

УДК 582.57:581.52.534:577.95+631.525+59(089)/477.20/

**СОМАТИЧНІ ЗМІНИ У СУКУЛЕНТНИХ РОСЛИН РОДИНИ
ASPHODELACEAE JUSS. В ОНТОГЕНЕЗІ ТА ФІЛОГЕНЕЗІ**

М. Гайдаржи

*Київський національний університет імені Тараса Шевченка
вул.Комінтерну,1, Київ 01032, Україна
e-mail: fominbg@bigmir.net*

Вивчено і проаналізовано зміну форм росту сукулентних рослин родини *Asphodelaceae* Juss. (*Aloe* L., *Gasteria* Duv., *Haworthia* Duv.) з колекції Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна Київського національного університету імені Тараса Шевченка в онтогенезі. Зроблено припущення щодо змін форм росту в філогенезі. Всього виділено 13 форм росту, чотири з яких характерні для всіх трьох родів, а 9 – тільки для роду алое. Виявлено, що форми росту в онтогенезі утворюються в два–чотири етапи.

Ключові слова: *Asphodelaceae*, *Aloe*, *Gasteria*, *Haworthia*, сукуленти, форма росту, онтогенез, філогенез.

Онтогенез, або індивідуальний розвиток, - складний процес життєдіяльності рослин, який охоплює фізіологію і морфогенез системи, зміну її під впливом зовнішнього середовища, ріст і розвиток самої системи та відтворення нею нових систем. Особливості онтогенезу вивчають переважно працівники ботанічних садів, адже саме колекції рослин дають змогу дослідити всі фази і стадії онтогенезу й виконати порівняння в межах таксонів різного рангу.

Соматична еволюція рослин пов'язана з зовнішніми умовами, в яких існують рослини, а також з конкуренцією між рослинами. Зміна умов існування зумовлює і зміну форм росту тієї чи іншої групи рослин. Аридизовані умови, у яких розпочалася еволюція покритонасінних, сприяли зменшенню лінійних розмірів рослин, інтенсифікації процесу змін, скороченню ювенільного й іматурного періодів росту, появи рослин з вегетативно рухомими частинами, малорічників тощо. Головною особливістю цього явища є те, що воно може відбуватися тільки в одному напрямі. Тобто для кожного виду рослин характерна своя одна, рідше дві, форми росту, і вони тісно пов'язані з соматичною еволюцією споріднених таксонів. Дослідження форм росту в межах роду, родини дає змогу опанувати спрямованість розвитку певної групи рослин і за допомогою інших методів побудувати філогенетичні ряди таксонів різних рангів. Для класу однодольних рослин первинною формою росту є невисоке дерево з верхівковою розеткою листків і товстим колоноподібним стовбуром, подібне до цикадових. Це підтверджено багатьма анатомо-морфологічними та еколого-географічними даними [8]. Для рослин цього класу характерно декілька напрямів еволюції життєвих форм, у тому числі ксерофітний. У цьому разі для рослин триби *Alooeae* родини *Asphodelaceae* передбачено тільки один ряд трансфор-

мації життєвих форм: від пахікуального дерева до напівпідземної поодинокі розетки з нечисленними листками [7].

Спостереження за рослинами цієї триби, виконані в умовах оранжерей, засвідчили, що ріст та розвиток більшості з них не вкладається в наведену схему. Тому нашою метою було вивчення форм росту рослин родів *Aloe* L., *Gasteria* Duv., *Haworthia* Duv., їхніх змін у процесі онтогенезу та виявлення шляхів трансформації життєвих форм у філогенезі в межах родів триби *Aloeeae*.

Сукулентні рослини родини асфodelових поширені в Південній, Південно-Східній Африці та на о. Мадагаскарі. Це листові багаторічники, частіше з розетковим розміщенням листків. Для них характерні брактеозні, політелічні, відкриті, двостатеві суцвіття. Квітки рослин усіх трьох родів подібні. Вони дициклічні, здебільшого зигоморфні, неповні, двостатеві. Рослини добре відомі як декоративні й лікарські. У колекції Ботанічного саду представлені рослини родини асфodelових з 7 родів і майже 180 видів, різновидів, міжвидових і міжродових гібридів [2]. Рід алое тут налічує 78, гавортія – 65, гастерія – 22 види і різновиди. В генеративну стадію ввійшло майже 120 таксонів рослин, що становить близько 75% колекції. Комплектовано колекцію з урахуванням внутрішньородової систематики перерахованих родів на секції і ряди. Представлено 7 з 11 секцій роду алое [9] і 13 з 20 секцій роду гавортія [9].

Біоморфологічна класифікація життєвих форм рослин, розроблена в ГБС РАН, дає змогу схарактеризувати рослини за трьома головними ознаками: спосіб галузнення (моно-, ди-, плейогазіальне); напрямок наростання осі (орто-, гетеро-, плагіотропне); характером розташування листків (рівномірно облистнене стебло, розетка тощо) і може слугувати доповненням або головною характеристикою форми росту будь-якої рослини [6].

Рослини родини асфodelових належать до підкласу розеткових дерев, які можуть розгалужуватися, і мають сукулентні листки; класу розеткових чагарників з вкороченими пагонами і сукулентними листками; а також до класу розеткових чагарників та трав'янистих полікарпиків з сукулентними листками [5]. За Раункієром [1], сукулентні асфodelові характеризують як хамефіти (*A. ferox*, *A. bainesii*), фанерофіти (*A. mudenensis*, *G. trigona*, *H. reinwardtii*) та гемікриптофіти (*A. bellatula*, *G. armstrongii*, *H. cymbiformis*, *H. springbokvlakensis*). Однак цю характеристику ми вважаємо неповною. Попереднє дослідження, виконане за біоморфологічною класифікацією, засвідчило, що всі види алое колекції мають 13 форм росту, а гастерії і гавортії – по 4 [3,4].

Біоморфологічні типи росту рослин родини асфodelових з колекції Ботанічного саду

| Група | Перелік видів | Визначена біоморфологічна форма росту |
|-------|---|---|
| Перша | <i>Aloe africana</i> Mill., <i>A. alooides</i> (Bolus) van Druten, <i>A. broomii</i> Schoenl., <i>A. ferox</i> Mill., <i>A. khamiensis</i> Pillans, <i>A. littoralis</i> Bak., <i>A. lutescens</i> Groenew., <i>A. marlothii</i> Bgr., <i>A. pretoriensis</i> Pole Evans, <i>A. reitsii</i> Reyn., <i>A. ruspoliana</i> Bak., <i>A. speciosa</i> Hort., <i>A. thraskii</i> Bak., <i>A. vaombe</i> Decorse et Poisson. | Моногазіальні ортотропні деревоподібні рослини з верхівковою розеткою листків |
| Друга | <i>Aloe runcinata</i> Bgr., <i>A. striata</i> Haw. | Моногазіальні плагіотропні розеткові рослини з верхівковою розеткою листків |

Продовження таблиці

| | | |
|----------|--|--|
| Третя | <i>Aloe dichotoma</i> L.f., <i>A. plicatilis</i> (L.) Mill. | Дихазальні деревоподібні ортотропні рослини з верхівковою розеткою листків |
| Четверта | <i>Aloe elegans</i> Tod., <i>A. cryptopoda</i> Bak., <i>A. wickensii</i> Pole Evans, <i>A. secundiflora</i> Engl., <i>A. thorncroftii</i> Pole Evans, <i>Gasteria armstrongii</i> Schoenl., <i>G. huttonii</i> N. E. Br., <i>G. lutzii</i> v. Poelln., <i>G. maculata</i> Bak. | Монохазальні ортотропні рослини з прикореневою розеткою листків |
| П'ята | <i>Aloe arborescens</i> Mill., <i>A. abissinica</i> Lam., <i>A. pluridens</i> Haw., <i>A. x spinosissima</i> Hort., <i>A. glauca</i> Mill., <i>A. boiteaui</i> Guill., <i>G. trigona</i> Haw. | Плейомонохазальні ортотропні рослини, які галузяться в основі, з верхівковою розеткою листків |
| Шоста | <i>Aloe andongensis</i> Bak., <i>A. cameronii</i> Hemsl., <i>A. camperi</i> Schweinf., <i>A. ciliaris</i> Haw., <i>A. distans</i> Haw., <i>A. dawei</i> Bgr., <i>A. x delaetii</i> Radl., <i>A. isaloensis</i> Perr A. <i>harlana</i> Reyn., <i>A. mitriformis</i> Mill., <i>A. squarrosa</i> Bak. ex Balf., <i>Haworthia coarctata</i> (Salm) Haw., <i>H. eilyae</i> v. Poelln., <i>H. herrei</i> v. <i>depauperata</i> v. Poelln., <i>H. reinwardtii</i> (SD) Haw., <i>H. resendeana</i> v. Poelln., <i>H. revendettii</i> Uitew., <i>H. tortuosa</i> Haw., <i>H. viscosa</i> (L.) Haw. | Плейомонохазальні плагіотропні рослини, які галузяться в основі, з рівномірно облісненим стеблом |
| Сьома | <i>Aloe aristata</i> Haw., <i>A. bellatula</i> Reyn., <i>A. davyiana</i> Schoenl., <i>A. dyeri</i> Schoenl., <i>A. grandidentata</i> SD., <i>A. macrocarpa</i> Tod., <i>A. parvula</i> Bgr., <i>A. x paxi</i> N. Terr., <i>A. saponaria</i> Haw., <i>A. simii</i> Pole Evans, <i>A. zebrina</i> Bak., <i>Haworthia tessellata</i> (Salm) Haw. | Плейомонохазальні гетеротропні (підземнокореневищні) рослини з прикореневою розеткою листків |
| Восьма | <i>Aloe lettyae</i> Reyn., <i>A. mudenensis</i> Reyn., <i>A. longibracteata</i> Pole Evans, <i>A. steudneri</i> Schweinf. | Плейомонохазальні гетеротропні (підземнокореневищні) рослини з верхівковою розеткою листків |
| Дев'ята | <i>Aloe barbadensis</i> Mill., <i>A. obscura</i> Mill., <i>Gasteria poellnitziana</i> Jacobs. | Плейомонохазальні плагіотропні рослини, розгалужені в основі, з верхівковою розеткою листків |
| Десята | <i>Aloe brevifolia</i> Mill., <i>A. humilis</i> (L.) Mill., <i>A. haworthioides</i> Bak., <i>A. jucunda</i> Reyn., <i>A. pruinosa</i> Reyn., <i>A. rauhii</i> Reyn., <i>Haworthia angustifolia</i> Haw., <i>H. attenuata</i> Haw., <i>H. batesiana</i> Uitew., <i>H. bolusii</i> Bak., <i>H. comptoniana</i> G. G. Smith, <i>H. cymbiformis</i> (Haw.) Duv., <i>H. cuspidata</i> Haw., <i>H. emelyae</i> v. Poelln., <i>H. guttata</i> Uitew., <i>H. incurvula</i> v. Poelln., <i>H. heidelbergensis</i> G. G. Smith, <i>H. herbacea</i> (Mill.) Stearn, <i>H. limifolia</i> Marl., <i>H. parksiana</i> v. Poelln., <i>H. pearsonii</i> C. H. Wright, <i>H. pygmaea</i> v. Poelln., <i>H. planifolia</i> Haw., <i>H. retusa</i> (L.) Haw., | Плейомонохазальні ортотропні рослини, які галузяться в основі, з прикореневою розеткою листків |

Закінчення таблиці

| | | |
|-----------------|---|---|
| | <i>H. ryderiana</i> v. Poelln., <i>H. tenera</i> v. Poelln., <i>H. truncata</i> Schoenl., <i>H. vittata</i> Bak., <i>Gasteria armstrongii</i> Schoenl., <i>G. bicolor</i> Haw., <i>G. brevifolia</i> Haw., <i>G. carinata</i> (Mill.) Haw., <i>G. conspurcata</i> (Salm) Haw., <i>G. disticha</i> (L.) Haw., <i>G. ernestii-ruchii</i> Dtr., <i>G. obtusifolia</i> (Salm) Haw., <i>G. pseudonigricans</i> (Salm) Haw., <i>G. x repens</i> Haw., <i>G. sulcata</i> (Salm) Haw., <i>G. transvaalensis</i> hort. de Smet ex Bak., <i>G. verrucosa</i> (Nill.) Duv. | |
| Оди- надцята | <i>Aloe variegata</i> L. | Плейомонохазіальні гетеротропні (підземнокореневищні) рослини з рівномірно облісненим стеблом |
| Два- надцята | <i>Aloe jacksonii</i> Reyn. | Плейохазіальні плагіотропні росли- ни, які галузяться в основі, з рівно- мірно облісненим стеблом |
| Три- надцята | <i>Aloe bakeri</i> Scott Elliot, <i>A. descoingsii</i> Reyn., <i>H. glabrata</i> (Salm) Bak., <i>H. fasciata</i> (Willd.) Haw., <i>G. liliputana</i> v. Poelln. | Плейомонохазіальні ортотропні ро- слини, які галузяться в основі, з рів- номірно облісненим стеблом |

З них 9 характерні тільки для рослин роду алое, а 4 - для всіх трьох родів (див. таблицю). За способом галузження це переважно плейомонохазіальні рослини, менше – монохазіальні і в окремих випадках ди– або плейохазіальні. За напрямленістю наростання осі більшість форм росту ортотропна (шість груп), менше плагіотропна (чотири групи) і гетеротропна (три групи). Багато рослин належить до груп з розетковим розташуванням листків. Зазначимо, що для всіх досліджених видів роду гавортія і для більшості видів гастерія характерний плейомонохазіальний спосіб галузження. Найзначнішою за кількістю видів є група плейомонохазіальних, ортотропних рослин, які галузяться в основі, з прикореневою розеткою листків (десята група). До цієї групи належать рослини всіх трьох родів. Другою за кількістю видів є група плейомонохазіальних плагіотропних рослин, які галузяться в основі, з рівномірно облісненим стеблом (шоста група), що об'єднує рослини родів алое і гавортія. Третя за кількістю видів група монохазіальних ортотропних, деревоподібних рослин з верхівковою розеткою листків (перша група), яка складається тільки з рослин роду алое. Ще двома досить великими групами є монохазіальні ортотропні рослини з прикореневою розеткою листків (четверта група), до якої належать переважно види роду алое і деякі представники роду гастерія, а також плейомонохазіальні, гетеротропні (підземнокореневищні) рослини з прикореневою розеткою листків (сьома група), що об'єднує переважно алое.

Спостереження засвідчили, що в процесі онтогенезу в досліджених рослин змінюється форма росту. Найпростіше формуються рослини четвертої групи. На першому етапі онтогенезу вони утворюють монохазіальну ортотропну розетку, яка з віком просто збільшується в розмірах (рис. 1). Складніше, в два етапи, формуються рослини першої, сьомої, десятої груп. У великій кількості рослин форма росту формується в три етапи (рис. 2). Проміжним етапом для більшості з них є монохазіальна ортотропна рослина з верхівковою розеткою листків або плейомонохазіальна

гетеротропна чи ортотропна рослина, що тісно пов'язане з попередніми двох етапними групами рослин. Такий тип зміни форм росту характерний для восьмої, третьої, тринадцятої, одинадцятої, другої груп, відповідно. Найскладніше, в чотири етапи, формуються рослини з шостої, дев'ятої, дванадцятої і п'ятої груп рослин (рис. 3). І в цьому випадку бачимо формування нового типу після проходження всіх попередніх форм росту.

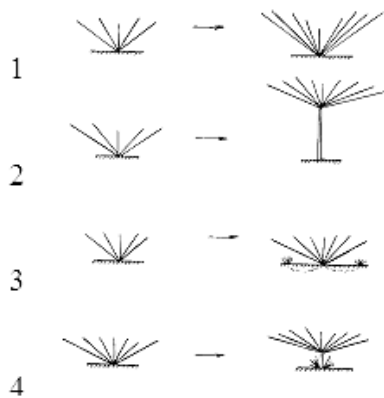


Рис. 1. Схематичне зображення етапів утворення форм росту в рослин роду *Aloe* в процесі онтогенезу (два етапи): 1) *A. cryptopoda*, 2) *A. traskii*, 3) *A. saponaria*, 4) *A. humilis*.

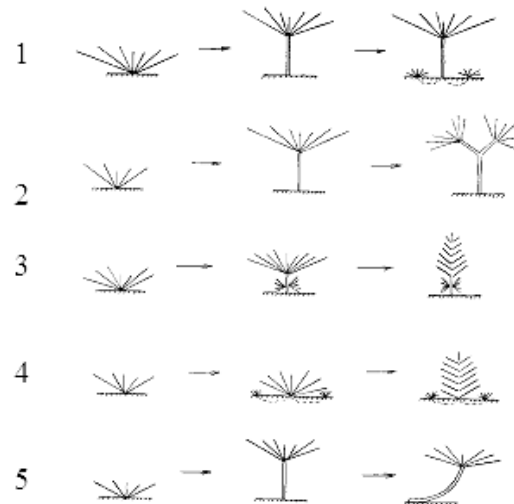


Рис. 2. Схематичне зображення етапів утворення форм росту в рослин роду *Aloe* в процесі онтогенезу (три етапи): 1) *A. mudenensis*, 2) *A. plicatilis*, 3) *A. descoingsii*, 4) *A. variegata*, 5) *A. striata*.

Загалом же в процесі онтогенезу рослини проходять декілька етапів, перший з яких, в усіх випадках, – надземна розетка. Переважають рослини з плейоказіальним способом галуження. Особливо це характерно для рослин з родів гастерія і гавортія. Великій групі рослин з роду алое властивий моноказіальний спосіб галуження, що не простежено у двох інших родів. Різноманітність форм росту та поетапне їхнє формування, особливо для алое, пов'язане з різноманітністю екологічних умов у межах великого ареалу роду і, мабуть, зі стародавністю роду порівняно з іншими сукулентними асфоделовими. Рослини родів гастерія і гавортія мають приблизно однакові умови зростання, внаслідок чого невелика кількість життєвих форм. Відсутність моноказіальних, ортотропних деревоподібних рослин свідчить також і про певну еволюційну молодість цих родів.

Аридизовані умови існування рослин привели і до певної репродуктивної стратегії сукулентних представників родини: перехід від тільки насінневого типу розмноження (моноказіальні й дихазіальні деревовидні алое) до насінневого і вегетативного (плейомоноказіальні ортотропні й гетеротропні рослини) та до переважно вегетативного розмноження.

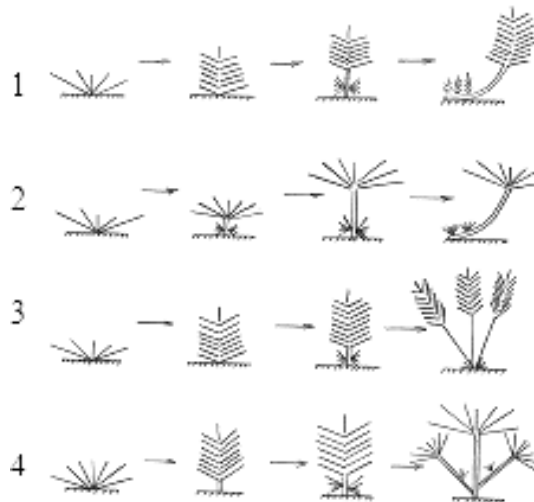


Рис. 3. Схематичне зображення етапів утворення форм росту в рослин роду *Aloe* L. в процесі онтогенезу (чотири етапи): 1) *A.x delaetii*, 2) *A. obscura*, 3) *A. isaloensis*, 4) *A. arborescens*.

Існування багатьох представників однодольних за цих умов спричинило їхню соматичну редукцію. Від пахікуального дерева еволюція життєвих форм ксерофітного напряду відбувалася декількома шляхами. Еволюція триби *Aloeeae* за [7] від пахікуального дерева до поодиноких надземнорозеткових та напівнадземнорозеткових трав'янистих форм. Крім того, серед однодольних А. П. Хохряков виділив ще декілька шляхів ксерофітної еволюції – ліановий (аспарагусові, смілаксові); кореневищний (аспідистрові); карликових чагарничків (ксанторесєві), цибулинні та бульбоцибулинні. Одержані нами дані передбачають, що соматична еволюція тільки в межах роду *Aloe* відбувалася декількома шляхами. На підставі цієї термінології ми виділяємо три шляхи соматичної еволюції:

головний - від монохазіальних, ортотропних деревоподібних рослин з верхівковою розеткою листків через монохазіальні, плагіотропні розеткові рослини з верхівковою розеткою листків до монохазіальних рослин з прикореневою розеткою листків;

ліановий (у тім числі рослини з повзучими пагонами) - від монохазіальних, ортотропних деревоподібних рослин з верхівковою розеткою листків через дихазіальні деревородібні та плейомонохазіальні ортотропні рослини, які галузяться в основі, з верхівковою розеткою листків до плейомонохазіальних плагіотропних, які галузяться в основі, з рівномірно облісненим стеблом;

карликових чагарничків - від монохазіальних, ортотропних деревоподібних рослин з верхівковою розеткою листків через плейомонохазіальні ортотропні рослини, які галузяться в основі, з верхівковою розеткою листків до плейохазіальних або плейомонохазіальних плагіотропних або гетеротропних рослин, які галузяться в основі, з верхівковою розеткою листків.

У цьому випадку такі форми росту як плейомонохазіальні гетеротропні або ортотропні рослини, які галузяться в основі, з рівномірно облісненим стеблом можна вважати вторинними. Для рослин родів гавортія та гастерія не можна простежити соматичної редукції в повному обсязі. Це свідчить про певну еволюційну молодість родів. Обмежена

кількість форм росту представників цих родів, порівняно невеликі лінійні розміри рослин дають підставу передбачити їхнє походження від рослин, форма росту яких була на завершальних стадіях трансформаційного ряду. Однак навіть порівняння завершальних етапів трансформаційних рядів роду алое і родів гастерія та гавортія підтверджують закон гомологічних рядів М. І. Вавилова.

1. Ботаника. Анатомия и морфология растений: Учеб. пособие. М.: Просвещение, 1978. 389 с.
2. *Гайдаржи М. М.* Колекція сукулентних рослин родини Асфodelові і методичні аспекти її комплектування // Вісн. Київ. ун-ту. Біологія. 2000. Вип. 30. С. 54-56.
3. *Гайдаржи М. Н.* Формы роста суккулентных растений при интродукции. Род Алое // Интродукция и акклиматизация растений. 1994. Вып. 21. С. 68-74.
4. *Гайдаржи М. Н.* Формы роста суккулентных растений при интродукции. Роды Гастерия и Гавортія // Интродукция и акклиматизация растений. 1995. Вып. 23. С. 81-87.
5. *Серебряков И. Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 83 с.
6. *Смирнова Е.С.* Признаки строения вегетативной сферы тропических и субтропических однодольных растений // Журн.общей биологии. 1968. Вып. 29. № 6. С. 678-688.
7. *Хохряков А. П.* Соматическая эволюция однодольных. М.: Наука, 1975. 196 с.
8. *Cornier E. J. H.* The durian-theory of the origin of the modern Tree // Ann.Bot. 1949. N13. P. 96-158.
9. *Jacobsen H.* Das sukkulentenlexicon. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1970. 642 s.

SOMATIC CHANGES IN SUCCULENT PLANTS OF THE FAMILY ASPHODELACEAE JUSS. IN ONTOGENESIS AND PHYLOGENESIS

M.Gaidarzhly

*Taras Shevchenko National University of Kyiv
Komintern str.1, Kyiv 01032,Ukraine
e-mail:fominbg@bigmir.net*

The change in the growth forms of succulent plants of the family *Asphodelaceae* Juss. in collection of the Botanical Garden of the Taras Shevchenko National University of Kyiv in ontogenesis has been studied and analysed, the assumptions concerning changes in growth forms in phylogenesis are made. In all 13 growth forms have been determined, four of which are typical of all three genera and nine are typical only of the genus *Aloe*. It is revealed that the formation of the growth in ontogenesis passes 2-4 stages.

Key words: Asphodelaceae, Aloe, Gasteria, Haworthia, succulent, form of growth, ontogenesis, phylogenesis.

Стаття надійшла до редколегії 22.01.2004
Прийнята до друку 04.02.2004