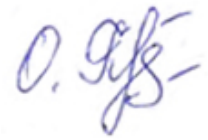
НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
НАЦІОНАЛЬНИЙ БОТАНІЧНИЙ САД ІМЕНІ М.М. ГРИШКА

ДИКА ОЛЬГА ОЛЕГІВНА



УДК 581.46’135.4:582.573.81

ПОРІВНЯЛЬНА МОРФОЛОГІЯ ТА ВАСКУЛЯРНА АНАТОМІЯ КВІТКИ HYACINTHACEAE BATSCH

Спеціальність: 03.00.05 – ботаніка

Автореферат

дисертації на здобуття наукового ступеня

кандидата біологічних наук

Київ – 2021

Дисертацією є рукопис.

Робота виконана на кафедрі ботаніки біологічного факультету Львівського національного університету імені Івана Франка

Науковий керівник: доктор біологічних наук, професор,
Волгін Сергій Олександрович,
Волинський національний університет імені Лесі Українки, професор кафедри ботаніки і методики викладання природничих наук

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук,
старший науковий співробітник,
Буюн Людмила Іванівна,
Національний ботанічний сад імені М.М. Гришка НАН України, завідувач відділу тропічних та субтропічних рослин

кандидат біологічних наук,
Новіков Андрій Валерійович,
Державний природознавчий музей НАН України, науковий співробітник відділу біосистематики та еволюції

Захист відбудеться «23» квітня 2021 року о 12 годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.215.01 Національного ботанічного саду імені М.М. Гришка НАН України за адресою: 01014, м. Київ, вул. Тімірязєвська, 1

З дисертацією можна ознайомитися у бібліотеці Національного ботанічного саду імені М.М. Гришка НАН України за адресою: 01014, м. Київ, вул. Тімірязєвська, 1

Автореферат розісланий «19» березня 2021 року

Вчений секретар
спеціалізованої вченої ради,
кандидат біологічних наук Н.І. Джуренко

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

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 підродини 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 підродини, згадані вище, розглядаються як триби Oziroëeae M.W. Chase, Reveal & M.F. Fay, Urgineeae 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 родинах однодольних, у ревізії системи родини Asparagaceae s.l.

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. Здійснено 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.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ
ЗНАЧЕННЯ ОЗНАК КВІТКИ У СИСТЕМАТИЦІ РОДИНИ HYACINTHACEAE

Родина Hyacinthaceae належить до порядку Asparagales, підкласу Лілііди (Liliidae), класу Однодольних (Monocotyledones) і охоплює цибулинні рослини (Мордак, 1982; Stevens, 2001). Цибулини підземні або надземні, які мають від одного до багатьох листків. Квітки поодинокі або зібрані у прості китиці чи, рідше, у колоски. Види гіацинтових поширені в Європі, Африці та південно-західній Азії, з одним малим родом у Південній Америці (Speta, 1998a, 1998b; APG II, 2002).

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). Найбільш інформативними морфологічними ознаками у філогенетичному аналізі вважаються забарвлення оцвітини, форма зав'язі та плоду, структура поверхні насінин та їх розташування у гніздах зав'язі. Інші ознаки, такі як особливості оцвітини, зростання листочків оцвітини є гомопластичними (Martinez-Azorin et al., 2011). Внутрішня структура гінецею визначає еволюційний рівень таксону покритонасінних рослин. Дані порівняльної морфології гінецею широко використовують у систематиці однодольних рослин і в еволюційній морфології (Фіщук, 2017, 2019; Daumann, 1970; Smets et al., 2000; Rudall, 2000, 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). Тому дослідження мікроморфології та васкулярної анатомії квітки гіацинтових дасть змогу виявити низку ознак, які можна буде у повній мірі співставити з результатами молекулярних досліджень.

ОСНОВНІ ПРОБЛЕМИ ПОРІВНЯЛЬНОЇ МОРФОЛОГІЇ КВІТКИ ГІАЦИНТОВИХ

Морфологічна будова квітки багатьох досліджених представників родини Asparagaceae s.l. (Фіщук, 2017; Odintsova, Fishchuk, 2017) демонструє різну організацію оцвітини та андроцею. Тому для порівняльно-морфологічного аналізу квітки в межах Asparagaceae s.l. необхідно долучити дані з родини Hyacinthaceae. Як було показано для родин Asparagaceae s.l. (Фіщук, 2017; Fishchuk et al., 2013; Odintsova et al., 2013), Convallariaceae (Odintsova, Fishchuk, 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. Основна різноманітність структури гінецею однодольних зосереджена довкола трьох фактів: 1) ступеня синкарпії, 2) виникненя та положення септальних нектарників і 3) гіпогінії чи епігінії (Rudall, 2002). У порівняльній морфології квітки широко використовують концепцію вертикальної зональності гінецею, запропоновану Leinfellner (1950). Існує декілька підходів до

аналізу структури септального нектарника. 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. Schmid (1985) виділяє п'ять типів септальних нектарників за обрисами порожнин на поперечному перерізі. Проте, ці підходи базуються на описових ознаках, без зв'язку структури септального нектарника зі структурою гінецею. Методичний підхід до аналізу внутрішньої структури гінецею із септальним нектарником запропонувала А. Одінцова (2013).

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

ОБ'ЄКТИ, МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИКИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Для порівняльно-морфологічного дослідження квітки обрано 15 видів, що належать до 13 родів з чотирьох підродин родини Hyacinthaceae (табл. 1) та репрезентують основні структурні типи квітки, що зустрічаються в родині. 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).

Матеріал для дослідження зібраний у ботанічних садах України, Росії та Австрії протягом 2007-2012 років, зафіксований у FAA або у 70% етанолі та опрацьований за стандартними методиками виготовлення постійних препаратів (Паушева, 1988; Барыкина и др., 2004). 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 AMScope 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 фіксованого матеріалу, а мікроморфологія та васкулярна антомія квіток реконструйована за результатами вивчення постійних препаратів серій поздовжніх і поперечних перерізів квітки. Зовнішню морфологію квітки аналізували, використовуючи загальноприйняту термінологію (Федоров, 1975; Зиман та ін., 2004; Барна, 2013). Для порівняльно-морфологічної характеристики зрослоплодолисткових гінецеїв застосували метод структурних типів, які запропонували С. Волгін та В. Тихоміров для аналізу гінецею у дводольних рослин (Волгин, Тихомиров, 1980). Порівняльно-морфологічні дослідження гінецею проводили на основі концепції вертикальної зональності гінецею

покритонасінних (Leinfellner, 1950) із доповненнями (Novikoff, Odintsova, 2008), структуру септальних нектарників аналізували за Daumann (1970), Schmid (1985) та А. Одінцовою (2013). Тип плацентації, обтураторів та насінних зачатків описували за І. Шамровим (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.

Метод васкулярної анатомії розглядається як один із методів порівняльної морфології квітки. Загальні засади використання даного методу пов'язані із виявленням спільних особливостей формування слідів всіх органів квітки. 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.

МОРФОЛОГІЧНА ТА АНАТОМІЧНА БУДОВА КВІТКИ ДОСЛІДЖЕНИХ ВИДІВ ГІАЦИНТОВИХ

Підродина Hyacinthoideae Link (1829). У результаті аналізу морфологічної будови квітки встановлено, що квітки *Ledebouria socialis* (Massonieae) мають вільні листочки оцвітини та вільні тичинки, у квітках *Scilla bifolia*, *Barnardia japonica* (Hyacintheae) листочки оцвітини та тичинки зрослі при основі, для *Puschkinia sciloides* (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 гінецею та септального нектарника виявлено гемісинкарпний гінецей із об'єднаним типом нектарника у *Ledebouria socialis*, *Drimiopsis maculata*, *Veltheimia bracteata* (Massonieae), синкарпний гінецей із об'єднаним типом нектарника – у *Scilla bifolia*, *Puschkinia sciloides* (Hyacintheae) та синкарпний гінецей із роздільним типом нектарника – у *Barnardia japonica* (Hyacintheae). Сліди листочків оцвітини та тичинок у представників Hyacinthoideae, однопучкові, кожен плодолисток містить один дорзальний і два вентральні пучки.

Підродина Ornithogaloideae Speta (1998). На основі досліджень встановлено, що у *Ornithogalum fimbriatum*, *O. dubium*, *O. orthophyllum* subsp. *kochii* (Ornithogaleae) наявні вільні листочки оцвітини та вільні тичинки, тоді як

квітки *Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium* (Dipcadieae) мають довгу квіткову трубку із зрослих листочків оцвітини (більша або рівна ½ довжини листочків оцвітини) та тичинок. У 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. Для усіх представників підродини Ornithogaloideae характерний синкарпний гінецей із об'єднаним типом нектарника. В результаті аналізу васкулярної анатомії виявлено, що у представників підродини однопучкові сліди листочків оцвітини розгалужуються на три окремі колатеральні пучки. Сліди тичинок однопучкові. Кожен плодолисток містить один дорзальний, два латеральних і два вентральних пучки.

Підродина Urgineoideae Speta (1998). Виявлено, 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 ½ 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 і 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.

Підродина Oziroëoideae Speta (1998). Встановлено, що у квітці *Oziroë biflora* листочки оцвітини та тичинки зрослі при основі. Виявлена центрально-кутова плацентація в нижній частині і парієтальна 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.

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 гінецею (табл. 1). Зокрема, різними є співвідношення висоти зон гінецею, особливості структури септального нектарника, структура каналів стовпчика, плацент, обтураторів, кількості насінних зачатків.

Таблиця 1

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

	Підродина		HYACINTHOIDEAE						ORNITHOGALOIDEAE					URGINEOIDEAE			OZIROËO IDEAE
	Триба		Hyacintheae			Massonieae			Ornithogaleae			Dipcadieae					
Частини зав’язі	Структурні зони		*Scilla bifolia*	*Puschkinia scilloides*	*Barnardia japonica*	*Drimiopsis maculata*	*Ledebouria socialis*	*Veltheimia bracteata*	*Ornithogalum fimbriatum*	*Ornithogalum dubium*	*Ornithogalum orthophyllum* subsp. *kochii*	*Galtonia viridiflora*	*Dipcadi brevifolium*	*Geschollia anomala*	*Fusifilum physodes*	*Bowiea volubilis*	*Oziroë biflora*
Дах зав’язі	Асимплікатна	стерильна	5,5	4,9	–	* 24,6	* 32,7	6,1	6,3	11,5	14,3	20,5	20,4	18,3	8,0	15,2	9,5
Гнізда зав’язі	Гемісимплікатна	стерильна	18,1	27,2	–	44,6	29,1	27,0	12,5	15,8	16,1	3,7	9,9	14,8	37,0	20,3	7,0
		фертильна	34,7	19,8	–	–	3,6	14,4	48,6	36,7	38,4	46,0	51,3	36,1	26,1	41,8	14,6
	Симплікатна	фертильна	2,4	11,1	–	–	–	–	2,8	6,5	5,4	2,6	4,0	4,7	15,9	–	–
		стерильна	–	–	61,4	–	–	–	–	–	–	5,2	–	–	–	–	–
	Гемісинасцидіатна	фертильна	–	–	–	7,7	14,5	4,3	–	–	–	–	–	–	–	6,3	22,2
		стерильна	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3,8	–
	Синасцидіатна	фертильна	5,5	6,2	18,8	–	–	3,2	6,3	–	3,6	–	–	4,7	–	–	10,8
		стерильна	19,7	16,0	11,9	6,2	9,1	42,8	16,0	18,7	17,0	4,4	7,2	18,3	9,4	–	12,0
Основа зав’язі	Септальних нектарників немає		14,2	14,8	7,9	16,9	10,9	2,2	7,6	10,8	5,4	17,7	7,2	3,1	3,6	12,7	** 24,1
Висота септальних нектарників			70,9	49,4	45,5	72,3	74,6	59,7	80,6	71,9	76,8	74,2	88,2	57,4	76,1	86,1	100,0

* Асимплікатна зона займає частково гнізда зав’язі та дах зав’язі

** Септальний нектарник наявний в основі зав’язі

ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ БУДОВИ КВІТКИ ТА ЇЇ ПРОВІДНОЇ СИСТЕМИ

Морфологічний аналіз оцвітини та андроцею. Квітки досліджених видів родини Hyacinthaceae є тримерні пентациклічні і мають типовий для однодольних план будови. Результати наших досліджень щодо морфологічної будови оцвітини та андроцею в основному підтверджують літературні дані (Speta, 1998; Martínez-Azorín et al., 2019). Вперше серед досліджених представників родини Hyacinthaceae 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, приростілі до оцвітини, зрослі між собою. Дані морфології оцвітини й андроцею не є діагностичними для підродин в межах родини Hyacinthaceae. Тому важливим є вивчення внутрішньої структури гінецею для того, щоб можна було використати ознаки морфологічної різноманітності квітки у таксономічних та філогенетичних дослідженнях гіацинтових.

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

У всіх досліджених представників ми виділили три структурно-функціональні зони зав'язі: основу, гнізда та дах:

- **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 більшості досліджених представників в даху зав’язі розміщені вивідні канали нектарника – нектарні щілини, лише у *Barnardia japonica* – порожнини септального нектарника та його вивідні канали, а у *Ledebouria socialis* та *Drimiopsis maculata* дах зав’язі розміщений над вивідними каналами.

В результаті проведеного аналізу вперше визначений тип септального нектарника та описані ознаки залозистого епідермісу за Daumann (1950) (табл. 2). Для досліджених представників родини Hyacinthaceae характерні септальні щілини, які сягають основи зав'язі та відкриваються назовні біля основи стовпчика (**a-тип** септального нектарника) та септальні щілини, які тягнуться від середини зав'язі до її даху, відкриваючись назовні у верхній третині зав'язі (**d-тип** септального нектарника). 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).

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. Лише у *Oziroë biflora* 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 (табл. 1).

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, Geschollia anomala* та *Oziroë biflora*. Порожнини септальних нектарників у досліджених видів в поперечному перерізі не є звивисті, у *Scilla bifolia, Ledebouria socialis, Veltheimia bracteata, B. volubilis* та *G. anomala* мають гладеньку, а у *Puschkinia scilloides, Barnardia japonica, Drimiopsis maculata, O. fimbriatum, O. dubium, O. orthophyllum* subsp. *kochii, Galtonia viridiflora, D. brevifolium, Fusifilum physodes* – горбкувату поверхню. У *Oziroë biflora* септальні щілини звивисті, мають горбкувату поверхню.

Згідно описової класифікації Schmid (1985) септальні нектарники усіх досліджуваних видів відповідають «лілієїдному» 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, 2013). 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*;

Таблиця 2

Типи нектарників та залозистого епідермісу у досліджених видів Hyacinthaceae

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

• **зона «ліліоїдного» об’єднаного 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*, *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. 1):

• **1 тип –** чотири структурні зони гінецею (синасцидіатна, гемісинасцидіатна, гемісимплікатна та асимплікатна) і дві зони септального нектарника (зони

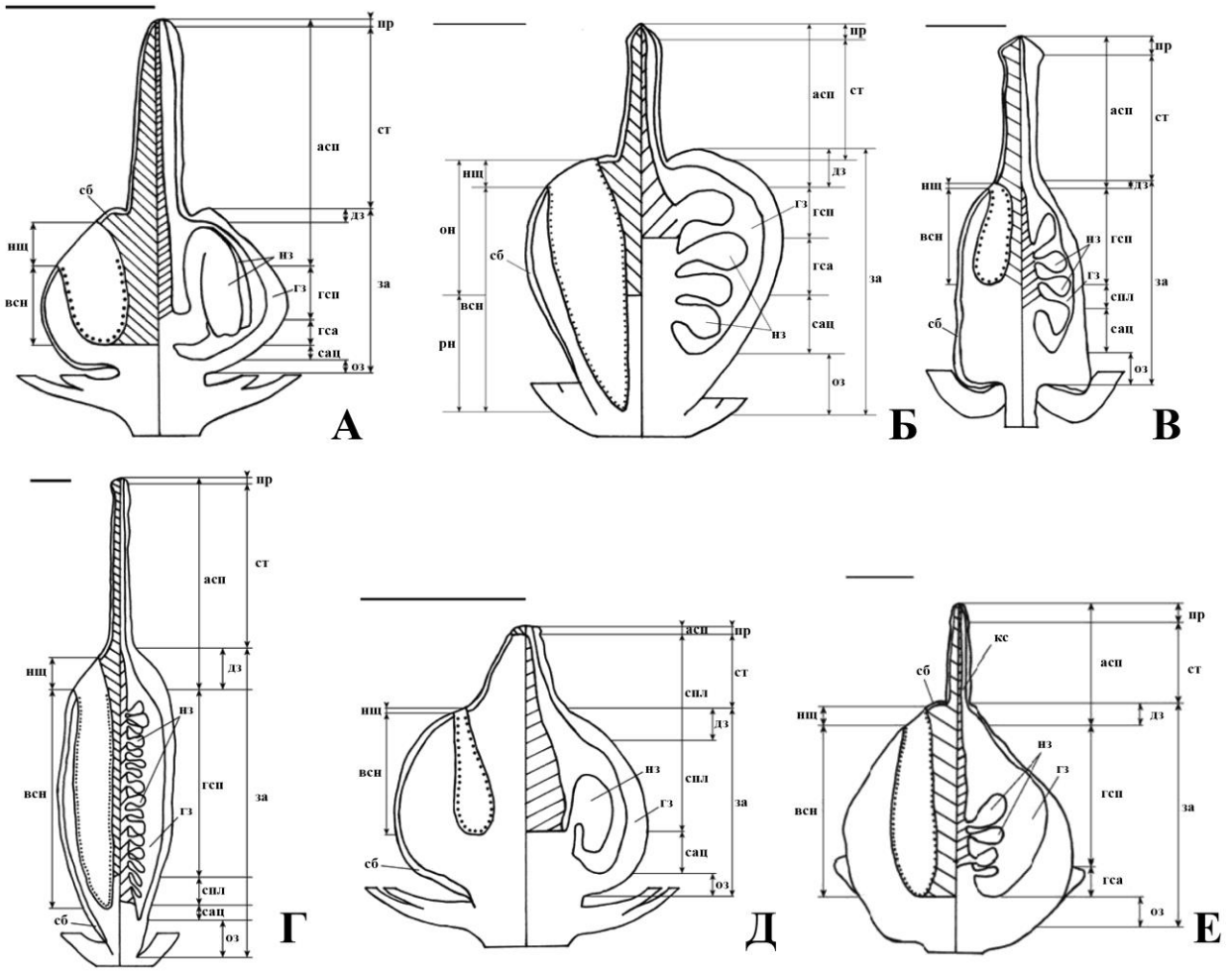


Рис. 1. Вертикальна зональність гінецею у представників Hyacinthaceae: асп – асимплікатна зона; всн – внутрішній септальний нектарник; гз – гніздо зав’язі; гса – гемісинасцидіатна зона; гсп – гемісимплікатна зона; дз – дах зав’язі; за – зав’язь; нз – насінний зачаток; нщ – нектарна щілина; оз – основа зав’язі; пр – приймочка; сац – синасцидіатна зона; сб – септальна борозенка; спл – симплікатна зона; ст – стовпчик. Ділянки постгенітального зростання заштриховані. Лінійка: 1 мм

«ліліоїдного» об'єднаного та зовнішнього нектарника), який з'являється вище дна гнізд зав'язі (*Ledebouria socialis*, *Drimiopsis maculata*) (рис. 1, А);

• **2 тип** – чотири структурні зони гінецею (синасцидіатна, гемісинасцидіатна, гемісимплікатна та асимплікатна) і три зони септального нектарника (зони роздільного, «ліліоїдного» об'єднаного та зовнішнього нектарника), який з’являється на рівні середини гнізд зав'язі (*Veltheimia bracteata*), або нижче дна гнізд в основі зав’язі (*Oziroë biflora*) (рис. 1, Б);

• **3 тип** – чотири структурні зони гінецею (синасцидіатна, симплікатна, гемісимплікатна та асимплікатна) і дві зони септального нектарника (зони «ліліоїдного» об'єднаного та зовнішнього нектарника), який з'являється на рівні середини гнізд зав'язі (*Puschkinia scilloides*, *Geschollia anomala*) (рис. 1, В);

• **4 тип** – чотири структурні зони гінецею (синасцидіатна, симплікатна, гемісимплікатна та асимплікатна) і три зони септального нектарника (зони роздільного, «ліліоїдного» об'єднаного 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*) (рис. 1, Г);

• **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. 1, Д);

• **6 тип** – три структурні зони гінецею (гемісинасцидіатна, гемісимплікатна та асимплікатна) і дві зони септального нектарника (зони «ліліоїдного» об'єднаного та зовнішнього нектарника), який з'являється на рівні дна гнізд зав'язі (*Bowiea volubilis*) (рис. 1, Е).

На основі аналізу вертикальної структури гінецею та септального нектарника ми визначили, що серед представників родини Hyacinthaceae гемісинкарпний гінецей із об'єднаним типом нектарника є у *Ledebouria socialis*, *Drimiopsis maculata*, *Veltheimia bracteata*, *Bowiea volubilis*, *Oziroë biflora*, синкарпний гінецей із 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 гінецей із роздільним типом нектарника – у *Barnardia japonica*.

Вперше виявлено у структурі 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 роздільного нектарника у вигляді трьох окремих порожнин, не з'єднаних між собою епідермісами.

Організація провідної системи квітки. Провідна система квітки всіх досліджених видів суттєво подібна. У квітконіжці наявне одне, два або три кола провідних пучків. У квітколожі формуються короткі стовбурові пучки. Від провідного циліндру квітколожа нижче відходять три пучки на радіусах зовнішніх листочків оцвітини, а вище – три пучки на радіусах внутрішніх листочків (рис. 2, А, Б). Сліди листочків оцвітини у представників Hyacinthoideae, Urgineoideae та

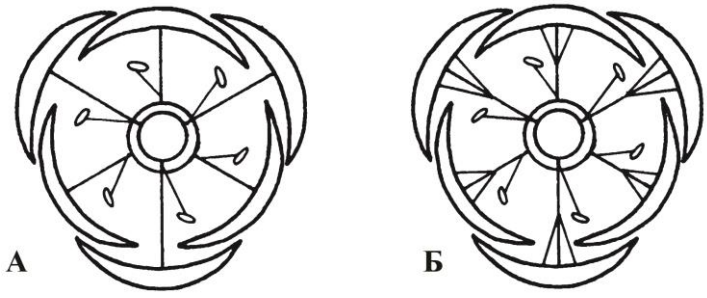


Рис. 2. Діаграма провідної системи оцвітини й андроцею представників родини Hyacinthaceae: А – у представників Hyacinthoideae, Urgineoideae, Oziroëoideae; Б – у представників Ornithogaloideae

Oziroëoideae однопучкові (рис. 2, А). У представників підродини Ornithogaloideae однопучкові сліди листочків оцвітини розгалужуються на три окремі колатеральні пучки (рис. 2, Б), які також галузяться і можуть утворювати анастомози між собою. Провідна система оцвітини і андроцею відповідає жилкуванню вільних

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

Серед досліджених видів виділяємо п’ять типів організації провідної системи гінецею, чотири з яких відрізняються організацією вентральних пучків плодолистків (рис. 3, А-Д):

Перший тип – від провідного циліндру квітколожа зразу відходять два вентральні пучки плодолистка (*Bowiea volubilis* (**Urgineoideae),** *Drimiopsis maculata*, *Puschkinia sciloides, Scilla bifolia* (**Hyacinthoideae**)).

Другий тип – 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 (*Ledebouria socialis*, *Veltheimia bracteata* та *Barnardia japonica* **(Hyacinthoideae)**, й *Oziroë biflora* **(Oziroëoideae)**).

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 (*Geschollia anomala* **(Urgineoideae)**).

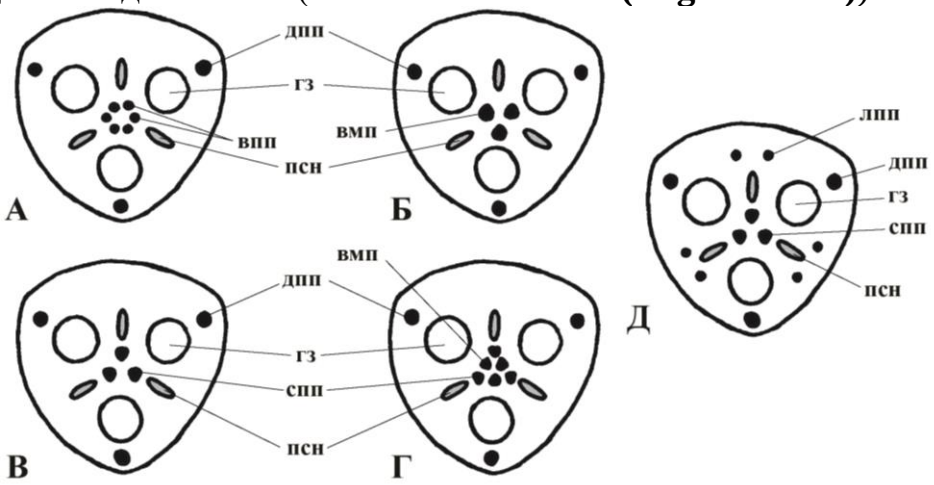


Рис. 3. Типи провідної системи гінецею представників родини Hyacinthaceae: вмп – вентрально-медіанний пучок; впп – вентральний пучок плодолистка; гз – гніздо зав’язі; дпп – дорзальний пучок плодолистка; лпп – латеральний пучок плодолистка; псн – порожнина септального нектарника; спп – септальний пучок плодолистка

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 (*Fusifilum physodes* **(Urgineoideae)**).

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

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 латеральних і два вентральних пучки.

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

Характеристика таксонів гіацинтових за даними морфології та васкулярної анатомії квітки. В результаті проведеного нами дослідження були виявлені ознаки квітки, які можуть розглядатися як діагностичні для підродин та триб.

Спільні ознаки для **підродини Hyacinthoideae**: тип плацентації, наявність плацентарно-фунікулярного обтуратора, трипучковий слід плодолистка. В межах **триби Hyacintheae** спільні ознаки: наявність стерильної та фертильної ділянок синасцидіатної зони, відсутність залозистого епідермісу у вивідному каналі нектарника. В межах **триби Massonieae** спільні ознаки: наявність трьох каналів стовпчика, наявність гемісинасцидіатної фертильної зони гінецею, тип залозистого епідермісу.

Спільні ознаки для **підродини Ornithogaloideae**: наявність фунікулярного обтуратора та трипроменевого каналу стовпчика, тип гінецею, наявність зони роздільного, «ліліоїдного» 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** спільні ознаки: вільні листочки оцвітини та вільні тичинки, наявність залозистого епідермісу у вивідному каналі нектарника. В межах **триби Dipcadieae** спільні ознаки: довга квіткова трубка із зрослих листочків оцвітини та тичинок.

Спільні ознаки для **підродини Urgineoideae**: плацентарно-фунікулярний обтуратор, три канали стовпчика, гемісимплікатна (фертильна та стерильна ділянки) та асимплікатна зони, тип нектарника та тип залозистого епідермісу, трипучковий слід плодолистка.

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

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

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, Laxmanniaceae (Фіщук 2017; Odintsova, Fishchuk 2017), підтверджують близьку спорідненість Hyacinthaceae Batsch з іншими представниками Asparagaceae s.l. в системі порядку Asparagales Link.

ВИСНОВКИ

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

1. Серед досліджених представників родини Hyacinthaceae 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, приростлі 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, Hyacinthoideae – плацентарно-фунікулярні обтуратори. Підтверджений різний ступінь злиття каналів стовпчика у представників родини Hyacinthaceae.

4. Вперше для досліджених видів родини Hyacinthaceae 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 Hyacinthaceae мають гемісинкарпний 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 10 видів виявлено у структурі септального нектарника 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 ПРАЦЬ, ОПУБЛІКОВАНИХ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Видання, що входять до міжнародних наукометричних баз

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

Статті у наукових фахових виданнях

2. Дика О. О. Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Ledebouria socialis* (Bak.) Jessop. (Hyacinthaceaea). *Вісник Львів. ун-ту. Сер. біол.* 2011г. Вип. 56. С. 60–64.

3. 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.

4. Дика О. О. Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Scilla bifolia* L. (Hyacinthaceae). *Біологічні студії* / *Studia Biologica.* 2013б. Т. 7, № 1. С. 123–130.

5. 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.

6. 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

7. 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.

8. 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.

9. 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.

10. 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.

11. 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.

12. 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. Timonin A.C. M.: MAKS Press, 2013. P. 79–83.

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. Національний ботанічний сад імені М.М. Гришка, Київ, 2021.

Дисертація присвячена вивченню морфології та васкулярної анатомії квітки в родині Hyacinthaceae. Дослідження грунтується 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. У роботі на підставі власних досліджень 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, васкулярної анатомії квітки.

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

АННОТАЦИЯ

Дыка О.О. Сравнительная морфология и васкулярная анатомия цветка Hyacinthaceae Batsch. **–** Квалификационная научная работа на правах рукописи.

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.05 – ботаника. Национальный ботанический сад имени Н.Н. Гришко НАН Украины, Киев, 2021.

Диссертация посвящена изучению морфологии и васкулярной анатомии цветка в семействе Hyacinthaceae. Исследование базируется на анализе строения цветка 15 видов из 13 родов, относящихся к подсемействам Hyacinthoideae, Ornithogaloideae, Urgineoideae, Oziroëoideae, и представляющих основные морфологические типы цветка гиацинтовых. В работе на основании собственных исследований выявлены четыре типа организации околоцветника и андроцея, шесть типов вертикальной зональности гинецея и септального нектарника, определены типы плацентации семезачатков и типы обтураторов. Впервые определен тип септального нектарника и описаны признаки железистого эпидермиса. Впервые установлены два типа иннервации околоцветника и андроцея, и пять типов организации проводящей системы гинецея, четыре из которых отличаются организацией вентральных пучков плодолистиков. По данным анализа морфологического строения и васкулярной анатомии цветка обнаружены признаки, которые позволяют расширить базу данных для таксономического и филогенетического анализа Hyacinthaceae. Среди выявленных признаков имеются признаки общей морфологии цветка, микроморфологии и вертикальной зональности гинецея, структуры септального нектарника, васкулярной анатомии цветка.

Ключевые слова: Hyacinthaceae, морфология, цветочная трубка, андроцей, гинецей, вертикальная зональность, септальный нектарник, васкулярная анатомия.

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. 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*, *O. dubium*, *O. 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 ½ of the tepals length) of fused tepals and stamens (*Puschkinia sciloides* (Hyacintheae/Hyacinthoideae), *Drimiopsis maculata* (Massonieae/Hyacinthoideae), *Geschollia anomala* (Urgineoideae)). In *Puschkinia sciloides* outer tepals form a short tube. Fourth type is characterized by a long flower tube of fused tepals (greater than or equal to ½ 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 is 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*, *O. dubium*, *O. 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*, *O. dubium*, *O. orthophyllum* subsp. *kochii*, *Galtonia viridiflora*, *Dipcadi brevifolium*, *Fusifilum physodes*, *Oziroe 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, gynoecium, androecium, vertical zonality, septal nectary, vascular anatomy.

Підписано до друку 17.03.2021 р. Формат 60x84/16. Папір офсетний.
Ум. друк. арк. 0,9. Тираж 100 прим. Зам. № 124.

Львівський національний університет імені Івана Франка.
вул. Університетська, 1, м. Львів, 79000.
Свідоцтво про внесення суб'єкта видавничої справи
до Державного реєстру видавців, виготівників
і розповсюджувачів видавничої продукції.
Серія ДК № 3059 від 13.12.2007 р.