

Adenium obesum (Forssk.) Roem. & Schult. (Apocynaceae): development of vegetative organs in the early stages of ontogenesis

Y.V. Aviekin^{1*}, M.M. Gaidarzhy²

¹Department of plant biology ERC Institute of Biology and Medicine,
Taras Shevchenko National University of Kyiv,
Akademika Hlushkova avenue, 2, 03127, Kyiv, Ukraine; E-mail: avekinyarik@gmail.com

²RL Introduction and Natural Phytodiversity, ERC Institute of Biology and Medicine,
Taras Shevchenko National University of Kyiv,

Symona Petliury str., 1, 01032, Kyiv, Ukraine; E-mail: gaidarzhy@ukr.net

Submitted 10.03.2017. Accepted 10.06.2017

The anatomical and morphological structure of vegetative organs *Adenium obesum* of different ages of the preregenerative period were investigated. It is known that plants of this type are included in the list of CITES, as their numbers in nature is constantly decreasing. The representatives of *Adenium obesum* is a popular ornamental plant, and characterized by broad medical and biological characteristics (antibacterial, anti-cancer, antiviral, antioxidant, etc.). The plants of this type belong to the succulents by thickening of the basal part of the stem. However, scientific information regarding the anatomical and morphological researches, characteristics and formation of thickened basal part of the stem is not enough known. As a result of investigations it was found, that after germination the hypocotyl part of plants constantly increase and thickens to form a thickened basal part of the stem. The thickening occurs of the cortical-medullary type. The upper part of the stem and general root significantly thickening only in border areas of the basal part. The periderm formation in the early stages of ontogenesis of *A. obesum* probably caused by adaptation to life in the arid climate conditions. It also became known that the representatives of this type are well developed the excretory tissue as non-articulate lactiferous vessels, which, our opinion, are synthesized most biologically active substances. Confirmed that succulent, woody plant *Adenium obesum* is caudiciform plant and in the growth process forming «caudex».

Key words: *Adenium obesum*, hypocotyl, succulents, seedlings, juvenile plants, immature plants, anatomical and morphological features

Adenium obesum (Forssk.) Roem. & Schult. (Apocynaceae): розвиток вегетативних органів на ранніх етапах онтогенезу

Я. Авекін^{1*}, М. Гайдаржи²

¹Кафедра біології рослин, ННЦ «Інститут біології та медицини» Київського Національного Університету
імені Тараса Шевченка,

просп. акад. Глушкова, 2, 03127, Київ, Україна, avekinyarik@gmail.com

²НДЛ «Інтродукованого та природного фіторізноманіття»

ННЦ «Інститут біології та медицини» Київського Національного Університету імені Тараса Шевченка,
вул. Симона Петлюри, 1, 01032, Київ, Україна, E-mail: gaidarzhy@ukr.net

Досліджено анатомо-морфологічну будову вегетативних органів *Adenium obesum* різних вікових станів прегенеративного періоду. Відомо, що рослини цього виду занесені до списку CITES, так як їх чисельність в природі

постійно зменшується. Представники *Adenium obesum* є популярними декоративними рослинами, а також характеризуються широкими медико-біологічними властивостями (антибактеріальними, антиканцерогенними, антивірусними, антиоксидантними і т.д.). Рослин цього виду відносять до сукулентів за рахунок базального потовщення стебла. При цьому, наукової інформації, щодо анатомо-морфологічних досліджень та особливостей формування потовщеної базальної частини стебла відомо недостатньо. В результаті досліджень було виявлено, що після проростання саме гіпокотиллярна частина рослин постійно збільшується і потовщується, утворюючи дуже потовщену базальну частину стебла. Потовщення відбувається за медулярно-кортикальним типом. Верхня частина стебла і головний корінь значно потовщуються лише в зонах межування з базальною частиною. Утворення перидерми на ранніх стадіях онтогенезу у *A. obesum* ймовірно обумовлене пристосуванням до життя в аридних умовах клімату. Також стало відомо, що у представників даного виду досить розвинені видільні тканини у вигляді нечленистих молочних судин в яких, на нашу думку, синтезується більшість біологічно активних речовин. Підтверджено, що сукулентна, деревна рослина *Adenium obesum* є каудексоподібною рослиною і в процесі росту утворює «каудекс».

Ключові слова: *Adenium obesum*, гіпокотиль, сукуленти, проростки, ювенільні рослини, іматурні рослини, анатомо-морфологічні особливості

Вступ

Рослини роду *Adenium* Roem. & Schult. відносяться до багаторічних сукулентних рослин, що належать до підродини *Aposynoideae* родини *Aposynaceae* (Endress et al., 2014). За сучасною класифікацією рід включає в себе п'ять видів з яких найбільш поширеним та варіативним є *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult. Рослини цього виду в місцях їх природного зростання є чагарниками та невеликими деревами, що ростуть в аридних та семіаридних умовах Південно-Східної Африки, окремі популяції зустрічаються від Сенегалу до Судану, Кенії та Аравійського півострову (Egglі, 2002; Rauh, 1979; Rowley, 1987, 1999). Подібно іншим представникам роду, у рослини *Adenium obesum* для виживання в умовах гострої нестачі води сформувалося ряд пристосувань, одне з яких утворення потовщеної нижньої частини пагона (Egglі, 2002; Gaidarzhі et al., 2015; Wickens, 1998). Всі види роду включені до списку СІТЕС, так як кількість цих рослин в природі поступово зменшується (Checklist, 2008). Більшість представників цього роду використовуються як декоративні, красиво квітучі рослини, а також знайшли перспективне застосування в медицині, фармакологічній, аграрній та в багатьох інших галузях промисловості (Cepleanu et al., 1994; Dipak et al., 2015; Rowley, 1979, 1999; Yamauchi et al., 1990; Vethaviyasar et al., 1982). В окремих літературних джерелах рослини роду *Adenium* відносять до групи каудексоподібних рослин (caudiciform plants), а потовщену нижню частину пагона називають «каудексом», який впродовж онтогенезу розростається більше 3 м у висоту і 1,5 м завширшки, що дає змогу цим рослинам запасати до трьохсот літрів води (Wickens et al., 2008; Rauh, 1979; Rowley, 1987, 1999). У вітчизняних літературних джерелах під терміном «каудекс» розуміють: «нижні, іноді здерев'янілі та вкорочені частини пагонів трав'янистих багаторічників разом зі стрижневою кореневою системою» (Artjushenko et al., 1962; Dudka, 1984). П.Ю. Жмильов із співавторами виділяють різні типи каудексів та додають, що укорочені ділянки пагонів мають бруньки відновлення, а формування каудексу характерно також для напівдеревних рослин. До того ж, вони вказують на те, що в зарубіжних літературних джерелах цей термін застосовується і для деревних рослин (Zhmylev et al., 2005). Як вказує З.Т. Артюшенко з співавторами термін «каудекс», як у вітчизняному, так і в зарубіжному науковому середовищі, використовується в дуже широкому сенсі, та іноді під ним розуміються зовсім різні утворення. Автори пропонують замінити термін «каудекс» на термін «стеблокорінь», який відповідає, на їх думку, морфологічним особливостям утворення цього органу (Artjushenko et al., 1962). В доступній нам літературі не було знайдено даних з анатомо-морфологічних досліджень представників роду *Adenium* Roem. & Schult. та *A. obesum* зокрема. З огляду на це ми припускаємо, що інформація щодо представників роду *Adenium* яка наведена вище базується на описах загального вигляду рослин різного віку та походження.

Беручи до уваги вищесказане метою нашого дослідження було вивчення анатомо-морфологічних особливостей *A. obesum* на прегенеративному періоді онтогенезу для виявлення чинників, що призводять до формування потовщеної нижньої частини пагона.

Матеріали та методи

Дослідження проводились на базі колекції сукулентних рослин Ботанічного саду ім. акад. О.В. Фоміна Київського національного університету імені Тараса Шевченка. В дослідках брали участь три групи рослин *A. obesum*, що відповідають етапам прегенеративного періоду: проростки, ювенільні та іматурні рослини. Для кожної дослідної групи вибірка складала по 30 екземплярів рослин *A. obesum* отриманих з насіння репродукції ботанічного саду.

Зразки фіксували в FAA, та заливали за загальною прийнятною методикою (Romejs, 1954). Зрізи робили за допомогою заморожуючого мікротому, забарвлювали сафраніном. Отримані препарати описували за загальною прийнятими методами (Artjushenko et al., 1962; Bondarcev, 1954; Vasilyev et al., 1978; Pausheva, 1988). Заміри об'єктів здійснювались за допомогою програми ImageJ (<https://imagej.net/>). Для статистичної обробки даних використовували програму Microsoft Excel та методику обчислення довірчого інтервалу. Для умовних позначень використовували міжнародну систему одиниць (SI).

Результати та їх обговорення

Проростки. За результатами досліджень було встановлено, що проростання насінин *A. obesum* відбувається на 3–4 день після посіву, а повне звільнення від насінних покривів та розкриття сім'ядоль відбувається на десятий день. Сім'ядолі округлої чи обернено-яйцеподібної форми, гіпостоматичні, темнувато-зеленого кольору та без виражених сукулентних ознак (рис. 1, табл. 1).

Гіпокотиль потовщений, циліндричної або веретеноподібної форми, зелено-бурого кольору. На поперечному зрізі середньої частини гіпокотіля спостерігається перидерма, яка складається з двох шарів циліндричних, горизонтально розміщених клітин фелеми з потовщеними стінками та більш тонкостінних сплюснутих, циліндричних клітин фелодерми, в протопласті яких присутні хлоропласти. Паренхіма кори значно потовщена порівняно з іншими тканинами, складається з 5–6 шарів великих тонкостінних ізодіаметричних клітин в протопластах яких знаходяться крохмальні гранули $0,05 \pm 0,01$ мкм в діаметрі. Варто відзначити, що виявлені гранули крохмалю будуть зустрічатись майже у всіх клітинах паренхіми кори та серцевини і у наступних досліджених представників *A. obesum*. В товщі клітин паренхіми кори, що прилягають до судинно-волокнистих пучків спостерігаються нечленисті молочні судини. Також в протопластах клітин паренхіми кори, які розташовані біля фелодерми, спостерігається наявність хлоропластів. Провідна система проростків *A. obesum* налічує від 14 до 16 судинно-волокнистих пучків відкритого колатерального типу. Пучки протопластоми менш розвинені, порівняно з протоксилемою, судини якої розміщуються в ряди по 4–5 штук. Прокамбій пучкового типу, але в деяких зонах спостерігаються його асоціації. Серцевина досить розвинена, складається з вакуолізованих великих тонкостінних ізодіаметричних клітин, що розміщуються в 12–16 шарів. В деяких клітинах серцевини також виявлені поодинокі молочні судини (рис. 1, табл. 2, 3).

Головний корінь на етапі проростку слабо розвинений, жовтуватого кольору без сформованих бічних корінців (рис. 1, табл. 1). На поперечному зрізі головного кореня спостерігається досить помітний шар епіблеми з поодинокими кореневими волосками $65,6 \pm 12,3$ мкм завдовжки. Екзодерма складається з одного шару кубічних, або циліндричних клітин з потовщеними стінками. Паренхіма кори кореня представлена 3–4 шарами ізодіаметричних, або циліндричних тонкостінних клітин серед яких спостерігаються поодинокі молочні судини. Шар ендодерми і перициклу майже не простежується. Центральний циліндр $54,7 \pm 18,9$ мкм в діаметрі. Чітко виражені судини первинної ксилеми, що розміщуються радіально приблизно по 6 судин над якими спостерігаються зони протопластоми (рис. 1, табл. 2, 3).

Таблиця 1. Морфометричні показники рослин *Adenium obesum* на різних етапах онтогенезу (l – довжина, b – ширина, s – товщина)

Table 1. Morphometric parameters of representatives *Adenium obesum* at the different stages of ontogenesis (l – length, b – width, s – thickness)

Органи	Проростки	Ювенільні рослини	Іматурні рослини	
Листки / сім'ядолі	l (мм)	$6,2 \pm 1,1$	$54,9 \pm 11,6$	$71,3 \pm 14,8$
	b (мм)	$4,5 \pm 0,8$	$18,7 \pm 3,5$	$26,3 \pm 7,1$
	s (мм)	$0,2 \pm 0,1$	$0,4 \pm 0,1$	$0,4 \pm 0,1$
Стебло	l (мм)	-	$42,7 \pm 12,9$	$106,4 \pm 23,1$
	d (мкм)	-	$2,7 \pm 0,4 - 6,8 \pm 0,6$	$4,1 \pm 0,5 - 10,3 \pm 1,6$
Гіпокотиль / БЧС*	l (мм)	$31,8 \pm 5,4$	$32,6 \pm 5,9$	$81,8 \pm 14,3$
	d (мм)	$5,5 \pm 1,7$	$13,7 \pm 3,1$	$38,6 \pm 9,5$
Головний корінь	l (мм)	$8,3 \pm 3,6$	$37,4 \pm 18,9$	$78,2 \pm 23,4$
	d (мм)	$0,8 \pm 0,4$	$3,3 \pm 1,4$	$9,8 \pm 2,9$

*БЧС – тут і надалі, базальна частина стебла

Ювенільні рослини. За два місяці вегетації проростки *A. obesum* досягають ювенільного стану: формується пагін на якому нараховується близько 8–10 вузлів з супротивним розташуванням листків. Кількість листків в одному листовому циклі від 4 до 5, вони гіпостоматичні без виражених сукулентних ознак, темно-зеленого кольору з адаксіальної сторони та молочно-зеленого кольору з абаксіальної сторони. Форма ювенільних листків клиновидна з суцільним краєм та перистим жилкуванням. Листкова серія характеризується поступовим збільшенням розміру листків від першого вузла до десятого (рис. 2, табл. 1).

Стебло у ювенільних представників *A. obesum* соковите, але діаметр його верхньої частини значно менший порівняно з базальною. Товщина стебла в зоні епікотіля плавно переходить в потовщену базальну частину стебла, що сформувалася з гіпокотіля. На поперечному зрізі верхньої частини стебла спостерігається перидерма, що складається з 3–4 шарів циліндричних клітин фелеми, сплюснутих в горизонтальному напрямку з потовщеними стінками, та фелодерми, клітини якої розміщуються в 2–3 шари, вони досить сплюснені в горизонтальному напрямку тонкостінні, циліндричної форми з присутніми хлоропластами. Паренхіма кори стебла у ювенільних представників *A. obesum* має

приблизно таку ж саму товщину як і у гіпокотиліях проростків та представлена тонкостінними ізодіаметричними клітинами, що розміщуються в 8–10 шарів в товщі яких розкидані молочні судини. Зовнішні шари клітин паренхіми кори разом з фелодермою виконують фотосинтетичну функцію за рахунок наявності в них хлоропластів. Також в деяких клітинах паренхіми кори, що прилягають до провідних тканин зустрічаються друзи оксалату кальцію $29,5 \pm 8,8$ мкм в діаметрі. Судинно-волокнисті пучки у ювенільних представників *A. obesum* витягуються в довжину за рахунок збільшення кількості судин протоксилеми, що розміщуються радіально в ряд, або групами по 7–8 штук. Зони протофлоєми збільшуються в незначній кількості порівняно з проростками. Товщина прокамбію майже вдвічі більша порівняно з тим, що спостерігався у гіпокотиліях проростків. Серцевина складається приблизно з 10–12 шарів з великих тонкостінних ізодіаметричних клітин в яких іноді зустрічаються друзи оксалату кальцію а також поодинокі молочні судини (рис. 2, табл. 1, 2, 3).

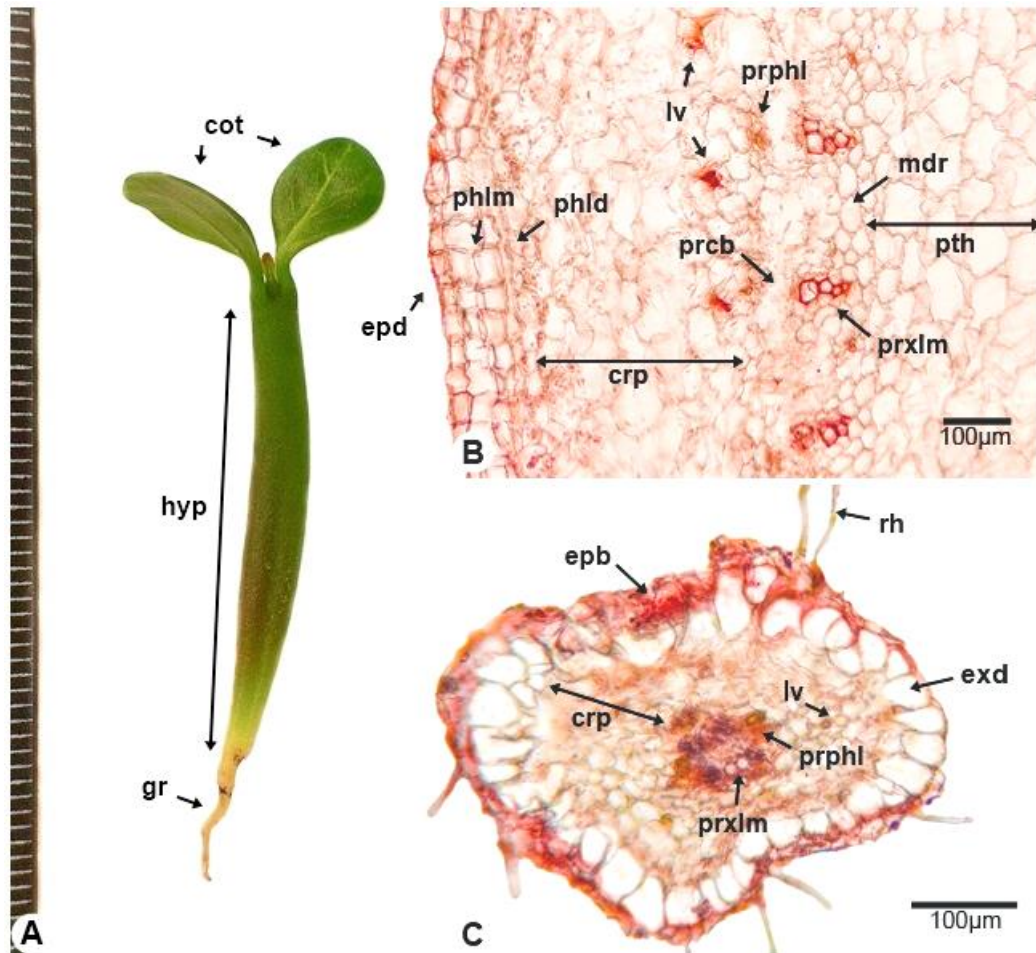


Рис. 1. Анатомо-морфологічна будова десятиденних проростків *Adenium obesum*. **A** – загальний вигляд проростку; **B** – поперечний зріз гіпокотиліа; **C** – поперечний зріз головного кореня; **cot** – сім'ядолі; **hyp** – гіпокотиль; **gr** – головний корінь; **epd** – епідерма; **phlm** – фелема; **phld** – фелодерма; **crp** – паренхіма кори; **lv** – молочні судини; **prcb** – прокамбій; **prphl** – протофлоєма; **prxlm** – протоксилема; **pth** – серцевина; **mdr** – серцевинний промінь; **epb** – епіблема; **exd** – екзодерма; **rh** – кореневі волоски

Fig. 1. Anatomical and morphological structure of ten days seedlings *Adenium obesum*: **A** – general appearance of seedling; **B** – cross section of hypocotyl; **C** – cross section of general root; **cot** – cotyledons; **hyp** – hypocotyl; **gr** – general root; **epd** – epidermis; **phlm** – phellem; **phld** – phelloderm; **crp** – cortex parenchyma; **lv** – lactiferous vessels; **prcb** – procambium; **prphl** – protophloem; **prxlm** – protoxylem; **pth** – pith; **mdr** – medullary ray; **epb** – epiblema; **exd** – exoderm; **rh** – root hairs

Базальна розширена зона стебла ювенільних рослин *A. obesum*, бочкоподібної форми, зеленого кольору. Її довжина порівняно з довжиною гіпокотиліа проростків майже не змінюється. В той час діаметр збільшується майже в три рази. Перидерма базальної частини стебла більш потовщена порівняно з іншою частиною, при цьому кількість шарів фелеми (3–4) та фелодерми (2–3) не змінюється. Потовщення відбувається за рахунок збільшення розміру клітин. Паренхіма кори більш розвинена і складається з 12–15 шарів ізодіаметричних тонкостінних клітин. Зовнішні шари клітин паренхіми кори несуть в собі хлоропласти, а в деяких клітинах внутрішніх шарів трапляються друзи оксалату кальцію $48,6 \pm 14,5$ мкм в діаметрі. Кількість і розмір судинно-волокнистих пучків в зоні гіпокотиліа подібна до такої в зоні стебла. За рахунок сильного розростання серцевинних променів збільшується лише відстань між ними. Над судинами протоксилеми спостерігається поява дещо більших в діаметрі та менш лігніфікованих судин. Це свідчить про появу камбію, який починає генерувати вторинну ксилему (далі в тексті просто ксилему) та флоєму. Також, з іншої сторони судин протоксилеми, спостерігається утворення пучків судин внутрішньої флоєми, що оточені клітинами серцевини, яка, порівняно з іншими тканинами, значно потовщується. При цьому збільшується не тільки кількість клітин

серцевини, а й їхній розмір. Як і в паренхімі кори так і в серцевині спостерігаються поодинокі молочні судини. Варто звернути увагу на те, що у більшості ювенільних рослин *A. obesum* розширена зона стебла приблизно на $\frac{1}{4}$ занурена у ґрунт та втрачає здатність до фотосинтезу, але в усьому іншому має аналогічний тип будови як і у її надземної частини (рис. 2, табл. 1, 2, 3).

Таблиця 2. Морфометричні показники тканин рослин *Adenium obesum* на різних етапах онтогенезу
Table 2. Morphometric parameters of tissues of representatives *Adenium obesum* at the different stages of ontogenesis

Органи	Тканини	Товщина (s) тканини (мкм)			
		Проростки	Ювенільні рослини	Іматурні рослини	
Стебло	Перидерма	Фелема	-	178,4±37,6	292,8±71,4
		Фелодерма	-	47,4±12,7	86,3±32,6
	Паренхіма кори	Склеренхіма	-	834,9±132,3	978,7±179,5
		Протофлоема	-	-	56,9±14,3
	Флоема	Протофлоема	-	38,9±13,2	-
		Флоема	-	-	98,4±27,1
		Прокамбій	-	-	-
		Камбій	-	21,7±6,4	87,5±12,3
		Протоксилема	-	86,9±14,8	98,7±17,5
		Ксилема	-	-	557,9±92,8
Серцевина	-	-	954,2±124,5	1192,1±182,3	
Гіпокотиль / БЧС*	Перидерма	Фелема	94,9±11,6	254,6±45,2	386,4±93,4
		Фелодерма	34,2±9,8	59,8±17,4	93,6±21,1
	Паренхіма кори	Склеренхіма	966,4±93,8	1692,9±284,5	3589,6±342,3
		Протофлоема	-	-	68,3±19,7
	Флоема	Протофлоема	32,4±9,3	42,4±14,5	-
		Флоема	-	-	127,1±51,8
	Прокамбій	Прокамбій	19,6±5,1	-	-
		Камбій	-	31,4±8,1	92,8±16,4
	Протоксилема	Протоксилема	87,8±18,7	106,5±19,4	124,1±28,9
		Ксилема	-	-	774,5±132,3
Серцевина	-	2168,9±198,7	4178,4±205,9	14372,3±891,7	
Головний корінь	Епіблема	Епіблема	35,8±13,2	37,4±13,5	38,7±14,2
		Екзодерма	50,8±28,4	-	-
	Перидерма	Фелема	-	158,3±43,3	236,2±108,4
		Фелодерма	-	102,6±32,9	214,4±52,3
	Паренхіма кори	Склеренхіма	68,9±15,6	74,8±19,4	42,1±8,7
		Протофлоема	-	-	63,8±27,1
	Флоема	Протофлоема	28,2±7,1	37,4±23,8	-
		Флоема	-	-	63,8±27,1
	Перицикл	Перицикл	10,2±1,3	-	-
		Камбій	-	12,6±0,8	29,2±12,5
Протоксилема	Протоксилема	31,6±8,4	95,6±28,9	117,1±31,6	
	Ксилема	-	-	1108,5±332,3	
Серцевина	-	-	154,2±35,7	203,9±61,8	

Коренева система ювенільних рослин *A. obesum* порівняно з проростками, значно розвивається та галузиться. Діаметр головного кореня в середньому збільшується більше ніж в три рази, довжина майже в п'ять разів. Поряд з головним коренем додатково розвиваються від 4 до 8 бічних корінців жовтуватого кольору. На поперечному зрізі середньої частини головного кореня спостерігається утворення перидерми. Епіблема, на якій знаходяться поодинокі кореневі волоски, втрачає свою придатність та разом з екзодермою починає злущуватись. Фелема чотиришарова, складається з циліндричних клітин з потовщеними лігніфікованими стінками. Фелодерма також складається з чотирьох шарів циліндричних клітин з більш тонкими стінками. Паренхіма кори кореня представлена округлими, або циліндричними тонкостінними клітинами, що морфологічно дуже схожі не клітини фелодерми. В товщі клітин паренхіми кори також знайдені молочні судини. Помітно розвивається центральний циліндр, особливо протоксилема, товщина якої збільшується приблизно в чотири рази порівняно з проростками. Менш помітно потовщується протофлоема. Подібно

до гіпокотилія у корінні ювенільних рослин *A. obesum* спостерігається поява камбію, що починає продукувати поодинокі судини ксилеми та флоему. В центрі кореня спостерігається утворення серцевини, що складається з ізодіаметричних тонкостінних паренхімних клітин (рис. 2, табл. 1, 2, 3).

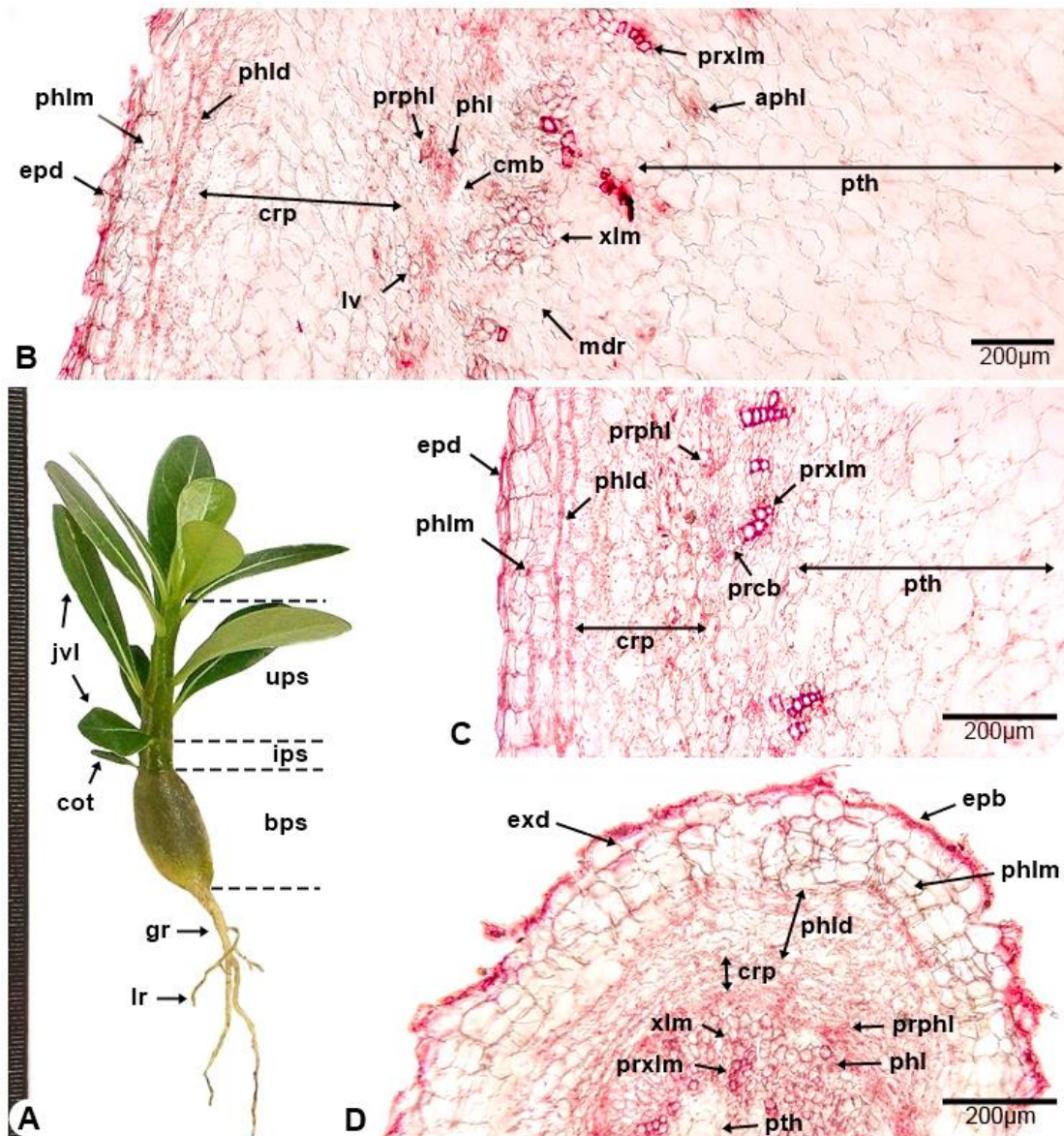


Рис. 2. Анатомо-морфологічна будова ювенільних рослин *Adenium obesum*. **A** – загальний вигляд рослини; **B** – поперечний зріз базальної частини стебла; **C** – поперечний зріз верхньої частини стебла; **D** – поперечний зріз головного кореня; **aps** – верхня частина стебла; **ips** – проміжна частина стебла (епікотиль); **bps** – базальна частина стебла (гіпокотиль); **cot** – сім'ядолі; **jvl** – ювенільні листки; **gr** – головний корінь; **lr** – бічні корені; **epd** – епідерма; **phlm** – фелема; **phld** – фелодерма; **crp** – паренхіма кори; **lv** – молочні судини; **prcb** – прокамбій; **cmb** – камбій; **prphl** – протофлоема; **phl** – флоема; **prxlm** – протоксилема; **xlm** – ксилема; **pth** – серцевина; **mdr** – серцевинний промінь; **epb** – епілема; **exd** – екзодерма; **rh** – кореневі волоски

Fig. 2. Anatomical and morphological structure of juvenile plants *Adenium obesum*. **A** – general appearance of plant; **B** – cross section of basal part of stem; **C** – cross section of upper part of stem; **D** – cross section of general root; **aps** – upper part of stem; **ips** – intermediate part of stem (epicotyl); **bps** – basal part of stem (hypocotyl); **cot** – cotyledons; **jvl** – juvenile leaves; **gr** – general root; **lr** – lateral root; **epd** – epidermis; **phlm** – phellem; **phld** – phelloderm; **crp** – cortex parenchyma; **lv** – lactiferous vessels; **prcb** – procambium; **cmb** – cambium; **prphl** – protophloem; **phl** – phloem; **aphl** – additional phloem; **prxlm** – protoxylem; **xlm** – xylem; **pth** – pith; **mdr** – medullary ray; **epb** – epiblema; **exd** – exoderm; **rh** – root hairs

Іматурні рослини. У віці одного року представники *A. obesum* мають всі морфологічні риси дорослих вегетативних рослин, відмінність полягає лише в значно менших розмірах. Порівняно з ювенільними рослинами *A. obesum* у іматурних представників формуються більші за розміром листки зворотньоїяцеподібної, усіченої форми. Дана форма листків притаманна дорослим рослинам цього виду. За іншими морфологічними ознаками листки іматурних рослин *A. obesum* не відрізняються від листків ювенільних представників (рис. 3, табл. 1).

Довжина **стебла** збільшується майже втричі, а його діаметр – приблизно в два рази порівняно з ювенільними рослинами. У іматурних представників *A. obesum* також спостерігається поступове потовщення соковитого стебла, яке в зоні межування з розширеною базальною частиною майже втричі більше ніж в його апікальній частині. Перидерма,

на поперечному зрізі верхньої частини стебла, значно потовщується, це, в більшій мірі, відбувається за рахунок фелеми яка складається більше ніж з 15 шарів циліндричних клітин з потовщеними стінками.

Таблиця 3. Морфометричні показники клітин рослин *Adenium obesum* на різних етапах онтоморфогенезу (l – довжина, b – ширина, d – діаметр)

Table 3. Morphometric parameters of cells of representatives *Adenium obesum* at the different stages of ontogenesis (l – length, b – width, d – diameter)

Органи	Тканини	Клітини	Проростки	Ювенільні	Іматурні	
Стебло	Епідерма	l (мкм)	-	49,2±5,4	-	
		b (мкм)	-	21,2±2,8	-	
	Перидерма	Фелема	l (мкм)	-	51,3±6,9	64,7±8,1
			b (мкм)	-	32,4±4,1	34,3±5,2
		Фелодерма	l (мкм)	-	47,5±8,7	48,1±5,9
			b (мкм)	-	21,6±3,4	23,3±3,8
		Паренхіма кори	d (мкм)	-	79,1±18,7	88,7±21,4
		Склеренхіма	d (мкм)	-	-	15,8±5,7
		Протофлоема	d (мкм)	-	5,4±0,8	-
		Флоема	d (мкм)	-	-	6,5±1,1
		Прокамбій	d (мкм)	-	3,2±1,7	-
		Камбій	l (мкм)	-	-	4,8±2,3
			b (мкм)	-	-	3,1±2,4
			Протоксилема	d (мкм)	-	15,6±2,1
		Ксилема	d (мкм)	-	-	24,3±4,1
		Серцевина	d (мкм)	-	87,4±16,2	102,3±53,7
		Молочні судини d (мкм)		-	47,5±6,1	51,9±8,2
		Епідерма	l (мкм)	41,8±2,8	65,2±7,2	-
	b (мкм)		21,7±3,4	24,5±2,3	-	
		Перидерма	Фелема	l (мкм)	48,5±4,1	69,7±6,8
b (мкм)				29,7±2,6	33,9±5,2	35,7±5,7
		Фелодерма	l (мкм)	34,2±1,8	36,5±2,1	49,9±6,8
			b (мкм)	19,4±1,5	21,8±3,8	25,7±4,9
	Паренхіма кори	d (мкм)	71,8±11,4	108,9±29,1	124,9±38,1	
	Склеренхіма	d (мкм)	-	-	17,4±7,9	
Гіпокотиль / БЧС*	Протофлоема	d (мкм)	4,9±0,9	-	-	
	Флоема	d (мкм)	-	8,7±1,6	12,9±2,3	
	Прокамбій	d (мкм)	4,3±0,7	-	-	
	Камбій	l (мкм)	-	6,4±1,2	9,7±3,9	
		b (мкм)	-	5,6±0,9	8,2±2,4	
		Протоксилема	d (мкм)	12,5±3,2	16,1±2,4	19,1±2,9
	Ксилема	d (мкм)	-	19,9±3,6	26,1±6,3	
	Серцевина	d (мкм)	82,8±19,1	144,1±52,7	169,8±61,6	
	Молочні судини d (мкм)		21,2±3,8	51,8±9,7	53,2±10,2	
	Екзодерма	l (мкм)	39,8±11,3	40,2±12,7	-	
b (мкм)		26,3±7,6	27,4±6,9	-		
	Перидерма	Фелема	l (мкм)	-	48,3±10,2	59,3±11,7
			b (мкм)	-	20,9±6,4	24,5±8,3
		Фелодерма	l (мкм)	-	34,8±7,6	52,7±9,6
			b (мкм)	-	15,2±4,3	38,2±6,1
Головний корінь	Паренхіма кори	l (мкм)	26,7±7,8	29,4±8,6	52,7±9,6	
		b (мкм)	18,2±6,3	20,4±6,8	38,2±6,1	
	Склеренхіма	b (мкм)	-	-	13,2±4,2	
	Протофлоема	d (мкм)	1,8±0,6	-	-	
	Флоема	d (мкм)	-	5,1±0,9	7,4±1,3	
	Перицикл	d (мкм)	1,3±0,4	-	-	
	Камбій	d (мкм)	-	4,6±1,4	5,8±1,9	
	Протоксилема	d (мкм)	6,5±1,7	10,1±2,8	12,7±3,1	
	Ксилема	d (мкм)	-	15,8±3,6	17,5±4,2	
	Серцевина	d (мкм)	-	41,3±12,1	67,4±12,8	
	Молочні судини d (мкм)		12,4±0,6	21,2±3,2	35,4±7,9	

Зовнішні шари відмерлих клітин фелеми починають злущуватись та розтріскуватись. Фелодерма також багат шарова, складається з дуже сплюснених циліндричних тонкостінних клітин в протопласті яких присутні хлоропласти. Паренхіма кори, що представлена тонкостінними ізодіаметричними клітинами, не зазнає особливих змін, її товщина майже не змінюється.

Як і в ювенільних представників клітини паренхіми кори, що прилягають до фелодерми, мають хлоропласти, а в деяких клітинах, що прилягають до провідних тканин спостерігаються друз оксалату кальцію. Поодинокі молочні судини, що пронизують всю товщу паренхіми кори, дещо збільшуються у діаметрі порівняно з ювенільними рослинами.

Помітно розвиваються провідні тканини, що обумовлено появою флоєми, яка утворює тонке майже суцільне кільце. Протофлоєма при цьому перетворюється у склеренхімну, що розміщуються безпосередньо над флоємою пучками по 4 ± 2 волокна які мають дуже потовщені стінки. Камбій представлений 2–3 шарами тонкостінних циліндричних клітин. Потовщений шар ксилеми, представлений суцільним кільцем, складається з тонкостінних, або частково лігніфікованих судин, що розміщуються тяжами по 15 ± 3 штук. Між тяжами судин ксилеми спостерігається поява тонкостінних ізодіаметричних паренхімних клітин $48,8 \pm 19,2$ мкм в діаметрі. Пучки протоксилеми і внутрішньої флоєми заглиблюються в товщу серцевини за рахунок розростання її клітин. Судини протоксилеми мають дуже лігніфіковані стінки і розміщуються радіально в ряд, або групами по 5 ± 2 штук. Біля пучків внутрішньої флоєми спостерігається утворення друз оксалату кальцію. Власне серцевина складається приблизно з 10–12 шарів великих тонкостінних ізодіаметричних клітин, в товщі якої наявні молочні судини ([рис. 2, табл. 1, 2, 3](#)).

Базальна частина стебла у іматурних рослин *A. obesum* збільшується майже втричі порівняно з ювенільними представниками. Перидерма має таку ж будову як і в іншій частині стебла, виключення складає лише фелема, товщина якої дещо більша за рахунок більшого розміру клітин. Більше ніж втричі, порівняно з ювенільними рослинами, потовщується паренхіма кори та серцевина. Збільшується не лише кількість клітин, а й їхній розмір.

В клітинах паренхіми кори, що безпосередньо прилягають до фелодерми, знаходяться хлоропласти, а в деяких клітинах, що прилягають до флоєми спостерігається наявність округлих друз оксалату кальцію $52,3 \pm 16,7$ мкм, що значно більші за розмірами ніж у проростків та ювенільних рослин. Провідні тканини базальної частини стебла мають аналогічну будову, що і в іншій його непотовщеній частині, помітно збільшується лише товщина ксилеми за рахунок збільшення розмірів паренхімних клітин. Також дещо збільшується діаметр молочних судин, що пронизують усю товщу стебла ([рис. 2, табл. 1, 2, 3](#)).

Коренева система у іматурних рослин помітно розвивається, а саме головний корінь, діаметр та довжина якого майже втричі більша ніж у ювенільних рослин. Збільшення товщини кореня, особливо частини, що межує з базальною частиною стебла, відбувається частково за типом формування коренеплоду редьки. Тобто потовщення відбувається за рахунок сильно паренхіматизованої ксилеми, але не з такою високою інтенсивністю. Флоєма потовщується в незначній кількості порівняно з ювенільними рослинами. Перидерма представлена багат шаровою фелемою, що складається з циліндричних клітин з потовщеними стінками, а також фелодермою тонкостінні клітини якої, на даному етапі онтоморфогенезу, майже неможливо відрізнити від клітин паренхіми кори. Серцевина кореня у іматурних рослин майже не змінюється так само як і розміри додаткових та бічних корінців порівняно з ювенільними рослинами ([рис. 2, табл. 1, 2, 3](#)).

Варто відзначити, що попередні наші дослідження анатомо–морфологічних особливостей насінин *A. obesum* в межах вивчення онтоморфогенезу сукулентних представників родин *Аросунасее* показали, що зародок у насінин даного виду має характерні особливості будови які не притаманні мезофітним представникам родини *Аросунасее*. Він веретеноподібної форми, заповнює більшу частину внутрішній об'єму насінини. Майже 80% його об'єму складає гіпокотиль. Отримані дані вказували на те, що утворення потовщеної гіпокотильної зони у проростків *A. obesum* починається ще в зародковому стані ([Aviekin, Gaidarzhly, 2015; Aviekin et al., 2016](#)).

Отже, узагальнюючи отримані дані, можна говорити, що починаючи з латентного періоду у представників *Adenium obesum*, спостерігається значне збільшення розмірів гіпокотिला порівняно з іншими органами. Після проростання гіпокотильна частина рослин даного виду постійно збільшується і потовщується формуючи досить розширену базальну частину стебла (БЧС) ювенільних рослин. Інша частина стебла та частина головного кореня значно потовщуються лише в зонах межування з БЧС. Потовщення як верхньої так і базальної частини стебла відбувається за медулярно–кортикальним типом, тобто за рахунок сильного розростання серцевини, а також частково за рахунок паренхіми кори. При цьому в БЧС, паренхіма кори та, особливо, серцевина розростаються набагато більше порівняно з іншими частинами стебла, формуючи тим самим певний резервуар для накопичення води та поживних речовин. У іматурних представників *A. obesum* наряду зі збільшенням серцевини та корою паренхіми починає розростатись деревина. Це відбувається в більшій мірі за рахунок тонкостінних паренхімних клітин. Особливо це помітно на зрізі потовщеного головного кореня, де більшу частину об'єму займає сильно паренхіматизована ксилема. В БЧС іматурних рослин *A. obesum*, спостерігається зміщення в глиб серцевини пучків судин протоксилеми та утворення біля них пучків внутрішньої флоєми, які на нашу думку виконують декілька функцій: транспортування води та поживних речовин до більш глибоких шарів серцевини і механічну функцію, утримання великої маси тонкостінних клітин серцевини. Аналогічну функцію виконують і виявлені волокна склеренхіми.

Утворення видільних тканин у вигляді нечленистих молочних судин вже на етапі проростання, вказує на те, що за рахунок синтезу метаболітів (терпенів, глікозидів та алкалоїдів), представники *A. obesum* є умовно отруйними рослинами і таким чином захищають себе від поїдання ([Rowley, 1987, 1999](#)). Ми припускаємо, що саме в молочних судинах синтезується більшість біологічно–активних речовин. І як показують останні дослідження, вони володіють

антибактеріальними, антивірусними, антиканцерогенними, антиоксидантними, пестицидними та ще багатьма корисними властивостями, що робить рослин даного виду дуже перспективними об'єктами в галузі медицини, ветеринарії, агрономії та аллопатії (Cepleanu et al., 1994; Dipak et al., 2015; Yamauchi et al., 1990; Vethaviasar et al., 1982). При цьому саме в базальній розширеній частині стебла *A. obesum* сконцентрована більшість корисних біологічно-активних речовин (Dipak et al., 2015).

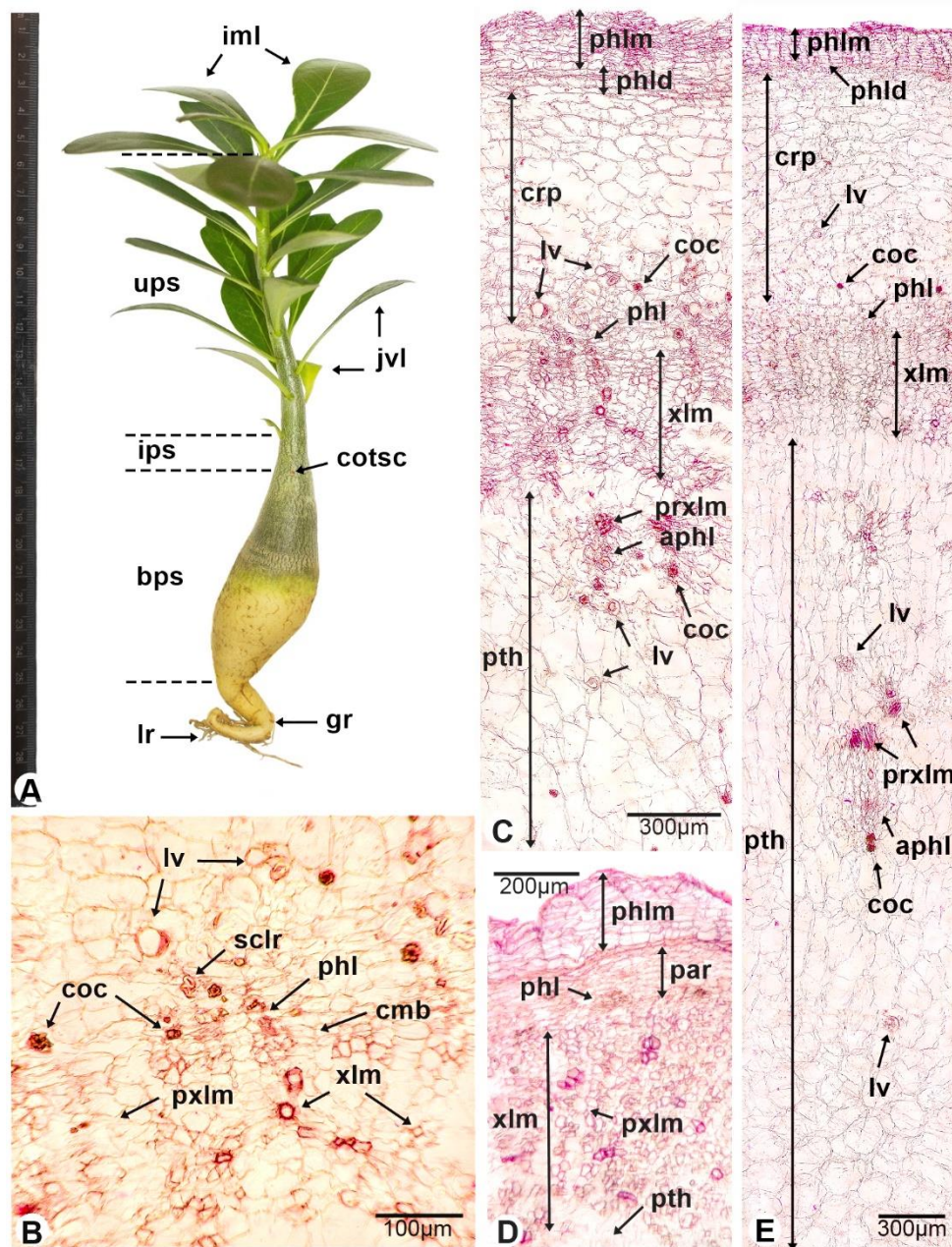


Рис. 3. Анатомо-морфологічна будова іматурних рослин *Adenium obesum*: **A** – загальний вигляд рослини; **B, C** – поперечний зріз верхньої частини стебла; **D** – поперечний зріз головного кореня; **E** – поперечний зріз базальної частини стебла; **aps** – верхня частина стебла; **ips** – проміжна частина стебла (епікотиль); **bps** – базальна частина стебла (гіпокотиль); **cotsc** – рубець сім'ядолі; **jvl** – ювенільні листки; **iml** – іматурні листки; **gr** – головний корінь; **lr** – бічні корені; **epd** – епідерма; **phlm** – фелема; **phld** – фелодерма; **par** – паренхіма; **crp** – паренхіма кори; **lv** – молочні судини; **cmb** – камбій; **sclr** – склеренхіма; **coc** – друзи оксалату кальцію; **phl** – флоема; **aphl** – додаткова флоема; **prxlm** – протоксилема; **xlm** – ксилема; **pxlm** – паренхіма ксилеми; **pth** – серцевина; **mdr** – серцевинний промінь

Fig. 3. Anatomical and morphological structure of immature plants *Adenium obesum*. **A** – general appearance of plant; **B, C** – cross section of upper part of stem; **D** – cross section of general root; **E** – cross section of basal part of stem; **aps** – upper part of stem; **ips** – intermediate part of stem (epicotyl); **bps** – basal part of stem (hypocotyl); **cotsc** – cotyledons scar; **jvl** – juvenile leaves; **iml** – immature leaves; **gr** – general root; **lr** – lateral root; **phlm** – phellem; **phld** – phelloderm; **par** – parenchyma; **crp** – cortex parenchyma; **lv** – lactiferous vessels; **cmb** – cambium; **sclr** – sclerenchyma; **coc** – Caox crystals; **phl** – phloem; **aphl** – additional phloem; **prxlm** – protoxylem; **xlm** – xylem; **pxlm** – xylem parenchyma; **pth** – pith; **mdr** – medullary ray

Розвиток перидерми на ранніх стадіях онтогенезу у *A. obesum* ймовірно обумовлене пристосуванням до життя в аридних умовах клімату, так як відомо, що утворення товстого шару фелеми (корку) в першу чергу слугує захистом від швидкої втрати води (Vasilyev et al., 1978). Присутність хлоропластів в клітинах фелодерми та частково в клітинах

зовнішніх шарів паренхіми кори дає змогу фотосинтезувати усій надземній частині пагона. Це пов'язано з тим, що *A. obesum*, а також представники спорідненого роду *Pachypodium* Lindl., в місцях їх природного поширення, протягом більшої частини року втрачають листки, які, в свою чергу, не характеризуються сукулентними властивостями та ефективними захисними механізмами, що зменшують рівень транспірації (El-Kashef et al., 2015a; 2015b).

З цього випливає, що на відміну від більшості мезофітних представників родини *Apocynaceae*, у яких гіпокотиль не розвивається, у *A. obesum* він формує розширену БЧС, що постійно збільшується, виконуючи тим самим панівну водозапасаючу функцію. Утворення потовщеного головного кореня у іматурних представників *A. obesum* за рахунок паренхіматизованої ксилеми схоже за типом формування коренеплоду редьки, а розростання БЧС морфологічно подібне до формування коренеплоду столового буряка. Різниця полягає лише в тому, що на відміну від вищеперерахованих коренеплодів *A. obesum* є багаторічною деревною рослиною, а формування схожих анатомо-морфологічних ознак на нашу думку є проявом конвергентної еволюції.

Тому ми вважаємо, що потовщення базальної частини стебла та частково головного кореня у іматурних представників *A. obesum* за анатомо-морфологічними показниками відповідає поняттю «каудекс», або запропонований авторами (Artjushenko et al., 1962) термін «стеблокорінь». Різниця полягає в тому, що у формуванні каудексу чи стеблокореня трав'янистих рослин основну роль відіграє головний стрижневий корінь та укорочене, потовщене стебло, що частково відмирає, а гіпокотиль представлений невеликою проміжною зоною між ними. У випадку з *A. obesum* саме з гіпокотіля формується розширена базальна частина стебла, або каудекс, а головний корінь та інша частина стебла потовщуються значно менше. При цьому менш потовщена частина стебла у *A. obesum* не відмирає і розвивається протягом всього життя рослини. Наявність у цих рослин бруньок відновлення не було метою нашого дослідження, але наші попередні спостереження показали їх присутність на базальній частині стебла у сіянців *A. obesum*.

Висновки

Отже вивчення анатомо-морфологічної будови вегетативних органів сукулентних представників *Adenium obesum* показало, що при настанні іматурного етапу розвитку рослини мають всі ознаки каудексоподібної рослини. Встановлено, що каудекс представлений дуже розширеною базальною частиною стебла, що утворилася з гіпокотіля, а також частково потовщеним стрижневим коренем, що розширюється за рахунок паренхіматизованої ксилеми. Базальна частина стебла значно розширюється за медулярно-кортикальним типом і займає більшу частину об'єму каудексу.

Список використаних джерел

- Aviekin, Y., Gaidarzhly, M. (2015). Zhyttyezdatanist nasynyn dvox predstavnykiv rodyny *Apocynaceae*. Modern Phytomorphology, 8, 101–105 (in Ukrainian).
- Aviekin, Y., Nuzhyna, N., Gaidarzhly, M. (2016). Struktura nasynyn sukulentnykh predstavnykiv rodyny *Apocynaceae*. Visnyk Xarkivskogo nacionalnogo universytetu imeni V.N. Karazina. Seriya: biologiya, 26, 16–28 (in Ukrainian).
- Artjushenko, Z.T., Kirpichnikov, M.E., Fedorov, A.A. (1962). Atlas po opisatel'noj morfologii vysshih rastenij. Stebel' i koren'. Moscow–Leningrad: USSR Academy of Science Press (in Russian).
- Bondarcev, A.S. (1954). Shkala cvetov. Posobie dlja biologov pri nauchnyh i nauchno-prikladnyh issledovanijah. Moscow–Leningrad: USSR Academy of Science Press (in Russian).
- Cepleanu, F., Hamburger, M.O., Sordat, B., Msonthi, J.D., Gupta, M.P., Saadou, M. & Hostettmamm, K. (1994). Screening of tropical medicinal plants for molluscicidal, larvicidal, fungicidal and cytotoxic activities. International Journal of Pharmacognosy, 32, 294–307.
- Checklist of Cites species (2008). UNEP world conservation Monitoring Centre. Cites Secretariat. Geneva.
- Court, D. (2000). Succulent Flora of Southern Africa. Revised edition. U.S.A.–Netherlands: A.A. Balkema, Rotterdam & Brookfield.
- Dipak, P., Karabi, B., Sankar Narayan, S. (2015) Biological Activities of *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult.: A Concise Review. Malaya Journal of Biosciences, 2 (4), 214–221
- Dudka, I.A. (1984). Slovar' botanicheskikh terminov. Pod obshh. red. I.A. Dudki. Kiev: Naukova Dumka (in Russian).
- Eggl, U. (2002). Illustrated handbook of succulent plants: Dicotyledons. Berlin: Springer.
- El-Kashef, Dina F., Hamed, Ashraf N.E., Khalil, Hany E., Kamel, Mohamed S. (2015a). Morphological and anatomical studies of the stem of *Pachypodium lamerei* Drake, family *Apocynaceae*, cultivated in Egypt. Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry, 3 (5), 25–31.
- El-Kashef, Dina F., Hamed, Ashraf N.E., Khalil, Hany E., Kamel, Mohamed S. (2015b). Botanical studies of the leaf of *Pachypodium lamerei* Drake, family *Apocynaceae*, cultivated in Egypt. Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry, 3 (5), 40–45.
- Endress, M.E, Liede-Schumann, S., Meve, U. (2014). An updated classification for *Apocynaceae*. Phytotaxa, 159 (3), 175–194. <http://dx.doi:10.11646/phytotaxa.159.3.2>.
- Gajdarzhly, M.M., Baglaj, K.M., Kalashnyk, S.O. (2015). Kaudeksni sukulentni roslyny v kolekciji Botanichnogo sadu. Visnyk Kyivskogo nacionalnogo universytetu imeni Tarasa Shevchenka. Introdukciya ta zberezheniya roslynogo riznomanittya, 1 (33), 11–14 (in Ukrainian).
- Gibson, Arthur C. (1996). Structure–Function Relations of Warm Desert Plants. Berlin: Springer–Verlag.
- Pausheva, Z.P. (1988). Praktikum po citologii rastenij. Moscow: Agropromizdat (in Russian).
- Romejs, B. (1954). Mikroskopicheskaia tehnika. Moscow: Inostrannaja literature (in Russian).

-
- Rauh, W. (1979). Die grossartige welt der sukkulenten. Berlin–Hamburg: Verlag Paul Parey (in Deutsch).
- Rowley, G. (1987). Caudiciform and Pachycaul Succulents: Pachycauls, Bottle-, Barrel-And Elephant-Trees and Their Kin: A Collector's Miscellany. U.S.A.: Strawberry Press.
- Rowley, G. (1999). *Pachypodium* & *Adenium*. Cactus File, 5, 1–79.
- Yamauchi, T., Abe, F (1990). Cardiacglycosides and pregnanes from *Adenium obesum* (studies on the constituents of *Adenium*. I). Chemical and Pharmaceutical Bulletin, 38 (3), 669–672.
- Vasilyev, A.E., Voronin, N.S., Elenevskij, A.G., Serebrjakova, T.I. (1978). Botanika. Anatomija i morfologija rastenij. Moscow: Prosveshhenie (in Russian).
- Vethaviasar, N., John, D. (1982). 16-anhydro-3-acetyl-gitoxigenin in *Adenium obesum*. Planta Medica, 44, 123–124.
- Wickens, Gerald E. (1998). Ecophysiology of Economic Plants in Arid and Semi-Arid lands. Berlin: Springer-Verlag.
- Wickens, Gerald E, Lowe, Pat. (2008). The Baobabs: Pachycauls of Africa, Madagascar and Australia. Luxembourg: Springer Science, Business Media B.V.
- Zhmylev, P.Ju., Alekseev, Ju.E., Karpuhina, E.A., Balandin, S.A. (2005). Biomorfologija rastenij: illjustrirovannyj slovar'. Uchebnoe posobie. Moscow (in Russian).
-

Citation:

Aviekin, Y.V., Gaidarzhly, M.M. (2017). *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult. (Apocynaceae): development of vegetative organs in the early stages of ontogenesis. *Ukrainian Journal of Ecology*, 7(2), 173–183.



This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0. License
