

В.В. КУЧЕРЕВСЬКИЙ, М.О. БАРАНЕЦЬ,
Т.В. СІПЕНКО

Криворізький ботанічний сад НАН України
вул. Маршака, 50, м. Кривий Ріг, 50089, Україна
kbsnanu@gmail.com

**БИОМОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ
ПЛОДІВ І НАСІННЯ *SYMBOCHASMA
BORYSTHENICA* (PALL. ex SCHLECHT.)
KLOKOV et ZOZ**

К л ю ч о в і с л о в а: *Symbochasma borysthenica*,
морфологія, плоди, насіння

Symbochasma borysthenica (Pall. ex Schlecht.) Klokov et Zoz, цимбохазма дніпровська, повстанка дніпровська (Orobanchaceae Vent.) — реліктовий та ендемічний вид степової зони України, занесений до «Червоної книги України», Європейського списку рідкісних та зникаючих видів рослин, — залишається одним із маловивчених [6, 22, 23, 26].

Ще на початку ХХ ст. видатний дослідник флори і рослинності півдня України Й.К. Пачоський відзначав, що *S. borysthenica* зростає на обмежених площах, має невелику чисельність, майже не зав'язує плодів і практично не розповсюджується [18]. Подальші дослідження як підтверджували, так і спростовували місцезнаходження *S. borysthenica*, встановлені Й.К. Пачоським [16—18], а також були виявлені нові, причому автори знахідок одностайно погоджувалися з характеристикою виду, яку дав йому Й.К. Пачоський [7, 8, 9—15, 19, 24]. І лише деякі дослідники намагалися з'ясувати причини низької чисельності *S. borysthenica* в природних популяціях та відсутності насінневого розмноження [3, 5, 9, 10].

Здійснені нами протягом 1985—2010 р. дослідження флори і рослинності на Правобережному Степовому Придніпров'ї, Причорномор'ї та результати вивчення еколого-біологічних особливостей *S. borysthenica* спростовують майже всі висновки Й.К. Пачоського. Так, нами встановлено, що *S. borysthenica* є досить стійкою до впливу як екологічних, так й антропогенних чинників [3, 4, 9, 10].

Зростає *S. borysthenica* переважно на більш-менш розвинених дерново-степових, суглинистих, кам'янистих і щербенистих ґрунтах, сформованих як на лесах, так і на делювії карбонатних та кристалічних порід. На потужних чорноземах вид не трапляється. На ділянках із розрідженим трав'яним покривом ця рослина почувається краще, ніж на ділянках зі щільним проективним покриттям. Зростає *S. borysthenica* і на антропогенно трансформованих територіях: раніше розораних для створення лісових насаджень землях, протипожежних смугах, на протиерозійних валах, залізничних насипах тощо. Цей вид добре опанує і ділянки з помірним випасом, там він іноді навіть

домінує. Внаслідок переважання вегетативного розмноження над насіннєвим *C. borysthenica* утворює численні клони, які часто ізольовані один від одного.

Нова інформація щодо поширення та чисельності *C. borysthenica* свідчить, найімовірніше, про стабільність її ареалу, принаймні за останнє століття, а не про його скорочення [3, 4, 7—15, 19, 23, 24]. Так, за нашими даними, у природних ценопопуляціях Миколаївської обл. чисельність виду в середньому сягає 76,21 особини на 10 м², зокрема в околицях с. Висуньськ — 27,4, с. Біла Криниця — 62,2, с. Пришиб — 185,3 особини. У культурі в Криворізькому ботанічному саду НАН України (КБС) її чисельність за 20 років інтродукції з 12 особин зросла до 15 тис., а площа, яку вона займає, сягнула 130 м².

Але найбільше заперечення викликає теза Й.К. Пачоського про те, що *C. borysthenica* майже не зав'язує плодів і практично не розповсюджується насінням. З цим твердженням ученого погоджуються майже всі дослідники. Так, П.М. Бойко, вивчаючи популяції *C. borysthenica* на Херсонщині, встановив: попри те, що понад 80 % особин у досліджуваних локалітетах цвіли, повноцінних плодів із розвинутим насінням не виявлено. Він дійшов висновку, що *C. borysthenica* на Херсонщині поширюється винятково вегетативно [3, 4].

Такої ж думки дотримуються А.Н. Вінтер із колегами [5]. У результаті ембріологічних та аутокологічних досліджень однієї з популяцій на території Запорізької обл. вони з'ясували причину стерильності плодів *C. borysthenica* у цій популяції. Вона полягає в тому, що всі її особини є клоном та генетично ідентичні. Тому відсутність насіння в невеликих природних популяціях реліктів можна пояснити, очевидно, не браком комах-запилювачів, а дією генетичних механізмів.

Ще в 1992 р. на конференції з вивчення онтогенезу інтродукованих видів природних флор у ботанічних садах ми зробили повідомлення про морфологічні особливості плодів та насіння *C. borysthenica*. У ньому, зокрема, наголошувалось, що досі в ботанічній літературі немає морфологічного опису плодів і насіння *C. borysthenica*; спростовувався також висновок Й.К. Пачоського й інших дослідників про відсутність у неї насіннєвого розмноження. Ми вперше навели стислий опис плодів та насіння рослин цього виду [10]. Але, незважаючи на це повідомлення, у сучасній літературі з дивовижною постійністю цитується характеристика *C. borysthenica*, дана Й.К. Пачоським понад століття тому.

Усе це спонукало нас знову повернутися до даної проблеми і подати повний морфологічний опис плодів і насіння *C. borysthenica*.

Матеріали та методика досліджень

Плоди *C. borysthenica* — понад 300 штук — зібрані в природних ценопопуляціях Миколаївської, Херсонської та Дніпропетровської областей протягом 2004—2010 рр., а також в інтродукційній популяції Криворізького ботанічного саду НАН України, створеній у 1986 р. з рослин ценопопуляції Дніпропетровської обл. (м. Кривий Ріг, селище Зелене). Описуючи плоди, основну увагу звертали на такі морфологічні ознаки: розміри (довжина, ширина по комісуральному та

корональному швах), форма, колір, кількість плодолистків і гнізд коробочки, положення коробочки у просторі, характер її поверхні, особливості розкриття, кількість насінневих зачатків у одному гнізді. Характеристика насіння зроблена з урахуванням його структурних частин, насінневої шкірки, ендосперму та зародка. Вимірювання проводили під бінокулярним мікроскопом МБС-10 з використанням мікрометричної лінійки. Зрізи плоду виготовлені за допомогою санного мікротома МС-2 і досліджені під мікроскопом МБС-10. Знімки зроблені фотокамерою Nikon D 200 (з об'єктивом Sigma 150 mm, f 2,8 APO Macro). Для опису плодів користувалися атласами з описової морфології вищих рослин [1, 2].

Результати досліджень та їх обговорення

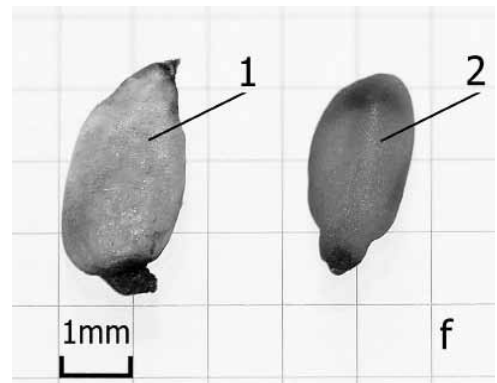
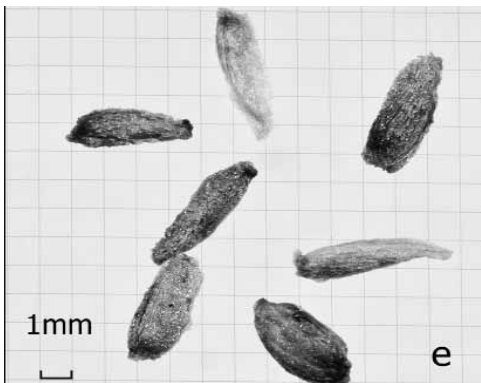
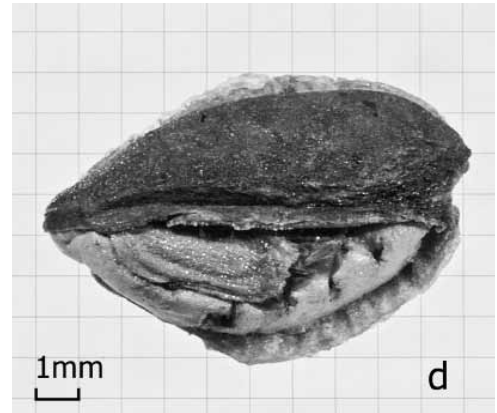
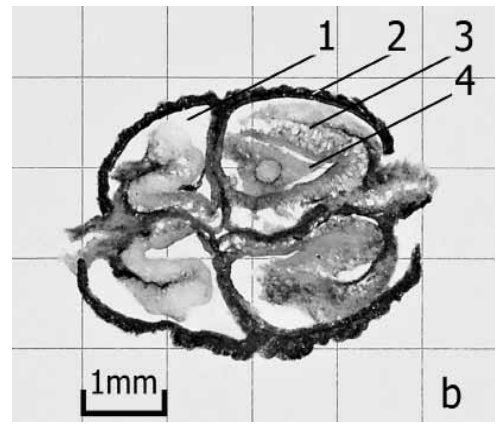
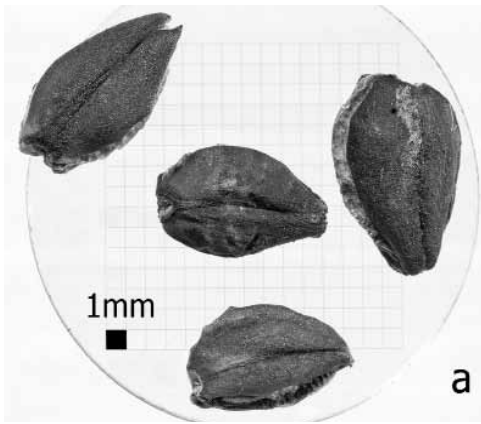
Морфологія плоду. Плід *C. borysthenica* — суха коробочка, утворена двома плодолистками. Кожний плодолистик, як і в більшості представників *Orobanchaceae* [20, 21], має подвійні плаценти, проте у *C. borysthenica* вони зростаються між собою та з плацентами суміжних плодолистків, формуючи по два гнізда, завдяки чому складається враження, що це чотиригнізда коробочка (рисунок, б).

На місці зростання плодолистків утворюється комісуральний шов. З боку спинки добре помітний корональний шов, утворений середньою жилкою плодолистика. Коробочка прямостояча, аж до повного дозрівання (червень) вкрита залишками оцвітини, яйцеподібна або продовгувато-яйцеподібна за формою, гола, темно-коричнева, шкірясто-дерев'яниста (рисунок, а). Довжина коробочки у природних ценопопуляціях у середньому дорівнює $8,00 \pm 0,48$ — $9,24 \pm 0,43$ мм. Ширина з боку комісурального шва — $4,28 \pm 0,27$ — $5,69 \pm 0,25$ мм, з боку коронального шва коробочка дещо сплюснута — $3,06 \pm 0,21$ — $4,56 \pm 0,22$ мм. У культурі всі метричні показники коробочки зменшуються відповідно до $6,65 \pm 0,25$, $4,10 \pm 0,23$, $2,93 \pm 0,16$ мм (таблиця).

Основні метричні показники плодів та насіння *Symbocasma borysthenica* у природі та культурі

Місце та рік відбору зразків	Плід, мм			Насіння, мм	
	довжина	ширина, а	ширина, б	довжина	ширина
Миколаївська обл.					
с. Калуга, 2004	$8,56 \pm 0,38$	$4,39 \pm 0,21$	$3,44 \pm 0,17$	$4,75 \pm 0,23$	$1,54 \pm 0,13$
с. Пришиб, 2004	$9,24 \pm 0,43$	$5,69 \pm 0,25$	$4,56 \pm 0,22$	$4,35 \pm 0,15$	$1,78 \pm 0,07$
с. Пришиб, 2010	$8,64 \pm 0,44$	$4,77 \pm 0,33$	$3,35 \pm 0,24$	$4,65 \pm 0,25$	$1,72 \pm 0,15$
с. Біла Криниця, 2010	$8,00 \pm 0,48$	$4,28 \pm 0,27$	$3,06 \pm 0,21$	$4,50 \pm 0,21$	$1,48 \pm 0,15$
Дніпропетровська обл.					
м. Кривий Ріг, КБС, інтродукційна популяція, 2010	$6,65 \pm 0,25$	$4,10 \pm 0,23$	$2,93 \pm 0,16$	$4,40 \pm 0,22$	$1,47 \pm 0,14$

Примітка. Ширина плоду: а — з боку комісурального шва; б — з боку коронального шва.



Морфологія плодів і насіння *C. borysthenica*: а — загальний вигляд плодів; б — поперечний розріз плоду: 1 — гніздо коробочки, 2 — плодолистик, 3 — плацента, 4 — насінина; с — загальний вигляд рослини з плодом; д — гніздо коробочки: плацента з насіниною; е — загальний вигляд насінин; ф — насінина без насінневої шкірки: 1 — зародок, оточений тонким шаром ендосперму, 2 — зародок

Morphology of *C. borysthenica* fruits and seeds: а — general view of fruits; б — transverse section of a fruit: 1 — locules, 2 — pericarp, 3 — placenta, 4 — seed; с — plant with a fruit; д — locules: endospermplacenta with a seed; е — general view of seeds; ф — seed testa; 1 — embryo enclosed in a thin layer of endosperm, 2 — embryo

Коробочка розкривається поздовжніми тріщинами по комісуральному шву. Вздовж нього добре помітне гребінчасте склоподібне утворення, яке розвивається з країв плаценти й росте за межі коробочки, ймовірно, слугує для розповсюдження плодів мурашками. Стулки коробочки (перикарпій) у сухих плодах щільно прикривають гнізда та перешкоджають висипанню насіння. Лише при зволоженні вони вигинаються назовні, аж до закручування, даючи можливість звільнитися насінню.

На препарованому гнізді коробочки добре помітна плацента з гемітропно розташованими насінними зачатками та розвинутим насінням. На кожній плаценті закладається 5—7 пар насінних зачатків (рисунок, d).

Із 300 досліджених нами коробочок у 75 % містилося повноцінне насіння, у 57 % із них сформувалося лише по одній насінині, у 18 % — по 2—3, а в решти плодів воно було недорозвинене. Спостереження за 100 квітучими рослинами в колекції КБС показали, що лише у 24-х зав'язалося по одному плоду і тільки у п'яти з них — по одній насінині.

Морфологія насіння. Насінини *C. borysthenica* видовжено-ланцетні, дещо крилаті (рисунок, e), на поперечному зрізі невиразнотрикутні, завдовжки $4,35 \pm 0,15$ — $4,75 \pm 0,23$ мм і завширшки $1,47 \pm 0,14$ — $1,78 \pm 0,07$ мм. Вага 100 насінин становила 0,144 г. За морфологічною будовою в насінині чітко виділяються три основні її структурні компоненти: насіннева шкірка, ендосперм і зародок (рисунок, b(4)). Насіннева шкірка багатоклітинна, складається із клітин губчастого типу, забарвлення світло-коричневого із золотисто-райдужним блиском. Під насінневою шкіркою розташовується тонкий шар ендосперму (в ньому добре помітні верхівка та основа із залишком сім'яніжки) (рисунок, f). Зародок продовгувато-овальний, світло-коричневий, сім'ядолі овальної форми. Вісь зародка коротка, представлена гіпокотилем та конусом наростання кореня. Поміж сім'ядолей ледве помітний конус наростання пагона (рисунок, f).

Висновки

Отже, в результаті досліджень репродуктивної здатності *C. borysthenica* у ценопопуляціях Дніпропетровської, Херсонської та Миколаївської областей і в інтродукційній популяції на території Криворізького ботанічного саду встановлено факт утворення плодів із повноцінним насінням. Показано, що хоча вид щорічно рясно цвіте, проте рідко дає плоди, а ще рідше — повноцінне насіння. Вперше наведено морфологічний опис плодів і насіння *C. borysthenica*. Доведено, що вид має двоплодолисткову природу зав'язі. Показано, що в утворенні несправжньої чотиригніздої коробочки беруть участь зрілі плаценти суміжних плодолистків.

Таким чином, поряд із вегетативним розмноженням у *C. borysthenica* існує й насіннєве. Результати здійснених нами досліджень спростовують висновки багатьох науковців-ботаніків про відсутність у неї насіннєвого розмноження.

1. Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя. — Л.: Наука, 1990. — 204 с.
2. Артюшенко З.Т., Федоров А.А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод. — Л.: Наука, 1986. — 392 с.
3. Бойко П.М. *Cymbochasma borysthenica* (Pall. ex Schlecht.) Klokov et Zoz в Україні // Чорномор. ботан. журн. — 2005. — 1, № 2. — С. 100—109.
4. Бойко П.М. Додатки до аналізу стану популяції *Cymbochasma borysthenica* (Pall. ex Schlecht.) Klokov et Zoz в Херсонській області // III Відкритий з'їзд фітобіологів Херсонщини (Херсон, 20 травня 2010): Зб. тез доп. — Херсон: Айлант, 2010. — С. 9.
5. Винтер А.Н., Казаков С.М., Маценко А.Л. Некоторые аспекты репродуктивной биологии цимбохазмы днепровской — *Cymbochasma borysthenica* (Pall. ex Schlecht.) Klokov et Zoz // Охорона генофонду рослин в Україні: Тези доп. наук. конф. (Кривий Ріг, травень 1994). — Донецьк, 1994. — С. 208.
6. Иванина Л.М. Род цимбохазма — *Cymbochasma* (Endl.) Klok. et Zoz // Флора европ. части СССР. — Л.: Наука, 1981. — Т. 5. — С. 310.
7. Крицкая Л.И., Новосад В.В. Флоросоциологические особенности степных флор региона Западного Причерноморья в связи с вопросами оптимизации его природно-заповедной степи // Вісн. Наук.-природн. музею. — К., 2001. — С. 147—189.
8. Крицька Л.І. Ендемізм флори степів та вапнякових відслонень Правобережного Злакового Степу // Укр. ботан. журн. — 1988. — 45, № 4. — С. 15—19.
9. Кучеревський В.В. Еколого-біологічні особливості *Cymbochasma borysthenica* (Pall. ex Schlecht.) Klokov et Zoz на Дніпропетровщині // Укр. ботан. журн. — 1986. — 43, № 6. — С. 72—73.
10. Кучеревский В.В. Особенности онтогенеза *Cymbochasma borysthenica* (Pall. ex Schlecht.) Klokov et Zoz // Изуч. онтогенеза интродуц. видов природных флор в ботан. садах (Теор. и метод. аспекты, результаты изучения). — Киев, 1992. — С. 86—87.
11. Кучеревський В.В. Раритетні види урбанofлори м. Кривий Ріг // Укр. ботан. журн. — 1994. — 51, № 1—2. — С. 197—201.
12. Кучеревський В.В. Шляхи збереження генофонду рідкісних, ендемічних і реліктових видів регіональних флор в умовах урбанізованого середовища // Охорона генофонду рослин в Україні: Тези доп. наук. конф. (Кривий Ріг, травень 1994). — Донецьк, 1994. — С. 208.
13. Кучеревський В.В. Атлас рідкісних і зникаючих рослин Дніпропетровщини. — К.: Фітосоціоцентр, 2001. — 360 с.
14. Кучеревський В.В. Конспект флори Правобережного степового Придніпров'я. — Дніпропетровськ: Проспект, 2004. — 292 с.
15. Кучеревський В.В., Шоль Г.Н., Красова О.О. Флористичні знахідки на території Правобережного степового Придніпров'я // Укр. ботан. журн. — 2003. — 60, № 5. — С. 555—561.
16. Пачоский И.К. Эндемичные растения в степях юга России // Вестн. естествозн. — 1890. — № 1. — С. 206—226.
17. Пачоский И.К. Материалы для флоры степей юго-восточной части Херсонской губернии // Зап. Киев. об-ва естествоиспыт. — СПб.: Изд. Ботан. каб. ун-та Св. Владимира, 1890. — 11, вып. 1. — С. 37—172.
18. Пачоский И. Основные черты развития флоры юго-западной России. — Херсон, 1910. — 430 с.
19. Скрипко Г.С. О новом местонахождении на Украине *Cymbochasma borysthenica* (Pall. ex Schlecht.) Klokov et Zoz // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. — 1969. — Т. 2. — С. 68—69.
20. Терехин Э.С., Кравцова-Шетрейс Т. И. Карполого-анатомический анализ рода *Pheipanche* (Orobanchaceae) // Ботан. журн. — 1983. — 68, № 11. — С. 1488—1496.
21. Терехин Э.С., Никитичева З.И. Семейство Orobanchaceae. Онтогенез и филогенез. — Л.: Наука, 1981. — 228 с.
22. Флора УРСР. — К.: Вид-во АН УРСР. — 1960. — 9. — С. 626—628.

23. Червона книга України. Рослинний світ. — К.: Глобалконсалтинг, 2009. — 900 с.
24. Яценко О.В. До поширення цимбохазми дніпровської (*Cymbochasma borysthenica* (Pall. ex Schlecht.) Klokov et Zoz) у Запорізькій обл. // Укр. ботан. журн. — 1974. — 31, № 2. — С. 238—239.
25. List of Rare Threatened and Endemic Plants in Europe (1982 edition). — Strasburg, Europ. Comm. Conserv. Nat. and Nat. Res. 1983. — 358 p.
26. Olmstead R.G, Pamphilis C.W., Wolfe A.D. et al. Disintegration of the Scrophulariaceae // Amer. J. Bot. — 2001. — 88(2). — P. 348—361.

Рекомендує до друку
Є.Л. Кордюм

Надійшла 27.09.2010 р.

В.В. Кучеревский, Н.А. Баранец, Т.В. Сиренко
Криворожский ботанический сад НАН Украины

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПЛОДОВ И СЕМЯН *CYMBOCHASMA BORYSTHENICA* (PALL. EX SCHLECHT.) KLOKOV ET ZOZ

Впервые приводятся результаты исследования морфологии плодов и семян *Cymbochasma borysthenica* (Pall. ex Schlecht.) Klokov et Zoz. (Orobanchaceae). Доказана двухплодолистиковая природа завязи. Показана роль срастания плацент смежных плодолистиков в образовании ложной четырехгнездной коробочки. Опровергается представление об отсутствии семенного размножения в природных и интродуцированных популяциях *C. borysthenica*.

К л ю ч е в ы е с л о в а: *Cymbochasma borysthenica*, морфология, плоды, семена.

V.V. Kucherevsky, M.A. Baranets, T.V. Sirenko
Kryvyi Rig Botanical Garden, National Academy of Sciences of Ukraine

BIOMORPHOLOGICAL FEATURES OF FRUITS AND SEEDS OF *CYMBOCHASMA BORYSTHENICA* (PALL. EX SCHLECHT.) KLOKOV ET ZOZ

Results of morphological studies of *Cymbochasma borysthenica* (Pall. ex Schlecht.) Klokov et Zoz. (Orobanchaceae Vent.) fruits and seeds are first presented. The dicarpellum nature of an ovary is proved. The role of placentas accretion of contiguous carpellum in formation of a false 4-locular is demonstrated. The opinion on the absence of seed reproduction in natural and introduced populations of *C. borysthenica* is refuted.

K e y w o r d s: *Cymbochasma borysthenica*, morphology, seed, fruit.