

## ДО ПИТАННЯ ПРО ПРИНЦИПИ КЛАСИФІКАЦІЇ СИНКАРПНИХ ГІНЕЦЕЇВ

АНАСТАСІЯ В. ОДІНЦОВА

**Анотація.** Розглядаються напрямки розширення класифікації синкарпних гінецеїв на основі концепції вертикальної зональності та з урахуванням різноманітних можливостей їх конструкції.

**Ключові слова:** синкарпний гінецей, класифікація, вертикальна зональність

Львівський національний університет імені Івана Франка, вул. Грушевського, 4, Львів, 79005, Україна; amorph@ukr.net

Будова гінецея є найбільш показовим свідченням еволюційного рівня таксону покритонасінних. Організаційні ознаки будови гінецея, тобто ті, які характеризують рівень його еволюційної просунутості, в першу чергу пов'язані зі ступенем та способом зростання плодолистків між собою. Поділ гінецеїв на два типи, – синкарпний та апокарпний або ценокарпний та хорікарпний (LEINS 2000), зручний для практичних потреб, проте не достатньо детальний для еволюційно-морфологічних досліджень через велику різноманітність в межах цих типів. Особливо різноманітною є внутрішня структура зрослоплодолисткових гінецеїв. Виділення серед них трьох підтипів за А.Л. Тахтаджяном: власне синкарпного, паракарпного та лізикарпного є найбільш поширеною спробою використання ознак внутрішньої структури зав'язі у класифікації гінецеїв (Тахтаджян 1964). Однак різноманіття внутрішньої структури гінецея значно перевищує можливості цієї класифікації, зокрема, є багато прикладів поєднання ознак синкарпного та паракарпного типів, а лізикарпний тип є лише морфогенетичною стадією розвитку деяких синкарпних гінецеїв (див. критику: Волгин и Тихомиров 1980).

Менше відомий альтернативний підхід до класифікації гінецеїв В. Ляйнфельнера (LEINFELLNER 1950), який полягає в аналізі його вертикальної зональності. Ця зональність базується на наявності в кожному окремому плодолистку більшості покритонасінних асцидіатної та плікатної ділянки, у яких співвідношення висоти може бути різним. Відповідно, для синкарпних (тобто всіх зрослоплодолисткових) гінецеїв Ляйнфельнер виділяв чотири зони, з низу до верху:

синасцидіатну, симплікатну, гемісимплікатну та асимплікатну (апокарпну).

За Ляйнфельнером, два підтипи синкарпного гінецея, евсинкарпний та гемісинкарпний, відрізняються між собою за ступенем бічного злиття плодолистків, що помітно лише на поперечних зрізах маточки. Так, гемісинкарпний тип характеризується тим, що плодолистки на всіх рівнях зрослись своїми бічними поверхнями лише на периферії маточки, а в її центрі залишаються вільними. Тому замість синасцидіатної зони в такому гінецеї є гемісинасцидіатна, а симплікатна зона відсутня (LEINFELLNER 1950).

Підхід Ляйнфельнера (LEINFELLNER 1950) виявився зручним інструментом для аналізу синкарпного гінецея і встановлення теоретично можливих типів евсинкарпного гінецея за наявністю синасцидіатної, симплікатної та апокарпної структурних зон (Волгин и Тихомиров 1980). Однак, деякі відхилення від описаної схеми будови синкарпних гінецеїв, які вже були відомі на той час, досі не проаналізовані за методом Ляйнфельнера. Отож, нижче викладено напрямки розширення та уточнення класифікації синкарпних гінецеїв на основі аналізу їх вертикальної зональності.

По-перше, класифікація Ляйнфельнера створена лише для конгенітально синкарпних гінецеїв, як зазначає сам автор, але відомо, що постгенітальне зростання (тобто злипання поверхонь плодолистків) має велике значення для формування цілісної маточки у багатьох гінецеях з вільними або майже вільними від основи плодолистками (BAUM 1948, 1949 за LEINFELLNER 1950), наприклад, у *Gentiana L.*, *Vincetoxicum N.M. Wolf* та ін. Крім того, ранне постгенітальне злипання неповних перегородок зав'язі в

симплекатній зоні або розрослих паріетальних плацент може модифікувати симплекатну зону, уподібнюючи її до синасцидіатної (так звана вторинна синасцидіатна зона). Таким чином, з'являються назви «вторинно синкарпний» або «вторинно апокарпний» гінецей.

Вважаємо, що замість безплідних суперечок про віднесення постгенітально зрослоплодолисткових гінеців до різновиду синкарпного чи до спеціалізованого апокарпного типів та використання багатозначного епітета «вторинний», слід просто уточнити існуючу класифікацію, додаючи епітет «постгенітально» чи «конгенітально» синкарпний гінецей. Тоді, залежно від контексту дослідження, з еволюційно-морфологічної точки зору буде очевидна їх нетотожність (постгенітально синкарпний гінецей закладається в онтогенезі як апокарпний), а з екологічної точки зору – ідентичність у виконанні репродуктивних функцій (формування цілісної маточки). Необхідно також зазначити постгенітальний характер з'єднання плодолистків у синасцидіатній або симплекатній зонах. Наприклад, якщо говоримо про постгенітально синасцидіатну зону, то це означає, що порожнини плодолистків замкнені конгенітально, але самі плодолистки між собою з'єднані лише постгенітально. Відносити симплекатну зону з постгенітально замкненими гніздами до вторинно синасцидіатної неправомірно, тому що термін «синасцидіатна» однозначно закріплений за мішкоподібними основами плодолистків, які можуть бути негомологічними їхнім плікатним частинам. Натомість, можна використовувати описовий термін: зона постгенітально багатогніздна. На жаль, дослідники, як правило, не зазначають тип об'єднання плодолистків в назвах типу гінецея і зон. Наприклад, в гінецеї *Tofieldia* Huds. виділяють «синасцидіатну» та фертильну «симплекатну» зони, але зазначають, що плодолистки є вільними між собою від їхнього закладання до розкриття квітки (REMIZOVA *et al.* 2006).

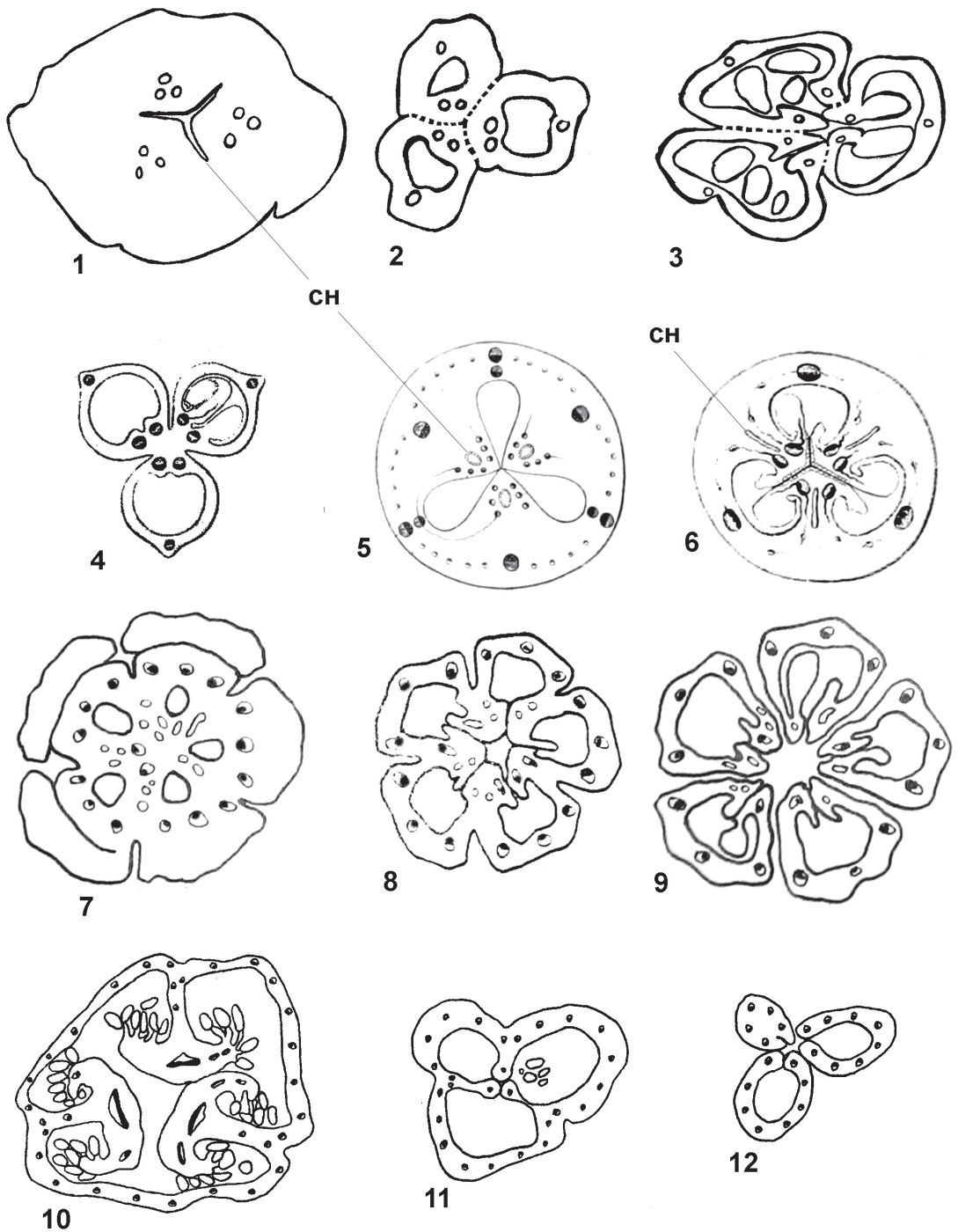
Насправді, як показав аналіз серії поперечних зрізів гінецея *Tofieldia calyculata* (L.) Wahlenb., тут є стерильна зона з конгенітально зрослими ніжками плодолистків, між якими наявна трипроменева порожнина нектарника (Рис. 1 А), та структурно апокарпна зона, яка охоплює: стерильні асцидіатні відрізки плодолистків (постгенітально синасцидіатна

зона) (Рис. 1 Б), плікатні відрізки з плацентами (фертильна постгенітально симплекатна зона) (рис. 1 В), а також вільні стилодії (структурно і функціонально апокарпна зона). Саме тому, гінецей *T. calyculata* слід вважати постгенітально синкарпним.

По-друге, зони зрілого гінецея являють собою лише відображення структури, яка утворюється в результаті росту і розтягу апексу квітки у комплексі із плодолистками (WINKLER 1941 за LEINFELLNER 1950). Тому зональність гінецея, виявлена у результаті вивчення серії поперечних зрізів через зрілу (антетичну) маточку, буде відрізнятися від зональності примордіального гінецея на різних стадіях розвитку. Так, синасцидіатна зона може з'явитися на пізніх стадіях розвитку гінецея з вільними плодолистками (Шамров і Геворкян 2010). Коротка синасцидіатна зона помітна також в типово апокарпних гінецеях представників родин Ranunculaceae (*Helleborus foetidus* L., Рис. 1 Г) (VAN TIEGHEM 1875) і Crassulaceae (*Adromischus cristatus* (Haw.) Lem., Рис. 1 Є-З), в останньому випадку наявна також фертильна симплекатна зона (Рис. 1 Ж). Короткі фертильні синасцидіатна і симплекатна зони наявні в гінецеї з нижньою зав'язю *Stratiotes aloides* L. (ІЗМЕСТ'ЄВА І ОДИНЦОВА 2010), який довгий час прийнято було вважати апокарпним.

Визначення типу гінецея з низьким ступенем злиття плодолистків важливо з еволюційної точки зору, але може викликати труднощі. Важко назвати гінецей, у якому плодолистки з'єднані менше ніж на 10% висоти зав'язі синкарпним, навіть, якщо в ньому на зрізах виявляються синасцидіатна і симплекатна зони. Тому постає питання про номенклатуру таких гінеців, які одні дослідники відносять до апокарпного типу, а інші – до синкарпного, наприклад, гінецей *Phytolacca* L. Суперечки виникають через використання різних критеріїв оцінки типу такого гінецея. Вважаємо непродуктивним використання критеріїв відносної висоти синкарпного відрізка та його фертильності. Для таких гінеців слід запровадити категорію проміжного типу між синкарпним та апокарпним (наприклад, синкарпний багатоматочковий гінецей) і розширити їхню характеристику з урахуванням відносної висоти і фертильності вертикальних зон та участі у формуванні спільної зав'язі і стовпчика.

Таким чином, ступінь поздовжнього



**Рис. 1.** Схематична будова гінецея на рівні різних структурних зон: *Tofieldia calyculata* (L.) Wahlenb. (A-B), *Helleborus foetidus* L. (Г), *Narcissus poeticus* L. (Д), *Funkia subcordata* Spreng. (E), *Adromischus cristatus* (Haw.) Lem. (Є-3), *Hypericum maculatum* Crantz (И-И). Г-Е за VAN TIEGHEM (1875); сн – септальний нектарник.

**Fig. 1.** Schematic structure of the gynoecium at the levels of various structural zones: *Tofieldia calyculata* (L.) Wahlenb. (A-B), *Helleborus foetidus* L. (Г), *Narcissus poeticus* L. (Д), *Funkia subcordata* Spreng. (E), *Adromischus cristatus* (Haw.) Lem. (Є-3), *Hypericum maculatum* Crantz (И-И). Г-Е from VAN TIEGHEM (1875); сн – septal nectary.

зростання плодолистків, а також зв'язок вертикальної зональності гінецея та функціонального розчленування синкарпної маточки на зав'язь, стовпчик, стилодії та приймочку становлять ще один аспект класифікації.

По-третє, так звані псевдомономерні гінецеї (ЕСКАРДТ 1937), які являють собою сильно редукований похідний варіант евсинкарпного гінецея з одно-двонасінною плацентою, досі залишаються без аналізу вертикальної зональності. Вивчення цього питання показало, що в різних псевдомономерних гінецеях можуть бути представлені різні зони, а плацента може бути за походженням парієтальна або центрально-кутова (СТЕПАНОВА 2006).

По-четверте, гінецеї однодольних, модифіковані наявністю септального нектарника, у повному обсязі не проаналізовані, і не створена їх класифікація. Такі гінецеї прийнято відносити до гемісинкарпного типу, однак більшість досліджень цих гінецеїв переважно акцентується на структурі септального нектарника, без відношення до вертикальної зональності гінецея (SMETS *et al.* 2000). Вивчення структури гінецеїв однодольних на поперечних зрізах показало, що їх зональність може відповідати зональності постгенітально синкарпного гінецея у роді *Tofieldia*, у *Japonolirion osense* Nakai та *Petrosavia stellaris* Beccari (Remizova *et al.* 2006) або евсинкарпного гінецея у *Hyacinthus orientalis* L. (Hyacinthaceae), *Polygonatum vulgare* Desf. (Convallariaceae), *Narcissus poeticus* L. (Рис. 1 Д) (Amaryllidaceae), *Funkia subcordata* Spreng. (рис. 1 Е) (Hostaceae), *Crocus vernus* All. (Iridaceae), *Canna warszewiczii* A.Dietr. (Cannaceae) (VAN ТИЕГНЕМ 1875), *Ornithogalum caudatum* Ait. (Hyacinthaceae) (Новіков 2008), *Stratiotes aloides* L. та *Hydrocharis morsus-ranae* L. (Hydrocharitaceae) (ІЗМЕСТЬЄВА І ОДИНЦОВА 2010). Перші спроби класифікування показали великі можливості комбінацій структурних зон та розміщення нектарників в гінецеях однодольних (NOVIKOFF & ODINTSOVA 2008).

Заслугує на уточнення значення гемісимплекатної зони в синкарпному гінецеї за Ляйнфельнером. Цю зону розглядають як перехідну між симплекатною та апокарпною, яка суттєво не змінює структуру гінецея (Волгин і Тихомиров 1980). Вона найбільше розвинута в однодольних, а в дводольних виявляється

у вигляді неглибоких поздовжніх борозенок на перегородках симплекатної зони або дуже коротка (LEINFELLNER 1950). Як будь-яка інша, ця зона може бути відсутня в евсинкарпному гінецеї, однак наявність цієї зони означає, що плодолистки на якомусь етапі морфогенезу формують вільні краї, а значить, не повністю злиті між собою вентрально, що наближає гінецей з гемісимплекатною зоною до гемісинкарпного типу. Наявність або відсутність цієї зони є відображенням певного способу морфогенезу синкарпного гінецея і може виявитися важливою систематичною ознакою. Окремий тип повинні становити синкарпні гінецеї без гемісимплекатної зони, в яких краї плодолистків розходяться не від центру, а від периферії до центру, як ми це виявили у *Hypericum maculatum* Crantz (Рис. 1 И-Й).

Отже, сучасний стан вивчення структури зрослоплодолисткових гінецеїв у різноманітних представників покритонасінних дозволяє деталізувати ознаки, за якими можна класифікувати гінецеї, використовуючи концепцію вертикальної зональності. Поділ синкарпних гінецеїв за Ляйнфельнером на два підтипи не достатній для охоплення існуючої різноманітності структури гінецея. Це лише два з багатьох варіантів будови зрослоплодолисткових гінецеїв. Практична цінність розширеної класифікації синкарпних гінецеїв очевидна: у філогенетичній систематиці покритонасінних необхідна значна формалізація морфологічних ознак, а використання спрощеної класифікації призводить до помилок, які систематики не можуть оцінити і тому переносять їх у філогенетичні сценарії.

Автор висловлює подяку Т.В. Дяків та Н.Л. Сачук за виготовлення рисунків і зрізів А-В та И-Й на Рис. 1 відповідно.

### Використані джерела

- Волгин С.А. и Тихомиров В.Н. 1980. О структурных типах моноциклического синкарпного гинцея покрытосеменных. *Бюлл. МОИП, Отд. биол.* 85 (6): 63–74.
- ІЗМЕСТЬЄВА С.В. і ОДИНЦОВА А.В. 2010. Порівняльна морфологія гінецея *Stratiotes aloides* L. та *Hydrocharis morsus-ranae* L. (Hydrocharitaceae). *Studia Biologica* 4 (1): 115–122.

- НОВИКОВ А.В. 2008.** Морфологія та васкулярна анатомія квітки *Ornithogalum caudatum* Ait. (Hyacinthaceae). *Studia Biologica* 2 (1): 87–94.
- СТЕПАНОВА А.В. 2006.** Структурные преобразования синкарпного гинецея двудольных в направлении олигомеризации и редукции. *Молодые исследователи – ботанической науке 2006 (Матер. междунар. науч.-практ. конф. 21–22 сентября 2006 г., Гомель)*: 113–117. Гомель, ГГУ им. Ф. Скорины.
- ТАХТАДЖЯН А.Л. 1964.** Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. Наука, Москва – Ленинград.
- ШАМРОВ И.И. и ГЕВОРКЯН М.М. 2010.** Структурная организация гинецея в семействе Аросунасеae. *Бот. Журн.* 95 (2): 145–168.
- ЕСКАРДТ ТН. 1937.** Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung des pseudomonomeren Gynoeciums. *Nova Acta Leopoldina N.F.* 5: 1–112.
- LEINFELLNER W. 1950.** Der Bauplan des syncarpnen Gynözeums. *Österr. Bot. Zeitschr.* 97 (3–5): 403–436.
- LEINS P. 2000.** Blüte und Frucht: Aspekte der Morphologie, Entwicklungsgeschichte, Phylogenie, Funktion, Ökologie. Unter Mitarb. von C. ERBAR. Schweizerbart, Stuttgart.
- NOVIKOFF A. & ODINTSOVA A. 2008.** Some aspects of comparative gynoecium morphology in three bromelial species. *Wulfenia* 15: 13–24.
- REMIZOVA M., SOKOLOFF D., RUDALL P.J. 2006.** Evolution of the monocot gynoecium: evidence from comparative morphology and development in *Tofieldia*, *Japonilirion*, *Petrosavia* and *Nartheicum*. *Pl. Syst. Evol.* 258: 183–209.
- SMETS E. F., RONSE DE CRAENE L.-P., CARIS P., RUDALL P.J. 2000.** Floral nectaries in Monocotyledons: distribution and evolution. In: WILSON K.L., MORRISON D.A. (eds). *Monocots: systematics and evolution*: 230–240. CSIRO, Melbourne.
- VAN TIEGHEM P. 1875.** Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur. *Mém. Prés. Divers Savants Acad. Sci. Inst. Impérial France. Ser. 2.* 21: 1–261.

#### TOWARD THE PRINCIPLES OF SYNCARPOUS GYNOECIA CLASSIFICATION

ANASTASIA V. ODINTSOVA

**Abstract.** The directions of broadening of the classification of syncarpous gynoecia on the base of the concept of vertical zonality subject to the constructional variants have been discussed.

**Key words:** syncarpous gynoecium, classification, vertical zonality

*Ivan Franko National University of Lviv, Hrushevskogo Str., 4, Lviv, 79005, Ukraine; amorpha@ukr.net*