

Ботаніка

УДК.581.46:664.3

МОРФОЛОГІЯ І ВАСКУЛЯРНА АНАТОМІЯ КВІТКИ *MELALEUCA FULGENS* R.BR. ТА *MELALEUCA NESOPHILA* F. MUELL. (MYRTACEAE)

С. Волгін, А. Степанова

Львівський національний університет імені Івана Франка,
вул. Грушевського, 4, м. Львів 79005, Україна,

Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Melaleuca fulgens* R.Br. і *Melaleuca nesophila* F.Muell. (Myrtaceae) підтверджують гіпотезу про диференціацію провідної системи осі квітки миртових на висхідні пучки гіпантія та інфралокулярне сплетіння. Зменшення розмірів квітки у *Melaleuca nesophila* супроводжується редукцією осьових пучків, бічних пучків у слідах чашолистків і тенденцією до утворення тичинково-пелюсткових провідних стовбурів. Не підтверджується гіпотеза про вторинну багатотичинковість андроцея. Для провідної системи плодолиста характерна редукція дорзальної жилки.

Ключові слова: Myrtaceae, морфологія квітки, васкулярна анатомія, гіпантії, багатотичинковість.

Дослідження морфології і васкулярної анатомії квітки двох видів миртів із підродина *Myrtoideae* родини *Myrtaceae* дало змогу визначити відповідність провідних пучків гіпантія і центральної колонки зав'язі двом групам висхідних провідних пучків квітколожа, що підтвердило осьову природу стінки нижньої зав'язі та гіпантія в родині *Myrtaceae*, і заперечити гіпотезу про розщеплення тичинок у її еволюції [1]. У представників другої підродина миртових – *Leptospermoideae* – зав'язь майже повністю верхня, а тичинки часто зібрані у про типелюсткові групи [3], тому в провідній системі квітки представників цієї підродина, яку ніколи не досліджували васкулярно-анатомічним методом, можна очікувати значних відмінностей від квітки *Myrtoideae*, пов'язаних з іншими напрямками спеціалізації, зокрема й менш модифіковану провідну систему квітколожа. Закладання окремих тичинок миртових на п'яти протипелюсткових горбочках вперше описав Ж. Пейє [8]. Процес утворення зачатків тичинок він тлумачив як розщеплення зачатків андроцея і визнавав доказом відповідності кожної групи тичинок окремій „первинній”

тичинці [3–6]. П.Ляйнс [5] дослідив розвиток квітки *Melaleuca nesophila* F. Muell. і на тій самій підставі визнав андроцей цього виду похідним від обгапlostемонного.

Щоб визначити гомології частин провідної системи квітколожа й гінецея в обох підродинах миртових і оцінити можливість виведення пучкового андроцея лептоспермових від обгапlostемонного, ми обрали для васкулярно-анатомічного дослідження квітки двох видів австралійського роду *Melaleuca*, які розрізняються кількістю тичинок і ступенем їхнього зростання у пучках. Із них *Melaleuca fulgens* R. Br. – кущ із великими квітками та виразними тичинковими пучками, а *Melaleuca nesophila* F. Muell – кущ або дерево із дрібнішими квітками та менш виразними тичинковими пучками. Квітки обох видів зібрані в Ботанічному саду Берлін-Далему (Німеччина) і зафіксовані в суміші FAA [9]. Провідна система квітки вивчена на постійних препаратах серій поперечних зрізів квітки 20 мкм завтовшки, виготовлених за стандартною методикою із зафарбовуванням гематоксиліном за Деляфільдом і сафраніном [2]. Використані також тотальні препарати частин квітки, просвітлених жавелевою водою і хлорал-лактофенолом. Анатомічні рисунки виготовлені за допомогою рисувального апарату PA-4.

Melaleuca fulgens R. Br.

Квітки актиноморфні, сидячі, розміщені навхрест супротивно в колосоподібних інтеркалярних суцвіттях із 10–20 квіток. Приквіткі вкрай редуковані, помітні лише на поперечних зрізах основи квітки (рис. 1, B), приквіточок нема. Гіпантій в обрисах циліндричний, на рівні даху зав'язі дещо звужений, близько 5 мм завдовжки, 5 мм у діаметрі. Чашолистків п'ять, редукованих до півкруглих лопатей гіпантія близько 1 мм завдовжки, голих (рис. 1, A). Пелюсток п'ять, вони округлі, лопатоподібно увігнуті, близько 9 мм завдовжки, рожеві.

Тичинки 15–25 мм завдовжки, зібрані в п'ять протипелюсткових пучків по 55–65 тичинок у кожному. Тичинки в пучках у основі зросли до третини своєї довжини по краю пучка й до половини довжини в його центральній частині. Гінецей із трьох плодолистків, синкарпний. Зав'язь зросла з гіпантієм лише в основі (рис. 1, Д–Ж). Співвідношення зон гінецея у складі зав'язі обох досліджених видів наведені в таблиці. Стерильна частина симплікатної зони гінецея у верхній частині зав'язі конгеніально поділена апікальними септами на гнізда (рис. 1, I, K).

Насінні зачатки розміщені на округлих масивних плацентах у синасцидіатній і симплікатній зонах зав'язі у 10–12 рядах в кожному гнізді (рис. 1, E, Ж). Незросла з гіпантієм стінка зав'язі в медіанних площинах плодолистків із глибокими борозенками з адаксіальної й абаксіальної сторони, ззовні густо опушена довгими одноклітинними волосками. Стовпчик близько 23 мм завдовжки, весь утворений верхньою частиною симплікатної зони гінецея, його основа занурена в опуклий дах зав'язі. Приймочка головчаста, опукла, розширена. Стигмоїдна тканина приймочки

переходить у трилопатевий тяж провідникової тканини з лопатями на радіусах гнізд зав'язі. Цей тяж продовжується до верхівки фертильної частини симплікатної зони.

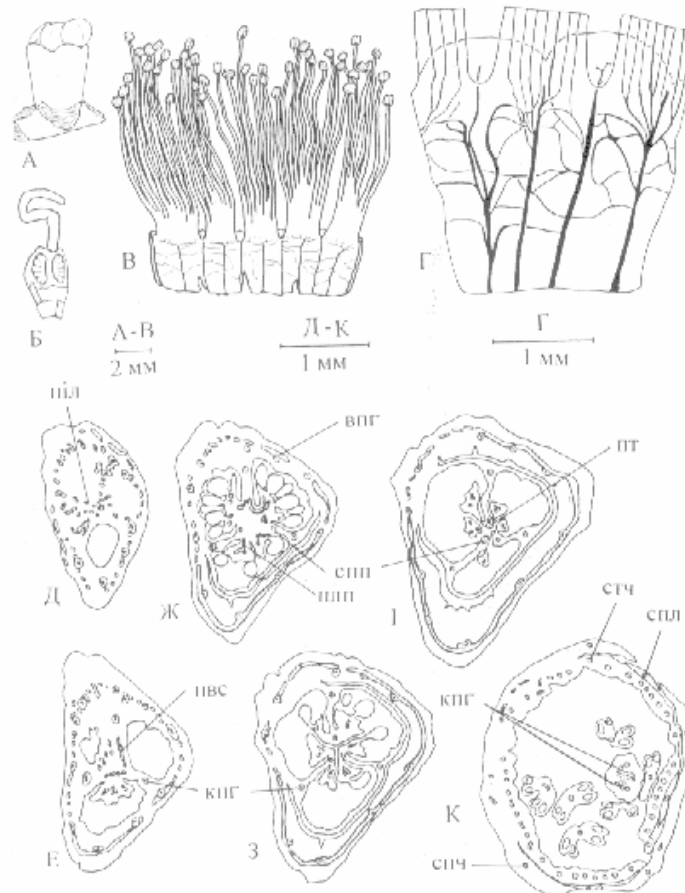


Рис. 1. *Melaleuca fulgens* R.Br.: Зовнішній вигляд квітки (А), провідна система гіпантія (Б) та серія поперечних зрізів квітки (В-К): блч – боковий пучок чашолистка; впг – висхідний пучок гіпантія; дпг – дорзальний пучок плодолистка; кпг – комісуральний пучок гінецея; пвс – пучок вентрального сплетіння; під – пучок інфралокулярного сплетіння; плп – плацентарний пучок; пт – провідникова тканина; слп

– сліпий пучок; спл – слід пелюстки; спп – септальний провідний пучок; спч – серединний пучок чашолистка; стч – слід тичинки.

Співвідношення зон гінецея у складі зав'язі *Melaleuca fulgens* R.Br. і *Melaleuca nesophila* F.Muell.

Вид	Частка зони в загальній висоті зав'язі, %			
	синасцидіатна		Симплекатна	
	стерильна	фертильна	фертильна	Стерильна
<i>M. fulgens</i>	35	17	11	37
<i>M. nesophila</i>	26	23	25	26

В основі квітки *Melaleuca. fulgens* є суцільний провідний циліндр із внутрішньою і зовнішньою флоемою, який розпадається на коло амфікрибральних пучків різного розміру (рис. 1, В). Від них досередини відхиляються численні дрібні пучки, які утворюють інфралокулярне сплетіння (рис. 1, Г). Це сплетіння входить у центральну колонку зав'язі, де його внутрішні пучки сліпо закінчуються на рівні верхівки синасцидіатної зони (рис. 1, Д), а зовнішні утворюють три групи пучків на радіусах перегородок зав'язі та парні плацентарні пучки. Сліди насінних зачатків кожного гнізда відходять від плацентарних пучків, що анастомозують із пучками різних груп у основі перегородок. Плацентарні пучки після утворення слідів верхніх насінних зачатків синасцидіатної зони у вигляді дрібних пучків входять у групи пучків, що лежать на радіусах перегородок і разом із ними продовжуються в дистальні частини неповних перегородок симплекатної зони зав'язі (рис. 1, Е, Ж). В основі паріетальних плацент проходить група пучків, що анастомозують між собою та дають початок слідам насінних зачатків. У кожній із цих груп виокремлюється центральний пучок, який продовжується у стерильну частину симплекатної зони зав'язі. Він сліпо закінчується в неповній перегородці під зоною апікальних септ (рис. 1, З).

В основі гнізд зав'язі, у стерильній частині її синасцидіатної зони, від пучків гіпантія досередини відходять пучки в основах перегородок, які продовжуються в зону апікальних септ, утворюють петлю у даху зав'язі та іннервують стовпчик (рис. 1, Д–К). Майже на одному з ними рівні або дещо вище від пучків гіпантія у медіанній площині кожного плодолистка відхиляються дуже дрібні пучки із слабо диференційованими трахеальними елементами, які продовжуються вгору як дорзальні жилки (рис. 1, Д–Ж), проте сліпо закінчуються у даху зав'язі й стовпчик не іннервують. Дах зав'язі іннервують дрібні жилки, що відходять від пучків у перегородках.

Висхідні пучки гіпантія на рівні основ гнізд утворюють у стінці зав'язі об'ємне сітчасте сплетіння різних за розмірами пучків. Серед пучків цього сплетіння диференціюються десять великих пучків на радіусах чашолистків і пелюсток, які поєднуються косими анастомозами (рис. 1, *Б*) і продовжуються до верхівки гіпантія. Інші пучки сплетіння дуже дрібні, деякі з них відхиляються назовні й сліпо закінчуються. У верхній частині гіпантія деякі дрібні пучки відхиляються у внутрішній його шар і сліпо закінчуються. Висхідні провідні пучки гіпантія, що проходять на радіусах чашолистків, анастомозують горизонтальними пучками з пучками на радіусах сусідніх пелюсток. Вище виокремлюються серединні пучки чашолистків і по 10–20 провідних пучків на кожному інтеррадіусі чашолистків. Із цих провідних пучків відокремлюються стовбурові жилки, які розщеплюються на однопучковий слід пелюстки й бокові пучки сусідніх чашолистків. Від решти пучків також відходять бокові пучки чашолистків, що анастомозують із боковими пучками, утвореними від пелюсткового стовбура. В кожному протипелюсткову групу тичинок входить 14–18 тичинкових провідних стовбурів, які послідовно розгалужуються на однопучкові сліди окремих тичинок (рис. 3, *А*).

Бокові пучки чашолистка анастомозують між собою в абаксіальній його частині під серединним і згодом усі пучки сліду чашолистка сліпо закінчуються у його пластинці. Слід пелюстки у її основі розпадається на майже однакові пучки, що не утворюють сітчастого сплетіння, і сліпо закінчуються в пластинці.

Melaleuca nesophila F. Muell.

Квітки зібрані в головчастій суцвітті із понад 20 квіток, розміщених дуже близько одна від одної, дещо заглиблених основами у вісь суцвіть (рис. 2, *А*). Приквіток й приквіточок нема. Гіпантій в обрисах циліндричний, 4 мм завдовжки, близько 3 мм у діаметрі, в перерізі на рівні зав'язі трикутний, вище округлий або овальний. Чашолистки близько 0,5 мм завдовжки, по краю півчасті й опушені. Пелюстки 2 мм завдовжки (рис. 2, *А*). Тичинки 9–13 мм завдовжки, зібрані в рядні протипелюсткові пучки по 7–12 у кожному. Тичинки в групах при основі зрослі на 1–4 мм довжини незалежно від їхнього розташування (рис. 2, *В*).

Зав'язь без борозенок у медіанних площинах плодолистків. Насінні зачатки розміщені в п'яти-шести рядах на плаценті. Стовпчик майже термінальний, приймочка не розширена, плоска (рис. 2, *Б*). Тяж провідникової тканини в перерізі округлий, закінчується в основі стерильної симплікатної зони.

Відповідно до менших (порівняно із квіткою *Melaleuca fulgens*) розмірів квітки цього виду, в провідній системі в гіпантії кількість провідних пучків менша. Інфралокулярне сплетіння в центральній колонці розпадається на сліпі центральні пучки та три ряди анастомозуючих пучків, що лежать проти гнізд зав'язі (рис. 2, *Д*, *Е*). Пучки цих рядів дають початок плацентарним жилкам і пучкам на радіусах перегородок. У основі кожної центрально-кутової плаценти формуються парні пла-

центральні пучки, які іноді анастомозують між собою. На радіусах перегородок проходить по одному пучку. Вони разом із продовженнями плацентарних пучків у симплікатну зону утворюють жилки в основі паріетальних плацент симплікатної зони зав'язі (рис. 2, Ж, З). Ці жилки сліпо закінчуються в неповних перегородках її стерильної частини (рис. 2, Л).

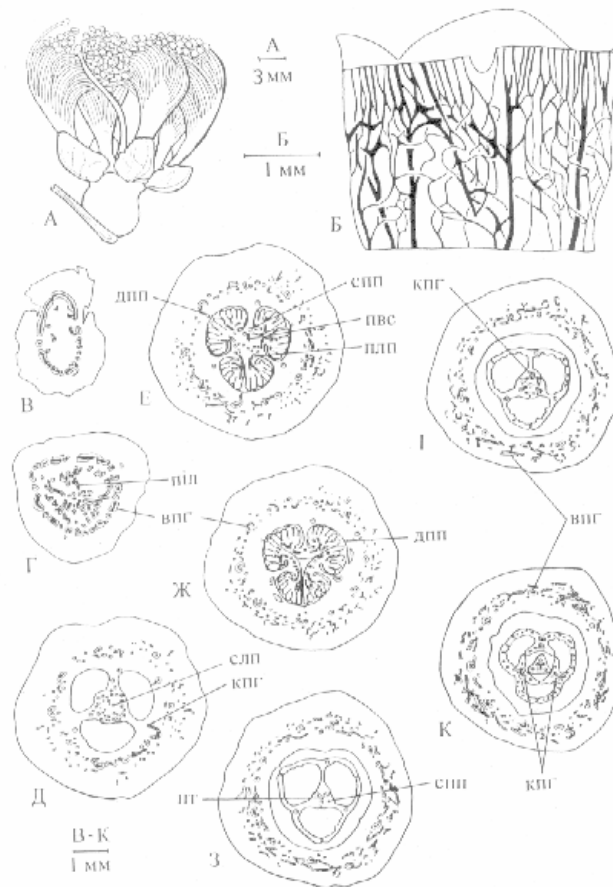


Рис. 2. *Melaleuca nesophila* F. Muell.: Зовнішній вигляд бутона (А), маточки (Б), відпрепарований гіпантій і андроцей (В), провідна система гіпантія (Г) та серія поперечних зрізів квітки (Д–К).

Одночасно із відхиленням до центра квітки пучків інфралокулярного сплетіння від основи сплетіння та прилеглих пучків гіпантія кількома коренями від-

галужуються три пучки в основі перегородок зав'язі. Як і в попереднього виду, вони продовжуються у стовпчик, а в його основі звичайно галузяться на два-три пучки (рис. 2, E–K).

Дорзальних пучків плодолистиків звичайно нема, лише інколи утворюється дрібний дорзальний пучок, який не доходить до основи стовпчика.

Десять великих пучків на радіусах чашолистків і пелюсток у гіпантії з'єднуються дрібними анастомозами, які мають довгі горизонтальні ділянки (рис. 2, B, Г, E–I). У кожен чашолисток і кожную пелюстку входить лише один серединний пучок, який звичайно не галузиться (рис. 2, K). Сліди тичинок відходять від протипелюсткових і дрібніших пучків гіпантії (рис. 2, Г; 3, B).

Як помітно на просвітлених тотальних препаратах і на поперечних зрізах гіпантії (рис. 1, B; 2, Г), у його сітчастій провідній системі чітко диференційовані десять провідних пучків на радіусах чашолистків і пелюсток. Подібна тенденція до потовщення відповідних пучків, однак менше, помічена також у квітці *Myrtus communis* та *Myrtus macrophylla* [1]. Однак сітка дрібних висхідних пучків у гіпантії в *Melaleuca fulgens* розвинутіша, ніж у миртів, її пучки анастомозують значно частіше й комірки цієї сітки лежать у трьох площинах. Дещо інакше організована провідна тканина в гіпантії *Melaleuca nesophila*. Пучки гіпантії проходять на однаковій відстані від центра квітки, анастомози між десятьма великими пучками нечисленні, проходять більш-менш горизонтально. Тенденція до утворення горизонтальних пучків помітна і в *Melaleuca fulgens*, однак у другого виду горизонтальні ділянки пучків дуже довгі й утворюють майже кільцеві пучки.

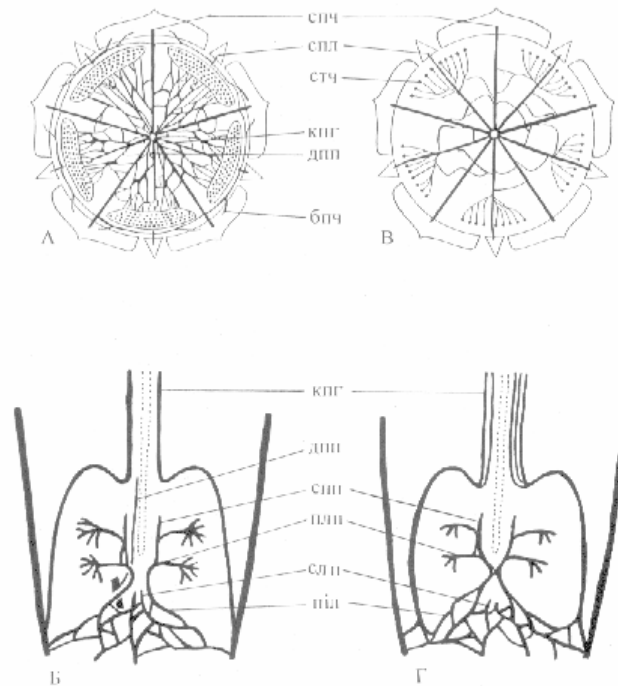


Рис. 3. Діаграма провідної системи квітки та схема інервації плодолистка *Melaleuca fulgens* (А, Б) і *Melaleuca nesophila* (В, Г).

Пучки гіпантія мелалеук можна гомологізувати з висхідними, отже, із осьовими пучками стінки нижньої зав'язі в миртів [1]. Однак якщо в миртів інвагінація квітколожа в разі утворення нижньої зав'язі відображається існуванням решток низхідних пучків гіпантія, то в досліджених видів *Melaleuca* сліди тичинок, пелюсток і чашолистків відходять від сплетіння горизонтальних анастомозів висхідних пучків, які є гомологами низхідних пучків квітколожа в гіпантії. Зав'язь у *Melaleuca* майже верхня, а утворення гіпантія пов'язане з інтеркалярним ростом у зоні між зачатками андроцея і гінецея, про що свідчать онтогенетичні дані [7].

Спосіб утворення інфралокулярного сплетіння та сліпе закінчення частини його пучків у центральній колонці гінецея свідчать про участь осьових пучків у його утворенні. Сліпі пучки, безумовно, треба вважати рудиментами пучків квітколожа. У видів *Myrtus* вони не виявлені [1], отже, нові дані підтверджують висловлену під час вивчення їхньої квітки гіпотезу про диференціацію системи осьових пучків квітколожа в квітці миртових.

Слід чашолистка в *Melaleuca fulgens* трипучковий трилакунний, як і в миртів [1], а однопучковість сліду чашолистка й відсутність галуження сліду пелюстки у *Melaleuca nesophila* корелюють із меншими розмірами квітки цього виду, а отже, можуть бути пояснені редукцією.

Дослідження онтогенезу квітки миртових [7] та васкулярно-анатомічні дослідження квітки багатотичинкових мезембріантемових [11] засвідчили, що немає потреби приймати гіпотезу про еволюційне розщеплення тичинок первинно обгаплостемонного андроцея, якщо пучковість багатотичинкового андроцея пояснюється топографічними причинами.

Іннервація андроцея *Melaleuca fulgens* і *Melaleuca nesophila* від горизонтальних пучків гіпантія та відсутність у них стовбурових пучків тичинкових слідів (рис. 3) підтверджують такий погляд. Деяку концентрацію слідів тичинок поблизу протипелюсткових пучків гіпантія у *Melaleuca nesophila* можна трактувати як початкову стадію утворення таких стовбурів у процесі концентрації провідної системи квітки [12].

Провідну систему плодолистка досліджених видів можна звести до визначеного для видів роду *Myrtus* типу [1]. Однак гомології його пучків зрозуміліші. Цікавим є рудиментарний характер дорзальних жилок, пов'язаний з їхньою редукцією (мабуть, у зв'язку з формуванням локуліцидного плода). У *Melaleuca fulgens* вони вже не продовжуються у стовпчик, а в *Melaleuca nesophila* переважно взагалі не закладаються. Гомологи зрослих вентральних пучків сусідніх плодолистків при основі паріетальних плацент у симплікатній зоні зав'язі є продовженнями плацентарних і септальних пучків синасцидіатної зони. Отже, в межах синасцидіатної зони вентральні пучки плодолистків не збережені як морфологічно відокремлені структури, а представлені диференційованим на плацентарні й септальні пучки вентральним сплетінням. Зрослі додаткові латеральні пучки сусідніх плодолистків і дорзальні пучки у *Melaleuca fulgens* та *Melaleuca nesophila* відокремлюються приблизно на одному рівні з інфралокулярним сплетінням, а в останнього виду латеральні пучки пов'язані з ним при відходженні. Це підтверджує висловлену гіпотезу [1] про розтягнення вузлів плодолистків у разі становлення епігінії у *Myrtoideae*.

Загалом, як і в родинях *Cactaceae* [10] та *Portulaccaceae* [12], редукція розмірів квітки в *Melaleuca nesophila* супроводжується редукцією системи висхідних пучків квітколожа в гіпантії та інфралокулярному сплетінні, слідів чашолистків і пелюсток, конденсацією провідної системи квітки (тенденція до утворення стовбурових тичинково-пелюсткових пучків). У підродині *Leptospermoideae*, на відміну від досліджених *Myrtoideae*, простежується менша редукція осьових пучків інфралокулярного сплетіння, однак менш виражена епігінія позначається повною редукцією низхідних пучків квітколожа в гіпантії.

1. Волгін С.О., Степанова А.В. Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Myrtus communis* L. та *Myrtus macrophylla* Ehrh. (Myrtaceae) // Вісник Львів. ун-ту. Сер. біол. 2001. В. 27.
2. Паушева З.П. Практикум по цитології рослин. М., 1988.
3. Eichler A.W. Bluthendiagramme. Teil 2. Leipzig, 1878.
4. Jonnson L.A.S., Briggs B.G. Myrtales and Myrtaceae – a phylogenetic analysis // Ann. Missouri Bot. Gard. 1984. Vol. 71. P. 700–756.
5. Leins P. Die Inflorescenz und frühe Blütenentwicklung von *Melaleuca nesophila* F.Muell. (Myrtaceae) // Planta (Berl.). 1965. Bd. 65. S. 195–204.
6. Mayr B. Ontogenetische Studien an Myrtales-Blüten // Bot. Jahrb. 1969. Bd. 89. S. 210–271.
7. Orlovich D.A., Drinnan A.N., Ladiges P.Y. Floral development in the *Metrosideros* group (Myrtaceae) with special emphasis on the androecium // Telopea. 1996. Vol. 6. P. 689–719.
8. Payer J.B. Traite d'organogenie comparee de la fleur. Texte et Atlas. Paris, 1857.
9. Sass J.E. Elements of botanical microtechnique. Ames. 1958.
10. 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.
11. Volgin S.A. Der Bauplan der Blüte und ihres Gefäßbündelsystems bei den Mesembryanthemen // Feddes Repert. 1998. Bd. 109. S. 51–65.
12. Volgin S.A., M.Al Taleb. Gefäßbündelanatomie der Blüte von *Calandrinia grandiflora* Lindl. und *Calandrinia compressa* Schrad. und vergleichende Blütenmorphologie der *Portulaccaceae* // Feddes Repert. 1998. Bd. 109. S. 75–88.

**MORPHOLOGY AND VASCULAR ANATOMY OF THE FLOWER
IN *MELALEUCA FULGENS* R.BR. AND *MELALEUCA
NESOPHILA* F. MUELL. (*MYRTACEAE*)**

S. Volgin, A. Stepanova

*Ivan Franko National University of Lviv,
Hrushevskoho st. 4, Lviv 79005, Ukraine,*

The morphology and vascular anatomy of the flower in *Melaleuca fulgens* R.Br. and *Melaleuca nesophila* F.Muell. (*Myrtaceae*) confirm the hypothesis on the differentiation of axial vascular system in the myrtaceous flower on the ascending vascular bundles in hypanthium and infalocular plexus. Decreased flower size in *Melaleuca nesophila* is accompanied by the reduction of the system of axial bundles, lateral sepal bundles and by the trend to formation of stamen-petal vascular strands. There is no evidence for the hypothesis of secondary polyandry in *Myrtaceae*. For the carpel vascularisation is characteristic the reduction of carpel dorsals.

Keywords: *Myrtaceae*, floral morphology, vascular anatomy, hypanthium, polyandry.

Стаття надійшла до редколегії 02.07.2001

Прийнята до друку 14.07.2001