



УДК 582.536.21:581.4

ПОРІВНЯЛЬНА МОРФОЛОГІЯ ГІНЕЦЕЯ *STRATIOTES ALOIDES* L. І *HYDROCHARIS MORSUS-RANAE* L. (HYDROCHARITACEAE)

С. В. Измest'єва, А. В. Одінцова

Львівський національний університет імені Івана Франка
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна
e-mail: amorpha@ukr.net

Вивчені порівняльна морфологія та іннервація гінецея *Stratiotes aloides* і *Hydrocharis morsus-ranae*. Гінецей цих видів є синкарпний, він містить синасцидіатну, симплекатну, гемісимплекатну й асимплекатну зони, з яких фертильні перші три зони. У *Hydrocharis* найбільшу висоту в зав'язі має симплекатна зона, а в *Stratiotes* – гемісимплекатна. Плацентажія ламінальна дифузна у *Hydrocharis* і ламінальна дворядна та паріетальна у *Stratiotes*. Стовпчикоподібна ділянка маточки сформована зрослими (*Hydrocharis*) або напівзрослими (*Stratiotes*) плодолистками. Видовжені до центру краї плодолистків у гемісимплекатній зоні гінецея можуть забезпечувати існування компітуму.

Ключові слова: *Stratiotes aloides*, *Hydrocharis morsus-ranae*, морфологія, гінецей, структурні зони, плацентажія, компітум.

ВСТУП

Походження й основні напрями еволюції гінецея однодольних – одна з найбільш дискусійних проблем філогенетичної систематики покритонасінних. Для багатьох таксонів однодольних немає не лише даних про морфогенез квітки, а й детального опису її структури. Досі відкрите для дискусії питання про первинність синкарпії у примітивних однодольних, її співвідношення з апокарпією та природу компітуму в гінецеях однодольних [6]. Концепція вертикальної зональності гінецея, запропонована W. Leinfellner [5], передбачає виділення в синкарпному гінецеї синасцидіатної (багатогніздної), симплекатної (одногогніздної), гемісимплекатної та асимплекатної (апокарпної) зон у різних співвідношеннях. Перша спроба класифікації синкарпних гінецеїв дводольних з урахуванням їхньої вертикальної зональності [2] дала змогу передбачити існування деяких комбінацій структурних зон, які ще не були відкриті в природі. Створення повної класифікації гінецеїв однодольних з урахуванням їхньої вертикальної зональності необхідне для аналізу й упорядкування інформації про різноманітність і походження септальних нектарників, які є характерною рисою багатьох таксонів. Вважається, що гінецей у таких таксонах належить до гемісинкарпного типу, в якому плодолистки в усіх зонах зростаються тільки по периферії, так що, за W. Leinfellner [5], тут наявні гемісинасцидіатна, гемісимплекатна й асимплекатна зони.

Гінецей у родині Hydrocharitaceae розглядають як апокарпний (*Stratiotes*, *Enhalus*, *Boottia*) або паракарпний (одногніздний) з парієтальною плацентацією [3, 4]. У *Hydrocharis*, як і в *Stratiotes*, шість гнізд зав'язі розділені неповними перегордками, які у *Stratiotes* розщеплені радіально [3, 4, 8].

Наявність нижньої зав'язі при апокарпії – це унікальна комбінація ознак, підтвердження якої може надати вивчення вертикальної зональності й іннервації гінецея Hydrocharitaceae.

МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ

Жіночі квітки *Stratiotes aloides* зібрані А. Єфремовим у заплаві річки Іртиш (Омська область, Росія), а квітки *Hydrocharis morsus-ranae* – в озері Луки (Шацький р-н Волинської області, А.Одінцева 26.06.2003); квітки зафіксовані у 70% етанолі. Для аналізу будови гінецея виготовлені постійні мікроскопічні препарати поперечних зрізів квітки за стандартною методикою [1] з використанням ізопропанолу для зневоднення бутонів і гістоміксу для виготовлення блоків. Для фарбування зрізів використовували барвники гематоксилін за Майером і сафранін, зрізи зневоднювали у n-бутилацетаті. Поперечні зрізи квітки з товщиною 17–20 мкм виготовляли на ротаційному мікротомі МПС-2. Морфологічні й анатомічні рисунки виготовлені за допомогою рисувального апарата РА-1 з використанням мікроскопа МИКМЕД Р-14 і біокуляра МБС-10.

РЕЗУЛЬТАТИ

Структура гінецея *Stratiotes aloides* L.

Нижня зав'язь *Stratiotes aloides* веретеноподібної форми, в перерізі кутаста. За допомогою постійних препаратів ми з'ясували, що у нижній частині зав'язь шестигніздна, причому помітне закладання плодолистків двома тричленими колами (рис. 1, а, б). У центрі зав'язі та під епідермою наявна пухка паренхіма. На вищому рівні перегородки розходяться у центрі (рис. 1, в) й одразу починають роздвоюватися у радіальних площинах, так що на рівні половини висоти зав'язі краї плодолистків повністю вільні, закручені вліво і щільно стулені між собою в центрі (рис. 1, д, е). Насінні зачатки розміщуються двома рядами в кожному гнізді зав'язі, в багатогнізdnій зоні – на бічних поверхнях плодолистків (рис. 1, б), а в основі зони з неповними і роздвоєними перегородками вони прикріплені у дистальній частині перегородки (рис. 1, в–д). Порожнини гнізд поступово звужуються, але плодолистки залишаються щільно замкненими вентрально (рис. 1, ж–і). На верхівці квіткової трубки плодолистки відокремлюються від кола стамінодіїв у вигляді двох половинок – стилодіїв, вкритих одноклітинними волосками (рис. 1, к, л).

При основі нижньої зав'язі у жіночій квітці *Stratiotes aloides* наявні 12 провідних пучків, які проходять вздовж усієї зав'язі та формують сліди членів оцвітини, – це стовбурові пучки оцвітини (рис. 1, б, е, і). Гінецей іннервується від провідних пучків центрального сплетіння, яке значно нижче від гнізд зав'язі розпадається на шість пучків, що лежать на радіусах гнізд (дорзальні пучки плодолистків) та парних пучків на радіусах перегородок (септальні пучки) (рис. 1, б, е). У центральній колонці зав'язі провідні пучки відсутні. Сліди насінних зачатків відходять від септальних пучків (рис. 1, б–д). У розщеплені краї плодолистків на різному рівні (від основи до середини висоти гнізд) від септальних пучків відходять по одному відгалуженню (вентральні пучки, рис. 1, е, д), які продовжуються у половинки стилодіїв, де кожне поділяється радіально (рис. 1, к, л).

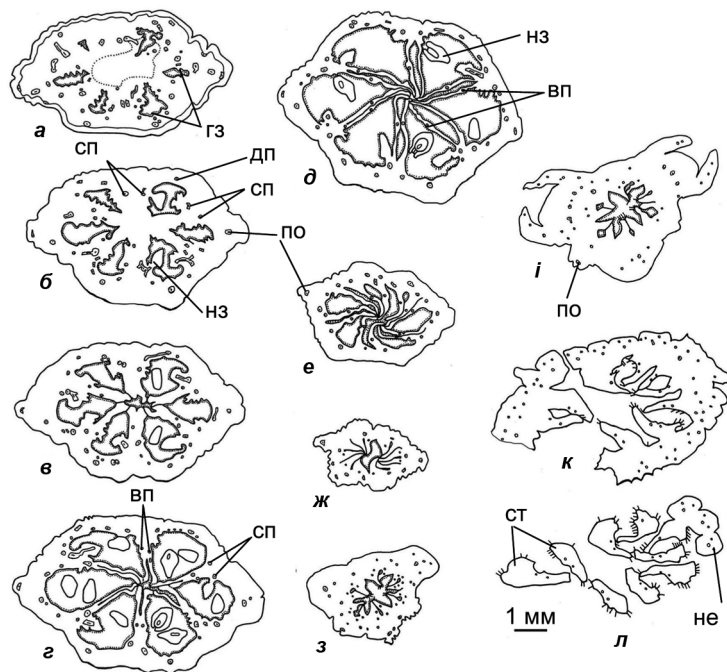


Рис. 1. Серія поперечних зрізів маточки *Stratiotes aloides* L. (а–л): вп – вентральний пучок плодолистка; гз – гніздо зав'язі; дп – дорзальний пучок плодолистка; не – стамінодій-нектарник; нз – насінний зачаток; по – стовбуровий пучок оцвітчини; сп – септальний пучок; ст – стилодій

Fig. 1. Series of transverse sections of the pistil of *Stratiotes aloides* L. (а–л): вп – ventral carpellary bundle; гз – locule; дп – dorsal carpellary bundle; не – nectary staminodium; нз – ovule; по – perianthium trunk; сп – septal bundle; ст – styloidium

На підставі вивчення серії зрізів ми визначаємо у гінецеї *Stratiotes aloides* наявність синасцидіатної, симплікатної, гемісимплікатної й асимплікатної зон (рис. 3, а). Плацентажія ламінальна дворядна в синасцидіатній зоні і паріетальна в симплікатній і гемісимплікатній зонах. Процентне співвідношення зон гінецея подано в таблиці. За висоту зав'язі ми брали нижню, розширену її частину від основи до змикання порожнин гнізд. Фертильна ділянка (зона плацент) становить 40% від загальної висоти зав'язі.

Структура гінецея *Hydrocharis morsus-ranae* L.

Нижня зав'язь маточки *Hydrocharis morsus-ranae* в перерізі овальна. Двоколове закладання плодолистків приховане через те, що три сусідні гнізда зав'язі сидять глибше, а одне гніздо – дещо вище, ніж два інших (рис. 2, а, б). Перегородки гнізд зав'язі вузькі, наявна центральна колонка, що їх з'єднує (рис. 2, в, г). Діаметр центральної колонки поступово зменшується, перегородки роз'єднуються (рис. 2, д), але залишаються в контакті своїми проксимальними кінцями. Ще вище перегородки починають розщеплюватися в радіальному напрямку (рис. 2, е, ж). Вище половини висоти зав'язі перегородки роздвоєні менш ніж на половину своєї довжини (рис. 2, ж). Плаценти розміщуються ламінально-дифузно на зовнішніх і латеральних поверхнях гнізд зав'язі, починаючи від її основи (рис. 2, а–е). Насінні зачатки

Процентне співвідношення структурних зон гіноцея у зав'язі видів *Hydrocharitaceae*
 Percentages of structural zones of gynoecium in the ovary of *Hydrocharitaceae* species

Структурні зони	Наявність плацент	<i>Stratiotes aloides</i>		<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	
		Частка ділянки зони, %	Частка всієї зони, %	Частка ділянки зони, %	Частка всієї зони, %
Синасцидіатна	Стерильна	5	7	2,5	34
	Фертильна	2		31,5	
Симплекатна	Фертильна	1	1	39	39
Гемісимплекатна	Фертильна	37	92	17	27
	Стерильна	55		10	

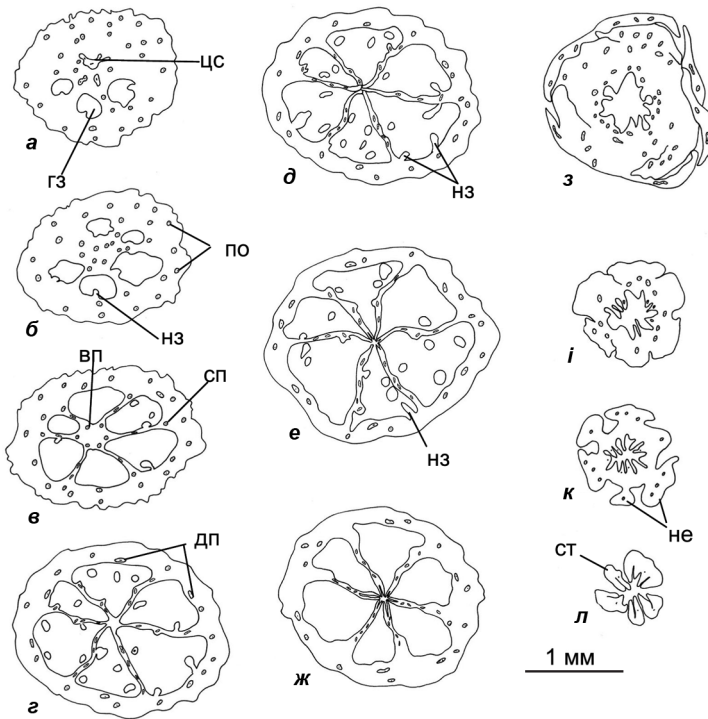


Рис. 2. Серія поперечних зрізів маточки *Hydrocharis morsus-ranae* L. (а–л): цс – центральне сплетіння; решта – як на рис. 1

Fig. 2. Series of transverse sections of the pistil of *Hydrocharis morsus-ranae* L. (а–л): цс – central vascular plexus; the rest notations – as on the fig. 1

дрібні, їх є значно більше, ніж у зав'язі *Stratiotes*. Вище маточка зменшується в діаметрі, від неї відокремлюються члени оцвітини (рис. 2, з), а ще набагато вище відокремлюються стамінодії (рис. 2, і, к). У звуженій частині маточки плодолистки відкриті (рис. 2, і). Стилодії неопушені, при основі залишаються зрослими між собою, вони розділяються на дві половинки лише у верхній частині (рис. 2, л).

У стінці зав'язі *Hydrocharis morsus-ranae* проходить близько 20 провідних пучків до членів оцвітини, а в центрі зав'язі міститься центральне сплетіння пучків. Воно досягає рівня основи гнізд, де формує шість провідних пучків у центральній колонці зав'язі (злиті вентральні пучки сусідніх плодолистків) (рис. 2, а–в), дорзальні пучки плодолистків і септальні пучки, які розташовані в стінці зав'язі навпроти її перегородок. Вентральні пучки відхиляються назовні, входять у перегородки, анастомозують зі септальними пучками і забезпечують живлення насінних зачатків (рис. 2, г–е). У стилодії входять дуже дрібні дорзальні та септальні пучки.

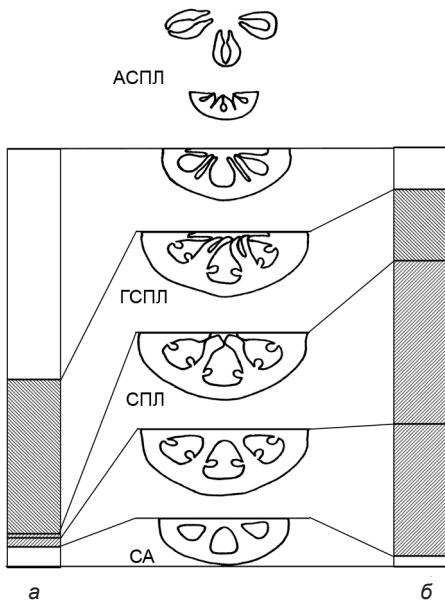


Рис. 3. Структурні зони гінецея *Stratiotes aloides* L. (а) і *Hydrocharis morsus-ranae* L. (б) та їхнє співвідношення у зав'язі: АСПЛ – асимплікатна зона; ГСПЛ – гемісимплікатна зона; СА – синасцидіатна зона, СПЛ – симплікатна зона; фертильна ділянка заштрихована

Fig. 3. Structural zones of the gynoecium of *Stratiotes aloides* L. (a) and *Hydrocharis morsus-ranae* L. (б): АСПЛ – asympligate zone; ГСПЛ – hemisymplicate zone; СА – synascidiate zone; СПЛ – symplicate zone; fertile part is hatched

Ми визначаємо в гінецеї *Hydrocharis morsus-ranae* такі ж структурні зони, як у *Stratiotes aloides*, тільки в іншому співвідношенні (табл.). Фертильна ділянка становить близько 90% від загальної висоти зав'язі (рис. 3, б).

ОБГОВОРЕННЯ

Отримані нами дані дають змогу деталізувати уявлення про структуру гінецея досліджених видів *Hydrocharitaceae*. Структурний тип гінецея досліджених видів цілком вкладається у визначений W. Leinfellner [5] тип синкарпного гінецея. В основі такого гінецея наявні зони, де плодолистки повністю зросли між собою (синасцидіатна і симплікатна), а вище – зони з частково зрослими (гемісимплікатна) і незрослими плодолисками (асимплікатна).

Вперше обрахунок співвідношення висоти зон у зав'язі для порівняння структури гінецея близьких видів та його еволюційної оцінки застосували С. О. Волгін і М. Аль Таліб [9]. Відносна висота, на яку зростаються вентральні краї зрослих плодолистків (висота синасцидіатної зони), є мірою еволюційної просунутості гінецея. Велика відносна висота гемісимплікатної зони у зав'язі свідчить про низький рівень зростання плодолистків між собою. Висота фертильної ділянки у різних структурних зонах гінецея свідчить про внесок цих зон у продукцію насінних зачатків.

Наші дослідження доводять, що гінецею *Stratiotes aloides* не можна вважати апокарпним: хоча його синасцидіатна і симплікатна зони дуже короткі (менше 10% висоти зав'язі), але й вони несуть плаценти. Нижня частина зав'язі *Stratiotes aloides* (принаймні до половини висоти) сформована зі зрослих між собою плодолистків. Про це свідчить прикріплення плацент у дистальній, нерозщепленій частині перегородок зав'язі (рис. 1, *г, д*), що видно також на рис. 7В, наведеному у роботі Е. Salisbury [8]. Вище, де перегородки зав'язі розщеплені повністю, можемо припустити перехід до асимплікатної зони, нижню межу якої неможливо точно встановити. Наявність нижньої зав'язі в гінецею *Hydrocharitaceae* приховує рівень відокремлення плодолистків між собою, оскільки вони залишаються прирослими до квіткової трубки. При цьому у *Stratiotes aloides* дискусійним може бути тільки визначення верхньої межі гемісимплікатної зони, а не її наявність. Асимплікатна зона формує роздвоєні стилодії-приймочки.

У гінецею *Hydrocharis morsus-ranae* синасцидіатна і симплікатна зони займають більше 70% висоти зав'язі, а більша частина плацент розміщена в симплікатній зоні, отже, ступінь зростання плодолистків у цього виду значно більший, перехід від гемісимплікатної до асимплікатної зони здійснюється вище рівня відокремлення від зав'язі стамінодіїв-нектарників (рис. 2, *л*).

У досліджених видів плодолистки приросли до квіткової трубки значно вище від гнізд зав'язі, так що звужена частина маточки між зав'яззю й основами листочків оцвітини може відповідати об'єднаним стилодіям, тобто стовпчикові (рис. 1, *ж-і*), однак офіційного терміна для позначення цієї стовпчикоподібної ділянки маточки однодольних не існує. Причому, з функціональної точки зору, не має значення, сформована ця ділянка гемісимплікатною чи асимплікатною зоною.

У досліджених нами видів стамінодіїв-нектарники приросли ззовні до майже не зрослих плодолистків у *Stratiotes* (рис. 1, *к, л*) і до зрослих між собою плодолистків у *Hydrocharis* (рис. 2, *і-л*). Така „гіпер-епігінія” (термін запропонований Р. Rudall і Р. Bateman [7]) характерна для деяких ліліїд, зокрема орхідей. Наявність її в одній з родин підкласу алісматид означає дуже давнє походження епігінії серед однодольних, що відбувалося одночасно зі становленням синкарпії. Цей факт підкреслює унікальність структури гінецею *Hydrocharitaceae*.

Вважаємо, що видовжена стовпчикоподібна частина маточки *Stratiotes* і *Hydrocharis*, як і розщеплені стерильні перегородки, що контактують між собою в центрі зав'язі, є способами функціонального об'єднання плодолистків і забезпечують існування компітуму в синкарпному гінецею з вільними краями плодолистків. Так, найбільш просунуті роди *Hydrocharitaceae*, в яких відсутні перегородки в зав'язі, мають невелику кількість насінних зачатків (1–3), не більше трьох плодолистків та іноді формують справжній стовпчик, тому вони мають більше шансів на успішне запліднення всіх насінних зачатків у зав'язі. У *Stratiotes* і *Hydrocharis* насінних зачатків багато, тому для більш рівномірного розподілу пилкових трубок між усіма гніздами зав'язі виникає необхідність існування компітуму. У звуженій, стовпчикоподібній частині маточки пилкові трубки мають більшу ймовірність перерозподілитися між плодолистками, як і вздовж зближених проксимальних частин неповних перегородок у розширеній частині зав'язі (спіральні скручені перегородки мають ще більшу площу контакту). При цьому структурно плодолистки залишаються практично вільними.

Васкулярну анатомію квітки *Hydrocharitaceae* детально вивчав Р. Kaul [4]. Він виявив наявність дорзального і вентральних пучків плодолистків, які не зливаються

між сусідніми плодолистками, а також численних плацентарних пучків, що анастомозують з дорзальними і вентральними пучками в багатьох місцях.

Згідно з нашими даними, гінецею у *Stratiotes aloides* і *Hydrocharis morsus-ranae* іннервується від дорзальних і септальних пучків плодолистків (вентральних пучків за R. Kaul [4]). Вентральні пучки (плацентарні пучки за R. Kaul [4]) у *Stratiotes aloides* відходять від септальних пучків і не беруть участі у живленні насінних зачатків. У *Hydrocharis morsus-ranae* вентральні пучки плодолистків формуються безпосередньо від центрального сплетіння пучків. Сліди насінних зачатків відгалужуються від септальних пучків у *Stratiotes* або за рахунок злиття септальних і вентральних пучків у *Hydrocharis*. Різниця іннервації насінних зачатків у досліджених видів пояснюється різним розміщенням і кількістю насінних зачатків. Насінні зачатки сусідніх плодолистків у *Stratiotes* іннервуються незалежно, що підтверджує низький рівень інтеграції плодолистків.

Характеристика гінецея *Hydrocharitaceae* як паракарпного (тобто зрослоплодолисткового одногніздного гінецея з переважаючою симплікатною або гемісимплікатною зоною та парієтальною плацентациєю) підтверджується анатомічними рисунками зрізів, представленими у роботі R. Kaul [4], але наші дані виявили розміщення плацент і в синасцидіатній зоні у *Stratiotes* і *Hydrocharis*, що дає змогу класифікувати цей гінецей як синкарпний *sensu lato*. При цьому особливостями гінецея *Hydrocharitaceae* є значна висота і фертильність гемісимплікатної зони та неявний перехід до асимплікатної зони у стовпчикоподібній ділянці маточки.

Через найменший рівень зростання плодолистків гінецею *Stratiotes aloides* вважається найбільш примітивним у родині [4]. Ми не спростовуємо таку точку зору, однак наші дані дають змогу зрозуміти доцільність збереження вільних стерильних країв плодолистків у гемісимплікатній зоні зав'язі як пристосувальної ознаки.

Отже, гінецею *Stratiotes aloides* і *Hydrocharis morsus-ranae* є синкарпний, містить синасцидіатну, симплікатну, гемісимплікатну і асимплікатну зони, з яких фертильні перші три зони. У *Hydrocharis morsus-ranae* найбільшу висоту має симплікатна зона, а в гінецею *Stratiotes aloides* – гемісимплікатна. Плаценти у *Hydrocharis morsus-ranae* займають удвічі більшу висоту, ніж у *Stratiotes aloides*. Насінні зачатки розміщені ламінально-дифузно у *Hydrocharis* і ламінально дворядно та парієтально у *Stratiotes*. Видовжені до центру краї плодолистків у гемісимплікатній зоні гінецея *Stratiotes aloides* можуть забезпечувати існування компітуму.

Автори висловлюють подяку Андрієві Єфремову (м. Омськ, Росія) за надання фіксованого матеріалу та рідкісної літератури.

1. Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятов А.Г. и др. **Справочник по ботанической микро-технике. Основы и методы.** М.: Изд-во Москов. ун-та, 2004. 287 с.
2. Волгин С.А., Тихомиров В.Н. О структурных типах моноциклического синкарпного гинцея покрытосеменных. **Бюлл. МОИП. Отд. биол.**, 1980; 85(6): 63–74.
3. Eichler A.W. **Blüthendiagramme.** 1 Teil. Leipzig: Engelmann, 1875. 348 S.
4. Kaul R.B. Floral morphology and phylogeny in the *Hydrocharitaceae*. **Phytomorphology**, 1968; 18: 13–35.
5. Leinfellner W. Der Bauplan des synkarpen Gynözeums. **Österr. Bot. Z.**, 1950; 97: 403–436.
6. Remizova M., Sokoloff D., Rudall P.J. Evolution of the monocot gynoecium: evidence from comparative morphology and development in *Tofieldia*, *Japonolirion*, *Petrosavia* and *Narthe-cium*. **Pl. Syst. Evol.**, 2006; 258: 183–209.

7. Rudall P.J., Bateman R.M. Roles of synorganisation, zygomorphy and heterotopy in floral evolution: the gynostemium and labellum of orchids and other lilioid monocots. **Biol. Rev.**, 2002; 77: 403–441.
8. Salisbury E.J. Floral construction in the *Helobiales*. **Ann. Bot.**, 1926; 40(158): 419–445.
9. Volgin S.A., Al Taleb M. Gefässbündelanatomie der Blüte von *Calandrinia grandiflora* Lindl. und *Calandrinia compressa* Schrad. und vergleichende Blütenmorphologie der *Portulacaceae*. **Feddes Repert.**, 1998; 109(1–2): 75–88.

COMPARATIVE GYNOCIDIUM MORPHOLOGY IN *STRATIOTES ALOIDES* L. AND *HYDROCHARIS MORSUS-RANAE* L. (HYDROCHARITACEAE)

S. V. Izmetstieva, A. V. Odintsova

Ivan Franko National University of Lviv, 4, Hrushevskiy St., Lviv 79005, Ukraine

Comparative morphology and vascularisation of the gynoecium in *Stratiotes aloides* and *Hydrocharis morsus-ranae* have been studied. The gynoecium is syncarpous, with synascidiate, symplicate, hemisymplicate and asymplicate zones, first three zones are fertile. In *Hydrocharis*, the highest zone in the ovary is symplicate zone, in *Stratiotes* – hemisymplicate zone. Placentation is laminar in *Hydrocharis* and laminar two-rowed and parietal in *Stratiotes*. Style-like part of the pistil is composed of fused (*Hydrocharis*) or partially fused (*Stratiotes*) carpels. Elongated carpel margins in the hemisymplicate zone of the gynoecium can provide a compositum existence.

Key words: *Stratiotes aloides*, *Hydrocharis morsus-ranae*, morphology, gynoecium, structural zones, placentation, compositum.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ГИНЕЦЕЯ *STRATIOTES ALOIDES* L. И *HYDROCHARIS MORSUS-RANAE* L. (HYDROCHARITACEAE)

С. В. Измест'єва, А. В. Одінцова

Львовский национальный университет имени Ивана Франко
ул. Грушевского, 4, Львов 79005, Украина

Ключевые слова: *Stratiotes aloides*, *Hydrocharis morsus-ranae*, морфология, гинецей, структурные зоны, плацентация, компитум.

Изучены сравнительная морфология и васкуляризация гинецея *Stratiotes aloides* и *Hydrocharis morsus-ranae*. Гинецей этих видов синкарпный, содержит синасцидиатную, симпликатную, гемисимпликатную и асимпликатную зоны, из которых фертильны первые три зоны. У *Hydrocharis* наибольшую высоту в завязи имеет симпликатная зона, а у *Stratiotes* – гемисимпликатная. Плацентация ламинальная диффузная у *Hydrocharis* и ламинальная двурядная и париетальная у *Stratiotes*. Столбиковидная часть пестика сформирована сросшимися (*Hydrocharis*) или полусросшимися (*Stratiotes*) плодолистиками. Удлиненные края плодолистиков в гемисимпликатной зоне могут обеспечивать существование компитума.

Одержано: 05.05.2010