

BIOLOGY

Порівняльна морфологія квітки деяких представників порядку *Asparagales* у світлі сучасної молекулярної систематики

О. С. Фішук

Східноєвропейський національний університет імені Лесі Українки
Corresponding author. E-mail: dracaenaok@ukr.net

Paper received 26.06.20; Accepted for publication 12.07.20.

<https://doi.org/10.31174/SEND-NT2020-233VIII28-03>

Анотація. У статті досліджено мікрморфологію квітки деяких представників порядку *Asparagales* та проаналізовано зональність гінцею і будову септального нектарника. Наш підхід надає нам можливість диференціювати види та роди за розташуванням та наявністю різних вертикальних зон гінцею та особливо септальних нектарників. Структура гінцею в досліджуваних видів має суттєві відмінності в довжині зон зав'язі та зон септального нектарника, а також у взаємозв'язку усіх трьох типів вертикальної зональності гінцею.

Ключові слова: зав'язь, гінцей, септальний нектарник, морфологія квітки.

Вступ. Сучасна молекулярна систематика при побудові гілок спорідненостей родин і родів не завжди враховує морфологічні ознаки квітки та плоду, а якщо і враховує то недостатню кількість. Зокрема ознаки внутрішньої структури гінцею та плоду, його зональності та будову септального нектарника не враховує взагалі. Морфологи шукають нові морфологічні ознаки, ознаки васкулярної анатомії квітки і вивчають морфогенез системи квітка-плід. Не можна вивчати лише квітку, потрібно обов'язково вивчати ще і плід, тому що деякі морфологічні ознаки плоду закладаються на стадії квітки, наприклад, подвійна дорзальна жилка, свідчить у подальшому розвитку про локулідне розкривання плоду, вивчення якої на стадії квітки нам не дає чіткої уяви про необхідність подвоєння провідних пучків. Також потрібно вивчати квітку у постантетиційній фазі, тому що вивчаючи плід коробочку, наприклад, неможливо вивчити шляхи її формування не вивчивши при цьому будову квітки.

Короткий огляд публікацій по темі. Гіней однодольних є предметом великої кількості досліджень [4, 5, 10]. Зокрема досліджень у галузі філогенії та еволюції квітки [11, 12]. Роди *Dracaena* та *Sansevieria* є спорідненими [2, 18], раніше їх відносили до родини *Agavaceae* [1, 18], *Convallariaceae* [13], *Dracaenaceae* [2, 16], *Ruscaceae* [6] і за сучасною молекулярно-філогенетичною систематикою ці роди відносяться до великої гетерогенної родини *Asparagaceae sensu lato* [8, 9, 17]. Пола Рудал з групою науковців [13] – здійснили кладистичний аналіз деяких представників порядку *Asparagales* на основі молекулярних даних та морфологічних ознак квітки, включивши деякі ознаки гінцею. Багато вчених вважають досить схожими за будовою досліджені роди, але ніяких діагностичних ознак гінцею раніше не використовувалось для них.

Мета. Аналіз внутрішньої структури гінцею у двох видів роду *Dracaena* та десяти видів роду *Sansevieria* відповідно до деяких підходів, які раніше не застосовувалися для опису цих родів. До структури гінцею ми застосували концепцію вертикальної зональності гінцею за В. Ляйнфельнером [7]. Згідно з цією концепцією, існує два типи синкарпного гінцею, евсинкарпний та гемісинкарпний. Останній характеризується

конгенітальним зростанням у латеральній частині стовпчика, тоді як внутрішня частина зав'язі має порожнину або зростається постгенітально (дермально). Такий гінцей має три вертикальні зони: гемісинасцидентну гемісимплекатну та асимплекатну і часто він має септальний нектарник. Вивчення зон гінцею і подальше використання морфологічних ознак квітки у складанні молекулярно-філогенетичних систем дозволить більш чітко ідентифікувати види, роди та родини Однодольних.

Матеріали і методи. Рослинний матеріал був зібраний у Ботанічному саду імені А.В. Фоміна Київського національного університету імені Тараса Шевченка, у Національному ботанічному саду імені М. М. Гришка, на кафедрі ботаніки Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки та фіксували у 70% етанолі. Для можливості дослідження будови квітки під світловим мікроскопом використовували методику просочення матеріалу парафіном та за допомогою стандартних методів виготовляли серії зрізів товщиною 20 мкм. Зрізи фарбували у сафраніні та Астра Блау (*Astra Blau*) і робили заливку канадським бальзамом. Цифрові мікрофотографії були зроблені за допомогою мікроскопа LABOVAL 4 CARL ZEISS (Jena) та камери CANON 1000 D. Висота вертикальних зон гінцею була отримана після розрахунку поперечних зрізів. Септальний нектарник – найважливіша особливість квітки порядку *Asparagales*. Його вивчали відповідно до типологічного підходу [3, 14, 15] і аналізували його вертикальну зональність [10].

Результати та обговорення. Гінцей у досліджених двох видів роду *Dracaena* та десяти видів роду *Sansevieria* тримерний. Зав'язь верхня, овальна та з нерівною поверхнею. Зав'язь має три гнізда з одним медіанним анатропним насінним зачатком у кожному гнізді та з довгим септальним нектарником. Кожен насінний зачаток має добре розвинутий фунікулярний обтуратор. Стовпчик апікальний, дещо зигоморфний або зміщений у сторону. Три канали стовпчика формуються у стовпчику. Виділено три основні частини зав'язі у досліджуваних видів. Основа зав'язі – паренхімне дно зав'язі, іноді із септальними нектарниками. Септальні нектари присутні у верхній частині основи

зав'язі у *S. parva*, *S. trifasciata*. *S. dooner*, *S. grandicuspis*, *S. fernwood*. Гнізда зав'язі – основна частина зав'язі, з трьома порожнинами, вкритими внутрішнім епідермісом та щілинами септальних нектарників. Насінні зачатки кріпляться у середній частині гнізд зав'язі, фунікулос короткий і вертикально спрямований. Мікропіле повернуте донизу, складене внутрішніми покривами. Дах зав'язі – частина над трьома гніздами зав'язі, де є канали стовпчика, які продовжуються до рівня, де відкриваються септальні нектарники та зберігається структура стовпчика. Конструкція даху зав'язі відрізняється від структури стовпчика значно більшим діаметром та наявністю септальних нектарів – двох особливостей, характерних для будови зав'язі. У *D. surculosa*, *S. parva* та *S. grandicuspis* канали стовпчика розміщені не апікально, а приблизно на 120-140 мкм зміщені на вентральну сторону гнізд зав'язі.

Відповідно до концепції вертикальної зональності гінецея за В. Ляйнфельнером [7], ми виділили чотири вертикальні зони гінецея в досліджуваних видах: синасцидіатна зона – найкоротша зона гінецею (60-180 мкм) з трьома окремими гніздами зав'язі. Для досліджуваних видів це не типово, оскільки є виразні порожнини септальних нектарників. Як і гнізда зав'язі, порожнини нектарників не зеднані між собою, у цій зоні є шість чітких порожнин – три гнізда та три септальні нектарники. Гемісинасцидіатна зона – зона з трьома не з'єднаними гніздами зав'язі та трикутною щілиною у центрі. Дистальні частини цієї щілини утворюють септальну нектарну порожнину, але центральна частина є постгенітально закритою і має вигляд двох рядів епідермальних клітин. Ця зона довга [таблиця 1, 2], медіанний насінний зачаток прикріплений до поперечної зони кожного гнізда. Гемісмплікатна зона – зона частково зрослих плодолистків, де з'являються вентральні щілини плодолистків, але постгенітально закриті і видимі як два ряди епідермальних клітин. У цій зоні септальний нектар також присутній, як і у гемісинасцидіатній

зоні, і має конгенітально зрослу зовнішню стінку. Ця зона присутня у верхній частині гнізд та на даху зав'язі у *S. hyacinthoides*, *S. grandis*, *S. aethiopica*, *S. spicata*, *S. severuticosa*, *D. fragrans*, *D. surculosa*. Ця зона відсутня у *S. trifasciata*, *S. parva*, *S. grandicuspis*, *S. doonery*, *S. fernwood*. Асимплікатна зона – ця зона за В. Ляйнфельнером [7] не має конгенітального злиття між плодолистками. Ми визнаємо функціонально асимплікаційну зону без злиття між плодолистками та структурно асимплікаційну зону з постгенітальним злиттям, завдяки якій формується стовпчик та приймочка. У досліджуваних видів плодолистки в цій зоні зрощуються постгенітально. Ця зона починається на рівні, де кожна щілина септального нектарника об'єднується дистально з септальною борозенкою [таблиця 1, 2].

Септальні нектарники наявні вздовж усієї висоти зав'язі, вони покриті секреторним епідермісом від самої основи і не мають вивідного каналу, як це було припущено Е. Дауманом [3], для всіх видів з септальним нектарником. Але насправді, вони мають апікально розташовані секреторні септальні борозенки, часто значної довжини, розташовані на даху зав'язі. Стінки борозенок вкриті таким же секреторним епідермісом, що і стінки щілин септальних нектарників, що робить їх добре помітними на пофарбованих ділянках. За описової класифікації Р. Шмідта [14], септальний нектарник у всіх досліджуваних видів є не лабіринтиним, а у верхній частині – іноді злегка лабіринтиним (у видів *Sansevieria*). За Е. Дауманом [2] вони внутрішні в нижній частині та зовнішні (зовнішні) у верхній частині (септальні борозенки).

У цих видів синасцидіатна зона містить роздільний септальний нектарник, тому ми вважаємо це результатом загальної морфогенетичної трансформації маточки з септальним нектарником. Виникнення синасцидіатної зони у гемісинкарпному гінецеї зумовлює необхідність розширення класифікації гінецею [7], особливо для таксонів Однодолних.

Таблиця 1. Висота зон гінецея та септального нектарника у видів роду *Sansevieria*

Зона, Мкм \ Вид	<i>S. trifasciata</i>	<i>S. parva</i>	<i>S. grandicuspis</i>	<i>S. dooneri</i>	<i>S. fernwood</i>
Гнізда зав'язі	720-800	800	840-940	620-820	600-820
Основа зав'язі	500	480	280	420	420
Дах зав'язі	700	180	280	500	280
Висота квітколожа	500	480	280	420	420
Синасцидіатна зона	60	100	140	160	120
Гемісинасцидіатна зона	660	480	660	440	400
Гемісмплікатна зона	-	-	-	-	-
Асимплікатна зона в зав'язі	700	400	400	500	280
Септальний нектарник загалом	1530	1100	1320	1220	980
Висота роздільного септального нектарника	280	180	100	100	260
Нектарна щілина	700	385	280	500	280
Нектарна щілина / септальний нектарник загалом *, %	46	35	21	41	29
Основа – гнізда – дах зав'язі, %	26-42-32	33-55-12	19-62-19	26-44-30	30-50-20
Септальний нектарник загалом * / зав'язь, %	76	75	91	74	70
Септальний нектарник загалом * / гнізда зав'язі	1,9-2,1	1,4	1,6	1,5-2	1,2-1,6

* Примітка до табл. 1 і 2: Септальний нектарник загалом – це сумарна висота нектарної порожнини (внутрішнього

нектарника) та нектарної щілини (зовнішнього нектарника).

Таблиця 2. Висота зон гінецея та септального нектарника у видів родів *Sansevieria* та *Dracaena*

Зона, мкм	Вид	<i>S. hyacinthoides</i>	<i>S. grandis</i>	<i>S. aethiopica</i>	<i>S. spicata</i>	<i>S. suffruticosa</i>	<i>D. fragrans</i>	<i>D. surculosa</i>
Гнізда зав'язі		1180-1460	800-960	820	740-800	840-940	1000-1250	800-860
Основа зав'язі		680	540	200	180	320	340	260
Дах зав'язі		760	740	360	560	620	420	580
Висота квітколожа		1400	540	320	180	320	340	260
Синасцидіатна зона		160	180	140	160	60	180	100
Гемісинасцидіатна зона		900	660	540	560	740	520-880	680
Гемісмплікатна зона		680	420	260	440	360	360	360
Асимплікатна зона в зав'язі		760	740	360	560	620	100	580
Септальний нектарник загалом		2700	1880	1300	1340	1440	1250	1140
Висота роздільного септального нектарника		740	260	260	240	0	100	0
Нектарна щілина		400	440	240	200	400	100	280
Нектарна щілина / септальний нектарник загалом*, %		15	23	18	15	28	8	25
Основа – гнізда – дах зав'язі, %		25-48-27	25-41-34	15-59-26	12-51-37	17-49-34	19-57-24	16-50-34
Септальний нектарник загалом* / зав'язь, %		98	87	94	89	77	62-71	68
Септальний нектарник загалом* / гнізда зав'язі		1,8-2,3	2-2,35	1,7	1,7-1,8	1,5-1,7	1,0-1,2	1,3-1,4

* Примітка до табл. 1 і 2: Септальний нектарник загалом – це сумарна висота нектарної порожнини (внутрішнього нектарника) та нектарної щілини (зовнішнього нектарника).

До досліджуваних видів ми застосували поняття вертикальної зональності септального нектарника [5, 10]. Відповідно до нього, можна виділити такі вертикальні зони в структурі типового септального нектарника аналогічно вертикальним зонам гінецею за В. Ляйнфельнером [7]. Такими зонами є: зона роздільного септального нектарника, зона об'єднаного септального нектарника – зона з трьома нектарними порожнинами, об'єднаними в центрі зав'язі загальною епідермою, зона зовнішнього нектарника або нектарна щілина. Загальна висота септального нектарника включає висоту роздільного септального нектарника, об'єднаного та висоту нектарної щілини [10]. У видів *Dracaena* нектарна щілина відноситься до висоти септального нектарника як 1/10, тоді як у представників роду *Sansevieria* це співвідношення досягає 1/3 до 1/2. Ми виділяємо основні типи вертикальної зональності гінецею в цілому:

А - *D. surculosa*, *S. suffruticosa* (над синасцидіатною зоною наявні наступні зони: гемісинасцидіатна (фертильна), гемісмплікатна і асимплікатна, а септальні нектарники з'являються після гнізд зав'язі);

В - *D. fragrans* (коротка синасцидіатна зона, фертильна гемісинасцидіатна зона з медіанно прикріпленими насінними зачатками, гемісмплікатна зона та асимплікатна зона та септальні нектарники з'являються після гнізд зав'язі).

С - *S. parva*, *S. trifasciata*, *S. dooneru*, *S. grandicuspis*, *S. fernwood* (коротка синасцидіатна зона, фертильна гемісинасцидіатна зона з медіанно прикріпленими насінними зачатками, асимплікатна зона, гемісмплікатна

зона відсутня, а септальні нектарники з'являються перед гніздами зав'язі).

Д - *S. hyacinthoides*, *S. spicata*, *S. aethiopica*, *S. grandis* (представлені синасцидіатною, гемісинасцидіатною, гемісмплікатною та асимплікатною зонами, а септальні нектарники з'являються перед гніздами зав'язі).

Е - *Polygonatum multiflorum* (дві крайові яйцеклітини, гемісмплікатна зона фертильна, не відбувається постгенітальне зростання у гемісмплікатній зоні, канал стовпчика з'єднані, приймочка відкрита).

Висновки. У гінецеї досліджуваних видів виявлено високу основу зав'язі та дах зав'язі. Цей гінецей є гемісінкарпним *sensu lato*, тому що він містить гемісинасцидіатну і гемісмплікатну зони, але також має синасцидіатну зону, характерну для евсінкарпного типу гінецея. У деяких видів *Sansevieria* відсутня гемісмплікатна зона. Стовпчик складається з асимплікатної зони. Загальна висота септального нектарника значно перевищує висоту гнізд зав'язі, оскільки у даху зав'язі над гніздами є секреторні нектарні щілини та роздільні септальні нектарники в основі зав'язі (у *Sansevieria*). Такий тип зональності гінецею раніше не виявлявся для видів *Dracaena* та *Sansevieria*. Присутність та висота різних вертикальних зон зав'язі, гінецею та септального нектарника, а також взаємозв'язок всіх цих трьох типів вертикальної зональності дають нам можливість більш точно диференціювати досліджувані види. А дослідивши будову плоду описаних представників, дати пояснення деяким морфологічним ознакам, які закладаються на стадії квіткі.

REFERENCES

1. Bogler D. J. Phylogeny of Agavaceae based on ITS rDNA sequence variation // Amer. J. Bot., 1996, Vol. 83. P. 1225-1235
2. Bos J. J. Dracaenaceae In: K. Kubitzki et al. (ed.), The families and genera of vascular plants. III. Flowering plants // Monocotyledons: Liliaceae (except Orchidaceae), Springer, 1998. P. 238-241.
3. Daumann E. Das Blütennektarium der Monocotyledonen unter besonderer Berücksichtigung seiner systematischen und phylogenetischen // Feddes Repert, 1970. – Bd.80, H. 7-8. S. 463-590.
4. Dyka O. Flower morphology and vascular anatomy in some representatives of Urgineoideae (Hyacinthaceae) // Thaiszia - J. Bot., Košice, 2018, 28 (2). P. 125-143
5. Fishchuk O., Odintsova A., Sulborska A. Gynoecium structure in *Dracaena fragrans* (L.) Ker Gawl., *Sansevieria parva* N.E. Brown and *Sansevieria trifasciata* Prain (Asparagaceae) with septal emphasis on the structure of the septal nectary // Acta Agrobotanica, 2014, 66 (4). P. 55-64.
6. Kim J. H., Kim D. K., Fores T. F. Fay M. F., Chase M. W. Molecular phylogenetics of Ruscaceae sensu lato and related families (Asparagales) based on plastid and nuclear DNA sequences // Ann. Bot., 2010, № 106. P. 775-780.
7. Leinfellner W. Der Bauplan des syncarpen Gynoeceums / W. Leinfellner // Österr. Bot. Zeitschr. – 1950. – Bd. 97, H. 3-5. – S. 403-436.
8. Lu P.-L., Morden C. Phylogenetic Relationships among Dracaenoid Genera (Asparagaceae:Nolinoideae) Inferred from Chloroplast DNA Loci // Systematic Botany. 2014, Vol. 39, № 1. P. 90-104.
9. Lu P.-L., Morden C. Phylogenetics of the plant genera *Dracaena* and *Pleomele* (Asparagaceae) // Botanica Orientalis – Journal of Plant Science, 2010, Vol. 7. P. 64-72.
10. Odintsova A, Fishchuk O. The flower morphology in three Convallariaceae species with various attractive traits // Acta Agrobotanica, 2017, 70(1). P. 1705-1719.
11. Rudall P. J. Unique floral structures and interactive evolutionary themes in Asparagales: insights from a morphological cladistic analysis // The Bot. Rev., 2003. – Vol. 68, № 4. P. 488-509.
12. Rudall P. J. Homologies of inferior ovaries and septal nectaries in Monocotyledons // Int. J. Pl. Sci, 2002. Vol. 163. P. 261-276.
13. Rudall P. J., Conran J. G., Chase M. W. Systematics of Ruscaceae, Convallariaceae: a combined morphological and molecular investigation / P. J. Rudall, // Bot. J. Linn. Soc., 2000, Vol.13, № 4. P. 73-92.
14. Schmid R. Functional interpretations of the morphology and anatomy of septal nectaries // Acta Bot. Neerl., 1985, №34 (1). P. 125-128.
15. Smets E.F., Ronse Decraene L. -P., Caris P., Rudall P.J. Floral nectaries in Monocotyledons: distribution and evolution // Monocots: systematics and evolution. Melbourne: CSIRO, 2000.
16. Takhtajan A. Flowering plants. Springer, 2009. 871 p
17. The angiosperm phylogeny group. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants APG IV // Bot. J. Linn. Soc., 2016, 181. P. 15
18. Wunderlich R. Die Agavaceae Hutchinsons im Lichte ihrer Embryologie, ihres Gynoeceum // Staubblatt und Blattbaues Osterreichische botanische Zeitschrift, 1950, Bd. 97, № 3-5. S. 437-502.

Comparative flower morphology of some Asparagales representatives in the light of modern molecular taxonomy

O. S. Fishchuk

Abstract. The flower morphology of some representatives in the order Asparagales is investigated in the article and the gynoecium zonation and the structure of septal nectary are studied. Our approach provides us with the possibility to differentiate the species and perhaps the genera after the location and presence of various vertical zones of the gynoecium and nectary particularly. The gynoecium structure in studied species has differences in the length of the gynoecium and septal nectary zones, and also in the interrelation of all of these three types of vertical zonation.

Keywords: ovary, gynoecium, septal nectary, flower morphology.