

**МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ  
ЛЬВІВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ ІМЕНІ І. ФРАНКА**

**НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ  
НАЦІОНАЛЬНИЙ БОТАНІЧНИЙ САД ІМЕНІ М.М. ГРИШКА**

Кваліфікаційна наукова праця  
на правах рукопису

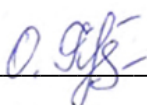
**ДИКА ОЛЬГА ОЛЕГІВНА**

УДК 581.46'135.4:582.573.81

**ДИСЕРТАЦІЯ  
ПОРІВНЯЛЬНА МОРФОЛОГІЯ ТА ВАСКУЛЯРНА АНАТОМІЯ  
КВІТКИ NYASINTHACEAE VATSCH**

**03.00.05 – ботаніка  
біологічні науки**

Подається на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук.  
Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей,  
результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело

 \_\_\_\_\_ Дика О.О.

**Науковий керівник:** Волгін Сергій Олександрович,  
доктор біологічних наук,  
професор

Київ – 2021

## АНОТАЦІЯ

**Дика О.О. Порівняльна морфологія та васкулярна анатомія квітки *Hyacinthaceae* Batsch.** – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.05 – ботаніка (Біологічні науки). – Львівський національний університет імені І. Франка; Національний ботанічний сад імені М.М. Гришка, Київ, 2021.

Дисертація присвячена вивченню морфології та васкулярної анатомії квітки в родині *Hyacinthaceae*. Дослідження ґрунтується на аналізі будови квітки 15 видів з 13 родів, що відносяться до підродин *Hyacinthoideae*, *Ornithogaloideae*, *Urgineoideae* й *Oziroëoideae*, та репрезентують основні морфологічні типи квіток гіацинтових. Отримані абсолютно нові дані щодо мікроморфології гінецею, встановлені типи будови оцвітини, андроцею, гінецею та типи васкулярної системи квітки.

Серед досліджених представників родини *Hyacinthaceae* виявлено чотири типи організації оцвітини та андроцею. До першого типу відносяться *Ledebouria socialis* (*Massonieae*/*Hyacinthoideae*), *Ornithogalum fimbriatum*, *O. dubium*, *O. orthophyllum* subsp. *kochii* (*Ornithogaleae*/*Ornithogaloideae*), які мають вільні листочки оцвітини та вільні тичинки. Другий тип характеризується тим, що у квітці листочки оцвітини та тичинки зрослі при основі. До другого типу належать *Scilla bifolia*, *Barnardia japonica* (*Hyacintheae*/*Hyacinthoideae*), *Fusifilum physodes*, *Bowiea volubilis* (*Urgineoideae*) та *Oziroë biflora* (*Oziroëoideae*). До третього типу належать *Puschkinia sciloides* (*Hyacintheae*/*Hyacinthoideae*), *Drimiopsis maculata* (*Massonieae*/*Hyacinthoideae*), *Geschollia anomala* (*Urgineoideae*). Для них характерна коротка квіткова трубка (менша  $\frac{1}{2}$  довжини листочків оцвітини) із зрослих листочків оцвітини та тичинок. У *Puschkinia sciloides* вирости листочків оцвітини утворюють короткий привіночок. До четвертого типу належать *Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium* (*Dipcadieae*/*Ornithogaloideae*) та *Veltheimia bracteata* (*Massonieae*/*Hyacinthoideae*), які мають довгу квіткову

трубку із зрослих листочків оцвітини (більша або рівна  $\frac{1}{2}$  довжини листочків оцвітини) та тичинок.

У більшості видів виявлена центрально-кутова плацентація в нижній частині та парієтальна у верхній частині зав'язі, лише у *Ornithogalum dubium*, *Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium* та *Fusifilum physodes* плацентація парієтальна на всій висоті зав'язі.

З'ясовано, що для представників підродин *Oziroëoideae*, *Ornithogaloideae* характерні фунікулярні obturatori, а для представників підродин *Urgineoideae*, *Hyacinthoideae* – плацентарно-фунікулярні obturatori. Підтверджений різний ступінь злиття каналів стовпчика у представників родини *Hyacinthaceae*.

Вперше для досліджених видів визначений тип септального нектарника та описані ознаки залозистого епідермісу. Для представників родини *Hyacinthaceae* характерні септальні нектарники, у яких септальні щілини сягають основи зав'язі та відкриваються назовні біля основи стовпчика, або тягнуться від середини зав'язі до її даху та відкриваються у верхній третині зав'язі. Клітини залозистого епідермісу відносно малі, більш або менш ізодіаметричні; дещо видовжені паралельно до поверхні нектарника або вертикально до його поверхні.

На основі аналізу вертикальної структури гiнецею та септального нектарника встановлено, що серед представників родини *Hyacinthaceae* гемісінкарпний гiнецей із об'єднаним типом нектарника є у *Ledebouria socialis*, *Drimiopsis maculata*, *Veltheimia bracteata*, *Bowiea volubilis*, *Oziroë biflora*, синкарпний гiнецей із об'єднаним типом нектарника – у *Scilla bifolia*, *Puschkinia sciloides*, *Ornithogalum fimbriatum*, *Ornithogalum dubium*, *Ornithogalum orthophyllum* subsp. *kochii*, *Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium*, *Geschollia anomala*, *Fusifilum physodes*, синкарпний гiнецей із роздільним типом нектарника – у *Barnardia japonica*. Вперше виявлено у структурі септального нектарника *Scilla bifolia*, *Barnardia japonica*, *Veltheimia bracteata*, *Ornithogalum fimbriatum*, *Ornithogalum dubium*, *Ornithogalum*

*orthophyllum* subsp. *kochii*, *Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium*, *Fusifilum physodes*, *Oziroë biflora* зону роздільного нектарника у вигляді трьох окремих порожнин, не з'єднаних між собою епідермісами.

Встановлено, що васкулярна система квітки досліджених видів організована так, як у квітці із вільними квітковими органами, тобто сліди тичинок і листочків оцвітини однопучкові, завжди формуються в квітколожі; слід плодолистка містить один дорзальний і два вентральні пучки або один дорзальний, два латеральні та два вентральні пучки. Виділено п'ять типів організації провідної системи гінецею, чотири з яких відрізняються організацією вентральних пучків плодолистків.

За даними аналізу морфологічної будови та васкулярної анатомії квітки виявлено ознаки, які дозволяють розширити базу даних для таксономічного та філогенетичного аналізу Hyacinthaceae. Серед виявлених ознак є ознаки зовнішньої морфології квітки, мікроморфології та вертикальної зональності гінецею, структури септального нектарника, васкулярної анатомії квітки.

**Ключові слова:** Hyacinthaceae, морфологія, квіткова трубка, андроцей, гінецей, вертикальна зональність, септальний нектарник, васкулярна анатомія.

## ABSTRACT

**Dyka O.O. Comparative morphology and vascular anatomy of the flower in Hyacinthaceae Batsch.** – Qualification scientific paper, manuscript.

Thesis for a Candidate Degree in Biological Sciences (Phylosophy Doctor), speciality 03.00.05 – botany. – Ivan Franko National University of Lviv; M.M. Gryshko National Botanical Garden National Science Academy of Ukraine, Kyiv, 2021.

The thesis is dedicated to the study of flower morphology and vascular anatomy of Hyacinthaceae Batsch. The research is based on the flower structure



analysis in 15 species of 13 genera, related to subfamilies Hyacinthoideae, Ornithogaloideae, Urgineoideae and Oziroëoideae that represent the main morphological types of hyacinth flowers. Entirely new data of the gynoecium micromorphology were obtained, as well as the types of perigonium structure, androecium, gynoecium and types of flower vascular system were established.

Among the studied representatives of the Hyacinthaceae, four types of perigonium and androecium organization were identified. The first type is characterized by the free tepals and free stamens (*Ledebouria socialis* (Massonieae/Hyacinthoideae), *Ornithogalum fimbriatum*, *Ornithogalum dubium*, *Ornithogalum orthophyllum* subsp. *kochii* (Ornithogaleae/Ornithogaloideae)). The second type is characterized by the fact that in the flower the tepals and stamens are fused at the base (*Scilla bifolia*, *Barnardia japonica* (Hyacintheae/Hyacinthoideae), *Fusifilum physodes*, *Bowiea volubilis* (Urgineoideae) and *Oziroë biflora* (Oziroëoideae)). Third type is characterized by a short flower tube (less than  $\frac{1}{2}$  of the tepals length) of fused tepals and stamens (*Puschkinia sciloides* (Hyacintheae/Hyacinthoideae), *Drimiopsis maculata* (Massonieae/Hyacinthoideae), *Geschollia anomala* (Urgineoideae)). In *Puschkinia sciloides* tepals outgrowth form a short paracorolla. Fourth type is characterized by a long flower tube of fused tepals (greater than or equal to  $\frac{1}{2}$  of the tepals length) and stamens (*Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium* (Dipcadieae /Ornithogaloideae) and *Veltheimia bracteata* (Massonieae/Hyacinthoideae)).

In most species, axile placentation was found in the lower portion and parietal in the upper portion of the ovary, in *Ornithogalum dubium*, *Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium* and *Fusifilum physodes* only parietal placentation occurs.

It has been found that for representatives of Oziroëoideae, Ornithogaloideae funicular obturators are characteristic, and for representatives of Urgineoideae, Hyacinthoideae – placental-funicular obturators. Varying degree of style channel fusion in representatives of the Hyacinthaceae is confirmed.

For the first time, the type of septal nectaries was determined for the studied species and the characters of secretory epidermis were described. The Hyacinthaceae family is characterized by septal nectaries, in which the septal fissures reach the base of the ovary and open outward at the base of the style, or extend from the middle of the ovary to its roof and open in the upper third of the ovary. Glandular epidermal cells are relatively small, more or less isodiametric; slightly elongated parallel to the surface of the nectary or vertically to its surface.

Based on the analysis of the vertical structure of gynoecium and septal nectaries, it was found hemisyncarpous gynoecium with common septal nectary type in *Ledebouria socialis*, *Drimiopsis maculata*, *Veltheimia bracteata*, *Bowiea volubilis*, *Oziroë biflora*, syncarpous gynoecium with common septal nectary type – in *Scilla bifolia*, *Puschkinia sciloides*, *Ornithogalum fimbriatum*, *Ornithogalum dubium*, *Ornithogalum orthophyllum* subsp. *kochii*, *Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium*, *Geschollia anomala*, *Fusifilum physodes*, syncarpous gynoecium with distinct septal nectary type – in *Barnardia japonica*. Zone of distinct nectary in the form of three separate cavities, not connected by epidermis is first detected in the structure of the septal nectaries of *Scilla bifolia*, *Barnardia japonica*, *Veltheimia bracteata*, *Ornithogalum fimbriatum*, *Ornithogalum dubium*, *Ornithogalum orthophyllum* subsp. *kochii*, *Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium*, *Fusifilum physodes*, *Oziroë biflora*.

It is established that the flower vascular system of the studied species is organized as in a flower with free flower organs, i.e. traces of stamens and tepals are single-bundles, always formed in the receptacle, the carpel trace composed of one dorsal and two ventral bundles or one dorsal, two lateral and two ventral bundles. There are five types of organization of the gynoecium vascular system, four of which differ in the organization of the carpels ventral bundles.

According to the analysis of the morphological structure and vascular anatomy of the flower, the features that allow to expand the database for taxonomic and phylogenetic analysis of Hyacinthaceae were revealed. Among the identified characters are characters of external morphology of the flower,

micromorphology and vertical zonality of the gynoecium, the septal nectary structure and flower vascular anatomy.

**Key words:** Hyacinthaceae, morphology, floral tube, androecium, gynoecium, vertical zonality, septal nectary, vascular anatomy.

## СПИСОК ПРАЦЬ, ОПУБЛІКОВАНИХ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

### Видання, що входять до міжнародних наукометричних баз

1. Dyka O. Flower morphology and vascular anatomy in some representatives of Urigineoideae (Hyacinthaceae). *Thaiszia J. Bot.* 2018. Vol. 28, № 2. P. 125–143.

### Статті у наукових фахових виданнях

1. Дика О. О. Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Ledebouria socialis* (Bak.) Jessop. (Hyacinthaceae). *Вісник Львів. ун-ту. Сер. біол.* 2011г. Вип. 56. С. 60–64.
2. Дика О. О. Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Barnardia japonica* (Thunb.) Schult. & Schult. (Hyacinthaceae). *Наук. вісник Чернів. ун-ту. Біологія (Біологічні системи)*. 2011б. Т. 3, Вип. 4. С. 379–383.
3. Дика О. О. Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Scilla bifolia* L. (Hyacinthaceae). *Біологічні студії / Studia Biologica*. 2013б. Т. 7, № 1. С. 123–130.
4. Дика О. О. Морфологія та васкулярна анатомія квітки *Galtonia viridiflora* I. Verd. (Hyacinthaceae). *Біологічні студії / Studia Biologica*. 2014. Т. 8, № 3–4. С. 209–220.
5. Дика О. О. Порівняльна морфологія гінецею деяких видів підродини Ornithogaloideae (Hyacinthaceae). *Біологічні студії / Studia Biologica*. 2018. Т. 12, № 1. С. 87–98.

### Тези доповідей та матеріали конференцій

1. Дика О. О. Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Drimiopsis maculata* Lindl. ex Paxt. (Hyacinthaceae). *Фундаментальні та прикладні дослідження в біології: мат-ли II Міжнар. наук. конф. студентів,*

- аспірантів та молодих учених (м. Донецьк, 19-22 вересня 2011 р.). ДНУ. Донецьк: Вид-во «Ноулідж», 2011в. С. 17.
2. Дика О. О. Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Barnardia japonica* (Thunb.) Schult. & Schult. (Hyacinthaceae). *Мат-ли XIII з'їзду Українського ботанічного товариства*. (Львів, 19-23 вересня 2011 р.). Львів, 2011а. С. 43.
  3. Дика О. О. Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Scilla bifolia* L. (Hyacinthaceae). *Мат-ли 2-ї міжнародної наукової конференції з морфології рослин «Сучасна Фітоморфологія»*. (Львів, 14-16 травня 2013 р.). Львів, 2013а. С. 319–320.
  4. Дика О. О., Зарубайко Н. В. Морфологічна структура гінецея квітки *Bowiea volubilis* Harv. ex Hook. f. (Urgineoideae/Hyacinthaceae). *VII Міжнар. наук. конф. молодих вчених «Біорізноманітність. Екологія. Еволюція. Адаптація», що присвячена 150-річчю з дня заснування Одеського університету* : мат-ли. конф., м. Одеса, 18–19 вересня 2015 р.). Одеса, 2015. С. 15–16.
  5. Дика О. О. Морфологічна структура гінецею *Ornithogalum kochii* Parl. (Ornithogaloideae/Hyacinthaceae). *Мат-ли XIV з'їзду Українського ботанічного товариства*. (Київ, 25-26 квітня 2017 р.). Київ, 2017. С. 12.
  6. Dyka O. O. Comparative gynoecium morphology of some species of the Hyacinthoideae (Hyacinthaceae). *Functional Plant Anatomy: Proceedings of the International Conference, Dedicated to 90th Anniversary of Gorn V. Kedrov*. (Moscow, 16-21 September, 2013) / Ed. Timonin A.C. M.: MAKS Press, 2013. P. 79–83.

## ЗМІСТ

<b>ВСТУП</b> .....	13
<b>РОЗДІЛ 1. ЗНАЧЕННЯ ОЗНАК КВІТКИ У СИСТЕМАТИЦІ РОДИНИ HYACINTHACEAE</b> .....	18
<b>РОЗДІЛ 2. ОСНОВНІ ПРОБЛЕМИ ПОРІВНЯЛЬНОЇ МОРФОЛОГІЇ КВІТКИ ГІАЦИНТОВИХ</b> .....	38
<b>2.1. Основні засади визначення структурного типу гiнецею</b> .....	38
<b>2.2. Типи септальних нектарників у однодольних</b> .....	44
<b>РОЗДІЛ 3. ОБ'ЄКТИ, МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИКИ ДОСЛІДЖЕНЬ</b> .....	54
<b>3.1. Систематичне положення модельних об'єктів</b> .....	54
<b>3.2. Матеріали і методики досліджень</b> .....	59
<b>3.3. Методика аналізу провідної системи квітки</b> .....	63
<b>РОЗДІЛ 4. МОРФОЛОГІЧНА ТА АНАТОМІЧНА БУДОВА КВІТКИ ДОСЛІДЖЕНИХ ВИДІВ ГІАЦИНТОВИХ</b> .....	67
<b>4.1. Підродина Hyacinthoideae Link (1829)</b> .....	67
<b>4.2. Підродина Ornithigaloideae Speta (1998)</b> .....	94
<b>4.3. Підродина Urgineoideae Speta (1998)</b> .....	121
<b>4.4. Підродина Oziröoideae Speta (1998)</b> .....	134
<b>РОЗДІЛ 5. ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ БУДОВИ КВІТКИ ТА ЇЇ ПРОВІДНОЇ СИСТЕМИ</b> .....	141
<b>5.1. Морфологічний аналіз оцвітини та андроцею</b> .....	141
<b>5.2. Порівняльна морфологія гiнецею та структура септального нектарника</b> .....	145
<b>5.3. Організація провідної системи квітки</b> .....	163
<b>5.4. Характеристика таксонів гіацинтових за даними морфології та васкулярної анатомії квітки</b> .....	171
<b>ВИСНОВКИ</b> .....	179
<b>СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ</b> .....	181
<b>ДОДАТКИ</b> .....	206

**ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ**

- асп – асимплікатна зона
- вк – вентральний комплекс
- вкн – вивідний канал септального нектарника
- вмп – вентрально-медіанний пучок
- впп – вентральний пучок плодолистка
- всн – внутрішній септальний нектарник
- гз – гніздо зав'язі
- гса – гемісинасцидіатна зона
- гсп – гемісимплікатна зона
- дз – дах зав'язі
- дпп – дорзальний пучок плодолистка
- за – зав'язь
- зе – клітина залозистого епідермісу
- к – квітконіжка
- кпп – колатеральний провідний пучок
- кс – канал стовпчика
- кт – квіткова трубка
- лвк – листочок внутрішнього кола оцвітини
- лзк – листочок зовнішнього кола оцвітини
- лпп – латеральний пучок плодолистка
- м – маточка
- нз – насінний зачаток
- нщ – нектарна щілина
- о – плацентарний обтуратор
- оз – основа зав'язі
- пвн – привіночок
- пк – паренхімна клітина
- пп – пухка паренхіма
- ппк – провідний пучок квітконіжки

ппл – провідний пучок листочка оцвітини

пр – приймочка

пс – стовбуровий пучок

псн – порожнина септального нектарника

пц – провідний циліндр

сац – синасцидіатна зона

сб – септальна борозенка

ск – субепідермальна клітина

сл – слід листочка оцвітини

снз – слід насінного зачатка

спл – симплікатна зона

спп – септальний пучок плодолистка

ст – стовпчик

стч – слід тичинки

т – тичинка

цж – центральна жилка листочка оцвітини

цп – центральна порожнина



## ВСТУП

**Актуальність теми.** **Актуальність теми.** Родина *Hyacinthaceae* охоплює близько 900 видів і 70 родів (Speta, 1998a, 1998b). За результатами молекулярного аналізу в родині *Hyacinthaceae* виділено чотири монофілетичні клади, які розглядають як підродина *Oziroëoideae* Speta, *Urgineoideae* Speta, *Ornithogaloideae* Speta та *Hyacinthoideae* Link (Pfosser, Speta, 1999; Manning et al., 2004; APG II, 2003). Альтернативно, родина *Hyacinthaceae* включена в родину *Asparagaceae sensu lato* і виступає як підродина *Scilloideae* Burnett. *Hyacinthaceae* є монофілетичною в межах *Asparagaceae* і підродина, згадані вище, розглядаються як триби *Oziroëeae* M.W. Chase, Reveal & M.F. Fay, *Urgineae* Rouy, *Ornithogaleae* Rouy та *Hyacintheae* Dumortier (Stevens, 2001; APG III, 2009; Chase et al., 2009; APG IV, 2016; Shipunov, 2020). На думку С.Л. Мосякіна та Л.І. Буюн (2014) для родини *Asparagaceae s.l.* не виявлено жодної морфологічної синапоморфії, тому об'єднувати родини, які добре діагностуються, не є доцільним. У даній роботі ми розглядаємо *Hyacinthaceae* на рівні родини.

Як було показано для родин *Ruscaceae*, *Asparagaceae*, *Agavaceae*, *Laxmanniaceae* (Фіщук, 2017), *Bromeliaceae* (Novikov, Odintsova, 2008), *Tofieldiaceae*, *Petrosaviaceae*, *Nartheciaceae* (Remizova et al., 2006), *Hyacinthaceae* (Novikov, 2008; Deroin, 2014; Zalko, Deroin, 2018), серед морфологічних ознак квітки найбільше значення мають ознаки гінецею, зокрема, вертикальна зональність, структура септального нектарника, розміщення обтураторів. Дані морфологічної структури різних типів гінецеїв із септальними нектарниками, отримані на основі мікроскопічних досліджень, дозволять розширити класифікацію синкарпних гінецеїв та можуть бути використані в якості додаткових ознак для делімітації таксонів різного рангу.

*Asparagaceae s.l.* об'єднує різні монофілетичні групи. Морфологічна будова та васкулярна анатомія квітки багатьох досліджених представників родини *Asparagaceae s.l.* демонструє різну організацію (Фіщук, 2017; Fishchuk

et al., 2013; Odintsova et al., 2013; Odintsova, Fishchuk, 2017). Тому для порівняльно-морфологічного аналізу квітки в межах *Asparagaceae* s.l. необхідно долучити дані з родини *Hyacinthaceae*.

Дослідження провідної системи квітки гіацинтових доповнять пластичність зовнішньої морфології квітки даними з васкулярної анатомії та дадуть змогу розглянути різноманітність родини *Asparagaceae* s.l. в плані васкулярної анатомії.

Отже, актуальність даної роботи зумовлена тим, що необхідно провести консенсус між молекулярною філогенією родини гіацинтових і різноманіттям морфологічних ознак з використанням ознак мікроморфології та васкулярної анатомії квітки.

**Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами.** Дисертаційну роботу виконано на кафедрі ботаніки Львівського національного університету імені Івана Франка в межах наукових тем: «Порівняльні анатомо-морфологічні дослідження васкулярної системи квітки дводольних та однодольних покритонасінних» (№ держреєстрації 0112U003527) та «Морфологічні та популяційні аспекти репродукції покритонасінних рослин» (№ держреєстрації 0117U001403).

**Мета і завдання дослідження.** Мета нашого дослідження полягала у вивченні морфологічної та анатомічної будови квітки модельних видів *Hyacinthaceae*, що представляють її основні таксономічні групи, та виявленні ознак, перспективних для використання у таксономічному та філогенетичному аналізі родини. Для досягнення мети були поставлені наступні завдання:

- відібрати як модельні об'єкти представників основних еволюційних гілок родини та описати морфологічну й анатомічну будову квітки обраних таксонів;
- провести морфологічний аналіз оцвітини та андроцею;
- визначити структурний тип гінецею та особливості структури септального нектарника;

- реконструювати будову провідної системи квітки за серіями поперечних зрізів і встановити особливості іннервації квітколожа, оцвітини, андроцею та гінецею;
- виявити характерні для підродин та триб родини гіацинтових ознаки іннервації частин квітки та проаналізувати особливості їх різноманітності;
- виявити ознаки морфологічної та анатомічної будови квітки, які дозволять розширити базу даних для таксономічного та філогенетичного аналізу Hyacinthaceae.

**Об’єкт дослідження** – квітки 15 видів, що відносяться до 13 родів з чотирьох підродин родини Hyacinthaceae та репрезентують основні структурні типи квітки, що зустрічаються в родині.

**Предмет дослідження** – порівняльна морфологія та будова провідної системи квітки в родині гіацинтових.

**Методи дослідження** – порівняльно-морфологічний з використанням даних васкулярної анатомії.

**Наукова новизна отриманих результатів.** У роботі вперше детально описано мікроморфологію та васкулярну анатомію квітки у представників 13 родів гіацинтових. Вперше виявлено чотири типи організації оцвітини та андроцею, шість типів вертикальної зональності гінецею та септального нектарника, визначено типи плацентації насінних зачатків та типи обтураторів. Вперше визначений тип септального нектарника та описані ознаки залозистого епідермісу. Вперше встановлено два типи іннервації оцвітини та андроцею та п’ять типів організації провідної системи гінецею, чотири з яких відрізняються організацією вентральних пучків плодолистків. За даними аналізу морфологічної будови та васкулярної анатомії квітки виявлено ознаки, які дозволяють розширити базу даних для таксономічного та філогенетичного аналізу Hyacinthaceae. Серед виявлених ознак є ознаки зовнішньої морфології квітки, мікроморфології та вертикальної зональності гінецею, структури септального нектарника, провідної системи квітки.

**Практичне значення отриманих результатів.** Результати дисертаційної роботи використовуються у викладанні курсів «Анатомія і морфологія рослин», «Ботаніка», «Студентська наукова робота», «Оранжерейні та культивовані рослини», «Філогенія та еволюція рослин» та на лабораторних заняттях великого практикуму із ботанічної мікротехніки для студентів біологічного факультету Львівського національного університету імені Івана Франка, а також використовуються у викладанні курсів «Ботаніка», «Анатомія і морфологія рослин», «Сучасні системи органічного світу», «Сучасні аспекти систематики організмів» та на лабораторних заняттях з великого та лабораторного практикумів для студентів факультету природничих наук Прикарпатського національного університету імені Василя Стефаника. Отримані дані про анатомо-морфологічну будову квітки доповнюють низку ознак, які є інформативними у таксономічному аналізі в межах Hyacinthaceae. Їх можна використовувати для порівняльного аналізу квітки в інших родинях однодольних, у ревізії системи родини Asparagaceae s.l.

Використання результатів підтверджується відповідними документами (Додаток Г, Д).

**Особистий внесок здобувача.** Автором дисертації самостійно отриманий фактичний матеріал. Морфологічні описи квітки та провідної системи складені на основі вивчення більше 1000 власноручно виготовлених постійних мікропрепаратів. Здійснений аналіз матеріалу. Наукові публікації за темою дисертації написані самостійно, на підставі власних досліджень.

**Апробація результатів дисертації.** Результати роботи були представлені на II Міжнародній науковій конференції студентів, аспірантів та молодих учених «Фундаментальні та прикладні дослідження в біології» (Донецьк, 2011), XIII та XIV з'їзді Українського ботанічного товариства (Львів, 2011; Київ, 2017), II міжнародній науковій конференції з морфології рослин «Сучасна Фітоморфологія» (Львів, 2013), Міжнародній науковій конференції, присвяченій 90-річчю з дня народження Г.Б. Кедрова,

«Функціональна анатомія рослин» (Москва, 2013), VII Міжнародній науковій конференції молодих вчених «Біорізноманітність. Екологія. Еволюція. Адаптація» (Одеса, 2015); наукових семінарах кафедри ботаніки та на звітних наукових конференціях працівників біологічного факультету Львівського національного університету імені Івана Франка за 2009-2020 роки.

**Публікації.** За матеріалами дисертації опубліковано 12 робіт, з них 1 стаття у виданні, що входить до міжнародних наукометричних баз, 5 статей у фахових виданнях України та 6 публікацій у збірниках матеріалів конференцій та з'їздів Українського ботанічного товариства.

**Структура і обсяг дисертації.** Дисертація містить вступ, перелік умовних скорочень до рисунків, 5 розділів, висновки, список використаних джерел, два додатки. Загальний обсяг дисертації становить 218 сторінок, з яких основного змісту – 145 сторінок, рисунків 47, таблиць 8, мікрофотографій 30. Список використаних джерел нараховує 235 джерел, з них іноземними мовами 174 джерела.

## РОЗДІЛ 1

### ЗНАЧЕННЯ ОЗНАК КВІТКИ У СИСТЕМАТИЦІ

#### РОДИНИ NYACINTHACEAE

Родина Nyacinthaceae Batsch включає цибулинні рослини (Мордак, 1982; Stevens, 2001). Цибулини підземні або надземні, які мають від одного до багатьох листків. Листкові пластинки опадають через 2-8 місяців після формування їх на верхівці цибулини. Листки всі базальні, квітконоси безлисті, характерне просте рацемозне суцвіття. Квітки поодинокі або зібрані у прості китиці чи, рідше, у колоски. Наявність, форма та структура приквіток і приквіточок сильно мінлива в межах роду. Листочки оцвітини вільні, або зростаються при основі. Квітки тричленні, актиноморфні, або, рідко, зигоморфні. Різноманітність забарвлення квіток вражає та поширюється на листочки оцвітини, тичинкові нитки й зав'язь. Тичинкові нитки стрічкоподібні або тригранної форми, вільні або зростаються при основі з оцвітиною. Пиляки дорзифіксні, інтрорзні, вільно коливаються (Мордак, 1982; Speta, 1998a; Perry, 1985). У всіх гіацинтових, окрім *Bowiea*, яка має напівнижню зав'язь, зав'язь є завжди верхньою та гінецей, або повністю синкарпний, або відповідно до неповного зростання карпел, синкарпний при основі та паракарпний на верхівці (Tilton, Horner, 1983; van Neel, 1988). Септальні нектарники у Nyacinthaceae простого типу (Daumann, 1970), сформовані перериванням у частковому епідермальному зростанні боків сусідніх плодолистків. Щілина, що поздовжньо розвивається у зовнішній стінці зав'язі, обмежується рівнем виділення нектару. Кількість насінних зачатків в гнізді зав'язі є важливою ознакою для визначення роду. В кожному гнізді, представники триби Dipsadieae мають численні насінні зачатки розміщені в 2 ряди; *Muscari* та *Bellevalia* мають 2 насінні зачатки один над одним; *Prospero*, *Autonoë*, *Chouardia* та *Ledebouria* мають 2 насінні зачатки один біля одного; *Barnardia* має один насінний зачаток (Speta, 1998a). Плоди – локуліцидні коробочки (Тахтаджян, 1987; Speta, 1998a).

Родина Hyacinthaceae належить до порядку Asparagales, підкласу Ліліїди (Liliidae), класу Однодольних (Monocotyledones) і охоплює 67 – 70 родів та 900 – 1000 видів. Таке систематичне положення родини Hyacinthaceae приймає більшість систематиків (табл. 1.1) (Мосякін, 2013; Мосякін, Буюн, 2014; Dahlgren, 1985; Kubitzki, 1998; APG, 1998; APG II, 2003). За результатами молекулярного аналізу в родині Hyacinthaceae виділено чотири монофілетичні клади, які розглядають як підродини Oziroëoideae Speta, Urgineoideae Speta, Ornithogaloideae Speta та Hyacinthoideae Link (Pfosser, Speta, 1999; APG II, 2003; Manning et al., 2004). Альтернативно, родина Hyacinthaceae включена в родину Asparagaceae *sensu lato* і виступає як підродина Scilloideae Burnett (рис. 1.1). Hyacinthaceae є монофілетичною в межах Asparagaceae, і підродини, згадані вище, розглядаються як триби Oziroëeae M. W. Chase, Reveal & M. F. Fay, Urgineae Rouy, Ornithogaleae Rouy та Hyacintheae Dumortier (табл. 1.2) (APG III, 2009; Chase et al., 2009; APG IV, 2016; Shipunov, 2020). На думку С.Л. Мосякіна та Л.І. Буюн (2014) для родини Asparagaceae s.l. не виявлено жодної морфологічної синапоморфії (тобто спільної ознаки еволюційної просунутості), тому об'єднувати родини, які добре діагностуються, не є доцільним. Автори пропонують у межах порядку Asparagales *sensu* APG розглядати три порядки Orchidales, Asteliales, Asparagales, а в межах останнього порядку налічують 18 родин, серед яких є Hyacinthaceae. У даній роботі ми розглядаємо Hyacinthaceae на рівні родини.

Види гіацинтових поширені в Європі, Африці та південно-західній Азії, з одним малим родом у Південній Америці (Speta, 1998a, 1998b; APG II, 2003) (рис. 1.2). Представники цієї родини можуть бути знайдені в різних місцезростаннях, але більшість видів адаптувалися до сезонного клімату з вираженим сухим і вологим періодами (Stedje, 1996). В помірних регіонах вони з'являються як весняні геофіти у листопадних широколистяних лісах. Їх вертикальне поширення може простягатися від рівня моря до гірських районів (Speta, 1998a).

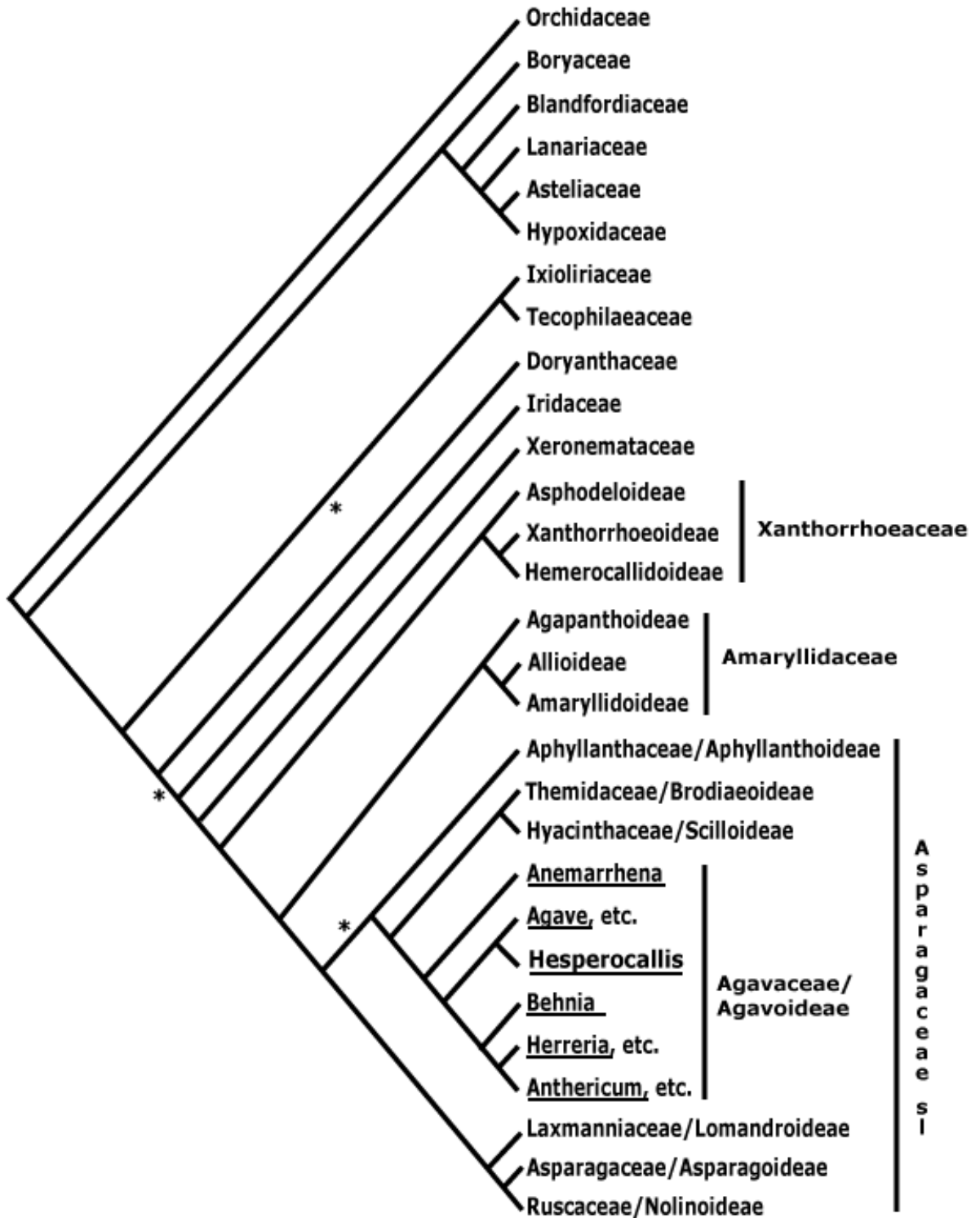


Рис. 1.1. Кладограма порядку Asparagales Link (Stevens, 2001)

<http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>

Знак\* позначає гілки з 50-79% підтримки, інші гілки мають більше 80% підтримки



Підродина *Hyacinthoideae* Link. (*Hyacinthaceae*) нараховує понад 400 видів (Speta, 1998a, 1998b; APG II, 2003). Представники її поширені в Африці (на південь від Сахари), на Мадагаскарі, в Індії, Східній Азії, Середземномор'ї та Євразії. В межах підродина виділяють дві триби: *Massonieae* Baker (19 родів і 230 видів) та *Hyacintheae* Dumort., які мають чіткий географічний розподіл (Speta, 1998a, 1998b; Pfosser, Speta, 1999; Pfosser et al., 2003).

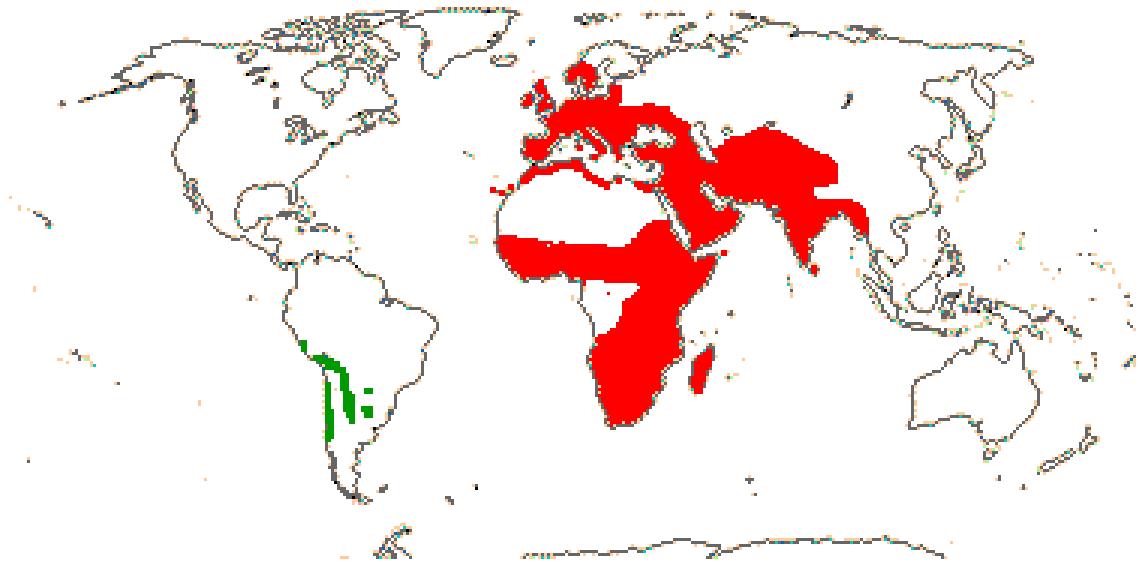


Рис. 1.2. Поширення представників родини *Hyacinthaceae* (Stevens, 2001)

<http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>

Представники підродина *Ornithogaloideae* Speta є поширені в Європі, південно-західній Азії й Африці. Підродина налічує приблизно 280 видів (Speta, 1998a; Smets et al., 2000). У межах підродина виділяють дві триби *Dipcadieae* Rouy й *Ornithogaleae* Rouy (Pfosser, Speta, 1999).

Підродина *Urgineoideae* Speta у межах родини *Hyacinthaceae* налічує приблизно 100 видів (Speta, 1998a; Pfosser, Speta, 1999; Manning et al., 2004). Представники її поширені в Південній Африці, Середземномор'ї, Аравії, Індії та Бірмі.

Підродина *Oziroëoideae* Speta є лише в Південній Америці, представники її поширені від Перу та Чилі до Болівії, Парагваю й північної

Табл. 1.1

## Систематичне положення родини Нуасінтасеє

	Cronquist, 1981, 1988	Dahlgren, 1985	Тахтаджян, 1987	Kubitzki, 1998	APG, 1998	APG II, 2003	Torne, Reveal, 2007	APG III, 2009
Відділ	Magnoliophyta		Magnoliophyta				Magnoliophyta	
Клас / Клада	Liliopsida	Monocotyle- dons	Liliopsida	Monocotyle- dons	Monocots	Monocots	Magnoliopsida	Monocots
Підклас	Liliidae		Liliidae				Liliidae	
Серія- /Надпорядок		Liliflorae	Lilianaе	Lilianaе			Lilianaе	
Порядок	Liliales	Asparagales	Amaryllidales	Asparagales	Asparagales	Asparagales	Iridales	Asparagales
Підпорядок							Нуасінтасеє	
Родина	Liliaceae	Нуасінтасеє	Нуасінтасеє	Нуасінтасеє	Нуасінтасеє	Нуасінтасеє	Нуасінтасеє	Asparagaceae
	Chase et al., 2009	Takhtajan, 2009	Reveal, 2012	Мосякін, 2013	Мосякін, Буюн, 2014	APG IV, 2016; Stevens, 2001 onwards	Shirunov, v.5.30, 2020	
Відділ		Magnoliophyta		Magnoliophyta				
Клас / Клада	Monocots	Liliopsida		Liliopsida		Monocots	Angiospermae	
Підклас		Liliidae	Magnoliidae	Liliidae			Liliidae	
Серія- /Надпорядок		Lilianaе	Lilianaе					
Порядок	Asparagales	Amaryllidales	Iridales	Asparagales	Asparagales	Asparagales	Liliales	
Підпорядок			Нуасінтасеє		Нуасінтасеє		Asparagineae	
Родина	Asparagaceae	Нуасінтасеє	Нуасінтасеє	Нуасінтасеє	Нуасінтасеє	Asparagaceae	Asparagaceae	

Табл. 1.2

## Систематика родини Hyacinthaceae

Speta, 1998a; APG, 1998	Pfossen, Speta, 1999; APG II, 2003	Manning et al., 2004	Chase et al., 2009; APG III, 2009	Reveal, 2012	APG IV, 2016; Stevens, 2001 onwards
<u>HYACINTHACEAE</u> <u>ПДРОДИНИ:</u> CHLOROGALOIDEAE OZIROËOIDEAE URGINEOIDEAE ORNITHOGALOIDEAE HYACINTHOIDEAE	<u>HYACINTHACEAE</u> <u>ПДРОДИНИ:</u> OZIROËOIDEAE URGINEOIDEAE ORNITHOGALOIDEAE <b>ТРИБИ:</b> <b>Dipcadieae</b> <b>Ornithogaleae</b> HYACINTHOIDEAE <b>ТРИБИ:</b> <b>Massonieae</b> <b>Hyacintheae</b>	<u>HYACINTHACEAE</u> <u>ПДРОДИНИ:</u> OZIROËOIDEAE URGINEOIDEAE ORNITHOGALOIDEAE <b>ТРИБИ:</b> <b>Dipcadieae</b> <b>Ornithogaleae</b> HYACINTHOIDEAE <b>ТРИБИ:</b> <b>Pseudoprosperaeae</b> <b>Massonieae</b> <b>Hyacintheae</b>	<u>ASPARAGACEAE</u> <u>SCILLOIDEAE</u> <b>ТРИБИ:</b> OZIROËEAE URGINEEAE ORNITHOGALEAE HYACINTHEAE	<u>HYACINTHACEAE</u> <u>ПДРОДИНИ:</u> OZIROËOIDEAE URGINEOIDEAE <b>ТРИБИ:</b> <b>Oziroëae</b> <b>Urgineaeae</b> ORNITHOGALOIDEAE <b>ТРИБИ:</b> <b>Ornithogaleae</b> <b>Dipcadieae</b> HYACINTHOIDEAE <b>ТРИБИ:</b> <b>Massonieae</b> <b>Hyacintheae</b>	<u>ASPARAGACEAE</u> <u>SCILLOIDEAE</u> <b>ТРИБИ:</b> OZIROËEAE, URGINEEAE, ORNITHOGALEAE HYACINTHEAE <b>ПДТРИБИ:</b> <b>Pseudoprosperinae</b> <b>Massoninae</b> <b>Hyacinthininae</b>

та центральної Аргентини. Дана підродина нараховує п'ять видів: *Oziroë acaulis*, *O. argentinensis*, *O. arida*, *O. biflora*, *O. pomensis* (Guaglianone, Arroyo-Leuenberger, 2002; Ali et al., 2012).

Перелік видів та делімітація родів в межах підродин Hyacinthoideae, Ornithogaloideae, Urgineoideae, Oziroëoideae все ще дискутується (Müller-Doblies, Müller-Doblies, 1996; Speta, 1998a; Pfosser, Speta, 1999; Williams, 2000; Stedje, 2001a, 2001b; Stedje, 2001a, 2001b; Manning et al., 2004; Wetschnig et al., 2007; Manning et al., 2009; Martinez-Azorin et al., 2011; Martinez-Azorin et al., 2013; Pinter et al., 2013; Knirsch et al., 2015).

Дослідження таксономічних та філогенетичних взаємозв'язків в межах родини Hyacinthaceae активно проводяться на основі молекулярно-генетичних методів (Speta, 1998a; Pfosser, Speta, 1999, 2001; Pfosser et al., 2003; Manning et al., 2004; Martinez-Azorin et al., 2011; Pfosser et al., 2012; Martínez-Azorín et al., 2019; Saha, Iha, 2019).

Детальний історичний огляд систематичного положення родини Hyacinthaceae зробили М. Пфосер та Ф. Шпета (Pfosser, Speta, 1999). Автори відзначили, що у більшості системах цибулинні рослини представляють центральну групу в межах Liliaceae. У системі А. Кронквіста (Cronquist, 1981, 1988) гіацинтові включені у родину Liliaceae, у системах Р. Торна та Дж. Ревіла (Thorne, Reveal, 2007) і Дж. Ревіла (Reveal, 2012) родина Hyacinthaceae належить до порядку Iridales (надпорядок Lillanae), а у системі А. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 2009) – до порядку Amaryllidales (підклас Liliidae). Р. Далгрен зі співавторами (Dahlgren et al., 1985) відзначили, що цибулинні рослини є представниками двох родин, а саме Liliaceae у вузькому розумінні та Hyacinthaceae, які більше того, належать до різних порядків Liliales та Asparagales, відповідно. Проте, процес переходу в цьому систематичному рішенні, зазначають М. Пфосер та Ф. Шпета, не був простий:

**Batsch (1786)** (за Pfosser, Speta, 1999) вперше виділив незалежну родину Hyacinthaceae. Об'єднав в цю родину переважно гетерогенні лілійні

рослини, квітки яких мають зрослу оцвітину. З 17 родів включених в Hyacinthaceae в розумінні Batsch, тільки два (*Hyacinthus*, *Lachenalia*) вважаються такими, що належать до цієї родини (Speta, 1998a, 1998b). Роди *Ornithogalum*, *Scilla* та *Albuca* Batsch помістив в межах родини Alliaceae.

■ **Endlicher (1836)** (за Pfosser, Speta, 1999) статус родини понизив до рівня триби; об'єднав види незалежно від ступеня зростання оцвітини. Американський рід *Camassia* включив у Hyacintheae.

■ **Salisbury (1866)** (за Pfosser, Speta, 1999) у публікації «Роди рослин» переоцінив статус ліннеєвських родів *Hyacinthus*, *Scilla* та *Ornithogalum*, і нові роди підніс до рангу родин Eucomaceae, Lachenaliaceae, Hyacinthaceae й Ornithogalaceae.

■ **Baker** (за Pfosser, Speta, 1999) для Liliaceae *sensu lato* створив триби Hyacintheae та Scilleae (1870), слідом Massonieae (1871) і Chlorogaleae (1873). Роди із квітками, що мали зрослу оцвітину були віднесені до Hyacintheae, тоді як ті, що мали більш-менш вільні листочки оцвітини, були зосереджені в межах Scilleae.

■ **Engler (1887)** (за Pfosser, Speta, 1999) в межах Liliaceae виділив триби Lilieae і Scilleae, але вважав ці групи тісно пов'язаними між собою. *Bowiea* і *Schizobasis* були включені до Eriosperminae (Asphodeloideae-Asphodeleae) за Engler, тоді як *Schoenolirion*, *Chlorogalum* і *Hemiphylacus* були об'єднані в межах Chlorogalinae разом із *Camassia*, який безпосередньо пов'язаний із *Scilla*.

■ **Schnarf** та його учні у Відні (Schnarf, 1929; Wunderlich, 1937; Schmid, 1938; Buchner, 1948 за Pfosser, Speta, 1999) зробили більш вагомий внесок у класифікацію Liliaceae, використовуючи порівняльну ембріологію. Базуючись на цьому, **Krause (1930)** підняв Scilleae і Lilieae триби до статусу підродин.

■ **Wunderlich (1937)** (за Pfosser, Speta, 1999) базуючись на ембріологічних ознаках, виділив дві групи: (1) *Ornithogalum*-група включала роди *Ornithogalum*, *Muscari* та *Puschkinia* із гелобіальним ендоспермом і

(2) друга група (*Scilla*, *Hyacinthus*, *Camassia*, *Galtonia*) із нуклеарним ендоспермом і багатьма типами розвитку зародкового мішка.

■ **Schmid (1938)** (за Pfosser, Speta, 1999) розділив Scilloideae на основі відмінностей в анатомічній будові маточки та пилкової трубки: (1) *Albuca*, *Galtonia*; (2) *Scilla*, *Camassia*, *Ornithogalum*, *Hyacinthus*, *Puschkinia*, *Muscari*; (3) *Ledebouria* (включаючи *Drimia*), *Eucomis* і *Veltheimia*.

■ **Huber (1969)** (за Pfosser, Speta, 1999), приймаючи пропозицію **Wunderlich (1937)**, незалежно визнав Scilloideae як родину Hyacinthaceae. Види були об'єднані на основі характеристик насінин у триби Chlorogaleae (*Chlorogalum*, *Schoenolirion* і, можливо, *Hemiphylacus*), Bowieae (*Bowiea*, *Schizobasis*) та Scilleae. Для триби Scilleae, Huber (1969) відзначив *Camassia* й *Ornithogalum*, як базальні роди.

Розглянуті у наведених вище роботах традиційні методики не вирішили відносин між підродинами в межах родини Hyacinthaceae (Pfosser, Speta, 1999). Включення родини Hyacinthaceae в Liliaceae *sensu lato* піддавали сумніву, обговорювали, вивчали на основі анатомічних (Fuchsig, 1910) та ембріологічних (Schnarf, 1929; Wunderlich, 1937; Buchner, 1948) досліджень. Speta (1998a) поділяє Hyacinthaceae на 5 великих груп, що базується на характері розташування маточки, морфології насінин, брактей, профілі, кариології, фітохімічних та молекулярних даних. Чотири з п'яти груп є підтверджені молекулярними дослідженнями (Chase et al., 1995; Fay, Chase, 1996; Pfosser, Speta, 1999), тоді як одна, Chlorogaloideae, відповідно до молекулярних даних (Fay, Chase, 1996), виступає як чужа група в Hyacinthaceae, і може бути близькою до Agavaceae:

1. Підродина Chlorogaloideae (Північна Америка) Speta (1998).  
*Schoenolirion* Torrey ex E.M. Durand; *Hastingsia* S. Watson; *Camassia* Lindl.;  
*Chlorogalum* (Lindl.) Kunth.

2. Підродина Oziroëoideae (Анди в Південній Америці) Speta (1998).  
*Oziroë* Raf.

3. Підродина Urgineoideae (Південна Африка до Середземного моря, Аравії, Індії, та Бірми) Speta (1998).

*Bowiea* Harvey ex J.D. Hooker; *Schizobasis* Baker; *Igidia* Speta; *Urgineopsis* Compton; *Rhadamanthus* Salisb.; *Litanthus* Harvey; *Rhadamanthopsis* (Obermeyer) Speta; *Thuranthos* C. H. Wright; *Tenicroa* Raf.; *Drimia* N.J. Jacq ex Willd.; *Urginea* Steiheil.

4. Підродина Ornithogaloideae (Південна Африка до півдня Франції, Аравії та Індії) Speta (1998).

*Stellarioides* Medicus; *Coilonox* Raf.; *Albuca* L.; *Pseudogaltonia* (Kuntze) Engler; *Dipcadi* Medicus; *Galtonia* Decaisne; *Zahariadia* Speta; *Melomphis* Raf.; *Cathissa* Salisb.; *Eliokarmos* Raf.; *Loncomelos* Raf.; *Honorius* S.F. Grey; *Ornithogalum* L.

5. Підродина Hyacinthoideae (Південна Африка до Східної Азії, Індії, Північно-Західної Європи та Центральної Азії) Link (1829).

*Merwillia* Speta; *Schizocarphus* Merwe; *Pseudoprospero* Speta; *Eucomis* L'Hér.; *Avonsera* Speta; *Ledebouria* Roth; *Drimiopsis* Lindl. & Paxton; *Resnova* Merwe; *Veltheimia* Gled.; *Whiteheadia* Harvey; *Amphisiphon* Baker; *Androsiphon* Schltr.; *Daubinya* Lindl.; *Massonia* Houtt.; *Polyxena* Kunth; *Lachenalia* Jacq. f. ex Murray; *Barnardia* Lindl.; *Autonoe* (Webb & Berth.) Speta; *Oncostema* Raf.; *Hyacintoides* Medicus; *Brimeura* Salisb.; *Tractema* Raf.; *Hyacinthella* Schur; *Alrawia* (Wendelbo) K. Persson & Wendelbo; *Prospero* Salisb.; *Puschkinia* Adams; *Othocallis* Salisb.; *Fessia* Speta; *Pfosseria* Speta; *Hyacinthus* L.; *Nectaroscilla* Parl.; *Chouardia* Speta; *Schnarfia* Speta; *Zagrosia* Speta; *Muscari* Mill.; *Bellevalia* Lapeyr.; *Scilla* L. (Speta, 1998a).

Для дослідження монофілії родини та міжродових взаємозв'язків Pfosser та Speta (1999) секвенували *trnL* інтрон та *trnL-trnF* ділянку хлоропластної ДНК для 105 таксонів Hyacinthaceae і 18 видів споріднених родин. У даному дослідженні проаналізували взаємозв'язки в межах групи між всіма видами родини Hyacinthaceae. Поділ родини Hyacinthaceae на підродини Hyacinthoideae, Ornithogaloideae, Urgineoideae й Oziroëoideae на

основі хемотаксономічних ознак згідно досліджень Speta (1998a, 1998b) відображений у кладограмі (рис. 1.3).

В межах Hyacinthoideae сформувались дві чітко рожгалужені гілки. Базальна гілка об'єднує всі індійські та африканські роди південної Сахари та збігається з відмежуванням триби Massonieae Baker (67% підтримки). Друга, більш просунута монофілетична клада, включає середземноморські й азіатські роди (триба Hyacintheae Dumort.) (78% підтримки). Більш базальну й ізольовану позицію у трибі Hyacintheae займає *Barnardia*, рід із величезним географічним поширенням від Північної Африки до Японії. Сусідня клада із родами *Brimeura*, *Oncostema*, *Tractema*, *Autonoë* та *Hyacinthoides* є сестринською до більш просунутої клادي, яка включає роди *Scilla* та *Hyacinthus* з їхніми «родичами». В межах триби Massonieae підтверджений тісний взаємозв'язок між *Drimiopsis* і *Ledebouria* (100% підтвердження) та між *Lachenalia* і *Polyxena* (100% підтвердження).

Сестринська до Hyacinthoideae є підродина Ornithogaloideae, яка розділена на триби Dipcadiaceae Rouy й Ornithogaleae Rouy. Базальними в Ornithogaloideae є представники триби Dipcadiaceae, яка включає роди *Pseudogaltonia*, *Dipcadi*, *Galtonia*, *Stellarioides* та *Albuca*, в той час як інші, в основному середземноморські роди, належать до триби Ornithogaleae.

Наступна велика клада містить види, що належать підродині Urgineoideae (рис. 1.3). До Urgineoideae точно є включений досить своєрідний рід *Bowiea* (100%), у якого дорослі особини мають складно розгалужене суцвіття, проте не мають листків, за винятком лусок цибулин. В цій підродині базальні позиції займають роди із Південної Африки та Мадагаскару, такі як *Bowiea*, *Rhadamanthus*, *Thuranthos*, *Ebertia*, *Urginaria*, *Karoophila*. Ці роди є сестринськими до клادي, що об'єднує середземноморські роди *Urginea* та *Charybdis* (100%).



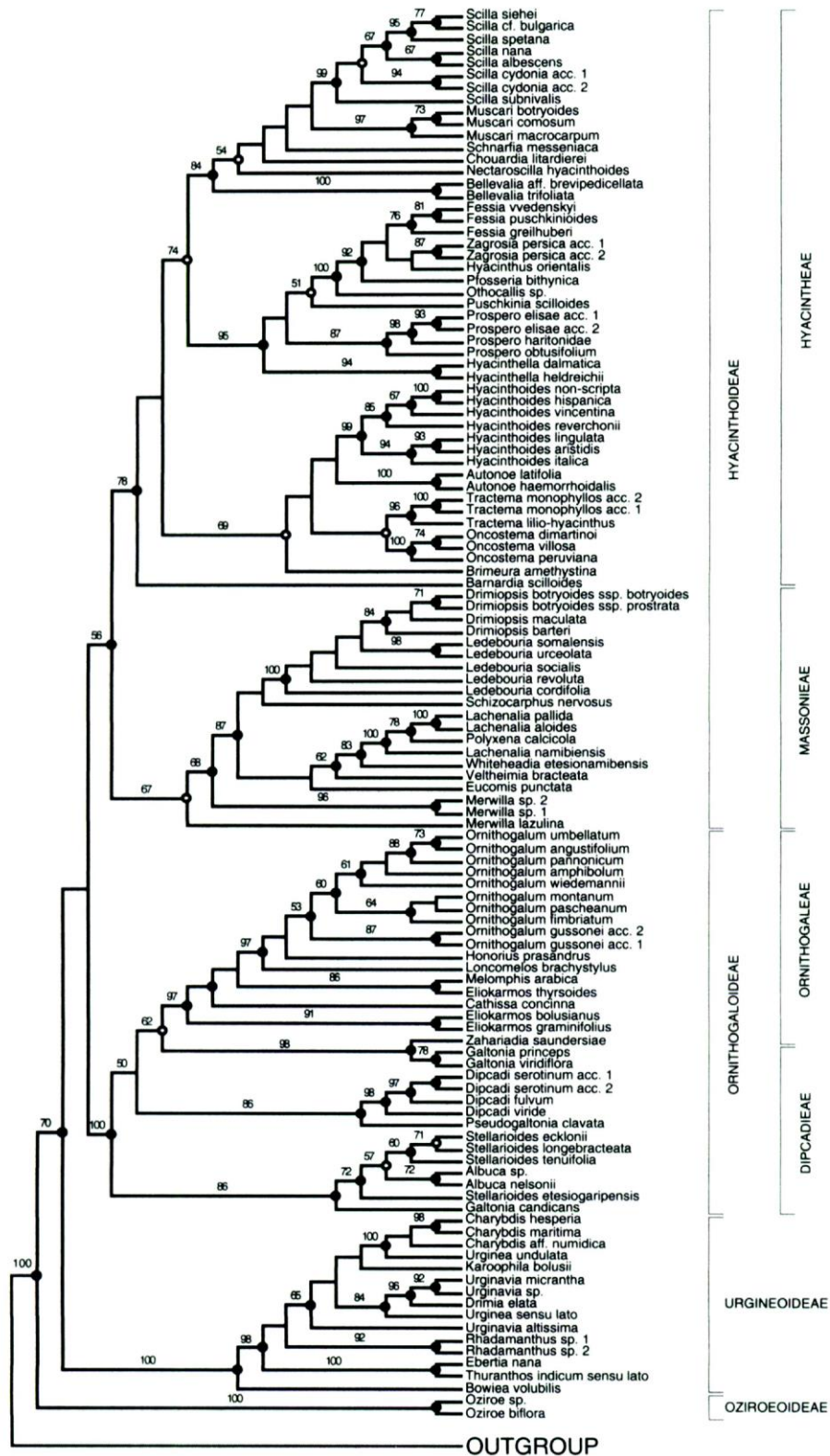


Рис. 1.3. Філогенетичні зв'язки в межах родини Нуасінтасеє за М. Пфоссер та Ф. Шпета (Pfosser, Speta, 1999). Підродини та триби в розумінні Ф. Шпета (Speta, 1998a, 1998b) вказані праворуч

Сестринською до всього Старого Світу Hyacinthaceae є південно-американська підродина Ozieroëoideae, лише з одним родом *Ozieroë* (рис. 1.3).

Частковий огляд триби Massonieae опублікували Müller-Doblies і Müller-Doblies (1997), в якому описали новий рід *Namophila* і визнали 15 родів. Speta (1998a) описав нові роди *Merwillia*, *Pseudoprospero* й *Avonsera*, і також визнав 15 родів. Pfosser та Speta (1999) піддали сумніву незалежний родовий статус *Daubenyia*, *Androsiphon* та *Amphisiphon*. Goldblatt та Manning (2000) перемістили монотипічні роди *Androsiphon* та *Amphisiphon* так само, як і *Neobakeria namaquensis* та *Massonia angustifolia* до *Daubenyia*. Jessop (1970) та Stedje (1998) об'єднали кілька представників триби Massonieae в межах широко визначеного роду *Scilla*. Pfosser із колегами (2003) вивчали монофілію триби Massonieae, взаємозв'язки між родами та сестринською трибою Hyacintheae (рис. 1.4). Дослідження проводилися на основі вивчення пластидної ДНК та морфології насінин з використанням матеріалу з Африки, Мадагаскару, Індії, Євразії, Північної Африки та Східної Азії. Автори прийшли до висновку, що на підставі аналізу *atpB* та *trnL-F* ДНК послідовностей, трибу можна назвати монофілетичною тільки тоді, коли рід *Pseudoprospero* виключити з триби Massonieae. У більшості дерев, побудованих на основі секвенування *trnL-F*, цей рід займає базальне положення в підродині Hyacinthoideae і є сестринським до інших підродин. Розмежування родів триби Massonieae на основі морфології насінин в значній мірі узгоджується з результатами молекулярних досліджень. Виключення роду *Pseudoprospero* з триби Massonieae передбачає, що він має бути розміщений в трибі самостійно (Wetschnig et al., 2002; Pfosser et al., 2003). Це призвело до створення третьої монотипної триби Pseudoprosperae (Manning et al., 2004; Goldblatt et al., 2012).

Філогенетичні та філогеографічні дослідження активно проводяться в межах роду та підродин. Так філогенія роду *Hyacinthoides* Heist. ex Fabr. (Grundmann et al., 2010) була встановлена на основі аналізу ДНК

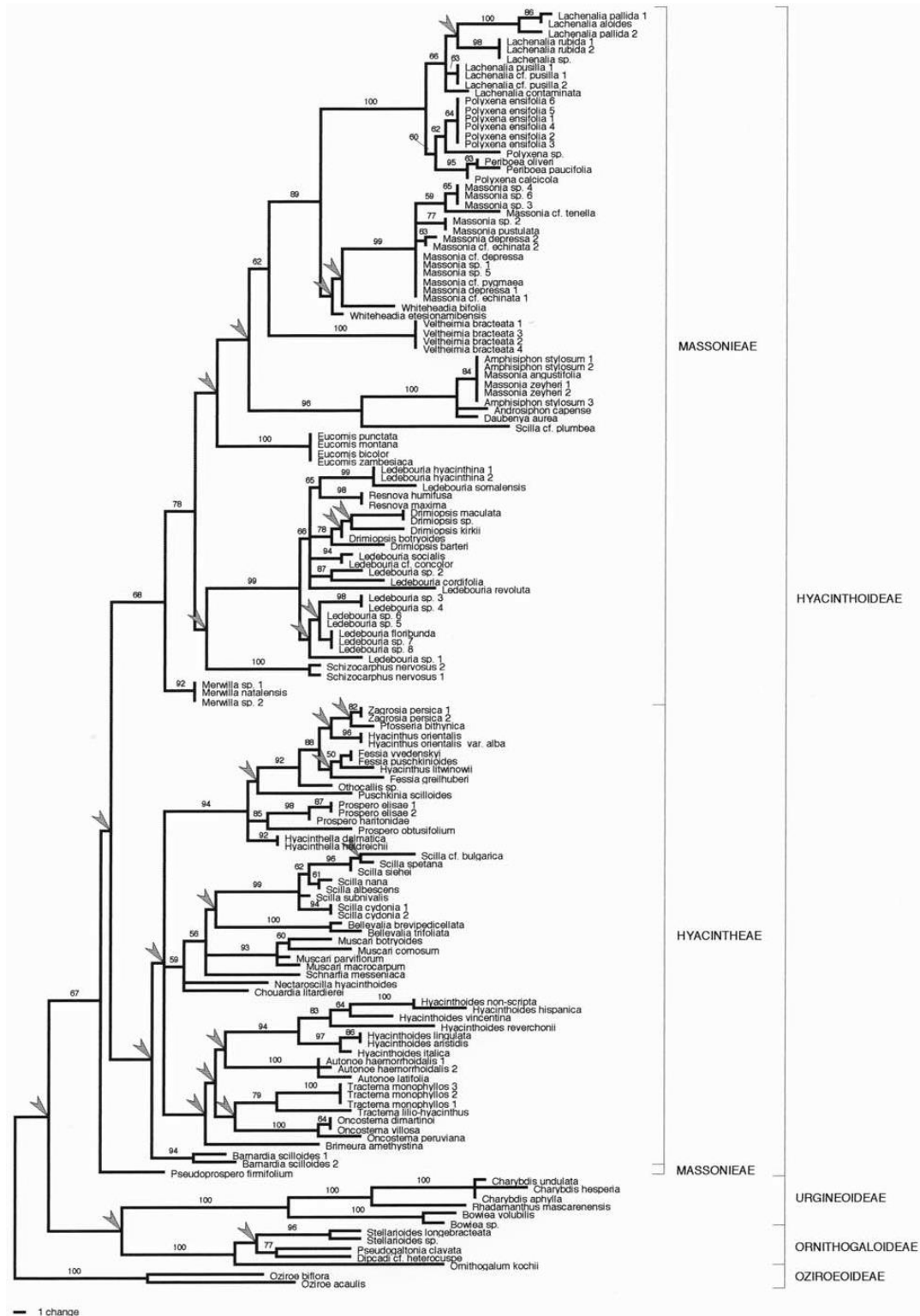


Рис. 1.4. Максимальне парсімоніальне дерево, отримане в результаті аналізу *trnL-F* послідовностей, яке показує взаємозв'язок в межах родини Nyacinthaceae. Підтримка більша 50% наведена над гілками. Підродини та триби вказані праворуч (Pfosser et al., 2003)

послідовностей, беручи до уваги морфологічне різноманіття, цитологію, поширення та територію досліджень. Монофілетичний статус родів *Ledebouria* Roth, *Resnova* van der Merwe, *Drimiopsis* Lindl. ex Paxt. (Lebatha et al., 2006) досліджений за допомогою кладистичного аналізу із використанням як морфологічних ознак та *trnL-F* послідовностей окремо, так і комбінуючи ці дані. В першому та третьому випадках монофілетичний статус кожного із трьох родів підтверджений, тоді як аналіз *trnL-F* даних дозволяє припустити, що роди *Resnova* та *Drimiopsis* входять до роду *Ledebouria*. Аналіз морфологічних даних показав, що більшість морфологічних ознак, які запропонував Manning (2004) з колегами для підтвердження роду *Ledebouria* s.l. є гомоплезіоморфними або симплезіоморфними.

Manning (2004) зі співавторами для проведення філогенетичних досліджень в межах Ornithogaloideae використали 40 таксонів і додали другу ділянку *rbcL* пластидної ДНК. Ці автори виділили лише один рід, *Ornithogalum* у під родині Ornithogaloideae та, таким чином, розширили рід *Ornithogalum*, включивши до нього *Albuca*, *Dipcadi*, *Galtonia*, *Neopatersonia* та *Pseudogaltonia*, разом з іншими родами, визнаними Speta (1998a).

У наступних своїх дослідженнях Manning (2009) зі співавторами використали 70 видів із під родині Ornithogaloideae та додали третю пластидну ділянку *matK*. Дослідники отримали дерево з чотирма строго підтриманими кладами, обговорили три можливі таксономічні розташування в Ornithogaloideae на основі молекулярних даних та виділили три триби *Albuceae*, *Dipcadieae* та *Ornithogaleae*, лише з чотирма родами *Dipcadi*, *Pseudogaltonia*, *Ornithogalum*, *Albuca*. Серед них, *Ornithogalum* й *Albuca*, як і раніше, розглядаються в широкому розумінні та, як наслідок, є дуже морфологічно гетерогенні. Обидва роди були розподілені на багато підродів, секцій і серій, деякі з яких були монофілетичні та добре охарактеризовані з морфологічної точки зору.

Martínez-Azorín (2011) із співавторами провели філогенетичний аналіз під родині Ornithogaloideae, який базувався на нуклеотидних послідовностях

чотирьох пластидних ділянок (*trnL* intron, *trnL-F* spacer, *rbcL* and *matK*) та ядерної ділянки (ITS). Вони відібрали 80 видів, які охоплюють всі таксономічні групи, що раніше наводилися для підродини. Молекулярні дані автори порівняли із 34 морфологічними ознаками. Комбінації пластидних та ядерних даних дали філогенетичні дерева, які є більш інформативними, ніж такі дерева, отримані на основі аналізу окремих пластидних ділянок, чи комбінації різних пластидних ділянок. На основі філогенетичного аналізу автори виділили 19 монофілетичних родів в межах *Ornithogaloideae*: *Albuca*, *Avonsera*, *Battandiera*, *Cathissa*, *Coilonox*, *Dipcadi*, *Eliokarmos*, *Elsiea*, *Ethesia*, *Galtonia*, *Honorius*, *Loncomelos*, *Melomphis*, *Neopatersonia*, *Nicipe*, *Ornithogalum*, *Pseudogaltonia*, *Stellarioides* і *Trimelopter*. Кожен з них має особливу сукупність морфологічних ознак. Найбільш інформативними філогенетичними ознаками є колір (наявність чи відсутність), смужка на листочках оцвітини, форма плоду (зав'язі), морфологія насінин та розташування насінин в гніздах зав'язі. Інші характеристики, такі як, особливості оцвітини, зростання листочків оцвітини, розташування листків, форма і розміри цибулини виявляють гомоплазію (ознаки схожі, але походять не від спільного предка) в підродині. Однак, автори відзначили, що всупереч аргументам Stedje (2001b) та Manning et al. (2009), вони є корисні для систематики і не створюють невідповідні асоціації, коли вони є правильно поєднані з іншими відповідними ознаками.

Делімітація родів в межах *Urgineoideae* особливо обговорюється в останні десятиліття. Pfosser та Speta (1999, 2001, 2004) для філогенетичних досліджень в межах підродини відібрали приблизно 120 зразків із 40 таксонів та використали нуклеотидні послідовності однієї пластидної *trnL-F* ділянки. На основі морфологічних, філогенетичних та біогеографічних даних Speta (1998a, 1998b, 2001) до *Urgineoideae* відніс 19 родів.

Manning (2004) зі співавторами провели філогенетичні дослідження в межах *Urgineoideae*, базуючись на двох (*trnL-F* та *rbcL*) пластидних ділянках. Для аналізу вони відібрали 21 зразок із 13 родів. В даній роботі були

запропоновані радикальні номенклатурні пропозиції. В межах підродини автори виділили три роди *Bowiea* Harv., *Drimia* Jacq., та *Igidia* Speta.

У більш аналітичних роботах виділяють в межах підродини *Urgineoideae* від 8 до 21 роду, які є більш гомогенними морфологічно (Speta, 1998; Williams, 2000; Pfosser et al., 2012), хоча деякі з них є пара- чи поліфілетичними. Wetschnig (2007) зі співавторами продемонстрували, що монотипний рід *Igidia* із Мадагаскару належить до підродини *Ornithogaloideae*.

Філогенетичний аналіз родини *Hyacinthaceae* М. Пфосер (Pfosser et al., 2012) зі співавторами провели, використовуючи множинні пластидні ДНК-маркери. Усі досліджені представники *Urgineoideae* з Мадагаскару утворюють добре підтриману кладу (*Rhodocodon/Drimia cryptopoda*), вказуючи на походження з континентальної Африки. Представники підродини з Індії не мають зв'язку із африканськими чи мадагаскарськими видами, але демонструють тісний зв'язок із середземноморським родом *Urginea* s.str.

Ревізію роду *Drimia* у Східній Африці провела Stedje (1987). На основі аналізу морфологічних ознак квітки та насінин автор пропонує роди *Drimia* та *Urginea* об'єднати в один рід, *Drimia*.

Ревізію роду *Drimia sensu latissimo* у Південній Африці провели Manning та Goldblatt (2018). У своїй роботі автори пропонують для підродини *Urgineoideae* прийняти лише два роди: *Bowiea*, як монотипний рід, та *Drimia*, який включає 70 видів, вісім з яких є новими.

У рамках таксономічного перегляду підродини *Urgineoideae* родини *Hyacinthaceae* (триба *Urgineeae* підродина *Scilloideae* родина *Asparagaceae*) проведена серія робіт, яка включає аналіз морфологічних та генетичних даних великої кількості зразків для таксономічної ревізії родів *Mucinaea* (Pinter et al., 2013), *Sagittanthera* (Martínez-Azorín, 2013b), *Aulostemon* (Martínez-Azorín, 2017), *Austronea* (Martínez-Azorín et al., 2018), *Iosanthus* (Martínez-Azorín et al., 2018), *Vera-duthiea zebrina* (Martínez-Azorín

et al., 2018), *Zingela* (Crouch, Martinez-Azorin, 2018), *Geschollia* (Martínez-Azorín et al., 2019), а також опис нових видів *Drimia cochlearis* (Martínez-Azorín et al., 2013a), *Drimia edwardsii* (Crouch, Martinez-Azorin, 2015), *Drimia trichophylla* (Martínez-Azorín et al., 2016). На основі морфологічних та таксономічних досліджень в межах підродини Urgineoideae, проведених протягом останнього десятиліття, Martínez-Azorín із групою авторів запропонували 17 нових комбінацій для *Austronea*, *Aulostemon*, *Indurgia*, *Schizobasis*, *Tenicroa*, *Thuranthos*, *Urgineopsis*, та *Vera-duthiea* (Martinez-Azorin et al., 2019). Вони належать до таксонів, які Manning та Goldblatt (2018) описали як *Drimia*. Ці таксони переміщені до родів, які є традиційно прийнятими, та які морфологічно чітко відрізняються. Дослідження Martínez-Azorín зі співавторами показують, що підродина Urgineoideae включає 200 видів, які відносяться до 30 родів. Автори провели також філогенетичний аналіз на основі *trnL-F*, *matK* та *ycf* пластидних ДНК та ядерних (*Agt1*) ділянок, для якого використали більше ніж 250 зразків усіх родів із Urgineoideae (Martínez-Azorín et al., 2019).

Велика кількість робіт присвячена огляду таксономії, кариології, кількісному аналізу морфологічних ознак, хорології представників Nyacinthaceae (Speta, 1971, 1974, 1979, 1982, 1994, 1998; Greilhuber, Speta, 1977, 1985; Greilhuber, 1978, 1979, 1982; Greilhuber et al., 1981; Greilhuber, Strehl, 1985; Kereszty, 1983, 1987a–c, 1995; Kereszty, Podani, 1984; Kereszty, Szilágyi, 1984, 1986; Kereszty et al., 1986; Moret, Couderc, 1986; Kochjarová et al., 2004; Martínez-Azorín et al., 2006; Martínez-Azorín et al., 2007, 2009, 2010; Suárez-Santiago et al., 2007; Goldblatt, Manning, 2011; Goldblatt et al., 2012; Öztürk et al., 2014).

Brudermann (2019) із колегами дослідили морфологію насінин 132 видів із 40 родів усіх підродин (Nyacinthoideae, Ornithogaloideae, Urgineoideae, Oziroëoideae) Nyacinthaceae. За допомогою скануючої електронної мікроскопії автори виявили велику різноманітність морфологічних ознак, які характеризують поверхню насінин. Аналіз цих

ознак може надати вагомий внесок у класифікацію на різних таксономічних рівнях.

Досліджуючи систематичне положення родини *Asparagaceae*, Rudall (2000) з колегами вперше використали морфологічні ознаки поряд із молекулярними даними. Для філогенетичного та таксономічного аналізу родини *Hyacinthaceae* використовували дані порівняльної морфології та анатомії листка (Peruzzi et al., 2007; Abdulkareem, Mustapha, 2016).

У систематиці однодольних рослин і в еволюційній морфології широко використовують дані порівняльної морфології гінецею (Одінцова, Скрипець, 2013; Фіщук, 2017, 2019; Daumann, 1970; Smets et al., 2000; Rudall et al., 2000; Rudall, 2002, 2003; Remizova et al., 2006, 2008, 2010; Novikoff, Odintsova, 2008; Sokoloff et al., 2012; Novikoff, Kazemirska, 2012; Odintsova et al., 2013; Odintsova, Fishchuk, 2017; Tobe et al., 2018).

Філогенетичні основи історичних біогеографічних реконструкцій є важливим засобом, який допомагає зрозуміти еволюційну історію організмів у просторі та часі. Величезне збільшення кількості біогеографічних досліджень є результатом швидкого накопичення філогенетичних даних протягом останніх двох десятиліть (Pfosser, 2007; Pfosser et al., 2012; Ali et al., 2012; Ali et al., 2013).

Оскільки більшість африканських представників *Hyacinthaceae* з суб-Сахари займають базальні позиції у філогенетичному аналізі (Pfosser, Speta, 1999, 2001; Pfosser et al., 2003, 2006; Manning et al., 2004; Martínez-Azorín et al., 2011; Pfosser et al., 2012), то прийнято вважати, що вся родина еволюціонувала з цього району. Окрім *Oziroëoideae*, всі підродини демонструють бімодальну модель розподілу. Первинний центр різноманіття розташований у суб-Сахарі в Африці, а вторинний центр різноманіття – у Північній півкулі у Середземномор'ї, простягається, принаймні для підродини *Hyacinthoideae*, аж до Східної Азії. Цей розподіл таксонів між Північною та Південною півкулями є найбільше виражений в підродині *Hyacinthoideae*, яка поділена на триби *Hyacintheae* (Північна півкуля) і



Massoniaceae (Південна півкуля, Мадагаскар, Аравія, Індія) (Pfosser, Speta, 1999; Pfosser et al., 2003; Wetschnig, Pfosser, 2003; Ali et al., 2012).

В багатьох випадках на основі молекулярних даних довелося суттєво переглянути традиційні уявлення про еволюцію конкретних груп. Однак молекулярна систематика не є альтернативою систематики, що базується на аналізі морфологічних ознак (Тимонин, Филін, 2009). Використання різних типів даних, отриманих в результаті молекулярних, анатомо-морфологічних, каріологічних, біохімічних та інших досліджень, доповнюють один одного.

#### Висновки:

Отже, в літературі наведені численні молекулярні реконструкції філогенії родини Hyacinthaceae за участю окремих родів (Pfosser, Speta, 1999, 2001, 2004; Pfosser et al., 2003; Manning et al., 2004, 2009; Martinez-Azorin et al., 2011; Goldblatt et al., 2012; Pfosser et al., 2012; Martínez-Azorín et al., 2019; Saha, Iha, 2019). Найбільш інформативними морфологічними ознаками у філогенетичному аналізі вважаються забарвлення оцвітчини, форма зав'язі та плоду, структура поверхні насінин та їх розташування у гніздах зав'язі. Інші ознаки, такі як особливості оцвітчини, зростання листочків оцвітчини є гомопластичними (Martinez-Azorin et al., 2011). Тому дослідження мікроморфології і васкулярної анатомії квітки гіацинтових дасть змогу виявити низку ознак, які можна буде у повній мірі співставити з результатами молекулярних досліджень.

## РОЗДІЛ 2

### ОСНОВНІ ПРОБЛЕМИ ПОРІВНЯЛЬНОЇ МОРФОЛОГІЇ КВІТКИ ГІАЦИНТОВИХ

#### 2.1. Основні засади визначення структурного типу гiнецею

Родину гiацинтовi ранiше розглядали у складi Liliaceae (Cronquist, 1981, 1988), а зараз розглядають у складi Asparagaceae s.l. (Мосякин, 2013; Мосякин, Буюн, 2014; APG III, 2009; Chase et al., 2009; APG IV, 2016; Shipunov, 2020). Ця родина велика та об'єднує рiзні монофiлетичні групи. Морфологiчна будова квітки багатьох досліджених представників родини Asparagaceae s.l. (Фіщук, 2017; Odintsova, Fishchuk, 2017) демонструє рiзну організацію оцвітини та андроцею. Тому для порiвняльно-морфологiчного аналізу квітки в межах Asparagaceae s.l. необхідно долучити дані з родини Hyacinthaceae.

Як було показано для родини Asparagaceae s.l. (Фіщук, 2017; Fishchuk et al., 2013; Odintsova et al., 2013), Convallariaceae (Odintsova, Fishchuk, 2017), Iridaceae (Одiнцова, Скрипець, 2013), Bromeliaceae (Novikov, Odintsova, 2008), Tofieldiaceae, Petrosaviaceae, Nartheciaceae (Remizova et al., 2006), Hyacinthaceae (Novikov, 2008; Deroin, 2014; Zalko, Deroin, 2018) серед морфологiчних ознак квітки найбільше значення мають ознаки гiнецею, зокрема, вертикальна зональнiсть, структура септального нектарника, розмiщення обтураторiв. Актуальним є вивчення структури гiнецею гiацинтових у контекстi розумiння сучасних фiлогенетичних взаємозв'язкiв.

Гiнецей представляє собою сукупнiсть плодолисткiв у квітцi покритонасiнних рослин, якi утворюють одну або кiлька маточок (Федоров и др., 1956; Васильев, 1988; Батыгина, 1994; Зиман та iн., 2004). Якщо плодолистки вiльнi, не зростаються мiж собою, то такий гiнецей називають апокарпним (Васильев, 1988; Тахтаджян, 1942, 1964). Якщо плодолистки зрослi, то такий гiнецей називають ценокарпним (Тахтаджян, 1942, 1964) або

синкарпним (у широкому значенні слова) (Имс, 1964; Эсау, 1969; Эзау, 1980; Волгин, 1980; Leinfellner, 1950). А.Л. Тахтаджян виділяє три основних типи ценокарпного гінецею: синкарпний (у вузькому значенні слова), паракарпний та лізикарпний (Тахтаджян, 1942, 1948, 1964; Takhtajan, 1991). Багатогніздний гінецей, який походить від апокарпного гінецею внаслідок зростання боків сусідніх плодолистків називають синкарпним. Паракарпним називають одногніздний гінецей з парієтальною плацентацією, в якому сусідні плодолистки зростаються своїми краями. У багатьох випадках плаценти в паракарпних гінецеях випинаються до середини порожнини зав'язі, дотикаються і часто зростаються, внаслідок чого утворюються несправжні перегородки і несправжня кутова плацентація. Лізикарпний гінецей виникає із синкарпного внаслідок руйнування перегородок зав'язі. Лізикарпний гінецей також одногніздний, для нього характерна вільна центральна (колончаста) плацентація (Тахтаджян, 1964; Шамров, 2008, 2010, 2012, 2013; Takhtajan, 1991). В межах ценокарпного типу гінецею виявлена велика різноманітність його внутрішньої структури, що значно перевищує можливості цієї класифікації (Одінцова, 2012).

Leinfellner (1950) запропонував альтернативний підхід до класифікації гінецеїв, який базується на аналізі вертикальної зональності. За Leinfellner синкарпний гінецей поділяється на два типи: еусинкарпний і гемісинкарпний. Згідно концепції вертикальної зональності гінецею в еусинкарпному гінецеї наявні синасцидіатна (багатогніздна), симплікатна (одногогніздна), гемісимплікатна й асимплікатна (або апокарпна) зони, а в гемісинкарпному – гемісинасцидіатна, гемісимплікатна й асимплікатна зони (рис. 2.1.1). У гемісинкарпному гінецеї плодолистки зростаються своїми боками лише на периферії маточки, а в центрі залишаються вільними, тому замість синасцидіатної зони в такому гінецеї є гемісинасцидіатна, а симплікатна зона відсутня. Перша спроба класифікації синкарпних гінецеїв дводольних з урахуванням їхньої вертикальної зональності була зроблена С.О. Волгіним і В.М. Тихомировим (Волгин, Тихомиров, 1980), а для однодольних із

гемісінкарпним гiнецеєм s.l. – А.В. Новiковим та А.В. Одiнцовою (Novikoff, Odintsova, 2008). Автори видiлили 12 комбiнацiй структурних зон за Leinfellner у гемісінкарпному гiнецеї s.l., бiльшiсть з яких ще не були описанi у природi. Аналiз гiнецеїв з септальними нектарниками у однодольних рослин дозволить виявити новi комбiнацiї структурних зон гiнецею та розмiщення у ньому нектарникiв.

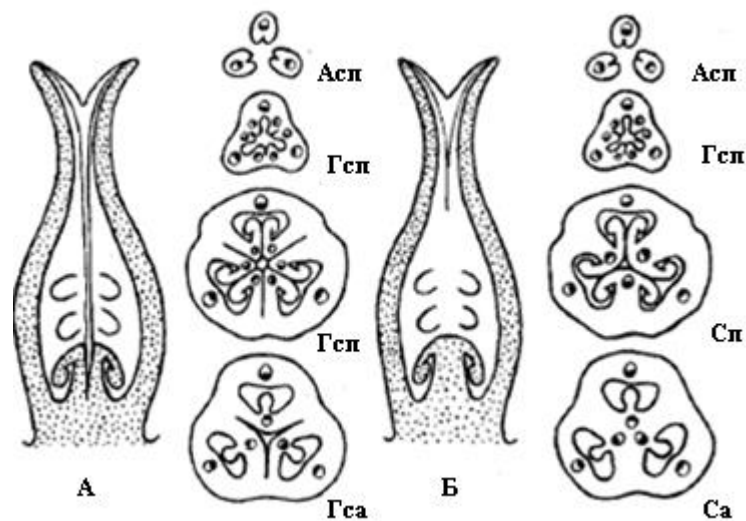


Рис. 2.1.1. Гемісінкарпний (А) та еусінкарпний (Б) структурні типи гiнецею за Ляйнфельнером (Leinfellner, 1950)

В останні десятиліття концепція вертикальної зональності гiнецею Leinfellner (1950) широко використовується при аналізі мікроморфології гiнецею та визначенні його типу (Волгин, Тихомиров, 1980; Новiков, 2008; Одiнцова, 2008, 2012, 2013а, 2013б; Измест'єва, 2010; Фiщук, 2017; Remizowa et al., 2006, 2007, 2008; Novikoff, Odintsova, 2008; Odintsova, 2008; Deroin, 2014; Odintsova, Fishchuk, 2017; Zalko, Deroin, 2018).

Обтуратор – тканина секреторного типу, яка сформована епідермальними видовженими клітинами зав'язі або насінного зачатку, які ростуть у напрямку мікропіле і часто закривають його вхід (Батыгина, 1994; Шамров, 2008). М. Савченко (1973) залежно від положення обтуратора в насінному зачатку та у плодолистуку видiлила декiлька типiв обтураторiв:

фунікулярний, інтегументальний, плацентарний та плодолистковий. Т. Веселова (1989, 1991) запропонувала виділяти ще нуцелярний та септальний обтуратори. І. Шамров (Батыгіна, 1994; Шамров, 2008) пропонує розрізняти два типи обтураторів залежно від походження: 1) овулярні – обтуратори, які формуються із клітин насінного зачатку; 2) оваріумні – формуються із клітин зав'язі. Залежно від положення обтураторів в насінному зачатку або у зав'язі, в кожному типі можна виділити варіанти: в овулярному типі – інтегументальний (утворюється в результаті розростання верхнього краю переважно внутрішнього інтегументу, який може врости в канал стовпчика), фунікулярний (утворюється переважно в анатропних зачатках біля основи фунікулюса), нуцелярний (формується із апікальних клітин епідерми нуцелуса і може виходити за межі мікропіле, контактуючи з обтураторами оваріумного типу); в оваріумному – плацентарний (виникає із клітин плаценти, які межують із клітинами насінного зачатку), парієтальний (утворюється найчастіше біля основи стовпчика), септальний (формується із клітин перегородок зав'язі синкарпного гінецею) обтуратори. Існують також обтуратори проміжного, овулярно-оваріумного типу, які формуються як із клітин насінного зачатку, так і зі зав'язі.

І. Шамров (2013) на основі аналізу літератури виділяє два принципи типізації гінецеїв, суть яких полягає у наступному: 1) різноманіття типів, варіацій і форм гінецею часто базується лише на одній морфологічній ознаці – кількості гнізд зав'язі залежно від ступеня об'єднання плодолистків (апокарпний, паракарпний, синкарпний s.l. типи); 2) різноманіття типів гінецеїв базується на особливостях будови плацент – здатності до формування насінних зачатків (фертильні та стерильні плаценти), локалізації (на вентральних краях плодолистка, на сатурах поблизу стінки зав'язі в паракарпному гінецеї, на сатурах в центрі зав'язі в синкарпному гінецеї, на стінці плодолистка при ламінальній плацентації) і протяжності у зав'язі (нижня, середня, чи верхня частина). Описуючи особливості організації

гінецею, автор за основу взяв термінологію Leinfellner (1950) з деякими власними змінами.

Плацента – місце закладання і прикріплення насінного зачатку в плодолистку (Федоров, Артюшенко, 1975; Батыгіна, 1994). Розташування і тип плаценти залежать від способу об'єднання плодолистків та від типу гінецею (Puri, 1951).

За розміщенням плацент у зав'язі розрізняють декілька типів плацентації (Тахтаджян, 1942, 1964; Takhtajan, 1991, 2009):

А. Ламінальна плацентація (маргінальна) – насінні зачатки розміщуються на вільній внутрішній поверхні зав'язі.

1. Ламінально-латеральна – насінні зачатки займають бокові частини адаксіальної поверхні плодолистка між медіанною та латеральною жилками.
2. Ламінально-дифузна (або латерально-медіанна) – насінні зачатки розсіяні майже по всій адаксіальній поверхні плодолистка.
3. Ламінально-дорзальна (або ламінально-медіанна) – насінні зачатки кріпляться вздовж дорзальної жилки плодолистка.

Всі типи ламінальних плацент зустрічаються переважно в апокарпному гінецеї.

Б. Сутуральна (субмаргінальна) плацентація – насінні зачатки розміщуються вздовж швів в середині зав'язі.

1. Центральна-кутова плацентація – насінні зачатки розташовуються вздовж швів закритих плодолистків в апокарпному або синкарпному гінецеї.
2. Паріетальна плацентація – насінні зачатки розміщені вздовж швів у паракарпному гінецеї.
3. Вільна центральна або колончаста плацентація – насінні зачатки розташовані довкола центральної колонки в лізікарпному гінецеї.

Крім цього, виділяють плацентацію базальну, центрально-базальну, апікальну, подвійну (Федоров, Артюшенко, 1975), U-подібну (Leinfellner, 1951).

В процесі еволюції квітки часто спостерігається зменшення кількості однозначних її членів (олігомеризація) (Тахтаджян, 1954). З явищем олігомеризації тісно пов'язана фіксація кількості членів квітки. Тому в процесі еволюції із квіток з великою і невизначеною кількістю членів виникають квітки з невеликою і визначеною їх кількістю. Поряд із олігомеризацією велике значення в еволюції квітки мають спеціальні пристосування до запилення комахами чи птахами. Найбільш поширеними пристосуваннями є розвиток зрослолисточкової чашечки і зрослолисточкового віночка, виникнення зигоморфного віночка, утворення ценокарпного або синкарпного s.l. гінецею та формування нижньої зав'язі.

Багато дослідників вважають вихідним для однодольних, як і для покритонасінних загалом, гінецей із вільними плодолистками (Имс, 1964; Тахтаджян, 1964, 1966, 1987; Cronquist, 1988). Dahlgren (1985) зі співавторами дотримуються думки про те, що гінецеї з вільними плодолистками виникли в однодольних вторинно, і при цьому повернення до апокарпії відбувалося, можливо, кілька разів.

Дослідження філогенетичних зв'язків серед однодольних активно проводяться з використанням молекулярних даних (Chase et al. 1995; Chase 2004; Chase et al. 2006, 2009; Hertweck et al., 2015).

Важливими питаннями еволюційної морфології квітки є перетворення між апокарпним та синкарпним гінецеями, а також проблема переходів між різними типами зростання – конгенітальним та постгенітальним (Соколов та ін., 2012; Armbruster et al., 2002; Sokoloff et al., 2018). Деякі вчені відзначають, що постгенітальне зростання передувало конгенітальному в ході еволюції (Волгин, Тихомиров, 1980). Дані молекулярної філогенетики дозволяють припустити багаторазове виникнення у покритонасінних постгенітального зростання (Соколов та ін., 2006, 2012).

Внутрішня структура гінецею визначає еволюційний рівень таксону покритонасінних рослин. Основна різноманітність структури гінецею однодольних зосереджена довкола трьох фактів: 1) ступеня синкарпії, 2) виникнення та положення септальних нектарників і 3) гіпогінії чи епігінії (Rudall, 2002).

Отже, аналіз внутрішньої структури гінецею однодольних рослин потрібно проводити із урахуванням структури септального нектарника, що дозволить виявити нові комбінації зон гінецею та септального нектарника та розширити класифікацію синкарпних гінецеїв.

## 2.2. Типи септальних нектарників у однодольних

Наявність септальних нектарників є однією із характерних ознак однодольних рослин.

Структуру септальних нектарників активно обговорюють в контексті походження та еволюції синкарпного гінецею однодольних (Шамров, 2008, 2010, 2012, 2013; Rudal, 2002; Rudal, Bateman, 2002; Sajo et. al., 2004; Remizowa et al., 2006, 2010).

Основна робота, яка присвячена дослідженню зав'язі зі септальним нектарником, належить Daumann (1970). Daumann розрізняв внутрішні та зовнішні септальні нектарники (рис. 2.2.1). На основі дослідження структури та анатомії септальних нектарників, а також за особливостями секреції нектару автор виділив 22 їх структурні типи (рис. 2.2.2), вісім типів залозистого епідермісу та дев'ять типів екскреції нектару. Для гіацинтових характерними структурними типами септальних нектарників 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 вистелає 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

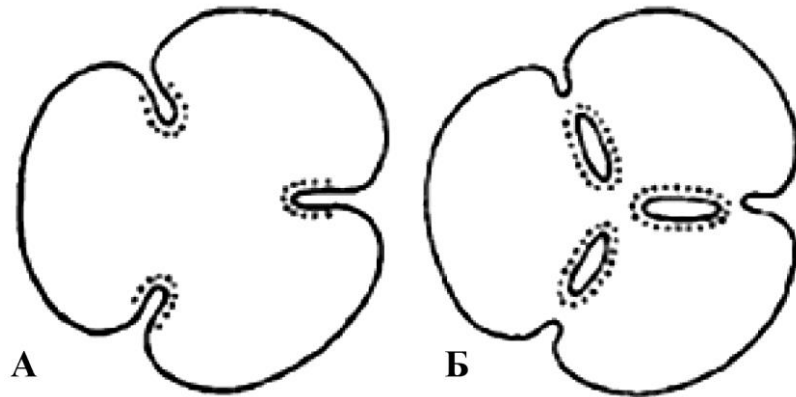


Рис. 2.2.1. Зовнішній (А) та внутрішній (Б) септальний нектарник за Daumann (1970). Крапками позначено залозистий епідерміс

верхній третині стінки зав'язі. Характерним типом залозистого епідермісу є тип **a** (клітини відносно малі, більш або менш ізодіаметричні; дещо 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 трохи випуклими зовнішніми стінками). Характерним типом секреції нектару є тип **a**.

Schmid (1985) для класифікації септальних нектарників використовував такі ознаки, як положення зав'язі; наявність борозенок на зовнішній поверхні зав'язі, по яких стікає нектар; зовнішній, внутрішній чи комбінований тип нектарника; вертикальна протяжність; ступінь відокремлення; обриси нектарника на поперечному перерізі; відстань від центру зав'язі; розміщення вивідних отворів. За поперечними обрисами порожнини Schmid розрізняє п'ять типів септальних нектарників: нелабіринтний роздільний

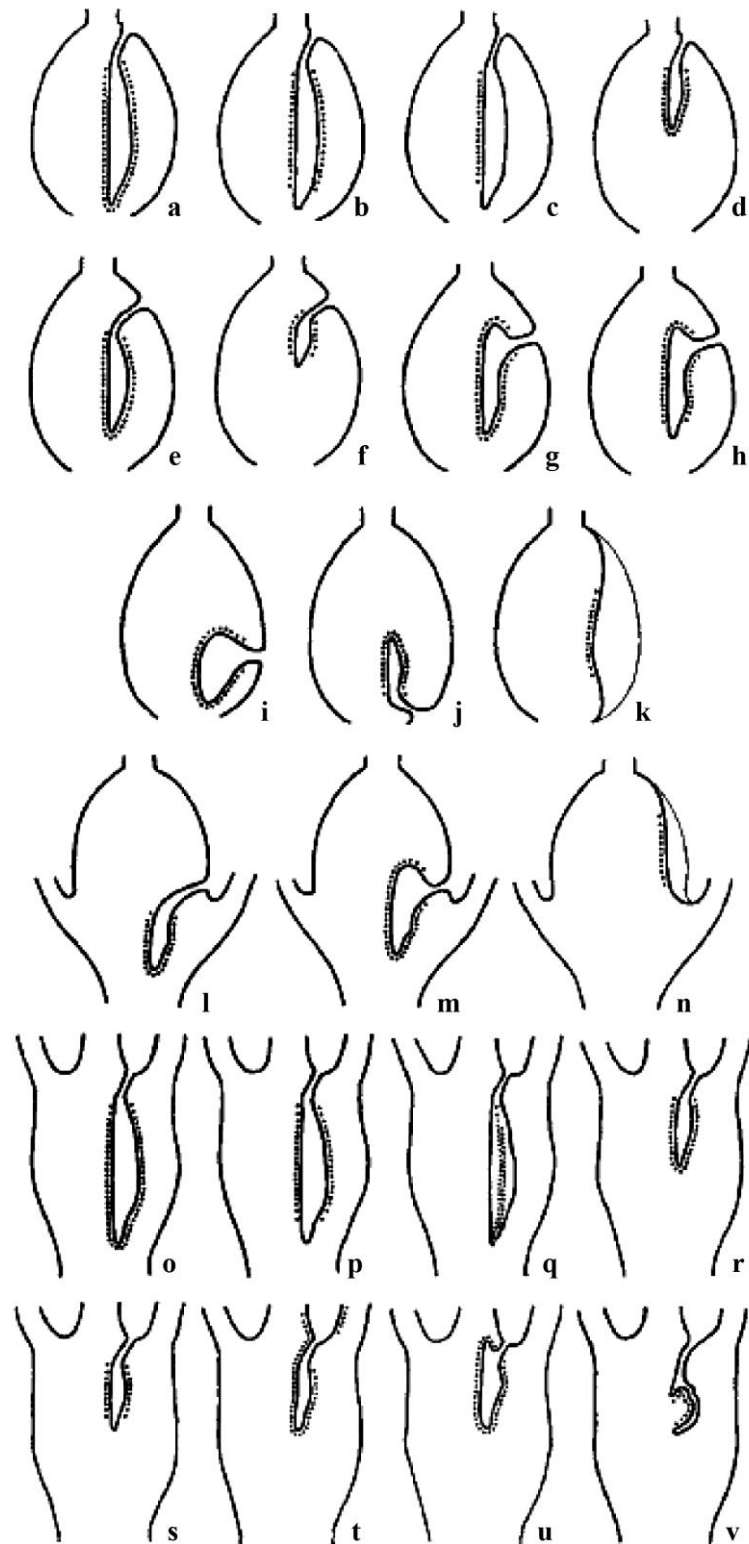


Рис. 2.2.2. Структурні типи септальних нектарників за Daumann (1970).  
Крапками позначено залозистий епідерміс

(«ліліюїдний»), лабіринтний роздільний, нелабіринтний об'єднаний, лабіринтний об'єднаний та лабіринтний об'єднаний розгалужений (рис. 2.2.3).

Етапи формування порожнини септального нектарника дослідив van Neel (1988). Він відзначив, що необхідною передумовою виникнення порожнини септального нектарника є наявність вільних або частково зрослих плодолистків у гінцеї. Автор звернув увагу на те, що при формуванні гінцею з порожниною септального нектарника, його зовнішня стінка утворюється конгенітально зрослими бічними поверхнями сусідніх плодолистків, внутрішня стінка – внаслідок постгенітального злипання поверхонь сусідніх плодолистків, а основа – шляхом розростання апексу квітки.

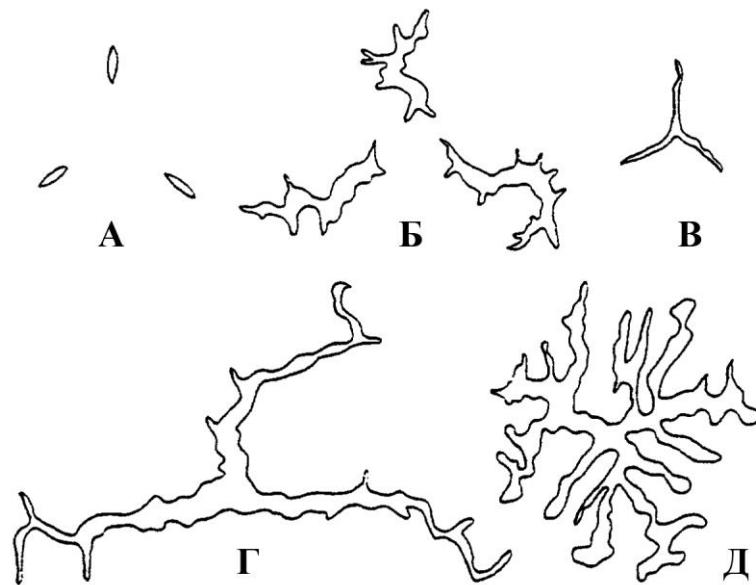


Рис. 2.2.3. Типи септальних нектарників за обрисами порожнини на поперечному перерізі за Schmid (1985): А – нелабіринтний роздільний, Б – лабіринтний роздільний, В – нелабіринтний об'єднаний, Г – лабіринтний об'єднаний, Д – лабіринтний об'єднаний розгалужений

Детальний огляд квіткових нектарників у однодольних представлено у роботі Е.Ф. Сметс (Smets, 2000) зі співавторами. Існують різні підходи до класифікації нектарників: за розташуванням та функціями, за типом секреторних клітин та гістологічне визначення нектарників.

За розташуванням та функціями нектарники поділяють на:

- флоральні та екстрафлоральні нектарники (Caspary, 1848 за Smets et al., 2000),
- репродуктивні та нерепродуктивні нектарники (Schmid, 1988 за Smets et al., 2000),
- нупціальні та екстранупціальні нектарники (Delpino, 1873 за Smets et al., 2000), відповідно до процесу запилення.

За типом секреторних тканин:

- залозисті трихоми,
- секреторні епідермальні клітини,
- модифікований продих, названий «нектарним продихом» (Smets, 1988a; Decraene, Smets, 1991 за Smets et al., 2000) для того, щоб уникнути плутанини із дрібними порами на поверхні клітин, через які нектар може розсіюватися, або з великими щілинами, через які нектар виділяється у септальні нектарники,
- лізигенні порожнини (Fahn, 1988 за Smets et al., 2000).

Гістологічне визначення нектарників (Schmid, 1988; Vogel, 1977 за Smets et al., 2000):

- мезофільні нектарники (виділяють нектар через нектарний продих або через міжклітинники),
- епідермальні нектарники,
- трихомні нектарники (або трихоми).

На основі дослідження дводольних Smets та Cresens (Smets, 1986, 1988a, 1988b, 1989; Smets, Cresens, 1988 за Smets et al., 2000) виділили два основних типи нектарників:

- постійні нектарники (*nectaria persistentia*),
- тимчасові нектарники (*nectaria caduca*).

Smets (2000) зі співавторами відзначили, що для однодольних характерні два типи нектарників:

- септальні (постійні нектарники),
- перігональні (тимчасові нектарники).

Постійні нектарники закладаються на квітколожі (осьові, або рецептакулярні нектарники часто розвиваються у формі диску) або на гінецеї (гінецейні, або гіноплевральні/септальні нектарники). Гінецейні нектарники зазвичай мають форму диску і розташовуються при основі верхньої зав'язі, або на даху нижньої зав'язі навколо основи стовпчика. Гіноплевральні/септальні нектарники є поширені в однодольних. Гіноплевральні/септальні нектарники – це порожнини в септальній ділянці між сусідніми плодолистками, що виникли в результаті неповного постгенітального злиття бічних поверхонь плодолистків. Онтогенетичною передумовою формування гіноплевральних/септальних нектарників є вільні бічні сторони плодолистків, які можуть зливатися постгенітально. Рівень відкриття нектарника визначається зовнішньою цілісністю стінки зав'язі. Нектароносні порожнини є вертикально орієнтовані та розмежовані епітеліальними та субепітеліальними клітинами, або, значно рідше, папілами (видовжені клітини) чи навіть трихомами. При диференційованому постгенітальному злитті може бути сформовано від 1 до 3 каналів. Секреторна поверхня нектарника може бути збільшена його викривленням.

До тимчасових нектарників належать філодіальні (чашолисткові та пелюсткові) нектарники й андроцейні (тичинкові та стамінодіальні) нектарники.

Структура септальних нектарників досліджена у представників *Asteliaceae*, *Blandfordiaceae*, *Boryaceae*, *Doryanthaceae*, *Hypoxidaceae*, які належать до «нижчих» *Asparagales* (Косун, Endress, 2001), *Bromeliaceae* (Fiordi, Palandri, 1982; Varadarajan, Brown, 1988; Sajo et al., 2004), *Musaceae*

(Ren, Wang, 2007), Tofieldiaceae, Petrosaviaceae, Nartheciaceae (Remizowa et al., 2006; Tobe et al., 2018), Haemodoraceae (Simpson, 1998), Chloranthaceae, Araliaceae (Sokoloff et al., 2018) у систематичному, еволюційному, онтогенетичному та анатомічному аспектах.

Слід відзначити, що досліджуючи морфологічну та анатомічну будову септальних нектарників Е. Дауман (Daumann, 1970) та Р. Шмід (Schmid, 1985) не використовували серії зрізів через гінецей різних видів, і відповідно, визначали тип нектарника лише за одним зрізом. Ці роботи ми приймаємо до уваги у своєму дослідженні, але в них не врахована загальна зональність гінецею. Методичний підхід до аналізу внутрішньої структури гінецею запропонувала А. Одінцева (2013).

А. Одінцева (2013) на основі аналізу структурно-функціональної організації септальних нектарників із застосуванням порівняльно-морфологічного підходу, виділила два теоретично можливі типи септальних нектарників, які відрізняються вертикальною зональністю та походженням у різних типах гінецею. Це об'єднаний і роздільний типи нектарників (рис. 2.2.4).

У даній роботі автор відзначає, що об'єднаний септальний нектарник може сформуватися при утворенні синкарпного гінецею з апокарпного або постгенітально синкарпного за умови збереження вільних країв плодолистків. Він також може існувати у двох останніх типах гінецею, які автор відносить до апокарпного структурного типу. Роздільний септальний нектарник виникає в гінецеї, в якому плодолистки повністю конгенітально зростаються між собою вентральними краями, як у дводольних рослин (еусинкарпний гінецей за Ляйнфельнером (Leinfellner, 1950)). Такий тип гінецею характерний для однодольних середнього та високого еволюційного рівнів, зокрема, для представників порядків Liliales, Asparagales та Cannales (Takhtajan, 2009; Novikoff, Kazemirska, 2012 за Одінцевою, 2013б). Походження роздільного септального нектарника може бути пов'язане з формуванням нижньої зав'язі або підсиленням секреторної функції

зовнішнього нектарника *sensu* Дауман (Daumann, 1970) в еусинкарпному гінецеї (Одінцова, 2013а, 2013б).

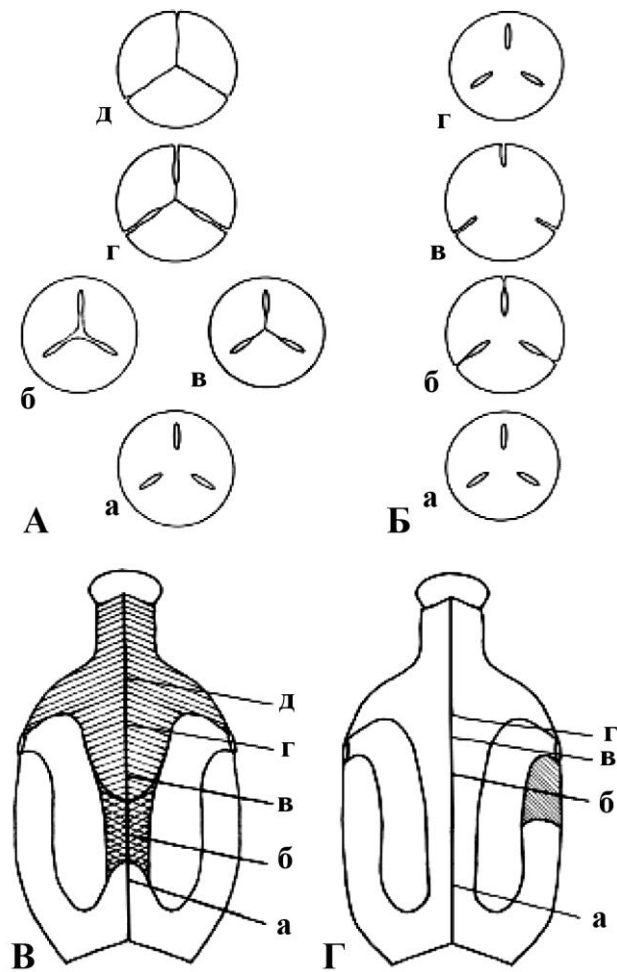


Рис. 2.2.4. Схема вертикальної зональності септальних нектарників об'єднаного (А, В) та роздільного типу (Б, Г) за А. Одінцовою (2013б). Гнізда зав'язі непоказані. Ліва і права половини поздовжнього зрізу на рис. В і Г проведені на радіусах двох септальних нектарників, під кутом 120°. Букви а-д на рис. В і Г відповідають поперечним зрізам на рис. А і Б, ділянка постгенітального зростання заштрихована, ділянка об'єднаних порожнин нектарника показана подвійною штриховкою

Із вище написаного зрозуміло, що існує декілька підходів до аналізу структури септального нектарника:

1) Е. Дауман (Daumann, 1970) розглядає септальні нектарники як гістологічну структуру в межах зав'язі, використовуючи для їх аналізу такі ознаки, як розмір і розміщення тіла нектарника, особливості секреторного епідермісу та спосіб виділення нектару;

2) Р. Шмід (Schmid, 1985) виділив три основних типи септальних нектарників: зовнішні, внутрішні та комбіновані за Daumann (1970); та за поперечними обрисами порожнини септального нектарника поділив їх на п'ять типів;

3) А. Одінцева та А. Новіков (Одінцева, 2013а, 2013б; Novikoff, Odintsova, 2008) провели порівняльно-морфологічний аналіз структури септального нектарника, поєднуючи аналіз вертикальної зональності гінецею та вертикальної зональності септального нектарника.

Існує потреба апробувати ці підходи на представниках окремої родини, для якої відома філогенія, з'ясувати наскільки узгоджуються дані молекулярної систематики з даними морфології та анатомії квітки.

Дослідження морфологічної будови септальних нектарників у зв'язку із зональністю гінецею на даний час проведені для невеликої кількості таксонів, серед них представники родів *Aechmea*, *Pseudananas*, *Billbergia* (Novikoff, Odintsova, 2008), *Sansevieria* Thunb., *Dracena* Vand. ex L., *Asparagus* L., *Ruscus* L., *Polygonatum* Mill., *Convallaria* L., *Maianthemum* L., *Anthericum* L., *Cordyline* Comm. Ex R. Br., *Chlorophytum* Ker Gawl. (Фіщук, Одінцева 2013а, 2013б, 2014; Фіщук, 2017; Fishchuk et al. 2013; Odintsova, Fishchuk, 2017) та деякі представники родини Hyacinthaceae Batsch (Новіков, 2008; Deroin, 2014; Zalko, Deroin, 2018).

Отже, різноманітність структури гінецею гіацинтових можна виявити, досліджуючи мікроморфологію гінецею із застосуванням концепції вертикальної зональності до аналізу структури гінецею та септального нектарника. Такі дослідження дають можливість розширити базу морфологічних ознак, які можна буде використовувати для вирішення проблем систематики Однодольних.



### Висновки:

Пошук нових таксономічних ознак квітки в родині *Hyacinthaceae* пов'язаний із необхідністю впровадження нових методичних підходів до аналізу внутрішньої структури гінецею.

Дослідження анатомо-морфологічної організації квітки представників родини *Hyacinthaceae*, виявлення ступеня синкарпії та виникнення і положення септальних нектарників в незрослих ділянках плодолистків є важливим в таксономічному аналізі родини *Hyacinthaceae*.

Дані морфологічної структури різних типів гінецеїв із септальними нектарниками, отримані на основі мікроскопічних досліджень, дозволять розширити класифікацію синкарпних гінецеїв та можуть бути використані в якості додаткових ознак для делімітації таксонів різного рангу.

## РОЗДІЛ 3

### ОБ'ЄКТИ, МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИКИ ДОСЛІДЖЕНЬ

#### 3.1. Систематичне положення модельних об'єктів

Для порівняльно-морфологічного дослідження квітки обрано 15 видів, що відносяться до 13 родів з чотирьох підродин родини Hyacinthaceae та репрезентують основні структурні типи квітки, що зустрічаються в родині.

У багатьох системах родину Hyacinthaceae відносять до родини Asparagaceae s.l. та надають їй ранг підродини Scilloideae (APG III, 2009; Chase et al., 2009; APG IV, 2016; Shipunov, 2020). Ми підтримуємо думку С.Л. Мосякіна та Л.І. Буюн (2014), що таке надто широке розуміння родини Asparagaceae у системі APG III (2009) та опублікованій одночасно з нею статті Chase (2009) зі співавторами приймати недоцільно, оскільки в такому обсязі ця родина втрачає будь-яку морфологічну визначеність.

У даній роботі ми використали систему родини Hyacinthaceae, яку запропонували Pfosser та Speta (1999). Назви підродин та триб подано за Speta (1998a, 1998b), назви родів та видів за IPNI (2020), назви синонімів за WCSP (2020). Таксони вище рангу родини подані за С. Мосякіним (2013).

Відділ Magnoliophyta

Клас Liliopsida

Підклас Liliidae

Порядок Asparagales

Родина Hyacinthaceae

Підродина Oziroëoideae Speta (1998)

Рід Oziroë Raf.

1. *Oziroë biflora* (Ruiz & Pav.) Speta (базіонім *Scilla biflora* Ruiz & Pav.)

Синоніми:

*Scilla biflora* Ruiz & Pav., *Ornithogalum biflorum* (Ruiz & Pav.) D. Don,  
*Fortunatia biflora* (Ruiz & Pav.) J.F. Macbr., *Camassia biflora* Cuccini,

*Ornithogalum bifolium* G. Lodd., *Ornithogalum geminiflorum* Herb. ex Lindl., *Ornithogalum gramineum* Poepp. ex Kunth, *Scilla chloroleuca* Kunth, *Scilla geminiflora* (Herb. ex Lindl.) Kunth, *Scilla triflora* Phil., *Anthericum limaense* Poelln., *Anthericum limaense* var. *arequipaense* Poelln., *Anthericum limaense* var. *chilense* Poelln.

Підродина Urgineoideae Speta (1998)

Рід *Bowiea* Harv. ex Hook.f.

2. *Bowiea volubilis* Harv. ex Hook.f. (базіонім *Aloe volubilis* (Harv. ex Hook.f.) Mottet)

Синоніми:

*Aloe volubilis* (Harv. ex Hook.f.) Mottet, *Ophiobolus volubilis* (Harv. ex Hook.f.) Skeels, *Schizobasopsis volubilis* (Harv. ex Hook.f.) J.F. Macbr.

Рід *Geschollia* Speta

3. *Geschollia anomala* (Baker) Speta (базіонім *Ornithogalum anomalum* Baker)

Синоніми:

*Geschollia anomala* (Baker) Speta за WCSP (WCSP 2020) є синонімом до *Drimia anomala* (Baker) Baker, *Ornithogalum anomalum* Baker, *Drimia anomala* (Baker) Baker

Рід *Fusifilum* Raf.

4. *Fusifilum physodes* (Jacq.) Speta (базіонім *Anthericum physodes* Jacq.)

Синоніми:

*Anthericum physodes* Jacq., *Albuca physodes* (Jacq.) Ker Gawl., *Caesia physodes* (Jacq.) Spreng., *Idothea physodes* (Jacq.) Kunth, *Urginea physodes* (Jacq.) Baker, *Drimia physodes* (Jacq.) Jessop, *Physodia physodes* (Jacq.) U. Müll.-Doblies, *Anthericum pusillum* Jacq., *Phalangium marginatum* Poir., *Phalangium pauciflorum* Poir., *Caesia pusilla* (Jacq.) Spreng., *Idothea drimioides* Kunth, *Urginea pusilla* (Jacq.) Baker, *Physodia pusilla* (Jacq.) U. Müll.-Doblies, *Fusifilum pusillum* (Jacq.) Raf. ex Speta,

*Fusifilum bruce-bayeri* U. Müll.-Doblies, *Fusifilum crenulatum* U. Müll.-Doblies, *Fusifilum glaucum* U. Müll.-Doblies, *Fusifilum hei* U. Müll.-Doblies, *Fusifilum magicum* U. Müll.-Doblies, *Fusifilum oliverorum* U. Müll.-Doblies, *Fusifilum papillosum* U. Müll.-Doblies, *Fusifilum spirale* U. Müll.-Doblies

Підродина Ornithogaloideae Speta (1998)

Триба Dipsadidae Rouy

Рід *Galtonia* Decne.

5. *Galtonia viridiflora* I. Verd. (базіонім *Ornithogalum viridiflorum* (I. Verd.) J.C. Manning & Goldblatt)

Синоніми:

*Galtonia viridiflora* I. Verd. за WCSP (WCSP 2020) є синонімом до *Ornithogalum viridiflorum* (I. Verd.) J.C. Manning & Goldblatt

Рід *Dipcadi* Medik.

6. *Dipcadi brevifolium* (Thunb.) Fourc. (базіонім *Hyacinthus brevifolius* Thunb.)

Синоніми:

*Hyacinthus brevifolius* Thunb., *Scilla brevifolia* (Thunb.) Ker Gawl., *Periboea brevifolia* (Thunb.) Kunth, *Baeoterpe brevifolia* (Thunb.) Salisb., *Polemannia hyacinthiflora* K. Bergius, *Uropetalon hyacinthiflorum* (K. Bergius) Spreng., *Dipcadi hyacinthiflorum* (K. Bergius) Baker, *Lachenalia graminifolia* Sol. ex Baker, *Dipcadi spirale* Baker, *Ornithogalum hyacinthiflorum* (K. Bergius) J.C. Manning & Goldblatt

Триба Ornithogaleae Rouy

Рід *Ornithogalum* L.

7. *Ornithogalum fimbriatum* Willd.  
8. *Ornithogalum orthophyllum* subsp. *kochii* (Parl.) Zahar. (базіонім *Ornithogalum kochii* Parl.)

Синоніми:

- Ornithogalum kochii* Parl., *Hyacinthus kochii* (Parl.) E.H.L. Krause, *Ornithogalum umbellatum* subsp. *kochii* (Parl.) Maire & Weiller, *Ornithogalum ruthenicum* Bouché ex Kunth, *Ornithogalum umbellatum* f. *angustifolium* Batt. & Trab., *Ornithogalum kochii* var. *elongatum* Maire, *Ornithogalum kodjuricum* Parsa, *Ornithogalum kodjuricum* var. *pluriflorum* Parsa, *Ornithogalum umbellatum* var. *elongatum* (Maire) Maire
9. *Ornithogalum dubium* Houtt. (базіонім *Eliokarmos dubius* (Houtt.) Mart.-Azorín, M.B. Crespo & Juan)

Синоніми:

*Eliokarmos dubius* (Houtt.) Mart.-Azorín, M.B. Crespo & Juan, *Ornithogalum flavescens* Jacq., *Ornithogalum miniatum* Jacq., *Ornithogalum aureum* Curtis, *Ornithogalum flavissimum* Jacq., *Myogalum flavescens* Endl., *Ornithogalum vandermerwei* E. Barnes, *Ornithogalum vandermerwei* var. *album* E. Barnes, *Ornithogalum fergusoniae* L. Bolus, *Ornithogalum brownleei* F.M. Leight., *Ornithogalum leipoldtii* L. Bolus, *Ornithogalum alticola* F.M. Leight., *Ornithogalum citrinum* Schltr. ex Poelln., *Ornithogalum miniatum* var. *vandermerwei* (E. Barnes) F.M. Leight., *Ornithogalum pillansii* F.M. Leight.

Підродина Hyacinthoideae Link (1829)

Триба Massonieae Baker

Рід *Ledebouria* Roth

10. *Ledebouria socialis* (Baker) Jessop (базіонім *Scilla socialis* Baker)

Синоніми:

*Scilla socialis* Baker, *Scilla paucifolia* Baker, *Scilla laxiflora* Baker, *Scilla violacea* Hutch., *Scilla laxa* Poelln., *Ledebouria violacea* (Hutch.) W.L. Tjaden

Рід *Drimiopsis* Lindl. ex Paxt.

11. *Drimiopsis maculata* Lindl. ex Paxt.

Синоніми:

*Ledebouria petiolata* J.C. Manning & Goldblatt, *Drimia petiolata* K. Koch  
& C.D. Bouché, *Drimiopsis minor* Baker

Рід *Veltheimia* Gled.

12. *Veltheimia bracteata* Harv. ex Baker

Триба Hyacintheae Dumort

Рід *Barnardia* Lindl.

13. *Barnardia japonica* Schult. f.

Синоніми:

*Ornithogalum japonicum* Thunb., *Loncomelos japonicum* (Thunb.) Raf.,  
*Simira japonica* (Thunb.) Raf., *Scilla thunbergii* Miyabe & Kudô

Рід *Puschkinia* Adams.

14. *Puschkinia scilloides* Adams.

Синоніми:

*Adamsia scilloides* (Adams) Willd., *Puschkinia libanotica* Zucc., *Puschkinia*  
*hyacinthoides* Baker, *Puschkinia sicula* Van Houtte, *Puschkinia scilloides*  
var. *libanotica* (Zucc.) Boiss.

Рід *Scilla* L.

15. *Scilla bifolia* L.

Синоніми:

*Ornithogalum bifolium* (L.) Neck., *Anthericum bifolium* (L.) Scop., *Stellaris*  
*bifolia* (L.) Moench, *Genlisa bifolia* (L.) Raf., *Adenosilla bifolia* (L.) Gren.  
& Godr., *Rinopodium bifolia* (L.) Salisb., *Hyacinthus bifolius* (L.)  
E.H.L. Krause, *Scilla lusitanica* L., *Scilla concinna* Salisb., *Scilla praecox*  
Willd., *Scilla bifolia* var. *major* Lej., *Scilla rosea* Lehm., *Scilla*  
*carnea* Sweet, *Scilla rosea* Lehm., *Scilla dubia* K. Koch, *Scilla*  
*minor* K. Koch, *Scilla xanthandra* K. Koch, *Scilla chladnii* Schur, *Scilla*  
*cernua* Janka, *Scilla hohenackeri* Janka, *Scilla secunda* Janka, *Scilla*  
*laxa* Schur, *Scilla trifolia* Schur, *Scilla vernalis* Montandon, *Scilla bifolia*  
var. *cernua* Nyman, *Scilla bifolia* var. *hohenackeri* Nyman, *Scilla bifolia*  
var. *laxa* (Schur) Nyman, *Scilla nivalis* var. *praecox* (Willd.) Nyman, *Scilla*

*nivalis* subsp. *subnivalis* Nyman, *Scilla bifolia* subsp. *praecox* (Willd.) K. Richt., *Scilla bifolia* var. *rosea* (Lehm.) Nyman, *Scilla bifolia* var. *secunda* (Janka) Nyman, *Scilla bifolia* subsp. *danubialis* Speta, *Scilla bifolia* subsp. *drunensis* Speta, *Scilla bifolia* f. *multiflora* Gajic & Kulibali, *Scilla decidua* Speta, *Scilla drunensis* (Speta) Speta, *Scilla ressliei* Speta, *Scilla uluensis* Speta, *Scilla bifolia* subsp. *laxa* (Schur) Soó, *Scilla bulgarica* Speta, *Scilla spetana* Kereszty, *Scilla drunensis* lusus *albescens* Kereszty, *Scilla drunensis* lusus *albida* Kereszty, *Scilla dedea* Speta, *Scilla pruinosa* Speta, *Scilla drunensis* subsp. *laxa* (Schur) Valdés, *Scilla bifolia* var. *bohemica* Trávn., *Scilla bifolia* var. *drunensis* (Speta) Trávn., *Scilla bifolia* var. *magomoravica* Trávn., *Scilla bifolia* subsp. *rara* Trávn., *Scilla bifolia* subsp. *spetana* (Kereszty) Trávn.

### 3.2. Матеріали і методики досліджень

Матеріал для дослідження зібраний у ботанічних садах України, Росії та Австрії протягом 2007-2012 років та опрацьований за стандартними методиками виготовлення постійних препаратів (Паушева, 1988; Барькіна и др., 2004). Перелік об'єктів та місце збору вказані у таблиці 3.2.1. Зібрані для дослідження розкриті квітки та бутони фіксували у фіксаторі FAA (етанол 96 %, льодяна оцтова кислота, формалін, дистильована вода у співвідношенні 10:1:2:7 відповідно) або у 70% етанолі. Фіксований у FAA матеріал промивали у трьох змінах 50% етанолу та переносили у 70% етанол. Матеріал зневоднювали і через стадію т-бутанолу просочували парафіном з температурою плавлення 56°C (Додаток В, табл. 1, 2). Зрізи 10-20 мкм завтовшки виготовляли за допомогою ротаційного мікротома МПС-2. Отримані парафінові зрізи наклеювали на чисті предметні скельця та ставили сушити в термостат при температурі 40°C на дві-три доби. Парафін зі зрізів видаляли н-бутилацетатом, зрізи подвійно фарбували барвниками астра-блау та сафраніном (Додаток В, табл. 3). Для постійного зберігання зрізи

## Список досліджених у дисертації представників родини Hyacinthaceae

<b>Родина Hyacinthaceae</b>		
<b>I</b>	<b>Hyacinthoideae</b>	
	<b>Hyacintheae</b>	
1.	<i>Scilla bifolia</i> L.	Ботанічний сад ім. акад. О. В. Фоміна Київського національного університету ім. Т. Шевченка (м. Київ, Україна) Колектор М.М. Перегрим
2.	<i>Puschkinia scilloides</i> Adams.	Ботанічний сад ім. акад. О. В. Фоміна Київського національного університету ім. Т. Шевченка (м. Київ, Україна) Колектор М.М. Перегрим
3.	<i>Barnardia japonica</i> Schult.f.	Ботанічний сад Інституту ботаніки ім. В. Л. Комарова РАН (м. Санкт-Петербург, Росія) Колектор М.В. Баранова
	<b>Massonieae</b>	
4.	<i>Drimiopsis maculata</i> Lindl. ex Paxt.	Ботанічний сад Львівського національного університету ім. І. Франка (м. Львів, Україна) Колектор Н.В. Луцишин
5.	<i>Ledebouria socialis</i> (Baker) Jessop	Ботанічний сад Львівського національного університету ім. І. Франка (м. Львів, Україна) Колектор Н.В. Луцишин
6.	<i>Veltheimia bracteata</i> Harv. ex Baker	(Національний ботанічний сад ім. М. М. Гришка НАН України (м. Київ, Україна) Колектор А.І. Жила
<b>II</b>	<b>Ornithogaloideae</b>	
	<b>Ornithogaleae</b>	
7.	<i>Ornithogalum fimbriatum</i> Willd.	Ботанічний сад ім. акад. О. В. Фоміна Київського національного університету ім. Т. Шевченка (м. Київ, Україна) Колектор М.М. Перегрим



8.	<i>Ornithogalum dubium</i> Houtt.	Приватна колекція (м. Мукачєво, Україна) Колектор Р.Я. Кіш
9.	<i>Ornithogalum orthophyllum</i> subsp. <i>kochii</i> (Parl.) Zahar.	Приватна колекція (м. Мукачєво, Україна) Колектор Р.Я. Кіш
<b>Dipcadeiae</b>		
10.	<i>Galtonia viridiflora</i> I. Verd.	Ботанічний сад Інституту ботаніки ім. В. Л. Комарова РАН (м. Санкт-Петербург, Росія) Колектор М.В. Баранова
11.	<i>Dipcadi brevifolium</i> (Thunb.) Fourc.	Ботанічний сад Грацького університету ім. Карла Франца (м. Грац, Австрія) Колектори W. Wetschnig, M. Pinter
<b>III Urgineoideae</b>		
12.	<i>Geschollia anomala</i> (Baker) Speta	Ботанічний сад Грацького університету ім. Карла Франца (м. Грац, Австрія) Колектори W. Wetschnig, M. Pinter
13.	<i>Fusifilum physodes</i> (Jacq.) Speta	Ботанічний сад Грацького університету ім. Карла Франца (м. Грац, Австрія) Колектори W. Wetschnig, M. Pinter
14.	<i>Bowiea volubilis</i> Harv. ex Hook.f	Ботанічний сад Львівського національного університету ім. І. Франка (м. Львів, Україна) Колектор Н.В. Демчук
<b>IV Oziroëoideae</b>		
15.	<i>Oziroë biflora</i> (Ruiz & Pav.) Speta	Ботанічний сад Грацького університету ім. Карла Франца (м. Грац, Австрія) Колектори W. Wetschnig, M. Pinter

заключали у канадський бальзам. Морфологічні рисунки виконували з використанням бінокулярного мікроскопа «МБС-9», анатомічні – з

використанням мікроскопа «Ломо Микмед-1» за допомогою рисувального апарату РА-4. Цифрові мікрофотографії виготовлено з використанням мікроскопа «Ломо Микмед-1» за допомогою мікрофотонасадки AMScore 3.7 для цифрової камери.

Для кожного виду укладені описи будови квітки, ілюстровані графічними рисунками квітки та її частин, і рисунками серій зрізів, а також мікрофотографіями зрізів. Морфологічні описи написані на основі вивченого наявного фіксованого матеріалу, а мікроморфологія та васкулярна анатомія квіток реконструйована за результатами вивчення постійних препаратів серій поздовжніх і поперечних перерізів квітки. Зовнішню морфологію квітки аналізували, використовуючи загальноприйнятту термінологію (Федоров, 1975; Зиман та ін., 2004; Барна, 2013). Для порівняльно-морфологічної характеристики зростлоплодолисткових гінецеїв застосували метод структурних типів, які запропонували С.О. Волгін та В.М. Тихоміров для аналізу гінецею у дводольних рослин (Волгін, Тихоміров, 1980). Тип плацентації, обтураторів та насінних зачатків описували за І. Шамровим (Батыгина, 1994; Шамров, 2008, 2010, 2012, 2013, 2017, 2020). 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. Висоту зон гінецею обчислювали за кількістю поперечних зрізів, які займає кожна зона. Порівняльно-морфологічні дослідження гінецею проводили на основі концепції вертикальної зональності гінецею покритонасінних В. Ляйнфельнера (Leinfellner, 1950) із доповнення А. Новікова та А. Одінцової (Novikoff, Odintsova, 2008), структуру септальних нектарників аналізували за Е. Дауманом (Daumann, 1970), Р. Шмідом (Schmid, 1985) та А. Одінцовою (2013б).

Зафіксовані квітки досліджених видів, постійні препарати поздовжніх та поперечних перерізів квітки та оригінальні рисунки, що демонструють деталі будови квітки, її провідної системи та структури гінецею і септального

нектарника, зберігаються на кафедрі ботаніки Львівського національного університету імені Івана Франка.

### **3.3. Методика аналізу провідної системи квітки**

Дослідження провідної системи квітки, як найбільш консервативної структури, проводяться з метою виявити таксономічні і філогенетичні взаємозв'язки між окремими таксонами, а також для отримання даних про ідентичність квітки та її частин (Первухина, 1970; Эзау, 1980; Puri, 1951). Метод дослідження провідної системи квітки називається васкулярною анатомією.

Вперше метод васкулярної анатомії у дослідженні морфології квітки застосував Ван-Тігем у 1871 році (Tieghem van, 1871). Поряд із онтогенетичним, цей метод є важливим джерелом інформації для встановлення загального плану будови квітки та використовується для гомологізації її різноманітних частин в різних таксонах. Згідно концепції консерватизму провідної системи квітки, яку запропонував Генслоу (Henslow, 1888 за Нуралієв, Соколов 2014), ознаки провідної системи квітки зберігаються незмінними довше, ніж морфологічна будова квітки. Це означає, що за іннервацією частин квітки можна виявляти межі, положення, кількість та категорії органів.

Детальний огляд історії дослідження провідної системи квітки зробив В. Пюрі (Puri, 1951). Пентамерну пентациклічну квітку (два кола оцвітини, два кола тичинок і одне коло плодолистків) він запропонував розглядати як типову для порівняння з можливими випадками. В такій квітці чашолисток іннервується трьома слідами, які відходять від стели квітколожа, пелюстка та тичинка – одним слідом, а плодолисток – трьома слідами, які входять окремо і формують один дорзальний і два вентральних пучки. При спеціалізації квітки її частини зазнають різних перетворень, які можуть відобразитися у її провідній системі. М. Нуралієв та Д. Соколов (Нуралієв, Соколов, 2014),

аналізуючи роботи В. Пюрі (Puri, 1951, 1962), відзначили, що велику різноманітність еволюційних перетворень будови квітки разом з її провідною системою, можна звести до наступних модусів: 1) редукції (зменшення кількості елементів), 2) ампліфікації (збільшення кількості елементів), 3) когезії (тангентальне зростання органів квітки), 4) аднації (радіальне зростання органів квітки). Зменшення кількості пучків (редукція) може відбуватися в результаті зникнення органу, або зникнення його провідних пучків чи злиття з іншими пучками. Наявність великої кількості пучків у будь-якому органі (окрім випадків галуження пучків цього органу) свідчить про їх ампліфікацію. Злиття елементів квітки (когезія) найчастіше відбувається в межах одного кола, при цьому кількість пучків в цьому колі може значно змінитися.

Особливо серйозні зміни відбуваються у васкулатурі ценокарпного гінецею. Найчастіше можна спостерігати об'єднання маргінальних (= вентральних) пучків плодолистків. Об'єднання пучків може також відбуватися між сусідніми колами органів (аднація), якщо пучки розташовані близько один біля одного, радіально або тангентально. Когезія та аднація можуть відбуватися як лише в основі органів, так і на всій їх довжині. Такі дані В. Пюрі (Puri, 1962) пропонує використовувати для встановлення спорідненості між родинами та виявлення порядків. Поряд з тим зазначено, що в деяких таксонах провідна система квітки не має жодного таксономічного значення.

Ш. Карлквіст (Carlquist, 1969) не підтримав використання методу васкулярної анатомії у порівняльній морфології квітки. Він вважав, що у квітці не можуть існувати «залишкові» провідні пучки, які залишилися тоді, коли орган, який вони б мали іннервувати, повністю редукувався. На його думку, пластичність покритонасінних рослин у пристосуванні до змін їхнього середовища визначає морфологічну різноманітність їх квіток.

Р. Шмід (Schmid, 1972) розглядає три положення васкулярного консерватизму: 1) ступінь злиття пучків різних структур свідчить про

еволюційну просунутість таксону; 2) «рудиментарні» сліди вказують на органи, які зникли, оскільки провідні елементи відстають в еволюції; 3) орієнтація пучків демонструє гомологію органів. Він показав велику варіабельність іннервації однакових квіткових органів одної квітки та в квітках одного виду в роді *Syzygium* s.l. (Myrtaceae) та заперечив значення для порівняльної морфології будь-яких закономірностей іннервації квітки через її велику індивідуальну варіабельність.

Детальний огляд робіт в області анатомії, в яких висвітлені погляди спеціалістів на використання васкулярної анатомії квітки як джерела інформації для встановлення гомологій і проведення філогенетичних реконструкцій, здійснили М. Нуралієв та Д. Соколов (Нуралиев, Соколов, 2014). На основі аналізу літературних даних автори прийшли до висновку, що «перспективність подальшого вивчення васкулатури квітки пов'язана з тим, що вона суттєво розширяє кількість структурних ознак, які можна використати для порівняльного аналізу таксонів. Дефіцит кількості доступних морфолого-анатомічних ознак стає особливо очевидним, коли необхідно порівняти молекулярні та морфологічні дані як джерела пізнання філогенії конкретного таксону шляхом проведення кладистичного аналізу».

Більшість досліджень васкулярної анатомії квітки стосувались дводольних рослин. Однодольні отримали незначну увагу від квіткових анатомів. Причина, можливо, полягає в тому, що або квітки дуже прості, як у *Liliaceae*, або вони є високо спеціалізовані і редуковані, як у *Orchidaceae*, *Gramineae*, *Superaceae* та ін. (Эзау, 1980; Puri, 1951).

Провідна система квітки описана для представників родин *Ruscaceae* (*Sansevieria* Thunb. та *Dracaena* Vand. ex L.), *Asparagaceae* (*Asparagus* L.), *Agavaceae* (*Anthericum* L., *Chlorophytum* Ker Gawl.), *Laxmanniaceae* (*Cordyline* R. Brown), *Xanthorrhoeaceae* (*Gasteria* Duval) (Фіщук, 2017). За даними еволюційно-морфологічного аналізу автор виділила 8 ознак васкулярної анатомії квітки, які використала для кладистичного аналізу (Фіщук, 2019). У цих роботах було показано, що з васкулярної анатомії квітки найбільше

значення має організація вентральних пучків плодолистків і стели квітколожа. Тому, дослідження провідної системи квітки гіацинтових доповнять пластичність зовнішньої морфології квітки даними з васкулярної анатомії та дадуть змогу розглянути різноманітність родини *Asparagaceae* s.l. в плані васкулярної анатомії.

Отже, оскільки в багатьох досліджених представників родини *Asparagaceae* s.l. (Фіщук, 2017; Odintsova, Fishchuk, 2017) виявлена деяка різноманітність в іннервації листочків простої оцвітини, організації вентральних провідних пучків та в іннервації насінних зачатків, то існує потреба застосувати метод васкулярної анатомії у дослідженні будови квітки представників родини *Hyacinthaceae* як частини *Asparagaceae* s.l.

Дані про організацію провідної системи потрібно співставляти з даними про інші ознаки квіток, досліджуючи філогенетичні зв'язки, оскільки в деяких таксонах провідна система квітки не має жодного таксономічного значення.

## РОЗДІЛ 4

### МОРФОЛОГІЧНА ТА АНАТОМІЧНА БУДОВА КВІТКИ ДОСЛІДЖЕНИХ ВИДІВ ГІАЦИНТОВИХ

#### 4.1. Підродина Hyacinthoideae Link (1829)

##### Триба Hyacintheae

##### *Scilla bifolia* L.

Квітки *Scilla bifolia* актиноморфні, 1,5 см у діаметрі, зібрані по 2 – 10 у рідкі китиці. Квітконіжки вдвічі довші за квітку, спрямовані вгору. Листочків оцвітини шість, вони розташовані у двох колах по три, майже вільні, при основі зростаються в коротку трубку (рис. 4.1.1, А), синьо-фіолетові. Листочки зовнішнього кола оцвітини дещо вужчі від листочків внутрішнього кола. Андроцей представлений шістьма тичинками, які при основі зростаються із листочками оцвітини (рис. 4.1.1, 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. 4.1.1, Б). У гніздах зав'язі розташовано по 5 – 10 анатропних насінних зачатків (рис. 4.1.1, В), закладаються на центральні-кутових плацентах, обтуратор плацентарно-фунікулярний (Дика, 2013а, 2013б).

Як показав аналіз серії поперечних перерізів гінецею *S. bifolia*, основа зав'язі утворена конгенітально зрослими ніжками плодолистків. В центрі основи зав'язі розміщена пухка паренхіма (рис. 4.1.2, Д). Пухка паренхіма з'являється на рівні листочків оцвітини і зникає в середній частині зав'язі на рівні змикання країв плодолистка (рис. 4.1.2, В–І). При основі зав'язь на поперечних перерізах має шестигранні обриси із трьома борозенками. На рівні дна вона є стерильна, тригнізна, її гнізда не сполучені між собою.

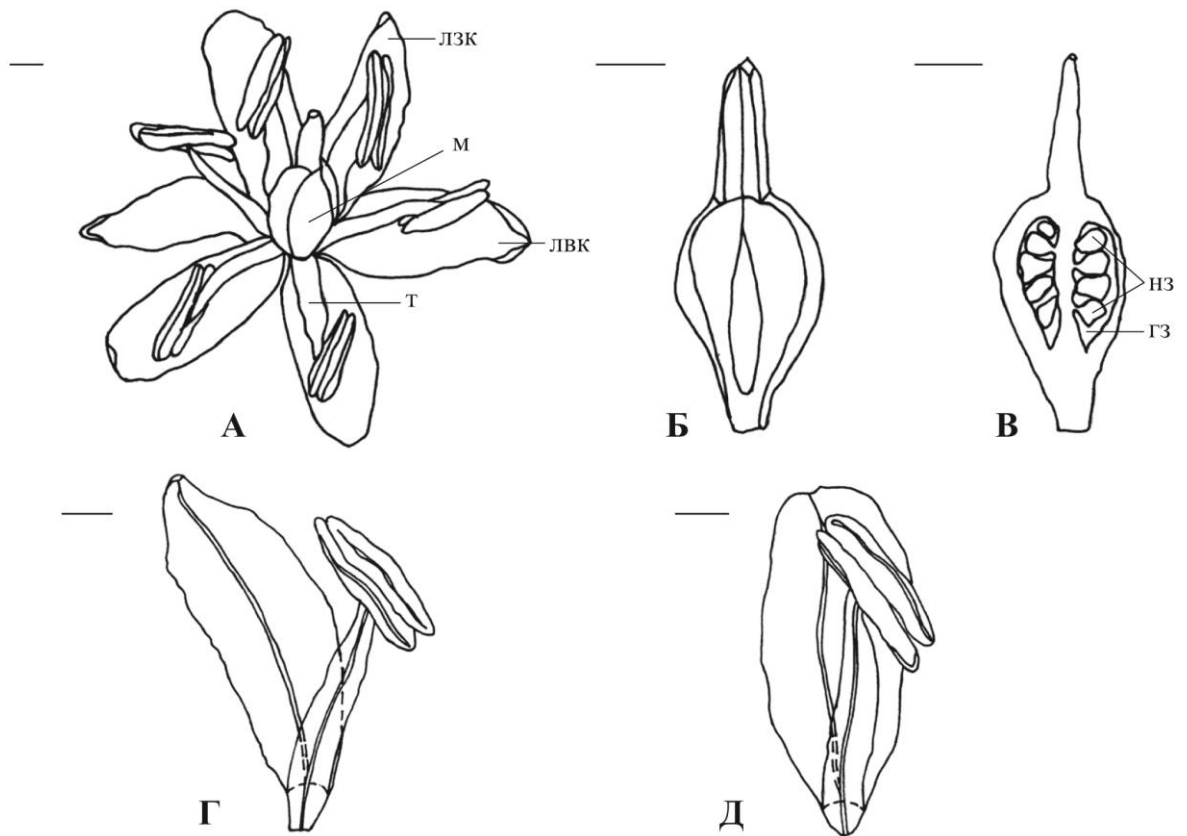


Рис. 4.1.1. Загальний вигляд квітки (А), маточка (Б) та поздовжній переріз через зав'язь (В), відпрепаровані зовнішній (Г) та внутрішній (Д) листочки оцвітини з тичинками *Scilla bifolia* L. Лінійка 1 мм

Дещо вище від основи зав'язі на радіусах перегородок з'являються три щілини септального нектарника (рис. 4.1.2, Ж). Ця ділянка складає 19,7% (Додаток А, табл. 1) від загальної висоти зав'язі. Над нею розташована фертильна ділянка, висота якої становить 5,5% від загальної висоти зав'язі. Ці дві ділянки формують синасцидіатну зону (рис. 4.1.2, Ж, З). На вищому рівні добре видно межі змикання країв плодолистка (рис. 4.1.2, І). Ця ділянка фертильна, її висота становить 2,4% від загальної висоти зав'язі, і вона представляє симплікатну зону. Над нею добре видно роздвоєння плаценти і межі змикання країв сусідніх плодолистків (рис. 4.1.2, К–М). Висота цієї ділянки становить 52,8% від загальної висоти зав'язі (фертильна її частина – 34,7%, а стерильна – 18,1%) і вона формує гемісимплікатну зону. Вище рівня



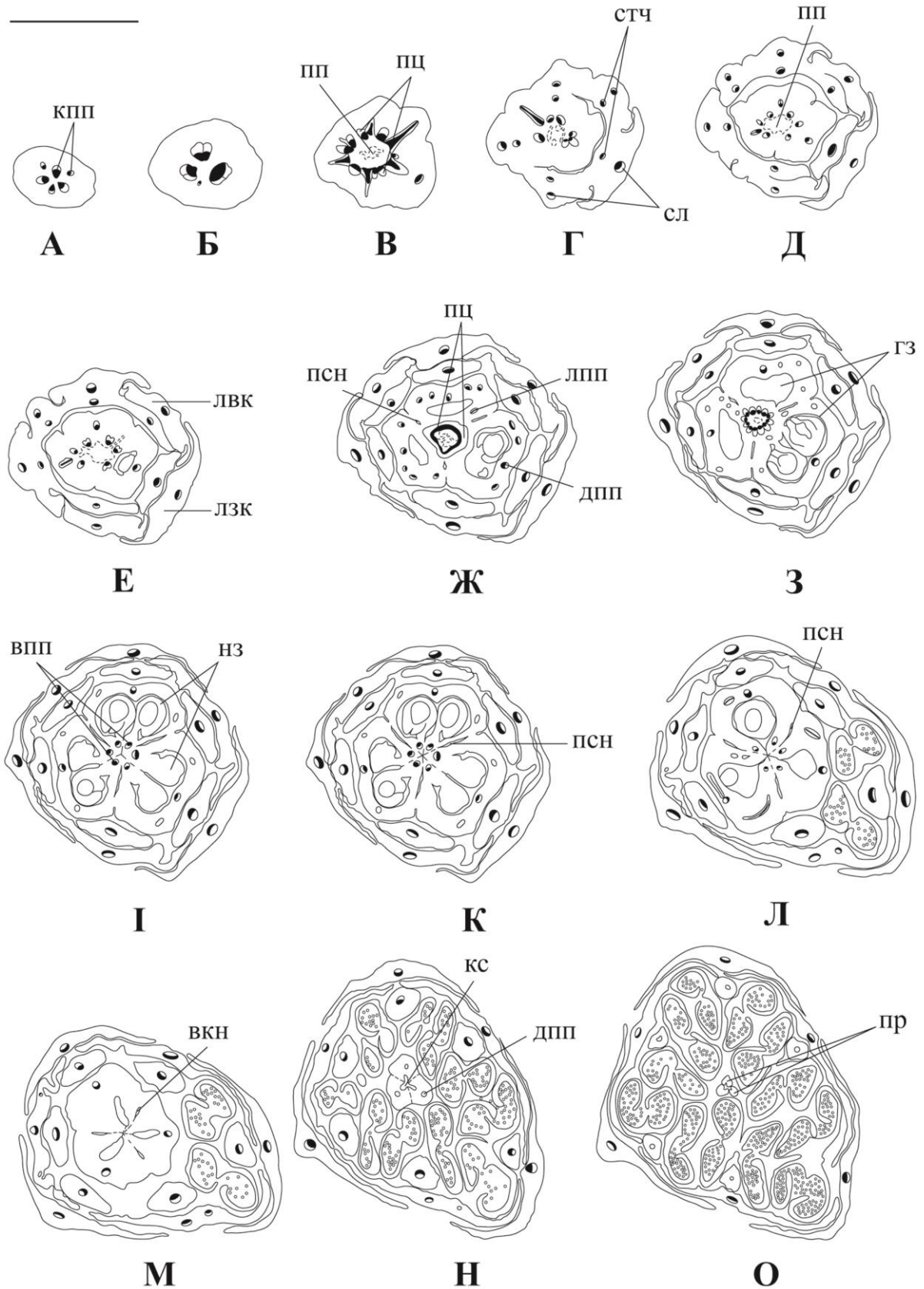


Рис. 4.1.2. Серія поперечних перерізів квітки *Scilla bifolia* L. Лінійка 1 мм

відкриття каналів септального нектарника розташована зона епідермального зростання плодолистків. Ця ділянка стерильна, займає дах зав'язі, стовпчик та прийочку, і представляє асимплікатну зону (рис. 4.1.2, Н, О).

Септальний нектарник представлений трьома окремими щілинами у перегородках зав'язі, має висоту близько 70,9% (Додаток А, табл. 1) від загальної висоти зав'язі. Септальні щілини не є звивистими, мають гладеньку поверхню (Додаток Б, рис. 1.1, А, Б). 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 видовжені вертикально відносно поверхні нектарника. Субепідермальні клітини невеликі за розмірами і дещо видовжені у радіальній площині. Паренхімні клітини різних розмірів і багатогранної форми (Дика, 2013а, 2013б).

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. 4.1.2, А, Б). На рівні основ листочків оцвітини кожен пучок відщеплює по два провідних пучки, які формують провідний циліндр (рис. 4.1.2, В). Від провідного циліндру горизонтально відгалужуються шість пучків, три з яких входять у листочки зовнішнього, а три – у листочки внутрішнього кола оцвітини як їх жилки (рис. 4.1.2, В, Г). Сліди тичинок відходять від стовбурових пучків листочків оцвітини. Вище, на рівні ніжок плодолистків, від провідного циліндру відходить по три жилки (одна – дорзальна і дві – вентральні) до кожного плодолистка (рис. 4.1.2, Г, Д). Дорзальні жилки плодолистків, огинаючи гнізда зав'язі, входять у стовпчик і сліпо закінчуються в області прийочки (рис. 4.1.2, Д–О). Від вентральних провідних пучків на різній висоті зав'язі відходять латеральні, формуючи на деякій відстані в центрі зав'язі провідний циліндр, в якому провідні пучки анастомозують між собою (рис. 4.1.2, Е–З). Латеральні пучки зміщуються до

периферії та займають латеральні позиції біля щілин септального нектарника (рис. 4.1.2, Ж, З). Від провідного циліндра на різній висоті зав'язі, відгалужуються пучки, які входять у насінні зачатки (рис. 4.1.2, І, К). Вентральні пучки зливаються із дорзальними у верхній частині зав'язі (рис. 4.1.2, Л, М). Дорзальний провідний пучок в кожному плодолистку також на різних рівнях зав'язі відгалужує латеральні провідні пучки, які в свою чергу, також можуть розгалужуватися і анастомозують між собою та із латеральними жилками, що відходять від вентральних провідних пучків. (рис. 4.1.2, Ж–Л). Септальний нектарник іннервується латеральними жилками плодолистків.

В ході наших досліджень було встановлено, що гінецей *Scilla bifolia* характеризується наступними вертикальними структурними зонами: синасцидіатною, симплікатною, гемісимплікатною та асимплікатною. Leinfellner (1950) такий гінецей відносить до синкарпного типу. Нами встановлена наявність щілин септального нектарника в синасцидіатній, симплікатній та гемісимплікатній зонах гінецею досліджуваного виду. Це дозволяє розглядати гінецей *Scilla bifolia* як синкарпний у широкому розумінні.

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

### *Puschkinia sciloides* Adams

Квітки *Puschkinia sciloides* актиноморфні, 1,5 – 2 см у діаметрі, зібрані у китиці. Квітконіжки довгі, спрямовані вгору. Оцвітина дзвіночкоподібна. Листочків оцвітини шість, вони розташовані у двох колах по три і

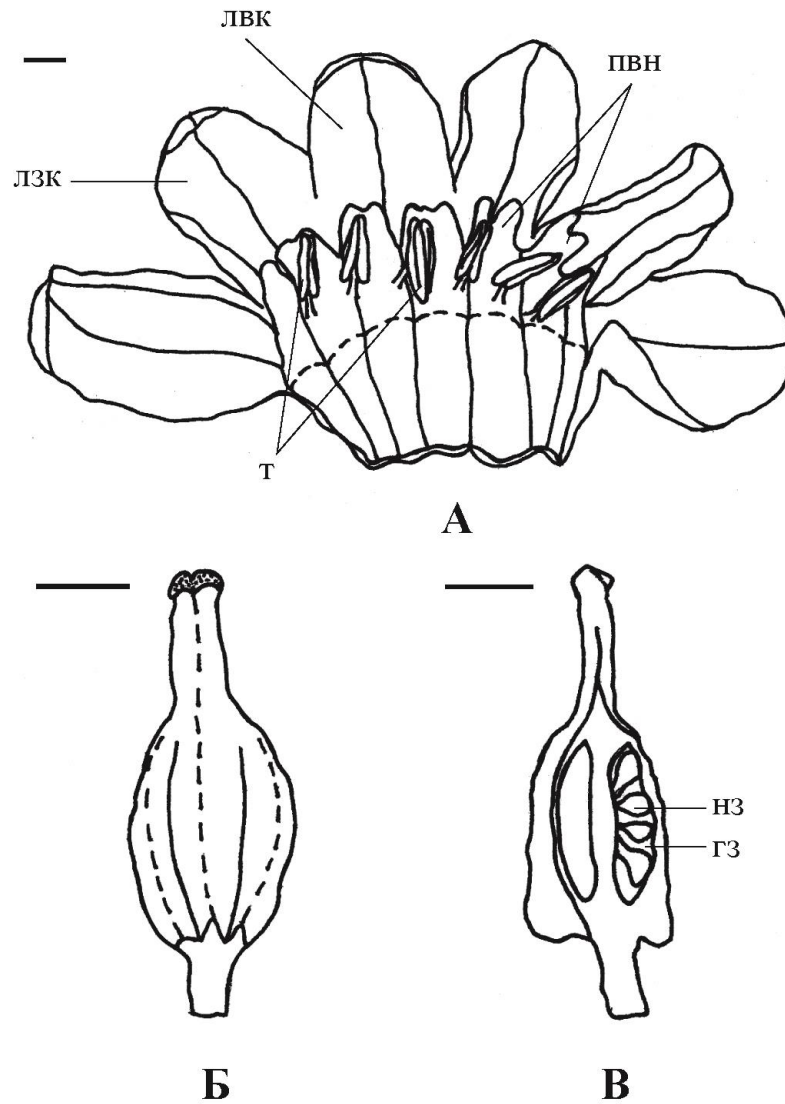


Рис. 4.1.3. Відпрепарована оцвітина з тичинками (А), маточка (Б) та поздовжній переріз через зав'язь (В) *Puschkinia sciloides* Adams. Лінійка: 1 мм

зростаються між собою в трубку до половини висоти оцвітини (рис. 4.1.3, А). Вирости листочків оцвітини утворюють короткий привіночок, лопаті якого на верхівці містять виїмку. Андроцей представлений шістьма тичинками, які кріпляться до привіночка, та протистоять листочкам оцвітини. Тичинкові нитки короткі, розширені до основи. Пиляки маленькі, жовті. Гінецей складається із трьох зрослих плодолистків (рис. 4.1.3, Б). Зав'язь верхня, овальної форми, розташована на короткій ніжці. На радіусах перегородок

стілки зав'язі помітно три поздовжні борозенки, які заходять у стовпчик і продовжуються до приймочки. У гніздах зав'язі розташовано по декілька насінних зачатків (рис. 4.1.3, В), закладаються на центрально-кутових плацентах, обтуратор плацентарно-фунікулярний.

При основі зав'язь на поперечних перерізах має шестигранні обриси із трьома борозенками. На рівні дна вона стерильна, конгенітально тригніздна. Ця ділянка становить 16,0% (Додаток А, табл. 1) від загальної висоти зав'язі. Над нею розташована фертильна ділянка, висота якої становить 6,2% від загальної висоти зав'язі. Ці дві ділянки формують синасцидіатну зону (рис. 4.1.4, Д, Е). Трохи вище від основи зав'язі добре видно межі змикання країв плодолистка (рис. 4.1.4, Ж). Ця ділянка фертильна, висота її становить 11,1% від загальної висоти зав'язі, і вона представляє симплікатну зону. Над нею на радіусах перегородок з'являються три щілини септального нектарника, добре видно роздвоєння плаценти і межі змикання країв сусідніх плодолистків (рис. 4.1.4, З). Ця ділянка становить 47,0% від загальної висоти зав'язі (фертильна її частина – 19,8%, а стерильна – 27,2%) і формує гемісимплікатну зону. Вище рівня відкриття каналів септального нектарника розташована зона епідермального зростання плодолистків. Ця ділянка стерильна, займає дах зав'язі, стовпчик і приймочку, та представляє асимплікатну зону (рис. 4.1.4, К–О).

Септальний нектарник представлений трьома щілинами у перегородках зав'язі, має висоту близько 49,4% (Додаток А, табл. 1) від загальної висоти зав'язі. За поперечними обрисами порожнини його можна віднести до «ліліюїдного» типу (нелабіринтний роздільний) за Р. Шмід (Schmid, 1985). Септальні щілини не є звивистими, мають горбисту поверхню (Додаток Б, рис. 1.2, А, Б). Порожнини септального нектарника *Puschkinia sciloides* дещо звужуються у верхній частині, формуючи вивідні канали, які відкриваються назовні в дистальній частині стінки зав'язі. Нектароносна тканина вистелає септальні щілини повністю, за винятком вивідних каналів, і представлена

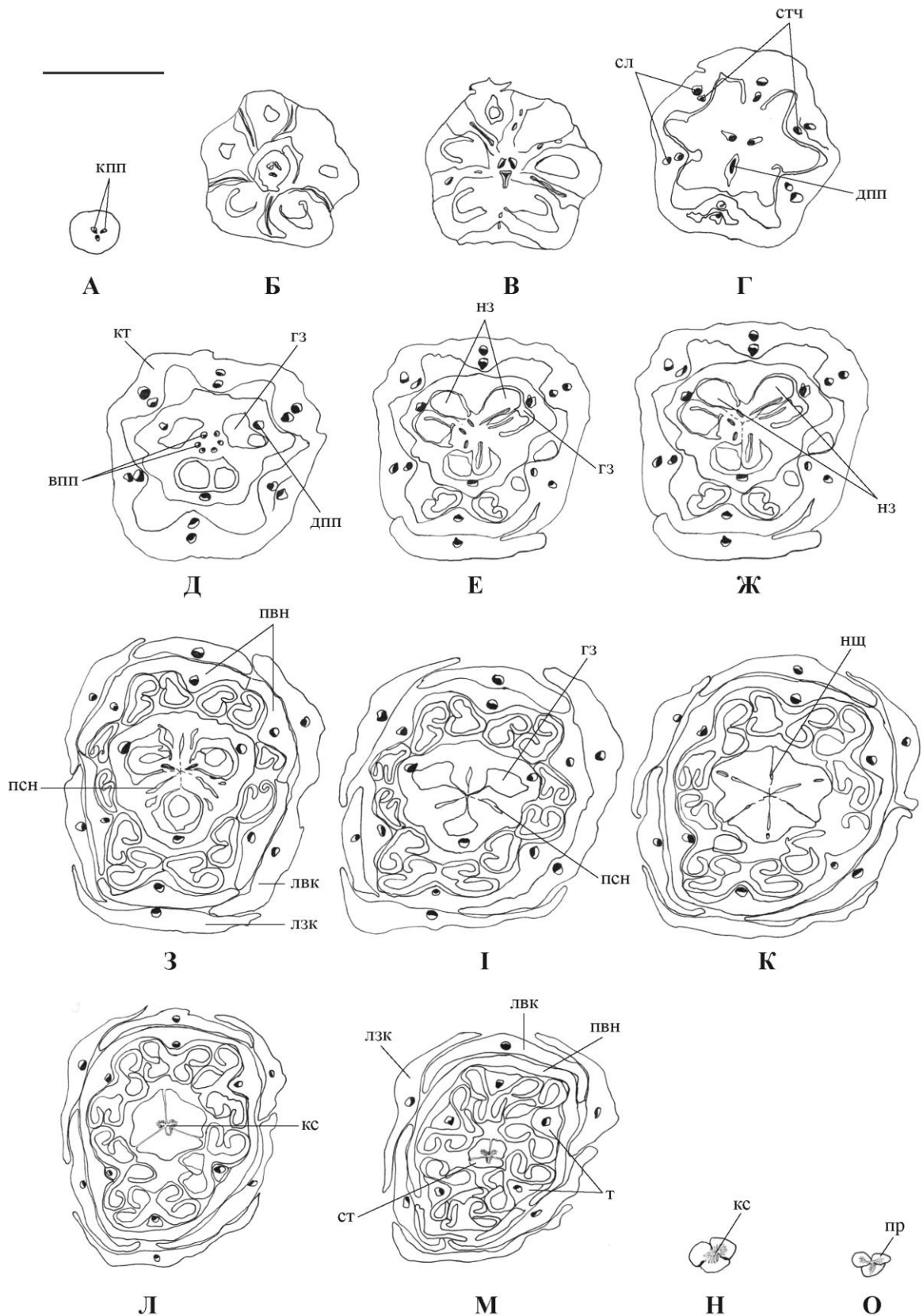


Рис. 4.1.4. Серія поперечних перерізів квітки *Puschkinia sciloides* Adams.

Лінійка: 1 мм



одним шаром залозистого епідермісу, усі клітини якого впорядковані вертикально до поверхні нектарника, палісадної форми.

Провідна система квітконіжки представлена трьома колатеральними провідними пучками (рис. 4.1.4, А), які розташовані на радіусах гнізд зав'язі. На рівні основ листочків оцвітини від кожного провідного пучка горизонтально відгалужуються по два пучки, один з яких іннервує листочок оцвітини зовнішнього кола, а другий – листочок оцвітини внутрішнього кола (рис. 4.1.4, Б, В). Сліди привіночка відходять від стовбурових пучків листочків оцвітини. Провідні пучки привіночка заходять у тичинкові нитки, де сліпо закінчуються (рис. 4.1.4, Г–М). Вище рівня відщеплення членів оцвітини, від центральних провідних пучків до периферії, відходить ще три пучки – це дорзальні жилки плодолистків, які без розгалуження огинають стінку зав'язі зверху та заходять у стовпчик, де сліпо закінчуються (рис. 4.1.4, Г–Л). Три центральні провідні пучки продовжуються вгору і розгалужуються на два вентральні, від яких на різній висоті зав'язі відгалужуються пучки, які входять у насінні зачатки і там також сліпо закінчуються (рис. 4.1.4, Д–З).

Дані наших досліджень свідчать про те, що гінецей *Puschkinia sciloides* характеризується такими вертикальними структурними зонами: синасцидіатною, симплікатною, гемісимплікатною та асимплікатною. За Leinfellner (1950) такий гінецей належить до синкарпного типу. Нами встановлена наявність щілин септального нектарника в гемісимплікатній зоні досліджуваного виду.

### ***Barnardia japonica* Schult.f.**

Квітки *Barnardia japonica* актиноморфні, дрібні, численні, зібрані у густі китиці. Брактеї маленькі та дрібні. Квітконіжки короткі. Оцвітина зіркоподібна, дуже маленька, рожева, рідко біла. Листочків оцвітини шість, розташовані по три у двох колах, і зростаються між собою при основі (рис. 4.1.5, А, В). Листочки зовнішнього кола оцвітини човникоподібної форми зі загнутим кінчиком. Листочки внутрішнього кола оцвітини є дещо

ширшими, їх кінчики загорнуті до середини. Андроцей представлений шістьма тичинками, які протистоять листочкам оцвітини. Тичинкові нитки розширені до основи, зростаються з оцвітиною при основі. Гінецей тричленний, складається із трьох зрослих плодолистиків. Зав'язь верхня, округлої форми,

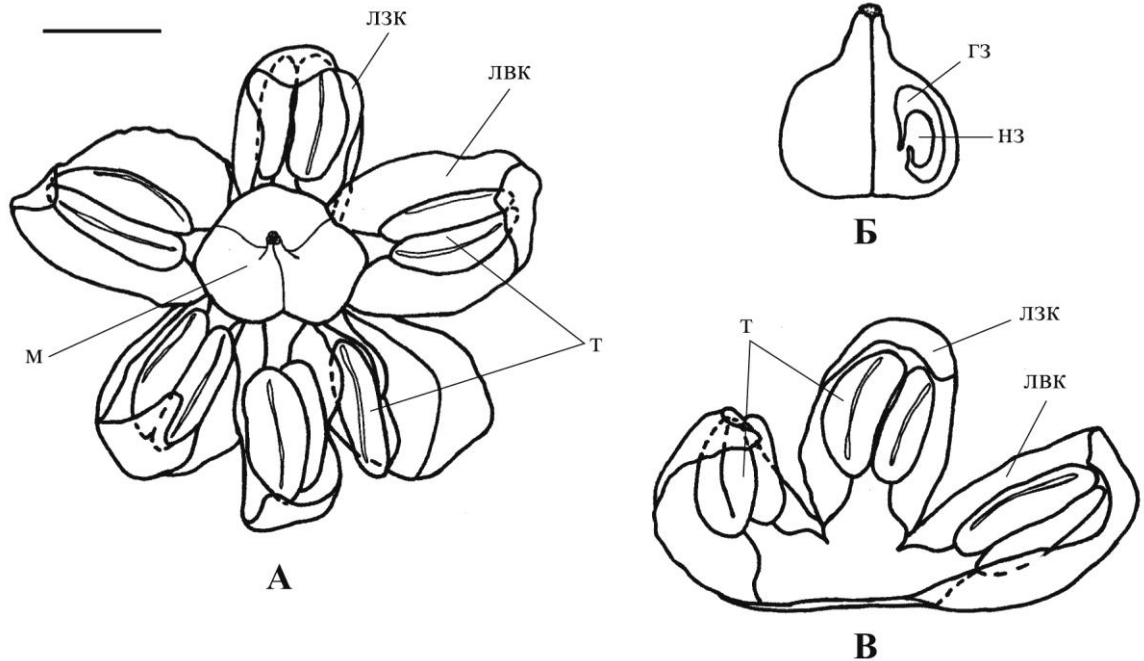


Рис. 4.1.5. Загальний вигляд квітки (А), поздовжній переріз через зав'язь (Б) та фрагмент відпрепарованої оцвітини з тичинками (В) *Barnardia japonica* Schult.f. Лінійка: 1 мм

розташована на короткій ніжці. На радіусах перегородок стінки зав'язі помітно три борозенки, які заходять у стовпчик і продовжуються до приймочки. У гніздах зав'язі розташовано по одному видовженому анатропному насінному зачатку (рис. 4.1.5, Б). Насінний зачаток розташований у медіанному положенні, закладається на центрально-кутовій плаценті, обтуратор плацентарно-фунікулярний (Дика, 2011а, 2011б).

У серії поперечних перерізів можна виділити три ділянки. При основі зав'язь має трикутно-шестигранні обриси із вираженими борозенками. На цьому рівні вона конгенітально тригніздна, стерильна, її гнізда не сполучені



між собою, порожнина септального нектарника відсутня (рис. 4.1.6, З) Ця ділянка складає близько 11,9% (Додаток А, табл. 1) від загальної висоти зав'язі. Над нею розташована фертильна ділянка, висота якої становить 18,8% від загальної висоти зав'язі. В межах цієї ділянки на радіусах перегородок з'являється три щілини септального нектарника (рис. 4.1.6, І, К). Ці дві ділянки формують синасцидіатну зону. На вищому рівні добре видно межі змикання країв плодолистка (рис. 4.1.6, Л, М). Ця ділянка стерильна і її висота становить 61,4% від загальної висоти зав'язі. Вище рівня відкриття каналів септального нектарника гнізда зав'язі поступово звужуються та переходять у канали стовпчика (рис. 4.1.6, Н). Ці дві ділянки формують симплікатну зону. Ділянка, на якій чітко видно межі зростання країв сусідніх плодолистків займає приймочку маточки та представляє асимплікатну зону (рис. 4.1.6, О).

Септальний нектарник, представлений трьома окремими щілинами у перегородках зав'язі, має висоту близько 45,5% (Додаток А, табл. 1) від загальної висоти зав'язі. За поперечними обрисами порожнини його можна віднести до «ліліюїдного» типу (нелабіринтний роздільний) за Р. Шмід (Schmid, 1985). Септальні щілини не є звивистими, мають горбисту поверхню (Додаток Б, рис. 1.3, А, Б). Порожнини септального нектарника дещо звужуються у верхній частині, формуючи вертикальні вивідні канали, які відкриваються поблизу основи стовпчика у борозенках зав'язі. Нектароносна тканина вистелає септальні щілини повністю, за винятком вивідних каналів, і представлена одним шаром залозистого епідермісу, під яким розташовані один-два шари субепідермальних клітин та кілька глибших шарів паренхіми. Клітини залозистого епідермісу видовжені вертикально відносно поверхні нектарника і мають опуклі зовнішні стінки. Субепідермальні клітини відносно великі за розмірами і видовжені у тангентальній площині. Клітини паренхіми великі, мають округло-видовжену форму.

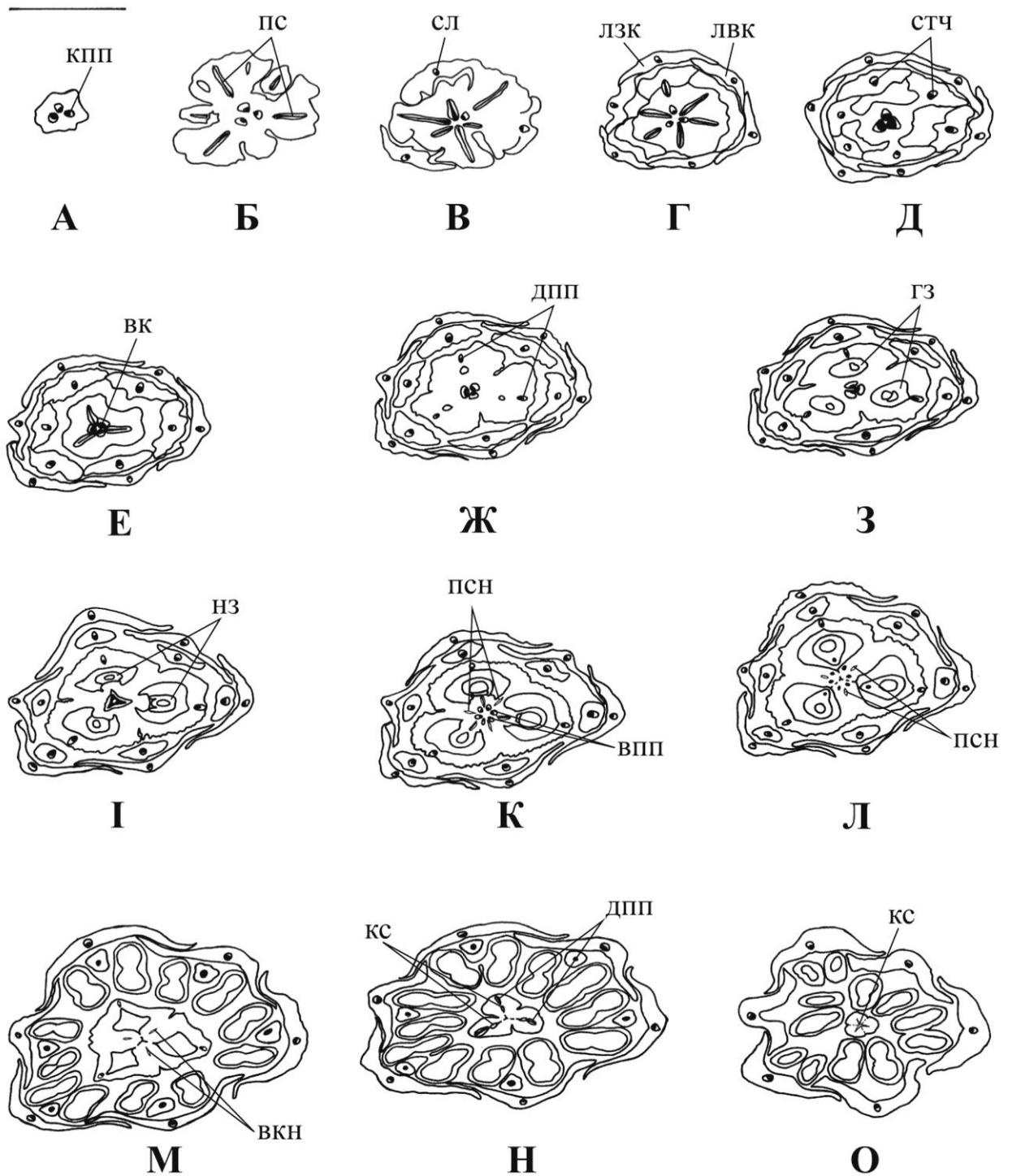


Рис. 4.1.6. Серія поперечних перерізів квітки *Barnardia japonica* Schult.f.  
Лінійка: 1 мм

Провідна система квітконіжки представлена трьома колатеральними провідними пучками (рис. 4.1.6, А). На рівні основ листочків оцвітини від

кожного провідного пучка відхиляється по два пучки, один з яких іннервує листочок оцвітини зовнішнього кола, а другий – листочок оцвітини внутрішнього кола (рис. 4.1.6, Б, В). Сліди листочків оцвітини однопучкові. Сліди тичинок відходять від провідних пучків листочків оцвітини, причому сліди тичинок, які лежать навпроти листочків оцвітини зовнішнього кола, відгалужуються дещо швидше, що свідчить на користь двокільцевої природи андроцею (рис. 4.1.6, В–Д). Вище рівня відщеплення членів оцвітини від центральних провідних пучків до периферії відходить три дорзальні жилки плодолистиків, які огинаючи гнізда зав'язі, входять у стовчик, де сліпо закінчуються (рис. 4.1.6, Е–Н). В центрі зав'язі залишаються пучки вентрального комплексу. Вище, на рівні плаценти, від вентрального комплексу відгалужуються три пучки і входять у насінні зачатки (рис. 4.1.6, І). Дещо вище пучки вентрального комплексу утворюють шість окремих вентральних провідних пучків, які сліпо закінчуються біля основи стовпчика (рис. 4.1.6, К–М).

Дані наших досліджень свідчать про те, що даний гінецей містить синасцидіатну зону, яка лежить при його основі і обмежується зверху рівнем, на якому чітко видно межі змикання країв плодолистка. Симплікатній зоні відповідає ділянка розміщена вище від цього місця, вона включає частину зав'язі та стовпчик. Асимплікатна зона розташована вище цього рівня і представлена приймочкою (рис. 4.1.6, О).

Щілини септального нектарника не сполучаються між собою і на всій своїй довжині є ізольованими, а отже даний гінецей не можна розглядати як гемісинкарпний. Ми вважаємо, що гінецей *Barnardia japonica* не відповідає жодному зі структурних типів, запропонованих В. Ляйнфельнером (Leinfellner, 1950), але його можна розглядати як синкарпний у широкому розумінні.

В ході наших досліджень було встановлено, що гінецей *Barnardia japonica* характеризується трьома вертикальними структурними зонами: синасцидіатною, симплікатною та асимплікатною. Виявлено, що всі листочки

оцвітини та тичинки іннервуються одним провідним пучком. Провідна система гінецею представлена двома групами провідних пучків: вентральним комплексом та трьома дорзальними жилками плодолистків. Септальні щілини нектарника тягнуться від середини зав'язі до її даху і відкриваються назовні біля основи стовпчика; нектароносна тканина вистелає септальну щілину повністю за винятком вивідних каналів.

## Триба *Massonieae*

### *Drimiopsis maculata* Lindl. & Paxton

Квітки *Drimiopsis maculata* дрібні, численні, зібрані у густі китиці. Брактеї і профіли відсутні. Квітконіжки короткі. Оцвітина біла, жовто-зелена або зелена. Листочків оцвітини шість, розташовані по три у двох колах, і зростаються між собою при основі до 2 мм (рис. 4.1.7, А). Листочки зовнішнього кола оцвітини видовжені, човникоподібної форми із

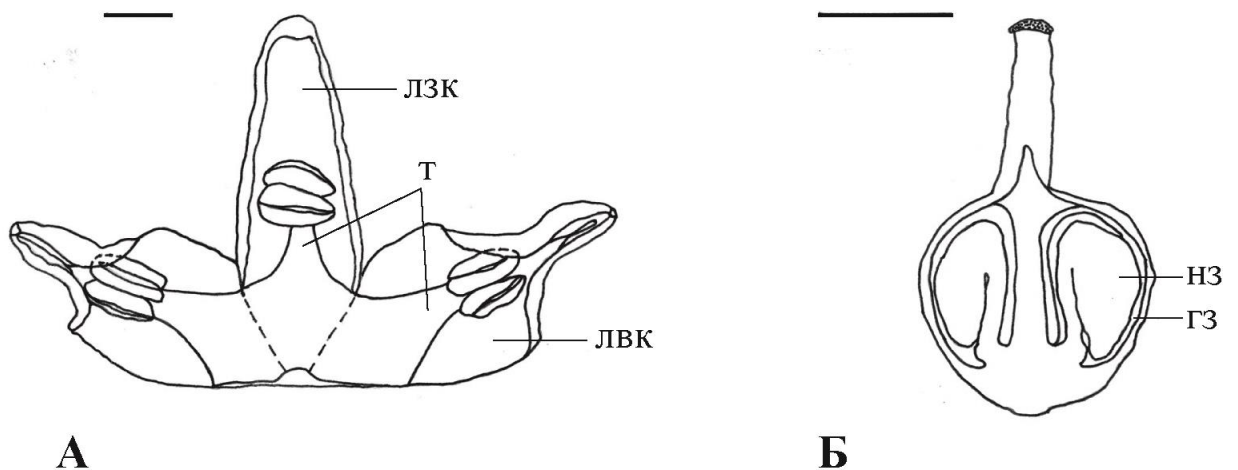


Рис. 4.1.7. Фрагмент відпрепарованої оцвітини з тичинками (А) та поздовжній переріз через зав'язь (Б) *Drimiopsis maculata* Lindl. & Paxton. Лінійка: 1 мм

загнутим кінчиком. Листочки внутрішнього кола оцвітини є дещо ширшими, їх краї і кінчик є більше загорнуті до середини. Андроцей представлений

шістьма тичинками, які протистоять листочкам оцвітини. Тичинкові нитки білі, трикутної форми, зростаються з оцвітиною при основі. Гінецей тричленний, складається із трьох зрослих плодолистків. Зав'язь верхня, округлої форми, зелена. На радіусах перегородок стінки зав'язі помітно три борозенки, які заходять у стовпчик і продовжуються до приймочки. У гніздах зав'язі розташовано по два видовжених анатропних насінних зачатки, один біля одного (рис. 4.1.7, Б), закладаються на центрально-кутових плацентах, обтуратор плацентарно-фунікулярний (Дика, 2011в).

При основі зав'язь на поперечних перерізах має округлі обриси без виражених борозенок. На цьому рівні вона конгенітально тригніздна, стерильна, порожнина септального нектарника відсутня (рис. 4.1.8, Е) Ця ділянка складає близько 6,2% (Додаток А, табл. 1) від загальної висоти зав'язі і формує синасцидіатну зону. Над цією ділянкою на радіусах перегородок з'являється три щілини септального нектарника (рис. 4.1.8, Ж). Ця ділянка фертильна, висота її становить близько 7,7% від загальної висоти зав'язі. Це гемісинасцидіатна зона. На вищому рівні добре видно роздвоєння плаценти і межі змикання країв плодолистка (рис. 4.1.8, З–К). Ця ділянка стерильна, її висота становить 44,6% від загальної висоти зав'язі, та представляє гемісимплекатну зону. Вище рівня відкриття каналів септального нектарника розташована зона епідермального зростання плодолистків (рис. 4.1.8, Л–О). Ця ділянка стерильна, займає частково гнізда та дах зав'язі (24,6% від загальної висоти зав'язі), стовпчик і приймочку.

Септальний нектарник, представлений трьома окремими щілинами у перегородках зав'язі, має висоту 72,3% (Додаток А, табл. 1) від загальної висоти зав'язі. Щілини септального нектарника не є звивистими, мають горбисту поверхню (Додаток Б, рис. 1.4, А, Б). Порожнини септального нектарника дещо звужуються у верхній частині, формуючи вертикальні вивідні канали, які відкриваються поблизу основи стовпчика у борозенках зав'язі. Нектароносна тканина вистелає септальні щілини повністю, за винятком вивідних каналів, і представлена одним шаром залозистого

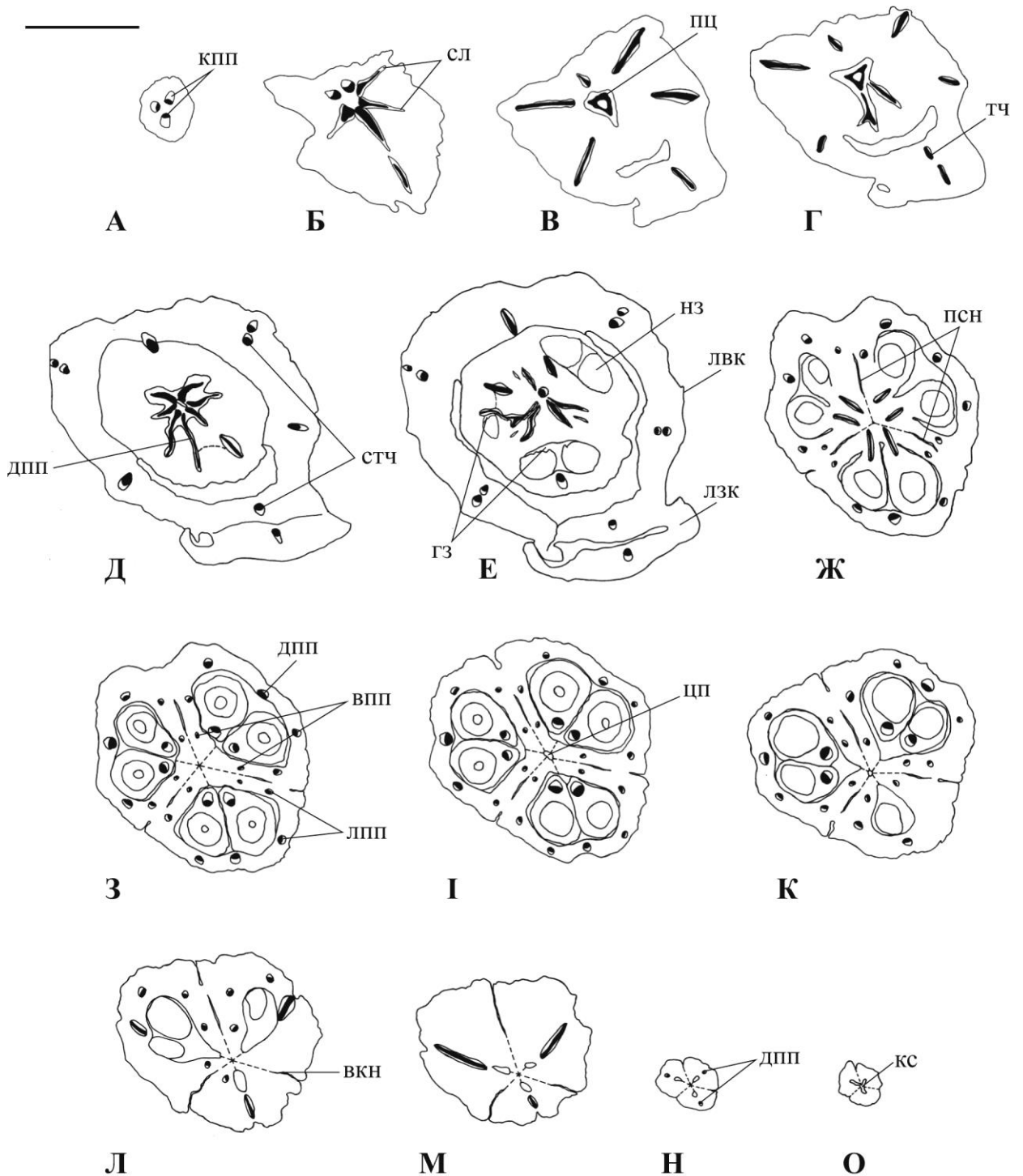


Рис. 4.1.8. Серія поперечних перерізів квітки *Drimiopsis maculata* Lindl. & Paxton. Лінійка: 1 мм

епідермісу, під яким розташовані один-два шари субепідермальних клітин та кілька глибших шарів паренхіми. Клітини залозистого епідермісу видовжені вертикально відносно поверхні нектарника і мають опуклі зовнішні стінки.

Субепідермальні клітини відносно великі за розмірами і видовжені у тангентальній площині. Клітини паренхіми дрібні, мають округлі обриси.

Провідна система квітконіжки представлена трьома колатеральними провідними пучками (рис. 4.1.8, А). На рівні основ листочків оцвітини від кожного провідного пучка відхиляється по два пучки, один з яких іннервує листочок оцвітини зовнішнього кола, а другий – листочок оцвітини внутрішнього кола (рис. 4.1.8, Б, В). Сліди листочків оцвітини однопучкові. Сліди тичинок відходять від провідних пучків листочків оцвітини, причому сліди тичинок, які лежать навпроти листочків оцвітини зовнішнього кола, відгалужуються дещо швидше, що свідчить на користь двокільцевої природи андроцею (рис. 4.1.8, Д). Вище рівня відщеплення членів оцвітини від центральних провідних пучків до периферії відходить три дорзальні жилки плодолистків, які в свою чергу відщеплюють по дві латеральні жилки (рис. 4.1.8, Д, Е). Ці латеральні жилки огинають стінку зав'язі та сліпо закінчуються у верхній її частині. Дорзальні жилки, огинаючи гнізда зав'язі, входять у стовчик, де теж сліпо закінчуються. В центрі зав'язі залишаються пучки вентрального комплексу, які дещо вище утворюють шість окремих вентральних провідних пучків. Вище, на рівні плаценти, від кожного вентрального пучка відгалужується ще два: один іннервує септальний нектарник, а другий входить у насінний зачаток (рис. 4.1.8, Ж, З). Вентральні пучки сліпо закінчуються біля основи стовпчика (рис. 4.1.8, Л) (Дика, 2011в).

Дані наших досліджень свідчать про те, що гінецей *Drimiopsis maculata* містить синасцидіатну зону, яка лежить при його основі і обмежується зверху рівнем закладання щілин септального нектарника (рис. 4.1.8, Е), гемісинасцидіатну зону, яка обмежена дном порожнин нектарника та зоною меристематичного зростання (рис. 4.1.8, Ж), гемісимплекатну зону, в якій чітко видно наявність епідермальних клітин в місцях зростання, і яка обмежується зверху рівнем відкриття вивідних каналів септального нектарника (рис. 4.1.8, З–Л), та асимплекатну зону, що розташована вище

цього рівня і займає дах зав'язі та стовчик разом з приймочкою (рис. 4.1.8, Л–О).

Диференціація пучків вентрального комплексу на три групи вентральних провідних пучків, в кожному плодолистику по два, наявність епідермальних клітин в місцях зростання та наявність центральної порожнини, яка сполучає щілини септального нектарника між собою дозволяє розглядати гінецей *Drimiopsis maculata* як гемісінкарпний в широкому розумінні.

### ***Ledebouria socialis* (Baker) Jessop**

Квітки *Ledebouria socialis* актиноморфні, 0,8 см у діаметрі, зібрані по 11 – 38 у густі китиці. Квітконіжки короткі, квітки нахилені донизу. Листочків оцвітини шість, розташованих почергово у двох колах по три (рис. 4.1.9, А), вільних майже до основи, де утворюють плитку чашу з

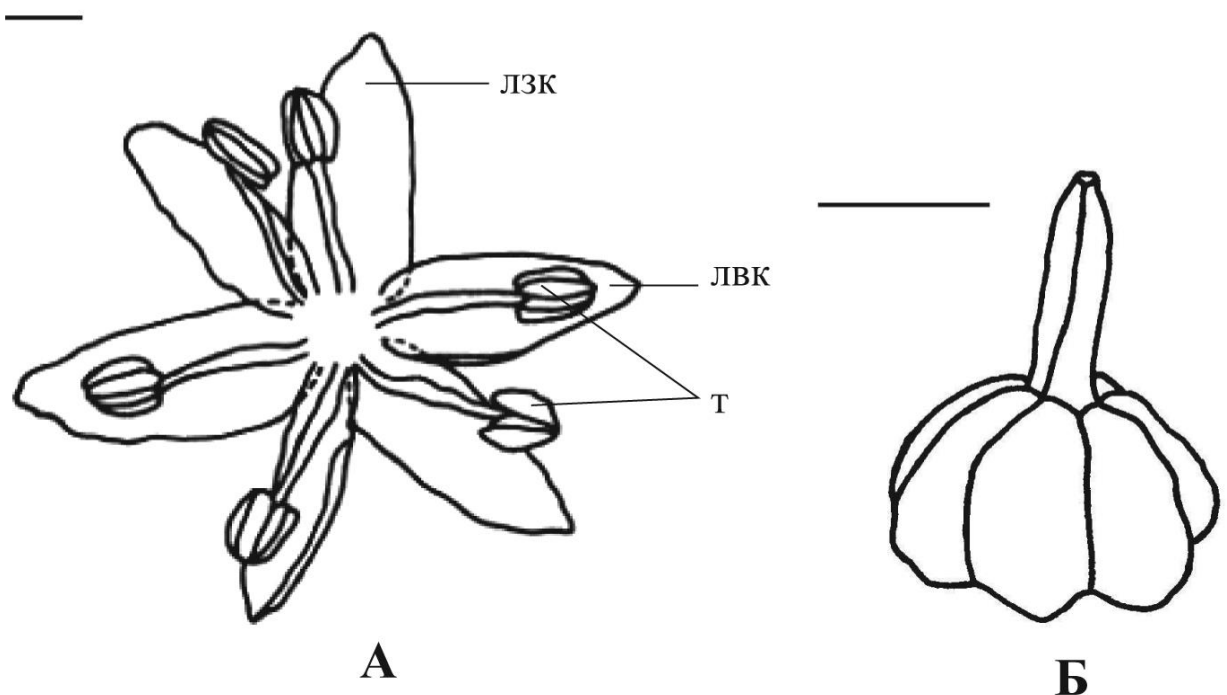


Рис. 4.1.9. Відпрепарована оцвітина з тичинками (А) та маточка (Б), *Ledebouria socialis* (Baker) Jessop. Лінійка: 1 мм



відігнутими назовні біло-зеленими кінчиками. Андроцей представлений шістьма тичинками, які протистоять листочкам оцвітини. Тичинкові нитки при основі зрослі з листочками оцвітини, у верхній частині забарвлені у фіолетовий колір. Гінецей складається із трьох зрослих плодолистків (рис. 4.1.9, Б). Зав'язь верхня, грушоподібна, з трьома поздовжніми борозенками, які заходять у стовпчик і продовжуються до приймочки. У гніздах зав'язі розташовано по два видовжених анатропних насінних зачатки, один біля одного, закладаються на центрально-кутових плацентах, наявний плацентарно-фунікулярний обтуратор (Дика, 2011г).

У серії поперечних перерізів можна виділити три ділянки. При основі зав'язь конгенітально тригніздна, стерильна, гнізда представлені двома порожнинами (рис. 4.1.10, Е, Ж). Ця ділянка складає 9,1% (Додаток А, табл. 1), від загальної висоти зав'язі та формує синасцидіатну зону. Над нею на радіусах перегородок з'являються три щілини септального нектарника (рис. 4.1.10, З). Ця ділянка фертильна, висота її становить близько 14,5% від загальної висоти зав'язі та формує гемісинасцидіатну зону. На вищому рівні добре видно роздвоєння плаценти, межі змикання країв плодолистка та порожнину, яка з'єднує гнізда зав'язі і септальний нектарник (рис. 4.1.10, І, К). Це гемісимплекатна зона. Висота цієї ділянки становить 32,7% від загальної висоти зав'язі (фертильна її частина – 3,6%, а стерильна – 29,1%). Вище рівня відкриття каналів септального нектарника розташована зона епідермального зростання плодолистків (рис. 4.1.10, Л–Н). Ця ділянка стерильна, займає частково гнізда та дах зав'язі (32,7% від загальної висоти зав'язі), стовпчик, приймочку і представляє асимплекатну зону.

Септальний нектарник представлений трьома окремими щілинами в перегородках зав'язі, має висоту 74,6% (Додаток А, табл. 1) від загальної висоти зав'язі. За поперечними обрисами порожнини його можна віднести до «ліліюїдного» типу (нелабіринтний роздільний) за Р. Шмід (Schmid, 1985). Септальні щілини не є звивистими, мають гладеньку поверхню (Додаток Б, рис. 1.5, А, Б). Порожнини септального нектарника *Ledebouria socialis* дещо

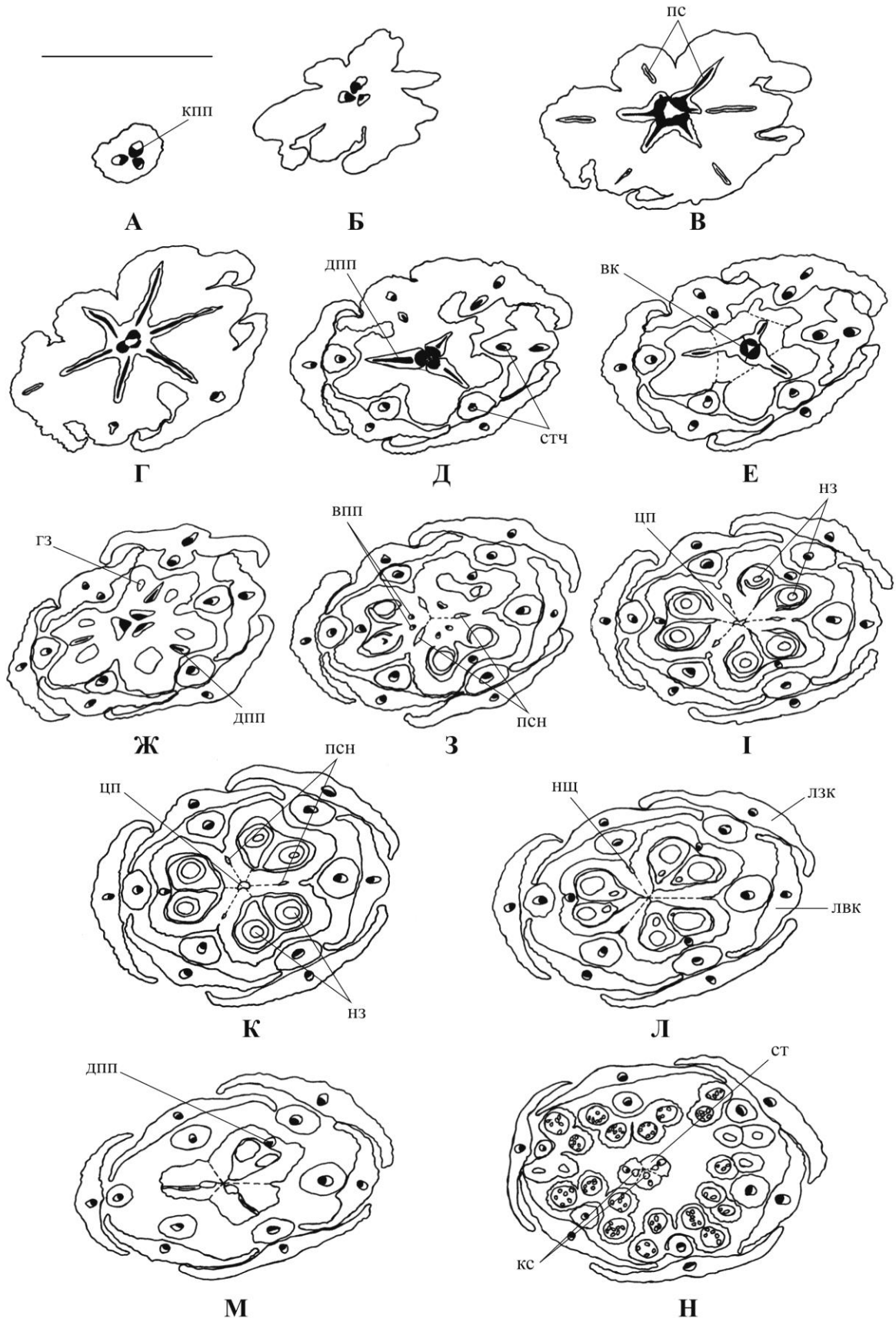


Рис. 4.1.10. Серія поперечних перерізів квітки *Ledebouria socialis* (Baker) Jessop. Лінійка: 1 мм

звужуються у верхній частині, формуючи вивідні канали, які відкриваються назовні в дистальній частині стінки зав'язі. Нектароносна тканина вистелає септальні щілини повністю, за винятком вивідних каналів, і представлена одним шаром залозистого епідермісу, під яким розташований один шар субепідермальних клітин та кілька глибших шарів паренхіми. Клітини залозистого епідермісу за формою наближені до ізодіаметричних або видовжені вертикально відносно поверхні нектарника з більш-менш опуклими зовнішніми стінками.

Провідна система верхньої частини квітконіжки представлена трьома колатеральними провідними пучками (рис. 4.1.10, А). На рівні основ листочків оцвітини від кожного провідного пучка відхиляється по два стовбурові пучки, один з яких іннервує листочок оцвітини зовнішнього кола, а другий – листочок оцвітини внутрішнього кола (рис. 4.1.10, В). Сліди листочків оцвітини однопучкові. Сліди тичинок відходять від провідних пучків листочків оцвітини (рис. 4.1.10, Г, Д). Вище, від центральних провідних пучків до периферії, відходить ще три пучки. Це – дорзальні жилки, які без розгалуження огинають стінку зав'язі зверху та заходять у стовпчик, де сліпо закінчуються (рис. 4.1.10, Д–Н). В центрі зав'язі залишаються пучки вентрального комплексу, які дещо вище утворюють три вентральні провідні пучки на радіусах гнізд, кожен з яких продовжується вгору і розгалужується на два. На деякій відстані помітно шість окремих вентральних провідних пучків, які входять до насінних зачатків і там також сліпо закінчуються (рис. 4.1.10, З, І). Септальний нектарник іннервується відгалуженнями центральних тяжів (Дика, 2011г).

При описі органогенезу квітки *Ledebouria socialis* Р. Сатлер (Sattler, 1973) відзначив, що на ранніх етапах онтогенезу зачаток гінецею представлений трьома вільними примордіями плодолистків серповидної форми. Пізніше формується конгенітально цілісна стінка довкола апекса, що об'єднує ці примордії. Потім примордії гінецею набувають підковоподібної форми та на кінцевому етапі їх краї стикаються в центрі бутону. Через деякий

час ріст апексу припиняється. Верхівка кожного примордію гінецею поступово формує стовпчик з приймочкою, а нижня частина розростається у зав'язь. Постгенітальне злиття плодолистків відбувається від основи зав'язі до верхівки стовпчика, включаючи приймочку.

Аналізуючи вищеописані етапи формування гінецею за Р. Сатлером (Sattler, 1973) та серії поперечних перерізів квітки *Ledebouria socialis* (Baker) Jessop, ми виділили наступні структурні зони гінецею за В. Ляйнфельнером (Leinfellner, 1950): синасцидіатну, гемісинасцидіатну, гемісимплекатну та асимплекатну. В гемісинасцидіатній та гемісимплекатній зонах розташований септальний нектарник (рис. 4.1.10, 3–К). Його висота становить 74,6% від загальної висоти зав'язі. На основі даних, представлених Ван Хілом (Hell, 1988), та на основі наших досліджень ми з'ясували, що порожнина септального нектарника досліджуваного виду обмежена конгенітальною стінкою зовні, зоною меристематичного наростання та зоною епідермального зростання. За розміщенням септальний нектарник *Ledebouria socialis* аналогічний септальному нектарнику *Ornithogalum caudatum* Ait. (підродина Ornithogaloideae родини Hyacinthaceae), природу якого дослідив Ван Хіл.

Дослідження васкулярної анатомії квітки *Ledebouria socialis* підтверджують онтогенетичні дані Р. Сатлера (Sattler, 1973) щодо постгенітального злиття плодолистків. Диференціація пучків вентрального комплексу на три групи провідних пучків, по два в кожному плодолистку, наявність епідермальних клітин в місцях зростання плодолистків та наявність центральної порожнини, яка сполучає щілини септального нектарника між собою, дозволяє розглядати гінецей *Ledebouria socialis* як гемісинкарпний в широкому розумінні.

### ***Veltheimia bracteata* Harv. ex Baker**

Квітки *Veltheimia bracteata* завдовжки 2,5 – 3,5 см, численні, зібрані у щільні китиці конусоподібної форми. Приквітки вузькі, приквіточка ниткоподібні. Квітконіжки короткі, нахилені донизу в нижній частині

суцвіття. Оцвітина формує довгу, дещо зігнуту циліндричну трубку з короткими, відхиленими назовні, зубцями, переважно рожевого або кремового кольору. Вузька квіткова трубка в нижній частині трохи розширюється до верхівки (рис. 4.1.11, А, Б). Зовнішні та внутрішні листочки оцвітини зростаються майже до верхівки. Вільні зубці зовнішніх листочків оцвітини овальної форми, вільні зубці внутрішніх листочків оцвітини

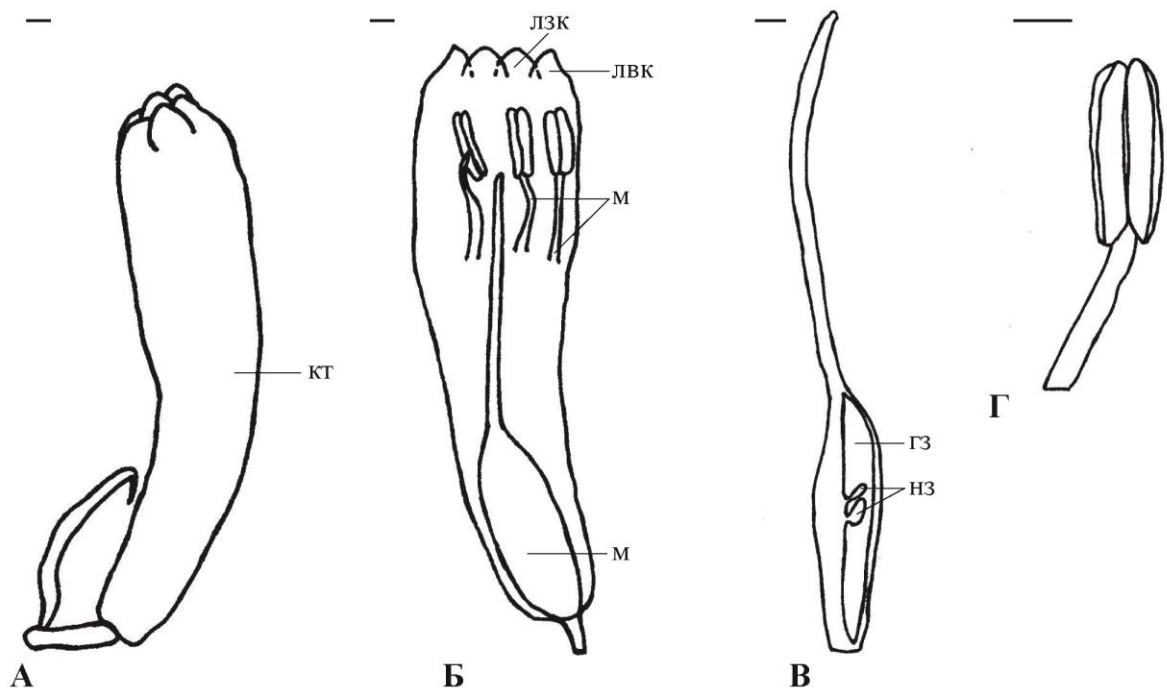


Рис. 4.1.11. Загальний вигляд квітки збоку (А), фрагмент відпрепарованої оцвітини з тичинками та маточкою (Б), поздовжній переріз через зав'язь (В) та тичинка (Г) *Veltheimia bracteata* Harv. ex Baker. Лінійка: 1 мм

овальні, але дещо коротші та вужчі. Андроцей представлений шістьма тичинками, які протистоять листочкам оцвітини. Тичинки розташовані у двох колах. Тичинкові нитки білі або фіолетові, дещо зігнуті, зростаються із трубкою віночка приблизно на дві треті її довжини. Пиляки жовтого кольору, видовжені, захищені у квітковій трубці або злегка з неї виглядають (рис. 4.1.11, Б, Г). Гінецей тричленний, складається із трьох зрослих

плодолистиків. Зав'язь верхня, овальної форми, зелена. На радіусах перегородок стінки зав'язі помітно три борозенки, які заходять у стовпчик і продовжуються до приймочки. У гніздах зав'язі розташовано по 1 – 4 видовжених анатропних насінних зачатки (рис. 4.1.11, В), закладаються на центрально-кутових плацентах, обтуратор плацентарно-фунікулярний. Стовпчик білого кольору, дещо зігнутий, захований у квітковій трубці, або злегка виступає за її межі.

При основі зав'язь на поперечних перерізах має шестигранні обриси із трьома борозенками. На рівні дна вона стерильна, конгенітально тригніздна. Ця ділянка становить 42,8% (Додаток А, табл. 1) від загальної висоти зав'язі. В межах цієї ділянки на радіусах перегородок з'являються три не з'єднані між собою щілини септального нектарника. Над нею розташована фертильна ділянка, висота якої становить 3,2% від загальної висоти зав'язі. Ці дві ділянки формують синасцидіатну зону (рис. 4.1.12, Г–Ж). Над цією ділянкою чітко видно межі зростання боків сусідніх плодолистків в центрі зав'язі (рис. 4.1.12, З). Ця ділянка фертильна, висота її становить 4,3% від загальної висоти зав'язі та формує гемісинасцидіатну зону. На вищому рівні добре видно роздвоєння плаценти, межі змикання країв плодолистка та межі зростання боків сусідніх плодолистків (рис. 4.1.12, І–Л). Це гемісимплікатна зона. Висота цієї ділянки становить 41,4% від загальної висоти зав'язі (фертильна її частина – 14,4%, а стерильна – 27,0%). В кожному гнізді зав'язі розташовані по два насінних зачатки один біля одного. Насінні зачатки анатропні, бітегмальні. Вище рівня відкриття каналів септального нектарника розташована зона епідермального зростання плодолистків (рис. 4.1.12, М–О). Ця ділянка стерильна, займає дах зав'язі (6,1% від загальної висоти зав'язі), стовпчик, приймочку і представляє асимплікатну зону.

Септальний нектарник представлений трьома окремими щілинами в перегородках зав'язі, має висоту 59,7% (Додаток А, табл. 1) від загальної висоти зав'язі. За поперечними обрисами порожнини його можна віднести до

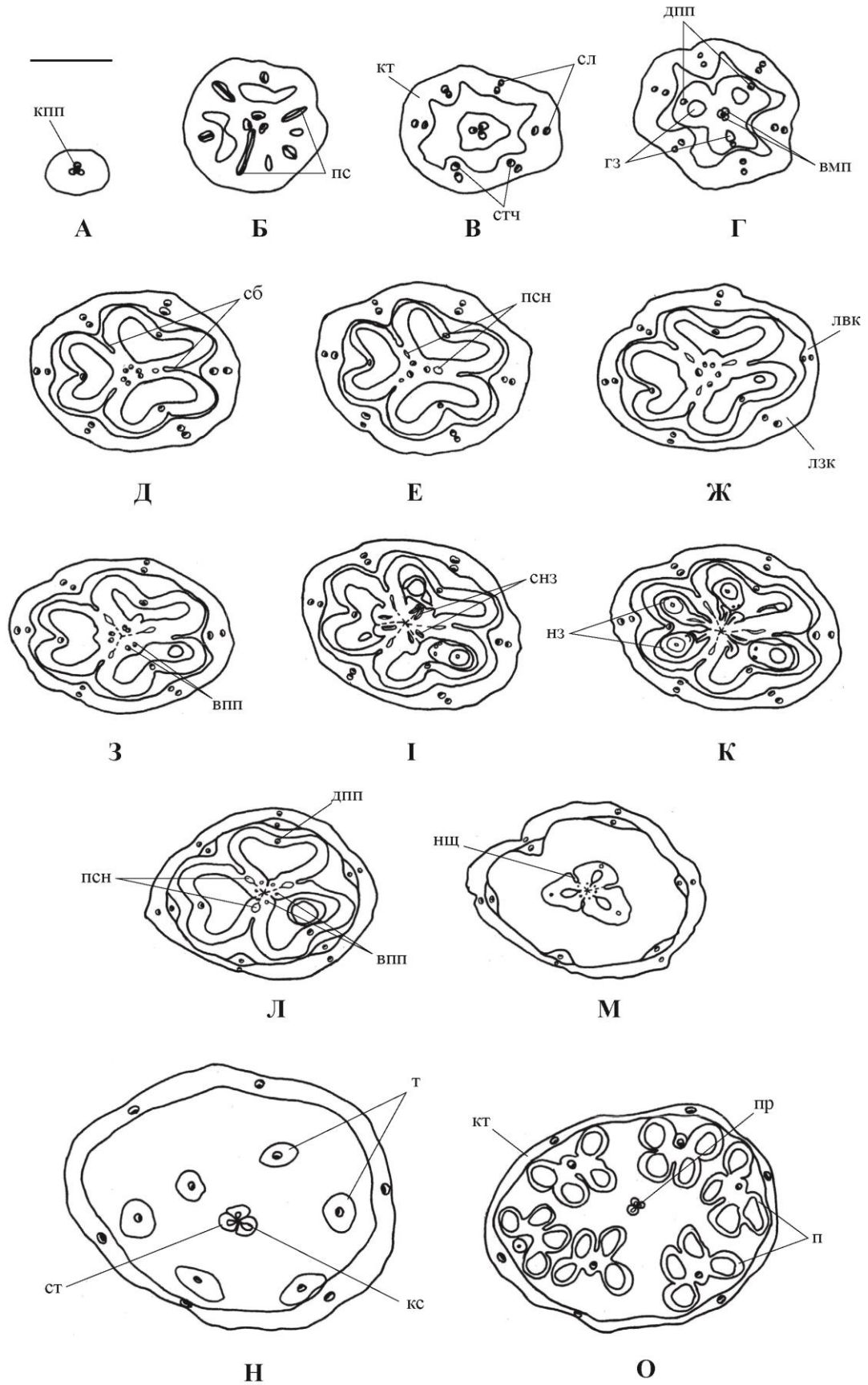


Рис. 4.1.12. Серія поперечних перерізів квітки *Veltheimia bracteata* Harv. ex Baker. Лінійка: 1 мм

«ліліоїдного» типу (нелабіринтний роздільний) за Р. Шмід (Schmid, 1985). Септальні щілини не є звивистими, мають гладеньку поверхню (Додаток Б, рис. 1.6, А, Б). Порожнини септального нектарника *Veltheimia bracteata* дещо звужуються у верхній частині, формуючи вивідні канали, які відкриваються назовні біля основи стовпчика. Нектароносна тканина вистелає септальні щілини повністю, і представлена одним шаром залозистого епідермісу, під яким розташований один шар субепідермальних клітин та кілька глибших шарів паренхіми. Клітини залозистого епідермісу видовжені вертикально відносно поверхні нектарника. Септальний нектарник наявний на рівні синасцидіатної, гемісинасцидіатної, гемісимплекатної та асимплекатної зон (рис. 4.1.12, Д–М).

Провідна система квітконіжки представлена трьома колатеральними провідними пучками (рис. 4.1.12, А), які розташовані на радіусах гнізд зав'язі. На рівні основ листочків оцвітини від кожного провідного пучка горизонтально відгалужуються по два пучки, один з яких іннервує листочок оцвітини зовнішнього кола, а другий – листочок оцвітини внутрішнього кола (рис. 4.1.12, Б, В). Сліди листочків оцвітини однопучкові. Сліди тичинок відходять від провідних пучків листочків оцвітини, причому сліди тичинок, які лежать навпроти листочків оцвітини зовнішнього кола, відгалужуються дещо швидше (рис. 4.1.12, Б, В). Вище рівня відщеплення членів оцвітини від центральних провідних пучків до периферії відходить три дорзальні жилки плодолистків, які огинаючи гнізда зав'язі, входять у стовчик, де сліпо закінчуються (рис. 4.1.12, Г–М). В центрі зав'язі залишаються вентрально-медіанні пучки, які лежать на радіусах гнізд зав'язі (рис. 4.1.12, Г). У висхідному напрямку ці пучки попарно розділяються на два вентральних пучки плодолистка, кожен з яких, на рівні виникнення щілин септального нектарника, об'єднується із вентральним пучком сусіднього плодолистка, формуючи три септальні провідні пучки (рис. 4.1.12, Е). Септальні провідні пучки на рівні закладання плацент знову попарно розділяються на два вентральних пучки плодолистка, кожен з яких візгалужує провідний пучок,



який іннервує насінний зачаток (рис. 4.1.12, Ж–К). Вентральні пучки сліпо закінчуються біля основи стовпчика (рис. 4.1.12, М). Септальний нектарник іннервується вентральними пучками.

Аналізуючи серії поперечних перерізів квітки *Veltheimia bracteata*, ми виділили наступні структурні зони гiнецею за В. Ляйнфельнером (Leinfellner, 1950): синасцидіатну, гемісинасцидіатну, гемісимплікатну та асимплікатну. Ми визначили гiнецей *V. bracteata* як гемісинкарпний в широкому розумінні.

Отже, в результаті нашого дослідження ми встановили, що квітки *Ledebouria socialis* (триба Massonieae) мають вільні листочки оцвітини та вільні тичинки, у квітках *Scilla bifolia*, *Barnardia japonica* (триба Hyacintheae) листочки оцвітини та тичинки зрослі при основі, для *Puschkinia sciloides* (триба Hyacintheae) та *Veltheimia bracteata* (Massonieae) характерна наявність короткої та довгої квіткової трубки, відповідно, із зрослих листочків оцвітини та тичинок.

У всіх представників підродини Hyacinthoideae виявлена центрально-кутова плацентація в нижній частині та парієтальна у верхній частині зав'язі, тип обтуратора визначений як плацентарно-фунікулярний. Стовпчик із трьома окремими каналами виявлений у *Barnardia japonica*, *Drimiopsis maculata*, *Ledebouria socialis*, *Veltheimia bracteata*, тоді як у *Scilla bifolia* та *Puschkinia sciloides* канали стовпчика розділені при його основі, але зливаються, формуючи один трипроменевий канал, в напрямку до верхівки.

На основі аналізу вертикальної структури гiнецею та септального нектарника виявлено гемісинкарпний гiнецей із об'єднаним типом нектарника у *Ledebouria socialis*, *Drimiopsis maculata*, *Veltheimia bracteata* (триба Massonieae), синкарпний гiнецей із об'єднаним типом нектарника – у *Scilla bifolia*, *Puschkinia sciloides* (триба Hyacintheae) та синкарпний гiнецей із роздільним типом нектарника – у *Barnardia japonica* (триба Hyacintheae).

Сліди листочків оцвітини та тичинок у представників Hyacinthoideae, однопучкові, кожен плодолисток містить один дорзальний і два вентральні пучки. Іннервація базується на трипучковому сліду плодолистка.

## 4.2. Підродина Ornithogaloideae Speta (1998)

### Триба Ornithogaleae

#### *Ornithogalum fimbriatum* Willd.

Квітки *Ornithogalum fimbriatum* актиноморфні, 2,5 – 3,5 см у діаметрі, зібрані у щиткоподібні китиці. Квітконіжки видовжені, прямостоячі. Приквітки довгі, досягають половини довжини квітконіжки. Листочки оцвітини розташовані почергово у двох колах по три (рис. 4.2.1, А), зростаються лише при основі, білого кольору із широкою зеленою смужкою на абаксіальній стороні. Зовнішні листочки оцвітини більші, ніж внутрішні, видовженої овальної форми. Андроцей представлений шістьма тичинками, які протистоять листочкам оцвітини. Тичинки зовнішнього кола дещо більші від тичинок внутрішнього кола. Тичинкові нитки вільні, широкі при основі та поступово звужуються до верхівки (рис. 4.2.1, В). Пиляки великі, видовжені, кріпляться до тичинкових ниток у середній дорзифіксній частині. Гінецей

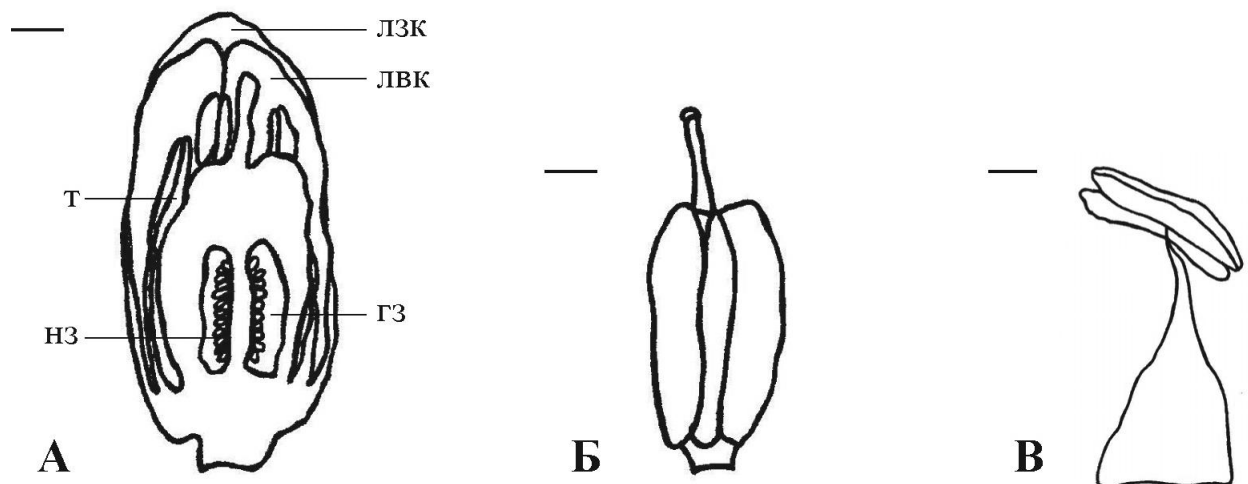


Рис. 4.2.1. Поздовжній переріз через квітку (А), маточка (Б) та тичинка (В) *Ornithogalum fimbriatum* Willd. Лінійка: 1 мм

складається із трьох зрослих плодолистків. Зав'язь верхня, овальної форми із поздовжніми септальними борозенками (рис. 4.2.1, А, Б). У гніздах зав'язі розташовано по 28 – 30 насінних зачатків. Нижня пара насінних зачатків закладається на центрально-кутових плацентах, а насінні зачатки, що розташовані вище, мають парієтальну плацентацію, обтуратор фунікулярний. Стовпчик апікальний із трипроменевим каналом. Приймочка трилопатева.

При основі зав'язь на поперечних перерізах має шестигранну форму, без виражених борозенок. Борозенки з'являються на рівні закладання порожнин септального нектарника (рис. 4.2.2, Ж). На рівні дна зав'язь є стерильною, тригніздною, гнізда не з'єднані між собою. Дещо вище з'являються насінні зачатки. Ця ділянка формує синасцидіатну зону, стерильна її частина становить 16,0% (Додаток А, табл. 1), а фертильна – 6,3% від загальної висоти зав'язі. (рис. 4.2.2, Е–З). У межах цієї зони з'являються три не з'єднані між собою порожнини септального нектарника. На вищому рівні добре видно межі змикання країв плодолистків (рис. 4.2.2, І). Ця ділянка фертильна і вона представляє симплікатну зону, висота її становить 2,8% від загальної висоти зав'язі. Вище розташована гемісимплікатна зона, у якій чітко видно як межі змикання країв плодолистків, так і межі змикання бічних поверхонь сусідніх плодолистків (рис. 4.2.2, К, Л). Ця зона сформована фертильною (висота 48,6% від загальної висоти зав'язі) та стерильною (висота 12,5% від загальної висоти зав'язі) ділянками. Ще вище гнізда зав'язі поступово звужуються, з'являються вентральні щілини між краями плодолистка і формується один трипроменевий канал стовпчика (рис. 4.2.2, М). У даху зав'язі порожнини септального нектарника об'єднуються зі септальними борозенками, формуючи нектарні щілини, які слугують вивідним каналом нектарника. Вище рівня відкриття каналів септального нектарника розташована зона епідермального зростання плодолистків. Ця ділянка стерильна, займає дах зав'язі (6,3% від загальної висоти зав'язі), стовпчик та приймочку і представляє асимплікатну зону (рис. 4.2.2, М, Н) (Дика, 2018).

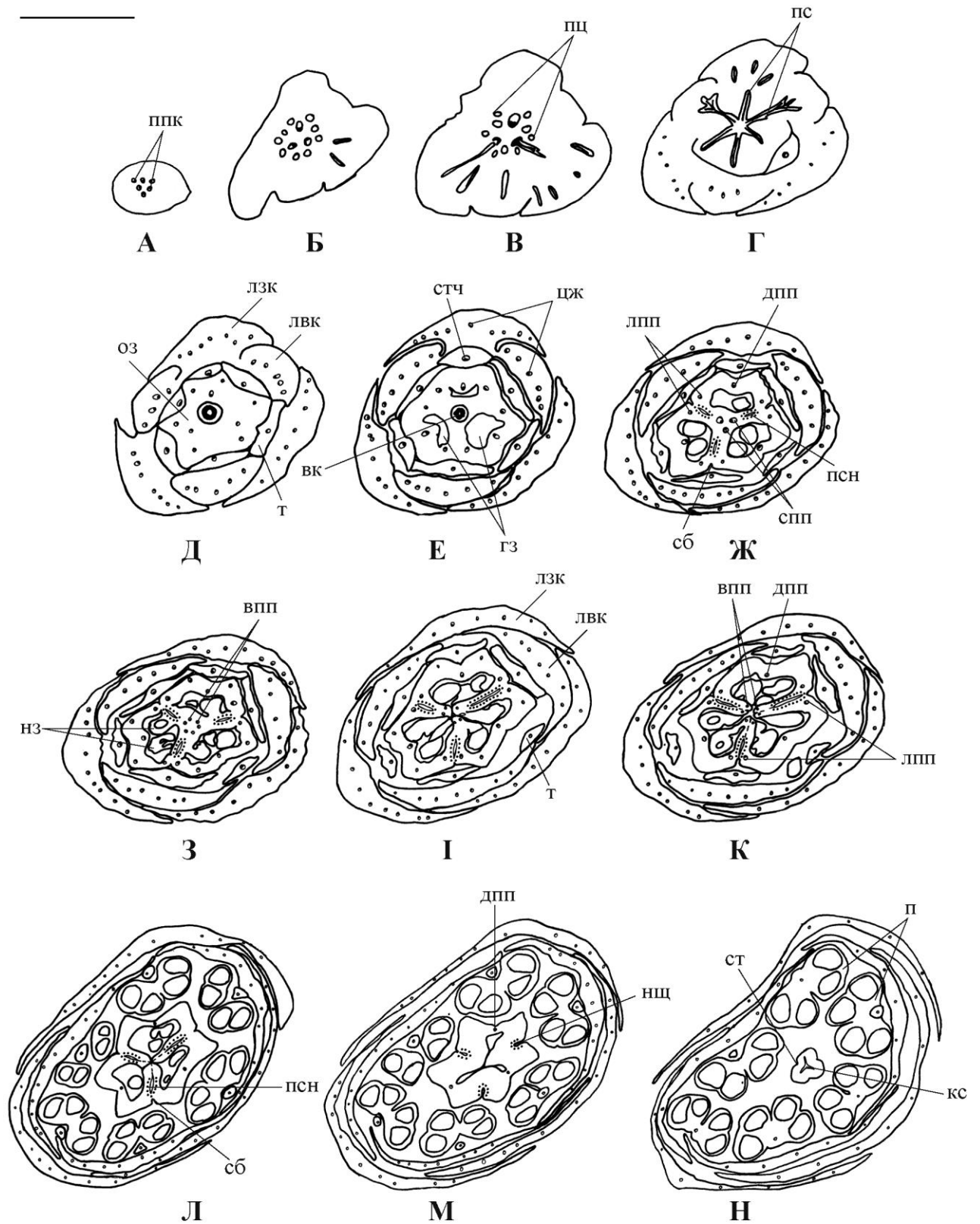


Рис. 4.2.2. Серія поперечних перерізів квітки *Ornithogalum fimbriatum* Willd.

Лінійка: 1 мм

Септальний нектарник представлений трьома окремими порожнинами у перегородках зав'язі і має висоту 80,6% (Додаток А, табл. 1) від загальної висоти зав'язі. Септальні порожнини не є звивистими, проте, мають горбкувату поверхню (Додаток Б, рис. 1.7, А, Б). Стінки септального нектарника вкриті одношаровим залозистим епідермісом, наявна тонка кутикула. Залозиста тканина яскраво виражена на всій висоті нектарника, вивідні канали якого відкриваються біля основи стовпчика. Клітини залозистого епідермісу видовжені вертикально відносно поверхні нектарника. Септальний нектарник наявний на рівні синасцидіатної, симплікатної, гемісимплікатної та асимплікатної зон (рис. 4.2.2, Ж–М).

У провідній системі квітконіжки сформовано шість колатеральних провідних пучків у двох колах (рис. 4.2.2, А). Три пучки внутрішнього кола розташовані на радіусах гнізд зав'язі, три пучки зовнішнього кола лежать на радіусах перегородок зав'язі. У висхідному напрямку кожен пучок зовнішнього кола розгалужується на три і разом з пучками внутрішнього кола формують провідний циліндр. В основі квітки від провідного циліндра до периферії горизонтально відхиляється три пучки внутрішнього кола, які іннервують зовнішні листочки оцвітини (рис. 4.2.2, Б–Г). Дещо вище від провідного циліндра до периферії відхиляється три пучки на радіусах перегородок зав'язі, які іннервують внутрішні листочки оцвітини. Усі пучки, у свою чергу, ще у квітколожі відгалужують по два бічних, які входять у листочки зовнішнього та внутрішнього кола оцвітини відповідно, та по одному вертикальному пучку, кожен з яких іннервує тичинку. Провідні пучки у зовнішніх та внутрішніх листочках оцвітини галузяться і можуть утворювати анастомози між собою. Усі провідні пучки квітки колатеральні, закритого типу.

Дещо вище, на рівні основи зав'язі, від провідного циліндра відходить по три жилки (одна – дорзальна і дві – латеральні) до кожного плодолистка (рис. 4.2.2, Д, Е). Решту пучків провідного циліндра зближуються, формуючи вентральний комплекс. На рівні закладання щілин септального нектарника

пучки вентрального комплексу реорганізуються, формуючи три септальних пучки, які лежать на радіусах перегородок зав'язі (рис. 4.2.2, Ж). Септальні пучки продовжуються вгору та на рівні появи плацент кожен з них розділяється на два вентральних пучки, що належать різним плодолисткам (рис. 4.2.2, З). Вентральні пучки продовжуються вгору і на різній висоті відгалужують сліди насінних зачатків (рис. 4.2.2, З–К). Дорзальні провідні пучки огинають гнізда зав'язі ззовні та згори, входять у стовпчик, де сліпо закінчуються. В середній частині зав'язі дорзальні провідні пучки формують дрібні бічні відгалуження. Латеральні займають латеральне положення біля дистальних країв щілин септального нектарника. Латеральні та вентральні жилки плодолистків сліпо закінчуються у даху зав'язі (рис. 4.2.2, Л, М). Септальний нектарник іннервується латеральними пучками плодолистків.

Аналізуючи вертикальну зональність гінецею та септального нектарника, ми визначили гінецей *O. fimbriatum* як синкарпний із об'єднаним типом нектарника.

### ***Ornithogalum dubium* Houtt.**

Квітки *Ornithogalum dubium* актиноморфні, 2 – 4 см у діаметрі, зібрані у китиці. Квітконіжки прямостоячі. Приквітки коротші від квітконіжок. Оцвітина містить три зовнішні та три внутрішні вільні листочки (рис. 4.2.3, А), які є оранжевого кольору, часто зеленуваті при основі, овальні. Андроцей представлений шістьма тичинками, які розташовані у двох колах. Тичинки внутрішнього кола дещо більші від тичинок зовнішнього кола (рис. 4.2.3, В, Г). Тичинкові нитки вільні, широкі на всій своїй довжині та різко звужуються у верхній частині. Пиляки видовжені, кріпляться до тичинкових ниток у середній дорзифіксній частині. Гінецей складається із трьох зрослих плодолистків. Зав'язь верхня, овальної форми із поздовжніми септальними борозенками (рис. 4.2.3, Б). У гніздах зав'язі розташовано по 8 – 10 насінних зачатків, наявний фунікулярний обтуратор, плацентація

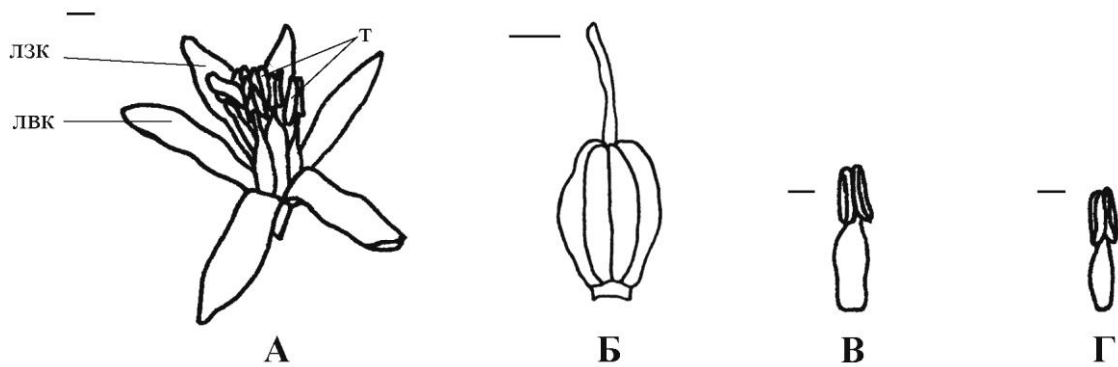


Рис. 4.2.3. Загальний вигляд квітки (А), маточка (Б), тичинки внутрішнього (В) та зовнішнього кола (Г) *Ornithogalum dubium* Houtt. Лінійка: 1 мм

паріетальна. Стовпчик короткий, апікальний із трипроменевим каналом. Приймочка трилопатева.

При основі зав'язь на поперечних перерізах має округло-шестигранну форму, без виражених борозенок. Борозенки з'являються на рівні закладання порожнин септального нектарника (рис. 4.2.4, Д). На рівні дна зав'язі стерильна, конгенітально тригніздна. Ця ділянка формує синасцидіатну зону і становить 18,7% (Додаток А, табл. 1) від загальної висоти зав'язі (рис. 4.2.4, Г, Д). В межах цієї ділянки на радіусах перегородок з'являються три не з'єднані між собою щілини септального нектарника. На вищому рівні добре видно межі змикання країв плодолистків (4.2.4, Е). Ця ділянка фертильна і вона представляє симплікатну зону, висота її становить 6,5% від загальної висоти зав'язі. На вищому рівні добре видно роздвоєння плаценти, межі змикання країв плодолистка та межі зростання боків сусідніх плодолистків (рис. 4.2.4, Ж, З). Це гемісимплікатна зона. Висота цієї ділянки становить 52,5% від загальної висоти зав'язі (фертильна її частина – 36,7%, а стерильна – 15,8%). Ще вище гнізда зав'язі поступово звужуються, з'являються вентральні щілини між краями плодолистка і формується один трипроменевий канал стовпчика (рис. 4.2.4, І, К). У даху зав'язі порожнини септального нектарника об'єднуються зі септальними борозенками, формуючи нектарні щілини, які слугують вивідним каналом нектарника (рис.

4.2.4, I). Вище рівня відкриття каналів септального нектарника розташована зона епідермального зростання плодолистків. Ця ділянка стерильна, займає дах зав'язі (11,5% від загальної висоти зав'язі), стовпчик та приймочку і представляє асимплікатну зону (рис. 4.2.4, I, K).

Септальний нектарник представлений трьома окремими порожнинами у перегородках зав'язі і має висоту 71,9% (Додаток А, табл. 1) від загальної висоти зав'язі. Септальні порожнини не є звивистими, проте, мають горбкувату поверхню (Додаток Б, рис. 1.8, А, Б). Стінки септального нектарника вкриті одношаровим залозистим епідермісом, наявна тонка кутикула. Під епідермісом розташований один шар субепідермальних клітин та кілька глибших шарів паренхіми. Клітини залозистого епідермісу видовжені вертикально відносно поверхні нектарника. Залозиста тканина яскраво виражена на всій висоті нектарника, вивідні канали якого відкриваються біля основи стовпчика. Септальний нектарник наявний на рівні синасцидіатної, симплікатної, гемісимплікатної та асимплікатної зон (рис. 4.2.4, Д–І).

Провідна система квітконіжки утворена двома концентричними колами провідних пучків (рис. 4.2.4, А). В центрі квітконіжки розташовані три більших колатеральних пучки, довкола яких у зовнішньому колі розташовані численні менші провідні пучки. У висхідному напрямку всі провідні пучки формують провідний циліндр. В основі квітки від провідного циліндра до периферії горизонтально відхиляється три пучки внутрішнього кола, які іннервують зовнішні листочки оцвітини (рис. 4.2.4, Б). Дещо вище від провідного циліндра до периферії відхиляється три пучки зовнішнього кола, які іннервують внутрішні листочки оцвітини (рис. 4.2.4, Б, В). Усі пучки, у свою чергу, ще у квітколожі відгалужують по два бічних, які входять у листочки зовнішнього та внутрішнього кола оцвітини відповідно, та по одному вертикальному пучку, кожен з яких іннервує тичинку. Провідні пучки у зовнішніх та внутрішніх листочках оцвітини галузяться і можуть



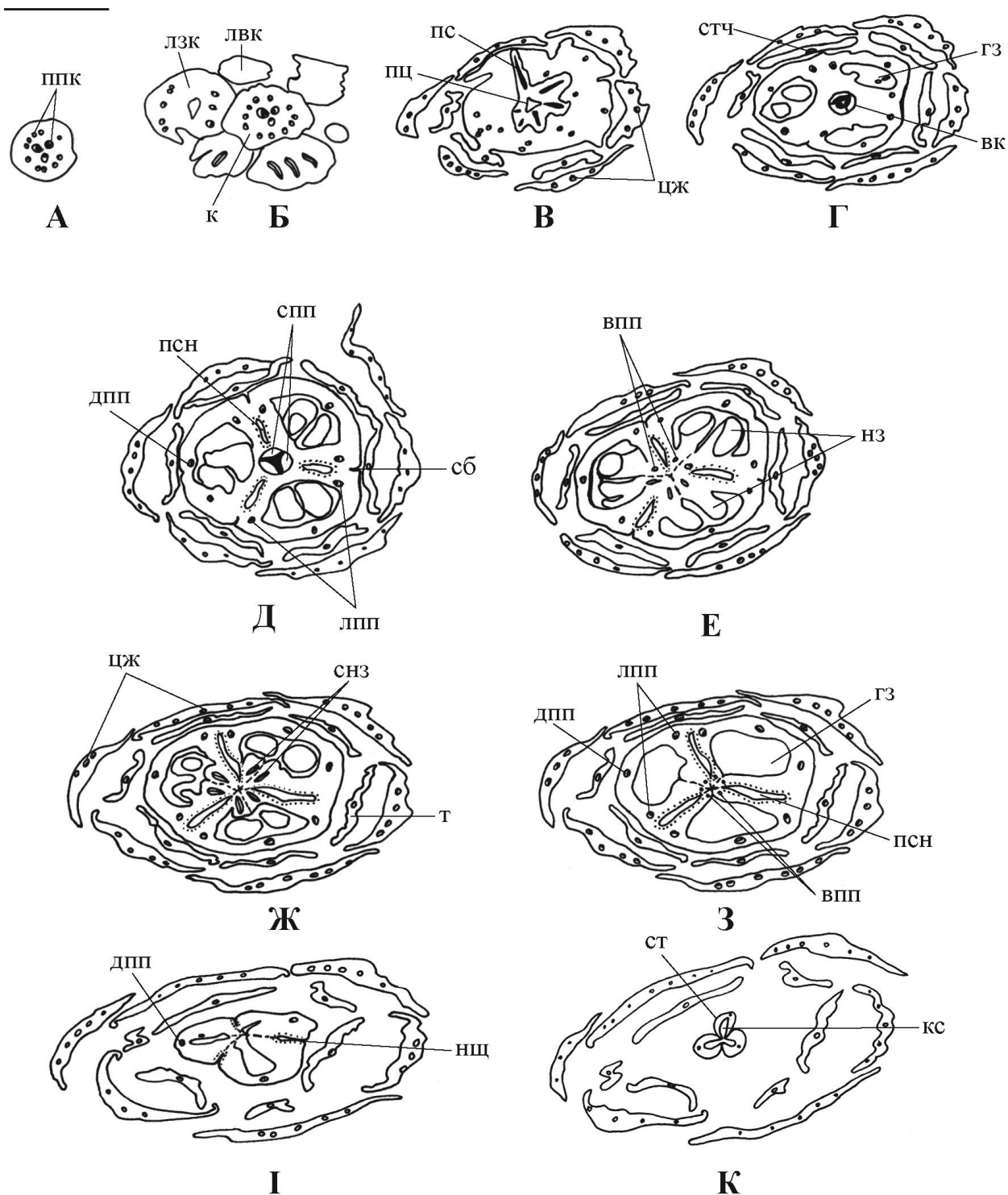


Рис. 4.2.4. Серія поперечних перерізів квітки *Ornithogalum dubium* Houtt.  
Лінійка: 1 мм

утворювати анастомози між собою. Усі провідні пучки квітки колатеральні, закритого типу.

Дещо вище, на рівні основи зав'язі, від провідного циліндра відходить по три жилки (одна – дорзальна і дві – латеральні) до кожного плодолистка (рис. 4.2.4, В, Г). Решту пучків провідного циліндра зближуються, формуючи три групи пучків, які представляють вентральний комплекс. На рівні закладання щілин септального нектарника пучки вентрального комплексу реорганізуються, формуючи три септальних пучки, які лежать на радіусах перегородок зав'язі (рис. 4.2.4, Д). Септальні пучки продовжуються вгору та на рівні появи плацент кожен з них розділяється на два вентральних пучки, що належать різним плодолисткам (рис. 4.2.4, Е, Ж). Вентральні пучки продовжуються вгору і на різній висоті відгалужують сліди насінних зачатків. Дорзальні провідні пучки огинають гнізда зав'язі ззовні і згори, входять у стовпчик, де сліпо закінчуються. Латеральні провідні пучки займають положення біля дистальних країв щілин септального нектарника. Латеральні та вентральні жилки плодолистків сліпо закінчуються у даху зав'язі (рис. 4.2.4, З, І). Септальний нектарник іннервується латеральними пучками плодолистків.

Аналізуючи вертикальну зональність гінецея та септального нектарника, ми визначили гінецей *O. dubium* як синкарпний із об'єднаним типом нектарника.

### ***Ornithogalum orthophyllum* subsp. *kochii* (Parl.) Zahar.**

Квітки *Ornithogalum orthophyllum* subsp. *kochii* актиноморфні, приблизно 2,5 см у діаметрі, зібрані у китиці. Квітконіжки видовжені, прямостоячі. Приквітки дещо довші від половини довжини квітконіжки, із поздовжньою зеленою смужкою. Листочків оцвітини шість, розташованих почергово у двох колах по три (рис. 4.2.5, А), вільних майже до основи, де утворюють плитку чашу. Листочки оцвітини білі з центральною зеленою смугою на абаксіальній стороні. Зовнішні листочки оцвітини більші, ніж внутрішні. Андроцей представлений шістьма тичинками, які протистоять листочкам оцвітини. Тичинки зовнішнього кола дещо менші від тичинок

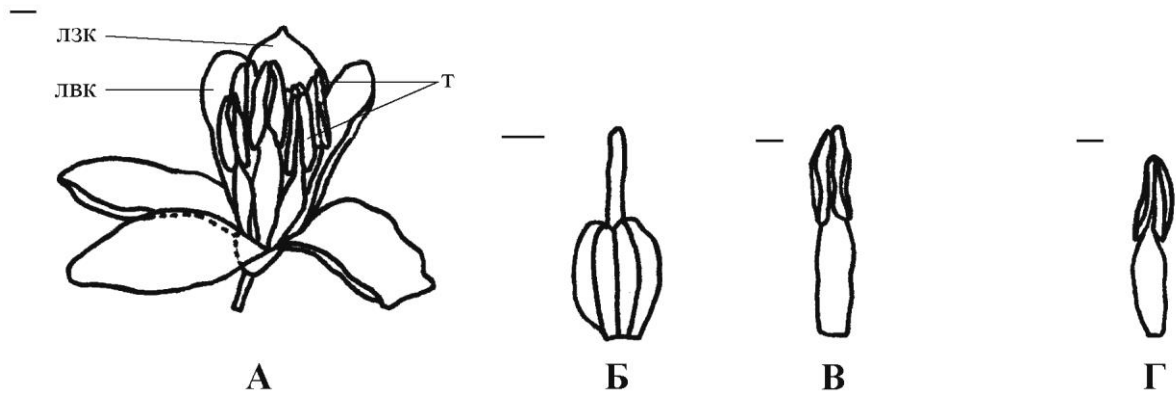


Рис. 4.2.5. Загальний вигляд квітки (А), маточка (Б), тичинки внутрішнього (В) та зовнішнього кола (Г) *Ornithogalum orthophyllum* subsp. *kochii* (Parl.) Zahar. Лінійка: 1 мм

внутрішнього кола (рис. 4.2.5, В, Г). Тичинкові нитки вільні, широкі на всій своїй довжині та різко звужуються біля верхівки. Пиляки видовжені, кріпляться до тичинкових ниток у середній дорзифіксній частині. Гінецей досліджуваного виду складається із трьох зрослих плодолистків. Зав'язь верхня, овальної форми із поздовжніми септальними борозенками (рис. 4.2.5, Б). У гніздах зав'язі розташовано по 8 – 10 насінних зачатків. Подібно як у *Ornithogalum fimbriatum*, нижня пара насінних зачатків закладається на центрально-кутових плацентах, а насінні зачатки, що розташовані вище, мають парієтальну плацентацію, обтуратор фунікулярний. Стовпчик апікальний із трипроменевим каналом. Приймочка трилопатева.

Плодолистки *Ornithogalum orthophyllum* subsp. *kochii* зрості від основи до верхівки стовпчика. При основі зав'язь на поперечних перерізах має шестигранну форму, без виражених борозенок. Борозенки з'являються на рівні закладання порожнин септального нектарника (рис. 4.2.6, Г, Д). На рівні дна зав'язь є стерильною, тригніздною. Деяко вище з'являються насінні зачатки. Ця ділянка формує синасцидіатну зону, стерильна її частина становить 17,0% (Додаток А, табл. 1), а фертильна – 3,6% від загальної висоти зав'язі. (рис. 4.2.6, Г–Е). У межах цієї зони з'являються три не

з'єднані між собою порожнини септального нектарника. На вищому рівні добре видно межі змикання країв плодолистків (рис. 4.2.6, Ж). Ця ділянка фертильна і вона представляє симплікатну зону, висота її становить 5,4% від загальної висоти зав'язі. Вище розташована гемісимплікатна зона, у якій чітко видно як межі змикання країв плодолистків, так і межі змикання бічних поверхонь сусідніх плодолистків (рис. 4.2.6, З, І). Ця зона сформована фертильною (висота 38,4% від загальної висоти зав'язі) та стерильною (висота 16,1% від загальної висоти зав'язі) ділянками. Ще вище гнізда зав'язі поступово звужуються, з'являються вентральні щілини між краями плодолистка і формується один трипроменевий канал стовпчика (рис. 4.2.6, К, Л). У даху зав'язі порожнини септального нектарника об'єднуються зі септальними борозенками, формуючи нектарні щілини, які слугують вивідним каналом нектарника (рис. 4.2.6, К). Вище рівня відкриття каналів септального нектарника розташована зона епідермального зростання плодолистків. Ця ділянка стерильна, займає дах зав'язі (14,3% від загальної висоти зав'язі), стовпчик та приймочку і представляє асимплікатну зону (рис. 4.2.6, К, Л) (Дика, 2017).

Септальний нектарник представлений трьома окремими порожнинами у перегородках зав'язі і має висоту 76,8% (Додаток А, табл. 1) від загальної висоти зав'язі. Септальні порожнини не є звивистими, проте, мають горбкувату поверхню (Додаток Б, рис. 1.9, А, Б). Стінки септального нектарника вкриті одношаровим залозистим епідермісом, наявна тонка кутикула. Під епідермісом розташований один шар субепідермальних клітин та кілька глибших шарів паренхіми. Клітини залозистого епідермісу ізодіаметричної форми. Залозиста тканина яскраво виражена на всій висоті нектарника, вивідні канали якого відкриваються біля основи стовпчика. Септальний нектарник наявний на рівні синасцидіатної, симплікатної, гемісимплікатної та асимплікатної зон (рис. 4.2.6, Д–К).

Провідна система квітконіжки утворена двома концентричними групами провідних пучків (рис. 4.2.6, А). Одна група представлена трьома

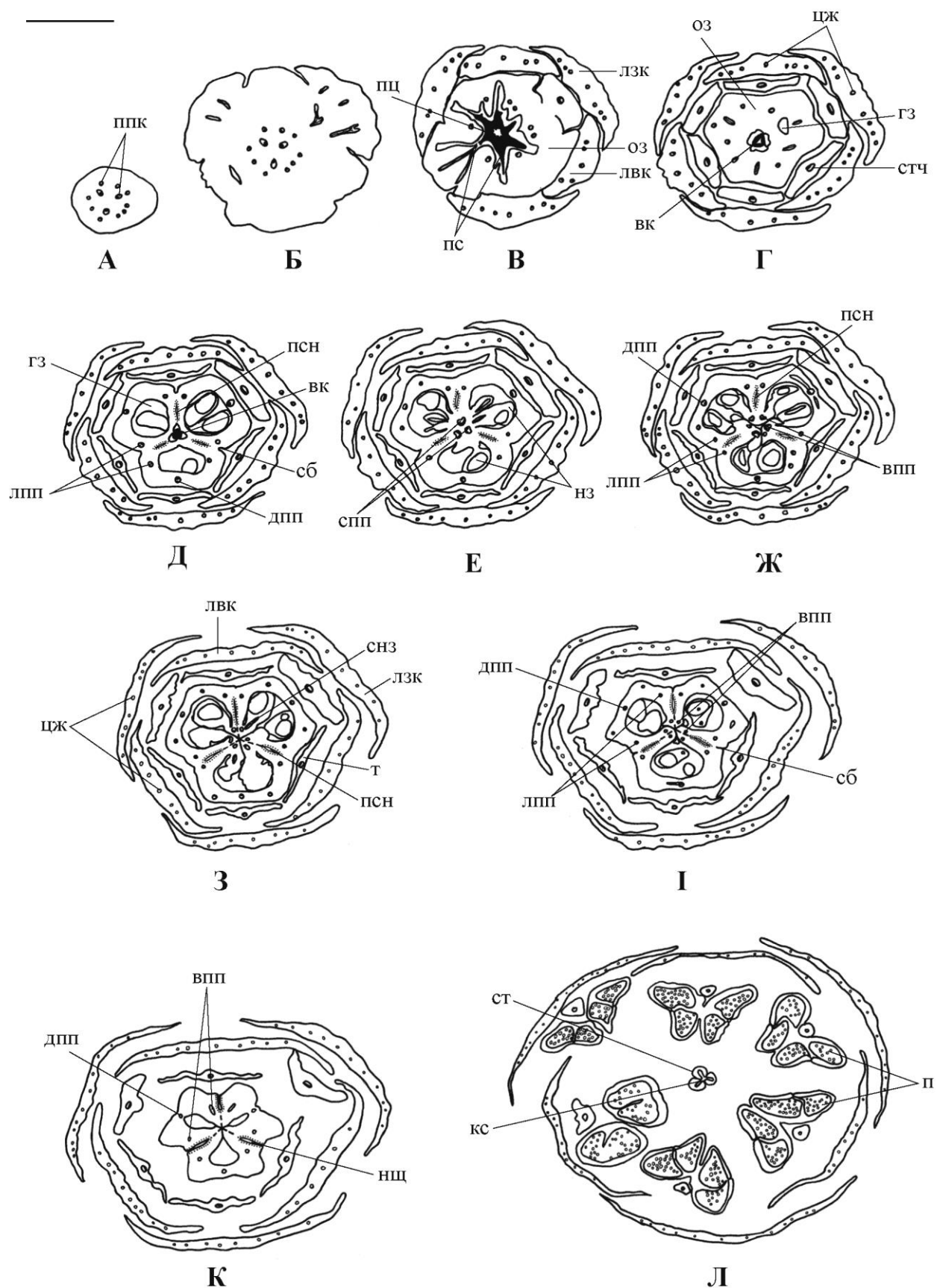


Рис. 4.2.6. Серія поперечних перерізів квітки *Ornithogalum orthophyllum* subsp. *kochii* (Parl.) Zahar. Лінійка: 1 мм

великими колатеральними пучками, розташованими у центрі квітконіжки на радіусах гнізд зав'язі. Друга – трьома групами менших пучків, які чергуються з великими, лежать на радіусах перегородок зав'язі і розташовані у зовнішньому колі. У висхідному напрямку всі провідні пучки формують центральний стовбур. В основі квітки від центрального стовбура до периферії горизонтально відхиляється три пучки внутрішнього кола, які іннервують зовнішні листочки оцвітини. (рис. 4.2.6, Б). Дещо вище від провідного циліндра до периферії відхиляється три пучки на радіусах перегородок зав'язі, які іннервують внутрішні листочки оцвітини (рис. 4.2.6, В). Усі пучки, у свою чергу, ще у квітколожі відгалужують по два бічних, які входять у листочки зовнішнього та внутрішнього кола оцвітини відповідно, та по одному вертикальному пучку, кожен з яких іннервує тичинку. Провідні пучки у зовнішніх та внутрішніх листочках оцвітини галузяться і можуть утворювати анастомози між собою. Усі провідні пучки квітки колатеральні, закритого типу.

Дещо вище, на рівні основи зав'язі, від центрального стовбура відходить по три жилки (одна – дорзальна і дві – латеральні) до кожного плодолистка (рис. 4.2.6, В, Г). Решту пучків центрального стовбура зближуються, формуючи три групи пучків, які представляють вентральний комплекс. На рівні закладання щілин септального нектарника пучки вентрального комплексу об'єднуються, формуючи три септальні пучки, які лежать на радіусах перегородок зав'язі (рис. 4.2.6, Д). Септальні пучки продовжуються вгору та на рівні появи плацент кожен з них розділяється на два вентральні пучки, що належать різним плодолисткам (рис. 4.2.6, Е, Ж). Вентральні пучки продовжуються вгору і на різній висоті відгалужують сліди насінних зачатків. Дорзальні провідні пучки огинають гнізда зав'язі ззовні і згори, входять у стовпчик, де сліпо закінчуються (рис. 4.2.6, Г–Л). В середній частині зав'язі дорзальні провідні пучки формують дрібні бічні відгалуження. Латеральні провідні пучки зміщуються до периферії та займають латеральне положення біля дистальних країв щілин септального нектарника. Латеральні

та вентральні жилки плодолистків сліпо закінчуються у даху зав'язі (рис. 4.2.6, К). Септальний нектарник іннервується латеральними пучками плодолистків.

Аналізуючи вертикальну зональність гінецею та септального нектарника, ми визначили гінецей *O. orthophyllum* subsp. *kochii* як синкарпний із об'єднаним типом нектарника.

## Триба Dipsadieae

### *Galtonia viridiflora* I. Verd.

Квітки *Galtonia viridiflora* актиноморфні (рис. 4.2.7, А), з шістьма листочками оцвітини у двох колах, які зростаються між собою майже до половини висоти оцвітини, формуючи квіткову трубку. Листочки оцвітини зовнішнього кола дещо ширші від внутрішніх листочків. Краї всіх листочків оцвітини загнуті до середини (рис. 4.2.7, А, В). Тичинок шість, розташовані почергово у двох колах, при основі зростаються із трубкою оцвітини (рис. 4.2.7, В). Тичинки зовнішнього кола дещо коротші від тичинок внутрішнього кола і відокремлюються від квіткової трубки на дещо нижчому рівні. Тичинкові нитки широкі при основі, поступово завужуються до верхівки (рис. 4.2.7, Г). Пиляки видовжені, кріпляться до тичинкових ниток у середній дорзифіксній частині. Плодолистки розташовані навпроти тичинок зовнішнього кола. Зав'язь верхня, видовженої форми, з трьома поздовжніми борозенками на радіусах перегородок, які заходять у стовпчик і продовжуються до приймочки. Септальні борозенки функціонують як канали, по яких стікає нектар до основи зав'язі, де він стає доступним для комах. У гніздах зав'язі розташовано по 10 – 20 (інколи >20) насінних зачатків (рис. 4.2.7, Б), обтуратор фунікулярний, плацентація паріетальна.

Оцвітина і андроцей *G. viridiflora* мають двоколову організацію, про що свідчить наявність невеликої різниці у розмірах листочків оцвітини та тичинок, що розташовані у зовнішньому та внутрішньому колах, та

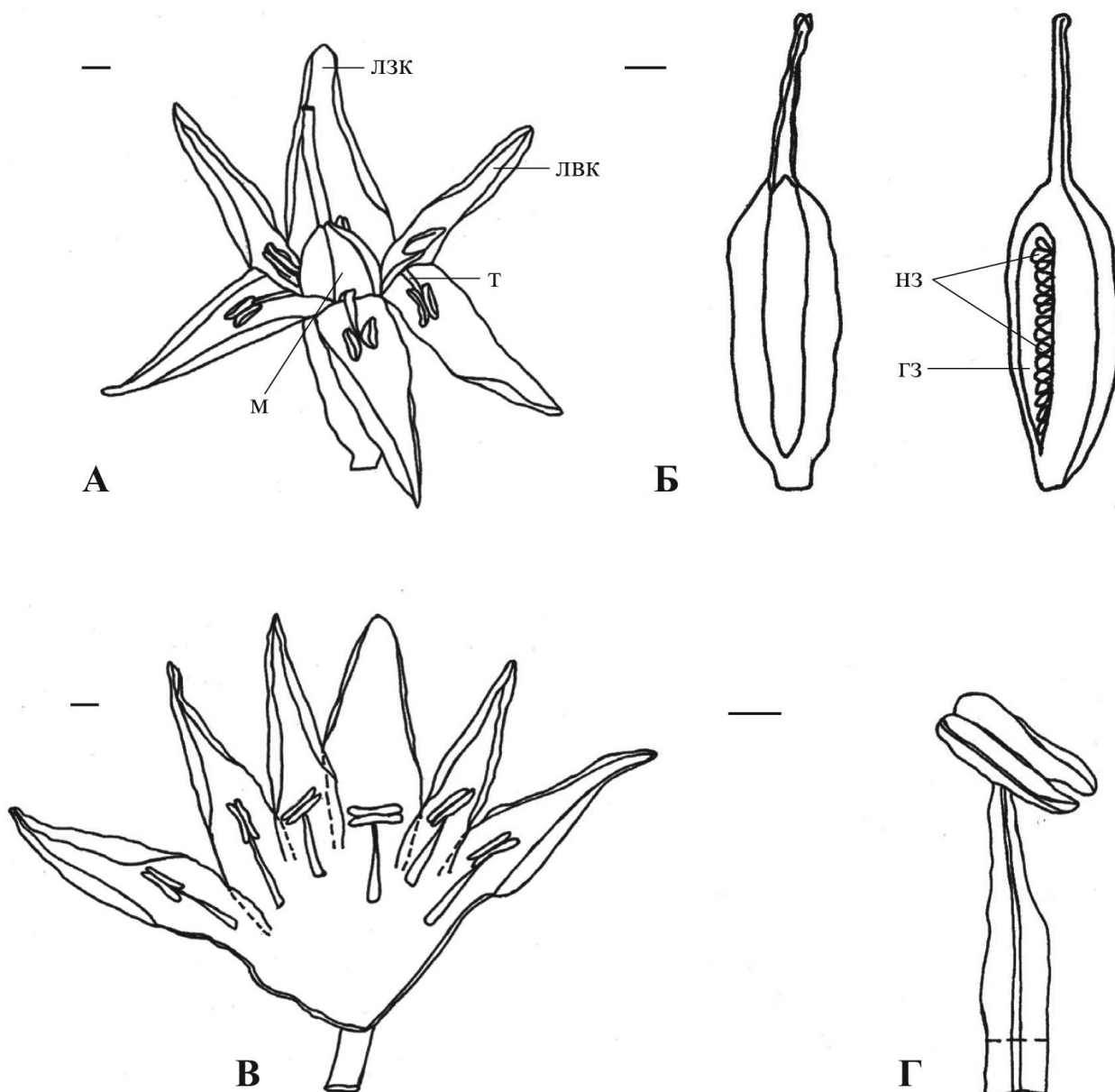


Рис. 4.2.7. Загальний вигляд квітки (А), маточка та її поздовжній переріз (Б), відпрепаровані оцвітина з андроцеєм (В) та тичинка (Г) *Galtonia viridiflora* I. Verd. Лінійка: 1 мм.

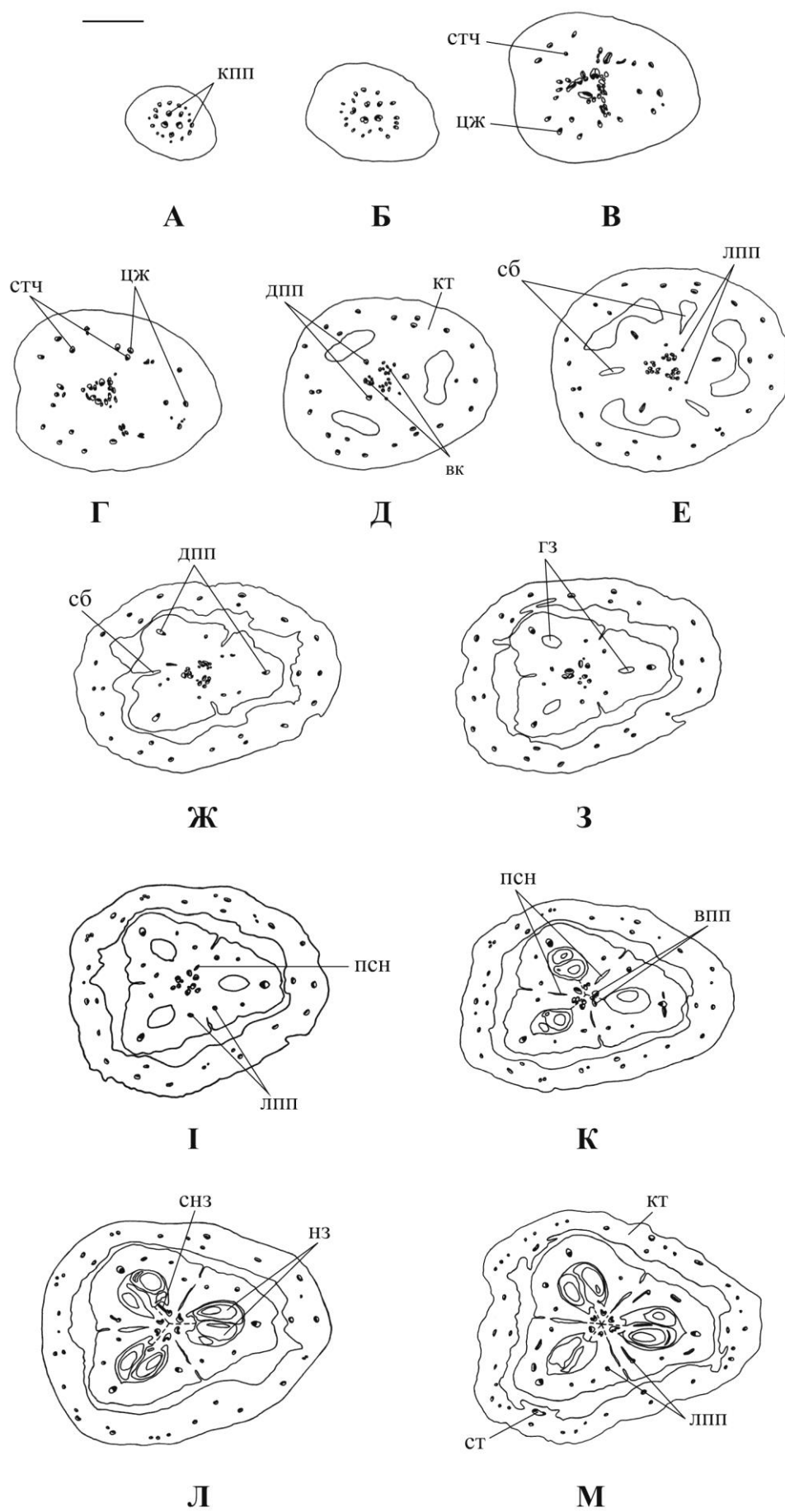
відокремлення тичинкових ниток від квіткової трубки на різних рівнях (Дика, 2014).

Плодолистки *G. viridiflora* зростають від основи до верхівки стовпчика. Основа зав'язі на деякій висоті зростається із квітковою трубкою (рис. 4.2.8,



Д–Ж). При основі зав'язь на поперечних перерізах має трикутні обриси без виражених борозенок. Борозенки з'являються на рівні відокремлення основи зав'язі від квіткової трубки та лежать на радіусах її перегородок (рис. 4.2.8, Е, Ж). На рівні дна зав'язь є стерильною, тригніздною (рис. 4.2.8, З, І). Ця ділянка становить 4,4% (Додаток А, табл. 1) від загальної висоти зав'язі і формує синасцидіатну зону. У межах цієї зони з'являються три не з'єднані між собою щілини септального нектарника. На вищому рівні добре видно межі змикання країв плодолистків (рис. 4.2.8, К, Л). Це симплікатна зона. Вона утворена стерильною та фертильною ділянками, які становлять 5,2% та 2,6% від загальної висоти зав'язі відповідно. Вище розташована гемісимплікатна зона, у якій чітко видно як межі змикання країв плодолистка, так і межі змикання бічних поверхонь сусідніх плодолистків (рис. 4.2.8, М, Н). Ця ділянка становить 49,7% від загальної висоти зав'язі (фертильна частина – 46,0%, а стерильна – 3,7%). Ще вище гнізда зав'язі поступово звужуються, з'являються вентральні щілини між краями плодолистка, і формується один трипроменевий канал стовпчика (рис. 4.2.8, О–С). У даху зав'язі порожнини септального нектарника об'єднуються із септальними борозенками, формуючи нектарні щілини, які слугують вивідним каналом нектарника (рис. 4.2.8, О). Епідерміс нектарних щілин не носить секреторного характеру. Вище рівня відкриття вивідних каналів септального нектарника розташована зона епідермального зростання плодолистків. Ця ділянка стерильна, займає дах зав'язі, стовпчик та приймочку і представляє асимплікатну зону (рис. 4.2.8, О–Т).

Септальний нектарник представлений трьома окремими порожнинами у перегородках зав'язі, має висоту 74,2% (Додаток А, табл. 1) від загальної висоти зав'язі. Септальні щілини не є звивистими, проте мають горбкувату поверхню (Додаток Б, рис. 1.10, А, Б). Стінки септального нектарника вкриті одношаровим залозистим епідермісом, наявна тонка кутикула. Залозиста тканина яскраво виражена на всій висоті нектарника і відсутня у вивідних каналах, які відкриваються біля основи стовпчика. Клітини залозистого



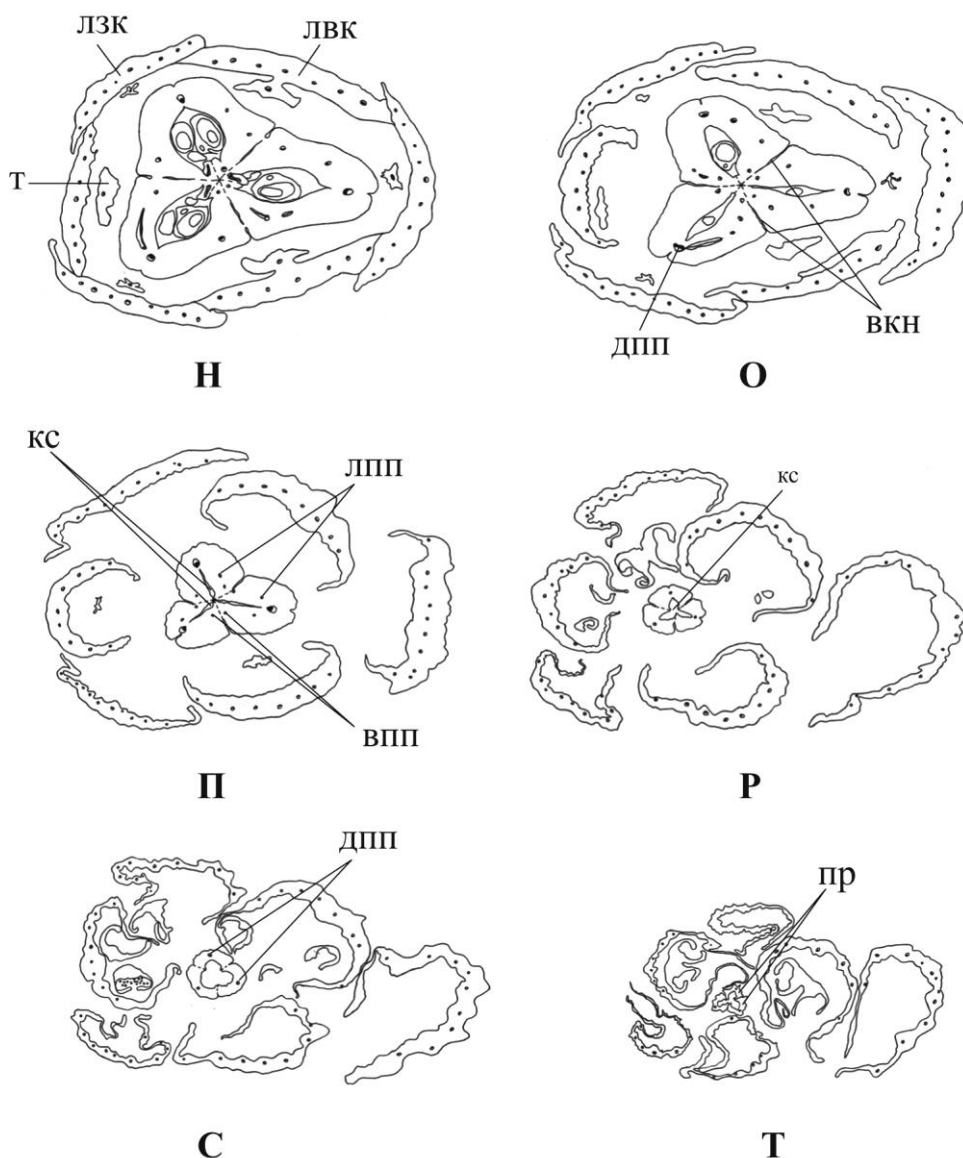


Рис. 4.2.8. Серія поперечних перерізів квітки *Galtonia viridiflora* I. Verd.  
Лінійка: 1 мм

епідермісу наближені до ізодіаметричної форми або видовжені тангентально відносно поверхні нектарника. Під епідермісом розташований один шар субепідермальних клітин та кілька глибших шарів паренхіми. Септальний нектарник присутній на рівні синасцидіатної, симплікатної, гемісимплікатної та асимплікатної зон. За поперечними обрисами порожнини його можна віднести до «ліліюїдного» типу (нелабіринтний роздільний) за Schmid (1985).

Згідно із даними van Heel (1988), що стосуються розвитку гінцея у *Ornithogalum caudatum*, порожнина септального нектарника ззовні обмежена конгенітальною стінкою, знизу – зоною меристематичного наростання, а зсередини – постгенітально зімкнутими краями плодолистків. На відміну від *O. caudatum*, у *G. viridiflora* основа септального нектарника лежить вище від зони меристематичного наростання, у перегородках зав'язі, а порожнина септального нектарника в нижній частині ззовні, і зсередини обмежена конгенітально зрослими поверхнями плодолистків (рис. 4.2.8, І–Л; рис. 5.2.4, А).

Провідна система квітконіжки утворена трьома концентричними групами провідних пучків (рис. 4.2.8, А, Б). Одна група представлена трьома великими колатеральними пучками, розташованими у центрі квітконіжки на радіусах гнізд зав'язі. Друга – трьома меншими пучками, які чергуються з великими і лежать на радіусах перегородок зав'язі. А третя група – великою кількістю дрібних колатеральних пучків, що розташовані у зовнішньому колі. У висхідному напрямку всі провідні пучки розгалужуються і об'єднуються між собою, формуючи центральний стовбур (рис. 4.2.8, Б, В). В основі квітки від центрального стовбура до периферії горизонтально відхиляється три пучки зовнішнього кола, які іннервують зовнішні листочки оцвітини. Ці пучки, у свою чергу, ще у квітколожі відгалужують по два бічних, які входять у листочки зовнішнього кола оцвітини, та по одному вертикальному пучку, які іннервують тичинки зовнішнього кола (рис. 4.2.8, В). Дещо вище від провідного циліндра до периферії відхиляється три провідних пучки на радіусах перегородок зав'язі, які іннервують внутрішні листочки оцвітини (рис. 4.2.8, В, Г). Ці пучки теж ще у квітколожі відгалужують по два бічних пучки листочків оцвітини та по одному вертикальному пучку, кожен з яких іннервує тичинку внутрішнього кола. Провідні пучки у зовнішніх та внутрішніх листочках оцвітини галузяться і можуть утворювати анастомози між собою. Усі провідні пучки квітки колатеральні, закритого типу (Дика, 2014).

Дещо вище, на рівні основи зав'язі, від центрального стовбура відходить по три жилки (одна – дорзальна і дві – латеральні) до кожного плодолистка (рис. 4.2.8, Д, Е). Решту пучків центрального стовбура зближуються, формуючи три групи пучків, які лежать у перегородках зав'язі, і представляють вентральний комплекс. На рівні основи гнізд зав'язі кожна група пучків вентрального комплексу розділяється ще на дві групи, в яких пучки об'єднуються, формуючи по два вентральних провідних пучки, що належать різним плодолисткам (рис. 4.2.8, З–Л). Вентральні пучки продовжуються вгору і на різній висоті відгалужують сліди насінних зачатків. Дорзальні провідні пучки огинають гнізда зав'язі ззовні і згори, входять у стовпчик, де сліпо закінчуються (рис. 4.2.8, Ж–С). В середній частині зав'язі дорзальні провідні пучки формують дрібні бічні відгалуження. Латеральні провідні пучки зміщуються до периферії та займають латеральне положення біля дистальних країв щілин септального нектарника. Від кожного латерального пучка на різній висоті зав'язі відходять бічні гілки, деякі з них сліпо закінчуються, а деякі анастомозують між собою та з відгалуженнями дорзальних провідних пучків (рис. 4.2.8, Е–П). На рівні даху зав'язі у кожному плодолистку від вентральних провідних пучків відходять бічні гілки, які зливаються з латеральними і дорзальними провідними пучками (рис. 4.2.8, О). Латеральні і вентральні жилки плодолистків сліпо закінчуються у даху зав'язі (рис. 4.2.8, П). Септальний нектарник іннервується латеральними пучками плодолистків.

Сліди листочків оцвітини *G. viridiflora* у квітколожі однопучкові, вище – трипучкові. Сліди тичинок однопучкові. Провідна система плодолистка представлена дорзальним, двома вентральними та двома латеральними пучками. Дорзальні та латеральні пучки формуються на рівні основи зав'язі, тоді як вентральні пучки формуються із вентрального комплексу на рівні закладання плацент. Подібну провідну систему (одна дорзальна, дві латеральні і дві вентральні жилки), за даними Tilton та Horner (1983), має плодолисток *Ornithogalum caudatum* Ait. Проте, за даними

А. Новікова (2008), у гінецеї *O. caudatum* вентральні провідні пучки відсутні, натомість насінні зачатки живить безпосередньо вентральний комплекс. Такі відмінності у будові провідної системи гінецею *O. caudatum* можуть бути пов'язані із тим, що бутони для досліджень були зібрані на різних етапах онтогенезу.

Наявність пучків, які розташовані у перегородках зав'язі й іннервують насінні зачатки, що належать двом сусіднім плодолисткам, описана також для гінецея *Hyacintoides non-scripta* (L.) Chouard ex Rothm. (Deroin, 2014). Щоправда у *H. non-scripta* ці пучки названі латеральними, тоді, як у *G. viridiflora* – це групи пучків вентрального комплексу.

У результаті дослідження анатомо-морфологічної будови квітки *G. viridiflora* ми встановили, що листочки оцвітини та тичинки мають однопучкові сліди, об'єднані в основі у спільні стовбурові пучки. Провідна система плодолистка представлена дорзальним, двома латеральними та двома вентральними пучками, останні з яких виокремлюються з вентрального комплексу.

Гінецей *G. viridiflora* характеризується присутністю синасцидіатної, симплікатної, гемісимплікатної та асимплікатної структурних зон. На основі аналізу вертикальної зональності гінецею за Leinfellner (1950), ми визначили гінецей *Galtonia viridiflora* як синкарпний у широкому розумінні. Септальний нектарник розташований у синасцидіатній, симплікатній, гемісимплікатній та асимплікатній зонах.

### ***Dipcadi brevifolium* (Thunb.) Fourc.**

Квітки *Dipcadi brevifolium* завдовжки 1 – 2 см, зібрані у китиці (рис. 4.2.9, А). Приквітки дельтовидні зі загостреною верхівкою. Квітконіжки короткі. Шість листочків оцвітини розташовані у двох колах, зростаються між собою до половини висоти оцвітини, формуючи квіткову трубку. Листочки оцвітини зовнішнього кола дещо вужчі та довші від внутрішніх

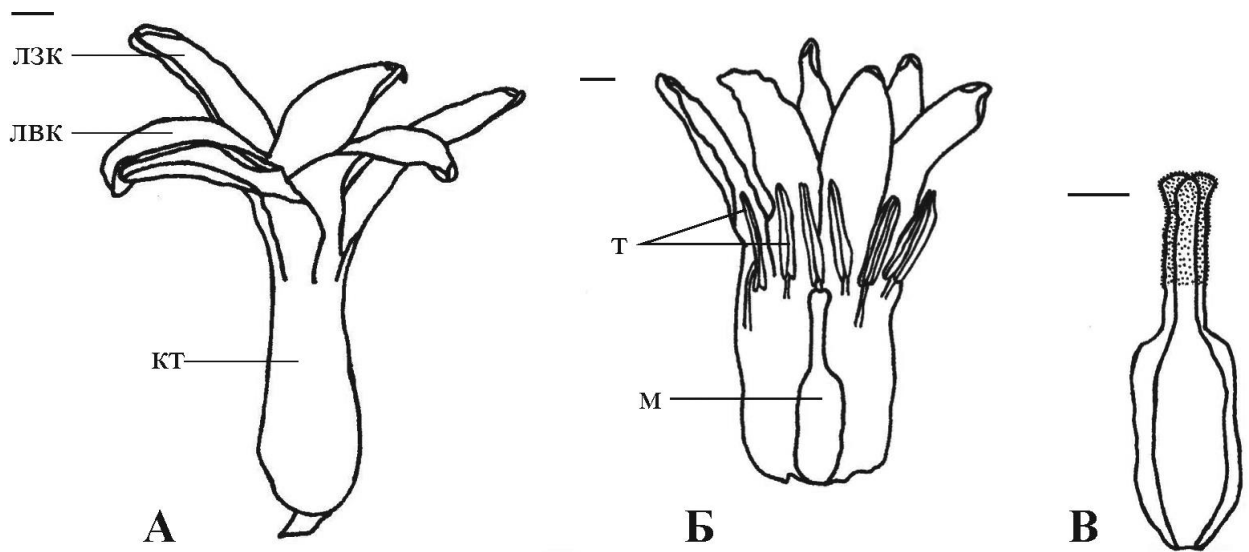


Рис. 4.2.9. Загальний вигляд квітки збоку (А), розпрепарована оцвітину з тичинками та маточкою (Б), маточка (В) *Dipsadi brevifolium* (Thunb.) Fourc. Лінійка: 1 мм

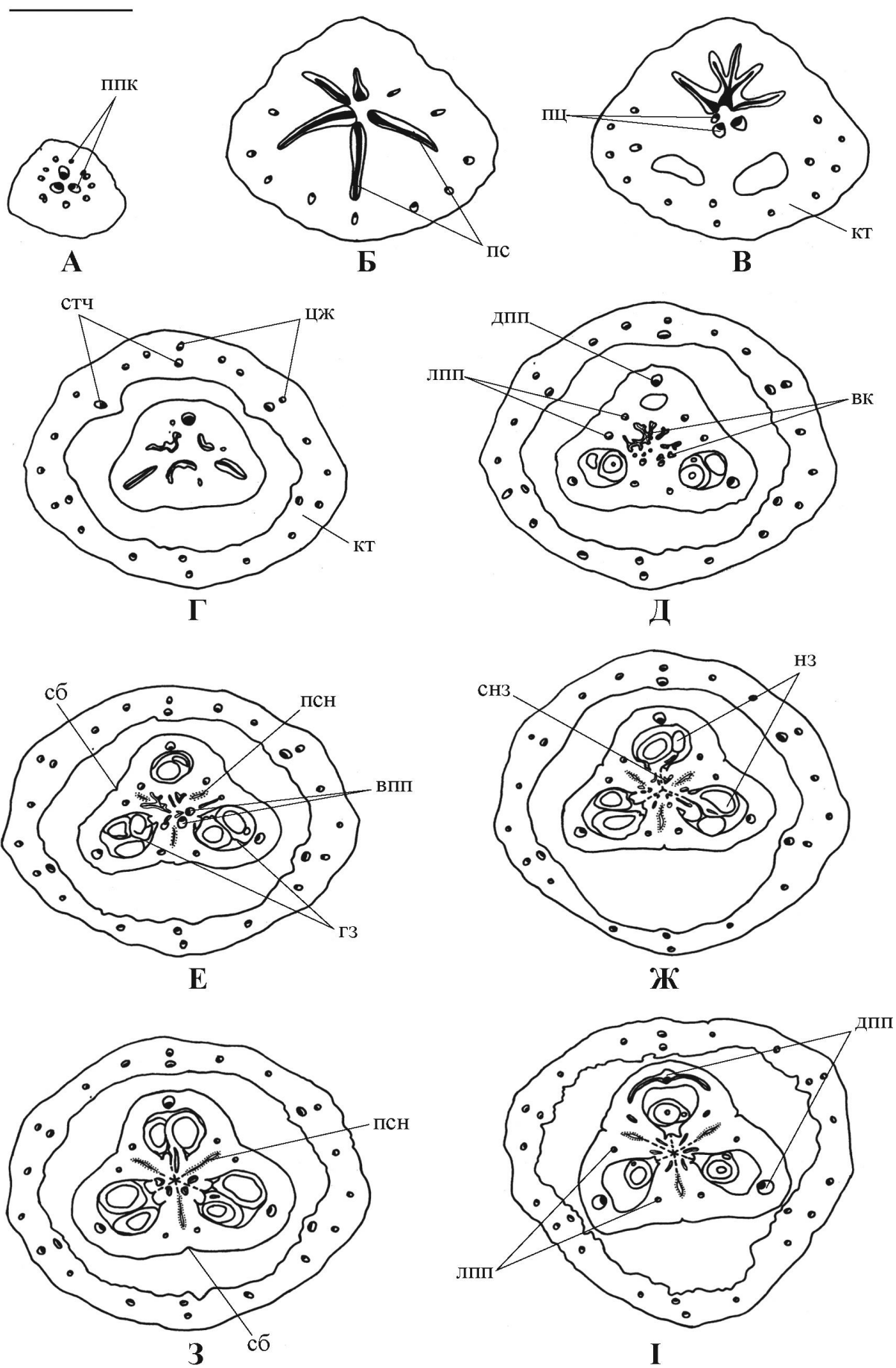
листочків, відхилені назовні. Верхівки всіх листочків оцвітину загнуті до середини (рис. 4.2.9, А, Б). Тичинок шість, розташовані по чергово у двох колах, в нижній половині зростаються із трубкою оцвітину (рис. 4.2.9, Б). Тичинки зовнішнього кола дещо коротші від тичинок внутрішнього кола і відокремлюються від квіткової трубки на дещо нижчому рівні. Тичинкові нитки лінійні. Пиляки видовжені, загострені на верхівці, кріпляться до тичинкових ниток у нижній дорзифіксній частині. Плодолистки розташовані навпроти тичинок зовнішнього кола. Зав'язь верхня, видовженої форми, з трьома поздовжніми борозенками на радіусах перегородок, які заходять у стовпчик і продовжуються до приймочки (рис. 4.2.9, В). Септальні борозенки функціонують як канали, по яких стікає нектар до основи зав'язі, де він стає доступним для комах. У гніздах зав'язі розташовано по 13 – 20 насінних зачатків, обтуратор фунікулярний, плацентажія паріетальна. Висота стовпчика приблизно така ж, як висота зав'язі. Приймочка трилопатева.

Пиляки разом із стовпчиком та приймочкою не виходять за межі трубки віночка.

Плодолистки *D. brevifolium* зрослі від основи до верхівки стовпчика. При основі зав'язь на поперечних перерізах має трикутні обриси без виражених борозенок (рис. 4.2.10, Г, Д). Борозенки з'являються на рівні закладання щілин септального нектарника та лежать на радіусах її перегородок (рис. 4.2.10, Е, Ж). На рівні дна зав'язь є стерильною, тригніздною (рис. 4.2.10, Д). Ця ділянка становить 7,2% (Додаток А, табл. 1) від загальної висоти зав'язі і формує синасцидіатну зону. У межах цієї зони з'являються три не з'єднані між собою щілини септального нектарника. На вищому рівні з'являються плаценти, добре видно межі змикання країв плодолистків (рис. 4.2.10, Ж). Це симплікатна зона, фертильна, її висота становить 4,0% від загальної висоти зав'язі. Вище розташована гемісимплікатна зона, у якій чітко видно як межі змикання країв плодолистка, так і межі змикання бічних поверхонь сусідніх плодолистків (рис. 4.2.10, З, І). Ця ділянка становить 61,2% від загальної висоти зав'язі (фертильна частина – 51,3%, а стерильна – 9,9%). Ще вище гнізда зав'язі поступово звужуються, з'являються вентральні щілини між краями плодолистка, і формується один трипроменевий канал стовпчика (рис. 4.2.10, К–Н). У даху зав'язі порожнини септального нектарника об'єднуються із септальними борозенками, формуючи нектарні щілини, які слугують вивідним каналом нектарника (рис. 4.2.10, К). Епідерміс нектарних щілин не носить секреторного характеру. Вище рівня відкриття вивідних каналів септального нектарника розташована зона епідермального зростання плодолистків. Ця ділянка стерильна, займає дах зав'язі (20,4% від загальної висоти зав'язі), стовпчик та приймочку і представляє асимплікатну зону (рис. 4.2.10, К–О).

Септальний нектарник представлений трьома окремими порожнинами у перегородках зав'язі, має висоту 88,2% (Додаток А, табл. 1) від загальної





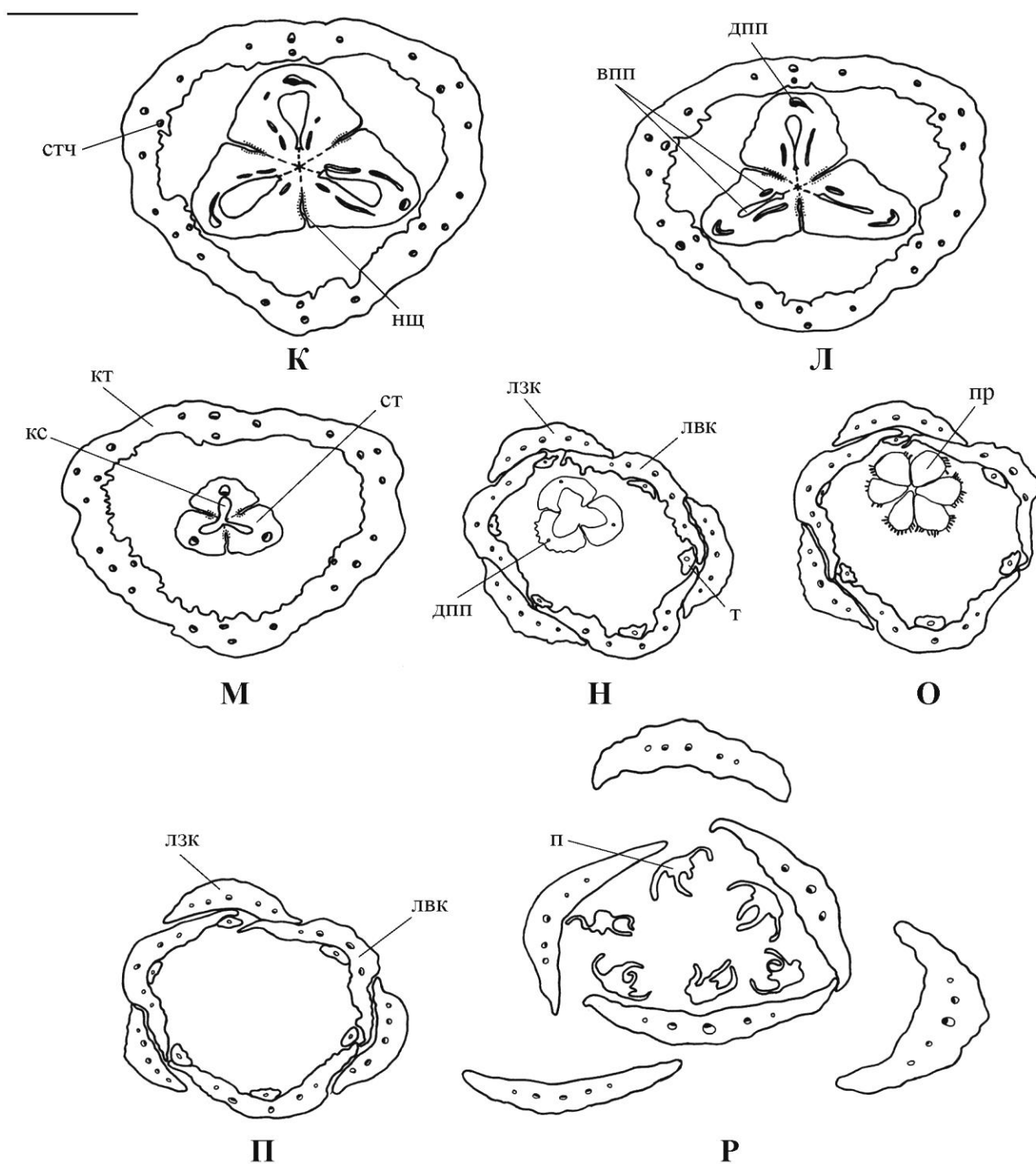


Рис. 4.2.10. Серія поперечних перерізів квітки *Dipsadi brevifolium* (Thunb.) Fourc. Лінійка: 1 мм

висоти зав'язі. Септальні щілини не є звивистими, проте мають горбкувату поверхню (Додаток Б, рис. 1.11, А, Б). Стінки септального нектарника вкриті одношаровим залозистим епідермісом, наявна тонка кутикула. Клітини

залозистого епідермісу видовжені вертикально відносно поверхні нектарника. Під епідермісом розташований один шар субепідермальних клітин та кілька глибших шарів паренхіми. Залозиста тканина яскраво виражена на всій висоті нектарника. Вивідні канали відкриваються біля основи стовпчика. Септальний нектарник присутній на рівні синасцидіатної, симплікатної, гемісимплікатної та асимплікатної зон (рис. 4.2.10, Е–Л).

Провідна система квітконіжки утворена двома концентричними групами провідних пучків (рис. 4.2.10, А). Одна група представлена трьома великими колатеральними пучками, розташованими у центрі квітконіжки на радіусах гнізд зав'язі. Друга – великою кількістю дрібних колатеральних пучків, що розташовані у зовнішньому колі. У висхідному напрямку всі провідні пучки розгалужуються і об'єднуються між собою, формуючи провідний циліндр. В основі квітки від провідного циліндра до периферії горизонтально відхиляється три пучки, які іннервують зовнішні листочки оцвітини. Ці пучки, у свою чергу, ще у квітколожі відгалужують по два бічних, які входять у листочки зовнішнього кола оцвітини, та по одному вертикальному пучку, які іннервують тичинки зовнішнього кола. Дещо вище від провідного циліндра до периферії відхиляється три провідних пучки на радіусах перегородок зав'язі, які іннервують внутрішні листочки оцвітини (рис. 4.2.10, Б, В). Ці пучки теж ще у квітколожі відгалужують по два бічних пучки листочків оцвітини та по одному вертикальному пучку, кожен з яких іннервує тичинку внутрішнього кола. Провідні пучки у зовнішніх та внутрішніх листочках оцвітини вище трубки віночка галузяться і можуть утворювати анастомози між собою. Усі провідні пучки квітки колатеральні, закритого типу.

Дещо вище, на рівні основи зав'язі, від провідного циліндра відходить по три жилки (одна – дорзальна і дві – латеральні) до кожного плодолистка (рис. 4.2.10, Г). Решту пучків провідного циліндра зближуються, формуючи три групи пучків, які лежать у перегородках зав'язі, і представляють вентральний комплекс (рис. 4.2.10, Д). На рівні закладання порожнин

септального нектарника кожна група пучків вентрального комплексу реорганізується, розділяється на дві групи, в яких пучки об'єднуються, формуючи по два вентральних провідних пучки, що належать різним плодолисткам (рис. 4.2.10, Е–Л). Вентральні пучки продовжуються вгору і на різній висоті відгалужують сліди насінних зачатків. Дорзальні провідні пучки огинають гнізда зав'язі ззовні та згори, входять у стовпчик, де сліпо закінчуються (рис. 4.2.10, Г–Н). В середній та верхній частині зав'язі дорзальні провідні пучки формують дрібні бічні відгалуження. Латеральні провідні пучки зміщуються до периферії та займають латеральне положення біля дистальних країв щілин септального нектарника. На рівні даху зав'язі у кожному плодолистуку вентральні провідні пучки зливаються з латеральними і відгалуженнями дорзального провідного пучка (рис. 4.2.10, К, Л). Латеральні і вентральні жилки плодолистків сліпо закінчуються у даху зав'язі. Септальний нектарник іннервується латеральними пучками плодолистків.

Гінецей *D. brevifolium* характеризується присутністю синасцидіатної, симплікатної, гемісимплікатної та асимплікатної структурних зон. На основі аналізу вертикальної зональності гінецея за Leinfellner (1950), ми визначили гінецей *D. brevifolium* як синкарпний у широкому розумінні.

Отже, на основі досліджень встановлено, що у *Ornithogalum fimbriatum*, *O. dubium*, *O. orthophyllum* subsp. *kochii* (триба Ornithogaleae) наявні вільні листочки оцвітини та вільні тичинки, тоді як квітки *Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium* (триба Dipcadieae) мають довгу квіткову трубку із зрослих листочків оцвітини (більша або рівна  $\frac{1}{2}$  довжини листочків оцвітини) та тичинок.

В зав'язі *Ornithogalum dubium*, *Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium* виявлена парієтальна плацентація, а у *O. fimbriatum* та *O. orthophyllum* subsp. *kochii* – центрально-кутова плацентація в нижній частині та парієтальна у верхній частині зав'язі. У всіх представників підродини Ornithogaloideae обтуратори були визначені як фунікулярні, а канали стовпчика розділені при

його основі, але зливаються, формуючи один трипроменевий канал, в напрямку до верхівки.

У гінецеї *Ornithogalum fimbriatum*, *O. dubium*, *O. orthophyllum* subsp. *kochii*, *Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium* ми встановили наявність чотирьох вертикальних зон за Leinfellner (1950): синасцидіатна, симплікатна, гемісимплікатна та асимплікатна. Аналізуючи вертикальну зональність гінецею та септального нектарника даних видів визначено, що для усіх представників підродини Ornithogaloideae характерний синкарпний гінецей із об'єднаним типом нектарника.

В результаті аналізу васкулярної анатомії виявлено, що у всіх представників підродини однопучкові сліди листочків оцвітини розгалужуються на три окремі колатеральні пучки. Сліди тичинок однопучкові. Кожен плодолисток містить один дорзальний, два латеральні та два вентральні пучки. Іннервація базується на п'ятипучковому сліду плодолистка.

### 4.3. Підродина *Urgineoideae* Speta (1998)

#### *Geschollia anomala* (Baker) Speta

Квітки *Geschollia anomala* актиноморфні (рис. 4.3.1, А), з шістьма листочками оцвітини у двох колах, які в нижній частині зростаються між собою та з основою зав'язі, а дещо вище формують коротку квіткову трубку. Листочки оцвітини зовнішнього кола дещо ширші від внутрішніх листочків. Краї всіх листочків загнуті до середини (рис. 4.3.1, А, Б). Тичинок шість, розташовані почергово у двох колах, при основі зростаються із трубкою оцвітини (рис. 4.3.1, Б). Тичинкові нитки при основі овальної форми, поступово звужуються до верхівки, набуваючи округло-трикутної форми в перерізі. Пиляки видовжені, кріпляться до тичинкових ниток у середній дорзифіксній частині. Гінецей складається із трьох зрослих плодолистків. Плодолистки розташовані навпроти тичинок зовнішнього кола. Зав'язь

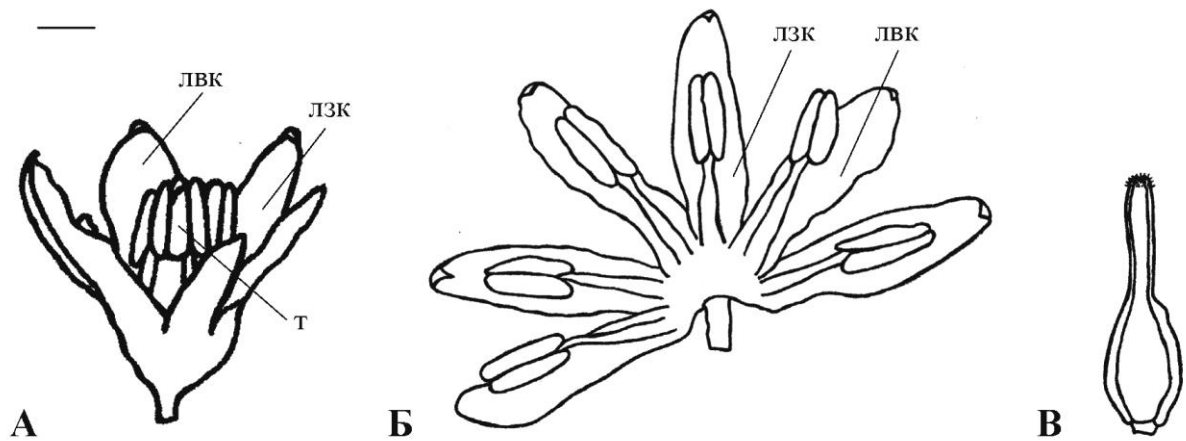


Рис. 4.3.1. Загальний вигляд квітки збоку (А), розпрепарована оцвітлина з тичинками (Б) та маточка (В) *Geschollia anomala* (Baker) Speta. Лінійка: 1 мм

верхня, видовженої форми, з шістьма поздовжніми борозенками, три з яких лежать на радіусах перегородок, заходять у стовпчик і продовжуються до приймочки (рис. 4.3.1, В), а три – розташовані навпроти гнізд зав'язі і зникають при основі стовпчика. У гніздах зав'язі розташовано по 14 – 20 насінних зачатків. Пара нижніх насінних зачатків закладаються на центрально-кутових плацентах, а всі інші мають паріетальну плацентацію, обтуратор плацентарно-фунікулярний.

Плодолистки *G. anomala* зрослі від основи до верхівки стовпчика. Основа зав'язі на певній висоті зростається із квітковою трубкою (рис. 4.3.2, В, Г). На рівні відокремлення квіткової трубки на поперечних перерізах зав'язь має шестигранну форму із вираженими борозенками, що лежать на радіусах перегородок та гнізд зав'язі (рис. 4.3.2, Г). На рівні дна зав'язь є стерильною, тригніздною (рис. 4.3.2, В–Д). Ця ділянка становить 18,3% (Додаток А, табл. 1) від загальної висоти зав'язі. Над нею розташована фертильна ділянка, яка становить 4,7% від загальної висоти зав'язі (рис. 4.3.2, Е). Ці дві ділянки формують синасцидіатну зону. На вищому рівні добре видно межі змикання країв плодолистків (рис. 4.3.2, Ж). Це симплікатна зона, вона є фертильною і становить 4,7% від загальної висоти

зав'язі. Над цією зоною в перегородках зав'язі з'являються три не з'єднані між собою щілини септального нектарника. Це гемісимплекатна зона, у якій чітко видно, як межі змикання країв плодолистка, так і межі змикання бічних поверхонь сусідніх плодолистків (рис. 4.3.2, З, І). Ця ділянка становить 50,9% від загальної висоти зав'язі (фертильна частина – 36,1%, а стерильна – 14,8%). Ще вище гнізда зав'язі поступово звужуються і формують три канали стовпчика (рис. 4.3.2, К, Л). У даху зав'язі порожнини септального нектарника об'єднуються із септальними борозенками, формуючи нектарні щілини, які слугують вивідним каналом нектарника (рис. 4.3.2, К). Вище рівня відкриття вивідних каналів септального нектарника розташована зона епідермального зростання плодолистків. Ця ділянка стерильна, займає дах зав'язі (18,3% від загальної висоти зав'язі), стовпчик та приймочку і представляє асимплекатну зону (рис. 4.3.2, К–М).

Септальний нектарник представлений трьома окремими порожнинами у перегородках зав'язі, має висоту 57,4% (Додаток А, табл. 1) від загальної висоти зав'язі. Септальні щілини не є звивистими, мають гладеньку поверхню (Додаток Б, рис. 1.12, А, Б). Стінки септального нектарника вкриті одношаровим залозистим епідермісом, наявна тонка кутикула. Клітини залозистого епідермісу видовжені тангентально відносно поверхні нектарника. Під епідермісом розташований один шар субепідермальних клітин та кілька глибших шарів паренхіми. Залозиста тканина яскраво виражена на всій висоті нектарника. Септальний нектарник наявний на рівні гемісимплекатної та асимплекатної зон (рис. 4.3.2, З–К).

Провідна система квітконіжки представлена трьома колатеральними провідними пучками. Поблизу рівня прикріплення членів оцвіттини кожен із пучків розгалужується на два (рис. 4.3.2, А, Б). Дещо вище, на рівні прикріплення оцвіттини, на радіусах гнізд зав'язі спочатку горизонтально відгалужуються три пучки, які іннервують листочки зовнішнього кола. Над цим рівнем горизонтально відгалужуються ще три пучки на радіусах перегородок зав'язі, які іннервують листочки внутрішнього кола оцвіттини. В

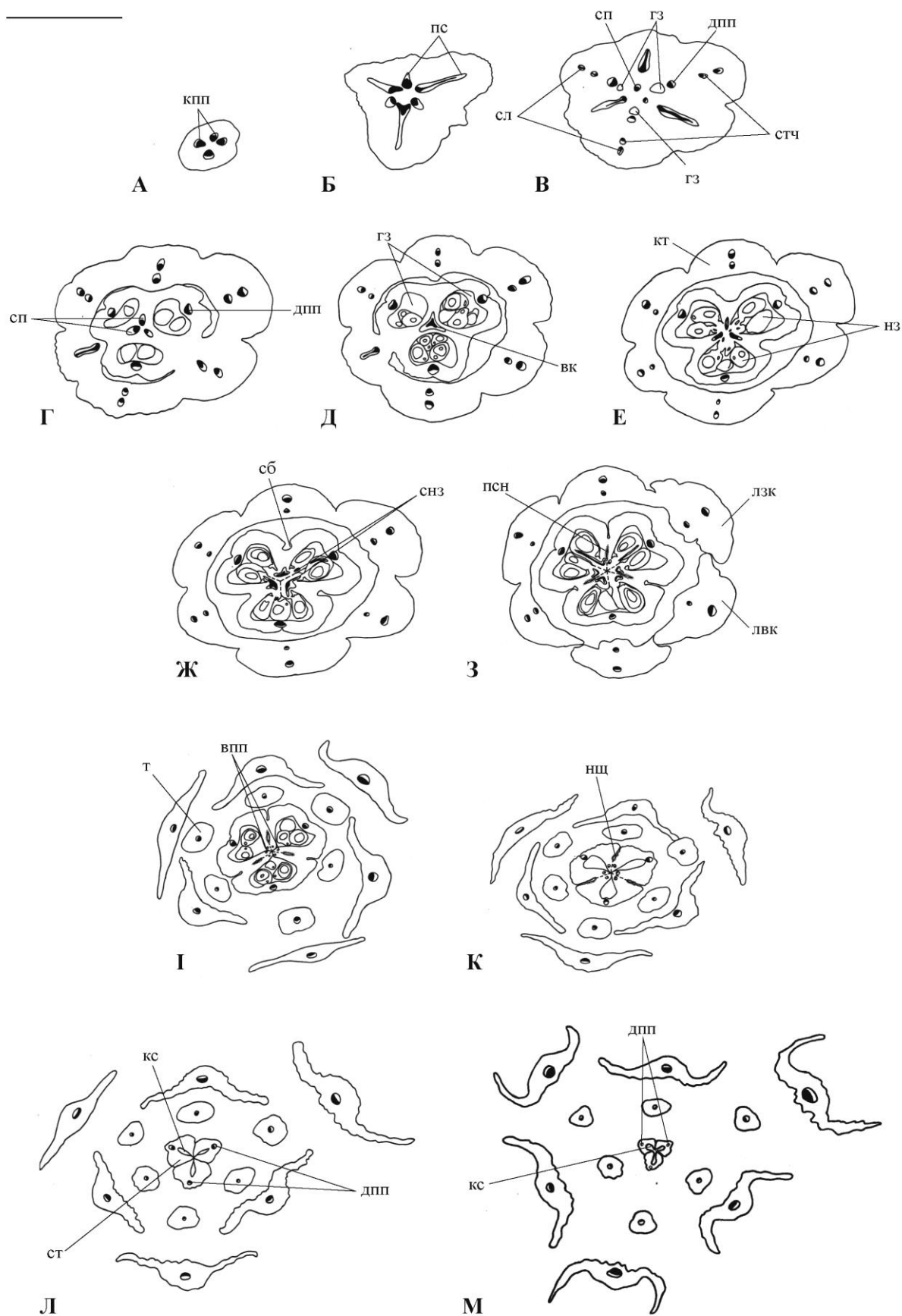


Рис. 4.3.2. Серія поперечних перерізів квітки *Geschollia anomala* (Baker) Sreta. Лінійка: 1 мм



центрі залишається шість провідних пучків, три з яких формують дорзальні жилки плодолистиків, а три, лежать у перегородках зав'язі і формують септальні жилки. Провідні пучки листочків оцвітини на рівні дна гнізд зав'язі відщеплюють вертикально вгору спочатку сліди тичинок зовнішнього кола, а дещо вище – сліди тичинок внутрішнього кола (рис. 4.3.2, В, Г). Септальні жилки зближуються між собою в центрі і формують вентральний комплекс (рис. 4.3.2, Д). На рівні плацент у вентральному комплексі знову відокремлюються три провідні пучки, кожен з яких на дещо вищому рівні розгалужується і формує по два вентральних провідних пучки, що належать різним плодолисткам (рис. 4.3.2, Е–К). Вентральні пучки продовжуються вгору, на різній висоті відгалужують сліди насінних зачатків і сліпо закінчуються в даху зав'язі. Дорзальні провідні пучки огинають гнізда зав'язі зовні та згори, входять у стовпчик, де сліпо закінчуються (рис. 4.3.2, Л, М).

У гінецеї *G. anomala* ми встановили наявність чотирьох вертикальних зон за Leinfellner (1950): синасцидіатної, симплікатної, гемісимплікатної та асимплікатної. Ми визначаємо гінецею *G. anomala* як синкарпний.

### ***Fusifilum physodes* (Jacq.) Speta**

Квітки *Fusifilum physodes* актиноморфні (рис. 4.3.3, А), з шістьма листочками оцвітини у двох колах, які в нижній частині зростаються між собою та з основою зав'язі, а дещо вище формують дуже коротку квіткову трубку. Листочки оцвітини зовнішнього кола дещо вужчі від внутрішніх листочків. Краї всіх листочків загнуті до середини (рис. 4.3.3, А). Тичинок шість, розташовані по чергово у двох колах, при основі зростаються із трубкою оцвітини. Тичинкові нитки при основі овальної форми, поступово розширюються, набуваючи ромбоподібної форми, а потім до верхівки знову звужуються (рис. 4.3.3, В). Пиляки видовжені, кріпляться до тичинкових ниток у середній дорзифіксній частині. Плодолистки розташовані навпроти тичинок зовнішнього кола. Зав'язь верхня, видовженої форми, із шістьма поздовжніми борозенками, три з яких лежать на радіусах перегородок,

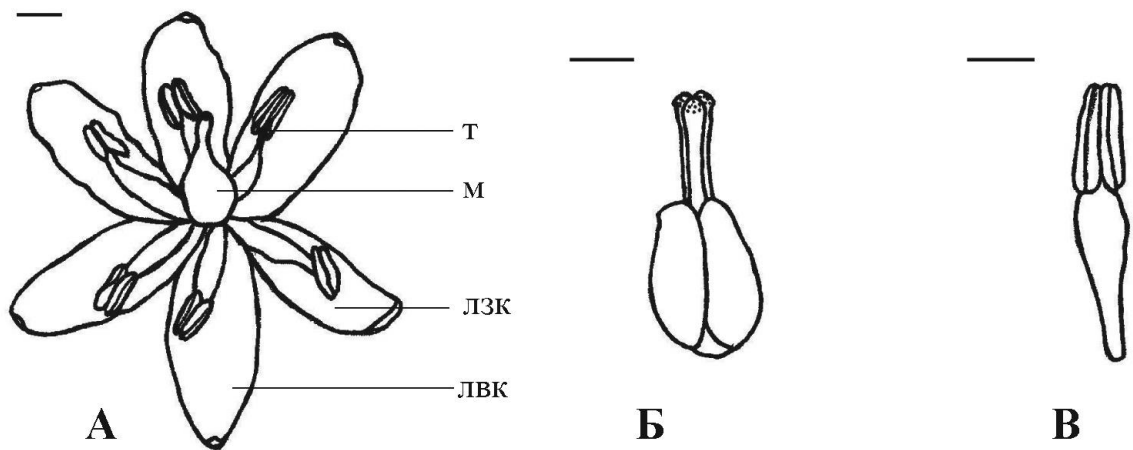


Рис. 4.3.3. Загальний вигляд квітки (А), маточка (Б) та тичинка (В) *Fusifilum physodes* (Jacq.) Speta. Лінійка: 1 мм

заходять у стовпчик і продовжуються до приймочки, а три – розташовані навпроти гнізд зав'язі і зникають біля основи стовчика (рис. 4.3.3, Б). У гніздах зав'язі розташовано по 10 – 15 насінних зачатків, обтуратор плацентарно-фунікулярний, парієтальна плацентація.

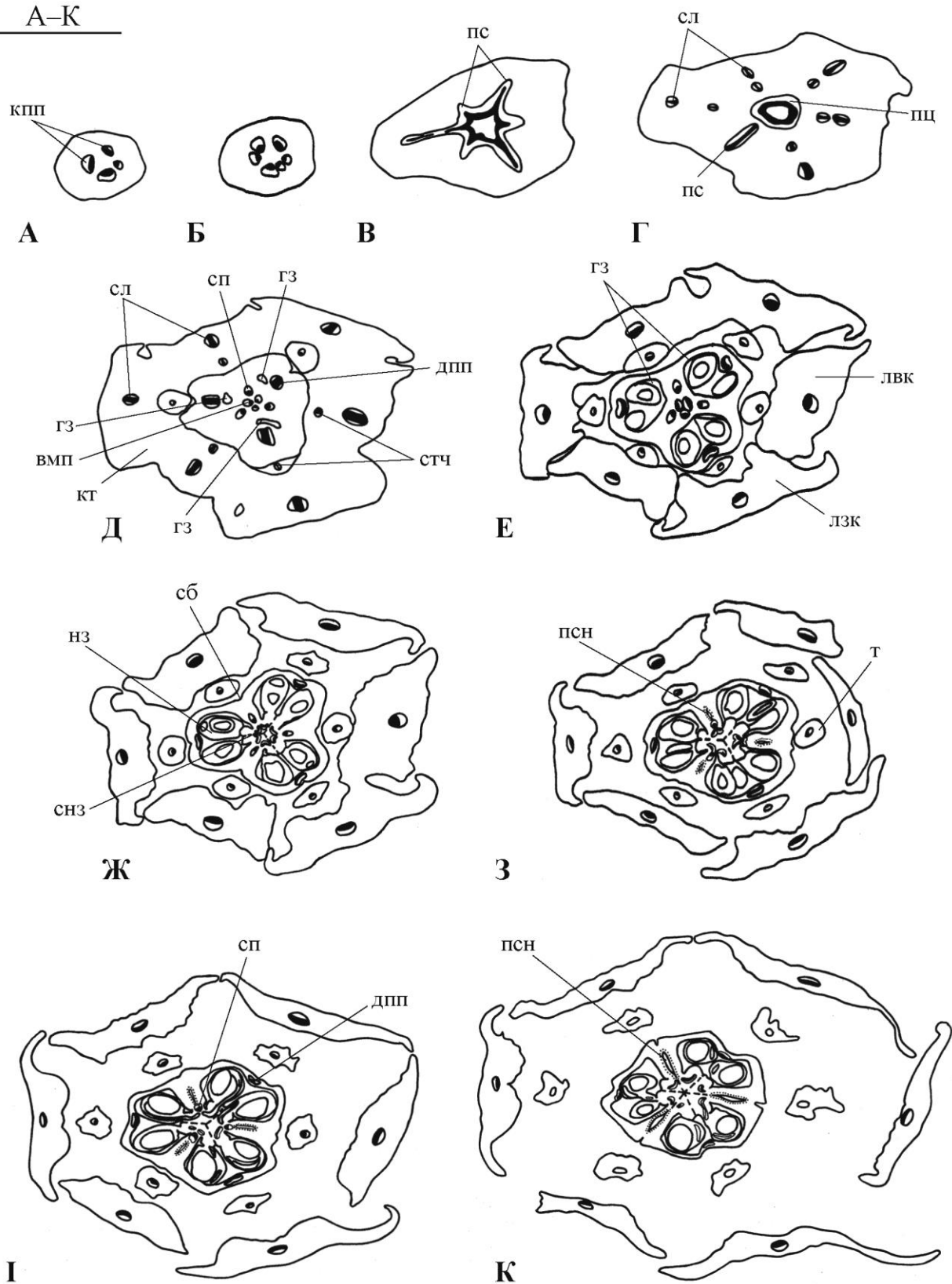
Плодолистки *F. physodes* зрослі від основи до верхівки стовпчика. Основа зав'язі на незначній висоті зростається із квітковою трубкою (рис. 4.3.4, Д). При основі зав'язь на поперечних перерізах має шестигранну форму із вираженими борозенками, що лежать на радіусах перегородок та гнізд зав'язі. На рівні дна зав'язь є стерильною, тригніздною (рис. 4.3.4, Д, Е). Ця ділянка становить 9,4% (Додаток А, табл. 1) від загальної висоти зав'язі і формує синасцидіатну зону. На вищому рівні добре видно межі змикання країв плодолистків (рис. 4.3.4, Ж–І). Це симплікатна зона, фертильна. Вона становить 15,9% від загальної висоти зав'язі. У межах цієї зони з'являються три не з'єднані між собою щілини септального нектарника (рис. 4.3.4, З). Вище розташована гемісимплікатна зона, у якій чітко видно як межі змикання країв плодолистка, так і межі змикання бічних поверхонь сусідніх плодолистків (рис. 4.3.4, К, Л). Ця ділянка становить 63,1% від загальної

висоти зав'язі (фертильна частина – 26,1%, а стерильна – 37,0%). Ще вище гнізда зав'язі звужуються і формують три канали стовпчика, які об'єднуються в ділянці приймочки (рис. 4.3.4, М–О). У даху зав'язі порожнини септального нектарника об'єднуються із септальними борозенками, формуючи нектарні щілини, які слугують вивідним каналом нектарника (рис. 4.3.4, М). Вище рівня відкриття вивідних каналів септального нектарника розташована зона епідермального зростання плодолистків. Ця ділянка стерильна, займає дах зав'язі (8,0% від загальної висоти зав'язі), стовпчик та приймочку і представляє асимплікатну зону (рис. 4.3.4, М–О).

Септальний нектарник представлений трьома окремими порожнинами у перегородках зав'язі, має висоту 76,1% (Додаток А, табл. 1) від загальної висоти зав'язі. Септальні щілини не є звивистими, проте мають горбкувату поверхню (Додаток Б, рис. 1.13, А, Б). Стінки септального нектарника вкриті одношаровим залозистим епідермісом, наявна тонка кутикула. Клітини залозистого епідермісу наближені до ізодіаметричної форми або видовжені вертикально відносно поверхні нектарника. Під епідермісом розташований один шар субепідермальних клітин та кілька глибших шарів паренхіми. Залозиста тканина яскраво виражена на всій висоті нектарника і відсутня у вивідних каналах, які відкриваються біля основи стовпчика. Септальний нектарник наявний на рівні симплікатної, гемісимплікатної та асимплікатної зон (рис. 4.3.4, З–М).

Провідна система квітконіжки представлена трьома колатеральними провідними пучками, кожен з яких у висхідному напрямку розгалужується на два (рис. 4.3.4, А, Б). У квітколожі на радіусах гнізд зав'язі спочатку горизонтально відгалужуються три пучки, які іннервують листочки зовнішнього кола (рис. 4.3.4, В). Над цим рівнем горизонтально відгалужуються ще три пучки на радіусах перегородок зав'язі, які іннервують листочки внутрішнього кола оцвітини. Деякі вище провідні пучки листочків оцвітини відщеплюють вертикально вгору спочатку сліди

А-К



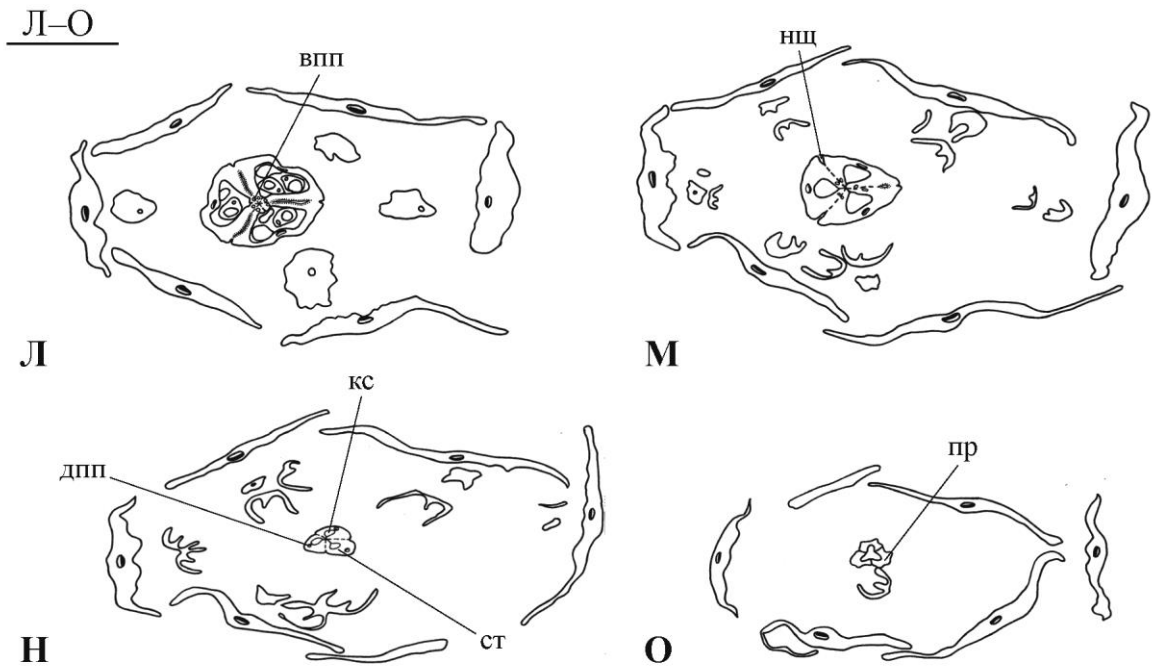


Рис. 4.3.4. Серія поперечних перерізів квітки *Fusifilum physodes* (Jacq.) Speta.  
Лінійка: 1 мм

тичинок зовнішнього кола, а потім – сліди тичинок внутрішнього кола (рис. 4.3.4, Г). В центрі залишається провідний циліндр. На рівні основи зав'язі пучки провідного циліндра розділяються на три групи (рис. 4.3.4, Д). Перша група утворює три дорзальні жилки плодолистиків, які огинають гнізда зав'язі зовні та згори, входять у стовпчик, де сліпо закінчуються (рис. 4.3.4, Д–Н). Друга група – три септальні жилки, які розташовані в перегородках зав'язі. Третя група – три вентральні жилки, які розташовані в центрі на радіусах гнізд зав'язі. Вентральні пучки на рівні появи плацент розділяються на два вентральні пучки, продовжуються вгору, на різній висоті відгалужують сліди насінних зачатків і сліпо закінчуються в даху зав'язі (рис. 4.3.4, З–М). Септальні пучки на рівні змикання бічних поверхонь сусідніх плодолистиків розгалужуються і кожен зливається із двома вентральними провідними пучками, що належать різним плодолисткам (рис. 4.3.4, К).

У гінецеї *F. physodes* ми виявили наявність чотирьох вертикальних зон за Leinfellner (1950): синасцидіатної, симплікатної, гемісимплікатної та асимплікатної. Ми визначаємо гінецей *F. physodes* як синкарпний.

***Bowiea volubilis* Harv.ex Hook.f.**

Квітки *Bowiea volubilis* актиноморфні, зірчасті, лимонного кольору, 7 – 8 мм у діаметрі. Листочків оцвітини шість, вони розташовані у два кола по три, в нижній частині зростаються між собою та з основою зав'язі (рис. 4.3.5, А). Андроцей представлений шістьма тичинками, які протистоять

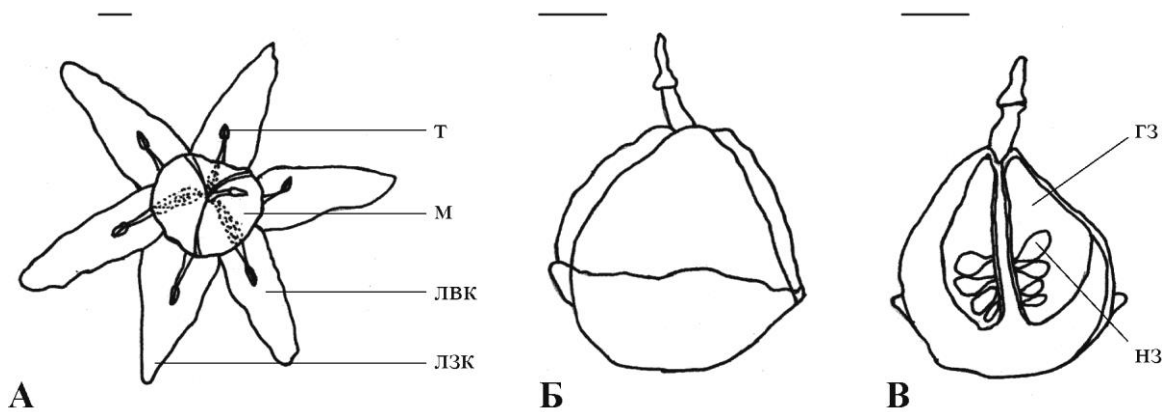


Рис. 4.3.5. Загальний вигляд квітки (А), маточка (Б) та поздовжній переріз зав'язі (В) *Bowiea volubilis* Harv.ex Hook.f. Лінійка: 1 мм

листочкам оцвітини. Тичинкові нитки короткі, розширені до основи. Пиляки маленькі, білі, дорзифіксні. Гінецей складається із трьох зрослих плодолистків. Зав'язь напівнижня, грушеподібної форми (рис. 4.3.5, Б, В). На радіусах перегородок стінки зав'язі помітно три поздовжні борозенки, які заходять у стовпчик і продовжуються до приймочки. У гніздах зав'язі розташовано по декілька насінних зачатків (рис. 4.3.5, В). Подібно до *Geschollia anomala*, пара нижніх насінних зачатків закладається на центрально-кутових плацентах, а всі інші мають паріетальну плацентажію, обтуратор плацентарно-фунікулярний. Плодолистки *Bowiea volubilis* зрслі

від основи до верхівки стовпчика. Основа зав'язі на певній висоті зростається із листочками оцвітини (рис. 4.3.5, Б, В).

При основі зав'язь на поперечних перерізах має округло-шестигранну форму, без виражених борозенок. Борозенки з'являються на рівні відкриття нектарних щілин у зовнішнє середовище (рис. 4.3.6, Е). На рівні дна зав'язь є стерильною, тригніздною. Ця ділянка становить 3,8% (Додаток А, табл. 1) від загальної висоти зав'язі. Над нею розташована фертильна ділянка, висота якої становить 6,3% від загальної висоти зав'язі. В перегородках зав'язі на рівні дна її гнізд закладаються три порожнини септального нектарника, які зовні обмежені конгенітально, а з внутрішнього боку постгенітально зрослими плодолистками. Ці дві ділянки формують гемісинасцидіатну зону (рис. 4.3.6, В). Трохи вище чітко видно як межі змикання країв плодолистка, так і межі змикання бічних поверхонь сусідніх плодолистків (рис. 4.3.6, Г, Д). Ця ділянка формує гемісимплекатну зону і становить 62,1%, фертильна її частина – 41,8 % від загальної висоти зав'язі, а стерильна – 20,3% від загальної висоти зав'язі. Ще вище гнізда зав'язі поступово звужуються, з'являються вентральні щілини між краями плодолистків і формується один трипроменевий канал стовпчика (рис. 4.3.6, З). У даху зав'язі порожнини септального нектарника об'єднуються зі септальними борозенками, формуючи нектарні щілини, які слугують вивідним каналом нектарника (рис. 4.3.6, Е). Вище рівня відкриття каналів септального нектарника розташована зона епідермального зростання плодолистків. Ця ділянка стерильна, займає дах зав'язі (15,2% від загальної висоти зав'язі), стовпчик та приймочку і представляє асимплекатну зону (рис. 4.3.6, Ж–І) (Дика, Зарубайко, 2015).

Септальний нектарник представлений трьома порожнинами у перегородках зав'язі, має висоту близько 86,1% (Додаток А, табл. 1) від загальної висоти зав'язі. Септальні щілини прямі, нерозгалужені, мають гладеньку поверхню (Додаток Б, рис. 1.14, А, Б). Стінки вкриті залозистим епідермісом, наявна тонка кутикула. Клітини залозистого епідермісу наближені до ізодіаметричної форми. Залозиста тканина яскраво виражена на

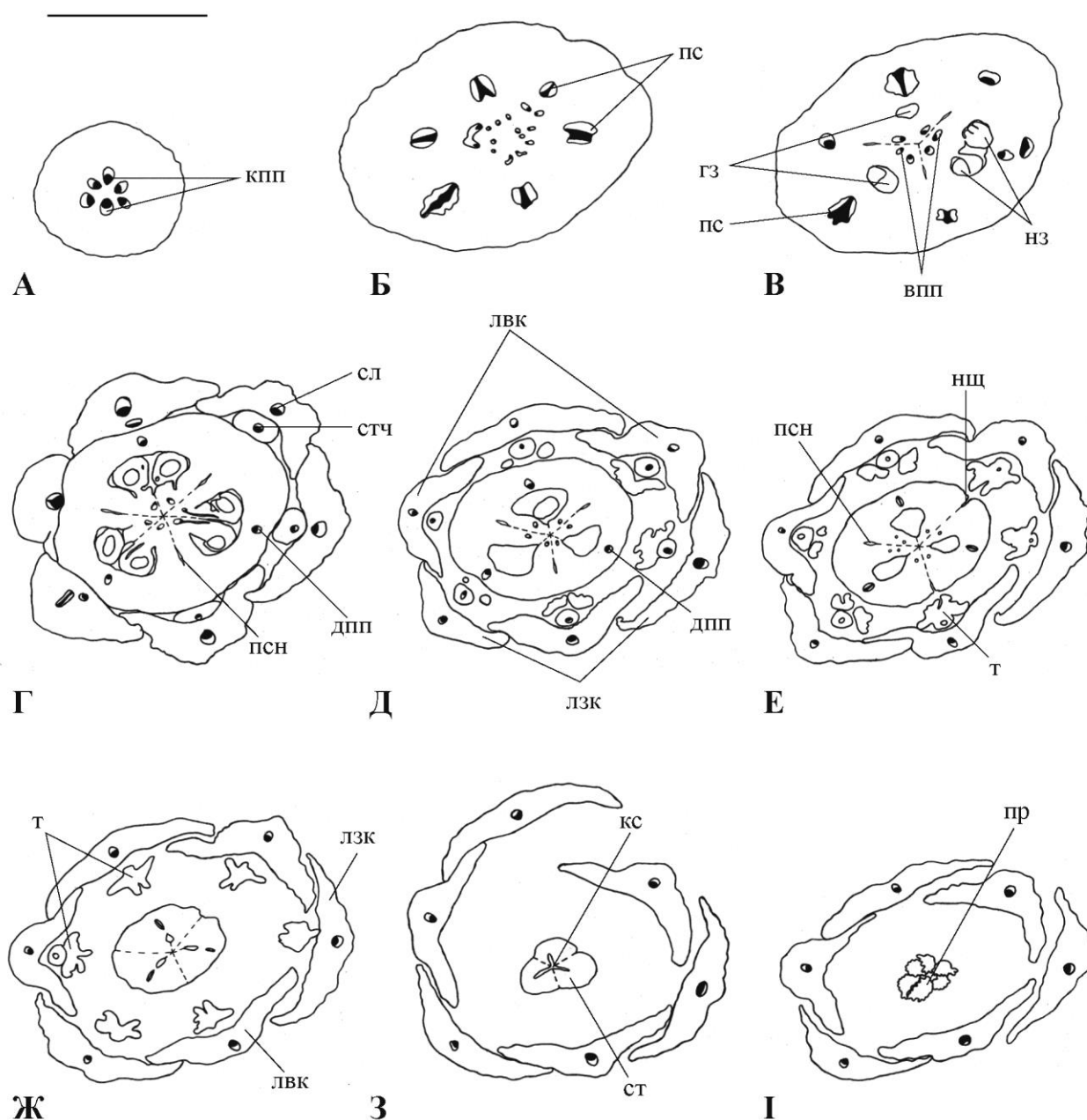


Рис. 4.3.6. Серія поперечних перерізів квітки *Bowiea volubilis* Harv.ex Hook.f.  
Лінійка: 1 мм

всій висоті нектарника. Вивідні канали септального нектарника формуються на рівні основи каналів стовпчика. Вони відкриваються біля основи стовпчика на радіусах перегородок зав'язі. Септальний нектарник наявний на рівні гемісінасцидіатної, гемісимплатної та асимплатної зон (рис. 4.3.6, В–Е).



Провідна система квітконіжки представлена шістьма колатеральними пучками, три з яких розташовані на радіусах гнізд зав'язі, а три – на радіусах перегородок зав'язі (рис. 4.3.6, А). У висхідному напрямку всі пучки розгалужуються, формуючи велику кількість дрібних пучків, які утворюють провідний циліндр. В основі квітки від провідного циліндра до периферії горизонтально відхиляються три групи пучків. В межах кожної групи пучки об'єднуються та іннервують зовнішні листочки оцвітини. Дещо вище відхиляється ще три групи пучків, які іннервують внутрішні листочки оцвітини (рис. 4.3.6, Б). В центрі залишається велика кількість дрібних пучків, які на рівні дна гнізд зав'язі об'єднуються, формуючи шість вентральних пучків плодолистків (рис. 4.3.6, В). Провідні пучки листочків зовнішнього кола оцвітини, дещо вище від рівня дна гнізд зав'язі, відгалужують по одному дорзальному пучку плодолистика. На ще вищому рівні провідні пучки листочків зовнішнього і внутрішнього кіл оцвітини відгалужують по одному вертикальному пучку, які іннервують відповідні тичинки (рис. 4.3.6, Г). Вентральні пучки плодолистків продовжуються вгору і на різній висоті відгалужують сліди насінних зачатків. На рівні даху зав'язі у кожному плодолистку від вентральних провідних пучків відходять бічні гілки (рис. 4.3.6, Е). Вентральні жилки плодолистків та їх бічні гілки сліпо закінчуються у даху зав'язі. Дорзальні провідні пучки огинають гнізда зав'язі ззовні та згори, входять у стовпчик, де сліпо закінчуються (рис. 4.3.6, В–З).

У гінецеї *B. volubilis* ми встановили наявність трьох вертикальних зон за Leinfellner (1950): гемісінасцидіатної, гемісимплекатної та асимплекатної. Ми визначаємо гінецей *B. volubilis* як гемісинкарпний.

Отже, на основі проведених досліджень ми встановили, що у квітці *Fusifilum physodes* та *Bowiea volubilis* листочки оцвітини та тичинки зрослі при основі, тоді як у *Geschollia anomala* наявна коротка квіткова трубка (менша  $\frac{1}{2}$  довжини листочків оцвітини) із зрослих листочків оцвітини та тичинок.

Парієтальна плацентація на всій висоті зав'язі виявлена у *Fusifilum physodes*, а у *Geschollia anomala* та *Bowiea volubilis* виявлена центрально-кутова плацентація в нижній частині та парієтальна у верхній частині зав'язі.

В результаті наших досліджень ми визначили гінецей *Bowiea volubilis* як гемісинкарпний із об'єднаним типом нектарника, гінецей *Geschollia anomala* та *Fusifilum physodes* як синкарпний із об'єднаним типом нектарника.

Сліди листочків оцвітини та тичинок у представників *Urgineoideae* однопучкові, кожен плодолисток містить один дорзальний і два вентральні пучки. Іннервація базується на трипучковому сліду плодолистка.

#### 4.4. Підродина *Oziroëoideae* Speta (1998)

##### *Oziroë biflora* (Ruiz & Pav.) Speta

Квітки *Oziroë biflora* зібрані у китицю, актиноморфні, з шістьма вільними листочками оцвітини у двох колах (рис. 4.4.1, А), білого кольору. Приквітки коротші від квітконіжок. Листочки оцвітини зовнішнього кола ланцетоподібні, листочки оцвітини внутрішнього кола еліпсоподібні, дещо ширші від зовнішніх листочків. Краї всіх листочків загнуті до середини. Тичинок шість, розташовані почергово у двох колах, при основі зростаються між собою і з листочками оцвітини. Тичинкові нитки внизу широкі, поступово звужуються до верхівки, набуваючи шилоподібної форми (рис. 4.4.1, А). Пиляки короткі, овальної форми, кріпляться до тичинкових ниток у середній дорзифіксній частині. Плодолистки розташовані навпроти тичинок зовнішнього кола. Зав'язь верхня, обернено-яйцеподібна, із трьома поздовжніми борозенками, які лежать на радіусах перегородок, заходять у стовпчик і продовжуються до приймочки, (рис. 4.4.1, Б). У гніздах зав'язі розташовано по 4 насінних зачатки. закладаються на центрально-кутових плацентах, обтуратор фунікулярний.

Зав'язь при основі на поперечних перерізах має округло-шестигранні обриси із трьома борозенками. На рівні дна вона стерильна, конгенітально тригнізна. Ця ділянка становить 12,0% (Додаток А, табл. 1) від загальної висоти зав'язі. Нижче цієї ділянки, в основі зав'язі, на радіусах перегородок з'являються три не з'єднані між собою щілини септального нектарника (рис. 4.4.2, В). Над нею розташована фертильна ділянка, висота якої становить

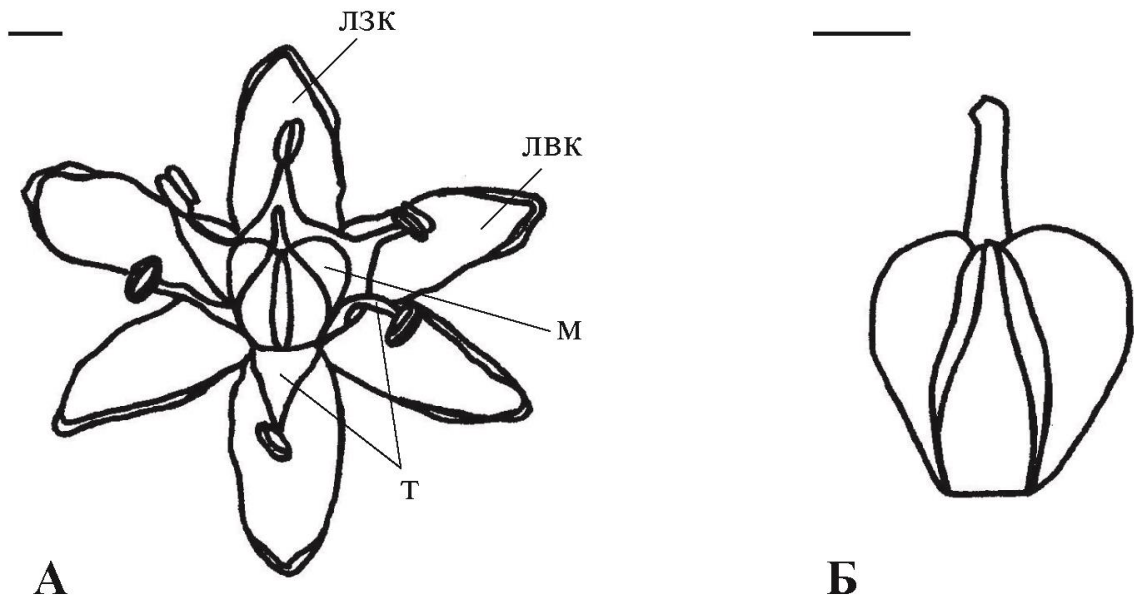


Рис. 4.4.1. Загальний вигляд квітки (А) та маточка (Б) *Oziroë biflora* (Ruiz & Pav.) Speta. Лінійка: 1 мм

10,8% від загальної висоти зав'язі. Ці дві ділянки формують синасцидіатну зону (рис. 4.4.2, Г, Д). Над цією ділянкою чітко видно межі зростання боків сусідніх плодолистків в центрі зав'язі (рис. 4.4.2, Е, Ж). Ця ділянка фертильна, висота її становить 22,2% від загальної висоти зав'язі та формує гемісинасцидіатну зону. На вищому рівні добре видно роздвоєння плаценти, межі змикання країв плодолистка та межі зростання боків сусідніх плодолистків (рис. 4.4.2, З). Це гемісимплікатна зона. Висота цієї ділянки становить 21,6% від загальної висоти зав'язі (фертильна її частина – 14,6%, а стерильна – 7,0%). В кожному гнізді зав'язі розташовано по чотири насінних зачатки. Насінні зачатки анатропні, бітегмальні. Вище рівня відкриття

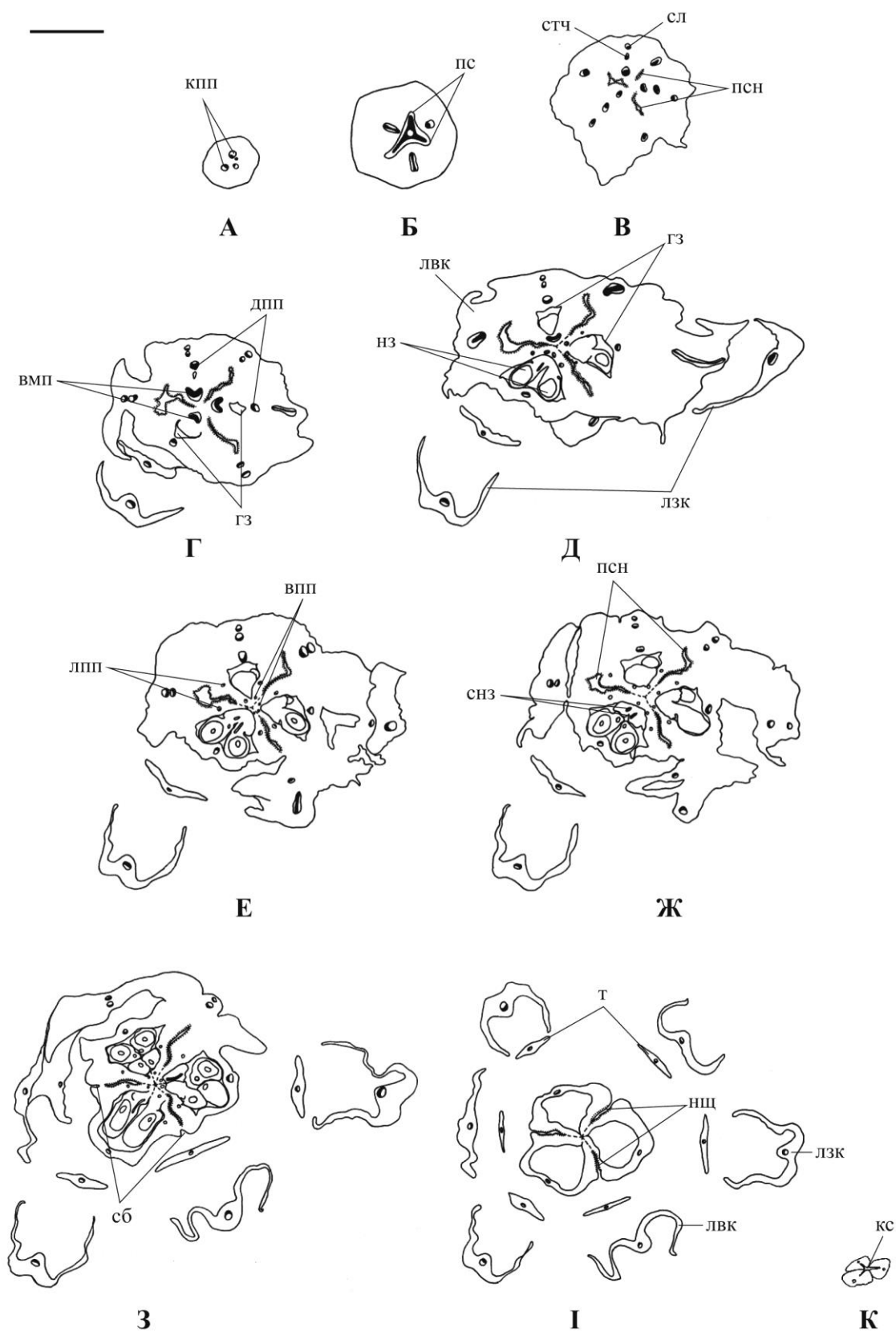


Рис. 4.4.2. Серія поперечних перерізів квітки *Oziroë biflora* (Ruiz & Pav.) Sreta. Лінійка: 1 мм

каналів септального нектарника розташована зона епідермального зростання плодолистків (рис. 4.4.2, I, K). Ця ділянка стерильна, займає дах зав'язі (9,5% від загальної висоти зав'язі), стовпчик, приймочку і представляє асимплікатну зону.

Септальний нектарник представлений трьома окремими щілинами в основі та перегородках зав'язі, має висоту 100% (Додаток А, табл. 1) від загальної висоти зав'язі. Порожнини септального нектарника *Ozoroë biflora* у верхній частині формують вивідні канали, які відкриваються назовні біля основи стовпчика. Нектароносна тканина вистелає септальні щілини повністю і представлена одним шаром залозистого епідермісу, під яким розташований один шар субепідермальних клітин та кілька глибших шарів паренхіми (Додаток Б, рис. 1.15, А, Б). Клітини залозистого епідермісу ізодіаметричні або видовжені вертикально відносно поверхні нектарника. Наявний тонкий шар кутикули. Септальний нектарник розташований в основі зав'язі та на рівні синасцидіатної, гемісинасцидіатної, гемісимплекатної та асимплікатної зон (рис. 4.4.2, В–І).

У провідній системі квітконіжки виявлено чотири колатеральні провідні пучки (рис. 4.4.2, А), які у квітколожі формують провідний циліндр. На рівні основ листочків оцвітини від провідного циліндра спочатку горизонтально відгалужуються три пучки, які іннервують листочки оцвітини зовнішнього кола, а на дещо вищому рівні відгалужуються ще три пучки, які іннервують листочки оцвітини внутрішнього кола (рис. 4.4.2, Б, В). Сліди листочків оцвітини однопучкові. Сліди тичинок відходять від провідних пучків листочків оцвітини, причому сліди тичинок, які лежать навпроти листочків оцвітини зовнішнього кола, відгалужуються дещо швидше (рис. 4.4.2, В). Вище рівня відщеплення членів оцвітини, від провідного циліндра до периферії, відходить ще три пучки – це дорзальні жилки плодолистків, які без розгалуження огинають стінку зав'язі зверху та заходять у стовпчик, де сліпо закінчуються (рис. 4.4.2, Г–К). В центрі зав'язі навпроти її перегородок залишається три вентрально-медіанні пучки, які дещо вище реорганізуються і

утворюють шість окремих вентральних провідних пучків. Вище, на рівні плаценти, від кожного вентрального пучка відгалужується ще два: один іннервує септальний нектарник, а другий входить у насінний зачаток. Вентральні пучки сліпо закінчуються біля основи стовпчика.

Отже, в результаті дослідження встановлено, що у квітці *Oziroë biflora* листочки оцвітини та тичинки зрослі при основі.

Виявлена центрально-кутова плацентація в нижній частині і паріетальна у верхній частині зав'язі *Oziroë biflora*.

Аналізуючи серії поперечних перерізів квітки *Oziroë biflora*, ми виділили наступні структурні зони гінецею за В. Ляйнфельнером (Leinfellner, 1950): синасцидіатну, гемісинасцидіатну, гемісимплікатну та асимплікатну. Гінецей *O. biflora* визначили як гемісинкарпний із об'єднаним типом нектарника.

Сліди листочків оцвітини та тичинок у представника *Oziroëoideae* однопучкові, кожен плодолисток містить один дорзальний і два вентральні пучки. Іннервація базується на трипучковому сліду плодолистка.

#### Висновки:

Отже, в результаті дослідження ми встановили, що для представників родини *Hyacinthaceae* характерні квітки з вільними листочками оцвітини, з листочками оцвітини зрослими при основі, з короткою квітковою трубкою та з довгою квітковою трубкою, в яких тичинки можуть бути вільні, прирослі до оцвітини, або зрослі між собою.

На основі аналізу вертикальної структури гінецею та септального нектарника ми отримали нові дані щодо морфологічної структури гінецею гіацинтових. Вперше встановили, що для досліджених представників родини *Hyacinthaceae* характерні такі типи гінецею: гемісинкарпний із об'єднаним типом нектарника, синкарпний із об'єднаним типом нектарника та синкарпний із роздільним типом нектарника. Встановили типи обтураторів та виявили різний ступінь злиття каналів стовпчика.

Визначили, що для гіацинтових характерні септальні нектарники, у яких септальні щілини сягають основи зав'язі та відкриваються назовні біля основи стовпчика, або тягнуться від середини зав'язі до її даху та відкриваються у верхній третині зав'язі. Клітини залозистого епідермісу відрізняються за формою та за розташуванням відносно поверхні нектарника.

В результаті аналізу васкулярної анатомії квітки, з'ясували, що сліди тичинок і листочків оцвітчини однопучкові, завжди формуються в квітколожі; слід плодолистка містить один дорзальний і два вентральні пучки або один дорзальний, два латеральні і два вентральні пучки.

В цілому, морфологічний тип будови квітки досліджених видів родини *Hyacinthaceae* змінюється незначно, зберігаючи типову для однодольних тримерність. Проте, спільний план будови квітки проявляє найбільшу кількість різноманітних ознак у внутрішній структурі гiнецею (Додаток А, табл. 1). Зокрема, різними є співвідношення висоти зон гiнецею, особливості структури септального нектарника, структура каналів стовпчика, плацент, обтураторів, кількості насінних зачатків.

#### **При написанні розділу були використані такі посилання:**

9. Дика О. О. Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Barnardia japonica* (Thunb.) Schult. & Schult. (*Hyacinthaceae*). *Мат-ли XIII з'їзду Українського ботанічного товариства*. (Львів, 19-23 вересня 2011 р.). Львів, 2011а. С. 43.

10. Дика О. О. Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Barnardia japonica* (Thunb.) Schult. & Schult. (*Hyacinthaceae*). *Наук. вісник Чернів. ун-ту. Біологія (Біологічні системи)*. 2011б. Т. 3, №. 4. С. 379–383.

11. Дика О. О. Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Drimiopsis maculata* Lindl. ex Paxt. (*Hyacinthaceae*). *Фундаментальні та прикладні дослідження в біології: мат-ли II Міжнар. наук. конф. студентів, аспірантів та молодих учених* (м. Донецьк, 19-22 вересня 2011 р.). ДНУ. Донецьк: Вид-во «Ноулідж», 2011в. С. 17.

12. Дика О. О. Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Ledebouria socialis* (Bak.) Jessop. (Hyacinthaceae). *Вісник Львів. ун-ту. Сер. біол.* 2011г. № 56. С. 60–64.
13. Дика О. О. Морфологія та васкулярна анатомія квітки *Galtonia viridiflora* I. Verd. (Hyacinthaceae). *Біологічні студії / Studia Biologica.* 2014. Т. 8, № 3–4. С. 209–220.
15. Дика О. О. Морфологічна структура гінецею *Ornithogalum kochii* Parl. (Ornithogaloideae/Hyacinthaceae). *Мат-ли XIV з'їзду Українського ботанічного товариства.* (Київ, 25-26 квітня 2017 р.). Київ, 2017. С. 12.
16. Дика О. О., Зарубайко Н. В. Морфологічна структура гінецея квітки *Bowiea volubilis* Harv. ex Hook. f. (Urgineoideae/Hyacinthaceae). *VII Міжнар. наук. конф. молодих вчених «Біорізноманітність. Екологія. Еволюція. Адаптація», що присвячена 150-річчю з дня заснування Одеського університету : мат-ли. конф., м. Одеса, 18–19 вересня 2015 р. Одеса, 2015.* С. 15–16.
17. Дика О. О. Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Scilla bifolia* L. (Hyacinthaceae). *Мат-ли 2-ї міжнародної наукової конференції з морфології рослин «Сучасна Фітоморфологія».* (Львів, 14-16 травня 2013 р.). Львів, 2013а. С. 319–320.
18. Дика О. О. Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Scilla bifolia* L. (Hyacinthaceae). *Біологічні студії / Studia Biologica.* 2013б. Т. 7, № 1. С. 123–130.



## РОЗДІЛ 5

### ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ БУДОВИ КВІТКИ ТА ЇЇ ПРОВІДНОЇ СИСТЕМИ

#### 5.1. Морфологічний аналіз оцвітини та андроцею

Квітки досліджених видів родини Nyacinthaceae є тримерні пентациклічні і мають типовий для однодольних план будови.

Для роду *Scilla* L. характерні майже вільні листочки оцвітини, що зростаються на дві п'ятих своєї довжини. Тичинкові нитки ниткоподібні, Пиляки довгі. Представники роду *Puschkinia* Adams характеризуються оцвітиною, зрослою на  $\frac{1}{2}$  довжини з відхиленими вільними долями. Тичинкові нитки короткі, на половину зрослі з привіночком. Пиляки маленькі. Види роду *Barnardia* Lindl. мають зіркоподібну оцвітину, дуже маленьку. Тичинкові нитки розширені при основі. Квітки *Drimiopsis* Lindl. & Paxton кулясті або коротко циліндричні. Листочки оцвітини короткі, зрослі до 2 мм довжини, не загорнуті. Тичинкові нитки тригранні, зрослі з оцвітиною при основі або до верхівки трубки. У представників роду *Ledebouria* Roth оцвітина вільна, дзвоникоподібна. Тичинкові нитки при основі зростаються з оцвітиною та дотикаються до стовпчика. Для *Veltheimia* Gled. характерна довга трубка оцвітини із відкритими верхівками. Тичинкові нитки зростаються з квітковою трубкою до середини її довжини. Представники роду *Ornithogalum* L. мають зіркоподібні квітки, листочки оцвітини вільні, тичинкові нитки вузько тригранні. У *Galtonia* Decaisne листочки оцвітини зростаються на  $\frac{1}{2}$  своєї довжини, прямі. Тичинкові нитки розташовані у двох колах, зростаються до середини з трубкою оцвітини. У представників роду *Dipcadi* Medicus листочки оцвітини зростаються на дві третіх своєї довжини, вільні лопаті загорнуті та зрідка на верхівці мають видовжену заокруглену шпорку, внутрішні листочки оцвітини шпорки не мають та зрідка можуть формувати додаткову трубку. Тичинкові нитки

плоскі, зростаються із трубкою оцвітини. Пиляки великі (Speta, 1998a). У *Geschollia* Speta листочки оцвітини зростаються приблизно на 1 мм і є загорнуті під час цвітіння. Тичинкові нитки злегка веретеноподібні, прямостоячі, зростаються з основою листочків оцвітини. Пиляки видовжені (Martínez-Azorín et al., 2019). Під *Fusifilum* Raf. Ф. Шпета (Speta, 1998a) включає до роду *Urginea* s.l. (Stadje, 2001b). Для представників роду *Urginea* Steinheil характерні зіркоподібні квітки із зрослими при основі листочками оцвітини. Тичинкові нитки плоскі, вузько тригранні або ниткоподібні. Квітки *Bowiea* Harvey ex J.D. Hooker мають загорнуті листочки оцвітини, які висихають але не опадають, тичинкові нитки короткі, вузько тригранні. Для роду *Oziroë* Raf. характерна майже вільна оцвітина, приблизно 6 см завдовжки, зіркоподібна. Тичинкові нитки вільні, пиляки дорзифіксні (Speta, 1998a).

Серед досліджених представників родини Hyacinthaceae виявлено чотири рівні організації оцвітини:

- з вільними листочками оцвітини,
- з листочками оцвітини зрослими при основі,
- з короткою квітковою трубкою,
- з довгою квітковою трубкою.

Також встановлено три рівні організації андроцею:

- тичинки вільні,
- прирослі до оцвітини,
- зрослі між собою.

У систематиці ознаки зростання листочків оцвітини, приростання тичинок використовують для визначення на рівні роду (Speta, 1998a; Manning et al., 2004).

В цілому, в результаті нашого дослідження ми встановили чотири типи організації оцвітини та андроцею. До першого типу відносяться *Ledebouria socialis* (**Massonieae/Hyacinthoideae**), *Ornithogalum fimbriatum*, *O. dubium*,

*O. orthophyllum* subsp. *kochii* (**Ornithogaleae/Ornithogaloideae**), які мають вільні листочки оцвітини та вільні тичинки.

Другий тип характеризується тим, що у квітці листочки оцвітини та тичинки зрослі при основі. До другого типу належать *Scilla bifolia*, *Barnardia japonica* (**Hyacintheae/Hyacinthoideae**), *Fusifilum physodes*, *Bowiea volubilis* (**Urgineoideae**) та *Oziroë biflora* (**Oziroëoideae**). У *Scilla bifolia* та *Oziroë biflora* тичинки при основі зростаються між собою і з листочками оцвітини, а у *Bowiea volubilis* листочки оцвітини та тичинки в нижній частині зростаються між собою та з основою зав'язі.

До третього типу належать *Puschkinia sciloides* (**Hyacintheae/Hyacinthoideae**), *Drimiopsis maculata* (**Massonieae/Hyacinthoideae**), *Geschollia anomala* (**Urgineoideae**). Для них характерна коротка квіткова трубка (менша  $\frac{1}{2}$  довжини листочків оцвітини) із зрослих листочків оцвітини та тичинок. У *Puschkinia sciloides* вирости листочків оцвітини утворюють короткий привіночок.

До четвертого типу належать *Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium* (**Dipcadieae/Ornithogaloideae**) та *Veltheimia bracteata* (**Massonieae/Hyacinthoideae**), які мають довгу квіткову трубку із зрослих листочків оцвітини (більша або рівна  $\frac{1}{2}$  довжини листочків оцвітини) та тичинок. Ступінь приростання тичинок до листочків оцвітини дорівнює ступеню зростання листочків оцвітини між собою у *Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium*, тоді як у *Veltheimia bracteata* ступінь приростання тичинок до листочків оцвітини є значно нижчим відносно ступеня зростання листочків оцвітини між собою.

Розвиток трубки оцвітини, пов'язаний із стратегіями запилення, які обмежують доступ запилювачів до нектару, оскільки нектарники глибоко заховані в квітці (Ronse de Craene, 2010). У таких квітках зав'язі є краще захищеними. Найдовша квіткова трубка є у *Veltheimia bracteata*, а найкоротша у *Geschollia anomala*. У *Veltheimia bracteata* оцвітина є слабо

зигоморфна у дорослій квітці. Така зигоморфна оцвітину могла сформуватися в процесі спеціалізації, яка пов'язана із біологією запилення.

У всіх досліджених видів виявлене черепитчасте листкоскладання листочків оцвітину.

Андроцей у досліджених видів ізомерний оцвітині. Пиляки дорзифіксні, інтрорзні (пиллок висипається в середину квітки), з двома теками, чотиригніздні. Тичинкова нитка кріпиться до пиляка по середині, або дещо нижче. У *Bowiea volubilis* тичинки разом з листочками оцвітину прирастають до стінки зав'язі до половини і, відповідно, у квітці формується напівнижня зав'язь. Слід відзначити, що зростання і приростання тичинок характерне для більш еволюційно просунутих груп рослин.

Результати наших досліджень щодо морфологічної будови оцвітину та андроцею в основному підтверджують літературні дані (Speta, 1998a; Martínez-Azorín et al., 2019). Певні уточнення зроблені для родів *Scilla*, *Barnardia*, *Ledebouria*, *Ornithogalum*, *Fusifilum*, *Bowiea* та *Oziroë*. Зокрема, у *Scilla bifolia*, *Barnardia japonica*, *Fusifilum physodes*, *Bowiea volubilis* та *Oziroë biflora* тичинки при основі зростаються з листочками оцвітину, у *Ledebouria socialis* та представників роду *Ornithogalum* тичинки вільні.

Отже, серед досліджених представників родини Hyacinthaceae виявлено чотири рівні організації оцвітину: з вільними листочками оцвітину, з листочками оцвітину зрослими при основі, з короткою квітковою трубкою та з довгою квітковою трубкою; та три рівні організації андроцею: тичинки вільні, прирослі до оцвітину, зрослі між собою.

Дані морфології оцвітину й андроцею не є діагностичними для підродин в межах родини Hyacinthaceae. Тому важливим є вивчення внутрішньої структури гiнецею для того, щоб можна було використати ознаки морфологічної різноманітності квітки у таксономічних та у філогенетичних дослідженнях гіацинтових.

## 5.2. Порівняльна морфологія гiнецею та структура септального нектарника

Гiнецей досліджених видiв складається з трьох зрослих плодолисткiв, що характерно для однодольних (Rudall, 2002; Remizova et al., 2006, 2010). У всiх представникiв зав'язь верхня, лише у *Bowiea volubilis* – напiвнижня, з поздовжнiми септальними борозенками. Септальнi борозенки функцiонують як канали, по яких стiкає нектар до основи зав'язi, де вiн стає доступним для комах. Стовпчик апiкальний, прямий, а у *Veltheimia bracteata* дещо зiгнутий. Приймочка трилопатева.

Зав'язь усiх досліджених видiв є тригнiздна з центрально-кутовою та парiетальною плацентацiєю у *Scilla bifolia*, *Puschkinia sciloides*, *Barnardia japonica* (**Hyacintheae/Hyacinthoideae**), *Ledebouria socialis*, *Drimiopsis maculata*, *Veltheimia bracteata* (**Massonieae/Hyacinthoideae**), *Ornithogalum fimbriatum*, *Ornithogalum orthophyllum* subsp. *kochii* (**Ornithogaleae/Ornithogaloideae**), *Geschollia anomala*, *Bowiea volubilis* (**Urgineoideae**), *Oziroë biflora* (**Oziroëoideae**) та з парiетальною плацентацiєю у *Ornithogalum dubium* (**Ornithogaleae/Ornithogaloideae**), *Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium* (**Dipcadieae/Ornithogaloideae**), *Fusifilum physodes* (**Urgineoideae**). Для синасцидiатної та гемісинасцидiатної зони характерна центрально-кутова плацентацiя, для симплiкатної та гемісимплiкатної – парiетальна (Дука, 2018).

Кiлькiсть насiнних зачаткiв в гнiзді є важливою ознакою для визначення роду (Kunth, 1844; Salisbury, 1866 за Speta, 1998a). В кожному гнiзді у *Scilla bifolia* 5 – 10 насiнних зачаткiв у два ряди, *Puschkinia sciloides* 4 – 5 насiнних зачаткiв у два ряди, *Barnardia japonica* – 1 насiнний зачаток, *Drimiopsis maculata* та *Ledebouria socialis* – по 2 базальних насiнних зачатки один бiля одного, *Veltheimia bracteata* – 1 – 4 насiнних зачатки.

В кожному гнiзді зав'язi у *Galtonia viridiflora* та *Dipcadi brevifolium* розташовано до 20 насiнних зачаткiв, у *Ornithogalum fimbriatum* – 28 – 30, у

*Ornithogalum dubium* та *Ornithogalum orthophyllum* subsp. *kochii* – по 8 – 10 насінних зачатків, які розміщені у два ряди. Кожен насінний зачаток має добре розвинений обтуратор (Дика, 2018).

У *Geschollia anomala* – 14 – 20, у *Fusifilum physodes* – 10 – 15, у *Bowiea volubilis* – 4 – 5 насінних зачатків у кожному гнізді зав'язі, розміщені у два ряди. Кожен насінний зачаток має добре розвинений обтуратор (Дика, 2018).

*Oziroë biflora* має 4 насінних зачатки в кожному гнізді зав'язі, розміщені у двох рядах.

Дані наших досліджень щодо кількості насінних зачатків у гнізді зав'язі узгоджуються з літературними даними (Мордак, 1982; Speta, 1998a; Williams, 2000).

Обтуратори (або провідникова тканина) трапляються у гінцеї різних представників Нуасінтасеє (Tilton, Horner, 1980; Комар, 1985; Shamrov, 1990). Вони відрізняються анатомічно і морфологічно (Батыгіна, 1994). У *Albuca transvaalensis*, *Bowiea volubilis*, *Dipcadi montanum*, *Ornithogalum caudatum* (назви видів подані за І. Шамровим, 1990) знайдені фунікулярні обтуратори (Шамров, 1990). Згідно із даними Tilton та Horner (1980, 1983) у *Ornithogalum caudatum* є плацентарно-фунікулярний тип обтуратора. Для досліджених видів ми вперше встановили тип обтуратора. У *Ornithogalum fimbriatum*, *O. dubium*, *O. orthophyllum* subsp. *kochii*, *Dipcadi brevifolium* (Дика, 2018) *Galtonia viridiflora* та *Oziroë biflora* обтуратори були визначені як фунікулярні, у *Scilla bifolia*, *Puschkinia sciloides*, *Barnardia japonica*, *Drimiopsis maculata*, *Ledebouria socialis*, *Veltheimia bracteata*, *Geschollia anomala*, *Fusifilum physodes* та *Bowiea volubilis* (Дика, 2018) – як плацентарно-фунікулярні.

Стовпчик із трьома окремими каналами виявлений у *Barnardia japonica*, *Drimiopsis maculata*, *Ledebouria socialis*, *Veltheimia bracteata*, *Geschollia anomala*, *Fusifilum physodes*, *Bowiea volubilis*. А у *Scilla bifolia*, *Puschkinia sciloides*, *Ornithogalum fimbriatum*, *O. dubium*, *O. orthophyllum* subsp. *kochii*, *Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium*, *Oziroë biflora* канали

стовпчика розділені при його основі, але зливаються, формуючи один трипроменевий канал, в напрямку до верхівки. Результати наших досліджень підтверджують дані Wunderlich (1937), Buchner (1948), Новікова (2008) щодо різного ступеня злиття каналів стовпчика у представників родини Hyacinthaceae.

Трипроменевий канал стовпчика є спільною ознакою для *Scilla bifolia* та *Puschkinia scilloides*, (**Hyacintheae/Hyacinthoideae**), тоді як для *Barnardia japonica* (**Hyacintheae/Hyacinthoideae**) характерна наявність у стовпчику трьох окремих каналів.

Порівняльно-морфологічний аналіз гiнецею досліджених видів ми здійснили за такими ознаками: 1) відносна висота та внутрішня будова структурно-функціональних зон зав'язі; 2) вертикальна зональність гiнецею за Leinfellner (1950); 3) вертикальна зональність септального нектарника за А. Одінцовою (2013б).

У всіх досліджених представників ми виділили три структурно-функціональні зони зав'язі: основу, гнізда та дах (Додаток А, табл. 1; рис. 5.2.1.–5.2.6).

- **Основа зав'язі** – паренхімна частина, розташована під гніздами. Починається на рівні відходження листочків оцвітини та простягається до рівня формування гнізд зав'язі. Септальні нектарники в цій зоні присутні лише у *Oziroë biflora*.

- **Зона гнізд зав'язі** – це основна частина зав'язі, в якій розміщені три гнізда із насінними зачатками. У всіх досліджених видів у перегородках між гніздами на різній висоті розташовані септальні нектарники.

- **Дах зав'язі** – це верхня частина зав'язі, де присутні канали стовпчика. Канали стовпчика формуються з гнізд зав'язі апікально. У *Scilla bifolia*, *Puschkinia scilloides*, *Veltheimia bracteata*, *Ornithogalum fimbriatum*, *O. dubium*, *O. orthophyllum* subsp. *kochii*, *Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium*, *Bowiea volubilis*, *Geschollia anomala*, *Fusifilum physodes* та *Oziroë biflora* в даху зав'язі розміщені вивідні канали нектарника – нектарні щілини,

у *Barnardia japonica* – порожнини септального нектарника та його вивідні канали, у *Ledebouria socialis* та *Drimiopsis maculata* дах зав'язі розміщений над вивідними каналами.

Серед досліджених видів найменша відносна висота основи зав'язі виявлена у *Veltheimia bracteata* (2,2% від загальної висоти зав'язі), а найбільша – у *Oziroë biflora* (24,1% від загальної висоти зав'язі), найменша відносна висота даху зав'язі – у *Puschkinia scilloides* (4,9% від загальної висоти зав'язі), а найбільша – у *Ledebouria socialis* (32,7% від загальної висоти зав'язі), мінімальна відносна висота гнізд зав'язі – у *Ledebouria socialis* (56,3% від загальної висоти зав'язі), а максимальна – у *Barnardia japonica* (92,1% від загальної висоти зав'язі) (Додаток А, табл. 1).

На відміну від представників родини *Asparagaceae* s.l. (*Dracaena*, *Sansevieria* та *Polygonatum*) (Фіщук, 2017; Odintsova et al., 2013; Fishchuk, Odintsova, 2014; Odintsova, Fishchuk, 2017), основа та дах зав'язі досліджених видів не є потовщені, виключення становить *Oziroë biflora*, у якого основа займає  $\frac{1}{4}$  від висоти зав'язі.

Отримані нами дані дають змогу деталізувати уявлення про структуру гінецею представників *Hyacinthaceae*. Внутрішня структура гінецею у досліджених видів відрізняється за кількістю зон гінецею та за структурою септального нектарника (Додаток А, табл. 1; рис. 5.2.1.–5.2.6).

Серед представників підродини *Hyacinthoideae* ми виділили три типи гінецею за його вертикальною зональністю (Дука, 2015):

- У гінецеї *Scilla bifolia* та *Puschkinia scilloides* ми встановили наявність синасцидіатної, симплікатної, гемісимплікатної та асимплікатної зон та визначили гінецей як синкарпний у широкому розумінні.
- У *Barnardia japonica* наявні три зони гінецею: синасцидіатна, симплікатна та асимплікатна. Ми вважаємо, що гінецей *Barnardia japonica* не відповідає жодному зі структурних типів, запропонованих В. Ляйнфельнером (Leinfellner, 1950), але його можна розглядати як синкарпний у широкому розумінні.



- У *Drimiopsis maculata*, *Ledebouria socialis* та *Veltheimia bracteata* – чотири зони гiнецею: синасцидiатна, гемiсинасцидiатна, гемiсимплiкатна та асимплiкатна. Наявнiсть гемiсинасцидiатної зони у структурi гiнецею даних видiв дозволяє визначити такий тип гiнецею, як гемiсинкарпний в широкому розумiннi.

Для представникiв пiдродини Ornithogaloideae характерний спiльний тип гiнецею:

- У гiнецеї *Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium*, *Ornithogalum fimbriatum*, *O. dubium*, *O. orthophyllum* subsp. *kochii* ми встановили наявнiсть чотирьох вертикальних зон за Leinfellner (1950): синасцидiатна, симплiкатна, гемiсимплiкатна та асимплiкатна (рис. 5.2.3, 5.2.4) (Дика, 2018). Аналізуючи вертикальну зональнiсть гiнецею даних видiв ми визначили гiнецей як синкарпний в широкому розумiннi.

Синасцидiатна зона, утворена трьома iзольованими гнiздами зав'язi, лежить при основi гiнецею i обмежується зверху рiвнем змикання країв плодолистка. У *Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium* та *Ornithogalum dubium* ця зона сформована стерильною дiлянкою, а у *O. fimbriatum* та *O. orthophyllum* subsp. *kochii* – стерильною та дуже короткою фертильною дiлянками. Симплiкатна зона розташована вище вiд цього мiсця. У досліджених видiв у цих двох зонах розташованi порожнини роздiльного септального нектарника, якi не з'єднанi мiж собою епiдермiсами. У гемiсимплiкатнiй зонi, яка сформована фертильною та стерильною дiлянками, чiтко видно як межi змикання країв плодолистка, так i межi змикання бiчних поверхонь сусiднiх плодолисткiв. Асимплiкатна зона включає дах зав'язi, стовпчик та приймочку. У даху зав'язi порожнини септального нектарника об'єднуються iз септальними борозенками, формуючи нектарнi щiлини, якi слугують вивiдним каналом нектарника. У всiх досліджених видiв вище зникнення нектарних щiлин зовнiшнi поверхнi плодолисткiв постгенiтально злитi, таким чином стовпчик та приймочка формуються у результатi функцiонального об'єднання плодолисткiв.

Серед представників підродини Urgineoideae ми виділили два типи гінецею:

- У гінецеї *Geschollia anomala* та *Fusifilum physodes* ми встановили наявність чотирьох вертикальних зон за Leinfellner (1950): синасцидіатної, симплікатної, гемісимплікатної та асимплікатної. Ми визначили гінецей даних видів як синкарпний у широкому розумінні.

- У *Bowiea volubilis* наявні три вертикальні зони: гемісинасцидіатна, гемісимплікатна та асимплікатна. Ми визначаємо гінецей *B. volubilis* як гемісинкарпний.

У представника підродини Oziroëoideae *Oziroë biflora* наявні чотири зони гінецею: синасцидіатна, гемісинасцидіатна, гемісимплікатна та асимплікатна. Ми визначили гінецей *O. biflora* як гемісинкарпний в широкому розумінні.

Гемісинкарпний тип гінецею описаний для представників родини Ruscaceae (*Sansevieria* Thunb. та *Dracaena* Vand. ex L.) (Фіщук, 2017), яку разом із Hyacinthaceae згідно з молекулярними даними (APG III, 2009; APG IV, 2016) розглядають у межах Asparagaceae s.l.

У гемісинкарпному гінецеї досліджених видів наявна синасцидіатна зона. Ця зона містить три порожнини плодолистків і три порожнини септальних нектарників, які формують зону роздільного нектарника. Ці шість порожнин виникають під час диференціального росту основи маточки із септальним нектарником (Odintsova et al., 2013).

Аналогічно, як у *Ornithogalum caudatum* Ait. (Новіков, 2008), в результаті досліджень мікроморфології гінецею *Barnardia japonica*, ми не виявили слідів епідермальних клітин в очікуваних місцях зростання плодолистків в області зав'язі та стовпчика, що свідчить про те, що плодолистки зрослися конгенітально в процесі онтогенезу. Синкарпний гінецей із септальними нектарниками відзначений для *Scilla* у роботі Ван Тігема (Tieghem van, 1871). В. Ван Хілл (Hell van, 1988) вважає, що поява септальних нектарників пов'язана із вільними або частково вільними

поверхніми плодолистків. На основі аналізу результатів досліджень мікроморфології гiнецею (Новіков, 2008; Дика, 2018; Tieghem van, 1871; Deroin, 2014; Дука, 2015, 2018) з'ясували, що септальний нектарник характерний не лише для гемісінкарпного типу гiнецею за В. Ляйнфельнером (Leinfellner, 1950).

Гiнецей однодольних є предметом досліджень, які стосуються філогенії однодольних рослин та еволюції квітки (Фіщук, 2017; Rudall et al., 2000; Smets et al., 2000; Rudall, 2003; Remizova et al., 2006, 2010).

У досліджених видів септальний нектарник представлений трьома ізольованими порожнинами у перегородках зав'язі, які розміщені на рівні гнізд зав'язі, тягнуться до її даху, і відкриваються назовні біля основи стовпчика (рис. 5.2.1–5.2.5). Лише у *Oziroë biflora* (рис. 5.2.6) септальний нектарник розміщений на рівні основи, гнізд та даху зав'язі, і, відповідно, має найбільшу відносну висоту – 100% від загальної висоти зав'язі. Найкоротшим є нектарник у *Barnardia japonica* – його відносна висота становить 45,5% від загальної висоти зав'язі (Додаток А, табл. 1).

Септальний нектарник у досліджених видів включає тіло нектарника (відповідає внутрішньому септальному нектарнику в сенсі Daumann (1970) та нектарну щілину, яка відкривається у зовнішнє середовище (відповідає зовнішньому септальному нектарнику в сенсі Daumann (1970)). Стінки тіла нектарника у всіх досліджених видів на всій своїй висоті мають секреторні властивості, тоді як у стінках нектарної щілини залозиста тканина присутня у *Veltheimia bracteata*, *Ornithogalum fimbriatum*, *O. dubium*, *O. orthophyllum* subsp. *kochii*, *Dipcadi brevifolium*, *Bowiea volubilis* та *Geschollia anomala* та *Oziroë biflora*. Порожнини септальних нектарників у досліджених видів в поперечному перерізі не є звивисті, та у *Scilla bifolia*, *Ledebouria socialis*, *Veltheimia bracteata*, *B. volubilis* та *G. anomala* мають гладеньку (Додаток Б, рис. 1.1, 1.5, 1.6, 1.12, 1.14), а у *Puschkinia scilloides*, *Barnardia japonica*, *Drimiopsis maculata*, *O. fimbriatum*, *O. dubium*, *O. orthophyllum* subsp. *kochii*, *Galtonia viridiflora*, *D. brevifolium*, *Fusifilum physodes* – горбкувату поверхню

(Додаток Б, рис. 1.2, 1.3, 1.4, 1.7–1.11, 1.13). У *Oziroë biflora* септальні щілини звивисті, мають горбкувату поверхню (Додаток Б, рис. 1.15).

За Daumann (1970) для представників роду *Scilla* L. (*S. amoena* L., *S. bifolia* L., *S. maculata* Bak., *S. peruviana* L., *S. sibirica* Andrews, *S. violaceae* Hutch.) характерні **a** та **g** типи септальних нектарників, залозистий епідерміс типу **a**, для представників роду *Veltheimia* Gleditsch (*V. viridiflora* (L.) Jacq.), *Ornithogalum* L. (*O. gussonei* Ten., *O. nutans* L., *O. umbellatum* L.), *Galtonia* Decne. (*Galtonia candicans* (Bak.) Decne.) характерний **a** тип септальних нектарників та **a** тип залозистого епідермісу, для представників роду *Puschkinia* Adams (*P. scilloides* Adams) характерний **d** тип септальних нектарників та **h** тип залозистого епідермісу.

Нами вперше визначений тип септального нектарника та описані ознаки залозистого епідермісу за Daumann (1970) для *Scilla bifolia*, *Barnardia japonica*, *Veltheimia bracteata*, *Drimiopsis maculata*, *Ledebouria socialis*, *Ornithogalum fimbriatum*, *O. dubium*, *O. orthophyllum* subsp. *kochii*, *Dipcadi brevifolium*, *Galtonia viridiflora*, *Bowiea volubilis*, *Geschollia anomala*, *Fusifilum physodes*, *Oziroë biflora* (табл. 5.2.2) (Дика, 2018; Дука, 2018).

Отримані нами дані підтверджують дані Daumann (1970) щодо типу септального нектарника та типу залозистого епідермісу у представників роду *Scilla* L., *Puschkinia* Adams., *Ornithogalum* L., *Galtonia* Decne. Для роду *Ornithogalum* L. окрім **a** типу залозистого епідермісу у *O. fimbriatum* та *O. orthophyllum* subsp. *kochii* виявили ще **h** тип залозистого епідермісу у *O. dubium*. На відміну від *Veltheimia viridiflora*, у якої за Daumann (1970) визначений **a** тип септального нектарника, ми у *Veltheimia bracteata* визначили **d** тип септального нектарника, оскільки септальна щілина тягнеться від середини зав'язі до її даху, відкриваючись назовні у верхній третині зав'язі. Тип залозистого епідермісу у обох видів відповідає **a** типу. У деяких досліджених видів нами виявлена наявність залозистого епідермісу у вивідних каналах нектарника (табл. 5.2.2), а у *Dipcadi brevifolium*

Табл. 5.2.2

Типи нектарників та залозистого епідермісу у досліджених видів  
Hyacinthaceae (пояснення у тексті, стор. 44–46)

Родина Hyacinthaceae		Тип нектарника за Daumann (1970)	Тип залозистого епідермісу за Daumann (1970)	Наявність залозистого епідермісу у нектарній щілині
I	<b>Hyacinthoideae</b>			
	<b>Hyacintheae</b>			
1.	<i>Scilla bifolia</i> L.	<b>a</b>	<b>a</b>	-
2.	<i>Puschkinia scilloides</i> Adams.	<b>d</b>	<b>h</b>	-
3.	<i>Barnardia japonica</i> Schult.f.	<b>d</b>	<b>h</b>	-
	<b>Massonieae</b>			
4.	<i>Drimiopsis maculata</i> Lindl. ex Pax	<b>a</b>	<b>a</b>	-
5.	<i>Ledebouria socialis</i> (Baker) Jessop	<b>a</b>	<b>a</b>	-
6.	<i>Veltheimia bracteata</i> Harv. ex Baker	<b>d</b>	<b>a</b>	+
II	<b>Ornithogaloideae</b>			
	<b>Ornithogaleae</b>			
7.	<i>Ornithogalum fimbriatum</i> Willd.	<b>a</b>	<b>a</b>	+
8.	<i>Ornithogalum dubium</i> Houtt.	<b>a</b>	<b>h</b>	+
9.	<i>Ornithogalum orthophyllum</i> subsp. <i>kochii</i> (Parl.) Zahar.	<b>a</b>	<b>a</b>	+
	<b>Dipcadieae</b>			
10.	<i>Galtonia viridiflora</i> I. Verd.	<b>a</b>	<b>a</b>	-
11.	<i>Dipcadi brevifolium</i> (Thunb.) Fourc.	<b>a</b>	<b>h</b>	+
III	<b>Urgineoideae</b>			
12.	<i>Geschollia anomala</i> (Baker) Speta	<b>a</b>	<b>a</b>	+
13.	<i>Fusifilum physodes</i> (Jacq.) Speta	<b>a</b>	<b>a</b>	-
14.	<i>Bowiea volubilis</i> Harv. ex Hook.f	<b>a</b>	<b>a</b>	+
IV	<b>Oziroëoideae</b>			
15.	<i>Oziroë biflora</i> (Ruiz & Pav.) Speta	<b>a</b>	<b>a</b>	+

нектароносна тканина наявна також при основі стовпчика (Дика, 2018), що підтверджує дані Speta (1998a).

Згідно описової класифікації Schmid (1985) септальні нектарники усіх досліджуваних видів відповідають «ліліюїдному» типу (нелабіринтний роздільний) за поперечними обрисами порожнин (лише у *Oziroë biflora* септальний нектарник відповідає типу лабіринтний роздільний), а за вертикальною структурою – комбінованому типу, який поєднує зовнішній та внутрішній типи септальних нектарників за Daumann (1970).

Порівняльний аналіз структури септального нектарника ми проводили відповідно до концепції його вертикальної зональності (Одінцова 2013б). У нектарнику досліджених видів можна виділити такі зони, які відповідають різним описовим типам нектарників за Daumann (1970) і Schmid (1985):

- **зона роздільного нектарника** з конгенітально замкнутими порожнинами нектарника на рівні синасцидіатної та симплікатної зон у *Scilla bifolia*, *Barnardia japonica*, *Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium*, *Ornithogalum fimbriatum*, *O. dubium*, *O. orthophyllum* subsp. *kochii*, на рівні синасцидіатної зони у *Veltheimia bracteata* та *Oziroë biflora* (нектарник також розміщений нижче гнізд зав'язі – в її основі), на рівні симплікатної зони у *Fusifilum physodes*;
- **зона «ліліюїдного» об'єданого нектарника** з постгенітально замкнутою центральною частиною на рівні гемісинасцидіатної та гемісимплікатної зон у *Ledebouria socialis*, *Drimiopsis maculata*, *Veltheimia bracteata*, *Bowiea volubilis*, *Oziroë biflora*, на рівні гемісимплікатної зони у *Scilla bifolia*, *Puschkinia scilloides* та *Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium*, *Ornithogalum fimbriatum*, *O. dubium*, *O. orthophyllum* subsp. *kochii*, *Geschollia anomala*, *Fusifilum physodes*;
- **зона зовнішнього нектарника** (нектарна щілина) на рівні асимплікатної зони в усіх досліджених видів, лише у *Barnardia japonica* – на рівні симплікатної зони.

Отже, за сукупністю ознак вертикальної зональності гінецею та септального нектарника у досліджених представників родини гіацинтових можна виділити шість типів вертикальної зональності зав'язі та септального нектарника (рис. 5.2.1.–5.2.6):

- **1 тип** – чотири структурні зони гінецею (синасцидіатна, гемісинасцидіатна, гемісимплікатна та асимплікатна) і дві зони септального нектарника (зони «ліліюїдного» об'єданого та зовнішнього нектарника), який з'являється вище дна гнізд зав'язі (*Ledebouria socialis*, *Drimiopsis maculata*);
- **2 тип** – чотири структурні зони гінецею (синасцидіатна, гемісинасцидіатна, гемісимплікатна та асимплікатна) і три зони септального нектарника (зони роздільного, «ліліюїдного» об'єданого та зовнішнього нектарника), який з'являється на рівні середини гнізд зав'язі (*Veltheimia bracteata*), або нижче дна гнізд в основі зав'язі (*Oziroë biflora*);
- **3 тип** – чотири структурні зони гінецею (синасцидіатна, симплікатна, гемісимплікатна та асимплікатна) і дві зони септального нектарника (зони «ліліюїдного» об'єданого та зовнішнього нектарника), який з'являється на рівні середини гнізд зав'язі (*Puschkinia scilloides*, *Geschollia anomala*);
- **4 тип** – чотири структурні зони гінецею (синасцидіатна, симплікатна, гемісимплікатна та асимплікатна) і три зони септального нектарника (зони роздільного, «ліліюїдного» об'єданого та зовнішнього нектарника), який з'являється вище дна гнізд зав'язі (*Scilla bifolia*, *Galtonia viridiflora*, *Fusifilum physodes*, *Ornithogalum fimbriatum*, *O. dubium*, *O. orthophyllum* subsp. *kochii*, *Dipcadi brevifolium*);
- **5 тип** – три структурні зони гінецею (синасцидіатна, симплікатна, асимплікатна) і дві зони септального нектарника (зони роздільного та зовнішнього нектарника), який з'являється на рівні середини гнізд зав'язі (*Barnardia japonica*);

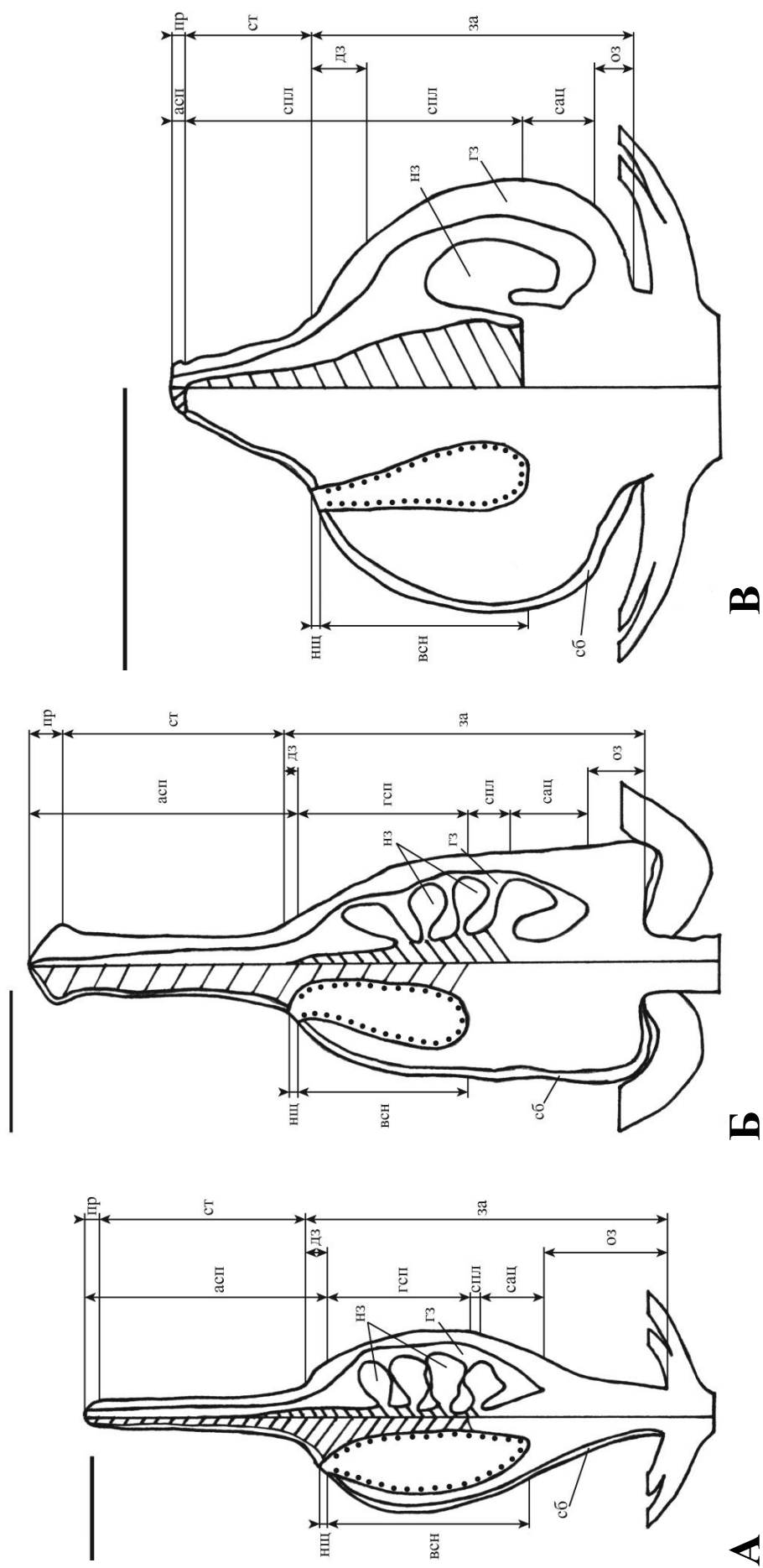


Рис. 5.2.1. Схема вертикальної зональності гiнецею *Scilla bifolia* (А), *Puschkinia scilloides* (Б), *Barnardia jaronica* (В) (Нуасінтеае / Нуасінтеоідеае). Дiлянки постгенітального зростання заштриховані. Лінійка: 1 мм.



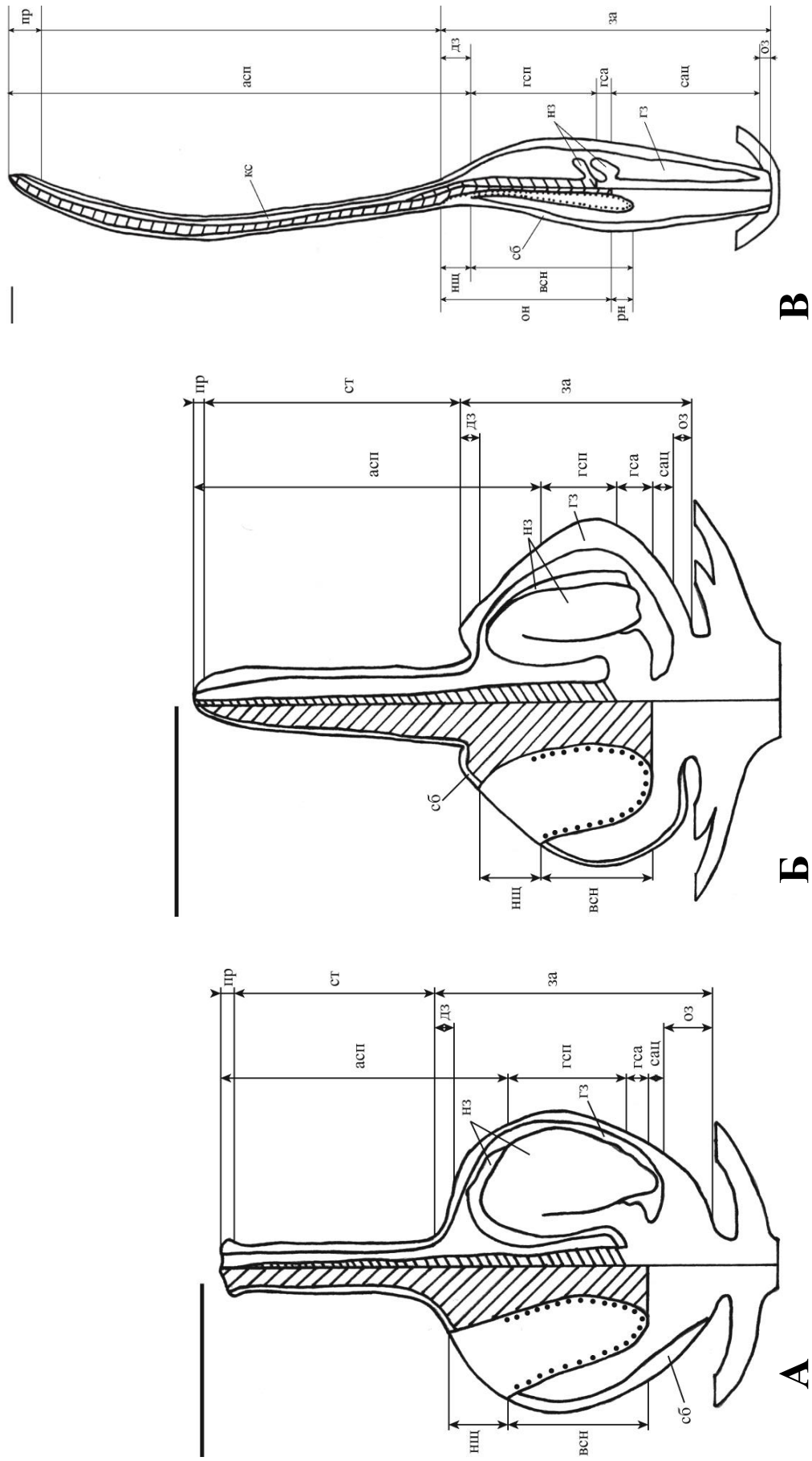


Рис. 5.2.2. Схема вертикальної зональності гінецею *Drimiopsis maculata* (А), *Ledebouria socialis* (Б), *Veltheimia bracteata* (В) (Massoniaceae / Nuasinthoideae). Ділянки постгенітального зростання заштриховані. Лінійка: 1 мм.

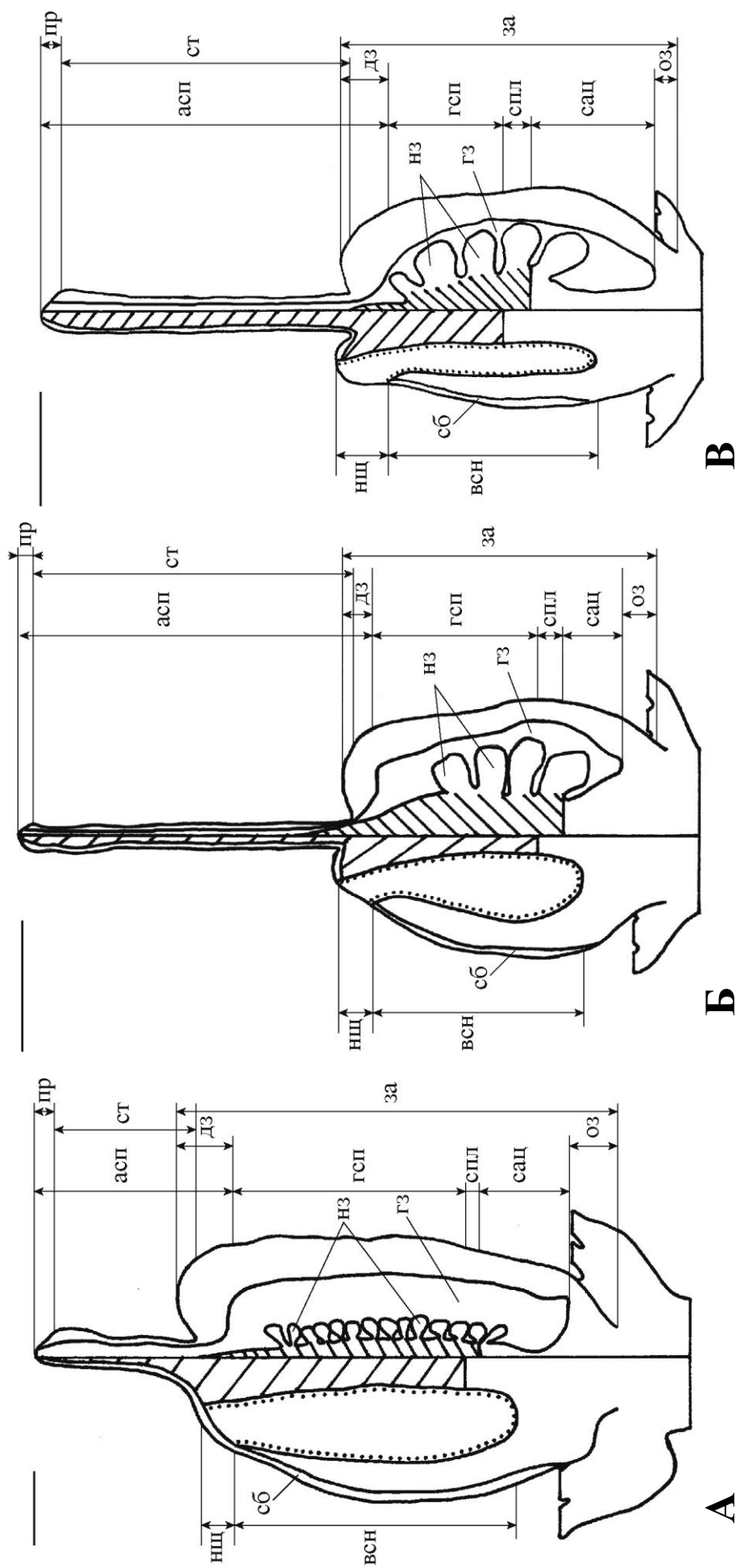


Рис. 5.2.3. Схема вертикальної зональності гінцею *Ornithogalum fimbriatum* (А), *Ornithogalum dubium* (Б), *Ornithogalum orthorhynchum* subsp. *kochii* (В) (Ornithogaleae / Ornithogaloideae). Ділянки постгенітального зростання заштриховані.

Лінійка: 1 мм.

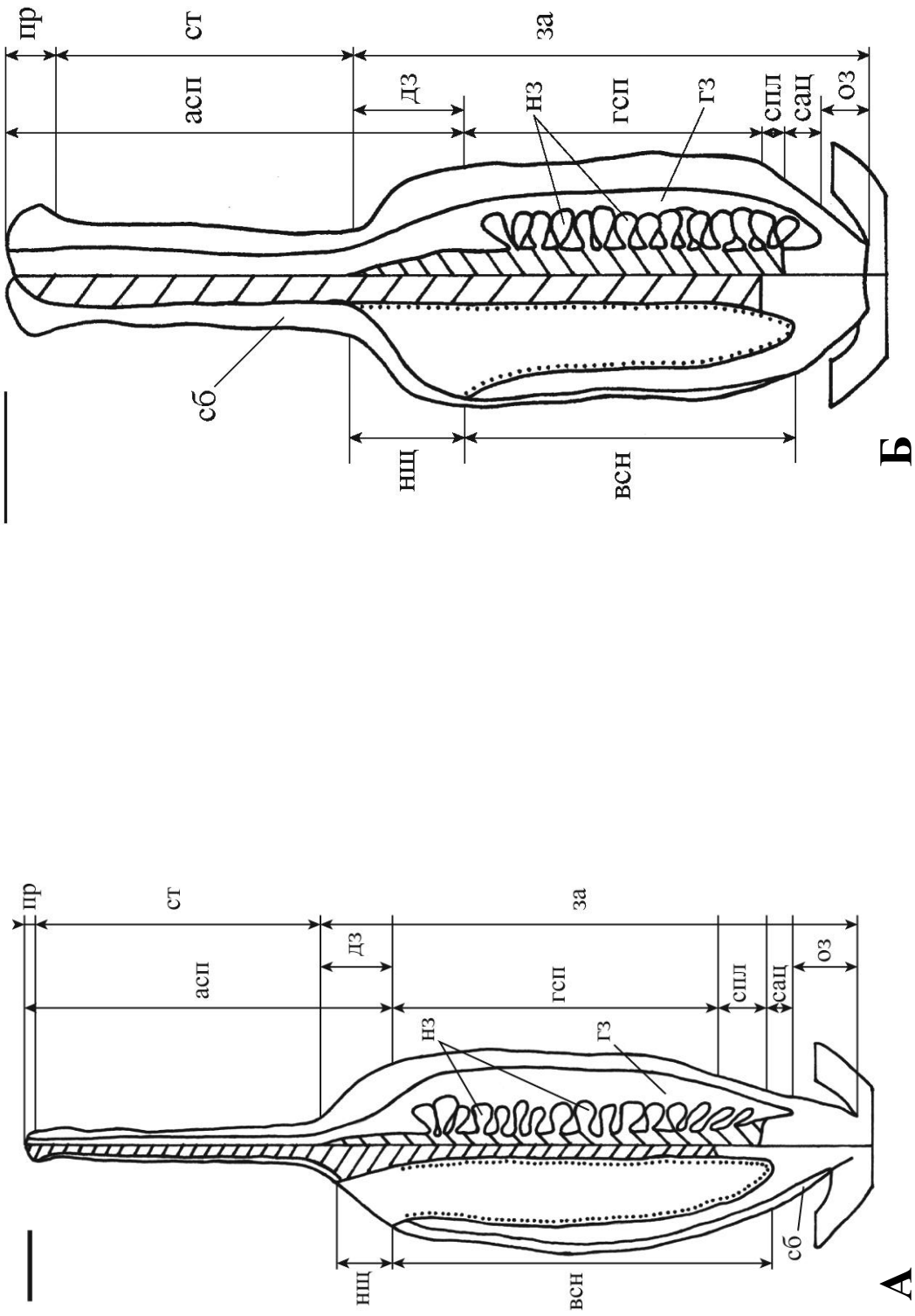


Рис. 5.2.4. Схема вертикальної зональності гiнецею *Galtonia viridiflora* (А), *Dipsadi brevifolium* (Б) (Dipsacidae / Ornithogaloideae). Дiлянки постгенiтального зростання заштрихованi. Лiнiйка: 1 мм.

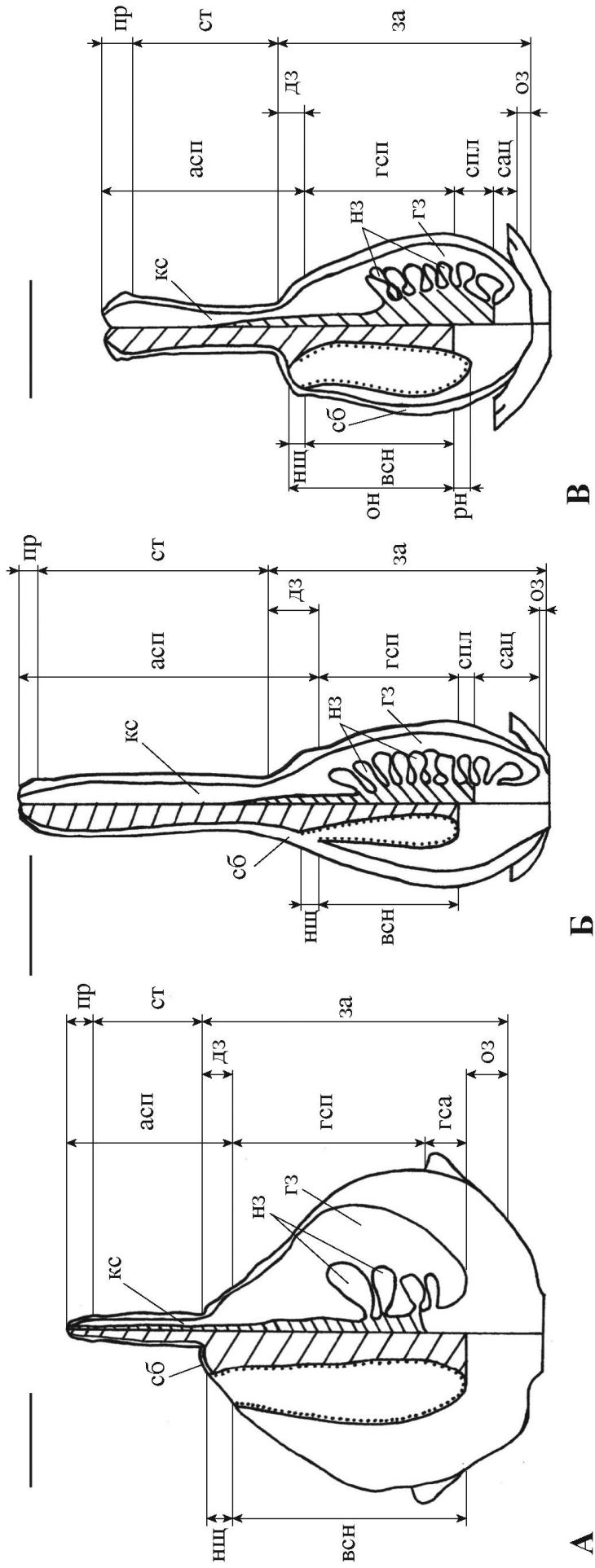


Рис. 5.2.5. Схема вертикальної зональності гiнецею *Bowiea volubilis* (А), *Geschollia anomala* (Б), *Fusifilum physodes* (В) (Urgineoideae). Дiлянки постгенiтального зростання заштрихованi. Лiнiйка: 1 мм.

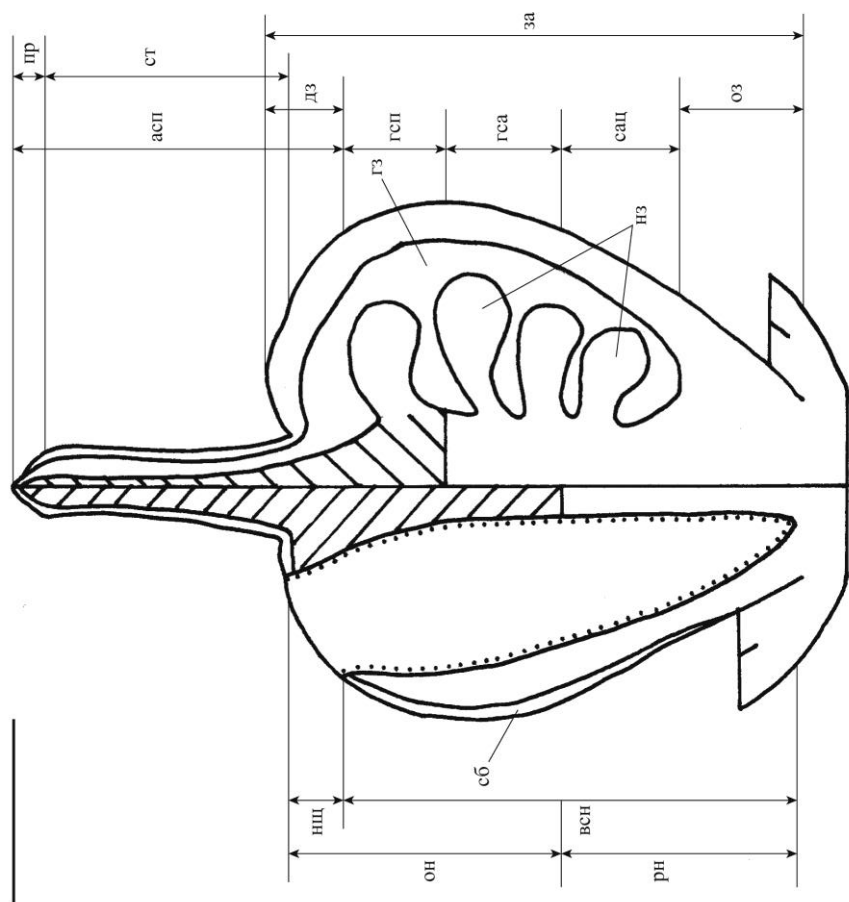


Рис. 5.2.6. Схема вертикальної зональності гінцею *Ozigoë biflora* (Ozigoëoideae). Ділянки постгенітального зростання заштриховані. Лінійка: 1 мм.

- **6 тип** – три структурні зони гінецею (гемісинасцидіатна, гемісимплікатна та асимплікатна) і дві зони септального нектарника (зони «ліліюїдного» об'єднаного та зовнішнього нектарника), який з'являється на рівні дна гнізд зав'язі (*Bowiea volubilis*).

Дві структурні зони гінецею (синасцидіатна і симплікатна) та дві зони септального нектарника (зона роздільного й зовнішнього нектарника), який з'являється вище дна гнізд зав'язі, описані А. Новіковим (2008) для *Ornithogalum caudatum* Ait. За рисунками й описами автора такий гінецей визначено як еусинкарпний у широкому розумінні з роздільним типом септального нектарника, який розташований у синасцидіатній зоні. Синкарпний гінецей із об'єднаним типом нектарника описаний Deroin (2014) у *Hyacinthoides non-scripta* (L.) Chouard ex Rothm.

Виникнення синасцидіатної зони у гемісинкарпному гінецеї, а також наявність об'єднаного чи роздільного нектарника вимагає розширити класифікацію гінецею за В. Ляйнфельнером (Leinfellner, 1950), особливо для таксонів однодольних рослин (Novikoff, Odintsova, 2008).

Отже, вперше для досліджених видів встановлено два типи плацентації. Зав'язь з парієтальною плацентацією виявлена у *Ornithogalum dubium*, *Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium* та *Fusifilum physodes*. У всіх інших видів – центрально-кутова плацентація в нижній частині та парієтальна у верхній частині зав'язі.

Вперше встановлено, що для досліджених представників родини Hyacinthaceae характерні два типи обтураторів: фунікулярні та плацентарно-фунікулярні. Підтверджений різний ступінь злиття каналів стовпчика.

В результаті досліджень вперше визначений тип септального нектарника та описані ознаки залозистого епідермісу за Daumann (1970). Для представників родини Hyacinthaceae характерні **a-** та **d-**типи септального нектарника, й **a-** та **h-**типи залозистого епідермісу.

На основі аналізу вертикальної структури гiнецею та септального нектарника ми визначили, що серед представникiв родини Hyacinthaceae гемисинкарпний гiнецей iз об'єднаним типом нектарника є у *Ledebouria socialis*, *Drimiopsis maculata*, *Veltheimia bracteata*, *Bowiea volubilis*, *Oziroë biflora*, синкарпний гiнецей iз об'єднаним типом нектарника – у *Scilla bifolia*, *Puschkinia sciloides*, *Ornithogalum fimbriatum*, *O. dubium*, *O. orthophyllum* subsp. *kochii*, *Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium*, *Geschollia anomala*, *Fusifilum physodes*, синкарпний гiнецей iз роздiльним типом нектарника – у *Barnardia japonica*.

Вперше виявлено у структурi септального нектарника *Scilla bifolia*, *Barnardia japonica*, *Veltheimia bracteata*, *Ornithogalum fimbriatum*, *O. dubium*, *O. orthophyllum* subsp. *kochii*, *Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium*, *Fusifilum physodes*, *Oziroë biflora* зону роздiльного нектарника у виглядi трьох окремих порожнин, не з'єднаних мiж собою епiдермiсами.

### 5.3. Органiзацiя провiдної системи квіткi

Дослiдження провiдної системи квіткi дає можливiсть отримати бiльшу кiлькiсть структурних ознак, якi можна використати для порiвняльного аналізу таксонiв. При порiвняннi молекулярних i морфологiчних даних, як джерел пiзнання фiлогенiї конкретного таксону, застосовуючи кладистичний аналіз, не вистачає доступних морфолого-анатомiчних ознак (Нуралиев, Соколов, 2014; Remizowa et al., 2010, 2011).

Провiдна система квіткi всiх дослiджених видiв суттєво подiбна. У квітконiжцi наявне одне, два або три кола провiдних пучкiв. Кiлькiсть пучкiв у квітконiжцi 3 – 22. У квітколожi провiднi пучки розмiщенi колом або у виглядi атактостели i утворюють провiдний цилiндр. У квітколожi формуються короткi стовбуровi пучки (рис. 5.3.1). Від провiдного цилiндру квітколожа нижче вiдходять три пучки на радiусах зовнiшнiх листочкiв оцвiтини, а вище – три пучки на радiусах внутрiшнiх листочкiв, якi

розділяються на слід листочка оцвітчини та слід тичинки (рис. 5.3.1, А, Б). Сліди листочків оцвітчини у представників *Hyacinthoideae*, *Urgineoideae* та *Oziroëoideae* однопучкові (рис. 5.3.1, А). У представників підродини

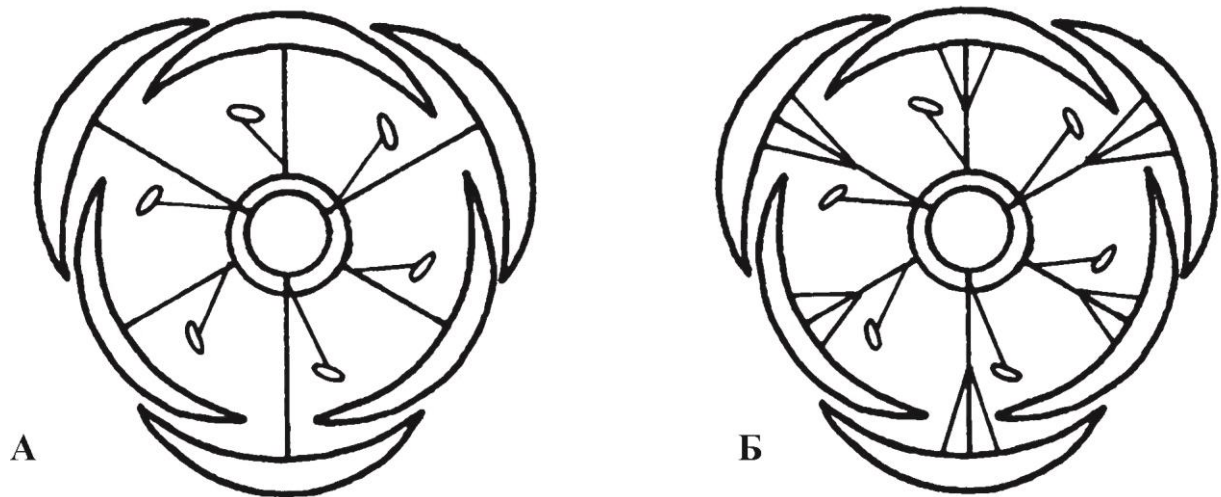


Рис. 5.3.1. Діаграми провідної системи оцвітчини й андроцею представників родини *Hyacinthaceae*: А – у представників *Hyacinthoideae*, *Urgineoideae*, *Oziroëoideae*; Б – у представників *Ornithogaloideae*

*Ornithogaloideae* однопучкові сліди листочків оцвітчини розгалужуються на три окремі колатеральні пучки (рис. 5.3.1, Б). Відповідно, кожен із листочків оцвітчини іннервується центральною жилкою і двома бічними, які також галузяться і можуть утворювати анастомози між собою.

У провідній системі оцвітчини та андроцею провідні пучки сусідніх елементів не утворюють анастомозів, отже, провідна система оцвітчини і андроцею відповідає жилкуванню вільних листочків оцвітчини та вільних тичинок. У *Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium*, *Ornithogalum fimbriatum*, *O. orthophyllum* subsp. *kochii*, *O. flavescens* наявні бічні відгалуження провідних пучків у зовнішніх та внутрішніх листочках оцвітчини, які можуть утворювати анастомози між собою. Усі провідні пучки квітки колатеральні, закритого типу.



У всіх досліджених видів сліди тичинок відходять від слідів листочків оцвітини. Сліди тичинок однопучкові.

На рівні основи зав'язі провідна система через низку проміжних структур реорганізується у провідні пучки гінецею (рис. 5.3.2, А–Д). У представників підродин *Hyacinthoideae*, *Urgineoideae* та *Oziroëoideae* кожен плодолисток містить один дорзальний і два вентральні пучки. Отже, іннервація базується на трипучковому сліду плодолистка.

У представників підродини *Ornithogaloideae* кожен плодолисток містить один дорзальний, два латеральних і два вентральних пучки. Таким чином, іннервація базується на п'ятипучковому сліду плодолистка.

Вентральні пучки часто об'єднані в нижній або середній частині зав'язі та формують вентральний комплекс, в межах якого не можна виокремити вентральних жилок плодолистків. Дорзальні пучки плодолистків зазвичай формуються в основі зав'язі нижче, ніж вентральні. Тільки у *Bowiea volubilis* на рівні дна гнізд зав'язі спочатку формуються вентральні пучки, а дещо вище провідні пучки зовнішніх листочків оцвітини відгалужують по одному дорзальному пучку плодолистка. У *Scilla bifolia*, *Ornithogalum fimbriatum*, *O. orthophyllum* subsp. *kochii*, *Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium* дорзальні пучки утворюють бічні відгалуження у середній та верхній частині зав'язі. Дорзальні пучки плодолистка огинають гнізда зав'язі, входять у стовпчик, де сліпо закінчуються (Дука, 2018).

У представників підродини *Ornithogaloideae* на рівні основи зав'язі від провідного циліндра відгалужуються латеральні провідні пучки, які займають бічне положення біля дистальних країв щілин септального нектарника та сліпо закінчуються у даху зав'язі.

Зазвичай вентральні пучки плодолистків в основі зав'язі інтегровані між собою попарно – в межах одного плодолистка, або між сусідніми плодолистками.

Серед досліджених видів виділяємо п'ять типів організації провідної системи гінецею, чотири з яких відрізняються організацією вентральних пучків плодолистків (рис. 5.3.2, А–Д).

**Перший тип** характеризується тим, що від провідного циліндру квітколожа зразу відходять два вентральні пучки плодолистка. Такий тип провідної системи виявлено у *Bowiea volubilis* (**Urgineoideae**), *Drimiopsis maculata*, *Puschkinia sciloides*, *Scilla bifolia* (**Hyacinthoideae**) (рис. 5.3.2, А).

**Другий тип** провідних пучків характеризується тим, що провідна система квітколожа через низку перехідних структур трансформується у три провідні пучки, які лежать на радіусах гнізд зав'язі, – вентрально-медіанні пучки. Вище на рівні плацент вентрально-медіанні пучки розпадаються на два вентральних пучки плодолистка. Цей тип характерний для *Ledebouria socialis*, *Veltheimia bracteata* та *Barnardia japonica* (**Hyacinthoideae**), й *Oziroë biflora* (**Oziroëoideae**) (рис. 5.3.2, Б).

**Третій тип** характеризується септальними пучками гінецею, в які реорганізовується провідний циліндр квітколожа через низку перехідних структур. Септальні пучки розділяються попарно на два вентральних пучки, які належать сусіднім плодолисткам. Такий тип провідної системи виявлено у *Geschollia anomala* (**Urgineoideae**) (рис. 5.3.2, В).

**Четвертий тип** – із провідного циліндру безпосередньо формується три септальних і три вентрально-медіанних пучки. На рівні плацент вентрально-медіанні пучки розпадаються на два вентральних пучки плодолистка. А дещо вище септальні пучки розпадаються на два і об'єднуються із вентральними. Цей тип характерний для *Fusifilum physodes* (**Urgineoideae**) (рис. 5.3.2, Г).

**П'ятий тип** характеризується латеральними пучками гінецею, які відходять безпосередньо від провідного циліндра квітколожа, та септальними пучками гінецею, в які реорганізовується провідний циліндр квітколожа через низку перехідних структур. Септальні пучки розділяються попарно на два вентральних пучки плодолистка. Такий тип провідної системи виявлено у

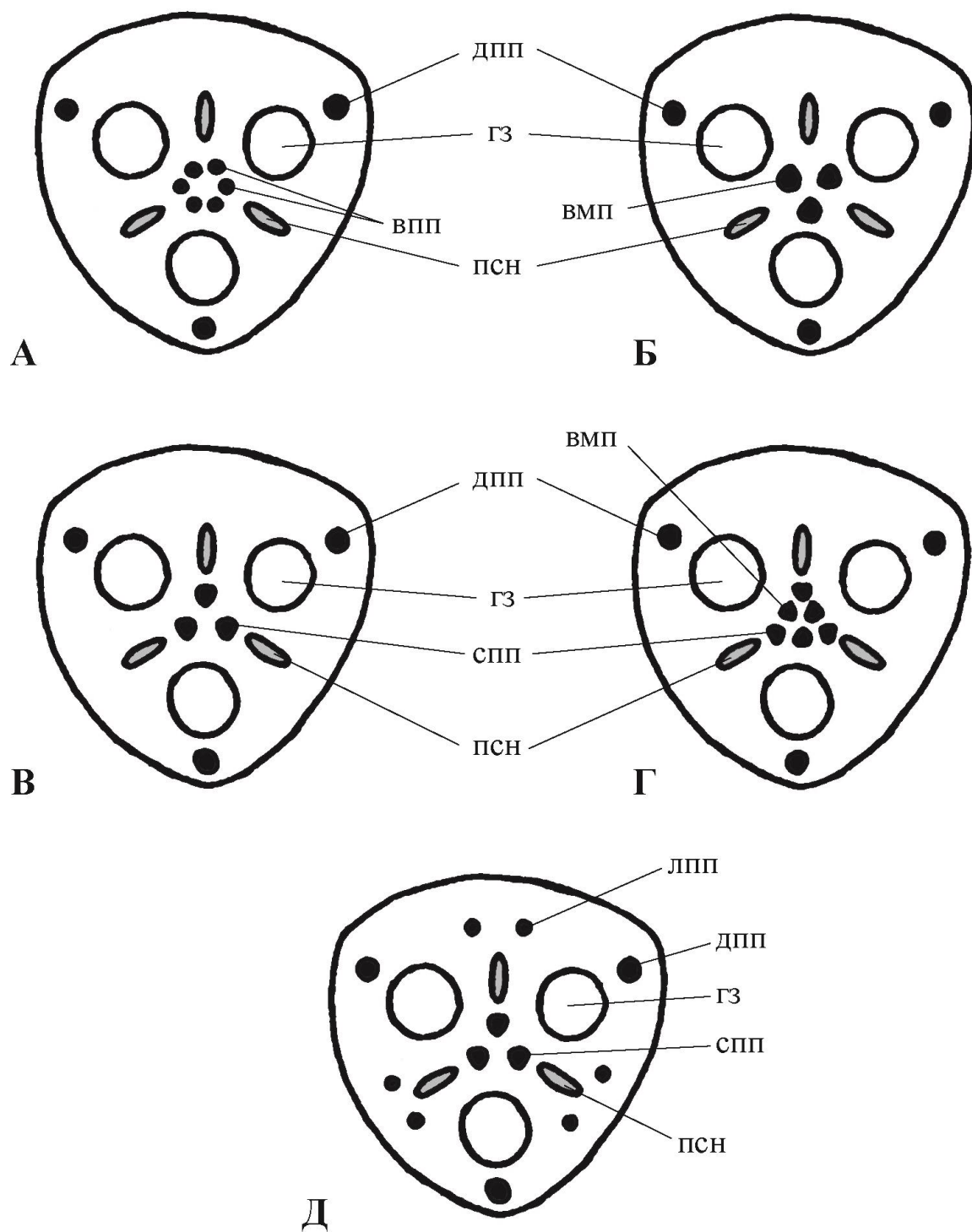


Рис. 5.3.2. Типи провідної системи гінецею представників родини Nyctaginaceae (пояснення в тексті)

*Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium*, *Ornithogalum fimbriatum*, *O. orthophyllum subsp. kochii*, *O. dubium* (**Ornithogaloideae**) (рис. 5.3.2, Д).

Незалежно від формування вентральних пучків плодолистка, у більшості досліджених видів вони сліпо закінчуються в даху зав'язі. У *Scilla bifolia* у верхній частині зав'язі вентральні пучки зливаються з дорзальними провідними пучками, у *Puschkinia scilloides* та *Ledebouria socialis* повністю використовуються на сліди насінних зачатків. У *Galtonia viridiflora* та *Dipcadi brevifolium* бічні відгалуження вентральних провідних пучків зливаються із бічними відгалуженнями латеральних та дорзальних пучків (Дука, 2018).

У всіх досліджених видів насінний зачаток іннервується одним провідним пучком, який відходить від відповідного вентрального пучка плодолистка. У *Barnardia japonica* (Hyacinthoideae) вентрально-медіанний пучок іннервує єдиний насінний зачаток.

Септальний нектарник іннервується вентральними пучками плодолистоків у *Drimiopsis maculata*, *Veltheimia bracteata*, *Oziroë biflora*, або їхніми відгалуженнями у *Scilla bifolia*. Латеральні пучки плодолистоків іннервують септальний нектарник у *Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium*, *Ornithogalum fimbriatum*, *O. orthophyllum* subsp. *kochii*, *O. dubium*. У інших видів не виявлено провідних пучків, які іннервують септальний нектарник. Це може бути пов'язано з тим, що досліджувані квітки є преантетичні, маленьких розмірів, і тому ці пучки ще не розвинулися (Дука, 2018).

Провідна система квітки досліджених видів в межах родини виявляє спільні риси будови. Оцвітину іннервується провідними пучками, що відходять від стовбурових тяжів. Спочатку відгалужуються три пучки зовнішніх листочків оцвітини, на дещо вищому рівні відгалужуються три пучки внутрішніх листочків оцвітини. Сліди тичинок у всіх представників однопучкові та відходять від відповідних слідів листочків оцвітини. Сліди листочків оцвітини також однопучкові, проте у представників підродини *Ornithogaloideae* вони розгалужуються на три окремі колатеральні пучки, які можуть утворювати анастомози між собою. Спільні риси будови виявлені в іннервації плодолистоків. У представників підродини *Hyacinthoideae*,

Urgineoideae та Oziroëoideae слід плодолистка трипучковий, тоді як у представників підродини Ornithogaloideae слід плодолистка п'ятипучковий. Відмінності виявлені в організації вентральних пучків плодолистіків. Насінні зачатки у представників всіх підродин іннервуються вентральними пучками плодолистіків або їх відгалуженнями, лише у *Barnardia japonica* (**Hyacintheae/Hyacinthoideae**) – вентрально-медіанним пучком.

Питання щодо морфологічної природи плодолистка та насінного зачатка немає однозначного трактування в літературі і зосереджене довкола того, чи плодолисток і насінний зачаток є осьовими структурами, філомами, чи органами особливого типу, які не пов'язані в квітці з іншими органами (Имс, 1964; Тахтаджян, 1964; Эсау, 1980; Шамров, 2008). Анатомічним підтвердженням плодолисткової природи насінного зачатка є той факт, що майже у всіх випадках він отримує судинне постачання із вентральних пучків плодолистка (Puri, 1951). Вважається, що будь-яке відхилення від цього загального правила обумовлене насамперед екстремальною редукцією.

Провідна система гінецею пов'язана із закономірностями морфогенезу квітки. Ми не підтримуємо концепції осьової природи насінних зачатків, і відповідно, вважаємо, що насінні зачатки досліджених видів є плодолистковими. Вони постачаються пучками плодолистіків, на відміну від *Hyacinthoides italica* (L.) Rothm. (Zalko, Deroin, 2018), у якого насінні зачатки постачаються безпосередньо квітковою стелою та *Hyacinthoides non-scripta* (L.) Chouard ex Rothm. (Deroin, 2014), у якого є змішана схема постачання насінних зачатків.

Згідно із К. Эсау (Эсау, 1969) вихідним типом іннервації листочків простої оцвітини є трипучковий слід, а похідним від нього є однопучковий слід. Слід листочка оцвітини, тичинки у всіх видів є однопучковим, а слід плодолистка три- або п'ятипучковий.

Подібна організація провідної системи квітки описана у представників роду *Dracaena* та *Sansevieria* (Фіщук, 2017). Як і у представників Hyacinthaceae, у квітколожі видів роду *Dracaena* та *Sansevieria* формуються

короткі стовбурові пучки, які розпадаються на слід листочка оцвітини та слід тичинки. У провідній системі оцвітини та андроцею сліди сусідніх елементів не мають анастомозів, що свідчить про те, що провідна система оцвітини та андроцею відповідає жилкуванню вільних листочків оцвітини та вільних тичинок. Подібно до *S. suffruticosa*, *S. aetheopica*, *S. grandis*, *S. hyacinthoides* та *D. fragrans*, у досліджених представників підродини Ornithogaloideae однопучкові сліди листочків оцвітини розгалужуються на три окремі колатеральні пучки.

Подібно, як у досліджених видів із підродин Hyacinthoideae, Urgineoideae та Oziroëoideae трипучковий слід плодолистка виявлений у представників родин Ruscaceae (*Sansevieria* Thunb. та *Dracaena* Vand. ex L.), Asparagaceae (*Asparagus* L.), Agavaceae (*Anthericum* L., *Chlorophytum* Ker Gawl.), Laxmanniaceae (*Cordyline* R. Brown), Xanthorrhoeaceae (*Gasteria* Duval) (Фіщук, 2017). Схожа різноманітність виявлена у структурі вентральних провідних пучків. У *Sansevieria spicata*, подібно як у *Bowiea volubilis* (**Urgineoideae**), *Drimiopsis maculata*, *Puschkinia sciloides*, *Scilla bifolia* (**Hyacinthoideae**) від провідного циліндру квітколожа зразу відходять два вентральні пучки плодолистка. Як у *Ledebouria socialis*, *Veltheimia bracteata* та *Barnardia japonica* (**Hyacinthoideae**), і *Oziroë biflora* (**Oziroëoideae**) вентрально-медіанні пучки розпадаються на два вентральних пучки плодолистка у *Sansevieria parva*, *S. fenwood*, *S. suffruticosa*, *S. dooneri*, *S. grandicuspis*. Септальні пучки гінецею, які розділяються попарно на два вентральних пучки плодолистка виявлені *S. trifasciata*, *S. spicata*, *S. grandis*, *S. aetheopica*, *S. hyacinthoides*, *D. fragrans*, *D. surculosa*, *Cordyline fruticosa*, *Asparagus densiflorus*, *Asparagus fallax*, *Polygonatum multiflorum*, *Convallaria majalis*, *Maianthemum bifolium*, *Ruscus aculeatus*, *Anthericum liliago*, *Chlorophytum comosum*, *Gasteria verrucosa*, подібно як *Geschollia anomala* (**Urgineoideae**).

Отже, подібна організація провідної системи квітки (провідна система оцвітини та андроцею, трипучковий слід плодолистка, схожа різноманітність

у структурі вентральних провідних пучків) описана у представників родин Ruscaceae, Asparagaceae, Agavaceae, Laxmanniaceae (Фіщук, 2017; Odintsova, Fishchuk, 2017), що дозволяє розглядати цю ознаку як спільну для Asparagaceae s.l.

З'ясовано, що провідна система квітки досліджених видів організована так, як у квітці із вільними (не зрослими між собою) квітковими органами, тобто сліди тичинок і листочків оцвітини однопучкові, завжди формуються в квітколожі; слід плодолистка містить один дорзальний і два вентральні пучки або один дорзальний, два латеральні та два вентральні пучки.

Вперше виявлені ознаки внутрішньої структури гінецею, вертикальної зональності септального нектарника та ознаки васкулярної анатомії квітки гіацинтових можуть бути використані для кладистичного аналізу.

#### **5.4. Характеристика таксонів гіацинтових за даними морфології та васкулярної анатомії квітки**

За результатами морфологічного дослідження квітки 15 видів гіацинтових та аналізу будови її провідної системи нами були визначені характерні особливості в організації квітки на рівні триби, підродини та родини Hyacinthaceae в цілому.

Для всіх представників родини характерна наявність тримерних пентациклічних квіток, які мають типовий для однодольних план будови. Андроцей ізомерний оцвітині. Пиляки дорзифіксні, інтрорзні, з двома теками, чотиригніздні. Зав'язь верхня (вийняток *Bowiea volubilis*, у якої напівнижня зав'язь), наявні септальні борозенки. Стовпчик апікальний. Гінецей складається із трьох зрослих плодолистків. Характерна спільна внутрішня будова структурно-функціональних зон зав'язі. В усіх досліджених таксонах гінецей містить синасцидіатну зону (у *Bowiea volubilis* синасцидіатна зона не виявлена). Септальний нектарник представлений трьома ізольованими порожнинами у перегородках зав'язі. Спільною

ознакою для всіх видів є наявність нектарної щілини, яка відкривається у зовнішнє середовище. Провідна система оцвітини подібна – сліди тичинок і листочків оцвітини однопучкові, завжди формуються в квітколожі. Насінні зачатки іннервуються вентральними пучками (у *Barnardia japonica* вентрально-медіанним пучком).

В результаті проведеного нами дослідження були виявлені ознаки квітки, які можуть розглядатися як діагностичні для підродин та триб. Перелік діагностичних ознак наведений нижче.

Спільними ознаками для **підродини Hyacinthoideae** є: тип плацентації, наявність плацентарно-фунікулярного обтуратора, трипучковий слід плодолистка.

В межах **триби Hyacintheae** спільними ознаками є наявність стерильної та фертильної ділянок синасцидіатної зони, відсутність залозистого епідермісу у вивідному каналі нектарника.

В межах **триби Massonieae** спільними ознаками є наявність трьох каналів стовпчика, наявність гемісинасцидіатної фертильної зони гінецею, тип залозистого епідермісу.

Спільними ознаками для **підродини Ornithogaloideae** є: наявність фунікулярного обтуратора та трипроменевого каналу стовпчика, тип гінецею, наявність зони роздільного, «ліліюїдного» об'єднаного та зовнішнього нектарника у гінецеї, тип нектарника, однопучкові сліди листочків оцвітини, які розгалужуються на три окремі колатеральні пучки та п'ятипучковий слід плодолистка, іннервація нектарника латеральними пучками плодолистка.

В межах **триби Ornithogaleae** спільними ознаками є наявність вільних листочків оцвітини та вільних тичинок, наявність залозистого епідермісу у вивідному каналі нектарника.

В межах **триби Dipsadiceae** спільною ознакою є наявність довгої квіткової трубки із зрослих листочків оцвітини та тичинок.

Спільні ознаки для **підродини Urgineoideae**: наявність плацентарно-фунікулярного обтуратора, трьох каналів стовпчика, гемісимплекатної



(фертильної та стерильної ділянок) та асимплікатної зони, тип нектарника та тип залозистого епідермісу, трипучковий слід плодолистка.

Для **підродини Oziroëoideae** характерні: центрально-кутова та парістальна плацентація в межах гнізда зав'язі, наявність фунікулярного обтуратора, наявність трипроменевого каналу стовпчика, звивисті порожнини септального нектарника «ліліюїдного» типу, трипучковий слід плодолистка.

Найбільш мінливі ознаки в межах родини: тип організації оцвітини, кількість насінних зачатків, внутрішня структура гінецею (вертикальна зональність гінецею та вертикальна зональність септального нектарника), організація вентральних пучків плодолистіків.

Тип обтуратора та кількість пучків у сліду плодолистка є найбільш стабільними ознаки в межах підродини.

В межах триб найбільш стабільними ознаками є тип залозистого епідермісу та наявність або відсутність залозистого епідермісу у нектарній щілині.

Результати нашого дослідження дозволяють припустити, що серед представників підродини *Nyacinthoideae* найбільш просунуті ознаки виявлені у *Barnardia japonica*: один насінний зачаток у плодолистку та проміжний тип провідної системи, наявність синкарпного гінецею із роздільним нектарником, що підтверджує її базальну й ізольовану позицію у трибі *Nyacintheae* (Pfosser, Speta, 1999). Тичинки при основі зростаються між собою і з листочками оцвітини у *Scilla bifolia* та *Barnardia japonica*. У *Ledebouria socialis* листочки оцвітини і тичинки вільні. У *Drimiopsis maculata* та *Puschkinia sciloides* наявна коротка квіткова трубка, а вирости листочків оцвітини у *P. sciloides* утворюють короткий привіночок. Найдовша квіткова трубка виявлена у *Veltheimia bracteata*. Спрощений тип провідної системи плодолистка виявлений у *Drimiopsis maculata*, *Puschkinia sciloides*, *Scilla bifolia*, тоді як у *Ledebouria socialis*, *Veltheimia bracteata* виявлений проміжний тип провідної системи плодолистка.

Для всіх представників підродини Ornithogaloideae характерна наявність великої кількості насінних зачатків в гнізді зав'язі, що є примітивною ознакою. Вільні листочки оцвітини і вільні тичинки виявлені у *Ornithogalum fimbriatum*, *O. dubium*, *O. orthophyllum* subsp. *kochii*, що вважається примітивною ознакою. А у *Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium* листочки оцвітини зростаються у довгу квіткову трубку – більш еволюційно просунута ознака. У всіх представників підродини виявлена зона роздільного нектарника з конгенітально замкнутими порожнинами нектарника та найбільш складна провідна система гінецею.

Результати нашого дослідження дозволяють припустити, що серед представників підродини Urgineoideae найбільш просунуті ознаки виявлені у *Bowiea volubilis*: напівнижня зав'язь, кілька насінних зачатків у плодолистка і спрощена провідна система, що підтверджує її базальну позицію у підродині Urgineoideae (Pfosser, Speta, 1999). Ми можемо припустити реверсію квіткової трубки та синасцидіатної зони. У *Fusifilum physodes* ми виявили найбільш складну провідну систему гінецею, зону роздільного нектарника та відсутність залозистого епідермісу у нектарній щілині. Найдовша квіткова трубка та найбільша кількість насінних зачатків в плодолистка виявлені у *Geschollia anomala*.

Представник підродини Oziroëoideae *Oziroë biflora* має 4 насінних зачатки в кожному гнізді зав'язі, зрослі при основі тичинки зростаються також із листочками оцвітини при основі. Наявна зона роздільного нектарника з конгенітально замкнутими порожнинами нектарника. Провідна система плодолистка проміжного типу. На відміну від представників інших підродин у *O. biflora* найбільша основа зав'язі та сильно видовжений септальний нектарник, який лежить нижче гнізд за'язі.

Еволюція оцвітини у родині Hyacinthaceae проходила у напрямку від вільних листочків оцвітини (*Ledebouria socialis* (Massonieae/Hyacinthoideae), *Ornithogalum fimbriatum*, *O. dubium*, *O. orthophyllum* subsp. *kochii* (Ornithogaleae/Ornithogaloideae)) до дещо зрослих (*Scilla bifolia*, *Barnardia*

*japonica* (**Hyacintheae/Hyacinthoideae**), *Fusifilum physodes*, *Bowiea volubilis* (**Urgineoideae**) та *Oziroë biflora* (**Oziroëoideae**)) та утворення короткої (*Puschkinia sciloides* (**Hyacintheae/Hyacinthoideae**), *Drimiopsis maculata* (**Massonieae/Hyacinthoideae**), *Geschollia anomala* (**Urgineoideae**)) і довгої квіткової трубки (*Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium* (**Dipcadieae/Ornithogaloideae**) та *Veltheimia bracteata* (**Massonieae/Hyacinthoideae**)).

Еволюція андроцею відбувалася у напрямку від вільних тичинок (*Ledebouria socialis* (**Massonieae/Hyacinthoideae**), *Ornithogalum fimbriatum*, *O. dubium*, *O. orthophyllum* subsp. *kochii* (**Ornithogaleae/Ornithogaloideae**)) до тичинок прирослих до листочків оцвітини (*Scilla bifolia*, *Barnardia japonica* (**Hyacintheae/Hyacinthoideae**), *Fusifilum physodes* (**Urgineoideae**) та *Oziroë biflora* (**Oziroëoideae**)), тичинок, прирослих до квіткової трубки (*Puschkinia sciloides* (**Hyacintheae/Hyacinthoideae**), *Drimiopsis maculata* (**Massonieae/Hyacinthoideae**), *Geschollia anomala* (**Urgineoideae**), *Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium* (**Dipcadieae/Ornithogaloideae**) та *Veltheimia bracteata* (**Massonieae/Hyacinthoideae**)) та тичинок, що прирослі до маточки (*Bowiea volubilis* (**Urgineoideae**)).

Для всіх представників родини характерна дуже редукована провідна система оцвітини та андроцею.

Отже, у досліджених видів родини Hyacinthaceae ми виділяємо чотири напрямки еволюції оцвітини та андроцею, які важко вивести один від одного, а лише від спільного вихідного типу.

Еволюція гінецею досліджених видів відбувалася від гінецею із видовженим септальним нектарником до гінецею із коротким та до гінецею із ще більше видовженим септальним нектарником, від гінецею з великою кількістю насінних зачатків до гінецею з одним насінним зачатком в гнізді. Вихідним типом гінецею вважаємо гінецей з великою кількістю насінних зачатків, який містить септальні нектарники, висота яких приблизно дорівнює висоті гнізда, як у представників підродина Ornithogaloideae. Далі

спеціалізація йшла зі зменшенням кількості насінин та вкороченням септального нектарника, як у представників підродини *Hyacinthoideae* та у *Geschollia anomala*, *Fusifilum physodes* (**Urgineoideae**) й зі зменшенням кількості насінин та видовженням септального нектарника, як у *Bowiea volubilis* (**Urgineoideae**) та *Oziroë biflora* (**Oziroëoideae**).

Еволюція квітки пов'язана із екологією запилення. Найбільш поширеними пристосуваннями є розвиток зрослолисточкової оцвітини, виникнення зигоморфного віночка, утворення синкарпного гінецею, розвиток та структура септального нектарника. Зміна структури оцвітини й андроцею пов'язана з адаптацією до запилювачів. В різних кладах родини *Hyacinthaceae* еволюція квітки могла відбуватися в різних напрямках.

Детальні дослідження морфології та васкулярної анатомії квітки виявили ряд ознак, за якими відрізняються таксони:

- наявність або відсутність трубки оцвітини;
- рівень відокремлення тичинок (тичинки вільні, прирослі до оцвітини, зрослі між собою);
- спосіб зростання плодолистків (постгенітальний чи конгенітальний);
- наявність трьох окремих каналів стовпчика чи одного трипроменевого каналу;
- наявність чи відсутність злиття бічних поверхонь плодолистків;
- наявність певних зон гінецею (синасцидіатна, гемісинасцидіатна, симплікатна, гемісимплікатна);
- фертильна чи стерильна певна зона гінецею;
- висота септального нектарника;
- наявність або відсутність зони роздільного нектарника;
- тип обтуратора (плацентарно-фунікулярний чи фунікулярний);
- тип плацентації (центрально-кутова і паріетальна, чи паріетальна);
- щілина септального нектарника залозиста пряма або залозиста звивиста;
- тип залозистого епідермісу;

- наявність або відсутність залозистого епідермісу у вивідному каналі нектарника;
- сліди листочків оцвітини галузяться або не галузяться;
- слід плодолистка три- або п'ятипучковий;
- дорзальні провідні пучки (галузяться або не галузяться, відгалуження зливаються або не зливаються з вентральними та латеральними пучками);
- спосіб організації вентральних пучків плодолистка;
- наявність або відсутність латеральних провідних пучків.

Ці ознаки дозволяють розширити базу даних для таксономічного та філогенетичного аналізу родини *Hyacinthaceae*.

#### Висновки:

Отже, за даними аналізу морфологічної будови та васкулярної анатомії квітки виявлено ознаки, які можна використати для таксономічного та філогенетичного аналізу *Hyacinthaceae*.

Серед виявлених ознак є ознаки зовнішньої морфології квітки, мікроморфології та вертикальної зональності гінецею, структури септального нектарника, які підтверджують молекулярну філогенію родини *Hyacinthaceae*.

Результати аналізу морфології квітки, мікроморфології гінецею та структури септального нектарника дозволяють розглядати досліджений таксон на рівні родини *Hyacinthaceae*. Виявлені ознаки васкулярної анатомії квітки у представників родини *Hyacinthaceae*, які характерні також для представників родин *Ruscaceae*, *Asparagaceae*, *Agavaceae*, *Laumanniaceae* (Фіщук 2017; Odintsova, Fishchuk 2017), підтверджують близьку спорідненість *Hyacinthaceae* Batsch з іншими представниками *Asparagaceae* s. l. в системі порядку *Asparagales* Link.

Виявлені ознаки васкулярної анатомії квітки можна використовувати для порівняльного аналізу квітки в інших родинх однодольних, у ревізії системи родини Asparagaceae s.l.

**При написанні розділу були використані такі посилання:**

14. Дика О. О. Порівняльна морфологія гінцею деяких видів підродини Ornithogaloideae (Hyacinthaceae). *Біологічні студії / Studia Biologica*. 2018. Т. 12, № 1. С. 87–98.

90. Dyka O. Flower morphology and vascular anatomy in some representatives of Urgineoideae (Hyacinthaceae). *Thaiszia J. Bot.* 2018. Vol. 28, № 2. P. 125–143.

91. Dyka O. O. Comparative gynoecium morphology of some species of the Hyacinthoideae (Hyacinthaceae). *Functional Plant Anatomy: Proceedings of the International Conference, Dedicated to 90<sup>th</sup> Anniversary of Gorn B. Kedrov.* (Moscow, 16-21 September, 2013) / Ed. A. C. Timonin M.: MAKS Press, 2013. P. 79–83.

## ВИСНОВКИ

Здійснено порівняльний аналіз морфології та васкулярної анатомії квітки в 15 модельних представників родини Nyacinthaceae. Отримано абсолютно нові дані щодо мікроморфології гінецею, встановлено типи будови оцвітини, андроцею, гінецею, септального нектарника, типи васкулярної системи квітки.

1. Серед досліджених представників родини Nyacinthaceae виявлено чотири рівні організації оцвітини: з вільними листочками оцвітини, з листочками оцвітини зрослими при основі, з короткою квітковою трубкою та з довгою квітковою трубкою; та три рівні організації андроцею: тичинки вільні, прирослі до оцвітини, зрослі між собою.

2. У більшості видів виявлена центрально-кутова плацентація в нижній частині та парієтальна у верхній частині зав'язі, лише у *Ornithogalum dubium*, *Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium* та *Fusifilum physodes* плацентація парієтальна на всій висоті зав'язі.

3. Для представників підродин Oziroëoideae, Ornithogaloideae характерні фунікулярні обтуратори, а для представників підродин Urgineoideae, Nyacinthoideae – плацентарно-фунікулярні обтуратори. Підтверджений різний ступінь злиття каналів стовпчика у представників родини Nyacinthaceae.

4. Вперше для досліджених видів родини Nyacinthaceae визначені типи септального нектарника за розмірами, формою та характером розкривання вивідних каналів, а також описані спільні для всіх видів ознаки залозистого епідермісу нектарника.

5. На основі аналізу вертикальної структури гінецею та септального нектарника встановлено, що п'ять представників родини Nyacinthaceae мають гемісінкарпний гінецей із об'єднаним типом нектарника, дев'ять представників – синкарпний гінецей із об'єднаним типом нектарника та один

представник (*Barnardia japonica*) – синкарпний гінецей із роздільним типом нектарника.

6. Вперше у структурі септального нектарника виявлено у 10 видів зону роздільного нектарника у вигляді трьох окремих порожнин, не з'єднаних між собою епідермісами.

7. Васкулярна система квітки досліджених видів організована так, як у квітці із вільними (не зрослими між собою) квітковими органами, тобто сліди тичинок і листочків оцвітини однопучкові, завжди формуються в квітколожі; слід плодолистка містить один дорзальний і два вентральні пучки або один дорзальний, два латеральних і два вентральних пучки, які можуть зливатися між собою у різний спосіб.

8. Встановлено п'ять типів організації провідної системи гінецею, чотири з яких відрізняються організацією вентральних пучків плодолистків. У всіх досліджених видів насінний зачаток іннервується одним провідним пучком, який відходить від відповідного вентрального пучка плодолистка. У *Barnardia japonica* (Hyacinthoideae) єдиний насінний зачаток іннервується вентрально-медіанним пучком.

9. Септальний нектарник іннервується вентральними пучками плодолистків (*Drimiopsis maculata*, *Veltheimia bracteata*, *Oziroë biflora*) або їхніми відгалуженнями (*Scilla bifolia*), латеральними пучками плодолистків (*Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium*, *Ornithogalum fimbriatum*, *O. orthophyllum* subsp. *kochii*, *O. dubium*). У інших видів не виявлено провідних пучків, які іннервують септальний нектарник.

10. За даними аналізу морфологічної будови та васкулярної анатомії квітки виявлено ознаки, які дозволяють розширити базу даних для таксономічного та філогенетичного аналізу Hyacinthaceae. Отримані нами дані підтверджують близьку спорідненість Hyacinthaceae Batsch з іншими представниками Asparagaceae s.l. в системі порядку Asparagales Link.



## СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Барна М. М. Ботаніка. Терміни. Поняття. Персоналії: навч. посіб. Тернопіль : ТЗОВ "Терно-граф", 2013. 360 с.
2. Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятов А. Г. и др. Справочник по ботанической микротехнике. Москва: Изд-во Московск. ун-та, 2004. 311 с.
3. Батыгина Т. Б. Семязачаток. *Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции* / за ред. Т.Б. Батыгина. Т.1. СПб.: Мир и семья, 1994. С. 122–267.
4. Батыгина Т. Б. Цветок. *Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции* / за ред. Т.Б. Батыгина. Т.1. СПб.: Мир и семья, 1994. С. 29–38.
5. Васильев А. Е., Воронин Н. С, Еленевский А. Г. и др. Ботаника: Морфология и анатомия растений: Учеб. пособие для студентов пед. ин-тов по биол. и хим. спец. 2-е изд., перераб. М. : Просвещение, 1988. 480 с.
6. Веселова Т. Д. О морфологической природе обтуратора у гвоздичных. *Биологические науки*. 1991. № 2. С. 93–103.
7. Веселова Т. Д. Эмбриологическое исследование *Lychnis coronaria* (L.) Desr. (Caryophyllaceae). М. 1989. 16 с. Деп. в ВИНТИ, № 2003-В89.
8. Волгин С. А., Тихомиров В. Н. О структурных типах моноциклического синкарпного гинецея покрытосеменных. *Бюл. Моск. О-ва испыт. Природы. Отд. Биологич.* 1980. Т. 85, №. 6. С. 63–74.
9. Дика О. О. Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Barnardia japonica* (Thunb.) Schult. & Schult. (Hyacinthaceae). *Мат-ли XIII з'їзду Українського ботанічного товариства*. (Львів, 19-23 вересня 2011 р.). Львів, 2011в. С. 43.
10. Дика О. О. Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Barnardia japonica* (Thunb.) Schult. & Schult. (Hyacinthaceae). *Наук. вісник Чернів. ун-ту. Біологія (Біологічні системи)*. 2011. Т. 3, №. 4. С. 379–383.

11. Дика О. О. Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Drimiopsis maculata* Lindl. ex Paxt. (Hyacinthaceae). *Фундаментальні та прикладні дослідження в біології: мат-ли II Міжнар. наук. конф. студентів, аспірантів та молодих учених (м. Донецьк, 19-22 вересня 2011 р.)*. ДНУ. Донецьк: Вид-во «Ноулідж», 2011б. С. 17.
12. Дика О. О. Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Ledebouria socialis* (Bak.) Jessop. (Hyacinthaceae). *Вісник Львів. ун-ту. Сер. біол.* 2011а. № 56. С. 60–64.
13. Дика О. О. Морфологія та васкулярна анатомія квітки *Galtonia viridiflora* I. Verd. (Hyacinthaceae). *Біологічні студії / Studia Biologica*. 2014. Т. 8, № 3–4. С. 209–220.
14. Дика О. О. Порівняльна морфологія гінецею деяких видів підродини Ornithogaloideae (Hyacinthaceae). *Біологічні студії / Studia Biologica*. 2018. Т. 12, № 1. С. 87–98.
15. Дика О. О. Морфологічна структура гінецею *Ornithogalum kochii* Parl. (Ornithogaloideae / Hyacinthaceae). *Мат-ли XIV з'їзду Українського ботанічного товариства*. (Київ, 25-26 квітня 2017 р.). Київ, 2017. С. 12.
16. Дика О. О., Зарубайко Н. В. Морфологічна структура гінецею квітки *Bowiea volubilis* Harv. ex Hook. f. (Urgineoideae/Hyacinthaceae). *VII Міжнар. наук. конф. молодих вчених «Біорізноманітність. Екологія. Еволюція. Адаптація»*, що присвячена 150-річчю з дня заснування Одеського університету : матер. конф., м. Одеса, 18–19 вересня 2015 р. Одеса, 2015. С. 15–16.
17. Дика О. О. Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Scilla bifolia* L. (Hyacinthaceae). *Мат-ли 2-ї міжнародної наукової конференції з морфології рослин «Сучасна Фітоморфологія»*. (Львів, 14-16 травня 2013 р.). Львів, 2013. С. 319–320.
18. Дика О. О. Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Scilla bifolia* L. (Hyacinthaceae). *Біологічні студії / Studia Biologica*. 2013. Т. 7, № 1. С. 123–130.

19. Зиман С. М., Мосякін С. Л., Булах О. В., Царенко О. М. Ілюстрований довідник з морфології квіткових рослин. Ужгород: Медіум, 2004. 156 с.
20. Имс А. Морфология цветковых растений. М., 1964. 500 с.
21. Ізмест'єва С. В., Одінцева А. В. Порівняльна морфологія гінецея *Stratiotes aloides* L. та *Hydrocharis morsus-ranae* L. (Hydrocharitaceae). *Біологічні студії / Studia biologica*. 2010. Т. 4, № 1. С. 115–122.
22. Мордак Е. В. Жизнь растений: в 6 т. / под ред. А. Л. Тахтаджян. М.: Просвещение, 1982. Т. 6 : Семейство лилейные (Liliaceae). 543 с.
23. Мосякін С. Л. Родини і порядки квіткових рослин флори України: прагматична класифікація та положення у філогенетичній. *Український ботанічний журнал*. 2013. Т. 70, № 3. С. 289–307.
24. Мосякін С. Л., Буюн Л. І. Проблема Asparagales sensu APG: сучасні погляди на макросистематику ключової групи однодольних. *Фундаментальні та прикладні аспекти сучасної орхідології*. К. : «Книгоноша», 2014. С. 119–128.
25. Новіков А. В. Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Ornithogalum caudatum* Ait. (Hyacinthaceae). *Біологічні студії / Studia Biologica*. 2008. Т. 2, № 1. С. 87–94.
26. Новіков А. В. Проблеми і перспективи анатомо-морфологічних досліджень квітки. *Проблеми вивчення еволюції та хорології таксономічного різноманіття біоти: мат-ли Міжнар. наук. конф. (м. Львів, 30 вересня-1 жовтня 2011 р.)*. Львів, 2011. С. 103–106.
27. Нуралиев М. С., Соколов Д. Д. Васкулярная анатомия цветка как источник информации об эволюции покрытосеменных растений: история изучения и современные представления. *Ботанический журнал*. 2014. Т. 99, № 2. С. 129–158.
28. Одінцева А. В. Вертикальна зональність септальних нектарників однодольних. *Modern Phytomorphology*. 2013а. №.4. С. 317–318. DOI: <https://doi.org/10.5281/zenodo.161409>

29. Одінцова А. В. Два основних типи септальних нектарників однодольних. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 2013б. № 61. С. 41–50.
30. Одінцова А. В. До питання про принципи класифікації синкарпних гінецеїв. *Modern Phytomorphology*. 2012. № 1. С. 71–75.
31. Одінцова А. В. Порівняльний аналіз морфології та васкулярної анатомії гінецея в родині Lythraceae. *Український ботанічний журнал*. 2008. Т. 65, № 5. С. 687–695.
32. Одінцова А. В., Скрипець Х. І. Морфологія та васкулярна анатомія гінецея *Gladiolus × hybridus* C. Morren hort. (Iridaceae Juss.). *Modern Phytomorphology*. 2013. Т. 4. С. 241–244.
33. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М.: Агропромиздат, 1988. 271 с.
34. Первухина Н. В. Проблемы морфологии и биологии цветка. Л., 1970. 169 с.
35. Савченко М. И. Морфология семян покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1973. 190 с.
36. Соколов Д. Д., Ремизова М. В., Рудалл П. Дж. Эволюция гинецея однодольных и высших двудольных растений: всегда ли апокарпия вторична? *Леонид Васильевич Кудряшов: Ad memoriam*. М.: МАКС Пресс, 2012. С. 208–231.
37. Соколов Д. Д., Ремизова М. В., Тимонин А. К., Оскольский А. А. Срастания органов в цветках покрытосеменных растений: типология, таксономическое и филогенетическое значение. *Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы*. Материалы международной научной конференции, посвящённой 200-летию Казанской ботанической школы (Казань, 23–27 января 2006 г.). Казань, 2006. Ч. 1. С. 99–101.
38. Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.
39. Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л., 1964. 236 с.

40. Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с.
41. Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л., 1954. 215 с.
42. Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М., 1948. 301 с.
43. Тахтаджян А. Л. Структурные типы гинецея и плацентация семезачатков. *Изв. Арм. фил. АН СССР*. 1942. Т. 3–4, № 17–18. С. 91.
44. Тимонин А. К., Филин В. Р. Ботаника: в 4 т. / под. ред. А. К. Тимонина. М.: Издательский центр «Академия», 2009. Кн. 1 : Систематика высших растений: учебник для студ. высш. учеб. заведений. 320 с.
45. Федоров А. А., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л. : Изд-во «Наука», 1975. 352 с.
46. Федоров А. А., Кирпичникова М. Э., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок : монография. М.-Л. : Изд-во АН СССР, 1956. 302 с.
47. Фішук О. Порівняльна морфологія квітки роду *Sansevieria* Thunb. (Asparagaceae s. l.) та споріднених таксонів: монографія. Луцьк : Вежа-Друк, 2017. 232 с.
48. Фішук О. Філогенетичний аналіз деяких таксонів Однодольних за даними порівняльної морфології квітки. *Науковий вісник Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки. Серія: Біологічні науки*. 2019. Т. 4, № 388. С. 5–12. DOI: <https://doi.org/10.29038/2617-4723-2019-388-4-6-16>
49. Фішук О. С., Одінцева А. В. Морфологія та васкулярна анатомія квітки *Sansevieria suffruticosa* N. E. Br. (Asparagaceae Juss.). *Біологічні студії / Studia Biologica*. 2013б. Т.7, № 1. С. 139–148.
50. Фішук О. С., Одінцева А. В. Морфологія та васкулярна анатомія квітки *Sansevieria hyacinthoides* (L.) Druce (Asparagaceae Juss.). *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 2013а. № 62. С. 99–107.

51. Фіщук О., Одінцова А. Морфологія та васкулярна анатомія квіток *Dracaena surculosa* Lindl. і *Sansevieria aethiopica* Thunb. (Asparagaceae Juss.). *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 2014. № 64. С. 113–123.
52. Шамров И. И. Еще раз о типах гинецея покрытосеменных растений. *Ботанический журнал*. 2013. Т. 98, № 5. С. 569–595.
53. Шамров И. И. Морфологические типы семязачатков цветковых растений. *Ботанический журнал*. 2017. Т. 102, № 2. С. 129–146.
54. Шамров И. И. Особенности формирования синкарпного гинецея у некоторых однодольных. *Ботанический журнал*. 2010. Т. 95, № 8. С. 1041–1070.
55. Шамров И. И. Семезачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М., 2008. 350 с.
56. Шамров И. И. Типы гинецея покрытосеменных растений: терминология и проблемы интерпретации. *Ботанический журнал*. 2012. Т. 97, № 4. С. 417–451.
57. Шамров И. И., Анисимова Г. М., Торшилова А. А., Левичев И. Г. Строение гинецея и семязачатка у некоторых видов *Crinum* (Amaryllidaceae). *Ботанический журнал*. 2020. Т. 105, № 8. С. 733–749.
58. Шамров И. И. Семейство Liliaceae. Сравнительная эмбриология цветковых растений. 5. Vutomaceae-Lemnaceae / Ред. Т. Б. Батыгина, М. С. Яковлев. Л.: Наука, 1990. С. 63–74.
59. Шипунов А. Б. Система цветковых растений [Электронный ресурс]. 1991. URL: <http://herba.msu.ru/shipunov/ang/current/syang.pdf>
60. Эзау К. Анатомия семенных растений. М.: Изд-во «Мир», 1980. Кн. 1-2. 625 с.
61. Эсау К. Анатомия растений. М.: Мир, 1969. 564 с.
62. Abdulkareem K. A., Mustapha O. T. Assessment of the diversity of leaf epidermal traits of *Dipcadi filamentosum* Medik among different co-

- geographical regions in Nigeria. *The Journal of Agricultural Sciences*. 2016. Vol. 11, № 2. P. 118–129. DOI: <http://dx.doi.org/10.4038/jas.v11i2.8124>
63. Ali S. S., Pfosser M., Wetschnig W. Inferences of biogeographical histories within subfamily Hyacinthoideae using S-DIVA and Bayesian binary MCMC analysis implemented in RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies). *Annals of Botany*. 2012. Vol. 109, № 1. P. 95–107. URL: <https://doi.org/10.1093/aob/mcr274>
64. Ali S. S., Pfosser M., Wetschnig W., Martinez-Azorin M., Crespo M. B., Yu Y. Out of Africa: Miocene dispersal, vicariance, and extinction within Hyacinthaceae subfamily Urgineoideae. *Journal of Integrative Plant Biology*. 2013. Vol. 55, № 10. P. 950–964. URL: <https://doi.org/10.1111/jipb.12065>
65. APG II. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2003. № 141. P. 399–436. URL: <https://doi.org/10.1046/j.1095-8339.2003.t01-1-00158.x>
66. APG III. An update of the Angiosperm Phylogeny Group Classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2009. № 161. P. 105–121. URL: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x>
67. APG IV. An update of the Angiosperm Phylogeny Group Classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2016. № 181. P. 1–20. URL: <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
68. APG. An ordinal classification for the families of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 1998. Vol. 85, № 4. P. 531–553. URL: <https://www.jstor.org/stable/2992015>
69. Armbruster W. S., Debevec E. M., Willson M. F. Evolution of syncarpy in angiosperms: theoretical and phylogenetic analyses of the effects of carpel fusion on offspring quantity and quality. *Journal of Evolutionary Biology*. 2002. № 15. 657–672.

70. Baker J.G. A revision of the genera and species of herbaceous capsular gamophyllous Liliaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 1871. № 11. P. 349–436.
71. Baker J.G. Monograph of *Scilla*: *Ledebouria* and *Drimiopsis*. *Saunders Refugium Botanicum*. 3. 1870. (Append.). P 1–18.
72. Baker J.G. Revision of the genera and species of *Scilleae* and *Chlorogaleae*. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 1873. № 13 P. 209–292. URL: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1872.tb00093.x>
73. Batsch A. J. G. K. Dispositio generum plantarum jenensium secundum Linnaeum et familias naturals. Published: Jenae : Litteris Hellerianis, 1786. P. 1761–1802.
74. Brudermann A., Martínez-Azorín M., Koller C., Luidold A. K., Stabentheiner E. & Wetschnig W. SEM observations on the seed surface of Hyacinthaceae. *Phyton* (Horn, Austria). 2019. Vol. 59, № 1–2. P. 69–90. DOI: 10.12905/0380.phyton59-2019-0069
75. Buchner L. Vergleichende embryologische Studien an *Scilloideae*. *Österreichische Botanische Zeitschrift*. 1948. № 95. P. 428–450.
76. Carlquist S. Toward acceptable evolutionary interpretations of floral anatomy. *Phytomorphology*. 1969. Vol. 19. P. 332–362.
77. Caspary R. De Nectariis. Diss. Elberfeld. Germany. 1848.
78. Chase M. W., Duvall M. R., Hills H. G., Conran J. G., Cox A. V., Eguiarte L. E., Hartwell J., Fay M. F., Caddick L. R., Cameron K. M., Hoot S. Molecular phylogenetics of Lilliales. *Monocotyledons: systematics and evolution* : monograph / P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler, C. J. Humphries (eds.); Royal Botanic Gardens. Kew. London, 1995. P. 109–137.
79. Chase M. W. Monocot relationships: an overview. *American Journal of Botany*. 2004. Vol. 91. P. 1645–1655.
80. Chase M. W., Fay M. F., Devey D. S., Maurin O., Rønsted N., Davies J., Pillon Y., Petersen G., Seberg O., Tamura M. N., Asmussen C. B., Hilu K., Borsch T., Davis J. I., Stevenson D. W., Pires J. C., Givnish T. J.,



- Sytsma K. J., McPherson M. M., Graham S. W., Rai H. S. Multigene analyses of monocot relationships: a summary. *Aliso*. 2006. Vol. 22. P. 63–75.
81. Chase M. W., Reveal J. L., Fay M. F. A subfamilial classification for the expanded asparagalean families, Amaryllidaceae, Asparagaceae and Xanthorrhoeaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2009. Vol. 161. P. 132–136. URL: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00999.x>
  82. Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia Univ. Press: New York, 1981. 1262 p.
  83. Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants, ed. 2. New York Botanical Garden: New York, 1988. 555 p.
  84. Crouch N.R. Martínez-Azorín M. *Drimia edwardsii* (Asparagaceae, Scilloideae), a new urGINEOID species from the Mkhomazi River Valley of eastern South Africa. *Phytotaxa*. 2015. Vol. 195. P. 135–144. URL: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.195.2.2>
  85. Crouch N. R., Martínez-Azorín M., Crespo M. B., Pinter M., Alonso-Vargas M. A. *Zingela* (Asparagaceae, Scilloideae), a distinct new urGINEOID genus from KwaZulu-Natal, South Africa. *Phytotaxa*. 2018. Vol. 371. P. 33–41. URL: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.371.1.4>
  86. Dahlgren R. M. T., Clifford H. T., Yeo P. F. The Families of the Monocotyledons. *Structure, Evolution and Taxonomy*. New York: Springer, 1985. 520 p.
  87. Daumann E. Das Blütennektarium der Monocotyledonen unter besonderer Berücksichtigung seiner systematischen und phylogenetischen Bedeutung. *Feddes Repert.* 1970. Bd. 80, H. 7–8. P. 463–590.
  88. Delpino F. Ulteriori osservazioni e considerazioni sulla dicogamia nel regno vegetale, parte secondo. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali Milano*. 1868. Vol. 11. P. 1–41.
  89. Deroin T. Vascular anatomy of the flower of *Hyacinthoides non-scripta* (L.) Chouard ex Rothm. A new insight about a complex placentation pattern in

- Asparagaceae. *Modern Phytomorphology*. 2014. Vol. 5. P. 9–14. URL: <https://doi.org/10.5281/10.5281/zenodo.160995>
90. Dyka O. Flower morphology and vascular anatomy in some representatives of Urgineoideae (Hyacinthaceae). *Thaiszia J. Bot.* 2018. Vol. 28, № 2. P. 125–143.
  91. Dyka O. O. Comparative gynoecium morphology of some species of the Hyacinthoideae (Hyacinthaceae). *Functional Plant Anatomy: Proceedings of the International Conference, Dedicated to 90th Anniversary of Gorn B. Kedrov. (Moscow, 16-21 September, 2013)* / Ed. A. C. Timonin M.: MAKS Press, 2013. P. 79–83.
  92. Endlicher S. *Genera Plantarum secundum Ordines Naturales disposita*. Vindobonae : Apud Fr. Beck Universitatis Bibliopolam. P. 1836–1840.
  93. Engler A. Liliaceae. *Die natürlichen Pflanzenfamilien* / A. Engler and K. Prantl; Leipzig : W. Engelmann, 1887. II/5. P. 10–91.
  94. Fahn A. Secretory tissues in vascular plants. *New Phytologist*. 1988. Vol. 108, № 3. P. 229–257. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1988.tb04159.x
  95. Fay M. F., Chase M. W. Resurrection of Themidaceae for the Brodiaea alliance, and recircumscription of Alliaceae, Amaryllidaceae and Agapanthioidae. *Taxon*. 1996. Vol. 45. P. 441–451.
  96. Fiordi A. C., Palandri M. R. Anatomic and ultrastructural study of the septal nectary in some *Tillandsia* (Bromeliaceae) species. *Caryologia*. 1982. Vol. 35, № 4. P. 477–489. DOI: 10.1080/00087114.1982.10796946
  97. Fishchuk O., Odintsova A., Sulborska A. Gynoecium structure in *Sansevieria trifasciata* Prain. (Asparagaceae Juss.) with septal emphasis on the septal nectary. *Plant – the source of research material* : 3 rd International Conference and Workshop (Lublin, 16–18 October, 2013). Lublin, 2013. P. 105.
  98. Fuchsig, H. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Lilioideen. *Sitzungsber. Kais. Akad. Wiss. Wien, Math.- Naturwiss. Kl.* 1910. Bd. 120. S. 1–43.

99. Goldblatt P., Manning J. C. A review of chromosome cytology in Hyacinthaceae subfamily Ornithogaloideae (*Albuca*, *Dipcadi*, *Ornithogalum* and *Pseudogaltonia*) in sub-Saharan Africa. *South African Journal of Botany*. 2011. Vol. 77. P. 581–591. URL: <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2011.03.011>
100. Goldblatt P., Manning J. C. Cape plants. A conspectus of the Cape flora of South Africa. *Strelitzia*. 2000. Vol. 9. P. 93–108.
101. Goldblatt P., Manning J. C., Forest F. A review of chromosome cytology in Hyacinthaceae subfamilies Urgineoideae and Hyacinthoideae (tribes Hyacintheae, Massonieae, Pseudoprosperae) in sub-Saharan Africa. *South African Journal of Botany*. 2012. Vol. 83. P. 134–144. URL: <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2012.07.023>
102. Greilhuber J. DNA contents, Giemsa banding and systematics in *Scilla bifolia*, *S. drunensis* and *S. vindobonensis* (Liliaceae). *Plant Systematics and Evolution*. 1978. Vol. 130. P. 223–233.
103. Greilhuber J. Evolutionary changes of DNA and heterochromatin amounts in the *Scilla bifolia* group (Liliaceae). *Plant Systematics and Evolution. Suppl.* 1979. Vol. 2. P. 263–280.
104. Greilhuber J. Trends in Chromosomen evolution von *Scilla* (Liliaceae). *Stapfia*. 1982. Vol. 10. P. 11–51.
105. Greilhuber J., Deumling B., Speta F. Evolutionary aspects of chromosome banding, heterochromatin, satellite DNA and genome size in *Scilla* (Liliaceae). *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*. 1981. Vol. 94. P. 249–266.
106. Greilhuber J., Speta F. Geographical variation of genome size at low taxonomic levels in the *Scilla bifolia*, alliance (Hyacinthaceae). *Flora (Jena)*. 1985. Vol. 176. P. 431–438.
107. Greilhuber J., Speta F. Giemsa karyotypes and their evolutionary significance in *Scilla bifolia*, *S. drunensis* and *S. vindobonensis* (Liliaceae). *Plant Systematics and Evolution*. 1977. Vol. 127. P. 171–190.

108. Greilhuber J., Strehl S. Deviating basic genome size in a hexaploid population of *Scilla bifolia* agg. in the valley Kreuttal (Weinviertel, Lower Austria). *Stapfia*. 1985. Vol. 14. P. 127–134.
109. Grundmann M., Rumsey F. J., Ansell S. W., Russel S. J., Darwin S. C., Vogel J. C., Spencer M., Squirrell J., Hollingsworth P. M., Ortiz S., Schneider H. Phylogeny and taxonomy of the bluebell genus *Hyacinthoides*, Asparagaceae (Hyacinthaceae). *Taxon*. 2010. Vol. 59, № 1. P. 68–82. URL: <https://doi.org/10.1002/tax.591008>
110. Guaglianone E. R., Arroyo-Leuenberger S. The South American genus *Oziroë* (Hyacinthaceae-Oziroëoideae). *Darwiniana*. 2002. Vol. 40, № 1–4. P. 61–76. URL: <http://www.researchgate.net/publication/26614778>
111. Hell van W. A. On the development of some gynoecia with septal nectaries. *Blumea*. 1988. Vol. 33. P. 477–504.
112. Hertweck K. L., Kinney M. S., Stuart S. A., Maurin O., Mathews S., Chase M. W., Gandolfo M. A., Pires J. C. Phylogenetics, divergence time and diversification from three genomic partitions in monocots. *Botanical Journal of Linnean Society*. 2015. Vol. 178, № 3. P. 375–393. URL: <https://doi.org/10.1111/boj.12260>
113. Huber H. Die Samenmerkmale und Verwandtschaftsverhältnisse der Liliifloren. *Mitteilungen der Botanischen Staatssammlung München*. 1969. Vol. 8. P. 219–538.
114. IPNI (2020). International Plant Names Index. The Royal Botanic Gardens, Kew, Harvard University Herbaria and Libraries and Australian National Botanic Gardens. URL: <http://www.ipni.org>, [Retrieved 16 September 2020].
115. Jessop J. P. Studies in the bulbous Liliaceae in South Africa: 1. *Scilla*, *Schizocarphus* and *Ledebouria*. *South African Journal of Botany*. 1970. Vol. 36. P. 233–266.
116. Kereszty Z. A magyarországi *Scilla bifolia* alakkör rendszertani felülvizsgálata. II. Numerikus taxonómia vizsgálatok. *Botanikai Közlemények*. 1987c. Vol. 74. P. 47–60.

117. Kereszty Z. A magyarországi *Scilla bifolia* fajcsoport taxonómiai értékelése. *Botanikai Közlemények*. 1987b. Vol. 74. P. 63–71.
118. Kereszty Z. Aplicacion de métodos bioestadísticos en la revisión taxonómica de algunas Jacintaceas. *Studia Botanica Hungarica*. 1995. Vol. 26. P. 25–35.
119. Kereszty Z. Chromosome morphology and DNA content in the systematics of the *Scilla bifolia* aggregate. *Acta Botanica Hungarica*. 1987a. Vol. 33. P. 305–316.
120. Kereszty Z. Taxonomical re-examination of a *Scilla bifolia* aggregate in Hungary 1. Raising the problem, plan of research. *Botanikai Közlemények*. 1983. Vol. 70. P. 55–60.
121. Kereszty Z., Podani J. A preliminary numerical taxonomic study of the *Scilla bifolia* aggregate in Hungary. *Acta Botanica Hungarica*. 1984. Vol. 30. P. 353–362.
122. Kereszty Z., Szilágyi L. Cytological investigation of *Scilla bifolia* populations in Hungary I. *Acta Botanica Hungarica*. 1984. Vol. 30. P. 53–66.
123. Kereszty Z., Szilágyi L. Cytological investigation of *Scilla bifolia* populations in Hungary II. *Acta Botanica Hungarica*. 1986. Vol. 32. P. 167–176.
124. Kereszty Z., Szilágyi L., Borhidi A. Biosystematic studies of the *Scilla bifolia* complex in Hungary. *Uppsala Universitets Arsskrift*. 1986. Vol. 27. P. 107–112.
125. Knirsch W., Martinez-Azorin M., Pfosser M., Wetschnig W. The reinstatement and rediagnosis of the Madagascan genus *Rhodocodon* (Asparagaceae, Scilloideae), with validation and remarks on H. Perrier's taxa. *Phytotaxa*. 2015. Vol. 195, № 2. P. 101–134. URL: <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.195.2.1>
126. Kochjarová J., Vlčko J., Hryvnák R. Diploidné populácie *Scilla bifolia* agg. v Západných Karpatoch a príľahlej časti Panónskej nížiny. *Bulletin Slovenskej Botanickéj Spoločnosti.*, Bratislava, Supl. 2004. Vol. 10. P. 171–175.
127. Krause K. Liliaceae. *Die natürlichen Pflanzenfamilien* / A. Engler and K. Prantl; Leipzig : W. Engelmann, 1930. Vol. 2. Aufl., 15a. P. 227–386.

128. Kubitzki K., Rudal P.J., Chase M.S. Systematics and Evolution. The families and genera of vascular plants. 1998. Vol. III. P. 23–33.
129. Kunth C. S. Über die natürliche Gruppe der Liliaceen im weitesten Sinne des Worts. *Physikalische Abhandlungen der Königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*. 1842. S. 1–55.
130. Lebatha P., Buys M. H., Stedje B. *Ledebouria*, *Resnova* and *Drimiopsis*: a tale of tree genera. *Taxon*. 2006. Vol. 55, № 3. P. 643–652.
131. Leinfellner W. Der Bauplan des synkarpen Gynözeums. *Österreichische Botanische Zeitschrift*. 1950. Bd. 97, H. 3–5. S. 403–436.
132. Leinfellner W. Die U-formige plazenta als der plazentationstypus der Angiospermen. *Österreichische Botanische Zeitschrift*. 1951. Bd. 98, H. 3. S. 338–358.
133. Manning J. C., Goldblatt P. Systematics of *Drimia* Jacq. (Hyacinthaceae: Urgineoideae) in southern Africa. Pretoria : South African National Biodiversity Institute. 2018. 173 pp.
134. 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 Pseudoprosperae. *Edinburg Journal of Botany*. 2004. Vol. 60. P. 533–568. URL: <https://doi.org/10.1017/S0960428603000404>
135. Manning J. C., Forest F., Devey D. S., Fay M. F., Goldblatt P. A molecular phylogeny and a revised classification of Ornithogaloideae (Hyacinthaceae) based on analysis of four plastid DNA regions. *Taxon*. 2009. Vol. 58. P. 77–107.
136. Martínez-Azorín M., Crespo M. B., Pinter M., Slade J. M., Wetschnig W. *Iosanthus* (Hyacinthaceae subfam. Urgineoideae), a new genus from Southern Africa to include *Ornithogalum toxicarium* and its removal from Ornithogaloideae. *Plant Biosystems*. 2019. Vol. 153, № 4. P. 580–588. URL: <https://doi.org/10.1080/11263504.2018.1527793>



137. Martínez-Azorín M., Crespo M. B., Alonso-Vargas M. A., Dold A. P., Crouch N.P., Pfosser M., Mucina L., Pinter M, Wetschnig W. New combinations in the tribe Urgineae (Asparagaceae subfam. Scilloideae) with comments on contrasting taxonomic treatments. *Phytotaxa*. 2019. Vol. 397, № 4. P. 291–299. URL: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.397.4.3>
138. Martinez-Azorin M., Crespo M. B., Dold A. P., Wetschnig W., Pinter M., Pfosser M., Van Jaarsveld E. *Sagittanthera* (Hyacinthaceae, Urgineoideae), a new buzz pollinated genus from the Eastern Cape Province of South Africa. *Phytotaxa*. 2013b. Vol. 98, № 2. P. 43-54. URL: <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.98.2.2>
139. Martinez-Azorin M., Crespo M. B., Juan A., Fay M. F. Molecular phylogenetics of subfamily Ornithogaloideae (Hyacinthaceae) based on nuclear and plastid DNA regions, including a new taxonomic arrangement. *Annals of Botany*. 2011. Vol. 107. P. 1–37. DOI:10.1093/aob/mcq207
140. Martínez-Azorín M., Crespo M., Juan A. Taxonomic revision of *Ornithogalum* subgen. *Beryllis* (Hyacinthaceae) in the Iberian Peninsula and the Balearic Islands. *Belgian Journal of Botany*. 2009. Vol. 142, №2. P. 140–162. URL: <http://www.jstor.org/stable/41427183>
141. Martínez-Azorín M., Crespo M. B., Alonso-Vargas M. A., Dold A. P., Pinter M., Wetschnig W. *Austronea* (Asparagaceae, Scilloideae), a new genus from southern Africa, including the description of seven new species. *Phytotaxa*. 2018. Vol. 365. P. 101–129. URL: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.365.2.1>
142. Martínez-Azorín M., Crespo M. B., Dold A. P. *Drimia cochlearis* (Hyacinthaceae), a new species from South Africa. *Systematic Botany*. 2013a. Vol. 3. P. 332–338. URL: <https://doi.org/10.1600/036364413X666831>
143. Martínez-Azorín M., Crespo M. B., Juan A. Taxonomic revision of *Ornithogalum* subgen. *Cathissa* (Salisb.) Baker (Hyacinthaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*. 2007. Vol. 64, № 1. P. 7–25.

144. Martínez-Azorín M., Crespo M. B., Pinter M., Wetschnig W. *Aulostemon* (Asparagaceae, Scilloideae), a new genus from South Africa. *Phytotaxa*. 2017. Vol. 321. P. 287–293. URL: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.321.3.6>
145. Martínez-Azorín M., Crespo M. B., Spencer M. Typification of names of taxa in *Ornithogalum* L. subg. *Cathissa* (Salisb.) Baker (Hyacinthaceae). *Taxon*. 2006. Vol. 55, № 4. P. 1014–1018.
146. Martínez-Azorín M., Crouch N. R., Crespo M. B. *Vera-duthiea zebrina* (Asparagaceae, Scilloideae), a new species from eastern South Africa, and a first genus record for southern Africa. *Phytotaxa*. 2018. Vol. 375. P. 283–289. URL: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.375.4.4>
147. Martínez-Azorín M., Dold A. P., Crespo M. B., Pinter M., Alonso-Vargas M. A., Wetschnig W. A taxonomic revision of *Geschollia* (Asparagaceae, Urgineae) – from a monotypic genus towards its diversification, including the description of five new species. *Phytotaxa*. 2019. Vol. 427, № 2. P. 085–114. URL: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.427.2.1>
148. Martínez-Azorín M., Dold A. P., Crespo M. B. *Drimia trichophylla* (Hyacinthaceae, Urgineoideae), a new species from the Eastern Cape Province, South Africa. *Systematic Botany*. 2016. Vol. 41. P. 944–949. URL: <https://doi.org/10.1600/036364416X694044>
149. Martínez-Azorín M., Crespo M. B., Juan A. Taxonomic revision of *Ornithogalum* subgen. *Ornithogalum* (Hyacinthaceae) in the Iberian Peninsula and the Balearic Islands. *Plant Systematics and Evolution*. 2010. Vol. 289. P. 181–211. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00606-010-0343-9>
150. Moret J., Couderc H. Contribution of caryology to the systematic knowledge of the *Ornithogalum* L. Genus in North Africa: the *Heliochamos* Baker subgenus. *Caryologia*. 1986. Vol. 39, № 3. P. 259–272. URL: <https://doi.org/10.1080/00087114.1986.10797788>
151. Moseley M. F. The value of the vascular system in the study of the flower. *Phytomorphology*. 1967. Vol. 17. P. 159–164.



152. Müller-Doblies U., Müller-Doblies D. A partial revision of the tribe Massonieae (Hyacinthaceae) 1. Survey, including three novelties from Namibia: a new genus, a second species in the monotypic *Whitehealdia*, and a new combination in *Massonia*. *Feddes Repertorium*. 1997. Vol. 108, № 1–2. P. 49–96.
153. Müller-Doblies U., Müller-Doblies D. Revisionula incompleta Ornithogalorum Austro-Africanorum (Hyacinthaceae). *Feddes Repertorium*. 1996. Vol. 107, № 5–6. P. 361–548.
154. Novikoff A. V., Kazemirska M. A. Vascular anatomy and morphology of the flower in *Fritillaria montana* Hoppe (Liliaceae). *Modern Phytomorphology* : Proc. I Intern. Conf. (Lviv, 24–26 april, 2012). Lviv, 2012. Vol. 1. P. 27–35.
155. Novikoff A., Odintsova A. Some aspects of comparative gynoeceum morphology in three bromelial species. *Wulfenia*. 2008. Vol. 15. P. 13–24.
156. Odintsova A. Morphology and vascular anatomy of the flower of *Lagerstroemia indica* L. (Lythraceae) with some phylogenetic implications. *Wulfenia*. 2008. Vol. 15. P. 51–62.
157. Odintsova A., Fishchuk O. The flower morphology in three Convallariaceae species with various attractive traits. *Acta Agrobotanica*. 2017. Vol. 70, № 1. P. 1705. URL: <https://doi.org/10.5586/aa.1705>
158. Odintsova A., Fishchuk O., Sulborska A. The gynoeceum structure in *Dracaena fragrans* (L.) Ker Gawl., *Sansevieria parva* N. E. Brown and *Sansevieria trifasciata* Prain (Asparagaceae s. l.) with special emphasis on the structure of the septal nectary. *Acta Agrobotanica*. 2013. Vol. 66, № 4. P. 55–64. URL: <https://doi.org/10.5586/aa.2013.051>
159. Öztürk D., Koyuncu O., Koray Ö. Yaylacı, Özgişi K., Sezer O., Tokur S. Karyological studies on the four *Ornithogalum* L. (Asparagaceae) taxa from Eskişehir (Central Anatolia, Turkey). *Caryologia*. 2014. Vol. 67, № 1. P. 79–85. DOI: 10.1080/00087114.2014.892279
160. Perry P. The restructuring of the family Liliaceae. *Veld and Flora*. 1985. Vol. 71. P. 66–68.

161. Peruzzi L., Caparelli K. F., Cesca G. Contribution to the systematic knowledge of the genus *Ornithogalum* L. (Hyacinthaceae): morpho-anatomical variability of the leaves among different taxa. *Bocconeia*. 2007. Vol. 21. P. 257–265. ISSN 1120-4060.
162. Pfosser M. Migration durch Dispersionsverbreitung und Vikarianz bei Pflanzeneine Analyse evolutionärer Mechanismen anhand molekularer Daten am Beispiel der Pflanzenfamilie Hyacinthaceae. *Denisia* 20. 2007. Serie 66. S. 379–393.
163. Pfosser M., Knirsch W., Pinter M., Ali S. S., Dutta S., Wetschnig W. Phylogenetic relationships of Malagasy Hyacinthaceae. *Plant Ecology and Evolution*. 2012. Vol. 145, № 1. P. 65–72. URL: <https://doi.org/10.5091/plecevo.2012.590>
164. Pfosser M., Speta F. Bufadienolides and DNA sequences: on lumping and smashing of subfamily Urgineoideae (Hyacinthaceae). *Stapfia*. 2001. Vol. 75. P. 177–250.
165. Pfosser M., Speta F. From *Scilla* to *Charybdis* – is our voyage safer now? *Plant Systematics and Evolution*. 2004. Vol. 246. P. 245–263.
166. Pfosser M., Speta F. Phylogenetics of Hyacinthaceae based on plastid DNA sequences. *Annals of Missouri Botanical Garden*. 1999. Vol. 86. P. 852–875. URL: <https://doi.org/10.2307/2666172>
167. Pfosser M., Wetschnig W., Speta F. *Drimia cryptopoda*, a new combination in Hyacinthaceae from Madagascar. *Linzer Biologische Beiträge*. 2006. Vol. 38. P. 1731–1739.
168. Pfosser M., Wetschnig W., Ungar S., Prenner G. Phylogenetic relationships among genera of Massonieae (Hyacinthaceae) inferred from plastid DNA and seed morphology. *Journal of Plant Research*. 2003. Vol. 116. P. 115–132. DOI: 10.1007/s10265-003-0076-8
169. Pinter M., Crespo M. B., Ilg I., Luidold A. K., Martínez-Azorín M., Müller-Doblies U., Müller-Doblies D., Pfosser M., Wetschnig W. *Mucinaea* (Hyacinthaceae-Urgineoideae) a remarkable new genus from Namaqualand

- (Northern Cape Province, South Africa). *Phyton (Horn)*. 2013. Vol. 53, № 2. P. 289–304.
170. Puri V. Floral anatomy in relation to taxonomy. *Bulletin of the Botanical Survey of India*. 1962. Vol. 4. P. 161–165.
171. Puri V. The role of floral anatomy in the solution of morphological problems. *The Botanical Review*. 1951. Vol. 17. P. 471–533.
172. Remizova M., Sokoloff D., Rudall P. J. Evolution of the monocot gynoecium: evidence from comparative morphology and development in *Tofieldia*, *Japonolirion*, *Petrosavia* and *Nartheceum*. *Plant Systematics and Evolution*. 2006. Vol. 258. P. 183–209. DOI 10.1007/s00606-005-0397-3
173. Remizowa M. V., Sokoloff D. D., Campbell L. M., Stevenson D. W., Rudall P. J. *Harperocallis* is congeneric with *Isidrogalvia* (Tofieldiaceae, Alismatales): evidence from comparative floral morphology. *Taxon*. 2011. Vol. 60, № 4. P. 1076–1094.
174. Remizowa M. V., Sokoloff D. D., Timonin A. C., Rudall P. J. Floral vasculature in *Tofieldia* (Tofieldiaceae) is correlated with floral morphology and development. *Diversity, phylogeny, and evolution in the monocotyledons* / Eds O. Seberg, G. Petersen, A. Barfod, J. I. Davis. Aarhus, 2010. P. 81–99.
175. Remizowa M., Sokoloff D., Kondo K. Floral evolution in the monocot family Nartheciaceae (Dioscoreales): evidence from anatomy and development in *Metanartheceum luteo-viride* Maxim. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2008. Vol. 158, № 1. P. 1–18.
176. Remizowa M., Sokoloff D., Rudall P. Evolutionary history of the monocot flower. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 2010. Vol. 97. P. 617–645. URL: <https://doi.org/10.3417/2009142>
177. Remizowa M. V., Sokoloff D. D., Campbell L. M., Stevenson D. W. Postgenital carpel fusion does not always co-occur with septal nectaries in monocots: evidence from *Isidrogalvia* (Tofieldiaceae). *Systematics: The Six Biennial Conference of the Systematics Association*. Edinburgh: Royal Botanic Garden, 2007. P. 70.

178. Remizowa M. V., Sokoloff D. D., Rudall P. J. Patterns of floral structure and orientation in *Japonolirion*, *Nartecium*, and *Tofieldia*. *Aliso*. 2006. Vol. 22. P. 159–171.
179. Ren Z., Wang H. Morphological comparison of floral nectaries in Musaceae, with reference to its pollinators. *Biodiversity Science*. 2007. Vol. 15, № 6. P. 652–657.
180. Reveal J. L. An outline of a classification scheme for extant flowering plants. *Phytoneuron*. 2012. Vol. 2012-37. P. 1–221.
181. Ronse de Craene L.-P. Floral diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution. Cambridge : Cambridge University Press, 2010. 441 pp.
182. Ronse Decraene L.-P., Smets E. The floral nectarines of *Polygonum* s.l. and related genera (Persicarieae and Polygoneae): position, morphological nature and semophylysis. *Flora*. 1991. Vol. 185. P. 165–185.
183. Rudall P. J. Homologies of inferior ovaries and septal nectaries in monocotyledons. *International Journal of Plant Sciences*. 2002. Vol. 163. P. 261–276. DOI: 10.1086/338323
184. Rudall P. J. Unique floral structures and iterative evolutionary themes in Asparagales: Insights from a morphological cladistic analysis. *The Botanical Review*. 2003. Vol. 68, № 4. P. 488–509. URL: [http://dx.doi.org/10.1663/0006-8101\(2002\)068\[0488: UFSAIE\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1663/0006-8101(2002)068[0488: UFSAIE]2.0.CO;2)
185. Rudall P. J., Bateman R. M. Roles of synorganization, zygomorphy, and heterotopy in floral evolution: The gynoecium and labellum of orchids and other lilioid monocots. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 2002. Vol. 77. P. 403–441.
186. Rudall P. J., Conran J. G., Chase M. W. Systematics of Ruscaceae/Convallariaceae: a combined morphological and molecular investigation. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2000. Vol. 134, № 1–2. P. 73–92. URL: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8339.2000.tb02346>

187. Saha P. S., Iha S. A molecular phylogeny of the genus *Drimia* (Asparagaceae: Scilloideae: Urgineae) in India inferred from non-coding chloroplast and nuclear ribosomal DNA sequences. *Scientific Reports*. 2019. № 9. 7563. URL: <https://doi.org/10.1038/s41598-019-43968-z>
188. Sajo M. G., Rudall P. J., Prychid C. J. Floral anatomy of Bromeliaceae, with particular reference to the evolution of epigyny and septal nectaries in commelinid monocots. *Plant Systematics and Evolution*. 2004. Vol. 247. P. 215–231.
189. Salisbury R. A. The genera of plants. A fragment containing part of Liriogame. London : J. V. Voorst. 1866. 143 p. DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.10314>
190. Sattler R. Organogenesis of flowers. Toronto & Buffalo: Univ. of Toronto Press, 1973. 247 p.
191. Schmid M. Vergleichende Untersuchungen der leitenden Elemente im Gynoeceum einiger Liliaceae. Diss. Univ. Wien (unveröffentlicht), 1938. 99 p.
192. Schmid R. Floral bundle fusion and vascular conservatism. *Taxon*. 1972. Vol. 21, № 4. P. 429–446. URL: <https://doi.org/10.2307/1219105>
193. Schmid R. Functional interpretations of the morphology and anatomy of septal nectaries. *Acta Botanica. Neerlandica*. 1985. Vol. 34, № 1. P. 125–128.
194. Schmid R. Reproductive versus extra-reproductive nectaries – historical perspective and terminological recommendations. *Botanical Review*. 1988. Vol. 54. P. 179-232.
195. Schnarf K. Die Embryologie der *Liliaceae* und ihre systematische Bedeutung. *Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturwiss.* 1929. Kl. 138, Abt. I. S. 69-92.
196. Simpson M. G. Reversal in ovary position from inferior to superior in the Haemodoraceae: evidence from floral ontogeny. *International Journal of Plant Sciences*. 1998. Vol. 159, № 3. P.466–479.

197. Smets E. F. The distribution and the systematic relevance of caducous nectaries and persistent nectaries in the Magnoliophytina (angiosperms). *Acta Botanica Neerlandica*. 1989. Vol. 38. P. 100.
198. Smets E. F. Florale Nektariën van de Magnoliophytina: Karakterisering en Systematische Betekenis. Ph.D. thesis, Katholieke Universiteit Leuven, Belgium. 1988a.
199. Smets E. F. La presence des “nectaria persistentia” chez les Magnoliophytina (Angiospermes). *Candollea*. 1988b. Vol. 43. P. 709–716.
200. Smets E. F., Cresens E. M. Types of floral nectaries and the concepts “character” and “character state” – a reconsideration. *Acta Botanica Neerlandica*. 1988. Vol. 37. P. 121–128.
201. Smets E. F. Localization and systematic importance of the floral nectarines in the Magnoliatae (Dicotyledons). *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique*. 1986. Vol. 56. P. 51–76.
202. Smets E. F., Ronse Decraene L.-P., Caris P., Rudall P. J. Floral nectaries in Monocotyledons: distribution and evolution. *Monocots: systematics and evolution* / K.L. Wilson, D.A. Morrison; Melbourne: CSIRO, 2000. P. 230–240. URL: <https://www.researchgate.net/publication/261113487>
203. Sokoloff D. D., Remizowa M. V., Timonin A. C., Oskolski A. A., Nuraliev M. S. Types of organ fusion in angiosperm flower (with examples from Chloranthaceae, Araliaceae and monocots). *Biologia Serbica*. 2018. Vol. 40, № 1. P. 16–46. DOI 10.5281/zenodo.1424458
204. Speta F. Beitrag zur Systematik von *Scilla* L. subgen. *Scilla* (inklusive *Chionodoxa* Boiss.). *Oesterreichische. Botanische Zeitschrift*. 1971. Bd. 119. S. 6–18.
205. Speta F. Cytotaxonomische und arealkundliche Untersuchungen an der *Scilla bifolia*-Gruppe in Oberösterreich, Niederösterreich und Wien. *Naturkundliches Jahrbuch der Stadt Linz*. 1974. Bd. 19 (1973). S. 9–54.

206. Speta F. Die echte und die falsche Meerzwiebel: *Charybdis* Speta und *Stellarioides* Medicus (Hyacinthaceae), mit Neubeschreibungen und Neukombinationen im Anhang. *Stapfia* 75. 2001. № 164. S. 139–176.
207. Speta F. Die Gattungen *Scilla* L. s. str. und *Prospero* Salisb. im Pannonischen Raum. *Veröffentlichung der Internationalen. Arbeitsgemeinschaft. Clusius Forschung Güssing*. 1982. Bd. 5. S. 1–19.
208. Speta F. Hyacinthaceae. The families and genera of vascular plants / K. Kubitzki; New York : Springer, 1998a. P. 261–285.
209. Speta F. Karyological investigations in *Scilla* in regard to their importance for taxonomy. *Webbia*. 1979. Vol. 34. P. 419–431.
210. Speta F. Leben und Werk von Ferdinand Schur. *Stapfia*. 1994. Bd. 32. S. 3–334.
211. Speta F. Systematische Analyse der Gattung *Scilla* L. s.l. (Hyacinthaceae). *Phyton*. 1998b. Vol. 38. S. 1–141.
212. Stedje B. A revision of the genus *Drimia* (Hyacinthaceae) in East Africa. *Nordic Journal of Botany*. 1987. Vol. 7. P. 655–666. URL: <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1987.tb02034.x>
213. Stedje B. Flora of Tropical East Africa: Hyacinthaceae. Rotterdam : Balkema, 1996. 32 pp.
214. Stedje B. Generic delimitation of Hyacinthaceae, with special emphasis of sub-Saharan genera. *Systematics and Geography of Plants*. 2001a. Vol. 71. № 2. P. 449–454. DOI: 10.2307/3668693
215. Stedje B. Phylogenetic relationships and generic delimitation of sub-Saharan *Scilla* and allied African genera as inferred from morphological and DNA sequence data. *Plant Systematics and Evolution*. 1998. Vol. 211. P. 1–11.
216. Stedje B. The generic delimitation within Hyacinthaceae. A comment on works by F. Speta. *Bothalia*. 2001b. Vol. 31, № 2. P. 192–195.
217. Stevens P. F. (2001 onwards). Angiosperm Phylogeny Website. Version 14, July 2017. URL: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>



218. Suárez-Santiago V. N., Salinas M. J., Romero-García A. T., Garrido-Ramos M. A., de la Herrán R., Ruiz-Rejón C., Ruiz-Rejón M., Blanca G. Polyploidy, the major speciation mechanism in *Muscari* subgenus *Botryanthus* in the Iberian Peninsula. *Taxon*. 2007. Vol. 56, № 4. P. 1171–1184.
219. Takhtajan A. Evolutionary trends in flowering plants. New York, 1991. 241 p.
220. Takhtajan A. Flowering plants. Berlin: Springer Verlag, 2009. 872 p.
221. Thorne R. F. A phylogenetic classification of the Angiospermae. *Evolutionary Biology*. 1976. Vol. 9. P. 35–106.
222. Thorne R. F., Reveal J. L. An updated classification of the class Magnoliopsida. *The Botanical Review*. 2007. Vol. 73, № 2. P. 67–182.
223. Tieghem van P. Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur. *P. van Tieghem. Mém. Prés. Divers Savants Acad. Sci. Inst. Impérial France*. 1871. Sér. 2. Vol. 21. 261 p.
224. Tilton V. R., Horner H. T. Stigma, style, and obturator of *Ornithogalum caudatum* (Liliaceae) and their function in the reproductive process. *American Journal of Botany*. 1980. Vol. 67. P. 1113–1131. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1980.tb07744.x
225. Tilton V. R., Horner H. T. Carpel development, anatomy, and function in the reproductive process in *Ornithogalum caudatum* (Liliaceae). *Flora*. 1983. Vol. 173. P. 1–31. DOI: 10.1016/S0367-2530(17)31986-2
226. Tobe H., Huang Y. L., Kadokawa T., Tamura M. N. Floral structure and development in Nartheciaceae (Dioscoreales), with special reference to ovary position and septal nectaries. *Journal of Plant Research*. 2018. Vol. 131. P. 411–428. URL: <https://doi.org/10.1007/s10265-018-1026-9>
227. Varadarajan G. S., Brown G. K. Morphological variation of some floral features of the subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae) and their significance in pollination biology. *Botanical Gazette*. 1988. Vol. 149, № 1. P. 82–91.



228. Vogel S. Nektarien und ihre ökologische Bedeutung. *Apidologie*. 1977. Vol. 8, № 4. P. 321–335.
229. Wetschnig W., Knirsch W., Ali S. S., Pfosser M. Systematic position of tree little known and frequently misplaced species of Hyacinthaceae from Madagascar. *Phyton*. 2007. Vol. 47. P. 321–337.
230. Wetschnig W., Pfosser M. The *Scilla plumbea* puzzle – present status of the genus *Scilla* sensu lato in Southern Africa and description of *Spetaea lachenaliiflora*, a new genus and species of Massonieae (Hyacinthaceae). *Taxon*. 2003. Vol. 52. P. 75–91.
231. Wetschnig W., Pfosser M., Prenner G. Zur Samenmorphologie der Massonieae Baker 1871 (Hyacinthaceae) im Lichte phylogenetisch interpretierter molekularer Befunde. *Stapfia*. 2002. Bd. 80. S. 349–379.
232. Williams R. Hyacinthaceae. *Seed Plants of Southern Africa: Families and Genera* / O. A. Leistner; *Strelitzia* 10. Pretoria : National Botanical Institute, 2000. P. 610–619.
233. World Checklist of Selected Plant Families (WCSP). Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet. URL: <http://wcsp.science.kew.org/> Retrieved 20 October 2020.
234. Wunderlich R. Zur vergleichenden Embryologie der Liliaceae-Scilloideae. *Flora*. 1937. Vol. 132. P. 48–91.
235. Zalko J., Deroin T. Floral anatomy and micromorphology of *Hyacinthoides italica* (L.) Rothm. A case of complete stachyosporry in Asparagaceae. *Modern Phytomorphol.* 2018. Vol. 12. P. 81–93. URL: <https://doi.org/10.5281/zenodo.1313005>

ДОДАТКИ  
Додаток А

Таблиця 1

Частини зав'язі та структурні зони гінецею у досліджених видів та їхній відсоток у зав'язі

Частина зав'язі	Підродина		HYACINTHOIDEAE			ORNITHOGALOIDEAE				URGINEOIDEAE			OZIROËOIDEAE		
	Триба	Склянка	Hyacintheae	Massonieae	Ornithogaleae	Dipsacidae	Ornithogaleae		URGINEOIDEAE		OZIROËOIDEAE				
Структурні зони	Асимплікатна	стерильна	<i>Scilla bifolia</i>												
			<i>Puschkinia scilloides</i>												
	Гемісмпікатна	стерильна													
	Смпікатна	фертильна													
	Гемісинасцидіатна	стерильна													
	Синасцидіатна	фертильна													
Основа зав'язі	Септальних нектарників немає	стерильна													
Висота септальних нектарників	Септальних нектарників	фертильна													

\* Асимплікатна зона займає частково гнізда зав'язі та дах зав'язі

\*\* Септальний нектарник наявний в основі зав'язі

## Додаток Б

## Мікрофотографії частин квітки досліджених таксонів

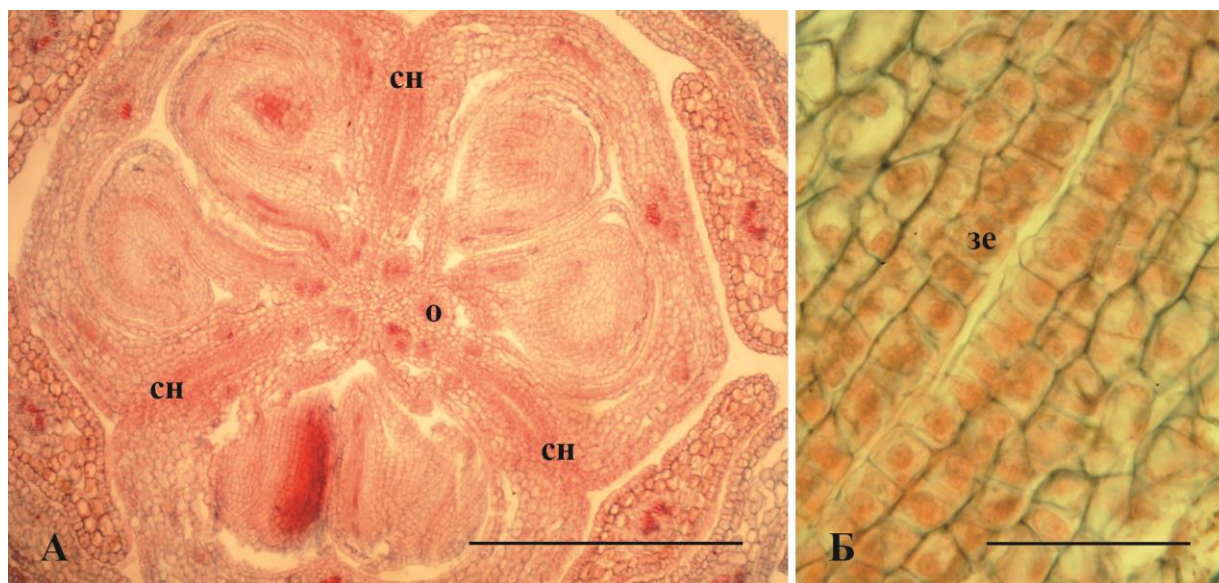


Рис. 1.1. Поперечний переріз через середину зав'язі (А) та септальний нектарник (Б) *Scilla bifolia* L. Лінійка: 500 мкм (А), 50 мкм (Б)

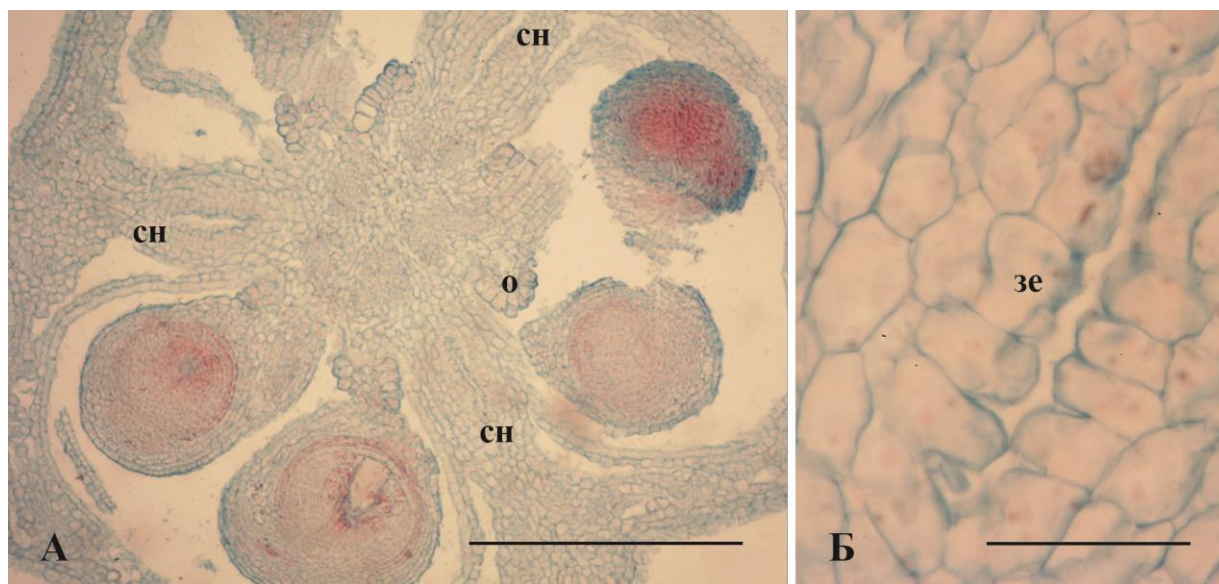


Рис. 1.2. Поперечний переріз через середину зав'язі (А) та септальний нектарник (Б) *Puschkinia sciloides* Adams. Лінійка: 500 мкм (А), 50 мкм (Б)



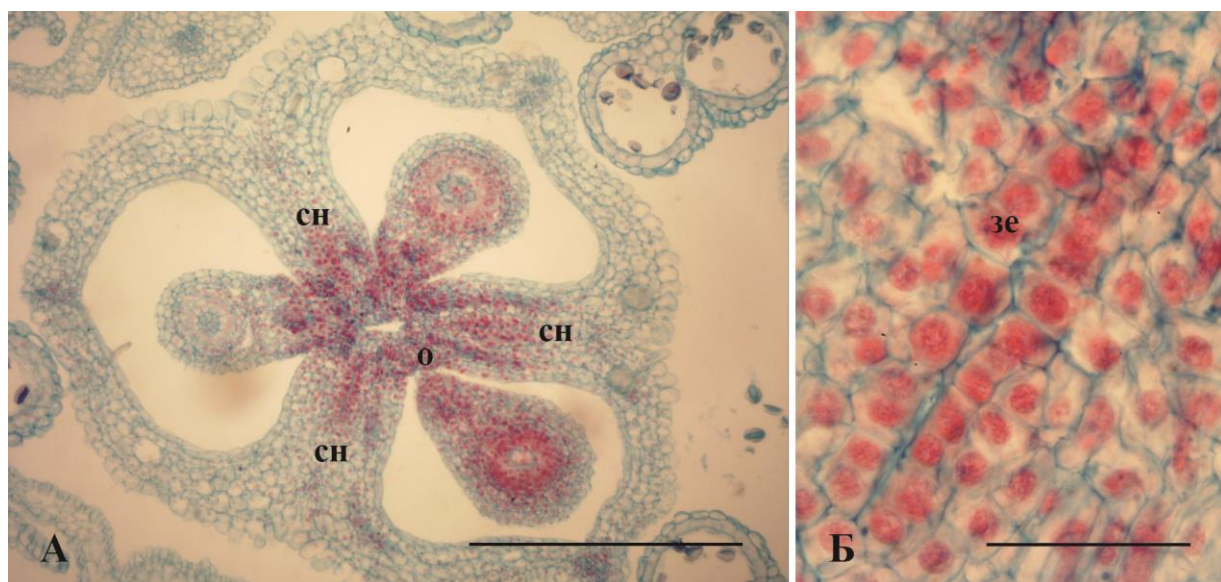


Рис. 1.3. Поперечний переріз через середину зав'язі (А) та септальний нектарник (Б) *Barnardia japonica* (Thunb.) Schult. & Schult.f. Лінійка: 500 мкм (А), 50 мкм (Б)

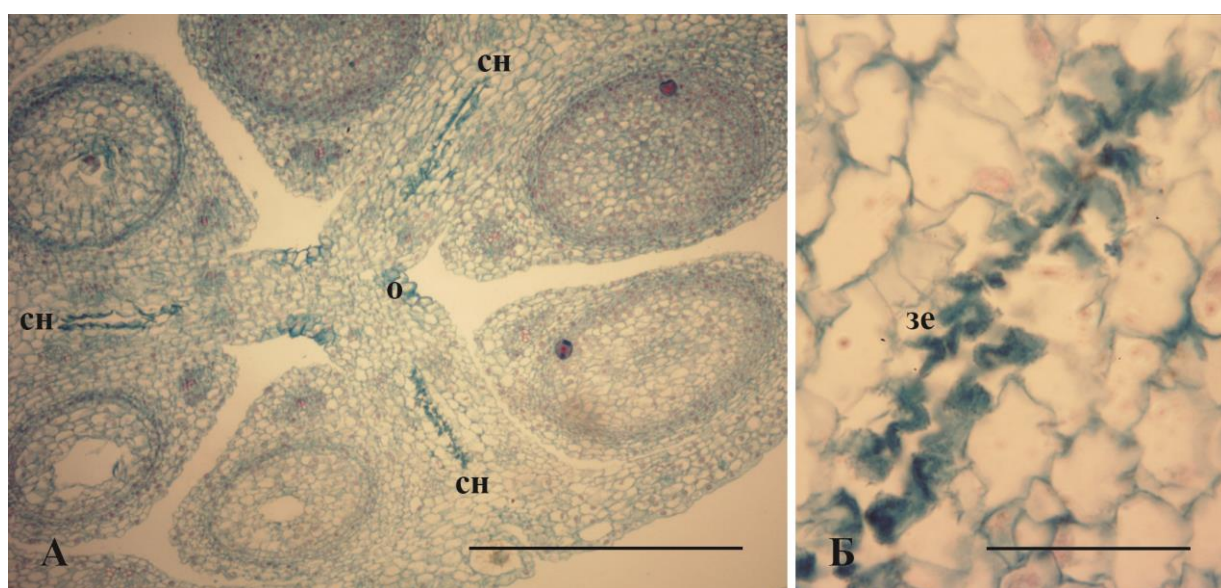


Рис. 1.4. Поперечний переріз через середину зав'язі (А) та септальний нектарник (Б) *Drimiopsis maculata* Lindl. & Paxton. Лінійка: 500 мкм (А), 50 мкм (Б)

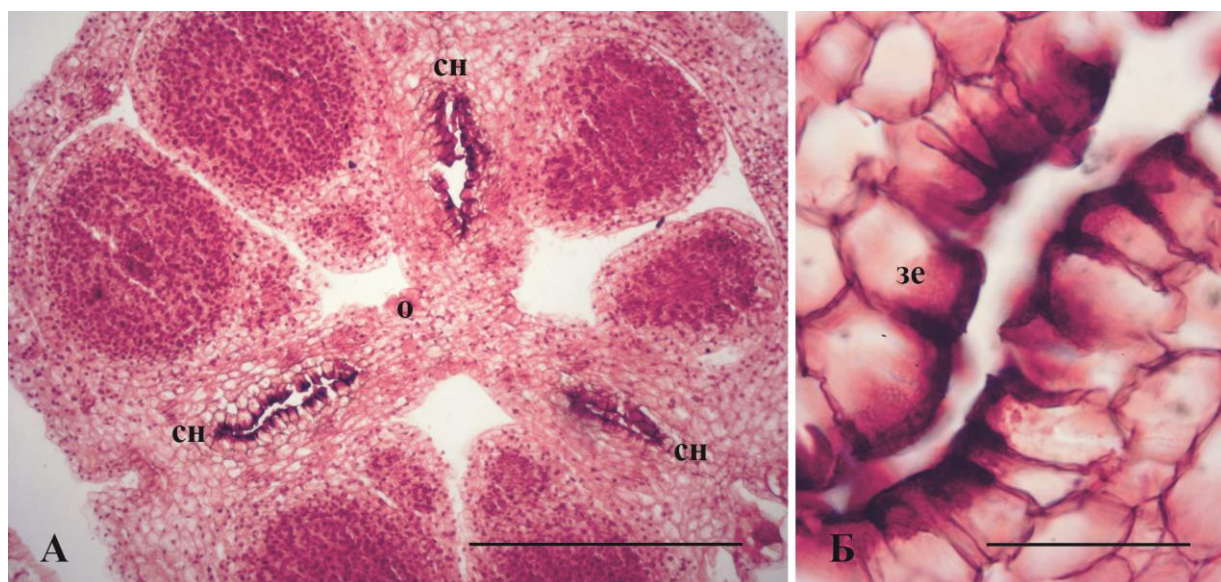


Рис. 1.5. Поперечний переріз через середину зав'язі (А) та септальний нектарник (Б) *Ledebouria socialis* (Baker) Jessop. Лінійка: 500 мкм (А), 50 мкм (Б)

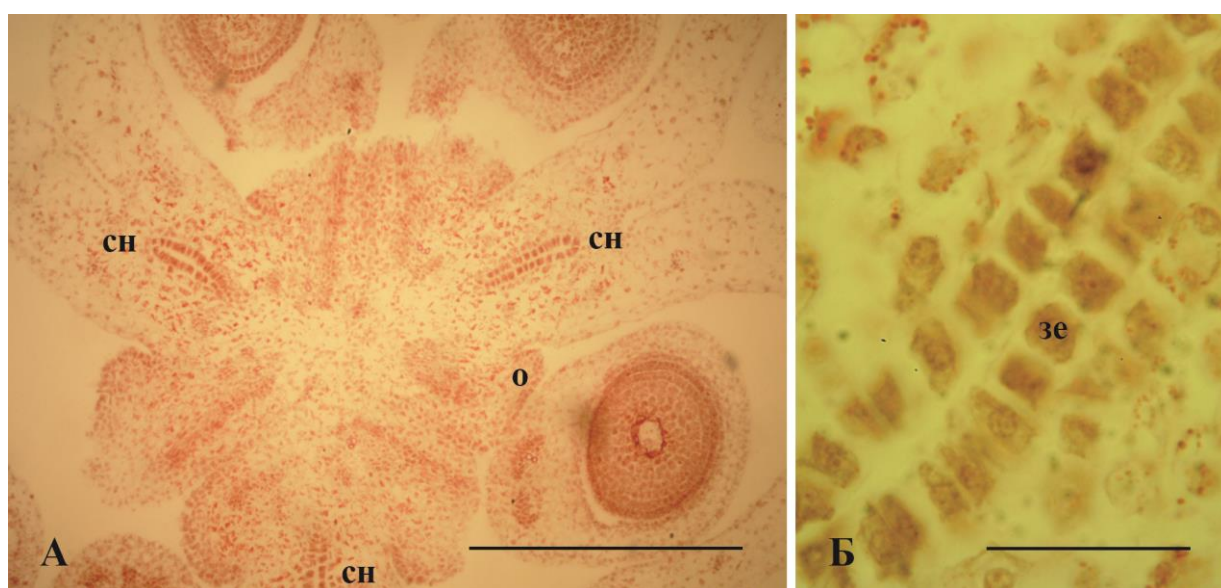


Рис.1.6. Поперечний переріз через середину зав'язі (А) та септальний нектарник (Б) *Veltheimia bracteata* Harv. ex Baker. Лінійка: 500 мкм (А), 50 мкм (Б)



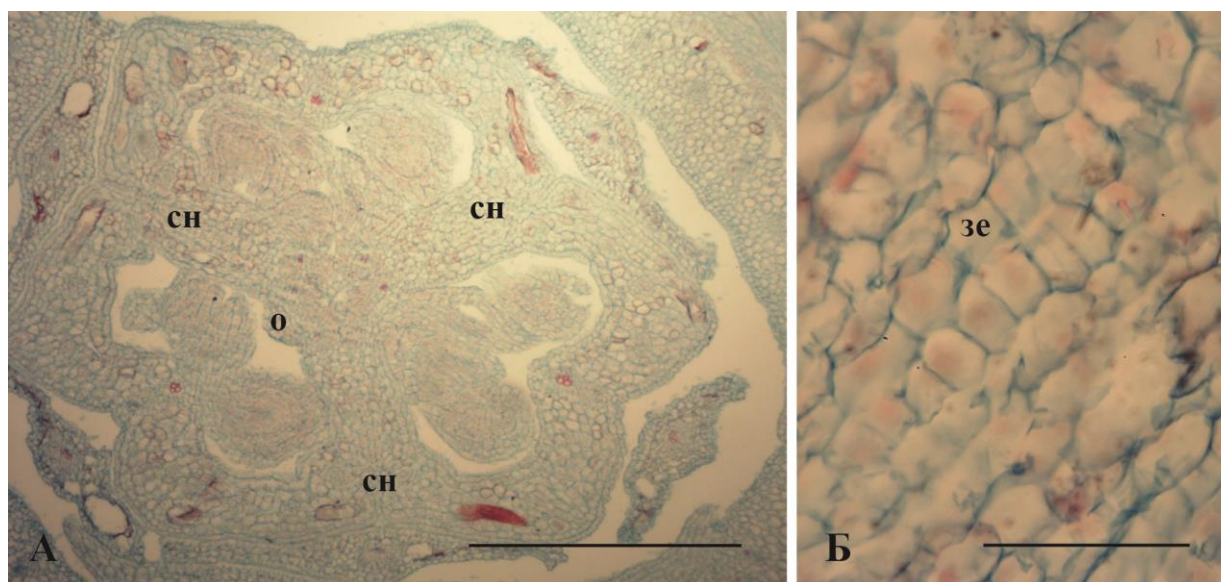


Рис. 1.7. Поперечний переріз через середину зав'язі (А) та септальний нектарник (Б) *Ornithogalum fimbriatum* Willd. Лінійка: 500 мкм (А), 50 мкм (Б)

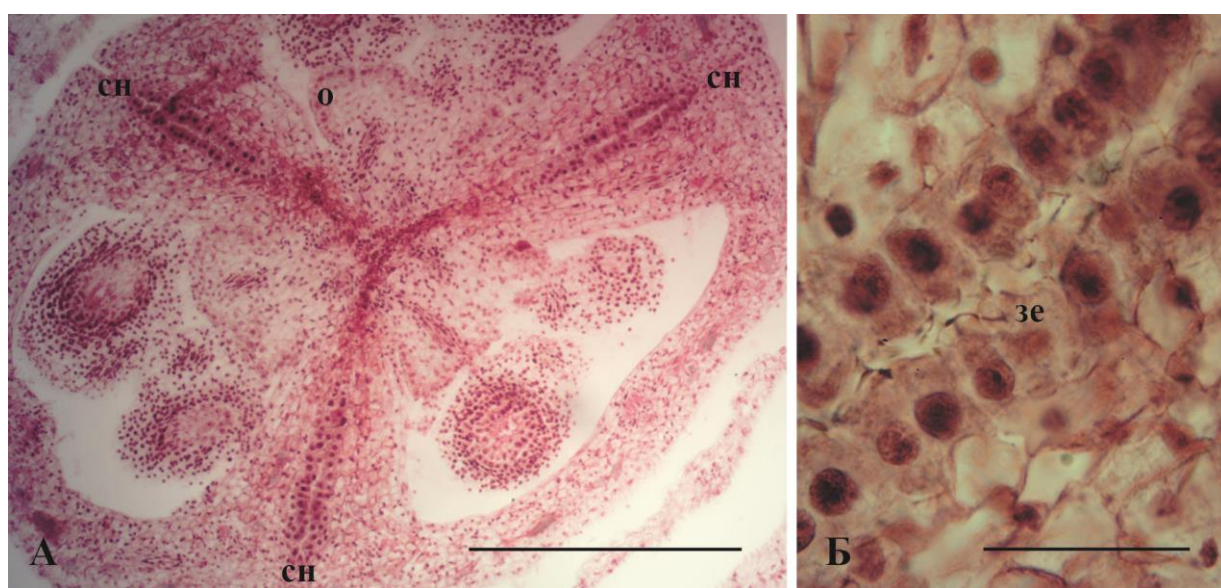


Рис. 1.8. Поперечний переріз через середину зав'язі (А) та септальний нектарник (Б) *Ornithogalum dubium* Houtt. Лінійка: 500 мкм (А), 50 мкм (Б)



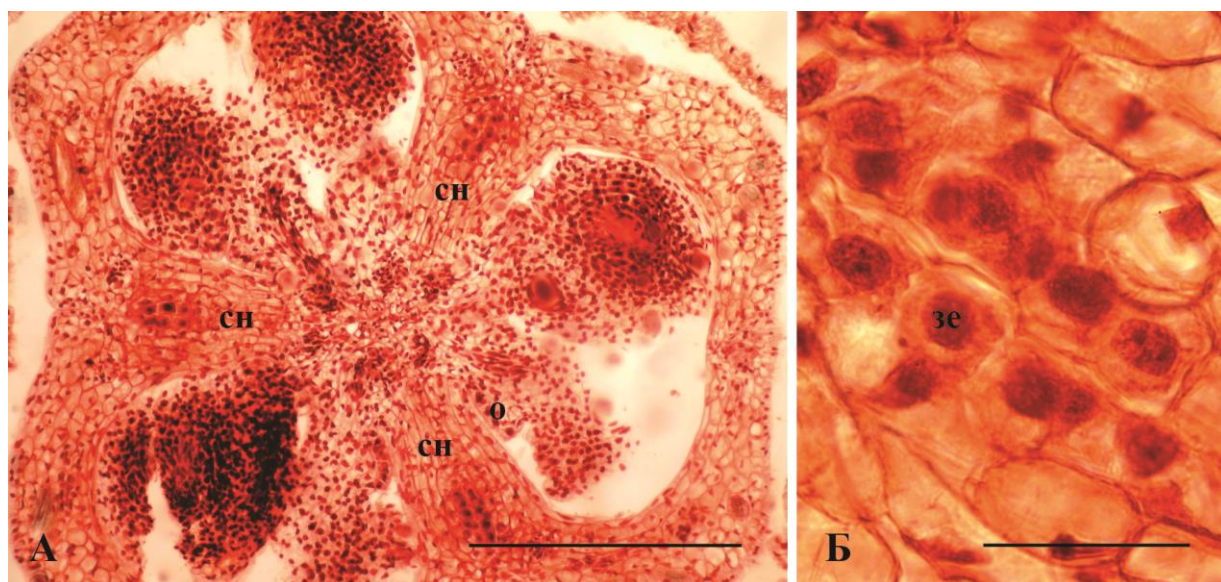


Рис. 1.9. Поперечний переріз через середину зав'язі (А) та септальний нектарник (Б) *Ornithogalum orthophyllum* subsp. *kochii* (Parl.) Zahar. Лінійка: 500 мкм (А), 50 мкм (Б)

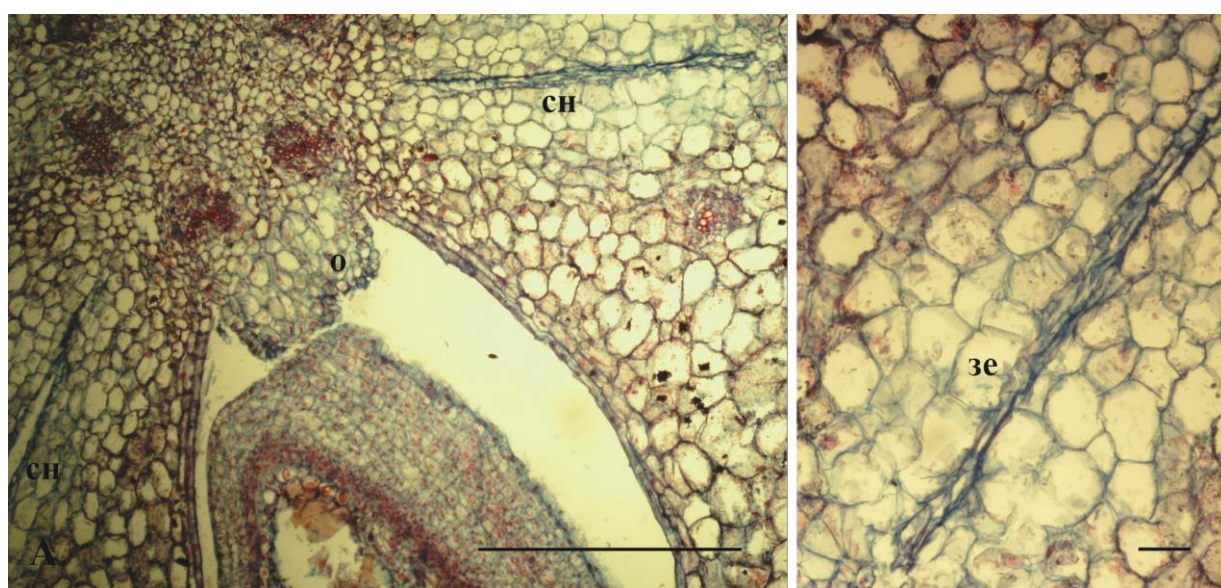


Рис. 1.10. Фрагмент поперечного перерізу через середину зав'язі (А) та септальний нектарник (Б) *Galtonia viridiflora* I. Verd. Лінійка: 500 мкм (А), 50 мкм (Б)



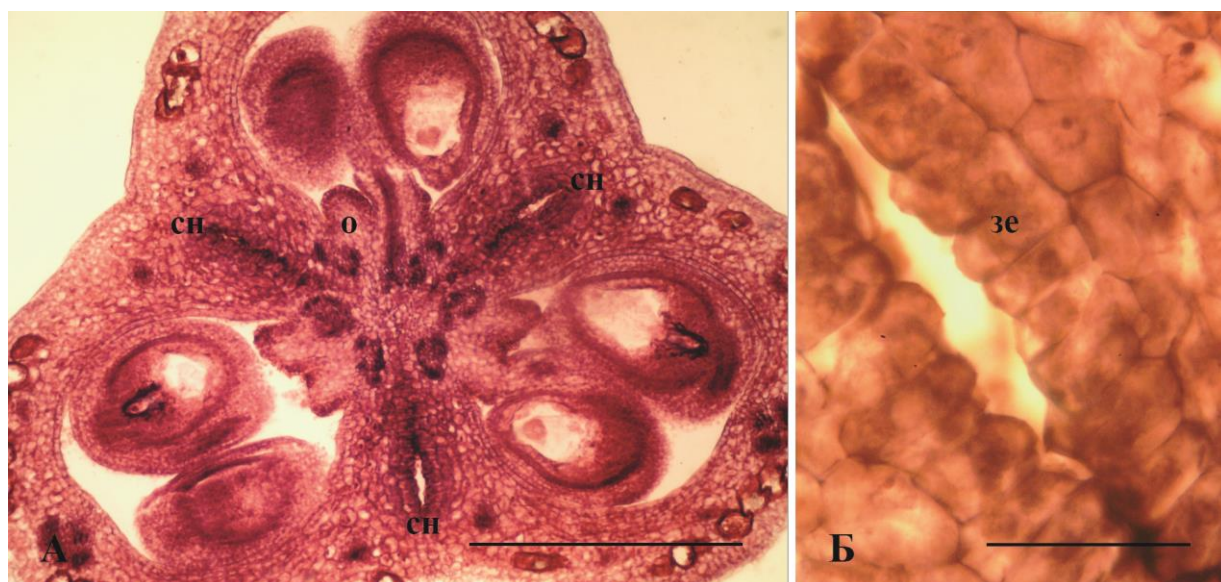


Рис. 1.11. Поперечний переріз через середину зав'язі (А) та септальний нектарник (Б) *Dipsadi brevifolium* (Thunb.) Fourc. Лінійка: 500 мкм (А), 50 мкм (Б)

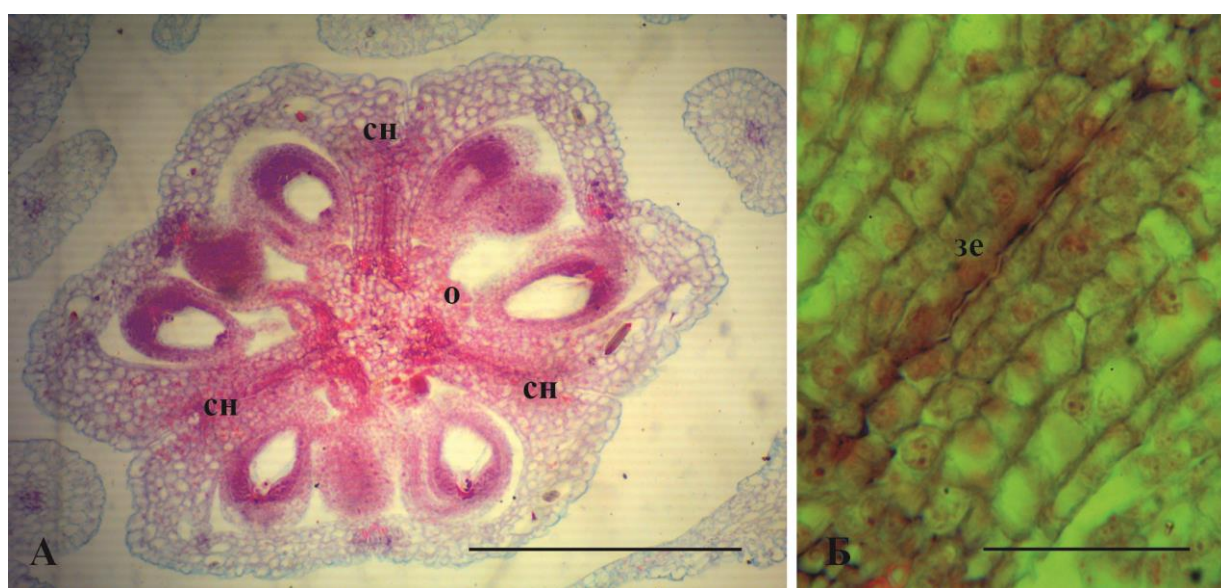


Рис. 1.12. Поперечний переріз через середину зав'язі (А) та септальний нектарник (Б) *Geschollia anomala* (Baker) Sreta. Лінійка: 500 мкм (А), 50 мкм (Б)



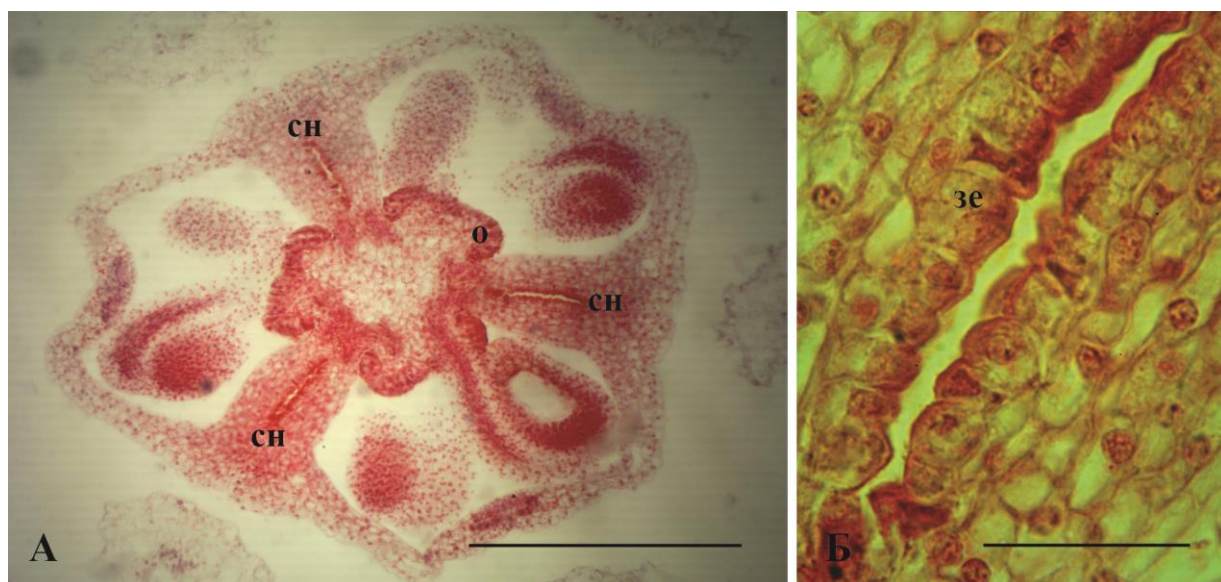


Рис. 1.13. Поперечний переріз через середину зав'язі (А) та септальний нектарник (Б) *Fusifilum physodes* (Jacq.) Speg. Лінійка: 500 мкм (А), 50 мкм (Б)

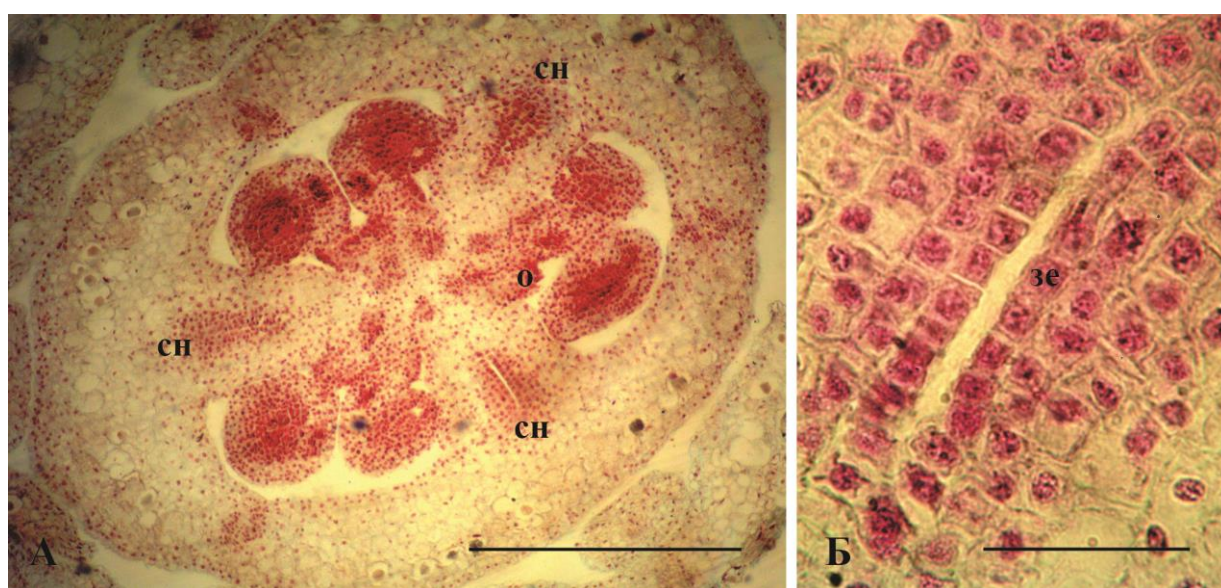


Рис. 1.14. Поперечний переріз через середину зав'язі (А) та септальний нектарник (Б) *Bowiea volubilis* Harv.ex Hook. f.: Лінійка: 500 мкм (А), 50 мкм (Б)

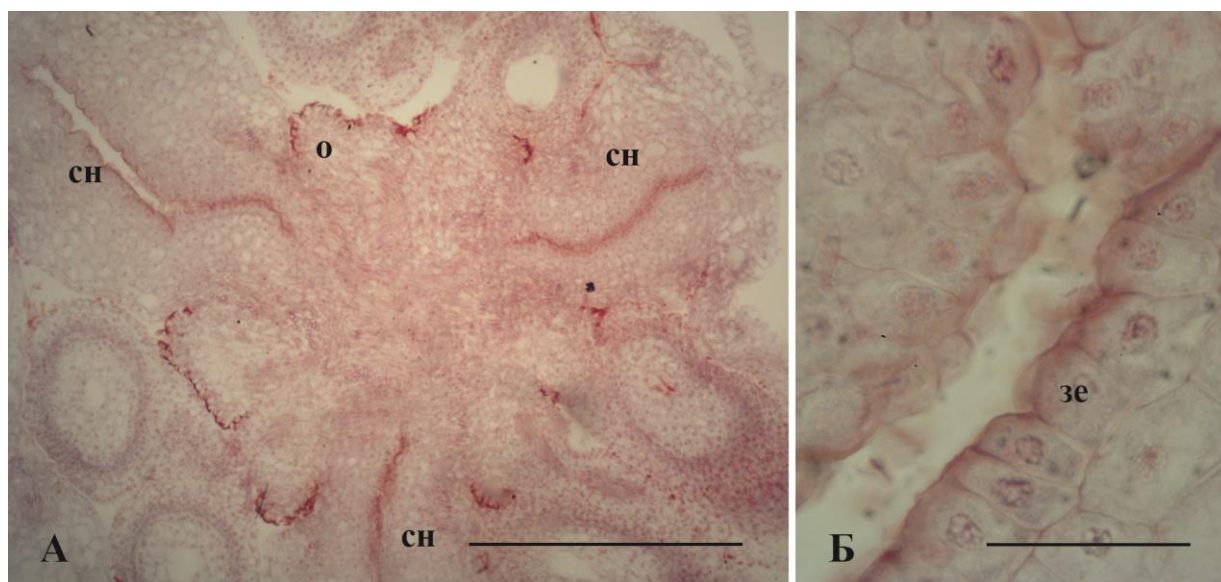


Рис. 1.15. Поперечний переріз через середину зав'язі (А) та септальний нектарник (Б) *Oziroë biflora* (Ruiz & Pav.) Sreta. Лінійка: 500 мкм (А), 50 мкм (Б)

## Додаток В

## Промивання, зневоднення та просочення матеріалу парафіном

Таблиця 1

## Батарея для зневоднення

Речовина	Вміст у %						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
вода	30	15	-	-	-	-	-
етанол 96%	50	50	40	25	-	-	-
т-бутанол	20	35	60	75	100	100	100
час експозиції, год	2	2	2	2	2	2-24	2

Таблиця 2

## Просочення об'єкта парафіном (в термостаті)

	Речовина	Час
1	Суміш т-бутанолу і твердого парафіну (наструганого) 1:1	12-24 год
2	Суміш з об'єктом нанести на застиглий парафін (1:2)	до опускання об'єкту
3	Чистий парафін I	2 год
4	Чистий парафін II	24 год
5	Чистий парафін III	2 год

Таблиця 3

## Батарея для подвійного фарбування зрізів астра-блау та сафраніном

№	Реактив	Час експозиції, хв	Час початку
1	н-бутилацетат I (в термостаті)	20	
2	н-бутилацетат II (в термостаті)	20	
3	ізопропанол I	10	
Промивання з крапельниці етанолом 96%			
4	етанол 96% I	10	
Промивання в склянці на 100 мл дистильованою водою		10	
Фарбування в бюксі 0,5% водним розчином Astra Blau		5	
Ополіскування в склянці на 400 мл дистильованою водою			
5	етанол 50%	5-10	
Фарбування в бюксі 1% розчином сафраніну у 50% етанолі		10	
Ополіскування в склянці на 400 мл дистильованою водою			
Диференціювання в бюксі 70% етанолом			
Промивання з крапельниці етанолом 96%			
6	етанол 96% II	5-10	
7	ізопропанол II	10	
8	ізопропанол : н-бутилацетат (1:1)	10-15	
Промивання з крапельниці н-бутилацетатом			
Протирання фільтрувальним папером зворотньої сторони скельця			
9	н-бутилацетат III	15-20	
10	н-бутилацетат IV	15-20	
Заключення в канадський бальзам		бл. 10 хв	



## Додаток Г

## Довідка про впровадження результатів у навчальному процесі

ЗАТВЕРДЖУЮ

Проректор з наукової роботи  
Львівського національного  
університету імені Івана Франкачлен-кореспондент НАН  
України, доктор хімічних  
наук, професор

Р.Є. Гладішевський

"21" 12, 2020 р.



## АКТ

про впровадження результатів дисертаційної роботи  
Дикої Ольги Олегівни «Порівняльна морфологія та васкулярна анатомія  
квітки Nyacinthaceae Batsch»

Комісія у складі:

Голова: завідувач кафедри ботаніки, к. б. н., доц. В.І. Гончаренко;

Члени комісії:

доцент кафедри ботаніки, к. б. н., доц. А.І. Прокопів;

доцент кафедри ботаніки, к. б. н., доц. А.В. Одінцова;

асистент кафедри ботаніки О.О. Жук

цим Актом засвідчує, що результати дисертаційної роботи Дикої Ольги Олегівни «Порівняльна морфологія та васкулярна анатомія квітки Nyacinthaceae Batsch» використовуються співробітниками кафедри ботаніки Львівського національного університету імені Івана Франка при підготовці і викладанні курсів «Анатомія і морфологія рослин», «Ботаніка», «Студентська наукова робота», «Оранжерейні та культивовані рослини», «Філогенія та еволюція рослин», які читаються здобувачам вищої освіти першого (бакалаврського) та другого (магістерського) рівнів освіти біологічного факультету Львівського національного університету імені Івана Франка, а також застосовуються при проведенні лабораторних занять з великого практикуму.

Голова комісії

Завідувач кафедри ботаніки,  
кандидат біологічних наук, доц.

В.І. Гончаренко

Члени комісії

Доцент кафедри ботаніки,  
кандидат біологічних наук, доц.

А.І. Прокопів

Доцент кафедри ботаніки,  
кандидат біологічних наук, доц.

А.В. Одінцова

Асистент кафедри ботаніки

О.О. Жук

«21» грудня 2020 р.



## Додаток Д

## Довідка про впровадження результатів у навчальному процесі

ЗАТВЕРДЖУЮ

Проректор з наукової роботи  
Прикарпатського національного  
університету імені Василя Стефаника  
доктор економічних наук, професор  
Якубів В.М.

"24" грудня 2020 р.

## АКТ

про впровадження результатів дисертаційної роботи  
Дикої Ольги Олегівни «Порівняльна морфологія та васкулярна анатомія  
квітки *Hyacinthaceae* Batsch»

Комісія у складі:

**Голова:** завідувачка кафедри біології та екології,  
к.б.н., доц. Миленька М.М.

**Члени комісії:**

доцент кафедри біології та екології, к. б. н., доц. Різничук Н.І.  
доцент кафедри біології та екології, к. б. н., доц. Шумська Н.В.  
викладач кафедри біології та екології, к.б.н. Мельниченко Г.М.

цим Актом засвідчує, що результати дисертаційної роботи Дикої Ольги Олегівни «Порівняльна морфологія та васкулярна анатомія квітки *Hyacinthaceae* Batsch» використовуються співробітниками кафедри біології та екології Прикарпатського національного університету імені Василя Стефаника при підготовці і викладанні курсів «Ботаніка», «Анатомія і морфологія рослин», «Сучасні системи органічного світу», «Сучасні аспекти систематики організмів», які читаються здобувачам вищої освіти першого (бакалаврського) та другого (магістерського) рівнів освіти факультету природничих наук Прикарпатського національного університету імені Василя Стефаника, а також застосовуються при проведенні лабораторних занять з великого та лабораторного практикумів.

**Голова комісії**

Завідувачка кафедри біології та екології,  
кандидат біологічних наук, доц.

Миленька М.М.

**Члени комісії**

Доцент кафедри біології та екології,  
кандидат біологічних наук, доц.

Різничук Н.І.

Доцент кафедри біології та екології,  
кандидат біологічних наук, доц.

Шумська Н.В.

Викладач кафедри біології та екології,  
кандидат біологічних наук

Мельниченко Г.М.

«24» грудня 2020 р.