



УДК 582.52:581.461

**МОРФОЛОГІЯ ТА ВАСКУЛЯРНА АНАТОМІЯ КВІТКИ  
*ACONITUM LASIOCARPUM* (RCHB.) GÁYER SUBSP.  
*LASIOCARPUM* (RANUNCULACEAE JUSS.)**

**А. В. Новіков**

*Державний природознавчий музей НАН України, вул. Театральна, 18, Львів 79008, Україна  
e-mail: novikoffav@gmail.com*

У статті наведено результати детального вивчення морфологічної та анатомічної організації квітки *Aconitum lasiocarpum* (Rchb.) Gáyer. Встановлено, що досліджений вид має спільні з іншими видами роду риси загальної будови квітки, проте відрізняється розмірами та формою шолому, кількістю і типом опушення плодолистків, а також характером опушення квітконіжок, приквіточок і тепалій. Виявлено, що тепалії мають трипучкову трилакунну іннервацію, в той час як тичинки і нектарники – однолакунну однопучкову. Однаковий тип іннервації тичинок і нектарників (ймовірно, стамінодіальної природи) свідчить про їх спільний морфогенез і гомеотичну природу останніх, оскільки, у випадку гомоплазії, тичинки і нектарники навряд чи мали б однакову організацію провідної системи, яка є функціонально необґрунтованою у випадку нектарників. Кожен із плодолистків іннервується трьома провідними пучками (одним дорзальним і двома вентральними), які спільно живлять насінні зачатки і формують розгалужену сітку дрібних провідних пучків у стінках плодолистка. Особливістю іннервації плодолистків є злиття вентральних жилок сусідніх плодолистків у квітколожі в єдиний спільний слід. Отримані результати є основою для порівняльно-морфологічних та філогенетичних досліджень, і у подальшому дадуть змогу перевірити сучасні гіпотези еволюції квітки жовтецевих.

**Ключові слова:** *Aconitum*, морфологія квітки, васкулярна анатомія, нектарники.

**ВСТУП**

Морфологія і анатомія квітки жовтецевих (Ranunculaceae Juss.) досліджувалася у різних аспектах протягом багатьох років та для різних видів [8, 12, 24, 30, 31, 39, 42]. Чимала увага приділялась особливостям онтогенезу квітки й організації провідної системи цих рослин [26, 37, 41]. Зокрема, дослідженням васкулярної анатомії квітки жовтецевих присвячена фундаментальна праця J.H. Smith [32]. Однак більш або менш завершені дослідження васкулярної анатомії квітки представників роду *Aconitum* L., як не дивно, відсутні.

Водночас актуальність і необхідність таких даних обумовлена результатами останніх молекулярно-філогенетичних досліджень [11, 25], на підставі яких висунуто

нові гіпотези еволюції квітки в порядку Ranunculales. D.A. Rasmussen зі співавторами [25] фактично повністю відкидають загальноприйняту гіпотезу гомоплазії елементів оцвітини цих рослин [14, 23, 35], дійшовши висновку, що наявність пелюсток (нектарників) може бути плезіоморфною ознакою. Автори [25] припускають, що пелюстки (нектарники) могли багаторазово зникнути під час еволюції, а визначальним фактором їх розвитку є реалізація генетичної програми ідентичності (ABCDE program за С. Erbar [9]). Водночас інші автори [11] не так категорично підходять до питання і припускають незалежне формування під час еволюції ковпачкоподібної форми шолому у *Aconitella* Spatch і *Aconitum* subg. *Lycocotum* (DC.) Peterm., а також незалежну редукцію двох нектарників у *Delphinium* s.l. та *Aconitum*. Більше того, F. Jabbour та S.S. Renner [11], дійшли висновку про зростання двох нектарників і формування єдиного спільного у представників підроду *Aconitella/Consolida* роду *Delphinium*.

У той час, як гіпотезу С. Erbar [9] практично неможливо перевірити засобами класичної морфології, філогенетичні зміни, описані F. Jabbour та S.S. Renner [11], можуть бути відстежені. Для цього необхідно провести детальні дослідження васкулярної анатомії квітки та провести порівняльно-морфологічний аналіз отриманих результатів для модельних видів родини триби Delphinieae. Отримані результати можна екстраполювати на інші таксономічні групи в межах порядку Ranunculales. З цією метою у статті наведено результати досліджень морфології та васкулярної анатомії квітки *Aconitum lasiocarpum* (Rchb.) Gayer subsp. *lasiocarpum* як одного з типових представників секції *Cammарum* (DC.) Peterm. роду *Aconitum*.

## МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Для досліджень використано квітки *A. lasiocarpum* subsp. *lasiocarpum*, зібрані в околицях м. Сколе Львівської області у серпні 2011 р. Дослідження проведено у червні 2013 року в рамках стипендії фонду королеви Ядвіги Ягеллонського університету у Кракові (Польща).

Зафіксований у 70% етанолі матеріал був зневоднений з використанням батареї спирт/хлороформ, просочений гітосумішшю Paraplast Plus. Після цього було виготовлено серії поперечних зрізів на ротаційному мікротомі МПС-2, а зрізи змонтовано на предметних скельцях і зафарбовано з використанням 1% спиртового розчину сафраніну та 1% водного розчину AstraBlau за стандартною методикою [1]. Зафарбовані зрізи були вміщені у фіксуючу суміш Histokitt II. Рисунки анатомічних зрізів виготовлені з використанням рисувального апарату PA-2. Висоту зон гінецея обчислювали за кількістю поперечних зрізів.

## РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ

**Морфологія.** Квітки зібрані у відкриті, компактні або ж досить розлогі (залежно від висотності зростання) термінальні, фрондобрактеозні, багатоквіткові, складні китицеподібні суцвіття. Довжина суцвіття варіює від 10 до 60 см. При основі суцвіття може галузитись, формуючи бічні осі, але не вище 3-го порядку. Організація бічних осей суцвіття спрощується в акропетальному порядку аж до повного їх заміщення одиничними квітками.

Дуже часто бічні осі суцвіття у рослин *A. lasiocarpum* із висотних місцезростань не розвиваються, і тоді суцвіття представлене простою термінальною китицею.

У всіх випадках усі структурні елементи суцвіття розміщені по спіралі, з кроком 1/3. Ця спіраль як на основній осі, так і на осях другого порядку є лівозакрученою.

Квітки розташовуються на видовжених квітконіжках у пазухах приквіток. Приквітки при основі суцвіття мають виражений фрондозний характер, є 5-роздільними та диференційовані на черешок і листову пластинку, вони майже не відрізняються від типових асиміляційних листків, що розміщуються нижче. Приквітки поступово спрощуються за своєю структурою в акропетальному напрямку та поблизу верхівок суцвіття стають сидячими ланцетоподібними.

На квітконіжці розташована пара приквіточок, які розміщені супротивно або ж трохи зміщені одна щодо іншої, але не більш як на 2 мм. Розміри приквіточок дещо зменшуються в акропетальному напрямку, проте вони майже не відрізняються морфологічно. Квітконіжки та приквіточки густо опушені по всій поверхні відстоячими залозистими волосками (рис. 1, *M*).

Квітки у суцвітті розпускаються в акропетальному напрямку, як у межах основної осі, так і у межах бічних осей, типово для всіх представників роду. Квітконіжки та міжвузля також поступово вкорочуються в акропетальному напрямку.

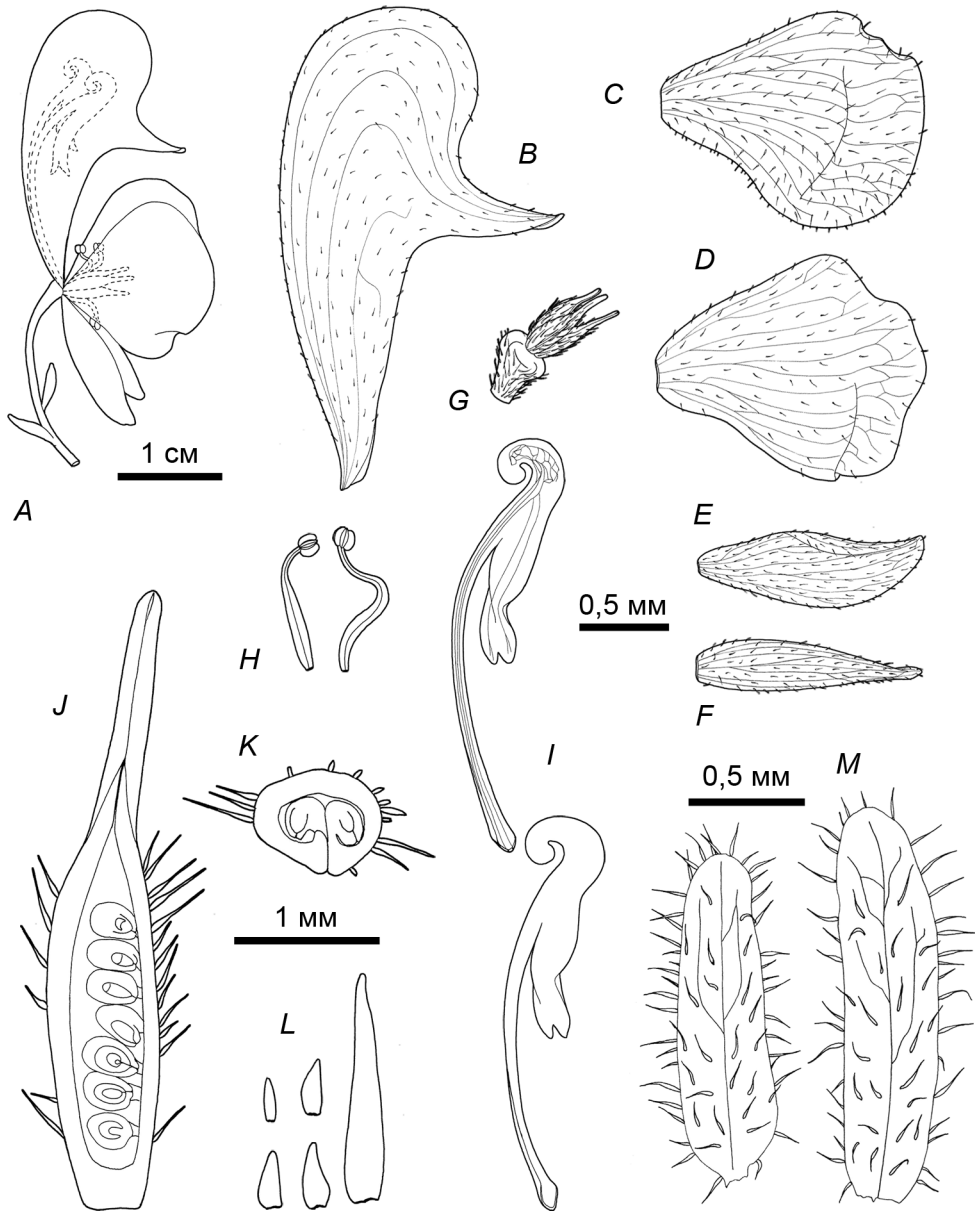
Квітки від 2,5 до 5 (7) см завдовжки, зигоморфні, часто похилені на бік. Оцвітінна представлена п'ятьма забарвленими листочками простої оцвітінни – тепаліями. Серед тепалій можна виділити дві нижні та дві бічні тепалії, а також одну верхню – шолом. Нижні тепалії є найменшими, окрім того, вони трохи відрізняються за розмірами між собою. Зокрема, одна з них є вужчою та дещо меншою ніж інша. Дві бічні тепалії є широко-лопаткоподібною форми, однакових розмірів. Шолом видовжений і має похилу лобову частину, його висота приблизно у 1,5 разу перевищує його ширину. Дзьобик шолома виражений, довгий (рис. 1, *A–F*). Тепалії опушені зовні залозистими трихомами, а зсередини – ниткоподібними трихомами. На абаксiальній поверхні тепалій наявні нечисленні (~10 на 1 мм<sup>2</sup>) аномоцитні продири, які згуртовані переважно вздовж жилок.

Під шоломом розташована пара нектарників складної форми. Вони мають видовжені трохи сплющені ніжки, що переходять у тіло (лабіум) нектарника. Тіло нектарника зверху закінчується головчастим шпорцем, а знизу – двома кігтикками. Нектарники у зрілих квітках не сягають даху шолома. Лабіуми нектарників і їх кігтики голі (рис. 1, *I*).

Під оцвітінною розташовано кілька лускоподібних стамінодіїв. Число стамінодіїв, від 4 до 6, є різним для різних квіток. Часто більшість зі стамінодіїв сильно редуковані та не помітні неозброєним оком. Зазвичай один зі стамінодіїв у 2–3 рази більший за решту і розташовується на радіусі шолома (рис. 1, *L*).

Спіраль стамінодіїв продовжує доцентровий андроцей, представлений 43–47 тичинками. Тичинки розміщуються щільно і повністю закривають собою плодолистки. Вони мають тичинкові нитки з розширеною плоскою нижньою та ниткоподібною верхньою частинами. Верхня частина тичинкової нитки є загнутою або навіть закрученою. До тичинкових ниток кріпляться дві овальні сплющені теки, кожна з яких має по два гнізда. Надв'язальця немає. Тичинки голі (рис. 1, *H*).

Гінецей представлений трьома вільними видовженими плодолисками пляшкоподібною форми. Плодолистки мають розширену зав'язь і вертикально напрямлені стилодії, які закінчуються невеликою приймочкою. Плодолистки густо опушені більш-менш прилеглими довгими залозистими волосками. Плаценти у плодолиску розташовуються вздовж його вентральних країв, що відповідає крайовому типу



**Рис. 1.** Морфологічна організація квітки *Aconitum lasiocarpum* (Rchb.) Gáyer subsp. *lasiocarpum*: A – загальний вигляд; B – шолом; C, D – права і ліва бічні тепалії; E, F – права і ліва нижні тепалії; G – квітколоже з плодолистками; H – тичинки; I – пара нектарників; J, K – поздовжній і поперечний розрізи плодолистка; L – стамінодії; M – пара приквіточок

**Fig. 1.** Morphological organization of flower of *Aconitum lasiocarpum* (Rchb.) Gáyer subsp. *lasiocarpum*: A – common view; B – helmet; C, D – right and left lateral tepals; E, F – right and left basal tepals; G – receptacle with carpels; H – stamens; I – pair of the nectaries; J, K – longitudinal and cross sections through the carpel; L – staminodes; M – pair of the bracteoles

плацентації. У кожному з плодолистків міститься по 14–16 анатропних насінних зачатків, які сидять на коротких фунікулюсах (рис. 1, J, K).

Плодолистки при основі не з'єднані між собою і мають виражені вентральні щілини, хоча на пізніших етапах морфогенезу квітки може спостерігатися розростання дна плодолистків, унаслідок чого формується коротка ділянка (<68 мкм), у якій плодолистки є без вентральних щілин, проте фертильні. Вище вентральні шви плодолистків постгенітально злипли, що помітно по рисунку клітинних стінок. Довжина такої ділянки становить 1683 мкм. Ще вище насінних зачатків немає, а плодолистки на короткому проміжку залишаються замкнутими, проте незабаром їх краї розмикаються. Довжина цієї ділянки становить <1600 мкм.

**Анатомія.** Квітконіжка на поперечному перерізі округла, вкрита одношаровою епідермою, яка містить численні залозисті одноклітинні трихоми і поодинокі прорихи. Епідерма вкрита зморшкуватою кутикулою. Під епідермою розташовується 2–3 шари пухкої коленхіми, під якою розміщена недиференційована тонкостінна паренхіма. У паренхімі занурені відкриті колатеральні провідні пучки. В центрі квітконіжки паренхімні клітини крупніші та розташовані нещільно, формуючи характерну паренхіму серцевини. У центрі квітконіжки та вище, у квітколожі, може формуватися центральна порожнина. Провідні пучки у квітконіжці супроводжуються тяжами R-типу [16], що представлені склеренхімою з боку флоєми та коленхімою – з боку ксилеми. Ці механічні тканини на нижніх рівнях квітконіжки доповнюються суцільним або фрагментованим кільцем здерев'янілої паренхіми, яке зникає поблизу квітколожа. У квітколожі зникають також і механічні тяжі (рис. 2, А).

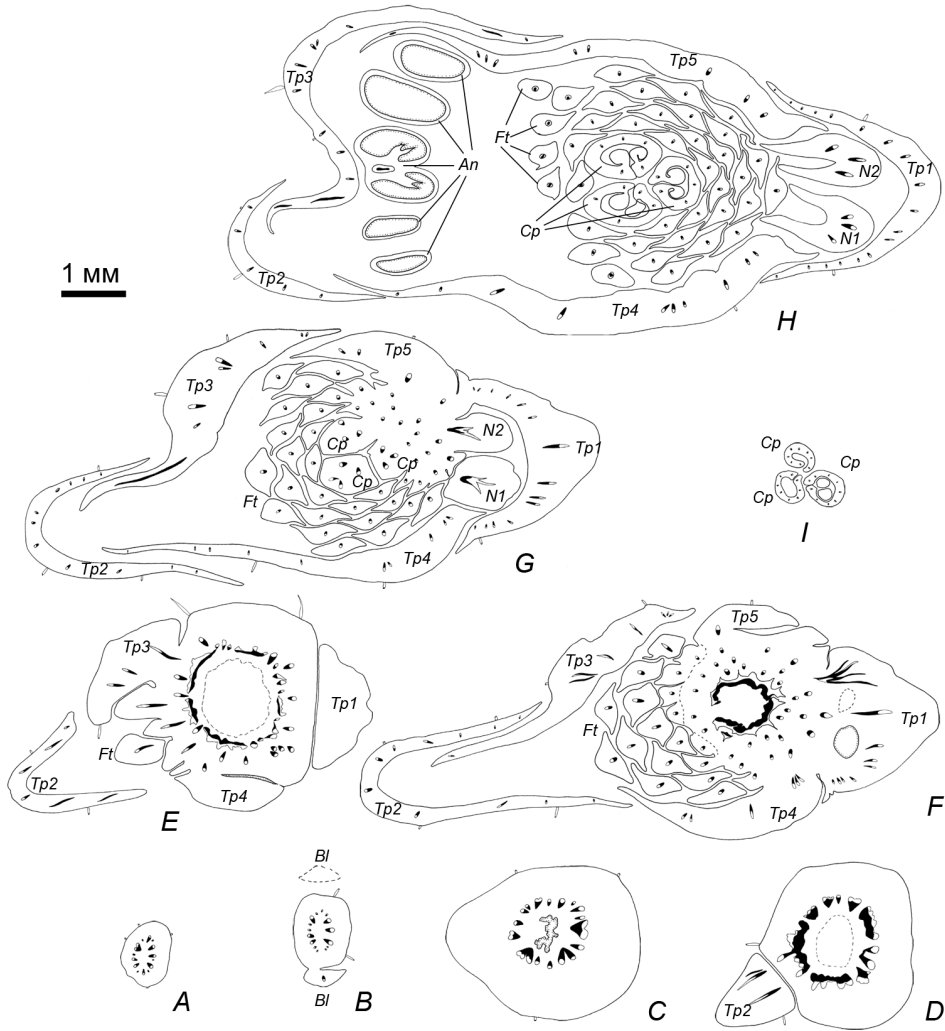
На ранніх етапах морфогенезу квітки у квітконіжці на нижніх рівнях наявні 4 крупних провідних пучки, які розташовані одним колом. Проте дуже швидко вони відгалужують три дрібніші провідні пучки (три однопучкові однолакунні незалежні сліди), один із яких входить у приквітку, а два інші значно вище – у дві приквіточки. На рівні прикріплення приквіточок 4 основні пучки квітконіжки інтенсивно діляться, формуючи кільце 7–11 пучків, які зливаються у єдиний провідний циліндр у квітколожі.

На пізніх етапах морфогенезу квітки у квітконіжці наявна трохи складніше організована провідна система, що представлена колом із 6–8 крупніших провідних пучків, доповненим 7–8 дрібними пучками. Дрібні пучки мають слабо розвинуту ксилему і майже повністю сформовані з клітин флоєми (рис. 2, А, В).

У квітколожі з провідного циліндра відщеплюється три групи по три провідні пучки (три трипучкові трилакунні сліди), які входять у шолом та дві нижні тепалії. Майже одразу формується ще дві групи трипучкових трилакунних слідів, які входять у дві бічні тепалії. На рівні відокремлення тепалій їх базові пучки діляться на п'ять основних жилок, що далі формують розгалужену систему іннервації.

Водночас відщеплюється два незалежні провідні пучки, які входять у нектарники, де одразу ж розщеплюються на три кожен. Ці три пучки продовжуються незалежно у ніжці нектарника. Після відгалуження слідів нектарників у квітколожі формується цілий ряд однолакунних однопучкових слідів, які входять у тичинки. У тичинкових нитках провідні пучки знизу є колатеральними, а на вищих рівнях можуть набувати амфікрибральної організації (рис. 2, D–H). Стамінодії не наділені провідною системою.

Вище рівня відгалуження слідів тичинок суцільний провідний циліндр квітколожа розпадається на 6 пучків, три з яких відхиляються до периферії та входять у три плодолистки як їх дорзальні жилки. Інші три пучки розщеплюються надвоє кожен.



**Рис. 2.** Серія поперечних перерізів через квітку від квітконіжки (A) до стовпчика (I): затушовано чорним – ксилема; An – пиляк; Bl – приквіточка; Cp – плодолисток; Ft – тичинкова нитка; N – нектарник; Tp – тепалія

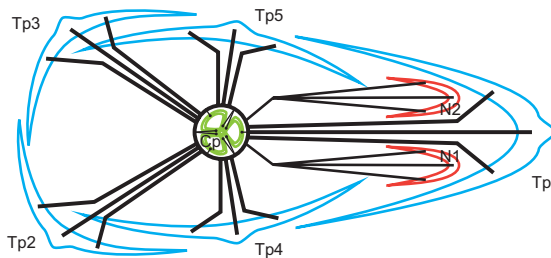
**Fig. 2.** Series of cross-sections through the flower from pedicel (A) to the style (I): black shaded – xylem; An – anther; Bl – bracteole; Cp – carpel; Ft – filament; N – nectary; Tp – tepa

Відгалуження кожного з цих пучків входять у сусідні плодолистки як їх вентральні жилки, які продовжуються вгору уздовж країв плодолистків. У плодолистку дорзальний і два вентральні пучки формують розвинуту систему анастомозів. Безпосередню участь у живленні численних насінних зачатків беруть два вентральні провідні пучки, проте сюди також долучається і дорзальний провідний пучок. Поблизу приймочки спочатку зникають дрібні пучки відгалужень, а вище – вентральні жилки, в той час як дорзальний пучок продовжується до рівня приймочки (рис. 2, G-I).

## ОБГОВОРЕННЯ

Загальна морфологічна організація квітки, як і план організації її провідної системи у *A. lasiocarpum* subsp. *lasiocarpum* є подібними до інших представників роду [37, 41]. Серед морфологічних особливостей слід відзначити лише особливу форму шолома, тип опушення елементів оцвітчини, форму шпорки нектарника та опушення плодолистків залозистими трихомами. Ці ознаки успішно використовуються для внутрішньородової систематики [13, 18, 19, 22, 33]. Серед інших особливостей слід також відзначити наявність стамінодіїв, які продовжують спіраль тичинок і нектарників (гетеротопних стамінодіїв [12, 27–29]), що можна пояснити як із позиції виникнення пелюсток (нектарників) з тичинок [4–7, 10, 34, 38, 40], так і з позиції градієнта експресії генів [15, 17, 25].

Загальна схема організації васкулярної системи квітки дослідженого виду представлена на рис. 3. Цікавою особливістю є базова трипучкова трилакунна іннервація тепалій (W1-органи за F. Jabbour та S.S. Renner [11]). Такий тип іннервації не є винятком для *A. lasiocarpum* subsp. *lasiocarpum* і характерний для інших видів роду [2, 3], що споріднює тепалії з вегетативними листками [20, 21].

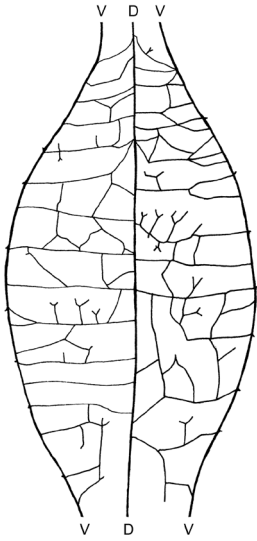


**Рис. 3.** Діаграма васкуляризації оцвітчини, нектарників і гінецею. Чим товстіша лінія, тим нижче відгалужується провідний пучок. Ср – плодолисток; N – нектарник; Тр – тепалія

**Fig. 3.** Diagram of vascularization of the perianth, nectaries and gynoecium. The wider black line, the earlier the bundle branched off. Sp – carpel; N – nectary; Tr – tepal

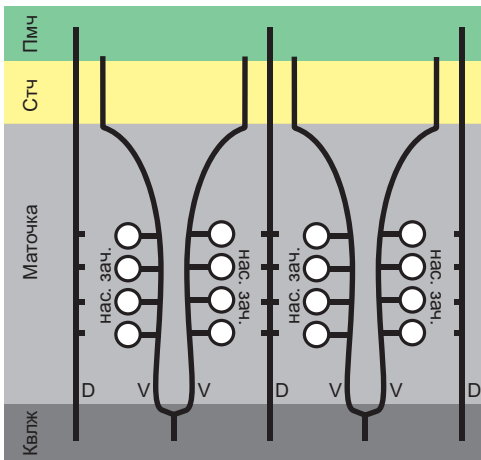
Незаперечним залишається факт іннервації тичинок і нектарників одним провідним пучком. З огляду на функціональне навантаження (інтенсивну секрецію нектару) і великі розміри, нектарники потребують значного постачання поживних речовин і, відповідно, розвинутої провідної системи, але все одно при основі мають лише один провідний пучок, який розділяється на три одразу ж після входження у ніжку нектарника. Я вважаю, що однопучкова однолакунна іннервація нектарників може бути проявом архаїзму і свідчити про їх походження з тичинок. Тому саме такий тип іннервації, а не наявність пелюсток слід розглядати як плезіоморфну ознаку.

Васкулярна система плодолистків дослідженого виду є доволі розвинутою і представлена системою з двох вентральних і одного дорзального провідних пучків, що сполучені між собою сіткою анастомозів (рис. 4). Важливими в іннервації плодолистків *A. lasiocarpum* subsp. *lasiocarpum* є два факти: 1) дорзальний і вентральні провідні пучки відгалужуються і входять до плодолистка незалежно, що, згідно з деякими авторами [23, 32, 36], є примітивною ознакою; 2) вентральні пучки сусідніх плодолистків формуються зі спільного пучка, який розщеплюється надвое (рис. 5), що означає інтеграцію сусідніх плодолистків апокарпного гінецея за виконанням спільної функції – живлення насінних зачатків. Останній факт потребує детальнішого вивчення і, можливо, виявиться корисною ознакою при з'ясуванні філогенетичних взаємозв'язків у межах родини.



**Рис. 4.** Провідна система плодолистка: D – дорзальна жилка; V – вентральні жилки

**Fig. 4.** The vascular system of a carpel: D – dorsal bundle; V – ventral bundles



**Рис. 5.** Діаграма васкуляризації плодолистіків: нас. зач. – насінні зачатки; Квлж – квітколоже; Стч – стовпчик; Пмч – приймочка; D – дорзальна жилка; V – вентральні жилки

**Fig. 5.** Diagram of carpels' vascularization: нас. зач. – ovules; Квлж – receptacle; Стч – style; Пмч – stigma; D – dorsal bundle; V – ventral bundles

## ВИСНОВКИ

Отже, в ході досліджень було з'ясовано, що *A. lasiocarpum* subsp. *lasiocarpum* за загальною морфологічною будовою квітки не відрізняється від інших представників роду, а відмінності полягають у характері опушення та формі окремих частин квітки. За анатомічною будовою квітки досліджений вид також подібний до інших представників роду. Дослідження васкулярної анатомії дали змогу встановити, що приквіточки мають однопучкову однолакунну, тепалії – трипучкову трилакунну, нектарники і тичинки – однопучкову однолакунну іннервацію, в той час як стамінодії не наділені провідною системою взагалі.

Отримані результати доповнюють перелік наявних анатомо-морфологічних досліджень квітки Ranunculaceae й успішно можуть бути використані у ході порівняльно-морфологічного та філогенетичного аналізу представників цієї родини.



Особливо важливим є з'ясування організації провідної системи квітки решти представників триби Delphinieae, що дасть змогу перевірити запропоновану F. Jabbour та S.S. Renner [11] гіпотезу еволюції квітки в даній групі рослин.

## ПОДЯКИ

Щиро дякую вельмишановним рецензентам за змістовні зауваження та доповнення. Також висловлюю щиро вдячність проф. Й. Мітці та проф. К. Щепанеку (Ботанічний сад Ягеллонського університету в м. Краків) за допомогу в реалізації цих досліджень.

1. Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г. и др. **Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы.** М.: Изд-во Моск. ун-та, 2004. 287 с.
2. Новиков А.В. Сравнительная анатомия и морфология цветков *Aconitum bucovinense* Zapał. и *Aconitum xgayeri* Starmühl. (Ranunculaceae). **Молодые исследователи – ботанической науке 2009: мат-лы междунар. науч.-практ. конф. (Гомель, 24–25 сентября 2009 г.)**. Гомель: УО “ГГ им. Ф. Скорены”, 2009: 60–64.
3. Новиков А. Анатомічна та морфологічна організація квітки *Aconitum degenii* Gayer (Ranunculaceae). **Молодь і поступ біології: тези доп. V Міжнар. наук. конф. студ та аспір. (Львів, 12–15 травня 2009 р.)**. Львів: Вид-во ЛНУ ім. І. Франка, 2009. 1: 22–23.
4. Cronquist A. **The evolution and classification of flowering plants.** Ed. 2. Bronx: New York Bot. Gard., 1988. 396 p.
5. Eames A.J. **Morphology of the angiosperms.** New York: McGraw-Hill, 1961. 518 p.
6. Endress P.K. Reproductive structures and phylogenetic significance of extant primitive angiosperms. **Pl. Syst. Evol.**, 1986; 152: 1–28.
7. Endress P.K. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers.** Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1994. 511 p.
8. Endress P.K., Igersheim A. Gynoecium diversity and systematics of the basal eudicots. **Bot. J. Linn. Soc.**, 1999; 130: 305–393.
9. Erbar C. Floral organ determination and ontogenetical patterns during Angiosperm evolution. **Int. J. Plant Dev. Biol.**, 2010; 4 (spec. issue 1): 1–16.
10. Непко П. Vergleichend-morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Perianth bei den Polycarpicae. **Bot. Jahrb. Syst.**, 1965; 84: 359–508.
11. Jabbour F., Renner S.S. Spurs in a spur: Perianth evolution in the Delphinieae (Ranunculaceae). **Int. J. Plant Sci.**, 2012; 173(9): 1036–1054. doi: 10.1086/667613.
12. Jabbour F., Ronse De Craene L.P., Nadot S., Damerval C. Establishment of zygomorphy on an ontogenic spiral and evolution of perianth in the tribe Delphinieae (Ranunculaceae). **Ann. Bot.**, 2009; 104: 809–822.
13. Kadota Y. **A revision of Aconitum subgenus Aconitum (Ranunculaceae) of East Asia.** Utsunomiya: Sanwa Shoyaku Co., 1987. XVII+316 p.
14. Kosuge K. Petal evolution in Ranunculaceae. **Plant. Syst. Evol.**, 1994; 8 (suppl.):185–191.
15. Kramer E.M. Floral architecture: Regulation and diversity of floral shape and pattern. In: Turnbull C.G.N. (ed.) **Plant architecture and its manipulation.** Oxford: Blackwell Scientific Publications, 2005: 120–147
16. Kumazawa O. Studies on the structure of Japanese species of *Ranunculus*. **J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Section III, Bot.**, 1930; 3: 297–343.
17. Kunst L., Klenz J.E., Martinez-Zapater J., Haughn G.W. AP2 gene determines the identity of perianth organs in flowers of *Arabidopsis thaliana*. **Plant Cell**, 1989; 1: 1195–1208.
18. Mitka J. **The genus Aconitum L. (Ranunculaceae) in Poland and adjacent countries. A phenetic-geographic study.** Kraków: Zakład Poligraf. U-tu Jagiellońskiego, 2003. 204 p.

19. *Mitka J.* *Aconitum moldavicum* Hacq. (*Ranunculaceae*) and its hybrids in the Carpathians and adjacent regions. **Roczn. Bieszczadzkie**, 2008; 16: 233–235.
20. *Novikoff A.V.* Nodal anatomy of the genus *Aconitum* L. (*Ranunculaceae*). **Biodiversity. Ecology. Evolution. Adaptation: proc. of the V internat. conf. (Odesa, 13–17 June 2011)**. Odesa: Pechatniy Dim, 2011: 47–48.
21. *Novikoff A.V.* Vascular anatomy of the flower of rare Eastern Carpathian endemic *Aconitum lasiocarpum* (Rchb.) Gáyer subsp. *lasiocarpum*. **Acta Biol. Crac. Ser. Bot.**, 2013; 55 (suppl. 1): 60.
22. *Novikoff A.V., Mitka J.* Taxonomy and ecology of the genus *Aconitum* L. in the Ukrainian Carpathians. **Wulfenia**, 2011; 18: 37–61.
23. *Prantl K.* Beiträge zur Morphologie und Systematik der Ranunculaceen. **Bot. Jahrb. Syst.**, 1887; 9: 225–273.
24. *Raina R., Chauhan R., Naithani R.* A note on the floral morphology of *Aconitum heterophyllum* Wall. (*Ranunculaceae*) – an important temperate medicinal plant. **Open Access Journal of Medicinal and Aromatic Plants**, 2011; 2(2): 1–4.
25. *Rasmussen D.A., Kramer E.M., Zimmer E.A.* One size fits all? Molecular evidence for a commonly inherited petal identity program in the Ranunculales. **Am. J. Bot.**, 2009; 96: 96–109.
26. *Ren Y., Chang H.-L., Endress P.K.* Floral development in Anemoneae (*Ranunculaceae*). **Bot. J. Linn. Soc.**, 2010; 162: 77–100.
27. *Ronse De Craene L.P.* The evolutionary significance of homeosis in flowers: a morphological perspective. **Int. J. Plant Sci.**, 2003; 164 (suppl. 5): 225–235.
28. *Ronse De Craene L.P., Smets E.F.* Evolution of the androecium in the Ranunculiflorae. **Plant Syst. Evol.**, 1995; 9 (suppl.): 63–70.
29. *Ronse De Craene L.P., Smets E.F.* Staminodes: their morphological and evolutionary significance. **Bot. Rev.**, 2001; 67: 351–402.
30. *Salisbury E.* The organization of the ranunculaceous flower with especial regard to the correlated variations of its constituent members. **Proc. R. Soc. Lond. B**, 1973; 183: 205–225.
31. *Sastri R.L.N.* Comparative morphology and phylogeny of the Ranales. **Biological Reviews**, 1969; 44: 291–319. doi: 10.1111/j.1469-185X.1969.tb01213.x
32. *Smith J.H.* Vascular anatomy of ranalian flowers. I. *Ranunculaceae*. **Bot. Gaz.**, 1926; 82(1): 1–29.
33. *Starmühler W.* Die Gattung *Aconitum* in Bayern. **Ber. Bayer. Bot. Ges.**, 2000; 71: 99–118.
34. *Takhtajan A.* **Evolutionary trends in flowering plants**. New York: Columbia Univ. Press, 1991. 241 p.
35. *Tamura M.* Morphology, ecology and phylogeny of the *Ranunculaceae* IV. **Sci. Rep. Osaka Univ.**, 1965; 14: 53–71.
36. *Tamura M.* Phylogeny and classification of the *Ranunculaceae*. **Pl. Syst. Evol.**, 1995; (suppl.) 9: 201–206.
37. *Tobe H.* Morphological studies on the genus *Clematis* Linn. VIII. Floral and inflorescence anatomy in *Clematis patens* with eight-sepaled flowers. **Bot. Mag. Tokyo**, 1980; 93: 253–263.
38. *Weberling F.* **Morphology of flowers and inflorescences**. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1989. 405 p.
39. *Weryszko-Chmielewska E., Sulborska A.* Staminodial nectary structure in two *Pulsatilla* (L.) species. **Acta Biol. Cracov. Bot.**, 2011; 53(2): 94–103.
40. *Worsdell, W.C.* The origin of the perianth of flowers with special reference to the *Ranunculaceae*. **New Phytol.**, 1903; 2: 42–48.
41. *Worsdell W.C.* A study of the vascular system in certain orders of the Ranales. **Ann. Bot.**, 1908; 22(4): 651–682.
42. *Zhao L., Wang W., Ren Y., Bachelier J.B.* Floral development in *Asteropyrum* (*Ranunculaceae*): implications for its systematic position. **Ann. Bot. Fennici**, 2012; 49: 31–42.

**MORPHOLOGY AND VASCULAR ANATOMY OF THE FLOWER  
OF *ACONITUM LASIOCARPUM* (RCHB.) GÁYER SUBSP.  
*LASIOCARPUM* (RANUNCULACEAE JUSS.)****A.V. Novikoff**

*State Natural History Museum, NAS of Ukraine, 18, Teatralna St., Lviv 79008, Ukraine  
e-mail: novikoffav@gmail.com*

The results of detailed investigation on morphological and anatomical organization of flower of *Aconitum lasiocarpum* (Rchb.) Gáyer are presented. It was established that current species has common features of the structure with other representatives from the genus *Aconitum* L. However, it differs by the shape and the size of the helmet, the number and the type of pubescence of the carpels, as well as the character of pubescence of the tepals, pedicels and bracteoles. It was shown that the tepals have trilacunar three-traced vascularization, while the filaments and nectaries – unilacunar one-traced vascularization. Similar types of innervation of stamens and nectaries (probably of staminodial origin). Suggest its common morphogenesis and homeotic origin. Since in the case of homoplasy, stamens and nectaries are unlikely to have the same organization of its vascular system which is functionally unjustified in the case of nectaries. Each of the carpels has three main vascular bundles (one dorsal and two ventral) which produce branched system of anastomoses and together supply the ovules. The special feature of gynoeceum innervation is a fusion of the ventral ribs of adjoining carpels in the receptacle. These data are the basis for next comparative morphological and phylogenetic study which could be applied for verification and support of current hypotheses of evolution of a ranunculaceous flower.

**Keywords:** *Aconitum*, floral morphology, vascular anatomy, nectaries.

**МОРФОЛОГІЯ І ВАСКУЛЯРНА АНАТОМІЯ ЦВЕТКА  
*ACONITUM LASIOCARPUM* (RCHB.) GÁYER SUBSP.  
*LASIOCARPUM* (RANUNCULACEAE JUSS.)****A.B. Новиков**

*Государственный природоведческий музей НАН Украины  
ул. Театральная, 18, Львов 79008, Украина  
e-mail: novikoffav@gmail.com*

В статье представлены результаты детального изучения морфологической и анатомической организации цветка *Aconitum lasiocarpum* (Rchb.) Gáyer. Установлено, что изученный вид имеет подобные с остальными представителями рода черты общего строения цветка, хотя и отличается размерами и формой шлема, количеством и характером опушения плодolistиков, а также типом опушения тепалий, цветоножек и прицветничков. Установлено, что тепалии имеют трехлакунную трехпучковую иннервацию, в то время как тычинки и нектарники – однолакунную однопучковую. Общий тип иннервации тычинок и нектарников (вероятно, стаминодиального происхождения) свидетельствует об их общем морфогенезе и гомеотической природе нектарников, поскольку в случае гомоплазии тычинки и нектарники вряд ли

имели бы похожую организацию их проводящей системы, которая является функционально невыгодной в случае нектарников. Каждый из плодолистиков иннервируется тремя проводящими пучками (одним дорзальным и двумя вентральными), которые формируют разветвленную сеть мелких проводящих пучков в стенках плодолистика и сообща питают семенные зачатки. Особенностью иннервации гинецея является слияние вентральных пучков соседних плодолистиков в цветоложе. Полученные результаты являются основой для сравнительно-морфологических и филогенетических исследований и в дальнейшем могут быть использованы при проверке современных гипотез эволюции цветка лютиковых.

**Ключевые слова:** *Aconitum*, морфология цветка, васкулярная анатомия, нектарники.

Одержано: 30.09.2013