

... БОТАНІКА ТА ЕКОЛОГІЯ РОСЛИН BOTANY AND PLANT ECOLOGY ...

УДК: 581.48:582.923.5+581.526.5+581.522.4

Структура насінин сукулентних представників родини Аросупасеае Я.В.Авєкін, Н.В.Нужина, М.М.Гайдаржи

Київський національний університет імені Тараса Шевченка, ботанічний сад ім. акад. О.В.Фоміна
(Київ, Україна)
avekinyaroslav@mail.ru, gaidarzhy@ukr.net

Проведено анатомо-морфологічні дослідження насінини чотирьох сукулентних представників родини Аросупасеае. За результатами досліджень встановлено, що структура насінин *P. lamerei*, *P. rutenbergianum*, *A. obesum* та *A. arabicum* подібна до інших мезофітних представників родини Аросупасеае за формою, скульптурою поверхні тести та типом ендосперму. Серед відмінностей було виявлено те, що теста досліджуваних видів має екзо-мезотестальний тип будови, що притаманно представникам родини Asclepiadaceae чи, за сучасними уявленнями, підродині Asclepiadoideae. Також було виявлено, що зародки досліджуваних видів мають більш розвинений потовщений гіпокотиль в порівнянні з мезофітними представниками цієї родини. Між таксонами *A. obesum* та *A. arabicum*, які за системою APG III об'єднані в один вид *A. obesum*, виявлено ряд відмінностей анатомічної будови насіння. Воно відрізняється розмірами, кольором, скульптурою поверхні, товщиною тести та типом будови її епідермальних клітин, що вказує на їх можливу неспорідненість.

Ключові слова: сукуленти, Аросупасеае, *Pachypodium lamerei*, *Pachypodium meridionale*, *Adenium obesum*, *Adenium arabicum*, теста, потовщені гіпокотилі, епідермальні клітини, APG III.

Структура семян суккулентных представителей семейства Аросупасеае Я.В.Авекин, Н.В.Нужина, М.М.Гайдаржи

Проведены анатомо-морфологические исследования семян четырех суккулентных представителей семейства Аросупасеае. По результатам исследований выявлено, что структура семян *P. lamerei*, *P. rutenbergianum*, *A. obesum* и *A. arabicum* схожа с другими мезофитными представителями семейства Аросупасеае по форме, скульптуре поверхности тесты и типу эндосперма. Среди различий было выявлено то, что теста исследуемых видов имеет экзо-мезотестальный тип строения, что свойственно представителям семейства Asclepiadaceae или, по современным представлениям, подсемейству Asclepiadoideae. Также было обнаружено, что зародыши исследуемых видов имеют более развитый утолщенный гипокотиль по сравнению с мезофитными представителями семейства. Между таксонами *A. obesum* и *A. arabicum*, которые по системе APG III объединены в один вид *A. obesum*, выявлен ряд отличий в анатомическом строении семян. Они отличаются размерами, цветом, скульптурой поверхности, толщиной тесты и типом строения ее эпидермальных клеток, что указывает на их возможную неродственность.

Ключевые слова: суккуленты, Аросупасеае, *Pachypodium lamerei*, *Pachypodium meridionale*, *Adenium obesum*, *Adenium arabicum*, теста, утолщенные гипокотили, эпидермальные клетки, APG III.

Structure of seeds of succulent representatives of Apocynaceae family Y.A.Aviekin, N.V.Nuzhina, M.M.Gaidarzhy

Anatomical and morphological investigations of seeds of four succulent representatives of the family Apocynaceae have been conducted. According to the research, it has been found that the structure of the seeds of *P. lamerei*, *P. rutenbergianum*, *A. obesum* and *A. arabicum* is similar to other mesophytic representatives of the family Apocynaceae in shape, sculpture of the testa surface and endosperm type. Among the differences it has been found that the testa of studied species has exo-mesotestal type of structure, that is typical for representatives of the family Asclepiadaceae or, according to modern concepts, for subfamily Asclepiadoideae. It has been also found that embryos of the studied species have more developed thickened hypocotyl compared with mesophytic representatives of this family. Between the taxa *A. obesum* and *A. arabicum*, which are combined in one species *A. obesum* in the system APG III, there have been revealed a number of differences in the anatomical structure of

the seeds. They differ in size, color, surface sculpture, thickness of testa and the type of structure of its epidermal cells, which may indicate their possible non-affinity.

Key words: *succulents, Apocynaceae, Pachypodium lamerei, Pachypodium meridionale Adenium obesum, Adenium arabicum, testa, thickened hypocotyls, epidermal cells, APG III.*

Вступ

Родина Аросупасеає належить до дводольних квіткових рослин, що входять до порядку Gentianales. Включає близько 400 родів, серед яких зустрічаються дерева, чагарники, ліани і трави. Представники цієї родини розповсюджені майже на всіх континентах земної кулі, переважно в тропічній зоні, лише деякі види можуть траплятись у помірних широтах. Багато рослин цієї родини мають високу господарську (*Clitandra* Benth.), фармакологічну (*Apocynum cannabinum* L., *Catharanthus roseus* (L.) G. Don, *Rauvolfia serpentina* (L.) Benth. ex Kurz, *Strophanthus gratus* (Wall. and Hook.) Baill.) та декоративну цінність (*Nerium oleander* L., *Vinca minor* L.) (Тахтаджян, Федоров, 1981).

Основні анатомо-морфологічні дослідження насінин представників цієї родини проводились багатьма вченими (Тахтаджян, 1966; Шевченко, 1987; Allorge, 1985; Baillon, 1891; Leger, 1913; Maheswari Devi, 1964, 1970, 1971; Maheswari Devi, Narayana, 1975; Netolitzky, 1926; Nicolas, Baijnath, 1994; Rowley, 1988, 1999; Woodson, 1930). Авторами було опрацьовано більше ста таксонів рослин, які походили з різних геоботанічних районів планети. За результатами їх досліджень було виявлено, що насіння більшості представників формується в багатонасінних (*Allamanda* L., *Vahea* Lam.), рідше однонасінних плодах – листівках (*Gynopogon* Forst. Roxb.) з висячих анатропних (*Rauvolfia* Ruiz & Pav, *Tabernaemontana* Plum. ex L.), гемітропних (*Lepinia* Decne., *Nerium* L., *Voacanga* Stapf ex Elliott) або амфітропних (*Apocynum* L.) насінних зачатків (Maheswari Devi, 1964, 1970, 1971; Maheswari Devi, Narayana, 1975; Netolitzky, 1926). Розміри насінин коливаються від дрібного у *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 і завширшки). Форма насінин здебільшого еліпсоподібна, паличкоподібна (*A. androsaemifolium* L.) або яйцеподібна (*V. minor*), воно часто сплюснуте або здавлене з різних боків. Краї насінини іноді валикоподібні з поздовжніми гребнями на дорзальній стороні (*Lepinia solomonensis* Hemsl.). На вентральній стороні спостерігається борозна, валик чи невеликий кінь, що являє собою насінний шов (Сравнительная анатомия семян, 2010; Allorge, Couderc, 1983; Baillon, 1891; Leger, 1913; Maheswari Devi, Narayana, 1975; Woodson, 1930).

Майже у всіх досліджених рослин родини Аросупасеає спостерігається наявність анемохорного пристрою, який представлений волосоподібними виростами на поверхні тести, оформленою летючкою (султаном) або крилоподібною облямівкою (Сравнительная анатомия семян, 2010; Allorge, Couderc, 1983; Leger, 1913; Maheswari Devi, 1964).

За даними багатьох авторів відомо, що насіння більшості представників родини унітегмальне та екзотестальне, тобто теста формується з одного зовнішнього інтегументу і має просту анатомічну будову (Тахтаджян, 1966; Сравнительная анатомия семян, 2010; Шевченко, 1987; Maheswari Devi, 1970, 1971; Maheswari Devi, Narayana, 1975). Вона складається з епідермальних клітин, які мають прямокутну або округлу форму. Було виявлено, що клітини тести мають різноманітну будову в залежності від таксону (Netolitzky, 1926). У представників роду *Strophanthus* D.C. вони мають потовщення на бічних стінках або папілоподібний виріст на зовнішній стінці. У *Chilocarpus* Blume клітини епідерми тонкостінні, але покриті ззовні тонким гранулярним шаром. Представники роду *Lepinia* мають епідермальні клітини з потовщеною, лігніфікованою зовнішньою стінкою, а у видів *Beaumontia* Wall. вона дещо викривлена. У багатьох родів (*Funtumia* Desf., *Holarhena* R.Br., *Nerium*, *Wrightia* R.Br.) епідермальні клітини в халазальній зоні витягуються у довгі волоски, а в зоні мікропіле, де утворюються складки тести, епідермальні клітини формують папіли, які, витягуючись, формують летючку, що складається з декількох сотень волосків, які в основі дуже щільно прилягають один до одного (Сравнительная анатомия семян, 2010; Maheswari Devi, 1971; Nicolas, Baijnath, 1994; Rowley, 1988, 1999).

Поверхня тести також має різноманітну скульптуру в залежності від роду рослини, тому авторами L.Allorge (Allorge, Couderc, 1983; Allorge, 1985) та P.V.Leger (1913) було виділено 5 типів її будови: 1. Бургриста – поверхня тести вкрита одноклітинними горбками (*Ervatamia* L., *Voacanga* Stapf, *Stemmadenia* Benth.); 2. Сітчаста – утворена за рахунок потовщених борозн чи валиків (*Schizozygia* Baill., *Carvalhoa* K. Shum., *Calocrater* K. Shum.); 3. Комірчаста – одноклітинні інвагінації на поверхні тести (*Bonafousia* A.DC., *Peschiera* (A.DC.) Miers., *Tabernaemontana*); 4. Складчасто-гребінчаста – на поверхні тести формуються складки та гребні (*Callichilia* Stapf); 5. Зморшкувата – насіннева шкірка з круговими

зморшуватими складками (*Tabernaetheiboga* L.) (Сравнительная анатомия семян, 2010; Allorge, 1985; Allorge, Couderc, 1983; Leger, 1913).

Ендосперм нуклеарний, слабо розвинутий у деяких видів роду *Catharanthus* G.D з халазальним гаусторієм, а у представників родів *Chilocarpus*, *Ervatamia*, *Lepinia*, *Tabernaemontana* Voacanga він румінований. У багатьох видів ендосперм має вигляд тонкої плівки, яка оточує зародок і складається з декількох шарів (1–3) тонкостінних (*Tabernaemontana*) або товстостінних клітин (*Chilocarpus*, *Lepinia*). В них можуть накопичуватись масла (*Funtumia*), білкові тіла з глобоїдами (*Strophanthus*), крохмаль (*Wrightia*) або кристали оксалатів (*Thevetia* L.) (Maheswari Devi, 1970; Netolitzky, 1926; Periasamy, 1963).

Зародок прямий, займає весь об'єм насінини. Він може бути лопатоподібним (*Amsonia* Walter, *Apocynum*, *Nerium*, *Carissa* L.), язичкоподібним або складчастим (*Chilocarpus*, *Lepinia*, *Tabernaemontana*). За даними R.E.Woodson, в зародку можуть накопичуватись білки, а в зародкових листках *Apocynum hypericifolium* (Greene) Beg. було знайдено крохмаль. Також у виду *Rauvolfia serpentina* виявлена поліембріонія, додаткові зародки вірогідно утворюються з синергіди (Maheswari Devi, 1970; Woodson, 1930).

Варто відзначити, що насіння деяких представників родини Аросупасеае досліджене досить детально, але в якості дослідних об'єктів здебільшого виступали мезофітні рослини, що ростуть в схожих умовах. Незважаючи на те, що в родині Аросупасеае представлена умовна група сукулентних рослин, які мають ряд індивідуальних анатомо-морфологічних видозмін та особливостей, наукової інформації щодо будови їх насіння в доступній літературі знайдено недостатньо. Як відомо, представники сукулентної групи родини Аросупасеае належать до популярних елементів зеленого будівництва, квітникарства та, в окремих країнах, фармакологічної промисловості (Hoffmann, Cole, 1977; Rundel et al. 1995). Багато з них включені до списків МСОП та CITES і є ендеміками в місцях їх природного зростання (Fuller, Fitzgerald, 1987; Golding, 2002; Checklist of CITES spec.).

Беручи до уваги ці проблеми, метою роботи було виявити анатомо-морфологічні особливості насінин представників сукулентної групи родини Аросупасеае на прикладі двох найбільших родів *Adenium* та *Pachypodium*.

Матеріали та методи

Досліджувалось насіння *Pachypodium lamerei* Drake, *Pachypodium rutenbergianum* Vatke, *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult. та *Adenium arabicum* Balf. f. Посівний матеріал зберігався в закритих пластикових посудинах при температурі +4–+6°C. Вибірка для кожного виду складала по 100 насінин. Дослідження проводились на базі науково-дослідної лабораторії Ботанічного саду ім. акад. О.В.Фоміна. Зразки фіксували в FAA (Formalin – Acetic Acid – Alcohol) та заливали в желатину за загальноприйнятою методикою (Ромейс, 1954). Зрізи насіння робили за допомогою заморожувача мікротому та розглядали під світловим бінокуляром.

Поздовжні зрізи насіння забарвлювали сафраніном, розчином І2–КІ для виявлення крохмалю (Паушева, 1988). Описували будову насіння загальноприйнятими методами (Артюшенко, Федоров, 1979; Бондарцев, 1954). Заміри об'єктів здійснювались за допомогою програми ImageJ. Для статистичної обробки даних використовували програму Microsoft Excel.

Результати

В результаті дослідження встановлено, що насінини у *P. lamerei* витягнутої обернено-яйцеподібної форми, а у *P. rutenbergianum* вони обернено-яйцеподібної форми, білатерально сплюснені на поперечному розрізі з відтягнутою мікропілярною зоною та розширеною халазою. Насінини *A. obesum* паличкоподібної, циліндричної форми, а у *A. arabicum* витягнутої веретеноподібної форми, у обох представників вони округлі на поперечному зрізі (табл. 1, рис. 1). Насінний шов, розміщений на вентральній стороні насінини, у *P. lamerei* та *P. rutenbergianum* тонкий і слабо помітний, натомість у *A. obesum* та *A. arabicum* має вигляд невисокого притупленого кіля. У деякої частини насінин *A. obesum* та *A. arabicum*, зібраного з одного плоду, спостерігалась відсутність чітко вираженого насінного шва і наявність лише незначного виросту біля мікропіле, що, на нашу думку, може залежати від особливостей їхньої локалізації у плоді.

Поверхня тести *P. lamerei* світло-жовтого кольору з зеленуватим відтінком, вкрита досить вираженими складками та гребнями (рис. 1. А). Епідермальні клітини розміщуються одним шаром, вони обернено-трапецієподібної чи циліндричної форми 63 ± 11 мкм завдовжки 27 ± 6 мкм завширшки, мають сітчасто потовщені стінки (рис. 2. А, Б, В, Г).

Таблиця 1.

Морфометричні показники насіння дослідних рослин родини Аросупасеае

Вид	Довжина (мм)	Ширина (мм)	Товщина (мм)
<i>A. arabicum</i>	12,3±0,8	2,4±0,3	2,7±0,3
<i>A. obesum</i>	11,2±0,6	1,6±0,3	1,6±0,3
<i>P. lamerei</i>	10,8±0,6	3,2±0,2	1,8±0,2
<i>P. rutenbergianum</i>	11,2±0,7	4,3±0,4	1,1±0,3

В результаті дослідження нами було встановлено ряд спільних та відмінних ознак спермодерми серед досліджуваних представників.

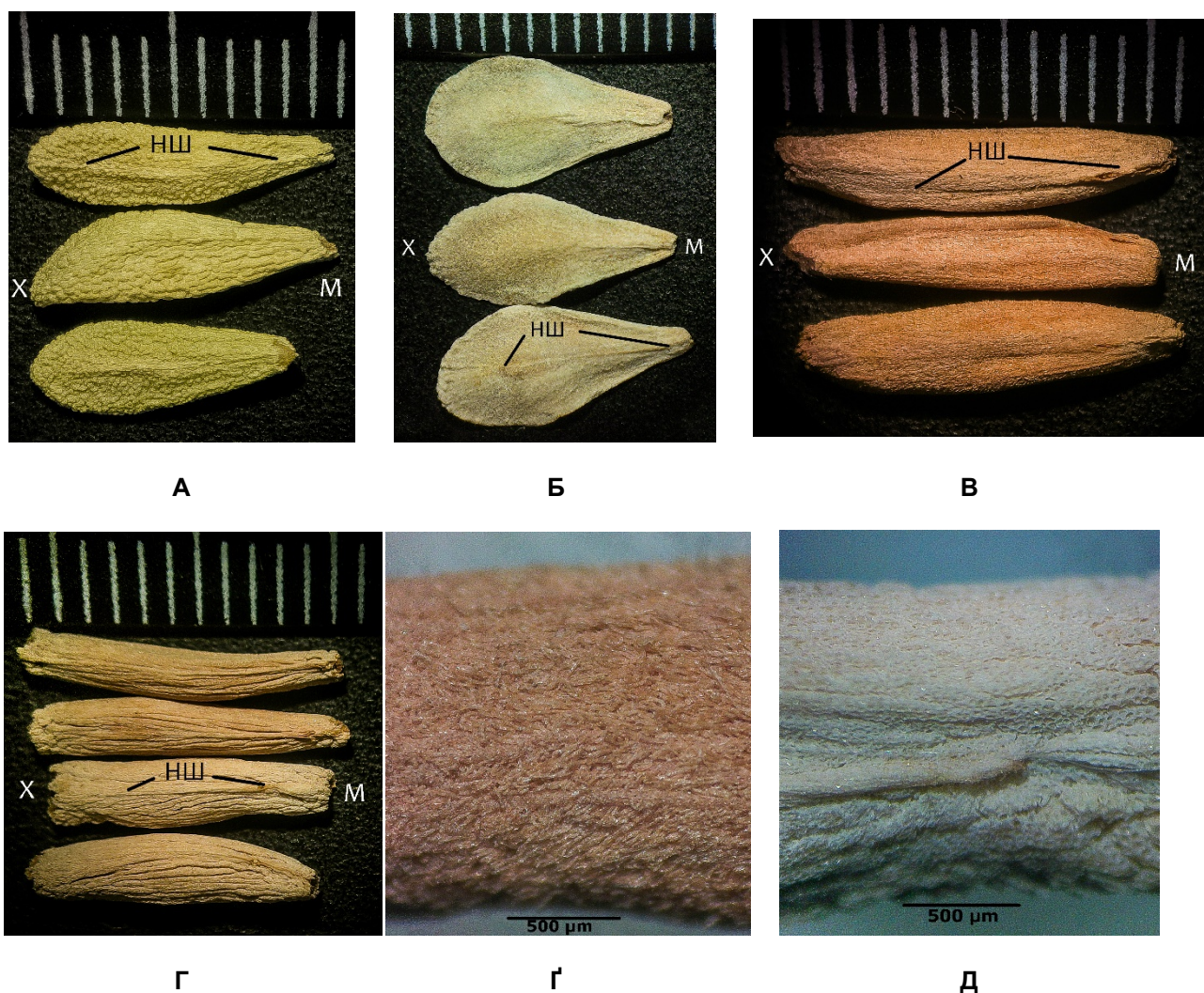


Рис. 1. Загальний вигляд насіння досліджуваних об'єктів: А – *P. lamerei*, Б – *P. rutenbergianum*, Б – *A. arabicum*, Г – *A. obesum*, Г – поверхня тести *A. arabicum*, Д – поверхня тести *A. obesum*, М – мікропілярна сторона, Х – халазальна сторона, НШ – насінний шов

Під ним знаходиться шар з декількох рядів багатокутних, ізодіаметричних клітин діаметром 41 ± 12 мкм з тонкими клітинними стінками (рис. 2. А, Б, В, Г). Серед клітин цього шару спостерігаються зони часткової облітерації, особливо в зоні мікропіле (рис. 2. А). Варто відзначити, що в зоні складок ці клітини

можуть розміщуватись в 4–6 шари (231±39 мкм) на латеральній стороні і до 8–10 шарів в зоні халази (325±41 мкм) (табл. 2). Найглибший шар тести складається з сильно облітерованих клітин, загальною товщиною 34±9 мкм (рис. 2. Б, В, Г).

Таблиця 2.

Товщина тести в різних зонах насінини досліджуваних рослин родини Аросунасеае

Вид	Халазальний полюс (мкм)	Латеральна сторона (мкм)	Зона мікропіле (мкм)
<i>A. arabicum</i>	633±51	145±20	548±43
<i>A. obesum</i>	594±62	152±14	453±55
<i>P. lamerei</i>	124±23 – 378±34	124±23 – 265±27	368±24
<i>P. rutenbergianum</i>	227±21	128±17	215±28

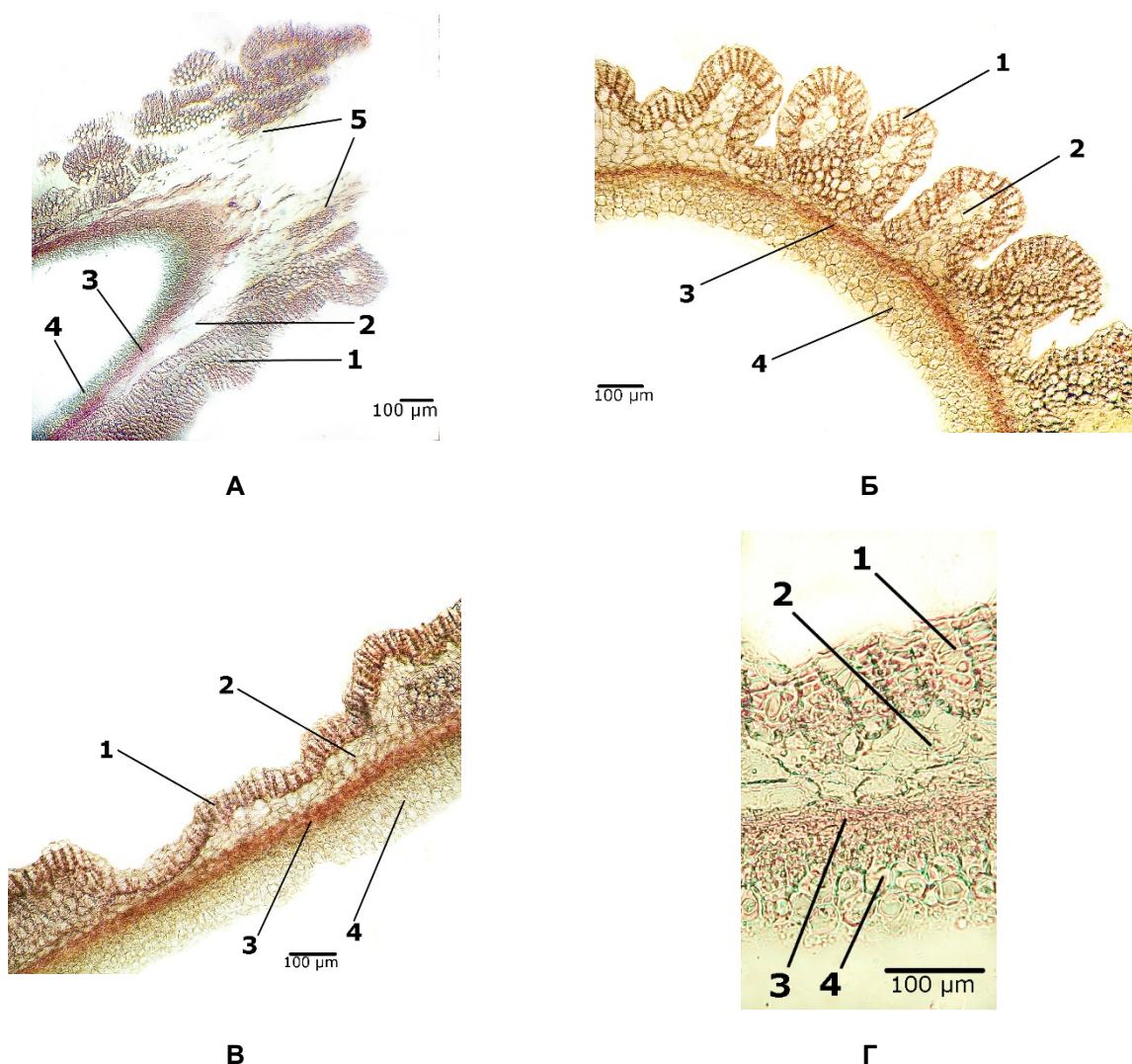


Рис. 2. Анатомічна будова тести *P. lamerei*: А – зона мікропіле, Б – халазальний полюс, В, Г – латеральна сторона: 1 – епідермальні клітини, 2 – субепідермальні клітини, 3 – облітерований шар, 4 – ендосперм, 5 – відкрите мікропіле

Поверхня тести *P. rutenbergianum* світло-сірого кольору, шорстка, попелястого або світло-кремового кольору. Поверхня тести рівна, лише біля халази, мікропіле та вздовж насінного шва спостерігаються поодинокі поздовжні гребні (рис. 1.Б).

Епідермальні клітини з сітчасто потовщеними антиклінальними стінками розміщуються в один ряд вертикально відносно площини насінини, мають циліндричну форму 63 ± 12 мкм завдовжки і 21 ± 3 мкм завширшки. Зовнішня клітинна стінка епідермальних клітин дещо витягнута в невелику папілу, довжина якої складає 12 ± 3 мкм в зоні халази та 21 ± 2 мкм на латеральній стороні (рис. 3. Б, В, Г). Варто відзначити, що епідермальні клітини в зоні мікропіле формують папілоподібні вирости периклінальної стінки 104 ± 19 мкм завдовжки зі спіралеподібним потовщенням (рис. 3. А, Д). Під епідермальним шаром знаходяться округлі, багатокутні тонкостінні клітини величиною 34 ± 16 мкм, які розміщуються в 1–2 ряди на латеральній стороні (72 ± 9 мкм) та до 4–5 рядів на халазальному полюсі (139 ± 14 мкм), що призводить до нерівномірного потовщення тести (табл. 2). Внутрішній шар клітин, який контактує з ендоспермом, сильно облітерований, 32 ± 5 мкм завтовшки (рис. 3. Б, В, Г).

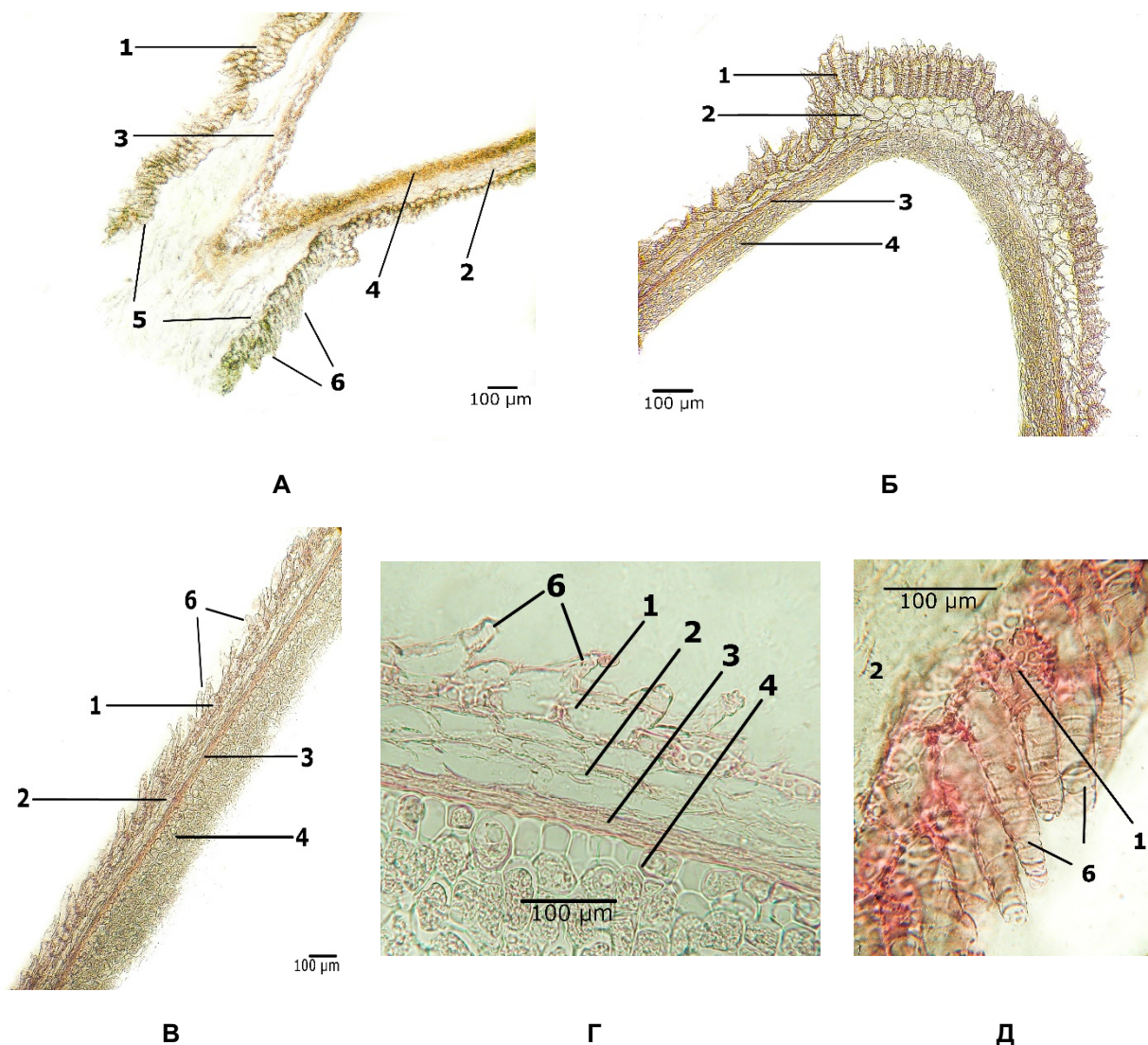


Рис. 3. Анатомічна будова тести *P. rutenbergianum*: А – зона мікропіле, Б – халазальний полюс, В, Г – латеральна сторона, Д – епідермальні клітини навколо мікропіле, 1 – епідермальні клітини, 2 – субепідермальні клітини, 3 – облітерований шар, 4 – ендосперм; 5 – відкрите мікропіле, 6 – папіли епідермальних клітин

Поверхня тести *A. obesum* кремового кольору, вкрита поздовжніми зморшками (рис. 1. Г, Д). Епідермальний шар на латеральній стороні складається з 1–2 рядів дещо витягнутих клітин 98 ± 12 мкм завдовжки та 37 ± 9 мкм завширшки з потовщеними лігніфікованими клітинними стінками. Клітини розміщуються горизонтально відносно площини насінини, протопласт відсутній. Ближче до халази і мікропіле кількість рядів цих клітин збільшується до 10–12, при цьому їхня форма змінюється на округлу 95 ± 14 мкм у діаметрі (рис. 4. А, Б, В, Г). Під цим шаром знаходяться ізодіаметричні багатокутні клітини 84 ± 16 мкм завбільшки, які мають тонкі здерев'янілі стінки. На латеральній стороні вони розміщуються в 3–4 ряди, а в зоні мікропіле і халази цей шар може не виявлятися. Варто відзначити, що більша частина цих клітин частково або повністю облітерована і втрачає свою клітинну структуру. Найглибший шар клітин тести тонкий (37 ± 13 мкм) і повністю облітерований (рис. 4. А, Б, В, Г).

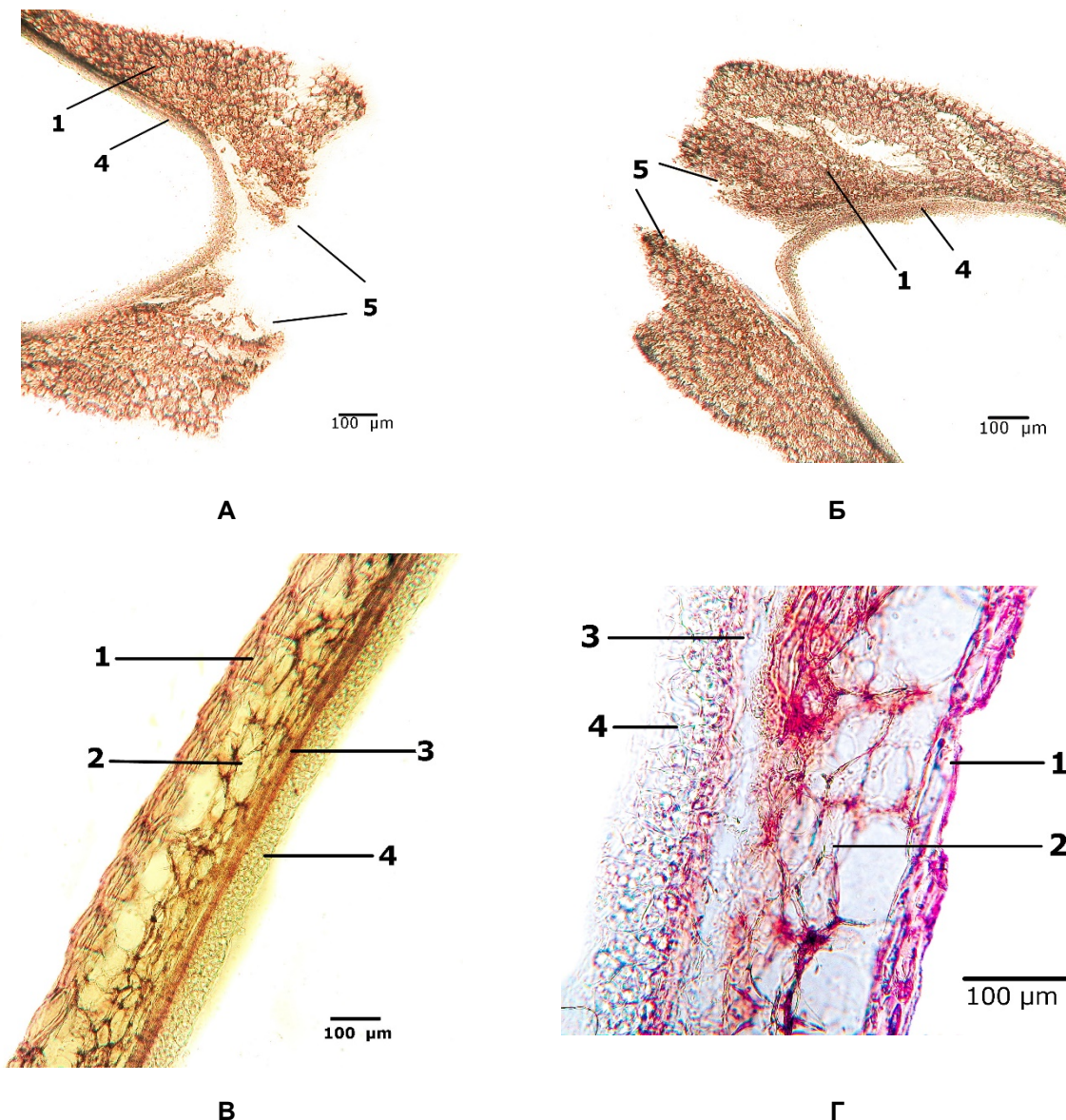


Рис. 4. Анатомічна будова тести *A. obesum*: А – зона мікропіле, Б – халазальний полюс, В, Г – латеральна сторона: 1 – епідермальні клітини, 2 – субепідермальні клітини, 3 – облітерований шар, 4 – ендосперм, 5 – відкрите мікропіле та халаза

Поверхня тести *A. arabicum* без видимих зморшок, рівна, торочкувата, бежевого кольору (рис. 1. В, Г). Епідермальні клітини тести з потовщеними лігніфікованими стінками дещо витягнутої округлої форми 98 ± 13 мкм завбільшки. На периклинальній стінці цих клітин спостерігається папілоподібний виріст 134 ± 19 мкм завдовжки, який має спіралеподібне потовщення по всій довжині. (рис. 5. Б, Г). На латеральній стороні епідермальні клітини розміщуються в 1–2 шари, їхня кількість поступово збільшується до 5–7 шарів в зоні халази і мікропіле (рис. 5. А, Б, В, Г).

Субепідермальний шар складається з клітин округлої, багатокутної форми 87 ± 13 мкм завбільшки, з тонкими клітинними стінками, частково облітеровані, розміщуються в 2–4 ряди на латеральній стороні та до 7 в зоні мікропіле та халази. Найглибший ряд клітин повністю облітерований 31 ± 17 мкм завтовшки (рис. 5. А, Б, В, Г).

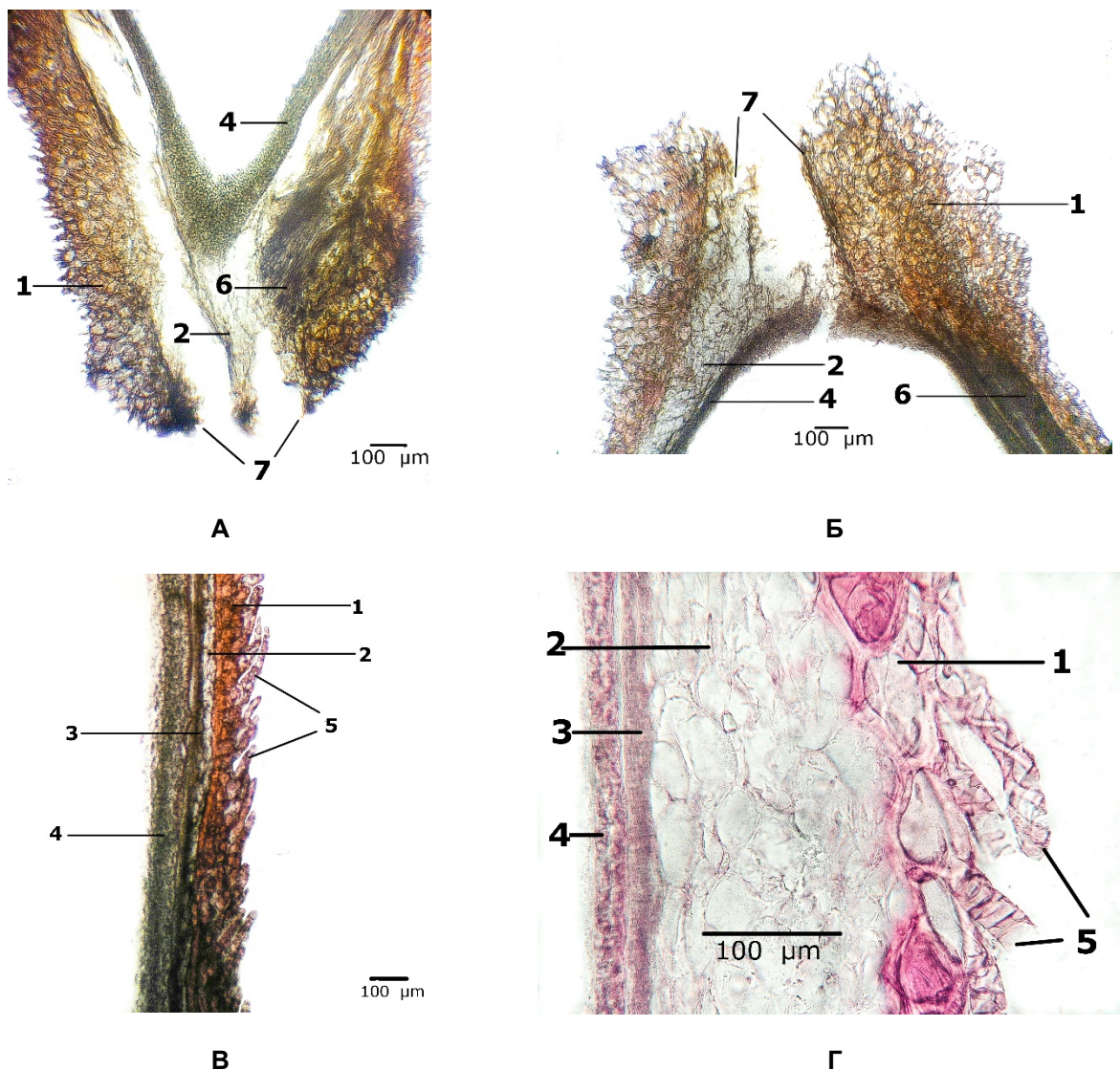


Рис. 5. Анатомічна будова тести *A. arabicum*: А – зона мікропіле, Б – халазальний полюс, В, Г – латеральна сторона: 1 – епідермальні клітини, 2 – субепідермальні клітини, 3 – облітерований шар, 4 – ендосперм, 5 – папілі епідермальних клітин, 6 – провідні пучки, 7 – відкрите мікропіле та халаза

У насінин всіх досліджуваних представників спостерігається наявність складок, що утворені шляхом нашарувань епідермальних клітин, які формують видовжене мікропіле. При цьому загальна товщина тести навколо мікропіле збільшується до 368 ± 24 мкм у *P. lamerei*, 215 ± 28 мкм у

P. rutenbergianum, 453 ± 55 мкм у *A. obesum* та 548 ± 43 мкм у *A. arabicum* (табл. 2). З епідермальних клітин, що оточують мікропіле, розвивається анемохорне пристосування (Maheswari Devi, Narayana, 1975). У *P. lamerei* та *P. rutenbergianum* він представлений у вигляді летючки (султану), що складається з одноклітинних волосків 55 ± 5 завдовжки (рис. 6, 7). У *A. obesum* та *A. arabicum*, крім апікальної, наявна додаткова летючка в зоні халази, де також спостерігається утворення складок з епідермальних клітин, що збільшують товщину тести до 594 ± 62 мкм у першого та до 633 ± 51 мкм у другого об'єкта. Біполярність анемохорного пристрою, який складається з волосків 65 ± 50 мм, характерна для представників роду *Adenium* (рис. 6, 7) (Rowley, 1999).



Рис. 6. Загальний вигляд насіння *A. obesum* (А) та *P. lamerei* (Б) з присутнім анемохорним пристроєм

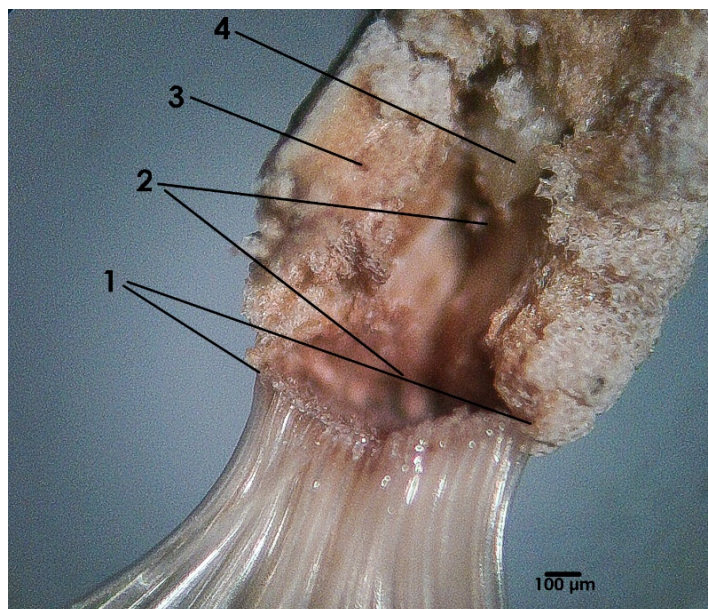


Рис. 7. Тангентальний зріз зони мікропіле *A. obesum*: 1 – основа анемохорного пристрою; 2 – мікропіле; 3 – теста; 4 – зародковий корінець

У процесі дослідження було виявлено, що у дозрілих насінин сформоване анемохорне пристосування легко відділяється з частиною тести, що його оточує (рис. 7). При цьому мікропілярна частина тести відкривається, в результаті чого оголюється зона зародкового корінця з частиною оточуючого його ендосперму (рис. 2. А, 3. А). У *A. obesum* та *A. arabicum* відділення летючок відбувається з обох сторін, в результаті відкривається мікропілярна зона тести (рис. 4. А, 5. А, 7), а на халазальній частині утворюється перфорована зона (рис. 4. Б, 5. Б).

Ендосперм в насінні досліджуваних рослин нуклеарного типу, присутній в незначній кількості в порівнянні з внутрішнім об'ємом насінини і займає периферичне положення відносно зародку у вигляді тонкої плівки. У *P. lamerei*, *P. rutenbergianum* клітини ендосперму округлі, іноді з облітерованими стінками розміром 37 ± 6 мкм, оточуючи зародок, розміщуються в 3–4 ряди загальною товщиною 121 ± 19 мкм (рис. 2, 3. А, Б, В, Г). У *A. obesum*, *A. arabicum* ендосперм товщиною 47 ± 22 мкм, складається з мілких округлих, сильно облітерованих клітин 9 ± 3 мкм в діаметрі (рис. 4, 5. А, Б, В, Г).

Зародок у *P. lamerei* та *P. rutenbergianum* прямий лопатеподібний кремового кольору, майже повністю повторює форму насінини і займає весь її внутрішній об'єм. У *P. lamerei* він $9,2 \pm 0,3$ мм завдовжки та $2,4 \pm 0,2$ мм у діаметрі. На його поздовжньому зрізі можна виділити зародкові листки, які щільно прилягають один до одного і складають близько 30% його об'єму ($3,2 \pm 0,3$ мм завдовжки), та потовщений стеблелкорінь, що займає близько 70% зародка ($6,3 \pm 0,3$ мм завдовжки) (рис. 8. Г). У *P. rutenbergianum* довжина зародку $10,3 \pm 0,4$ мм, ширина $3,8 \pm 0,3$ мм, товщина $0,8 \pm 0,3$ мм. Зародкові листки дещо більші, ніж у *P. lamerei*, на них припадає приблизно 40% об'єму зародка ($4,1 \pm 0,2$ мм завдовжки). Стеблелкорінь займає близько 60% об'єму зародка ($5,7 \pm 0,3$ мм) (рис. 8. В).

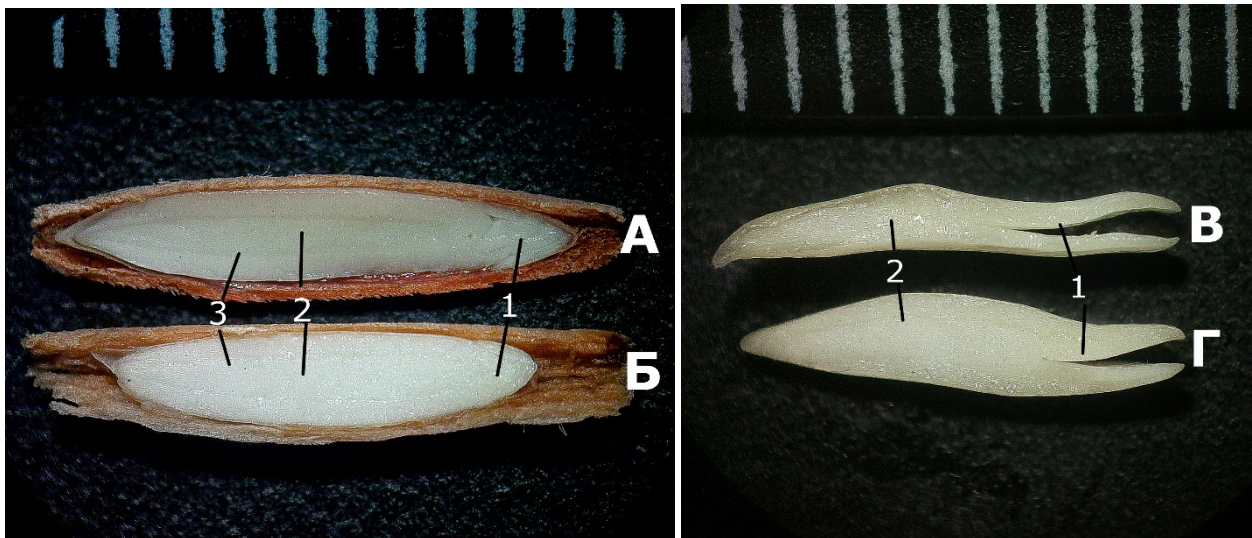


Рис. 8. Поздовжній зріз зародків досліджуваних рослин: А – *A. arabicum*; Б – *A. obesum*; В – *P. rutenbergianum*; Г – *P. lamerei*; 1 – зародкові листки, 2 – стеблелкорінь, 3 – прокамбій

Зародок *A. obesum* та *A. arabicum* осьовий, веретеноподібної форми, на поперечному зрізі циліндричний, заповнює майже весь внутрішній об'єм насінини. Його величина коливається від $9,3 \pm 0,2$ мм завдовжки та $2,2 \pm 0,1$ мм в діаметрі у *A. obesum* та до $10,4 \pm 0,3$ мм завдовжки, $2,4 \pm 0,3$ мм в діаметрі у *A. arabicum*. У обох представників зародок має однорідний кремовий колір з вираженим прокамбієм на поздовжньому зрізі (рис. 8. А, Б). Зародкові листки досить щільно закручені і займають близько 20% від величини зародку ($1,7 \pm 0,2$ мм завдовжки у *A. obesum*, $2,6 \pm 0,2$ мм у *A. arabicum*), приблизно 80% всього об'єму займає потовщений стеблелкорінь ($7,5 \pm 0,3$ мм завдовжки у *A. obesum*, $8,9 \pm 0,3$ мм у *A. arabicum*). При обробці зрізів насіння досліджуваних видів реагентом І2–КІ присутність крохмалю в зародку та ендоспермі не було виявлено.

Обговорення

Таким чином, встановлено, що насіння *Pachypodium lamerei*, *Pachypodium meridionale*, *Adenium obesum* та *Adenium arabicum* має ряд спільних ознак, які є характерними для більшості представників

родини Аросупасеае. Це наявність анемохорного пристрою, сухої та крихкої тести. До того ж скульптура її поверхні має подібні характеристики з іншими представниками цієї родини. Так, у *P. lamerei*, *P. rutenbergianum* та *A. obesum* вона подібна до четвертого типу будови (складчасто-гребінчаста), а у *Adenium arabicum* спостерігається подібність до першого типу будови (горбкувата).

Але варто відзначити, що за анатомічною будовою теста досліджуваних видів відрізняється від структури, характерної для мезофітних представників родини Аросупасеае. Насінні покриви у більшості досліджених представників родини Аросупасеае екзотестального типу і складаються з одного шару епідермальних клітин. Виключення складають окремі представники роду *Thevetia*, у яких спостерігається до 3 шарів епідермальних клітин (Сравнительная анатомия семян, 2010; Leger, 1913; Maheswari Devi, Narayana, 1975; Netolitzky, 1926). У досліджених видів спостерігається більш складна організація насінневої шкірки, що за будовою подібна до представників близької родини Asclepiadaceae, яка за сучасною системою APG III входить до складу родини Аросупасеае, наразі як підродина Asclepiadoideae, в якій представлено більше 30 родів сукулентних рослин, ареали яких включають ареали родів *Adenium* та *Pachypodium* (Endress, Bruyns, 2000; Endress et al., 2014). За даними авторів (Сравнительная анатомия семян, 2010; Netolitzky, 1926; Maheswari Devi, 1964), у представників підродина Asclepiadoideae теста екзо-мезотестального типу та має багат шарову будову. Екзотеста представлена 1–2 шарами циліндричних або округлих клітин з тонкими чи потовщеними клітинними стінками. Субепідермальний шар представлений мезотестом і складається з округлих або сплюснених клітин з більш тонкими стінками, які розміщуються в декілька шарів (від 1 до 4). Більш глибокі шари клітин облітерують до безструктурної плівки (Сравнительная анатомия семян, 2010; Maheswari Devi, 1964, 1970; Netolitzky, 1926). Даний опис будови тести подібний до будови насінної шкірки досліджуваних представників родів *Adenium* та *Pachypodium*. Це дає змогу припустити, що дані роди, за анатомічною будовою насінної шкірки, мають більшу спорідненість з родиною Asclepiadaceae, чи підродиною Asclepiadoideae за сучасним уявленням, ніж з іншими мезофітними представниками родини Аросупасеае.

Також варто звернути увагу на те, що за сучасною системою APG III таксон *A. arabicum*, який був виділений і описаний Ісааком Бейлі Бальфуром в 1888 році як окремий вид, віднесений у синоніми виду *A. obesum* (Angiosperm Phylogeny Website, 2012; IPNI, 2010). Незважаючи на сучасний стан таксону *A. obesum*, нами були виявлені чіткі відмінності будови насіння цих двох таксонів. Виявлено, що насіння *A. arabicum* в середньому на $1,2 \pm 0,7$ мм довше та на $1,1 \pm 0,3$ мм ширше від насіння *A. obesum*. Поверхня тести *A. obesum* має виражену поздовжньо-зморшковату скульптуру та кремовий колір, при цьому теста *A. arabicum* має більш темний бежевий колір і рівну поверхню. Також серед цих двох таксонів спостерігається відмінність будови епідермальних клітин тести, відтак у *A. obesum* вони округлі або веретеноподібні, у *A. arabicum* вони злегка витягнутої округлої форми, дещо більші та додатково мають папілоподібні вирости зовнішньої периклінальної клітинної стінки (рис. 1. Г', Д).

З огляду на вищесказане, ми припускаємо, що таксономічний статус даних таксонів, можливо, потребує перегляду.

Ендосперм досліджених рослин має подібну будову з іншими представниками родини Аросупасеае, причому у *P. lamerei* та *P. rutenbergianum* він більш розвинутий, ніж у *A. obesum* та *A. arabicum*.

Зародок у дослідних рослин має великі розміри та досить розвинутий потовщений гіпокотиль, де, вірогідно, накопичується більшість поживних речовин. З літературних джерел відомо, що більшості досліджених мезофітних представників родини Аросупасеае не притаманне потовщення стеблекореневої зони зародку (Поддубная-Арнольди, 1982; Сравнительная анатомия семян, 2010; Netolitzky, 1926; Martin, 1946; Woodson, 1930). Навпаки, більшість представників характеризуються досить розвиненими зародковими листками, в яких локалізується запас поживних речовин (*Apocynum hypericifolium*, *Marsdenia cundurango* Rchb.f., *Vincetoxicum officinale* Moench.), та в 2–3 рази меншим за розміром вузьким циліндричним стеблекоренем. До того ж окремим мезофітним представникам цієї родини притаманна румінація ендосперму, що вказує на збільшення його об'єму та потужності. При цьому запас поживних речовин в зародку, а вслід за цим і потовщення окремих його частин, не відбуваються (Сравнительная анатомия семян, 2010; Periasamy, 1963). Тому виявлене потовщення гіпокотिला у дослідних рослин, який за об'ємом переважає над іншими частинами зародку, та слабкий розвиток ендосперму свідчить, що у сукулентних представників родини Аросупасеае основний запас поживних речовин локалізується в зародку, а саме в потовщеному стеблекорені (Сравнительная анатомия семян, 2010; Lubbock, 1892).

Висновки

Насіння *P. lamerei*, *P. rutenbergianum*, *A. obesum* та *A. arabicum* подібні до інших представників родини Аросупасеає за розмірами, формою, скульптурою поверхні тести та типом ендосперму. Зародок має ряд відмінностей, так як має більш розвинений потовщений гіпокотиль в порівнянні з мезофітними представниками цієї родини. Анатомічні особливості будови насінної шкірки вказують на те, що за типом будови вона екзо-мезотестальна, що притаманно представникам родини Asclepiadaceae чи, за сучасними уявленнями, під родині Asclepiadoideae. Між таксонами *A. obesum* та *A. arabicum*, які за системою APG III об'єднані в один вид *A. obesum*, виявлено ряд відмінностей анатомічної будови насіння. Воно відрізняється розмірами, кольором, скульптурою поверхні, товщиною тести та типом будови її епідермальних клітин, що вказує на їх можливу неспорідненість.

Список літератури

- Артюшенко З.Т., Федоров А.А. Атлас по описательной морфологии высших растений. – Л.: Наука, 1979. – 296с. /Artyushenko Z.T., Fedorov A.A. Atlas po opisatel'noy morfologii vysshikh rasteniy. – L.: Nauka, 1979. – 296s./
- Бондарцев А.С. Шкала цветов (пособие для биологов при научных и научно-прикладных исследованиях). – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – 28с. /Bondartsev A.S. Shkala tsvetov (posobiye dlya biologov pri nauchnykh i nauchno-prikladnykh issledovaniyakh). – M.-L.: Izd-vo AN SSSR, 1954. – 28s./
- Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. – М.: Агропромиздат, 1988. – 271с. /Pausheva Z.P. Praktikum po tsitologii rasteniy. – M.: Agropromizdat, 1988. – 271s./
- Поддубная-Арнольди В.А. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитозембриологическим признакам. – М., 1982. – 352с. /Poddubnaya-Arnol'di V.A. Kharakteristika semeystv pokrytosemennyykh rasteniy po tsitoembriologicheskim priznakam. – M., 1982. – 352s./
- Ромейс Б. Микроскопическая техника. – М.: Иностранная литература, 1954. – 718с. /Romeys B. Mikroskopicheskaya tekhnika. – M.: Inostrannaya literatura, 1954. – 718s./
- Сравнительная анатомия семян. Том 7. Двудольные. Lamiidae, Asteridae / Под ред. А.Л.Тахтаджяна. – СПб: Наука, 2010. – С. 85–109. /Sravnitel'naya anatomiya semyan. Tom 7. Dvudol'nyye. Lamiidae, Asteridae / Pod red. A.L.Takhtadzhyan. – SPb: Nauka, 2010. – S. 85–109./
- Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. – М.-Л., 1966. – 611с. /Takhtadzhyan A.L. Sistema i filogeniya tsvetkovykh rasteniy. – M.-L., 1966. – 611s./
- Тахтаджян А.Л., Федоров А.А. Жизнь растений. – М.: «Просвещение», 1981. – Т.5 (2). – С. 359–362. /Takhtadzhyan A.L., Fedorov A.A. Zhizn' rasteniy. – M.: «Prosveshcheniye», 1981. – T.5 (2). – S. 359–362./
- Шевченко С.В. Семейство Аросупасеає // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Davidiaceae – Asteraceae. – Л., 1987. – 315с. /Shevchenko S.V. Semeystvo Apocynaceae // Sravnitel'naya embriologiya tsvetkovykh rasteniy. Davidiaceae – Asteraceae. – L., 1987. – 315s./
- Allorge L. Contribution a l'etude des grains des Apocynaceae – Tabernaemontanoideae: origin de l'arille et ornamentation du tegument seminal // Bull. Mus. Natn. Hist. Nat. Ser.4. – 1985. – T.7, no.4. – P. 433–451.
- Allorge L., Couderc H. La syncarpie chez Tabernanthe et sa particularite dans la sous-famille des Tabernaemontanoideae (Apocynaceae) // Bull. Mus. Natn. Hist. Nat. Ser.4. – 1983. – T.5, no.2. – P. 223–236.
- Angiosperm Phylogeny Website. Version 12, 2012. (<http://www.mobot.org>).
- Baillon H.E. Bignoniacees. Gesneriacees. Gentianacees. Apocynacees. Asclepidacees. Convolvulacees. Polemoniacees. Boraginacees. Acanthacees // Historie des plantes. T.10. – Paris, 1891. – 455p.
- Checklist of CITES species (<http://checklist.cites.org>)
- Endress M.E., Bruyns P.V. A revised classification of the Apocynaceae s.l. // The Botanical Review. – 2000. – Vol.66 (1). – P. 1–56.
- Endress M.E., Liede-Schumann S., Meve U. An updated classification for Apocynaceae // Phytotaxa. – 2014. – Vol.159. – P. 175–194.
- Fuller D., Fitzgerald S. Conservation and commerce of cacti and other succulents. – Washington: Traffic, 1987. – 264p.
- Golding J. Southern African Plant Red Data Lists. – Pretoria: SABANET, 2002. – 249p.
- Hoffmann J.J., Cole J.R. Phytochemical investigation of *Adenium obesum* Forskal (Apocynaceae): isolation and identification of cytotoxic agents // Journal of Pharmaceutical Sciences. – 1977. – Vol.66, no.9. – P. 1336–1337.
- IPNI. Id: 76358-1. V.1.3, 2010. (<http://www.ipni.org>)
- Leger P.V. Recherches sur la structure anatomique du tegument seminal des Apocynacees et des Asclepiadacees: These. – Paris, 1913. – 215p.
- Lubbock J. Contribution to our knowledge of seedlings. – London, 1892. – Vol.2. – 328p.

- Maheswari Devi H. Embryological studies in Asclepiadaceae // Proc. Indian Acad. Sci. – 1964. – Vol.60B, no.1. – P. 52–65.
- Maheswari Devi H. Embryological studies in Gentianaceae: Gentianoideae and Menyanthoideae // Proc. Indian Acad. Sci. – 1964. – Vol.56, no.4. – P. 195–216.
- Maheswari Devi H. Embryology of Apocynaceae-1. Plumiereae // J. Indian Bot. Soc. – 1971. – Vol.50, no1. – P. 74–85.
- Maheswari Devi H. Embryology of *Rauvolfia serpentina* and *Catharanthus roseus* // Curr. Sci. (India). – 1970. – Vol.39, no.13. – P. 376–377.
- Maheswari Devi H., Narayana K.L. Embryology of two cultivars of *Nerium indicum* Mill. // Curr. Sci. (India). – 1975. – Vol.44, no.7. – P. 641–642.
- Martin A.C. The comparative internal morphology of seeds // Amer. Midland. Natur. – 1946. – Vol.36, no.3. – P. 513–660.
- Netolitzky F. Anatomie der Angiospermen-Samen. – Handb. Pflanzenanat. Berlin, 1926. – Bd 10. – 364p.
- Nicholas A., Bajinath H. A consensus classification for the order Gentianales with additional details on the suborder Apocynineae // Bot. Rev. – 1994. – Vol.60, no.4. – P. 440–482.
- Periasamy K. Studies on seeds with ruminant endosperm. III. Development of rumination in certain members of the Apocynaceae // Proc. Indian Acad. Sci. – 1963. – Vol.58, no.6. – P. 316–328.
- Rowley G. Pachypodium & Adenium // Cactus File. – 1999. – No.5. – P. 1–79.
- Rowley G. The illustrated encyclopedia of succulents. – London: Salamander book, 1988. – 256p.
- Rundel R.W., Cowling R.M., Esler J. et al. Winter growth phenology and leaf orientation in *Pachypodium namaquanum* (Apocynaceae) in the succulent karoo of the Richtersveld, South Africa // Oecologia. – 1995. – Vol.101. – P. 472–477.
- Woodson R.E. Studies in the Apocynaceae. A critical study of the Apocynoideae (with special reference to the genus *Apocynum*) // Ann. Missouri Bot. Gard. – 1930. – Vol.17, no. 1–2. – 212p.

Представлено: Л.І.Буюн / Presented by: L.I.Buyun

Рецензент: В.В.Жмурко / Reviewer: V.V.Zhmurko

Подано до редакції / Received: 22.12.2015