

ПРОБЛЕМИ МОРФОЛОГІЇ СУЦВІТТЯ ВИДІВ РОДУ AMARANTHUS L.: ТИПОЛОГІЯ, СТРУКТУРА ЦИМОЇДІВ, МЕТАТОПІЇ

*Для видів роду *Amaranthus* L. не існує єдиної назви типу складного суцвіття. Пропонується вживати термін "тирс". Розглянуто особливості структури цимоїдних суцвіть. Вперше описано конкаулесценцію в суцвіттях *Amaranthus paniculatus* L. та *A. hybridus* L.*

Найскладнішою морфологічною структурою у представників роду *Amaranthus* L. є суцвіття (*inflorescentia*). На сьогодні не існує єдиної думки щодо його типу. В літературі трапляється декілька назв. Так, Ю.А. Утеуш вживає термін "складна волоть" [6]. І.А. Чернов, крім цього поняття, використовує термін "верхівковий колосок", а щодо бічних відгалужень суцвіття — "колосовидні гілки волоті" [8]. Так само без конкретної назви визначають тип суцвіття J. Williams та D. Brenner — "колосовидне суцвіття" [10]. Т.І. Гопцій називає тип суцвіття амаранту складною волоттю [1]. Навіть в "Определителе высших растений Украины" та аналогічних виданнях відсутнє чітке визначення типу суцвіття видів *Amaranthus*: "суцвіття волотевидне, з колосовидними гілочками та верхівковим прямостоячим колоском". А.Л. Тахтаджян наводить опис суцвіття: "Квітки в цимозних суцвіттях, зібрані в складні рацемозні суцвіття", що пояснює його структуру, але не дає назву такому типу суцвіття [5]. Неточності у визначеннях та відсутність чіткого уявлення про будову суцвіття зумовлюють складність систематики цього роду під час складання морфологічного опису сортів. Найбільше складнощів виникає з видами, що здавна (впродовж 8 тис. років) використовуються в культурі як зернові рослини. До них належать *Amaranthus paniculatus* L., *A. caudatus* L., *A. hypochon-*

driacus L. та *A. mantegazzianus* Passer. Хоча назви цих видів є найбільш усталеними, до кожної з них існує по декілька синонімів. Так, *A. paniculatus* відомий ще під назвою *A. cruentus* L., а до однієї з форм *A. caudatus* застосовують назву *A. leucospermus* S. Wats. Останню також використовували для позначення *A. hypochondriacus*. *A. mantegazzianus* має синонім *A. edulis* Spegazzini або його визначають як підвид амаранту хвостатого — *A. caudatus* subsp. *mantegazzianus* (Passer.) Hanelt [10]. Докладне пояснення синонімічних назв та розподіл роду на таксономічні одиниці містяться в працях J. Sauer, С.Л. Мосякіна, J. Williams та D. Brenner [3, 9–10].

Мета та методи дослідження

Мета — вивчення морфологічних особливостей будови суцвіття представників роду *Amaranthus* та визначення його типу. Для цього нами використано зразки колекції кормових рослин (НК-01) Національного ботанічного саду ім. М.М. Гришка НАН України: *A. paniculatus*, *A. caudatus*, *A. hypochondriacus*, *A. mantegazzianus*.

При описі морфологічних особливостей використовували загальноприйнятту морфологічну термінологію [2, 7].

При вивченні метатопій проаналізовано 26 таксонів колекції. З них виявлено конкаулесценцію у 3 форм *A. paniculatus* та *A. hybridus* L.

Фотографії виконано автором за допомогою цифрової камери "Canon Pro 1".

Результати дослідження та їхнє обговорення

Суцвіття

Вищезгадані види, які вирощують у культурі, є однорічними рослинами. Зазвичай вони мають прямостояче просте або розгалужене стебло висотою від 1,5 до 3 м із складним верхівковим суцвіттям. Значні розміри суцвіття (50–60 см) контрастують з розміром квіток (1–2 мм). У межах суцвіття існує два типи галузнення: *моноподіальне* (*monopodialis*) та *симподіальне* (*sympodialis*). Основний каркас суцвіття складають головна вісь та бічні пагони — *паракладії* (*paracladiae*), які галузяться моноподіально. Квітки зібрані у компактні *цимози* (*cytosi*) суцвіття із симподіальним галузненням, розташовані на паракладіях різних порядків. Така будова суцвіття максимально відповідає визначенню терміна "*тирс* (*thyrsus*)" [7]. Тирс — це складне суцвіття, у якого паракладії несуть цимодні парціальні суцвіття (рис. 1, I).

Згідно з "Ілюстрованим довідником з морфології квіткових рослин", "тирс — це складне суцвіття, що складається з парціальних цимозних суцвіть" [2]. Але тирс складається не лише з цимозних суцвіть. Насамперед це *рацемозне* (*i. racemosus*) суцвіття, яке моноподіально розгалужується в окремих видів до V–VI порядку і вісі якого мають необмежений ріст (за деяким винятком, наведеним нижче). На рис. 1, I зображено тирс із галузненням до II порядку. Міжвузля паракладіїв та головного суцвіття видовжені, вони вимірюються величинами, що на 1–2 порядки вищі, ніж розмір міжвузля в цимодах.

Отже, визначення тирса має містити як рівень моноподіального галузнення, так і симподіального: тирс — складне рацемозне суцвіття, паракладії якого несуть цимодні парціальні суцвіття.

Оскільки багато авторів для визначення типу суцвіття амаранту вживають термін "*волоть*" (*panicula*), необхідно встановити відмінності волоті від тирса. В "Атласе опи-

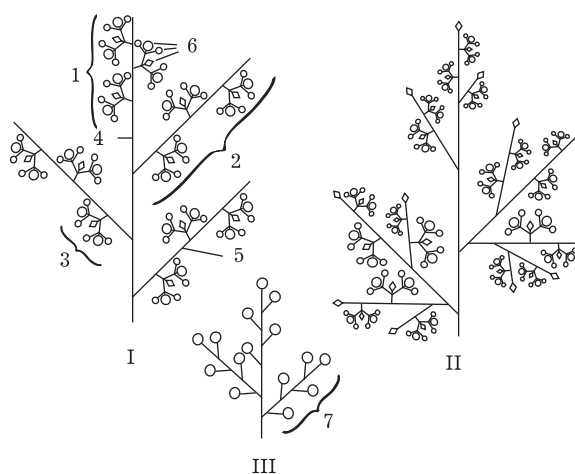


Рис. 1. Структурні елементи складних суцвіть: I. Тирс амаранту: 1 — головне суцвіття; 2 — парціальне суцвіття; 3 — цимод; 4 — головна вісь; 5 — бічна вісь; 6 — квітки; II. Тирс *A. mantegazzianus*; III. Волоть (китиця): 7 — ботріод

сательной морфологии высших растений", волоть визначають як *сильно розгалужене суцвіття з парціальними суцвіттями ботріодної природи* [7]. На рис. 1, III схематично зображено волоть, в якій парціальні суцвіття моноподіально галузяться і тому є *ботріодами* (*botryoid*). Отже, принциповою відмінністю тирса від волоті є те, що він має два типи галузнення (моноподіальне та симподіальне). Натомість у волоті, незалежно від розмірів та компонування, галузнення завжди відбувається моноподіально.

У згаданих вище культивованих видів головна та бічні вісі мають необмежений ріст. Це характеризує суцвіття як *політелічне* (*polytelica*). Винятком є тирс *A. mantegazzianus*, центральна та бічні вісі якого детерміновані і мають верхівкову чоловічу квітку. Всі паракладії та головна вісь мають обмежений ріст і складають *монотелічне* (*monotelica*) суцвіття (див. рис. 1, II).

Розкривання квіток у тирсі відбувається *акропетально* (*efflorescentia acropetalis*).

Досліджувані види є *однодомними рослинами* (*planta monoica*). За цією ознакою їх суцвіття слід вважати *андрогінними* (*i. androgyna*), оскільки вони складаються з

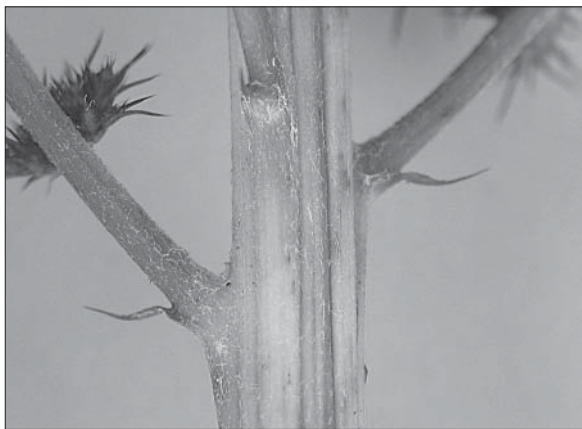


Рис. 2. Брактеї в суцвітті *A. × caudatus*

двох типів квіток — *тичинкових* (*flos masculus*) та *маточкових* (*f. femininus*). Дуже рідко в складі суцвіття можна зустріти *двостатеві квітки* (*f. hermaphroditus*).

Залежно від складності парціальних суцвіть можна виділити: *подвійний тирс*, або *дитирс* (*dithyrsus*), в якому цимоїди розташовані на вісях другого порядку; *численний тирс*, або *плейотирс* (*pleiothyrsus*), в якому цимоїди розташовані на паракладіях третього та наступних порядків. *Монотирс* (*monothyrsus*), в якому цимоїди утворюються вже на вісі першого порядку, характерний для таких видів, як *A. crispus* L., *A. spinosus* L. та ін.

За довжиною міжвузлів головної вісі суцвіття є *видовженим* (*i. elongatus*).

За кількістю парціальних суцвіть слід розрізняти *сильно* (*ramosissimus*) та *слабо розгалужений* (*parce ramosus*) тирс.

За розташуванням у просторі головної вісі тирс буває *прямим* (*rectus*), *зігнутим* (*curvatus*) та *звисяючим* (*pendens*). У досліджуваних видів зазвичай трапляється перший тип і лише для *A. caudatus* var. *saueri* характерний звисяючий тирс.

Розміщення бічних вісей у тирсі амаранта — *спіральне*, або *чергове* (*spiralis*).

За формою вісь паракладія може бути *прямою* (*p. rectus*), *висхідною* (*p. ascendens*) та *пониклою* (*p. nutans*). Прямі паракладії можуть бути орієнтовані під різним кутом щодо головної вісі.

За типом олистненості суцвіття амаранту можна визначити як *фрондозно-фрондульозно-брактеозне* (*frondoso-fronduloso-bracteosa*), оскільки в базальній частині воно має асимілюючі листки звичайних розмірів — *фрондозні* (*folia frondosa*); середня частина суцвіття вкрита аналогічними, але меншими за розмірами *фрондульозними* листками (*f. frondulosa*); у верхівковій частині суцвіття листки редуковані і перетворені на *брактеї, приквітки* (*bracteae*) завдовжки 5–10 мм (рис. 2). Такий тип характерний для культивованих видів з прямостоячими пагонами або звисяючим (*A. caudatus* var. *saueri*) суцвіттям. У видів із сланкими пагонами (*A. albus* L., *A. crispus*) брактеї не утворюються, вони мають лише фрондозні та фрондульозні листки.

Цимоїди

На паракладіях, що галузяться моноподіально, розташовані парціальні суцвіття із симподіальним типом галуження — *цимозні суцвіття*, або *цимоїди* (*i. cymosi, cymoida*). Цимоїд являє собою монотелічне суцвіття, в якого бічні пагони виникають безпосередньо біля верхівкової квітки. Кожна вісь має обмежений ріст і завершується квіткою. Перша квітка в цимоїді утворюється на верхівці вісі першого порядку. Зазвичай це тичинкова квітка. Під нею беруть початок відгалуження другого порядку, які також обмежуються однією квіткою, але маточковою. Всі наступні галуження завершуються маточковими квітками (рис. 3). Така схема будови цимоїда характерна для більшості видів *Amaranthus*. Зокрема це стосується всіх культивованих видів, що використовуються як зернові та кормові рослини (*A. paniculatus*, *A. caudatus*, *A. hypochondriacus*, *A. mantegazzianus*).

За кількістю парціальних суцвіть, що розвиваються під квіткою головної вісі, цимоїд амаранту в більшості випадків є *дихазієм* (*dichasium*), оскільки під кожною верхівковою квіткою утворюється по два парціальних суцвіття (рис. 4, А). Цимоїди можуть мати, залежно від виду та форми, 3–10 порядків галужень, тому точнішим є термін "*численний дихазій*" (*d. multiplex*).

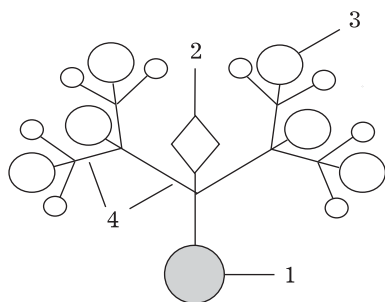


Рис. 3. Схема цимоїда *Amaranthus*: 1 — стебло (вісь паракладія), на якому кріпиться цимоїд; 2 — тичинкова квітка; 3 — маточкова квітка; 4 — вісі цимоїда

У деяких форм, які називають "булаво-видними", цимоїд має 3 (4) парціальних суцвіття під верхівковою квіткою I порядку і є *плеїохазієм* (*pleiochasium*). Усі парціальні суцвіття наступних порядків у плеїохазії даної форми галузяться за типом дихазія (див. рис. 4, Б, В).

Ж. Williams, Д. Brenner, посилаючись на М. Pal (1972), стверджують, що модель дихазія характерна для *A. caudatus*, а у *A. hypochondriacus* та *A. cruentus* L. (син. *A. paniculatus*) вона інша і має *монохазіальне* галузження (*ramificatio monochasius*) [10]. Ми не погоджуємося з таким висновком. Монохазіальне галузження дійсно трапляється в цимоїдах, але це характерно для крайніх порядків (V–VI) і не відповідає принципу побудови цимоїда в цілому. Як приклад можна навести схему галузження цимоїдів *A. × caudatus* та *A. paniculatus* (рис. 5). Це, ймовірно, є наслідком недорозвинення другого пагона через надто щільне розміщення квіток у цимоїді. Проте монохазіальне галузження трапляється і у *A. caudatus*. У *A. hypochondriacus*, всупереч твердженню про монохазіальне галузження, є цимозні суцвіття (рис. 5, Г). Очевидно, принцип дихазія тут зберігається від I до V порядку.

Розташування квіток у цимоїді має певну закономірність. Зазвичай одна квітка, що завершує вісь першого порядку, є *тичинковою* (*flos masculus*). Всі інші квітки, що розвиваються після чоловічої, є *маточко-*

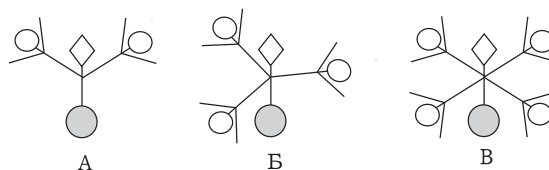


Рис. 4. Схеми галузень у дихазії (А) та плеїохазіях (Б, В) амаранту

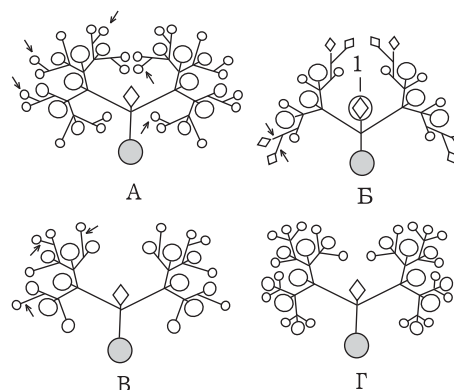


Рис. 5. Галузження цимоїдів *A. × caudatus* (А, Б), *A. paniculatus* (В) та *A. hypochondriacus* (Г); 1 — двостатева квітка

вилми (*f. femininus*). Дуже рідко можна зустріти деякі відхилення, такі як наявність *двостатевої квітки* (*f. hermaphroditus*) або формування на верхівці вісі двох квіток.

Утворення більше однієї квітки в основі дихазія відмічено у *A. × caudatus*, *A. hypochondriacus*, *A. caudatus* var. *saueri*. Ця

Біометрична характеристика конкаулесценцій у деяких форм *A. paniculatus* та *A. hybridus*

Вид та форма	Довжина зрослої частини, см		Кількість на одній рослині	
	середня	максимальна	шт.	%
<i>A. paniculatus</i> , "булавовидна", пурпурова	1,4 ± 0,4	3,3	6,0 ± 0,8	15
— " —, пурпурова	3,1 ± 0,3	6,0	12,0 ± 1,1	38
— " —, коралова	6,9 ± 0,9	12,7	16,0 ± 1,1	53
<i>A. hybridus</i> , світло-зелена	2,1 ± 0,3	5,3	12,0 ± 1,5	13

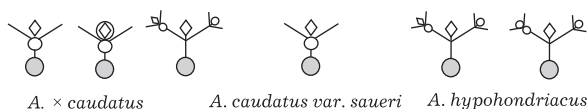


Рис. 6. Схеми цимоїдів амаранту зі здвоєними квітками

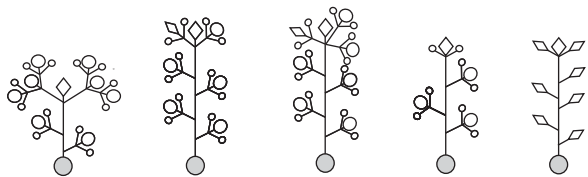


Рис. 7. Крайні паракладії тирса *A. mantegazzianus*

аномалія спостерігалась на пагонах I та II порядків у різних комбінаціях: тичинкова і маточкова, дві маточкові, маточкова і двостатєва квіткі (рис. 6).

Двостатєві квіткі траплялися вкрай рідко на пагонах I або II порядку в кількості 1–3 шт. на цимоїд.

Частіше порушується закономірність розміщення чоловічих квіток. У цимоїді може розвиватись ще 1–2 тичинкові квіткі або більше, як у випадку *A. x caudatus* (див. рис. 5).

Окремого розгляду заслуговує суцвіття *A. mantegazzianus*. Кожна вісь його тирса має обмежений ріст і закінчується чоловічою квіткою, або, точніше, цимоїдом. Усі цимоїди в тирсі розміщуються ближче до верхівок паракладіїв. Вісі тирса розгалужені до IV–V порядку, причому останні значно коротші за вісі I–III порядків. Через це крайні паракладії тирса можна помилково прийняти за цимоїди (рис. 7). Цимоїди, розташовані на верхівках вісей, зазвичай розгалужені краще (до IV порядку) і представлені дихазіями або рідко плейохазіями. Всі інші цимоїди галузяться до II порядку і навіть I, редукуючись до однієї тичинкової квіткі (див. рис. 7).

Метатопії

Нерідко в складних масивних суцвіттях амаранту виникають відхилення в розташуванні бічних відгалужень — метатопії (*meta-*

topiae). Зокрема зустрічається явище, при якому бічне відгалуження зростається з розташованим над ним міжвузлям вісі суцвіття, — конкаулесценція (*concaulescentia*).

Серед проаналізованих колекційних зразків було виявлено декілька форм *A. paniculatus* та *A. hybridus*, у яких спостерігалась конкаулесценція (рис. 8). Слід зазначити, що зростання міжвузлів із бічним відгалуженням характерне лише для головної вісі. У паракладіїв наступних порядків конкаулесценції не спостерігались.

Різні форми відрізнялись за кількістю метатопій на одній рослині та вираженістю цього явища (таблиця). Так, довжина зростаючої частини у однієї з форм *A. paniculatus* становила до 12,7 см. У таблиці наведено дані щодо середньої кількості метатопій на одній рослині та їх співвідношення із загальною кількістю міжвузлів. Так, у форми *A. paniculatus* із кораловим забарвленням суцвіття більше половини (53 %) міжвузлів на рослині є конкаулесційованими. У досліджуваного нами високорослого зразка *A. hybridus* загальна кількість міжвузлів становить близько 95 шт., тому частка метатопій — 13%.

Аналізуючи такі показники, як довжина зростаючої частини міжвузля та кількість конкаулесценцій, ми виявили прямий тісний кореляційний зв'язок між ними ($r = 0,86$). Так, "булавовидна" форма *A. paniculatus* має найменшу довжину зростаючої паракладії з міжвузлям (0,4–3,3 см) та кількість конкаулесценцій на рослині (6 шт.), а у форми із кораловим забарвленням як лінійні, так і кількісні показники є максимальними.

Висновки

Види *A. paniculatus*, *A. caudatus*, *A. hypochondriacus* та *A. mantegazzianus* мають складне рацемозне суцвіття, на паракладіях якого розміщені парціальні цимозні суцвіття. Такий тип визначається як *тирс* і відрізняється від *волоті* наявністю моноподіального та симподіального галузень.

Головна та бічні вісі тирса амаранту є політелічними, за винятком *A. mantegazzianus*, у якого кожна вісь закінчується тичинковими квітками.

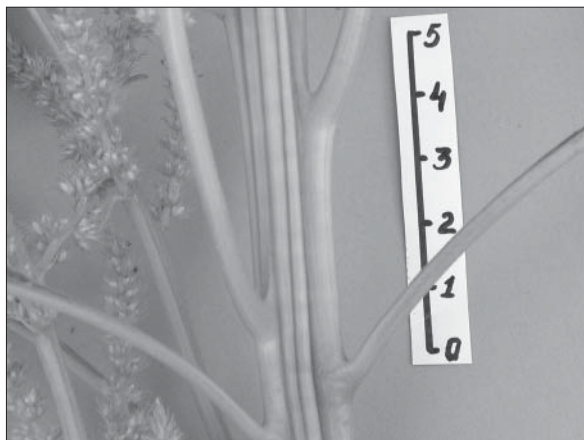


Рис. 8. Конкаулесценція в суцвітті *A. hybridus*

Цимозні суцвіття мають симподіальний тип галуження та обмежений ріст верхівок. Зазвичай це численні дихазії. Трапляються форми із плейохазіями I порядку. Інколи спостерігається монохазіальне галуження пагонів IV–V порядків численного дихазія, ймовірно, внаслідок ущільнення цимоїда.

Суцвіття згаданих видів *Amaranthus* є андрогінним і складається з тичинкових та маточкових квіток. Здебільшого в одному цимоїді є одна тичинкова квітка, а всі інші є маточковими. В окремих випадках у цимозному суцвітті розвиваються дві і більше чоловічих квітки. Відмічено також випадки утворення двох квіток в основі дихазія.

У суцвітті *Amaranthus* вперше описано явище конкаулесценції, при якому частина вісі паракладія зростається з розташованим над ним міжвузлям головної вісі. Воно притаманне окремим формам видів *A. paniculatus* і *A. hybridus* і має різну вираженість.

1. Гонцій Т.І. Амарант: біологія, вирощування, перспективи використання, селекція. — Харків: Харків. держ. аграр. ун-т, 1999. — 273 с.

2. Ілюстрований довідник з морфології квіткових рослин: Навчально-метод. посібник / С.М. Зіман, С.Л. Мосякін, О.В. Булах та ін. — Ужгород: Медіум, 2004. — 156 с.

3. Мосякін С.Л. Додаткові відомості про поширення деяких видів роду *Amaranthus* L. (*Amaranthaceae*) в Україні // Укр. ботан. журн. — 1998. — 52, № 3. — С. 384–387.

4. Определитель высших растений Украины / Под ред. Ю.Н. Прокудина. — К.: Наук. думка, 1987. — 548 с.

5. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. — М.; Л.: Наука, 1966. — С. 162.

6. Утеуш Ю.А., Кудренко И.К. Биологические особенности амаранта и требования к условиям выращивания / Амарант. — УкрИНТЭИ, 1993. — С. 2—6.

7. Федоров А.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. — Л.: Наука, 1979. — 296 с.

8. Чернов И.А. Амарант — физиолого-биохимические основы интродукции. — Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1992. — 89 с.

9. Sauer J. The grain amaranths and their relatives a revised taxonomic and geographic survey // Ann. Missouri Botanical Garden. — 1967. — 54 (2). — P. 103—137.

10. Williams J., Brenner D. Grain amaranth (*Amaranthus* species) // Cereals and Pseudocereals. — London, 1995. — P. 131—186.

Рекомендував до друку Д.Б. Рахметов

Е.Л. Андрущенко

Национальный ботанический сад им. Н.Н. Гришко НАН Украины, Украина, г. Киев

ПРОБЛЕМИ МОРФОЛОГІЇ СОЦВЕТТЯ ВИДОВ РОДА *AMARANTHUS* L.: ТИПОЛОГІЯ, СТРУКТУРА ЦИМОІДІВ, МЕТАТОПІЇ

Для видів роду *Amaranthus* L. не существует единого названия типа сложного соцветия. Предлагается употреблять термин "тирс". Рассмотрены особенности структуры цимозных соцветий. Впервые описана конкаулесценция в соцветиях *Amaranthus paniculatus* L. и *A. hybridus* L.

О.Л. Андрущенко

М.М. Gryshko National Botanical Gardens of National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

PROBLEMS OF INFLORESCENCE MORPHOLOGY OF SPECIES OF GENUS *AMARANTHUS* L.: TYPOLOGY, STRUCTURE OF CYMOSE INFLORESCENCE, THE METATOPIES

For species of the genus *Amaranthus* L. there is no uniform name of type of compound inflorescence. It is proposed to use definition "thyrs". The features of cymose inflorescences are considered. For the first time concaulescentia in inflorescences of species *Amaranthus paniculatus* L. and *A. hybridus* L. was described.