

А.В. ОДІНЦОВА

Львівський національний університет ім. Івана Франка  
вул. Грушевського, 4, м Львів, 79005, Україна  
*herbarium@franko.lviv.ua*

## ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ МОРФОЛОГІЇ ТА ВАСКУЛЯРНОЇ АНАТОМІЇ ГІНЕЦЕЯ В РОДИНІ *LYTHRACEAE*

*Ключові слова:* *Lythraceae, Lagerstroemia, Lythrum, Cuphea, синкарпний гінецей, морфологія, структурні зони, плацентація, васкулярна анатомія*

У порядку Myrtales родина *Lythraceae* займає особливе місце, вона є найбільш гетерогенною серед усіх родин, виявляє ознаки як примітивності (верхня зав'язь, багатоклітинний археспорій у насінному зачатку), так і спеціалізації (наявність трав, поширення у помірних кліматичних зонах), що свідчить про її древність. За сучасними уявленнями [5], родина *Lythraceae* s. l. включає 585 видів та 31 рід, її розглядають у комплексі з трьома монотипними родинами-супутницями — *Sonneratiaceae*, *Duabangaceae* і *Punicaceae*, інколи — з *Trapaceae* [3, 5]. Система родини *Lythraceae* s. l. налічує чотири підродини [9]: *Sonneratioideae* (*Sonneratia*), *Duabangoideae* (*Duabanga*), *Punicoideae* (*Punica*), *Lythroideae* (або родина *Lythraceae* s. str. — 28 родів).

Попри те, що *Lythraceae* є третьою за кількістю родів (після *Melastomataceae* і *Myrtaceae*) і четвертою за кількістю видів (після *Onagraceae*) родиною у порядку Myrtales, досі немає детальних праць, присвячених порівняльному та еволюційному аналізу будови гінецея, який інтенсивно досліджували, а результати досліджень успішно застосовували в систематиці інших родин даного порядку [7, 13—16]. В останньому філогенетичному аналізі родини *Lythraceae* s. l. [9] використано лише п'ять зовнішньоморфологічних ознак гінецея (гетеростилія, кількість плодолистків, тип приймочки, положення зав'язі, наявність гінофора), а анатомічні ознаки взагалі не розглядалися.

Для з'ясування внутрішньородинної різноманітності будови гінецея *Lythraceae* ми вивчили його морфолого-анатомічну будову у видів з трьох родів, які не є близько спорідненими між собою [9] та мають квітки різних типів: актиноморфну з ізомерним гінецеєм (*Lagerstroemia* L.), актиноморфну з димерним гінецеєм (*Lythrum* L.) та зигоморфну (*Cuphea* R. Browne).

### Матеріали і методи досліджень

Квітки і бутони *Lagerstroemia indica* L. зібрани у ботанічному саду музею природної історії НАН Португалії (м. Лісабон, 21.08.1998), *Lythrum salicaria* L. — у міському парку «Погулянка», біля ставу (м. Львів, 07.2000), *Cuphea purpurea* Cav. — у ботанічному саду Інституту ботаніки Віденського університету (м. Віденського університету (м. Віденського університету, 14.09.1983, leg.

A. Weber). Матеріали фіксували у суміші FAA [8], після чого за стандартною методикою виготовляли постійні препарати серій поперечних зрізів квітки [2]. Зрізи завтовшки 15 мкм виготовляли на ротаційному мікротомі MC-2 (CPCP). Зрізи фарбували гематоксиліном за Майєром та сафраніном. Рисунки виготовляли за допомогою рисувального апарату PA-4 (CPCP) та мікроскопа МІКМЕД Р-14 (CPCP).

## Результати досліджень та їх обговорення

### Морфологія і васкулярна анатомія гінецея *Lagerstroemia indica* L.

Усупереч даним попередніх дослідників [6, 12, 18], гінецей *L. indica* у нашому матеріалі завжди п'ятичленний, хоча квітки шестичленні. Іноді структура гінецея відповідає шестичленному типу, але між двома гніздами відсутня перегородка. Зав'язь округла (рис. 1, 1), біля основи вдвічі вужча, ніж у середній частині, багатогніздана (рис. 2, 1, 2). Стовпчик хвилясто зігнутий і відхиленій убік, приймочка з ледь

помітними лопатями. Насінні зачатки у двох рядах у кожному гнізді прикріплюються до опуклих центрально-кутових плацент (рис. 2, 3). Ряди насінніх зачатків розсунуті латерально, між ними залишається стерильна смуга плаценти, яка торкається опуклої дорзальної жилки. Епідерма плаценти має залозистий характер.

На рівні 2/3 висоти зав'язі в її центрі з'являється трипроменева щілина, яка радіально роз'єднує плаценти трьох, а вище — ще двох плодолистків, і зав'язь стає одногнізною з неповними перегородками. Тут наявні короткі парієтальні плаценти (рис. 2, 4). Залозиста епідерма вкриває краї перегородок зав'язі в місці їх прилягання. Вище плаценти на кінці неповних перегородок залишаються округлі розширення, вкриті залозистими клітинами (рис. 2, 5). Вище перегородки вкорочуються, а розширення входять у стовпчик у вигляді залозистих складок внутрішньої поверхні плодолистків (рис. 2, 6, 7).

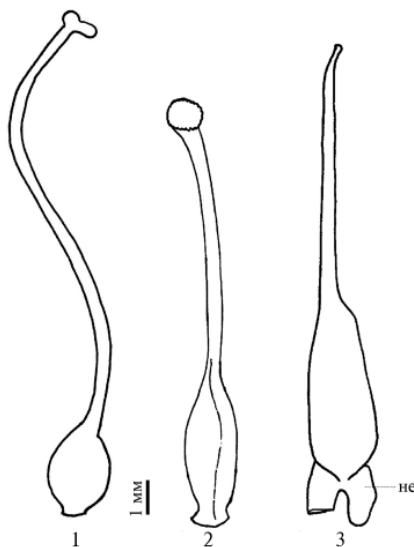


Рис. 1. Загальний вигляд маточки *Lagerstroemia indica* L. (1), *Lythrum salicaria* L. (2), *Cuphea purpurea* Cav. (3); не — нектарна лусочка

Fig. 1. General view of the pistil of *Lagerstroemia indica* L. (1), *Lythrum salicaria* L. (2), *Cuphea purpurea* Cav. (3); не — nectary scale

Рис. 2. Серія поперечних зрізів гінецея: *Lagerstroemia indica* L. (1—8); *Lythrum salicaria* L. (9—14); *Cuphea purpurea* Cav. (15—21). У м о в н і п о з н а ч е н н я: АС — апікальні септи, ВПП — вентральний пучок плодолистка, ГЗ — гніздо зав'язі, ДПП — дорзальний пучок плодолистка, ЛПП — латеральний пучок плодолистка, НЗ — насінній зачаток, ПТ — провідникова тканина, СЛП — «сліпі» пучки, СНЗ — слід насінного зачатку, СПГ — септальний пучок гінецея, ЦК — центральна колонка зав'язі. Залозиста епідерма заштрихована ►

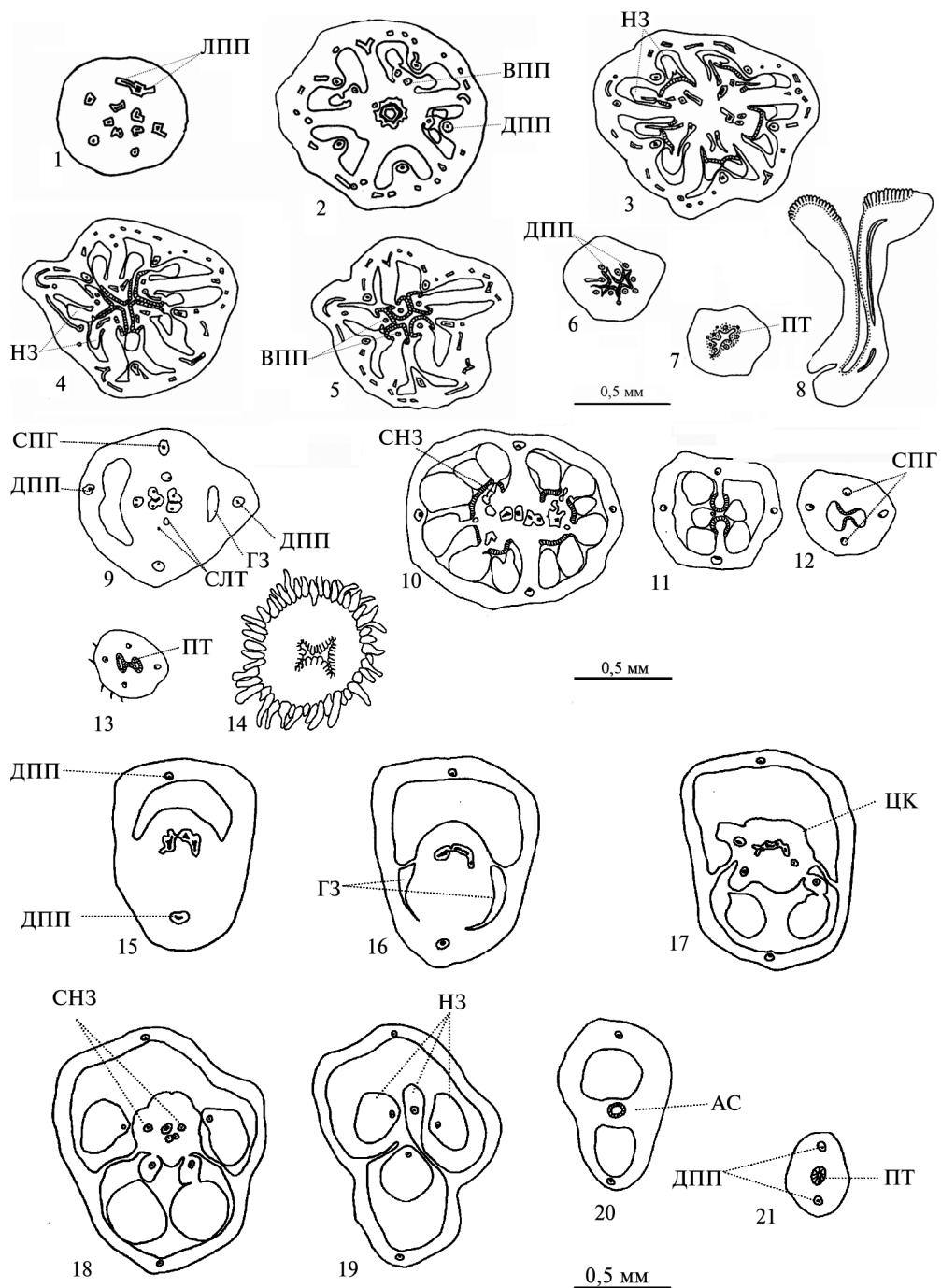


Fig. 2. Series of transverse sections of the gynoecium: *Lagerstroemia indica* L. (1—8); *Lythrum salicaria* L. (9—14); *Cuphea purpurea* Cav. (15—21). Symbols indicate: ac — apical septa, ВПП — ventral carpillary bundle, ГЗ — locule of the ovary, ДПП — dorsal carpillary bundle, ЛПП — lateral carpillary bundle, Н3 — ovule, ПТ — transmitting tissue, СЛП — «blind» bundles, СН3 — ovule trace, СПГ — septal bundle of the gynoecium, ЦК — central column of the ovary. Secretory epidermis is hatched

Над місцем формування слідів оцвітини і андроцея провідний циліндр квіткої ложа стає у перерізі п'ятикутним. Вище, переважно на радіусах чашолистків, з'являються лакуни, від основи кожної з них відходить пучок. Від нього трансверзально відгалужуються два латеральні пучки плодолистка (ЛПП), а сам пучок стає дорзальним пучком плодолистка (ДПП, рис. 2, 1). Над місцем замикання цих лакун у медіанних площинах плодолистків від провідного циліндра відходять п'ять вентральних пучків плодолистків (ВПП) (рис. 2, 2). Останні лакуни не замикаються, а залишки провідного циліндра закінчуються «сліпо».

ДПП у стінці зав'язі утворюють горизонтальні анастомози з ЛПП і «сліпі» пучки (рис. 2, 2—5), причому в нашому матеріалі ЛПП ніколи не з'єднувалися з ВПП, як це наводили Tobe i Raven [18]. ЛПП сліпо закінчуються у верхній частині зав'язі, а ДПП входять у стовпчик (рис. 2, 7). Кожен з медіанних ВПП ще в багатогніздній зоні зав'язі розгалужується на два ВПП, від яких відходять сліди насінніх зачатків (рис. 2, 3, 4). На кінці неповної перегородки зав'язі ВПП сусідніх плодолистків зливаються попарно, утворюючи п'ять комплексних вентральних пучків, розташованих на радіусах перегородок. Комплексні ВПП входять у стовпчик (рис. 2, 5). У стовпчику, таким чином, майже до приймочок проходить 10 провідних пучків, з них 5 ДПП і 5 комплексних ВПП, причому останні потужніші і закінчуються вище (рис. 2, 6—8).

### **Морфологія і васкулярна анатомія гінекея *Lythrum salicaria* L.**

Зав'язь у довгостовпчиковій квітці веретеноподібна, звужена біля основи у коротку ніжку (гінофор), стовпчик прямий, приймочка широкоголовчаста (рис. 1, 2; рис. 2, 14). Гнізда зав'язі трансверзальні, дещо відмінні за розмірами (рис. 2, 9), розміщені на радіусах пелюсток. Насінні зачатки розташовуються на масивних центрально-кутових плацентах у 2—4 рядах (рис. 2, 10). Одногніздна зона зав'язі стерильна, в ній кінці неповних перегородок вкриті, як і плаценти, залозистою епідермою (рис. 2, 11). В основі стовпчика неповні перегородки злипаються у центрі, розділяючи гнізда зав'язі (рис. 2, 12, 13), вище залозиста провідникова тканина утворює циліндричний тяж.

Від провідного циліндра квіткої ложа вище місця утворення пучків квіткової трубки від окремих замкнутих лакун формуються ДПП і ще вище — септальні пучки гінекея (СПГ). СПГ за положенням відповідають об'єднаним ЛПП сусідніх плодолистків. Вище провідний циліндр розпадається на групу пучків різного розміру, які входять у центральну колонку зав'язі (рис. 2, 9). Деякі з цих пучків закінчуються «сліпо», інші послідовно розпадаються на сліди насінніх зачатків (рис. 2, 10). Відокремлені ВПП, таким чином, не виражені. ДПП і СПГ не розгалужуються і заходять у стовпчик (рис. 2, 11—13).

### **Морфологія і васкулярна анатомія гінекея *Cuphea purpurea* Cav.**

Зав'язь *C. purpurea* видовженоovalна в обрисі, зигоморфна. Стовпчик дещо зігнутий біля верхівки, приймочка головчаста (рис. 1, 3). Гнізда зав'язі медіанні, розміщені на радіусах чашолистків. Адаксіальне гніздо, до якого приля-

гає нектарна лусочка, більшого розміру, що суперечить діаграмі квітки роду *Cuphea* в Eichler [6]. Біля основи зав'язь одногніздна, з ексцентричним адаксіальним гніздом (рис. 2, 15). Абаксіальне гніздо біля основи зав'язі має вигляд двох лопатей, які вище зливаються (рис. 2, 16). Перегородки між гніздами завтовшки у дві клітини, центральна колонка зав'язі масивна, округла у розрізі (рис. 2, 17, 18).

Насінних зачатків у кожному гнізді дві пари, розміщені одна над одною, та один верхній медіанний насінний зачаток, причому в абаксіальному гнізді вони з'являються нижче, ніж в адаксіальному (рис. 2, 17). Парні насінні зачатки прикріплюються біля перегородок зав'язі і віддалені один від одного, епідерма плаценти не залозиста (рис. 2, 17, 18). Перегородка зав'язі відривається з одного боку від центральної колонки, на рівні прикріплення медіанного насінного зачатку в адаксіальному гнізді (рис. 2, 19). Таким чином, плацентація в обох гніздах зав'язі центрально-кутова, але медіанний верхній насінний зачаток в адаксіальному гнізді парієтальний. Вище плацент з'являються апікальні септи, які розділяють зав'язь на два окремі гнізда; в центрі апікальної септи є округлий канал, вистелений залозистою провідниковою тканиною (рис. 2, 20).

В основу зав'язі входить центральний циліндр, який формується після утворення провідних пучків нектарника і квіткової трубки. Становить інтерес формування ДПП: адаксіального — як слідового пучка, що відходить від провідного циліндра з утворенням замкненої лакуни, абаксіального — як частини провідного циліндра (рис. 2, 15). Друга, більша, частина провідного циліндра дугоподібна у розрізі, входить у центральну колонку зав'язі і поступово повністю розходиться, утворюючи сліди насінних зачатків, так що ВПП або «сліпі» пучки квітколожа у центральній колонці зав'язі відсутні (рис. 2, 17–19). У гінеції немає будь-яких жилок, окрім ДПП, котрі не розгалужуються. У стовпчику проходять лише ДПП, розміщені навколо стовбура провідникової тканини (рис. 2, 21). Бідна іннервация маточки *C. purpurea* не узгоджується з її найбільшими розмірами серед усіх досліджених видів (табл. 1) і означає високий ступінь спеціалізації провідної системи, пристосованої до своєрідного способу розкривання сухого плоду *Cuphea* [4].

### Порівняльний аналіз морфології та васкулярної анатомії гінеція

Для порівняльного аналізу гінеція *Lythraceae* ми застосували динамічну модель структурних типів моноциклічних синкарпних гінеціїв С.О. Волгіна і В.М. Тихомирова [1]. Згідно з цією моделлю структурні типи гінеція визначаються за наявністю синасцидіатної, симплікатної та апокарпної зон.

Гінеції досліджених видів сформовані з пельтатних плодолистків із сильно розвинутими асцидіатними зонами. Синасцидіатна зона гінеція фертильна і займає більшу частину зав'язі (табл. 1). Симплікатна зона у *Lagerstroemia indica* і частково у *Cuphea purpurea* також фертильна, але стерильна у *Lythrum salicaria*. Наявність апікальних септ ми виявили вперше для родини *Lythraceae*, хоча в інших родинах порядку Myrtales вони трапляються часто [10].

**Таблиця 1. Морфологічні ознаки гінецея представників *Lythraceae***

№	Ознака	<i>Lagerstroemia indica</i>	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Cuphea purpurea</i>
1.	Висота зав'язі (мм)	2,5	2,5	4,75
2.	Діаметр зав'язі (мм)	2,0	1,75	2,0
3.	Висота стовпчика (мм)	17,0	6,0	7,5
4.	Діаметр стовпчика (мм)	0,5	0,5	0,3
5.	Діаметр приймочки (мм)	0,75	1,0	0,2
6.	Число плодолистків	5	2	2
7.	Зигоморфія гінецея	—	—	+
8.	Наявність гінофора	+	+	—
9.	Наявність апокарпної зони	коротка	—	—
10.	Число насінніх зачатків у кожному гнізді зав'язі	?	?	5
11.	Частка синасцидіатної зони у зав'язі (%)	67	80	44
12.	Наявність центральнонокутових/парієтальніх плацент	+/-	+/-	+/частково
13.	Залозиста поверхня плаценти і верхівок неповних перегородок зав'язі	+	+	—
14.	Наявність апікальних септ	—	—	+
15.	Наявність і форма нектарника	немає	основа зав'язі	адаксіальна лусочка

Примітка тут і в табл. 2: «+» — ознака наявна, «—» — відсутня.

**Таблиця 2. Ознаки васкулярної анатомії гінецея представників *Lythraceae***

№	Ознака	<i>Lagerstroemia indica</i>	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Cuphea purpurea</i>
1.	Замикання лакун після утворення ДПП	+	+	частково
2.	Наявність ЛПП (або СПГ)	+	+	—
3.	Утворення ЛПП (або СПГ) від ДПП	+	—	—
4.	Утворення ЛПП (або СПГ) з власних лакун	—	+	—
5.	Злиття ЛПП між собою (утворення СПГ)	+	+	—
6.	Анастомози між ДПП і ЛПП	+	—	—
7.	Наявність ЛПП (або СПГ) у стовпчику	—	+	—
8.	Наявність парних/непарних ВПП	+/-	—	—
9.	Наявність горизонтальних анастомозів між пучками стінки зав'язі і центральної колонки	—	—	—
10.	Наявність ВПП у стовпчику	+	—	—
11.	Наявність «сліпих» пучків у центральній колонці зав'язі	+	+	—

Синкарпія у *Lythraceae* досить високого еволюційного рівня, адже плодолистки є конгенітально зрослими до верхівок, і апокарпна зона практично відсутня (головчаста приймочка). Гінецей *Lythraceae* за класифікацією С.О. Волгіна і В.М. Тихомирова [1] ми можемо віднести до модифікованого четвертого типу: синкарпний гінецей із синасцидіатною та симплікатною зонами, апікальними септами і центрально-кутовими плацентами. В межах родини помітні тенденція до стерилізації симплікатної зони зав'язі та олігомеризація плодолистків і насінних зачатків, причому висота симплікатної зони у зав'язі *Cuphea purpurea* найбільша (табл. 1) за рахунок зони апікальних септ.

Характерними своєрідними рисами гінекея досліджених видів *Lythraceae* є: залозиста епідерма плаценти і неповних перегородок зав'язі у *Lagerstroemia indica* і *Lythrum salicaria*, ребристі дорзальні жилки плодолистків та продовження ВПП у стовпчик у *Lagerstroemia indica*, масивна плацента, тонкі перегородки зав'язі й асиметричне утворення ДПП у *Cuphea purpurea*.

Для оцінки таксономічної цінності досліджених особливостей гінекея у трьох видів *Lythraceae* ми враховували прояви ознак, наведених у табл. 1 та проілюстрованих на рис. 2. Виявлено, що 10 з 15 ознак (від 6 до 15) мають дискретні прояви та чітко відрізняються у досліджених видів. Виявлено 11 васкулярно-анатомічних ознак (табл. 2), перспективних для таксономічного аналізу в межах родини.

Досі не з'ясовано спорідненість *Lythraceae* з *Trapaceae*, *Onagraceae*, *Combretaceae* і *Melastomataceae* [5, 9, 11, 17]. На цій підставі цікавим є порівняння синкарпного багатогніздного гінекея *Lythraceae* з одногніздним гінекеєм *Combretaceae*, унікальним для порядку Myrtales. Для обох родин у базі даних Міссурійського ботанічного саду вказується парієтальна плацентація [19]. Результати нашого порівняльно-морфологічного дослідження дозволяють заперечити близьку спорідненість родин *Combretaceae* і *Lythraceae* на підставі значного розвитку багатогніздної зони, редукції парієтальних плацент та наявності у зав'язі масивної центральної колонки, яка забезпечує живлення центрально-кутових насінних зачатків у родині *Lythraceae*.

## Висновки

У результаті дослідження мікроморфології гінекея *Lagerstroemia indica*, *Lythrum salicaria* та *Cuphea purpurea* виявлено 10 дискретних морфологічних та 11 васкулярно-анатомічних ознак, перспективних для систематичного аналізу в межах родини *Lythraceae*. Синкарпний гінекей досліджених видів містить фертильну синасцидіатну зону (від 1/2 до 4/5 висоти зав'язі) і переважно стерильну (крім *Lagerstroemia indica*) симплікатну зону, без апокарпної зони, з апікальними септами у *Cuphea purpurea*. Насінні зачатки іннервуються тільки від провідних пучків центральної колонки зав'язі, які у *Lagerstroemia indica* входять у стовпчик.

1. Волгин С.А., Тихомиров В.Н. О структурных типах моноциклического синкарпного гинеца покрытосеменных // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. — 1980. — 85, № 6. — С. 63—74.
2. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. — М.: Агропромиздат, 1988. — 271 с.
3. APG. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the Orders and Families of Flowering Plants: APG II // Bot. J. Linn. Soc. London. — 2003. — 141. — P. 399—436.
4. Baum H., Leinfellner W. Die Plazenta des dorsiventralen *Cuphea*-Gynozeums // Öst. Bot. Zschr. — 1951. — 98. — S. 187—205.
5. Conti E., Litt A., Wilson P.G., Graham S.A. et al. Interfamilial relationships in Myrtales: molecular phylogeny and patterns of morphological evolution // Syst. Bot. — 1997. — 22. — P. 629—647.
6. Eichler A.W. Blüthendiagramme. — Leipzig: Engelmann, 1878. — 2 Teil. — 575 S.
7. Eyde R.H. Evolution and systematics of the *Onagraceae*: floral anatomy // Ann. Mo. Bot. Gard. — 1982. — 69. — P. 735—747.
8. Gerlach D. Botanische Mikrotechnik. / 3. Aufl. — Stuttgart: Thieme, 1984. — 311 S.
9. Graham S.A., Crisci J.V., Hoch P.C. Cladistic analysis of the *Lythraceae* sensu lato based on morphological characters // Bot. J. Linn. Soc. — 1993. — 113. — P. 1—33.
10. Hartl D. Die morphologische Natur und die Verbreitung des Apikal septums. Analyse einer bisher unbekannten Gestaltungsmöglichkeit des Gynoeciums // Beitr. Biol. Pfl. — 1962. — 37. — S. 241—330.
11. Johnson L.A.S., Briggs B.G. Myrtales and Myrtaceae — a phylogenetic analysis // Ann. Mo. Bot. Gard. — 1984. — 71. — P. 700—756.
12. Koehne E. *Lythraceae* // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. — Leipzig: Engelmann, 1893. — 3, Abt. 7. — S. 1—21.
13. Ram M. Floral morphology and embryology of *Trapa bispinosa* Roxb. with a discussion on the systematic position of the genus // Phytomorphology. — 1956. — 6. — P. 312—323.
14. Schmid R. Comparative anatomy and morphology of *Psiloxyton* and *Heteropyxis*, and the subfamiliar and tribal classification of Myrtaceae // Taxon. — 1980. — 29. — P. 559—595.
15. Sinha S.C., Joshi B.C. Vascular anatomy of the flower of *Punica granatum* L. // J. Indian Bot. Soc. — 1959. — 38. — P. 35—45.
16. Tiagi Y.D. Vascular anatomy of the flower of certain species of the Combretaceae // Bot. Gaz. — 1969. — 130. — P. 150—157.
17. Tobe H., Raven P.H. An embryological analysis of Myrtales: its definition and characteristics // Ann. Mo. Bot. Gard. — 1983. — 70. — P. 71—94.
18. Tobe H., Raven P.H. Comparative reproductive morphology of «Orias» and *Lagerstroemia* (*Lythraceae*) // Flora. — 1990. — 184. — P. 177—185.
19. <http://www.mobot.org/MOBOT>

Рекомендує до друку  
С.Л. Мосякін

Надійшла 12.11.2007

*A.B. Одинцова*

Львовский национальный университет им. Ивана Франко

## СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ МОРФОЛОГИИ И ВАСКУЛЯРНОЙ АНАТОМИИ ГИНЕЦЕЯ В СЕМЕЙСТВЕ LYTHRACEAE

Исследована сравнительная морфология и васкулярная анатомия гинецея у *Lagerstroemia indica*, *Lythrum salicaria* и *Cuphea purpurea*. Их гинецей содержит фертильную синасцидиатную (от 1/2 до 4/5 высоты завязи), преимущественно стерильную симплектикатную зону с апикальными септами (*Cuphea purpurea*), без апокарпной зоны. Семязачатки иннервируются только от пучков центральной колонки завязи. Вентральные пучки плодолистиков у *Lagerstroemia indica* продолжаются в столбик. Установлены 10 морфологических и 11 васкулярно-анатомических признаков, перспективных для использования в систематике семейства.

**Ключевые слова:** Lythraceae, Lagerstroemia, Lythrum, Cuphea, синкарпный гинецей, морфология, структурные зоны, плацентация, васкулярная анатомия.

*A.V. Odintsova*

Ivan Franko National University of Lviv

## COMPARATIVE ANALYSIS OF GYNOECIUM MORPHOLOGY AND VASCULAR ANATOMY IN THE FAMILY LYTHRACEAE

The peculiarities of comparative morphology and vascular anatomy of the gynoecium of *Lagerstroemia indica*, *Lythrum salicaria* and *Cuphea purpurea* were studied. The gynoecium of the studied species consists of a fertile synascidiate zone (1/2 till 4/5 ovary height), mainly sterile symplicate zone with apical septa (*Cuphea purpurea*); the apocarpous zone is absent. Ovule innervation is realized from bundles of the ovarian central column. Ventral bundles in *Lagerstroemia indica* continue into the style. There were established 10 morphological and 11 vascular-anatomical characters that may be used in the infrafamiliar systematics.

**Key words:** Lythraceae, *Lagerstroemia*, *Lythrum*, *Cuphea*, *syncarpous gynoecium*, *morphology*, *structural zones*, *placentation*, *vascular anatomy*.