

МОРФОЛОГІЯ, ФЕНОЛОГІЯ ТА ПЛОДОНОШЕННЯ *UNCARINA ROEOESLIANA* RAUH У КУЛЬТУРИ

М. Гайдаржи*, Н. Нужи́на

ННЦ «Інститут біології та медицини»
Київського національного університету імені Тараса Шевченка
вул. Симона Петлюри, 1, Київ 01032, Україна
*e-mail: gaidarzhy@ukr.net

Одним із представників сукулентної флори острова Мадагаскар у колекції тропічних і субтропічних рослин Ботанічного саду ім. акад. О.В.Фоміна Київського національного університету імені Тараса Шевченка є *Uncarina roeoesliana* Rauh (Pedaliaceae). Рослина була описана наприкінці ХХ ст., а в колекції ботанічного саду перші екземпляри з'явилися у 2005 р. Представники цього виду поширені у південно-західній частині острова в суворих аридних умовах. Рослини цього роду є ентомофільними та перехреснозапильними. Фенологічні спостереження показали, що рослини *Uncarina roeoesliana* вступають до генеративного періоду вже у віці 2–3 років. Досліджено морфологічні особливості листків, квіток, плодів і насіння *Uncarina roeoesliana* в умовах культивування. Показано наявність багатоклітинних залозистих трихом із чотириклітинною головкою на абаксальному боці листків і на зовнішній поверхні оцвіттини. Проведено фенологічні спостереження за цвітінням квітки та визріванням плодів. Описано морфологію квіток, що зібрані в циміодні суцвіття, які містяться в пазухах листків. Встановлено, що пилок у закритих пиляках є в невеликій кількості і зберігає 100 % життєздатність навіть після опадання квітки. Плід – сплюснута двогнізда коробочка, озброєна численними виростами з гачками на кінцях. Плоди визрівають упродовж майже 80 діб і містять у наших умовах насіння, здатне до проростання. Встановлено, що подібні морфологічні особливості квітки та характер запилення притаманні представникам родини Аросупасеае, які поширені в Південній Африці та на Мадагаскарі. Висунуто припущення, що такі пристосування пов'язані з аридним кліматом, для якого характерні високі температури та сухе повітря. Спостереження, проведені нами, дали підставу розробити методику запилення рослин цього виду в умовах інтродукції. Запропоновано послідовність дій під час штучного запилення квіток *Uncarina roeoesliana*.

Ключові слова: *Uncarina roeoesliana*, фенологія, морфологія, запилення, квітка, плід, насіння

Родина Pedaliaceae невелика за кількістю і налічує понад 60 видів, що належать до 13 родів. Найбільш відомим її представником є *Sesamum indicum* Linne (кунжут), який широко використовується як їстівна, олійна та лікарська рослина [15]. Рослини родини Pedaliaceae поширені в Африці, на Мадагаскарі, в Австралії та на деяких островах, розташованих поблизу цього континенту. Представники родів *Pterodiscus* Hooker, *Sesamothamnus* Welwitsch та *Uncarina* (Baillon) Stapf. характерні для Африканського континенту й Мадагаскару, їх вважають стебловими сукулентами, але вони майже не трапляються в ботанічних садах Європи [13].

Флора Мадагаскару включає понад 10 000 видів рослин, із яких 84 % є ендеміками цього острова. Однак усі без винятку дослідники відмічають, що флора острова катастрофічно швидко втрачає цілі рослинні угруповання, а дедалі більша кількість ендемічних

видів набуває високого статусу рідкості [10, 11, 16]. Це, в першу чергу, стосується численних видів родини Orchidaceae та сукулентних рослин [3].

Ендемічними рослинами посушливих районів цього острова є представники роду *Uncarina*. Рід налічує на сьогодні 13 видів і два різновиди, причому більшість із них було описано в 60-х роках ХХ ст., а окремі види – наприкінці ХХ ст. у 1995–1999 роках. Це невеличкі дерева або кущі до 8 м заввишки з потовщеними базальними частинами стебел, за що отримали традиційну для такого типу рослин назву «пляшкоподібні дерева». Несукулентні листки мають довгі черешки та великі листкові пластинки, у деяких видів до 50 см у діаметрі. Листки опадають у посушливий сезон. Рослини ентомофільні, перехреснозапильні. У природних умовах запилення ункарін відбувається за допомогою жуків, що споживають пилок цих рослин. Для рослин цього роду характерна епізоохорія [13]. Плоди всіх видів роду мають гачки різного типу, які, як передбачають, є адаптацією до їхнього розповсюдження епіорнісами – величезними нелітаючими птахами, що були поширені на Мадагаскарі до середини ХІХ ст. [14].

В умовах культури, за відсутності природних запилювачів, необхідно розробити методику запилювання представників роду *Uncarina*, щоб отримувати повноцінне насіння. Загалом успішність інтродукції певного виду пов'язана не тільки з його регулярним цвітінням у штучних умовах, а й із плодоношенням та отриманням повноцінного насіння.

Метою нашої роботи було виявити морфологічні особливості квіток і плодів, провести фенологічні спостереження та на основі цих досліджень розробити методику запилення представників роду на прикладі модельного об'єкта *Uncarina roeoesliana* Rauh.

Матеріали та методи

Uncarina roeoesliana Rauh була описана у 1995 р. На рослини цього виду можна натрапити в дюнах поблизу міста Туліара на південному заході Мадагаскару, на висоті від 100 до 500 м н.р.м. Клімат у цьому районі посушливий або напівпосушливий і характеризується середньорічною температурою 25–26 °С, сухим сезоном до 7 місяців поспіль та кількістю опадів від 500 до 900 мм на рік. В області з більш посушливим кліматом (смуга узбережжя від м. Туліара до мису Сен-Марі) кількість опадів зменшується до 350 мм на рік [4]. У колекції сукулентних рослин Ботанічного саду ім. акад. О.В. Фоміна Київського національного університету імені Тараса Шевченка є кілька різновікових екземплярів *Uncarina roeoesliana*. Перші дорослі екземпляри отримано з приватної колекції у 2005 р., найменші екземпляри – з насіння репродукції Ботанічного саду у 2013–2015 роках. Рослини вирощують у ґрунтосуміші для сукулентних рослин. В оранжереї підтримують два періоди: посушливий (з жовтня до березня) та вологий (з другої половини березня до кінця вересня). Температурні показники в посушливий період підтримуються в межах від 18 до 23 °С, а у вологий період від 25 до 35 °С і вище.

Фенологічні спостереження проводили за особистим планом кожні 3–4 доби, а спостереження за етапами цвітіння квітки – не менше двох разів на добу. Окремі органи квітки та листки досліджували на тринокулярному мікроскопі Konus Crystal-45. Визначення життєздатності пилку проводили ацетокарміновим методом за допомогою методики З.П. Паушевої [5] з використанням світлового мікроскопа XSP-146TR. Пилок досліджували на другу добу після розкриття квітки та після опадання квітки. Трихоми описано за [8]. Фотографії зроблено за допомогою цифрових камер Canon 100D і Canon Power Shot A630 відповідно. Опис листків, квіток, плодів і насіння проводили за виданням «Атлас по описательной морфологии высших растений» [2, 6, 7].

Результати і їхнє обговорення

Uncarina roeoesliana – є карликовим слабкорозгалуженим деревом, до 1,5 (2) м заввишки (рис. 1). Листки зібрані в розетку на кінцях пагонів, прості, з більш-менш вираженими 3–5 лопатями. У молодих екземплярів лопаті виражені слабо, у старих – більш чітко. Загалом для *Uncarina roeoesliana* характерні два типи листків: темно-зелені з чітко вираженими лопатями і яскраво-зелені з менш вираженими лопатями [13]. Листки густо вкриті з обох боків трихомами. Багатоклітинні трихоми з адаксіального боку листка незалозисті, а з абаксіального боку – залозисті (складаються з багатоклітинної ніжки та переважно чотириклітинної головки) та багатоклітинні незалозисті вздовж центральної жилки (рис. 2).



Рис. 1. Загальний вигляд *Uncarina roeoesliana* Rauh. в умовах культивування

Секрет, що міститься у цих трихомах, має неприємний запах, що, мабуть, захищає рослину від поїдання тваринами у природних умовах. Запах з'являється за найменшого дотику до листка.

Кора стебла сірого кольору з численними рубцями від опалих листків. Молода частина пагона зеленого кольору. Молоді рослини мають розширену базальну частину стебла до 45 мм у діаметрі при висоті рослин 16–18 см.

Квітки зібрані у цимоїдні, редуковані суцвіття, з'являються в пазухах листків [13]. У генеративний період рослини вступають у 2–3-річному віці. У молодих рослин в наших умовах кількість квіток в одному суцвітті не перевищує 1–3, у рослин віком 20–25 років – 4–7. Квітки в суцвітті розкриваються по одній, рідше по дві.

Квітка *Uncarina roeoesliana* двостатева, зигоморфна, з короткою прямою квітконіжкою, близько 10 мм завдовжки (рис. 3,А). Квітколоже дископодібне. Чашечка складається з п'яти роздільних чашолистків, що відстають від оцвіттини. Вони яскраво-зелені, загострені, близько 10 мм завдовжки і так само, як і квітконіжка, вкриті трихомами. Трихоми того ж типу, що і на листках, але розташовані рідше. На чашолистиках і на зовнішньому боці віночка оцвіттини також є численні залозисті трихоми з багатоклітинною ніжкою та чотириклітинною голівкою, тоді як на внутрішньому боці трихом немає. Віночок зрослопелюстковий, лійкоподібний, 50–60 мм завдовжки. Трубка віночка світло-жовтого кольору, пряма, злегка здута в основі та увігнута з нижнього боку. Відгин віночка яскраво-жовтий, відвернутий, пелюстки заокруглені. У середині трубки віночка виділяються кілька тонких коричневих ліній.



Рис. 2. Трихоми на листках *Uncarina roeoesliana*, bar=100 mkm

Тичинок чотири, тичинкові нитки зеленуватого кольору, прикріплені до нижньої частини трубки віночка, злегка зігнуті, різні за довжиною: дві тичинки – до 15 мм завдовжки і дві – до 10 мм завдовжки. Пиляки закриті, ниркоподібної форми. Пилку в кожному пиляку небагато. Маточка проста, світло-зелена, близько 30 мм завдовжки (весь період квітвання міститься всередині квітки) (рис. 4, А). Зав'язь верхня, до 3 мм завдовжки, еліптична з випнутими гніздами, стовпчик до 40 мм завдовжки, приймочка верхівкова дволопатева відігнута (рис. 4, В).

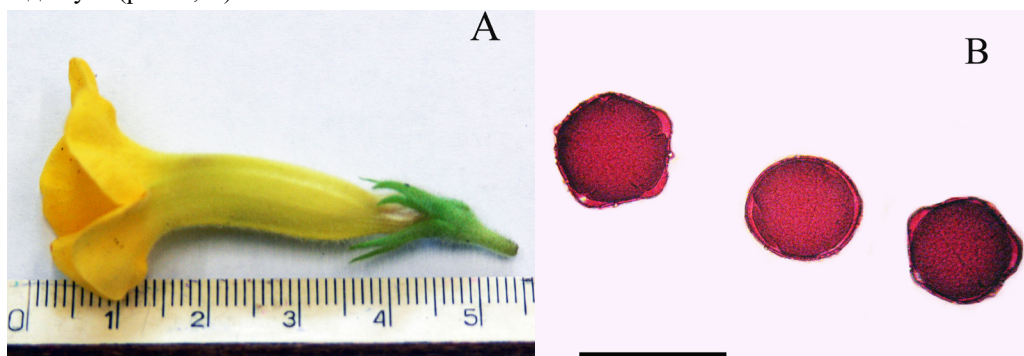


Рис. 3. Зовнішній вигляд квітки *Uncarina roeoesliana* (А) та пилки на 4-ту добу цвітіння квітки (В), bar=100 mkm

Плід *Uncarina roeoesliana* – двогнізда сплюснута коробочка, злегка витягнута в нижній частині, розкривається поздовжньо по шву, що лежить у центральній її частині, світло-зеленого кольору, в умовах культури виростає до 40 мм завдовжки. У природних умовах розміри плодів становлять від 35 до 45 мм [13]. Характерною частиною коробочки є численні вирости з гачками, що у процесі висихання коробочки здатні міцно чіплятися до шкіри, п'р'я або шерсті тварин, одягу людей. Довжина гачків, за літературними даними [13], становить до 30 мм, в наших умовах – 20–25 мм (рис.5, А-С).

Насінини оберненоконусоподібні, сплюснені горбкуваті, з окремими поздовжніми складками, чорного кольору зі сірим відтінком, 0,7–0,8 мм завдовжки і 0,5–0,6 мм завширшки в середній частині. Широка частина насінини нерівна, з кількома виступами. Великий білий зародок до 4 мм завдовжки лежить у центральній частині насінини (рис. 6).

Фенологічні спостереження. В умовах культури ріст бутонів починається у третій декаді березня, коли температура періодично підвищується до 25–30 °С вдень, а довжина дня починає суттєво збільшуватись і становить близько 12 год, що відповідає довжині дня у тропічних широтах. Перші квітки розкриваються на дорослих екземплярах у першій декаді квітня. Цвітіння відбувається до кінця жовтня, але у липні–серпні, коли температури в оранжереї сягають 35 °С і вище, у рослин спостерігається перерва у цвітінні. Масове цвітіння припадає на травень–червень. Молоді рослини починають цвісти значно пізніше – у третій декаді квітня, і їхнє цвітіння відбувається окремими періодами. Ймовірно, молоді рослини не мають достатніх запасів поживних речовин, і їм потрібен час після періоду спокою для росту і накопичення необхідної для цвітіння кількості поживних речовин. Тому такі рослини починають цвісти пізніше та не здатні формувати велику кількість бутонів. Бутони ростуть швидко, від їхньої появи на рослині до розкриття квітки минає 17–22 доби. Період цвітіння однієї квітки – 4 доби. Після цього оцвітина відпадає разом із прикріпленими до неї тичинками. Нами встановлено, що пилок має майже 100 % життєздатність як на другу добу після розпускання квітки, так і після її опадання (до в'янення самої оцвітини). Тому пилок з опалої квітки також може бути використаний під час запилення (рис. 3, В).

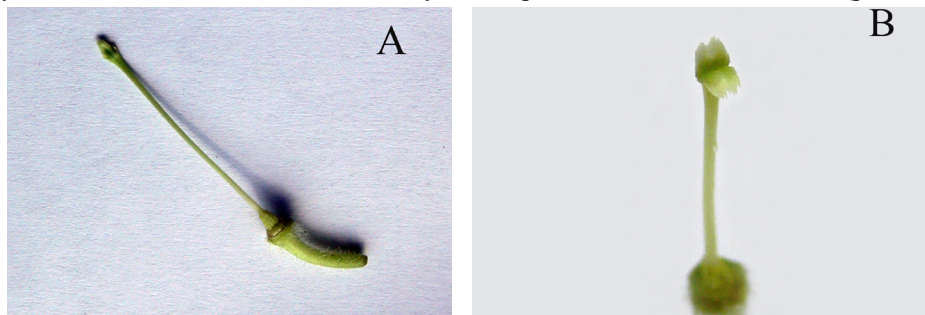


Рис. 4. Маточка (А), приймочка маточки (В), збільшення в 2,5 рази

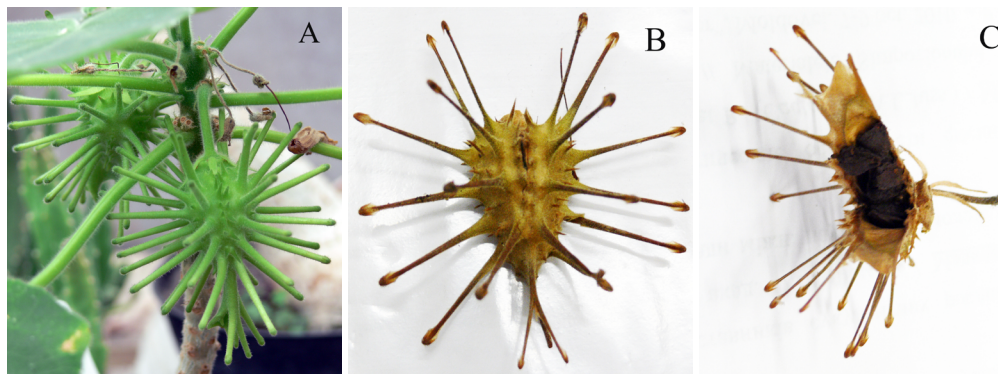


Рис. 5. Недозрілі плоди (А), зрілий плід із гачками (В), фрагмент плоду з насінням (С)

Його можна використовувати для нанесення на приймочку маточки у квітці, яка розкрита 2–3 доби. Саме в цей період маточка здатна сприймати пилок. Таким чином, для запилення можна використовувати пилок із розкритих квіток будь-якого віку.

Плоди визрівають упродовж \pm 80 діб. Спочатку вони яскраво-зеленого кольору; у процесі дозрівання стають світло-коричневими і опадають. Плоди спочатку мають невеличку тріщину між обома гніздами, але з часом, через 4–9 діб розкриваються повністю, і

насінини, що були міцно притиснуті одна до одної, випадають. У плодах нами виявлено від 15 до 18 насінин. Посів насінин показав їхню здатність до проростання.

Загалом для запилення *Uncarina roeoesliana* нами запропоновано таку послідовність дій:

- Мати екземпляри різного генотипу.
- Вибрати на одному з екземплярів квітку, що розкрита 2 або 3 доби.
- На другому екземплярі вибрати оцвітину, що відпала і не встигла зав'язнути, або відокремити від рослини квітку, розкриту 2–3 доби. Оцвітину розрізати навпіл і обережно розчавити пиляки.
- Пилок зібрати тоненьким пензликом або тонкою, негострою паличкою і нанести на приймочку маточки. При цьому можна не одягати на запилену квітку чохла, тому що маточка міститься досить глибоко в оцвітині квітки.
- Під час запилення треба мати на увазі, що кількість пилку в кожному пиляку обмежена, і збирати його треба дуже обережно.



Рис. 6. Зовнішній вигляд насінин

Таким чином, нами досліджено морфологію ендемічної рослини острова Мадагаскар *Uncarina roeoesliana*. Виявлено різні типи трихом на абаксіальному й адаксіальному боці листка та на зовнішній поверхні оцвітини, квітконіжки і чашолистків. На листках їх виявили значно більше. Логічно передбачити, що відлякувати від квітки комах-запилювачів немає необхідності, в той час як від листків треба відлякувати комах або ссавців, що поїдають листки рослин.

Встановлено, що пилок міститься в закритих пиляках у невеликій кількості, зберігаючи життєздатність після відпадання квітки. Порівняння таких особливостей чоловічих репродуктивних органів квітки як закриті пиляки, невелика кількість пилку та його висока фертильність навіть після відпадання квітки дає підстави зробити припущення, що така адаптація притаманна *Uncarina roeoesliana* й у природних умовах. За морфологією пиляків і характером запилення квітки *Uncarina roeoesliana* подібні до багатьох сукулентних представників родини Asclepiadaceae (Аросунасеае, підродина Asclepiadoideae), які також мають закриті пиляки і запилюються різними видами мух або жуків, що здатні прогризати оболонку пиляків і таким чином сприяти запиленню [9]. За формою оцвітини квітка *Uncarina roeoesliana* подібна до квітки представників родів *Adenium* Roemer & Schultes та *Pachypodium* Lindley, більшість із яких поширені також на Мадагаскарі, а інші – в аридних районах Африки. Більше того, як показали наші дослідження, пилок цих рослин у культурі також зберігає фертильність набагато довше, ніж приймочка маточки здатна приймати пилок [1], а маточка і тичинки не виходять за межі оцвітини. Можна припустити, що така

форма квітки не тільки пристосована до запилення певними видами комах, а й дає можливість зберегти генеративні органи рослин життєздатними на весь термін, поки відкрита квітка, і захищати їх від стресових чинників (високої температури, сухого повітря тощо).

Фенологічні спостереження дали змогу встановити, що рослини цього виду вступають у генеративний період швидко, вже у 2–3-річному віці. Цвітіння молодих особин відбувається з великими перервами, і на таких рослинах рідко відкрито більше двох квіток одночасно. Дослідження цвітіння дорослої рослини показує, що одночасно на ній може бути відкрито до 10 квіток. На суцвітті, як правило, відкрито по одній квітці, але оскільки в пазусі кожного дорослого листка міститься по одному суцвіттю, загалом квіток на рослині багато. Позитивним моментом під час визрівання плодів є той факт, що плід відпадає майже не розкритим. Його розкриття відбувається через кілька діб, тому в умовах культури можна зберегти все насіння.

Можна передбачити, що особливості такої репродуктивної біології робить *Uncarina roeoesliana* вразливим в умовах зміни клімату та/або масштабної зміни різноманітності рослинних угруповань, що, як сказано вище, на жаль, характерно для Мадагаскару і може призвести в подальшому до втрати як жуків-запилювачів, так і видового різноманіття рослин роду *Uncarina*. Адже два види: *U. grandidieri* (Baillon) Ihlenfeldt & Straka та *U. stellulifera* N.Humbert вже внесені до списку CITES [12].

Таким чином, нами виявлено морфологічні особливості квіток і плодів, проведено фенологічні спостереження за цвітінням і плодоношенням каудексоподібної сукулентної рослини *Uncarina roeoesliana*, що є ендеміком Мадагаскару. Дослідження особливостей цвітіння цієї рослини в умовах культури дали можливість розробити методику запилення для отримання повноцінного насіння.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Авєкін Я. В., Гайдаржи М. М. Генеративне розмноження *Adenium obesum* Hoffmann & Fossk в умовах інтродукції // Інтродукція рослин. 2016. № 3 (71). С. 57–63.
2. Артюшенко З. Т., Федоров Ал. А. Атлас по описательной морфологии высших растений (Плод). Л.: Наука, 1986. 392 с.
3. Гайдаржи М. Н. Ботаническая экскурсия на остров Мадагаскар // Сохранение биоразнообразия и интродукция растений: материалы междунар. науч. конф. Харьков, 2014. С. 19–24.
4. Мадагаскар / пер. с англ.; под ред. И.М. Максимова. М.: Прогресс, 1990. 280 с.
5. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М.: Агропромиздат, 1988. 271 с.
6. Федоров Ал. А., Куртичников М. Э., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист / под общ. ред. П.А. Баранова. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 301 с.
7. Федоров Ал. А., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений (Цветок). Л.: Наука, 1975. 358 с.
8. Эсау Л. Анатомия семенных растений: в 2 т. / пер. с англ. М.: Мир, 1980. Т. 2. 578 с.
9. Albers F., Meve U. Illustrated handbook of Succulent plants: Asclepiadaceae. Springer-Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, 2004. 321 p.
10. Brown K. A., Parks K., Bethell C. A. et al. Predicting plant diversity patterns in Madagascar: understanding the effects of climate and land cover change in a biodiversity hotspot // Plos One. 2015. 10 (4). e0122721.
11. Callmender M. W., Phillipson P. B., Schatz G. E., Lowry P.P. II The endemic and non-endemic vascular flora of Madagascar updated // Plant Ecol. Evol. 2011. Vol. 144. N 2. P. 121–125.
12. Checklist of Cites species. – UNEP world concervation Monitoring Centre. Cites Secretariat. Geneva, 2017. 1900 p.

13. Eggl U. Illustrated Handbook of succulent plants. Dicotyledones. Springer-Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, 2002. 547 p.
14. Midley J. J., Illing N. Were Malagasy *Uncarina* fruits dispersed by the extinct elephant bird? // S. Afr. J. Sci. 2009. Vol. 105. P. 11–12.
15. Mirey S., Kiani S. Bioactivity of *Sesamum indicum*: a review study // Der Pharmacia Lettre. 2016. Vol. 8. N 6. P. 328–334.
16. Morat P., Lowry P. P. II Floristic richness in the Africa-Madagascar region: a brief history and properties// Adansonia. 1977. 19.1. P. 101–115.

Стаття: надійшла до редакції 25.10.18

доопрацьована 08.01.19

прийнята до друку 05.02.19

MORPHOLOGY, PHENOLOGY AND FRUITING OF *UNCARINA ROEOESLIANA* RAUH IN CULTURE

M. Gaidarzhly*, N. Nuzhyna

*Educational and Scientific Centre “Institute of Biology and Medicine”
of Taras Shevchenko National University of Kyiv
1, S. Petlyura St., Kyiv 01032, Ukraine
e-mail: gaidarzhly@ukr.net

Uncarina roeoesliana Rauh (Pedaliaceae) is a representative of the succulent flora of Madagascar in the collection of tropical and subtropical plants of the Akad. O.V. Fomina Botanical Garden of the Taras Shevchenko Kyiv National University. The plant was described at the end of the twentieth century, and in the botanical garden collection, the first specimens occurred in 2005. Representatives of this species are widespread in the southwestern part of the island under harsh arid conditions. Plants of this genus are entomophilous and cross-breeding. Phenological observations have shown that plants of *Uncarina roeoesliana* enter the generative period already at the age of 2–3 years. The morphological features of leaves, flowers, fruits and seed of *Uncarina roeoesliana* under the conditions of cultivation have been investigated. The presence of multicellular glandular trichomes with four cell heads on the abaxial side of the leaves and on the outer surface of the perianth is shown. Phenological observations of the flowering of the flower and the maturation of the fruit are carried out. The morphology of flowers collected in cymoid inflorescences, which are located in the axillaries of leaves, is described. It has been established that pollen grains are available in small quantities in closed anthers and retain 100 % viability, even after falling the flower. The fruits are flattened binocular capsules, with numerous grooves bearing hooks at the ends. Fruits mature for almost 80 days and contain, in our conditions, seeds capable of germination. It is revealed that similar morphological features of flower and character of pollination are also present in the members of Apocynaceae, which are widespread in South Africa and Madagascar. It is assumed that such adaptations are associated with arid climate, which is characterized by high temperatures and dry air. Observations conducted by us made a ground for developing the methodology of pollination of this species in the conditions of culture. A sequence of manipulations is proposed for artificial pollination of *Uncarina roeoesliana* flowers.

Keywords: *Uncarina roeoesliana*, phenology, morphology, pollination, flower, fruits, seed