). Камбій пучкового типу на поперечному зрізі виглядає як шар невеликих тонкостінних ізодіаметричних клітин. Серцевина менш розвинена у порівнянні з паренхімою кори, складається з великих тонкостінних ізодіаметричних та вакуолізованих клітин, що розміщуються в 5-7 шарів (рис. 5.2.2. А, див. Дод. Б. 3, Б. 4) [2].

Головний корінь у проростків *P. natalensis* приблизно удвічі коротший від довжини гіпокотиля та має приблизно однаковий діаметр. Він жовтуватого кольору та без сформованих бічних корінців (рис. 5.2.1. А, 5.2.4, табл. 5.2.1). На поперечному зрізі головного кореня спостерігається досить помітний шар епіблеми, що складається з витягнутих циліндричних клітин з розвиненими кореневими волосками 157,58 ± 46,76 мкм завдовжки (рис. 5.2.2. Б).

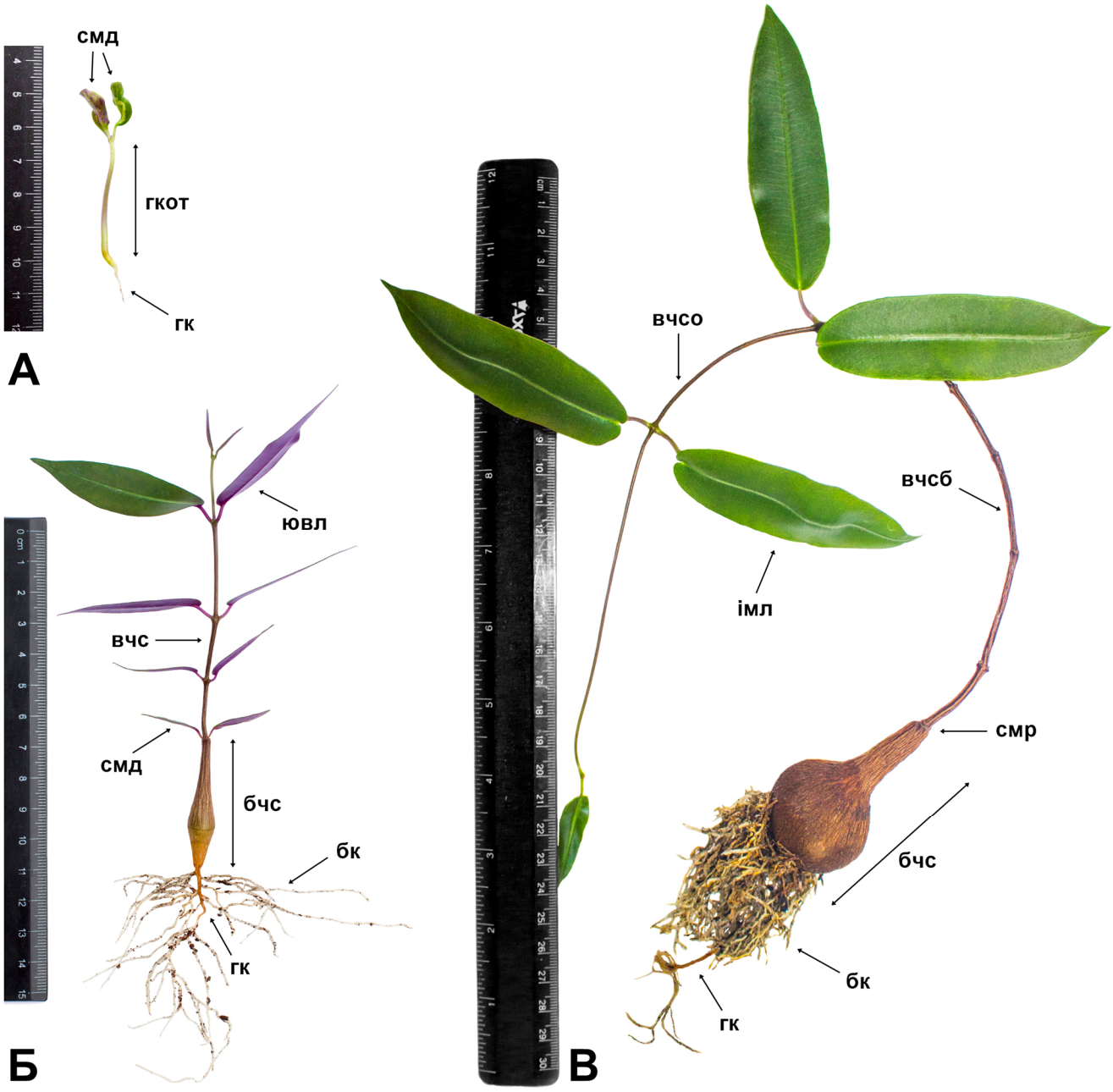

Рис. 5.2.1. Загальний вигляд рослин *Petopentia natalensis* різних вікових станів прегенеративного періоду онтогенезу: **А** – проросток, **Б** – ювенільна рослина, **В** – іматурна рослина.

Екзодерма складається з одного шару досить великих кубічних, або циліндричних клітин зі слабко лігніфікованими стінками. Паренхіма кори кореня представлена 6-7 шарами ізодіаметричних, тонкостінних клітин, серед яких спостерігаються поодинокі молочники. Шар ендодерми та перициклу майже не

простежується. Центральний циліндр представлений чітко вираженими трахеальними елементами ксилеми, над якими знаходиться майже суцільне кільце провідних елементів флоеми (рис. 5.2.2. Б, табл. 5.2.1).

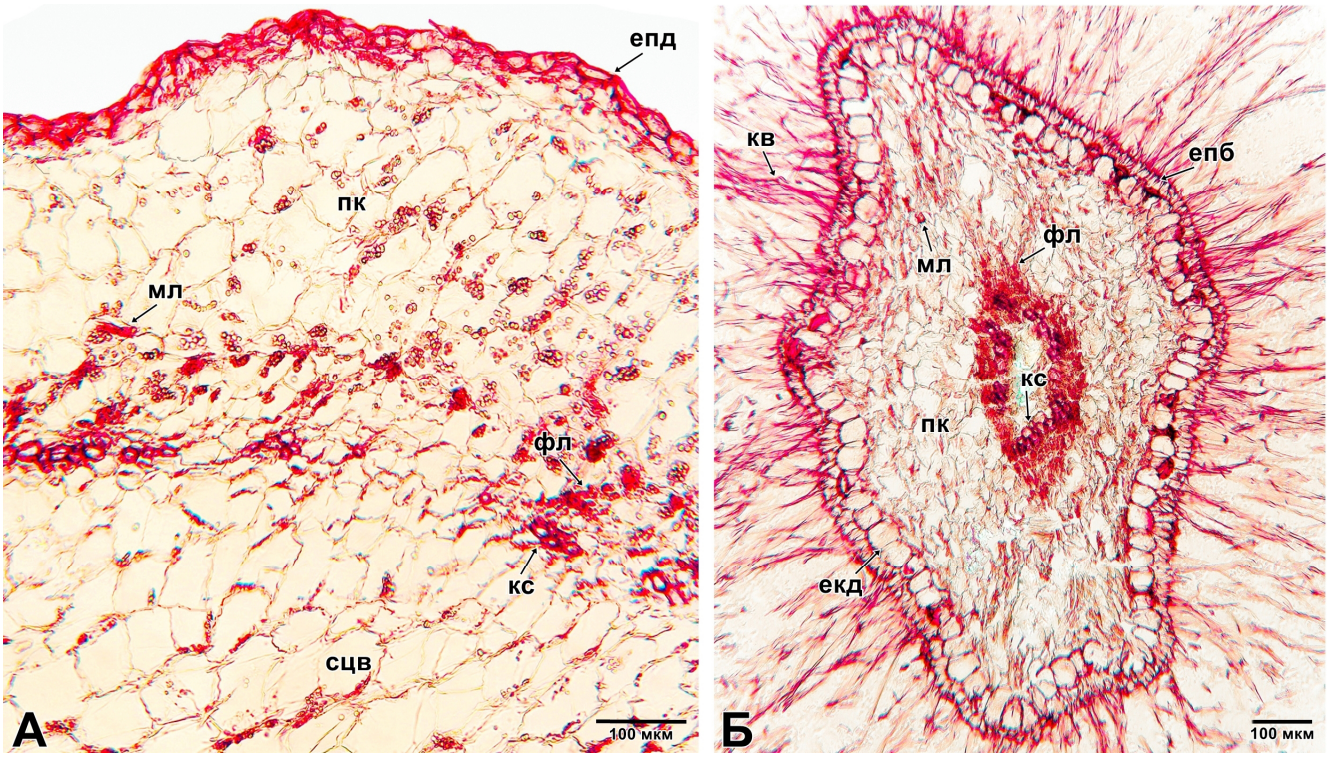

Рис. 5.2.2. Анатомічна будова проростків *Petopentia natalensis*: **А** – гіпокотиль, **Б** – головний корінь.

Ювенільні рослини. У двомісячних ювенільних рослин *P. natalensis* формується пагін, на якому нараховується близько 3-4 вузлів із супротивним розташуванням листків. На одній рослині окрім сім'ядоль, нараховується до шести листків. Вони гіпостоматичні без виражених сукулентних ознак, темно-зеленого кольору з адаксіального боку та фуксинового кольору з абаксіального боку. Листкові пластинки ланцетоподібної форми, суцільнокраї з пірчастим жилкуванням, кріпляться на тонких черешках фуксинового кольору 8,74 ± 4,32 мм завдовжки та 0,86 ± 0,15 мм у діаметрі (рис. 5.2.1. Б, табл. 5.2.1). На нинішньому етапі розвитку стебло ювенільної рослини *P. natalensis* умовно можна розділити на дві частини: нижню або базальну, що утворилася з гіпокотилярного міжвузля та верхню, яка складається з наступних міжвузлів (рис. 5.2.1. Б) [2].

Таблиця 5.2.1

Морфометричні показники рослин *Petopentia natalensis* різних вікових станів прегенеративного періоду онтогенезу (*M* ± *m*)

Органи (мм)		Проростки	Ювенільні рослини	Іматурні рослини
Сім'ядолі / листки	l	6,34 ± 1,36	**46,25 ± 9,81*** **	**113,2 ± 25,4*** **
	b	2,13 ± 0,47	**16,47 ± 4,23*** **	**36,7 ± 5,5*** **
	s	0,41 ± 0,15	0,42 ± 0,24	**0,57 ± 0,26***
Стебло	l	00	93,18 ± 21,54	**387,23 ± 96,74*** **
	d	00	1,25 ± 0,57	**1,63 ± 0,68***
Гіпокотиль / БЧС#	l	41,55 ± 5,27	**48,21 ± 7,48****	**76,43 ± 9,76*** **
	d	1,94 ± 0,82	**12,92 ± 4,60*** **	**32,86 ± 18,29*** **
Головний корінь	l	6,27 ± 1,31	**31,98 ± 11,24*** **	**112,75 ± 31,83*** **
	d	1,17 ± 0,34	**1,56 ± 0,41****	**2,54 ± 0,98*** **

Примітки:
1. ВЧС – верхня частина стебла в ювенільних та іматурних рослин.
2. БЧС – базальна частина стебла в ювенільних та іматурних рослин.
3. Рівень значущості: * $-P < 0,05$; ** $-P < 0,01$; *** $-P < 0,001$.
4. Достовірні значення виділені напівжирним шрифтом.
5. s – товщина, l – довжина, d – діаметр, згідно з міжнародною системою одиниць CI.
6. 00 – заміри не проводилися через відсутність даної складової.

Верхня частина стебла (ВЧС) без видимих сукулентних ознак, вона тонка, ліаноподібна, ортотропна, моноподіальна та достатньою пружна. Поверхня стебла зелено-бурого кольору, середня відстань між вузлами складає 29,72±6,83 мм (рис. 5.2.1. Б, 5.2.4, табл. 5.2.1). На поперечному зрізі спостерігається шар епідерми, що складається з тангенціально розміщених циліндричних клітин з лігніфікованими стінками. Під ним розміщується перидерма, яка представлена двошаровою фелемою, клітини якої мають кубічну форму та потовщені лігніфіковані стінки, а також двошаровою фелодермою, клітини якої тонкостінні та мають циліндричну сплюснуту форму. У протопластах клітин фелодерми наявні хлоропласти. Шар фелогену представлений тангенціально сплюснутими тонкостінними клітинами. Паренхіма кори утворена тонкостінними ізодіаметричними клітинами, що розміщуються в 3-4 шари, в товщі якої наявні молочники (рис. 5.2.3. А, див. Дод. Б. 3, Б. 4). Ксилема представлена суцільним

кільцем, що складається 4-5 рядів радіально розміщених трахеальних елементів. Камбіальна зона на поперечному зрізі представлена 1-2 шарами невеликих, тонкостінних, округлих клітин над якими суцільним тонким, нерівномірним кільцем розміщується флоема. Також помічено утворення тангенціально розміщених зон інтраксилярної флоеми. Над флоемою знаходиться майже суцільний більш чи менш рівномірний шар луб'яних волокон, що мають дуже потовщені склерифіковані стінки. Серцевина складається з тонкостінних ізодаметричних клітин, в протопластах яких трапляються поодинокі крохмальні гранули. Також по всій товщі серцевини спостерігається пролягання нечленистих молочників (рис. 5.2.3. А, див. Дод. Б. 3, Б. 4) [2].

Базальна частина стебла (БЧС) ювенільних рослин *P. natalensis*, що утворилася з розрослого гіпокотиля набагато розширеніша у порівнянні з верхньою частиною та достатньо чітко детермінується. БЧС має витягнуту веретеноподібну форму, що зумовлено її нерівномірним потовщенням. Так, у зоні межування з головним коренем, діаметр БЧС майже у шість разів більший ніж біля сім'ядоль, де її діаметр приблизно удвічі більший у порівнянні з верхньою ліаноподібною частиною стебла. Поверхня БЧС шорстка, червоно-коричневого кольору (рис. 5.2.1. Б, 5.2.4, табл. 5.2.1). На її поперечному зрізі спостерігається злущення епідерми. Під епідермальним шаром виявлено утворення перидерми, що складається з 2-3 шарів фелеми та такої ж кількості шарів фелодерми. Клітини фелеми мають лігніфіковані стінками та кубічну або циліндричну форми. Клітини фелодерми циліндричні або таблитчасті, тангенціально сплющені та тонкостінні. Між фелемою та фелодермою спостерігається ледь помітний шар фелогену, що представлений тангенціально сплющеними тонкостінними клітинами (рис. 5.2.3. В, див. Дод. Б. 3, Б. 4). Паренхіма кори потовщується приблизно утричі та представлена 10-14 шарами великих ізодіаметричних тонкостінних клітин, у протопластах яких трапляються крохмальні зерна. У товщі клітин паренхіми кори наявні молочники, кількість яких зростає з наближенням до провідних елементів флоеми. Провідна система зберігає свою пучкову структуру, кількість судинних

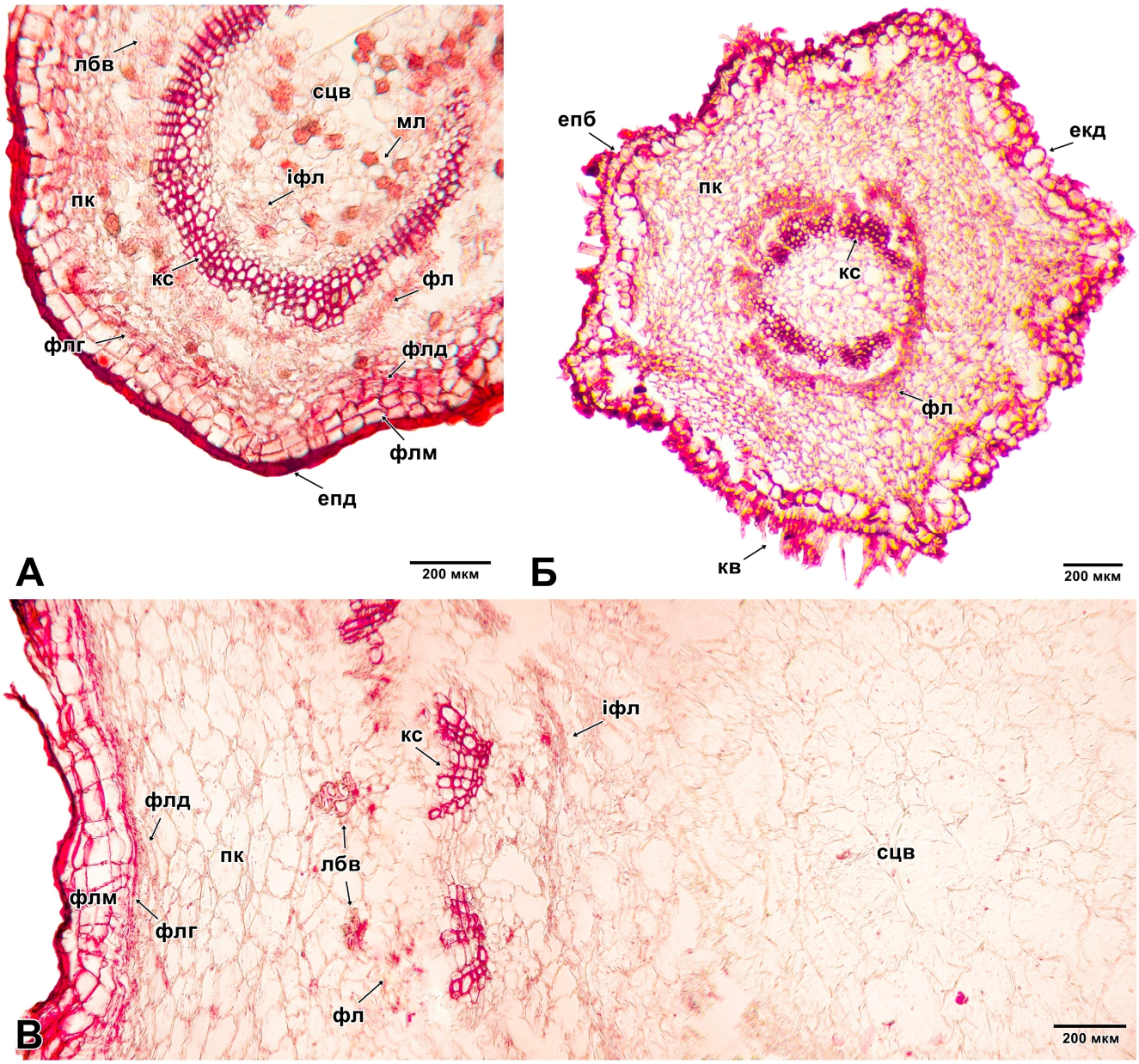

Рис. 5.2.3. Анатомічна ювенільних рослин *Petopentia natalensis*: **А** – верхня частина стебла (ВЧС), **Б** – головний корінь, **В** – базальна частина стебла (БЧС).

пучків у зоні БЧС ювенільних рослин подібна до такої як у гіпокотилях проростків (рис. 5.2.2. А, 5.2.3. В). Але через формування вторинних елементів ксилеми та флоеми пучки значно збільшуються. Трахеальні елементи ксилеми мають лігніфіковані стінки розміщуються у пучках радіальними тяжами, які об’єднуються у групи, що за формою нагадують обернену трапецію чи трикутник. Пучковий камбій на поперечному зрізі представлений невеликими округлими або тангенціально витягнутими тонкостінними клітинами. Флоема менш розвинена у

порівнянні з ксилемою, але над нею виявлено утворення луб'яних волокон, що розміщуються поодиноко або групами по 5-6 штук (рис. 5.2.3. В, див. Дод. Б. 3, Б. 4). Спираючись на доступні літературні джерела [37, 58, 59, 74] ми припускаємо, що виявлені волокна ймовірно утворилися внаслідок склерифікації окремих елементів флоеми. Також з внутрішньої сторони ксилеми, що межує з клітинами серцевини, виявлено зони інтраксилярної флоеми. Помічено, що разом зі збільшенням судинних пучків збільшується також і відстань між ними, внаслідок сильного розростання серцевинних променів. Серцевина збільшується у діаметрі більше ніж утричі у порівнянні з проростками (рис. 5.2.6.). При цьому збільшується не тільки кількість тонкостінних ізодіаметричних клітин, а і їхній розмір. Поодинокі молочники також трапляються в товщі серцевини, але їхня кількість значно менша у порівнянні з паренхімою кори (рис. 5.2.3. В, див. Дод. Б. 3, Б. 4) [2].

В ювенільних рослин *P. natalensis* у порівнянні з проростками значно розвивається та галузиться ***коренева система*** алоризного типу. При цьому діаметр головного кореня збільшується незначною мірою, а довжина, у свою чергу, збільшується майже у чотири рази (рис. 5.2.4). Разом з головним коренем додатково розвиваються до 10 бічних корінців жовтуватого кольору 19,13 ± 8,01 мм завдовжки та 0,66 ± 0,52 мм у діаметрі, а також з нижньої частини БЧС зануреної в ґрунт, утворюється від трьох до п'яти додаткових корінців 10,05 ± 4,73 мм завдовжки та 0,48 ± 0,26 мм у діаметрі (рис. 5.2.1. Б, 5.2.4, табл. 5.2.1). На поперечному зрізі середньої частини головного кореня спостерігається початок розвитку його вторинної будови. Шар епіблеми втрачає свою функціональну придатність та починає злущуватись. Клітини екзодерми у порівнянні з проростками дещо збільшуються, а їхні стінки зазнають лігніфікації. Також незначно потовщується паренхіма кори кореня, яка представлена округлими тонкостінними клітинами, серед яких трапляються поодинокі молочники (рис. 5.2.3. Б, див. Дод. Б. 3, Б. 44). Приблизно утричі у порівнянні з проростками потовщується ксилема, що розміщується кільцем, яке іноді розривається серцевинними променями. Потовщення відбувається більшою мірою внаслідок збільшення кількості трахеальних елементів та незначного збільшення їхнього

діаметру. Менш помітно, приблизно удвічі, потовщується флоема (рис. 5.2.6.). Камбіальна зона на поперечному зрізі представлена у вигляді 1-2 шарів невеликих тонкостінних клітин округлої форми. Присутня серцевина складається з тонкостінних ізодіаметричних клітин (рис. 5.2.3. Б, див. Дод. Б. 3, Б. 4) [2].

Іматурні рослини. Після одинадцяти місяців вегетації представники *P. natalensis* досягають іматурного стану. У порівнянні з попереднім віковим станом в іматурних особин утворюється до 6-7 більших за розміром листків, форма яких змінюється на витягнуто-еліптичну, що притаманно дорослим представникам цього виду. При цьому попередні ювенільні листки повністю опадають (рис. 5.2.1. В, табл. 5.2.1) [2].

Довжина ***верхньої частини ліаноподібного стебла*** збільшується більше ніж у чотири рази при незначному збільшенні діаметру. До того ж спостерігається його часткове здерев'яніння та збільшення міцності. Поверхня здерев'янілої частини шорстка, червоно-коричневого кольору, а поверхня молодшої його частини гладка, зелено-бурого кольору. Кількість вузлів збільшується до 8-9 у порівнянні з ювенільними представниками (рис. 5.2.1. В, 5.2.4, табл. 5.2.1). Середня відстань між вузлами збільшується у двічі та складає 43,71 ± 14,35 мм. Варто відзначити, що на початку вегетації в іматурних рослин *P. natalensis* формується одне коротке та 2-3 довгих міжвузлів, які не характеризуються здерев'янінням. Довжина кожного такого міжвузля у середньому складає 104,57 ± 33,99 мм. Ця нездерев'яніла частина ліаноподібного стебла характеризується ортотропністю чи частковою плагіотропністю (рис. 5.2.1. В, табл. 5.2.1). Шляхом активного фототропізму та кругової нутації без чіпких пристосувань, вона обвиває близько розташовані об'єкти, додатково закріплюючись в просторі. Слід зазначити, що ця частина стебла несе невеликі за розміром ланцетоподібні листки до 26,48 ± 5,26 мм завдовжки, 4,81 ± 1,67 мм завширшки та 0,34 ± 0,16 мм завтовшки й габітуально представлена так званою батогоподібною ліаною, подібно багатьом тропічним ліанам роду *Dioscorea* [17, 23, 32]. У кінці вегетації перше коротке міжвузля дерев'яніє, а два наступних – відмирають. Таким чином ліаноподібне стебло в

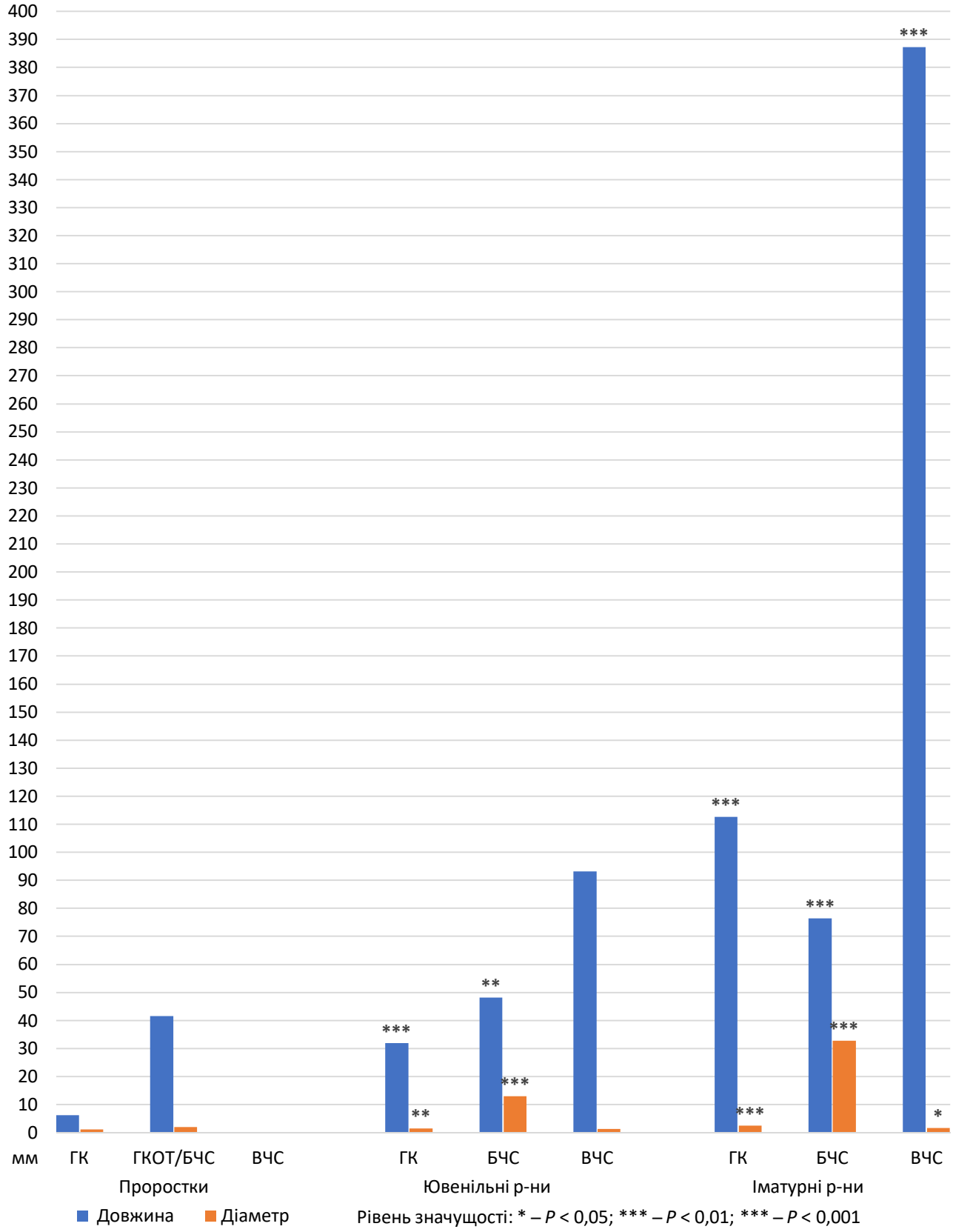

Рис. 5.2.4. Динаміка розвитку вегетативних органів *Petopentia natalensis* різних вікових станів прегенеративного періоду онтогенезу.

іматурних представників *P. natalensis* поділяється на багаторічну та однорічну частини (рис. 5.2.1. В, 5.2.4, табл. 5.2.1).

Перидерма на поперечному зрізі верхньої багаторічної частини стебла потовщується майже удвічі у порівнянні з ювенільними рослинами. Це зумовлено збільшенням як розміру клітин, так і збільшенням шарів фелеми та фелодерми до 3-4. Клітини фелеми округлої або кубічної форми з потовщеними лігніфікованими стінками, під якими розміщуються тангенціально сплющені тонкостінні клітини фелодерми. Шар фелогену має подібну ювенільним особинам будову. Епідермальний шар починає злущуватись та втрачає свою функціональність (рис. 5.2.5. А, див. Дод. Б. 3, Б. 4). Також майже удвічі потовщується паренхіма кори, що представлена тонкостінними ізодіаметричними клітинами, які дещо збільшуються в розмірі та розміщуються у 7-9 шарів (рис. 5.2.6). Поодинокі молочники, що пронизують всю товщу паренхіми кори, дещо збільшуються у діаметрі у порівнянні з ювенільними рослинами.

Помітно розвиваються провідні тканини, приблизно у два рази збільшується товщина ксилеми та флоеми. Діаметр трахеальних елементів ксилеми, які розміщуються тяжами по 6-8 штук, майже не змінюється. Більш помітно збільшується діаметр та товщина судин первинної ксилеми, які мають дуже лігніфіковані стінки (рис. 5.2.5. А, див. Дод. Б. 3, Б. 4). Інтраксилярна флоема також зазнає змін, окремі її зони розростаються та утворюють суцільне кільце, товщина якого складає $31{,}78 \pm 14{,}09$ мкм. Збільшується також кількість та склерифікація луб’яних волокон, які рівномірним кільцем оточують флоему. Помічено, що в деяких зонах стебла кількість цих волокон збільшується, вони асоціюються в групи до 15 штук, ймовірно в місцях найбільшого механічного впливу. Камбіальна зона представлена 2-3 шарами тонкостінних ізодіаметричних клітин. Досить незначно потовщується серцевина, в основному, внаслідок збільшення кількості клітин, які мають такі ж параметри, що і в ювенільних рослин (рис. 5.2.6). У товщі клітин серцевини ближче до інтраксилярної флоеми трапляються молочники подібні тим, що розміщуються в паренхімі кори (рис. 5.2.5. А, див. Дод. Б. 3, Б. 4) [2].

Базальна частина стебла в іматурних рослин *P. natalensis* досить помітно збільшується у порівнянні з ювенільними представниками. Приблизно ¼ її частина занурюється в ґрунт і обростає додатковими корінцями 19,43 ± 10,08 мм завдовжки та 0,67 ± 0,05 мм у діаметрі. Активно потовщуючись, форма БЧС з веретеноподібної змінюється на грушоподібну (рис. 5.2.1. В, 5.2.4, табл. 5.2.1). Біля сім'ядоль її діаметр збільшується більше ніж удвічі у порівнянні з попередніми замірами, а в найширшій частині більше ніж у чотири рази. Таким чином, діаметр найтоншої частини БЧС у три рази більший у порівнянні з межуючою верхньою ліаноподібною частиною стебла (рис. 5.2.4). Це зумовлює чітку детермінацію у зоні першого вузла між сукулентною, розширеною базальною частиною стебла, що утворилася з гіпокотиля та несукулентною, ліаноподібною верхньою частиною стебла (рис. 5.2.1. В, табл. 5.2.1). Перидерма БЧС іматурних представників має таку ж будову, але її товщина збільшується майже утричі у порівнянні з ювенільними рослинами (рис. 5.2.6). Це зумовлено більш потовщеною фелемою, що складається з 6-8 шарів досить сплюснутих клітин з потовщеними лігніфікованими стінками. Кількість клітинних шарів фелодерми збільшується аналогічним шляхом (рис. 5.2.6), але її потовщення відбувається незначно, оскільки клітини фелеми тонкостінні та дуже сильно сплющуються в горизонтальному напрямку (рис. 5.2.5. В, див. Дод. Б. 3, Б. 4). Майже у чотири рази у порівнянні з ювенільними рослинами потовщується паренхіма кори, тонкостінні клітини якої дещо збільшуються в розмірі та мають таку ж ізодіаметричну форму (рис. 5.2.6). Провідні тканини базальної частини стебла зберігають свою пучкову структуру, тому вторинне потовщення стебла спостерігається лише в судинних пучках. Провідні елементи в пучках БЧС іматурних рослин розміщуються так само, як в БЧС ювенільних представників збільшується лише їхня кількість. Внаслідок нерівномірного розростання паренхіми кори та серцевини, судинно-волокнисті пучки розміщуються не впорядковано – по колу, а хаотично та на різній відстані один від одного (рис. 5.2.5. В, див. Дод. Б. 3, Б. 4). Загалом, площа ксилеми в судинно-волокнистих пучках збільшується більше ніж у вісім разів. При цьому

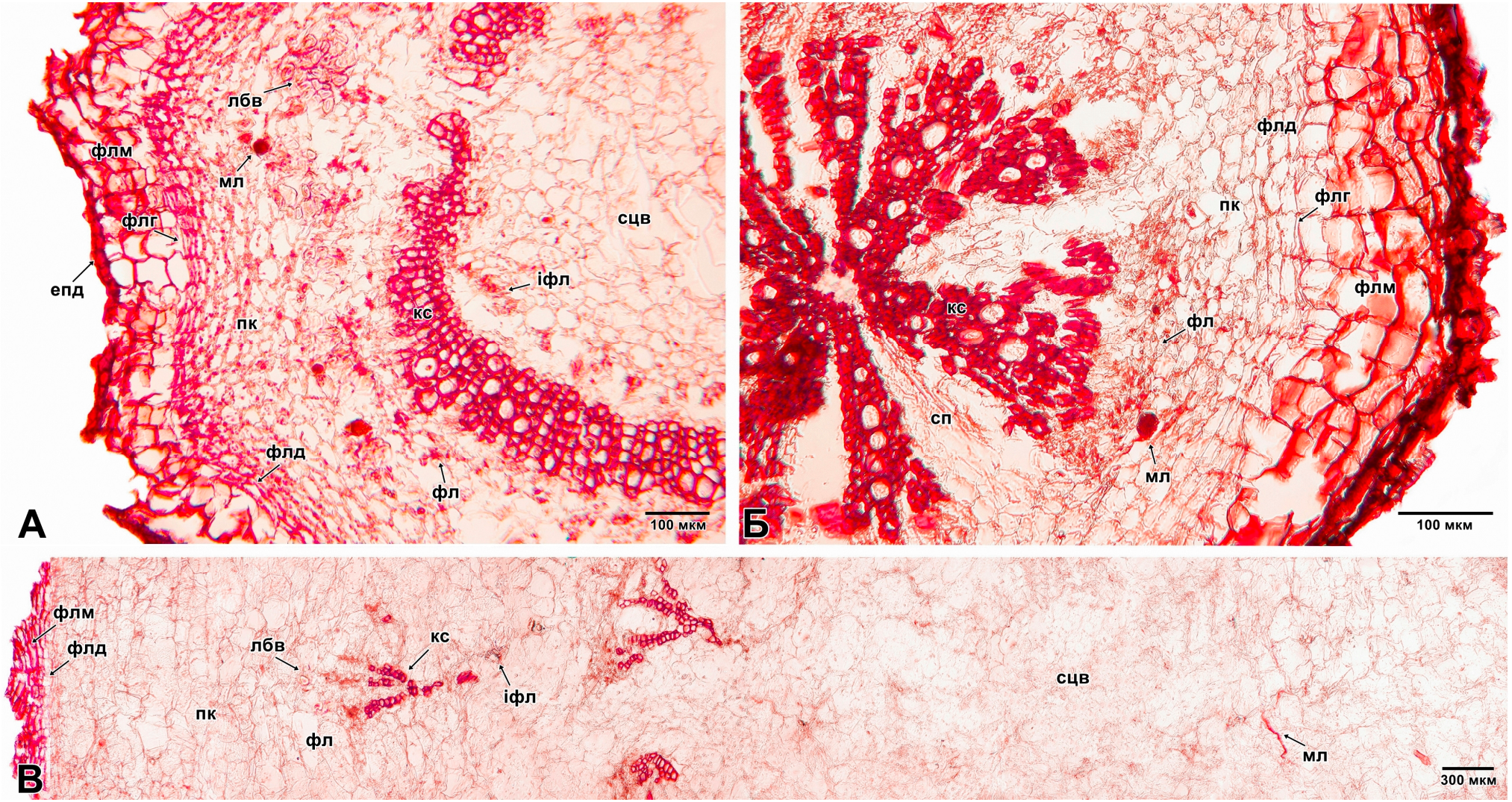

Рис. 5.2.5. Анатомічна будова іматурних рослин *Petopentia natalensis*: **А** – верхня частина стебла (ВЧС), **Б** – головний корінь, **В** – базальна частина стебла (БЧС).

флоема розвивається менш інтенсивно і збільшується приблизно утричі у порівнянні з ювенільними особинами (рис. 5.2.6). Зони інтраксилярної флоеми та луб'яних волокон в іматурних рослин за морфометричними параметрами майже не відрізняються від ювенільних представників. Також не зазнає особливих змін і пучковий камбій. Особливо активно розвивається серцевина, діаметр якої більше ніж у двадцять разів перевищує діаметр серцевини ювенільних рослин (рис. 5.2.6). Клітини серцевини ізодіаметричні, тонкостінні дещо більші за розміром у порівнянні з попередніми замірами. У товщі серцевини також трапляються провідні пучки додаткових коренів 317,45 ± 96,13 мкм у діаметрі, які активно розвиваються з нижньої частини БЧС, а також окремі трахеальні елементи ксилеми. Варто відзначити, що усю її товщу від периферії до центру пронизують нечленисті молочники, діаметр яких також збільшується у порівнянні з ювенільними рослинами (рис. 5.2.5. В, див. Дод. Б. 3, Б. 4) [2].

Коренева система в іматурних рослин *P. natalensis* досить активно розвивається, та характеризується утворенням великої кількості бічних корінців 32,74 ± 19,26 мм завдовжки та 0,82 ± 0,39 мм у діаметрі. Довжина головного кореня збільшується приблизно у чотири рази, а діаметр удвічі у порівнянні з ювенільними рослинами (рис. 5.2.1. В, 5.2.4, табл. 5.2.1). На поперечному зрізі середньої частини головного кореня спостерігається його вторинна будова. Перидерма представлена 3-4 шаровою фелемою, що складається з кубічних чи циліндричних клітин з потовщеними лігніфікованими стінками. Клітини фелодерми також розміщуються в 3-4 шари, вони тонкостінні та досить сплющені. Фелоген одношаровий, його клітини тонкостінні та морфологічно подібні до клітин фелодерми (рис. 5.2.5. Б, див. Дод. Б. 3, Б. 4). Паренхіма кори розвинена слабко і представлена 5-6 шарами тонкостінних ізодіаметричних клітин, серед яких ближче до центрального циліндра трапляються поодинокі нечленисті молочники.

Розвиток провідних тканин достатньо інтенсивний, особливо потовщується ксилема, яка утворює поліархну зірку (рис. 5.2.6). Її трахеальні елементи утворюють довгі радіальні тяжі з вкрапленнями елементів метаксилеми, що відрізняються більшим діаметром та лігніфікацією стінок. Флоема розвинена менш

інтенсивно у порівнянні з ксилемою, а розміщення її первинних та вторинних елементів важко детермінувати (рис. 5.2.6). Серцевина кореня в іматурних рослин майже не змінюється з ювенільного періоду, утворюються лише помітні серцевинні промені, що складаються з тонкостінних паренхімних клітин (рис. 5.2.5. Б, див. Дод. Б. 3, Б. 4) [2].

Підсумовуючи дані цього дослідження можна стверджувати, що на етапі проростків рослини *P. natalensis* не характеризуються помітними сукулентними властивостями та, судячи з літературних джерел, морфологічно схожі на більшість проростків мезофітних представників родини *Apocynaceae*. Лише за 20-22 діб вегетації у проростків цього виду починає поступово збільшуватися гіпокотиль. Варто відзначити, що його розростання характеризується своєю нерівномірністю, внаслідок чого в ювенільних представників формується БЧС веретеноподібної форми. Це зумовлено тим, що верхня половина першого гіпокотилярного міжвузля, що межує з сім'ядолями, менш потовщена ніж його друга половина, межуюча з головним коренем (рис. 5.2.1. А, табл. 5.2.1, 5.2.4).

Паралельно з формуванням БЧС в ювенільних рослин, починаючи з другого міжвузля (епікотиль), утворюється верхня тонка ліаноподібна частина стебла, що несе на собі несукулентні листки та анатомо-морфологічно дуже відрізняється від базальної частини. Головний корінь також не характеризується сукулентними властивостями та починає галузитися (рис. 5.2.1. А, 5.2.3, табл. 5.2.1, 5.2.4). Первинне потовщення БЧС відбувається за медулярно-кортикальним типом, тобто внаслідок розростання серцевини та паренхіми кори, при цьому як у головному корені, так і у верхній частині ліаноподібного стебла ці тканини майже не розвиваються (рис. 5.2.6). Особливої уваги варті провідні тканини, оскільки мають різний характер закладки та розвитку в різних частинах ювенільних рослин.

В БЧС вони представлені біколатеральними судинно-волокнистими пучками, що розміщуються впорядковано по колу, приблизно на однаковій відстані один від одного. При цьому в ліаноподібній частині стебла провідні тканини представлені суцільними кільцями ксилеми та флоеми (рис. 5.2.3. А-В, 5.2.5. А-В). Спостерігається також утворення механічної тканини, представленої кільцем

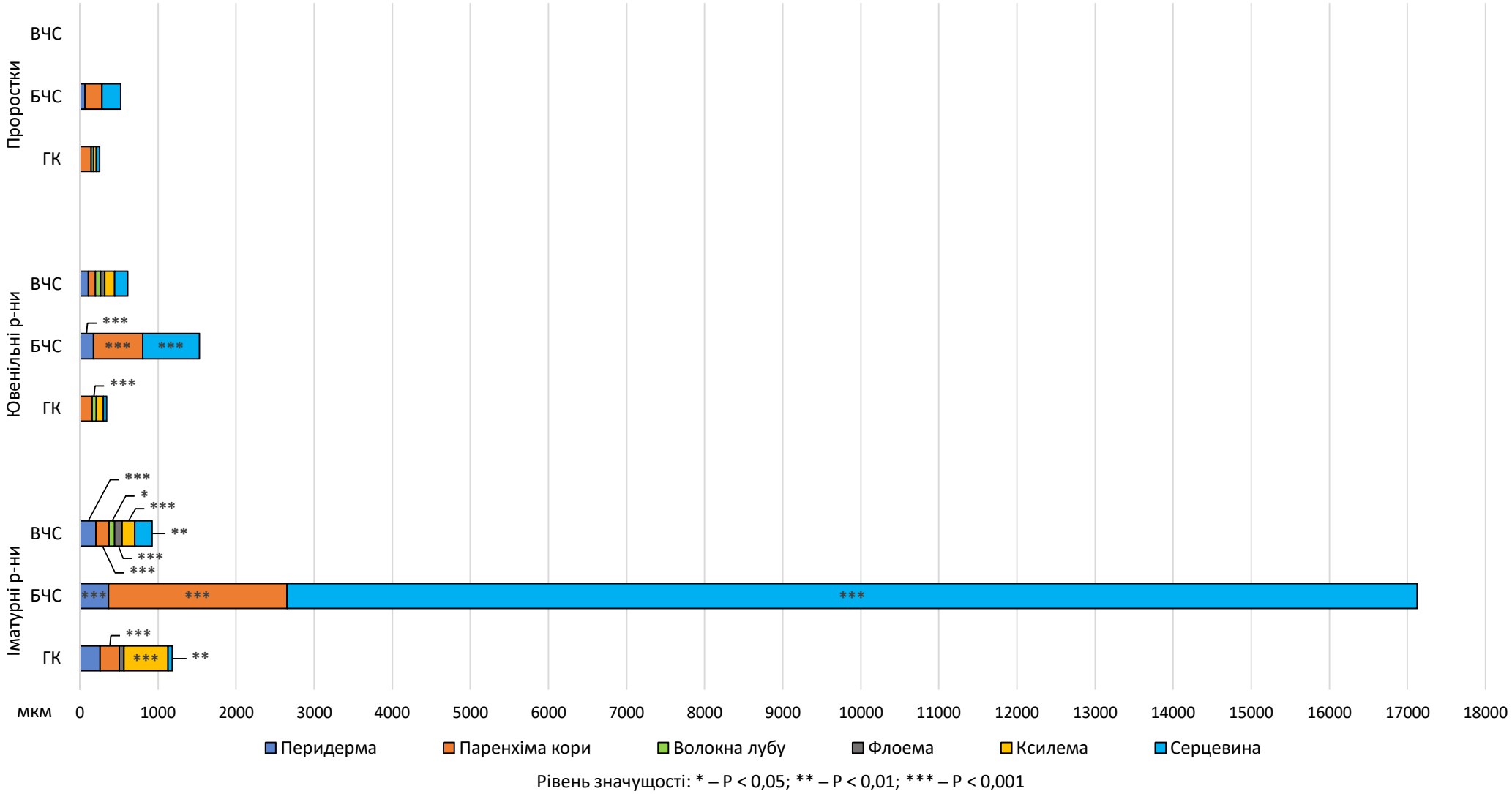

Рис. 5.2.6. Динаміка розвитку тканин *Petopentia natalensis*, що безпосередньо впливають на потовщення органів різних вікових станів прегенеративного періоду онтогенезу.

луб’яних волокон, що, ймовірно, утворилися з елементів флоеми. Подібні волокна також трапляються і в БЧС, але представлені не суцільним кільцем, а окремими групами (рис. 5.2.5. А-В). Виявлене утворення зон інтраксилярної флоеми в ліаноподібній і базальній частинах стебла є характерною особливістю представників родини *Apocynaceae* [2, 18].

У головному корені ювенільних рослин значні вторинні потовщення не відбуваються та зберігається його первинна будова. Слід зауважити, що у рослин *P. natalensis* уже на ювенільному етапі розвитку формується вторинна покривна тканина (перидерма) (рис. 5.2.5. А-В), що у порівнянні з літературними відомостями є нетиповим явищем, оскільки її утворення у більшості представників родини *Apocynaceae* починається набагато пізніше [58, 59, 74].

В іматурних представників *P. natalensis* й надалі спостерігається значне первинне потовщення БЧС, яка набуває грушоподібної форми та чітко детермінується у порівнянні з іншими частинами рослин (рис. 5.2.6). При цьому незначне збільшення діаметру як головного кореня, так і ліаноподібного стебла у порівнянні з ювенільними рослинами відбувається шляхом розростання ксилеми (рис. 5.2.6).

Відтак базальна розширена частина стебла в іматурних рослин *P. natalensis* представлена виключно першим міжвузлям або гіпокотилем. На цьому віковому стані в БЧС рослин *P. natalensis* спостерігається атипове розміщення провідних елементів, що зберігають свою пучкову структуру на відміну від верхньої частини стебла та головного кореня. При цьому чітко виявлене функціонування лише пучкового камбію, що зумовлено збільшенням площі окремих складових пучків на поперечних зрізах. У свою чергу, функціонування міжпучкового камбію відбувається нерівномірно, або можливо взагалі відсутнє, що призводить до більш чи менш хаотичного розміщення судинно-волокнистих пучків у товщі клітин паренхіми кори та серцевини (рис. 5.2.5. В). Також спостерігається потовщення перидерми, яка, окрім БЧС, вкриває ліаноподібне стебло та головний корінь (рис. 5.2.6). Останній, у свою чергу, не характеризується сукулентними властивостями. Головний корінь активно росте у довжину та заглиблюється в глиб

ґрунту, міцно фіксуючи рослину та водночас утворює розгалужену систему поверхневих бічних корінців. При цьому також характерне утворення великої кількості додаткових корінців підземної частини БЧС (рис. 5.2.1. В). Особливої уваги заслуговує також ліаноподібна частина стебла, яка у іматурних рослин представлена багаторічною здерев'янілою частиною та однорічною частиною (рис. 5.2.1. В), що притаманно напівдеревним рослинам [11, 12].

Утворення видільних тканин у вигляді нечленистих молочників на етапі проростків та їхній подальший розвиток в ювенільних та іматурних рослин є характерною особливістю рослин родини *Apocynaceae* [18, 58, 59, 74]. Це пояснює те, що у представників *P. natalensis* при пошкодженні активно виділяється липкий молочний сік або латекс, подібно каучуконосним рослинам (*Hevea* Aubl., *Taraxacum kok-saghyz* L. E. Rodin, *Ficus elastica* Roxb. ex Hornem. та ін.) [15, 16, 18].

5.3. Морфогенез рослин *Fockea edulis*

Проростки. Проростання насінин *F. edulis* відбувається на 8-9 день після посіву, а від насінних покривів проростки звільняються на 11-13 день. Сім'ядолі округлої віялоподібної форми, темнувато-зеленого кольору, гіпостоматичні, без виражених сукулентних ознак (рис. 5.3.1. А, табл. 5.3.1).

Гіпокотиль потовщений, циліндричної форми, досить чітко виділяється у порівнянні з іншими частинами проростка. Його поверхня гладка, такого ж кольору як і сім'ядолі (рис. 5.3.1. А, табл. 5.3.1).

На поперечному зрізі його середньої частини видно одношарову епідерму, представлену кубічними, або злегка циліндричними клітинами з дещо потовщеними стінками. Під епідермою знаходиться значно товща, у порівнянні з іншими тканинами, паренхіма кори, що складається з 13-17 шарів тонкостінних ізодіаметричних клітин, у протопластах яких трапляються крохмальні зерна 0,03 ± 0,02 мкм у діаметрі. Варто відзначити, що виявлені гранули крохмалю будуть зустрічатись майже у всіх клітанах паренхіми кори та серцевини і в наступних досліджених представників *F. edulis* (рис. 5.3.2. А, див. Дод. Б. 5, Б. 6).

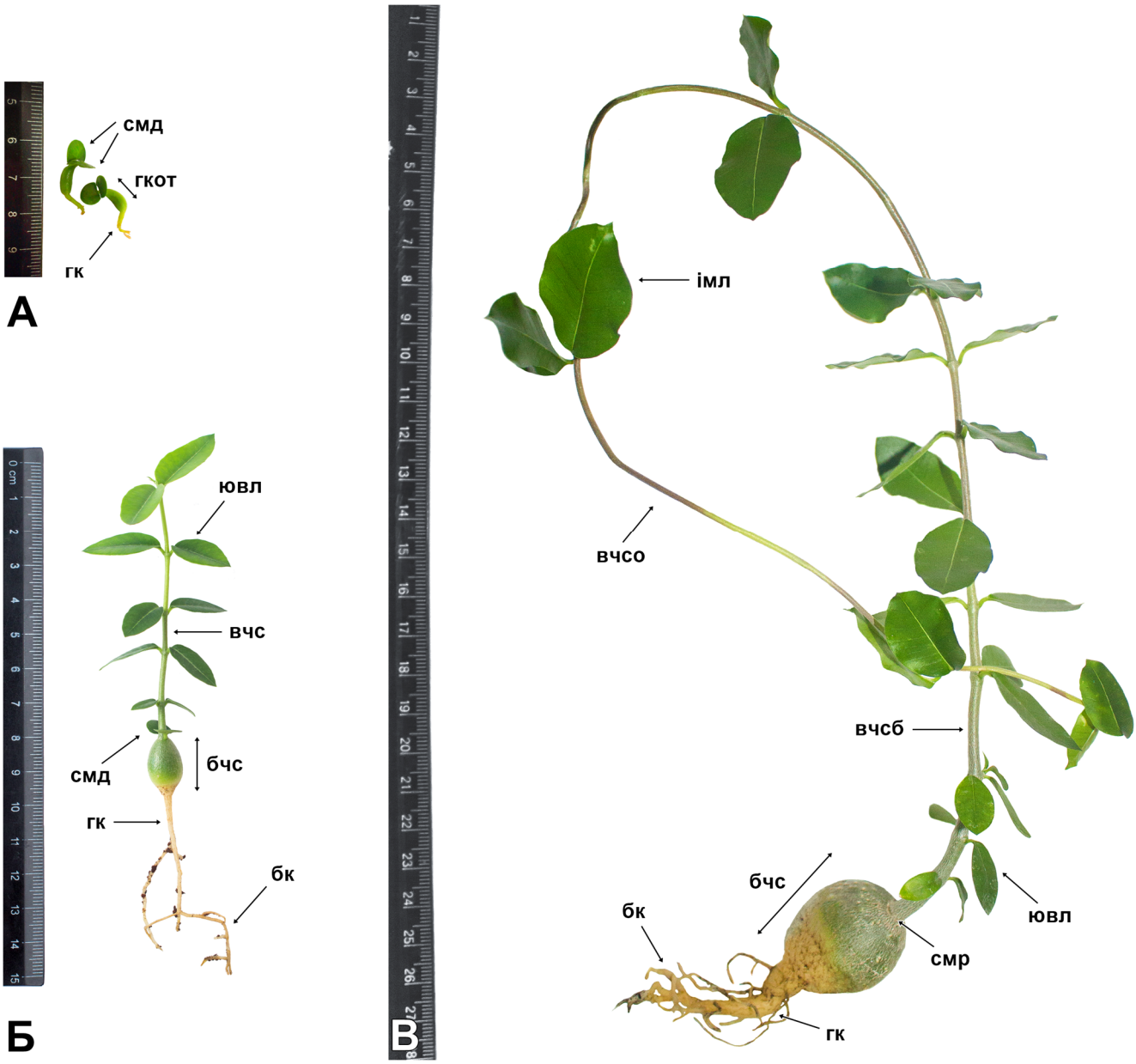

Рис. 5.3.1. Загальний вигляд рослин *Fockea edulis* різних вікових станів прегенеративного періоду онтогенезу: **А** – проросток, **Б** – ювенільна рослина, **В** – іматурна рослина.

Також, слід зауважити, що в протопластах паренхімних клітин, котрі безпосередньо межують з епідермою, наявні хлоропласти. У товщі клітин паренхіми кори, що прилягають до судинних пучків трапляються нечленисті молочники. У проростків *F. edulis* налічується від 17 до 20 судинних пучків колатерального типу. На зрізі особливо помітні зони ксилеми, трахеальні елементи якої розміщуються в тангенціальному положенні. Зони флоеми менш розвинені та

розміщуються безпосередньо над первинною ксилемою. Камбій пучкового типу на поперечних зрізах має вигляд дрібних округлих тонкостінних клітин. Серцевина також досить розвинена, але не у такій мірі, як паренхіма кори, представлена вакуолізованими, тонкостінними, ізодіаметричними клітинами. У товщі серцевини ближче до судинних пучків також спостерігається наявність поодиноких нечленистих молочників. (рис. 5.3.2. А, див. Дод. Б. 5, Б. 6).

Головний корінь *F. edulis* на етапі проростку менш розвинений у порівнянні з гіпокотилем, жовтуватого кольору. Його поверхня вкрита невеликими конічними утвореннями, що свідчить про появу бічних корінців (рис. 5.3.1. А, табл. 5.3.1).

На поперечному зрізі головного кореня спостерігається досить помітний шар епіблеми, що складається з радіально розміщених циліндричних клітин із поодинокими кореневими волосками 43,15 ± 5,87 мкм завдовжки. Екзодерма складається з одного шару кубічних або округлих клітин зі слабко лігніфікованими стінками. Глибше розміщується 6-8 шарів тонкостінних ізоіаметричних клітин паренхіми кори, серед яких спостерігаються поодинокі молочники. Шар ендодерми слабко детермінуються (рис. 5.3.2. Б, див. Дод. Б. 5, Б. 6). Провідна система представлена 6-7 тангенціально розміщеними судинними пучками, які розташовуються досить близько один біля одного. Досить чітко виражені трахеальні елементи ксилеми, що згруповані тангенціально по 4-6 штук, над якими спостерігаються менш виражені зони флоеми. Зона перициклу, на поперечних зрізах, складається з 1-2 шарів невеликих тонкостінних та округлих клітин (рис. 5.3.2. Б, див. Дод. Б. 5, Б. 6).

Ювенільні рослини. Протягом шести тижнів вегетації проростки *F. edulis* формують ознаки ювенільних рослин, утворюється пагін, представлений 6-7 вузлами з паралельним розташуванням листків (рис. 5.3.1. Б). Не враховуючи сім’ядолі, усього на ювенільних представниках *F. edulis* нараховується близько десяти гіпостоматичних листків без виражених сукулентних ознак, трав’янисто-зеленого кольору з адаксіального боку та світло-зеленого кольору з абаксіального боку. Листкові пластинки еліптичної форми з суцільним краєм та пірчастим жилкуванням, розміщуються на укорочених черешках 1,32 ± 0,28 мм завдовжки та

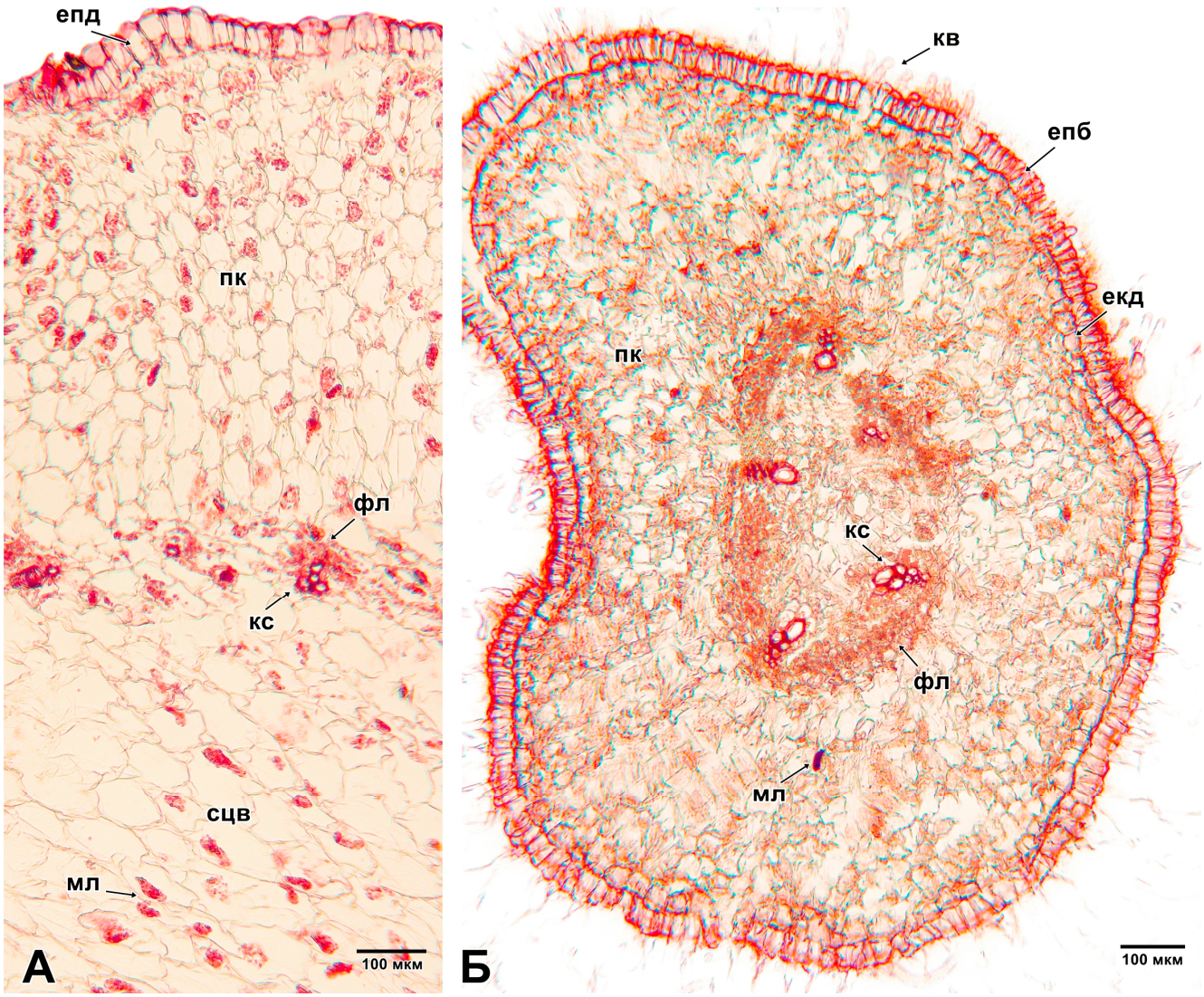

Рис. 5.3.2. Анатомічна будова проростків *Fockea edulis*: **А** – гіпокотиль, **Б** – головний корінь.

0,75 ± 0,11 мм у діаметрі (рис. 5.3.1. Б, табл. 5.3.1). Стебло ювенільних представників *F. edulis* морфологічно неоднорідне, його умовно можна поділити на верхню (апікальну) тонку, несукулентну частину, що складається з 5-6 міжвузлів, та потовщену (базальну частину), що характеризується сукулентними властивостями та представлена першим гіпокотилярним міжвузлям (рис. 5.3.1. Б).

Верхня тонка частина стебла (ВЧС) починається одразу після сім'ядоль, вона представлена 5-6 вузлами, ліаноподібна, ортотропна, округла в поперечнику, трав'яна. Середня довжина міжвузлів складає 12,09 ± 5,48 мм. Поверхня верхньої частини стебла світло-зеленого кольору злегка шорстка (рис. 5.3.1. Б, рис. 5.3.4,

табл. 5.3.1). На поперечному зрізі спостерігається початок утворення вторинного потовщення стебла. Шар епідерми, представлений кубічними клітинами з потовщеними стінками, деякі з них несуть прості, одноклітинні криючі трихоми 19,53 ± 3,64 мкм завдовжки. Під епідермальним шаром спостерігається перидерма, що складається з одного шару кубічних клітин фелеми з лігніфікованими клітинними стінками, одношарового фелогену, тонкостінні клітини якого тангенціально сплюснуті, та одного шару циліндричних тонкостінних клітин фелодерми з наявними хлоропластами (рис. 5.3.3. А, див. Дод. Б. 5, Б. 6). Паренхіма кори складається приблизно з 5-6 шарів тонкостінних ізодіаметричних клітин, у товщі яких розкидані поодинокі нечленисті молочники. Слід зауважити, що в протопластах клітин паренхіми кори, що межують з фелодермою також спостерігається наявність хлоропластів. Чітко виражені лігніфіковані судини ксилеми розміщуються радіальними тяжами по 3-5 штук, об'єднуючись майже в суцільне кільце. Камбіальна зона представлена 1-2 шарами невеликих округлих тонкостінних клітин, над якими майже суцільним кільцем розміщується тонкий шар флоеми. Над нею достатньо товстим шаром спостерігаються пучки луб'яних волокон, які мають дуже потовщені склерифіковані стінки та утворилися, ймовірно, з елементів флоеми. Варто також відзначити наявність інтраксилярної флоеми, що представлена окремими тангенціально розміщеними зонами провідних елементів. Серцевина розвинена слабко і представлена невеликими округлими, тонкостінними клітинами серед яких, у великій кількості, хаотично розміщені нечленисті молочники (рис. 5.3.3. А, див. Дод. Б. 5, Б. 6).

Потовщена ***базальна частина стебла*** (БЧС) ювенільних рослин *F. edulis*, що утворилася шляхом розростання гіпокотиля округлої або яйцеподібної форми. ЇЇ поверхня буро-зеленого кольору, шорстка (рис. 5.3.1. Б, табл. 5.3.1). Довжина та діаметр БЧС у порівнянні з довжиною гіпокотиля проростків збільшується майже удвічі (рис. 5.3.4).

На поперечному зрізі спостерігається утворення вторинних покривів та майже повне злущення епідерми. Перидерма представлена трьома шарами кубічних чи злегка циліндричних клітин фелеми з тонкими та слабко

лігніфікованими стінками, а також 2-3 шарами дуже сплющених тонкостінних клітин фелеми. Фелоген слабко детермінується і виглядає як тонкий шар тангенціально сплющених тонкостінних клітин. У протопластах клітин фелеми, аналогічно верхній частині стебла, наявні хлоропласти. Також слід зауважити, що товщина перидерми БЧС утричі більша у порівнянні з її верхньою частиною, що зумовлено не тільки більшою кількістю клітинних шарів, а й збільшенням розміру самих клітин (рис. 5.3.3. В, див. Дод. Б. 5, Б. 6).

Таблиця 5.3.1

Морфометричні показники рослин *Fockea edulis* різних вікових станів прегенеративного періоду онтогенезу ($M \pm m$)

Органи		Проростки	Ювенільні рослини	Іматурні рослини
Сім'ядолі / листки	l (мм)	5,42 ± 0,94	**11,34 ± 2,63*** **	**38,27 ± 4,34*** **
	b (мм)	5,13 ± 0,65	**6,71 ± 0,85*** **	**24,86 ± 2,53*** **
	s (мм)	0,24 ± 0,17	0,27 ± 0,14	**0,45 ± 0,18***
Стебло	l (мм)	00	52,42 ± 13,51	**546,73 ± 181,42*** **
	d (мкм)	00	1,52 ± 0,27	**2,33 ± 0,79***
Гіпокотиль / БЧС#	l (мм)	9,84 ± 1,75	**16,51 ± 3,14*** **	**29,18 ± 6,87*** **
	d (мм)	3,72 ± 0,46	**7,87 ± 1,35*** **	**30,26 ± 5,33*** **
Головний корінь	l (мм)	7,35± 1,18	**34,12 ± 11,73*** **	**52,32 ± 19,46*** **
	d (мм)	1,13 ± 0,21	**1,37 ± 0,54***	**11,94 ± 6,25*** **

Примітки:
1. ВЧС – верхня частина стебла в ювенільних та іматурних рослин.
2. БЧС – базальна частина стебла в ювенільних та іматурних рослин.
3. Рівень значущості: * $-P < 0,05$; ** $-P < 0,01$; *** $-P < 0,001$.
4. Достовірні значення виділені напівжирним шрифтом.
5. s – товщина, l – довжина, d – діаметр, згідно з міжнародною системою одиниць СІ.
6. 00 – заміри не проводилися через відсутність даної складової.

Паренхіма кори потовщується і складається з 10-12 шарів великих, ізодіаметричних тонкостінних клітин, серед яких трапляються поодинокі нечленисті молочники. В клітинах зовнішніх шарів паренхіми кори наявні хлоропласти. У БЧС провідна система представлена такою ж кількістю судинних пучків, що і в гіпокотилях проростків, але внаслідок збільшення кількості паренхімних клітин, вони розміщуються на значно більшій відстані один від

одного, займаючи радіальне положення (рис. 5.3.2. А, 5.3.3. В). Слід відзначити незначне збільшення площі судинних пучків за рахунок збільшення кількості та трахеальних елементів ксилеми, що мають більші розміри у порівнянні з проростками (рис. 5.3.2. А, 5.3.3. В, табл. Б.5, Б.6). У СВП флоема представлена невеликими зонами над якими знаходяться поодинокі луб'яні волокна. Також в судинних пучках виявлено утворення зон інтраксилярної флоеми, площа яких значно більша у порівнянні з ВЧС. Серцевина значно розвивається, при цьому збільшується не тільки кількість клітин серцевини, а і їхній розмір (рис. 5.3.3. В, див. Дод. Б. 5, Б. 6). У порівнянні з гіпокотилями проростків, діаметр серцевини БЧС ювенільних рослин збільшується приблизно удвічі (рис. 5.3.6, див. Дод. Б. 5). Як і в паренхімі кори, так і в серцевині спостерігаються поодинокі молочники.

Коренева система ювенільних рослин *F. edulis* у порівнянні з проростками, помітно розвивається та галузиться. При незначному збільшенні діаметру головного кореня, його довжина збільшується більше, ніж у п'ять разів (рис. 5.3.4). Також додатково розвивається від 3 до 5 бічних корінців 18,52 ± 10,17 мм завдовжки та 1,36 ± 0,32 мм у діаметрі. На анатомічному рівні спостерігаються незначні зміни (рис. 5.3.1. Б, табл. 5.3.1). Епіблема втрачає свою функціональну придатність та починає злущуватись. Морфометричні параметри екзодерми майже не змінюються (див. Дод. Б. 5, Б. 6). Товщина паренхіми кори кореня збільшується приблизно удвічі у порівнянні з проростками та представлена 7-9 шарами ізодіаметричних чи злегка тангенціально сплющених тонкостінних клітин (рис. 5.3.3. Б, 5.3.6). Серед клітин паренхіми кори наявні численні молочники. У порівнянні з проростками, збільшується кількість трахеальних елементів ксилеми, при цьому товщина флоеми майже не змінюється (рис. 5.3.6). Камбій слабко детермінується, ендодерма з потовщеними антиклинальними стінками. (рис. 5.3.3. Б, див. Дод. Б. 5, Б. 6).

Іматурні рослини. За наступні одинадцять місяців вегетації представники *F. edulis* набувають рис дорослих вегетативних рослин та досягають іматурного вікового стану. У порівнянні з ювенільними рослинами *F. edulis* в іматурних представників достатньо помітно розвиваються усі вегетативні органи,

формуються утричі більші за розміром листки, які морфологічно не відрізняються від листків ювенільних рослин та розміщуються на вкорочених черешках 3,55 ± 0,61 мм завдовжки, 1,38 ± 0,26 мм у діаметрі. Також майже удвічі збільшується товщина листків (рис. 5.3.1. В, табл. 5.3.1).

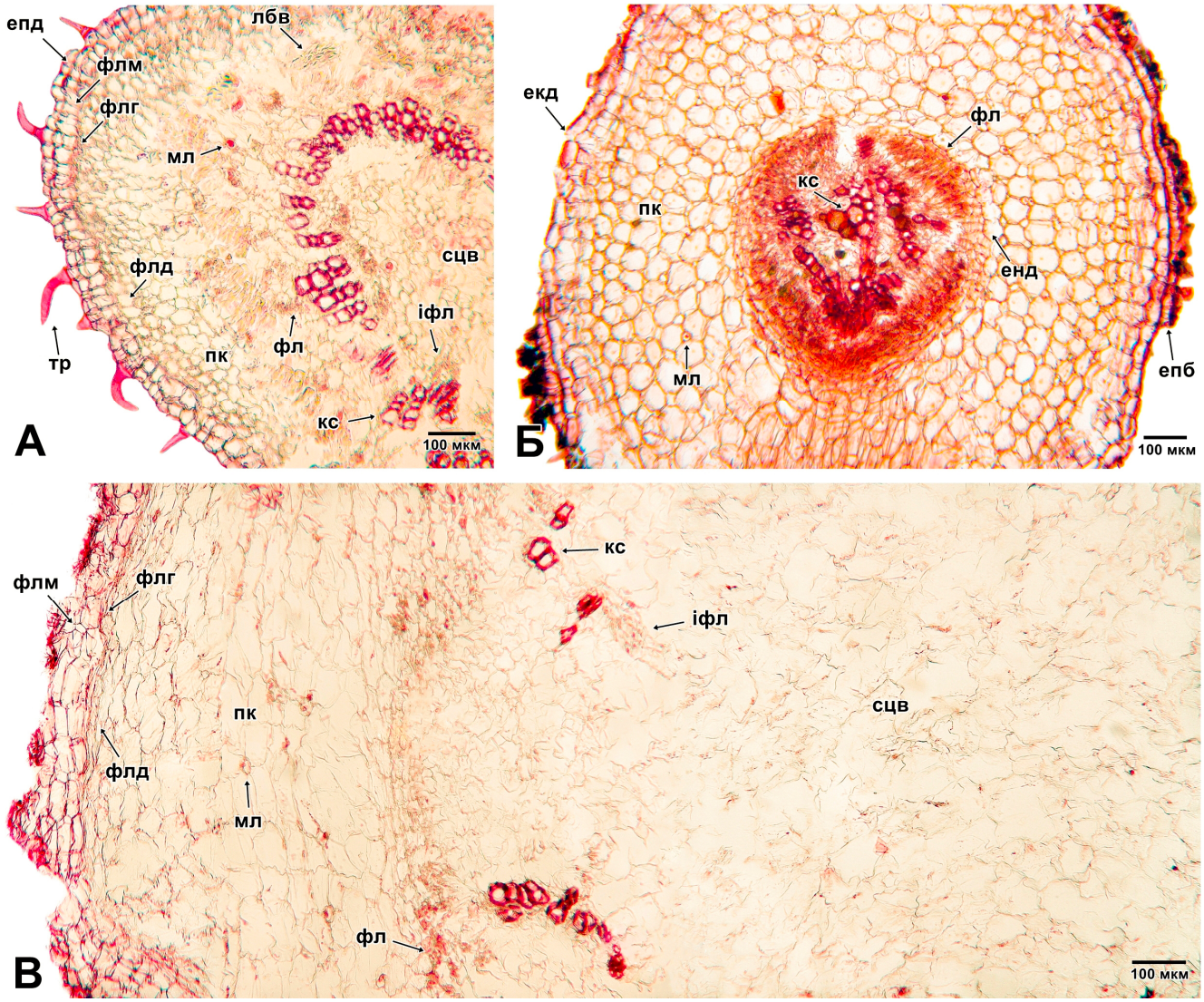

Рис. 5.3.3. Анатомічна будова ювенільних рослин *Fockea edulis*: **А** – верхня частина стебла (ВЧС), **Б** – головний корінь, **В** – базальна частина стебла (БЧС).

Довжина ***верхньої частини стебла*** (ВЧС) збільшується більше ніж у десять разів, при цьому діаметр – лише удвічі у порівнянні з ювенільними рослинами (рис. 5.3.4). Це призводить до того, що положення ВЧС змінюється з ортотропного на плагіотропне, а також вона набуває ліаноподібної форми. До того ж приблизно

удвічі збільшується відстань між вузлами, що складає 31,16 ± 8,07 мм. Поверхня усієї верхньої частини стебла має зелений колір, більш стара її ортотропна частина, що представлена першими 6-7 міжвузлями, характеризується частковим здерев'янінням та збільшенням пружності (рис. 5.3.1. В, табл. 5.3.1). При цьому наступні міжвузля менш потовщені, але мають більшу довжину (58,33 ± 18,44 мм), формуючи трав'яну та в'юнку частину стебла, що характеризується фототропізмом і шляхом кругової нутації активно тягнеться в гору, обвиваючи різні предмети. При закінченні вегетаційного циклу здерев'яніла частина ВЧС збільшується на одне міжвузля, а інша трав'яна частина – відмирає (рис. 5.3.1. В, табл. 5.3.1). Це вказує на те, що в іматурних рослин *F. edulis* ВЧС представлена поступово наростаючою, багаторічною здерев'янілою частиною та однорічною трав'яною, що регенерує на початку кожного вегетаційного циклу. Слід зазначити, що здерев'яніла ВЧС іматурних рослин *F. edulis* починає галузитися, формуючи з другого чи третього вузла від 1 до 2 додаткових пагони 49,78 ± 32,18 мм завдовжки та 1,14 ± 0,35 мм у діаметрі, які мають аналогічну анатомо-морфологічну будову (рис. 5.3.1. В, табл. 5.3.1).

На поперечному зрізі здерев'янілої ВЧС спостерігається поступове злущення епідермального шару. Товщина перидерми збільшується майже уп'ятеро у порівнянні з ювенільними рослинами (рис. 5.3.6). У більшій мірі це відбувається за рахунок фелеми, яка складається з 6-7 шарів більших за розміром циліндричних клітин з потовщеними лігніфікованими стінками. Зовнішні шари відмерлих клітин фелеми починають злущуватись та розтріскуватись. Фелодерма також багатошарова, але в деяких місцях достатньо важко детермінується, оскільки складається з дуже сплющених циліндричних тонкостінних клітин, у протопласті яких наявні хлоропласти. Фелоген одношаровий та має структуру подібну ювенільним рослинам (рис. 5.3.5. А, див. Дод. Б. 5, Б. 6). Паренхіма кори, що представлена дещо збільшеними тонкостінними ізодіаметричними клітинами, не зазнає особливих змін, її товщина майже не змінюється (рис. 5.3.6). Як і в ювенільних представників клітини паренхіми кори, що прилягають до фелодерми, мають хлоропласти, а в деяких клітинах, що прилягають до провідних тканин

наявні друзи оксалату кальцію. Також серед клітин паренхіми кори трапляються поодинокі молочники. Внаслідок активної роботи камбію помітно розвиваються провідні тканини. Особливих змін зазнає ксилема, товщина якої збільшується більше ніж у чотири рази у порівнянні з ювенільними рослинами (рис. 5.3.6). Її трахеальні елементи, діаметр яких також збільшується удвічі, розміщуються довгими радіальними тяжами, в яких трапляються поодинокі, значно масивніші, товстостінні судини метаксилеми (рис. 5.3.5. А, див. Дод. Б. 5, Б. 6). Приблизно удвічі потовщується флоема, над якою також потовщенішим суцільним кільцем згруповані склерифіковані луб'яні волокна. Окремі зони інтраксиляної флоеми об'єднуються в суцільне кільце, біля якого спостерігається утворення друз оксалату кальцію. Діаметр серцевини та розмір її клітин майже не змінюється, можна відмітити лише збільшення кількості та діаметру нечленистих молочників, що пронизують усю її товщу (рис. 5.3.6).

Базальна частина стебла (БЧС) в іматурних рослин *F. edulis* помітно розвивається та розростається, довжина збільшується приблизно удвічі, а діаметр більше, ніж у чотири рази у порівнянні з ювенільними рослинами (рис. 5.3.4, табл. 5.3.1). При цьому форма БЧС стає округлою або обернено-яйцеподібною. Її поверхня шорстка, зеленого-сірого кольору, що зумовлено потовщенням та розтріскуванням перидерми (рис. 5.3.1. В). Остання має таку ж будову, як і в іншій частині стебла, виключення складає лише фелема, товщина якої майже удвічі більша внаслідок більшого розміру циліндричних клітин та кількості їхніх шарів, що збільшується до 11-13 (рис. 5.3.6). Кількість шарів клітин фелодерми досить важко визначити, оскільки клітини тангенціально дуже сплющені та щільно розміщуються. Фелоген слабко детермінується, проте між фелемою та фелодермою помічено поодинокі скупчення друз оксалату кальцію 75,24 ± 14,19 мкм у діаметрі (рис. 5.3.5. В, див. Дод. Б. 5, Б. 6). Більше, ніж у чотири рази у порівнянні з ювенільними рослинами збільшується товщина паренхіма кори (рис. 5.3.6). Це зумовлено збільшенням кількості та розміру тонкостінних ізодіаметричних клітин. У клітинах паренхіми кори, що безпосередньо прилягають до фелодерми, наявні хлоропласти, а в деяких клітинах, що прилягають до флоеми, спостерігається

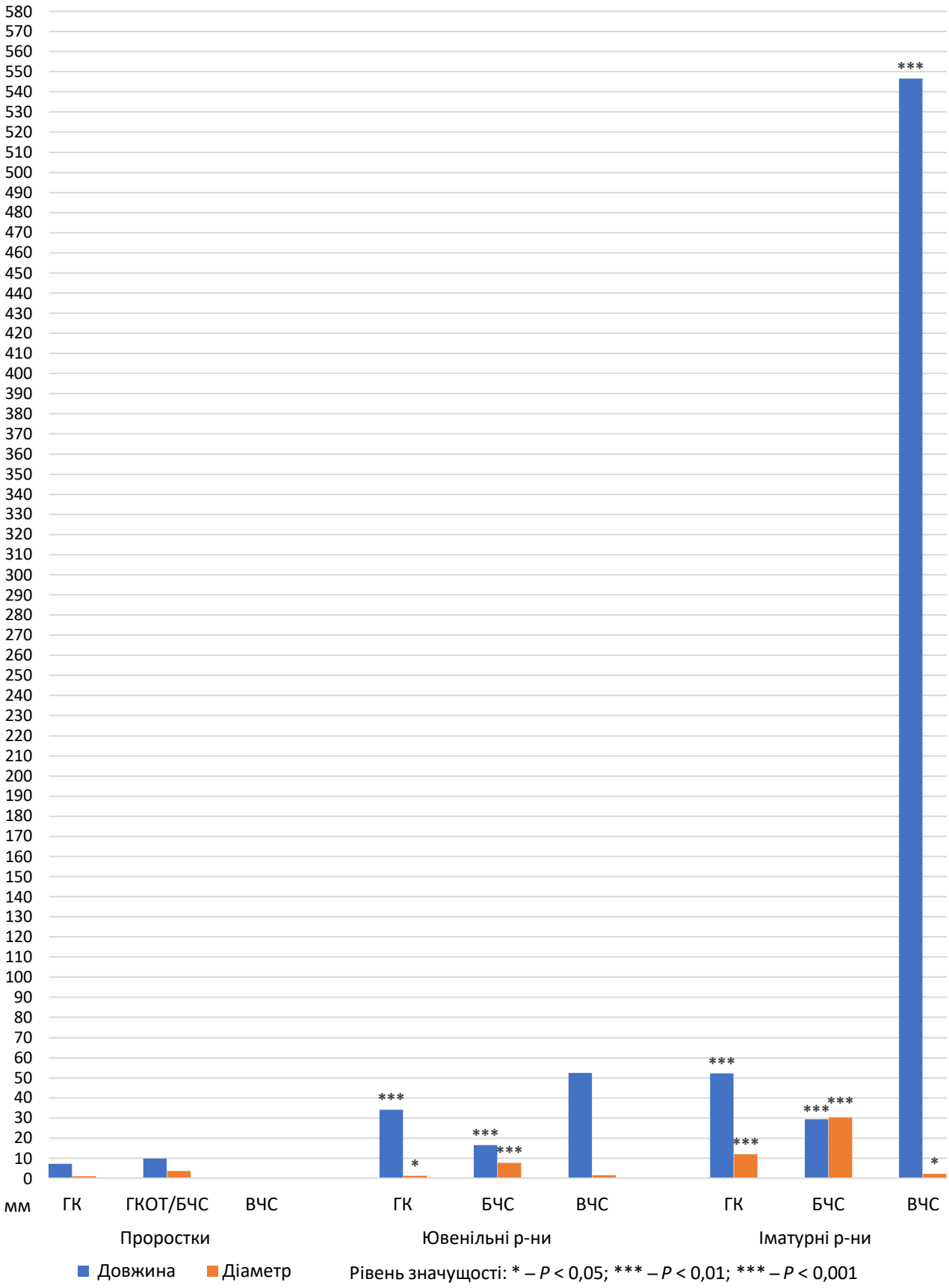

Рис. 5.3.4. Динаміка розвитку вегетативних органів *Fockea edulis* різних вікових станів прегенеративного періоду онтогенезу.

наявність округлих друз оксалату кальцію 63,76 ± 11,25 мкм (рис. 5.3.5. В, див. Дод. Б. 5, Б. 6). Провідні тканини базальної частини стебла мають аналогічну будову, що і в БЧС ювенільних представників, відмінність лише полягає у збільшенні кількості трахеальних елементів ксилеми в кожному з пучків до 10-15, а також помітного зміщення вглиб серцевини окремих її провідних елементів разом із зонами інтраксилярної флоеми, площа яких майже не змінюється у порівнянні з ювенільними особинами (рис. 5.3.5. В, див. Дод. Б. 5, Б. 6). Зони флоеми потовщуються майже утричі у порівнянні з ювенільними рослинами. Також над флоемою спостерігаються поодинокі луб'яні волокна. Камбіальна зона представлена декількома шарами тонкостінних округлих клітин. Найпомітніше потовщується серцевина, діаметр якої у порівнянні з ювенільними рослинами збільшується більше, ніж у десять разів (рис. 5.3.6). Разом з цим, спостерігається незначне збільшення серцевинних паренхімних клітин, вони тонкостінні, ізодіаметричні та дуже вакулізовані. Також, майже удвічі, збільшується діаметр молочників, що пронизують усю БЧС (рис. 5.3.5. В, див. Дод. Б. 5, Б. 6). Варто відзначити, що приблизно третина БЧС заглиблюється в ґрунт і утворює декілька додаткових корінців 8,36 ± 4,12 мм завдовжки та 0,91 ± 0,24 мм у діаметрі (рис. 5.3.1. В).

Коренева система в іматурних рослин помітно розвивається у порівнянні з ювенільними представниками (рис. 5.3.1. В). Особливої уваги заслуговує саме головний корінь, який характеризується значним десятикратним збільшенням діаметру, при тому, що його довжина збільшується лише 2-2,5 раза (рис. 5.3.4, табл. 5.3.1). Збільшення товщини кореня, особливо частини, що межує з БЧС, відбувається подібно утворенню коренеплоду редьки. Тобто потовщення відбувається шляхом паренхіматизації ксилеми, товщина якої у порівнянні з ксилемою головного кореня ювенільних особин збільшується приблизно у 25-30 разів (рис. 5.3.6, див. Дод. Б. 5, Б. 6). Слід зауважити, що основну масу так званої паренхіматизованої ксилеми складають тонкостінні ізодіаметричні паренхімні клітини 78,05 ± 21,72 мкм у діаметрі, а власне трахеальні елементи ксилеми розкидані невеликими групами по 3-5 штук серед товщі цих клітин (рис. 5.3.5. Б).

При цьому первинні трахеальні елементи ксилеми розміщуються майже в самому центрі головного кореня. Волокна лібриформу не виявлені. Флоема потовщується в незначній кількості у порівнянні з ювенільними рослинами і розміщується тонким кільцем. Внаслідок склерифікації елементів флоеми в товщі клітин паренхіми кори, що прилягає до центрального циліндра, спостерігаються поодинокі луб'яні волокна. Перидерма представлена 10-11 шаровою фелемою, що складається з циліндричних тангенціально сплющених клітин з потовщеними стінками, а також багатошаровою фелодермою, клітини якої дуже сильно сплющуються (рис. 5.3.5. Б, див. Дод. Б. 5, Б. 6). Фелоген складається з одного шару тонкостінних тангенціально сплющених клітин. Збільшується також товщина паренхіми кори, серед ізодіаметричних та тонкостінних клітин якої трапляються нечленисті молочники, а також друзи оксалату кальцію 54,82 ± 12,18 мкм у діаметрі. Попри потовщення ГК, коренева система ювенільних рослин *F. edulis* помітно галузиться за рахунок утворення від 8 до 16 бічних корінців 16,07 ± 8,14 мм завдовжки та 1,35 ± 0,39 мм у діаметрі (рис. 5.3.5. Б, див. Дод. Б. 5, Б. 6).

Аналізуючи дані цього дослідження можна стверджувати, що вже на етапі проростків у представників *F. edulis* спостерігається помітно розвинений циліндричний гіпокотиль, який досить активно розростається шляхом перинного потовщення (рис. 5.3.1. А, 5.3.2).

Вже в ювенільних рослин внаслідок цього утворюється досить розширена базальна частина стебла (БЧС) округлої чи яйцеподібної форми (рис. 5.3.3. В, 5.3.4). Разом з цим, галузиться головний корінь, а також, починаючи з другого епікотилярного міжвузля, формується досить тонка верхня ліаноподібна частина стебла, яка разом з листками не характеризується сукулентними властивостями (рис. 5.3.1). Первинне потовщення БЧС відбувається за медулярно-кортикальним типом, тобто шляхом активного розростання серцевини та паренхіми кори (рис. 5.3.6), при цьому як у головному корені, так і у верхній частині стебла, ці тканини майже не розвиваються. На цьому етапі починає утворюватися перидерма, яка активніше розвивається саме в БЧС (рис. 5.3.3).

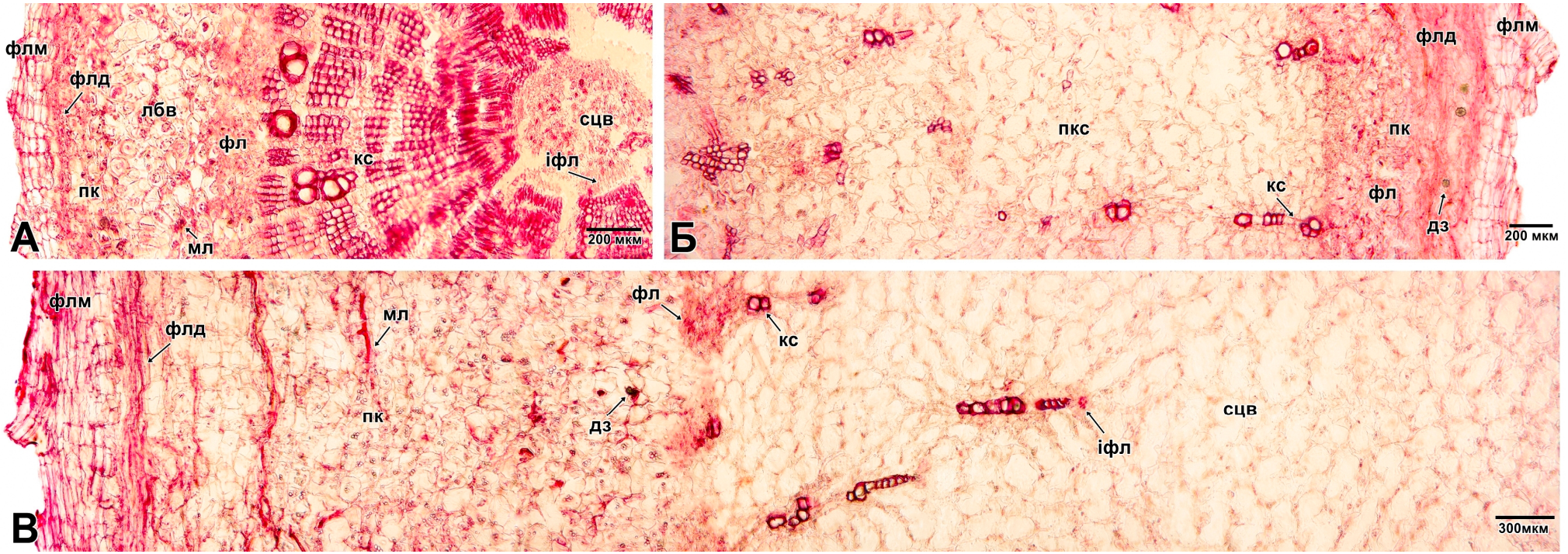

Рис. 5.3.5. Анатомічна будова іматурних рослин *Fockea edulis*: **А** – верхня частина стебла (ВЧС), **Б** – головний корінь, **В** – базальна частина стебла (БЧС).

Особливої уваги заслуговують провідні тканини, які мають різний характер закладки та розвитку в різних частинах ювенільних рослин. У БЧС вони представлені біколатеральними судинно-волокнистими пучками, що розкидані на великій відстані серед паренхімних клітин, в яких спостерігається незначне вторинне потовщення (рис. 5.3.3. В). У ліаноподібній верхній частині стебла та головному корені провідні тканини представлені суцільними кільцями провідних елементів ксилеми та флоеми. Особливо помітно у ВЧС починає утворюватися механічна тканина, яка представлена кільцем луб'яних волокон (рис. 5.3.3. А). Волокна також трапляються в БЧС, але представлені не суцільним кільцем, а розміщуються поодиноко чи невеликими групами (рис. 5.3.3. В). Утворення зон інтраксилярної флоеми в ліаноподібній і базальній частинах стебла, є характерною особливістю рослин цієї родини та, на нашу думку, мають камбіальне походження.

У іматурних представників *F. edulis* спостерігається подальше значне первинне потовщення БЧС (рис. 5.3.6), яка набуває округлої чи обернено-яйцеподібної форми та чітко детермінується у порівнянні з іншими частинами рослини. Її поверхня стає досить шорсткою внаслідок активного наростання та розтріскування коркового шару перидерми (рис. 5.3.1. В). Провідна система зберігає свій пучковий тип будови, при цьому формування трахеальних елементів у судинних пучках відбувається не дуже інтенсивно. Також помічено, що окремі елементи ксилеми та інтраксилярної флоеми заглиблюються в товщу серцевини, як в *A. obesum* (рис. 5.3.5. В). На нашу думку, це відбувається через активне розростання перимедулярної зони серцевини, клітини якої, ймовірно й відтісняють окремі провідні елементи з основного радіального поясу провідних пучків. У ВЧС вторинне потовщення хоч і не призводить до значного збільшення його діаметру (рис. 5.3.6), проте, внаслідок розростання ксилеми, частина ліаноподібного стебла помітно дерев'яніє, вкривається перидермою та стає багаторічною (рис. 5.3.5. А). Додатково з цим ВЧС починає галузитися, а також формується менш потовщена, трав'яна ліаноподібна частина стебла, яка в кінці вегетаційного циклу відмирає, що притаманно напівдеревним рослинам (рис. 5.3.1. В) [11, 12].

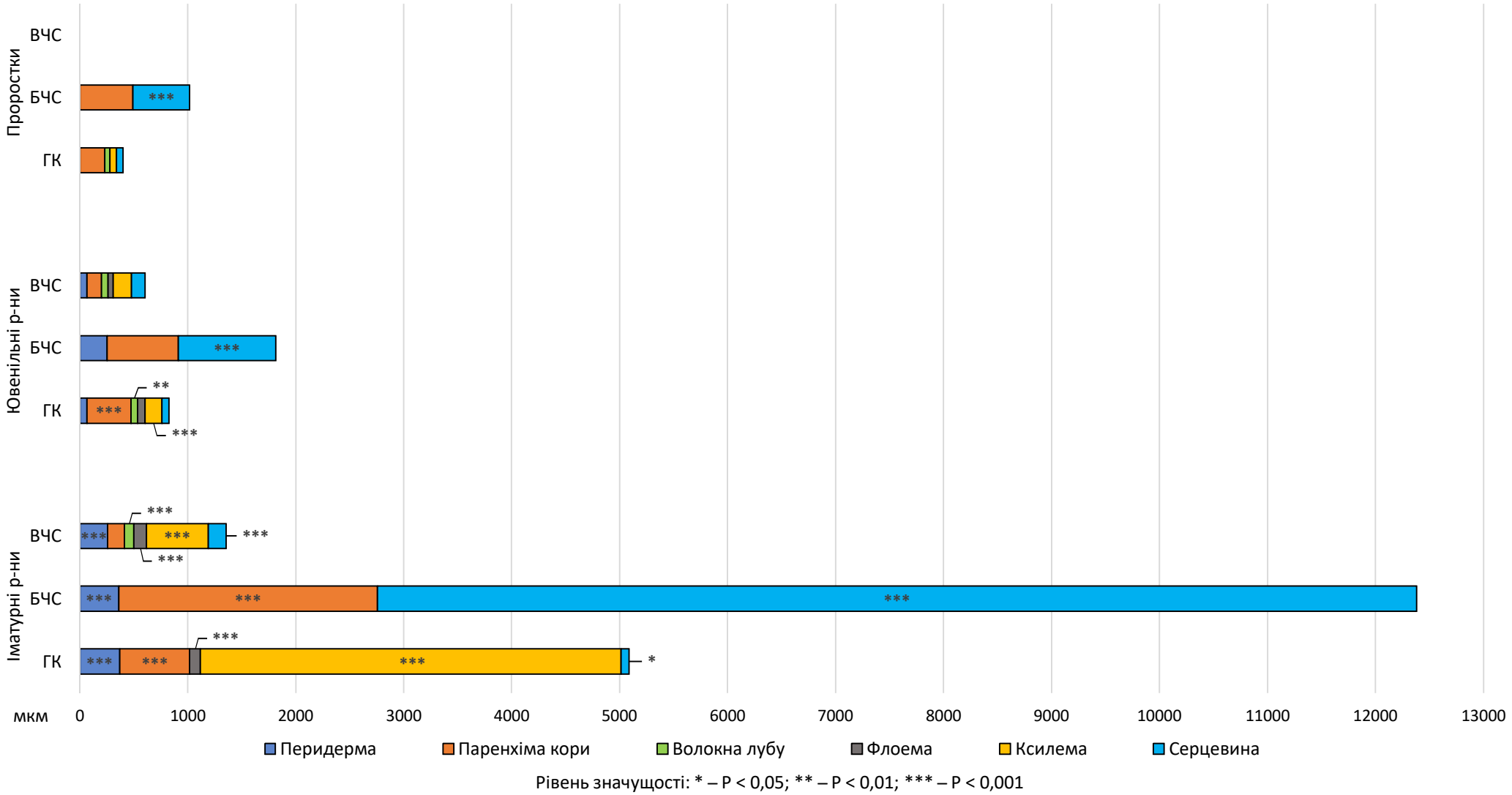

Рис. 5.3.6. Динаміка розвитку тканин *Fockea edulis*, що безпосередньо впливають на потовщення органів різних вікових станів прегенеративного періоду онтогенезу.

Внаслідок активного вторинного потовщення, що зумовлено розростанням паренхіматизованої ксилеми, утворюється товстий та соковитий редькоподібний корінь, який разом з потовщеною БЧС формує резервуар для накопичення води та поживних речовин (рис. 5.3.1. В, 5.3.6). Додаткову функцію транспортування води, наряду з головним коренем, виконують додаткові корінці, що утворюються з підземної частини БЧС (рис. 5.3.1. В).

Утворення видільних тканин у вигляді нечленистих молочників вже на етапі проростків та їхній подальший розвиток в ювенільних та іматурних рослин вказує на те, що представники *F. edulis* продукують молочний сік, або латекс. Відомо, що в природних місцях зростання саме за рахунок таких особливостей рослини цього виду використовуються в лікувальних та харчових цілях [19, 71].

Присутність хлоропластів у клітинах фелодерми та частково в клітинах зовнішніх шарів паренхіми кори дає змогу фотосинтезувати всій надземній частині стебла *F. edulis*. Це зумовлено тим, що представники цього виду є листопадними рослинами, тому в місцях їх природного поширення, протягом більшої частини року втрачають листки [16, 22].

5.4. Порівняння особливостей морфогенезу *Adenium obesum*, *Petopentia natalensis* та *Fockea edulis*

Розглядаючи ***проростки*** трьох досліджуваних рослин можна виявити одну головну особливість розвитку, яка притаманна цим видам – це активне розростання гіпокотиля, або першого міжвузля у порівнянні з іншими органами проростків. У представників *A. obesum* та *F. edulis* гіпокотиль починає активно розвиватися та потовщуватися одразу ж після проростання (рис. 5.1.1. А, 5.3.1. А). Це, на нашу думку, зумовлено особливостями будови зародків цих таксонів, які розглядались у попередньому розділі (рис. 4.1.1. Б, 4.3.1. Б). У проростків *P. natalensis* гіпокотиль одразу не відзначається помітним потовщенням, його активний розвиток починається пізніше, приблизно на другий тиждень після проростання (рис. 5.2.1. А). Форма гіпокотилів індивідуальна для кожного виду, проте їхній

розвиток відбувається шляхом первинного кортикального та медулярного потовщення стебла та в цілому має схожу анатомічну організацію (рис. 5.1.6, 5.2.6., 5.3.6, див. Дод. Б. 7). Виключення складають лише гіпокотилі проростків *A. obesum*, у яких починає утворюватися вторинна покривна тканина (перидерма), що, на нашу думку, зумовлено пристосуванням до більш жорстких умов існування в місцях їхнього природного поширення (рис. 5.4.1). Слід відзначити, що через наявність хлоропластів у поверхневих шарах клітин паренхіми кори та фелеми, гіпокотилі проростків виконують асиміляційну функцію разом з сім'ядолями. Форма та розмір останніх індивідуальні для кожного виду, проте морфологічно вони мають схожий тип будови та не характеризуючись сукулентними властивостями досить швидко відмирають (див. Дод. Б. 7). Коренева система має також аналогічний первинний тип будови, проте головні корені проростків *F. edulis* характеризуються ранньою алоризією, тобто утворенням додаткових корінців (рис. 5.2.1. А, див. Дод. Б. 7).

У ***ювенільному стані*** трьох досліджуваних таксонів, внаслідок активного первинного медулярно-кортикального потовщення першого гіпокотилярного міжвузля формується розширена, сукулентна, базальна частина стебла (БЧС). При цьому у представників *P. natalensis* та *F. edulis*, інша верхня частина стебла (ВЧС) є тонкою несукулентною ліаною (рис. 5.2.1. Б, 5.3.1. Б, див. Дод. Б. 8), у цей час як в *A. obesum* верхня частина стебла є досить соковитою або семісукулентною, що зумовлено первинним потовщенням, але набагато менш вираженим у порівнянні з БЧС (рис. 5.1.1. Б, див. Дод. Б. 8). Ювенільні листки досліджуваних таксонів за всіма ознаками, окрім розміру та форми, подібні сім'ядолям. Коренева система, алоризна, виражено стрижневого типу, активно розвивається та галузиться, проте не характеризується видозмінами (див. Дод. Б. 8).

На анатомічному рівні у представників *P. natalensis* та *F. edulis* спостерігається утворення перидерми (рис. 5.4.2), виключення складає лише будова головного кореня у представників *P. natalensis*, де зберігається первинна будова покривних тканин (рис. 5.3.3. Б).

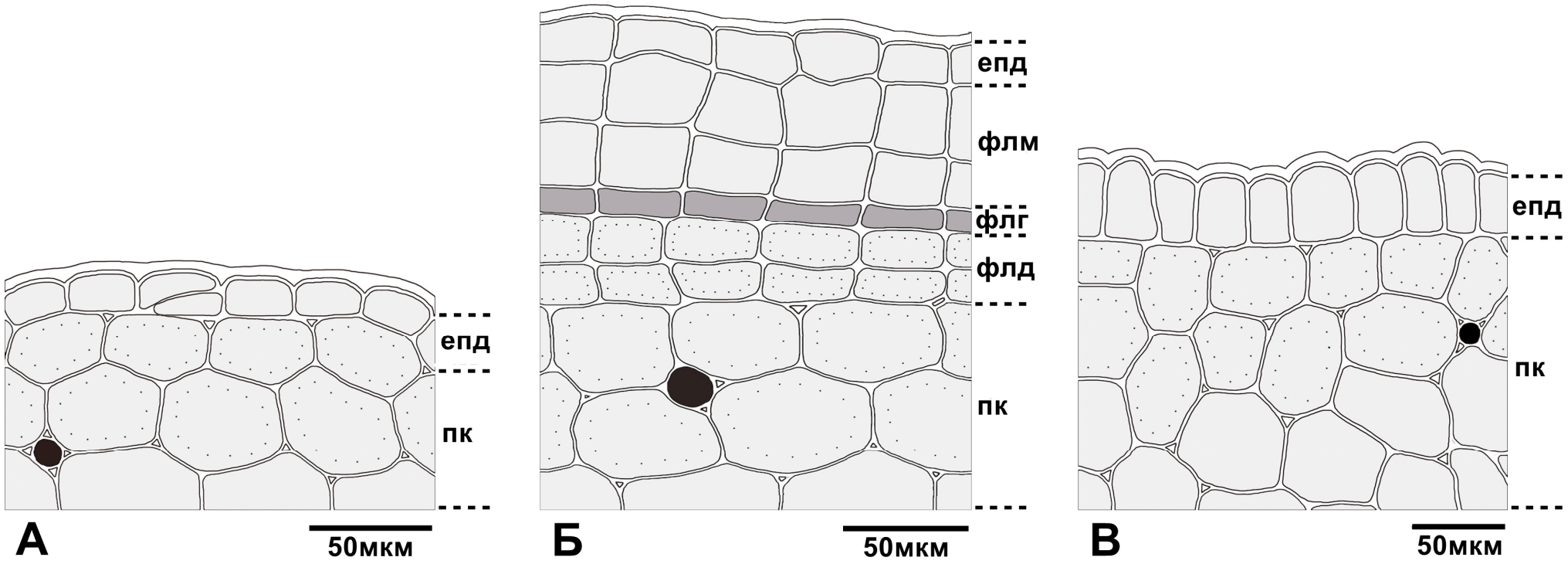

Рис. 5.4.1. Будова покривних тканин гіпокотилів проростків: **А** – *Petopentia natalensis*, **Б** – *Adenium obesum*, **В** – *Fockea edulis*

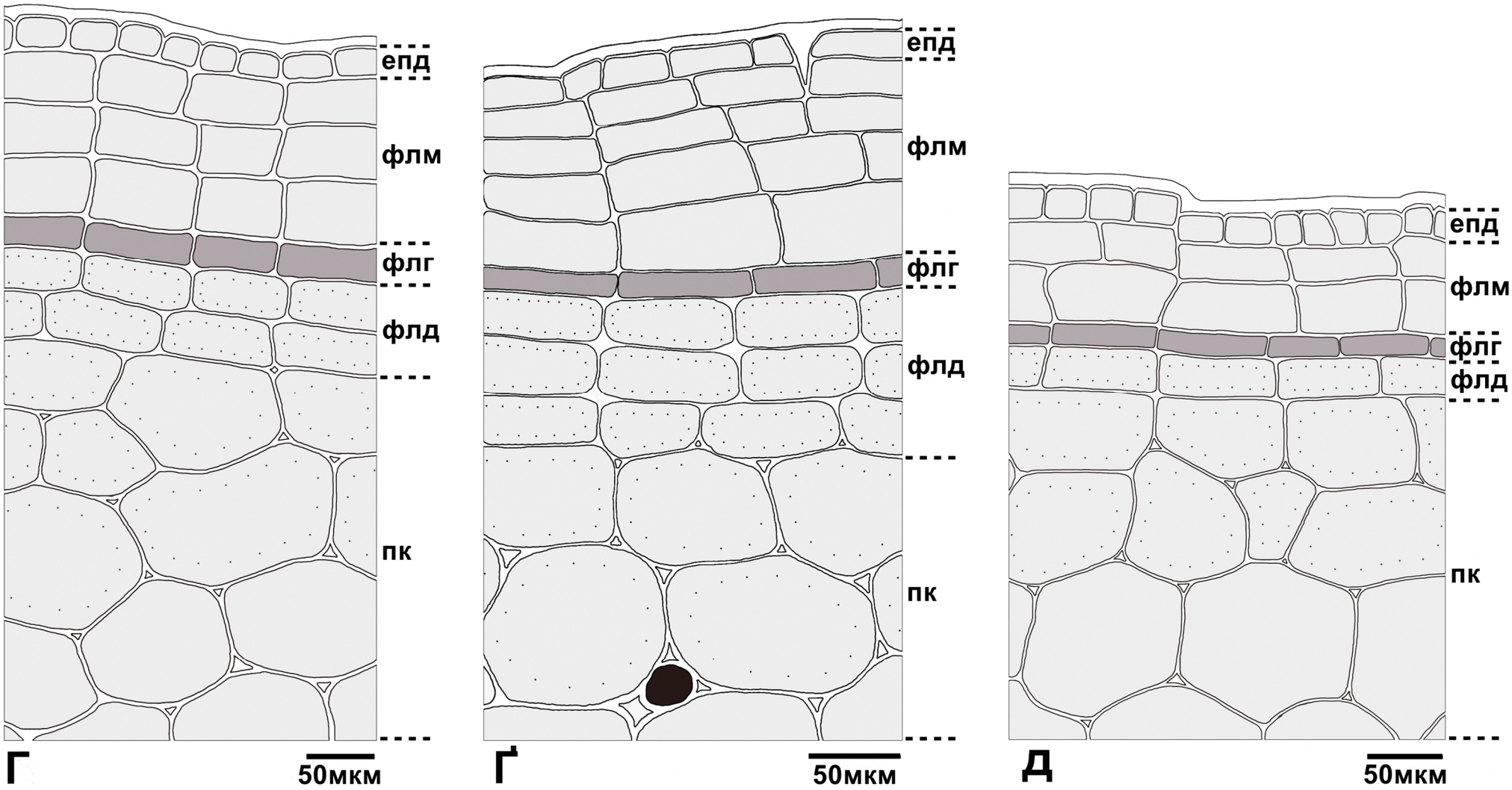

Рис. 5.4.2. Будова покривних тканин базальної частини стебла ювенільних рослин: **А** – *Petopentia natalensis*, **Б** – *Adenium obesum*, **В** – *Fockea edulis*

Оскільки досліджувані нами таксони є листопадними рослинами, наявність хлоропластів у зовнішніх шарах клітин паренхіми кори, а також в клітинах фелеми дає змогу фотосинтезувати всій надземній нездерев'янілій частині пагонів незалежно від наявності листків. На нашу думку, це пов'язано з тим, що в місцях природного поширення протягом більшої частини посушливого року рослини цих таксонів втрачають листки, які, у свою чергу, не характеризуються сукулентними властивостями [19, 28, 29, 68, 69, 71]. Слід відзначити, що у рослин цих видів, починаючи з проростання, розвиваються видільні тканини у вигляді нечленистих молочників, які пронизують усю товщу паренхіми кори та серцевини (див. Дод. Б. 8). Внаслідок активного функціонування камбію, у більшості органів досліджуваних рослин, спостерігається поступовий розвиток провідних елементів, що характеризуються різною організацією в залежності від таксона та локалізації в рослині (рис. 5.1.3, 5.2.3, 5.3.3, див. Дод. Б. 8).

Найбільш помітні зміни спостерігаються в іматурних досліджуваних представників, оскільки рослини набувають майже усіх рис дорослих рослин. Спостерігається збільшення розміру та зміна форми листків, розростання як верхньої, так і нижньої частини стебла. Розвивається перидерма, помітних змін зазнає коренева система (табл. Б.9). Ліаноподібні ВЧС у *P. natalensis* та *F. edulis* активно збільшуються у довжину та характеризується високою подібністю, що зумовлено не тільки схожою анатомо-морфологічною будовою (рис. 5.2.5. А, 5.3.5. А), а й способом наростання її багаторічної частини та утворенням однорічної частини (рис. 5.2.1. В, 5.3.1. В, див. Дод. Б. 9). До того ж через різку анатомо-морфологічну відмінність в будові ВЧС та БЧС, вони легко детермінуються у зоні першого сім'ядольного вузла. У представників *A. obesum*, внаслідок розвитку семісукулентної ВЧС, зона детермінації між нею та потовщенішою БЧС менш чітка, вона проходить у зоні другого епікотилярного міжвузля (рис. 5.1.1. В, див. Дод. Б. 9). БЧС досліджуваних рослин й надалі активно розростається більшою мірою за рахунок первинного потовщення. Хоча поява вторинного потовщення спостерігалася ще в ювенільних рослин, саме на іматурному віковому стані вдалося виявити та прослідкувати особливості його формування. Відтак, як

вказувалось вище, у досліджуваних представників на етапі проростків спостерігається подібний пучковий тип провідних тканин (рис. 5.4.3. А1, Б1), проте надалі розвиток провідних елементів у досліджуваних представників розвивається двома індивідуальними шляхами:

А) В *A. obesum* на ювенільній стадії розвитку у ВЧС ще зберігається пучковий тип будови провідних елементів (рис. 5.1.3. А), але вже в БЧС спостерігається функціонування міжпучкового камбію та тенденція до збільшення кількості провідних елементів ксилеми між провідними пучками, що надалі змикаються майже в суцільне кільце (рис. 5.1.3. В, 5.4.3. А2). У головному корені камбій одразу представлений суцільною меристемою, яка генерує суцільні кільця провідних тканин (рис. 5.1.3. Б, 5.4.4. А2). В іматурних рослин чітко видно, що в БЧС внаслідок активної роботи міжпучкового камбію утворюються суцільні кільця провідних елементів (рис. 5.1.5. В) Найпомітніше потовщується ксилема, тяжі трахеальних елементів якої оточені великою кількістю тонкостінних вакуолізованих паренхімних клітин. Зі сторони серцевини формуються зони інтраксилярної флоеми, які разом з частиною трахеальних елементів ксилеми можуть заглиблюватися в товщу серцевини через розростання її паренхімних клітин (рис. 5.4.3. А3). У цей час внаслідок склерифікації окремих елементів флоеми утворюються пучки луб’яних волокон, які радіально оточують флоему. Подібна ситуація спостерігається у ВЧС (рис. 5.1.5. А). Проте в головному корені ситуація дещо інакша, оскільки у ньому камбіальна меристема продукує потужну паренхіматизовану ксилему, яка представлена великою кількістю тонкостінних вакуолізованих паренхімних клітин, серед яких розкидані поодинокі групи власне трахеальних елементів ксилеми та волокон лібриформу (рис. 5.1.5. Б, 5.4.4. А3). Через це в іматурних рослин *A. obesum* утворюється товстий редькоподібний головний корінь (рис. 4.1.1. В).

Б) На ювенільній стадії розвитку в БЧС *P. natalensis* та *F. edulis* зберігається пучковий тип будови провідних елементів (рис. 5.2.3. В, 5.3.3. В, 5.4.3. Б2). У цей час з окремих елементів флоеми формуються луб’яні волокна, а зі сторони серцевини – зони інтраксилярної флоеми, утворення яких також спостерігається у

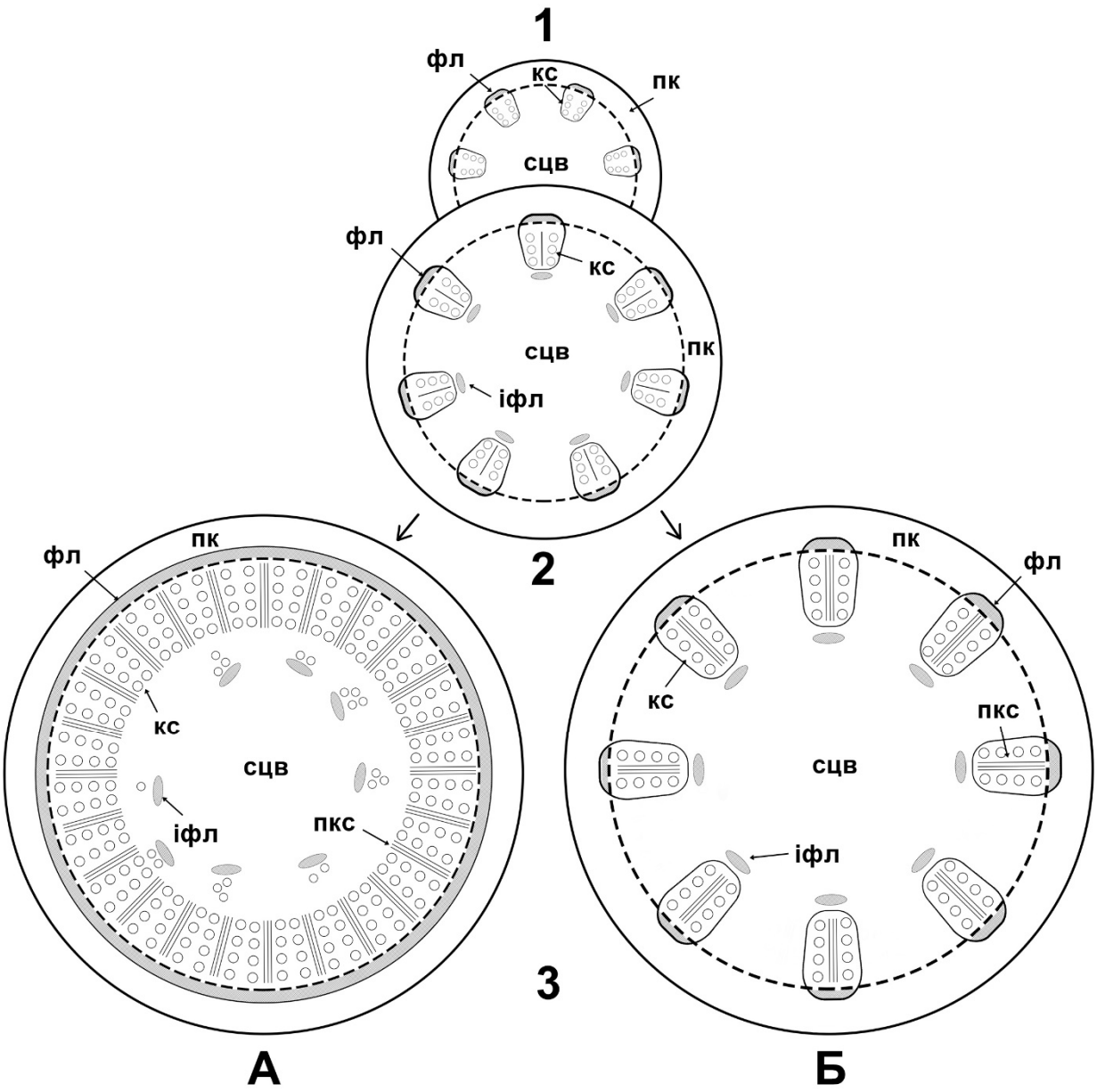

Рис. 5.4.3. Схема утворення провідної системи базальної частини стебла у різних вікових станах прегенеративого періоду онтогенезу: **А** – *Adenium obesum*, **Б** – *Petopentia natalensis* та *Fockea edulis*; **1** – проросток, **2** – ювенільні рослина, **3** – іматурна рослина.

ВЧС, де ситуація дещо інакша. Там камбій представлений кільцевою меристемою, яка продукує суцільні кільця провідних тканин, що також типово і для головного кореня (рис. 5.2.3. А, 5.3.3. А). У БЧС іматурних рослин *P. natalensis* та *F. edulis* зберігається така ж пучкова організація провідних елементів, які радіально розташовані серед розвиненої паренхіми кори та серцевини (рис. 5.4.3. Б3). При

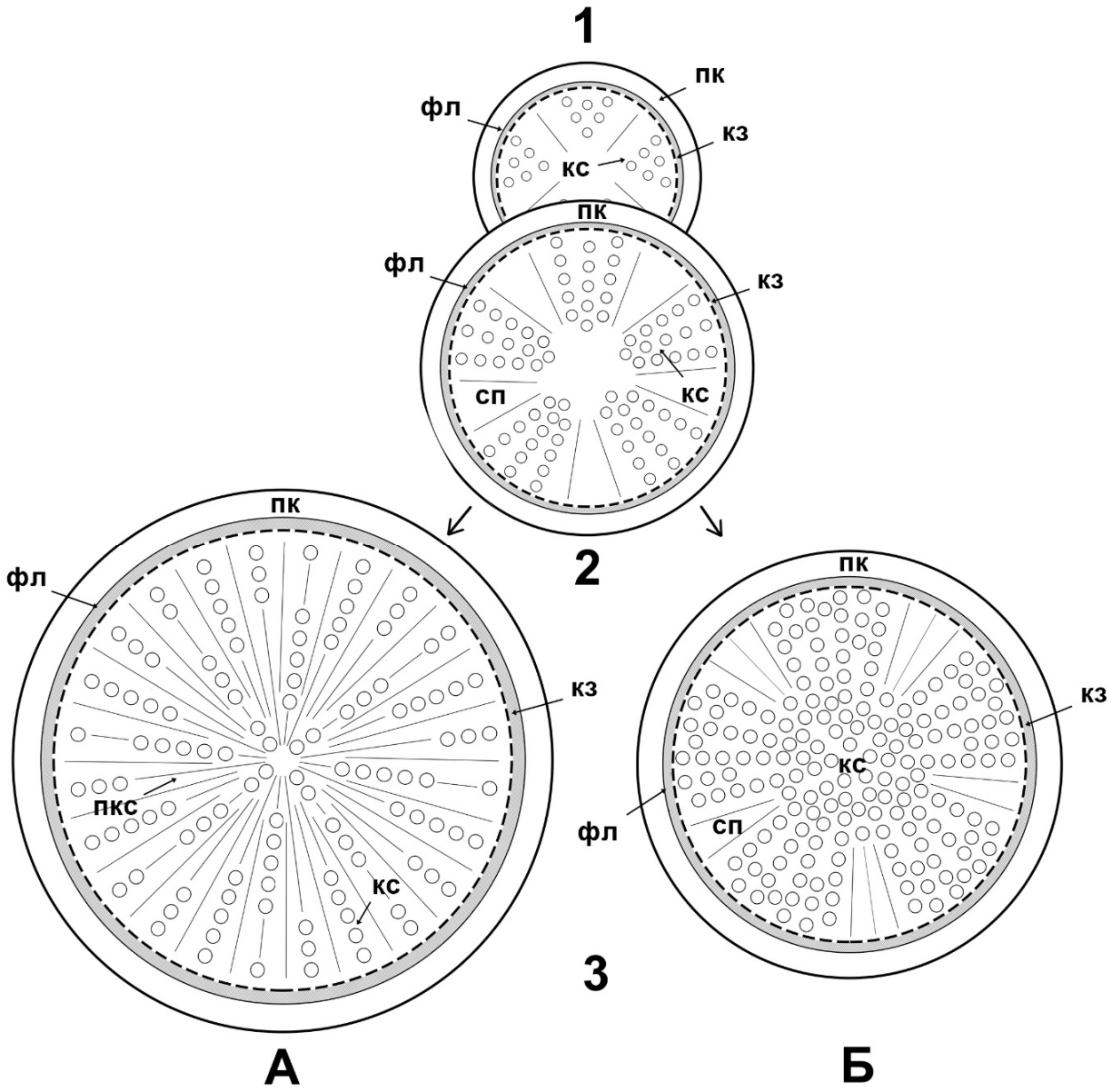

Рис. 5.4.4. Схема утворення провідної системи головного кореня у різних вікових станах прегенеративого періоду онтогенезу: **А** – *Adenium obesum* та *Fockea edulis*, **Б** – *Petopentia natalensis*; **1** – проросток, **2** – ювенільні рослина, **3** – іматурна рослина.

цьому окремі пучки можуть розміщуватися досить нерівномірно, як у *P. natalensis* (рис. 5.2.5. В). Анатомічна будова головного кореня на цьому віковому стані у цих двох таксонів відрізняється. У *F. edulis* він потовщується аналогічно іматурним рослинам *A. obesum* (рис. 5.4.4. А3). У цей час, як у *P. natalensis* формується типова вторинна будова кореня, де більшу частину центрального циліндра займає

непаринхіматизована ксилема, що утворює поліархну зірку, на кінцях променів якої розміщуються провідні елементи флоеми (рис. 5.4.4. Б3).

З цього випливає, що в іматурних представників *A. obesum* та *F. edulis* внаслідок значного первинного потовщення БЧС та вторинного потовщення головного кореня утворюється сукулентна частина рослини, що виконує функцію резервуару для накопичення води та поживних речовин у вигляді виявлених крохмальних гранул. Також слід відзначити, що в *A. obesum* цю функцію також частково виконує менш потовщена семісукулентна ВЧС. При цьому в *P. natalensis* більшою мірою внаслідок первинного потовщення сукуленту частину рослин представляє лише БЧС, що сформувалась з першого гіпокотилярного міжвузля.

Слід також звернути увагу на те, що формування сукулентних властивостей шляхом первинного потовщення стебла притаманне багатьом рослинам. Найвідомішими з них є сукулентні представники родин *Cactaceae* та *Euphorbiaceae*, у яких спостерігається значне кортикальне потовщення, тобто сильне розростання паренхіми кори, що робить пагони цих рослин дуже соковитими [32, 79]. У свою чергу, медулярне потовщення майже не відбувається або розвивається менш виражено у порівнянні з кортикальним [32, 50-57, 84]. У випадку з досліджуваними таксонами, які відносяться до трьох різних підродин, спостерігається не характерне конвергентне пристосування до аридних умов клімату у вигляді комбінованого медулярно-кортикального первинного потовщення стебла, яке відбувається в його базальній частині, що сформувалася з гіпокотиля. Таке пристосування є цілком логічним, оскільки сукулентна БЧС є захищенішою за рахунок ґрунту, в якому знаходиться значна її частина, зменшуються витрати енергії на транспортування та накопичення води, а утворення додаткових корінців збільшує її поглинання. До того ж, в *A. obesum* та *F. edulis* внаслідок вторинного потовщення утворюється ще й соковитий головний корінь. Така особливість метаморфоз кореня притаманна багатьом сукулентним рослинам. Зокрема, досліджені примітивні представники родини *Cactaceae* (*Pereskia*, *Peresciopsis*) при слабко вираженій сукулентизації стебла та наявності повноцінних листків, характеризуються формуванням дуже потовщеного

бульбоподібного головного кореня, в якому накопичується вода і крохмаль [31, 50-57]. При цьому, за даними Д. Маузета та Д. Пейта, анатомічна будова видозмінених коренів у багатьох досліджених сукулентів нагадує ту, що була виявлена в іматурних особин *A. obesum* та *F. edulis*, тобто функцію запасу поживних речовин та води виконують саме паренхімні клітини ксилеми, які розвинені в більшій чи меншій мірі, в залежності від виду та особливостей природних умов [66, 67]. Слід додати, що сукуленти з видозміненою кореневою системою трапляються в аридних та семіаридних регіонах майже усіх материків світу, окрім Антарктиди [63]. Таким чином, підтверджується додатковий факт конвергентного пристосування сукулентних рослин до посушливих умов існування шляхом видозмін головного кореня. Слід зазначити, що низка дослідників, зокрема Д. Херн, А. Гібсон, Д. Віллерт та ін., схиляються до того, що пристосування сукулентів до нестачі води спочатку відбувалося саме шляхом видозмін кореневої системи, оскільки такий процес зумовлений меншими затратами енергії та кількістю процесів, спрямованих на захист соковитої частини рослини від надлишкової транспірації, а також різноманітних пошкоджень [37, 38, 42, 43, 47, 82, 83]. У свою чергу, складніші еволюційні форми сукулентів характеризуються повними метаморфозами кореня, стебла (*Ariocarpus* Scheidw., *Euphorbia obesa* Hook.) або листків (*Echeveria* DC., *Haworthia* Duval, *Crassula* L.), що повністю відрізняє їх від типових мезофітів [31, 32, 79]. Таким чином, досліджувані нами рослини ймовірно є перехідними формами між самими примітивними та просунутішими сукулентами, при цьому характеризуються індивідуальними стратегіями пристосування до аридних умов клімату.

Ще однією досить цікавою особливістю, що була виявлена у досліджуваних рослин, є раннє утворення перидерми. Відомо, що більшості мезофітним рослинам родини *Apocynaceae* та навіть іншим сукулентним представникам поява перидерми притаманна на пізніших етапах розвитку, приблизно протягом року вегетації та навіть більше [44, 58, 59]. У випадку з досліджуваними рослинами, раннє ускладнення покривних тканин, на нашу думку, є не що іншим, як способом захистити сукулентну частину рослини від надлишкової транспірації та

пошкоджень. Слід відзначити, що така особливість не є характерною для більшості відомих сукулентів з родин (*Cactaceae, Euphorbiaceae*, *Crassulaceae* J. St.-Hil., *Piperaceae* Bercht. & J.Presl та ін.), яким притаманне ускладнення та спеціалізація первинної покривної тканини (епідермісу). Це зумовлено утворенням декількох шарів епідермальних клітин та додатковою лігніфікацією їхніх клітинних стінок, суберинізацією та кутинізацією поверхні епідермісу, а також утворення воскового нальоту [37, 38, 48, 82, 83]. Ми вважаємо, що це пов'язано з асиміляційною функцією видозміненого стебла, яке втратило листки. Відтак покривна тканина повинна бути досить тонкою, щоби пропускати достатню кількість світла і при цьому справлятися з функцією захисту рослини від надлишкової транспірації. У випадку з досліджуваними нами таксонами, що мають повноцінні листки, утворення спеціалізованого епідермісу скоріше за все не є доцільним, оскільки та частина стебла, що ще не вкрилася достатньо товстим шаром корку (фелеми), хоч і бере участь в асиміляційних процесах, але виконує опосередкованішу, другорядну функцію фотосинтезу у порівнянні з листками.

Також серед загальних особливостей родини *Apocynaceae***,** які трапляються у досліджуваних представників, можна відзначити утворення видільних тканин у вигляді нечленистих молочників та формування інтраксилярної флоеми, що, на нашу думку, залежить від діяльності камбію.

Порівнюючи дані особливостей утворення вторинного потовщення, особливо в БЧС досліджуваних рослин, з літературними джерелами, ми припускаємо, що тип його формування може безпосередньо залежати від життєвих форм рослин та способу їхнього росту. Відомо, що в місцях природного росту рослини *A. obesum* представлені деревними формами: кущами (за Серебряковим), або нано- чи мікрофанерофітами (за Раункієром) [11, 12], висота яких коливається від 1 до 2,5 м заввишки, при цьому величина потовщеної соковитої БЧС може бути від 1-2,5 метрів заввишки та більше одного метру у діаметрі [68, 71-73]. Тому, на нашу думку, рослинам цього виду й характерне кільцеподібне потовщення вторинних тканин, яке притаманне деревним рослинам, оскільки виконує не тільки транспортну, а й додаткову механічну функцію утримання усієї маси рослини. Слід

зауважити, що життєва форма та анатомо-морфологічна будова ювенільних рослини *A. obesum* нагадує будову досліджених сукулентних представників з роду *Adenia*. Зокрема, таким видам, як *A. glauca* Schinz, *A. globosa* Engl., *A. spinosa* Burt Davy, характерне формування сукулентної базальної частини стебла, але, здебільшого, не внаслідок первинного потовщення, а шляхом вторинного потовщення, що зумовлено утворенням ксилеми з високим ступенем паренхіматизації. До того ж, анатомічні дослідження проведені Д. Херном показали, що представникам роду *Adenia*, характерна також висока спеціалізація деревини (ксилеми), яка займає майже весь об'єм видозміненої частини стебла. Частина трахеальних елементів мають дуже потовщені лігніфіковані стінки та виконують механічну функцію, при цьому виключно провідні її елементи витягуються в довгі радіальні тяжі, що часто перериваються тонкостінними паренхімними клітинами, які з часом утворюють порожнини, де накопичується вода. З цього автор робить висновок, що така анатомічна будова дуже подібна до типових пахікаульних сукулентних рослин [39-43]. Ці висновки підтверджуються й анатомічними дослідженнями, що проводились з типовими пахікаульними представниками роду *Adansonia,* а також з іншими стебловими сукулентами [21, 30, 35, 36, 46, 65]. Дослідники Д. Вікенс, Л. Ньютон, М. Феннер та ін. відзначають, що так звана соковита або водоносна деревина, яка утворюється внаслідок продукування камбієм великої кількості паренхімних клітин разом з трахеальними елементами ксилеми, виконує одну з основних функцій накопичення та зберігання води разом з первинним кортикальним потовщенням [35, 62, 75, 80, 81]. До того ж, дослідження С. Карлквіста та М. Циммермана та ін. вказують на те, що запасаюча функція ксилеми є досить цікавим еволюційним пристосуванням, оскільки характеризується складнішою спеціалізацією її окремих елементів у порівнянні з видозмінами первинних тканин [25-29, 85]. У свою чергу анатомічні дослідження спорідненого з *Adenium* типового «пахікаульного» роду *Pachypodium*, на прикладі *P. lamerei*, показали, що у цього виду, окремі представники якого досягають понад три метри заввишки, потовщене соковите стебло, що несе на собі несукулентні листки анатомічно нагадує цереоїдну форму, яка трапляється в сукулентних

представників родин *Cactaceae, Euphordiaceae* та ін. Вона характеризується первинним кортикальним потовщенням та досить розвиненою кільцеподібною непаринхіматизованою ксилемою, яка є основною опорною стелою, що виконує транспортну та механічну функції [33, 34]. Таким чином, стає зрозумілим той факт, що чітко детермінувати межу між пахікаульними та каудексоподібними сукулентами на анатомічному рівні досить важко, оскільки багатьом сукулентам характерне конвергентне пристосування до аридних умов клімату, що зумовлено видозмінами та сукулентною спеціалізацією як первинного потовщення, так і вторинного потовщення стебла і кореня. Відтак ми припускаємо, що подальше розростання БЧС в *A. obesum* буде відбуватись не тільки внаслідок первинного потовщення, а й комбінуватись з розвитком спеціалізованої паренхіматизованої ксилеми (рис. 5.4.3. А3).

За біоморфологічними особливостями, представники *F. edulis* та *P. natalensis* відносяться до напівкущиків (за Серебряковим) або хамефітів, а саме підтипу напівкущів (за Раункієром) [11, 12], оскільки характеризуються частковим відмиранням ліаноподібних стебел, які в природі досягають від 3 до 15 м завдовжки [19, 22, 31, 77]. При цьому пучкова структура провідних елементів їхньої сукулентної БЧС значно відрізняються від кільцеподібної структури в ліаноподібній частини стебла. Основна відмінність, на нашу думку, полягає в тому, що в іматурних представників *F. edulis*, як і у *P. natalensis*, сукулентна БЧС позбавлена опорної механічної функції утримання усієї маси рослини у порівнянні з *A. obesum*, оскільки основна ліаноподібна частина стебла як опору використовує інші рослини або об’єкти. В свою чергу інтенсивніший розвиток первинного потовщення переважає над вторинним. У свою чергу камбій не утворюється у вигляді суцільного меристематичного кільця, яке б генерувало ксилему та флоему подібно *A. obesum*, тому, найімовірніше, провідні пучки розтягує в тангенціальному напрямку внаслідок збільшення кількості паренхімних клітин серцевини та паренхіми кори (рис. 5.4.3. Б3).

Судячи з цього, можна припустити, що *F. edulis* та *P. natalensis* характеризуються іншою, можливо примітивнішою, стратегією пристосування до

аридних умов клімату у порівнянні з *A. obesum*. На це можуть також вказувати анатомічні дослідження проведені М. Олсоном на прикладі *Dendrosicyos socotrana* Balf.f. – єдиної деревної рослини з родини *Cucurbitaceae* [64]. З біоморфологічної точки зору цей вид є пахікаульною рослиною, що росте на о. Сокотра разом з іншими сукулентами, зокрема й *A. obesum.* Анатомічна будова рослини цього виду характеризуються значним кортикальним та медулярним потовщеннями, проте провідна система характеризується атиповою, для цієї групи сукулентів, особливістю утворення, на кшталт полікамбіального типу. При цьому камбіальна меристема утворюється не у вигляді суцільних кілець з обмеженим терміном функціонування, як у *Beta vulgaris* L., а має пучковий тип закладки та розміщується в декілька рядів. Поступове розростання та спеціалізація провідних елементів ксилеми та флоеми в окремих пучках разом з первинними потовщеннями стебла призводять до значного, досить нерівномірного розростання стебла, що нагадує хвилясту в поперечнику колону. З огляду на це дослідник припускає, що рослини цього виду мають низку характерних особливостей анатомічної будови, які не притаманні багатьом пахікаульним сукулентам та зумовлені тісними еволюційними зв'язками з ліаноподібними представниками родини *Cucurbitaceae*, більшість яких мають пучкову будову провідних елементів [64].

5.5. Дискусія щодо проблем сучасного трактування особливостей сукулентної спеціалізації та метаморфоз в *Adenium obesum*, *Petopentia natalensis* та *Fockea edulis*

У доступних вітчизняних літературних джерелах інформації щодо досліджень утворення сукулетної базальної частини в сукулентів знайдено недостатньо [6-8, 15], оскільки, здебільшого, масштабні дослідження цих рослин проводилися закордонними дослідниками. При цьому, як вже зазначалося, в різних закордонних літературних джерелах, трапляється досить різноманітний опис сукулентної базальної частини у досліджуваних нами рослин [19, 22, 32, 39-43, 61, 66-73, 82, 83].

Каудексоподібні рослини «caudiciform plants» нині є найвживанішим поняттям, що було введено Г. Роулі [69]. Багато дослідників піддавали його критиці за недостатню змістовність та вживання без належного критичного аналізу, оскільки поняття «каудексоподібний» вказує лише на деяку подібність до метаморфози, чим є типовий «каудекс» [32, 61, 66]. За висновками Іхленфельдта та Пейта, це зумовлено недосконалим уявленням щодо особливостей утворення сукулентних спеціалізацій та метаморфоз у різних сукулентних представників рослинного світу [47, 66, 67]. Тим часом при описах сукулентних частин окремих таксонів, зокрема й представників *A.obesum*, *P. natalensis* та *F. edulis*, деякими відомими дослідниками сукулентів та безпосередньо Г. Роулі вживається термін «каудекс» [46, 69-73]. При цьому інформації щодо анатомо-морфологічних досліджень та особливостей розвитку сукулентних частин цих рослин виявлено недостатньо, а висновки більшою мірою базуються на морфологічних описах рослин різного віку та походження.

У свою чергу поняття «каудекс» (закорд. аналог «caudex», «rootstock», «tree trunk») має досить чітке наукове трактування: «багаторічне утворення, представлене підземними, рідше надземними, нижніми, іноді здерев'янілими та вкороченими частинами розеткових пагонів, чи квітконосів трав'яних багаторічників або напівкущиків (геофітфів та гемікриптофітів) разом зі стрижневою кореневою системою» [9, 14, 17, 76]. У сучасних наукових джерелах виділяють різні типи каудексів (одноголовий, багатоголовий) та додають, що укорочені ділянки пагонів мають численні бруньки відновлення [5, 9, 45]. Основна функція каудеску – запас поживних речовин та перенесення несприятливих умов. Часто даний термін використовується при характеристиці пустельних, напівпустельних та гірських трав'яних або напівдеревних ксерофітних рослин родин *Rosaceae* Juss., *Aseracea* Bercht. & J. Presl, *Amaranthaceae* Juss., *Plumbaginaceae* Juss., переважно з районів Середньої Азії [17]. Тобто, каудекс утворюється з потовщеного головного кореня та розширеної багаторічної нижньої ділянки стебла, що формується шляхом поступового нагромадження дуже вкорочених міжвузлів, а бруньки відновлення, розташовані на вузлах, представлені

не чим іншим, як сплячими бруньками, що знаходяться в пазухах відмерлих листків [76].

Слід зазначити, що А. Федоров та З. Артюшенко та ін. вказували на те, що «каудекс» – термін старий та широко використовувався систематиками-класиками, наприклад Буассье, ще в XIX сторіччі для опису потовщених здерев'янілих пагонів папоротей та пальм, а згідно з висновками А. Петуннікова термін «каудекс» використовується в контексті різних понять: «багатоголовий корінь», «багатоголове кореневище», «багатоголовий стебловий стрижень» і т. п. Спираючись на це, автори наголошують на тому, що: «задовільної одноманітності у визначенні різноманітних варіантів більш чи менш однотипного структурного утворення іменованого каудексом немає, вживається цей термін без належного критичного аналізу та спроб розібратись в природі такого утворення» [17]. З огляду на це пропонується альтернатива терміну «каудекс» у вигляді поняття «стеблокорінь», або «каулориза». Цей термін, має точнішу та конкретнішу характеристику у порівнянні з «каудекс», а також ширше використовується в закордонних виданнях [17, 45, 49, 76]. Відтак, стеблокорінь – це багаторічне утворення, яке складається зі здерев'янілих нижніх, укорочених ділянок багаторічних пагонів, що несуть на собі (своїй вершині) бруньки відновлення, а своїми основами з'єднуються зі здерев'янілим (часто розрослим) гіпокотилем, що переходить у потовщений стрижневий, з часом здерев'янілий, корінь. Стеблокорені виконують функцію запасу води, поживних речовин при перенесенні несприятливих умов та нерідко досягають значних розмірів до 1 м завбільшки та вагою до 15 кг, як в деяких видів роду *Prangos* Lindl [17]. Також стеблокорені поділяються на прості та гіллясті; підземні, надземні, або частково занурені (рис. 5.5.1) [5, 45, 49]. У підземних стеблокоренів бруньки відновлення знаходяться нижче рівня ґрунту, а здерев'яніння спостерігається лише на незначній протяжності. Надземні стеблокорені та частково занурені, характеризуються значним здерев'янінням, а бруньки відновлення виносяться вище рівня ґрунту. Також бруньки відновлення можуть формуватися і на гіпокотилі. Основною відмінністю зануреного стеблокореня від надземного є те, що він може частково

заглиблюватися в ґрунт внаслідок активного розростання окремих його частин, під дією абіотичних факторів (засипання ґрунтом чи рештками рослин), а також через функціонування контрактильних коренів [45, 76]. З часом у дорослих рослин точно визначити зону розподілу між стебловою та кореневою частинами стеблокореня практично неможливо. Розростання стеблокореня відбувається шляхом поступового нагромадження багаторічних частин стебла, а також зумовлене поступовим потовщенням його кореневої та стеблової частин (рис. 5.5.1) [17, 49].

З огляду на це, термін «стеблокорінь» може бути вдалішим для опису сукулентних утворень, що були виявлені при дослідженні *A.obesum*, *P. natalensis* та *F. edulis*. Основною причиною цього твердження є те, що в такому випадку чітко показано, що гіпокотиль в утворенні стеблокореня відіграє одну з ключових ролей. Він може розростатися, розширюватися подібно досліджуваним нами таксонам. До того ж, вказується й на те, що стеблокорінь може досягати великих розмірів, бути підземним та надземним, що легко встановити за локалізацією бруньок відновлення.

Порівнюючи отримані нами дані з запропонованим трактуванням терміну «стеблокорінь» можна припустити, що на іматурному етапі онтогенезу в представників *A.obesum* та *F. edulis* утворюється сукулентна метаморфоза, що за своїми морфологічними характеристиками нагадує надземний стеблокорінь, який складається з дуже розширеного гіпокотиля та потовщеного головного стрижневого кореня. Але у випадку з *A.obesum* його надземна частина стебла не відмирає. Вона багаторічна, характеризується напівсукулентними властивостями, морфологічно відрізняється від сукулентної потовщеної базальної частини та несе на собі бруньки відновлення, що знаходяться в пазухах листків (рис. 5.5.2, 5.5.4). В іматурних представників *F. edulis* спостерігається утворення тонкої багаторічної частини ліаноподібного стебла, яка щорічно генерує однорічні, морфологічно подібні пагони з пазушних бруньок. Вона межує з потовщеним гіпокотилем, але анатомо-морфологічно значно від нього відрізняється та не характеризується сукулентними властивостями (рис. 5.5.4. Б-В. Аналогічна ситуація спостерігається і в іматурних представників *P. natalensis*, у яких також формується морфологічно

та функціонально диференційована, від потовщеної базальної сукулентної частини, тонка багаторічна частина стебла, що виконує функцію щорічної генерації однорічних, морфологічно подібних пагонів. Слід також звернути увагу на те, що безпосередньо на самому гіпокотилі *A. obesum*, *P. natalensis* та *F. edulis* на прегенеративному етапі онтогенезу не було виявлено бруньок відновлення, подібно типовим каудальним рослинам.

Єдиною особливістю іматурних представників *P. natalensis* (рис. 5.5.3. В), що відрізняє їх від *A.obesum* та *F. edulis* (рис. 5.5.2. В, 5.5.4. В) є відсутність потовщення в головному стрижневому корені. З огляду на це, сукулентна частина пагону, що представлена виключно розрослим гіпокотилем, досить помітно відрізняється від класичного уявлення терміну «стеблокорінь». До того ж основною морфологічною відмінністю між поняттям «стеблокорінь» чи «каудекс» та сукулентними утвореннями, виявленими у досліджуваних таксонів, полягає у тому, що його будова складніша, оскільки окрім потовщеного гіпокотиля та кореня до його складу входять також інші потовщені укорочені, багаторічні частини стебла, що несуть на собі бруньки відновлення та безпосередньо беруть участь у його розростанні. При цьому однорічна частина стебла, що формується з бруньок відновлення, різко відрізняється від його багаторічної частини. Це також вказує на подвійну функцію стеблокореня: запасаючу та відновлювальну.

Варто відзначити, що сучасними морфологами поняття «каудекс» та «стеблокорінь» (далі каудекс) вживаються як синоніми [5, 45, 49]. Тому порівнюючи дані з літературних джерел з результатами наших досліджень, можна стверджувати, що сукулентні утворення в *A.obesum*, *P. natalensis* та *F. edulis* досить помітно відрізняються від описів поняття «каудекс» чи «стеблокорінь» за такими пунктами:

1) Каудекс у більшості випадків представлений підземним утворенням (рис.5.5.1). У досліджуваних представників, вирощуваних в умовах інтродукції, більша частина сукулентної частини стебла знаходиться над поверхнею ґрунту (рис. 5.5.2, 5.5.3, 5.5.4). До того ж, каудекс утворюється здебільшого у багаторічних

трав та напівкущиків. Представники *A. obesum* відносяться до кущів, а таксони *F. edulis* та *P. natalensis* є напівкущами [11, 12, 19, 22, 31, 68, 71-73, 77].

2) Будова типового каудексу складніша, оскільки окрім потовщеного кореня та частково гіпокотиля з бруньками відновлення, до його складу входять також інші потовщені укорочені, багаторічні частини стебла, що несуть на собі бруньки відновлення та безпосередньо беруть участь у його розростанні. З цього випливає, що каудекс утворюється протягом багатьох років, шляхом поступового наростання багаторічної частини стебла та потовщення головного кореня. На це також вказують дослідження морфогенезу типових каудальних рослин родів *Mandragora* L. та *Onosma* L. [10, 13]. Було виявлено, що на ранніх стадіях розвитку цим рослинам, подібно досліджуваним нами таксонам, характерно утворення розширеного гіпокотиля, що виконує функцію вмістилища крохмалю. При цьому відмічається, що протягом розвитку в цих рослин відбувається значне ускладнення будови багаторічної частини пагона. Це зумовлено наростанням над гіпокотилем коротких, потовщених, багаторічних міжвузлів з бруньками відновлення, а також розвитком товстого редькоподібного кореня, що й призводить до формування каудексу, який виконує дві головні функції: запасання поживних речовин у вигляді крохмалю, та щорічну генерацію однорічних пагонів. До того ж утворення чітко вираженої тканини, що виконує запасаючу функцію у досліджених каудальних рослин не виявлено, оскільки крохмальні зерна здебільшого накопичуються в паренхімних клітинах лубу та деревини. У досліджуваних нами таксонів виявлені видозміни, що у першу чергу виконують функцію резервуару для накопичення води за рахунок розвиненої водоносної паренхіми серцевини та первинної кори. Ці висновки ще раз підтверджують той факт, що розрослий гіпокотиль є лише однією зі складових каудексу.

3) У досліджуваних нами таксонів видозміни відбуваються на ранньому етапі онтогенезу шляхом розростання гіпокотиля, що утворює базальну частину стебла (рис. 5.5.2. А-Б, 5.5.3. Б, 5.5.4. А-Б) в цей час інші частини рослин не храктеризуєься видозмінами, як у *P. natalensis*, окрім потовщення головного кореня в іматурних представників *A. obesum* та *F. edulis*.

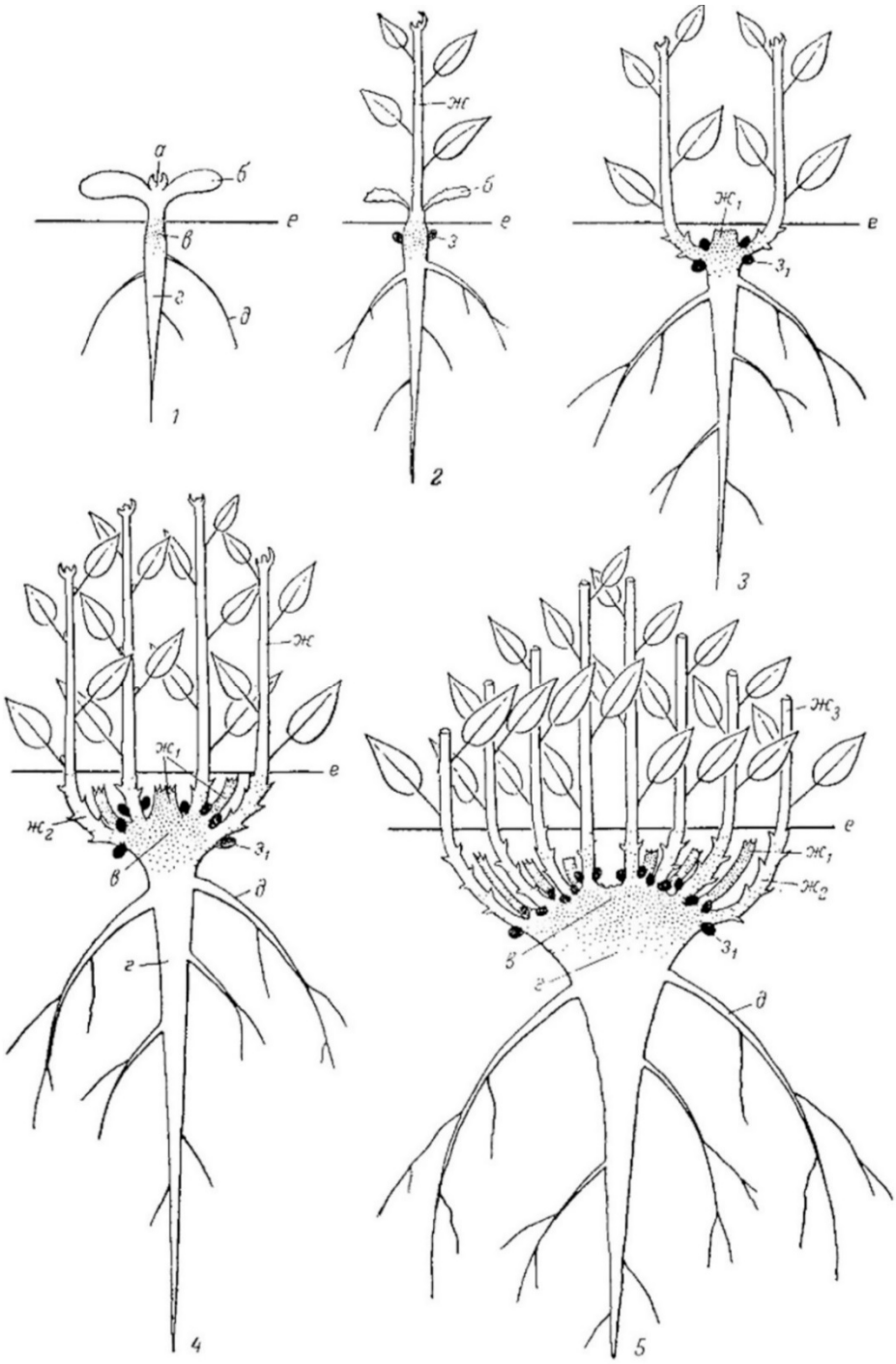

Рис. 5.5.1. Формування стеблокореня або каудексу за Федоровим та Артюшенко зі співавт. [17]: ***1*** – проросток, ***2*** – однорічна рослина, ***3*** – дворічна рослина, ***4*** – трирічна рослина, ***5*** – багаторічна рослина; ***а*** – брунька, ***б*** – сім'ядоля, ***б1*** – залишки сім'ядоль, ***в*** – гіпокотиль, ***г*** – головний корінь, ***д*** – бічний корінь, ***е*** – рівень ґрунту, ***ж*** – надземне стебло, ***ж1*** – відмерла частина минулорічного стебла, частково здерев'яніла, ***ж2*** – підземна здерев'яніла частина стебла, ***ж3*** – надземна трав'яна частина стебла, ***з*** – бруньки на гіпокотилі, ***з1*** – бруньки відновлення в основі підземної частини стебла.

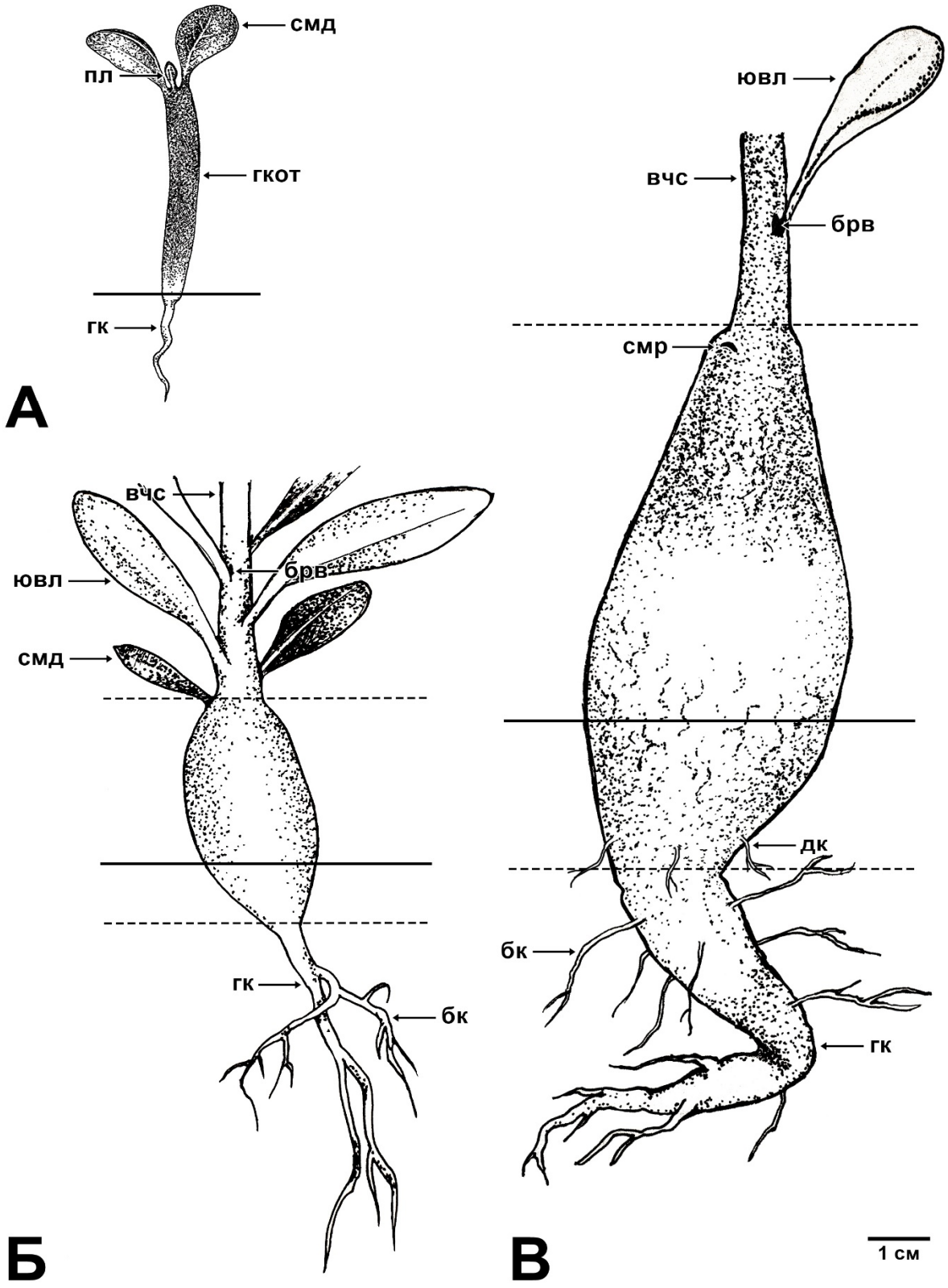

Рис. 5.5.2. Сукулентні видозміни *Adenium obesum* різних вікових станів прегенеративного періоду онтогенезу: **А** – проросток, **Б** – ювенільна рослина, **В** – іматурна рослина; пунктиром виділено базальну частину стебла (БЧС), що утворилася з гіпокотиля, суцільною лінією позначено рівень ґрунту.

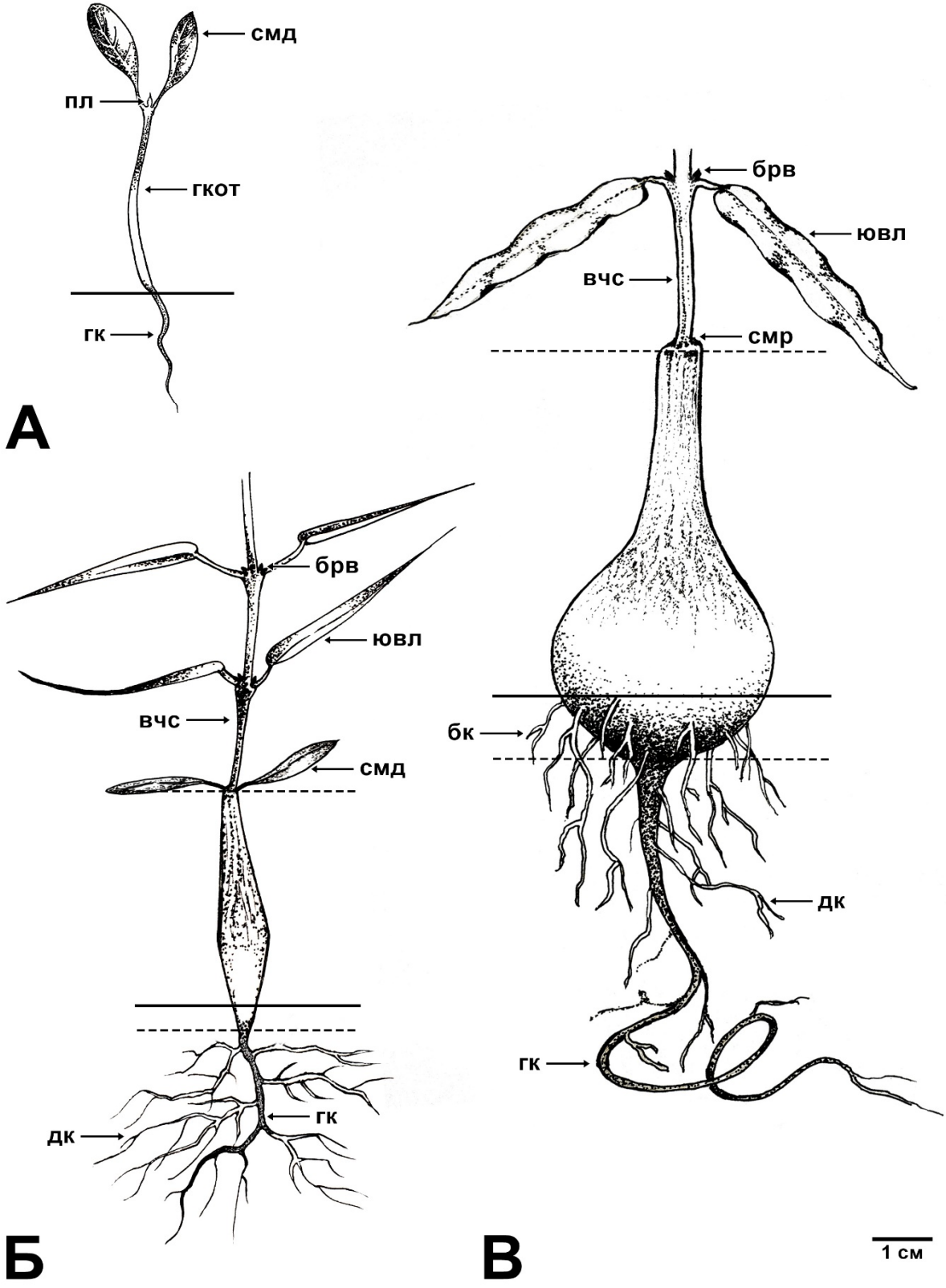

Рис. 5.5.3. Сукулентні видозміни *Petopentia natalensis* різних вікових станів прегенеративного періоду онтогенезу: **А** – проросток, **Б** – ювенільна рослина, **В** – іматурна рослина; пунктиром виділено базальну частину стебла (БЧС), що утворилася з гіпокотиля, суцільною лінією позначено рівень ґрунту.

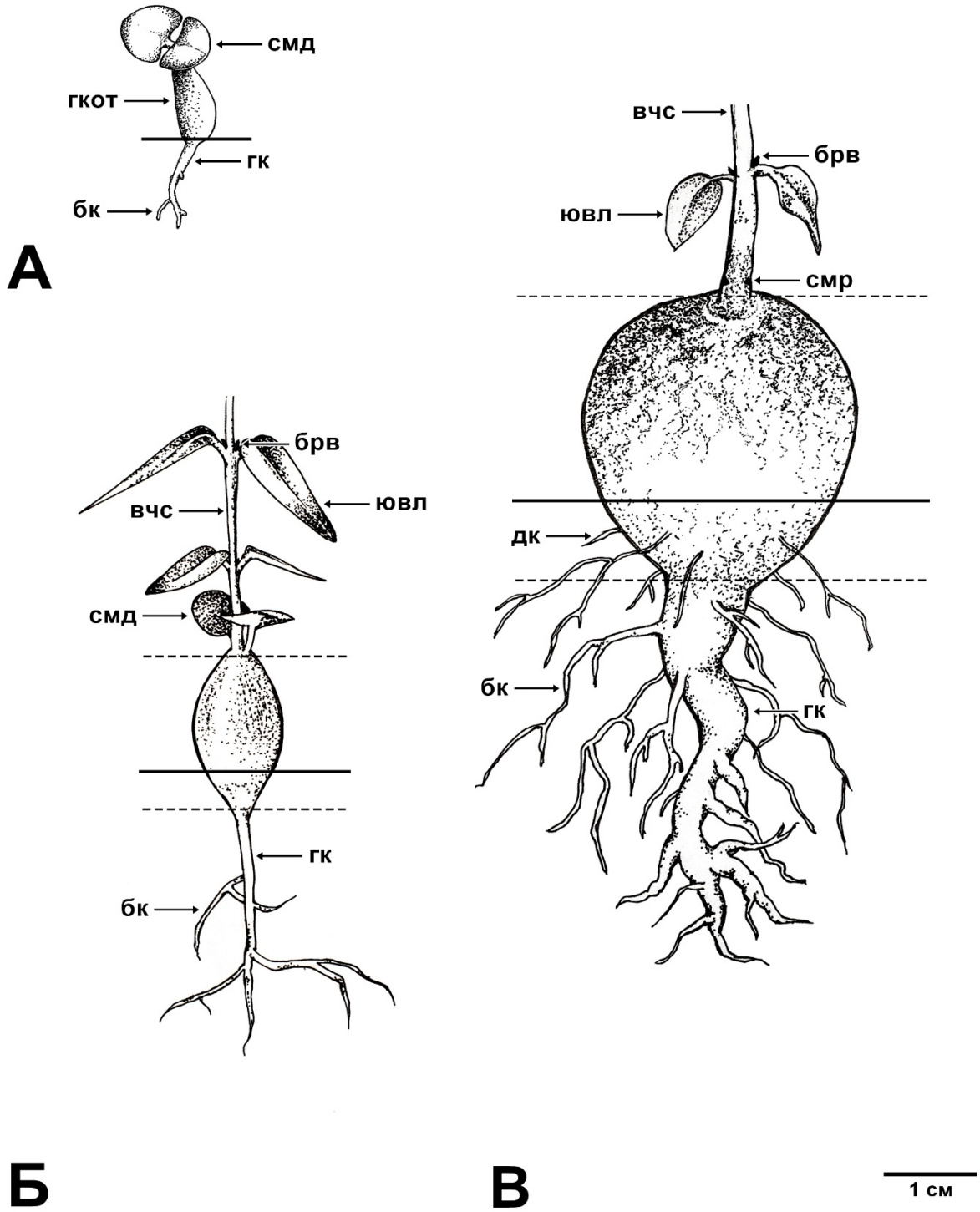

Рис. 5.5.4. Сукулентні видозміни *Fockea edulis* різних вікових станів прегенеративного періоду онтогенезу: **А** – проросток, **Б** – ювенільна рослина, **В** – іматурна рослина; пунктиром виділено базальну частину стебла (БЧС), що утворилася з гіпокотиля, суцільною лінією позначено рівень ґрунту.

При цьому нами не було знайдено бруньок відновлення на базальній частині стебла досліджуваних ткасонів, що представлена розрослим гіпокотилем. Тому функцію відновлення виконує багаторічна невидозмінена частина стебла за рахунок пазушних бруньок.

Таким чином, можна говорити про те, що протягом прегенеративного періоду онтогенезу у досліджуваних представників формується більш просте у порівнянні з каудексом утворення, що складається з розрослого потовщеного гіпокотиля, з якого утворюється БЧС, а також потовщеного головного кореня, які разом виконують лише запасаючу, а точніше сукулентну функцію. Функцію відновлення бере на себе та багаторічна частина пагону, яка не характеризується вираженими сукулентними властивостями та не виконує панівної запасаючої функції. Тому ми можемо стверджувати, що метаморфози гіпокотиля у *P. natalensis* разом з метаморфозами коренів у *A.obesum* та *F. edulis* не задовольняють усі критерії таких термінів, як «стеблокорінь» чи «каудекс» (рис 5.5.1).

У свою чергу, дослідники В. Рау та У. Егглі, описуючи сукулентні частини рослин роду *Adenium*, використовують таке поняття як «grotesquely swollen base» – гротескно розпухла (розширена) основа [31, 68]. В роботах А. Тахдатжяна, видозміна пагона у цих рослин описується як «клубнеподобный стебель» [15, 16, 18]. Явна неформальність даних визначень вказує на їхню умовність щодо опису сукулентних видозмін базальної частини пагону у рослин роду *Adenium*, оскільки не показує повної інформації щодо особливостей та етапів формування характерних метаморфоз.

При дослідженні сукулентних видозмін базальної частини пагонів у представників підродини *Periplocoideae* та *Asclepiadoideae*, зокрема й таксонів *P. natalensis* та *F. edulis*, автори Ф. Альберс, У. Меве, М. Баер та ін, користуються терміном «tuber», що, в нашому розумінні, може трактуватися як «бульба» [19, 22, 60, 77, 78]. На нашу думку, таке визначення є недостатньо коректним саме для цих видів. Відомо, що бульби поділяються на два типи: стеблового походження та кореневого. Стеблова бульба – це утворення, представлене підземним або надземним видозміненим, розширеним та вкороченим пагоном, що накопичує в

собі поживні речовини та несе безліч бруньок відновлення [23]. Вони можуть утворюватися під землею на кореневищі (*Solanum tuberosum* L.) чи столонах (*Helianthus tuberosus* L.), або над землею в різних частинах стебла (*Cissus tuberosa* Moc. & Sessé ex DC.), чи взагалі стеблова бульба може бути напівзануреною та формуватися з видозміненого гіпокотиля, як у представників роду *Sinningia* Nees [15, 16]. Бульби кореневого походження є не що іншим, як потовщеними ділянками коренів, де накопичуються поживні речовини (*Chlorophytum comosum* (Thunb.) Jacques) [23]. При цьому рослинам, що утворюють як підземні так і надземні бульби характерне формування вторинно-гоморизної кореневої системи. Відтак відмінність між обома типами бульб полягає не тільки в їхньому походженні, а й у тому, що стеблові бульби мають можливість продовжувати життя рослини шляхом вегетативного розмноження [23].

Як уже зазначалося раніше, досліджуваним представникам *P. natalensis* та *F. edulis* характерне розростання гіпокотилю, що не несе бруньок відновлення та утворення вираженої алоризної кореневої системи (рис. 5.5.3, 5.5.4). Саме це, на нашу думку, й відрізняє їх від типових рослин, які утворюють бульби, як кореневого так і стеблового типів.

Слід також відзначити, що у споріднених таксонів *Ischnolepis, Stomatostemma, Mondia*, досліджених авторами У. Меве, С. Ліеде та Г. Вентером [60, 78], а також у деяких представників роду *Ceropegia* [24], дійсно спостерігаються утворення, схожі на кореневі бульби, які відрізняються від характерних видозмін, що притаманні *Petopentia* та *Fockea*. Це зумовлено тим, що представникам цих таксонів характерне формування більш чи менш вираженої вторинно-гоморизної кореневої системи. Відтак, утворення видозмін, подібних бульбам, відбувається здебільшого саме на бічних коренях, що притаманно типовим бульбоносним рослинам (рис. 5.5.5) [23].

На прикладі роду *Petopentia*, такі висновки підтверджуються і молекулярно-генетичними дослідженнями, у результаті яких було виявлено, що частина родів з підродини *Periplocoideae*, які мають кореневі бульби входять в так звану «туберозну кладу», в той час як *Petopentia,* що входить до тієї ж підродини,

знаходиться в окремій, віддаленій від цих таксонів, кладі. [60]. Морфологічно рослини роду *Petopentia* подібніші до представників роду *Raphionacme* (рис. 5.5.6), що утворюють окрему однойменну кладу таксонів з характерним розростанням базальної частини пагону, подібно *Petopentia*. До того ж дослідження каудексоподібних представників Південної Африки, проведені М. Баєром, вказують на високу морфологічну спорідненість між родами *Fockea* та *Raphionacme* [22].

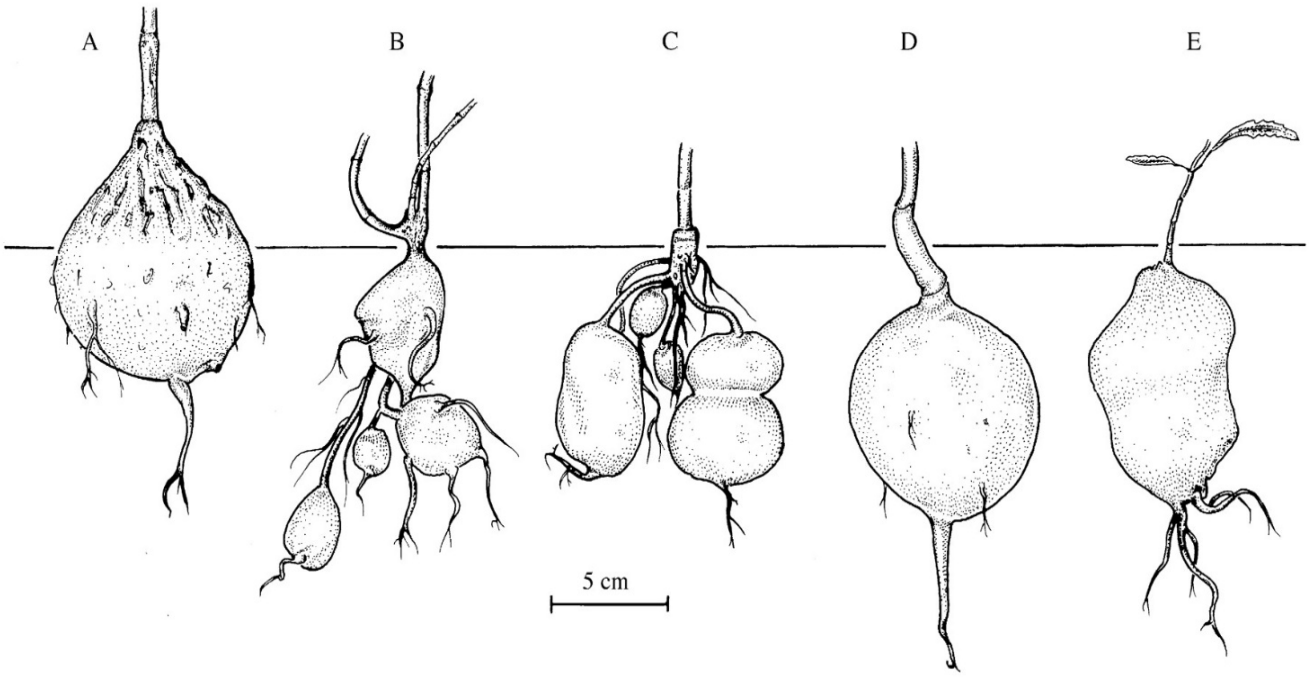

Рис. 5.5.5. Приклади різного типу бульб у *Periplocoideae* за У. Меве та С. Ліеде (2004) [60]: (**A**) *Petopentia natalensis* (Schltr.) Bullock – напівпідземна бульба, що на третину виглядає над землею, кора товста та луската; (**B**) *Ischnolepis graminifolia* (Costantin & Gallaud) Klack. – кілька кореневих бульб на первинному та вторинному коренях, кора тонка та гладка; (**C**) *Stomatostemma monteiroae* (Oliv.) N.E.Br. – кілька кореневих бульб, кора тонка та гладка; (**D**) *Raphionacme vignei* E.A. Bruce – коричнева бульба, кора товста, але досить гладка; (**E**) *Schlechterella africana* (Schltr.) K. Schum. – коричнева бульба, кора тонка і гладка (ілюстрація дещо збільшена за відношенням до **A-D**).

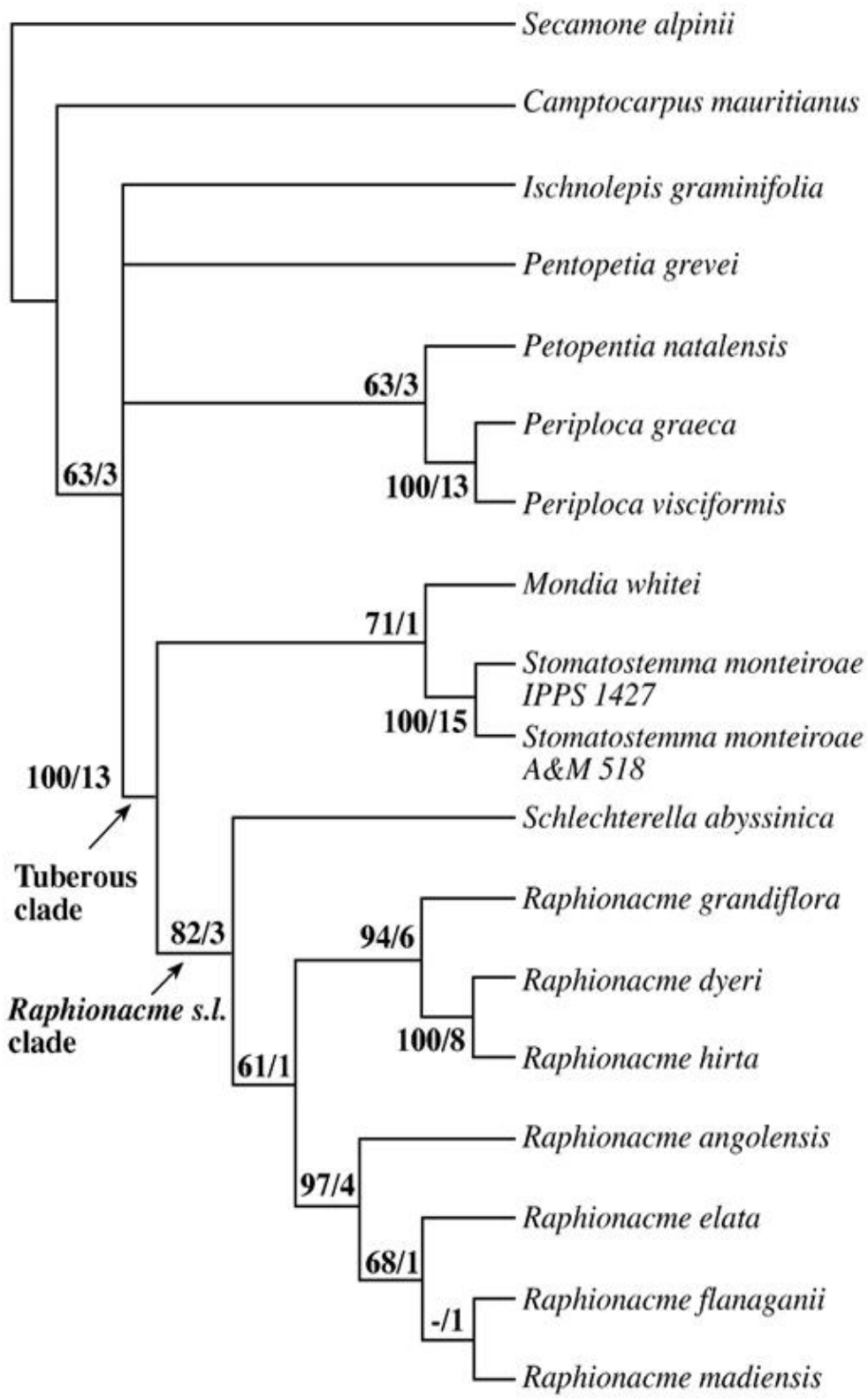

Рис. 5.5.6. Одне з чотирьох найпарсимонічніших дерев, отримане шляхом B&B аналізу ITS даних (124 парсимоно-інформативних символів, довжина дерева = 274 кроки, CI = 0 5985, RI = 0 6812, RC = 0 4077, якщо неінформативні символи виключаються) [60].

Висновки до розділу 5

За результатами дослідження морфогенезу *A. obesum*, *P. natalensis* та *F. edulis* трьох вікових станів прегенеративного періоду онтогенезу було встановлено, що проросткам цих видів характерне значне розростання гіпокотиля у порівнянні з іншими органами. При цьому на перших етапах розвитку, в *A. obesum* та *F. edulis* гіпокотиль починає активно розвиватися одразу після проростання. У проростків *P. natalensis* потовщення гіпокотиля починається на 20-22 добу після проростання. Розростання гіпокотилів відбувається шляхом первинного кортикального та медулярного потовщення стебла. У гіпокотилів проростків *A. obesum* виявлено утворення перидерми.

В ювенільних особин шляхом активного первинного медулярно-кортикального потовщення першого гіпокотилярного міжвузля формується розширена базальна частина стебла (БЧС). При цьому спостеріається чітка диференціація між БЧС та іншою невидозміненою частиною стебла (ВЧС). В *P. natalensis* та *F. edulis* ВЧС є тонкою несукулентною ліаною з паралельним листкорозташуванням; в *A. obesum* – характеризується спіральним розташуванням листків та є семісукулентною, що зумовлено первинним потовщенням, але набагато менш вираженим у порівнянні з БЧС. В *P.natalensis* та *F. edulis,* виявлено утворення перидерми, інтраксилярної флоеми та механічних тканин у вигляді склерифікованих луб'яних волокон, які характеризуються подібним типом локалізації, що і провідні елементи.

Встановлено, що в іматурних представників *A. obesum* та *F. edulis* внаслідок значного первинного потовщення БЧС та вторинного потовщення головного кореня формується сукулентна частина рослини, що виконує функцію резервуару для накопичення води та поживних речовин. В *P. natalensis* шляхом первинного потовщення сукулентну частину рослин представляє лише БЧС, що сформувалася лише з першого гіпокотилярного міжвузля.

Виявлено, що досліджувані рослини, ймовірно, є перехідними формами між примітивними та просунутішими сукулентами, при цьому характеризуються

індивідуальними стратегіями пристосування до аридних умов клімату, що збігається з деякими припущеннями, висунутим групою дослідників сукулентних рослин на чолі з Д. Херном.

Спираючись на порівняння отриманих результатів з доступними описами таких утворень, як «каудекс» чи «стеблокорінь» було встановлено, що сукулентні видозміни гіпокотилів та коренів у досліджуваних видів не задовольняють усі критерії цих понять. Більшою мірою це зумовлено тим, що типовий каудекс або стеблокорінь структурно та функціонально складніший, оскільки формується протягом багатьох років розвитку рослини, здебільшого, виконуючи функцію відновлення та вмістилища крохмалю (*Mandragora* L., *Onosma* L.), а не води, оскільки не має розвиненої водоносної паренхіми. У досліджуваних нами таксонів виражені видозміни відбуваються вже на ранньому етапі онтогенезу та характеризуються високою паренхіматизацією тканин, як у сукулентів. При цьому стебло у досліджуваних видів функціонально та структурно поділяється на дві різні частини. Його видозмінена базальна частина, що утворилася з гіпокотиля, виконує лише водозапасаючу функцію, оскільки не несе бруньок відновлення. У свою чергу, основну асиміляційну, а також відновлювальну функцію бере на себе та багаторічна частина пагону, яка не характеризується вираженими сукулентними властивостями.

Зважаючи на те, що введене Г. Роулі поняття «каудексоподібні рослини» об’єктивно існує та широко використовується в контексті багатьох сукулентних рослин з подібними морфологічними особливостями, було запропоновано надати деякої змістовності цьому поняттю в межах родини *Apocynaceae*.

Отже, до каудексоподібних рослин відноситься частина сукулентів, яким характерні сукулентні видозміни головного кореня та/або виключно гіпокотиля, розвиток якого призводить до утворення розширеної базальної частини стебла. Значний розвиток гіпокотиля може спостерігатися вже на латентному етапі онтогенезу, як в *A. obesum* та *F. edulis* або після проростання (*P. natalensis*). Запасаюча функція таких видозмін забезпечується за рахунок тонкостінних паренхімних клітин первинного медулярно-кортикального потовщення, як в *P.*

natalensis, а також додатково внаслідок вторинного потовщення, що зумовлено утворенням паренхіматизованої ксилеми (*A. obesum* та *F. edulis*). Також каудексоподібним рослинам родини *Apocynaceae* характерне раннє утворення перидерми. Вона може утворюватися вже у проростків, як в *A. obesum* або в ювенільних рослин (*P. natalensis, F. edulis*).

Список використаних джерел до розділу 5

1. Авєкін Я. В. Анатомо-морфологічні особливості десятиденного проросту *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult. / Я. В. Авєкін, М. М. Гайджаржи // Від молекули до біосфери: матеріали XI Міжнародної конференції молодих науковців (29 листопада-2 грудня 2016 р.). – Харків, 2016. – С. 112-113.
2. Авєкін Я. В. Анатомо-морфологічні особливості вегетативних органів сукулентних представників родини *Apocynaceae* на прегенеративному етапі розвитку / Я. В. Авєкін, М. М. Гайджаржи // Сучасні проблеми біології, екології та хімії: матеріали V Міжнародної науково-практичної конференції (26-28 квітня 2017р.). – Запоріжжя, 2017. – С. 15-17.
3. Авєкін Я. В. *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult. (*Apocynaceae*): розвиток вегетативних органів на ранніх етапах онтогенезу / Я. В. Авєкін, М. М. Гайджаржи // Ukrainian Journal of Ecology. – 2017. – Vol. 7 (2). – P. 173-183. doi: 10.15421/2017_34
4. Авєкін Я. В. Особливості розвитку *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult. (*Apocynaceae*) на перших етапах онтогенезу / Я. В. Авєкін // Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття.
5. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. Учебное пособие. / [П. Ю. Жмылев, Ю. Е. Алексеев, Е. А. Карпухина, С. А. Баландин и др.]. – 2-е. изд., испр. и доп. – М. : 2005. – 256 с.
6. Гайджаржи М. М. Сукулентність в рослинному світі / М. М. Гайджаржи // Наукові записки національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. – 2004. – 3-4 (24). – С. 111-117.
7. Гайджаржи М. Н. Происхождение, фитоценотические стратегии и жизненные формы суккулентных растений в связи с использованием в цветоводстве / М. Н. Гайджаржи // Биологический вестник, 2006. – Т.10, N. 1. – С. 28-30.
8. Гайджаржи М. М. Каудексні сукулентні рослини в колекції Ботанічного саду / М.М. Гайджаржи [та ін.] // Вісник Київського національного університету імені

Тараса Шевченка. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. – 2015. – Вип. 1 (33). – С. 11-14.

9. Ілюстрований довідник з морфології квіткових рослин / С. М. Зиман, С. Л. Мосякін, О. В. Булах, О. М. Царенко. – Ужгород: Медіум, 2004. – 156 с.
10. Мизгирёва О. Ф. Мандрагора туркменская (*Mandragora turcomanica* Mizgir), её биология и возможность внедрения в культуру / О. Ф. Мизгирёва // Диссертация на соискание учёной степени кандидата биологических наук. – Ашхабад: Всесоюзный институт растениеводства, Туркменская опытная станция, 1946. – 63 с.
11. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных / И. Г. Серебряков. – М. : Высшая школа, 1962. – 378 с.
12. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений / И. Г. Серебряков. – М. : Высшая школа, 1952. – 391 с.
13. Серебряная Ф. К. Морфолого-анатомическое исследование Оносмы кавказской (*Onosma caucasicum* Levin. ex m. pop.) Семейства бурачниковые (*Boraginaceae* Juss.) / Ф. К. Серебряная // Фармация и фармакология. – 2014. – № 1. – С. 35-41.
14. Словарь ботанических терминов / Под общ. ред. И. А. Дудки. – К. : Наук. думка, 1984. – 308 с.
15. Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных / А. Л. Тахтаджян. – М., Л. : Наука, 1964. – 236 с.
16. Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов / А. Л. Тахтаджян. – Л. : Наука, 1987. – 439 с.
17. Федоров Ал. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень / Ал. А. Федоров, М. Э. Кирпичников, З. Т. Артюшенко / Под общ. ред. П. А. Баранова. – М., Л. : Изд-во АН СССР, 1962. – 349 с.
18. Цвелев Н. Н. Жизнь растений. Семейство *Apocynaceae*. Семейство *Asclepiadaceae* / Н. Н. Цвелев / Под общ. ред. А. Л. Тахтаджяна. – М. : Просвещение, 1981. – Т. 5 (2). – 512 с.

19. Albers F. Illustrated handbook of Succulent plants: *Asclepiadaceae* / F. Albers, U. Meve. – Berlin: Springer, 2004. – 321 p.
20. Aviekin Y. Features of forming caudex of *Adenium obesum* representatives on pre-generative stage of ontogenesis / Y. Aviekin // «Save Plants for Earth's Future»: materials of 8th Planta Europa conference (may 22-26, 2017). – Kyiv, 2017. – P. 48.
21. Ávila-Lovera E. Stem-succulent trees from the Old and NewWorld tropics / E. Ávila-Lovera, E. Ezcurra // Tropic. tree physiology. – 2016. – Vol. 6. – P. 45-65.
22. Bayer M. B. Notes on species of the genera *Fockea* and *Raphionacme* / M. B. Bayer // Excelsa. – 1976. – Vol. 6 (61). – P. 87-91.
23. Bell A. D. Plant form: an illustrated guide of flowering plants morphology / A. D. Bell. – Oxford, New York, Tokyo: Oxford university press, 1991. – 340 p.
24. Bhandari M. Anatomical, physico-chemical, and phytochemical investigations of *Ceropegia bulbosa* var. *lushii* / M. Bhandari, An. Bhandari, Aa. Bhandari // Ind. J. of Nat. Prod. and Res. – 2016. – Vol. 7 (4). – P. 314-322.
25. Carlquist S. A theory of paedomoiphosis in dicotyledonous woods / S. Carlquist // Phytomorphology. – 1962. – Vol. 12. – P. 30-45.
26. Carlquist S. Ecological strategies of xylem evolution / S. Carlquist. – Berkeley: University of California Press, 1975. – 259 p.
27. Carlquist S. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach / S. Carlquist // Amer. J. of Bot. – 1977. – Vol. 64. – P. 887-896.
28. Carlquist S. Further concepts in ecological wood anatomy, with comments on recent work in wood anatomy and evolution / S. Carlquist // Aliso. – 1980. – Vol. 9. – P. 499-553.
29. Carlquist S. Vessel grouping in dicotyledon woods: significance and relationship to imperforate tracheary elements / S. Carlquist // Aliso. 1984. – Vol. 10. – P. 505-525.
30. Chapotin S. M. A biomechanical perspectiveon the role of large stem volume andhigh water content in Baobab trees (*Adansonia* sp.; *Bombacaceae*) / S. M. Chapotin, J. H. Razanameharizaka, N. M. Holbrook // Amer. J. Bot.– 2006. – Vol. 93. – P. 1251-1264.

31. Eggli U. Illustrated handbook of succulent plants: Dicotyledons / U. Eggli. – Berlin: Springer, 2002. – 547 p.
32. Eggli U. Living under temporarily arid conditions – succulence as an adaptive strategy / U. Eggli, R. Nyffeler // Bradleya – 2009. – Vol. 27. – P. 13-36.
33. El-Kashef D. F. Morphological and anatomical studies of the stem of *Pachypodium lamerei* Drake, family *Apocynaceae*, cultivated in Egypt / A. N. E. Hamed, H. E. Khalil, M. S. Kamel // J. of Pharm. and Phytochem. – 2015 a. – Vol. 3 (5). – P. 25-
34. El-Kashef D. F. Botanical studies of the leaf of *Pachypodium lamerei* Drake, family *Apocynaceae*, cultivated in Egypt. / A. N. E. Hamed, H. E. Khalil, M. S. Kamel // J. of Pharm. and Phytochem. – 2015 b. – Vol. 3 (5). – P. 40-45.
35. Fenner M. Some measurements on the water-relations of baobab trees / M. Fenner // Biotrop. – 1980. – Vol. 12. – P. 205-209.
36. Fisher J. B. Wound healing by exposed secondary xylem in *Adansonia* (*Bombacaceae*) / J. B. Fisher // IAWA Bull. – 1981. – Vol. 2 (4). – P. 193-199.
37. Gibson A. C. The anatomy of succulence / [A. C. Gibson, I. P. Ting, M. Gibbs, et al.] // Americ. soc. of plant physiolog. – 1982. – P. 1-17.
38. Gibson A. C. Structure-function relations of warm desert plants / A. C. Gibson. – Berlin: Springer-Verlag, 1996. – 215 p.
39. Hearn D. J. *Adenia* (*Passifloraceae*) and its adaptive radiation: phylogenyand growth form diversification / D. J. Hearn // Syst. Bot. – 2006. – Vol. 31. – P. 805-821.
40. Hearn D. J. Descriptive anatomy and evolutionary patterns of anatomical diversification in *Adenia* (*Passifloraceae*) / D. J. Hearn //A Jour. of Syst. and Evol. Bot. – 2009. – Vol. 27, (1). – P. 13-38.
41. Hearn D. J. Developmental patterns in anatomy are shared among separate evolutionary origins of stem succulent and storage root bearing growth habits in *Adenia* (*Passifloraceae*) / D. J. Hearn // Am. J. Bot. – 2009b. – Vol. 96. – P. 1941-1956.
42. Hearn D. J. Dissection of evolutionary networks to assess their rolein the evolution of robustness, function, and diversification / D. J. Hearn // Evolution. – 2013. – Vol. 67. – P. 2273-2283.

43. Hearn D. J. The evolution of growth forms with expanded root and shoot parenchymatous storage is correlated across the eudicots / D. J. Hearn, R. Spicer // Int. J. of Plant Sci. – 2013. – Vol. 174 (7). – P. 1049-1061. doi: 10.1086/671745.
44. Henrickson J. Anatomy of periderm and cortex of *Fouquieriaceae* / J. Henrickson // Aliso. – 1969. – Vol. 7. – P. 97-126.
45. Hickey M. The Cambridge illustrated glossary of botanical terms / M. Hickey, C. King. – 1-th edition. – Cambridge: Cambridge University Press, 2000 – 222 p.
46. Humphrey R. R. A study of *Idria columnaris* and *Fouquieria splendens* /R.R. Humphrey // Amer. J. Bot. – 1935. – Vol. 22. – P. 184-207.
47. Ihlenfeldt H. -D. Lebensformen undüberlebens strategien bei sukkulenten / H. -D. Ihlenfeldt // Ber.Deutsch. Bot. Ges.,1985. – Vol. 98. – P. 409-423.
48. Kaul R. B. The role of the multiple epidermis in foliar succulence of *Peperomia* (*Piperaceae*) / R. B. Kaul // Bot. Gaz. – 1977. – Vol. 138. – 213-218.
49. Mabberley D. J. The plant book. A portable dictionary of the vascular plants / D. J. Mabberley. – 2nd edn. – Cambridge: Cambridge University Press, 1997. – 858 p.
50. Mauseth J. D. Cortical bundles in the persistent, photosynthetic stems of cacti / J. D. Mauseth, M. Sajeva // Ann. Bot. – 1992. – Vol. 70. – P. 317-324.
51. Mauseth J. D. Water-storing and cavitation-preventing adaptations in wood of cacti / J. D. Mauseth // Ann. Bot. – 1993. – Vol. 72. – P. 81-89.
52. Mauseth J. D. Collapsible water-storage cells in cacti / J. D. Mauseth // Bull. Torrey Bot. Club. – 1995. – Vol. 122. – P. 145-151.
53. Mauseth J. D. Evolution of extreme xeromorphic characters in wood: a study of nine evolutionary lines in *Cactaceae* / J. D. Mauseth, B. J. Plemons-Rodriguez // Amer. J. Bot. – 1998. – Vol. 85. – 209-218.
54. Mauseth J. D. Theoretical aspects of surface-to-volume ratios and water-storage capacities of succulent shoots / J. D. Mauseth // Amer. J. Bot. – 2000. – Vol. 88. – P. 1107-1115.
55. Mauseth J. D. Root wood differs strongly from shoot wood within individual plants of many *Cactaceae* / J. D. Mauseth, M. E. Stone-palmquist // Int. J. Pl. Sci. – 2001. – Vol. 162. – P. 767-776.

56. Mauseth J. D. The structure of photosynthetic succulent stems in plants other than cacti / J. D. Mauseth // Int. J. Pl. Sci. – 2004. – Vol. 165. – P. 1-9.
57. Mauseth J. D. Structure-function relationships in highly modified shoots of *Cactaceae* / J. D. Mauseth // Ann. Bot. – 2006. – Vol. 98. – P. 901-926.
58. Metcalfe C. R. Anatomy of the dicotyledons / C. R. Metcalfe, L. Chalk. – Oxford: Clarendon Press, 1957. – Vol. 1. – 806 p.
59. Metcalfe C. R. Anatomy of the dicotyledons / C. R. Metcalfe, L. Chalk. – 2-th edition. – Oxford: Clarendon Press, 1983. – Vol. 2. – 276 p.
60. Meve U. Generic delimitations in tuberous *Periplocoideae* (*Apocynaceae*) from Africa and Madagascar / U. Meve, S. Liede // Annals of Botany. – 2004 a. – Vol. 93. – P. 407-414. doi: 10.1093/aob/mch057.
61. Newton L. E. Comments on the caudiciform cult / L. E. Newton // Nation. Cact. Succ. J. – 1974 a. – Vol. 29. – P. 14-17.
62. Newton L. E. Is the Baobab tree succulent? / L. E. Newton // Nation. Cact. Succ. J. Gr. Brit. – 1974 b. – Vol. 36. – P. 57-58.
63. Ogburn R. M.The ecological water-use strategies of succulent plants / R. M. Ogburn, E. J. Edwards // Adv. in Bot. Res. – 2010. – Vol. 55. – P. 179-225. doi: 10.1016/B978-0-12-380868-4.00004-1.
64. Olson M. E. Stem and leaf anatomy of the arborescent *Cucurbitaceae Dendrosicyos socotrana* with comments on the evolution of pachycauls from lianas / M. E. Olson // Pl. Syst. Evol. – 2003. – Vol. 239. – P. 199-214.
65. Olson M. E. Stem and root anatomical correlations with life form diversity, ecology, and systematics in *Moringa* (*Moringaceae*) / M. E. Olson, S. Carlquist // Bot. J. Linn. Soc. – 2001. – Vol. 135. – P. 315-348.
66. Pate J. S. Plants withfleshy underground storage organs – a Western Australian survey. The biology of Australian plants / J. S. Pate, K. W. Dixon. Under the general editorship J. S. Pate & A. J. Mccomb (eds.). – Nedlands: University of Western Australia Press, 1981. – P. 181-215.

67. Pate J. S. Tuberous, cormous and bulbous plants. Biology of anadaptive strategy in Western Australia / J. S. Pate, K. W. Dixon. – Nedlands: University of Western Australia Press,1982. – 268 p.
68. Rauh W. Die grossartige welt der sukkulenten / W. Rauh. – Berlin, Hamburg: Verlag Paul Parey, 1979 – 183 p.
69. Rowley G. D. Caudiciform succulents / G. D. Rowley // Nation. Cact. Succ. J. – 1948. – Vol. 3. – P. 102-103.
70. Rowley G. D. Name that succulent. Keys to the families and genera of succulent plantsin cultivation / G. D. Rowley. – Cheltenham: Stanley Thornes Ltd., 1980. – 268 p.
71. Rowley G. Caudiciform and pachycaul succulents: Pachycauls, Bottle-, Barrel- and Elephant-trees and their kin: a collector's miscellany / G. Rowley. – U.S.A: Strawberry Press, 1987. – 282 p.
72. Rowley G. D. A history of succulent plants / G. D. Rowley. – Mill Valley: Strawberry Press, 1997. – 409 p.
73. Rowley G. *Pachypodium* & *Adenium* / G. Rowley // Cactus File. – 1999. – Vol. 5. – 179 p.
74. Solereder H. Systematic anatomy of the dicotyledons: a handbook for laboratories of pure and applied botany / H. Solereder. – Oxford: Clarendon press, 1908. – Vol. 2. – 1183 p.
75. Srivastava G. S. Schizocotyly and polycotyly in *Adansonia digitata* / G. S. Srivastava // Linn. Sci. Cult. – 1959. – Vol. 25. – 218-219.
76. Swartz D. Collegiate dictionary of botany / D. Swartz.– New York: Ronald Press Company, 1971. – 520 p.
77. Venter H. J. T. The genus *Petopentia* (*Periplocaceae*) / [H. J. T. Venter, et al.] // South Afr. J. Bot. – 1990. – Vol. 56 (3). – 393-398, ills.
78. Venter H. Diversity and relationships within the *Periplocoideae* (*Apocynaceae*) / H. Venter, R. Verhoeven // Ann. of the Miss. Bot. Garden. – 2001. – Vol. 88 (4). – P. 550-568.

79. West J. What is a succulent? / J. West // Cact. Succ. J. (U.S.). – 1931. – Vol. 3. – P. 71-72.
80. Wickens G. E. Ecophysiology of economic plants in arid and semi-arid lands. – Berlin: Springer, 1998. – 343 p.
81. Wickens G. E. The Baobabs: pachycauls of Africa, Madagascar and Australia / G. E. Wickens, P. Lowe. – Luxembourg: Springer Science, Business Media B. V, 2008. – 534 p.
82. Willert D. J. Desert succulentsand their life strategies / [D. J. Willert, B. M. Von Eller, M. J. A. Werger, E. Brinckmann] // Vegetatio – 1990. – Vol. 90. – P.133-144.
83. Willert D. J. Life strategies of succulents in deserts. With special reference to the Namib desert / [D. J. Willert, B. M. Von Eller, M. J. A. Werger, E. Brinckmann, H. - D. Ihlenfeldt]. – Cambridge: Cambridge University Press, 1992. – 368 p.
84. Wyka T. Water tissues of succulents. Part 1 / T. Wyka // Kaktusy i Inne. – 2008. – Vol. 5(1). – P. 4-11.
85. Zimmermann M. H. Xylem structure and the ascent of sap / M. H. Zimmermann. – Berlin: Springer-Verlag, 1983. – 250 p.

ВИСНОВКИ

У дисертаційній роботі представлено результати досліджень морфогенезу в умовах інтродукції трьох раритетних каудексоподібних сукулентних таксонів родини *Apocynaceae* на прегенеративному періоді розвитку, проведено дослідження структури їх насінин та визначено механізми, локалізацію, а також етапи утворення характерних сукулентних метаморфоз. Проведено уточнюючу біоморфологічну характеристику обраних видів та надано змістовний опис поняттю «каудексоподібні рослини». За результатами досліджень морфології та фенології квіток модельних особин *A. obesum* розроблено дієву методику штучного перехресного запилення, яка може використовуватися для репродукції інших раритетних сукулентних та мезофітних таксонів родини *Apocynaceae* з подібною будовою генеративних органів.

1. Індукція бутонізації та початку цвітіння рослин *Adenium obesum* в умовах інтродукції залежить від збільшення середньодобової температури, тривалості світлового дня та інтенсивності освітлення. Період цвітіння та плодоношення в умовах інтродукції триває протягом 180-200 діб. На основі виявлених морфологічних особливостей квіток на різних етапах цвітіння розроблено методику штучного перехресного запилення *Adenium obesum* в умовах інтродукції.
2. Виявлено два типи будови тести насінин: екзотестальний в *Petopentia natalensis*, а також екзо-мезотестальний в *Adenium obesum* та *Fockea edulis*. При цьому видозміни в гіпокотилярній частині зародків в *Adenium obesum* та *Fockea edulis* простежуються вже на латентній стадії онтогенезу. Показано залежність між об’ємом зародка та ступенем розвитку ендосперму насінин досліджуваних видів: чим більший об’єм гіпокотилярної частини зародка, тим тонший шар ендосперму.
3. Визначено дві стратегії розвитку сукулентних ознак у модельних об’єктів: одна характеризується активним розвитком гіпокотиля вже на стадії проростку та утворенням, надалі, розширеної базальної частини стебла і потовщеного головного

кореня; друга – формуванням з гіпокотиля розширеної базальної частини стебла на стадії ювенільної рослини, без видозмін інших органів.

4. З’ясовано, що формування розширеної базальної частини стебла у досліджених таксонів відбувається шляхом комбінованого медулярно-кортикального первинного потовщення. Вторинне потовщення в базальній частині стебла відбувається двома індивідуальними шляхами: в *Adenium obesum* камбій генерує суцільні кільця флоеми та паренхіматизованої ксилеми; в *Petopentia natalensis* та *Fockea edulis* зберігається пучковий тип провідних елементів. Потовщення головного кореня в *Adenium obesum* та *Fockea edulis* відбувається шляхом утворення паренхіматизованої ксилеми.

5. Дослідження показало, що для *Adenium obesum* на стадії проростку, а для *Petopentia natalensis* і *Fockea edulis* на стадії ювенільних особин, характерно формування перидерми, що найімовірніше є еволюційним пристосуванням до аридних умов клімату.

6. Метаморфози стебел досліджуваних сукулентних рослин родини *Apocynaceae* за своїми морфологічними особливостями не відповідають поняттям «бульба», «каудекс» чи «стеблокорінь». Отримані результати анатомо-морфологічних досліджень морфогенезу *Adenium obesum*, *Petopentia natalensis* та *Fockea edulis* можуть слугувати як додаткове обґрунтування поняття «каудексоподібні рослини», запропонованого Г. Роулі для опису сукулентів з видозмінами базальної частини пагонів.

ДОДАТОК А

Таблиця А. 1

Феноспектр цвітіння *Adenium obesum* в умовах інтродукції

Місяці	січень			лютий			березень			квітень			травень			червень			липень			серпень			вересень			жовтень			листопад			грудень		
Декади	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Фенофази																																				

Поява бутонів Розвиток бутонів Початок цвітіння Масове цвітіння Відцвітання Кінець цвітіння

Таблиця А. 2

Морфометричні показники квіток *Adenium obesum* на різних етапах розвитку (*M* ± *m*)

Частини квітки		Парамерти (мм)	Доба вимірювань							
			1	3	6	9	12	15	18	21
Квітконіжка		l	0,79 ± 0,11	0,97 ± 0,17	1,89 ± 0,28	2,18 ± 0,32	3,09 ± 0,56	4,37 ± 0,93	9,78 ± 1,09	13,72 ± 3,24
		d	0,64 ± 0,07	1,12 ± 0,12	2,18 ± 0,15	2,21 ± 0,17	2,34 ± 0,21	2,39 ± 0,38	2,48 ± 0,42	2,76 ± 0,47
Кашечка		l	0,25 ± 0,04	0,38 ± 0,08	0,47 ± 0,10	0,89 ± 0,13	1,27 ± 0,15	1,56 ± 0,18	1,78 ± 0,20	1,93 ± 0,22
		d	1,89 ± 0,19	2,46 ± 0,24	3,15 ± 0,33	3,67 ± 0,42	4,21 ± 0,49	4,37 ± 0,56	4,42 ± 0,67	4,59 ± 0,75
Чашолистики		l	4,79 ± 0,38	6,78 ± 0,43	8,95 ± 0,51	9,16 ± 0,73	9,24 ± 0,65	9,36 ± 0,84	9,47 ± 0,96	9,61 ± 1,14
		b	2,84 ± 0,08	2,97 ± 0,11	3,12 ± 0,09	3,39 ± 0,19	3,67 ± 0,27	3,78 ± 0,37	4,14 ± 0,32	4,37 ± 0,48
		s	0,47 ± 0,07	0,54 ± 0,13	0,68 ± 0,10	0,68 ± 0,14	0,69 ± 0,05	0,69 ± 0,09	0,71 ± 0,06	0,71 ± 0,08
Віночок	Трубка	l	1,96 ± 0,79	5,11 ± 1,21	8,89 ± 1,65	16,32 ± 2,12	22,34 ± 3,67	28,92 ± 4,79	34,56 ± 7,85	47,83 ± 10,74
		d	1,45 ± 0,08	3,95 ± 0,11	4,49 ± 0,87	5,07 ± 0,75	7,98 ± 1,43	9,76 ± 1,64	11,14 ± 2,13	13,85 ± 2,89
	Відгини	l	0,85 ± 0,12	5,12 ± 1,34	7,45 ± 0,93	9,76 ± 1,44	13,56 ± 2,06	16,73 ± 3,98	20,87 ± 5,73	38,62 ± 6,94
		b	0,62 ± 0,05	3,44 ± 0,43	5,86 ± 0,75	7,24 ± 1,36	9,73 ± 1,18	11,56 ± 2,09	17,95 ± 3,54	37,45 ± 5,31
		s	0,16 ± 0,02	0,16 ± 0,02	0,17 ± 0,03	0,17 ± 0,03	0,18 ± 0,03	0,18 ± 0,04	0,20 ± 0,05	0,21 ± 0,05
Плодолистики		l	0,97 ± 0,08	1,13 ± 0,16	1,25 ± 0,17	1,42 ± 0,19	1,49 ± 0,18	1,57 ± 0,19	1,61 ± 0,24	1,92 ± 0,28
		d	0,78 ± 0,10	0,84 ± 0,13	0,96 ± 0,11	1,13 ± 0,15	1,13 ± 0,16	1,14 ± 0,16	1,15 ± 0,17	1,21 ± 0,16

Продовж. табл. А. 2

Стовпчик		l	0,62 ± 0,09	1,79 ± 0,45	2,86 ± 0,59	3,57 ± 0,76	6,87 ± 0,89	8,23 ± 1,25	10,08 ± 1,45	10,98 ± 1,31
		d	0,37 ± 0,06	0,39 ± 0,08	0,40 ± 0,07	0,41 ± 0,09	0,44 ± 0,09	0,47 ± 0,08	0,49 ± 0,12	0,65 ± 0,11
Приймочка	Стерильна частина	l	0,21 ± 0,04	0,32 ± 0,06	0,46 ± 0,10	0,54 ± 0,08	0,61 ± 0,11	0,76 ± 0,09	0,97 ± 0,08	1,07 ± 0,05
		d	0,93 ± 0,08	0,96 ± 0,09	1,04 ± 0,08	1,11 ± 0,09	1,15 ± 0,11	1,19 ± 0,17	1,24 ± 0,15	1,27 ± 0,14
	Фертильна частина	l	0,29 ± 0,07	0,35 ± 0,06	0,74 ± 0,07	0,87 ± 0,08	0,94 ± 0,09	0,98 ± 0,11	1,09 ± 0,08	1,16 ± 0,07
		d	0,32 ± 0,09	0,97 ± 0,10	1,05 ± 0,08	1,16 ± 0,09	1,24 ± 0,10	1,28 ± 0,09	1,31 ± 0,11	1,35 ± 0,13
Тичинки	Тичинкові нитки	l	0,36 ± 0,13	0,52 ± 0,17	0,63 ± 0,21	0,77 ± 0,18	1,18 ± 0,32	1,87 ± 0,24	2,14 ± 0,37	2,65 ± 0,48
		d	0,28 ± 0,07	0,29 ± 0,05	0,31 ± 0,09	0,35 ± 0,06	0,67 ± 0,08	0,85 ± 0,11	1,13 ± 0,14	1,29 ± 0,12
	Пиляки	l	1,87 ± 0,09	1,94 ± 0,13	2,03 ± 0,16	2,18 ± 0,20	2,25 ± 0,18	2,57 ± 0,23	2,66 ± 0,28	3,48 ± 0,36
		d	0,42 ± 0,05	0,47 ± 0,09	0,68 ± 0,17	0,79 ± 0,15	0,83 ± 0,19	1,26 ± 0,21	1,54 ± 0,18	1,97 ± 0,16
	Хвостоподібні придатки	l	0,31 ± 0,12	3,75 ± 0,43	7,91 ± 0,95	11,42 ± 1,42	17,37 ± 1,78	26,53 ± 3,96	38,94 ± 7,61	49,73 ± 10,84
		d	0,12 ± 0,03	0,19 ± 0,07	0,28 ± 0,06	0,31 ± 0,12	0,38 ± 0,11	0,46 ± 0,08	0,54 ± 0,12	0,98 ± 0,09
	Списоподібні вирости	l	0,09 ± 0,02	0,32 ± 0,22	0,66 ± 0,19	1,07 ± 0,18	1,35 ± 0,31	2,14 ± 0,28	2,97 ± 0,43	3,26 ± 0,54
		d	0,04 ± 0,01	00,9 ± 0,03	0,12 ± 0,04	0,18 ± 0,07	0,22 ± 0,08	0,25 ± 0,06	0,29 ± 0,05	0,36 ± 0,07

Примітки: l – довжина, b – ширина, s – товщина, d – діаметр, згідно з міжнародною системою одиниць СІ.

ДОДАТОК Б

Таблиця Б. 1

Морфометричні показники тканин *Adenium obesum* різних вікових станів прегенеративного періоду онтогенезу (*M* ± *m*)

Складові рослин	Тканини		Параметри (мкм)	Проростки	Ювенільні рослини	Іматурні рослини
ВЧС	Епідерма		s	00	18,79 ± 5,93	00
	Перидерма	Фелема	s	00	178,42 ± 37,61	**292,85 ± 71,48** ***
		Фелоген	s	00	15,04 ± 1,69	15,31 ± 1,41
		Фелодерма	s	00	47,39 ± 12,73	**86,31 ± 32,66** ***
	Паренхіма кори		s	00	834,85 ± 132,31	978,74 ± 179,52
	Флоема		S (мкм^2)	00	1773,91 ± 235,24	0
			d	00	0	98,46 ± 27,19
	Інтраксилярна флоема		S (мкм^2)	00	1532,64 ± 312,59	2845,92 ± 464,15
	Камбіальна зона		s	00	29,93 ± 16,14	37,54 ± 11,37
	Ксилема		S (мкм^2)	00	3093,67 ± 275,82	0
			s	00	0	757,94 ± 323,87
	Серцевина		r	00	954,24 ± 164,56	1192,11 ± 182,35
Гіпокотиль / БЧС	Епідерма		s	16,32 ± 5,26	18,96 ± 6,38	0
	Перидерма	Фелема	s	94,97 ± 11,61	**254,63 ± 45,24** ***	**386,47 ± 93,43** ***
		Фелоген	s	13,82 ± 1,34	14,87 ± 1,29	15,23 ± 1,37
		Фелодерма	s	34,28 ± 9,83	**59,88 ± 17,45** ***	**93,6 ± 21,14** ***
	Паренхіма кори		s	766,42 ± 93,88	**1692,91 ± 284,37** ***	**3589,63 ± 342,21** ***
	Флоема		S (мкм^2)	1121,45 ± 117,35	**1349,82 ± 161,52** **	0

Продовж. табл. Б. 1

Гіпокотиль / БЧС	Флоема		s	00	0	127,17 ± 51,86
	Інтраксилярна флоема		S (мкм^2)	00	2923,41 ± 461,08	3186,34 ± 502,95
	Камбіальна зона		s	27,63 ± 6,95	31,49 ± 8,15	**92,86 ± 16,47** ***
	Ксилема		S (мкм^2)	6007,32 ± 588,67	**6758,58 ± 790,45** *	**8124,12 ± 928,96** ***
			s	00	0	1179,86 ± 442,78
	Серцевина		r	1268,09 ± 198,17	**4178,24 ± 205,19** ***	**16372,36 ± 891,25** ***
Головний корінь	Епіблема		s	25,83 ± 8,25	00	00
	Екзодерма		s	50,18 ± 28,54	00	00
	Перидерма	Фелема	s	00	158,93 ± 43,03	**236,81 ± 108,34** ***
		Фелоген	s	00	12,09 ± 1,62	16,43 ± 5,49
		Фелодерма	s	00	102,06 ± 32,51	117,15 ± 37,23
	Паренхіма кори		s	71,9 ± 15,36	79,88 ± 19,04	**103,92 ± 20,51** **
	Флоема		s	28,32 ± 7,11	**42,75 ± 10,04** *	**63,86 ± 27,01** **
	Камбіальна зона		s	0	12,69 ± 6,33	14,42 ± 8,65
	Ксилема		s	31,68 ± 7,24	**185,38 ± 41,75** ***	**4768,07 ± 332,36** ***

Примітки:

7. ВЧС – верхня частина стебла в ювенільних та іматурних рослин.
8. БЧС – базальна частина стебла в ювенільних та іматурних рослин.
9. Рівень значущості: * $-P < 0,05$; ** $-P < 0,01$; *** $-P < 0,001$.
10. Достовірні значення виділені напівжирним шрифтом.
11. s – товщина, S –площа, r – радіус, згідно з міжнародною системою одиниць СІ.
12. 0 – заміри не проводилися.
13. 00 – заміри не проводилися через відсутність даної складової.

Таблиця Б. 2

Морфометричні показники елементів тканин *Adenium obesum* різних вікових станів прегенеративного періоду онтогенезу (*M* ± *m*)

Складові рослин	Елементи тканин	Параметри (мкм)	Проростки	Ювенільні рослини	Іматурні рослини
ВЧС	Епідермоцити	тс	00	49,23 ± 5,41	0
		рс	00	21,26 ± 2,85	0
	Клітини фелеми	тс	00	51,37 ± 6,92	**64,76 ± 8,15 *****
		рс	00	32,45 ± 4,17	34,36 ± 5,21
	Клітини фелогену	тс	00	46,83 ± 3,85	47,21 ± 3,98
		рс	00	14,62 ± 1,53	15,13 ± 1,25
	Клітини фелодерми	тс	00	47,57 ± 6,75	48,16 ± 5,03
		рс	00	21,64 ± 3,48	22,34 ± 3,86
	Клітини паренхіми кори	d	00	79,17 ± 18,75	88,76 ± 21,45
	Луб'яні волокна	d	00	0	15,82 ± 5,77
	Провідні елементи флоеми	d	00	5,43 ± 0,86	6,19 ± 1,18
	Провідні елементи інтр. флоеми	d	00	5,84 ± 1,05	5,97 ± 1,09
	Камбіальні клітини	тс	00	3,23 ± 1,73	4,81 ± 2,36
		рс	00	2,96 ± 1,08	3,19 ± 2,45
	Трахеальні елементи ксилеми	d	00	15,75 ± 2,14	20,36 ± 4,18
	Клітини серцевини	d	00	87,49 ± 16,22	**102,35 ± 23,71 ***
	Молочники	d	00	47,52 ± 6,15	51,93 ± 8,24
Гіпокотиль / БЧС	Епідермоцити	тс	41,7±2,7	**65,13±7,26 *****	0
	Епідермоцити	рс	21,62 ± 3,48	**24,55 ± 2,37 ****	0

Продовж. табл. Б. 2

Гіпокотиль / БЧС	Клітини фелеми	тс	48,57 ± 4,13	**69,72 ± 6,86** ***	**83,85 ± 9,41** ***
	Клітини фелеми	рс	29,71 ± 2,66	**33,68 ± 5,25** *	35,54 ± 5,78
	Клітини фелогену	тс	45,89 ± 2,94	**47,32 ± 3,18** *	48,72 ± 3,57
		рс	13,64 ± 1,22	14,62 ± 1,53	15,13 ± 1,25
	Клітини фелодерми	тс	34,23 ± 1,87	**36,54 ± 2,16** *	**49,92 ± 6,83** ***
		рс	19,42 ± 1,56	**21,71 ± 3,83** *	**25,67 ± 4,95** *
	Клітини паренхіми кори	d	71,85 ± 11,43	**108,63 ± 29,17** ***	127,39 ± 38,14
	Луб'яні волокна	d	0	0	17,43 ± 7,92
	Провідні елементи флоеми	d	4,91 ± 0,95	**8,77 ± 1,64** ***	**12,9 ± 2,31** ***
	Провідні елементи інтр. флоеми	d	0	7,51 ± 2,03	9,63 ± 1,85
	Камбіальні клітини	тс	5,89 ± 1,11	6,23 ± 1,28	**8,37 ± 1,92****
		рс	4,74 ± 0,65	5,76 ± 0,92	6,28 ± 1,44
	Трахеальні елементи ксилеми	d	16,12 ± 2,46	**19,15 ± 2,97** **	**26,14 ± 6,34** **
	Клітини серцевини	d	83,24 ± 19,07	**144,12 ± 52,75** ***	169,46 ± 61,39
	Молочники	d	21,27 ± 3,83	**51,84 ± 9,71** ***	53,23 ± 10,02
Головний корінь	Клітини епіблеми	тс	24,31 ± 7,35	0	0
		рс	25,08 ± 8,17	0	0
	Клітини екзодерми	тс	26,35 ± 7,62	40,29 ± 12,75	0
		рс	29,82 ± 11,26	31,47 ± 6,92	0
	Клітини фелеми	тс	0	48,03 ± 10,26	**59,27 ± 11,34** **
		рс	0	20,51 ± 6,43	24,31 ± 8,09
	Клітини фелогену	тс	0	32,96 ± 4,19	**48,75 ± 4,15** **

Продовж. табл. Б. 2

Головний корінь	Клітини фелогену	рс	0	11,87 ± 1,85	16,43 ± 5,49
	Клітини фелодерми	тс	0	34,05 ± 7,61	**52,73 ± 9,64** ***
		рс	0	15,24 ± 4,38	**38,21 ± 6,17** ***
	Клітини паренхіми кори	тс	26,7±7,82	29,45±8,63	**52,74 ± 9,52** ***
		рс	18,2±6,35	20,37 ± 6,89	**38,25 ± 6,13** ***
	Провідні елементи флоеми	d	1,89 ± 0,67	**5,12 ± 0,86** ***	7,48 ± 1,32
	Камбіальні клітини	d	4,52 ± 0,93	4,71±1,45	5,87 ± 1,96
	Трахеальні елементи ксилеми	d	6,64 ± 1,72	**15,63 ± 3,65** ***	17,21 ± 4,29
	Волокна лібриформу	d	0	0	18,16 ± 3,72
	Молочники	d	12,49 ± 0,61	**21,28 ± 3,23** ***	**34,85 ± 7,94** ***

Примітки:

1. ВЧС – верхня частина стебла в ювенільних та іматурних рослин.
2. БЧС – базальна частина стебла в ювенільних та іматурних рослин.
3. Рівень значущості: * $-P < 0,05$; ** $-P < 0,01$; *** $-P < 0,001$.
4. Достовірні значення виділені напівжирним шрифтом.
5. d – діаметр, згідно з міжнародною системою одиниць СІ.
6. тс – тангенціальна сторона клітин, рс – радіальна сторона клітин.
7. 0 – заміри не проводилися.
8. 00 – заміри не проводилися через відсутність даної складової.

Таблиця Б. 3

Морфометричні показники тканин *Petopentia natalensis* різних вікових станів прегенеративного періоду онтогенезу (*M* ± *m*)

Складові рослин	Тканини		Пара метри (мкм)	Проростки	Ювенільні рослини	Іматурні рослини
ВЧС	Епідерма		s	00	20,24 ± 2,97	00
	Пери дерма	Фелема	s	00	65,68 ± 11,45	**127,14 ± 28,02 *****
		Фелоген	s	00	18,52 ± 1,79	20,24 ± 2,67
		Фелодерма	s	00	42,37 ± 7,24	**79,82 ± 10,33 *****
	Паренхіма кори		s	00	90,28 ± 18,51	**165,36 ± 39,64 *****
	Луб'яні волокна		s	00	64,81 ± 9,17	**72,67 ± 13,19 ***
	Флоема		s	00	54,35 ± 7,85	**93,15 ± 31,03 *****
	Інтраксилярна флоема		S ($мкм^2$)	00	828,66 ± 197,43	0
			s	00	0	31,52 ± 14,98
	Камбіальна зона		s	00	16,37 ± 3,25	18,44 ± 4,17
	Ксилема		s	00	127,34 ± 30,12	**163,95 ± 38,55 ***
	Серцевина		r	00	119,02 ± 35,14	**165,63 ± 24,32 ****
Гіпокотиль / БЧС	Епідерма		s	19,71 ± 2,38	21,25 ± 3,01	00
	Пери дерма	Фелема	s	00	98,76 ± 13,49	**255,22 ± 62,08 *****
		Фелоген	s	00	21,64 ± 3,37	22,09 ± 4,11
		Фелодерма	s	00	74,42 ± 11,54	**109,38 ± 28,26 *****
	Паренхіма кори		s	216,25 ± 41,09	**631,04 ± 112,67 *****	**2284,17 ± 295,35 *****
	Флоема		S ($мкм^2$)	1305,12 ± 227,46	**9878,41 ± 1033,15*****	**27416,01 ± 3734,92*****
	Інтраксилярна флоема		S ($мкм^2$)	00	1147,44 ± 207,05	1492,68 ± 352,36

Продовж. табл. Б. 3

Гіпокотиль / БЧС	Камбіальна зона		S (мкм^2)	80,78 ± 21,29	**268,57 ± 93,24 *****	297,99 ± 101,73
	Ксилема		S (мкм^2)	2125,71 ± 436,53	**6796,28 ± 838,17*****	**53628,64 ± 4373,75*****
	Серцевина		r	238,36 ± 57,21	**727,32 ± 132,08 *****	**14476,22 ± 911,54*****
Головний корінь	Епіблема		s	36,13 ± 9,76	42,09 ± 10,31	00
	Екзодерма		s	57,22 ± 21,08	68,47 ± 19,25	00
	Перидерма	Фелема	s	00	00	176,18 ± 32,92
		Фелоген	s	00	00	20,95 ± 3,18
		Фелодерма	s	00	00	82,46 ± 17,61
	Паренхіма кори		s	144,06 ± 45,71	153,54 ± 52,26	**246,35 ± 61,03 *****
	Флоема		s	29,15 ± 8,34	**57,82 ± 16,37 *****	59,03 ± 14,05
	Камбіальна зона		s	11,48 ± 2,15	17,81 ± 4,33	22,67 ± 9,46
	Ксилема		s	36,31 ± 11,09	88,05 ± 20,24	**438,15 ± 182,49 *****

Примітки:

1. ВЧС – верхня частина стебла в ювенільних та іматурних рослин.
2. БЧС – базальна частина стебла в ювенільних та іматурних рослин.
3. Рівень значущості: * $-P < 0,05$; ** $-P < 0,01$; *** $-P < 0,001$.
4. Достовірні значення виділені напівжирним шрифтом.
5. s – товщина, S –площа, r – радіус, згідно з міжнародною системою одиниць CI.
6. 0 – заміри не проводилися.
7. 00 – заміри не проводилися через відсутність даної складової, або окремих елементів.

Таблиця Б. 4

Морфометричні показники елементів тканин *Petopentia natalensis* різних вікових станів прегенеративного періоду онтогенезу (*M* ± *m*)

Складові рослин	Елементи тканин	Параметри (мкм)	Проростки	Ювенільні рослини	Іматурні рослини
ВЧС	Епідермоцити	тс	00	32,65 ± 2,05	00
		рс	00	21,32 ± 1,49	00
	Клітини фелеми	тс	00	48,14 ± 4,51	**53,76 ± 5,33** **
		рс	00	49,25 ± 4,68	**52,29 ± 5,08** *
	Клітини фелогену	тс	00	42,67 ± 3,14	43,11 ± 3,39
		рс	00	18,52 ± 1,79	20,24 ± 2,67
	Клітини фелодерми	тс	00	43,15 ± 5,82	44,07 ± 7,41
		рс	00	32,78 ± 3,07	33,53 ± 4,65
	Клітини паренхіми кори	d	00	27,42 ± 3,89	**34,38 ± 4,72** ***
	Луб'яні волокна	d	00	24,05 ± 1,91	**29,84 ± 3,46** ***
	Провідні елементи флоеми	d	7,45 ± 0,69	8,66 ± 0,75	9,27 ± 1,01
	Провідні елементи інтр. флоеми	d	00	7,92 ± 1,12	8,43 ± 1,17
	Камбіальні клітини	тс	00	7,86 ± 1,02	8,19 ± 1,23
		рс	00	5,42 ± 0,77	7,54 ± 1,20
	Трахеальні елементи	d	00	18,92 ± 1,46	**29,67 ± 3,24** ***
	Клітини серцевини	d	00	50,87 ± 12,04	**102,23 ± 53,17** ***
	Молочники	d	00	22,59 ± 4,83	**28,67 ± 2,81** ***
Гіпокотиль / БЧС	Епідермоцити	тс	32,58 ± 2,34	33,81 ± 3,26	00
		рс	19,47 ± 1,69	**24,35 ± 2,42** ***	00

Продовж. табл. Б. 4

Гіпокотиль / БЧС#	Клітини фелеми	тс	00	56,22 ± 4,75	**63,78 ± 8,98** **
	Клітини фелеми	рс	00	55,87 ± 4,19	**61,42 ± 5,74** **
	Клітини фелогену	тс	00	49,21 ± 4,06	**57,93 ± 5,32** ***
		рс	00	21,64 ± 3,37	22,09 ± 4,11
	Клітини фелодерми	тс	00	52,45 ± 3,82	**60,52 ± 4,45** ***
		рс	00	46,12 ± 4,63	**52,14 ± 5,06** ***
	Клітини паренхіми кори	d	78,38 ± 14,65	82,04 ± 23,15	**112,26 ± 29,55** **
	Луб'яні волокна	d	00	42,32 ± 5,74	**48,74 ± 6,28** **
	Провідні елементи флоеми	d	5,12 ± 0,99	11,79 ± 1,07	12,51 ± 1,69
	Провідні елементи інтр. флоеми	d	00	9,45 ± 0,84	10,30 ± 1,12
	Камбіальні клітини	тс	9,15 ± 1,23	10,81 ± 2,72	11,23 ± 2,26
		рс	8,79 ± 1,42	9,34 ± 1,25	9,85 ± 1,57
	Трахеальні елементи	d	21,93 ± 2,06	24,34 ± 1,85	**28,19 ± 4,05** ***
	Клітини серцевини	d	98,54 ± 31,71	**131,02 ± 49,66** *	145,65 ± 52,19
	Молочники	d	26,27 ± 5,42	**33,15 ± 7,37** **	**48,43 ± 9,08** ***
Головний корінь	Клітини епіблеми	тс	17,21 ± 2,97	17,58 ± 2,44	00
		рс	8,32 ± 1,03	6,69 ± 2,31	00
	Клітини екзодерми	тс	49,30 ± 4,78	**59,18 ± 5,27** ***	00
		рс	48,25 ± 5,21	**54,45 ± 6,19** **	00
	Клітини фелеми	тс	00	00	60,36 ± 7,29
		рс	00	00	59,08 ± 8,43
	Клітини фелогену	тс	00	00	**56,24 ± 4,67** ***

Продовж. табл. Б. 4

Головний корінь	Клітини фелогену	рс	00	00	20,14 ± 3,81
	Клітини фелодерми	тс	00	00	58,43 ± 7,17
		рс	00	00	29,55 ± 5,23
	Клітини паренхіми кори	d	38,76 ± 5,12	**45,83 ± 6,72** **	**81,49 ± 19,46** ***
	Провідні елементи флоеми	d	3,40 ± 1,91	**4,08 ± 1,53** **	**11,37 ± 2,42** ***
	Камбіальні клітини	тс	7,54 ± 0,63	9,26 ± 0,82	10,18 ± 1,64
		рс	5,21 ± 0,78	6,03 ± 0,55	**8,42 ± 0,95** *
	Трахеальні елементи	d	12,63 ± 20,34	**14,37 ± 2,28** *	**38,37 ± 4,57** ***
	Молочники	d	13,32 ± 0,46	13,24 ± 0,17	**43,59 ± 3,11** ***

Примітки:

1. ВЧС – верхня частина стебла в ювенільних та іматурних рослин.
2. БЧС – базальна частина стебла в ювенільних та іматурних рослин.
3. Рівень значущості: * $-P < 0,05$; ** $-P < 0,01$; *** $-P < 0,001$.
4. Достовірні значення виділені напівжирним шрифтом.
5. d – діаметр, згідно з міжнародною системою одиниць СІ.
6. тс – тангенціальна сторона клітин, рс – радіальна сторона клітин.
7. 0 – заміри не проводилися.
8. 00 – заміри не проводилися через відсутність даної складової.

Продовж. табл. Б. 4

9.

Таблиця Б. 5

Морфометричні показники тканин рослин *Fockea edulis* різних вікових станів прегенеративного періоду онтогенезу (*M* ± *m*)

Складові рослин	Тканини		Параметри (мкм)	Проростки	Ювенільні рослини	Іматурні рослини
ВЧС	Епідерма		s	00	16,14 ± 2,78	18,86 ± 3,54
	Перидерма	Фелема	s	00	39,35 ± 7,62	**146,17 ± 39,83 *****
		Фелоген	s	00	15,08 ± 4,33	**18,59 ± 5,12 ***
		Фелодерма	s	00	28,54 ± 4,25	**112,02 ± 34,36 *****
	Паренхіма кори		s	00	135,39 ± 20,14	153,47 ± 32,81
	Луб'яні волокна		s	00	59,28 ± 13,31	**88,04 ± 17,22 *****
	Флоема		s	00	46,11 ± 8,07	**117,66 ± 40,52 *****
	Інтраксилярна флоема		S (мкм^2)	00	792,35 ± 181,66	0
			s	00	0	54,21 ± 18,15
	Камбіальна зона		s	00	18,64 ± 1,45	19,24 ± 2,09
	Ксилема		s	00	168,01 ± 10,68	**482,16 ± 132,06 *****
	Серцевина		r	00	127,19 ± 24,48	**164,05 ± 31,29 *****
Гіпокотиль / БЧС	Епідерма		s	48,08 ± 6,21	49,12 ± 5,34	00
	Перидерма	Фелема	s	00	167,43 ± 28,61	**241,25 ± 58,44 *****
		Фелоген	s	00	19,45 ± 5,72	**22,13 ± 7,46 ***
		Фелодерма	s	00	86,85 ± 10,09	**114,37 ± 35,72 ****
	Паренхіма кори		s	492,17 ± 64,38	657,69 ± 99,15	**2395,13 ± 295,69 *****
	Флоема		S (мкм^2)	1796,31 ± 189,54	**6425,74 ± 2184,59*****	**10456,04 ± 3025,35*****

Продовж. табл. Б. 5

Гіпокотиль / БЧС	Інтраксилярна флоема		S (мкм^2)	00	2176,69 ± 326,12	2621,30 ± 381,04
	Камбіальна зона		S (мкм^2)	S 128,68±72,31	0	0
			s	0	39,65 ± 8,09	**46,15 ± 9,77 ***
	Первинна ксилема		S (мкм^2)	4692,34 ± 680,27	**5914,15 ± 711,03*** **	0
	Вторинна ксилема		S (мкм^2)	00	20310,39 ± 3324,65	**29843,26 ± 3781,49*** **
	Серцевина		r	524,79 ± 84,35	**902,07 ± 128,54 *** **	**9624,78 ± 597,12 *** **
Головний корінь	Епіблема		s	18,45 ± 1,06	00	00
	Екзодерма		s	36,87 ± 7,45	37,25 ± 6,18	00
	Перидерма	Фелема	s	00	46,37 ± 4,03	**242,63 ± 56,47 *** **
		Фелоген	s	00	14,06 ± 1,55	**21,40 ± 3,11 ** **
		Фелодерма	s	00	19,13 ± 2,27	**127,38 ± 35,02 *** **
	Паренхіма кори		s	232,46 ± 41,18	**410,09 ± 74,81 *** **	**648,86 ± 102,15 *** **
	Флоема		s	47,57 ± 8,43	**58,32 ± 9,52 ** **	**97,61 ± 29,48 *** **
	Інтраксилярна флоема		S (мкм^2)	00	0	0
	Камбіальна зона		d	10,22 ± 0,39	14,05 ± 1,67	**34,43 ± 8,56 *** **
	Ксилема		S (мкм^2)	2529,39 ± 345,61	0	0
			s	00	154,48 ± 42,97	**3815,14 ± 314,57 *** **

Примітки:

1. ВЧС – верхня частина стебла в ювенільних та іматурних рослин.
2. БЧС – базальна частина стебла в ювенільних та іматурних рослин.
3. Рівень значущості: * $-P < 0,05$; ** $-P < 0,01$; *** $-P < 0,001$.
4. Достовірні значення виділені напівжирним шрифтом.
5. s – товщина, S –площа, r – радіус, згідно з міжнародною системою одиниць СІ.
6. 0 – заміри не проводилися.
7. 00 – заміри не проводилися через відсутність даної складової.

Таблиця Б. 6

Морфометричні показники елементів тканин *Fockea edulis* різних вікових станів прегенеративного періоду онтогенезу (M ± m)

Складові рослин	Елементи тканин	Параметри (мкм)	Проростки	Ювенільні рослини	Іматурні рослини
ВЧС	Епідермоцити	тс	00	15,16 ± 1,47	00
		рс	00	14,96 ± 2,08	00
	Клітини фелеми	тс	00	39,25 ± 4,18	**75,12 ± 8,44** ***
		рс	00	35,68 ± 4,35	36,71 ± 4,69
	Клітини фелогену	тс	00	33,37 ± 2,94	**71,56 ± 4,78** ***
		рс	00	19,56 ± 2,85	21,09 ± 3,25
	Клітини фелодерми	тс	00	34,41 ± 3,32	**72,58 ± 5,13** ***
		рс	00	21,05 ± 1,44	22,84 ± 2,51
	Клітини паренхіми кори	d	00	36,28 ± 5,67	**59,26 ± 7,04** ***
	Луб'яні волокна	d	00	18,61 ± 1,3	**30,14 ± 2,8** ***
	Провідні елементи флоеми	d	00	6,55 ± 0,49	**12,72 ± 1,59** ***
	Провідні елементи інтр. флоеми	d	00	5,23 ± 0,57	8,34 ± 1,12
	Камбіальні клітини	тс	00	5,32 ± 0,24	6,95 ± 0,47
		рс	00	5,17 ± 0,41	6,63 ± 0,52
	Трахеальні елементи ксилеми	d	00	17,29 ± 1,81	**27,62 ± 4,35** ***
	Клітини серцевини	d	00	27,68 ± 7,23	**35,73 ± 3,84** ***
	Молочники	d	00	15,23 ± 3,15	16,85 ± 2,42
Гіпокотиль / БЧС	Епідермоцити	тс	36,84 ± 3,16	00	00
		рс	33,13 ± 2,58	00	00

Продовж. табл. Б. 6

Гіпокотиль / БЧС	Клітини фелеми	тс	00	48,54 ± 5,73	**76,41 ± 9,07** ***
		рс	00	47,29 ± 6,54	**65,13 ± 6,52** ***
	Клітини фелогену	тс	00	44,97 ± 3,16	**72,65 ± 5,11** ***
		рс	00	22,41 ± 3,07	24,52 ± 4,86
	Клітини фелодерми	тс	00	45,36 ± 4,92	**73,21 ± 5,17** ***
		рс	00	28,45 ± 1,87	**31,17 ± 3,04** **
	Клітини паренхіми кори	d	80,35 ± 9,24	**96,18 ± 15,14** ***	109,86 ± 22,26
	Луб'яні волокна	d	00	00	27,17 ± 2,58
	Провідні елементи флоеми	d	00	10,81 ± 1,27	10,58 ± 1,91
	Провідні елементи інтр. флоеми	d	00	8,32 ± 0,86	9,45 ± 1,08
	Камбіальні клітини	тс	7,52 ± 0,61	8,47 ± 1,45	9,23 ± 1,32
		рс	6,43 ± 0,32	7,89 ± 0,84	8,92 ± 1,04
	Трахеальні елементи ксилеми	d	14,55 ± 2,97	**32,71 ± 5,93** ***	**47,42 ± 9,49** ***
	Клітини серцевини	d	101,34 ± 24,18	114,35 ± 32,11	122,26 ± 39,08
	Молочники	d	13,91 ± 2,49	**19,63 ± 3,87** ***	**35,18 ± 3,61** ***
Головний корінь	Епіблема	тс	18,45 ± 3,27	00	00
		рс	32,21 ± 4,03	00	00
	Екзодерма	тс	31,65 ± 3,94	31,85 ± 2,70	00
		рс	32,27 ± 3,16	34,27 ± 1,09	00
	Клітини фелеми	тс	00	48,05±3,73	**136,21±23,67** ***
		рс	00	37,94±2,62	**40,15±4,94** *
	Клітини фелогену	тс	00	41,73 ± 2,59	**98,85 ± 9,75** ***

Продовж. табл. Б. 6

Головний корінь	Клітини фелогену	рс	00	18,97 ± 3,68	22,39 ± 3,18
	Клітини фелодерми	тс	00	43,62±2,18	**117,58±19,46** ***
		рс	00	21,11±1,54	**23,46±4,25** *
	Клітини паренхіми кори	d	34,05±7,48	**73,08±11,62** ***	**85,19±15,73** *
	Луб'яні волокна	d	00	00	28,87±2,41
	Провідні елементи флоеми	d	3,82±0,92	**8,02 ± 1,40** ***	8,46 ± 1,52
	Камбіальні клітини	тс	5,45 ± 0,69	6,07 ± 1,31	7,15 ± 1,15
		рс	5,23 ± 0,47	5,89 ± 1,08	6,73 ± 0,94
	Трахеальні елементи ксилеми	d	13,12 ± 1,73	**34,65 ± 9,27** ***	38,64 ± 5,09
	Молочники	d	11,34 ± 0,96	**14,26 ± 1,24** ***	**34,53 ± 1,76** ***

Примітки:

1. ВЧС – верхня частина стебла в ювенільних та іматурних рослин.
2. БЧС – базальна частина стебла в ювенільних та іматурних рослин.
3. Рівень значущості: * $-P < 0,05$; ** $-P < 0,01$; *** $-P < 0,001$.
4. Достовірні значення виділені напівжирним шрифтом.
5. d – діаметр, згідно з міжнародною системою одиниць СІ.
6. тс – тангенціальна сторона клітин, рс – радіальна сторона клітин.
7. 0 – заміри не проводилися.
8. 00 – заміри не проводилися через відсутність даної складової.

Таблиця Б. 7

Порівняння ключових анатомо-морфологічних ознак проростків *Adenium obesum, Petopentia natalensis* та *Fockea edulis*

Складові рослин / ознаки \ Таксони			*A. obesum*	*P. natalensis*	*F. edulis*
Сім'ядолі			округлі чи оберненояйцеподібні, гіпостоматичні, несукулентні	ланцетоподібні, злегка потовщені, гіпостоматичні, несукулентні	округлі чи віялоподібні, гіпостоматичні, несукулентні
Гіпокотиль			потовщений, циліндричної форми	циліндричний, без потовщень	потовщений, округлої чи яйцеподібної форми
Коренева система			представлена одним головним корінцем	представлена одним головним корінцем	представлена одним головним корінцем з початковою алоризією
Покривні тканини	**Первинні (епідерма)**	**Гіпокотиль**	одношарова	одношарова,	одношарова
	(екзодерма)	**Головний корінь**	одношарова	одношарова	одношарова
	Вторинні (перидерма)	**Гіпокотиль**	2 шари фелеми та 2 шари фотосинтезуючої фелодерми	0	0
		Головний корінь	0	0	0
Провідні тканини			пучкового типу (13-16 відкритих судинних пучків)	пучкового типу (14-18 відкритих судинних пучків)	пучкового типу (17-20 відкритих судинних пучків)
Видільні тканини			нечленисті молочники в паренхімі кори та серцевині	нечленисті молочники в паренхімі кори та серцевині	нечленисті молочники в паренхімі кори та серцевині
Меристеми			фелоген, камбій пучкового типу	камбій пучкового типу	камбій пучкового типу
Первинні потовщення			кортикальне та медулярне	0	кортикальне та медулярне

Примітка: 0 – відсутність даної складової чи ознаки.

Таблиця Б. 8

Порівняння ключових анатомо-морфологічних ознак ювенільних рослин *Adenium obesum, Petopentia natalensis* та *Fockea edulis*

Складові рослин / ознаки \ Таксони			*A. obesum*	*P. natalensis*	*F. edulis*
Листки			оберненояйцеподібні з пірчастим жилкуванням, гіпостоматичні, несукулентні, суцільнокраї	ланцетоподібні з пірчастим жилкуванням, гіпостоматичні, несукулентні, суцільнокраї	еліптичні з пірчастим жилкуванням, гіпостоматичні, несукулентні, суцільнокраї
Верхня частина стебла (ВЧС)			ортотропна, нерозгалужена з почерговим розташуванням листків	ліаноподібна, ортотропна, нерозгалужена з паралельним розташуванням листків	ліаноподібна, ортотропна, нерозгалужена з паралельним розташуванням листків
Базальна частина стебла (БЧС)			потовщена бочкоподібної форми, представлена першим (гіпокотилем) та частково другим міжвузлям (епікотилем)	потовщена веретеноподібної форми, представлена першим міжвузлям (гіпокотилем)	потовщена, округлої чи яйцеподібної форми, представлена першим міжвузлям (гіпокотилем)
Коренева система			стрижнева з алоризією, головний корінь без видимих видозмін	стрижнева з алоризією, головний корінь без видимих видозмін	стрижнева з алоризією, головний корінь без видимих видозмін
Покривні тканини	**Первинна (епідерма)**	**ВЧС**	одношарова	одношарова	одношарова з поодинокими, простими, криючими трихомами
		БЧС	одношарова	одношарова	одношарова
	(екзодерма)	**Головний корінь**	одношарова	одношарова	одношарова
	Вторинна (перидерма)	**ВЧС**	3-4 шари фелеми та 2-3 шари фотосинтезуючої фелодерми	2 шари фелема та 2 шари фотосинтезуючої фелодерми	1 шар фелеми та 1 шар фотосинтезуючої фелодерми
		БЧС	3-4 шари фелеми та 2-3 шари фотосинтезуючої фелодерми	2-3 шари фелеми та 2-3 шари фотосинтезуючої фелодерми	2-3 шари фелеми та 2-3 шари фотосинтезуючої фелодерми

Продовж. табл. Б. 8

Покривні тканини	**Вторинна (перидерма)**	**Головний корінь**	чотиришарова фелема та фелодерма	0	двошарова фелема та фелодерма
Провідні тканини	**ВЧС**		пучкового типу (14-17 відкритих біколатеральних СВП)	кільцевого типу із зонами інтраксилярної флоеми	кільцевого типу із зонами інтраксилярної флоеми
	БЧС		пучкового типу (14-17 відкритих біколатеральних СВП	пучкового типу (15-19 відкритих біколатеральних СВП)	пучкового типу (15-19 відкритих біколатеральних СВП)
	Головний корінь		кільцевого типу	кільцевого типу	кільцевого типу
Механічні тканини			0	луб’яні волокна	луб’яні волокна
Видільні тканини			нечленисті молочники в паренхімі кори та серцевині	нечленисті молочники в паренхімі кори та серцевині	нечленисті молочники в паренхімі кори та серцевині
Меристеми	**ВЧС**		фелоген, пучковий камбій	фелоген, суцільне камбіальне кільце	фелоген, суцільне камбіальне кільце
	БЧС		фелоген, пучковий та міжпучковий камбій	фелоген, пучковий камбій	фелоген, пучковий камбій
	Головний корінь		фелоген, суцільне камбіальне кільце	суцільне камбіальне кільце	Фелоген, суцільне камбіальне кільце
Первинні потовщення			значне медулярно-кортикальне* в БЧС та незначне у ВЧС	медулярно-кортикальне в БЧС	медулярно-кортикальне в БЧС
Вторинні потовщення	**ВЧС**		відбуваються безпосередньо в СВП	утворюють суцільне кільце вторинних провідних тканин	утворюють суцільне кільце вторинних провідних тканин
	БЧС		відбуваються в СВП	відбуваються в СВП	відбуваються в СВП
	Головний корінь		утворюють суцільне кільце вторинних провідних тканин	утворюють суцільне кільце вторинних провідних тканин	утворюють суцільне кільце вторинних провідних тканин

Примітки:

1. * – мається на увазі, що в первинному потовщені переважає серцевина над паренхімою кори.
2. 0 – відсутність даної складової чи ознаки.
3. СВП – судинно-волокнисті пучки.

Таблиця Б. 9

Порівняння ключових анатомо-морфологічних ознак іматурних рослин *Adenium obesum, Petopentia natalensis* та *Fockea edulis*

Складові рослин / ознаки \ Таксони			*A. obesum*	*P. natalensis*	*F. edulis*
Листки			оберненояйцеподібні, усічені з клиноподібною основою та пірчастим жилкуванням, гіпостоматичні, несукулентні, суцільнокраї	витягнуто-еліптичної форми з пірчастим жилкуванням, гіпостоматичні, несукулентні, суцільнокраї	еліптичної форми з пірчастим жилкуванням, гіпостоматичні, несукулентні, суцільнокраї
Верхня частина стебла (ВЧС)			ортотропна, нерозгалужена з почерговим розташуванням листків	ліаноподібна, ортотропна, частково плагіотропна, в'юнка, нерозгалужена з паралельним розташуванням листків	ліаноподібна, ортотропна чи плагіотропна, в'юнка, розгалужена з паралельним розташуванням листків
Базальна частина стебла (БЧС)			потовщена бочкоподібної форми, представлена першим (гіпокотилем) та частково другим міжвузлям (епікотилем)	потовщена веретеноподібної форми, представлена першим міжвузлям (гіпокотилем)	потовщена, округлої чи яйцеподібної форми, представлена першим міжвузлям (гіпокотилем)
Коренева система			стрижнева з апікальною алоризією, головний корінь потовщений, редькоподібний.	стрижнева з базальною алоризією, головний корінь без видимих видозмін	стрижнева з апікальною алоризією, головний корінь потовщений, редькоподібний
Покривні тканини	**Вторинна (перидерма)**	**ВЧС**	8-9 шарів фелеми та 8-9 шарів фотосинтезуючої фелодерми	3-4 шари фелеми та 3-4 шари фотосинтезуючої фелодерми	6-7 шарів фелеми та 5-6 шарів фотосинтезуючої фелодерми
		БЧС	8-9 шарів фелеми та 8-9 шарів фотосинтезуючої фелодерми	6-8 шарів фелеми та 6-8 шарів фотосинтезуючої фелодерми	11-13 шарів фелеми та11-13 шарів фотосинтезуючої фелодерми
		Головний корінь	приблизно10 шарів фелеми та 10 шарів фелодерми	3-4 шари фелеми та 3-4 шари фелодерми	приблизно10 шарів фелеми та 10 шарів фелодерми

Продовж. табл. Б. 9

Провідні тканини	**ВЧС**	кільцевого типу із зонами інтраксилярної флоеми	кільцевого типу із зонами інтраксилярної флоеми	кільцевого типу із зонами інтраксилярної флоеми
	БЧС	кільцевого типу із зонами інтраксилярної флоеми	пучкового типу (близько 20 відкритих біколатеральних СВП)	змішаного типу (>20 відкритих біколатеральних СВП та окремі елементи флоеми між ними)
	Головний корінь	кільцевого типу	кільцевого типу	кільцевого типу
Механічні тканини		луб'яні волокна, лібриформ	луб'яні волокна	луб'яні волокна
Видільні тканини		нечленисті молочники в паренхімі кори та серцевині	нечленисті молочники в паренхімі кори та серцевині	нечленисті молочники в паренхімі кори та серцевині
Меристеми	**ВЧС**	фелоген, суцільне камбіальне кільце	фелоген, суцільне камбіальне кільце	фелоген, суцільне камбіальне кільце
	БЧС	фелоген, суцільне камбіальне кільце	фелоген, пучковий камбій	фелоген, пучковий та міжпучковий камбій
	Головний корінь	фелоген, суцільне камбіальне кільце	фелоген, суцільне камбіальне кільце	фелоген, суцільне камбіальне кільце
Первинні потовщення		значне медулярно-кортикальне* в БЧС	значне медулярно-кортикальне* в БЧС	значне медулярно-кортикальне* в БЧС
Вторинні потовщення	**ВЧС**	утворюють суцільне кільце вторинних провідних тканин	утворюють суцільне кільце вторинних провідних тканин	утворюють суцільне кільце вторинних провідних тканин
	БЧС	утворюють суцільне кільце вторинних провідних тканин	відбуваються безпосередньо в СВП	відбуваються безпосередньо в СВП та між ними у вигляді провідних елементів флоеми
	Головний корінь	утворюють значне потовщення внаслідок паренхіматизації ксилеми	флоема преставлена суцільним кільцем, ксилема представлена поліархною зіркою	утворюють значне потовщення внаслідок паренхіматизації ксилеми

Примітки:

1. * – мається на увазі, що в первинному потовщені превалює серцевина над паренхімою кори.
2. 0 – відсутність даної складової чи ознаки.
3. СВП – судинно-волокнисті пучки

ДОДАТОК В

СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ ТА ВІДОМОСТІ ПРО АПРОБАЦІЮ РЕЗУЛЬТАТІВ ДОСЛІДЖЕНЬ

За результатами дослідження опубліковано 11 наукових праць загальним обсягом 3 д.а. (з них 2,5 д.а. належать особисто автору) – 5 наукових статей (2,6 д.а., з них 2 д.а. – авторські), у тому числі 4 у фахових виданнях України (з них 3 статті у виданнях, які входять до науко-метричних баз даних: Thomson Scientific Master Journal List, Index Copernicus Journals Master List та Web of Science) та 6 матеріалів і тез доповідей на наукових конференціях.

Статті у наукових фахових журналах, що входять до наукометничних баз:

1. Авєкін Я. В. Життєздатність насіння сукулентних представників родини *Apocynaceae* / Я. В. Авєкін, М. М. Гайджаржи // Modern Phytomorphology. – 2015. – Vol. 8. – P. 101-105. *(Здобувачем виконано експериментальну частину роботи, проведено аналіз літературних джерел та результатів досліджень).*
2. Авєкін Я. В. Структура насінин сукулентних представників родини *Apocynaceae* / Я. В. Авєкін, М. М. Гайджаржи, Н. В. Нужина // Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія: біологія. – 2016. – Вип. 26. – С. 16-28. (*Здобувачем виконано експериментальну частину роботи, проведено аналіз літературних джерел та результатів досліджень*, *підготовлено матеріали до друку).*
3. Авєкін Я. В. *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult. (Apocynaceae): розвиток вегетативних органів на ранніх етапах онтогенезу / Я. В. Авєкін, М. М. Гайджаржи // Ukrainian Journal of Ecology. – 2017. – Vol. 7 (2). – P. 173-183. doi: 10.15421/2017_34 (*Здобувачем виконано експериментальну частину роботи, проведено аналіз літературних джерел та результатів досліджень*, *підготовлено матеріали до друку).*

Статті у наукових фахових журналах:

1. Авєкін Я. В. Генеративне розмноження *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Shult. в умовах інтродукції / Я. В. Авєкін, М. М. Гайдаржи // Інтродукція рослин. – 2016. – № 3 (71). – С 57-63. (*Здобувачем виконано експериментальну частину роботи, проведено аналіз літературних джерел та результатів досліджень).*

2. Авєкін Я. В. Особливості розвитку *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult. (*Apocynaceae*) на перших етапах онтогенезу / Я. В. Авєкін // Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. – 2017. – Вип. 1 (35). – С 40-43. (*Здобувачем виконано експериментальну частину роботи, проведено аналіз літературних джерел та результатів досліджень*, *підготовлено матеріали до друку).*

Матеріали і тези доповідей на наукових конференціях:

1. Авєкін Я. В. Анатомо-морфологічні особливості насіння *Pachypodium lamerei* Drake / Я. В. Авєкін, М. М. Гайдаржи // Наукові основи збереження біотичної різноманітності: матеріали І (XII) міжнародної конференції молодих учених (21-22 травня 2015 р.). – Львів, 2015. – С. 15-17.

2. Авєкін Я. В. Анатомо-морфологічні особливості насіння *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult / Я. В. Авєкін, М. М. Гайдаржи, Н. В. Нужина // Актуальні проблеми ботаніки та екології: матеріали міжнародної конференції молодих учених (15-20 вересня 2015 р.). – Полтава, 2015. – С. 127.

3. Авєкін Я. В. Порівняльна характеристика насінин сукулентних представників родини *Apocynaceae* / Я. В. Авєкін, М. М. Гайдаржи // Молодь і поступ біології: матеріали XII міжнародної конференції молодих учених (19-21 квітня 2016 р.). – Львів, 2016. – С. 78-79.

4. Авєкін Я. В. Анатомо-морфологічні особливості десятиденного проросту *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult. / Я. В. Авєкін, М. М. Гайдаржи // Від молекули до біосфери: матеріали XI Міжнародної конференції молодих науковців (29 листопада-2 грудня 2016 р.). – Харків, 2016. – С. 112-113.

5. Авєкін Я. В. Анатомо-морфологічні особливості вегетативних органів сукулентних представників родини *Apocynaceae* на прегенеративному етапі розвитку / Я. В. Авєкін, М. М. Гайдаржи // Сучасні проблеми біології, екології та хімії: матеріали V Міжнародної науково-практичної конференції (26-28 квітня 2017р.). – Запоріжжя, 2017. – С. 15-17.

6. Aviekin Y. Features of forming caudex of *Adenium obesum* representatives on pre-generative stage of ontogenesis / Y. Aviekin // «Save Plants for Earth's Future»: materials of 8th Planta Europa conference (May 22-26, 2017). – Kyiv, 2017. – P. 48.

Апробація результатів досліджень:

1. XII Міжнародна конференція молодих учених «Наукові основи збереження біотичної різноманітності» (Львів, 21-22 травня 2015 р.), *усна доповідь.*

2. Міжнародна конференця молодих учених «Актуальні проблеми ботаніки та екології» (Полтава, 15-20 вересня 2015 р.), *усна доповідь.*

3. XII Міжнародна конференця молодих учених «Молодь і поступ біології» (Львів, 19-21 квітня 2016 р.), *усна доповідь.*

4. XI Міжнародна конференця молодих науковців «Від молекули до біосфери» (Харків, 29 листопада-2 грудня 2016 р.), *усна доповідь.*

5. V Міжнародна науково-практична конференця «Сучасні проблеми біології, екології та хімії» (Запоріжжя, 26-28 квітня 2017 р.), *усна доповідь.*

6. 8th Planta Europa conference «Save Plants for Earth's Future» (Київ, 22-26 травня 2017 р.), *усна доповідь.*