

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

**АВЄКІН
ЯРОСЛАВ ВОЛОДИМИРОВИЧ**

УДК 582.923.5:581.522.5:581.141+581.526.5+581.522.4

**МОРФОГЕНЕЗ ТА РЕПРОДУКТИВНА ЗДАТНІСТЬ РАРИТЕТНИХ
КАУДЕКСОПОДІБНИХ СУКУЛЕНТІВ В УМОВАХ ІНТРОДУКЦІЇ**

03.00.05 – ботаніка

Автореферат дисертації на здобуття наукового ступеня
кандидата біологічних наук

Київ – 2018

Дисертацією є рукопис
Робота виконана на кафедрі ботаніки ННЦ «Інститут біології та медицини»
Київського національного університету імені Тараса Шевченка Міністерства
освіти і науки України

Науковий керівник: доктор біологічних наук,
старший науковий співробітник
Гайдаржи Марина Миколаївна,
Київський національний університет
імені Тараса Шевченка МОН України,
провідний науковий співробітник
ННЦ «Інститут біології та медицини»

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук,
старший науковий співробітник
Буюн Людмила Іванівна,
Національний ботанічний сад
ім. М. М. Гришка НАН України,
завідувач відділу тропічних та
субтропічних рослин

кандидат біологічних наук, доцент
Прокопів Андрій Іванович,
Львівський національний університет
імені Івана Франка МОН України,
доцент кафедри ботаніки

Захист відбудеться «16» жовтня 2018 р. о 16⁰⁰ годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.001.14 Київського національного університету імені Тараса Шевченка за адресою: 03127, м. Київ, просп. Академіка Глушкова, 2, ННЦ «Інститут біології та медицини», ауд. 434.

Поштова адреса: 01601, м. Київ, вул. Володимирська, 64/13, Київський національний університет імені Тараса Шевченка, ННЦ «Інститут біології та медицини», спеціалізована вчена рада Д 26.001.14

З дисертацією можна ознайомитись у бібліотеці ім. М. Максимовича Київського національного університету імені Тараса Шевченка за адресою: 01601, м. Київ, вул. Володимирська, 58, зала 12.

Автореферат розісланий «15» вересня 2018 р.

Учений секретар
спеціалізованої вченої ради



В. В. Джаган

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Серед великого різноманіття сукулентів (листяні, стеблові тощо) недостатньо вивченою групою є каудексоподібні рослини. Це поняття (ориг.: «caudiciform plants») було запропоновано Гордоном Роулі в 1948 р. як об'єднання рослин, у яких набуття сукулентних ознак зумовлено видозмінами базальної частини пагона (Rowley, 1948). До групи каудексоподібних рослин або каудексоподібних сукулентів відноситься декілька десятків таксонів з родин: *Asparagaceae* Juss., *Dioscoreaceae* R.Br., *Cucurbitaceae* Juss., *Euphorbiaceae* Juss., *Fabaceae* Lindl., *Convolvulaceae* Juss. тощо, але найбільш широко ці рослини представлені в родині *Aprocynaceae* Juss. (Eggli, 2002; Lawson, 1966; Rowley, 1987). Більшість з них розповсюджені в аридних та семіаридних регіонах Африканського континенту і прилеглих островів та є рідкісними або ендемічними рослинами, що занесені до Червоного списку МСОП, Червоного списку Південної Африки та бази CITES (Miller, 2004; Red List of South Afr. pl., Checklist of Cites species). Представники цієї групи сукулентів є досить популярними декоративними рослинами (Rowley, 1987), а також мають перспективне застосування в медицині та фармакології як джерела корисних вторинних метаболітів (Dipak, 2015; Yamauchi, 1990). Каудексоподібні рослини – поняття дискусійне і не збігається з типовими рослинами, що в процесі онтогенезу утворюють каудекс. Більшою мірою це зумовлено недостатньою кількістю анатомо-морфологічних досліджень цих рослин в процесі їхнього розвитку, що не дає можливості критично оцінити та визначити їхній біоморфологічний статус (Eggli, 2009; Ihlenfeldt, 1985; Pate, 1981-1982; Willert, 1990-1992). Внаслідок цього, при характеристиці сукулентних рослин, які мають видозмінену базальну частину стебла, вживається низка таких термінів як: «бульба», «гротескно розширена основа», «каудекс» чи «стеблокорінь», що базуються на описових морфологічних дослідженнях рослин різного віку та походження (Albers, 2004; Rauh, 1979; Rowley, 1987, Meve, 2004). Тому на нинішній момент недостатньо відомо, на якому етапі онтогенезу, які саме тканини та частини рослин формують характерні видозміни.

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 (Hearn, 2013). Однак, недостатня кількість анатомо-морфологічних відомостей, що змогли б 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 (Gibson, 1996; Pate, 1981-1982; Willert, 1990-1992). 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 (Hearn, 2006-2013).

У родині *Arosunaseae* каудексоподібні сукуленти є недостатньо вивченими таксонами, що представлені в колекціях ботанічних садів в обмеженій кількості (Гайдаржи, 2011, 2015). Однією з головних причин цього є складність їхнього генеративного розмноження в умовах інтродукції, що зумовлено складною будовою ентомофільних квіток – характерною ознакою родини *Arosunaseae*, та відсутністю асоційованих природних запилювачів (Albers, 2009). Тому пошуки шляхів штучного генеративного розмноження в умовах інтродукції, а також анатомо-морфологічні дослідження каудексоподібних представників родини *Arosunaseae* є актуальними та сприятимуть розширенню уявлення щодо особливостей їх біології та еволюції.

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

Дисертаційна робота виконана у межах 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 *Arosunaseae*, а також формування та локалізації сукулентних видозмін у процесі морфогенезу на ранніх етапах їхнього розвитку.

Для досягнення мети було поставлено 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 *Arosunaseae*;
- 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 рослин родини *Arosunaseae*.

Предмет дослідження – особливості морфогенезу та репродукції каудексоподібних рослин родини *Arosunaseae* 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 і виявлено низку індивідуальних особливостей їх будови, що не притаманні типовим мезофітним

представникам родини *Arosynaceae*. 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 внаслідок формування розширеної базальної частини пагону, яка утворилася з розрослого гіпокотилля, а також шляхом 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 шляхом комбінованого медулярно-кортикального потовщення, яке не притаманне більшості стеблових сукулентів. Вперше встановлено, що для молодих рослин *Adenium obesum*, *Petopentia natalensis* та *Fockea edulis* є характерним формування перидерми на ранніх етапах розвитку. На основі отриманих даних було обґрунтовано поняття «каудексоподібні рослини», та визначено, що сукулентні видозміни, притаманні досліджуваним таксонам, не відповідають поняттям «бульба», «каудекс» чи «стеблокорінь». 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 *Arosynaceae* 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. Дана дисертаційна робота є самостійним завершеним дослідженням автора. Автор особисто здійснив інформаційний пошук, вибрав модельні об'єкти, провів статистичний аналіз отриманих даних. Виготовлення мікропрепаратів, анатомо-морфологічні дослідження та аналіз отриманого матеріалу були проведені особисто здобувачем. Формулювання завдань досліджень та наукових висновків було здійснено в 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, 2015); Міжнародній конференції молодих учених «Актуальні проблеми ботаніки та екології» (Полтава, 2015); XII Міжнародній конференції молодих учених «Молодь і поступ біології» (Львів, 2016); XI Міжнародній конференції молодих науковців «Від молекули до біосфери» (Харків, 2016); V Міжнародній науково-практичній конференції «Сучасні проблеми біології, екології та хімії» (Запоріжжя, 2017); 8th Planta Europa conference «Save Plants for Earth's Future» (Київ, 2017).

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 фахових виданнях України та наукометричних базах: 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 та 43 рисунками, в які входить понад 70 фотографій, зроблених автором.

РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

В розділі було проведено аналіз літературних джерел щодо систематики та анатомо-морфологічних особливостей родини *Arosynaceae* в цілому та її сукулентних представників, зокрема (Цвелев, 1981; Шамров, 2008-2010, Endress, 2014). Встановлено, що сукуленти в родині *Arosynaceae* відзначаються різноманітними життєвими формами: листові, стеблові трав'янисті, пахікаульні та каудексоподібні, що зумовлено своєрідними пристосуваннями та видозмінами різних частин цих рослин. Більшість з них є рідкісними та ендемічними рослинами, що поширені в аридних та семіаридних регіонах Африканського континенту, Південної та Південно-Східної Азії, західної частини Австралії та Полінезії, на островах Мадагаскар, Сокотра, Аравійському півострові (Albers, 2004; Booth, 1988; Court, 1981; Lawson, 1966). Сукулентні представники родини *Arosynaceae* представлені багаторічними напівкущиками: *Brachystelma* R.Br., *Fockea* Endl., *Petopentia* Bullock, *Raphionacme* Harv., кущами та невеликими деревами: *Adenium* Roem. & Schult., *Pachypodium* Lindl. (Albers, 2004; Rauh, 1979; Rowley, 1980-1999).

Було виявлено, що каудексоподібні рослини є наймаловивченішою групою рослин у порівнянні з іншими сукулентами родини *Arosynaceae* (Albers, 2004; Rauh, 1979; Rowley, 1987, Meve, 2004). Інформація представлена фрагментарно та не висвітлює повної картини щодо походження, періодів утворення та анатомо-морфологічних особливостей видозмін у каудексоподібних рослин у цілому та, особливо, у представників родини *Arosynaceae*. При цьому дослідження, проведені Д. Віллертом (1990-1992) та ін. (Eggli, 2009; Pate, 1981-

1982; West, 1931) деякий час ставили під сумнів «сукулентність» каудексоподібних рослин, тому що, окрім розширеної базальної частини пагонів, інша їхня частина не зазнає метаморфоз та лишається мезофітною. У результаті останніх досліджень каудексоподібних та інших сукулентів, проведених групою вчених на чолі з Д. Херном, було запропоновано декілька гіпотетичних стратегій утворення у них характерних сукулентних видозмін: у першому випадку – лише шляхом первинних потовщень; у другому випадку – внаслідок комбінованого первинного та частково вторинного потовщення; в третьому – виключно шляхом вторинного потовщення (Hearn et al., 2006-2013). Але з огляду на це, поняття «каудексоподібні рослини» залишається дискусійним, недостатньо поясненим, описаним та обґрунтованим. Одна з причин цього полягає в тому, що попередні дослідження проводилися на окремих таксонах різного віку та походження, які не давали змоги простежити усі процеси та динаміку утворення характерних метаморфоз. Для більш повного розуміння біологічних особливостей каудексоподібних сукулентів необхідно проводити спостереження за їх розвитком на ранніх етапах онтогенезу, що в багатьох випадках є проблематичним, оскільки недостатня кількість цих рослин в умовах інтродукції, складність будови квіток у зв'язку з ентомофільністю, охоронний статус більшості таксонів ускладнює процес їхнього запилення та насінневого відтворення. Тому на нинішній момент актуальні пошуки та розробка дієвих способів репродукції каудексоподібних сукулентних рослин для їхнього збереження та подальших досліджень в умовах інтродукції.

РОЗДІЛ 2. ОБ'ЄКТИ, УМОВИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Об'єкти досліджень. Для проведення досліджень, було обрано три сукулентні каудексоподібні види з родини *Apocynaceae*: *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult. (*Apocynoideae*), *Petopentia natalensis* (Schltr.) Bullock (*Periplocoideae*) та *Fockea edulis* (Thunb.) K. Schum. (*Asclepiadoideae*).

На основі літературних даних подано загальний опис цих видів. Аналіз доступної інформації щодо обраних таксонів показав, що вони є раритетними. Вид *A. obesum* характеризується широким диз'юнктивним ареалом, що складається з невеликих ізольованих локалітетів (Eggli, 2002; Rauh, 1979; Rowley, 1987-1999). *P. natalensis* є видом з монотипного роду *Petopentia* Bullock та ендеміком провінції Квазулу-Наталь ПАР. *F. edulis* – один з шести видів роду *Fockea* Endl., що розповсюджений у вигляді окремих невеликих популяцій в аридних областях Західної та Східної Капської провінцій ПАР, а також в південних регіонах Свазіленду (Bayer, 1976; Court, 1987; Venter, 1990; Meve, 2004). Окремі невеликі та нечисленні популяції *A. obesum* на о. Сокотра, Свазіленду, Сомалі, Північної Капської провінції ПАР мають місцевий охоронний статус, а також занесені до Червоного списку МСОП та Червоного списку Південної Африки. Рослини *P. natalensis* та *F. edulis* також охороняються на місцевих рівнях через надмірний антропогенний вплив, що зумовлено харчовими, лікарськими та декоративними властивостями цих таксонів та призводить до знищення окремих популяцій, а також незаконного

вивозу окремих особин з природних місць поширення (Гайдаржи, 2011-2015; Cact. and. Succ. conserv. plan IUCN, 1997; Miller, 2004; Red List of South Afr. pl.)

Умови досліджень. Дослідження проводилися на базі колекції сукулентних рослин ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна. Модельні об'єкти вирощувалися в ґрунтосуміші для сукулентів при оптимальній рН 6-6,5. Умови утримання імітували кліматичні особливості в місцях природного росту рослин і складалися з двох періодів: посушливого та вологого.

Методи досліджень. Дослідження особливостей генеративного розмноження каудексоподібних рослин в умовах інтродукції проводилися на прикладі *A. obesum*. Фенологічні дослідження та побудова феноспектру виконувалися за методиками (Алехин, 1931; Работнов, 1998). Спостереження за динамікою розвитку велися за допомогою постійних контрольних замірів фертильної та стерильної частин квіток з періодичністю в 5 діб. Спостереження за морфологічними особливостями квіток з моменту розкриття до моменту відцвітання проводилися щодоби. Життєздатність пилку визначалася стандартною методикою (Паушева, 1988). Життєздатність отриманих насінин *A. obesum* перевірялася за допомогою методики фарбування підготовлених насінин кислим фуксином (Барыкина, 2000-2005; Паушева, 1988) та способом пророщування (Бородин, 1970). Зовнішня морфологія насінин досліджувалася за методикою Мартіна (1946) з доповненнями інших авторів (Артюшенко, 1990; Наумова, 1987; Gabr, 2014; Maheswari Devi, 1964-1971). Морфологічні дослідження квіток, пилку та насінин проводилися за допомогою стереоскопічного мікроскопа Konus Crystal 7-45x Stereo та світлового мікроскопа XSP-146TR. Дослідження особливостей морфогенезу *A. obesum*, *P. natalensis* та *F. edulis* проводилися на трьох вікових станах прегенеративного періоду онтогенезу: проростки, ювенільні рослини та іматурні рослини (Работнов, 1998; Гайдаржи, 2009-2011). Морфологічні описи модельних об'єктів виконувалися з використанням відповідної термінології (Федоров, 1956, 1962; Серебряков, 1952-1962; Bell, 1991; Hickey, 1973, 2000). Усі заміри проводилися за допомогою лінійки та штангенциркуля ШЦ-2.

Для проведення анатомічних досліджень було відібрано по 15 зразків кожного з об'єктів (насінини, фрагменти стебел та коренів різних вікових станів) та кожного виду. Для виготовлення мікроскопічних препаратів була використана методика заливки в желатин за Волковою-Єлецьким з власними модифікаціями (Барыкина, 2000-2005; Паушева, 1988). Поздовжні зрізи насінин та поперечні зрізи фрагментів рослин виконувалися станковим мікротомом МС-2 із заморожувальним столиком ОМТ28-02Е, після цього фабувалися сафраніном та суданом III. Мікроскопічні дослідження проводилися за допомогою світлового мікроскопа XSP-146TR. Для досліджень анатомічної будови використовувалися загальноприйняті методи та відповідна наукова література (Барыкина, 2000-2005; Вехов, 1980; Gibson, 1982; Metcalfe, 1946, 1950). Фотографії виготовлялися за допомогою фотоапарату Canon 100D. Усі заміри мікрооб'єктів виконувалися за допомогою програми Image J. Статистична обробка даних проводилася за допомогою методу пошуку стандартної похибки та порівняльного аналізу за t-критерієм Стюдента в програмному середовищі Statistica 10 (Гумецький, 2004).

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

Морфологія квіток *A. obesum*. Для розуміння будови квіток даного виду та механізму їхнього запилення було проведено детальний морфологічний аналіз, який вияв, що вони двостатеві, актиноморфні, п'ятичленні, розміщуються на коротких квітконіжках та зібрані в цимоїдні суцвіття. Оцвітина подвійна, чашечка розсічена майже до самої основи, з п'ятьма чашолистиками. Віночок складається з п'яти зрослих пелюсток, які формують лійкоподібну трубку з перпендикулярно відігнутими краями, що мають темно-рожевий колір. Трубка віночка ззовні рожевого кольору умовно поділяється на 2 частини - тонку, де розміщуються плодолистики й стовпчик, та розширену, в основі якої безпосередньо знаходяться тичинки з приймочкою (Рис. 1. А, Б.).

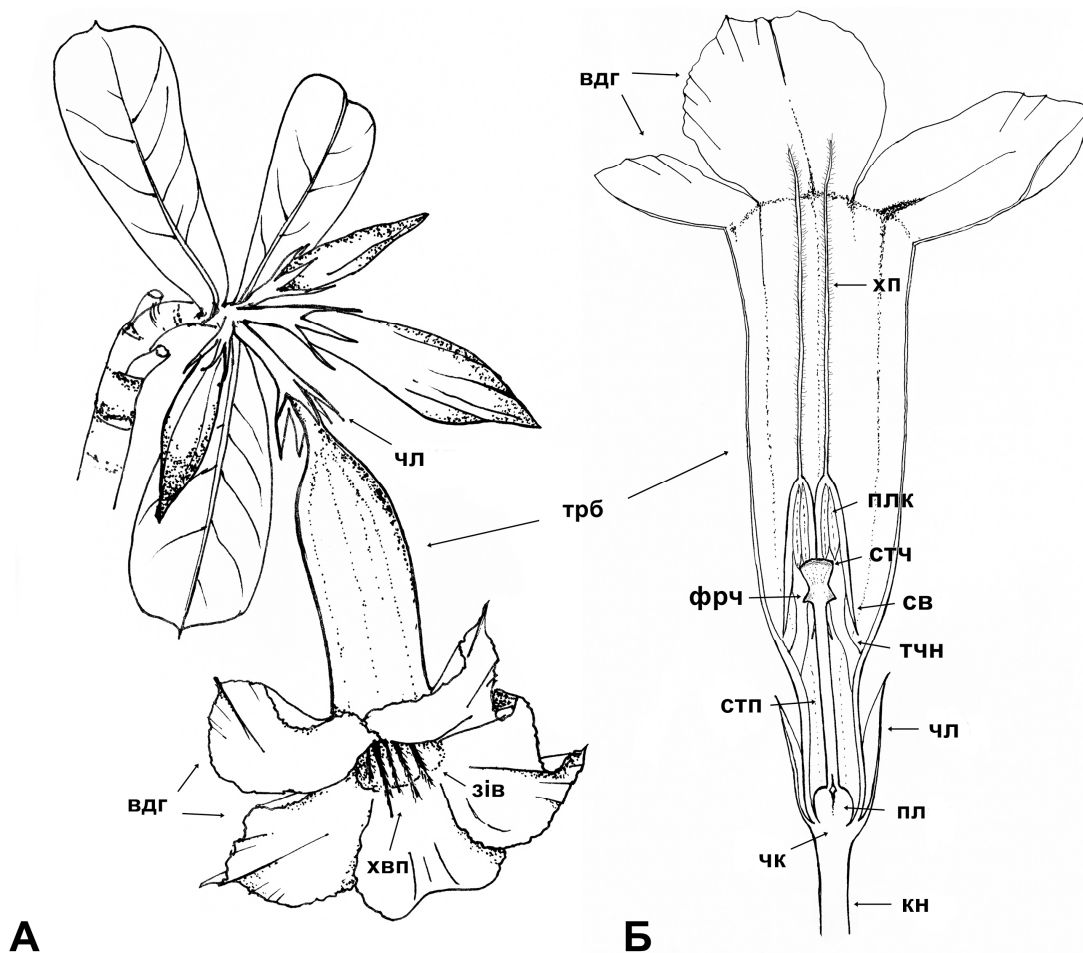


Рис. 1. Морфологічна будова квіток *Adenium obesum*: **А** – загальний вигляд квітки, **Б** – поздовжній розріз квітки; **кн** – квітконіжка, **чк** – чашечка, **чл** – чашолистки, **трб** – трубка, **вдг** – відгини, **пл** – плодолистки, **стп** – стовпчик, **фрч** – фертильна частина приймочки, **стч** – стерильна частина приймочки, **плк** – пиляки, **тчн** – тичинкова нитка, **св** – списоподібний виріст, **хп** – хвостоподібний придаток.

Гінецей синкарпний, стилодії плодолистиків утворюють досить довгий стовпчик, який закінчується потовщеною видозміненою приймочкою. Верхня

стерильна зона приймочки не приймає пилок, а виділяє клейку речовину і знаходиться безпосередньо під пиляками. Нижче майже навпроти проміжків між тичинковими нитками розташоване кільцеподібне розширення, під яким знаходиться її фертильна зона, що приймає пилок (Рис. 1. Б).

Андроцей представлений п'ятьма видозміненими тичинками, які мають стрілоподібну форму та короткі тичинкові нитки. Тичинки тісно прилягають одна до одної, формуючи склепіння над стерильною частиною приймочки. Зв'язники пиляків видозмінені в довгі тонкі хвостоподібні придатки, які густо вкриті трихомами та тягнуться вздовж квіткової трубки, виходячи назовні квітки. Зовнішні гнізда пиляків видозмінені в списоподібні вирости, які направлені донизу і частково перекривають проміжки між тичинковими нитками. Два внутрішніх гнізда кожної тичинки представляють 2 вертикальні щілини (Рис. 1. Б). Пилок, висипаючись на залозисту частину приймочки, просочується клейким секретом та злипається у конкреції, заповнюючи весь простір між пиляками та стерильною частиною приймочки. Таким чином, виявлена ентомофільна спеціалізація квітки *A. obesum* значно ускладнює процес штучного запилення, оскільки потребує врахування усіх морфологічних особливостей та розробки оригінальних способів безпечного доступу до її фертильної частини.

Фенологія цвітіння *A. obesum*. В результаті фенологічних досліджень стало відомо, 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 та залежить від низки абіотичних чинників: підвищення денної температури до +25-30°C, збільшення тривалості світлового дня до 14-16 годин та інтенсивності освітлення (до 13000 лк). В ході дослідження було виявлено, що життя квіток *A. obesum* в умовах інтродукції складає від 5 до 6 діб, але можливість запилення окремої квітки може відбутися тільки в перші дві доби її життя. Це зумовлено тим, що між другою та третьою добою життя квіток в зоні зростання стилодіїв утворюється перетяжка, яка призводить до відділення стовпчика маточки від плодолистиків та призводить до унеможливлення проходження подвійного запліднення (Рис. 2).



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

При цьому, висока фертильність пилку спостерігається протягом 3-4 діб цвітіння. Г. Роулі відзначав (Rowley, 1980), що цвітіння *Adenium* у природних умовах здебільшого відбувається впродовж 2-3 діб, а за найсприятливіших умов аж до чотирьох діб, що, на нашу думку, пояснює чому перехресне запилення квіток рослин цього роду на прикладі *A. obesum* може відбуватися лише протягом перших двох діб.

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. Процедура запилення бажано проводити при середній температурі +25°C;
2. Для полегшення доступу до фертильної частини квітки проводиться частковий обережний зріз трубки віночка на 1 см вище рівня тичинок;
3. Збір 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 чохлами 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.

Процес розвитку та дозрівання плодів у рослин *A. obesum* проходив протягом чотирьох місяців. Розвиток плодолистиків був помічений через 5 діб після запилення. Плоди представлені подвійною витягнутою листянкою зеленого або зелено-бурого кольору з дорзальними швами, як у більшості представників родини *Arosynaceae* (Цвелев, 1981; Albers, 2004; Rowley, 1999). Фаза їхнього розвитку продовжувалася протягом 58-62 діб.

Було виявлено, що при штучному перехресному запиленні в умовах інтродукції отримані плоди мали майже втричі більшу довжину та вдвічі більший діаметр, у порівнянні з природними представниками (Rowley, 1980-1999).

РОЗДІЛ 4. ОСОБЛИВОСТІ БУДОВИ СУКУЛЕНТНИХ КАУДЕКСОПОДІБНИХ ПРЕДСТАВНИКІВ РОДИНИ *AROSYNACEAE* НА ЛАТЕНТНОМУ ЕТАПІ ОНТОГЕНЕЗУ

Дослідження анатомо-морфологічної будови насінин *F. edulis*, *P. natalensis* та *A. obesum* показали, що насінини перших двох видів мають подібну, типову для родини *Arosynaceae*, обернено-яйцеподібну форму, але такі ознаки як лінійні розміри, скульптура поверхні та колір насінин значно

відрізняються (Рис. 3). Виявлена паличкоподібна чи циліндрична форма у насінин *A. obesum* трапляється значно рідше (Рис. 3. А), наприклад, як у представників роду *Nerium* L. (Артюшенко, 1990; Шамров, 2010; Gabr, 2014; Martin, 1946).

Виявлено, що насінини цих трьох видів сформувалися з анатропних насінних зачатків та мають виражений насінний шов (Рис. 3), 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 *Aposynaceae* полярне утворення летючок в зоні мікропіле та халази.

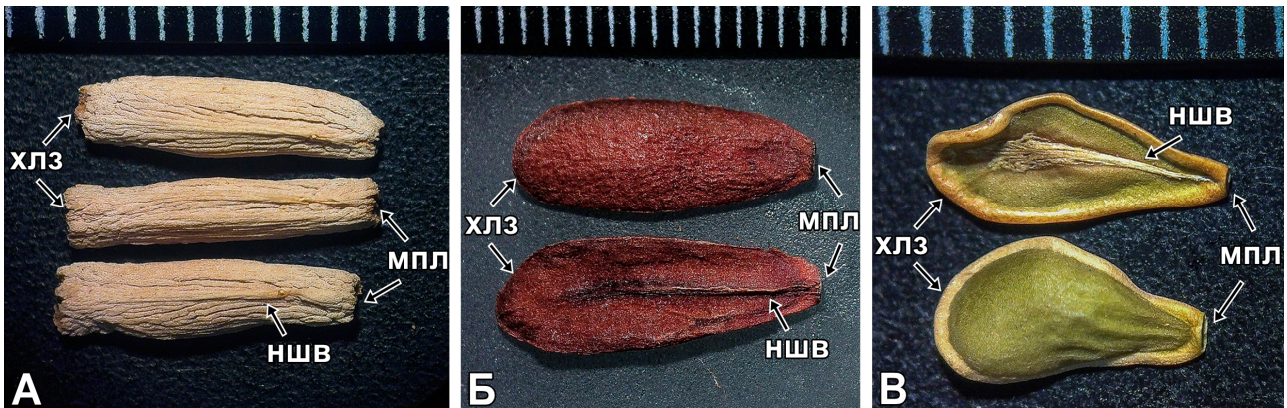


Рис. 3. Морфологія насінин *Adenium obesum* (А), *Petopentia natalensis* (Б) та *Fockea edulis* (В): мпл – мікропіле, хлз – халаза, ншв – насінний шов.

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. 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 підтверджується 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 (Авекін та ін., 2015, 2016).

Було встановлено, що для насінин *P. natalensis*, як і для мезофітних представників родини *Aposynaceae*, характерний мезотестальний тип будови тести, потовщений розвинений ендосперм та типова будова зародку, в якому не накопичуються поживні речовини (Рис. 4. Б).

Бітегмальна структура тести екзо-мезотестального типу у насінин *A. obesum* подібна представникам підродини *Asclepiadoideae*, до якої також входить *F. edulis* (Рис. 4. А, В), що не притаманно для таксонів підродини *Aposynoideae* та може бути одним з проявів пристосування до несприятливих умов клімату, а також підтримувати останні таксономічні перебудови, що призвели до приєднання родини *Asclepiadaceae* до родини *Aposynaceae* як підродини *Asclepiadoideae* (Шамров, 2010; Gabr, 2014; Endress, 2014; Kumar, 2011).

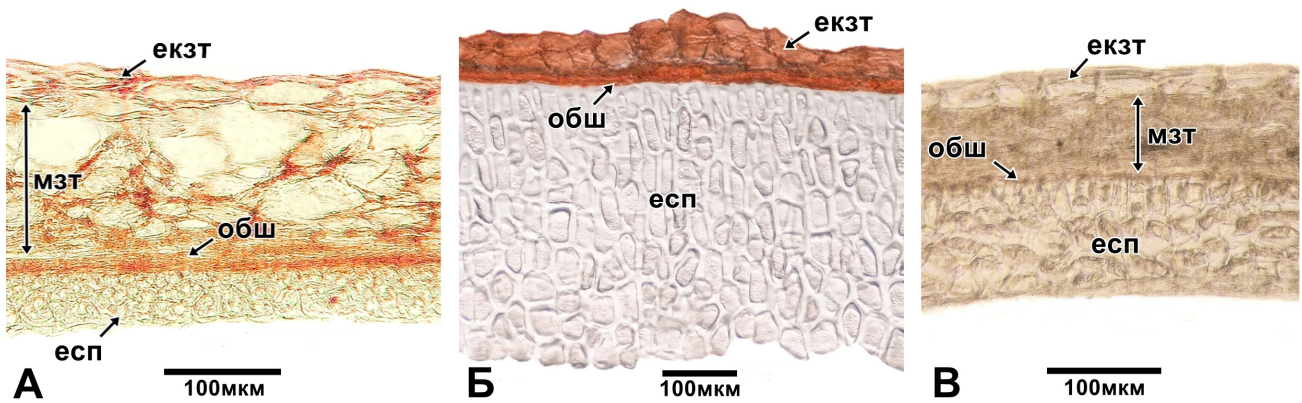


Рис. 4. Анатомічна будова тести латерального боку насінин *Adenium obesum* (А), *Petopentia natalensis* (Б) та *Fockea edulis* (В): екзт – екзотеста, мзт – мезотеста, обш – облітерований шар, есп – ендосперм.

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 (Рис. 5. А, Б), та слабо розвинений ендосперм (Рис. 4. А, В), які не притаманні мезофітним представникам родини *Aprocynaceae* (Шамров, 2010; Gabr, 2014; Martin, 1946; Maheswari Devi, 1964-1975).

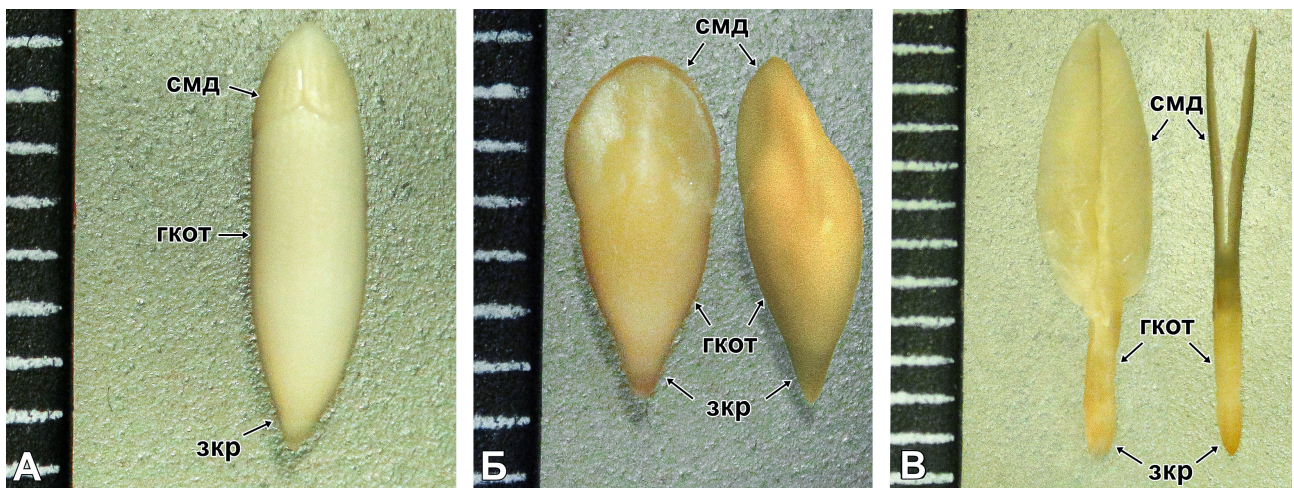


Рис. 5. Морфологія зародків *Adenium obesum* (А), *Petopentia natalensis* (Б) та *Fockea edulis* (В): смд – сім'ядолі, гкот – гіпокотиль, зкр – зародковий корінець.

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 визначити два шляхи пристосування сукулентних рослин цієї родини до виживання в аридних умовах клімату. 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 одразу після проростання. На відміну від попередніх видів насінини *P. natalensis*, ймовірно, можуть прорости тільки у вологіших умовах, оскільки мають типову для мезофітних представників родини *Aprocynaceae* будову зародка (Рис. 5. В), при цьому накопичені поживні речовини в розвиненому ендоспермі (Рис. 4. Б) витрачаються вже на розвиток

проростку та розростання гіпокотилі пізніше, у порівнянні з попередніми видами.

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

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

Дослідження морфогенезу *A. obesum*, *P. natalensis* та *F. edulis* трьох вікових станів прегенеративного періоду онтогенезу встановили, що проросткам цих видів характерне значне розростання гіпокотилі у порівнянні з іншими органами (Рис. 6). При цьому, на перших етапах розвитку, в *A. obesum* та *F. edulis* гіпокотиль починає активно розвиватися та потовщуватися одразу ж після проростання, що зумовлено особливостями будови зародків у цих таксонів (Рис. 5, Рис. 6. А, Е). У проростків *P. natalensis* гіпокотиль спочатку тонкий, його розвиток та потовщення починається лише на 20-22 добу після проростання (Рис. 6. Г). Розростання гіпокотилів відбувається внаслідок первинного кортикального та медулярного потовщення стебла та в цілому має схожу анатомічну організацію. Виключення складають лише гіпокотилі проростків *A. obesum*, у яких починає утворюватися перидерма (Рис. 7).

В ювенільних особин шляхом активного первинного медулярно-кортикального потовщення першого гіпокотиліарного міжвузля формується розширена базальна частина стебла (БЧС) (Рис. 6. Б, Г, Є). При цьому в *P. natalensis* та *F. edulis* верхня частина стебла (ВЧС) є тонкою несуккулентною ліаною з паралельним листкорозташуванням (Рис. 6. Г, Є). В *A. obesum* верхня частина стебла характеризується спіральним розташуванням листків та є семісуккулентною (Рис. 6. Б), що зумовлено первинним потовщенням, але набагато менш вираженим, у порівнянні з БЧС. В *P. natalensis* та *F. edulis*, виявлено утворення перидерми (Рис. 7), інтраксілярної флоєми та механічних тканин у вигляді склерифікованих луб'яних волокон, які характеризуються подібним типом локалізації, що і провідні елементи. На цьому етапі розвитку у досліджуваних особин активно розвиваються видільні тканини у вигляді молочників та спостерігається початок розвитку вторинних потовщень.

В іматурних особин й надалі простежується потовщення перидерми, значне розростання серцевини та паренхіми кори (Рис. 8), але при цьому вторинні потовщення формуються двома індивідуальними шляхами: в *A. obesum* як у верхній, так і в базальній частині стебла камбій генерує суцільні кільця флоєми та паренхіматизованої ксилеми (Рис. 8. А, В), подібно деревним пахікаульним рослинам (мікро- та нанофанерофітам); в *P. natalensis* та *F. edulis* в БЧС зберігається пучковий тип провідних елементів (Рис. 8. Д, Ж), а у верхній багаторічній невидозмінній частині стебла провідні та механічні елементи мають типову кільцеву структуру (Рис. 8. Г, Е), що подібно деяким сукулентним напівкущикам (хамефітам) (Серебряков, 1952, 1962; Albers, 2004; Eggli, 2002; Wickens, 2008).

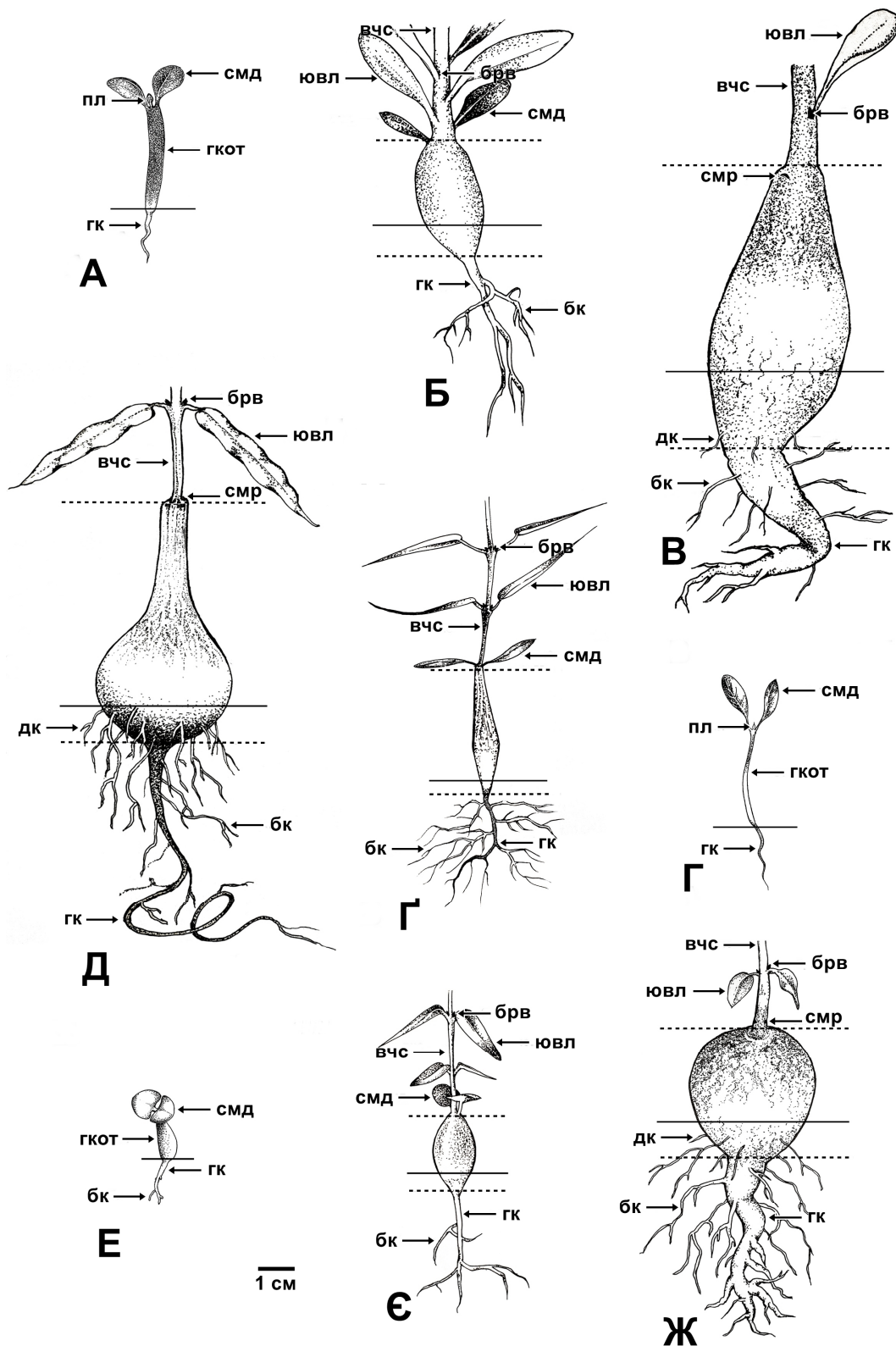


Рис. 6. Сукулентні видозміни *Adenium obesum* (А-В), *Petropentia natalensis* (Г-Д) та *Fockea edulis* (Е-Ж) різних вікових станів прегенеративного періоду онтогенезу: А, Г, Е – проростки; Б, І, Є – ювенільні рослини; В, Д, Ж – іматурні рослини; гк – головний корінь, бк – бічний корінь, дк – додатковий корінь, гкот – гіпокотиль, вчс – верхня частина стебла, смд – сім'ядоля, смр – сім'ядольний рубець, ювл – ювенільний листок, брв – брунька відновлення; пунктиром виділено базальну частину стебла (БЧС), суцільною лінією позначено рівень ґрунту.

У цьому віковому стані також було виявлено значне потовщення головного кореня в *A. obesum* та *F. edulis*, яке відбувається внаслідок утворення та розростання ксилеми з високим ступенем паренхіматизації (Рис. 8. Б, Є). При цьому в *P. natalensis* формується типова вторинна будова кореня, де більшу частину центрального циліндра займає ксилема, яка утворює поліархну зірку, на кінцях променів якої розміщуються провідні елементи флоєми (Рис. 8. Г). 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 (Серебряков, 1962).

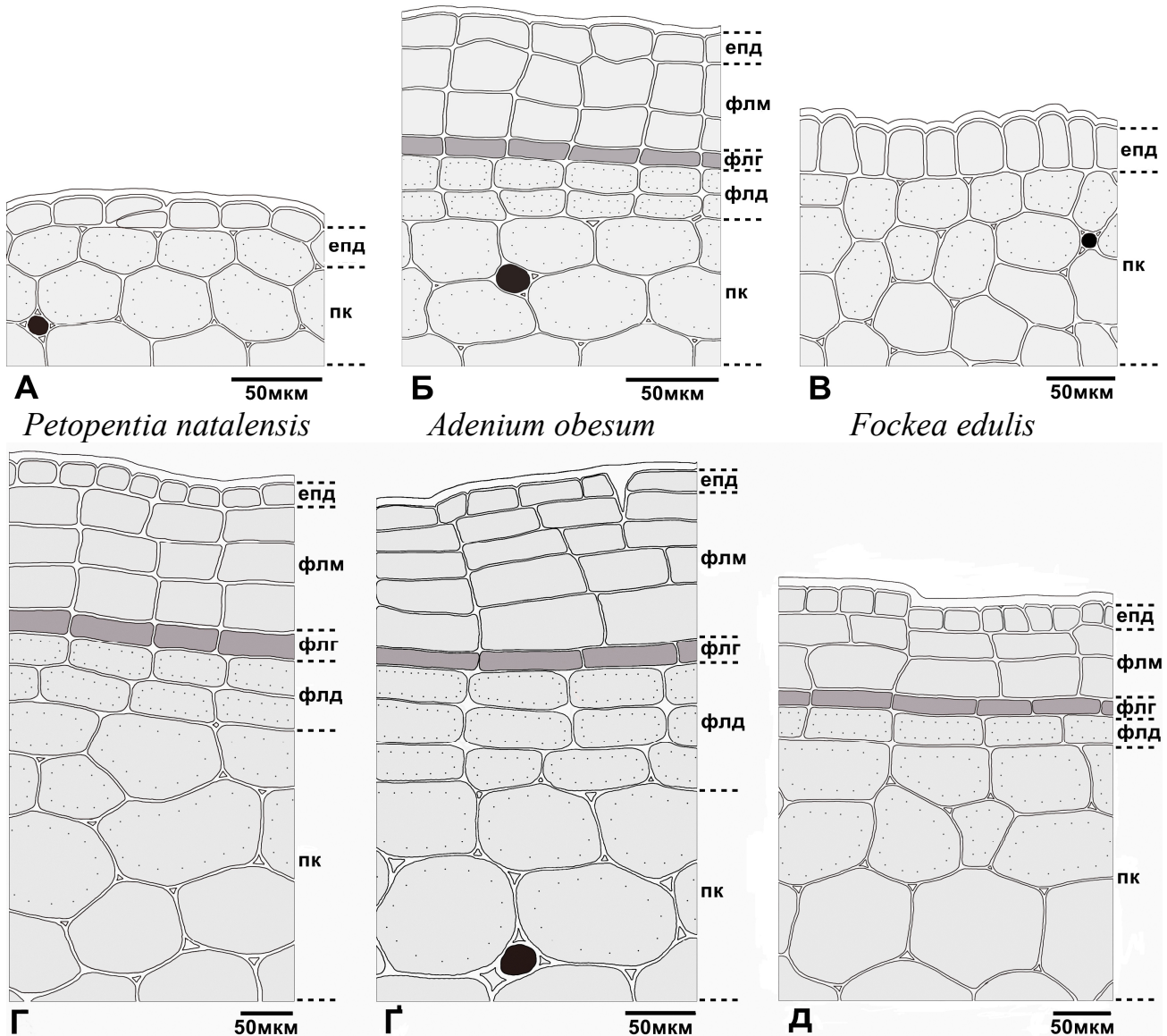


Рис. 7. Будова покривних тканин базальної частини стебла *Petopentia natalensis*, *Adenium obesum* та *Fockea edulis*: А, Б, В – проростки; Г, Г, Д – ювенільні рослини; епд – епідерма, флм – фелема, флг – фелоген, флд – фелодерма, пк – паренхіма кори.

Отже, в іматурних представників *A. obesum* та *F. edulis* внаслідок значного первинного потовщення базальної частини стебла та вторинного потовщення головного кореня формується сукулентна частина рослини, що виконує функцію резервуару для накопичення води та поживних речовин.

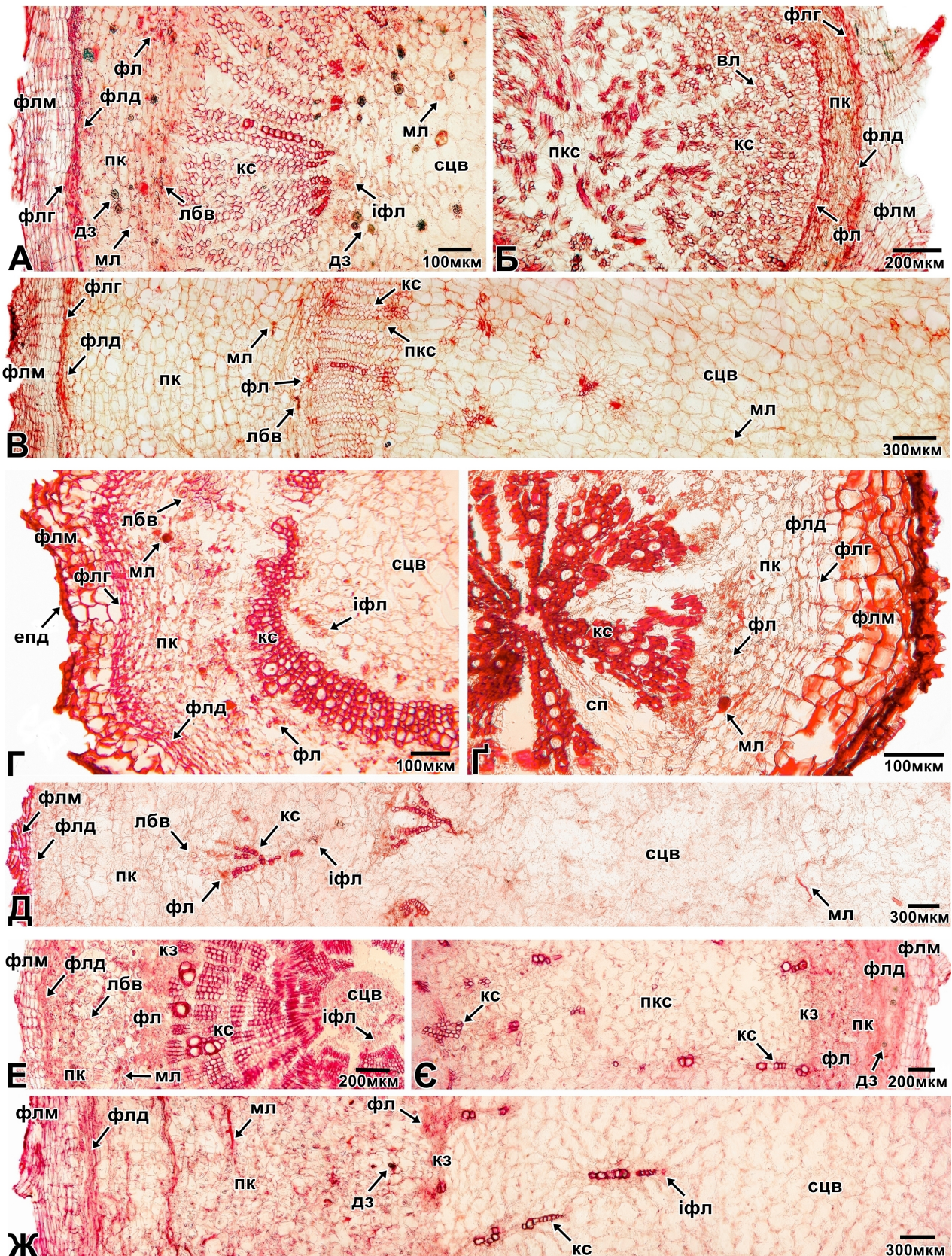


Рис. 8. Анатомічна будова імітурних рослин *Adenium obesum* (А-В), *Petropentia natalensis* (Г-Д) та *Fockea edulis* (Е-Ж): А, Г, Е – верхня частина стебла (ВЧС); Б, Г, Е – головний корінь; В, Д, Ж – базальна частина стебла (БЧС); флм – фелема, флг – фелоген, флд – фелодерма, пк –паренхіма кори, лбв – луб'яні волокна, фл – флоема, кз – камбіальна зона, кс – ксилема, пкс – паренхіма ксилеми, іфл – інтраксілярна флоема, сцв – серцевина, мл – молочник, сп – серцевинний промінь, дз – друза.

В *P. natalensis* шляхом первинного потовщення сукулентну частину рослин представляє лише базальна частина стебла, що сформувалася лише з першого гіпокотильного міжвузля.

Слід відзначити, що раннє утворення перидерми у цих рослин та виявлене первинне медулярно-кортикальне потовщення в базальній частині стебла, комбіноване з розвитком видозміненої паренхіматизованої ксилеми в головному корені, є нетиповим способом пристосування до аридних умов клімату. Відомо, що типовим стебловим сукулентам характерне більш пізнє утворення вторинних покривів, а також виражене кортикальне потовщення (*Cactaceae* Juss.) (Mauseth, 1995-2006; Gibson, 1982, 1996; Willert, 1990, 1992), при цьому утворення паренхіматизованої ксилеми притаманно деяким пахікаульним видам (*Adansonia* L., *Pachypodium*) (Chapotin, 2006; El-Kashef, 2015; Fisher, 1981; Olson, 2001, 2003).

Таким чином, досліджувані нами 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 (Gibson, 1982, 1996; Hearn et al., 2009-2013; Ogburn, 2010; Pate, 1981-1982). Спираючись на порівняння отриманих результатів з доступними описами таких утворень, як «каудекс» чи «стеблокорінь», нами було виявлено, що сукулентні видозміни гіпокотіля у *P. natalensis* та видозміни коренів у *A. obesum* та *F. edulis* не задовольняють усі критерії цих понять. Більшою мірою це зумовлено тим, що будова типового каудексу або стеблокореня складніша, оскільки окрім потовщеного кореня та частково гіпокотіля, до його складу входять також інші потовщені, укорочені, багаторічні частини стебла, що несуть на собі бруньки відновлення, а також безпосередньо беруть участь у його розростанні (Биоморф. раст., 2005; Слов. бот. терм., 1984; Іл. довідник, 2004; Maberlley, 1997). З цього випливає, що каудекс утворюється не одразу, а протягом багатьох років розвитку рослини, шляхом поступового наростання багаторічної частини стебла та розростання головного кореня (Федоров и др., 1962; Hickey, 2000). До того ж каудекс здебільшого виконує функцію вмістилища крохмалю (*Mandragora* L., *Onosma* L.), а не води, оскільки не має розвиненої водоносної паренхіми (Мизгирёва, 1946; Серебряная, 2014).

У досліджуваних нами таксонів виражені видозміни відбуваються вже на ранньому етапі онтогенезу та характеризуються високою паренхіматизацією тканин, подібно сукулентам (Eggli, 2002, 2009; Gibson, 1982, 1996; Willert, 1990, 1992). До того ж стебло у досліджуваних видів функціонально та структурно поділяється на дві різні частини. Його видозмінена базальна частина, що утворилася з гіпокотіля, виконує лише водозапасаючу функцію, оскільки нами не було знайдено на ній бруньок відновлення. У свою чергу, основну асиміляційну, а також відновлювальну функцію бере на себе та багаторічна частина пагону, яка не характеризується вираженими сукулентними властивостями. 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 (Bell, 1991; Meve, 2004; Venter, 1990, 2001).

Зважаючи на те, що введене Г. Роулі поняття «каудексоподібні рослини» (Rowley, 1948-1999) використовується в контексті багатьох сукулентних рослин з подібними морфологічними особливостями, було запропоновано надати йому змістовний опис в межах родини *Arosynaceae*: до каудексоподібних рослин відноситься частина сукулентів, яким характерні метаморфози головного кореня та/або виключно гіпокотилія, розвиток якого призводить до утворення розширеної базальної частини стебла. Значний розвиток гіпокотилія 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 у *P. natalensis*, а також додатково внаслідок вторинного потовщення, що зумовлено утворенням паренхіматизованої ксилеми (*A. obesum* та *F. edulis*). Також каудексоподібним рослинам родини *Arosynaceae* характерне раннє утворення перидерми, що може спостерігатися вже у проростків, як в *A. obesum*, або в ювенільних рослин (*P. natalensis*, *F. edulis*).

ВИСНОВКИ

У дисертаційній роботі представлено результати досліджень морфогенезу в умовах інтродукції трьох раритетних каудексоподібних сукулентних таксонів родини *Arosynaceae* 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 *Arosynaceae* 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 гіпокотиллярній 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 гіпокотиллярної частини зародка, тим тонший шар ендосперму.

3. Визначено дві стратегії розвитку сукулентних ознак у модельних об'єктів: одна характеризується активним розвитком гіпокотилія вже на стадії проростку та утворенням, надалі, розширеної базальної частини стебла і потовщеного головного кореня; друга – формуванням з гіпокотилія 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 флоєми 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 *Аросупасеае* 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.

ПЕРЕЛІК НАУКОВИХ ПРАЦЬ, ОПУБЛІКОВАНИХ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті у наукових фахових виданнях:

1. Авекін Я. В. Життєздатність насіння сукулентних представників родини *Аросупасеае* / Я. В. Авекін, М. М. Гайдаржи // *Modern Phytomorphology*. – 2015. – Vol. 8. – Р. 101-105. (Здобувачем виконано експериментальну частину роботи, проведено аналіз літературних джерел та результатів досліджень).

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

4. Авекін Я. В. *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult. (Arosynaceae): розвиток вегетативних органів на ранніх етапах онтогенезу / Я. В. Авекін, М. М. Гайдаржи // 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).

5. Авекін Я. В. Особливості розвитку *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult. (Arosynaceae) на перших етапах онтогенезу / Я. В. Авекін // 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. Авекін Я. В. Анатомо-морфологічні особливості насіння *Pachypodium lamerei* Drake / Я. В. Авекін, 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. Авекін Я. В. Анатомо-морфологічні особливості насіння *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult / Я. В. Авекін, 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. Авекін Я. В. Порівняльна характеристика насінин сукулентних представників родини *Arosynaceae* / Я. В. Авекін, М. М. Гайдаржи // Молодь і поступ біології: матеріали XII міжнародної конференції молодих учених (19-21 квітня 2016 р.). – Львів, 2016. – С. 78-79.

4. Авекін Я. В. Анатомо-морфологічні особливості десятиденного проросту *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult. / Я. В. Авекін, 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. Авекін Я. В. Анатомо-морфологічні особливості вегетативних органів сукулентних представників родини *Arosynaceae* на прегенеративному етапі розвитку / Я. В. Авекін, 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.

АНОТАЦІЯ

Авекін Я. В. Морфогенез та репродуктивна здатність раритетних каудексоподібних сукулентів в умовах інтродукції. – Рукопис.

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 *Arosynaceae*

на прегенеративному етапі онтогенезу та спрямована на пошук шляхів їхньої репродукції в умовах закритого ґрунту. Дослідження проводилися на трьох раритетних видах: *Adenium obesum*, *Petopentia natalensis* та *Fockea edulis*. З'ясовано, що формування розширеної базальної частини стебла відбувається внаслідок комбінованого медулярно-кортикального первинного потовщення. Вторинне потовщення відбувається двома індивідуальними шляхами. Виявлено формування перидерми у досліджуваних видів на ранніх етапах розвитку. Визначено, що видозміни у цих рослин не відповідають поняттям «бульба», «каудекс» чи «стеблокорінь». Встановлено два типи будови тести насінин: екзотестальний та екзо-мезотестальний. З'ясовано, що в *A. obesum* та *F. edulis* видозміни в гіпокотиліях починаються ще на латентній стадії онтогенезу. Індукція бутонізації *A. obesum* залежить від збільшення середньодобової температури, тривалості світлового дня та інтенсивності освітлення. Цвітіння та плодоношення триває протягом 180-200 діб. На основі виявлених морфологічних особливостей квіток розроблено методику штучного перехресного запилення *A. obesum*.

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

АННОТАЦИЯ

Авекин Я. В. Морфогенез и репродуктивная способность раритетных каудексоподобных суккулентов в условиях интродукции. – Рукопись.

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.05 – ботаника. – Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко МОН Украины, Киев, 2018.

Диссертация посвящена исследованию особенностей формирования суккулентных видоизменений у каудексоподобных представителей семейства *Аросунасеае* на прегенеративном этапе онтогенеза, а также направлена на поиск путей их репродукции в условиях закрытого ґрунта. Исследования проводились на трех раритетных видах: *Adenium obesum*, *Petopentia natalensis* и *Fockea edulis*. Установлено, что формирование расширенной базальной части стебля происходит за счет комбинированного медулярно-кортикального первичного утолщения. Вторичное утолщение происходит двумя индивидуальными путями. Виявлено формирование перидермы в исследуемых видов на ранних этапах развития. Определено, что видоизменения у этих растений не соответствуют понятиям «клубень», «каудекс» или «стеблокорень». Виявлено два типа строения тесты семян: экзотестальний и екзо-мезотестальний. Выяснено, что у *A. obesum* и *F. edulis* видоизменения в гипокотиліях начинаются еще на латентной стадии онтогенеза. Определено, что индукция бутонизации *A. obesum* зависит от увеличения среднесуточной температуры, длительности светового дня и интенсивности освещения. Цветение и плодоношение длится 180-200 суток. На основе выявленных морфологических особенностей цветков разработана методика искусственного перекрестного опыления *A. obesum*.

Ключевые слова: *Adenium obesum*, *Petopentia natalensis*, *Fockea edulis*, суккуленты, каудексоподобные растения, гипокотиль, морфогенез, интродукция.

SUMMARY

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

The thesis for the 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. We have studied three succulent caudiciform species: *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 study of morphogenesis has defined two strategies for the development of succulent signs in the model objects. The first is characterized by the active development of the hypocotyl already at the stage of seedlings and the formation, in the future, of the extended basal part of the stem and the thick main root. The second is 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 immature plants 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. 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".

We have revealed two types of testa seeds structure: exotestal in *P. natalensis*, and exo-mesotestal in *A. obesum* and *F. edulis*. The study has found that modifications in the hypocotyl in *A. obesum* and *F. edulis* begin at the latency stage of ontogenesis. 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. The induction of budding flowers of *A. obesum* in the introduction conditions depends on the increase in the average daily temperature, duration, and intensity of daylight illumination. Flowering and fruiting of this species last for 180-200 days. We developed the method of artificial cross-pollination *A. obesum* on the basis of the revealed morphological features of the flowers at different stages of flowering.

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