



УДК 582.573.21:581.4

## БУДОВА ПАГОНОВОЇ СИСТЕМИ *OXALIS TETRAPHYLLA* SAV.

Алла Жила \* та Ольга Тимченко \*\*

**Анотація.** Показано, що *Oxalis tetraphylla* Cav. має чітку спеціалізацію пазушних меристем, 3 типи лусок, сидячі латеральні бруньки.

**Ключові слова:** *Oxalis tetraphylla*, пагоноутворення, тип лусок

Національний ботанічний сад ім. М.М. Гришка НАН України, вул. Тімірязєвська, 1, м. Київ, 01014, Україна;  
\* allazhila@yandex.ru, \*\* olgaalex1@ukr.net

### Вступ

Космополітичний рід квасениця (*Oxalis* L.) складний у таксономічному відношенні. До його складу, за оцінками різних авторів, входить від 500 видів (KUNTH 1930; DENTON 1973; LOURTEIG 2000) до 800-950 (LOURTEIG 1980). Життєві форми рослин роду *Oxalis* надзвичайно різноманітні – однорічні і багаторічні трави, виткі рослини, листкові і стеблові сукуленти, альпійські подушкоподібні форми, зрідка напівкущі та дерева. Рід *Oxalis* єдиний серед дводольних рослин, представники якого мають справжні цибулини.

Цибулинним квасеницям характерна надзвичайна морфологічна і географічна диверсифікація з двома центрами різноманіття – одним у Південній Африці, другим – у Південній і Центральній Америці. Всі південноафриканські цибулинні квасениці (більше 200 видів) сконцентровані у Капському флористичному регіоні і мають тунікатні цибулини (SALTER 1944). У той же час, американські цибулинні квасениці (секція *Ionoxalis*) мають цибулини імбрікатні (GARDNER *et al.* 2012).

Молекулярно-філогенетичні дослідження квасениць показали необхідність порівняння отриманих даних з морфологічними та онтогенетичними дослідженнями

представників роду (EMSHWILLER *et al.* 2009). Не вирішеною залишається також низка питань щодо органографії їх цибулинних представників (ESTELITA-TEIXEIRA 1982).

За даними різних авторів до складу секції *Ionoxalis* входить від 25 (DENTON 1973) до 40 (KUNTH 1930; LOURTEIG 1994, 2000) та до 60 видів (GARDNER *et al.* 2012).

За результатами молекулярно-філогенетичного аналізу (OBERLANDER *et al.* 2009; HEIBL & RENNER 2012) найбільш спорідненими до квасениці чотирьохлистої (*O. tetraphylla* Cav., syn. *O. deppei* Lodd.) і на сьогодні найбільш вивченими, як інвазивні трансконтинентальні бур'яни (LOURTEIG 2000), є *O. latifolia* Kunth та *O. debilis* Kunth. Квасениця чотирьохлиста добре відома як садова і оранжерейна декоративно-листяна рослина (YOUNG 1958; GARDNER *et al.* 2012).

Досить часто в квітництві вважається, що *O. tetraphylla* та *O. deppei* – це два різні таксони (SAN MARCOS GROWERS 2013). Зокрема, YOUNG (1958) зазначає, що *O. deppei* відрізняється від *O. tetraphylla* наявністю сидячих цибулинок і деякими відмінностями у будові листка, а DENTON (1973) поділяє *O. tetraphylla* на 3 різновиди.

*O. tetraphylla* походить з високих плато у Мексиці, Панамі, Гватемалі, Коста-Риці, Карибських островах (TROPICOS 2013).

*O. tetraphylla* віднесена до групи квасениць з місцезростанням лісового типу – вологі соснові ліси на схилах вулканів, змішані ліси (HEIBL & RENNER 2012), з висотами зростання 800-2400 м (TROPICOS 2013; PÉREZ-CALIX 2009). Для цих місць характерний тропічний вологий клімат з сезоном дощів з травня по вересень-жовтень і сухим сезоном з листопада до квітня з відносно постійною температурою протягом року (CHINCI WORLD ATLAS 2013).

### Матеріали і методи досліджень

Річний цикл розвитку *O. tetraphylla* вивчали протягом 2011-2013 років у Національному ботанічному саду ім. М.М. Гришка НАН України. Протягом вегетаційного періоду (березень-листопад) один раз на місяць вибирали по 3 рослини для встановлення морфоструктури цибулини. Рослини аналізували під біноклярною лупою, послідовно видаляючи луски. Луски називали згідно ФЕДОРОВ *и др.* (1962): м'ясисті – товсті, соковиті; шкірясті – щільні, жорсткі, міцні; перетинчасті – тонкі, не прозорі.

Метою роботи був аналіз наступного комплексу структур і динамічних ознак: тип пагону і особливості пагоноутворення, тип лусок, їх число і функціональне призначення, активність пазушних меристем.

### Результати та їх обговорення

ESTELITA-TEIXEIRA (1982) зазначає, що цибулинні *Oxalis* відрізняються стебловою частиною (довжиною пагонової осі, столонів) та типами цибулинних лусок. У представників секції *Iopoxalis* існує 2 типи підземних пагонів, а саме – стиснена головна вісь і нормальної довжини пазушні, сезонні (ефемерні) столони, які продукують нові цибулини (OBERLANDER *et al.* 2009) і відповідають за клональне поновлення цибулин (DENTON 1973; ESTELITA-TEIXEIRA 1982).

Зазначається, що *O. tetraphylla* має тонкі подовжені підземні пагони завдовжки

декілька сантиметрів (YOUNG 1958; LOURTEIG 1980), але у дослідного *O. tetraphylla* ми не спостерігали формування підземних столонів, у нього всі латеральні бруньки сидячі.

Цибулина *O. tetraphylla* досягає 3 см (LOURTEIG 1980) або навіть 4 см (YOUNG 1958) у діаметрі, її форма сферична або яйцеподібна, сформована редукованим стеблом конічної або дископодібної форми (LOURTEIG 1980). Наші дослідження показали, що розмір і форма цибулини залежать від її віку. Дорослі цибулини мають сферичну, дещо сплюснуту форму (до 3 см завширшки і 2,5 заввишки), а більш молоді – витягнуту, загострену (до 1,5 см завширшки і 2,5 см заввишки).

Щодо питання наростання головної осі у представників роду *Oxalis*, то на його моноподіальний характер у кореневищної (столонно-цибулинної) *O. acetosella* L. вказує ШОРИНА (1983), у бульбоцибулин *O. floribunda* Lehm. – JEANNODA-ROBINSON (1977), а у цибулинних представників – ЧУБ (2008).

При дослідженні будови південноамериканської імбрикатної цибулини *O. latifolia* було показано, що її дочірні цибулини послідовно галузяться до 3-4-го порядку і кожна цибулина певного порядку галуження відповідає певному вегетативному циклу, найстарша-материнська (1-го порядку галуження) з яких часто перебуває у стані деструкції (РОВВ 1962; ESTELITA-TEIXEIRA 1982). У природних умовах ці підпорядковані цибулинки відділяються шляхом скидання їх з пагонів і надалі вони здатні до самостійного існування.

Таким чином, з початком вегетативного циклу в пазухах цибулин певного порядку галуження починають диференціюватися «дітки» – цибулинки наступного порядку галуження. Наші дослідження показали, що цибулини як *O. tetraphylla*, так і *O. latifolia*, галузяться максимально до 4-го порядку.

У цибулинних *Oxalis* запасні речовини відкладаються в основному в листках, а стебло має обмежені функції зберігання

(OBERLANDER *et al.* 2009). Цибулина у представників секції *Ionoxalis* утворює вертикальну стеблову вісь, на якій спірально розташовані наступні типи листків: м'ясисті луски; липкі захисні плівчасті зовнішні луски (DENTON 1973), які нещільно прилягають до цибулини; лускоподібні основи фотосинтезуючих листків (LOURTEIG 2000). Такі цибулини, окрім функції зберігання поживних речовин у м'ясистих лусках, виконують функції точок прикріплення фотосинтезуючих листків на стебловій осі, і рослини вважають «безстебловими» (LOURTEIG 2000) на відміну від південноафриканських «стеблових» цибулинних квасениць, у яких утворюється надземний пагін зі справжніми листками, які не входять до складу цибулини.

Щодо послідовності формування лусок, як відмічає DENTON (1973), зовнішні захисні луски формуються першими після поновлення росту після періоду спокою і швидко втрачаються з ростом цибулини. Після ряду захисних зовнішніх плівчастих формуються справжні (м'ясисті), більш вузькі луски. Захисні зовнішні луски відрізняються від м'ясистих тим, що вони тонші у поперечному перерізі, більш жорсткі і швидко стають змертвілими (PLANTWISE 2013).

Щодо характеру закладання латеральних бруньок, то у південноафриканської *O. pes-caprae* L. латеральні бруньки присутні в пазухах усіх листків цибулини (PÜTZ 1994). У *O. latifolia* квітконоси утворюються в пазухах як справжніх листків (ROVВ 1962), так і плівчастих лусок, столони ростуть як з пазух старих соковитих лусок (PLANTWISE 2013), так і справжніх листків (ROVВ 1962).

Нами встановлено, що у *O. tetraphylla* у пазухах указаних листків закладаються інші структури, а справжні листки у кінці вегетативного сезону повністю деформуються, не беручи участі у формуванні захисного шару цибулини. Саме у їх пазухах формуються квітконоси. У пазухах перших справжніх листків квітконоси закладаються, але не розвиваються. Це ж явище спостерігається і з останніми справжніми

листочками – навіть якщо розглядати їх на початковій стадії розвитку, то у їх пазухах закладені, але вже засохли, зачатки квітконосів. Добре розвинені і проходять всі стадії розвитку лише квітконоси, закладені в пазухах справжніх листків, розташованих посередині серії. У пазухах плівчастих лусок закладаються бруньки поновлення, а у пазухах соковитих лусок бруньки взагалі не закладаються.

Отже, у *O. tetraphylla* відбулася певна спеціалізація, кожна серія лусок (або справжніх листків) має певне функціональне призначення – кожній послідовно розташованій зоні пагону відповідають певні морфоструктури, строго закладені (або не закладені) у пазухах листків (або лусок) даної зони.

ESTELITA-TEIXEIRA (1982) відмічає, що структура лусок у цибулинних квасениць видоспецифічна. *O. tetraphylla* має вузькі ланцетоподібні, смугасті луски, зовнішні сухі, коричневого кольору (YOUNG 1958), зі зрослими з прилистками лусками і черешками (LOURTEIG 1980). Листкорозташування у представників роду *Oxalis* супротивне, іноді несправжньо-мутовчасте (EMSHWILLER 1999).

За нашими даними, кожна серія лусок має характерну будову. **Шкірясті луски** – овано-трикутні, 7-14-нервові, широкі (найбільша до 18 мм заввишки, до 12 мм завширшки), гострокінцеві, з гіаліновим краєм (до 2,2 мм завширшки), волокнисті, мають дуже опушений адаксиальний бік, нечисленні, швидко засихають (до кінця вегетації восени спостерігаються лише їх залишки). Саме у пазухах цих лусок закладаються бруньки поновлення (цибулинки-дітки). Максимальне число таких лусок (з бруньками поновлення різного ступеню сформованості в їх пазухах) зафіксовано 13 шт. **М'ясисті луски** – плоско-випуклі, 3-5(-7)-нервові, вузькі (найменша до 7 мм заввишки, до 2 мм завширшки), соковиті, мають майже не опушений адаксиальний бік, до осені не засихають. Всього зафіксовано таких лусок близько 65 шт.

Нами визначено, що між зоною шкірястих

лусок і зоною справжніх листків розташована єдина **перетинчаста луска**, нижча і ширша за останні соковиті луски, які їй передують. Її ширина становить 3,5 мм, а висота – 9 мм (для порівняння – остання м'ясиста луска має такі параметри – ширина 2 мм, висота 7 мм). Тобто, вона значно відрізняється від м'ясистих лусок як за розмірами, так і за консистенцією і чітко відмежовує зону шкірястих лусок від зони справжніх листків.

Для *O. tetraphylla*, як типового геофіта, характерна стійкість до перегріву і пересихання, що значною мірою забезпечується трихомами, розташованими на поверхні її органів. Густе повстисте опушення, що формується на поверхні її лусок, створює зону підвищеної вологості, що, як зазначають ГАМАЛЕЙ (1984) та ZHENG-YING (1995), знижує втрату вологи рослинами, зменшує їх нагрівання, практично не впливаючи на інтенсивність фотосинтезу.

Наші дослідження показали, що луски *O. tetraphylla* покриті 2 типами трихом на адаксиальному їх боці – помаранчево-коричневого кольору щетинистими до 7 мм завдовжки та залозистими з одноклітинною голівкою.

Відмічається, що у *O. tetraphylla* в одній розетці від 3 до 6 справжніх листків (Википедія 2013). За нашими даними у захищеному ґрунті протягом сезону з однієї цибулини послідовно утворюється до 9 справжніх листків, але одночасно на рослині їх може бути 4-5 шт. У відкритому ґрунті довжина черешків становить близько 55 см (у захищеному – до 35 см), листки пальчато-складні, розділені на чотири більш-менш однакові листочки. Довжина окремих листочків у відкритому ґрунті – до 6 см (у захищеному – до 4 см). Листочки мають обернено-серцеподібну форму, з неглибоким поглибленням на верхівці, по краю – з рідкими зубчиками.

Нами встановлено, що основи справжніх листків 15-жилчасті і не мають гіалінового краю, а найбільша кількість справжніх листків, закладених однією цибулиною протягом вегетаційного періоду, становила 15 шт.

У *O. tetraphylla* основи надземних асимілюючих листків ніколи не розростаються і не стають вмістилищем поживних речовин, що суперечить твердженню ЧУВ (2008), який відмічає, що у *O. tetraphylla* основи фотосинтезуючих листків і катафіли, чергуючись в листових серіях, грають роль запасаючих органів. Адаже коли відмирає надземна частина асимілюючого листка, то починає відмирати і його основа, яка входить до складу цибулини, не виконуючи надалі захисної функції. Потреби в цьому нема, бо у пазухах справжніх листків закладаються квітконоси, які відцвітають у поточному році і необхідність захисту уже реалізованої меристеми відпадає.

Для цибулин *O. tetraphylla* не характерне стає число лусок, ємність цибулини може становити від 109 до 174 листків (справжніх листків та відозмінених – лусок). Цей показник залежить від сезону вибірки та віку цибулин. Відмічається, що більші за розмірами цибулини *O. tetraphylla* продукують більше цибулин-діток, аніж цибулини меншого розміру (STARTEK & WRAGA 1998). Нами це пояснюється тим, що у більшої за розміром цибулини (відповідно, старішої) цибулини-дітки розвивається не лише з бруньок поновлення безпосередньо материнської цибулини, але також уже і з бруньок її дочірніх цибулинок.

## Висновки

Отже, нашими дослідженнями показано наступне:

1) чітку спеціалізацію пазушних меристем у *O. tetraphylla*: бруньки, з яких розвиваються дочірні цибулини, закладаються лише в пазухах шкірястих лусок, з яких починається річний приріст; запасаючі луски взагалі не несуть бруньок у своїх пазухах; в пазухах справжніх листків закладаються квітконоси;

2) характер закладання латеральних бруньок у *O. tetraphylla* та у *O. latifolia* (РОВВ 1962) (дочірні цибулини закладаються в пазухах справжніх листків) свідчить про надзвичайну

диверсифікацію морфологічних ознак навіть у близькоспоріднених видів;

3) у дослідної *O. tetraphylla* відсутні вегетативно-рухливі столони, а її пагонова система складається з елементарних пагонів двох типів: моноподіальних вкорочених вегетативних і моноподіальних подовжених репродуктивних (квітконосів);

4) *O. tetraphylla* має 3 типи низових листків (лусок) – численні шкірясті і соковиті та одну перетинчасту, а основи надземних асимілюючих листків ніколи не розростаються і не стають вмістилищем поживних речовин.

### Використані джерела

- ВИКІПЕДИЯ** 2013. Кислица четырёхлистная. Wikimedia Foundation, San Francisco, USA. <http://ru.wikipedia.org>
- ГАМАЛЕЙ Ю.В.** 1984. Анатомия листа у растений пустыни Гоби. *Ботан. журн.* **69**: 569–584.
- ФЕДОРОВ А.А., КИРПИЧНИКОВ М.Э., АРТЮШЕНКО З.Т.** 1962. Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель, корень. Изд-во АН СССР, Москва – Ленинград.
- ЧУБ В.В.** 2008. Роль позиционной информации в регуляции развития органов цветка и листовых серий побегов. Дисс. на соискание ученой степени докт. биол. наук. Москва.
- ШОРИНА И.И.** 1983. Особенности побегообразования *Oxalis acetosella* (Oxalidaceae) в онтогенезе. *Ботан. журн.* **68**: 896–907.
- CHINCI WORLD ATLAS** 2013. The travel location guide. <http://www.chinci.com/>
- DENTON M.F.** 1973. A monograph of *Oxalis*, section *Ionoxalis* (Oxalidaceae) in North America. *Publ. Mus. Mich. State Univ.* **4**: 459–615.
- EMSHWILLER E.A.** 1999. Origins of domestication and polyploidy in the Andean tuber crop *Oxalis tuberosa* Molina (Oxalidaceae). Cornele University, Ithaca.
- EMSHWILLER E., GARDNER A., OBERLANDER K.C., VAIO M., HEIBL C., DRYER L.** 2009. Phylogeny and biogeography of *Oxalis*: preliminary results based on plastid loci. *Botany & Mycology (Proc. of meeting, Snowbird, Utah, July 25 – 29, 2009)*. Slideshare presentation.
- ESTELITA-TEIXEIRA M.E.** 1982. Shoot anatomy of three bulbous species of *Oxalis*. *Ann. Bot.* **49**: 805–813.
- GARDNER A.G., VAIO M., GUERRA M., EMSHWILLER E.** 2012. Diversification of the American bulb-bearing *Oxalis* (Oxalidaceae): Dispersal to North America and modification of the tristylous breeding system. *Am. J. Bot.* **99**: P. 152–164.
- HEIBL C., RENNER S.S.** 2012. Distribution models and dated phylogeny for Chilean *Oxalis* species reveal occupation of new habitats by different lineages, not rapid adaptive radiation. *Syst. Biol.* **61**: 823–834.
- KNUTH K.** 1930. Oxalidaceae. In: ENGLER A. (ed.), Das Pflanzenreich. H. **95**. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- LOURTEIG A.** 1980. Flora of Panama. Part IV. Family 84. Oxalidaceae. *Ann. Mo. Bot. Gard.* **67**: 823–850.
- LOURTEIG A.** 1994. *Oxalis* L. subgénero *Thamnoxys* (Endl.) Reiche emend. Lourteig. *Bradea* **7**: 1–199.
- LOURTEIG A.** 2000. *Oxalis* L. subgénero *Monoxalis* (Small) Lourteig, *Oxalis* y *Trifidus* Lourteig. *Bradea* **7**: 201–629.
- OBERLANDER K.C., EMSHWILLER E., BELLSTEDT D.U., DREYER L.L.** 2009. A model of bulb evolution in the eudicot genus *Oxalis* (Oxalidaceae). *Mol. Phylogen. Evol.* **51**: 54–63.
- PÉREZ-CALIX E.** 2009. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. *Fascículo* **164**: 1–47.
- PLANTWISE** 2013. A global programme, led by CABI, to improve food security and improve rural livelihoods by reducing crop losses. CABI, Wallingford, UK. <http://www.plantwise.org/>
- PÜTZ N.** 1994. Vegetative spreading of *Oxalis pes-caprae* (Oxalidaceae). *Pl. Syst. Evol.* **191**: 57–67.
- ROBB S.M.** 1962. *Oxalis latifolia* Kunth. *New Phytol.* **62**: 75–79.
- JEANNODA-ROBINSON V.** 1977. Contribution a l'etude de l'architecture des herbes. Docteur de Spécialité de Sciences Biologiques. Université des Scieces et Techniques du Languedoc. Montpellier, France.
- SALTER T.M.** 1944. The genus *Oxalis* in South Africa: a taxonomic revision. *S. Afr. J. Bot. Suppl.* **1**: 1–355.
- SAN MARCOS GROWERS** 2013. Wholesale plant nursery from the Goleta Valley. Santa Barbara, USA. <http://www.smgrowers.com>
- STARTEK L., WRAGA K.** 1998. Possibilities of producing bulbs of some species of *Oxalis* in the open field. *Agricult.* **69**: 85–90.
- TROPICOS** 2013. Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. Saint Louis, USA. <http://www.tropicos.org>
- YOUNG D.P.** 1958. *Oxalis* in the British Isles. *Watsonia* **4**: 51–69.
- ZHENG-YING H.** 1995. Anatomical study on xeromorphisms of ten psammophytes in Xinjiang. *Acta Bot. Boreal. Occident. J. Sin.* **15**: 56–61.

---

**THE SHOOT SYSTEM STRUCTURE IN *OXALIS TETRAPHYLLA* CAV.**

ALLA ZHILA \* &amp; OLGA TIMCHENKO \*\*

**Abstract.** It was shown that *Oxalis tetraphylla* has a clear specialization of lateral meristemas, as well as 3 types of scales and sessile lateral buds.

**Key words:** *Oxalis tetraphylla*, shooting, scales

*M.M. Gryshko National Botanical Gardens NAS of Ukraine, Timiryazevska str. 1, 01014 Kyiv, Ukraine; \* allazhila@yandex.ru,*

*\*\* olgaalex1@ukr.net*