

А.Я. ДІДУХ

Ботанічний сад ім. акад. О.В. Фоміна ННЦ «Інститут біології»
Київського національного університету імені Тараса Шевченка
вул. Симона Петлюри, 1, м. Київ, 01032, Україна
ki26@bigmir.net

ОСОБЛИВОСТІ ОНТО-МОРФОГЕНЕЗУ *TRAPA NATANS* L. (*TRAPACEAE*)

Ключові слова: *Trapa natans*, вид, поширення, інтродукція, онто-
генез, морфогенез, періоди, віковий стан

Представники роду *Trapa* L. (*Trapaceae* Dumort., nom. conserv.; *Lythraceae* J. St.-Hil., nom. cons., sensu lato) — реліктові рослини, що знаходяться у центрі уваги як фахівців, які вивчали водні рослини природної флори [3, 7, 8, 12, 30], так і дослідників-інтродукторів [2, 4, 16]. Цей рід, як зазначає А.Л. Тахтаджян [25; 38], поширений у тропічних і субтропічних областях Африки та Євразії, де може поводити себе як багаторічна рослина, а також у помірних регіонах Старого світу, де є терофітом, за винятком Австралії. У Північній Америці види роду відомі як адвентивні та локально натуралізовані рослини. За викопними рештками (переважно плоди) рід відомий принаймні з відкладів третинного періоду (тертієру) [26].

А.Ф. Флеров [27] виділив два основні центри розповсюдження і різноманіття рослин роду: Японо-китайський та Індійсько-азіатсько-африканський. Центром походження видів роду *Trapa* він вважав Японо-китайську область, звідки вони згодом поширилися по всій Євразії. Автор вказує на два шляхи розселення цих рослин: північний шлях через Сибір у Європу та південний — через Індію — Іран — Єгипет у Європу. Тропічні та субтропічні види роду *Trapa* морфологічно більш різноманітні, ніж європейські. Найбільш розповсюдженим у Європі видом є, вочевидь, *T. natans* L. sensu stricto.

За Г. Мойзелем [36], цей вид, із хорологічної точки зору, має субтропічно-помірний субокеанічний африкансько-євразійський ареал (strop-temp C2-6 AFR-EURAS). Згідно з класифікацією Ж. Браун-Бланке [32], всі угруповання, утворені видами роду *Trapa* в Україні, належать до асоціації *Trapetum natantis* Müller et Gers 1960, союзу *Nymphaeion albae* Oberd. 1957, порядку *Potametalia* W. Koch 1926, класу *Potametea* Klika in Klika et Novak 1941 [27, 35].

Водночас у систематиків немає єдиного погляду на обсяг видів у роді *Trapa*. Деякі з них виділяють один вид — *T. natans* L. sensu latissimo [37], інші ж — різну кількість видів. Зокрема, А.Ф. Флеров [27] для Східної Європи (в межах європейської частини тодішнього СРСР) наводив 3 види, В.М. Васильєв [3], який обробляв рід *Trapa* для флор європейської частини СРСР та Кавказу, у «Флорі ССРСР» наводить 13 видів, які відрізняються плодами, характером рогів або формою листків. Д.М. Доброчаєва [7], яка обробляла рід *Trapa* для «Флори УРСР» (1955), наводить 6, а через 10 років — уже 9 видів [8]. Для європейської частини СРСР та Кавказу В.М. Васильєв вказує близько 29 видів, із них для флори України — 9.

Культура *T. natans* L. s. l. має давні традиції в Китаї, Японії, Індії [3, 27]. Здійснювалося також планомірне вивчення можливостей введення цього виду в культуру (як харчової рослини) у водоймах помірної зони колишнього СРСР [18].

В Україні види роду *Trapa* в 1960-ті роки культивувалися у ставках Прикарпаття — в рибгоспах Івано-Франківської обл. [1]. Останніми роками актуальність цих досліджень значно зросла у зв'язку зі скороченням місць їхнього природного зростання [6, 9, 23] та необхідністю розроблення заходів щодо охорони їх як *in situ*, так і *ex situ* [17, 29].

Водночас, на фоні загального скорочення місць природного зростання видів *Trapa* (занесених до «Червоної книги України» [28] у складі «збірного» виду *T. natans* L. s. l.), останніми роками спостерігається розширення їхніх популяцій в окремих регіонах. У зв'язку з цим висловлюються пропозиції щодо доцільності виключення його з «Червоної книги України» [23].

Усе це свідчить про необхідність всебічного дослідження видів роду *Trapa* у природі та культурі, а також про актуальність тематики.

Матеріали і методи досліджень

Предметом наших досліджень були представники роду *Trapa*, зібрані в різних регіонах України, та види, виписані за списками насіння (делектусами) з інших ботанічних установ (Німеччини, Росії, Угорщини, Японії), що інтродуковані в Ботанічному саду ім. акад. О.В. Фоміна Київського національного університету імені Тараса Шевченка. При цьому застосовувався метод інтродукції за родовими комплексами Ф.М. Русанова [22].

Рослини та плоди збирали у 2000—2009 рр. на річках Дніпро, Прип'ять, Тетерів, Десна, Уборть, Уж, Сіверський Донець і у Придунайських озерах. Нині колекція представлена такими видами: *T. borysthenica* V. Vassil., *T. japonica* Fler., *T. maximowiczii* Korsch., *T. natans* s. str. (*T. natans* var. *natans*) і *T. sibirica* Fler. Поповнення колекції здійснювалося шляхом насінневого розмноження. Онто-морфогенез *T. natans* охарактеризований за методиками Т.О. Работнова [21], О.О. Уранова, Л. О. Жукової [10], Л.Б. Заугольникової [11]. Методика фенологічних спостережень [19] передбачала спостереження за вищеназваними видами та експерименти з рослинами в умовах захищеного й відкритого ґрунтів. Терміни та поняття з морфології квіткових рослин, за основними групами органів, перевіряли за відповідними методичними посібниками та довідниками [13, 24].

Дослідження онто-морфогенезу проводились упродовж 2000—2009 рр. на території Ботанічного саду ім. акад. О.В. Фоміна. Його географічні координати: 57°27' північної широти, 30°30' східної довготи, висота над рівнем моря 139—178 м. Клімат помірно континентальний [14]. За даними багаторічних спостережень середньорічна температура приземного повітря у м. Києві +7,3 °С з коливаннями від +5,1 °С до +9,7 °С. Середній мінімум температури повітря сягає –3,6 °С, абсолютний –33,1 °С, середній максимум +11,6 °С, абсолютний +39,4 °С. Опади мають виражений літній максимум, а середньорічна сума опа-

дів складає 657 мм. В окремі роки спостерігаються значні коливання як у розподілі опадів по місяцях, так і в загальній кількості їх за рік. У найбільш дощові роки річна кількість опадів досягає 900 мм; у сухі роки, навпаки, вона зменшується іноді до 400 мм. Середньорічна відносна вологість повітря становить 78 %. Нестача вологи в окремі декади червня та липня відчутно не впливала на ріст і розвиток видів роду *Trapa*.

В умовах захищеного ґрунту середня максимальна температура повітря становила +28 °С, абсолютний максимум +30,5 °С. Середня мінімальна температура повітря дорівнювала +17 °С, абсолютний мінімум +11 °С. Середня максимальна температура води в басейнах становила +22 °С, абсолютний максимум +25 °С, середня мінімальна температура води +15 °С, абсолютний мінімум +10 °С. Максимальна відносна вологість повітря — 100 %, мінімальна — 75 %. Максимальне освітлення 50000 лк (червень), мінімальне — 500 лк (грудень, січень). Для оптимізації газового режиму здійснювалося додаткове постачання повітря в товщу води компресорним способом. Сезонна перевірка рН води проводилася за допомогою іонометра «Єв-74» та становила рН 6,3—8,3.

Пріоритетним у популяційних дослідженнях є вивчення онто-морфогенезу, повний цикл якого для *T. natans* розглядається у цій статті.

Результати досліджень та їх обговорення

На основі проведених досліджень встановлено, що якісні ознаки й морфометричні параметри органів вегетативної сфери на всіх етапах онтогенезу в рослин, зібраних у різних регіонах України, є дуже близькими. Види можна розрізнити за морфологічними ознаками лише в генеративний період, під час квітучості та плодоношення, за комплексом ознак, властивих репродуктивній сфері, зокрема плодів. Різниця, відмічена в показниках параметрів шийки плоду: відносно великий діапазон варіювання розмірів її висоти (0,0—0,13 мм); наступною, достатньо варіабельною ознакою, є ширина шийки (0,34—0,8 мм). Інші ознаки варіюють відносно середніх величин від 1,5 до 1,9 раза. Слід зазначити, що варіювання за довжиною плодів, довжиною відстані між верхніми рогами та від верхівки шийки до верхніх рогів між максимальними величинами та мінімальними відхиленнями складає 1,6 раза (рис. 1).

Онто-морфогенез видів роду *Trapa*, як однорічної для помірної зони рослин, наводимо на прикладі модельного виду *T. natans*, плоди якого були отримані у 2000 р. з Німеччини (Боннський ботанічний сад) (рис. 2). Спостереження впродовж 10 років дали змогу прослідкувати в умовах відкритого й захищеного ґрунтів вікові періоди та вікові стани онто-морфогенезу в представників досліджуваного роду. Перед висадженням у басейни оранжереї горіхи стратифікували в холодильнику при температурі +4—5 °С. Воду замінювали 4 рази на місяць, промиваючи горіхи від слизу в проточній воді. У січні горіхи ставили на пророщування для проходження онтогенезу в басейні оранжереї. Через 6 днів були відмічені перші сходи.

Рис. 1. Діагностичні параметри плоду *Trapa natans* L.: а — довжина; б — відстань між верхніми рогами; в — відстань між нижніми рогами; г — відстань від верхівки шийки до верхнього рогу; д — відстань від верхівки шийки до нижнього рогу; е — ширина шийки; ж — висота шийки

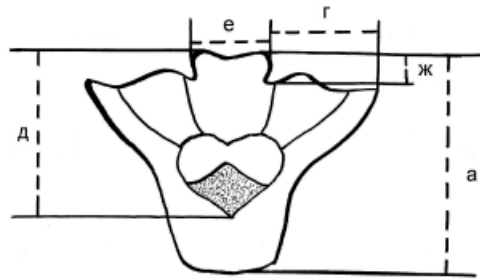
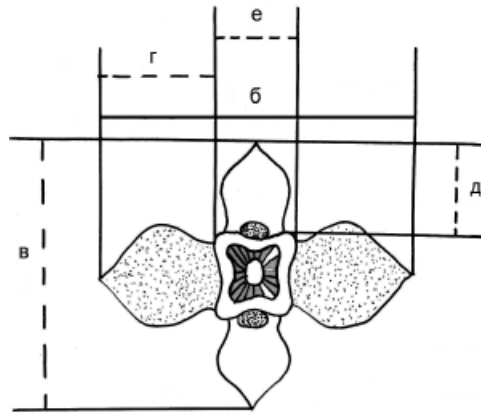


Fig. 1. Diagnostic parameters of *Trapa natans* L. fruit: а — length of fruit; б — distance between upper horns; в — distance between lower horns; г — distance from top of neck to upper horn д — distance from top of neck to lower horn; е — width of neck; ж — height of neck



Щоб визначити вплив освітленості на проростання плодів, їх висаджували в басейн на різну глибину (20, 60, 80 см), де велося спостереження за їхнім розвитком в умовах захищеного ґрунту. Горіхи висаджували в горщики у ґрунтосуміш, яка складалася з річкового піску, дернової землі та глини у співвідношенні 1 : 1 : 1. Освітленість становила 10 000 лк. Середня температура повітря в оранжерей була +25 °С, а води +20 °С. Латентний період, (*Sm*) стан «насіння» при попередній стратифікації 1—2 місяці, триває від посадки до проростання у січні—лютому на глибині 20—60 см.

Прегенеративний період включає чотири вікові стани.

Стан «проростка» (*Pl*) характеризується появою шилоподібного проростка, із брунькою, яка з'являється на 5-ту добу після проростання.

Стан «ювенільний» (*J*) характеризується появою зародкового корінця 10 ± 5 см завдовжки, який згодом вкривається спіральними розміщеними ниткоподібними бічними корінцями. Зародковий корінець характеризується негативним гравітропізмом (тобто росте вгору). Додаткові корені, які з'являються нижче, на відміну від зародкового, мають позитивний гравітропізм і ростуть дуже активно, закріплюючи рослину в ґрунті, тобто виконуючи свою безпосередню функцію. Із бруньки з'являється спочатку одне стебло, потім ще 2—3, на яких мутовчасто розміщені по 4—6(8) виростів ниткоподібної форми. Це стеблові, ниткоподібні корені. Вище виростів на стеблі з'являються перші лінійні роздвоєні листочки.

«Іматурний стан» (*Jm*) характеризується появою плаваючих ромбічних листків на поверхні води і триває 7 днів.

«Віргінійський стан» (*V*) характеризується формуванням розетки ромбічних листків, яка досягає 20—30 см у діаметрі і триває 2—3 тижні.

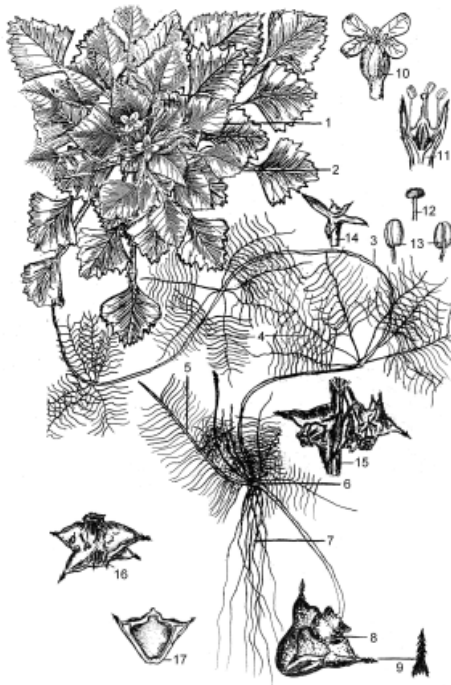


Рис. 2. Загальний вигляд рослини *T. natans* L.: 1 — розміщення квіток у розетці листків; 2 — плаваюча розетка листків; 3 — стебло; 4 — стеблові, ниткоподібні корені; 5 — зародковий (первинний) корінь із негативним гравітропізмом і бічними, ниткоподібними коренями; 6 — гіпокотиль; 7 — додаткові корені, з позитивним гравітропізмом; 8 — плід зі сформованою рослиною; 9 — колючка рогоподібного виросту; 10 — загальний вигляд квітки; 11 — поздовжній розріз квітки; 12 — стовпчик з приймочкою маточки; 13 — пиляки; 14 — плід на початку формування; 15 — положення плодів на стеблі; 16 — сформований плід; 17 — поздовжній розріз плоду

10 — general view of flower; 11 — longitudinal section of flower; 12 — style with stigma of ovary; 13 — anther; 14 — fruit at beginning of its development; 15 — position of fruits on the stem; 16 — mature fruit; 17 — longitudinal section of fruit

Генеративний період характеризується квітанням рослини та початком формування плодів. Він включає три вікові стани та триває впродовж 3,5–4,0 місяців.

Стан «молоді генеративні рослини» (G^1) характеризується потовщенням стебла, ущільненням розетки, появою бутонів, що формуються 2–3 доби, і триває 15 діб.

Стан «середньовікові генеративні рослини» (G^2) відзначається початком квітання і триває 2,5 місяці.

Стан «старі генеративні рослини» (G^3) — кінець квітання рослини і початок формування горіхів — 1,0–1,5 місяці (кінець серпня — початок жовтня).

Постгенеративний період характеризується дозріванням горіхів та відмиранням рослини. Він включає три вікові стани і триває в умовах захищеного ґрунту впродовж трьох місяців.

Стан «субсенільні рослини» (S_s) характеризується відпаданням горіхів на дно басейну, триває один місяць (жовтень—листопад).

Стан «сенільні рослини» (S) характеризується ущільненням розетки, відпаданням листків. Триває 1–2 місяці (грудень—січень).

Стан «відмираючі рослини» (S_c) характеризується поступовим відмиранням материнських рослин (січень—лютий) (рис. 3).



Рис. 3. Періоди та вікові стани повного онтогенезу *T. natans* L.: *Sm* — латентний період, стан «насілля»; *Pl* — стан «проростки» (поява шилоподібного проростка); *J* — стан «ювенільний» (поява зародкового корінця з негативним гравітропізмом); *Jm* — стан «іматурний» (поява плаваючих ромбічних листків); *V* — стан «віргінільний» (формування розетки з ромбічних листків); *G¹* — стан «молоді генеративні рослини» (поява бутонів); *G²* — стан «середньовікові генеративні рослини» (початок квітання); *G³* — стан «старі генеративні рослини» (закінчення квітання рослини); *S_s* — стан «субсенільні рослини» (відпадання горіхів); *S* — стан «сенільні рослини» (ущільнення розетки листків та їх відпадання); *S_c* — стан «відмираючі рослини» (відмиранням материнської рослини)

Fig. 3. Periods and age stages of full ontogenesis of *T. natans* L.: *Sm* — latent period, «seed» stage; *Pl* — «acrospires» stage (appearance of spike-like acrospires); *J* — «juvenile» stage (appearance of embryo root with negative gravitropism); *Jm* — «immature» stage (appearance of floating rhombic leaves); *V* — «virginal» (development of rhombic leaves rosette); *G¹* — «young generative plant» stage (appearance of buds); *G²* — «middle-aged generative plant» stage (start of flowering); *G³* — «old generative plant stage» (end of flowering); *S_s* — «subsenile plant» stage (casting-off nuts); *S* — «senile plant» stage (hardening of leaves rosette, and their casting-off); *S_c* — «Dying-out plants» stage (dying-out of maternal plant)

Отже, онтогенез видів роду *Trapa* в умовах захищеного ґрунту триває впродовж року. Постгенеративний період розвитку накладається на латентний, коли відбувається відпадання горіхів і поступове відмирання рослин. Однак навіть в умовах захищеного ґрунту початок і кінець розвитку припадає на зимовий період, а оптимум — на літній. Це зумовлено режимом оранжереї; крім того, впливають також і зовнішні чинники (тривалість світлового дня, плюсова температура тощо).

Для дослідження та порівняння онтогенезу в природних умовах рослини роду *Trapa* паралельно пророщували в басейні відкритого ґрунту, що знаходиться на ділянці реліктових рослин Ботанічного саду. Для повного дотримання природних умов горіхи висаджували у відсіки басейну з ґрунтовою сумішшю заплавної землі та річкового піску у співвідношенні 3:1 наприкінці вересня при температурі води +10 °С, рівні води 1,5 м. Їх залишали для природної стратифікації на зиму при температурі +2 °С, рівні води 30 см. У подальшому плоди з басейну не виймали, і вони проходили стратифікацію та повний цикл онтогенезу в природних умовах. Наприкінці березня, коли рівень води піднімався до звичної відмітки (1,5 м), а температура води становила +5—10 °С, було відмічено, що горіхи проросли та досягли стану проростків (*Pl*). Прегенеративний період із двома станами («ювенільний» — *J* та «іматурний» — *Jm*) рослини проходили впродовж одного місяця. Наприкінці квітня розпочалося формування розетки листків, і рослина проходила «віргінійський стан» (*V*), що тривав 2 місяці. У липні, коли температура води досягла +25 °С, відмічено квітування рослини (*G*²), а в подальшому формування плодів (*G*³). Генеративний період, що включає три вікові стани (*G*¹, *G*² та *G*³), тривав 3 місяці. Наприкінці вересня й на початку жовтня рослина поступово відмирала та входила в постгенеративний період (*S*_s, *S* та *S*_c), а сформовані горіхи опадали на дно для проходження природної стратифікації та проростання навесні. Невиповнені горіхи спливали на поверхню води.

Рослини роду *Trapa* в умовах захищеного та відкритого ґрунтів упродовж року проходять повний цикл онтогенезу з чотирма періодами, що включають 11 вікових станів. Онто-морфогенез рослин *T. natans* в умовах захищеного ґрунту триває 8—10 місяців, а у відкритому ґрунті — 7—8 місяців.

Отже, прегенеративний період в умовах захищеного ґрунту (високої та постійної температури води, достатнього освітлення) триває місяць, в умовах відкритого ґрунту — три місяці; тривалість генеративного періоду в умовах захищеного та відкритого ґрунтів майже не відрізняється (приблизно 3—4 місяці); постгенеративний період в умовах захищеного ґрунту розтягується на три місяці, а в умовах відкритого ґрунту скорочується до одного місяця, що, очевидно, викликано похолоданням.

На основі вищевикладеного можна зробити висновок, що основним лімітуючим фактором, котрий зумовлює онтогенетичний розвиток рослини роду *Trapa* в природних умовах, є температурний режим, який визначає сповільнення розвитку в прегенеративному періоді та прискорення — у постгенеративно-

му. Але в захищеному ґрунті, де умови близькі до тропічних, рослина проходить усі стадії онтогенезу.

Тепер охарактеризуємо морфогенетичні особливості рослин роду *Trapa*. Проростання плоду відбувається під водою. Проросток рослин роду *Trapa* являє собою маленький шилоподібний виріст, який інтенсивно росте вгору, і на третій день на ньому з'являється брунька, що формує зародковий корінець завдовжки до 10 см. У рослин, висаджених на глибину 80 см, через два дні також з'являється вегетативна брунька, з якої через 7 днів формуються стебла (1—5 шт.), але в такому стані рослини перебували лише 10—15 днів і згодом гинули. На зародковому корінці, що має негативний гравітропізм та утримується на глибині 20—30 см, з'являються спіральні розміщені ниткоподібні зелені бічні корінці.

В основі бруньки, під зародковим корінцем, на третій день з'являються додаткові корені, білого кольору, які ростуть униз, у напрямку до ґрунту, тобто мають позитивний гравітропізм. На стеблі спочатку розвиваються вирости, розміщені мутовками по 4—6(8), а згодом на них з'являються ниткоподібні бічні корені 3 ± 2 см завдовжки. Роль та природа цих ниткоподібних бічних коренів вивчена мало. Одні автори вважають, що це — видозмінені підводні листові пластинки, які спостерігаються також у деяких представників водних рослин [6, 15, 23, 30], інші, що анатомічно вони є коренями [34].

Проведені нами детальні гістоанатомічні дослідження кореневої системи та підводних ниткоподібних органів (стеблові корені) показали, що для рослини роду *Trapa* характерне формування в процесі онтогенезу трьох основних типів коренів. Перший тип — зародковий (первинний) корінь, з бічними ниткоподібними коренями, що має негативний гравітропізм, росте вгору і залишається до кінця життя рослини. Другий — додаткові корені, що прикріплюють рослину до ґрунту та мають позитивний гравітропізм. Третій — стеблові, ниткоподібні корені, що розміщуються по стеблу мутовками. Восени вони набувають жорсткої структури [5].

Ми встановили, що підводні ниткоподібні пірчасто-розсічені органи (стеблові корені) за анатомічною будовою подібні до кореневої системи, а саме: в них наявні клітини кореневого чохла, особливі епідермальні клітини, що характерно для кореня, відсутня стовпчаста та губчаста паренхіма, а також продиховий апарат, будова бічних ниткоподібних, пірчасто-розсічених коренів подібна до такої, що спостерігається в зародкового (первинного) кореня та додаткових коренів. Поряд із цим є ряд ознак, що відрізняють певний тип кореня один від одного, а саме: особливості кутикули, наявність чи відсутність корневих волосків. Насиченість паренхімних клітин хлорофілоносними клітинами двох типів коренів — зародкового (первинного) кореня та ниткоподібних (стеблових) коренів — значно більша порівняно з додатковими коренями, які прикріплюють рослину до ґрунту, що є цілком логічним і характерним для водних рослин.

За нашими дослідженнями [5], ознаки, що відрізняють три типи коренів один від одного, виникли у процесі гідрофільної еволюції роду *Trapa* й обумовлені типом режиму водойм, у яких зростають ці рослини. Розміщення листків

у рослин роду *Trapa* чергове, прилистки, які попарно утворюються біля листків, шилоподібні; через два дні вони опадають. Біля поверхні води, на стеблі, яке ще не має плаваючої розетки листків, формуються лінійні, роздвоєні на верхівці вирости. Вище по стеблю вони змінюються на округлі. У вузлі розміщені попарно, як і прилистки, але з появою плаваючої розетки листків — відпадають (приблизно через 10 діб). Плаваючі листки ромбоподібні. Черешок утворює здуття, що підтримує розетку на поверхні води. Для плаваючих листків характерна анізофілія — різниця у розмірах листків в одному й тому ж вузлі, що дає змогу формувати листову мозаїку. Через 20 діб після формування плаваючої розетки на поверхні води відмічена поява першого бутона. Бутонізація триває три доби, а потім настає фаза квітування. *T. natans* відноситься до рослин вранішнього типу квітування. Квітки розкриваються о 8-й годині в сонячний день та о 9-тій — в похмурий. Тривалість квітування однієї квітки 5—7 годин, а всієї рослини — 3—5 місяців. Квітки у *T. natans* актиноморфні, з чотирма загостреними чашолисточками ($4,0 \pm 0,5$ мм), навпроти яких розміщуються чотири білих пелюстки, чотири тичинки, один простий, зрослий, шилоподібний гінецей. Діаметр квітки — $8,0 \pm 0,5$ мм. Зав'язь напівнижня, двогніздна. Біля основи чашечки є нектарник, який має форму чотирилопатевого кільця, розміщеного в центрі квітки навколо зав'язі. Секреторні клітини типові. Нектарник має велику кількість провідних пучків. Цукор у нектарнику утворюється від асиміляційних цукрів.

Формула квітки рослин *T. natans*: ♀♂ *Ca(4), Co 4, A4, G(2) —. Запилення квіток у рослин цього виду двох типів. Це пов'язано з особливістю середовища, хоча поряд із перехресним запиленням комахами (ентомофілія), на що вказують будова квітки та нектарники, можливе часте самозапилення і самозапліднення (автогамія). Через 12 днів після закінчення квітування ми могли чітко визначити факт запилення. У запилених квіток починає потовщуватися квітколоже, два протилежні чашолистки віддаляються і спрямовують верхівки догори, а два інші зближені донизу. В подальшому з них формуються роги (рис. 2).

Отже, у формуванні плоду, крім гінецею, бере участь квітколоже та чашолистки. Це вказує на те, що плід *Trapa* слід вважати не горіхом чи соковитою, нижньою кістянкою, як було зазначено в літературі [3, 7, 33], а, за нашими спостереженнями, несправжнім горіхом [32].

Висновки

1. Рослини роду *Trapa* в умовах захищеного та відкритого ґрунтів упродовж року проходять повний цикл онтогенезу з чотирма періодами, що включають 11 вікових станів. В умовах захищеного ґрунту він триває 8—10 місяців, а у відкритому — 7—8 місяців.

2. В умовах відкритого ґрунту прегенеративний період характеризується сповільненням процесів розвитку, а постгенеративний — прискоренням, що обумовлено температурним режимом. Формування нових популяцій пов'язано з підвищенням температури водою, особливо штучного походження

3. На основі гістоанатомічних досліджень кореневої системи і підводних ниткоподібних органів (стеблових коренів) уперше виявлено три основні типи коренів та ознаки, що відрізняють один тип від іншого.

4 У процесі досліджень встановлено, що плід *Trapa* слід вважати несправжнім горіхом.

1. *Абрамович Л.С.* Водяной орех в прудах Прикарпаття // Природа. — 1961. — № 6. — С. 113—114.
2. *Белоконь Г.С.* Водные растения открытых бассейнов Ботанического сада им. акад. А.В. Фомина // Охрана, изучение и обогащение растительного мира. — Киев, 1984. — Вып. 11. — С. 40—46.
3. *Васильев В.Н.* Сем. Водяные орехи — *Hydrocaryaceae* Raimann // Флора СССР. — М., 1949. — Т. 15. — С. 637—662.
4. *Васильев В.Н.* Водяной орех и перспективы его культуры в СССР. — М., 1960. — 100 с.
5. *Дідух А.Я., Мазур Т.П., Нужи́на Н.В.* Гістоанатомічні дослідження вегетативних підводних органів у рослин роду *Trapa* L. *ex situ* // Інтродукція рослин, збереження та збагачення біорізноманіття в ботанічних садах і дендропарках: мат.-ли. Міжнар. наук. конф. (Київ, 15—17 вересня 2010 р.). — К.: Фітосоціоцентр, 2010. — С. 467—470.
6. *Дубы́на Д.В., Гейны С., Гроудова З. и др.* Макрофиты — индикаторы изменений природной среды. — Киев: Наук. думка, 1993. — 433 с.
7. *Добро́чаєва Д.М.* Родина Водяногоріхові — *Hydrocaryaceae* Raimann // Флора УРСР. — К.: Вид-во АН УРСР, 1955. — Т. 7. — С. 445—454.
8. *Добро́чаєва Д.М.* Родина Водяногоріхові — *Hydrocaryaceae* // Визначник рослин України. — К.: Урожай, 1965. — С. 484—485.
9. *Жмуд Е.И.* Проблемы охраны водяного ореха плавающего (*Trapa natans* L.) в природном заповеднике «Дунайские плавни» // Проблемы ботаники и микологии на пороги третьего тысячелетия: мат.-ли. X з'їзду УБТ (Полтава, 22—23 трав. 1997 р.). — Київ — Полтава, 1997. — С. 195—196.
10. *Жукова Л.А.* Онтогенез и циклы воспроизведения растений // Журн. общ. биол. — 1983. — 44, № 3. — С. 361—374.
11. *Заугольникова Л.Б., Жукова Л.А., Комаров А.С., Смирнова О.В.* Ценопопуляции растений. — М.: Наука, 1988. — 184 с.
12. *Зеров К.К.* Формирование растительности и зарастание водохранилищ Днепроовского каскада. — Киев: Наук. думка, 1976. — 141 с.
13. *Зиман С.М., Мосякін С.Л., Булах О.В. та ін.* Глюстрований довідник з морфології квіткових рослин. — Ужгород: Медіум, 2004. — 156 с.
14. *Клі́мат Киє́ва* / під ред. В.М. Волощука та Н.Ф. Токар. — К.: Держкомгідромет України, 1995. — 80 с.
15. *Корелякова І.Л.* Водна рослинність русла і водойм додаткової системи верхньої течії Дніпра // Укр. ботан. журн. — 1963. — 20, № 2. — С. 80—87.
16. *Мазур Т.П., Дідух М.Я.* Водні та прибережно-водні рослини Ботанічного саду ім. акад. О.В. Фоміна // Вісн. Київ. ун-ту: Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. — 2004. — Вип. 7. — С. 36—38.
17. *Мазур Т.П., Дідух М.Я., Дідух А.Я.* Інтегральна оцінка успішності інтродукції родин *Alismataceae* Vent., *Nymphaeaceae* Salisb. та *Trapaceae* Dum. у Ботанічному саду ім. акад. О.В. Фоміна // Вісн. Полтав. держ. педагогіч. ун-ту ім. В.Г. Короленка. Сер. «Екологія. Біологічні науки». — 2006. — Вип. 5 (52). — С. 125—129.
18. *Матвеев В.И., Шилов М.П.* Опыт интродукции водяного ореха из Владимирской области в Саратовское водохранилище // Ботан. журн. — 1978. — 63, № 8. — С. 1218—1222.
19. *Методика* фенологических наблюдений в ботанических садах СССР // Бюлл. ботан. сада АН СССР. — 1979. — Вып. 113. — С. 3—8.

20. *Продромус* растительности Украины / Шеляг-Сосонко Ю.Р, Дидух Я.П., Дубына Д.В. и др. — Киев: Наук. думка, 1991. — 272 с.
21. *Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Геоботаника. Сер. 3. — Л., 1950. — Вып. 6. — С. 7—204.
22. *Русанов Ф.Н.* Метод родовых комплексов в интродукции растений и его дальнейшее развитие // Бюлл. Главн. ботан. сада АН СССР. — 1971. — Вып. 81. — С. 15—20.
23. *Савицкий А.Л., Афанасьев С.А., Зорина-Сахарова Е.Е.* Распространение водяного ореха *Trapa natans* L. s. l. в Украине и некоторые подходы к его охране и ограничению его численности // Наук. зап. Тернопіль. нац. ун-ту ім. Володимира Гнатюка. Сер. Біол. Спец. вип. «Гідроecологія». — 2005. — Вип. 3 (26). — С. 388—390.
24. *Серебряков И.Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. — М.: Сов. наука, 1952. — 391 с.
25. *Тахтаджян А.Л.* Флористические области Земли. — Л., 1978. — 247 с.
26. *Тахтаджян А.Л.* Система магнолиофитов. — Л.: Наука, 1987. — 439 с.
27. *Флеров А.Ф.* Систематика и ботаническая география рода *Trapa* L. // Изд-во Глав. ботан. сада. — М., 1925. — 24. — С. 13—45.
28. *Червона* книга України. Рослинний світ / Під ред. Я.П. Дідуха. — К.: Глобалконсалтинг, 2009. — 900 с.
29. *Чорна Г.А.* Перспективи інтродукції водяного горіха плаваючого (*Trapa natans* L. s. l.) в Україні // Інтродукція рослин. — 2002. — № 2. — С. 34—42.
30. *Apinis A.* Untersuchungen über die Ökologie der *Trapa* L. 2. Teil. Bedingungen der Keimung und Entwicklung der Pflanze // Acta Horti bot. Univ. Latv. — Riga, 1940. — 13, N 1—3. — S. 84—145.
31. *Bercu R.* Histoanatomy of the leaves of *Trapa natans* (Trapaceae) // Phytol. Balcan. — 2004. — 10, № 1. — P. 51—55.
32. *Braun-Blanquet J.* Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. — Wien; New York, 1964. — 865 S.
33. *Didukh A.Y.* Bioecological strategy of *Trapa* L. genus plants in Ukraine // Materials of the International Scientific Conference, devoted to the 75 anniversary of the Central Botanical Garden of Azerbaijan NAS. Biodiversity and plant introduction. — Baku, 2009. — II p. — P. 152—158.
34. *Jankovic M., Blazenčic Je.* Resultati morfoloških i anatomskih proučavanja karaktera i prave prirode koncastih (perastih i jednostavnih) submerznih organa raska (*Trapa* L.) kao i dinamike njihovi organogeneze. — Glasnik. Bot. Zavoda i baste Univers Belgradu. — 2. — S. 1—4.
35. *Korotkov K.O.* The USSR Vegetation Syntaxa Prodromus. — М., 1991. — 346 p.
36. *Meusel H., Jäger E., Rauschert S., Weinert H.* Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. — Jena, 1978. — Bd. 2. — 418 S.
37. *Piórecki J.* Kotewka — orzech wodny (*Trapa* L.) w Polsce // Biblioteka Przemyska. — Przemysł, 1980. — T. XIII. — 159 s.
38. *Takhtajan A.L.* Flowering plants. — Springer Science + Business Media B.V., 2009. — 2nd ed. — xlvii — 871 p.

Рекомендує до друку
Д.В. Дубина

Надійшла 10.02.2011 р.

А.Я. Дидух

Ботанический сад им. акад. А.В. Фомина УНЦ «Институт биологии»
Киевского национального университета имени Тараса Шевченко

ОСОБЕННОСТИ ОНТО-МОРФОГЕНЕЗА *TRAPA NATANS* L. (*TRAPACEAE*)

Приведены результаты исследования онто-морфогенеза *T. natans* L. в условиях защищенного и открытого грунтов. Растения на протяжении года проходят полный цикл онтогенеза, который включает 4 периода и 11 возрастных состояний. В условиях защищенного грунта

онтогенез длится 8—10 месяцев, а в условиях открытого — 7—8 месяцев. На основании проведенных гистоанатомических исследований корневой системы и подводных ниткообразных органов (стеблевых корней) впервые выделено три основные типы корней и признаки, отличающие их друг от друга. Установлено, что во время формирования плода, кроме гинецея, принимают участие еще цветоложе и чашелистики. Таким образом, плод является не орехом, как считали ранее, а ложным орехом.

Ключевые слова: *Trapa natans*, вид, распространение, интродукция, онтогенез, морфогенез, периоды, возрастное состояние.

A. Ya. Didukh

O.V. Fomin Botanical Garden, Institute of Biology of Taras Shevchenko Kiev National University

ONTO-MORPHOGENETIC PECULIARITIES OF *TRAPA NATANS* L. (*TRAPACEAE*)

Results of onto-morphogenesis studies of *Trapa natans* L. under conditions of greenhouses and open ground are provided. A full cycle of ontogenesis takes one year and includes 4 periods and 11 age stages. In greenhouses, ontogenesis lasts 8—10 months, in open ground — 7—8 months. Based on histoanatomical research of the root system and underwater string-like organs (stem roots), three major types of roots have been recognized for the first time. Distinctive characteristics of these types of roots have been revealed. It was established that besides gynoeceium, the receptacle and sepals are also involved in the fruit formation. The fruit therefore is not a nut, as it was previously assumed, and should be defined as a false nut.

Key words: *Trapa natans*, species, prevalence, introduction, ontogenesis, morphogenesis, periods, age condition.