



УДК 581.46'135.4:582.573.81

МОРФОЛОГІЯ ТА ВАСКУЛЯРНА АНАТОМІЯ КВІТКИ *SCILLA BIFOLIA* L. (HYACINTHACEAE)

О. О. Дика

Львівський національний університет імені Івана Франка
вул. Грушевського 4, Львів, 79005, Україна
e-mail: dykaolga7@gmail.com

Вивчена морфологія та васкулярна анатомія квітки *Scilla bifolia* L. (Hyacinthoideae/Hyacinthaceae). На основі концепції вертикальної зональності гінецея, запропонованої W. Leinfellner [7], встановлено, що гінецей характеризується такими вертикальними структурними зонами: синасцидіатною, симплікатною, гемісимплікатною і асимплікатною. Гінецей *Scilla bifolia* визначений як синкарпний у широкому розумінні. Септальний нектарник представлений трьома щілинами у перегородках зав'язі, які тягнуться майже від основи зав'язі до її даху та відкриваються назовні біля основи стовпчика; нектароносна тканина вистилає септальну щілину повністю, за винятком вивідних каналів. Структурний тип септального нектарника *Scilla bifolia* відповідає типу **a**, тип залозистого епідермісу визначений як тип **a** за E. Daumann [6]. Виявлено, що всі листочки оцвітини й тичинки мають однопучкові сліди. Провідна система гінецею представлена шістьма вентральними і трьома дорзальними жилками плодолистків, від яких відгалужуються латеральні жилки. Вентральні пучки зливаються із дорзальними у верхній частині зав'язі. Септальний нектарник іннервується латеральними жилками плодолистків.

Ключові слова: Hyacinthoideae, *Scilla bifolia*, квітка, морфологія, васкулярна анатомія, септальний нектарник, гінецей.

ВСТУП

Родина Hyacinthaceae включає близько 900 видів і 70 родів [14, 15]. За результатами молекулярного аналізу в родині Hyacinthaceae виділено чотири монофілетичні клади, які розглядають як підродини Oziroeoideae, Urgineoideae, Ornithogaloideae та Hyacinthoideae [8, 11]. Альтернативно, родина Hyacinthaceae включена в родину Asparagaceae *sensu lato* і виступає як підродина Scilloideae. Hyacinthaceae є монофілетичною в межах Asparagaceae, і підродини, згадані вище, розглядаються як триби Hyacintheae, Ornithogaleae, Oziroëeae і Urgineeae [4, 5]. У даній роботі ми розглядаємо Hyacinthaceae на рівні родини.

Підродина Hyacinthoideae Link. у межах родини Hyacinthaceae налічує понад 400 видів [14, 15]. Представники її поширені у Африці (на південь від Сахари), на

Мадагаскарі, в Індії, Східній Азії, Середземномор'ї та Євразії. У межах підродини виділяють дві триби: *Massonieae* Baker і *Hyacintheae* Dumort., які мають чіткий географічний розподіл [11, 12, 14, 15]. Дослідження таксономічних і філогенетичних взаємозв'язків у межах родини *Hyacinthaceae* активно проводяться на основі молекулярно-генетичних методів. Перелік видів у межах триб *Massonieae* і *Hyacintheae* та делімітація родів усе ще активно дискутуються [8, 9, 11, 12, 15]. Рід *Scilla* L. (триба *Hyacintheae*) – монофілетичний, широко представлений у Європі, Африці й Індії [9, 11, 12, 15]. Дослідження анатомо-морфологічної організації квітки одного із представників роду, *Scilla bifolia* L., виявлення ступеня синкарпії та виникнення і положення септальних нектарників у незрослих ділянках плодолистків є важливим у таксономічному аналізі підродини *Hyacinthoideae*.

Актуальним є вивчення структури гiнецея гiацинтових у контексті розуміння сучасних філогенетичних взаємозв'язків [13]. Згідно з концепцією вертикальної зональності гiнецею, запропонованої W. Leinfellner [7], у синкарпному гiнецеї наявні синасцидіатна, симплікатна, гемісимплікатна й асимплікатна зони, а в гемісинкарпному – гемісинасцидіатна, гемісимплікатна й асимплікатна зони. Перша спроба класифікації синкарпних гiнецеїв дводольних з урахуванням їхньої вертикальної зональності була зроблена С. О. Волгіним і В. М. Тихомировим [2], а для однодольних із гемісинкарпним гiнецеєм s. l. – А. В. Новіковим і А. В. Одінцовою [10]. Автори виділили 12 комбінацій структурних зон за W. Leinfellner у гемісинкарпному гiнецеї s.l., більшість із яких ще не були описані у природі. Дослідивши структуру гiнецея у представників родини *Hyacinthaceae*, ми отримаємо нові дані, які можна буде використати для створення повної класифікації гiнецеїв однодольних зі септальними нектарниками.

Основна робота, яка присвячена дослідженню зав'язі зі септальним нектарником, належить E. Daumann [6]. Для гiацинтових характерними структурними типами септальних нектарників E. Daumann визначив типи **a**, **d**, **g** (усі ці типи належать до верхньої зав'язі). Тип **a** – септальні щілини сягають основи зав'язі та відкриваються назовні біля основи стовпчика; нектароносна тканина вистилає септальні щілини повністю, за винятком вивідних каналів. Тип **d** – такий, як тип **a**, лише септальна щілина коротша і тягнеться від середини зав'язі до її даху, відкриваючись назовні у верхній третині зав'язі. Тип **g** – септальні щілини утворюють апікальні вигини, які, як їх базальні частини, вистелені нектароносною тканиною; вивідні отвори септальних щілин розташовані у верхній третині стінки зав'язі. Характерним типом залозистого епідермісу є тип **a** (клітини відносно малі, більш або менш ізодіаметричні; децю видовжені паралельно до поверхні нектарника або вертикально до його поверхні, коротко палісадні, часто з більш-менш випуклою стінкою), тип **h** (усі клітини впорядковані вертикально до поверхні нектарника, палісадної форми, їх довжина у 2–8 разів перевищує ширину, часто з троху випуклими зовнішніми стінками). Характерним типом секреції нектару є тип **a**.

Метою нашої роботи було вивчити будову провідної системи квітки *Scilla bifolia*, визначити структурний тип гiнецея з урахуванням концепції вертикальної зональності гiнецею W. Leinfellner [7] та природу септального нектарника; порівняти отримані дані щодо структури септального нектарника із даними E. Daumann [6].

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

Морфологію та васкулярну анатомію квітки *Scilla bifolia* L. вивчали на тотальних і постійних препаратах. Матеріал зібраний у Ботанічному саду ім. А. В. Фоміна Київського національного університету ім. Т. Г. Шевченка і зафіксований у 70%-ному розчині етилового спирту. За допомогою ротаційного мікротому МПС-2 з просоченого парафіном матеріалу виготовили серії поперечних і поздовжніх зрізів товщиною 10 мкм. Постійні препарати фарбували за стандартною методикою [1, 3] з використанням 0,5% спиртового розчину астра-блау та 1% розчину сафраніну. Морфологічні рисунки виконували з використанням бінокулярного мікроскопа «МБС-9», анатомічні – з використанням мікроскопа «Ломо Микмед-1» за допомогою рисувального апарата РА-4. Під час морфологічного опису зав'язі досліджуваного виду за її дно умовно було прийнято рівень дна її гнізд, а за дах – рівень формування каналів стовпчика. Загальну висоту зав'язі обчислювали за кількістю зрізів від її дна до даху.

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ І ЇХНЕ ОБГОВОРЕННЯ

Квітки *Scilla bifolia* актиноморфні, 1,5 см у діаметрі, зібрані по 2–10 у рідкі китиці. Квітконіжки удвічі довші за квітку, спрямовані вгору. Листочків оцвітини шість, вони розташовані у двох колах по три, майже вільні, при основі зростаються в коротку трубку, синьо-фіолетові (рис. 1, А). Листочки зовнішнього кола оцвітини дещо вужчі від листочків внутрішнього кола. Андроцей представлений шістьма тичинками, які при основі зростаються із листочками оцвітини (рис. 1, Г, Д) та між собою. Тичинкові нитки завужені до верхівки. Пиляки видовжені. Гінецей складається із трьох зрослих плодолистків. Зав'язь верхня, обернено грушоподібна, дещо зморшкувата, з трьома поздовжніми борозенками на радіусах перегородок, які заходять у стовпчик і продовжуються до приймочки (рис. 1, Б). У гніздах зав'язі розташовано по 5–10 насінних зачатків (рис. 1, В).

Як показав аналіз серії поперечних перерізів гінецея *S. bifolia*, основа зав'язі утворена конгенітально зрослими ніжками плодолистків. У центрі основи зав'язі розміщена пухка паренхіма (рис. 2, Д). Пухка паренхіма з'являється на рівні листочків оцвітини і зникає в середній частині зав'язі на рівні змикання країв плодолистка (рис. 2, В–І). При основі зав'язь на поперечних перерізах має шестигранні обриси із трьома борозенками. На рівні дна вона є стерильна, тригніздна, її гнізда не сполучені між собою. Трохи вище від основи зав'язі на радіусах перегородок з'являються три щілини септального нектарника (рис. 2, Ж). Ця ділянка становить 25% від загальної висоти зав'язі. Над нею розташована фертильна ділянка, висота якої становить 7% від загальної висоти зав'язі. Ці дві ділянки формують синасцидіатну зону (рис. 2, Ж, З). На вищому рівні добре видно межі змикання країв плодолистка (рис. 2, І). Ця ділянка фертильна, її висота становить 3% від загальної висоти зав'язі, і вона представляє симплікатну зону. Над нею добре видно роздвоєння плаценти і межі змикання країв сусідніх плодолистків (рис. 2, К–М). Ця ділянка становить 66% від загальної висоти маточки (фертильна її частина – 43%, а стерильна – 23%) і формує гемісимплікатну зону. Вище рівня відкриття каналів септального нектарника розташована зона епідермального зростання плодолистків. Ця ділянка стерильна, займає дах зав'язі та стовпчик і представляє асимплікатну зону (рис. 2, Н, О).

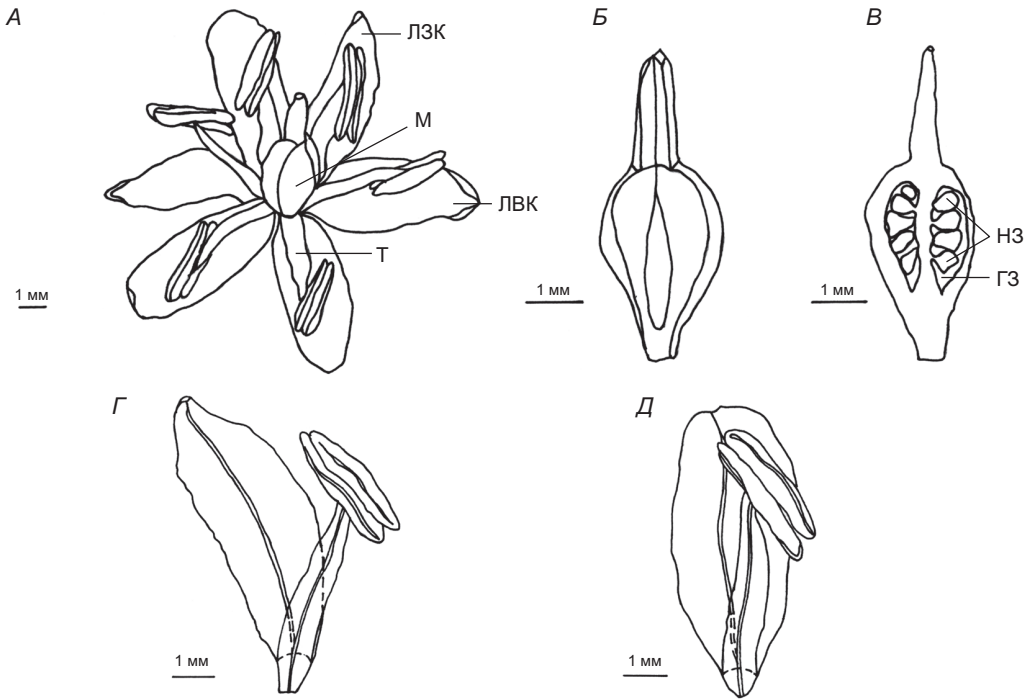


Рис. 1. Загальний вигляд квітки (А), маточка (Б) та поздовжній переріз через зав'язь (Б), відпрепаровані зовнішній (Г) і внутрішній (Д) листочки оцвітини з тичинками *Scilla bifolia* L.: гз – гніздо зав'язі; лвк – листочок внутрішнього кола оцвітини; лзк – листочок зовнішнього кола оцвітини; м – маточка; нз – насінний зачаток; т – тичинка

Fig. 1. General view of flower (A), pistil (B) and longitudinal section of ovary (B), dissected outer (Г) and inner (Д) tepals with stamens of *Scilla bifolia* L.: гз – ovary locule; лвк – inner tepal; лзк – outer tepal; м – pistil; нз – ovule; т – stamen

Септальний нектарник представлений трьома окремими щілинами у перегородках зав'язі, має висоту близько 93% від загальної висоти зав'язі. Септальні щілини не є звивистими, мають гладеньку поверхню (рис. 3, А). Стінки септального нектарника вкриті одношаровим залозистим епідермісом. Залозиста тканина яскраво виражена на всій висоті нектарника і відсутня у вивідних каналах, які відкриваються біля основи стовпчика. Клітини залозистого епідермісу за формою наближені до ізодіаметричних або видовжені в тангентальному напрямку. Субепідермальні клітини невеликі за розмірами і трохи видовжені у радіальній площині. Паренхімні клітини різних розмірів і багатогранної форми.

За Е. Daumann [6], для представників роду *Scilla* L. (*S. amoena* L., *S. bifolia* L., *S. maculate* Bak., *S. peruviana* L., *S. sibirica* Andrews, *S. violaceae* Hutch.) характерні а та г типи септальних нектарників, залозистий епідерміс типу а і тип секреції нектару, визначений як тип а. Отримані нами дані підтверджують дані Е. Daumann [6] щодо структури септального нектарника *Scilla bifolia*. Аналізуючи поперечні та поздовжні перерізи зав'язі, ми прийшли до висновку, що структурний тип септального нектарника *Scilla bifolia* відповідає типові а (рис. 3, Б), тип залозистого епідермісу визначений як тип а.

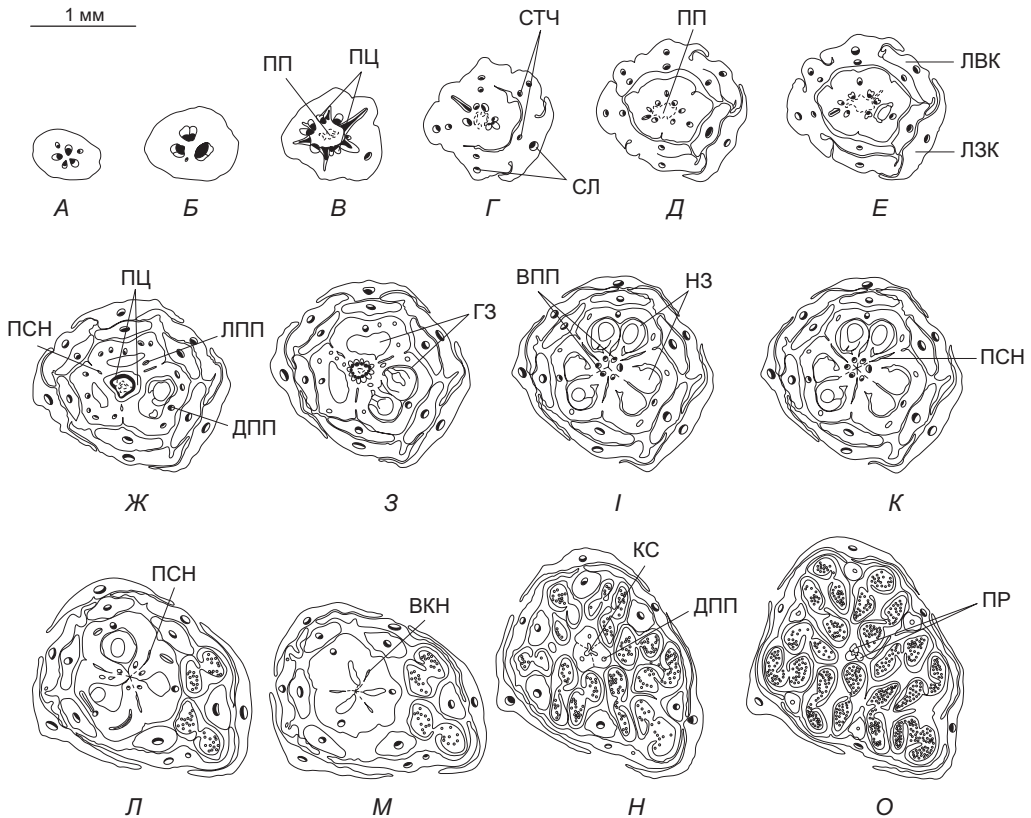


Рис. 2. Серія поперечних перерізів квітки *Scilla bifolia* L.: вкн – вивідний канал септального нектарника; влп – вентральний пучок плодолистка; гз – гніздо зав'язі; дпп – дорзальний пучок плодолистка; кс – канал стовпчика; лвк – листочок внутрішнього кола оцвіттини; лзк – листочок зовнішнього кола оцвіттини; лпп – латеральний пучок плодолистка; пп – пухка паренхіма; пр – приймочка, пц – провідний циліндр; нз – насінний зачаток; псн – порожнина септального нектарника; сл – слід листочка оцвіттини; стч – слід тичинки

Fig. 2. Series of cross-sections of the flower of *Scilla bifolia* L.: вкн – sepal nectary deferent channel; влп – ventral bundle of the carpel; гз – ovary locule; дпп – dorsal bundle of the carpel; кпн – collateral vascular bundle; кс – style channel; лвк – inner tepal; лзк – outer tepal; лпп – lateral bundle of the carpel; пп – loose parenchyma; пр – stigma lobe; пц – vascular cylinder; нз – ovule; псн – sepal nectary cavity; сл – tepal trace; стч – stamen trace

Провідна система квітконіжки представлена трьома великими колатеральними провідними пучками, розташованими на радіусах гнізд зав'язі, та трьома меншими пучками, які чергуються з великими і на певній відстані попарно об'єднуються, а дещо вище – знову розходяться (рис. 2, А, Б). На рівні основ листочків оцвіттини кожен пучок відщеплює по два провідних пучки, які формують провідний циліндр (рис. 2, В). Від провідного циліндра горизонтально відгалужуються шість пучків, три з яких входять у листочки зовнішнього, а три – у листочки внутрішнього кола оцвіттини як їх жилки (рис. 2, В, Г). Сліди тичинок відходять від стовбурових пучків листочків оцвіттини. Вище, на рівні ніжок плодолистіків, від провідного циліндра відходить по три жилки (одна дорзальна і дві вентральні) до кожного плодолистка (рис. 2, Г, Д). Дорзальні жилки плодолистіків, огинаючи гнізда зав'язі, входять у стовпчик і сліпо

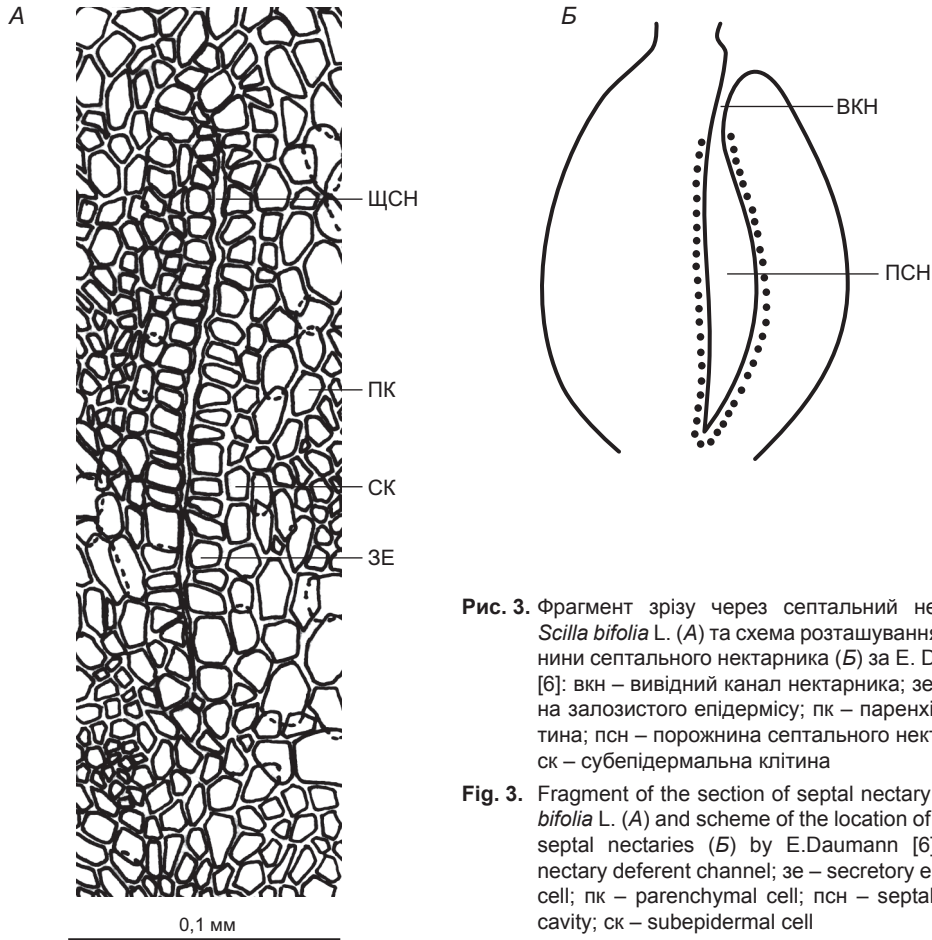


Рис. 3. Фрагмент зрізу через септальний нектарник *Scilla bifolia* L. (А) та схема розташування порожнини септального нектарника (Б) за Е. Daumann [6]: вкн – вивідний канал нектарника; зе – клітина залозистого епідермісу; пк – паренхімна клітина; псн – порожнина септального нектарника; ск – субепідермальна клітина

Fig. 3. Fragment of the section of septal nectary of *Scilla bifolia* L. (A) and scheme of the location of cavity of septal nectaries (B) by E. Daumann [6]: вкн – nectary deferent channel; зе – secretory epidermal cell; пк – parenchymal cell; псн – septal nectary cavity; ск – subepidermal cell

закінчуються в ділянці приймочки (рис. 2, Д–О). Від вентральних провідних пучків на різній висоті зав'язі відходять латеральні, формуючи на деякій відстані в центрі зав'язі провідний циліндр, у якому провідні пучки анастомозують між собою (рис. 2, Е–З). Латеральні пучки зміщуються до периферії та займають латеральні позиції біля щілин септального нектарника (рис. 2, Ж, З). Від провідного циліндра на різній висоті зав'язі відгалужуються пучки, які входять у насінні зачатки (рис. 2, І, К). Вентральні пучки зливаються із дорзальними у верхній частині зав'язі (рис. 2, Л, М). Дорзальний провідний пучок у кожному плодолистку також на різних рівнях зав'язі відгалужує латеральні провідні пучки, які, у свою чергу, також можуть розгалужуватись і анастомозують між собою та з латеральними жилками, що відходять від вентральних провідних пучків (рис. 2, Ж–Л). Септальний нектарник іннервується латеральними жилками плодолистків.

ВИСНОВКИ

У ході наших досліджень було встановлено, що гінецей *Scilla bifolia* характеризується такими вертикальними структурними зонами: синасцидіатною, симплікатною,

гемісимплекатною й асимплекатною. За W. Leinfellner [7] такий гінецей належить до синкарпного типу. Нами встановлена наявність щілин септального нектарника в синасцидіатній, симплекатній і гемісимплекатній зонах гінецея досліджуваного виду. Це дає змогу розглядати гінецей *Scilla bifolia* як синкарпний у широкому розумінні.

Виявлено, що всі листочки оцвітини й тичинки мають однопучкові сліди. Провідна система гінецея представлена шістьма вентральними і трьома дорзальними жилками плодолистків, від яких відгалужуються латеральні жилки. Септальні щілини нектарника тягнуться майже від основи зав'язі до її даху та відкриваються назовні біля основи стовпчика; нектароносна тканина вистилає септальну щілину повністю, за винятком вивідних каналів.

Автор висловлює подяку канд. біол. наук М. М. Перегрим за надання фіксованого матеріалу.

1. Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятов А.Г. и др. **Справочник по ботанической микротехнике**. Москва: Изд-во Московск. ун-та, 2004. 311 с.
2. Волгин С.А., Тихомиров В.Н. О структурных типах моноциклического синкарпного гинецея покрытосеменных. **Бюлл. МОИП. Отд. биол.**, 1980; 85(6): 63–74.
3. Паушева З.П. **Практикум по цитологии растений**. Москва: Агропромиздат, 1988. 271 с.
4. APG III. An update of the Angiosperm Phylogeny Group Classification for the orders and families of flowering plants: APG III. **Botanic. Journ. of the Linnean Society**, 2009; 161: 105–121.
5. Chase M.W., Reveal J.L., Fay M.F. A subfamilial classification for the expanded asparagalean families, Amaryllidaceae, Asparagaceae and Xanthorrhoeaceae. **Botanic. Journ. of the Linnean Society**, 2009; 161: 132–136.
6. Daumann E. Das Blütennektarium der Monocotyledonen unter besonderer Berücksichtigung seiner systematischen und phylogenetischen Bedeutung. **Feddes Report**, 1970; 80, (7–8): 463–590.
7. Leinfellner W. Der Bauplan des synkarpen Gynözeums. **Österr. Bot. Zes.**, 1950; 97: 403–436.
8. Manning J.C., Goldblatt P., Fay M.F. A revised generic synopsis of Hyacinthaceae in sub Saharan Africa based on molecular evidence, including new combinations and the new tribe Pseudoprosperaeae. **Edinburgh Journ. of Botany**, 2004; 60: 533–568.
9. Martinez-Azorin M., Crespo M.B., Juan A. et al. Molecular phylogenetics of subfamily Ornithogaloideae (Hyacinthaceae) based on nuclear and plastid DNA regions, including a new taxonomic arrangement. **Annals of Botany**, 2011; 107: 1–37.
10. Novikoff A., Odintsova A. Some aspects of comparative gynoeceum morphology in three bromelial species. **Wulfenia**, 2008; 15: 13–24.
11. Pfosser M., Speta F. Phylogenetics of Hyacinthaceae based on plastid DNA sequences. **Annals of Missouri Botanical Garden**, 1999; 86: 852–875.
12. Pfosser M., Wetschnig W., Ungar S., et al. Phylogenetic relationships among genera of Massonieae (Hyacinthaceae) inferred from plastid DNA and seed morphology. **J. Plant Res.**, 2003; 116: 115–132.
13. Rudall P. J. Homologies of inferior ovaries and septal nectaries in monocotyledons. **Int. J. Pl. Sci.**, 2002; 163: 261–276.
14. Speta F. Hyacinthaceae // **The Families and genera of vascular plants**, eds. K. Kubitzki. Springer, New York, 1998 a: 261–285.
15. Speta F. Systematische Analyse der Gattung *Scilla* L. s.l. (Hyacinthaceae). **Phyton** (Horn, Austria), 1998 b; 38: 1–141.

MORPHOLOGY AND VASCULAR ANATOMY OF *SCILLA BIFOLIA* L. (HYACINTHACEAE) FLOWER

O. O. Dyka

Ivan Franko National University of Lviv, 4, Hrushevskiyi St., Lviv 79005, Ukraine
e-mail: dykaolga7@gmail.com

Morphology and vascular anatomy of the flower of *Scilla bifolia* L. (Hyacinthoideae) were studied. Based on the concept of vertical zonation of gynoecium, proposed by W. Leinfellner [7], it is established that the gynoecium has the following structural zones: synascidiate, symplicate, hemisymplicate, and asymplicate. In a broad sense gynoecium of *Scilla bifolia* can be determined as syncarpous. The septal nectary has three fissures lying in a septal radius which extend from its base to the roof and open outward at the base of the style; nectariferous tissue lines a septal slit completely except output channels. Structural type of septal nectaries of *Scilla bifolia* corresponds to the type **a**, the type of glandular epidermis is determined as type **a** by E. Daumann [6]. All tepals and stamens are supplied by single bundle. Vascular system of the gynoecium has six ventral and three dorsal veins which branch lateral veins. Ventral bundles coalesce with dorsal bundles at the top of the ovary. The septal nectary is innervated by lateral carpel veins.

Keywords: Hyacinthoideae, *Scilla bifolia*, flower, morphology, vascular anatomy, septal nectary, gynoecium.

МОРФОЛОГИЯ И ВАСКУЛЯРНАЯ АНАТОМИЯ ЦВЕТКА *SCILLA BIFOLIA* L. (HYACINTHACEAE)

О. О. Дюка

Львовский национальный университет имени Ивана Франко
ул. Грушевського, 4, Львов 79005, Украина
e-mail: dykaolga7@gmail.com

Изучена морфология и васкулярная анатомия цветка *Scilla bifolia* L. (Hyacinthoideae/Hyacinthaceae). На основе концепции вертикальной зональности гинецея, предложенной W. Leinfellner [7], установлено, что гинецей характеризуется такими структурными зонами: синасцидиатной, симпликатной, гемисимпликатной и асимпликатной. Гинецей *Scilla bifolia* определен как синкарпный в широком понимании. Септальный нектарник представлен тремя щелями в перегородках завязи, которые тянутся почти от основания завязи к её крыше и открываются наружу у основания столбика; нектароносная ткань выстилает септальную щель полностью, за исключением выводных каналов. Структурный тип септального нектарника *Scilla bifolia* соответствует типу **a**, тип железистого эпидермиса определен как тип **a** по E. Daumann [6]. Выявлено, что листочки околоцветника и тычинки имеют однопучковые следы. Проводящая система гинецея представлена шестью вентральными и тремя дорзальными жилками плодолистиков, от которых ответвляются латеральные жилки. Вентральные пучки сливаются с дорзальными в верхней части завязи. Септальный нектарник иннервируется латеральными жилками плодолистиков.

Ключевые слова: Hyacinthoideae, *Scilla bifolia*, цветок, морфология, васкулярная анатомия, септальный нектарник.

Одержано: 07.02.2013