

Ботаніка

УДК 581.46:582.664.3

МОРФОЛОГІЯ І ВАСКУЛЯРНА АНАТОМІЯ КВІТКИ *MYRTUS COMMUNIS* L. ТА *MYRTUS MACROPHYLLA* EHRH. (*MYRTACEAE*)

С. Волгін, А. Степанова

Львівський національний університет імені І.Франка,
бул. Грушевського, 4, м. Львів 79005, Україна,
e-mail: biolog@franko.lviv.ua

Вивчена морфологія та васкулярна анатомія квітки *Myrtus communis* L. та *Myrtus macrophylla* Ehrh. (*Myrtaceae*) і вперше встановлені гомології всіх частин провідної системи зав'язі, гіпантія й гінецея у родині. Васкулярна анатомія підтверджує інвагінацію осі при утворенні стінки нижньої зав'язі в родині *Myrtaceae* і не дає підстав приймати гіпотезу про розщеплення тичинок в її філогенезі. Висхідна система пучків квітколожа в досліджених видів диференційована на систему висхідних пучків гіпантія та інфралокулярне сплетіння. Анатомічний вузол плодолистків перебуває при основі зав'язі й розтягнутий в горизонтальній площині. Будову провідної системи плодолистка можна звести до типу з дорзальним, двома вентральними й декількома додатковими латеральними пучками.

Ключові слова: *Myrtaceae*, морфологія квітки, васкулярна анатомія, нижня зав'язь.

Залежно від концепції щодо еволюційного походження стінки нижньої зав'язі, її природу традиційно визначають як осьову або апендикулярну [5, 7]. Дані про онтогенез квітки в родині *Myrtaceae* підтверджують першу точку зору [4], як і в більшості досліджених покритонасінних, натомість будова провідної системи квітки, зазвичай, підтверджує другу [2]. Але в родині миртових вона вивчена недостатньо [9, 10], що не дає змоги оцінити гіпотезу про походження епігінії в цій родині за даними васкулярної анатомії, гомології провідної системи осі квітки, гінецея, зокрема положення вузла плодолистків. З метою співставлення свідчень про природу стінки нижньої зав'язі миртових, отриманих за допомогою онтогенетичного й васкулярно-анатомічного методів дослідження, та встановлення плану будови провідної системи вивчена морфологія й васкулярна анатомія квітки в двох видів типового роду *Myrtus* L. родини *Myrtaceae*.

Квітки *Myrtus communis* L. зібрані в Ботанічному саду Берлін-Далему (Німеччина), а *Myrtus macrophylla* Ehrh. – у Центральному ботанічному саду імені М.М.Гришка НАН України. Як фіксатор використана суміш FAA [8]. Просторова

будова провідної системи квіток реконструйована за результатами мікроскопічного вивчення серій їхніх зрізів. Постійні мікроскопічні препарати серій поперечних зрізів квіток 20 мкм завтовшки виготовлені за стандартною методикою із використанням парафінової заливки й зафарбовані гематоксиліном за Майером та сафраніном [1]. Використані також тотальні препарати частин квітки, просвітлені жавелевою водою і хлорал-лактофенолом. Рисунки зрізів виготовлені за допомогою рисувального апарату РА-4.

Myrtus communis L.

Квітки актиноморфні, 10–13 мм у діаметрі, зібрані по 2–10 у китиці. Квітконіжка близько 7 мм завдовжки; приквіточок, що швидко опадають, дві, трансверсальних, прикріплених на верхівці квітконіжки під зав'язю (рис. 1, А). Зав'язь нижня; чашоподібний гіпантій короткий і масивний. Чашечка й віночок п'ятичленні. Чашолистки в бутоні складені квінкунціально (другий чашолисток задній), широкотрапецієвидні, загострені, зелені. Пелюстки складені квінкунціально або дистально-кохлеарно, округлі, в основі звужені й потовщені, білі. Тичинок 130–140, 4–9 мм завдовжки, розміщених рівномірно в двох–трьох рядах уздовж краю гіпантія.

Гінецей із трьох, зрідка з двох плодолистків, синкарпний. Зав'язь обернено-яйцеподібна. Дані про співвідношення зон гінецея у складі зав'язі обох досліджених видів подано в таблиці. Численні насінні зачатки розміщені в синасцидіатній та в симплікатній зонах дворядно в кожному гнізді (рис. 1, Е, Ж). Верхня стерильна частина симплікатної зони зав'язі конгенітально поділена на гнізда апікальними септами (рис. 1, З). Стовпчик належить симплікатній зоні гінецея, в основі дещо заглиблений у дах зав'язі (рис. 1, І–Л); приймочка головчаста, плоска. Стигмоїдна тканина приймочки переходить у тяж провідникової тканини, який продовжується у центрі стовпчика до фертильної частини симплікатної зони.

Провідна система верхньої частини квітконіжки представлена провідним циліндром, не розчленованим на окремі провідні пучки, із ксилемою, елементи якої розміщені в радіальних рядах, та однаково добре розвинутими зовнішньою і внутрішньою флоемою. Сліди приквіточок однопучкові, відходять від провідного циліндра з утворенням лакун, які вище замикаються (рис. 1, В).

Після замикання лакун вузлів приквіточок провідний циліндр починає розпадатися на окремі амфікрибральні провідні пучки. Першими відхиляються від центру два великих пучка, на радіусах першого й другого чашолистка (рис. 1, Г). Решта провідних тканин формує 8–10 великих пучків, розміщених одним колом, і декілька дрібних пучків, що відхиляються ближче до центру квітки й названі нами коренями інфралокулярного сплетіння під гніздами зав'язі (рис. 1, Д). Великі пучки оточені одним шаром клітин із густим таніноподібним вмістом, входять у середній шар стінки зав'язі. Нижче основи гнізд від них до середини відокремлюються і також стають коренями інфралокулярного сплетіння дрібні пучки, які галузяться й анастомозують з утвореними нижче дрібними пучками. Пучки інфралокулярного сплетіння вище утворюють три групи, що проходять уздовж пере-

городок зав'язі. Від кожної із цих груп назовні відходить пучок, який продовжується у стінку зав'язі або лише у дистальну частину перегородки (рис. 1, Е). Близько основи гнізд зав'язі групи пучків інфралокулярного сплетіння анастомозують і продовжуються в центральну колонку як пучки вентрального сплетіння. Дещо вище рівня утворення коренів інфралокулярного сплетіння на радіусах перегородок зав'язі від великих висхідних пучків стінки зав'язі відходять до середини три й більше комісуральних пучків гінецея, які інколи галузяться на 2–3 пучка, що анастомозують між собою. Із вентрального сплетіння пучків в основі плацент відокремлюються вентральні пучки плодолистків (рис. 1, Е).

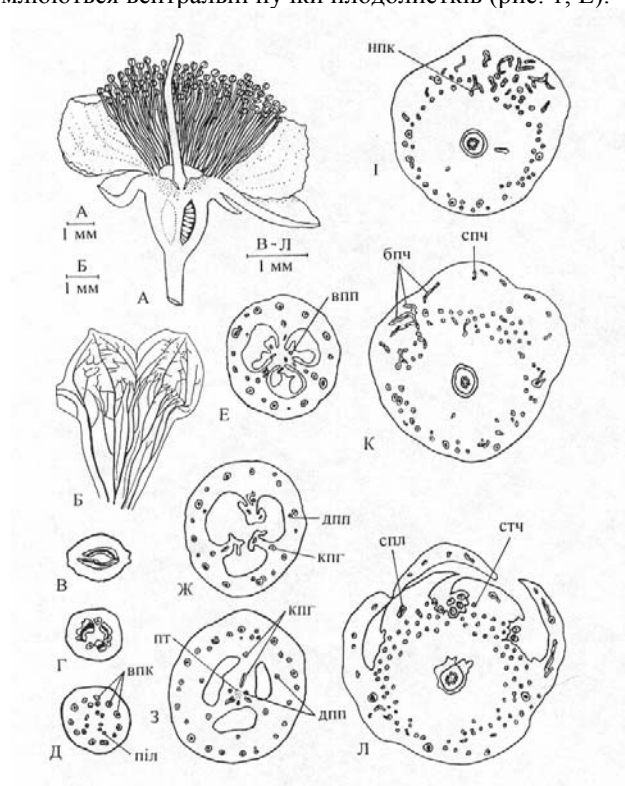


Рис. 1. *Myrtus communis* L.: повздовжній розріз квітки (А), провідна система чашечки та гіпантія (Б) та серія поперечних зрізів квітки (В–Л). Тут і далі: бпч – боковий пучок чашолистка, влк – висхідний пучок квітколожа, впп – вентральний пучок плодолистка, дпп – дорзальний пучок плодолистка, кпг – комісуральний пучок гінецея, нпк – низхідний пучок квітколожа, пвс – пучок вентрального сплетіння, піл – пучок інфралокулярного

сплетіння, пт – провідникова тканина, спл – слід пелюстки, спч – серединний пучок чашолистка, стч – слід тичинки

Співвідношення зон гінцея в складі зав'язі *Myrtus communis* L. та *Myrtus macrophylla* Ehrh.

Назва виду	Частка зони у загальній висоті зав'язі (%)				
	Синасцидіатна		симплекатна		
	стерильна	фертильна	фертильна	стерильна	
неповних септ				апикальних септ	
<i>M.communis</i>	27	13	36	6	18
<i>M.macrophylla</i>	29	15	22	16	18

Сліди насінних зачатків центральнокутових плацент кожного гнізда синасцидіатної зони зав'язі відходять від одного вентрального пучка, в парістальних плацентах симплекатної зони – від двох і більше пучків, що є розгалуженнями вентральних пучків синасцидіатної зони й анастомозують між собою у сусідніх плодолистків. Вентральні пучки з'єднуються у синасцидіатній зоні зав'язі, зазвичай, один раз, у симплекатній зоні – двічі-тричі горизонтальними анастомозами з комісуральними пучками й пучками, що проходять у перегородках і відійшли назовні від вентрального сплетіння (рис. 1, Ж). У нижній частині стінки зав'язі від великих висхідних пучків назовні відходять дрібні пучки, що анастомозують і сліпо закінчуються у стінці зав'язі.

Дорзальні пучки плодолистків відходять від одного або двох великих пучків стінки зав'язі одним або двома коренями в нижній частині синасцидіатної зони. Іноді проти одного гнізда формується два дорзальних пучки з окремими коренями, що не анастомозують між собою. Всі дорзальні пучки плодолистків продовжуються в стовпчик до його верхівки і утворюють петлі в опуклому даху зав'язі (рис. 1, З). У верхній частині неповної перегородки зав'язі залишається один пучок, що відхиляється назовні й зливається із комісуральним пучком, а іноді він сліпо закінчується (рис. 3, В). Утворені таким злиттям пучки також утворюють петлі, продовжуючись у стовпчик. Іноді комісуральний пучок ділиться радіально в тангентальній площині, але в стовпчик заходить звичайно лише одна з його гілок.

Великі висхідні пучки стінки зав'язі вище рівня відходження дорзальних пучків плодолистків галузяться радіально в тангентальній площині на пучки неоднакового розміру (рис. 1, Б). На рівні даху зав'язі серед них виокремлюються десять великих пучків, які поєднані горизонтальними анастомозами з сусідніми дрібними пучками, що, передусім, також анастомозують між собою. Так виникає кільчасте сітчасте сплетіння пучків, горизонтально відхилених до центру квітки (рис. 1, І).

П'ять великих жилок заходять із гіпантія в серединні частини чашолистків. Інші п'ять – відокремлюють назовні бокові пучки сусідніх чашолистків і далі продовжуються як сліди пелюсток (рис. 1, К). Додаткові бокові пучки чашолистків і сліди тичинок відходять безпосередньо від кільчастого сплетіння горизонтальних пучків (рис. 1, Б, Л).

Myrtus macrophylla Ehrh.

Квітки поодинокі, пазушні, близько 20 мм у діаметрі. Квітконіжка близько 30 мм завдовжки. Чашечка й віночок переважно п'ятичленні, інколи з шістьма й навіть більше чашолистками й пелюстками. Тичинок 140–160, 5–10 мм завдовжки. Гінецей переважно з трьох плодолистків, інколи, але частіше, ніж у *M. communis*, плодолистка два, або зав'язь в основі тригніздна, а вище – лише двогніздна (рис. 2, Г-І). Провідникова тканина інколи повністю не виповнює канал стовпчика в його нижній частині, де залишається трикутна в перерізі порожнина, промені якої лежать у медіанних площинах плодолистків.

Порівняно з *M. communis* великі медіанні висхідні пучки стінки зав'язі відхиляються від провідного циліндра значно нижче, ніж решта великих пучків (рис. 2, Б), однак лакуни після їхнього відходження не замикаються. Інфралокулярне сплетіння пучків в основі зав'язі й вентральне сплетіння в центральній колонці розвинутіші (рис. 2, В-Е). Сліди насінних зачатків відходять від сплетіння плацентарних пучків, які відходять від вентрального сплетіння (рис. 2, Е, Ж). Дорзальні пучки плодолистків відгалужуються від висхідних пучків гіпантія, зазвичай, нижче гнізд або трохи вище їхнього дна. Пучок, що залишається в неповній пергородці зав'язі, після відходження слідів насінних зачатків розділяється у радіальній площині, обидва пучки, що утворилися, по черзі зливаються із комісуральним пучком, останній розгалужується у тангентальній площині, й обидві його гілки продовжуються у стовпчик (рис. 2, І). Сліди чашолистків, пелюсток і тичинок формуються в гіпантії так само, як у *M. communis* (рис. 2, А, К).

Лише Е.Саундерс [9] описує провідну систему квітки *Myrtus* (без вказівки виду) і відмічає, що в стінці зав'язі проходить невизначена кількість розгалужених пучків. Частина з них утворює серединні жилки чашолистків, а походження інших слідових пучків автор встановити не змогла. За нашими даними інервація гіпантія досліджених видів *Myrtus* відповідає будові провідної системи осьової структури з збільшеним прямим (без анастомозів) шляхом проходження пучків, описаній С.О.Волгіним [11] у кактусових: анастомози між висхідними пучками в гіпантії нечисленні і зосереджені в його верхній частині. Своєрідність квітки миртів полягає у функціонально виправданому потовщенні пучків (одного або декількох), що розташовані на радіусах та інтеррадіусах апендикулярних частин квітки. При дослідженні її поперечних зрізів може навіть скластися враження, що провідна система гіпантія утворена пучками їхніх слідів. Однак на просвітлених тотальних препаратах (рис. 1, Б; 2, А) помітно, що такі “слідові” пучки є складовими частинами сильно розтягнутого сплетіння. Інколи на відповідному радіусі розміщена комірка такої сітки або навіть дві комірки одна над одною. Тоді потовщені обидва

бічних пучки, що їх обмежують. Тому пучки гіпантія можна інтерпретувати як частину системи висхідних пучків квітколожа, що підтверджує і утворення ними петлі в короткій квітковій трубці. В цієї петлі низхідні пучки квітколожа майже горизонтальні, короткі, але утворюють типову сітку, від якої, як і в кактусових, відходять сліди тичинок (рис. 3).

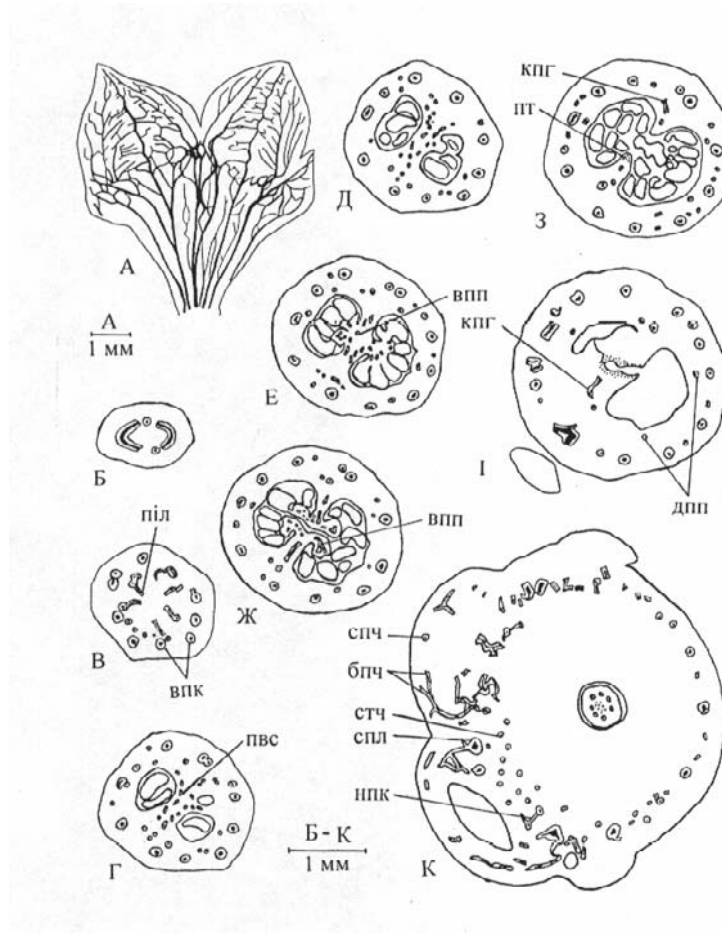


Рис. 2. *Myrtus macrophylla* Ehrh.: Провідна система чашечки й гіпантія (А) та серія поперечних зрізів квітки (Б–К)

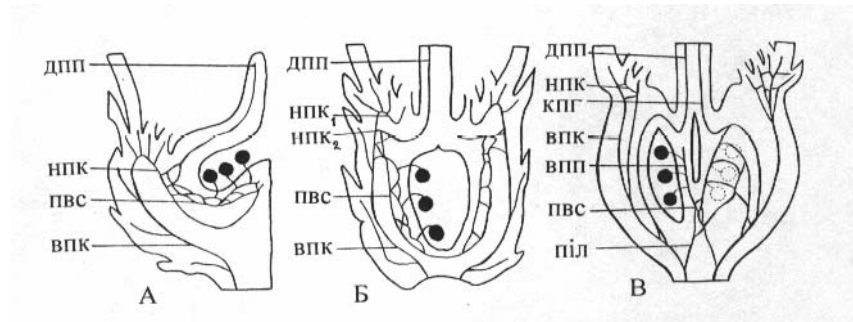


Рис. 3. Схема провідної системи квітки з нижньою зав'язю осьової природи *Pereskia pititache* Karw. (А), *Pfeiffera ianthothele* (Monv.) Web. (Б) та *Myrtus communis* L. (В); А, Б – за С.О.Волгіним [11]

Пучки інфралокулярного сплетіння виникають у результаті відхилення від системи висхідних пучків гіпантія та відповідають системі коренів дорзальних жилок кактусових. Однак останні належать системі низхідних пучків квітколожа, яка зазнала вертикальної диференціації [11]. Оскільки в миртових [4, 6] інвагінація осі в онтогенезі квітки відбувається набагато раніше, ніж у кактусових [11], то вона менше відбивається в будові провідної системи квітки. Інфралокулярне сплетіння диференціюється в радіальному напрямку як частина висхідного сплетіння пучків квітколожа. На користь гіпотези про радіальну диференціацію системи висхідних пучків квітколожа шляхом їхнього розходження у вертикальній площині свідчить також відхилення частини пучків стінки зав'язі до центру. Невизначеність їхньої кількості й положення, менші розміри вказують на їхній рудиментарний характер.

Нодальна анатомія чашолистків і пелюсток типова для дводольних із циклічною подвійною оцвіткою [3]. Сліди чашолистків трипучкові, але латеральні пучки сусідніх чашолистків при основі злиті. Вузол чашолистка, враховуючи цей факт, трилакуний при шестилакуності загального вузла чашечки. Лакуни зверху змикаються завдяки існуванню сітчастого сплетіння низхідних пучків, однак на серії поперечних зрізів їхнє змикання простежити важко. Слід пелюстки однопучковий, його пучок виходить із спільної із бічними пучками чашолистків лакуни. Сліди тичинок типowo однопучкові. Відсутність закономірно розміщених стовбурових пучків тичинкових слідів і характер відходження останніх від низхідних пучків квітколожа не підтверджують гіпотезу про вторинне збільшення кількості тичинок у квітці миртів.

Вузли плодолистків, відповідно до диференціації системи висхідних пучків квітколожа, розтягнуті: дорзальні жилки й частина комісуральних відходять від висхідних пучків гіпантія, а решта комісуральних пучків і пучки вентрального сплетіння – від інфралокулярного сплетіння. Комісуральні пучки відповідають додатковим латеральним пучкам сусідніх плодолистків, злитим між собою. Вентра-

льні пучки у плодолистка майже не відокремлені, анастомозують між собою й пучками колонки у вентральному сплетінні (рис. 2, Д, Е). Оскільки вентральне сплетіння є продовженням інфралокулярного у центральну колонку, й до нього причленовуються сліди насінних зачатків, то його природа, як і в більшості кактусових [11], комплексна: вентральне сплетіння є результатом злиття пучків квітколожа й вентральних жилок. Пучки в дистальних частинах перегородок симплікатної частини зав'язі відповідають злитим вентральним пучкам сусідніх плодолистків, а не лише слідам насінних зачатків. Про це свідчить сліпий пучок у верхній частині перегородки. Отже, провідну систему гінецея можна розглядати як видозміну системи пучків плодолистків із дорзальною жилкою, вентральними пучками й розміщеними між ними додатковими латеральними пучками.

Вивчення провідної системи квітки *Myrtus communis* L. та *Myrtus macrophylla* Ehrh. уперше дало змогу встановити гомології всіх її частин у родині *Myrtaceae*. Васкулярна анатомія підтверджує інвагінацію осі при утворенні нижньої зав'язі в цій родині й не дає підстав приймати гіпотезу про розщеплення тичинок в її філогенезі. Висхідна система пучків квітколожа в *Myrtus communis* та *M. Macrophylla* диференційована на систему висхідних пучків гіпантія та інфралокулярне сплетіння. Анатомічний вузол плодолистків перебуває при основі зав'язі й розтягнутий у горизонтальній площині. Будову провідної системи плодолистка можна звести до типу з дорзальним, двома вентральними й кількома додатковими латеральними пучками.

1. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М., 1988.
2. Первухина Н.В. Проблемы морфологии и биологии цветка. Л., 1970.
3. Первухина Н.В. Околоцветник покрытосеменных. М.; Л., 1979.
4. Bunniger L. Untersuchungen über die morphologische Natur des Hypanthiums bei Myrtales und Thymelaeales-Familien. 2. Myrtaceae. 3. Vergleich mit den Thymelaeaceae // Beitr. Biol. Pflanzen. 1972. Bd. 48. S. 79–156.
5. Douglas G. The inferior ovary. 1 // Bot. Rev. 1944. Vol. 10. P. 125–186.
6. Mayr B. Ontogenetische Studien an Myrtales-Blüten // Bot. Jahrb. 1969. Bd. 89. S. 210–271.
7. Puri V. The role of floral anatomy in the solution of morphological problems // Bot. Rev. 1951. Vol. 17. P. 471–533.
8. Sass J.E. Elements of botanical microtechnique. Ames. 1958.
9. Saunders E. Myrtaceae // Floral morphology: A new outlook with special reference to the interpretation of the gynaecium. Cambridge. 1955. Vol. 2. P. 286–287.
10. Schmid R. Floral anatomy of Myrtaceae. 1. Syzygium // Bot. Jahrb. Syst. 1972. Vol. 92. P. 433–489.
11. Volgin S.A. Evolution of the vascular system of the flower with inferior ovary of axial nature in Cactaceae // Feddes Repert. 1988. Vol. 99. P. 234–247.

MORPHOLOGY AND VASCULAR ANATOMY OF THE FLOWERS *MYRTUS COMMUNIS* L. AND *MYRTUS MACROPHYLLA* EHRH. (*MYRTACEAE*)**S. Volgin, A. Stepanova**

*Ivan Franko National University of L'viv,
Hrushevskoho st. 4, L'viv 79005, Ukraine,
e-mail: biolog@franko.lviv.ua*

The morphology and vascular anatomy of the flowers *Myrtus communis* L. and *Myrtus macrophylla* Ehrh. (*Myrtaceae*) were studied. The homologies of all parts of the vascular system of the ovary, hypanthium, and gynoecium in the family were determined for the first time. The vascular anatomy confirms the receptacle invagination under the formation of the inferior ovary wall in the *Myrtaceae* family and does not give any grounds to accept the hypothesis about the stamens splitting during its phylogeny. The ascending receptacular bundles system in the studied species is differentiated into the system of the ascending bundles in the hypanthium and the infralocular plexus. The carpellar anatomical node is situated near the ovary base and is stretched along the horizontal plane. The structure of the carpel vascular system can be reduced to the type with a dorsal bundle, two ventral and several additional lateral bundles.

Keywords: *Myrtaceae*, floral morphology, vascular anatomy, inferior ovary.

Стаття надійшла до редколегії 16.02.2001

Прийнята до друку 19.04.2001