

З.С. Горлачова

**ОСОБЛИВОСТІ БУДОВИ ПЛОДІВ І ОНТОГЕНЕТИЧНОГО РОЗВИТКУ
TETRAGONIA TETRAGONIOIDES (PALL.) O. KUNTZE (*TETRAGONIACEAE* NAKAI)**

будова плоду, онтогенез, *Tetragonia tetragonioides*

При розробці філогенетичної системи родини *Tetragoniaceae* особлива увага дослідниками приділяється ознакам плоду, тому що види цієї родини, і особливо роду *Tetragonia* L., мають велику кількість зовні подібних форм, що ускладнює їх систематику. Наприклад, що стосується безпосередньо виду *Tetragonia tetragonioides* (Pall.) O. Kuntze, то відносно типу його плоду до останнього часу немає єдиної думки [4, 10].

Мета роботи – виявити особливості будови плоду, уточнити його тип, встановити особливості формування морфологічних структур і тривалість окремих етапів онтогенетичного розвитку *T. tetragonioides*.

Вид *T. tetragonioides* – новозеландський шпинат, перспективна овочева рослина. Усі представники роду *Tetragonia* ксерофіти (що в посушливих умовах Донбасу особливо актуально), поширені головним чином у південній півкулі: в Африці, Америці, тощо. Вихідний насіннєвий матеріал для інтродукції даного виду отриманий у Донецький ботанічний сад НАН України (ДБС) в 1997 р. з різних ботанічних садів. Плоди для дослідження зібрано з рослин, що пройшли трирічне інтродукційне випробування на експериментальній ділянці ДБС. Висівали плоди як в умовах відкритого, так і захищеного ґрунту, а також пророщували в лабораторних умовах у чашках Петрі у піску на світлі, при температурі 18 – 20 °С, в п'ятикратній повторності по 50 плодів в кожній. Морфологічний аналіз проводили, використовуючи живий і гербарний матеріали. При описі плодів користувалися термінологією, З.Т. Артюшенко і А.А. Федорова [1]. Будову насіння і плодів вивчали на 50 плодах за допомогою бінокюляра МБС – 9 з використанням загальноприйнятої методики [6]. Намочування плодів у суміші гліцерин – спирт – вода (1:1:1) не сприяло розм'якшуванню плодів, зріз виконували від руки за допомогою окулірального ножа. Вікові стани визначали за комплексом морфологічних ознак за схемою Т.А. Работнова, доповненою О.В. Смірноюю [8]. Етапи онтогенезу спостерігали на особинах різного віку, відбираючи 15 екземплярів кожного вікового стану з їх наступною гербаризацією.

Вид *T. tetragonioides* – це трав'яниста, однорічна, сланка рослина, що має числені розгалужені пагони. Листки черешкові, м'ясисті, зелені або з верхнього боку з антоціаном, форма листків – нерівноромбоподібна. Черешки вузькокрилаті 0,3–2,0 см завдовжки, листки 2,0–5,0 см завдовжки, 1,5–4 см завширшки. Квіток 2, рідше 1, розташованих у пазухах листків по всій довжині пагонів, квітконіжки до 0,3 см. Квітки двостатеві, 0,6 см у діаметрі. Оцвітина проста, пелюсток 4–5, при основі вони зростаються між собою і з чашечкою, зверху жовті, знизу – зелені, м'ясисті. Тичинки розташовані пучками по 2–4 між пелюстками, частіше нерівномірно, кількість їх нестала. Чашечка складається з 4–5 зрослих у трубку м'ясистих чашолистків. Зав'язь напівнижня з одним насінним зачатком в кожному гнізді, гінецей синкарпний. Плід *T. tetragonioides* конусоподібний з невеликими відростками, цупкий, сухий. Довжина плоду – 0,5–1,2 см, ширина – 0,5–1,0 см. Перикарп складається з трьох зон. Спочатку зовнішній шар плоду – екзокарп – соковитий, утворений оцвітиною, що розрослася. З часом оболонки клітин екзокарпа твердіють і він стає сухим, склеренхімним. В основі плоду між екзокарпом і мезокарпом є порожнина, заповнена великими тонкостінними паренхімними клітинами.

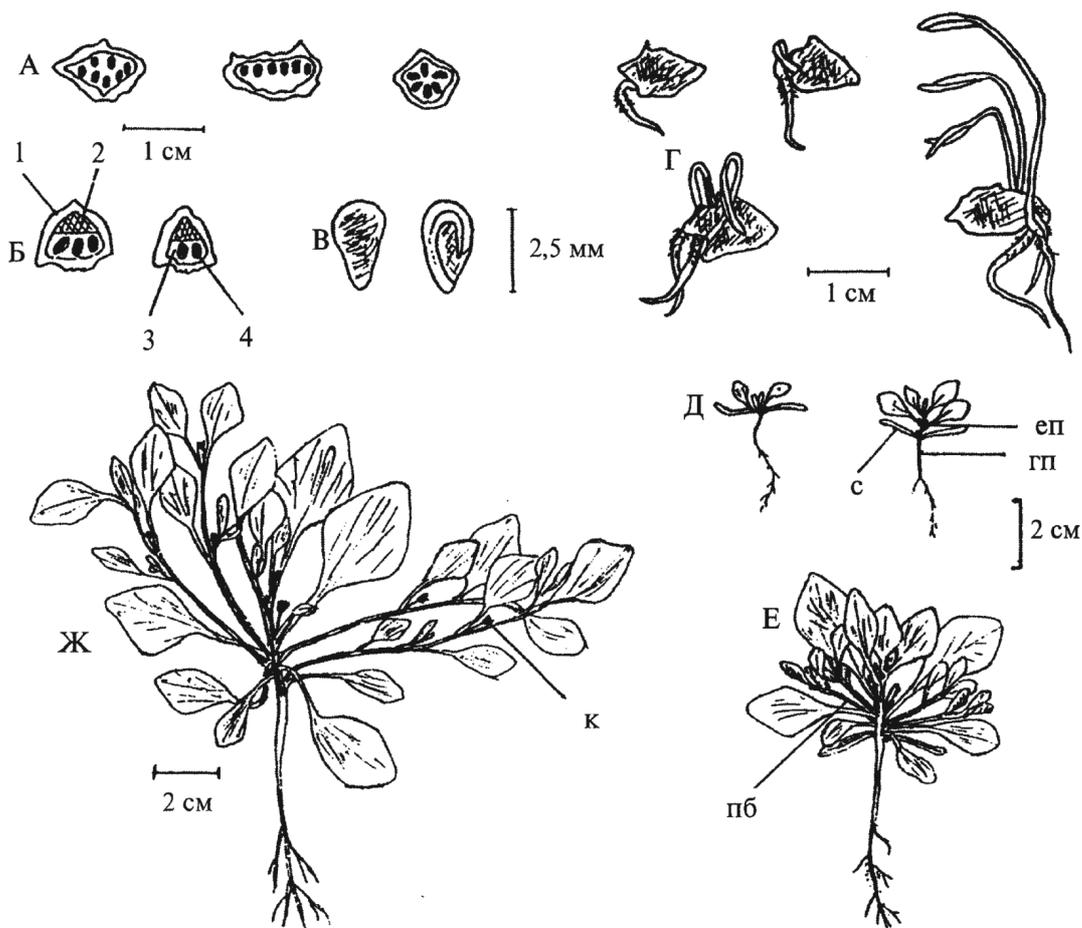


Схема будови плодів та онтогенезу *Tetragonia tetragonioides* (Pall.) O. Kuntze.

Умовні позначення:

А - поперечний розріз плодів з різним типом розташування насіння; Б - поздовжній розріз плодів: 1 - екзокарп, 2 - паренхімна порожнина, 3 - мезокарп, 4 - насінина; В - насінина; 5 - зародок; Г - стан проростків; Д - ювенільний стан: с - сім'ядоля, гп - гіпокотиль, еп - епикотиль; Е - іматурний стан: пб - пагін; Ж - генеративний період, к - квітка.

Мезокарп зрілих плодів утворений кам'янистими клітинами (рис., Б, 1-4). Насіння оточене склерифікованим кам'янистим ендокарпом, що являє собою маленьку двостулкову кісточку, всередині якої і розміщена насінина. Ця кісточка добре помітна у недозрілому плоді, коли екзокарп і, особливо, мезокарп м'які, і її можна виділити разом з насінною. Пізніше кісточка щільно зростається з мезокарпом і практично непомітна. Зі зрілого плоду насіння не висипається і не вимивається, а проростає прямо в ньому через невеликі отвори вгорі, окремі для кожної насінини. Ці отвори спочатку закриті склерифікованими клітинами, але в процесі проростання при достатньому зволоженні клітини ослизнюються і відкривають їх.

Згідно літературних даних [3,7,10], в представників родини *Tetragoniaceae* плоди - чотирибагатогніздні, локуліцидні, рідко - септицидні коробочки, що мають складну будову з гігроскопічним механізмом відкриття, що сприяє розсіюванню насіння, іноді його відносять до стручка або коробочки, що нерозламуються. В сучасних класифікаціях типів плодів автори пропонують різні модифікації [1,5,9 і ін.]. Ми використали класифікацію плодів З. Т. Артюшенко і Ал.А. Федорова [1], згідно якої коробочка буває розкривною, розпадною, рідше нерозкривною.

У *T.tetragonioides* плід явно нерозкривний. Щодо нерозкривної коробочки, то, за описом, її перикарп після дозрівання згниває і тільки після цього насіння проростає. У *T.tetragonioides* насінини щільно заглиблені у плоді, де вони і проростають. При цьому оплодень не згниває, залишається дуже довго, навіть після появи справжніх листків. Отже, плід *T.tetragonioides* не можна віднести до типу “коробочка”. За всіма ознаками він найближчий до піренарію, характерною рисою якого є твердий футляр (кісточка), що утворюється з внутрішніх тканин перикарпа і оточує насінину [1]. Піренарій виникає з ценокарпного гінцею, при цьому з синкарпного гінцею утворюється дво-тригніздний і більше піренарій, а з пара – і лізикарпного – одногніздний [1]. Отже, плід *T. tetragonioides* не коробочка, а багатокісточковий піренарій з сухим оплоднем.

За нашими дослідженнями, в плодах *T. tetragonioides* буває різна кількість насінин, від 2 до 8, рідко 1. Розташовуються вони в мезокарпі радіально або в одну лінію (рис., А). Виявлено залежність кількості насінин від розміру плодів: найбільше варіювання кількості насінин притаманне плодам, що мають довжину не менше 0,7 см і ширину 0,6 см, але більш продуктивні плоди 0,9–1,2 см завдовжки і 0,8–1,0 см завширшки.

В онтогенезі *T. tetragonioides* чітко просліджуються три вікові періоди: латентний, догенеративний і генеративний.

Латентний період. Плід багатокісточковий піренарій з сухим оплоднем. Насінини 1,5 – 2,5 мм завдовжки, до 1,5 мм завширшки, грушоподібної форми (рис. В.). Насіннева оболонка бура, насінина без ендосперму, але має перисперм, в клітинах якого міститься крохмаль. Зародок гачкоподібний, розташований за периметром насіння і займає 3/4 його частини (рис., В, 5). Сім'ядолі плескати, гіпокотиль і зародковий корінь добре виражені. Плоди містять 2–8 насінин, рідше 1. Насінини з плодів не висипаються і проростають в плоді.

Догенеративний період. У догенеративному періоді *T. tetragonioides* виділено чотири вікові стани: проростковий, ювенільний, іматурний та віргінільний. Проростання насіння епігеальне. Першим пробивається корінь і виростає щодоби до 0,5 см. На другий – третій день, коли корінь досягає 1,0-1,5 мм завдовжки, з'являється гіпокотиль, який через 1–2 дні випрямляється. До цього часу проросток має 3–4 тонких бічних коренів понад 1,0–2,0 мм завдовжки. На сьомий день кількість бічних коренів досягає 5–6 довжиною 2,0 – 6,0 мм, а гіпокотиль виносить сім'ядолі на поверхню. Гіпокотиль голий, від 2,5 до 3,5 см, його підсім'ядольна частина зелена або пурпурова, як і сім'ядолі. Сім'ядолі сидячі, голі, ланцетні, поступово звужені до основи. Максимальні розміри другої пари листків досягають 1,5 мм довжини, 3,0 мм ширини (рис., Г)

Ювенільні рослини мають 3-4 пари листків. Епікотиль виражений і досягає різної довжини – від 0,3 до 0,1 см (рис., Д). У пазухах сім'ядолей багатьох проростків добре помітні дрібні листки. Згідно концепції В.М. Ворошилова [2], у пазухах сім'ядолей листки з'являються тільки у безепікотильних проростків, у епікотильних їх немає. Проте всі проростки *T. tetragonioides* мають епікотиль, але одні з них з листками, а інші – ні, при цьому листки можуть бути від – 0,5 до 0,3 см, їх розміри і наявність не залежать від довжини епікотіля. Перша пара листків з'являється на 12–14 день від початку проростання насіння. Розташування листків – чергове, але перші дві пари листків зближені. Довжина черешка перших листків 5 мм, довжина листкової пластинки 6 мм, ширина – 4 мм. Наступні листки більші – черешок 13 мм, довжина листка – 17 мм, ширина – 12 мм. Форма листка схожа на форму листків віргінільних рослин. Забарвлення листків та стебла залежить від форми виду (зелена форма чи з антоціаном), рослина не має трихом. При появі третьої пари листків у листкових пазухах добре помітні бруньки майбутніх пагонів.

У рослин в іматурному стані спостерігається формування бічних пагонів з пазушних бруньок (рис., Е). Осьовий пагін досягає 2 см завдовжки і несе 5 пар листків, які крупніші за ювенільні – черешок 1,5–2,0 см, довжина листкової пластинки 2,5 см, ширина – 1,5-2,0 см. Перші пагони розвиваються з пазушних бруньок першої пари листків, довжина пагонів 2,0-2,5 см. Головний корінь понад 6,0 см. В іматурному стані рослини все ще зберігають сім'ядолі.

Віргінійський стан недостає виражений, характеризується збільшенням осевого пагона понад 3,0 см, кількості пагонів та їх довжини, кореня понад 10 см.

Генеративний період характеризується появою бутонів, починаючи з четвертої пари листків (рис., Ж). Довжина бічних пагонів – 3,5 см, осевий пагін досягає 5,0–6,0 см висоти. Цвітіння починається рано, в перших числах червня та продовжується безперервно, хоч і не так інтенсивно, до моменту загибелі рослини від заморозків. Початок плодоношення у кінці червня. Галуження бічних пагонів починається при досягненні ними 15–20 см. Генеративні рослини мають пагони в умовах Донбасу понад 70 см та утворюють куртини діаметром понад 120–140 см. Рослини цвітуть і плодоносять до самих заморозків.

Таким чином, плід *T. tetragonioides* – багатокісточковий піренарій з сухим оплоднем. Довга тривалість життя сім'ядолей є ознакою давності виду та його зв'язку з вічнозеленими предками. Про давність виду також свідчить наявність епикотилія, тому що в загальному напрямку еволюції епикотильний тип передував безепикотильному. В онтогенезі *T. tetragonioides* виявляються три періоди: латентний, догенеративний та генеративний. Генеративний період дуже розтягнутий, а четвертий, післягенеративний, не виражений, що також підтверджує близькість цього виду до вічнозелених рослин.

1. Артюшенко З.Т., Федоров Ал.А. Атлас по описательной морфологии высших растений: Плод. – Л.: Наука, 1986. – 392 с.
2. Ворошилов В.Н. Замещающая двулетность как этап перехода между монокарпической и поликарпической формами роста // Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР. – 1977. – Вып. 106. – С. 71-78.
3. Гринь В.П., Кузнецова С.В. Редкостные овощные и пряные культуры. – Киев: Урожай, 1991. – 151 с.
4. Жизнь растений: В 5-ти т. – М.: Просвещение, 1980. – Т. 5. – 430 с.
5. Левина Р.Е. Морфология и экология плодов. – Л.: Наука, 1987. – 180 с.
6. Прозина М.Н. Ботаническая микротехника. – М.: Высш. шк., 1960. – 260 с.
7. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. – М.; Л: Наука, 1966. – 611 с.
8. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова, А.В. Яблоков и др. – М.: Наука, 1976. – 217 с.
9. Эзау К. Анатомия семенных растений.: В 2-х т. – М.: Мир, 1980. – Т. 2. – 558 с.
10. Willis J.C. A dictionary of the flowering plants and ferns. – Cambridge: Cambridge University Press, 1966. – 1214 p.

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Надійшла 15.04.2004

УДК 581.4:634.2/3:711.1

ОСОБЛИВОСТІ БУДОВИ ПЛОДІВ І ОНТОГЕНЕТИЧНОГО РОЗВИТКУ *TETRAGONIA TETRAGONIOIDES* (PALL.) O.KUNTZE (*TETRAGONIACEAE* NAKAI)

З.С. Горлачова

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Вивчено особливості будови плодів та етапи онтогенезу *Tetragonia tetragonioides* (Pall.) O. Kuntze. Уточнений тип плоду – багатокісточковий піренарій з сухим оплоднем. В онтогенезі в умовах Донбасу чітко простежуються тільки три періоди: латентний, догенеративний та генеративний.

Особливості онтогенетичного розвитку *T. tetragonioides* свідчать про давність роду.

UDC 581.4:634.2/3:711.1

PECULIARITIES OF FRUIT STRUCTURE AND ONTOGENETIC DEVELOPMENT OF *TETRAGONIA TETRAGONIOIDES* (PALL.) O. KUNTZE (*TETRAGONIACEAE* NAKAI)

Z.S. Gorlacheva

Donesk Botanical Gardens, Nat. Acad. Sci. of Ukraine

The peculiarities of fruit structure and stages of ontogenesis in *Tetragonia tetragonioides* (Pall.) O. Kuntze have been studied. The type of the fruit has been specified: many-stoned pyrenarium with a dry pericarp. Under Donbass's conditions in ontogenesis only three periods are distinctly pronounced: latent, pregenerative and generative.

Peculiarities of ontogenetic development testify to the species being ancient.