

Східноєвропейський національний університет  
імені Лесі Українки

Фіщук Оксана Сергіївна

ПОРІВНЯЛЬНА МОРФОЛОГІЯ КВІТКИ РОДУ *SANSEVIERIA* THUNB.  
(*ASPARAGACEAE* S. L.) ТА СПОРІДНЕНИХ ТАКСОНІВ

Монографія

Луцьк – 2017

УДК 582.632.1  
ББК 28.585(4УКР-4ВОЛ)  
К 75

**Рецензенти:**

**Гайдаржи Марина** – завідувач НДЛ інтродукованого та природного фіторізноманіття ННЦ «Інститут біології» Київського національного університету ім. Тараса Шевченка,

**Сухомлін Катерина** – доктор біологічних наук, професор кафедри зоології Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки

**Куземко Анна** – доктор біологічних наук, старший науковий співробітник Національного дендрологічного парку «Софіївка» НАН України, провідний науковий співробітник

Рекомендовано до друку вченою радою Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки (протокол № 20 від 22 грудня 2016 р.).

К 75 **Фіщук Оксана Сергіївна** : монографія / Оксана Фіщук. – Луцьк : Вежа, 2016. – 230с.  
ISBN

В роботі вперше описано мікроморфологію і васкулярну анатомію квіток в родах *Sansevieria* Thunb., *Dracaena* Vand. ex L., *Asparagus* L., *Ruscus* L., *Polygonatum* Mill., *Convallaria* L., *Maianthemum* L., *Anthericum* L., *Cordyline* Comm. ex R. Br., *Chlorophytum* Ker Gawl., *Ruscus* L. Встановлено три типи організації оцвітини й андроцея, чотири типи вертикальної зональності гінецея в родах *Sansevieria* і *Dracaena* та зональність гінецея в інших досліджених родах, визначено типи плацентації насінних зачатків. Виявлено п'ять типів іннервації оцвітини й андроцея та два типи організації вентральних пучків плодолистків. Виявлено 39 ознак, в тому числі ознаки мікроморфології гінецея та васкулярної анатомії квітки, які можуть використовуватися в систематиці родини Asparagaceae s. l. Вперше для цього кола таксонів здійснено кладистичний аналіз видів за вивченими мікроморфологічними ознаками.

Для ботаніків, екологів, викладачів, студентів, краєзнавців

ISBN  
УДК 582.632.1  
ББК 28.585(4УКР-4ВОЛ)  
© О.Фіщук, 2017

## Передмова

Сучасна систематика однодольних у своєму розвитку пов'язана із впровадженням молекулярних методів реконструкції філогенії а також з прогресом у вивченні структури гiнецею і нектарників у квітці. У систематиці однодольних рослин сьогодні існують два протилежні погляди на обсяг родин підкласу Liliidae, зокрема представників порядку Asparagales. Систематики, які спираються на джерела класичної еволюційної систематики, в тому числі, морфологію, ембріологію, імунологію, фітогеографію виділяють у складі порядку багато дрібних родин. З іншого боку, за даними молекулярної систематики, багато родин цього порядку виявляють дуже велику подібність і об'єднуються у родину Asparagaceae s. l. Проблема полягає в тому, що для цієї родини не виявлено жодної морфологічної синапоморфії, тому доцільність об'єднання родин, які добре діагностуються між собою, зокрема, Dracaenaceae, Hyacinthaceae, Ruscaceae, Agavaceae та ін., не є переконливою.

Рід *Sansevieria* Thunb. об'єднує близько 60 видів. У літературі наявні численні молекулярні реконструкції філогенії родини Asparagaceae за участю окремих представників роду. Морфологічна будова квітки в роді *Sansevieria* вивчена лише в загальних рисах, а досліджень провідної системи квітки не проводилось. Тому результати молекулярних досліджень ще не були у повній мірі співставлені із морфологічними даними. На прикладі роду *Sansevieria* та споріднених до нього родів проведено порівняльно-морфологічне дослідження квітки та співставлені ці дані з існуючими поглядами систематиків.

## РОЗДІЛ 1. Проблеми порівняльної морфології квітки у роді *Sansevieria* Thunb.

### 1.1. Загальна характеристика роду *Sansevieria* Thunb. та його місце у системі покритонасінних

Рід *Sansevieria* Thunb. об'єднує близько 60 видів багаторічних, трав'яних, вічнозелених кореневищних рослин з розетками прямостоячих сукулентних листків, які іноді досягають двох метрів [87, 99]. Для пагонів *Sansevieria* характерна різка диференціація на дві частини. Кожна частина пагона спочатку росте у горизонтальному напрямку і несе лусочки, а потім змінює напрямок на вертикальний і починає утворювати нормальні фотосинтезуючі листки. Головна вісь пагона розташовується на поверхні землі і формує по черзі лусочки і нормальні листки. Листки плоскі чи жолобчаті, напівциліндричні або циліндричні служать резервуаром для збереження і накопичення води [14].

Широко представлений рід *Sansevieria* у тропічній Африці [172, 214, 228, 229]. Види роду *Sansevieria* зростають у саваннах, іноді утворюють куртини під баобабам чи на піщаних місцях у пустелі Сомалі; зустрічаються вони також густими заростями на відкритих долинах рік. У Гвінеї сансев'єри зростають на південних схилах гір, на берегах річок, на виступах скель, також *Sansevieria* поширені на о. Мадагаскар [139], на скелях і піщаних схилах острова Шрі-Ланка, у Бірмі та східній Індії, у Саудівській Аравії [103, 161], широко поширені на території Оману [162], на Канарських островах [76-78], на Гавайських островах [145, 146].

Квітки у представників роду *Sansevieria* злегка зигоморфні, білі, світло-рожеві, або світло-зелені, зазвичай розміщені в пучках у густому циліндричному чи головчастому верхівковому суцвітті. Квітконіжка зі зчленуванням, у нижній частині несе приквіточки.

Морфологічна будова квітки сансев'єр відповідає типовій для однодольних будові – шість листочків простої оцвітини, шість тичинок, три зрослих плодолистки [89, 209]. Особливістю роду *Sansevieria* є наявність квіткової трубки із напівзрослих листочків оцвітини та прирослих до них тичинок [84, 85, 88, 89]. Тичинкові нитки плоскі або циліндричні; пиляки інтрозні, прикріплені до нитки спинкою, відкриваються поздовжніми щілинами. Формування стінки гнізда пиляка у *Sansevieria* відбувається доцентрово. Зрілі пилкові зерна двоклітинні [1].

Зав'язь верхня, у більшості видів тригніздна. Стовпчик ниткоподібний або короткий і потовщений; приймочка трилопатева або майже головчаста. У зведенні «Сравнительная анатомия семян» під редакцією А. Л. Тахтаджяна [20], описується наявність одного насінного зачатка в гнізді у представників роду *Dracaena* та двох або декількох насінних зачатків у представників роду *Sansevieria* [20]. Насінні зачатки анатропні. У представників роду наявні септальні нектарники, які виділяють велику кількість нектару, що накопичується на дні квіткової трубки. Крім септальних нектарників, наявні ще і позаквіткові, розміщені на стеблах суцвіття [14]. Плід – куляста ягода, жовта чи оранжева, 1-3 насінинна, бородавчаста. Насінини стиснутокулясті, тверді.



Квітки *Sansevieria* відкриваються в кінці дня або вночі і запилюються переважно довгохоботковими комахами з ряду перетинчастокрилих [209].

Рід *Sansevieria* близько споріднений з родом *Dracaena* Vand. ex L. [87, 149], який об'єднує близько 100 видів, поширених у тропіках і субтропіках Старого Світу. Більшість драцен зростає у тропічній та Південній Африці [228] і на оточуючих її островах, в тому числі Макаронезії [98, 152, 157], острові Мадагаскар [155, 176] та Сейшельських островах [73]. Північна межа ареалу проходить через острів Мадейра, Ефіопію та острів Сокотра [160]. Багато видів зустрічається у південній та південно-східній частині Азії, Саудівській Аравії [103]. Деякі види зростають у Новій Гвінеї, Квінсленді (Австралія) та на Гавайських островах [133, 145].

Представники роду *Dracaena* – дерева, кущі, напівкущі чи кореневищні геофіти з надземними чи підземними здерев'янілими стеблами [89, 105, 106]. У деревоподібних рослин стебла мають атипове вторинне потовщення, кора зелено-жовта з листовими рубцями [85, 86]. Стовбур, якщо наявний, різниться за висотою і товщиною у різних видів, досягаючи заввишки від 10 см до більш ніж 40 м і до 2 м у діаметрі [106]. Листкорозташування почергове, у деяких видів дворядне [86]. Листки прості з цілісною листовою пластиною, вузько-лінійні та гостро-овальні до 2 м і більше довжиною. Приквітки і приквіточки зелені, білі чи коричневі, від трикутних до еліптичних, іноді загострені [86, 92, 93].

Суцвіття завжди термінальне, китицеподібне або псевдозонтик, іноді воно може здаватися пазушним. Основа квітконіжки має декілька вузлів і є вкороченим пагоном з термінальною квіткою [87, 106].

Квітки двостатеві, розміщені поокремо, або попарно у багатоквіткових пучках на осі суцвіття, різної довжини [14, 89]. В основі квітконіжки на осі суцвіття зазвичай наявні екстрафлоральні нектарники, які продукують велику кількість нектару [86, 89]. У рослин цього виду наявна квіткова трубка з лінійними, прямими або часто закрученими лопатями оцвітину, які дорівнюють квітковій трубці або коротші за неї. Тичинки прикріплюються до квіткової трубки. Пиляки прикріплені до нитки спинкою, відкриваються поздовжніми щілинами, іноді довші за оцвітину. Зав'язь яйцеподібна, або оберненояйцеподібна з одним насінним зачатком у кожному гнізді, стовпчик довгий, приймочка головчасто трилопатева [86].

У більшості видів період цвітіння починається ввечері, при низькій інтенсивності світла, продовжується протягом однієї ночі і закінчується на світанку. Запилення відбувається вечірньо-активними тваринами, квітки мають сильний квітковий аромат. Плід – тонкостінна ягода кулястої форми, містить до трьох насінин, колір яскраво-жовтий або оранжевий. Насінини сферичні, дископодібні, або неправильної форми [89].

Представники обидвох родів – *Sansevieria* і *Dracaena*, широко культивуються як декоративні рослини [85, 87, 93, 99, 133].

Довгий час роди *Sansevieria* та *Dracaena* відносили до порядку Liliiflorae у складі родини Liliaceae за наявністю типової для однодольних тримерної

квітки. Спорідненими родами вважали *Cordyline* Comm. Ex R.Br, *Yucca* L., *Nolina* Michx., *Astelia* Banks & Sol. ex R.Br., а часом *Convallaria* L., *Asparagus* L., *Ruscus* L. [75, 119-123, 135, 227].

Дж. Хатчинсон [140] об'єднав підродину *Dracaenoideae* (*Yucca*, *Dracaena*, *Sansevieria*, *Cordyline*) родини *Liliaceae* і підродину *Agavoideae* родини *Amaryllidaceae* у родину *Agavaceae* порядку *Liliales* за ознакою наявності у рослин вторинного росту. Включення підродини *Dracaenoideae* у родину *Agavaceae* дотепер досить поширене у літературі [104, 140-143], але зустрічає серйозні заперечення з боку каріологічних та ембріологічних даних у представників родини *Agavaceae* [72, 82, 113, 199-203, 230].

Зокрема, Р. Вундерліх [230] дослідила анатомічні, ембріологічні, морфологічні ознаки представників родини *Agavaceae* в розумінні Дж. Хатчинсона, і знайшла серйозні відмінності між підродинами *Agavoideae* і *Dracaenoideae* за багатьма ознаками. Це послужило підставою для відокремлення підродини *Dracaenoideae*, присвоєння їй рангу родини *Dracaenaceae* і включення її в порядок *Asparagales*. Деякі дослідники таке систематичне положення і ранг родини *Dracaenaceae* приймають в наш час [14, 106, 149, 208, 215-217].

А. Л. Тахтаджян [36] у своїй першій системі 1996 року відносить роди *Sansevieria* і *Dracaena* до родини *Agavaceae*, порядку *Liliales*, надпорядку *Lilianaе*, підкласу *Liliidae*, та включає до неї 18 родів і дві підродини *Dracaenoideae* і *Agavoideae*, які виділені за каріологічними даними. Пізніше родину *Dracaenaceae* було поділено на дві підродини *Dracaenoideae* та *Astellioideae*, причому підродина *Dracaenoideae* складалася з трьох триб: *Dracaeneae* (*Dracaena* та *Cordyline*), *Nolineae* і *Sansevierieae*. Поділ цей базувався на сильній відмінності за ембріологічними ознаками [14], а саме, за формою зародка і числом шарів внутрішнього інтегумента.

В. Чупов та Н. Кутявіна [64-67] у своїх працях за допомогою методу серологічного аналізу та імуноелектрофоретичного аналізу виявили основні лінії еволюції ліліїд. Дуже високий показник серологічної схожості білків насінин був виявлений у родів *Sansevieria*, *Dracaena*, *Cordyline*, *Maianthemum*, *Polygonatum*, в той же час за макроморфологічними ознаками ці роди дуже відрізняються один від одного.

Ембріологічні дані дозволили Р. Дальгрену [106] докорінно змінити систему ліліїдних однодольних. Роди *Sansevieria* і *Dracaena* склали окрему родину *Dracaenaceae*. Ідеї Дальгрена знайшли визнання і відображені у системах А. Л. Тахтаджяна [37], А. Ейхлера [111, 112], Дж. Боса [89], Р. Торна [217].

Зокрема, А. Л. Тахтаджян [37] включає роди *Sansevieria* і *Dracaena* до родини *Dracaenaceae*, поруч з такими родинами як *Convallariaceae*, *Asparagaceae*, *Ruscaceae*, *Nolinaceae*, *Asteliaceae*, *Herreriaceae* та *Hanguanaceae* у складі порядку *Asparagales*. Уточнюючи свої дані, у 1997 році А. Л. Тахтаджян відносить рід *Sansevieria* до родини *Dracaenaceae*, поруч з родами *Cordyline* і *Pleomele*, до підпорядку *Astellinae*, порядку *Asparagales*.

В системі судинних рослин під редакцією К. Кубітцкі [89, 149], рід *Sansevieria* включений до роду *Dracaena*, на підставі того, що морфологічна будова суцвіття, квітки та плоду не дає ніяких аргументів, щоб виділяти окремі роди і через відсутність діагностичних ознак для цих родів.

Автори однієї з найбільш сучасних систем покритонасінних – Р. Торн і Дж. Ревіл [217, 218], які надають покритонасінним ранг класу Magnoliopsida з 11 підкласами, відносять родину Dracaenaceae з єдиним родом *Dracaena* (включно з родом *Sansevieria*) до надпорядку Liliidae, порядку Iridales, підпорядку Asparagineae.

Одними з перших філогенію порядку Asparagales Link. досліджували Д. Боглер та Б. Сімпсон методом молекулярного аналізу [79-82]. Вони дослідили каріотип і спорідненість між родами *Yucca* L., *Hesperaloe* Engelm., *Beschorneria* Kunth., *Furcraea* Vent., *Agave* L., *Manfreda* Salisb., *Polianthes* L., *Prochnyanthes* S.Watson. та *Hosta* Tratt. Виявилось, що роди *Dasyilirion* Zucc., *Beaucarnea* Lem., *Nolina* Michx., *Calibanus* Rose, *Dracaena* та *Sansevieria*, відрізняються від попередніх за багатьма каріологічними та морфологічними ознаками. Ці вчені вважають, що перелічені шість родів повинні бути виключені з родини Agavaceae і утворити дві окремі родини Nolinaceae і Dracaenaceae (рис.1.1.).

Д. Боглер та Б. Сімпсон [79-82] підтвердили їхню спорідненість з родиною Convallariaceae (*Maianthemum* F.H.Wigg., *Convallaria* L., *Aspidistra* Ker Gawl., *Liriope* Lour.). У результаті, рід *Dracaena* виявився сестринським до роду *Convallaria*, а роди *Cordyline* та *Asparagus* виявилися більш віддалені від драценових (рис. 1.1).

Філогенію порядку Asparagales Link. також вивчав Л. Е. Егіарте [113], який вважав що родина Agavaceae *sensu* Hutchinson має три гілки: перша включає Agavaceae *sensu stricto* (роди *Hesperaloe* Engelm., *Yucca*) включно з родом *Hosta* (родина Funkiaceae) та *Chlorophytum* (родина Anthericaceae); друга гілка включає родину Nolinaceae (роди *Nolina*, *Beaucarnea* Lem., *Dasyilirion*), рід *Sansevieria* (родина Dracaenaceae) та рід *Danae* (родина Ruscaceae); третя група формується родиною Asphodelaceae (роди *Aloe*, *Haworthia* Duval, *Kniphofia* Moench) і рід *Dianella* Lamarck ex. A.L. Jussieu (родина Phormiaceae).

С. Буеркі з співавторами [155] у своїй праці показали велику фенотипову пластичність квітки у родині Dracaenaceae у відповідь на зміну умов онтогенезу.

В останній системі А. Л. Тахтаджяна [209] порядок Asparagales відноситься до надпорядку Lilianae підкласу Liliidae і об'єднує родини Convallariaceae (*Polygonatum* Mill., *Heteropolygonatum* M.N.Tamura & Ogisu, *Disporopsis* Hance, *Maianthemum*, *Smilacina* Desf.; *Theropogon* Maxim., *Speirantha* Baker, *Convallaria*, *Reineckea* Kunth, *Rohdea* Roth, *Tricalistra* Ridl., *Aspidistra* Ker Gawl., *Gonioscypha* Baker, *Tupistra* Ker Gawl., *Ophiopogon* Ker Gawl., *Liriope*, *Peliosanthes* Andrews), Dracaenaceae (*Dracaena*, *Sansevieria*), Nolinaceae (*Nolina* Michx., *Calibanus* Rose, *Dasyilirion* Zucc., *Beaucamea* Lem.), Ruscaceae (*Ruscus* L., *Danae* Medik., *Semele* Kunth), Asparagaceae (*Asparagus* L.,

*Hemiphylacus* Winslow) та Eriospermaceae (*Eriospermum* Jacq.). Рід *Cordyline* належить до порядку Orchidales, родини Asteliaceae, роди *Anthericum* та *Chlorophytum* до родини Anthericaceae, порядку Amaryllidales. До цього ж порядку відноситься і родина Asphodelaceae з родом *Gasteria*.

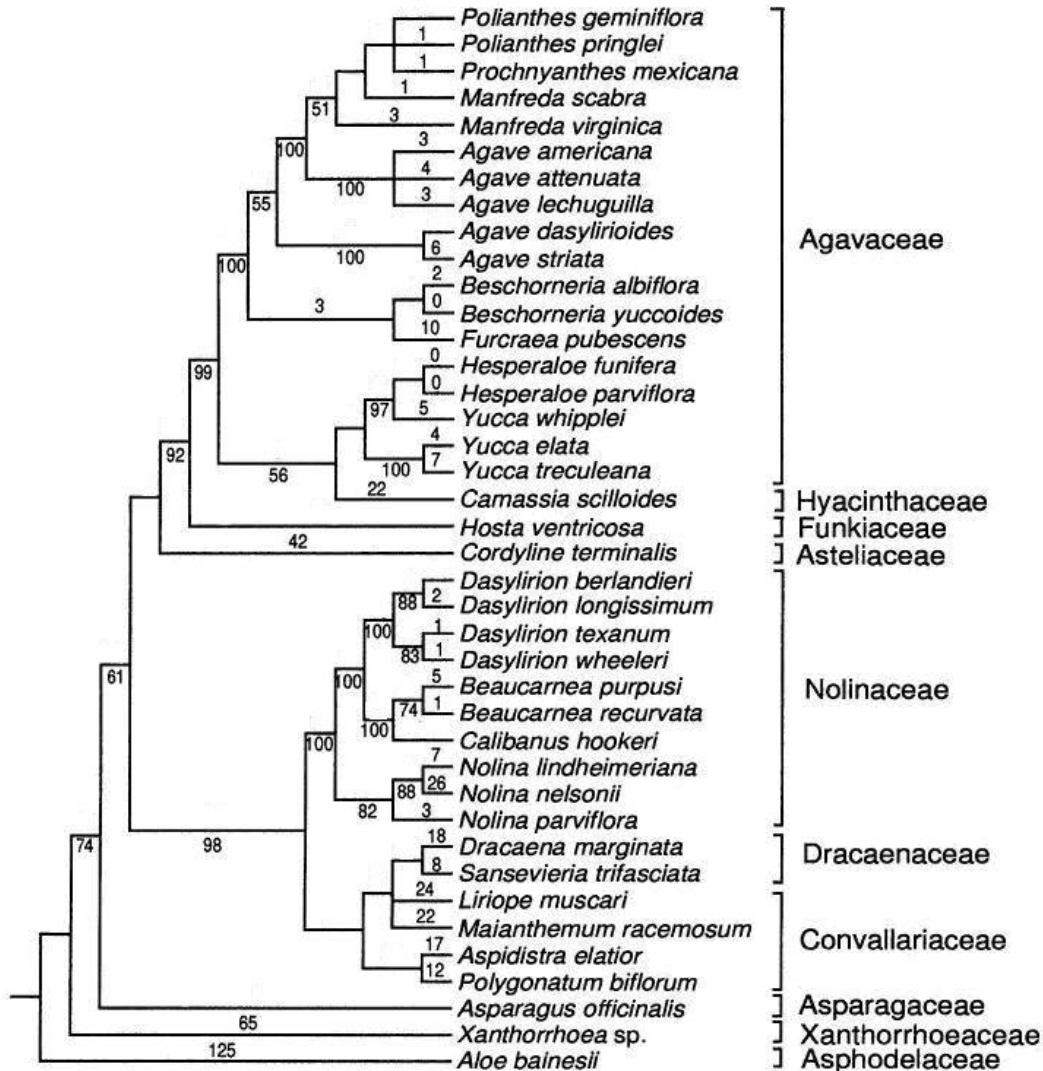


Рис.1.1. Строгий консенсус чотирьох дерев, отриманих в результаті аналізу послідовностей ITS 1 і ITS 2. Підтримка більша 50% наведена нижче ліній [82]

Таким чином, впродовж XX століття сформувався уявлення про роди *Sansevieria* та *Dracaena*, як сестринські таксони, проте оцінка ступеня спорідненості з іншими близькими морфологічно родами виявилася неоднозначною, внаслідок чого обсяг родини Dracaenaceae та її місце у підкласі Liliidae змінювалися.

Сучасна молекулярно-генетична систематика сприяла перегляду систем однодольних, особливо підкласу Liliidae [100, 101, 163, 164, 212]. В першому варіанті системи APG I [210] роди *Sansevieria* і *Dracaena* увійшли до складу родини Convallariaceae. В наступних варіантах системи APG II та APG III [211, 212] прослідковується тенденція збільшення об'єму родин і порядків. Так,

родина *Convallariaceae* розглядається у складі родини *Ruscaceae*, а остання – у складі родини *Asparagaceae* s.l., яка об'єднала традиційні роди (*Agave*, *Sansevieria*, *Dracaena*, *Nolina*, *Asparagus*, *Maianthemum*, *Yucca*, *Convallaria*, *Hyacinthus*). Рід *Sansevieria* віднесений до підродино *Nolinoideae* родини *Asparagaceae* s.l. [102; 190].

Філогенетичний аналіз родини *Asparagaceae* s.l. з урахуванням морфологічних даних [153, 154, 190], підтверджує значну спорідненість всіх таксонів, але не дозволяє виділити морфологічних синапоморфій. П. Рудалл вивчала філогенію родини *Asparagaceae* із залученням морфологічних ознак, зокрема, положення зав'язі, тип плоду, наявність септальних нектарників. Згідно з її даними, філогенетичні дерева, отримані за допомогою аналізу морфологічних даних, відрізнялися за загальною топологією від дерев, отриманих за допомогою молекулярних даних (рис. 1.2).

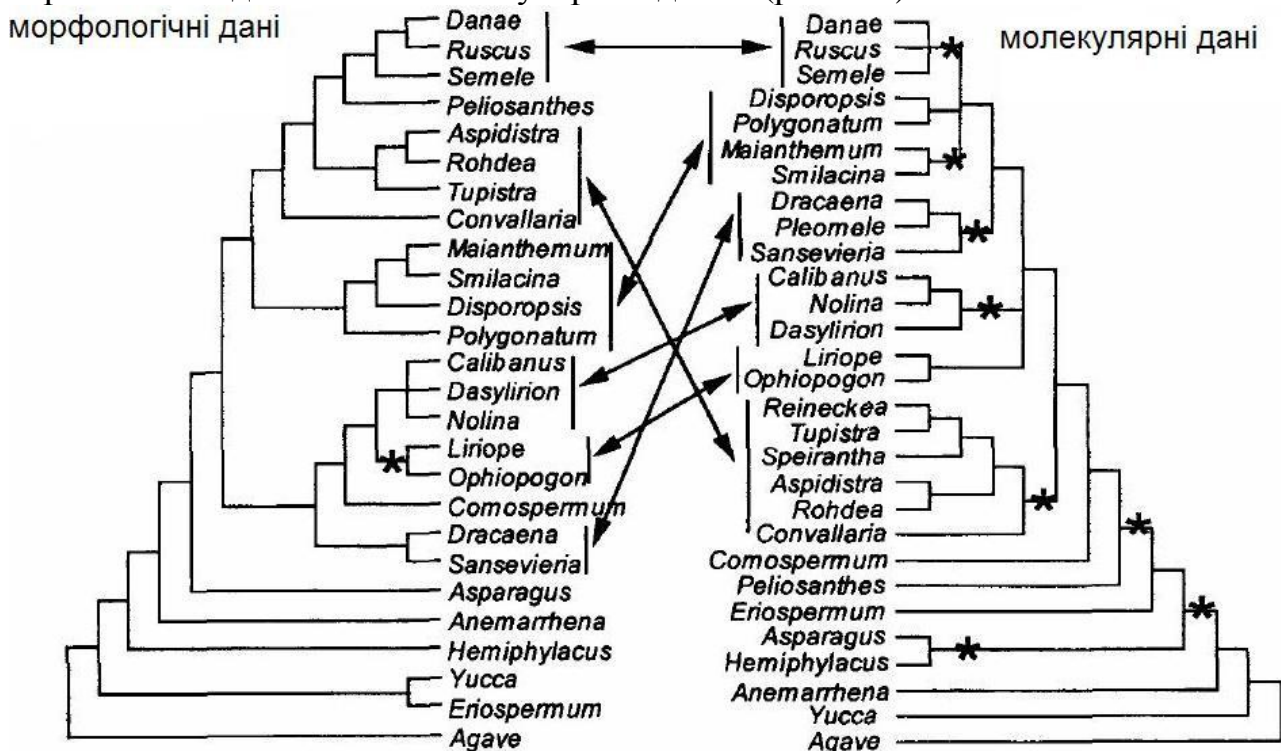


Рис. 1.2. Консенсусне дерево, отримане шляхом кладистичного аналізу морфологічних і молекулярних даних. Зірочки вказують на гілки, які отримали підтримку більше 85%. Стрілки вказують на різні відносні положення таксономічних груп [190].

В той же час більшість дрібних монофілетичних груп зберегли свою цілісність, в тому числі група *Sansevieria+Dracaena*, *Maianthemum*, *Smilacina*, *Disporopsis*, *Polygonatum* та *Nolina+Dasylium*. Це дозволило створити консенсусне дерево (рис. 1.3) для групи таксонів, що відповідає родині *Ruscaceae* (*Convallariaceae*) з підгрупами, які є трибами або підродинами: *Convallarieae*, *Ruscoids*, *Polygonatae*, *Dracaenoids*, *Nolinoids* та *Ophiopogonae*. Ці ж монофілетичні групи були підтверджені подальшими молекулярними дослідженнями [164] з використанням пластидних генів *rbcL* та *matK* (рис. 1.4). Зокрема група *Sansevieria+Dracaena* виявилися сестринською до групи

Ruscaceae, а *Maianthemum*+*Smilacina* – сестринською до роду *Polygonatum*. Рід *Asparagus* у згаданих дослідженнях займає сестринське положення до родини Ruscaceae (рис. 1.3-1.4) [164, 190]. Роди *Anthericum* та *Chlorophytum* є близько спорідненими за молекулярними ознаками і розміщуються серед родини Agavaceae (рис. 1.4), а рід *Cordyline* серед родини Asteliaceae [82, 164].

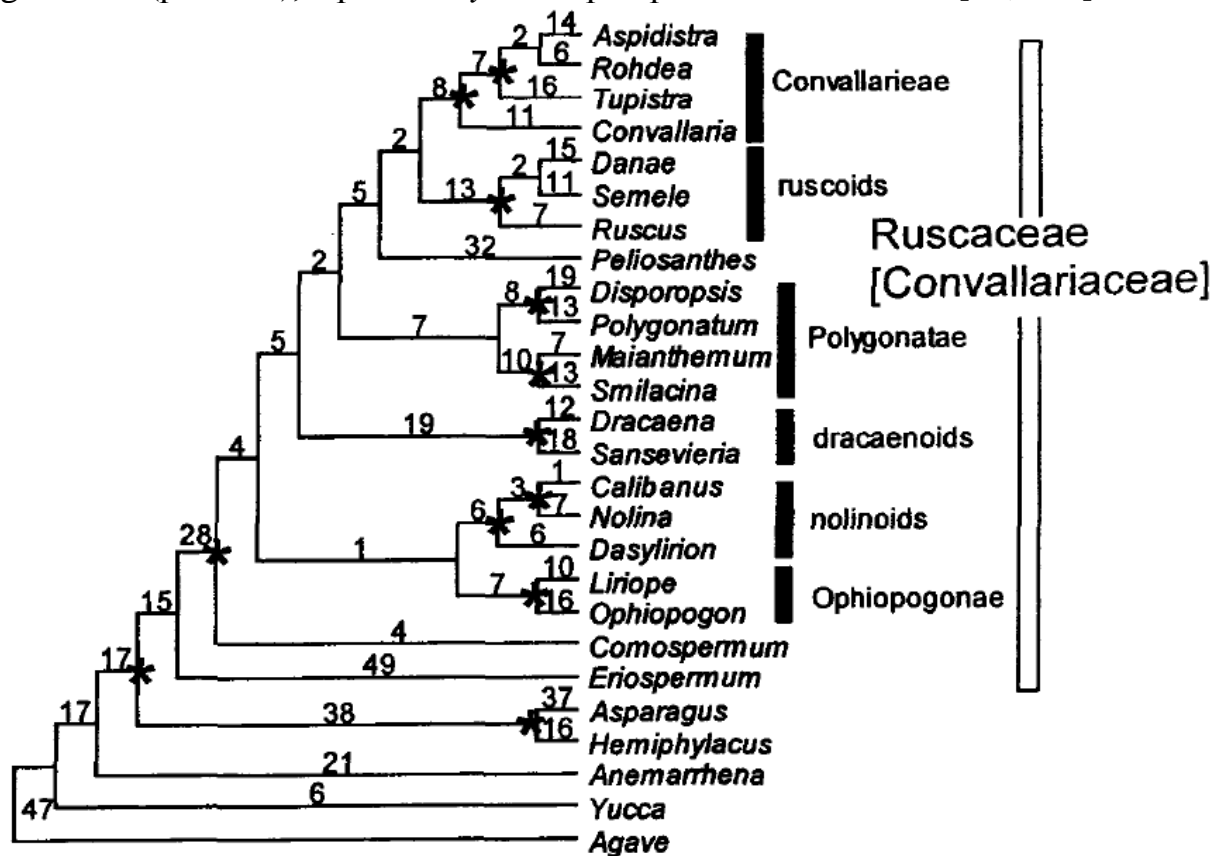


Рис. 1.3. Строге консенсусне дерево за комбінацією ознак морфологічного і молекулярного аналізу. Зірочки вказують на вузли, які отримали підтримку більше 85% [190].

Пошук морфологічних синапоморфій кожної монофілетичної групи, в тому числі для родини Asparagaceae в цілому становить першочергове завдання філогенетичної систематики однодольних.

Класичний підхід до системи порядку Asparagales та аналіз проблеми систематики порядку дають в роботі С. Л. Мосякін та Л. І. Буюн [19]. Автори пропонують розглядати у межах порядку Asparagales sensu APG – три порядки Orchidales, Asteliales та Asparagales, а в межах останнього порядку налічують 18 родин серед яких Agavaceae, Ruscaceae, Asparagaceae sensu stricto, Xanthorrhoeaceae та Laxmanniaceae.

Згідно з молекулярними даними [82, 164, 190, 212] роди *Sansevieria* та *Dracaena* розглядають у межах родини Asparagaceae s. l., як сестринські групи, причому в дослідженнях залучено по одному представнику з цих родів. Це викликає низку таксономічних проблем, оскільки дотепер не виявлено жодної діагностичної морфологічної ознаки для цієї великої та гетерогенної родини. Використання морфологічних ознак у філогенетичній систематиці представників родини Asparagaceae не дало розв'язків посталих проблем (рис.

1.3), оскільки для аналізу було використано лише ознаки зовнішньої морфології та деякі анатомічні ознаки [190].

Основні досягнення було здійснено методами молекулярної систематики, а використання морфологічних ознак є дуже обмеженим. Причиною може бути використання лише зовнішньо-морфологічних ознак та відсутність ґрунтового аналізу напрямків еволюції морфологічних ознак в межах родини. З'ясування можливості використання ширшого кола морфологічних ознак.

Окремо було досліджено філогенію родів *Dracaena* та *Pleomele* Salisb. [153]. Виявилось, що ці роди відрізняються за морфологічною будовою квітки, зокрема у представників роду *Dracaena* є коротша квіткова трубка, а вільні лопаті оцвітини, за своєю довжиною дорівнюють квітковій трубці.

У представників роду *Pleomele* вільні лопаті оцвітини довжиною сягають лише 1/3 від довжини квіткової трубки. Також у *Dracaena* тичинкові нитки мають веретеноподібну форму (здуті по середині). Таким чином було підтверджено монофілію роду *Pleomele* і його вкорінення серед роду *Dracaena*. [153].

Найновіше дослідження чотирьох комбінацій сиквенсів хлоропластної ДНК на прикладі 95 представників родів *Pleomele*, *Dracaena*, *Sansevieria* підтвердило монофілію з цих трьох родів, відокремленість гавайських представників роду *Pleomele* та тісний зв'язок решти видів *Pleomele* з родом *Dracaena*, монофілію роду *Sansevieria*, яка на думку авторів є вирішена серед *Dracaena* [154].

Подібність зовнішньоморфологічної будови квітки не дає змоги чітко диференціювати між собою роди *Sansevieria* та *Dracaena*, а також деякі інші роди, які широко культивуються, наприклад, *Agave* L., *Yucca* L., *Dasyilirion* Zucc., *Cordyline* Comm. Ex R.Br., *Pleomele* Salisb., які були зближені з родом *Dracaena*, але на основі молекулярних даних, віддалені від них (рис. 1.4.).

Таким чином, у філогенетичній систематиці родини Asparagaceae, сформувалось уявлення про монофілетичні групи всередині родини, але зв'язки між ними залишаються спірними. Першочерговим завданням систематики однодольних залишається здійснення ґрунтового еволюційно-морфологічного аналізу квітки та узгодження напрямків молекулярної та морфологічної еволюції.



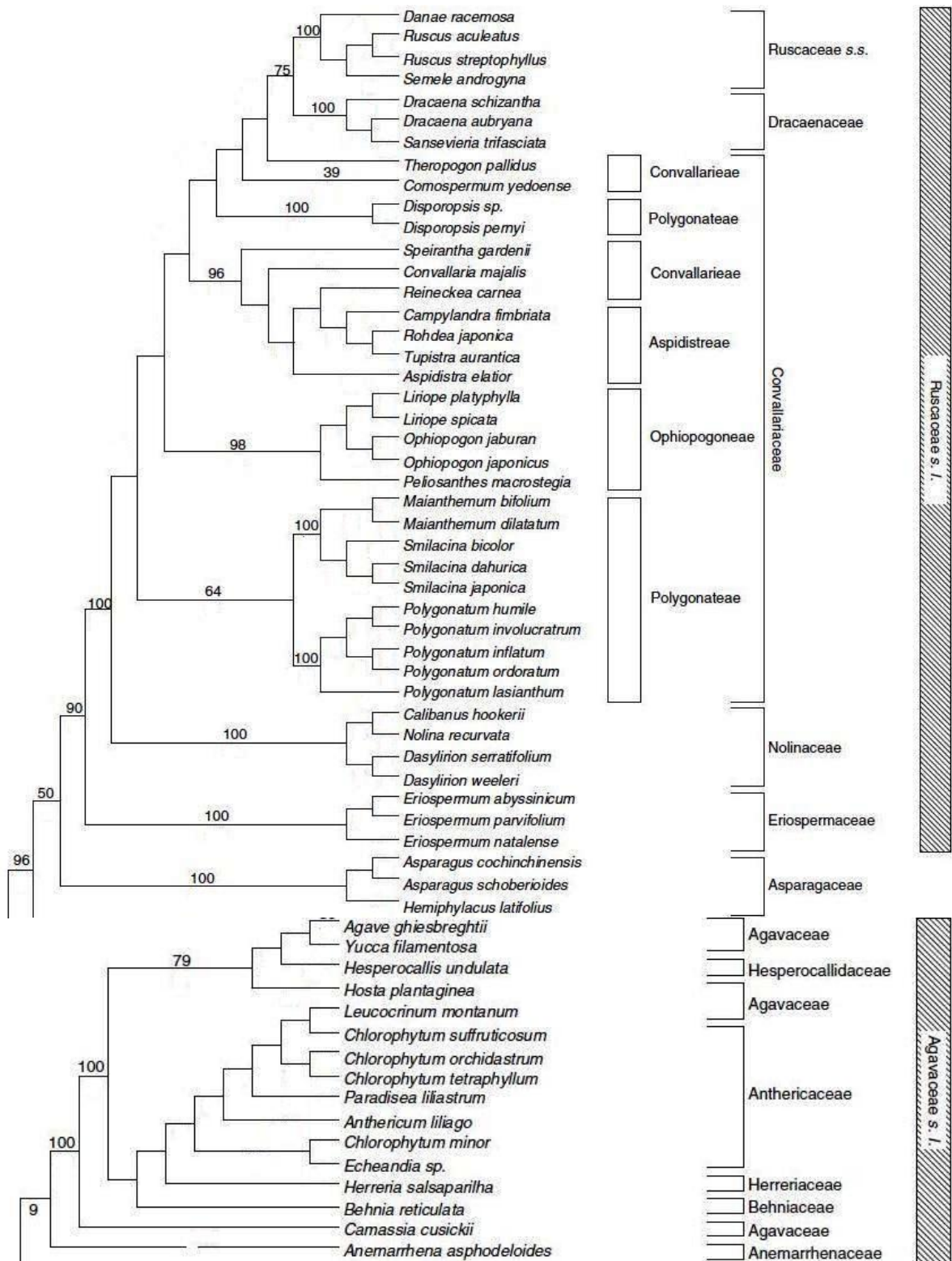


Рис. 1.4. Фрагмент дерева, отриманого за послідовним зважуванням генів *rbcL* і *matK* для родини Ruscaceae s. l. та представників пов'язаних з ними груп порядку Asparagales. Підтримка у відсотках (більше 50%) наведена над гілками [164]

## 1.2. Особливості будови та еволюції квітки однодольних

### 1.1.1. Загальна організація та мерність квітки

Однодольні утворюють окрему гілку, яка охоплює значну частину покритонасінних рослин, хоча жодна морфологічна характеристика не



використовується для відділення однодольних рослин від інших покритонасінних [14, 149]. Морфологічно вони добре відрізняються від інших покритонасінних, поєднанням певних ознак, в тому числі, наявністю тричленної пентациклічної квітки. Більшість авторів [104, 106, 149, 209, 215, 216] вважають однодольні монофілетичною групою, яка утворилася у межах групи базальних покритонасінних (підкласу Magnoliidae в сенсі Тахтаджяна, 1987). Ця точка зору підтверджується молекулярно-філогенетичними даними [108, 212]. Інші гіпотези про близькі відносини між однодольними та порядком Nymphaeales [37] чи Piperales і родиною Chloranthaceae [95, 106] не підтверджуються сучасними молекулярними дослідженнями [212]. Таким чином, на відміну від багатьох інших великих таксонів, межі класу однодольних пережили молекулярно-філогенетичну революцію в систематиці майже недоторканно. Єдиним винятком є родина Hydatellaceae, невелика родина ендемів Австралійсько-Тихоокеанського регіону, крихітних мешканців водойм з високо модифікованою репродуктивною системою. Раніше вважалося, що однодольні споріднені з цією родиною [106, 136], їх іноді поміщали у порядок Poales [211], але зараз родину Hydatellaceae розташовують поряд з порядком Nymphaeales, серед базальних ліній покритонасінних [144] на підставі комплексного аналізу ембріологічних та порівняльно-морфологічних даних про будову суцвіття [204-206].

Типовою ознакою квітки ліліюїдних однодольних є шість листочків оцвітини, розміщених у двох колах, як правило не диференційовані на пелюстки і чашолистки, шість тичинок у двох колах і три плодолистки [209].

У ліліюїдних однодольних як в рацемозних, так і в цимозних суцвіттях, орієнтація пазушної квітки відносно материнської осі і характер закладання органів квітки залежить від наявності і числа філомів на квітконіжці та їх положення відносно брактей та осі суцвіття. У деяких представників однодольних рацемозні суцвіття часто мають термінальні структури різної будови. Стабілізація структури термінального псевдантія може бути еволюційним механізмом формування термінальної квітки [30].

Ліліїди – великий підклас однодольних. Серед ліліїд наявні як примітивні рослини, так і високоспеціалізовані. Але більшість родин з числа ліліїд є високоспеціалізовані, а деякі родини, в тому числі Orchidaceae Juss., досягли дуже високого рівня еволюційного розвитку [14].

Тричленні пентациклічні квітки є загальною і ймовірно плезіоморфною ознакою, принаймні для чотирьох порядків ліліїд, хоча значна різноманітність зустрічається в невеликому, але досить різноманітному порядку Pandanales. Порядок Petrosaviales являє собою таксономічно ізольовану і бідну на видовий склад гілку з двох родів, *Japonolirion* Nakai і *Petrosavia* Весс. За сучасною молекулярною систематикою [212] ці два роди розташовують у родині Petrosaviaceae, але А. Л. Тахтаджян [209] і М. В. Ремізова [185] визнали їх як дві різні морфогенетичні родини. Квітки роду *Japonolirion* і роду *Petrosavia* є зазвичай тричленні і пентациклічні, хоча зустрічається двохплодолистковість у роді *Japonolirion*. У порядку Pandanales втрата типової для однодольних будови

квітки настільки велика, що точне розмежування між квіткою і суцвіттям досить проблематичне [192-195].

Серед порядку Asparagales кілька родин відхиляються від тричленно-пентациклічної будови, в тому числі, різноманітна родина Orchidaceae, яка є сестринською до всіх інших Asparagales за багатьма даними [178, 189, 231]. Квітки родини Orchidaceae чітко походять від тричленно-пентациклічних квіток, можливо, шляхом редукції або втрати трьох, чотирьох, і п'яти тичинок (в обох колах) в різних гілках Orchidaceae [195].

У деяких інших Asparagales, таких як рід *Pauridia* Harv. (Нуроксидові) і Іридіві, відбувається редукція одного з двох тичинкових кіл, але позиції інших органів, в тому числі плодолистків, такі ж, як і в більшості типових однодольних квіток. Кілька родів, що належать до порядку Asparagales, є димерними (наприклад, *Maianthemum*, родини Аспарагасові), тетрамерними (деякі *Aspidistra* Ker Gawl., родини Аспарагасові), октомерними (*Neoastelia* J. B. Williams, родини Астелієві) [179, 209]. Різні моделі поліандрії розвиваються не менше ніж, у трьох видів порядку Asparagales [106, 147, 220]. Квітки *Aspidistra locii* Arnautov & Bogner зовні нагадують представника роду *Ficus* L. (родина Морасові); всі пелюстки з'єднані і формують камери довжиною до 3 см, з вузьким отвором (до 2 мм в діаметрі) і містять від 12 до 14 тичинок і чотири плодолистки [83]. Деякі представники родини Амариллідові, в тому числі з роду *Narcissus* L., мають привіночок, який морфологічно схожий на привіночок в родини Веллозієві (Панданові). Загалом, значні відхилення від типової будови квітки однодольних (за винятком редукції у деяких видів тичинок) зустрічаються вкрай рідко у порядку Asparagales.

Значне квіткове різноманіття існує серед комеліноїдних однодольних, але цілком ймовірно, що тричленні пентациклічні квітки є плезіоморфними для кожного з чотирьох (або трьох) клад комеліноїдних гілок: Арекалі, Комеліналі, Зінгібералі, Поалі і Дасіпогонацеві (невелика родина з невідомою спорідненістю, що є сестринською для Поалі) [168].

Оцвітину у ліліїд буває актиноморфна, злегка зигоморфна та зигоморфна. Характерною ознакою для цього підкласу є наявність приквітки овальної форми та приквіточки, яка знаходиться навпроти і має два килі.

Секторіальні відмінності будови квітки в однодольних досліджувалися П. Ендресом [114-118], який зазначив, що таке розташування частин тричленної квітки є більш морфогенетично вірогідне ніж у п'ятичленних квіток, тому що сегменти тричленної квітки є ширші. У багатьох однодольних листочки оцвітини і тичинки, які розміщені на тому ж радіусі, тісно зближені між собою, тобто формуються з одного примордія, який дає початок листочку і тичинці. П. Ендрес [114] підкреслив відсутність чіткої кореляції між наявністю або відсутністю єдиного примордія і виникненням листочко-тичинкового комплексу в однодольних. Він виявив, що обидві ознаки є гомопластичними (конвергентними) у великих групах однодольних і в однодольних в цілому.

Оцвітину у ліліїдних однодольних може бути представлена як вільними листочками оцвітини, так і зрослими. Перигональним гіпантієм називає

П. Ляйнс квіткову трубку однодольних, як пристосування до комах-запилювачів [151]. При радіальному зростанні оцвітини і тичинок формується комплексна квіткова трубка або гіпантій апендикулярної природи [27]. А. Імс [17] вважає термін «гіпантій» морфологічно незрозумілим, тому що його не рідко застосовують до структур, у яких бере участь і квітколоже. Квіткова трубка характерна для представників родів *Sansevieria*, *Dracaena*, *Gasteria* та *Convallaria* [84-85, 87-89, 209].

Тичинки в ліліюїдних однодольних здебільшого мають різний ступінь зростання з листочками оцвітини: вони можуть бути вільними від основи, або можуть, зростаючись, утворювати суцільну колонку – тичинкову трубку [14]. Примітивними ознаками для тичинок є: розширений листкоподібний вигляд органу, відсутність або слабка вираженість диференціації на тичинкову нитку, пиляк та в'язальце, занурення цих частин у стерильні тканини, наявність у тичинці більш ніж одного провідного пучка, наявність надв'язальця у тичинок. Такі ознаки дуже рідко трапляються у однодольних [17, 36]. Важливою ознакою для тичинок, є розміщення пиляків на тичинковій нитці. Відносно до вертикальної осі квітки або до гiнецею, пиляки можуть розміщуватися на зовнішній, бічній чи внутрішній стороні тичинок [64, 65, 67]. Напрям розкривання пиляків також є важливою ознакою для однодольних, ця ознака тісно пов'язана з розміщенням пиляків на тичинці. Абаксіальному положенню частіше всього відповідає екстрозне розкривання, маргінальному – латрозне і адаксіальному – інтрозне розкривання пиляків [64, 106].

Отже, еволюція квітки однодольних все ще малозрозуміла [188]. Значний прогрес у цьому питанні був досягнутий на першій міжнародній нараді, присвяченій філогенії однодольних у 1993 році, на якій був представлений всеосяжний огляд квітки однодольних [144]. Є в даний час і нові дані про структуру і розвиток квітки ключових груп, особливо серед базальних однодольних [96, 97, 158, 165, 166, 180, 183, 204-206, 190-195] і представників порядку *Asparagales* [190, 191, 195, 166, 180, 183, 184].

### **1.2.2. Організація та еволюція гiнецею**

Гiнецею – сукупність плодолистків у квітці, що утворюють одну (простий гiнецею), або декілька маточок (складний гiнецею) Маточка складається з трьох структурно функціональних частин: зав'язі, стовпчика і приймочки [16]. Велика різноманітність структури гiнецею однодольних зустрічається у порядку *Asparagales*. Основними змінами в структурі гiнецею ліліїд є зміна ступеня синкарпії, виникнення і положення септальних нектарників та походження гіпогінії й епігінії. Структурні докази наявності септальних нектарників в поєднанні з недавніми молекулярними філогенетичними дослідженнями вказують на походження епігінії в межах однодольних в цілому і порядку *Asparagales* зокрема, в тому числі, можливість окремих процесів незалежного походження епігенії в родини *Orchidaceae* [191, 195].

Гiнецею має різну будову і може складатися з одного, або декількох плодолистків. Вони можуть бути вільними, тобто не зрослими один з одним,

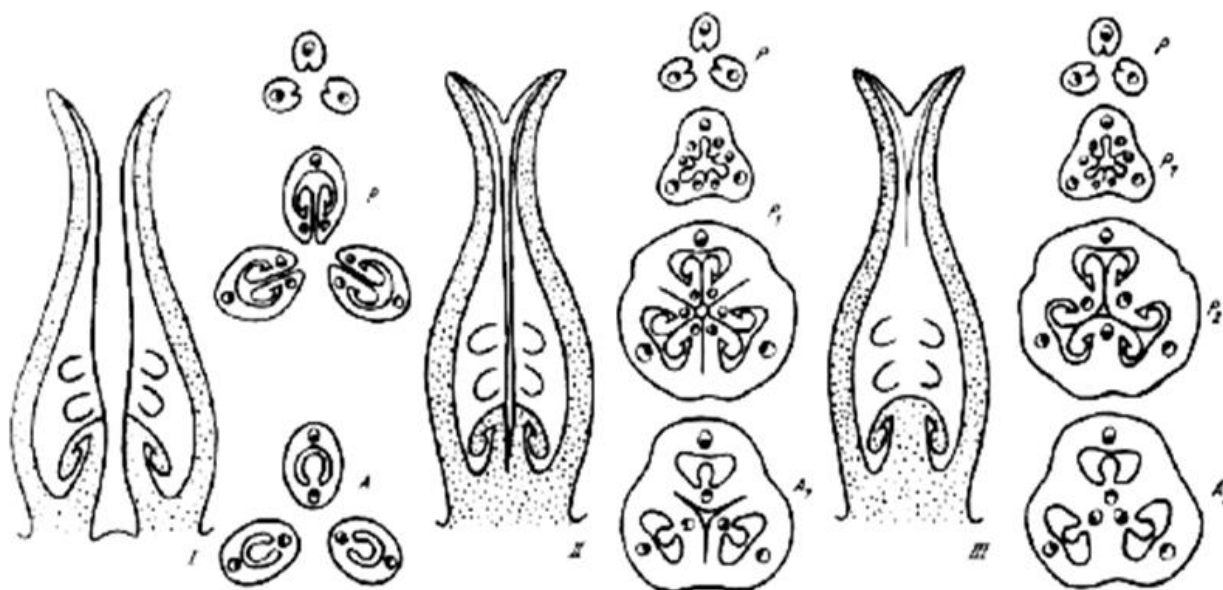
або зрослими. Також виділяють полімерний гінецей, що складається з декількох плодолистків (п'ять чи більше) та псевдомономерний гінецей, що утворений з декількох зрослих плодолистків, але з них лише один фертильний (містить 1-2 насінні зачатки), а решта редуковані [16]. Гінецей із вільних плодолистків називають апокарпним [4], а коли плодолистки зрослі – ценокарпним [34, 39] або синкарпним [5, 12, 13, 110]. На думку А. Л. Тахтаджяна [34-36], в процесі еволюції плодолистки поступово зросталися між собою, та з апокарпного гінецея виник ценокарпний. А. Л. Тахтаджян розрізняє три типи ценокарпного гінецея: синкарпний гінецей, який складається із різного числа замкнутих плодолистків (дво- і багатогнізний гінецей), які зрослися між собою бічними частинами; паракарпний гінецей, що характеризується розімкненістю окремих плодолистків при збереженні зрослих краєвих частин сусідніх плодолистків (одногнізний гінецей); лізікарпний гінецей, який виникає в результаті лізису перегородок бічних стінок синкарпної зав'язі (одногнізний гінецей). В паракарпному гінецеї внутрішні краї виростів плодолистків в процесі розвитку можуть торкатися і в подальшому зростатися, в результаті чого виникає несправжня перегородка або септа, а зав'язь стає багатогніздою [68-71].

Згідно уявлень багатьох авторів [4, 40, 110] терміни «синкарпний», «паракарпний» і «лізікарпний» не придатні для опису морфологічних типів гінецея. Їх використання може бути корисним при характеристиці частин гінецея, будова якого змінюється від основи до верхівки. Схожа точка зору щодо наявності проблем при інтерпретації гінецея, зав'язь якого має різну будову, на різній висоті, озвучувались ще раніше [150, 221].

На противагу теорії кондуплікатного плодолистка (плодолисток є органом листової природи, краї якого при складанні вздовж зливаються, але не згортаються всередину) [34, 110], була запропонована концепція пельтатного (щитоподібного) плодолистка. Згідно цієї концепції, плодолисток можна уявити у вигляді глечика з косо зрізаним краєм [150, 221]. В такому плодолистку наявні такі дві зони: нижня, проксимальна асцидіатна (не має ні країв плодолистка, ні швів; крайові меристеми, доторкаючись, створюють особливу меристему (поперечну зону) і дистальна плікатна. У випадку синкарпного гінецея [150] в його нижній частині знаходиться синасцидіатна зона, яка складається із з'єднаних асцидіатних зон плодолистків (в цьому місці зав'язь ділиться на певне число гнізд) (рис. 1.2.2.1). Вище знаходиться симплікатна зона, плодолистки в цій частині з'єднуються в центрі, зростаючись тільки абаксіальними поверхнями і в зав'язі на цьому рівні тільки одне загальне гніздо.

В деяких випадках виділяють гемісимплікатну зону, в якій сусідні плодолистки розділені по краях і залишаються з'єднаними тільки в невеликій частині з абаксіальних сторін. Дистальні верхні частини синкарпного гінецея залишаються вільними, утворюючи асимплікатну (апокарпну) зону. В гінецеї з неідентичною будовою різних частин була описана особлива U-подібна синплацента, яка єдиною структурою проходить вздовж адаксіального боку в асцидіатній чи в центрі синасцидіатної зони (базальна частина плаценти) і

двома гілками продовжується по краях єдиного плодолистка в плікатній зоні в кожному плодолистку чи в симплікатній зоні (медіанна частина плаценти) [150].



Апокарпний

гемісинкарпний

синкарпний

Рис. 1.2.2.1. Типи і зональність гінецеїв покритонасінних за В. Ляйнфельнером [150]: апокарпний, синкарпний і гемісинкарпний гінецеїв. Назви зон з низу до верху наведені в тексті.

Нижня частина такого ценокартного гінецея відповідає синкарпному, середня частина – паракарпному, а верхня частина – апокарпному гінецею. Ця точка зору на структуру гінецея отримала широке поширення, як концепція вертикальної зональності гінецея В. Ляйнфельнера [150]. Ця концепція передбачає існування трьох типів гінецея – апокарпного, гемісинкарпного та евсинкарпного, які відрізняються за наявністю різних зон. Гемісинкарпний гінецей має три вертикальні зони: гемісинасцидіатну, гемісимплікатну та асимплікатну і часто містить септальні нектарники [5, 39, 68, 70, 115, 150].

Виходячи з концепції епельтатного плодолистка було запропоновано розрізняти декілька варіантів синкарпії у дводольних: з синасцидіатною та асимплікатною зонами; із синасцидіатною, симплікатною та асимплікатною зонами; із симплікатною і асимплікатною зонами; із синасцидіатною і симплікатною зонами; із синасцидіатною зоною; із симплікатною зоною [5].

Спосіб злиття плодолистків різноманітний у більшості однодольних, на відміну від базальних покритонасінних і магнолід, в яких гінецей складається переважно з вільних плодолистків (апокарпний). Постгенітальне зростання між плодолистками зумовлює формування цілісного стовпчика та приймочки на основі асимплікатної (апокарпної) зони гінецея. Наявність зрослих плодолистків в роді *Acorus*, який є сестринським до всіх інших однодольних, свідчить про різне походження гінецея з вільними і зрослими плодолистками [108, 129]. Раніше Р. Дальгрєн [105, 106] також припустив, що апокарпія виникла в однодольних незалежно. Важливо відзначити, що існують різні

думки щодо використання терміну "апокарпія". Всі автори згодні, що гінецей з вільними плодолистками є апокарпний, але деякі послідовники за В. Ляйнфельнером [150] розглядають гінецей, в якому плодолистки об'єднані постгенітально (тобто злиті під час морфогенезу), як структурно апокарпний, тоді як А. Л. Тахтаджян [36, 209] вважає обмеженим термін "апокарпія" тими випадками, коли будь-який тип злиття між плодолистками відсутній на будь-якій стадії розвитку.

Деякі однодольні мають не зрослі плодолистки тільки тому, що вони мають одну маточку, мономерну. Мономерні гінецеї мають обмежене значення для вивчення еволюційної морфології, часто тому, що важко провести різницю між псевдомономерними і по-справжньому мономерними гінецеями [68, 177] і частково тому, що навіть по-справжньому мономерний гінецей може еволюціонувати від гінецея з декількома об'єднаними плодолистками, як крайня форма меристематичних зміни (родина *Centrolepidaceae*) [166]. Таким чином, наявність як мономерності, так і злиття плодолистків в одній групі не обов'язково вказує, що наявність вільних плодолистків є вихідним станом в цій групі. Аналогічна картина варіації (мономерність і синкарпія, але не полімерність і апокарпія) знайдена у порядку дводольних *Caryophyllales* і вивчена С. О. Волгіним [6], який зробив висновок, що мономерність виникла з синкарпії, принаймні, у родині *Phytolaccaceae*, в під родині *Rivinoideae*.

Великий інтерес являють собою механізми формування «зрослоплодолисткових гінецеїв» [68, 70]. В залежності від часу об'єднання плодолистків розрізняють конгенітальне і постгенітальне зростання [110]. При конгенітальному зростанні синтетичні структури із самого початку розвиваються як суцільні органи, тоді як при постгенітальному зростанні – в процесі розвитку спостерігається поступове з'єднання і зростання початково вільних елементів. У межах цих типів зростання запропоновано розрізняти декілька варіантів. Конгенітальне зростання може бути як повним (ні на яких стадіях не виражені відокремлені верхівки зрослих елементів), так і не повним, яке в свою чергу, розділяється на пізні (елементи закладаються роздільно, але за рахунок інтеркалярного росту тканин, які знаходяться нижче примордіїв і між ними формується єдина структура) і ранні (послідовність закладання частин об'єднаної структури зворотне – спочатку з'являється єдиний примордій суцільної структури). Постгенітальне зростання може бути недовершеним (по завершенню процесів об'єднання елементів вихідні клітини епідерми кожного із них різні) і довершеним (не видно ознак індивідуальної епідерми елементів, які зливаються) [39, 204, 206]. Для пояснення переходу плодолистків із відкритого стану, на ранній стадії розвитку, у закритий [74], були запропоновані чотири типи утворення зрослоплодолисткового гінецея: 1 – за рахунок злипання за допомогою секретуючих речовин; 2 – за рахунок злипання і часткового постгенітального зростання; 3 – за рахунок майже повного постгенітального зростання і часткового злипання; 4 – виключно за рахунок постгенітального зростання [96, 108].

Із особливої меристематичної тканини стінок плодолистків, яка називається плацентою, формуються насінні зачатки. Виділяють декілька типів плацентації [34, 208]:

1. Ламінальна:

- Ламінально-латеральна – насінні зачатки на бокових частинах адаксіальної поверхні плодолистка;
- Ламінально-медіанна – насінні зачатки вздовж стінки плодолистка;
- Латерально-медіанна – насінні зачатки по всій поверхні плодолистка (переважно апокарпний гінецей).

2. Сутуральна:

- Центральна-кутова – насінні зачатки вздовж швів плодолистка (апокарпний і синкарпний гінецей);
- Парієтальна – насінні зачатки вздовж «розкритих» швів (паракарпний гінецей);
- Вільна центральна або колончаста – насінні зачатки навколо центральної колонки (лізікарпний гінецей).

Виділяють також крайову, субмаргінальну, апікальну, базальну, підвішену, а також U-подібну плаценту [40, 110, 150]. Для характеристики плаценти деякі автори [38] використовують цілий комплекс ознак: форму, ступінь диференціації, румінації та інтрузивності. Пропонується також розрізняти прості (утворені краєм одного плодолистка) і складні (сформовані краями двох сусідніх плодолистків) плаценти.

Напрямки еволюції синкарпного гінецея є важливим питанням еволюційної морфології квітки. У відповідності з концепцією вертикальної зональності гінецея були з'ясовані основні напрямки олігомеризації і редукції в синкарпному гінецеї [33]. На думку сучасних дослідників, класифікація гінецея повинна враховувати вертикальну зональність, тип зростання плодолистків та структурно-функціональний поділ гінецея [23].

В еволюційній морфології квітки все ширше використовується концепція В. Ляйнфельнера [150] щодо вертикальної зональності та класифікації гінецея [5, 15, 21, 170, 171, 22-25, 181, 182, 185-187].

В цілому напрямки еволюції гінецея однодольних остаточно не з'ясовані, напрямки походження гемісинкарпного та евсинкарпного гінецеїв, виникнення епігінії та септального нектарника. Уявлення про вертикальну зональність гінецея дозволило б детально проаналізувати вертикальну структуру гінецея, однак таких даних є замало для того, щоб використати ці дані у філогенетичній систематиці. Тип плацентації у гінецеї однодольних, з'ясований у багатьох випадках в загальних рисах. Повний аналіз внутрішньої структури гінецея Однодольних, неможливо провести без урахування структури септального нектарника.

### **1.2.3. Різноманітність септальних нектарників**

Септальні нектарники – це залозисті вузькі порожнини в перегородках зав'язі, які виникли в результаті неповного злиття стінок сусідніх плодолистків.

Вистилаючий епідермальний шар нектарної щілин є секреторним. Іноді не тільки вистилаючий шар функціональний, один або більше субепідермальних шарів можуть бути пов'язані із секрецією. Це чітко демонструє їх реакція на фарбування. Залозиста поверхня не є функціональною по всій довжині септального нектарника. Часто, базальна половина є секреторна, а верхня частина являє собою вивідний канал для нектару, що виділяється [173-175].

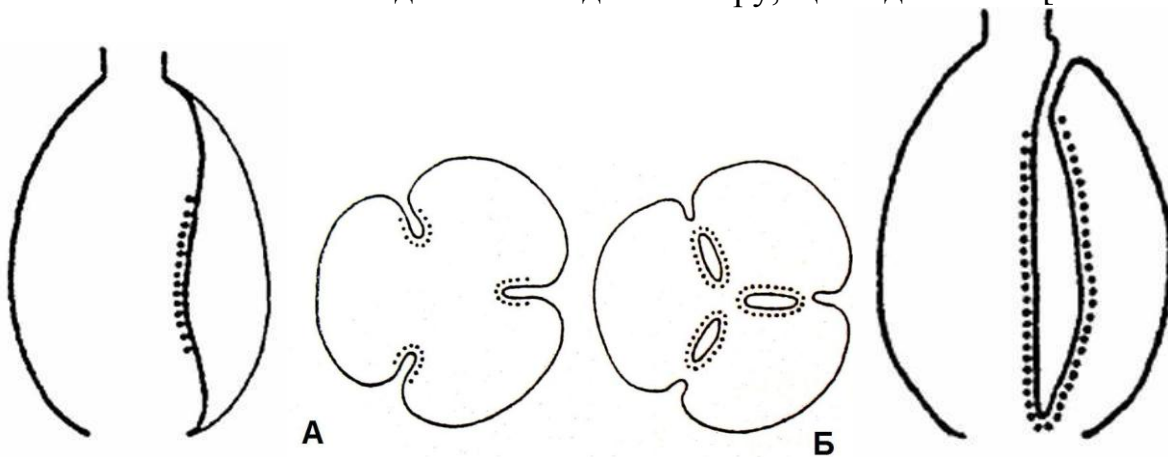


Рис. 1.2.3.1. Типи септальних нектарників за Е. Дауманом, [107].:

А – зовнішній нектарник, Б – внутрішній нектарник.

Представлені поздовжня і поперечна схеми, секреторний епідерміс представлений крапками.

Структура септальних нектарників є предметом активного обговорення у зв'язку з походженням та еволюцією синкарпного гінцея однодольних [68-71, 182, 191, 195, 197]. Існує декілька класифікацій септальних нектарників. Згідно з описово-морфологічними класифікаціями, септальний нектарник являє собою незалежну гістологічну структуру. За Е. Дауманом [107], септальні нектарники класифікують за трьома групами ознак: за особливостями секреції, за гістологією секреторного епідермісу та за розміщенням тіла нектарника і вивідного каналу. Дауман поділив септальні (рис. 1.2.3.1) нектарники на такі типи: зовнішні (поздовжні нектарні борозенки, які знаходяться на зовнішній поверхні зав'язі) та внутрішні (замкнуті ззовні стінкою зав'язі).

Р. Шмід [198] важливими ознаками для класифікації нектарників вважав наступні ознаки: положення зав'язі; присутність борозенок на зовнішній поверхні зав'язі, по яких стікає нектар; зовнішній, внутрішній чи комбінований тип нектарника за Дауманом; вертикальна протяжність; ступінь відокремлення; форма нектарника на поперечному перерізі; відстань від центру зав'язі; місце розміщення вивідних отворів. Р. Шмід поділив септальні нектарники на п'ять типів за їх формою на поперечному зрізі: нелабіринтні роздільні, нелабіринтні об'єднані, лабіринтні роздільні, лабіринтні об'єднані та лабіринтні об'єднані із складчастою проліферацією країв плодолистків. Об'єднаними септальними нектарниками Р. Шмід вважав такі (рис. 1.2.3.2), у яких залозистий епідерміс трьох порожнин септального нектарника об'єднуюється у центрі квітки, формуючи спільну нектарну порожнину, яка у перерізі є трипроменевою, або у лабіринтних нектарниках є похідною від трипроменевої [198].



Різні способи й етапи формування стінок септального нектарника в основі, ззовні і всередині дослідив В. Ван Хіл [137]. Він звернув увагу, що зовнішня стінка типового септального нектарника формується конгенітально злитими бічними поверхнями сусідніх плодолистків, внутрішня стінка нектарника формується у результаті постгенітального злипання поверхонь сусідніх плодолистків, а основа нектарника обмежується розрослим у процесі морфогенезу апексом квітки. Він виділив два типи септальних нектарників: інфралокулярний (розміщений під гніздами) та інтерлокулярний (розміщений між гніздами) (рис. 1.2.3.3). На пізніх стадіях морфогенезу маточки на зовнішній поверхні зав'язі іноді виникає складчаста поверхня нектарника і борозенки, якими стікає нектар [137].

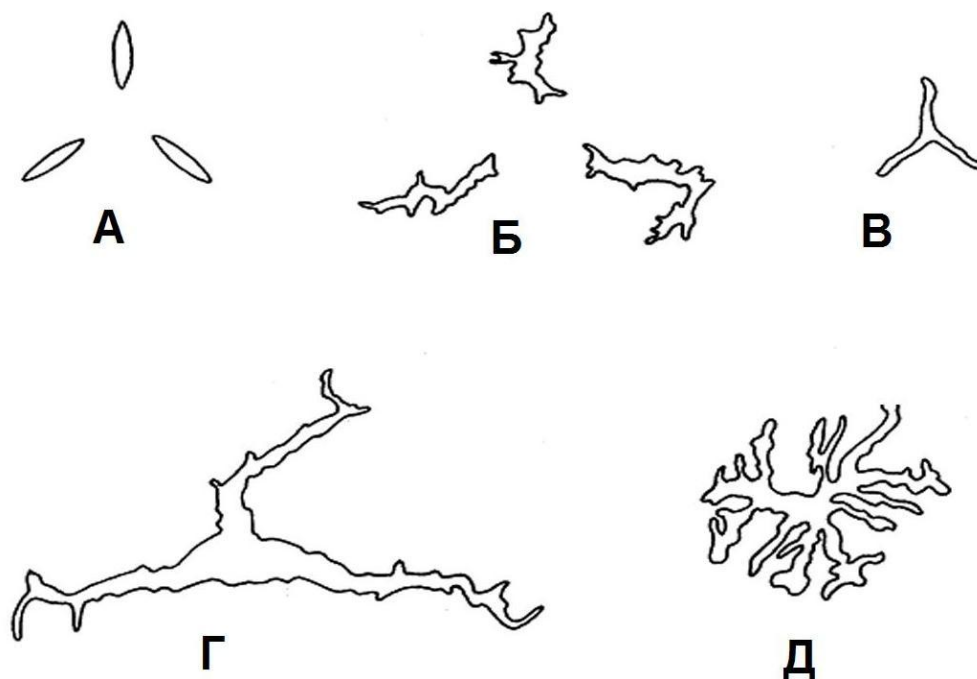


Рис. 1.2.3.2. Типи септальних нектарників за Р. Шмід, [198]:

А, Б – роздільні септальні нектарники; В, Г, Д – об'єднані септальні нектарники.

Дослідження напрямів еволюції септальних нектарників базуються на аналізі описових ознак і систематичній приналежності таксонів з різними описовими типами нектарників за Е. Дауман [107, 132, 137, 191, 197, 198]. Часто дослідники квітки однодольних уподібнюють гінецей із септальними нектарниками з гемісинкарпним типом гінецея за В. Ляйнфельнером [150]. Одна з думок полягає у тому, що септальний нектарник притаманний тільки для гінецея, в якому плодолистки закладаються вільними або частково зрослими між собою, а вільні краї плодолистків є необхідною передумовою для формування септального нектарника [137].

Септальні нектарники – це гістологічні структури, які поширені лише в однодольних і, ймовірно, являють собою ключову інновацію цієї групи, хоча вони відсутні у роду *Acorus* [96, 197, 198], та можуть бути синапоморфними для клади, що охоплює всіх однодольних крім роду *Acorus*. Той факт, що септальні нектарники відсутні у деяких представників порядку *Alismatales* (у тому числі

родині *Araceae*) дозволяє припустити, що цей тип нектарника є синапоморфією для кладу, яка охоплює всіх однодольних крім роду *Acorus* та порядку *Alismatales*. Крім того, присутність типових септ нектарників в деяких (хоча й не всіх) представників родини *Tofieldiaceae* підтримує походження септ нектарників нижче після розходження гілок між порядком *Alismatales* та іншими порядками однодольних. У цьому контексті показово, що родина *Tofieldiaceae* (а не родина *Araceae*) може представляти вихідну ланку порядку *Alismatales*. Як правило, септальні нектарники розташовані між гніздами зав'язі і продукують нектар через три вузькі отвори на поверхні зав'язі, часто близько до основи стовпчика [107, 137, 148, 197, 198, 191, 186]. У деяких видів у центрі зав'язі, наявна велика загальна порожнина, яка вище розходиться трьома променями, окремими каналами у перегородках зав'язі. Цей тип септальних нектарників часто корелює з нижньою зав'язю [107, 197, 198].

Х. Баум [74 ] і особливо В. Ван Хіл [137] досягнули значного прогресу в розумінні важливості розділення конгенітального і постгенітального злиття у розвитку септальних нектарників. У синкарпному гінецеї з септальними нектарниками плодолистки завжди утворюються з окремих примордіїв. Вентральні сторони сусідніх плодолистків об'єднуються постгенітально на відносно пізній стадії розвитку. Площа злиття, яка визначає внутрішні стінки септальних нектарників, часто дуже вузька.

Зовнішня межа нектарника формується зовнішньою конгенітально зливою стінкою зав'язі, без постгенітального злиття. Зовнішня стінка розвивається у вигляді трубчастої структури, яка з'єднує всі плодолистки, в результаті значної деформації основ вільних плодолистків. Зростання зовнішньої стінки зав'язі відбувається до рівня отвору септальних нектарників. Чим більша площа зростання стінок плодолистків, тим нектарна щілина довша. Морфологічна інтерпретація зовнішніх стінок плодолистків є проблематичною, вона може становити або конгенітально злиті дорзальні області всіх плодолистків, або увігнуту порожнину квітколожа.

З точки зору морфогенезу, розвиток зовнішньої стінки верхньої зав'язі з нектарниками у перегородках нагадує розвиток стінки нижньої зав'язі, за винятком локалізації зони інтеркалярного росту. У верхній зав'язі проліферація тканин обмежується кільцем нижче периферії основи молодих плодолистків; в нижній (або напів-нижній) зав'язі це кільце товстіше і проходить назовні, нижче основи тичинки. У деяких однодольних (*Tofieldia cernua* Sm.) нектарники розташовані нижче гнізд зав'язі або в базальній частині перегородок [191, 183]. На відміну від типових септальних нектарників, інфралокулярні нектарники зазвичай відкриваються уздовж їхнього зовнішнього краю, якщо зав'язь верхня. Якщо зав'язь нижня, нектарники відкриваються довгим каналом, що простягається до верхньої частини зав'язі. У квіток з інфралокулярними нектарниками плодолистки залишаються абсолютно вільними до дуже пізньої стадії розвитку, і злиття плодолистків повністю постгенітальне [137, 148].

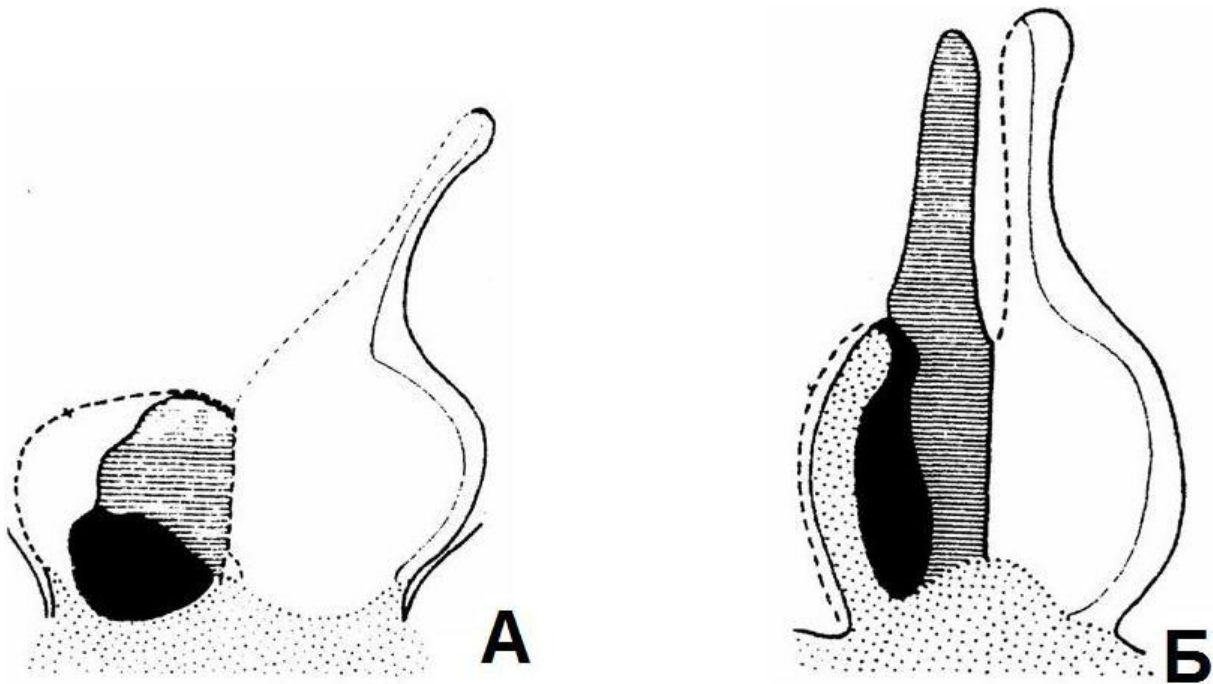


Рис. 1.2.3.3. Типи септальних нектарників за В. Ван Хіл, [137]:  
 А – інфралокулярний септальний нектарник; Б – інтралокулярний септальний нектарник. Септальний нектарник позначено чорним, зону постгенітального зростання – горизонтальною штриховкою, зону конгеніального зростання – крапочками.

Своєрідний тип інфралокулярних нектарників зустрічається в деяких базальних Alismatidae (особливо у родині Alismataceae, наприклад, у родах *Alisma* L. та *Damasonium* Mill.), між плодолистками, які мають майже вільні і об'єднуються тільки своїми основами через центри квітки [137]. У цих видів, нектарники приурочені до бічних стінок зав'язі в області базальних стінок плодолистків. Традиційно прийнято вважати, що еволюція септальних нектарників була спрямована на їх інтерналізацію, тобто, до зміщення їхньої позиції в перегородки зав'язі, як майже замкнутих порожнин з вузькими отворами [107, 137]. Ця гіпотеза інтерналізації пропонує прийняти, що гінецеї з інфралокулярними нектарниками більш примітивні, ніж ті, що мають типові септальні нектарники. В. Ван Хіл [137] довів, що в ході еволюційної інтерналізації, секреторні поверхні зміщувалися від ніжок плодолистків і основи гінецея до самої зав'язі, що дозволяє значно збільшити секреторну поверхню і, отже, потенційно виробляти більшу кількість нектару. Інтерналізація нектарників відбулася через розвиток спільної зовнішньої стінки плодолистків на відносно пізньому етапі. Гіпотеза інтерналізації узгоджується з відносно раннім розходженням деяких таксонів з інфралокулярними нектарниками у філогенії однодольних (наприклад, рід *Tofieldia* Huds., родина Alismataceae, рід *Japonolirion* Nakai, родина Petrosaviaceae). Тим не менш, деякі аспекти цієї гіпотези є проблематичними. Наприклад, В. Ван Хіл [137] не зміг знайти таксонів з нектарниками, які могли б розглядатися як проміжний тип між септальними інтралокулярними та інфралокулярними нектарниками.

Інфралокулярні нектарники присутні в деяких порядках однодольних, таких як *Asparagales*, *Poales*, *Arecales*, *Zingiberales* і *Commelinales* [148, 191, 197].

М. В. Ремізова [187] припустила, що розташування септальних нектарників в асцидіатній зоні плодолистків еволюційно більш консервативне, ніж їхнє розташування у фертильній частині зав'язі. Положення зав'язі є критичним фактором при оцінці еволюційних відносин між інфралокулярними і типовими септальними нектарниками. У декількох груп однодольних види з верхньою зав'яззю та інфралокулярними нектарниками (або з септальними нектарниками, які відкриваються каналом), мабуть, походять від предків з нижньою зав'яззю та септальними нектарниками. Цей спосіб походження був запропонований для родин *Bromeliaceae*, *Haemodoraceae*, *Nartheciaceae* та *Xanthorrhoeaceae* [187, 191, 197]. У цих випадках зміна положення гнізд зав'язі є ключовою у перетворенні та зміні типу нектарника. Септальні нектарники з дистальними отворами є адаптивно менш вигідними у квітці з верхньою зав'яззю, тому що нектар легко доступний для більшості квіткових відвідувачів [132]. Розташування нектарних щілин в основі гiнецея забезпечує спеціалізовані пристосування до конкретних запилювачів і збільшує можливості для контакту між тілом запилювачів та пиляками і приймочками. Зі зрозумілих причин, наявність нектарників будь-якого типу зменшує ймовірність вітрозапилення і запилення водою. Перигональні нектарники, які порівняно рідко зустрічаються в однодольних (крім ліліїд), часто пов'язані з епігінією [192, 193]. Наявність і відсутність септальних нектарників можуть бути у межах однієї родини, наприклад, в родинях *Nartheciaceae*, *Iridaceae*, *Dasypogonaceae*, *Tofieldiaceae*, *Arecaceae*, *Pontederiaceae* і *Haemodoraceae*.

Серед інших покритонасінних, структури, які морфологічно подібні до септальних нектарників, були описані в деяких базальних покритонасінних, таких як рід *Saruma* Oliv. (*Aristolochiaceae*, *Piperales*) і деяких видів *Nymphaea* L. (*Nymphaeaceae*, *Nymphaeales*) [118]. Ці структури є несекреторними нектарними щілинами між об'єднаними краями суміжних плодолистків [221]. Важливою відмінністю гiнецея дводольних з септальними нектарниками є у тому, що злиття між плодолистками тут виключно конгенітальне у родах *Nymphaea* і *Saruma*. Постгенітальне злиття має місце в процесі розвитку гiнецея у деяких представників родин *Nymphaeaceae* і *Aristolochiaceae*, але воно обмежене герметизацією окремих плодолистків [118] і не сприяє злиттю між плодолистками.

Останні дослідження доводять наявність септальних нектарників у гiнецеях апокарпного [185] та евскарпного [21] структурних типів серед однодольних. У класичній роботі П. Ван Тігема [219], присвяченій морфології та анатомії маточки, наведені детальні рисунки, які дозволяють класифікувати гiнецей з септальними нектарниками як евскарпний у представників родин *Maranthaceae*, *Cannaceae*, *Iridaceae*, *Hyacinthaceae*, *Hostaceae*, *Amaryllidaceae*, *Convallariaceae*. З цього випливає, що прямого зв'язку між типом гiнецея та наявністю септального нектарника не існує.

А. В. Одінцева [24] визначила існування двох принципово відмінних моделей організації септальних нектарників однодольних: об'єднаний *sensu novo* (септальний нектарник характеризується наявністю об'єднаних епідермісів усіх нектарних щілин, особливо у тій частині, яка виникає під час морфогенезу першою) та роздільний *sensu novo* (септальний нектарник, який складається з трьох нектарних щілин, що по всій висоті не мають спільних епідермісів). Серед однодольних часто зустрічається об'єднаний тип нектарника, який характеризується об'єднанням нектарних порожнин спільним епідермісом та наявністю вільних країв плодолистка. Роздільні нектарники широко не досліджені [25].

Згідно концепції вертикальної зональності септального нектарника Одінцевої А. В. [24] типовий септальний нектарник однодольних може містити, знизу доверху, наступні зони, пов'язані з певними зонами гiнецею за В. Ляйнфельнером: зона роздільного нектарника – в синасцидіатній і симплікатній зоні (основа зав'язі) (рис. 1.2.3.4 а), зона об'єданого септального нектарника – трипроменева або з постгенітально злитою центральною частиною, у гемісинасцидіатній або гемісимплікатній зоні (рис. 1.2.3.4 б, в) та зона зовнішнього септального нектарника – в асимплікатній зоні гiнецея, в якій плодолистки постгенітально злиті між собою (рис. 1.2.3.4 г, д).

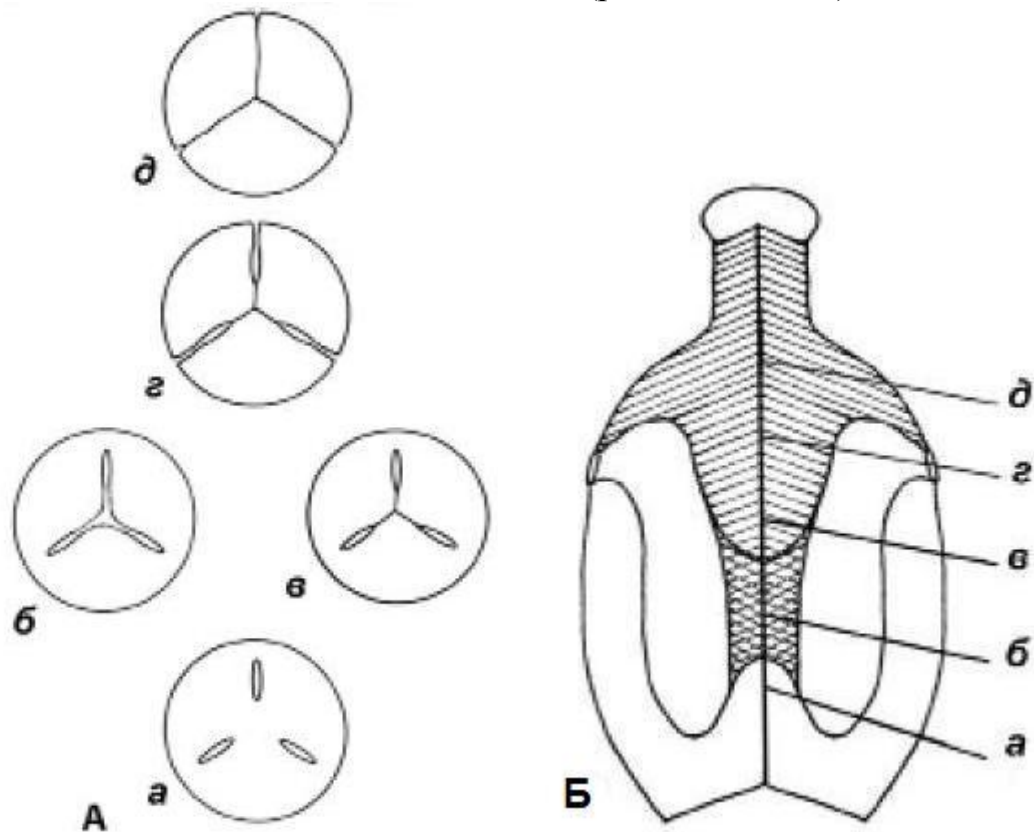


Рис. 1.2.3.4. Схема вертикальної зональності об'єданого септального нектарника *sensu novo* (А, Б). Гнізда зав'язі непоказані. Ліва і права половини поздовжнього зрізу на рис. Б проведені на радіусах двох септальних нектарників, під кутом  $120^\circ$ . Букви а-д на рисунку Б відповідають поперечним зрізам на рис. А. Ділянка постгенітального зростання заштрихована, ділянка об'єднаних порожнин нектарника показана подвійною штриховкою.

Отже, в еволюційній морфології квітки однодольних найбільше уваги приділяється походженню тримерної квітки, синкарпного гiнецея з септальними нектарниками та нижньої зав'язі [191, 204]. В останні роки було виявлене велике різноманіття структури септальних нектарників [31, 132, 137, 180, 184, 186-188], проте всі існуючі підходи для його аналізу є штучними і базуються на описових ознаках септального нектарника, без зв'язку його структури з структурою гiнецею [107, 198]. Незважаючи на велику кількість робіт присвячених септальним нектарникам, ніхто не вивчав їхню будову у зв'язку із зональністю гiнецея.

Згідно з молекулярними даними [79, 111, 164, 190], роди *Sansevieria* та *Dracaena* розглядають у межах родини Asparagaceae s. l. як сестринські групи, при чому в дослідженнях залучено по одному представнику з цих родів. Використання морфологічних ознак у філогенетичній систематиці представників родини Asparagaceae не дало розв'язків посталих проблем, оскільки для аналізу було використано лише ознаки зовнішньої морфології та деякі анатомічні ознаки [190].

Спеціальні дослідження квітки деяких видів сансев'єр раніше проводили тільки у зв'язку із вивченням структури нектарників [107] і розвитку гiнецея [164, 230, 169, 190].

Походження і основні напрямки еволюції однодольних – одна із найбільш дискусійних проблем філогенії покритонасінних рослин. Молекулярно-філогенетичні дані підтвердили уявлення про монофілію однодольних та їх походження від примітивних дводольних рослин. Вирішальне значення для розуміння морфологічної еволюції однодольних мають дані про найбільш архаїчні форми із сучасних представників. Сучасні уявлення про філогенію однодольних неузгоджені із жодною із традиційних гіпотез про еволюцію даної групи, а самі по собі молекулярні дані нічого не говорять про еволюцію морфологічних ознак. Саме тому, необхідні нові дослідження квітки однодольних.

Пошук нових таксономічно важливих ознак квітки в родині Asparagaceae пов'язаний з необхідністю впровадження нових методичних підходів до аналізу внутрішньої структури гiнецея та з більш детальним вивченням анатомічної організації квітки, зокрема із застосуванням концепції вертикальної зональності гiнецея і септального нектарника

## РОЗДІЛ 2. Особливості морфологічної і мікротехнічної методики дослідження

### 2.1. Систематичне положення модельних об'єктів

Для дослідження обрано 10 видів роду *Sansevieria*, а також 12 представників інших родів, які в різній мірі споріднені з родом *Sansevieria* і належать до родини Asparagaceae s. l.

Оскільки система родини Asparagaceae s. l. на даному етапі перебуває у стані реорганізації із залученням молекулярних даних, існує багато неформальних груп спорідненостей в межах родини, яким ще не надано таксономічного статусу. Наявна лише одна робота з використанням молекулярних даних [154] у якій використано більше ніж два об'єкти роду *Sansevieria*. Тому ми використали для нашого дослідження одну з найбільш поширених систем родини Asparagaceae П. Стівенса, викладену у вільному доступі на сайті MOBOT (рис. 2.1) [207]. Внутріщньородову систему роду *Sansevieria* приймали за П. А. Мансфельдом [156]. Оскільки нашою метою було з'ясування особливостей мікоморфологічної будови гінецея і анатомічної будови квітки роду *Sansevieria* та з'ясування і перевірка даних молекулярної систематики за порівняльно-морфологічним критерієм, ми обрали для аналізу представників родів різного ступеня спорідненості з родом *Sansevieria*, які, крім того являють різні типи організації оцвітини (трубчаста або вільна оцвітини, різна будова андроцею), відрізняються розміром і мерністю. Це широке коло об'єктів, які мають спільний план будови квітки і молекулярні дані підтверджують їхню близьку спорідненість.

Рід *Sansevieria* представлений десятьма видами і розміщений в центрі уваги, а всі інші досліджені роди представлені 1-2 представниками. Назви видів подано за IPNI [213], назви надродових таксонів приймаємо за А. Л. Тахтаджяном [209].

На даний час інтенсивно обговорюється правильність надання роду *Sansevieria* даної назви. Деякі вчені, зокрема Б. Менале, П. де Лука та Е. Гуачіо [159] вважають, що цей рід повинен називатися «*Sanseverinia*», оскільки це його перша назва, присвоєна ще у 1787 році В. Петагною, на честь власника Ботанічного саду на півдні Італії. Але чомусь світова ботанічна спільнота використовує назву роду «*Sansevieria*», яка була введена у номенклатуру пізніше, у 1794 році К. Тумбергом. У нашій роботі, ми приймаємо назву *Sansevieria* за К. Тумбергом, як найбільш поширену у ботанічному світі і законсервовану. Типом для роду *Sansevieria* виступає *Sansevieria thyrsoflora* (синонім *S. hyacinthoides*) [134, 159]. В дужках показано альтернативні назви таксонів порядку Asparagales за С. Л. Мосякіним та Л. І. Буюн [19].

Відділ Magnoliophyta Cronquist, Takht., W.Zimm.

Клас Liliopsida Batsch

Порядок Asparagales Bromhead

Родина Asparagaceae Juss.

Підродина Nolinoideae Burnett (родина Ruscaceae [19])

Рід *Sansevieria* Thunb.



Секція “Sansevieria”

Підсекція “Stolonifera”

1. *S. suffruticosa* N. E. Br.;

Підсекція “Sansevieria”

2. *Sansevieria grandicuspis* Haw. (синоніми *S. ensifolia* Haw., *S. pumila* Haw.);

3. *S. grandis* Hook.f. (синонім *S. hyacinthoides* (L.) Druce.);

4. *S. fernwood* Gr. (гібрид *S. parva* x *S. suffruticosa*);

5. *S. hyacinthoides* (L.) Druce. (синоніми *S. thyrsiflora* Petagna, *S. angustiflora* Lindb., *S. grandis* Hook.f., *S. ceylonica* Oken, *S. fulvocincta* Haw., *S. guineensis* (L.) Willd., *Sa. laetevirens* Haw., *S. latifolia* Bojer, *S. polyphylla* Haw., *S. rufocincta* Baker, *S. spicata* (Cav.) Haw., *S. stenophylla* Link);

6. *S. aetheopica* Thunb. (синоніми *S. caespitosa* Dinter, *S. glauca* Haw. *S. scabrifolia* Dinter, *S. thunbergii* Mattei);

7. *S. spicata* (Cav.) How. (синонім *S. hyacinthoides* (L.) Druce.);

8. *S. parva* N. E. Br. (синоніми *S. bequaertii* De Wild., *S. dooneri* N.E.Br.);

9. *S. trifasciata* Prain (синоніми *S. craigii* auct., *S. jacquinii* N.E.Br., *S. laurentii* De Wild., *S. zeylanica* var. *laurentii* (De Wild.) L.H.Bailey);

10. *S. dooneri* N. E. Br. (синонім *S. parva* N. E. Br.);

Рід *Dracaena* Vand. ex L.

11. *Dracaena fragrans* (L.) Ker Gawl. (синоніми *D. deremensis* Engl., *Cordyline fragrans* (L.) Planch., *Pleomele fragrans* (L.) Salisb.);

12. *Dracaena surculosa* Lindl. (синоніми *D. godseffiana* Sander ex Mast., *Draco surculosa* (Lindl.) Kuntze, *Nemampsis ternifolia* Raf., *Pleomele godseffiana* (Sander ex Mast.) N.E.Br., *Pleomele surculosa* (Lindl.) N.E.Br.);

Рід *Polygonatum* Mill.

13 *Polygonatum multiflorum* (L.) All.

Рід *Ruscus* L.

14. *Ruscus aculeatus* L.

Рід *Convallaria* L.

15. *Convallaria majalis* L.

Рід *Maianthemum* L.

16. *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt

Підродина Asparagoideae Burmeister (родина Asparagaceae [19])

Рід *Asparagus* L.

17. *Asparagus densiflorus* (Kunth) Jessop (синоніми *Asparagopsis densiflora* Kunth, *Asparagus myriocladus* Baker, *Protasparagus densiflorus* (Kunth) Oberm.);

18. *Asparagus fallax* Svent.

Підродина Agavoideae Herbert (родина Agavaceae [19])

Рід *Anthericum* L.

19 *Anthericum liliago* L. (синоніми *A. amoenum* Salisb., *A. intermedium* Willk., *Liliago vulgaris* C.Presl, *Ornithogalum gramineum* Lam, *Phalangium lilaceum* St.-Lag., *Phalangites liliago* (L.) Bubani);

Рід *Chlorophytum* Ker Gawl.



20. *Chlorophytum comosum* (Thunb.) Jacques

(Родина Laxmanniaceae [19])

Рід *Cordyline* R. Brown

21. *Cordyline fruticosa* (L.) A.Chev. (синоніми *Aletris chinensis* Lam., *Asparagus terminalis* L, *Convallaria fruticosa* L., *Cordyline dennisonii* André, *Cordyline hedychioides* F.Muell., *Dracaena alborosea* Baker, *Taetsia fruticosa* (L.) Merr.);

Родина Xanthorrhoeaceae

Підродина Asphodeloideae Juss.

Рід *Gasteria* Duval

22. *Gasteria verrucosa* (Mill.) H.Duval

Матеріал збирали у Ботанічному саду імені академіка О. В. Фоміна Київського національного університету імені Тараса Шевченка (*Sansevieria grandicuspis* Haw., *S. grandis* Hook.f.), Національному Ботанічному саду ім. М. М. Гришка (*S. fernwood* Gr., *S. hyacinthoides* (L.) Druce., *S. aetheopica* Thunb., *S. spicata* (Cav.) How., *S. parva* N. E. Br., *S. suffruticosa* N. E. Br., *S. trifasciata* Prain, *S. dooneri* N. E. Br., *Dracaena fragrans* (L.) Ker Gawl., *D. surculosa* Lindl.), Ботанічному саду Львівського національного університету ім. І. Франка (*Rúscus aculeatus* L., *Asparagus fallax* Svent.) на кафедрі ботаніки Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки (*Cordyline fruticosa* (L.) A.Chev., *Asparagus densiflorus* (Kunth) Jessop, *Gasteria verrucosa*(Mill.) H. Duval, *Chlorophytum comosum* (Thunb.) Jacques), Ботанічному саду Університету м. Грац (Австрія) (*Anthericum liliago* L.), у природних умовах (Волинська область) (*Convallaria majalis* L., *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt).

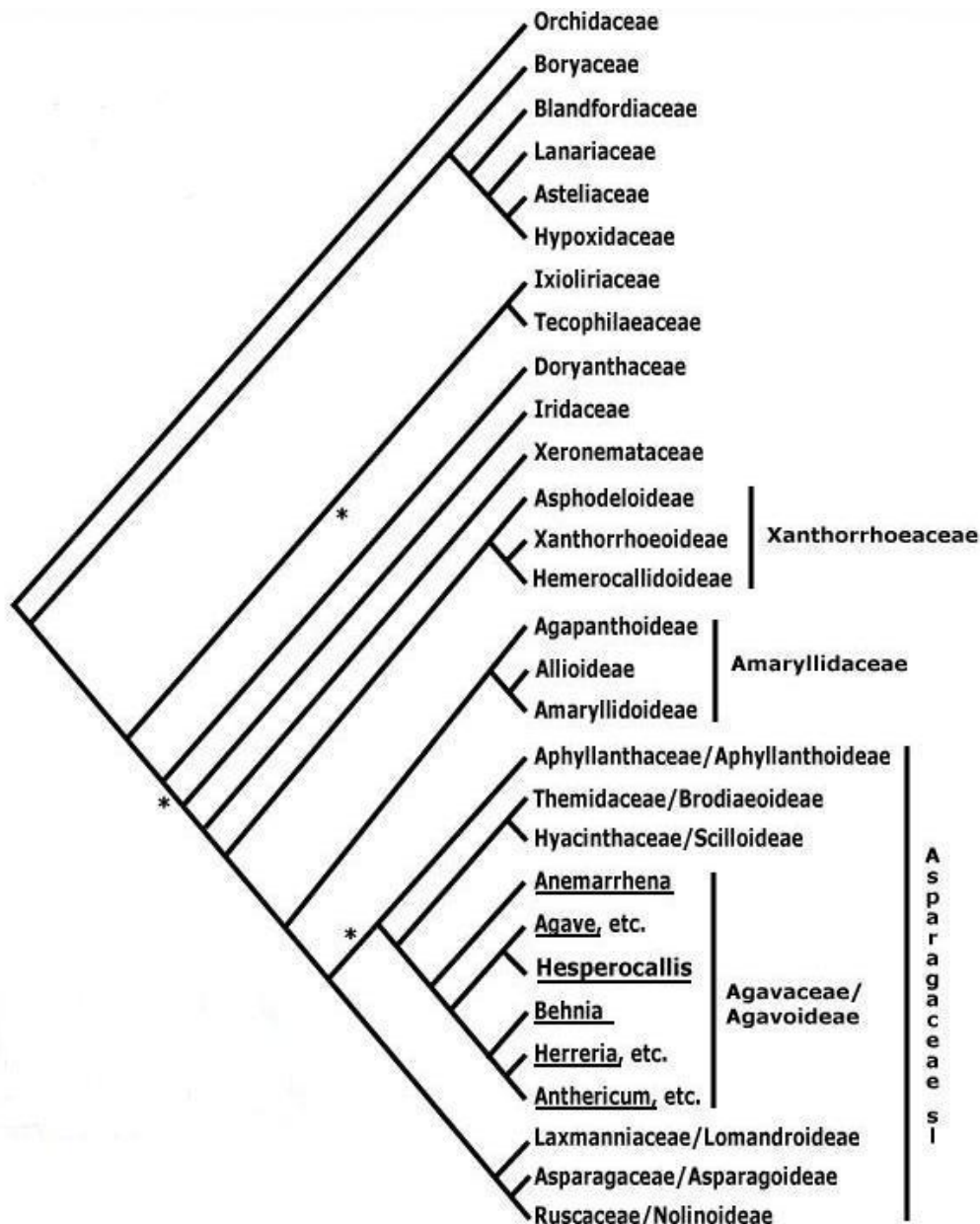


Рис. 2.1. Кладограма порядку Asparagales Link [207]  
 Знак \* позначає гілки з 50-79% підтримки, інші гілки мають більше 80% підтримки

## 2.2. Методики мікротехнічного дослідження

Для дослідження збирали розкриті квітки та бутони модельних рослин і фіксували у 70 % етанолі (див. Дод. Б). Зовнішню морфологічну будову квітки вивчали за допомогою стереоскопічного бінокулярного мікроскопа МБС–10 (СРСР) [29, 26]. Для дослідження мікоморфології й анатомії квітки для кожного виду виготовили постійні мікроскопічні препарати 5 квіток поперечних зрізів і 5 квіток поздовжніх зрізів. Це становить близько 1500 предметних шкелець, тобто близько 75000 серійних зрізів, за якими відновлювали просторову будову квітки та її провідну систему.

Для виготовлення постійних мікроскопічних препаратів зрізів квітки використані класичні методики просочення матеріалу парафіном [3]. Фіксатор з відпрепарованих квіток відмивали 70% спиртом із застосуванням вакуум-

інфільтрації в ексикаторі за допомогою насоса Комовського (див. Дод. Б. Табл. 2.2.1-2.2.3). Зрізи завтовшки 15-20 мкм виготовлені за допомогою ротаційного мікротому МПС – 2 (СРСР). Зневоднення матеріалу і просочення його парафіном здійснювали із використанням трет-бутанолу як розчинника парафіну у серії реагентів (див. Дод. Б) [3].

Блоки для різання виготовляли методом закрапування, який дозволяє точно орієнтувати об'єкт [26]. Зрізи послідовно клеїли на змочені дистильованою водою предметні скельця без використання клеючих речовин. Використовували контрастне подвійне фарбування зрізів барвниками астраблау (синє забарвлення протопласту і нездерев'янілих клітинних оболонок) і сафраніну (червоне забарвлення ядерця і здерев'янілих клітинних оболонок) у батареї для фарбування зрізів (див. Дод. Б). Зрізи заключали у канадський бальзам.

Мікроскопічні дослідження проведені за допомогою мікроскопа LABOVAL 4 фірми CARL ZEISS (Jena) та мікроскопа Olympus SZ 61 (Germany). Мікрофотографії виготовлені за допомогою мікрофотонасадки CARL ZEISS (Jena) з використанням перехідного кільця до дзеркальної цифрової фотокамери фірми CANON та фотонасадки Olympus SC 30 (Germany). Визначення масштабу проводили шляхом фотографування. Рисунки зрізів виготовляли за їхніми мікрофотографіями.

### **2. 3. Методи морфолого-анатомічного аналізу квітки**

Для усіх видів укладали детальні морфологічні та анатомічні описи будови квітки, які ілюстрували рисунками та фотографіями. При цьому зовнішню морфологію квітки аналізували з використанням загальноприйнятої термінології [16, 41, 2]. Ознаки будови тичинок були вивчені та описані за В. С. Чуповим [64-66]. Для порівняльно-морфологічної характеристики зрослоплодолисткових гінецеїв використаний метод структурних типів, запропонований С. О. Волгіним і В. М. Тихоміровим для аналізу гінецея дводольних [5].

Мікроморфологічні ознаки квітки, переважно гінецея, виявляли за допомогою мікроскопічного дослідження зрізів квітки. Зокрема, при вивченні структури гінецея ми звертали увагу на спосіб зростання плодолистків (постгенітальний чи конгенітальний), форму, зональність гінецея, розміри частин квітки (у мікрометрах), відносні розміри частин маточки (у відсотках або частках від розмірів загальної структури), гістологічні особливості (наявність диференціації секреторного епідермісу, наявність обтураторів, диференціація плацент та ін.). Тип плацентації та насінного зачатка описували за І. Шамровим [68-71].

Для аналізу внутрішньої будови гінецея використана концепція вертикальної зональності гінецеїв В. Ляйнфельнера [150], яка враховує лише конгенітальні зростання плодолистків (див. пункт 1.2.2). Згідно з цією концепцією, типовий плодолисток апокарпного гінецея має асцидіатну і плікатну зони. При зростанні таких плодолистків у синкарпному гінецеї

формується конгенітально багатогнізна синасцидінна, одногнізна симплікатна, перехідна гемісимплікатна й асимплікатна (апокарпна) зони. За неповного зростання плодолистків, лише в їхній зовнішній частині, формується гемісинкарпний гінецей із гемісинасцидінною, гемісимплікатною і асимплікатною зонами. Структуру септального нектарника аналізували згідно концепції вертикальної зональності септального нектарника [24] (див. пункт 1.2.3).

Для здійснення порівняльно-морфологічного аналізу квітки, потрібно враховувати всі дані її будови, зокрема структуру провідної системи квітки. П. Ван Тігем [219] у 1871 році запропонував для аналізу гінецея метод васкулярної анатомії ("порівняльної анатомії" за Ван Тігемом). Цей метод став важливим для встановлення плану будови квітки і використовується для гомологізації її частин у різних таксонах. Суть методу полягає у поясненні будови провідної системи квітки, спираючись на її подібність до провідної системи одноосьового вкороченого пагона з обмеженим ростом, у якому в провідний циліндр квітколожа входять переважно трипучкові сліди чашолистків і плодолистків та однопучкові сліди пелюсток і тичинок [12, 110]. Основним завданням васкулярно-анатомічного дослідження є визначення закономірностей організації провідної системи квітки, а також іннервації окремих її частин та використання цих даних у порівняльно-морфологічному аналізі.

При цьому традиційно використовувалася концепція консерватизму провідної системи квітки. Основними положеннями теорії консерватизму провідної системи квітки за Дж. Генслоу [138]: 1. Ступені злиття провідних пучків квітки є показниками прогресивності видів; 2. Наявність "залишкових пучків" є свідченням існування в минулому відповідних органів, що зазнали редукції; 3. Розташування ксилеми і флоєми, тобто орієнтація провідних пучків допомагають встановити гомологічні органи. У 60-70-х роках минулого століття принцип консерватизму провідної системи квітки піддавався критиці на підставі того, що провідні тканини виконують дуже важливі актуальні функції (живлення органів і опора), а не лише несуть рудиментарні, архаїчні ознаки і тому консерватизм у провідній системі відсутній [104, 125-128, 198].

Обдумане використання даних, отриманих методом васкулярної анатомії, забезпечує йому, поряд з онтогенетичним методом, першість серед методів порівняльної морфології квітки. Вчені, які звертаються до методу васкулярної анатомії, наполягають на необхідності підтвердження цих даних іншими методами для перевірки правильності гіпотези [6-8, 9, 10, 94, 125-128, 167, 222-225], а також є дослідники, які визнають наявність консерватизму провідної системи та її відсутність у деяких випадках.

Згідно модифікації С. О. Волгіна [5], метод васкулярної анатомії не використовується безпосередньо, для визначення морфологічної будови частин квітки, а слугує джерелом додаткової і самостійної інформації для порівняльно-еволюційно-морфологічного аналізу квітки та її частин.

## 2.4 Методи кількісного аналізу морфологічних даних

Кластерний аналіз використовують, коли наявний великий набір даних, але немає жодної апріорної гіпотези про класи цих даних [11, 18]. Оскільки для представників роду *Sansevieria*, а також роду *Dracaena*, характерний спільний план будови оцвітини та андроцея, було застосовано статистичний кількісний аналіз на основі морфометричних ознак будови оцвітини і андроцея. Для цього за допомогою бінокюляру вимірювали кількісні параметри у 10 квітках десятих видів роду *Sansevieria* і два види роду *Dracaena* та за середніми значеннями проводили кластеризацію. Для цього використана програма STATGRAPHICS PLUS 5.1. Застосовано деревоподібну кластеризацію методом Евклідових відстаней.

За результатами аналізу усіх досліджених видів, було отримано велику кількість нових якісних ознак мікроморфології та васкулярної анатомії квітки, які були використані для філогенетичного аналізу таксонів. Для всіх досліджених видів ми будували матрицю якісних морфологічних ознак та ознак васкулярної анатомії, представлених у таблиці (див. Табл. 4.5.1). Поляризували ознаки згідно з уявленнями про направленість еволюції частин квітки [12, 13, 36, 110, 166, 209]. Пояснення ознак наведені у тексті розділу 4.5. Отриману матрицю проаналізували з використанням програми TNT 1.1. [226].

Для аналізу матриці використаний метод максимальної парсимонії, який здійснювали шляхом евристичного пошуку оптимальної та найкоротшої кладограми. Отримані 22 максимально парсимонічних дерева, за аналізом яких, отримане консенсусне дерево з 50% підтримкою та дерево із зазначеними синапоморфіями.

### РОЗДІЛ 3. Морфологічна та анатомічна будова квітки *Sansevieria* і споріднених таксонів

#### 3.1. Морфологія та анатомія квітки в роді *Sansevieria* Thunb.

##### *Sansevieria suffruticosa* N. E. Br.

Квітки *Sansevieria suffruticosa* 35-40 мм завдовжки (рис. 3.1.1, А), злегка зигоморфні. Приквітки яйцеподібні 2,5 мм завдовжки, 1,2 мм завширшки, шкірясті, світло-жовті. Квітконіжка 3 мм завдовжки, 0,8 мм у діаметрі, на ½ довжини зі зчленуванням. Приквіточка одна, задня, яйцеподібна, з основою 0,7 мм, в середній частині завширшки 0,5 мм, завдовжки 1,3 мм, шкіряста, світло-жовта. Оцвітину проста, віночкоподібна, шестичленна, білого кольору. Листочки простої оцвітини й андроцей до половини зрослі у квіткову трубку (рис. 3.1.1, Б). Квіткова трубка циліндрична, 15-20 мм завдовжки, 2,2 мм у діаметрі. Вільні лопаті простої оцвітини лінійні, 15-20 мм завдовжки, 1,8 мм завширшки, із загнутою верхівкою.

Тичинки зовнішнього кола відокремлюються від квіткової трубки дещо нижче, ніж тичинки внутрішнього кола. Довжина вільних частин зовнішнього кола тичинок 10,5 мм, а внутрішнього кола – 12 мм. Тичинкові нитки хвилясті, у тичинок зовнішнього кола вони 0,3 мм в діаметрі, а у внутрішнього кола – 0,5 мм в діаметрі. Пиляки хвилясті, 2,5 мм завдовжки, 0,7 мм завширшки, з'єднані з тичинковими нитками нижче середини (рис. 3.1.1, Б).

Гінецей складається з трьох зрослих плодолистків, у кожному з них є по одному насінному зачатку у медіанному положенні, обтуратор фунікулярний, плацентация парієтальна. Маточка дещо зигоморфна (рис. 3.1.1, В). Зав'язь оберненояйцеподібна, зі зморшкуватою поверхнею, 1,2 мм в діаметрі, 2,6 мм висотою. Від основи зав'язі на радіусах її перегородок помітні септальні борозенки (рис. 3.1.2., Г), по яких може стікати нектар. Стовпчик розміщений трохи збоку від верхівки зав'язі, колінчасто зігнутий у верхній частині, 20 мм завдовжки, 0,3 мм в діаметрі. Лопаті приймочки напівкруглі (див. Дод. А. 1.3. А), 0,4 мм завдовжки (рис. 3.1.2, Н). Канали стовпчика апікальні [46, 50].

У верхній частині квітконіжки, в основі квіткової трубки, у тичинкових нитках і у стінці зав'язі наявні ідіобласти з клітинними включеннями – рафідами. У вільних верхівках листочків оцвітини, в'язальці та стовпчику вони відсутні.

У гінецеї *S. suffruticosa* значну частину висоти зав'язі займають паренхімні основа і дах зав'язі (див. Дод. А. 1.3. Б), відповідно, 320 і 560-600 мкм, що в сумі відповідає висоті її гнізд. Тому в зав'язі *S. suffruticosa* ми виділили три частини: основу зав'язі, яка обмежується зверху порожнинами гнізд, гнізда зав'язі з фертильною і стерильною ділянками та дах зав'язі – від рівня формування каналів стовпчика до повного зникнення нектарних щілин.

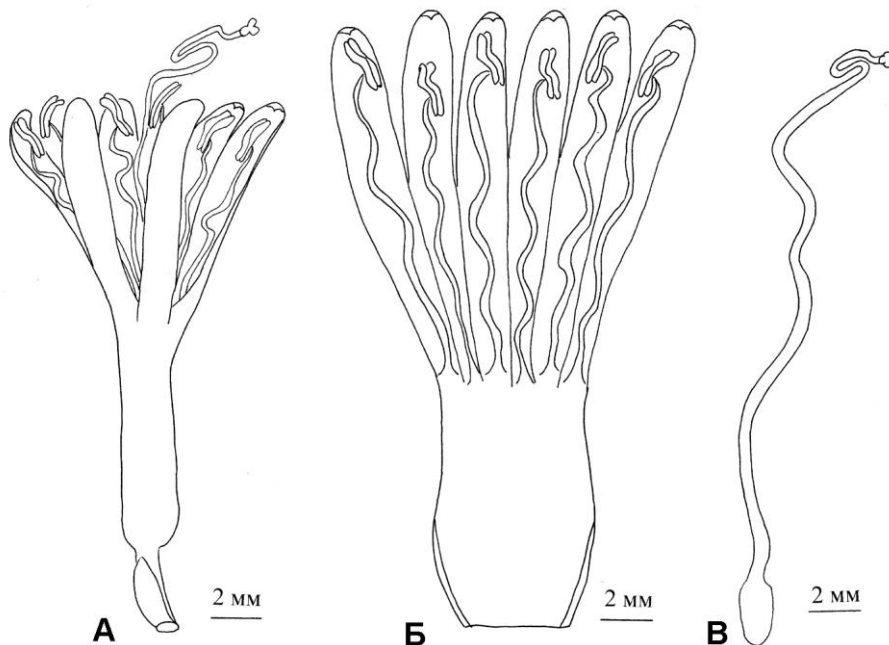


Рис. 3.1.1. Морфологія квітки *Sansevieria suffruticosa* N. E. Br.: А – загальний вигляд квітки, Б – розгорнута оцвітина та андроцей, В – маточка.

Плодолистки *S. suffruticosa* зрослі від основи до верхівки стовпчика. В основі зав'язь не містить порожнин на 320 мкм її висоти (рис. 3.1.2, Г, Д), вище вона стає тригніздною (рис. 3.1.2 Е). Близько 60 мкм від основи гнізд з'являється септальний нектарник, який являє собою невелику трипроменеву щілину в центрі зав'язі, заввишки близько 40 мкм, а вище – три окремі вузькі порожнини (рис. 3.1.2, Ж). Фунікулус займає більше 3/4 висоти зав'язі (табл. 3.1.1). На рівні прикріплення фунікулусів у центрі квітки наявна невелика порожнина (рис. 3.1.2, Ж), утворена внаслідок розходження замкнених гнізд плодолистків. Вище прикріплення насінних зачатків між вентральними краями кожного плодолистка з'являються щілини, які залишаються постгенітально зімкнутими. На 100 мкм вище від насінного зачатка гнізда зав'язі поступово звужуються із формуванням поблизу центру квітки вузького каналу (рис. 3.1.2, З), що продовжується у стовпчик. У стовпчику канали заповнені секретом (рис. 3.1.2, Л, М) [46, 50].

За В.Ляйнфельнером [150], у гінецеї *S. suffruticosa* ми виділяємо такі структурні зони: нижню стерильну багатогніздную зону, висотою близько 60 мкм, яка відповідає синасцидіатній структурній зоні, багатогніздную зону зі септальним нектарником – гемісинасцидіатну структурну зону (див. Дод. А. 1.1. А-Б), в якій розміщений насінний зачаток, її висота близько 740 мкм, одногніздную стерильну зону із септальним нектарником – гемісимплекатну структурну зону, висота якої близько 300 мкм (див. Дод. А. 1.2. А) та асимплекатну зону. Гемісимплекатна зона розміщена на рівні верхньої частини гнізд і в даху зав'язі. Верхня частина даху зав'язі, весь стовпчик і приймочка відповідають асимплекатній (див. Дод. А. 1.2. Б) структурній зоні гінецея, в якій плодолистки постгенітально злилися.

Дах зав'язі виявляє перехідний характер: тут формується внутрішня структура стовпчика і відбувається об'єднання внутрішнього септального

нектарника із септальними борозенками. Тип септального нектарника при цьому змінюється з внутрішнього на зовнішній за Е. Дауман [107] та з нелабіринтного на лабіринтний за Р. Шмідт [198].

Таблиця 3.1.1

**Висота зон зав'язі та септального нектарника  
*Sansevieria suffruticosa* N. E. Br.**

| Номер квітки | Висота трьох гнізд зав'язі, мкм | Відносна висота фертильної зав'язі від висоти гнізд, (%) |                |                       | Загальна висота септального нектарника (А+Б+В)*, мкм |
|--------------|---------------------------------|--|----------------|-----------------------|--|
|              |                                 | Нижня стерильна зона                                     | Фертильна зона | Верхня стерильна зона |  |
| 1.           | 900, 900, 920                   | 11   | 78-80          | 9-11                  | 800+200+380  |
| 2.           | 840, 840, 880                   | 14-17  | 74-78          | 5-10                  | 760+120+420  |
| 3.           | 900, 920, 920                   | 15   | 76-78          | 7-9                   | 800+140+420  |
| 4.           | 900, 920, 920                   | 11-14  | 77-80          | 7-9                   | 800+200+400  |
| 5.           | 840, 880, 900                   | 11-14  | 76-80          | 9-11                  | 800+180+380  |

\*Примітка. Запис А+Б+В включає: висоту внутрішнього септального нектарника на рівні гнізд зав'язі (А) та на рівні даху зав'язі (Б), та висоту нектарної щілини (В).

Септальні нектарники *S. suffruticosa* розміщені вздовж усієї зав'язі у вигляді окремих порожнин, замкнених ззовні конгенітально зрослими плодолистками, а зсередини – постгенітально з'єднаними епідермісами плодолистків. Лише в основі септальний нектарник представлений короткою спільною трипроменевою щілиною.

Провідна система квітки у верхній частині квітконіжки складається з дев'яти великих колатеральних провідних пучків, розміщених одним колом, та кількох дрібних пучків, що прилягають до великих пучків зсередини (рис. 3.1.2, А). В основі квітки назовні відхиляються три стовбурові провідні пучки на радіусах зовнішніх листочків оцвітини та дещо вище – ще три стовбурові провідні пучки на радіусах внутрішніх листочків оцвітини (рис. 3.1.2, Б). Стовбурові провідні пучки на радіусах зовнішніх і внутрішніх листочків оцвітини одразу в квітколожі розділяються радіально на зовнішню та внутрішню гілки (рис. 3.1.2, В). Зовнішня гілка продовжується як слід листочка оцвітини, а внутрішня подвійна гілка – як слід тичинки. Сліди зовнішніх листочків оцвітини не розгалужуються, а сліди внутрішніх листочків оцвітини мають бічні горизонтальні відгалуження в основі вільних лопатей оцвітини. Сліди тичинок розгалужені при основі (рис. 3.1.2, Л). Усі провідні пучки квітки – колатеральні закриті, містять дуже мало трахеальних елементів.



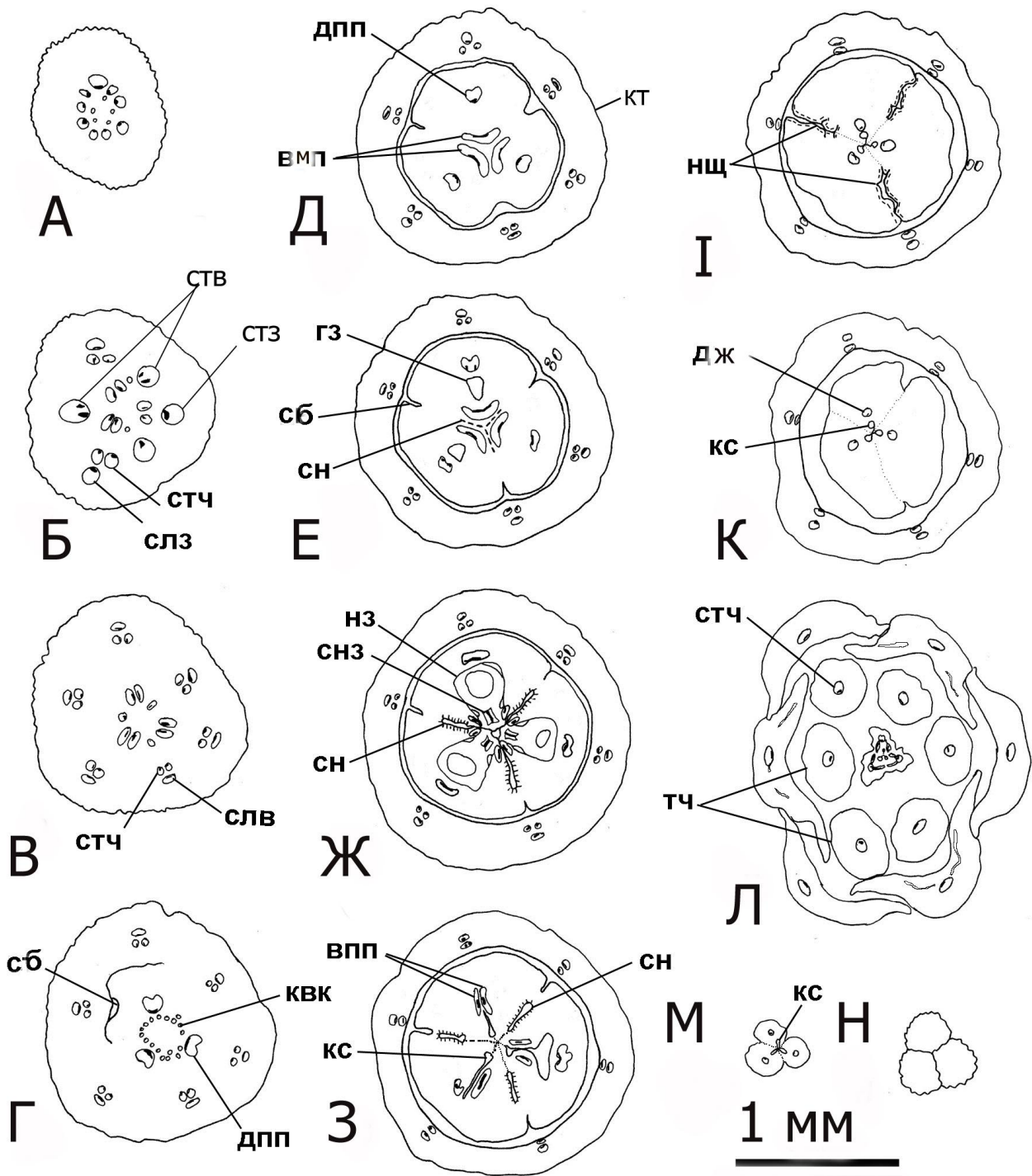


Рис. 3.1.2. Серія поперечних зрізів квітки *Sansevieria suffruticosa* N. E. Br.

Вище утворення стовбурових пучків оцвітини й андроцею в провідній системі у центрі квітки формується три пари провідних пучків на радіусах зовнішніх листочків оцвітини та ще три дрібні пучки, що чергуються з ними (рис. 3.1.2, В). Провідні пучки на радіусах зовнішніх листочків оцвітини зливаються попарно і формують три дорзальних пучки плодолистків (рис. 3.1.2, Г). У зав'язі дорзальні провідні пучки не розгалужені.

Приблизно на рівні основи зав'язі (але нижче її гнізд) із трьох дрібних пучків формується коло з численних дрібних провідних пучків (рис. 3.1.2, Г). Вище, під гніздами зав'язі, це коло перетворюється на три масивні півмісяцеві провідні пучки (рис. 3.1.2, Д), що лежать у медіанних площинах плодолистків – вентральні-медіанні пучки. Ксилема у цих пучках розміщена ззовні від флоєми. У насінний зачаток входить середня (медіальна) частина кожного вентральні-медіанного пучка (рис. 3.1.2, Ж), а бічні частини вентральних пучків проходять у перегородки зав'язі як парні вентральні пучки плодолистка і зливаються з дорзальним пучком над порожниною гнізда (рис. 3.1.2, Ж, З). Септальні нектарники не іннервуються. У місці з'єднання дорзального пучка з двома вентральними пучками формується цілісна дорзальна жилка, яка продовжується у стовпчик і доходить до його верхівки (рис. 3.1.2, З-М). У нижній частині стовпчика від дорзальних жилок відходить по два горизонтальних відгалуження (рис. 3.1.2, Л). Усередині зав'язь дещо зигоморфна: різниця у висоті гнізд одної зав'язі становить 20-60 мкм (табл. 3.1.1). Вище формування каналів стовпчика септальні нектарники об'єднуються із септальними борозенками, утворюючи на поверхні зав'язі залозисті і звивисті нектарні щілини (рис. 3.1.2, І), які поступово вкорочуються, а епідерміс плодолистків злипається постгенітально (рис. 3.1.2, К).

### ***Sansevieria hyacinthoides* (L.) Druce**

Квітки *Sansevieria hyacinthoides* до 60 мм завдовжки, злегка зигоморфні (рис. 3.1.3, А). Приквітка яйцеподібна, близько 7,5 мм завдовжки, завширшки 3,4 мм в середній частині, шкіряста, світло-коричнева. Квітконіжка до 7 мм завдовжки, близько 1,8 мм в діаметрі, має зчленування на 2/3 довжини. Приквіточка одна, задня, яйцеподібна, до 4 мм завдовжки, 3 мм завширшки при основі, шкіряста. Оцвітина світло-жовта. Листочки простої оцвітини й андроцей формують квіткову трубку 2,6-3,7 мм у діаметрі (рис. 3.1.3, Б). Листочки простої оцвітини близько 50 мм завдовжки, на 2/3 довжини зрослі, у вільній частині 1,3 мм завширшки із загнутою верхівкою. Тичинкові нитки довжиною до 9 мм, в діаметрі 0,4 мм. Тичинкові нитки зовнішнього кола кріпляться до пиляків дещо нижче, ніж тичинки внутрішнього кола.

Пиляки лінійні, інтрозні, довжиною до 4 мм, завширшки близько 1 мм. Зав'язь яйцеподібна, гладенька, 2,6 мм у діаметрі, до 5 мм висотою (рис. 3.1.3, В). На зав'язі помітні поздовжні септальні борозенки (рис. 3.1.4, Д-М). Ці борозенки вистелені незалозистим епідермісом і слугують для стікання нектару з отвору септального нектарника [47, 49, 51].

Стовпчик термінальний, звивистий і зігнутий, довжиною до 51 мм і 0,4-0,7 мм у діаметрі (рис. 3.1.3, В, рис. 3.1.4, П, Р). Приймочка трилопатева, з

напівкруглими лопатями (див. Дод. А. 2.3. А) (рис. 3.1.4, С). У квітконіжці та всіх частинах квітки наявні клітинні включення – рафіди.

На цьому рівні у зав'язі є шість конгеніально замкнутих порожнин – три гнізда і три септальних нектарники. Така структура зав'язі зберігається на висоті 160 мкм, а вище три порожнини септальних нектарників з'єднуються між собою трипроменевою щілиною із двох рядів епідермальних клітин, які щільно з'єднані між собою постгенітально (рис. 3.1.4, З). На цьому ж рівні з'являється основа фунікулюса насінного зачатка.

У кожному гнізді наявний один насінний зачаток (див. Дод. А. 2.3. Б) у медіанному положенні, з мікропіле, обернутим донизу. Вище прикріплення фунікулюсів плодолистки роз'єднуються в центрі, формуючи невелику порожнину. Над насінними зачатками вентральні краї плодолисток ще 180 мкм залишаються зрослими, а вище вони роз'єднуються з утворенням вентральних щілин, які об'єднують гнізда всіх плодолисток (рис. 3.1.4, Л). Ще вище гнізда зав'язі поступово звужуються у щілини (рис. 3.1.4, М), а вище з них формуються вузькі канали стовпчика (рис. 3.1.4, Н), заповнені секретією. Висота гнізд зав'язі для п'яти досліджених квіток становила 1140-(1380) 1460 мкм, різниця у висоті гнізд одної зав'язі – 20-120 мкм, фунікулюс прикріплюється трохи нижче середини висоти зав'язі [49, 51].

Отже, гінецей *S. hyacinthoides* має потовщену основу зав'язі (див. Дод. А. 2.1. А), висотою близько 1240 мкм, в якій відсутні гнізда, але наявні три щілини септального нектарника. Дах зав'язі у *S. hyacinthoides* потовщений до 760 мкм.

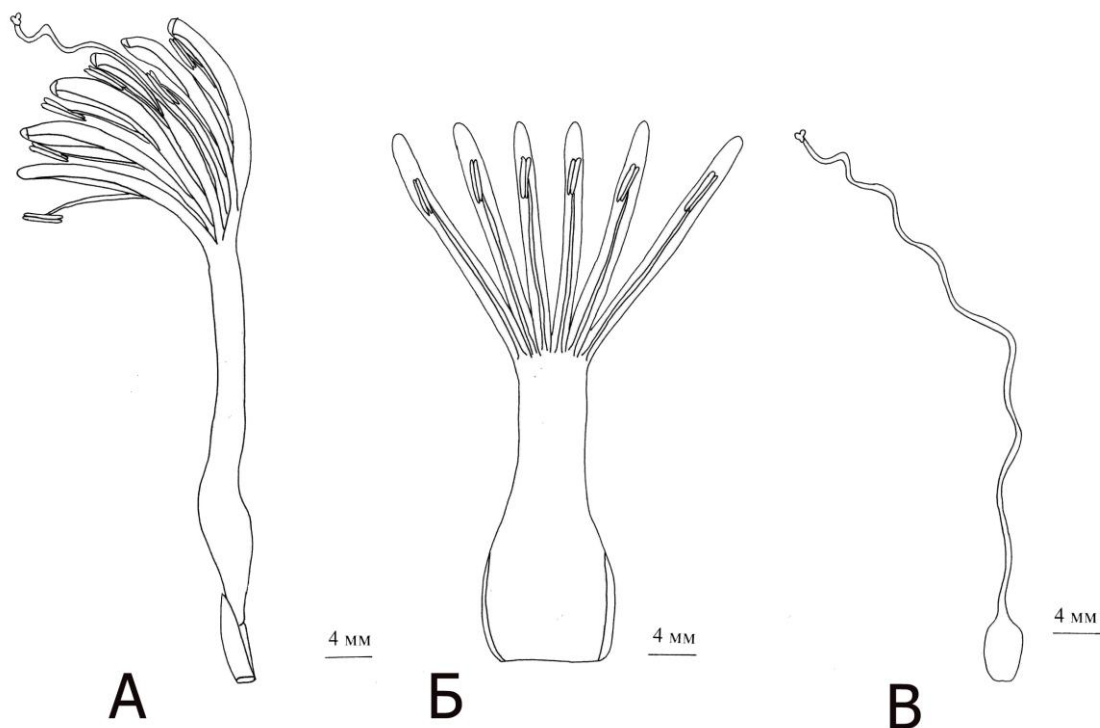


Рис. 3.1.3. Морфологія квітки *Sansevieria hyacinthoides* (L.) Druce.: А – загальний вигляд квітки, Б – розгорнута оцвітина та андроцей, В – маточка.

Зональність гінцея за В.Ляйнфельнером [150] є такою: в основі гнізд наявна коротка синасцидіатна структурна зона 160 мкм, в якій розміщуються три окремі гнізда зав'язі та три щілини септальних нектарників, не з'єднані між собою епідермісами. Вище наявна гемісинасци діатна зона (див. Дод. А. 2.1. Б), в якій міститься насінний зачаток (табл. 3.1.2). Ця зона є найдовшою у зав'язі (близько 900 мкм). Вище розміщуються гемісимплікатна зона, висотою 680 мкм, яка займає верхню частину гнізд і половину даху зав'язі (див. Дод. А. 2.2. А). Асимплікатна зона (див. Дод. А. 2.2. Б) починається в даху зав'язі, в місці об'єднання септальних нектарників із септальними борозенками і продовжується у стовпчику до приймочки.

Септальні нектарники тягнуться вздовж гнізд зав'язі та вище, в її дах, на 360 мкм, де об'єднуються із септальною борозенкою, формуючи залозисту нектарну щілину, висотою близько 400 мкм (рис. 3.1.4, Н). Нектарні щілини прямі, нерозгалужені, слабо залозисті, до верху поступово вкорочуються, а плодолистки злипаються постгенітально (рис. 3.1.4, О). Стовпчик трикутний у перерізі, з трьома зближеними каналами в центрі (рис. 3.1.4, Р).

Септальний нектарник *S. hyacinthoides* відповідає на всій його висоті ліліюїдному типу за Р. Шмідт [198] – нелабірінтний роздільний нектарник (740 мкм). За класифікацією Е.Дауман [107], септальний нектарник відповідає внутрішньому типу до місця об'єднання порожнин нектарника зі септальними борозенками, а вище цього рівня, в місці виведення нектарника назовні у вигляді нектарної щілини, – зовнішньому типу.

Таблиця 3.1.2

**Висота зон зав'язі та септального нектарника  
*Sansevieria hyacinthoides* (L.) Druce**

| Номер квітки | Загальна висота септального нектарника *, мкм | Відносна висота фертильної зав'язі від висоти гнізд, (%) |                |                       | Висота трьох гнізд зав'язі, мкм |
|--------------|---|--|----------------|-----------------------|---------------------------------|
|              |   | Нижня стерильна зона                                     | Фертильна зона | Верхня стерильна зона |                                 |
| 1.           | 560+1400+360                                  | 10-13  | 50-52          | 36-39                 | 1380, 1400, 1400                |
| 2.           | 570+1460+360                                  | 11   | 52-53          | 36-37                 | 1420, 1420, 1460                |
| 3.           | 560+1180+360                                  | 14   | 52-54          | 32-34                 | 1140, 1140, 1180                |
| 4.           | 560+1260+360                                  | 13-15  | 50-54          | 35-35                 | 1240, 1240, 1260                |
| 5.           | 560+1320+300                                  | 12   | 50-55          | 33-38                 | 1200, 1320, 1320                |

\* Примітка. Запис А+Б+В включає: висоту внутрішнього септального нектарника на рівні гнізд зав'язі (А) та на рівні даху зав'язі (Б), та висоту нектарної щілини (В).

У квітконіжці проходить провідний циліндр, трикутний у перерізі, який у верхній частині квітконіжки формує кільце із трьох великих провідних пучків на радіусах зовнішніх листочків оцвітини (рис. 3.1.4, А) і кілька дрібних, які іноді анастомозують між собою.



У квітколожі (рис. 3.1.4, Б-Г) центральний циліндр збільшується в діаметрі, набуває трикутної форми і майже на одному рівні від нього відходять шість провідних пучків (рис. 3.1.4, Б): три на радіусах зовнішніх листочків оцвітини і три на радіусах внутрішніх листочків оцвітини. Дещо вище, майже на одному рівні ці провідні пучки діляться в радіальній площині на слід листочка оцвітини та слід тичинки (рис. 3.1.4, В). Сліди тичинок і листочків оцвітини цілісні, нероздвоєні. Сліди зовнішніх листочків оцвітини не розгалужуються, а сліди внутрішніх листочків оцвітини формують дрібні горизонтальні відгалуження у вільних лопатях оцвітини (рис. 3.1.4, П). Вище відходження стовбурових пучків листочків оцвітини і тичинок (рис. 3.1.4, В, Г) із провідного циліндра формуються три дорзальних пучки плодолистків і 6-7 провідних пучків, розміщених одним колом – корені вентральних пучків плодолистка. Вище ці пучки формують три півмісяцеві групи дрібних пучків на радіусах перегородок, до середини від щілин нектарників, із ксилемою, орієнтованою назовні (рис. 3.1.4, Е). Із цих пучків вище формуються парні вентральні пучки плодолистків і кілька дрібних пучків, які сліпо закінчуються (рис. 3.1.4, Ж).

У насінний зачаток входить один провідний пучок, який виникає при злитті двох відгалужень від обох вентральних пучків одного плодолистка (рис. 2, І). Вище формування сліду насінного зачатка, вентральні пучки відхиляються назовні (рис. 3.1.4, К, Л) і з'єднуються над гніздами зав'язі з дорзальним пучком (рис. 3.1.4, М). Від дорзального пучка на рівні фертильної ділянки зав'язі відходять дрібні та сліпі бічні відгалуження (рис. 3.1.4, І, К). Дорзальна жилка продовжується у стовпчик без розгалужень до самої верхівки (рис. 3.1.4, Н-Р) [49, 51].

### ***Sansevieria aethiopica* Thunb.**

Квітки *Sansevieria aethiopica* значно відрізняються між собою за розмірами, 13,5-41 мм завдовжки (рис. 3.1.5, А). Приквітка видовжено-яйцеподібна, близько 15 мм завдовжки, 4,5 мм завширшки. Квітконіжка 8 мм завдовжки, до 1,6 мм у діаметрі, має зчленування на 2/3 довжини. Приквіточки дві, видовжено-яйцеподібні: бічна передня 5 мм завдовжки, 2,7 мм завширшки (при основі – 3 мм), бічна задня 4,3 мм завдовжки та 2,2 мм завширшки (при основі – 2,6 мм). Квіткова трубка 6,75-21 мм завдовжки, 1,5-2,0 мм у діаметрі, такої ж довжини, як вільні листочки оцвітини (рис. 3.1.5, Б). Листочки простої оцвітини 2-3 мм завширшки. Довжина зовнішніх тичинок 10,5-36,2 мм, довжина внутрішніх тичинок – 11,0-36,5 мм. Тичинкові нитки при основі крилаті, ребристі. Пиляки до 3,6 мм довжиною, з'єднані дещо нижче середини з тичинковою ниткою. Зав'язь 1,6 мм в діаметрі, 1,45-2,0 мм висотою.

Стовпчик хвилясто зігнутий (рис. 3.1.5, В). Висота квітколожі за серією зрізів – близько 820 мкм (рис. 3.1.6, Б-Е). Приймочка трилопатева (див. Дод. А. 3.3. А). У всіх частинах квітки наявні рафіди.



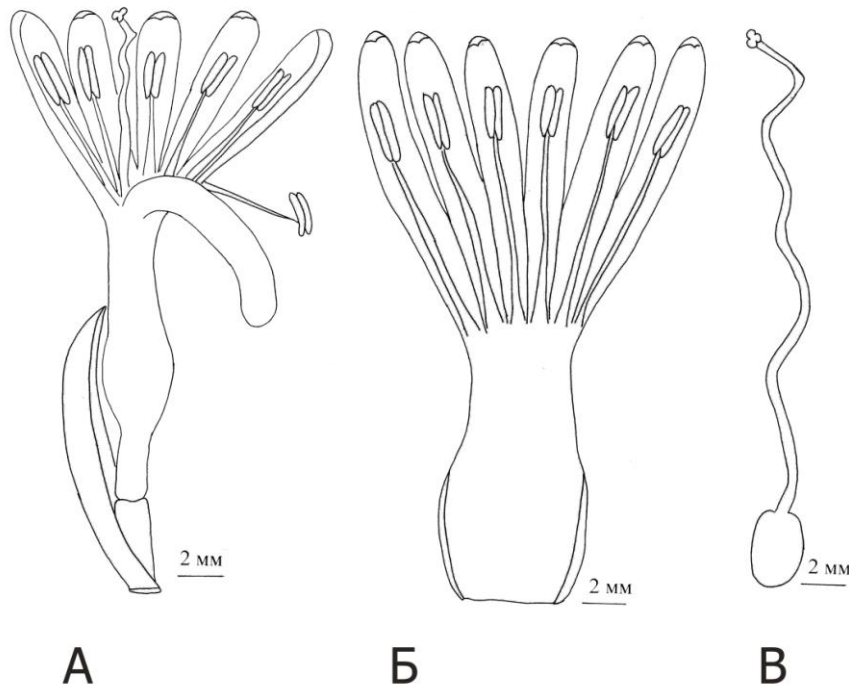


Рис. 3.1.5. Морфологія квітки *Sansevieria aethiopica* Thunb:  
 А – загальний вигляд квітки, Б – розгорнута оцвітину та андроцей,  
 В – маточка.

Основа зав'язі *S. aethiopica* (див. Дод. А. 3.1. Б) завдовжки близько 200 мкм. У цього виду різниця у висоті гнізд зав'язі (див. Дод. А. 3.3. Б) одної квітки становить 20-80 мкм (табл. 3.1.3). Дах зав'язі займає 360 мкм, канали стовпчика апікальні.

Гінецей *S. aethiopica* містить наступні структурні зони за В. Ляйнфельнером [150]: синасцидіатну, гемісинасцидіатну (див. Дод. А. 3.2. А), гемісимплекатну та асимплекатну (див. Дод. А. 3.2. А). Синасцидіатна зона коротка 140 мкм, стерильна.

Гемісинасцидіатна зона найдовша 540 мкм, в основі і у верхній частині вона стерильна, в середній її частині міститься насінний зачаток. Гемісимплекатна зона розміщена вище насінного зачатка 260 мкм. Асимплекатна зона починається від місця об'єднання септального нектарника з септальною борозенкою [56].

На 120 мкм нижче дна гнізд у *S. aethiopica* з'являються три окремі порожнини септальних нектарників, замкнуті ззовні і зсередини конгенітально (рис. 3.1.6, Ж). Така структура нектарника зберігається вздовж 260 мкм, а вище порожнини нектарника об'єднується трипроменевою щілиною із двох рядів епідермальних клітин, зімкнутих постгенітально (рис. 3.1.6, І, К).

**Висота зон зав'язі та септального нектарника *Sansevieria aethiopica* Thunb.**

| Номер квітки | Загальна висота септального нектарника *, мкм | Відносна висота фертильної зав'язі від висоти гнізд, (%) |                |                       | Висота трьох гнізд зав'язі, мкм |
|--------------|---|--|----------------|-----------------------|---------------------------------|
|              |   | Нижня стерильна зона                                     | Фертильна зона | Верхня стерильна зона |                                 |
| 1.           | 1060+240                                      | 10-14  | 62-65          | 22-24                 | 780, 800, 800                   |
| 2.           | 900+240                                       | 15-18  | 58-67          | 18-23                 | 760, 780, 780                   |
| 3.           | 940+260                                       | 10-15  | 65-70          | 17-20                 | 720, 740, 800                   |
| 4.           | 920+260                                       | 12-18  | 62-71          | 16-24                 | 760, 800, 800                   |
| 5.           | 860+240                                       | 14-18  | 62-69          | 17-21                 | 720, 720, 740                   |

\*Примітка. Запис А+Б+В включає: висоту внутрішнього септального нектарника на рівні гнізд зав'язі (А) та на рівні даху зав'язі (Б), та висоту нектарної щілини (В).

Нектарні щілини більш витягнуті у радіальному напрямку (рис. 3.1.6, Л-Н), їхня висота близько 240 мкм (табл. 3.1.3).

Провідна система квітки *S. aethiopica* організована подібним чином, як і у *S. hyacinthoides* із деякими відмінностями, зазначеними нижче. У верхній частині квітконіжки провідний циліндр має пучкову будову (див. Дод. А. 3.1. А), а вище стає майже суцільним, з декількома пучками у серцевині (рис. 3.1.6, А-В). Вентральний комплекс пучків менше розвинутий, формується у квітколожі з кількох дрібних пучків, що розміщуються в одному колі з дорзальними пучками плодолистків (рис. 3.1.6, Г-Е). В основі зав'язі вентральний комплекс представлений колом з 7-8 дрібних пучків, 6 з яких продовжуються як вентральні пучки плодолистків, а інші – сліпо закінчуються (рис. 3.1.6, Е-З). Бічні пучки плодолистка відходять дещо нижче прикріплення насінних зачатків (рис. 3.1.6, І-К) і ніколи не зливаються з дорзальними пучками. Сліди зовнішніх листочків оцвітини також відгалужують бічні пучки у вільних лопатях оцвітини, причому, нижче, ніж у внутрішніх листочках (рис. 3.1.6, О) [56].



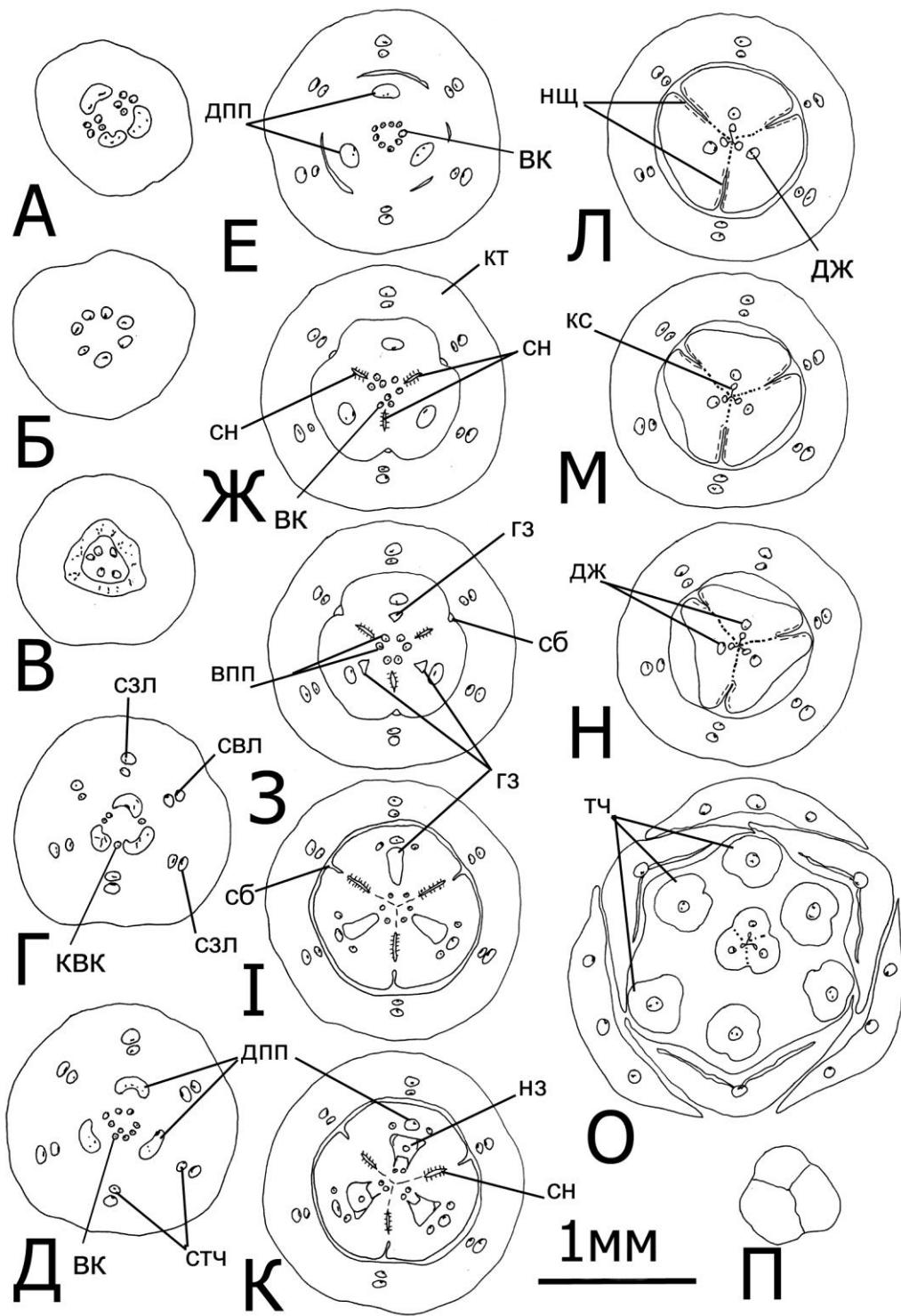


Рис. 3.1.6. Серія поперечних зрізів квітки *Sansevieria aethiopica* Thunb. (А-П).

***Sansevieria grandis* Hook. f.**

Квітки *Sansevieria grandis* 20-50 мм завдовжки, злегка зигоморфні (рис. 3.1.7, А). Приквітка 3 мм завширшки, 4,5 мм завдовжки, шкіряста, світло-жовта. Квітконіжка до 10 мм завдовжки, 0,8 мм в діаметрі, на  $\frac{1}{2}$  довжини зчленування. Приквіточка одна, задня, яйцеподібна, з основою 0,5 мм, шириною 0,7 мм, 0,3-0,5 мм довжиною, шкіряста, світло-жовта (рис. 3.1.7, А).

Оцвітина проста, віночкоподібна, шестичленна, білого кольору. Квіткова трубка глечикоподібна, трубчаста, більше середини зросла 1,5-1,8 мм в діаметрі, до 27 мм довжиною. Вільні лопаті простої оцвітини лінійні із загнутою верхівкою, 2-2,6 мм шириною і 13-22 мм довжиною (рис. 3.1.7, Б).

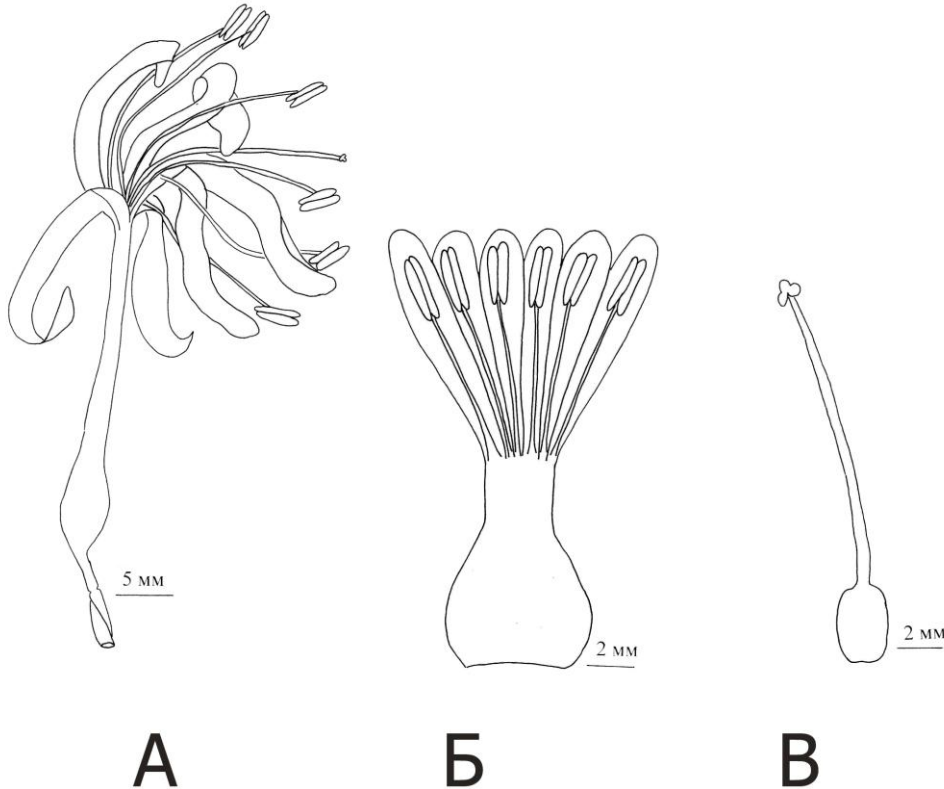


Рис. 3.1.7. Морфологія квітки *Sansevieria grandis* Hook. f.:

А – загальний вигляд квітки, Б – розгорнута оцвітина та андроцей,  
В – маточка.

Тичинки зовнішнього кола відокремлюються від квіткової трубки дещо нижче, ніж тичинки внутрішнього кола. Довжина вільних частин зовнішніх тичинок 12-25 мм, а внутрішніх тичинок – 11-23 мм. Тичинкові нитки 0,2-0,3 мм в діаметрі. Пиляки 2,7-3,6 мм завдовжки, 0,7 мм завширшки. Тичинкова нитка кріпиться до пиляка нижче середини (рис. 3.1.7, Б).

Гінецей складається з трьох зрослих плодолистків, в кожному з них є по одному насінному зачатку. Маточка дещо зигоморфна (рис. 3.1.7, В). Зав'язь верхня, продовгувато обернено яйцевидна, 2-2,5 мм в діаметрі, 3,8-4 мм довжиною, опушена, тригнізда. Стовпчик має не центральне розміщення дещо збоку від верхівки зав'язі, зігнутий, 14-46 мм довжиною, 0,6-0,7 мм в

діаметрі (див. Дод. А. 4.2. А). Лопаті приймочки лінійні (див. Дод. А. 4.2. Б), відігнуті 1-1,5 мм довжиною і 0,8-1 мм шириною (рис. 3.1.7, В) [62].

У верхній частині квітконіжки, в основі квіткової трубки, і у стінці зав'язі, вільних верхівках листочків оцвітчини наявні клітинні включення – рафіди. У тичинкових нитках, в'язальці та стовпчику вони відсутні.

Основа зав'язі *S. grandis* завдовжки близько 540 мкм. У цього виду різниця у висоті гнізд зав'язі одної квітки становить 20-160 мкм (табл. 3.1.4). Дах зав'язі займає 740 мкм, канали стовпчика апікальні (рис. 3.1.8. К-Л). На 180 мкм нижче дна гнізд з'являються три окремі порожнини септальних нектарників, замкнуті ззовні і зсередини конгенітально (рис. 3.1.8. Д). Така структура нектарника зберігається вздовж 1400 мкм, а вище порожнини нектарника об'єднується трипроменевою щілиною із двох рядів епідермальних клітин, зімкнутих постгенітально (рис. 3.1.8. І). Нектарні щілини більш витягнуті у радіальному напрямку (рис. 3.1.8. І), їхня висота близько 400-440 мкм (табл. 3.1.4).

У гінецеї *S. grandis* наявні чотири вертикальні зони за В.Ляйнфельнером [150]: коротка стерильна синасцидіатна висотою близько 180 мкм, фертильна гемісинасцидіатна висотою 660 мкм – середня частина зав'язі (див. Дод. А. 4.1. Б), стерильна гемісимплекатна висотою 420 мкм – верхня чверть гнізд та дах зав'язі та асимплекатна.

Таблиця 3.1.4

**Висота зон зав'язі та септального нектарника *Sansevieria grandis* Hook. f.**

| Номер квітки | Загальна висота септального нектарника *, мкм | Відносна висота фертильної зав'язі від висоти гнізд, (%) |                |                       | Висота трьох гнізд зав'язі, мкм |
|--------------|---|--|----------------|-----------------------|---------------------------------|
|              |   | Нижня стерильна зона                                     | Фертильна зона | Верхня стерильна зона |                                 |
| 1.           | 1440+440                                      | 6-9  | 70-77          | 9-11                  | 960, 800, 800                   |
| 2.           | 1380+420                                      | 6-10   | 68-75          | 17-25                 | 880, 900, 840                   |
| 3            | 1420+440                                      | 14   | 52-54          | 32-34                 | 940, 840, 840                   |
| 4.           | 1400+400                                      | 5-8  | 76-83          | 9-16                  | 900, 920, 860                   |
| 5.           | 1320+420                                      | 6-8  | 79-83          | 10-14                 | 800, 820, 860                   |

\* Примітка. Запис А+Б включає: висоту внутрішнього септального нектарника на рівні гнізд зав'язі (А) та висоту нектарної щілини (Б)

Септальний нектарник у *S. grandis* (див. Дод. А. 4.3. А-Б) розміщений вздовж цілої зав'язі: від її основи, нижче гнізд, до її даху, у вигляді трьох вузьких порожнин. Загальна висота септального нектарника 1880 мкм перевищує середню висоту гнізд зав'язі і включає: висоту тіла нектарника (внутрішнього септального нектарника в сенсі Е.Даумана [107]), а також висоту нектарної щілини 440 мкм, яка не має зовнішньої стінки і відкривається у зовнішнє середовище (зовнішнього нектарника в сенсі Е.Даумана).

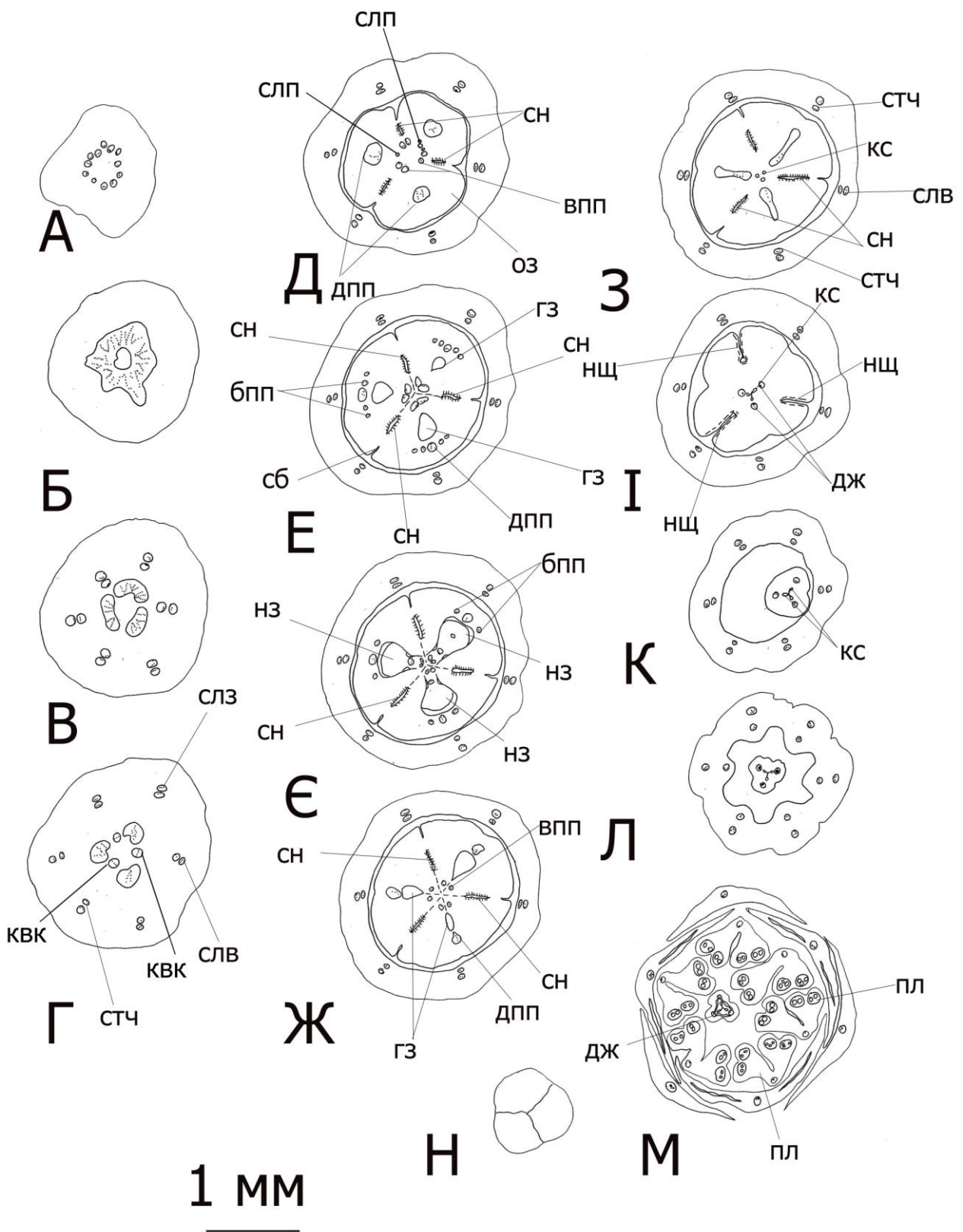


Рис. 3.1.8. Серія поперечних зрізів квітки *Sansevieria grandis* Hook. f. (А-Н).

Стінки нектарної щілини на всій довжині носять секреторний характер, як і стінки тіла нектарника [62].

В нижній частині (див. Дод. А. 4.1. А) квітконіжки проходить 12 провідних пучків (рис. 3.1.8. А), а у верхній частині вони зливаються у суцільний провідний циліндр ксилемою назовні (рис.3.1.8. Б). Пізніше від циліндра відходять майже на одному рівні шість провідних пучків, дещо вище, вони діляться радіально на слід листочка оцвітини і слід тичинки (рис.3.1.8.В). Сліди зовнішніх тичинок не розгалужуються, а сліди внутрішніх тичинок формують розгалуження у вільних листочках оцвітини (рис. 3.1.8. М).

На рівні квітколожа в центрі залишається три масивних провідних пучки, які вище діляться на три дорзальних пучки плодолистика, та три менші провідні пучки – корені вентрального комплексу (рис.3.1.8. Г), які в основі зав'язі діляться на 3-4 дрібні вентральні пучки плодолистика (рис.3.1.8. Д). Вище, на рівні появи гнізд зав'язі, вони формуються у три парні вентральні пучки плодолистика. На цьому рівні дорзальні пучки плодолистика розгалужуються, формуючи дрібні бічні провідні пучки. (рис.3.1.8. Е). В насінний зачаток входить один провідний пучок, який виникає при злитті двох відгалужень від обох вентральних пучків одного плодолистка (рис.3.1.8. Є). Вище на рівні стерильної ділянки зав'язі, бічні пучки плодолистка зливаються з дорзальними пучками плодолистка (рис.3.1.8. Ж), а над гніздами вентральні пучки плодолистка відхиляються і зливаються з дорзальними пучками плодолистика формуючи дорзальні жилки, а в центрі з'являються канали стовпчика (рис.3.1.8. З). Ще вище відкриваються септальні нектарники, утворюючи нектарну щілину (рис.3.1.8. І). Дорзальна жилка в стовпчику на рівні квіткової трубки не розгалужується (рис.3.1.8. К-Л), а вище від дорзальної жилки відходять розгалуження у верхній частині стовпчика (рис.3.1.8. М).

### ***Sansevieria spicata* (Cav) Haw.**

Квітки *Sansevieria spicata* 25-35 мм завдовжки, 1,4-1,9 мм в діаметрі, на квітконіжках, злегка зигоморфні. Приквітка конусоподібна до 3 мм завдовжки, шириною 2 мм, при основі має 2,2 мм, шкіряста, світло-жовта (рис. 3.1.9, А).

Квітконіжка до 5 мм завдовжки, до 1мм в діаметрі, зчленування на 2/3 довжини. Приквіточка одна, 2,1 мм довжиною, задня, 0,7 мм шириною, при основі 1 мм, шкіряста, світло-жовта (рис. 3.1.9, А). Оцвітина проста віночкоподібна, біла, з 6 листочків у двох колах.

Листочки простої оцвітини та андроцей об'єднані при основі квітковою трубкою. Квіткова трубка глечикоподібна, 3,8-18,5 мм довжиною, 1,6-2,3 мм в діаметрі. Листочки простої оцвітини лінійні із загнутою верхівкою 7,2- 17 мм завдовжки, 1,4-1,6 мм завширшки [53, 57].

Тичинки внутрішнього кола на 0,4 мм довші за тичинки зовнішнього кола, тичинки зовнішнього кола в середньому 25,26 мм, а тичинки внутрішнього кола довжиною 25,65 мм. Тичинки в діаметрі 0,4-0,6 мм. Пиляки лінійні, двогніздні, інтрозні, 2,5-3,1 мм довжиною, 0,7-0,8 мм в діаметрі.

Тичинкова нитка кріпиться до пиляка вище середини у зовнішніх тичинок, а внутрішні прикріплені по середині (рис. 3.1.9, Б).

Маточка дещо зигоморфна. Зав'язь оберненояйцеподібна, тригніздна, зморшкувата 1,7 мм в діаметрі, довжиною 3,5 мм. Стовпчик має центральне розміщення, вигнутий, з трилопатевою приймочкою (див. Дод. А. 5.3. А-Б), близько 20 мм довжиною, 0,2 мм в діаметрі. Лопаті приймочки відігнуті, 0,5 мм шириною і 0,7 мм довжиною. Гінецей складається з трьох зрослих плодолистків, приймочка складається з трьох лопатей (рис. 3.1.9, В).

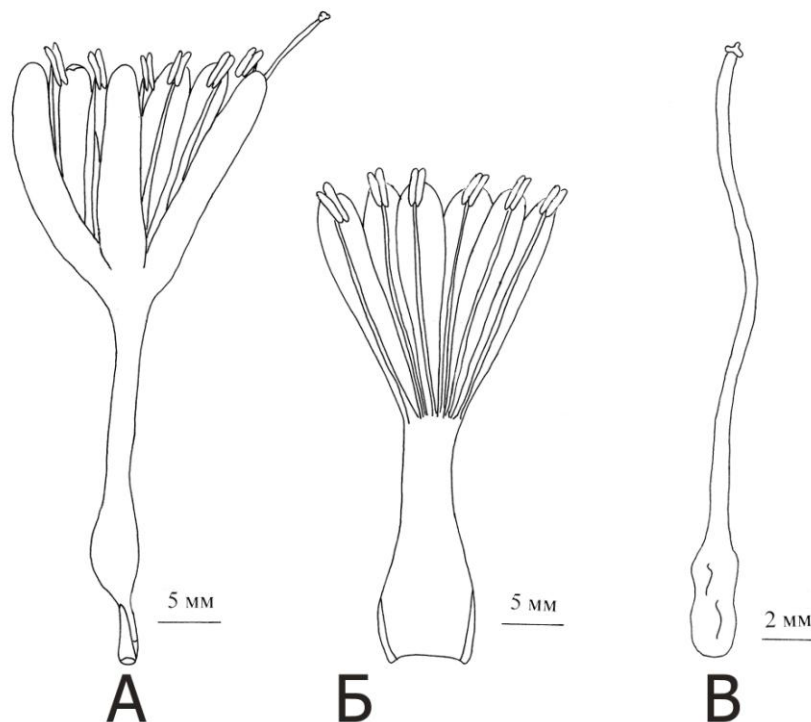


Рис. 3.1.9. Морфологія квітки *Sansevieria spicata* (Cav) Haw.:

А – загальний вигляд квітки, Б – розгорнута оцвітину та андроцей,  
В – маточка.

Гінецей у *S. spicata* зрослолистковий, плодолистки зрослі від основи до верхівки стовпчика, лопаті приймочки формують апокарпну, роздільно-плодолисткову зону гінецея. В основі зав'язь тригнізда. У зав'язі виявлені три вертикальні структурно-функціональні зони: основа зав'язі 180 мкм, гнізда 740-800 мкм та дах зав'язі 560 мкм. Нижче основи гнізд з'являються порожнини септальних нектарників (табл. 3.1.4). В кожному гнізді наявний насінний зачаток в медіанному положенні, з мікропіле обернутим догори. Вище насінних зачатків, гнізда зав'язі поступово виклинюються залишаючи в проксимальному положенні вузький канал, що продовжується у стовпчик (канал стовпчика). Приблизно на рівні верхівки гнізд септальний нектарник об'єднується з нектарними борозенками, формуючи залозисту звивисту нектарну щілину. До основи стовпчика ця щілина поступово втрачає секреторний характер, але плодолистки залишаються злиплени постгенітально своїми епідермісами. У стовпчику канали заповнені секрецією.

У квітконіжці, в основі квітколожа, в основі квіткової трубки, у вільних верхівках листочків оцвітини, і по всій висоті зав'язі, наявна велика кількість рафід. У тичинкових нитках, в'язальці та стовпчику вони відсутні.

У гінецеї *S. spicata* наявні чотири вертикальні зони за В. Ляйнфельнером [150]: коротка стерильна синасцидіатна висотою близько 160 мкм, фертильна гемісинасцидіатна висотою 560 мкм – середня частина зав'язі (див. Дод. А. 5.1. Б), стерильна гемісимплекатна висотою 440 мкм – верхня чверть гнізд та дах зав'язі (див. Дод. А. 5.2. А) та асимплекатна (див. Дод. А. 5.2. Б) [53, 57].

Септальний нектарник у *S. spicata* розміщений вздовж цілої зав'язі: від її основи, нижче гнізд, до її даху, у вигляді трьох вузьких порожнин. Загальна висота септального нектарника (1420 мкм).

Провідна система квітконіжки *S. spicata* складається з чотирьох провідних пучків (рис. 3.1.10. А), які дають початок слідам зовнішніх листочків оцвітини і тичинок, а пізніше внутрішнім листочкам оцвітини і тичинкам (рис. 3.1.10. Б-В).

Таблиця 3.1.4

**Висота зон зав'язі та септального нектарника  
*Sansevieria spicata* (Cav) Haw.**

| Номер квітки | Загальна висота септального нектарника *, мкм | Відносна висота фертильної зав'язі від висоти гнізд, (%) |                |                       | Висота трьох гнізд зав'язі, мкм |
|--------------|---|--|----------------|-----------------------|---------------------------------|
|              |   | Нижня стерильна зона                                     | Фертильна зона | Верхня стерильна зона |                                 |
| 1.           | 1220+200                                      | 16-18  | 71-74          | 10-11                 | 800, 780, 780                   |
| 2.           | 1180+220                                      | 10-13  | 82-84          | 5-8                   | 740, 760, 760                   |
| 3.           | 1160+200                                      | 8-11   | 67-73          | 14-19                 | 740, 740, 740                   |
| 4.           | 1200+200                                      | 12-14  | 67-74          | 14-19                 | 760, 780, 780                   |
| 5.           | 1200+200                                      | 9-14   | 70-78          | 13-17                 | 780, 780, 760                   |

\*Примітка. Запис А+Б включає: висоту внутрішнього септального нектарника на рівні гнізд зав'язі (А) та висоту нектарної щілини (Б)

Вище відходження стовбурових пучків листочків оцвітини і тичинок, в центрі формується три масивних пучки плодолистка, які діляться утворюючи три дорзальних пучки плодолистка і залишають у центрі велику кількість дрібних провідних пучків – корені вентрального комплексу, які зливаючись утворюють 6 вентральних пучків плодолистка (вентральний комплекс) (рис. 3.1.10. Г-Д). Коли з'являються гнізда зав'язі вентральні пучки плодолистка галузяться, утворюючи парні сліди насінних зачатків та залишаються у перегородах зав'язі з обох боків септального нектарника (рис. 3.1.10. З).

Дорзальні пучки плодолистка не галузяться. Вище над гніздами дорзальні пучки плодолистка зливаються з вентральними пучками плодолистка і утворюють дорзальні жилки (рис. 3.1.10. І-К), які у нижній частині стовпчика відхиляються і дають по два горизонтальних відгалуження (рис. 3.1.10. Н). Вище гнізд зав'язі утворюються канали стовпчика і відкриваються септальні нектарники – нектарними щілинами (рис. 3.1.10. К-М).



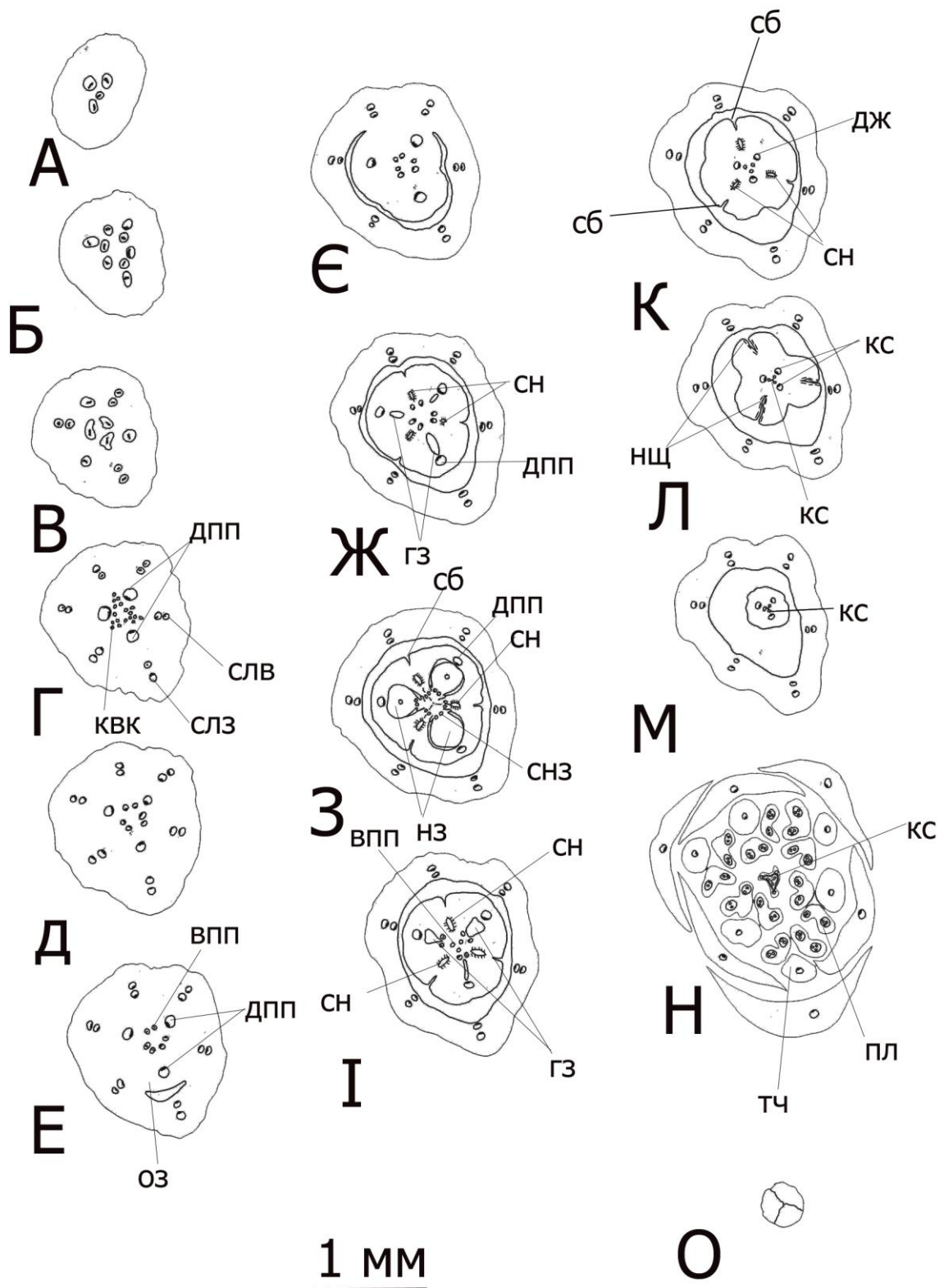


Рис. 3.1.10. Серія поперечних зрізів квітки *Sansevieria spicata* (Cav) Haw. (А-О).



### ***Sansevieria trifasciata* Prain**

Квітки *Sansevieria trifasciata* 13-23 мм завдовжки, 2-2,5 мм в діаметрі, на довгих квітконіжках, злегка зигоморфні (рис. 3.1.11, А). Приквітка яйцеподібна до 7 мм завдовжки, 3,5 мм завширшки, при основі 2 мм, шкіряста, світло-коричнева.

Квітконіжка 5-5,5 мм завдовжки, до 1 мм в діаметрі, зчленування на 2/3 довжини. Приквіточка одна, задня, яйцеподібна з основою 1,5 мм, завширшки 1 мм, завдовжки 2 мм, шкіряста, світло-коричнева.

Листочки простої оцвітини та андроцей об'єднані при основі квітковою трубкою. Квіткова трубка глечикоподібна, 2,5 мм шириною, до 4,5-8 мм довжиною. Листочки оцвітини лінійні із загнутою всередину верхівкою, 1,5-2 мм шириною, 8-15 мм довжиною.

Тичинки зовнішнього кола 12-21 мм, а тичинки внутрішнього кола довжиною 12,3-21,5 мм, веретеноподібні. Діаметр тичинкової нитки 0,5-0,6 мм. Тичинкова нитка хвиляста (рис. 3.1.11, Б). Пиляки лінійні, двогнізді, інтрозні 2,5-2,8 мм довжиною, 0,8 мм шириною, з'єднані з тичинковими нитками вище середини.

Маточка дещо зигоморфна. Зав'язь оберненояйцеподібна, тригніздна, зморшкувата, 1,5 мм в діаметрі, 3,8 мм висотою (рис. 3.1.11, В). Стовпчик має центральне розміщення, зігнутий, з трилопатевою приймочкою, до 26 мм довжиною, 0,5 мм в діаметрі. Лопаті приймочки лінійні відігнуті, 0,5 мм шириною, 0,5 мм довжиною (див. Дод. А. 6.3. А). Гінецей складається з трьох зрослих плодолистків, приймочка складається з трьох лопатей [130, 131].

Лопаті приймочки формують апокарпну, роздільно-плодолисткову зону гінецея. В основі зав'язь тригнізда (табл. 3.1.5). Нижче основи гнізд з'являються порожнини септальних нектарників. У зав'язі наявні три вертикальні структурно-функціональні зони: основа зав'язі 500 мкм (див. Дод. А. 6.2. А), гнізда 720-800 мкм та дах зав'язі 700 мкм (див. Дод. А. 6.3. Б). У кожному гнізді (див. Дод. А. 6.3. Б) наявний насінний зачаток в медіанному положенні, з мікропіле обернутим донизу.

Приблизно на рівні верхівки гнізд септальний нектарник у *S.trifasciata* об'єднується з нектарними борозенками, формуючи залозисту звивисту нектарну щілину. До основи стовпчика ця щілина поступово втрачає секреторний характер, але плодолистки залишаються злиплені постгенітально своїми епідермісами. У стовпчику канали заповнені секретом [131].

У верхівці квітконіжки, в основі квіткової трубки, у вільних верхівках листочків оцвітини, у тичинкових нитках і по всій висоті зав'язі, наявні клітинні включення – рафіди. У квітконіжці, у в'язальці та стовпчику вони відсутні.

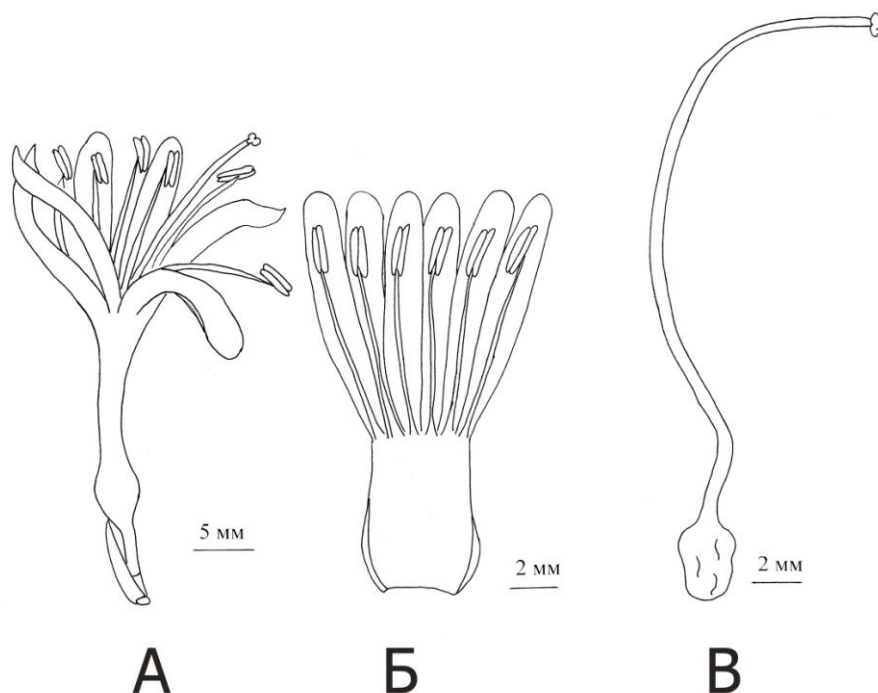


Рис. 3.1.11. Морфологія квітки *Sansevieria trifasciata* Prain:  
 А – загальний вигляд квітки, Б – розгорнута оцвітину та андроцей,  
 В – маточка.

У гінецеї *S. trifasciata* наявні три вертикальні зони за В.Ляйнфельнером [150]: коротка стерильна синасцидіатна висотою близько 60 мкм (див. Дод. А. 6.1. Б), фертильна гемісинасцидіатна висотою 660 мкм – середня частина зав'язі (див. Дод. А. 6.2. А) та асимплікатна.

Таблиця 3.1.5

**Висота зон зав'язі та септального нектарника  
*Sansevieria trifasciata* Prain**

| Номер квітки | Загальна висота септального нектарника *, мкм | Відносна висота фертильної зав'язі від висоти гнізд, (%) |                |                       | Висота трьох гнізд зав'язі, мкм |
|--------------|---|--|----------------|-----------------------|---------------------------------|
|              |   | Нижня стерильна зона                                     | Фертильна зона | Верхня стерильна зона |                                 |
| 1.           | 840+700                                       | 5  | 84-88          | 7-12                  | 800, 780, 820                   |
| 2.           | 820+700                                       | 5  | 83-88          | 7-12                  | 780, 780, 820                   |
| 3.           | 820+680                                       | 4-10   | 75-82          | 13-15                 | 780, 780, 780                   |
| 4.           | 840+700                                       | 5-7  | 81-86          | 10-12                 | 800, 800, 820                   |
| 5.           | 840+680                                       | 5  | 781-88         | 7-14                  | 800, 780, 800                   |

\*Примітка. Запис А+Б включає: висоту внутрішнього септального нектарника на рівні гнізд зав'язі (А) та висоту нектарної щілини (Б)

Септальний нектарник у *S. trifasciata* розміщений вздовж цілої зав'язі: від її основи, нижче гнізд, до її даху, у вигляді трьох вузьких порожнин. Загальна висота септального нектарника 1530 мкм.

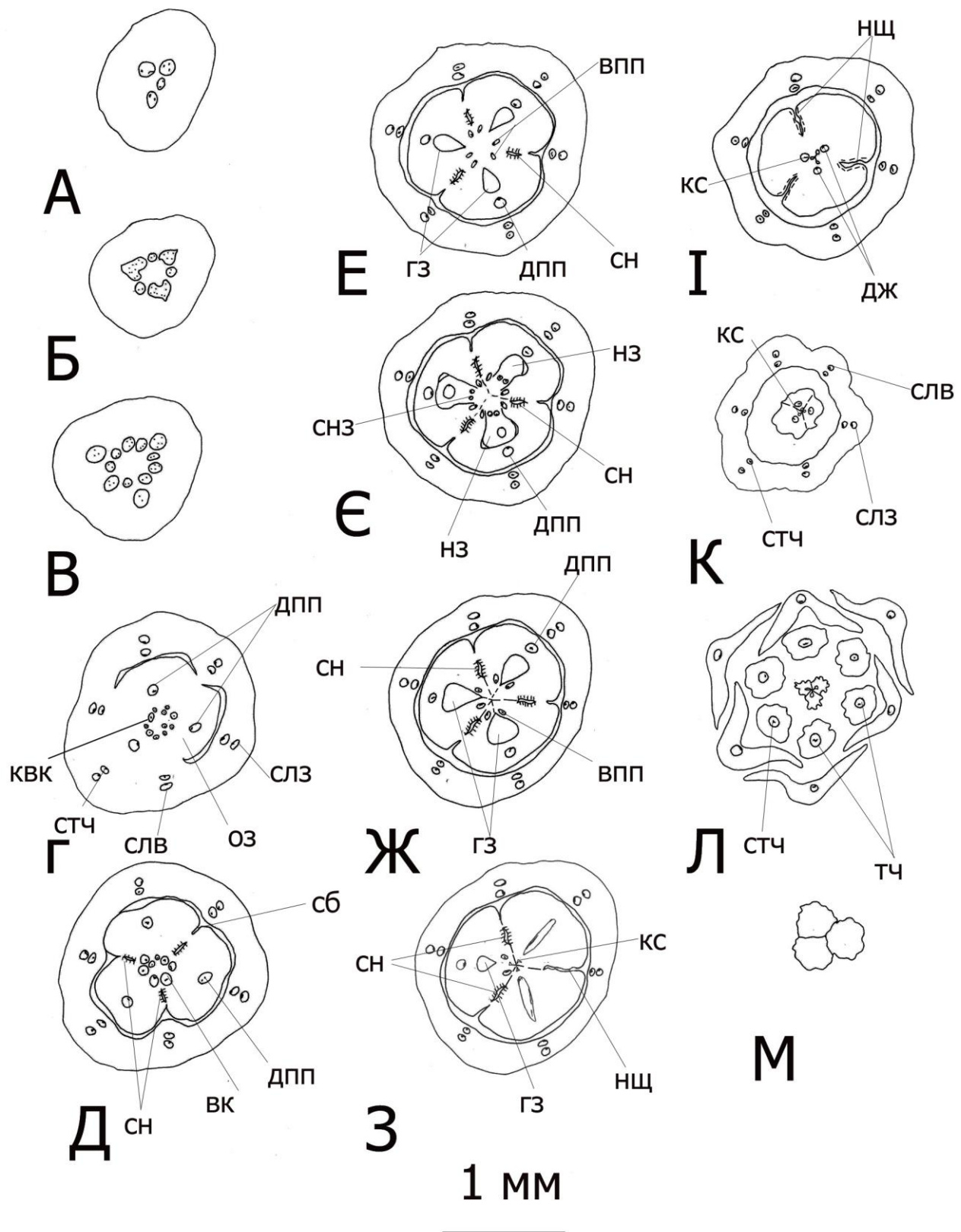


Рис. 3.1.12. Серія поперечних зрізів квітки *Sansevieria trifasciata* Prain. (А-М)

Провідна система у нижній частині квітконіжки складається з чотирьох провідних пучків (рис. 3.1.12. А), які пізніше, у верхній частині квітконіжки утворюють кільце з трьох масивних провідних пучків, які чергуються з трьома меншими (рис. 3.1.12. Б). В основі квітки назовні відхиляються три стовбурові пучки на радіусах зовнішніх листочків оцвітини, та дещо вище, три на радіусах внутрішніх листочків оцвітини. В квітколожі, вони розділяються радіально на слід листочків оцвітини та слід тичинок. (рис. 3.1.12. В).

В центральній частині зав'язі відділяється три дорзальних пучки плодолистика і в центрі залишається кільце з дрібних провідних пучків – коренів вентрального комплексу (рис. 3.1.12. Г). Пізніше вони зливаються, утворюючи більші вентральні провідні пучки (рис. 3.1.12. Д) в основі зав'язі. З цих пучків формуються парні вентральні провідні пучки та кілька дрібних, які сліпо закінчуються (рис. 3.1.12. Д-Е).

В насінний зачаток входять два провідних пучки, які виникають від двох відгалужень, обох вентральних пучків одного плодолистика (рис. 3.1.12. Є). Дорзальні пучки плодолистика не мають розгалужень і над гніздами зливаються з вентральними пучками плодолистків і формують дорзальну жилку (рис. 3.1.12. Ж-З). На рівні закінчення гнізд зав'язі відкриваються септальні нектарники, нектарними щілинами і продовжуються в основі стовпчика (рис. 3.1.12. І). Канали стовпчика формуються ще при наявності гнізд зав'язі і продовжуються до приймочки.

### ***Sansevieria parva* N. E. Br.**

Квітки *Sansevieria parva* до 18 мм завдовжки, злегка зигоморфні (рис. 3.1.13, А). Приквітка конусоподібна, близько 2,2 мм завдовжки, 0,5-0,7 мм завширшки і близько 1,5 мм при основі, шкіряста, світло-жовта.

Квітконіжка до 5 мм завдовжки, близько 0,9 мм в діаметрі, зчленування на 2/3 довжини. Приквіточка одна, бічна, 0,4-0,5 мм при основі, 1,5 мм завдовжки, 0,2-0,3 мм шириною, шкіряста, світло-жовта. Оцвітина проста віночкоподібна, 6 листочків у двох колах, білого кольору. Листочки простої оцвітини та андроцей об'єднані при основі квітковою трубкою. Квіткова трубка глечикоподібна, близько 6,8-8 мм завдовжки, близько 2 мм в діаметрі. Листочки простої оцвітини до 10 мм завдовжки, 1,5-1,8 мм шириною із загнутими верхівками (рис. 3.1.13, А).

Тичинок 6 однакової довжини, до 15,3 мм, 0,5 мм в діаметрі, при основі 0,3 мм, веретеноподібних. Пиляки лінійні, довжиною до 2,4 мм, шириною 0,7 мм. Тичинкова нитка кріпиться до пиляка нижче середини (рис. 3.1.13, Б).

Зав'язь у *S. parva* обернено яйцеподібна, зморшкувата, 1,5 мм в діаметрі і 1,6 мм висотою. Стовпчик має бічне розміщення, вигнутий з трилопатевою приймочкою, довжиною до 13 мм і 0,2-0,4 мм в діаметрі. Лопаті приймочки лінійні (див. Дод. А. 7.3. А), відігнуті, 0,4 мм в висоту і 0,3 мм шириною (рис. 3.1.13, В). У зав'язі наявні три вертикальні структурно-функціональні зони: основа зав'язі 480 мкм, гнізда 800 мкм та дах зав'язі 180 мкм.

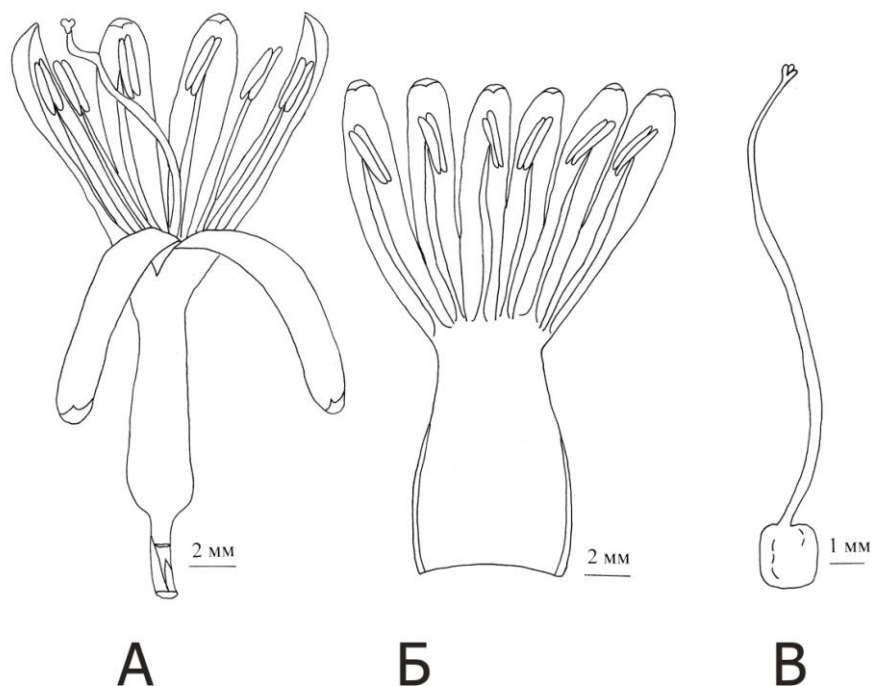


Рис. 3.1.13. Морфологія квітки *Sansevieria parva* N. E. Br.:  
 А – загальний вигляд квітки, Б – розгорнута оцвітина та андроцей,  
 В – маточка.

На рівні 360 мікрометрів від дна зав'язі (див. Дод. А. 7.3. Б) з'являються порожнини септальних нектарників (табл. 3.1.6). Септальний нектарник далі наявний до кінця висоти гнізд, а це ще близько 700 мкм, і відкривається на рівні гемісимплекатної зони. Вище він об'єднується з нектарною борозенкою, формуючи залозисту нектарну щілину, висота якої близько 400 мкм.

Таблиця 3.1.6

**Висота зон зав'язі та септального нектарника  
*Sansevieria parva* N. E. Br.**

| Номер квітки | Загальна висота септального нектарника *, мкм | Відносна висота фертильної зав'язі від висоти гнізд, (%) |                |                       | Висота трьох гнізд зав'язі, мкм |
|--------------|---|--|----------------|-----------------------|---------------------------------|
|              |   | Нижня стерильна зона                                     | Фертильна зона | Верхня стерильна зона |                                 |
| 1.           | 660+400                                       | 9-13   | 69-77          | 10-20                 | 680, 680, 660                   |
| 2.           | 640+380                                       | 9-16   | 66-75          | 9-25                  | 680, 680, 620                   |
| 3.           | 680+400                                       | 14-18  | 73-77          | 9-10                  | 700, 700, 640                   |
| 4.           | 660+380                                       | 8-15   | 76-81          | 9-11                  | 700, 700, 620                   |
| 5.           | 640+360                                       | 11-15  | 76-79          | 9-11                  | 620, 620, 620                   |

\*Примітка. Запис А+Б включає: висоту внутрішнього септального нектарника на рівні гнізд зав'язі (А) та висоту нектарної щілини (Б)

У квітконіжці, верхівці квітконіжки, в основі квіткової трубки, у вільних верхівках листочків оцвітини, у тичинкових нитках і по всій висоті зав'язі, у стовпчику наявні клітинні включення – рафіди.

У гінецеї *S. parva* наявні три вертикальні зони за В.Ляйнфельнером [150]: коротка стерильна синасцидіатна (висотою близько 100 мкм) (див. Дод. А. 7.1. А), фертильна гемісинасцидіатна (висотою 480 мкм – середня частина зав'язі) (див. Дод. А. 7.1. Б), та асимплікатна (див. Дод. А. 7.2. А-Б) (400 мкм) [131].

Септальний нектарник у *S. parva* розміщений вздовж цілої зав'язі: від її основи, нижче гнізд, до її даху, у вигляді трьох вузьких порожнин. Загальна висота септального нектарника (1100 мкм).

В квітконіжці проходить провідний циліндр (рис. 3.1.14. А). Трохи вище в основі квітколожа, назовні відхиляються шість провідних пучків, які майже на одному рівні радіально діляться на слід листочка оцвітини і подвійний слід тичинки (рис. 3.1.14. Б-В).

На рівні основи зав'язі відхиляються три дорзальних пучки плодолистка і в центрі залишається кільце з дрібних пучків – корені вентрального комплексу (рис. 3.1.14. Г-Д), які вище об'єднуючись утворюють три масивні півмісяцеві вентральні пучки плодолистка (рис. 3.1.14. Е-Є). На рівні появи гнізд зав'язі розгалужені сліди тичинок зливаються (рис. 3.1.14. Ж).

В насінний зачаток входить середня частина кожного пучка вентрального комплексу, а бічні частини пучків вентрального комплексу, проходять у перегородки зав'язі, як парні вентральні пучки плодолистка і зливаються з дорзальними над гніздами (рис. 3.1.14. Ж-З). На рівні формування каналів стовпчика, відкриваються нектарні щілини і формуються дорзальні жилки (рис. 3.1.14. З-І), які до кінця стовпчика не галузяться (рис. 3.1.14. К-Л).

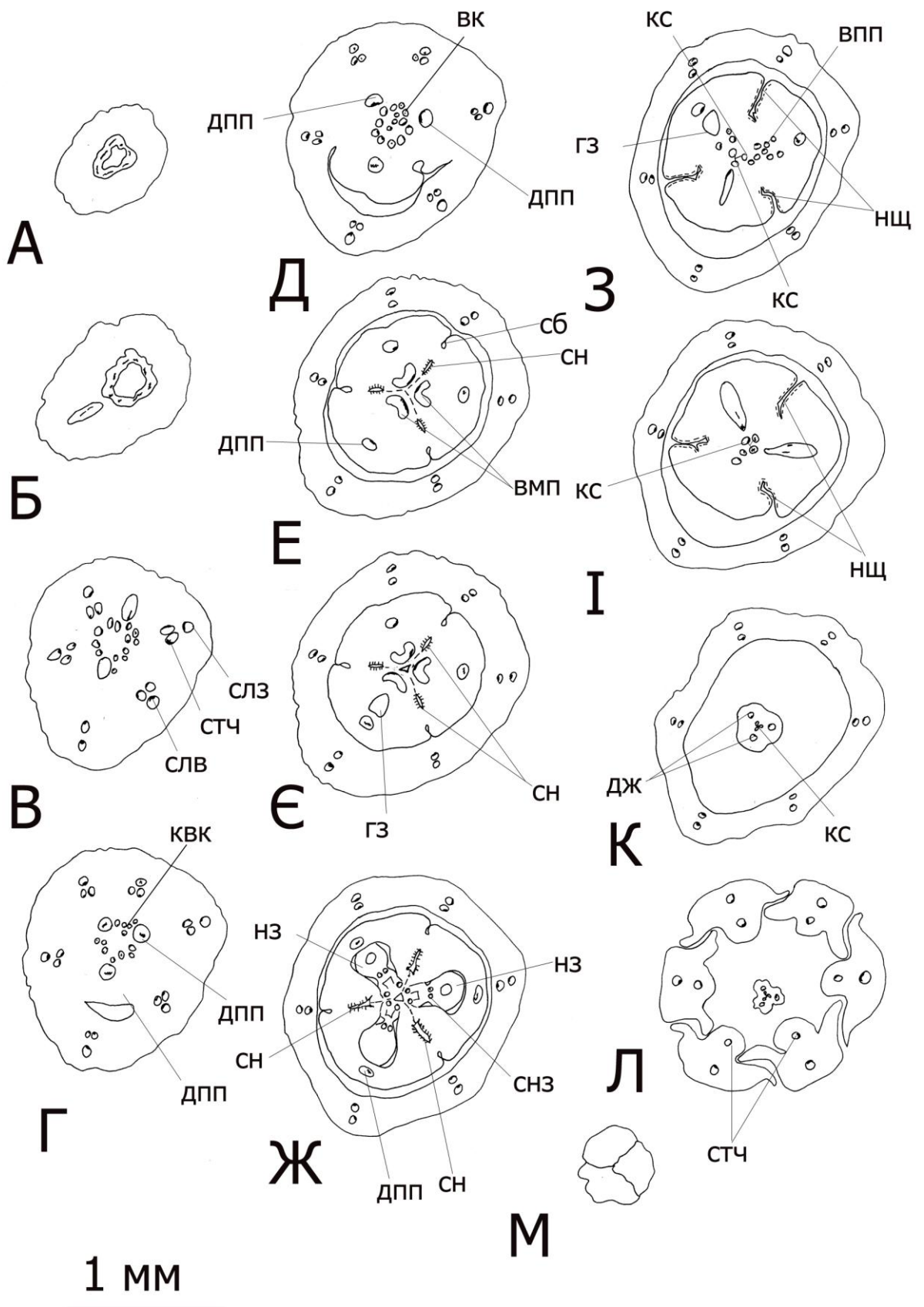


Рис. 3.1.14. Серия поперечных срезов цветки *Sansevieria parva* N. E. Br. (А-М)



***Sansevieria grandicuspis* Haw.**

Квітки *Sansevieria grandicuspis* 11-15 мм завдовжки, злегка зигоморфні (рис.3.1.15, А). Приквітка довжиною 2,5 мм, шириною 1 мм, видовжена, яйцеподібна, шкіряста, світло-коричнева. Квітконіжка 0,75-1 мм в діаметрі, 3,5-4 мм завдовжки, зчленування на 2/3 довжини.

Приквіточка одна, задня, видовжено яйцеподібна з основою 0,75 мм, завширшки 1 мм, 1,25 довжиною, світло-коричнева (рис.3.1.15, А).

Оцвітина проста, віночкоподібна, шестичленна, білого кольору. Квіткова трубка глечикоподібна, (трубчаста), менше середини зросла 1,3-1,8 мм в діаметрі, до 6 мм довжиною. Вільні лопаті простої оцвітини лінійні із загнутою верхівкою, 1,5-1,7 мм шириною і 6,5-9 мм довжиною.

Тичинки внутрішнього кола відокремлюються від квіткової трубки дещо нижче, ніж тичинки зовнішнього кола. Довжина вільних частин зовнішніх тичинок і внутрішніх тичинок – 4,5-6,5 мм. Тичинкові нитки 0,25 мм в діаметрі. Пиляки 1,6-1,8 мм завдовжки, 0,25 мм завширшки. Тичинкова нитка кріпиться до пиляка нижче середини (рис.3.1.15, Б).

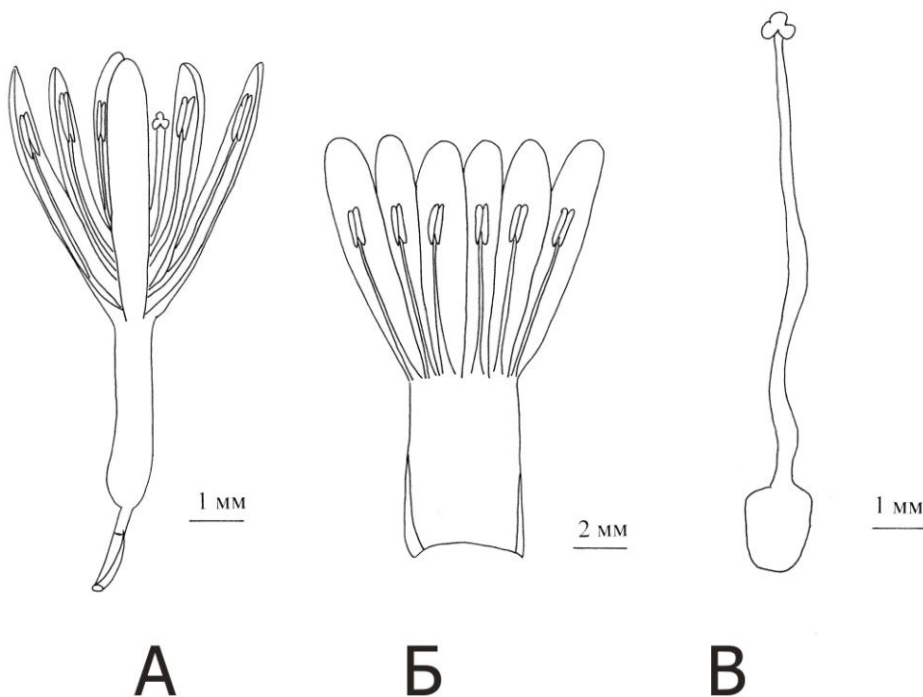


Рис. 3.1.15. Морфологія квітки *Sansevieria grandicuspis* Haw.:

А – загальний вигляд квітки, Б – розгорнута оцвітина та андроцей,  
В – маточка.

Гінецей складається з трьох зрослих плодолистків, в кожному з них є по одному насінному зачатку. Маточка дещо зигоморфна. Зав'язь верхня, обернено яйцевидна, 1,5-1,8 мм в діаметрі, 1,8-2,2 мм довжиною, поморщена, тригнізда. Стовпчик має не центральне розміщення, він дещо збоку від верхівки зав'язі, хвилястий, до 15 мм довжиною, 0,3-0,5 мм в діаметрі. Лопаті приймочки лінійні, відігнуті 0,25 мм довжиною і 0,25 мм шириною (рис. 3.1.15, В).



У зав'язі наявні три вертикальні структурно-функціональні зони: основа зав'язі (280 мкм) (див. Дод. А. 8.2. А), гнізда (840-940 мкм) та дах зав'язі (280 мкм) [58].

У верхній частині квітконіжки, в основі квіткової трубки, і у стінці зав'язі, стовпчику, вільних верхівках листочків оцвітини наявні – рафіди. У тичинкових нитках і в'язальці вони відсутні.

Також у гінецеї *S. grandicuspis* наявні три вертикальні зони за В.Ляйнфельнером [150]: коротка стерильна синасцидіатна висотою близько 140 мкм, фертильна гемісинасцидіатна висотою 660 мкм – середня частина зав'язі (див. Дод. А. 8.3. Б) та асимплікатна (див. Дод. А. 8.3. А-Б).

Загальна висота септального нектарника у *S. grandicuspis* (1320 мкм) (табл. 3.1.7).

Таблиця 3.1.7

**Висота зон зав'язі та септального нектарника  
*Sansevieria grandicuspis* Haw.**

| Номер квітки | Загальна висота септального нектарника *, мкм | Відносна висота фертильної зав'язі від висоти гнізд, (%) |                |                       | Висота трьох гнізд зав'язі, мкм |
|--------------|---|--|----------------|-----------------------|---------------------------------|
|              |   | Нижня стерильна зона                                     | Фертильна зона | Верхня стерильна зона |                                 |
| 1.           | 800+280                                       | 5-7  | 88-90          | 5                     | 900, 900, 900                   |
| 2.           | 760+300                                       | 2-4  | 94-96          | 2                     | 880, 880, 840                   |
| 3.           | 820+280                                       | 2-5  | 91-94          | 2                     | 920, 920, 900                   |
| 4.           | 800+260                                       | 4-6  | 91-94          | 2                     | 880, 880, 860                   |
| 5.           | 820+280                                       | 5  | 93-94          | 2                     | 900, 900, 940                   |

\*Примітка. Запис А+Б включає: висоту внутрішнього септального нектарника на рівні гнізд зав'язі (А) та висоту нектарної щілини (Б)

У квітконіжці (див. Дод. А. 8.1. А) проходить сім провідних пучків (рис 3.1.16.А). В основі квітколожа (див. Дод. А. 8.1. Б) назовні відхиляються шість провідних пучків на радіусах зовнішніх і внутрішніх листочків оцвітини, вище вони діляться радіально на слід тичинки (рис 3.1.16.Б). Сліди зовнішніх і внутрішніх листочків оцвітини не мають розгалужень. В центрі зав'язі формуються три потужні провідні пучки і декілька дрібних (рис 3.1.16.В). На рівні основи зав'язі (рис 3.1.16.Г-Д) відходять три дорзальні пучки плодолистика, і в центрі залишається коло з дрібних пучків – корені вентрального комплексу.

Вище ці пучки зливаючись, утворюють у центрі три півмісяцеві вентральні пучки плодолистика, які являють собою вентральний комплекс (рис 3.1.16.Е). Вони діляться і живлять насінний зачаток (рис 3.1.16.Є).

Слід насінного зачатка двопучковий. Вище над гніздами вентральні пучки плодолистика зливаються з дорзальними пучками плодолистика і формують дорзальну жилку (рис 3.1.16.Ж-З). Дорзальна жилка не галузиться до приймочки (рис 3.1.16.К-Л).

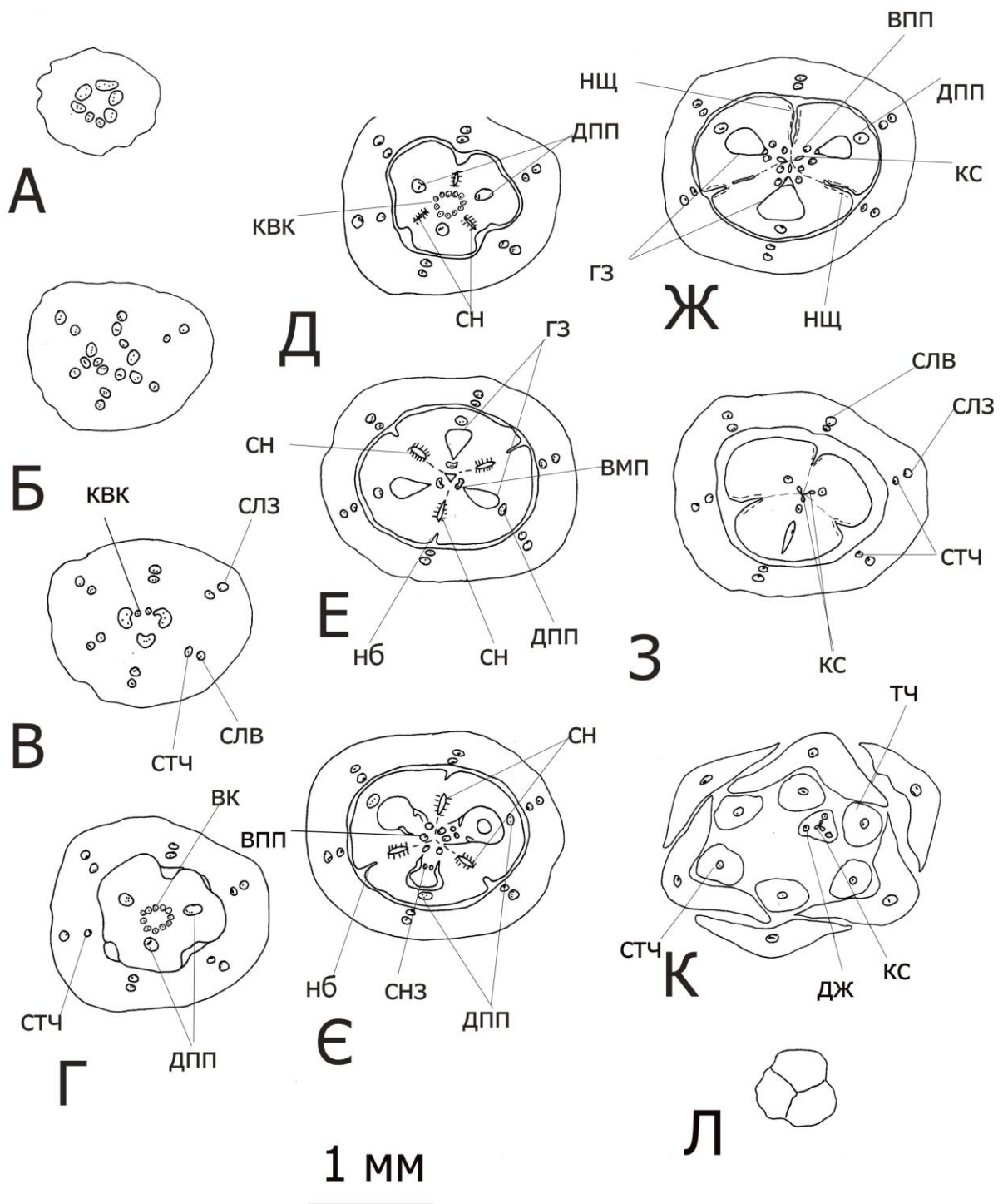


Рис. 3.1.16. Серія поперечних зрізів квітки *Sansevieria grandicuspis* Haw (А-Л)

### *Sansevieria dooneri* N. E. Br.

Квітки *Sansevieria dooneri* 23-26 мм завдовжки, 2,1-2,6 мм в діаметрі, на довгих квітконіжках, білі, злегка зигоморфні (рис.3.1.17, А). Приквітка яйцеподібна з гострою верхівкою, близько 4 мм завдовжки, 1,5 мм завширшки, 1,7 мм при основі, шкіряста, коричнева.

Квітконіжка до 5 мм завдовжки, до 1,2 мм в діаметрі, зчленування на 2/3 довжини. Приквіточка одна, задня конусоподібна, 1,5 мм довжиною, 0,3 мм шириною, 0,5 мм при основі, шкіряста, світло-жовта. Оцвітину проста віночкоподібна, 6 листочків у двох колах (рис.3.1.17, А).

Листочки простої оцвітини та андроцей об'єднані при основі квітковою трубкою. Квіткова трубка глечикоподібна, 9-10 мм довжиною, 2,1-2,6 мм в діаметрі. Листочки простої оцвітини лінійні із загнутою верхівкою 13,5-16 мм завдовжки, 1,6-2,2 мм завширшки [57, 60].

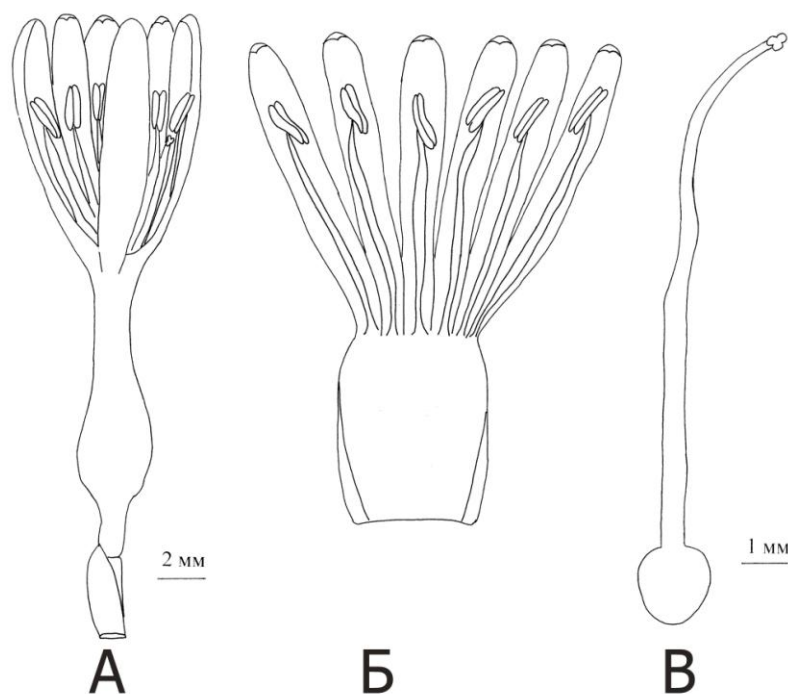


Рис. 3.1.17. Морфологія квітки *Sansevieria dooneri* N. E. Br:

А – загальний вигляд квітки, Б – розгорнута оцвітину та андроцей,  
В – маточка.

Тичинки зовнішнього і внутрішнього кола 10,5 мм. Тичинки в діаметрі 0,4-0,5 мм. Пиляки лінійні, двогніздні, інтрозні, 2-2,2 мм довжиною, 0,7 мм шириною. Зовнішні тичинкові нитки прирослі на 0,2 мм вище до пиляків ніж внутрішні (рис.3.1.17, Б).

Маточка дещо зигоморфна. Зав'язь оберненояйцеподібна, тригніздна, зморшкувата, 2 мм в діаметрі, 1,5 мм висотою. Помітні нектарні борозенки на радіусах септ. Стовпчик має центральне розміщення, вигнутий, з трилопатевою приймочкою (див. Дод. А. 9.3. Б), 10,7 мм довжиною, 0,3 мм в діаметрі. Лопаті приймочки лінійні (див. Дод. А. 9.2. Б), відігнуті, 0,25 мм шириною, 0,3 мм довжиною (рис.3.1.17, В). У зав'язі наявні три вертикальні структурно-

функціональні зони: основа зав'язі 420 мкм, гнізда 620-820 мкм та дах зав'язі 500 мкм [52, 60].

Гінецей у *S. dooneri* зрослолистковий, плодолистки зрослі від основи до верхівки стовпчика, лопаті приймочки формують апокарпну, роздільно-плодолисткову зону гінецея. В основі зав'язь тригнізда (див. Дод. А. 9.3. А). Нижче основи гнізд з'являються порожнини септальних нектарників. В кожному гнізді наявний насінний зачаток в медіанному положенні, з мікропіле обернутим догори. Вище насінних зачатків, гнізда зав'язі поступово виклинюються залишаючи в проксимальному положенні вузький канал, що продовжується у стовпчик (канал стовпчика). Приблизно на рівні гемісинасцидіатної стерильної зони септальний нектарник об'єднується з нектарними борозенками, формуючи залозисту нектарну щілину. До основи стовпчика ця щілина поступово втрачає секреторний характер, але плодолистки залишаються злиплені постгенітально своїми епідермісами.

В основі квітколожа, в основі квіткової трубки, і по всій висоті зав'язі, наявні клітинні включення – рафіди. У квітконіжці, у вільних верхівках листочків оцвітини, у тичинкових нитках, в'язальці та стовпчику вони відсутні.

У гінецеї *S. dooneri* наявні три вертикальні зони за В.Ляйнфельнером [150]: коротка стерильна синасцидіатна висотою близько 160 мкм, фертильна гемісинасцидіатна висотою 440 мкм – середня частина зав'язі (див. Дод. А. 9.1. А-Б) та асимплікатна (див. Дод. А. 9.2. А).

Таблиця 3.1.8

**Висота зон зав'язі та септального нектарника *Sansevieria dooneri* N. E. Br.**

| Номер квітки | Загальна висота септального нектарника *, мкм | Відносна висота фертильної зав'язі від висоти гнізд, (%) |                |                       | Висота трьох гнізд зав'язі, мкм |
|--------------|---|--|----------------|-----------------------|---------------------------------|
|              |   | Нижня стерильна зона                                     | Фертильна зона | Верхня стерильна зона |                                 |
| 1.           | 720+1500                                      | 10-22  | 30-44          | 34-60                 | 720, 780, 820                   |
| 2.           | 600+380                                       | 15-23  | 38-45          | 32-47                 | 620, 680, 640                   |
| 3.           | 700+400                                       | 14-22  | 32-44          | 34-54                 | 720, 820, 740                   |
| 4.           | 610+340                                       | 14-25  | 34-44          | 31-50                 | 640, 800, 840                   |
| 5.           | 720+390                                       | 13-22  | 40-44          | 34-47                 | 720, 780, 760                   |

\*Примітка. Запис А+Б включає: висоту внутрішнього септального нектарника на рівні гнізд зав'язі (А) та висоту нектарної щілини (Б)

Септальний нектарник у *S. dooneri* розміщений вздовж цілої зав'язі: від її основи, нижче гнізд, до її даху (табл. 3.1.8), у вигляді трьох вузьких порожнин. Загальна висота септального нектарника 1220 мкм (табл. 3.1.8).

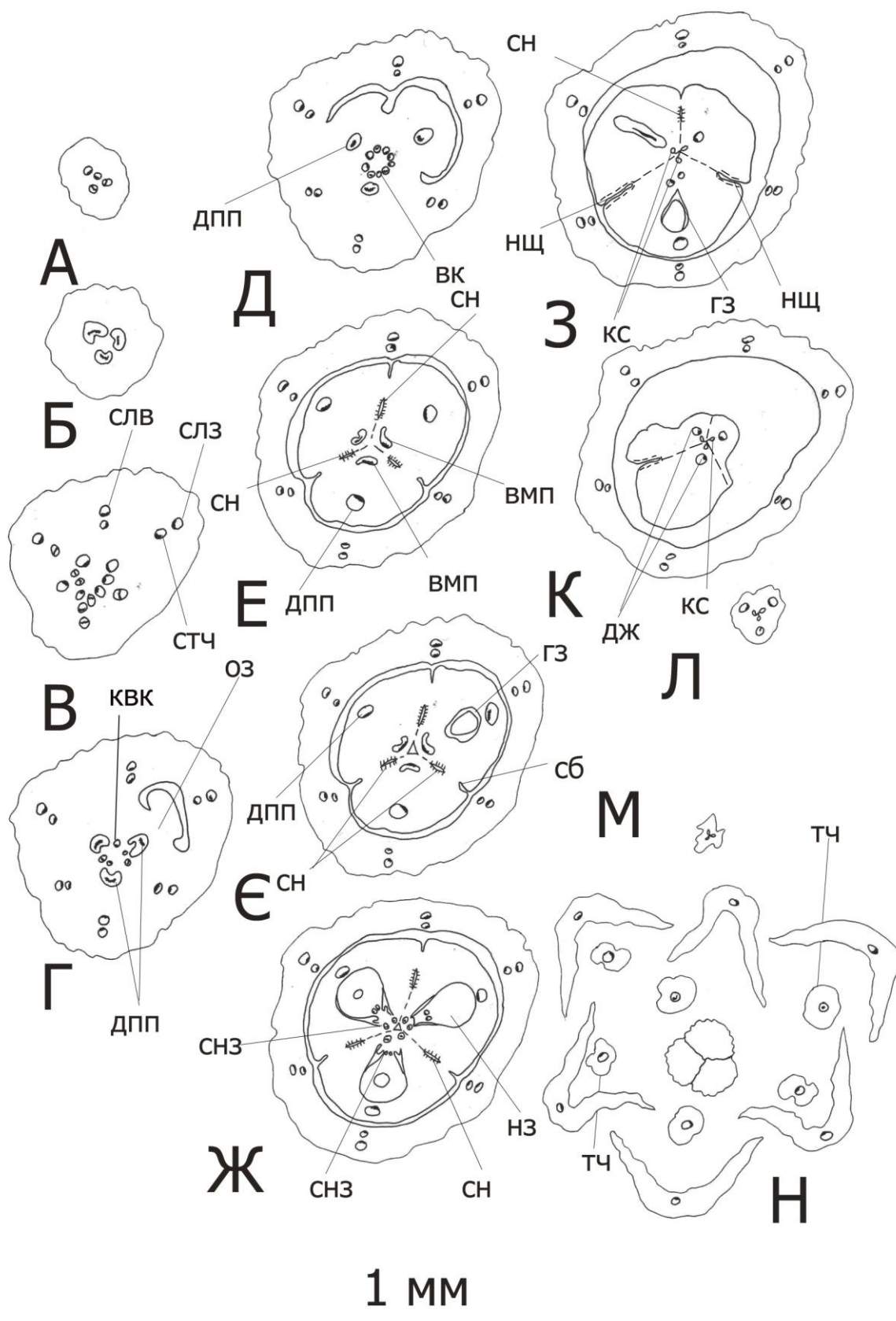


Рис. 3.1.18. Серія поперечних зрізів квітки *Sansevieria dooneri* N. E. Br. (А-Н)

Провідна система квітконіжки складається з чотирьох дрібних провідних пучки (рис. 3.1.18. А), які вище потовщуючись утворюють три масивні провідні пучки, які дають початок трьом зовнішнім і трьом внутрішнім гілкам слідів листочків оцвітини (рис. 3.1.18. Б-В), які галузяться на однопучкові сліди тичинок. В основі зав'язі з центру відходять дорзальні пучки плодолистиків і в центрі залишається коло з дрібних провідних пучків – коренів вентрального комплексу (рис. 3.1.18. Г-Д).

Вище ці пучки зливаючись утворюють три півмісяцеві масивні провідні пучки (рис. 3.1.18. Е-Є). В насінний зачаток входить медіальна частина кожного пучка вентрального комплексу (рис. 3.1.18. Ж), а бічні частини пучків вентрального комплексу проходять у перегородки зав'язі, як парні вентральні пучки плодолистика і зливаються з дорзальними пучками плодолистка, формуючи дорзальну жилку (рис. 3.1.18. З-К). Дорзальна жилка не розгалужується аж до приймочки (рис. 3.1.18. Л-Н).

### ***Sansevieria fernwood Gr.***

Квітки *Sansevieria fernwood* до 20 мм завдовжки, 1,4-1,9 мм в діаметрі, на довгих квітконіжках, злегка зигоморфні (рис.3.1.19, А).

Приквітка задня, конусоподібна, близько 9 мм завдовжки, 1,7 мм завширшки і 2,1 мм біля основи, шкіряста, світло-жовта.

Квітконіжка до 3,5-4 мм завдовжки, близько 0,6 мм в діаметрі, зчленування на 2/3 довжини. Приквіточка одна, бічна, світло-жовта, яйцеподібна з гострячком, 0,8 мм при основі, 3,1 мм завдовжки, 1,2 мм шириною, шкіряста. Оцвітина проста віночкоподібна, 6 листочків у двох колах (рис.3.1.19, А).

Листочки простої оцвітини та андроцей об'єднані при основі квітковою трубкою. Квіткова трубка глечикоподібна, 5,3-8,3 мм довжиною, 1,4-1,9 мм в діаметрі. Листочки простої оцвітини лінійні із загнутою верхівкою, світло-жовті, 5-9,2 мм завдовжки, 1,7-2 мм завширшки [42, 48].

Тичинки внутрішнього кола на 0,3 мм довші за тичинки зовнішнього кола, тичинки зовнішнього кола в середньому 11,3 мм, а тичинки внутрішнього кола довжиною 11,63 мм, при основі веретеноподібні. Тичинки в діаметрі 0,4-0,5 мм. Пиляки лінійні, двогніздні, інтрозні, 1,8-2 мм довжиною, 0,6-0,7 мм шириною. Тичинкові нитки внутрішнього кола кріпляться до пиляків на 0,2-0,5 мм вище ніж зовнішнього кола (рис.3.1.19, Б).

Маточка дещо зигоморфна. Зав'язь обернено-яйцеподібна, трьохгранна, тригнізда, зморшкувата, 1,4 мм в діаметрі, до 2,1 мм висотою. Стовпчик має бічне розміщення, звивистий з трьома стилодіями довжиною близько 11,3 мм і 0,4 мм в діаметрі. Лопаті приймочки лінійні (див. Дод. А. 10.3. А), відігнуті 0,3 мм висотою і 0,4 мм шириною (рис.3.1.19, В). У зав'язі (див. Дод. А. 10.3. Б) наявні три вертикальні структурно-функціональні зони: основа зав'язі 420 мкм, гнізда 600-820 мкм та дах зав'язі 280 мкм.

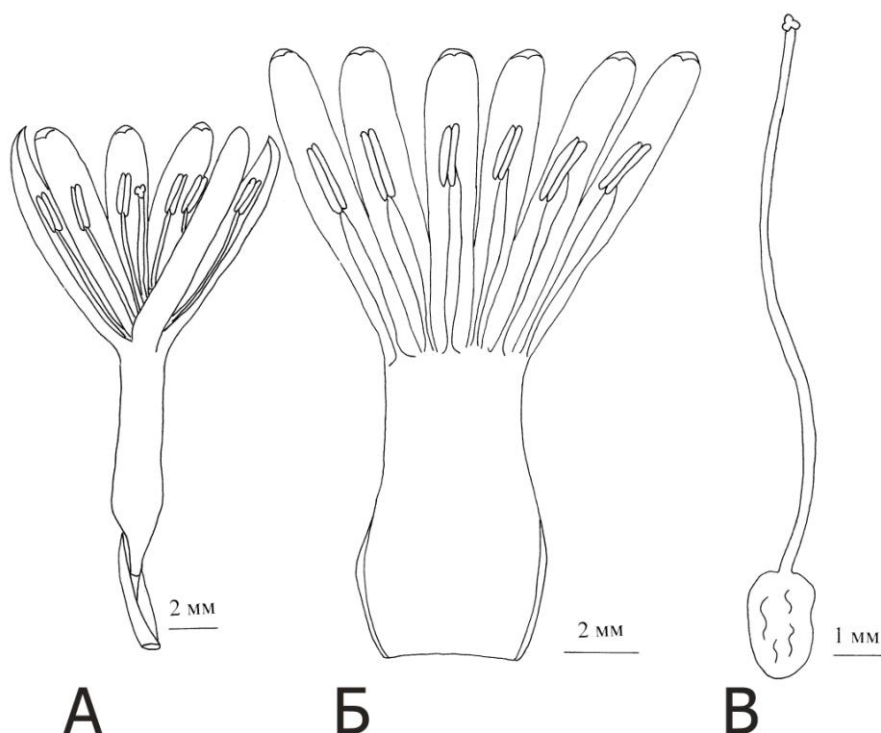


Рис. 3.1.19. Морфологія квітки *Sansevieria fernwood* Gr.:  
 А – загальний вигляд квітки, Б – розгорнута оцвітину та андроцей,  
 В – маточка.

В кожному гнізді наявний насінний зачаток в медіанному положенні, з мікропіле обернутим догори. У квітконіжці, в основі квітколожа, в основі квіткової трубки, і по всій висоті зав'язі, у вільних верхівках листочків оцвітину наявні – рафіди. У тичинкових нитках, в'язальці та стовпчику вони відсутні.

Таблиця 3.1.8

**Висота зон зав'язі та септального нектарника  
*Sansevieria fernwood* Gr.**

| Номер квітки | Загальна висота септального нектарника *, мкм | Відносна висота фертильної зав'язі від висоти гнізд, (%) |                |                       | Висота трьох гнізд зав'язі, мкм |
|--------------|---|--|----------------|-----------------------|---------------------------------|
|              |   | Нижня стерильна зона                                     | Фертильна зона | Верхня стерильна зона |                                 |
| 1.           | 700+300                                       | 10-17  | 32-39          | 44-58                 | 720, 780, 820                   |
| 2.           | 700+280                                       | 15-16  | 41-48          | 37-46                 | 620, 680, 640                   |
| 3.           | 720+300                                       | 15-17  | 34-42          | 41-51                 | 720, 820, 740                   |
| 4.           | 680+280                                       | 10-16  | 33-44          | 40-57                 | 640, 800, 840                   |
| 5.           | 720+300                                       | 13-17  | 37-49          | 41-50                 | 720, 780, 760                   |

\*Примітка. Запис А+Б включає: висоту внутрішнього септального нектарника на рівні гнізд зав'язі (А) та висоту нектарної щілини (Б)



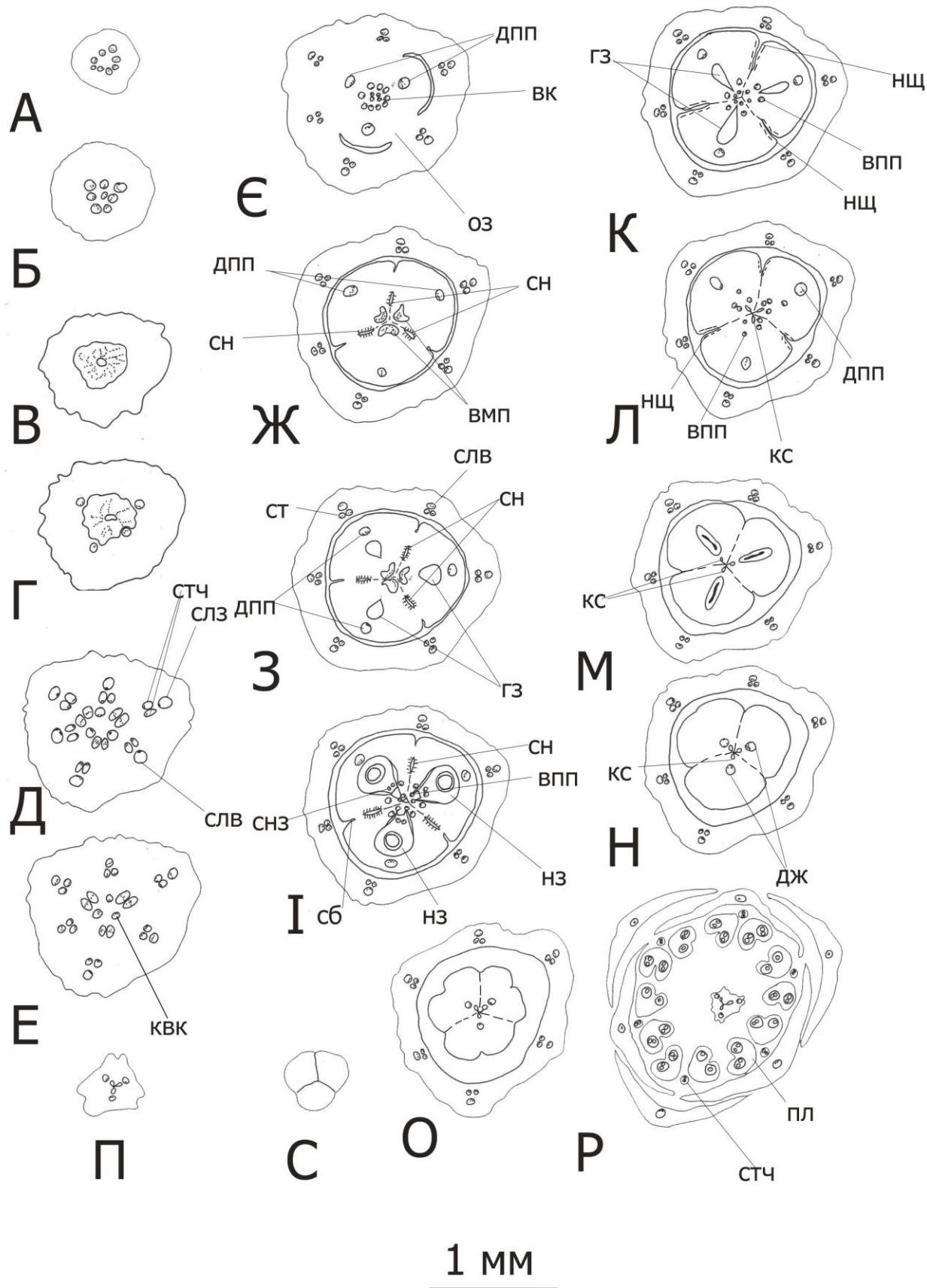


Рис. 3.1.18. Серія поперечних зрізів квітки *Sansevieria fernwood* Gr. (A-C)



У гінецеї *S. fernwood* наявні три вертикальні зони за В.Ляйнфельнером [150]: коротка стерильна синасцидіатна – 120 мкм (див. Дод. А. 10.1. Б), фертильна гемісинасцидіатна – 400 мкм (див. Дод. А. 10.2. А) та асимплікатна (див. Дод. А. 10.2. Б).

Септальний нектарник у *S. fernwood* розміщений вздовж цілої зав'язі. Загальна висота септального нектарника в середньому 980 мкм (табл. 3.1.8).

В основі квітконіжка у *S. fernwood* містить вісім провідних пучків (рис. 3.1.18. А-Б), які вище об'єднуються, утворюючи суцільний провідний циліндр (рис. 3.1.18. В). Від цього циліндра приблизно на одному рівні відокремлюються шість пучків (див. Дод. А. 10.1. А): три на радіусах зовнішніх листочків оцвітини і три на радіусах внутрішніх листочків оцвітини (рис. 3.1.18. Г). Дещо вище ці пучки діляться в радіальній площині на слід листочка оцвітини і слід тичинки, який є двопучковим (рис. 3.1.18. Д-Е).

Вище відходження стовбурових листочків оцвітини і тичинок, з провідного циліндра формується три дорзальних пучки плодолистика та 10-12 дрібних провідних пучки – корені вентрального комплексу (рис. 3.1.18. Є), які вище об'єднуються у три півмісяцеві провідні пучки – вентральні пучки плодолистика (рис. 3.1.18. Ж-З). Деякі з цих пучків закінчуються сліпо.

В насінний зачаток входить середня частина кожного пучка вентрального комплексу (рис. 3.1.18. І), а бічні частини вентральних пучків плодолистика проходять у перегородки. Слід насінного зачатку двопучковий. Вентральні пучки плодолистика зливаються з дорзальними пучками над гніздами, утворюючи дорзальні жилки, які аж до приймочки не галузяться (рис. 3.1.18. К-С).

Аналіз морфологічної будови квітки дозволив виявити найбільш мінливі ознаки квітки в межах роду: висота квіткової трубки і листочків оцвітини, довжина тичинок зовнішнього і внутрішнього кола та довжина септальних нектарників. Для видів роду *Sansevieria* характерні відмінності в будові тичинок внутрішнього і зовнішнього кола.

У гінецеї представників роду *Sansevieria* виявлені сильно потовщені основа зав'язі та дах зав'язі, сукупна висота яких може дорівнювати висоті гнізд зав'язі. Гінецей роду *Sansevieria* ми визначаємо як гемісинкарпний *sensu lato*, з гемісинасцидіатною, гемісимплікатною зонами, асплікатною та синасцидіатною зоною, яка характерна для евіскарпного типу гінецея. У деяких видів роду *Sansevieria*, гемісимплікатна зона відсутня (*S. trifasciata*, *S. parva*, *S. grandicuspis*, *S. dooneri*, *S. fernwood*). Загальна висота септального нектарника перевищує висоту гнізд за рахунок наявності секреторних нектарних щілини у даху зав'язі над гніздами і трьох відокремлених нектарних порожнин в основі зав'язі або на рівні синасцидіатної зони. Нектарні щілини є слабко звивисті у *S. dooneri*, *S. fernwood*, *S. grandicuspis*, *S. spicata*, *S. hyacinthoides*, *S. aetheopica* та звивисті у *S. parva*, *S. grandis*, *S. suffruticosa*, *S. trifasciata*. За розміщенням у зав'язі і формою перерізу септальні нектарники у всіх *Sansevieria* відносяться до спільного описового типу, проте у більшості видів виявлені роздільні порожнини септального нектарника в основі зав'язі

або у синасцидіатній зоні, а в *S. suffruticosa*. – замість цього наявна коротка зона трипроменевого нектарника на рівні гемісинасцидіатної зони.

Канали стовпчика формуються апікально у *S. trifasciata*, *S. parva*, *S. hyacinthoides*, *S. aetheopica*, *S. suffruticosa*, або субапікально у *S. dooneri*, *S. fernwood*, *S. grandicuspis*, *S. hyacinthoides*, *S. grandis*, *S. spicata*. Стовпчик складається з асимплікатної зони, в якій плодолистки зрослі постгенітально.

### **3.2. Морфологія та анатомія квітки в роді *Dracaena* Vand. Ex L. *Dracaena surculosa* Lindl.**

Квітка *Dracaena surculosa* 35-40 мм завдовжки, злегка зигоморфна (рис. 3.2.1, А). Приквітка конусоподібно згорнута, близько 3,7 мм завдовжки. Квітконіжка до 14,5 мм завдовжки, має зчленування на 3/4 довжини. Приквіточка одна, задня, 1,8 мм завдовжки. Оцвітину проста, шестичленна, зрослолисткова (віночкоподібна), білого кольору. Квіткова трубка сформована трубкою оцвітини та прирослими до неї тичинковими нитками. Вона є глечикоподібна, 18-20 мм завдовжки, 1,7 мм в діаметрі (рис. 3.2.1, Б). Відгини листочків простої оцвітини завдовжки дорівнюють квітковій трубці, 1,8 мм завширшки, із зігнутими до середини верхівками. Тичинки однакової довжини (рис. 3.2.1, Б), близько 20,5 мм завдовжки, прикріплюються до квіткової трубки в місці її переходу у відгин. Тичинкові нитки веретеноподібні, дещо розширені в середній частині. Пиляки лінійні, завдовжки 1,9 мм, прикріплюються до тичинкової нитки по середині їх висоти. Зав'язь оберненояйцеподібна, опуклотрьохгранна, 1,3 мм у діаметрі і 1,8 мм висотою, різко звужується у місці переходу у стовпчик (рис. 3.2.1, В), з поздовжніми септальними борозенками [45].

Стовпчик має центральне розміщення, двічі зігнутий, завдовжки до 20 мм. Лопаті приймочки півокруглі, відігнуті (рис. 3.2.2, Р). Висота квітколожа за серією зрізів – близько 900 мкм (рис. 3.2.2 Б-Д). Насінні зачатки поодинокі, антропні, красинуцелятні [20].

В основі зав'язь (див. Дод. А. 11.2. А) не містить порожнин (рис. 3.2.2 Е, Ж). Висота основи зав'язі (див. Дод. А. 11.1. Б) (від місця відокремлення зав'язі і квіткової трубки до дна її гнізд) – 260 мкм. Гнізда зав'язі містять по одному насінному зачатку в медіанному положенні, з мікропіле, обернутим донизу, плацентація центрально-кутова, обтуратор фунікулярний (рис. 3.2.2 І).

Різниця у висоті гнізд зав'язі однієї квітки становить 20-40 мкм (табл. 3.2.1). Дах зав'язі (від рівня верхньої поверхні гнізд до зникнення септальних нектарників) займає 580 мкм (рис. 3.2.2 М, Н). Канали стовпчика формуються не апікально, а дещо зсунуті на вентральну стінку гнізд, так що на зрізі через верхню частину зав'язі помітні одночасно і гнізда, і канали стовпчика (рис. 3.2.2 Л). У стовпчику ці канали заповнені секретом і об'єднані між собою (рис. 3.2.2 О, П).

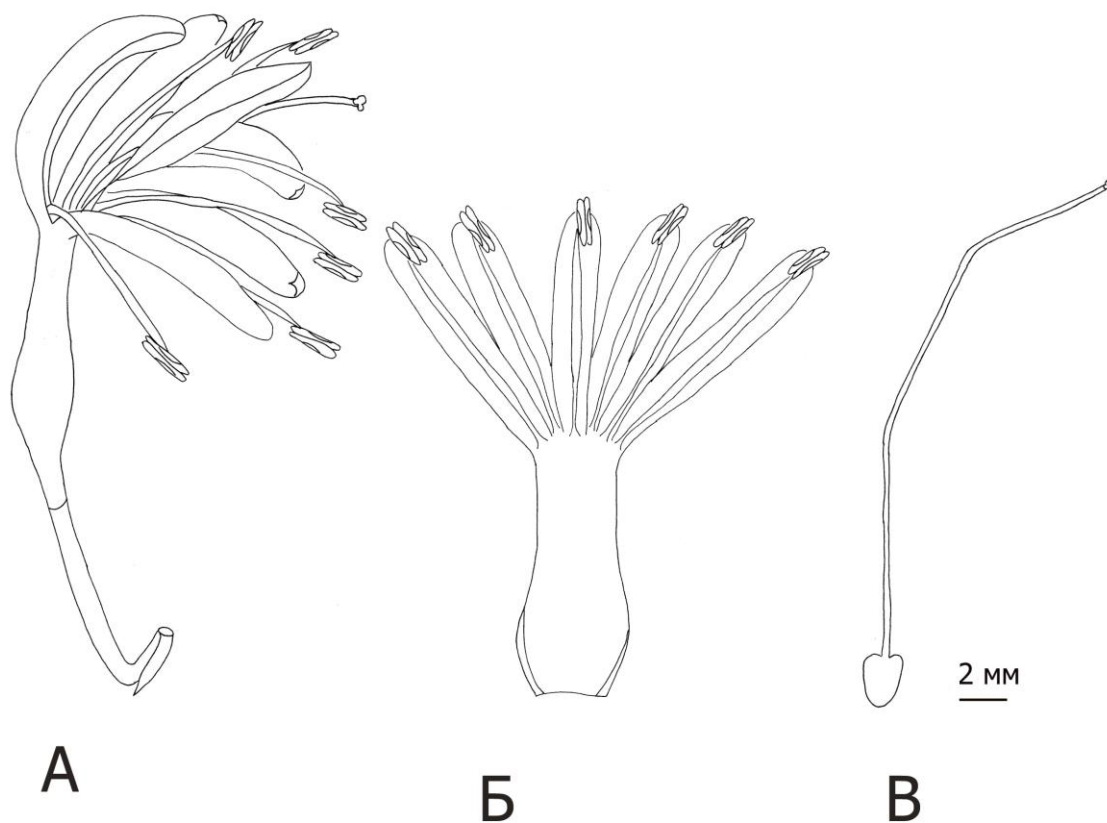


Рис. 3.2.1. Морфологія квітки *Dracaena surculosa* Lindl.:  
 А – загальний вигляд квітки, Б – розгорнута оцвітину та андроцей,  
 В – маточка.

Ідіобласти з рафідами, наявні у квітконіжці, в основі квіткової трубки, вільних верхівках листочків оцвітину, тичинкових нитках, у стінці зав'язі та стовпчику. У паренхімі стінки зав'язі наявні великі міжклітинники.

На рівні 260 мкм вище дна гнізд з'являється трипроменева порожнина септального нектарника, яка на 40 мкм вище трансформується у три порожнини, розділені між собою постгенітально зімкнутими епідермісами (табл. 3.2.1). У такому вигляді септальний нектарник продовжується вздовж гнізд зав'язі близько 580 мкм та вздовж її даху ще 300 мкм (рис. 3.2.2 І-М). Вище, порожнини септального нектарника об'єднуються з септальними борозенками, формуючи залозисті нектарні щілини (рис. 3.2.2 Н), висота яких 240-280 мкм (табл. 3.2.1). До основи стовпчика ці щілини поступово виклинюються, а плодолистки злипаються постгенітально (рис. 3.2.2 О).

Таблиця 3.2.1

**Висота гнізд зав'язі та септального нектарника *Dracaena surculosa* Lindl.**

| Номер квітки | Загальна висота септального нектарника *, мкм | Відносна висота фертильної зав'язі від висоти гнізд, (%) |                |                       | Висота трьох гнізд зав'язі, мкм |
|--------------|---|--|----------------|-----------------------|---------------------------------|
|              |   | Нижня стерильна зона                                     | Фертильна зона | Верхня стерильна зона |                                 |
| 1.           | 880+280                                       | 10-12  | 52-60          | 30-36                 | 800, 820, 840                   |
| 2.           | 900+240                                       | 12   | 53-54          | 34-35                 | 820, 860, 860                   |
| 3.           | 880+280                                       | 12   | 52-54          | 34-36                 | 820, 820, 840                   |
| 4.           | 880+280                                       | 10-12  | 52-55          | 34-36                 | 800, 820, 840                   |
| 5.           | 900+240                                       | 12   | 53-55          | 33-35                 | 840, 860, 860                   |

\*Примітка. Запис А+Б включає: висоту внутрішнього септального нектарника на рівні гнізд зав'язі (А) та висоту нектарної щілини (Б)

Внутрішню структуру гінецея ми аналізували згідно концепції вертикальної зональності гінецея В. Ляйнфельнера [150] та рекомендацій С. Волгіна і В. Тихомирова [5]. Гінецей *D. surculosa* містить наступні структурні зони за В. Ляйнфельнером [150]: синасцидіатну, гемісинасцидіатну (див. Дод. А. 11.2. Б), гемісимплекатну та асимплекатну. Синасцидіатна зона коротка 60 мкм, стерильна. Гемісинасцидіатна зона найдовша, в основі і у верхній частині вона стерильна, в середній її частині міститься насінний зачаток 680 мкм. На рівні прикріплення насінного зачатка плодолистки роз'єднуються між собою, формуючи в центрі зав'язі маленьку трикутну порожнину (рис. 3.2.2, К). Гемісимплекатна зона (див. Дод. А. 11.3. А) розміщена вище насінного зачатка, більша частина цієї зони розміщена у даху зав'язі 360 мкм (рис. 3.2.2 Л, М). Асимплекатна зона (див. Дод. А. 11.3. Б) починається від місця об'єднання септального нектарника з септальною борозенкою [45].

У *D. surculosa* нектарник розміщений на рівні гемісинасцидіатної, гемісимплекатної та асимплекатної зон гінецея.

У *D. surculosa* провідний циліндр квітконіжки (див. Дод. А. 11.1. А) суцільний (рис. 3.2.2 А), в основі квітколожа у ньому майже на одному рівні відходять шість провідних стовбурів на радіусах листочків оцвітини, вище чого лакуни замикаються (рис. 3.2.2 Б-В). Стовбурові пучки короткі, одразу діляться радіально на слід листочка оцвітини і слід тичинки. Таким чином, у квітковій трубці від її основи, розміщуються шість пар провідних пучків – сліди листочків оцвітини та тичинок. У вільних лопатях внутрішніх листочків оцвітини їхні сліди формують два бічні відгалуження.

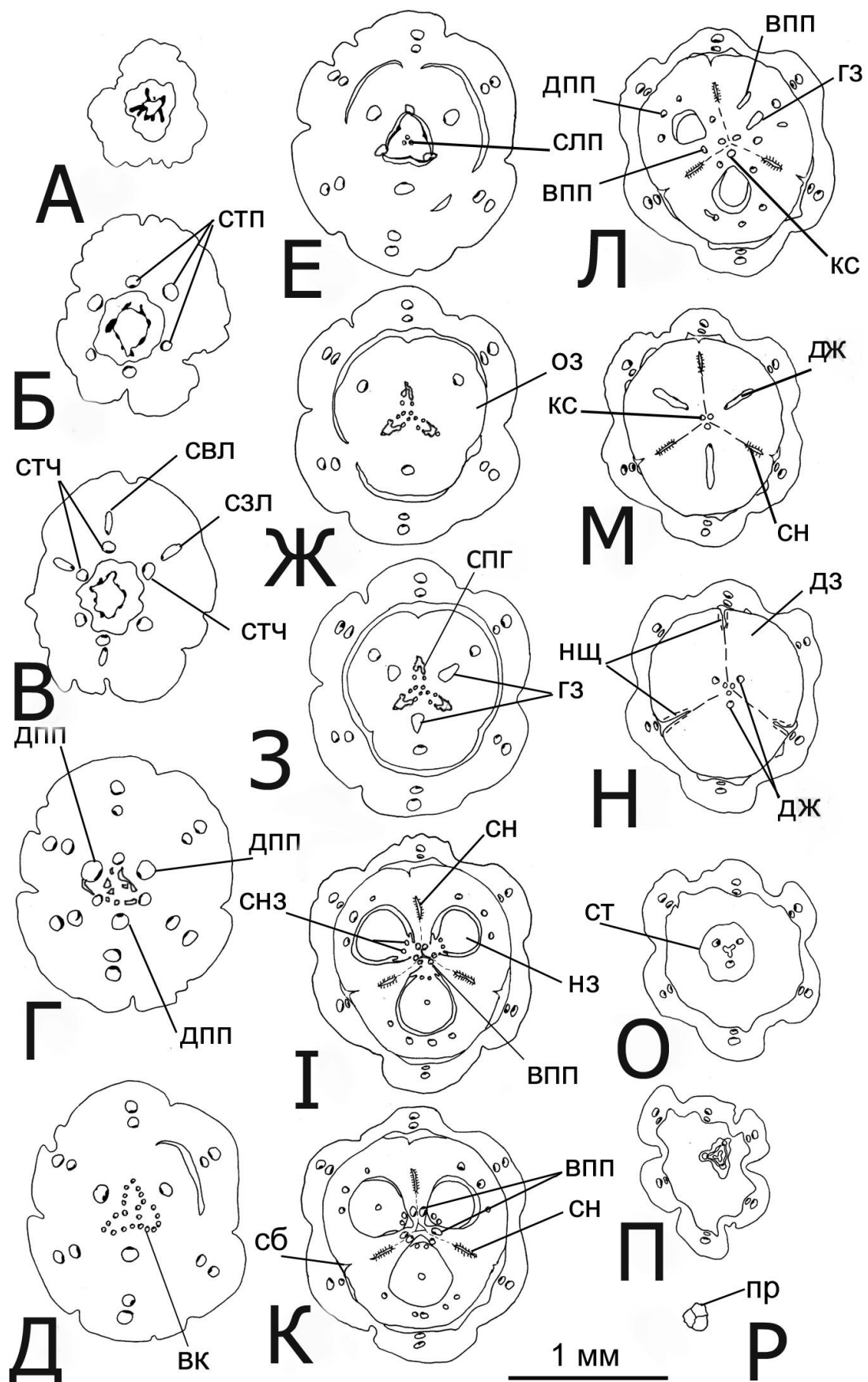


Рис. 3.2.2. Серія поперечних зрізів квітки *Dracaena surculosa* Lindl. (А-Р)

Вище формування стовбурових пучків оцвітини і андроцею провідний циліндр трансформується у групу пучків різного розміру, що неупорядковано анастомозують між собою (рис. 3.2.2, Г), а ще вище три з цих пучків відокремлюються від решти як дорзальні пучки плодолистка, залишаючи у центрі трикутне в перерізі сплетіння дрібних пучків, яке ми позначаємо вентральним комплексом, з нього формуються септальні пучки гiнецея, які дають початок вентральним пучкам плодолистка (рис. 3.2.2, Д-З). Дорзальні пучки плодолистка крупні, входять в основу зав'язі і продовжуються у стовпчик.

На рівні середини висоти зав'язі від дорзальних пучків відходять по два бічні пучки, які розміщуються поблизу дорзального пучка плодолистка, продовжуються вздовж стінки зав'язі і сліпо закінчуються в її даху (рис. 3.2.2, І-Л), іноді вони утворюють анастомози з дорзальними пучками.

На рівні нижньої частини гнізд зав'язі (в синасцидіатній та гемісинасцидіатній зоні) від зовнішніх частин вентрального комплексу формуються спочатку вентральні септальні пучки, а згодом з них, парні вентральні пучки плодолистків. В центрі залишаються кілька сліпих пучків (рис. 3.2.2, Е). Від кожного вентрального пучка плодолистків відходить гілка у насінний зачаток, а самі вентральні пучки пересуваються назовні в перегородки і зливаються з бічними відгалуженнями від дорзальних провідних пучків у верхній частині зав'язі (рис. 3.2.2, Л), іноді залишаючи сліпий пучок. В даху зав'язі дорзальні пучки плодолистків відхиляються горизонтально до центру і входять у стовпчик (рис. 3.2.2, М, Н), а бічні пучки плодолистка сліпо закінчуються.

Отже, у *D. surculosa* дорзальні пучки плодолистків мають відгалуження, слід насінного зачатка двопучковий, є сліпі пучки плодолистків у квітколожі, нектарна щілина коротка і вузька у радіальному напрямі

### ***Dracaena fragrans* (L.) Ker Gawl.**

Квітки *Dracaena fragrans* до 20 мм завдовжки, злегка зигоморфні. Приквітка конусоподібна, близько 4,5 мм завдовжки, 1,2 мм завширшки і 2 мм біля основи, шкіряста, світло-коричнева. Квітконіжка до 5 мм завдовжки, близько 0,8 мм в діаметрі, зчленування на 2/3 довжини (3 мм/2мм) (рис. 3.2.3., А). Приквіточка одна, яйцеподібна із загостренням, 1,6 мм завдовжки, 0,9 мм шириною, 1,2 мм при основі, шкіряста, світло-коричнева. Квіткова трубка глечикоподібна, близько 7 мм завдовжки, 2 мм в діаметрі. Вільні лопаті простої оцвітини до 11 мм завдовжки, 2,4 мм шириною із загнутими кінцями коричневого кольору [131].

Тичинки однакової довжини, до 19,2 мм, 0,7 мм в діаметрі, при основі 0,5 мм, веретеноподібні. Пиляки лінійні, довжиною до 2,2 мм, шириною 0,7 мм, прикріплюються трохи нижче середини висоти пиляка (рис. 3.2.3., Б).

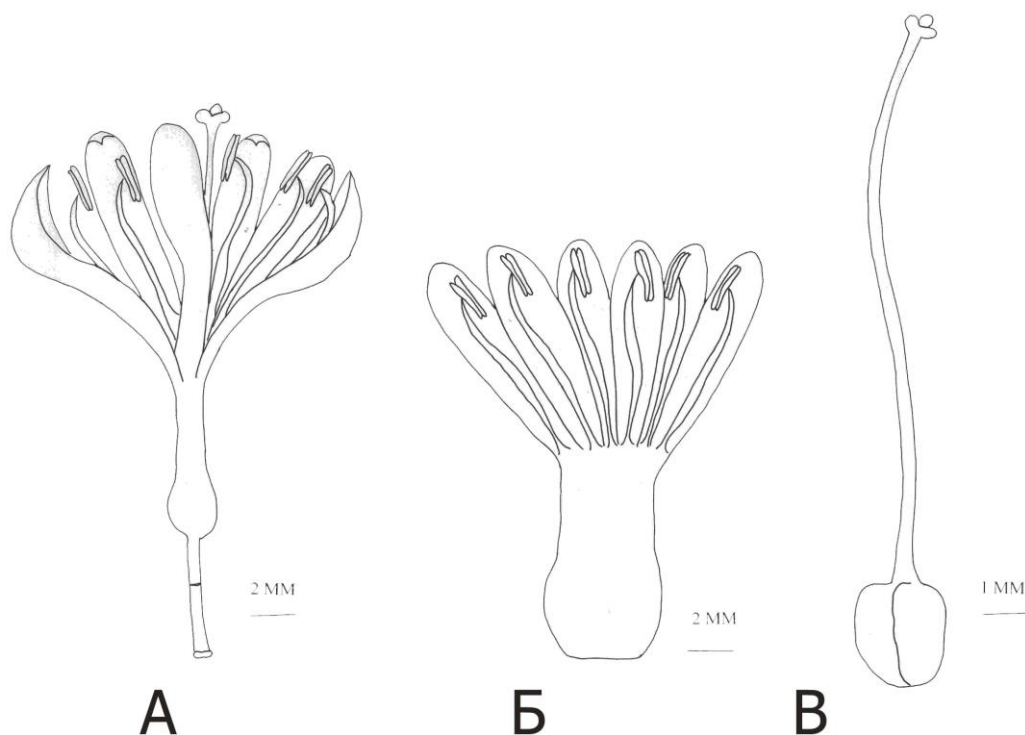


Рис. 3.2.3. Морфологія квітки *Dracaena fragrans* (L.) Ker Gawl.:  
 А – загальний вигляд квітки, Б – розгорнута оцвітину та андроцей,  
 В – маточка.

Зав'язь обернено яйцеподібна, трьохгранна, 1,7 мм в діаметрі і 2,2 мм висотою. Стовпчик має центральне розміщення, злегка зигоморфний з трилопатевою приймочкою, довжиною до 14,2 мм і 0,4 мм в діаметрі. Лопаті приймочки відігнуті, 0,5 мм завдовжки (див. Дод. А. 12.3. А). Канали стовпчика апікальні. Насінні зачатки поодинокі, антропні, красинуцелятні [20, 48].

У зав'язі (див. Дод. А. 12.3. Б) наявні три вертикальні структурно-функціональні зони: основа зав'язі 340 мкм (див. Дод. А. 12.1. А), гнізда 1000-1250 мкм та дах зав'язі 420 мкм. В кожному гнізді наявний насінний зачаток в медіанному положенні, з мікропіле обернутим донизу, плацентація центральнокутова, обтуратор фунікулярний. Вище гнізд, септальний нектарник об'єднується з нектарною борозенкою, формує залозисту нектарну щілину. До основи стовпчика ця щілина поступово втрачає секреторний характер, але плодолистки залишаються злиплені постгенітально своїми епідермісами. У стовпчику канали заповнені секрецією [131].

Порожнини септальних нектарників з'являються на рівні 260 мкм від дна зав'язі. Септальний нектарник далі наявний до кінця висоти гнізд, а це ще близько 1300 мкм, далі ще 100 мкм і відкривається у верхівці зав'язі нектарними щілинами, висота яких близько 100 мкм (табл. 3.2.2).

У квітконіжці, верхівці квітконіжки, в основі квіткової трубки, у вільних верхівках листочків оцвітину, у тичинкових нитках і по всій висоті зав'язі, у стовпчику наявні – рафіди.



**Висота гнізд зав'язі та септального нектарника  
*Dracaena fragrans* (L.) Ker Gawl.**

| Номер квітки | Загальна висота септального нектарника *, мкм | Відносна висота фертильної зав'язі від висоти гнізд, (%) |                |                       | Висота трьох гнізд зав'язі, мкм |
|--------------|---|--|----------------|-----------------------|---------------------------------|
|              |   | Нижня стерильна зона                                     | Фертильна зона | Верхня стерильна зона |                                 |
| 1.           | 1300+100                                      | 10-12  | 50-60          | 30-36                 | 1300, 1300, 1280                |
| 2.           | 1260+120                                      | 12   | 53-54          | 34-35                 | 1260, 1260, 1240                |
| 3.           | 1280+100                                      | 12   | 52-54          | 34-36                 | 1280, 1280, 1280                |
| 4.           | 1200+100                                      | 10-12  | 50-54          | 34-36                 | 1200, 1200, 1200                |
| 5.           | 1240+120                                      | 12   | 53-55          | 33-35                 | 1240, 1240, 1240                |

\*Примітка. Запис А+Б включає: висоту внутрішнього септального нектарника на рівні гнізд зав'язі (А) та висоту нектарної щілини (Б)

У гінецеї *D. fragrans* наявні чотири вертикальні зони за В. Ляйнфельнером [150]: стерильна синасцидіатна – 180 мкм (див. Дод. А. 12.1. Б), фертильна гемісинасцидіатна – 520-880 мкм, гемісимплекатна 360 мкм та асимплекатна (див. Дод. А. 12.2. А-Б). Септальний нектарник у *Dracaena fragrans* розміщений вздовж цілої зав'язі: від її основи, нижче гнізд, до її даху, у вигляді трьох вузьких порожнин. Загальна висота септального нектарника 1250 мкм [131].

У квітконіжці проходить шість провідних пучків (рис. 3.2.4. А), які вище об'єднуються, утворюючи суцільний провідний циліндр (рис. 3.2.4. Б-В), в центрі якого вище з'являються «підвішені» сліпи знизу, дрібні провідні пучки. Вище від циліндра відходять шість провідних пучків на радіусах зовнішніх і внутрішніх листочків оцвітини, які вище діляться на слід тичинки і слід листочка оцвітини у квітковій трубці (рис. 3.2.4. Г-Д). Сліди зовнішніх і внутрішніх листочків оцвітини галузяться у квітковій трубці, а на рівні вільних листочків оцвітини галузяться лише зовнішні сліди листочків оцвітини (рис. 3.2.4. З, Н). В квітколожі залишається шість провідних пучків, три з яких формують дорзальні пучки плодолистка, а інші три, зливаючись, утворюють провідний циліндр трикутної форми – вентральний комплекс (рис. 3.2.4. Е). Вище вентральний комплекс формує три великі провідні пучки на радіусах септ – септальні пучки гінецея і 4-5 дрібних пучки, деякі з яких закінчуються сліпо, а решта організуються у три (рис. 3.2.4. Є-Ж), які дають відгалуження до насінного зачатка (рис. 3.2.4. З). Слід насінного зачатка двопучковий, утворюється з півмісяцевих провідних пучків вентрального комплексу. Дорзальні пучки плодолистка на рівні фертильної частини зав'язі формують дрібні відгалуження – бічні пучки плодолистка, які сліпо закінчуються. А дорзальні пучки плодолистка зливаються з вентральними пучками і формують дорзальну жилку, яка не галузиться до приймочки (рис. 3.2.4. І-О).

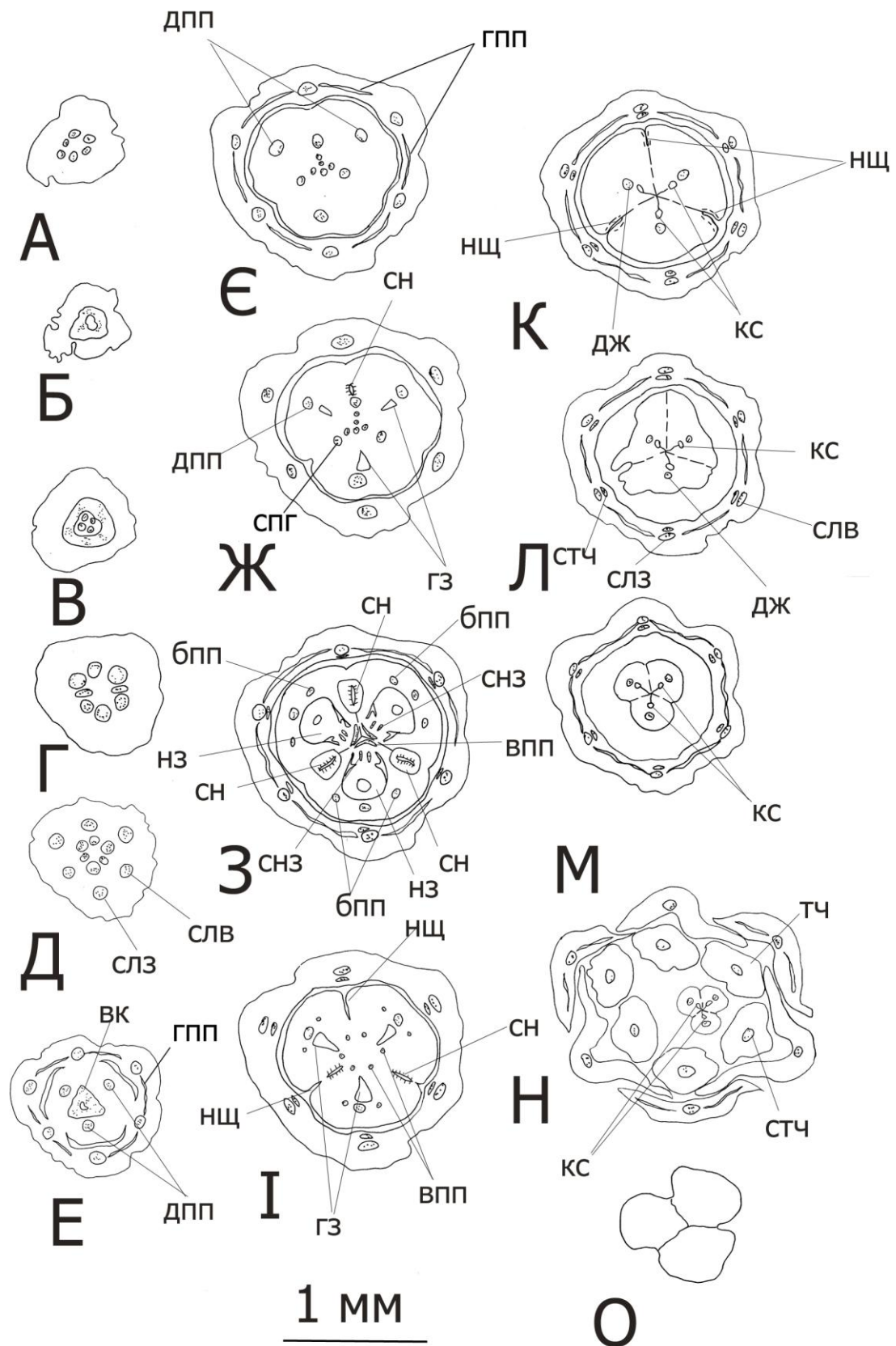


Рис. 3.2.4. Серія поперечних зрізів квітки *Dracaena fragrans* (L.) Ker Gawl. (A-O)

Вважалося, що для представників роду *Dracaena* s. str. (excl. *Pleomele*, *Sansevieria*) характерні дуже коротка квіткова трубка і розширені посередині тичинкові нитки [Lu et al., 2010]. У досліджених нами видів роду *Dracaena* квіткова трубка дорівнює довжині вільних листочків оцвітини, і за цією ознакою *Dracaena* не відрізняється від представників роду *Sansevieria*.

Інервація частин квітки у досліджених видів з роду *Dracaena* також суттєво подібна до видів роду *Sansevieria*. Це підтверджує думку про велику морфологічну подібність двох родів. Проте, два досліджені види відрізняються за розмірами приквіток та числом приквіточок. Зовнішні розміри зав'язі і стовпчика обох видів драцен практично однакові, проте *D. surculosa* і *D. fragrans* виявляють різну вертикальну зонільність гінецея і септального нектарника, відмінну від видів роду *Sansevieria*, крім *S. suffruticosa*. Загалом, для видів роду *Dracaena* характерні менші абсолютні й відносні розміри септального нектарника і нектарної щілини зокрема, порівняно з видами роду *Sansevieria*, що може свідчити про меншу продукцію нектару в досліджених драцен.

### **3.3. Морфологія та анатомія квітки споріднених до роду *Sansevieria* Thunb. таксонів**

#### ***Cordyline fruticosa* (L.) A.Chev.**

Квітки *Cordyline fruticosa* зібрані у волотеподібні розгалуженні суцвіття (рис. 3.3.1, А), двостатеві, актиноморфні, тричленні, 8-11 мм в діаметрі, 10-15 мм завдовжки (рис. 3.3.1, А).

Квітки розміщені в пазухах ланцетних шкірястих приквіток. Квітконіжка коротка, 0,5-0,7 мм завдовжки, безпосередньо під квіткою із чітким зчленуванням (рис. 3.1.1, А). В основі квітконіжки розміщена широко трапецієподібна в обрисах, шкіряста, на верхівці двозубчаста задня приквіточка з двома киями. Квітка легко відокремлюються у місці зчленування квітконіжки так, що її нижня частина разом із приквіточкою залишається на осі суцвіття.

Оцвітина і андроцей об'єднані в основі короткою трубкою (рис. 3.3.1, Б). Листочки оцвітини і тичинки відокремлюються один від одного майже на одному рівні. Оцвітина білого або світло-рожевого кольору, з 6 однакових відігнутих, видовжено яйцеподібних листочків. Два листочка зовнішнього кола – передні діагональні, а один – задній медіальний. Зовнішні листочки оцвітини накладаються черепитчасто, а внутрішні стулчасто (рис. 3.3.2, 3-М).

Тичинок шість. Тичинкові нитки в основі розширені, до верхівки звужуються і стають циліндричними, пиляки інтрорзні, дорзифіксні [43].

Маточка із яйцеподібною, звуженою на верхівці, в перерізі опуклотрикутною зав'яззю, яка поступово переходить у прямий, циліндричний стовпчик (див. Дод. А. 13.3. Б) із коротко-тризубчастою приймочкою (рис. 3.3.1, В). Септальні борозенки відсутні.

У квітконіжці, в основі квітколожа, в основі квіткової трубки, у вільних верхівках листочків оцвітини, і по всій висоті зав'язі, тичинкових нитках, в'язальці та стовпчику наявна велика кількість рафід.

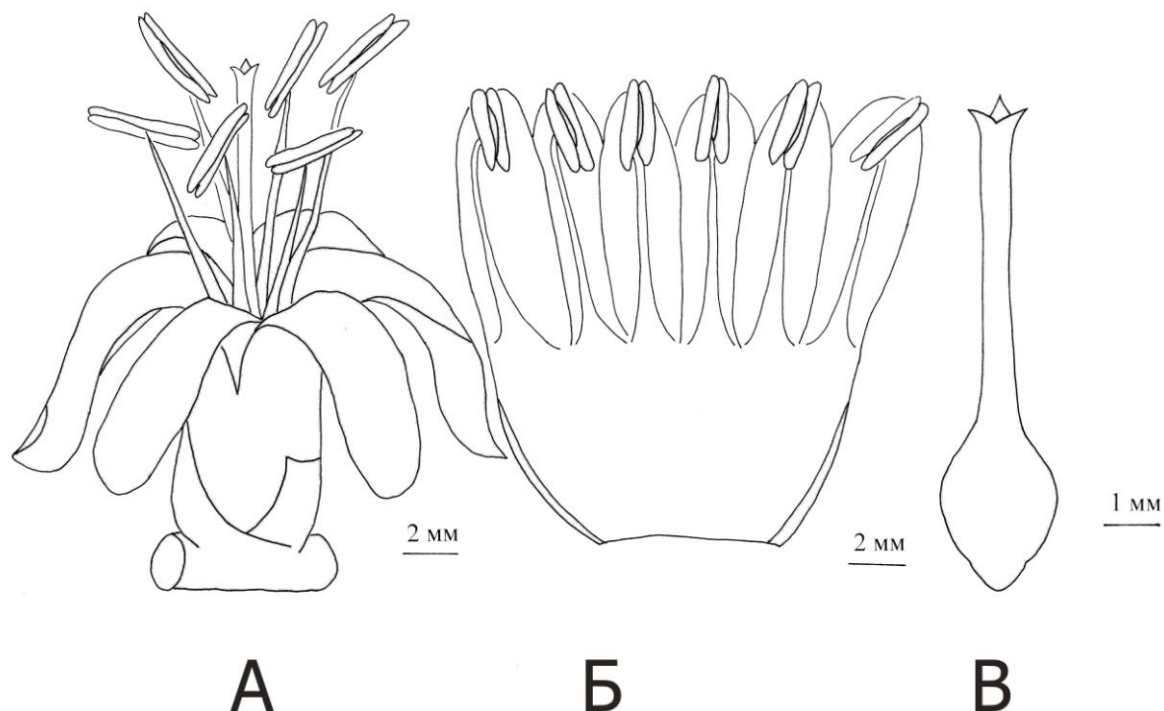


Рис. 3.3.1. Морфологія квітки *Cordyline fruticosa* (L.) A.Chev.:

А – загальний вигляд квітки, Б – розгорнута оцвітина та андроцей, В – маточка.

У зав'язі наявні три вертикальні структурно-функціональні зони: основа зав'язі 340 мкм, гнізда 1860 мкм та дах зав'язі 320 мкм (див. Дод. А. 13.3. А). Насінних зачатків декілька у гнізді, розміщені у середній частині зав'язі попарно на неповних перегородках, відхилені горизонтально, мікропіле направлене назовні, плацентажія парієтальна, обтюратор фунікулярний. Гнізда містять до шести насінних зачатків загалом. Канали стовпчика вентральні, відокремлені, пізніше об'єднуються в один.

У гінецеї *C. fruticosa* наявні три вертикальні зони за В.Ляйнфельнером [150]: коротка стерильна синасцидіатна (Рис. 3.3.2 Є) висотою близько 220 мкм (див. Дод. А. 13.1. А), фертильна гемісимплікатна (див. Дод. А. 13.2. А-Б) висотою 1540 мкм – середня частина зав'язі (Рис. 3.3.2 З), та асимплікатна (Рис. 3.3.2 Є-К).

Септальний нектарник у *C. fruticosa* розміщений на початку гемісимплікатної зони зав'язі до даху зав'язі, у вигляді трьох вузьких порожнин, які відкриваються нектарними щілинами. Він з'являється на фертильному рівні зав'язі, на 140 мкм вище початку гемісимплікатної зони. Нектарна щілина пряма, залозиста, видовжена висотою 220 мкм. Загальна висота септального нектарника 1720 мкм.

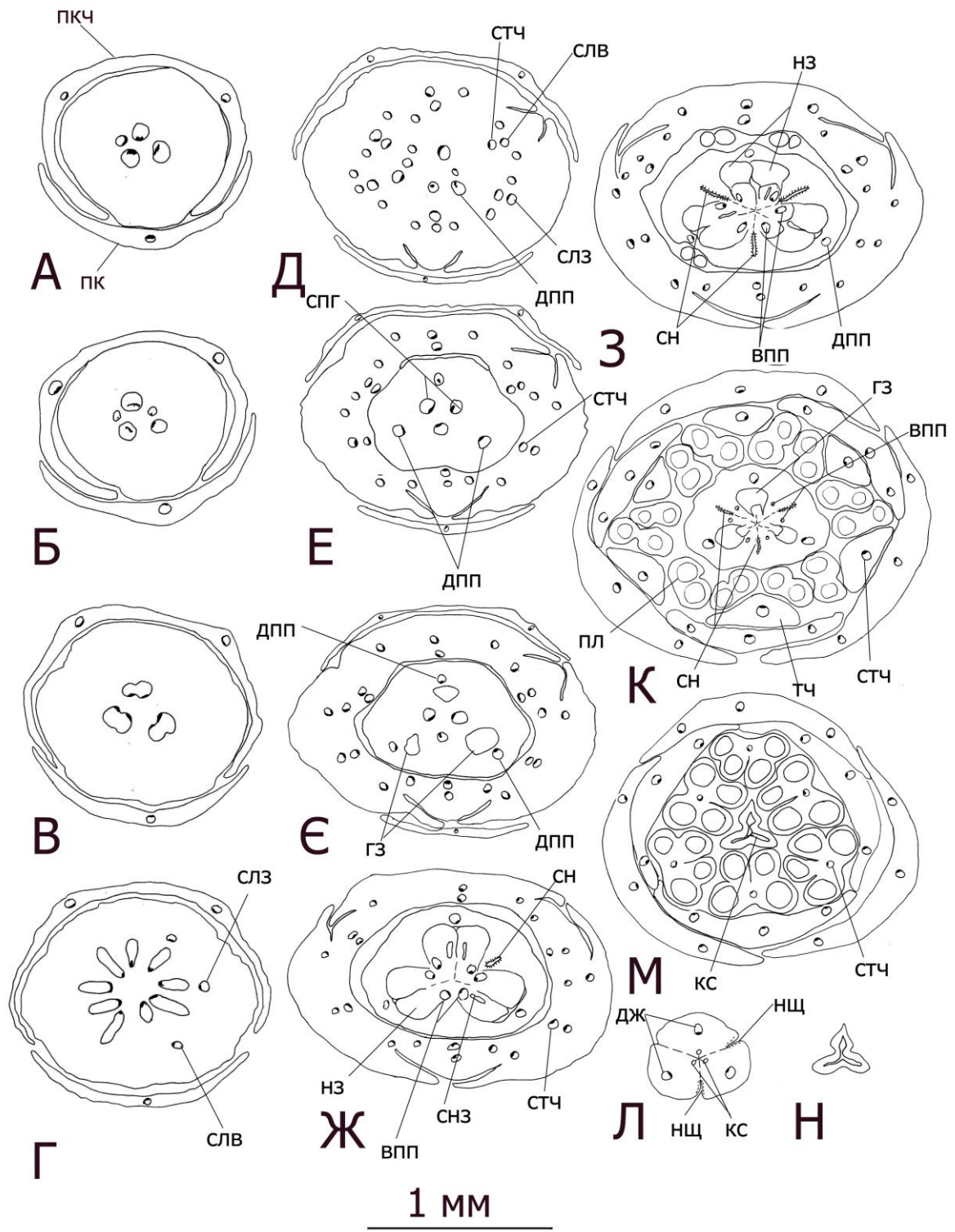


Рис. 3.3.2. Серія поперечних зрізів квітки *Cordyline fruticosa* (L.) A.Chev. (A-H)

Провідна система квітконіжки складається з 4-5 провідних пучків (рис. 3.3.2. А-Б), які вище зливаються і утворюють три масивні провідні пучки на радіусах зовнішніх листочків оцвітини (рис. 3.3.2. В). Від цих пучків назовні відходить 18 провідних пучки: дев'ять на радіусах зовнішніх листочків оцвітини дещо нижче і дев'ять на радіусах внутрішніх листочків оцвітини, вище, одразу в квітколожі вони діляться радіально на слід тичинки (рис. 3.3.2. Г-Д). Вище формування слідів оцвітини і андроцею, провідна система квітки формує коло з 7 провідних пучків, від яких відходять три дорзальні пучки плодолистика, а в центрі залишається три провідні пучки на радіусах септ – корені вентрального комплексу (рис. 3.3.2. Е-Є).

Кожен з трьох вентральних пучків гінецея ділиться на два, утворюючи шість вентральних провідних пучків, які розташовуються у перегородках зав'язі, і формують сліди насінних зачатків.

Слід насінного зачатка однопучковий (рис. 3.3.2. Ж-З). Дорзальні пучки плодолистика не розгалужуються над гніздами зав'язі. Вони зливаються з вентральними пучками і формують дорзальну жилку (рис. 3.3.2. К-О), яка до приймочки не розгалужується.

### ***Asparagus densiflorus* (Kunth) Jessop**

Квітки *Asparagus densiflorus* довжиною 3-3,5 мм, до 6 мм в діаметрі (рис. 3.3.3, А). Приквітка передня, в основі 0,7 мм, довжиною 1,2 мм, шириною 1 мм. Приквіточка при основі 0,5 мм, довжиною, 0,3 мм, трикутної форми. Квітконіжка до 2,5 мм довжиною і близько 0,25 мм в діаметрі, зі зчленуванням. Листочки оцвітини, білі, зрослі при основі на 0,6 мм, оцвітину блюдцеподібна, 1,2 мм в діаметрі, квіткова трубка коротка. Лопаті відгину оцвітини яйцеподібні, шириною 1,65 мм та 2,5 мм довжиною (рис. 3.3.3, Б).

Тичинок шість, однакових, прикріплених до листочків оцвітини, дещо вище їх відокремлення. Тичинкові нитки веретеноподібні. Довжина тичинок 1,5 мм, в основі 0,3 мм в діаметрі, далі 0,5 мм в діаметрі. Пиляки лінійні, веретеноподібні 0,5 мм в діаметрі, 1 мм довжиною (рис. 3.3.3, Б), кріпляться до тичинкової нитки супрабазально [67].

Зав'язь куляста, 1,7 мм висотою і 1,0 мм в діаметрі (див. Дод. А. 14.3. Б). Стовпчик 0,65 мм висотою, конічної форми. Приймочка трилопатева з папілами (рис. 3.3.3, В). Канали стовпчика вентральні, з'єднані в центрі. У зав'язі наявні три вертикальні структурно-функціональні зони: основа зав'язі 300 мкм, гнізда 600 мкм та дах зав'язі 200 мкм. Плацентажія парієнтальна, насінних зачатків по два у кожному гнізді [169] у гемісимплектичній зоні, мікропіле направлене назовні, обтуратор фунікулярний. Канали стовпчика апікальні (див. Дод. А. 14.3. А).

У листочках оцвітини, і по всій висоті зав'язі, тичинкових нитках, в'язальці та стовпчику наявна велика кількість рафід. У квітконіжці, в основі квітколожа, в основі квіткової трубки вони відсутні.

У гінецеї *A. densiflorus* наявні три вертикальні зони за В. Ляйнфельнером [150]: коротка стерильна синасцидіатна (висотою близько 160 мкм) (див. Дод.



А. 14.1. Б), фертильна гемісимплікатна (висотою 340 мкм – середня частина зав'язі) (див. Дод. А. 14.2. А) та асимплікатна (див. Дод. А. 14.2. Б).

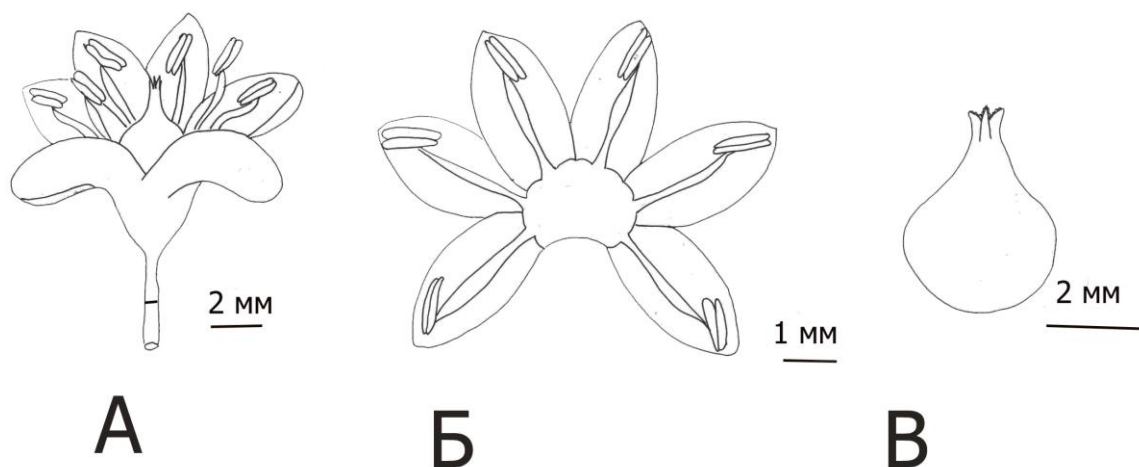


Рис. 3.3.3. Морфологія квітки *Asparagus densiflorus* (Kunth) Jessop: А – загальний вигляд квітки, Б – розгорнута оцвітину та андроцей, В – маточка.

Септальний нектарник у *A. densiflorus* розміщений на рівні синасцидіатної та гемісимплікатної зон зав'язі, до її даху, у вигляді трьох вузьких порожнин, які відкриваються нектарними щілинами (рис. 3.3.4. Е-Є). Нектарна щілина звивиста, залозиста, видовжена висотою 200 мкм. Загальна висота септального нектарника (660 мкм).

Провідна система квітконіжки (див. Дод. А. 14.1. А) складається з п'яти провідних пучків (рис. 3.3.4. А). Вище ці пучки діляться, формуючи шість провідних пучки: три на радіусах зовнішніх листочків оцвітини і три на радіусах внутрішніх листочків оцвітини.

Вище у квітколожі всі шість пучків діляться радіально на однопучкові сліди листочків оцвітини і тичинок (рис. 3.3.4. Б-В). У зав'язі залишається шість провідних пучки, з яких, три дорзальні пучки плодолистиків, які не мають розгалужень, а в центрі залишається група з трьох провідних пучків на радіусах перегородок – септальні пучки гінецея (рис. 3.3.4. Г-Д).

На рівні основи гнізд зав'язі (рис. 3.3.4. Е-Є), септальні пучки гінецея діляться на два вентральні пучки плодолистка кожен. Відгалуження вентральних пучків плодолистків живлять насінні зачатки (рис. 3.3.4. Ж). Над гніздами вентральні пучки плодолистків зливаються з дорзальними, утворюючи дорзальну жилку, яка до приймочки не галузиться (рис. 3.3.4. З-Л).



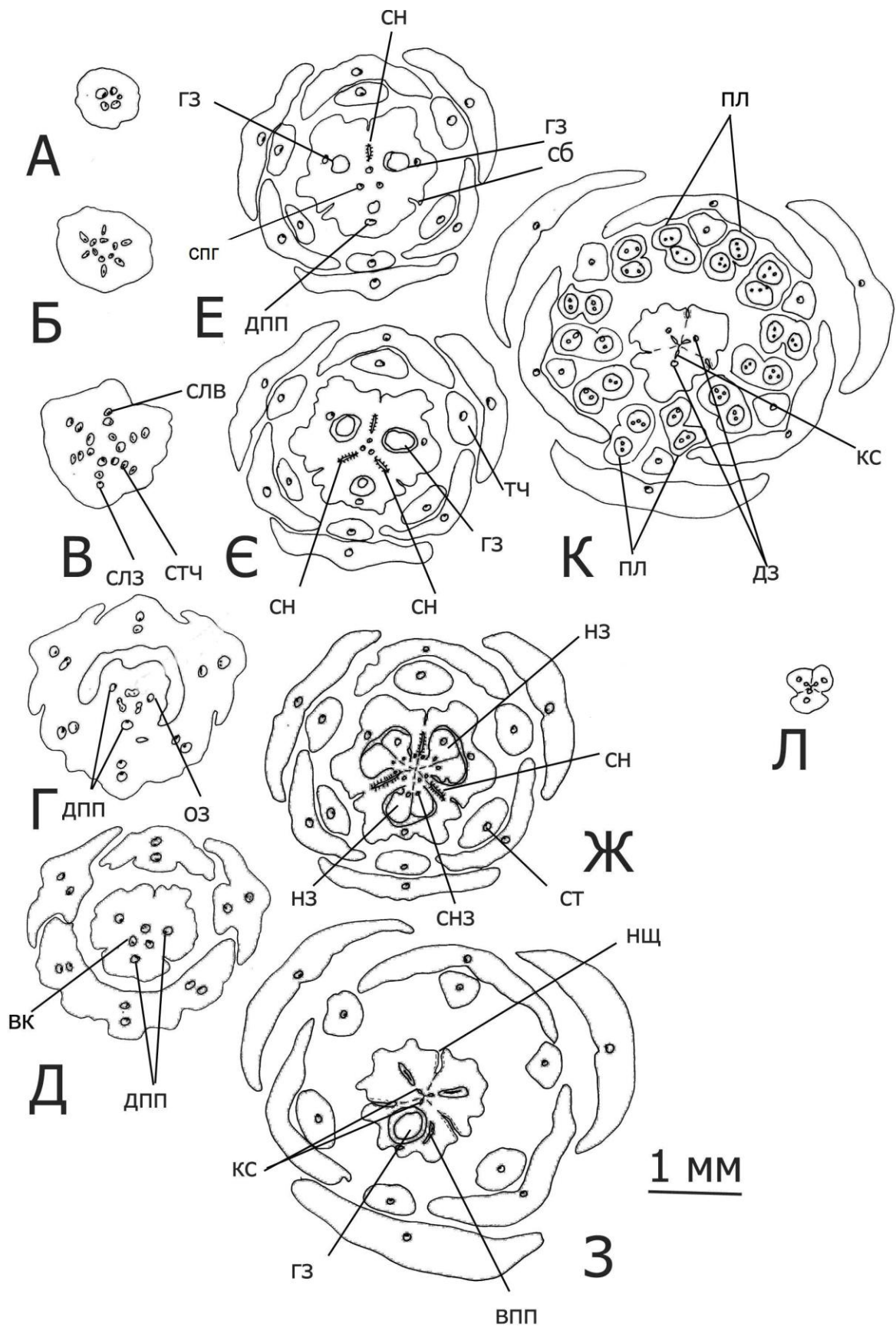


Рис. 3.3.4. Серія поперечних зрізів квітки *Asparagus densiflorus* (Kunth) Jessop (А-Л)

### *Asparagus fallax* Svent.

Квітки *Asparagus fallax* 5,8-6,0 мм довжиною, 3,5-4,0 мм в діаметрі. Квітоніжка 3 мм довжиною, 0,3 мм в діаметрі зі зчленуванням по середині (рис. 3.3.5, А). Приквітка передня, в основі 0,3 мм, довжиною 1,0 мм, шириною 0,5 мм. Приквіточка довжиною, 0,2 мм, трикутної форми.

Зовнішні листочки оцвітини, білі, довші за внутрішні: довжиною 5-6 мм, шириною 2,5 мм, внутрішні 4-4,5 мм, шириною 1,5 мм. Наявна коротка квіткова трубка.

Тичинкові нитки, 0,3 мм в діаметрі, зовнішні тичинки довші за внутрішні, 3,7 мм довжиною, а внутрішні 3,2 мм. Пиляки довжиною 1,3 мм, 0,7 мм в діаметрі, тичинкова нитка кріпиться до пиляка нижче середини (рис. 3.3.5, Б).

Зав'язь трьохгранна, висотою 2,7 мм, в діаметрі 2,7 мм. Стовпчик 2,3 мм висотою, 0,3 мм в діаметрі. Лопаті приймочки (див. Дод. А. 15.3. А) довжиною 0,5 (рис. 3.3.5, В). У зав'язі (див. Дод. А. 15.3. Б) наявні три вертикальні структурно-функціональні зони: основа зав'язі (360 мкм), гнізда (1080 мкм) та дах зав'язі (420 мкм). Плацентажія парієнтальна, насінних зачатків по два у кожному гнізді на рівні гемісимплікатної зони, мікропіле направлене назовні, обтуратор плацентарний. Канали стовпчика апікальні. Насінні зачатки антропні, красинуцелятні.

У листочках оцвітини і по всій висоті зав'язі, у тичинкових нитках, в'язальці та стовпчику наявна велика кількість рафід. У квітоніжці, в основі квітколожа, в основі квіткової трубки, вони відсутні.

У гінецеї *A. fallax* наявні три вертикальні зони за В.Ляйнфельнером [150]: стерильна синасцидіатна висотою близько 340 мкм (див. Дод. А. 15.3. Б), фертильна гемісимплікатна висотою 740 мкм – середня частина зав'язі (див. Дод. А. 15.2. А), та асимплікатна 420 мкм (див. Дод. А. 15.3. Б). Вище гнізд зав'язі септальні нектарники відкриваються нектарними щілинами і відбувається формування каналів стовпчика.

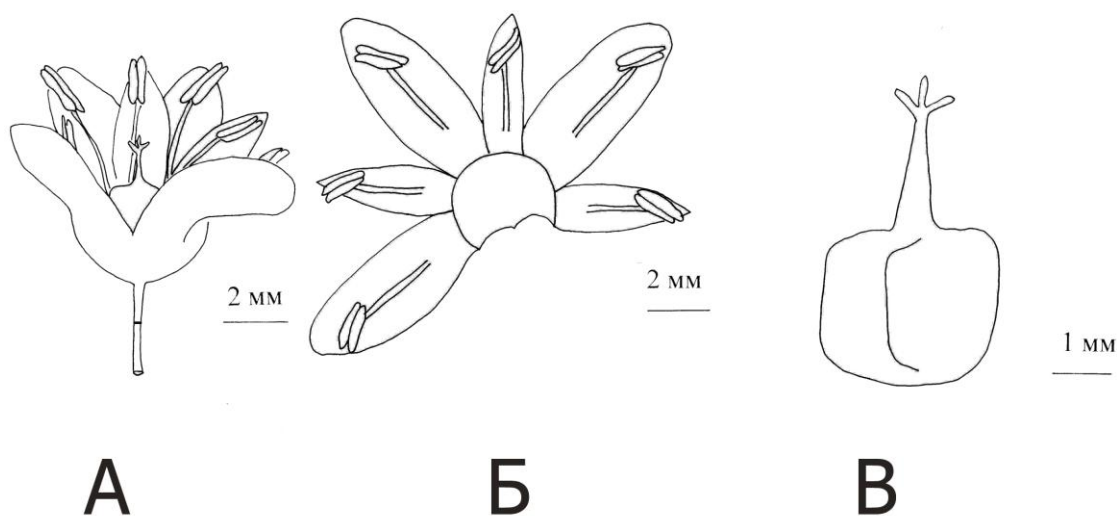


Рис. 3.3.5. Морфологія квітки *Asparagus fallax* Svent.:

А – загальний вигляд квітки, Б – розгорнута оцвітина та андроцей,  
В – маточка.

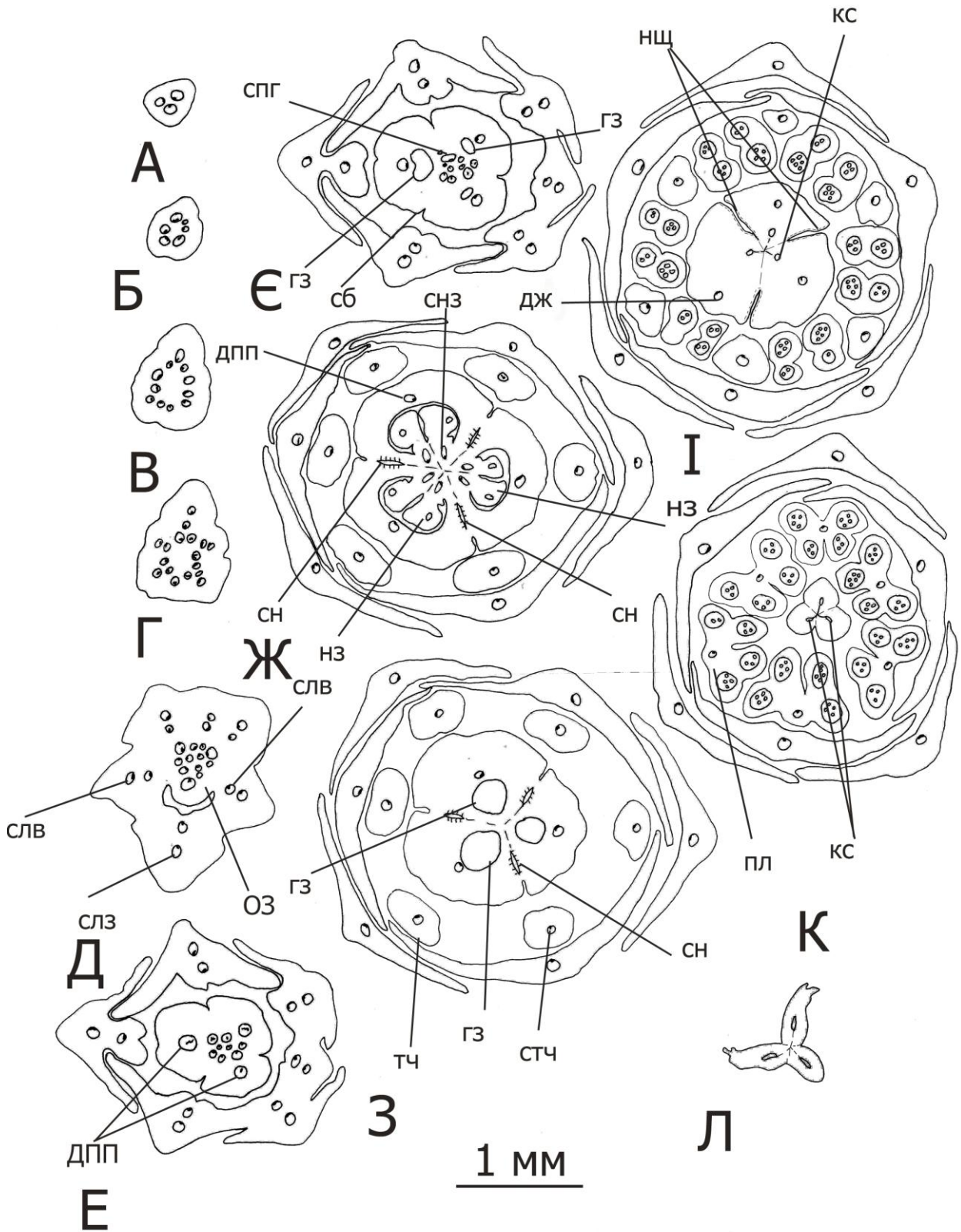


Рис. 3.3.6. Серія поперечних зрізів квітки *Asparagus fallax* Svent. (А-Л)

Септальний нектарник у *A. fallax* розміщений від синасцидіатної зони, вздовж гемісимплекатної зони зав'язі до її даху, у вигляді трьох вузьких порожнин, які відкриваються нектарними залозистими щілинами.

Нектарна щілина пряма, видовжена, висотою 420 мкм. Загальна висота септального нектарника 1320 мкм.

В нижній частині квітконіжки (див. Дод. А. 15.3. А) проходять три провідні пучки (рис. 3.3.6. А), які вище галузяться, утворюючи шість провідних пучків (рис. 3.3.6. Б). Останні, майже на одному рівні дають початок слідам зовнішніх і внутрішніх листочків оцвітини, які далі радіально діляться на сліди листочків оцвітини і сліди тичинок (рис. 3.3.6. В-Г). На рівні основи зав'язі від провідних пучків квітколожа відхиляються три дорзальних пучки плодолистка, а в центрі залишається вісім чи дев'ять дрібних провідних пучків – коренів вентрального комплексу (рис. 3.3.6. Д-Є). Вище, пучків вентрального комплексу на рівні основи гнізд у центрі зав'язі наявні п'ять великих і п'ять маленьких септальних пучків гінецея (рис. 3.3.6. Є), які поступово зливаючись, утворюють шість вентральних провідних пучків, які живлять насінні зачатки, слід насінного зачатка однопучковий (рис. 3.3.6. І). На рівні стерильної частини гнізд вентральні пучки плодолистка сліпо закінчуються і не зливаються з дорзальними пучками плодолистка (рис. 3.3.6. І). Дорзальні жилки не галузяться аж до приймочки (рис. 3.3.6. З-Л).

### ***Polygonatum multiflorum* (L.) All.**

Квітки *Polygonatum multiflorum* до 19 мм довжиною, на тонких, довгих квітконіжках до 13 мм довжиною і 0,5 мм в діаметрі (рис. 3.3.7, А). Приквіточка 6 мм довжиною і 2 мм шириною, ланцетоподібна. Квіткова трубка циліндрична до 16 мм довжиною, 3,2 мм в діаметрі. Вільні лопаті оцвітини короткі, відігнуті назовні до 3 мм довжиною і близько 2,6 мм шириною, з опушеною верхівкою. Оцвітина біла. Тичинки прирослі до квіткової трубки майже всю довжину тичинкової нитки, опушені. Зовнішні тичинки 12,7 мм довжиною, внутрішні 14,5 мм. Пиляки зовнішніх тичинок довжиною 3,5 мм, пиляки внутрішніх тичинок 3,2 мм, кріпляться до тичинкової нитки нижче середини (рис. 3.3.7, Б).

Гінецей складається з трьох зрослих плодолистків, в кожному з них є по два насінні зачатки, прикріплені до країв плодолистка. Зав'язь верхня, яйцеподібна, трьохгранна, 1,8-2,1 мм в діаметрі, 3,0-3,2 мм довжиною, тригніздна. Стовпчик прямий, близько 7 мм довжиною, 0,5 мм в діаметрі. Лопаті приймочки лінійні, різної довжини (0,2-0,5 мм) (рис. 3.3.7, В). У зав'язі наявні три вертикальні структурно-функціональні зони: основа зав'язі (560 мкм), гнізда (1900 мкм) та дах зав'язі (260 мкм). Вище прикріплення насінних зачатків, гнізда зав'язі об'єднуються, формуючи спільну трипроменеву порожнину зав'язі, з якої у стовпчику утворюється центральний канал. Канал стовпчика один. Плацентажія паріетальна, насінних зачатків по два у кожному гнізді на рівні гемісимплекатної зони, мікропіле направлене у одного насінного зачатка догори, а у іншого донизу, обтуратор плацентарний. Насінні зачатки антропні, красинуцелятні [59].



У в'язальці та стовпчику, тичинкових нитках і по всій висоті зав'язі наявні рафіди. У квітконіжці, в основі квітколожа, у листочках оцвітини, вони відсутні.

Гінецей *P. multiflorum* містить три вертикальні зони за В.Ляйнфельнером [150]: стерильну синасцидіатну 680 мкм (див. Дод. А. 16.1. А), гемісимплекатну: фертильна частина якої становить 600 мкм (див. Дод. А. 16.1. Б) і стерильна частина 620 мкм (див. Дод. А. 17.2. А-Б) та асимплекатну (див. Дод. А. 16.3. А), яка формує дах зав'язі та продовжується у стовпчик і приймочку (див. Дод. А. 16.3. Б).

Септальний нектарник у *P. multiflorum* розміщений від верхньої частини синасцидіатної зони до основи стовпчика. Тіло септального нектарника займає  $\frac{1}{2}$  радіуса зав'язі. Нектарна щілина звивиста і залозиста. Загальна висота септального нектарника близько 1760 мкм і охоплює: висоту тіла нектарника і нектарної щілини.

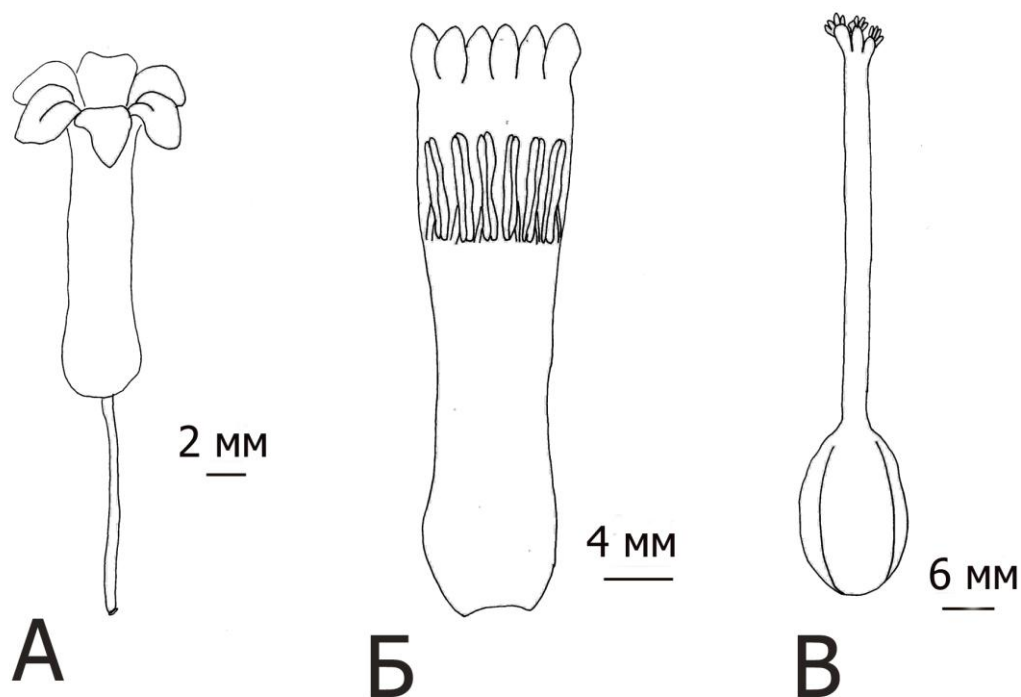


Рис. 3.3.7. Морфологія квітки *Polygonatum multiflorum* (L.) All.:

А – загальний вигляд квітки, Б – розгорнута оцвітина та андроцей,

В – маточка.

В основі квітконіжка містить три провідні пучки (рис. 3.3.8. А), які вище діляться на десять провідних пучків (рис. 3.3.8. Б), і майже на одному рівні від них відходять шість провідних пучків, на радіусах зовнішніх і внутрішніх листочків оцвітини.

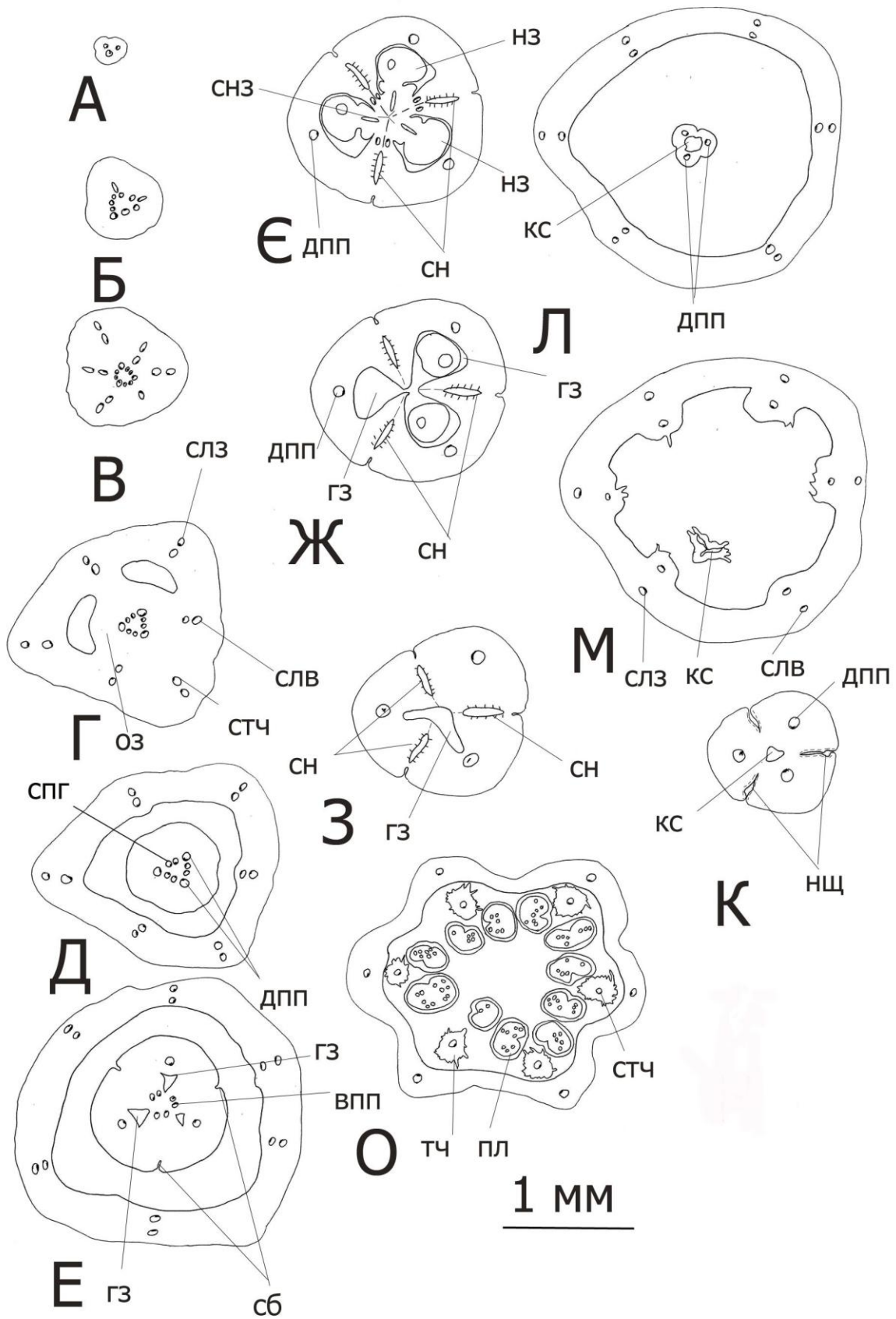


Рис. 3.3.8. Серія поперечних зрізів квітки *Polygonatum multiflorum* (L.) All. (А-О, на Е-К зображена лише маточка)

Вони діляться радіально і дають початок слідам тичинок та листочків оцвітини (рис. 3.3.8. В). Слід тичинки однопучковий (рис. 3.3.8. О). На рівні основи зав'язі в центрі залишається дев'ять провідних пучків у трикутній групі (рис. 3.3.8. Г-Д). Три кутових провідних пучки на рівні гнізд відхиляються, як дорзальні пучки плодолистків, а в центрі залишається шість септальних пучків гінецея (рис. 3.3.8. Д). На рівні фертильної частини гнізд зав'язі, ці шість септальних пучків гінецея розташовуються попарно вздовж перегородок зав'язі, як вентральні пучки гінецея і живлять насінні зачатки своїми відгалуженнями, які зливаються і утворюють однопучковий слід насінного зачатка (рис. 3.3.8. Є).

Дорзальні пучки плодолистків не галузяться, аж до приймочки (рис. 3.3.8. Ж-Л). Вентральні пучки плодолистків закінчуються сліпо.

### ***Convallaria majalis* L.**

Квітки *Convallaria majalis* до 8 мм довжиною, 7,5 мм в діаметрі (рис. 3.3.9, А). Приквітка задня, 6,5 мм довжиною, при основі 2,5 мм, шириною 3,2 мм, загострена, обернено яйцеподібна. Квітконіжка до 15 мм, діаметр 1,2 мм, без зчленування. Квіткова трубка довжиною 5,5 мм, в діаметрі 7,5 мм, вільні лопаті оцвітини 2-2,5 мм довжиною і 2,6 мм шириною, білі.

Тичинки довжиною 1,4 мм, кріпляться до квітколожа, однакової довжини, 0,3 мм в діаметрі, при основі 0,5 мм. Пиляки дорзифіксні, 2,5 мм довжиною і 1,0 мм в діаметрі, кріпляться до тичинкових ниток нижче середини (рис. 3.3.9, Б).

Зав'язь яйцеподібна, 1,8 мм в діаметрі, висотою 1,7 мм. Стовпчик циліндричний 2,3 мм довжиною і 0,6 мм в діаметрі. Приймочка (див. Дод. А. 17.3. А) вкрита папілами, лопаті дещо відігнуті (рис. 3.3.9, В).

У зав'язі (див. Дод. А. 17.3. Б) наявні три вертикальні структурно-функціональні зони: основа зав'язі 360 мкм, гнізда 900 мкм та дах зав'язі 300 мкм. Канал стовпчика один, трипроменеий. Насінних зачатків шість у гнізді, розміщені попарно. Плацентажія парієнтальна, мікропіле направлені донизу і догори у різних насінних зачатків, обтуратор плацентарний. Насінні зачатки антропні, красинуцелятні.

У в'язальці та стовпчику і по всій висоті зав'язі наявні рафіди. У квітконіжці, в основі квітколожа, у листочках оцвітини, тичинкових нитках вони відсутні.

У гінецеї *C. majalis* наявні три вертикальні зони за В.Ляйнфельнером [Leinfellner, 1950]: синасцидіатна висотою близько 100 мкм, фертильна і стерильна симплікатна, у зав'язі її висота 420 мкм та 280 мкм відповідно (див. Дод. А. 17.2. А-Б) та асимплікатна, яка формує стовпчик і приймочку. Гемісимплікатна зона відсутня.



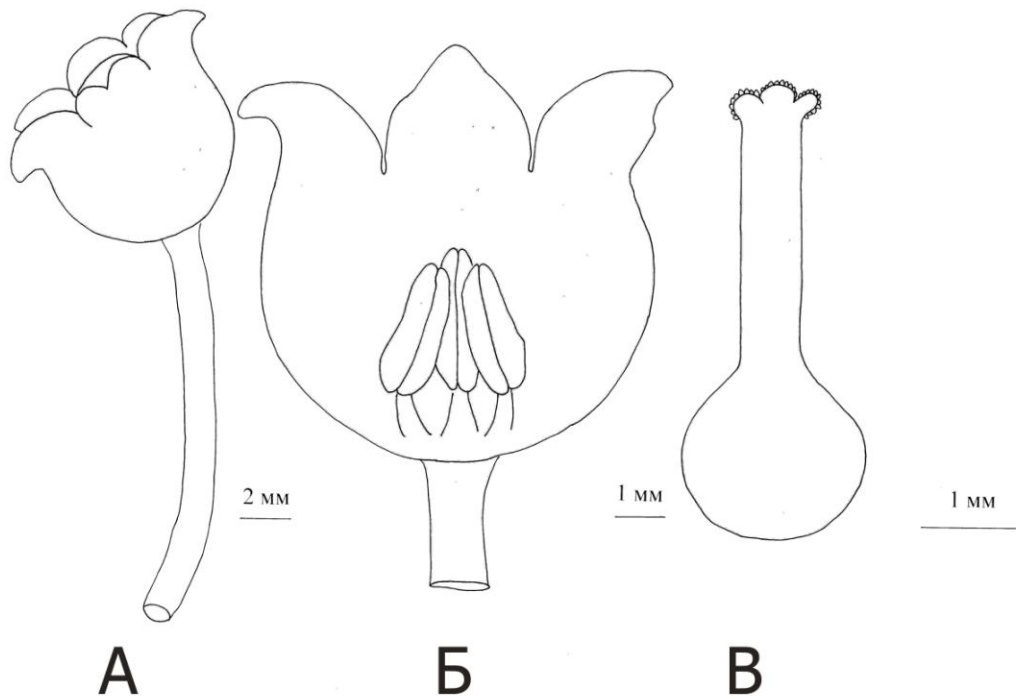


Рис. 3.3.9. Морфологія квітки *Convallaria majalis* L.: А – загальний вигляд квітки, Б – розгорнута половина оцвітину та андроцей, В – маточка.

Септальний нектарник у *C. majalis* відсутній.

Квітконіжка містить сім (див. Дод. А. 17.1. А-Б) провідних пучків (рис. 3.3.10. А), які вище утворюють провідний циліндр.

Від нього відходять шість провідних пучків: три однопучкові сліди зовнішніх і три однопучкові сліди внутрішніх листочків оцвітину (рис. 3.3.10. Б-В). Однопучкові сліди тичинок відходять від спільного пучка зі слідом листочка оцвітину. В основу зав'язі входить суцільний провідний циліндр, від якого вище формуються три дорзальних пучки плодолистка.

На рівні появи гнізд зав'язі із провідного циліндра формується група з 9 пучків – вентральний комплекс, який вище розходить по одному пучку у кожен насінний зачаток, і ще по одному пучку залишається у перегородках зав'язі – септальні пучки гінецея (рис. 3.3.10. Г-Д).

Дорзальні пучки плодолистка не зливаються з вентральними пучками плодолистка, вентральні пучки плодолистка сліпо закінчуються. Дорзальні пучки плодолистка не галузяться до кінця стовпчика (рис. 3.3.10. Е-З).

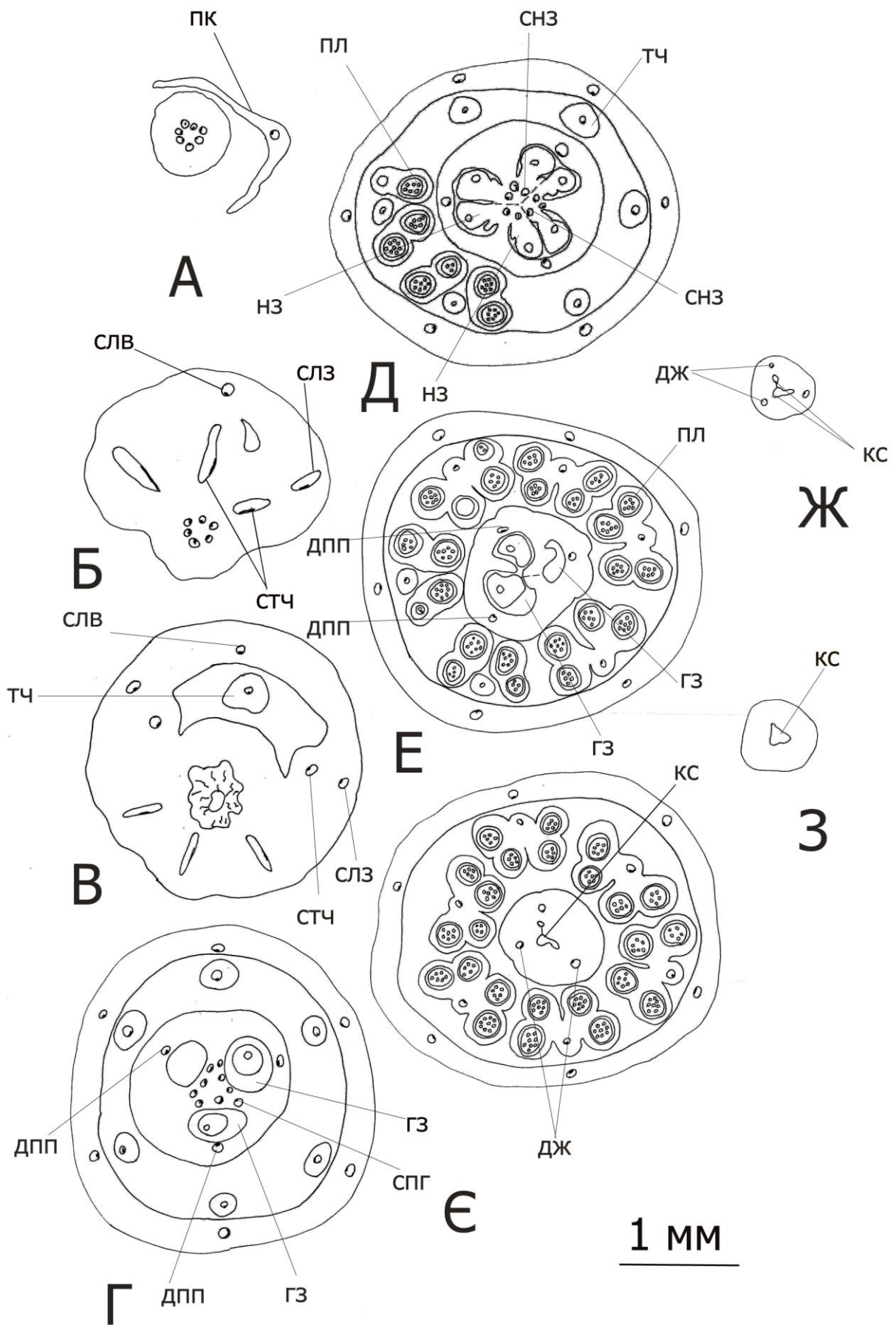


Рис. 3.3.10. Серія поперечних зрізів квітки *Convallaria majalis* L. (А-З)

### *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt

Квітки *Maianthemum bifolium* до 3,5 мм довжиною, на довгих квітконіжках до 3,5 мм довжиною і 0,3 мм в діаметрі (рис. 3.3.11, А). Приквітка і приквіточка по 0,25 мм довжиною, широко-овальної форми, шириною 0,3 мм. Листочків оцвітини чотири, до 3,5 мм довжиною, 1,4 мм шириною, білі, вільні.

Тичинок чотири, 1,5 мм довжиною і 0,3 мм в діаметрі, однакові, вільні. Пиляки 1 мм довжиною і 0,7 мм в діаметрі. Тичинкова нитка кріпиться до пиляка нижче середини (рис. 3.3.11, Б).

Маточка глечикоподібна, 2,2 мм висотою. Зав'язь 0,6-0,7 мм висотою, 1-1,2 мм в діаметрі. Стовпчик 1,5 мм довжиною і 0,5 мм в діаметрі. Приймочка дволопатева (див. Дод. А. 17.3. А), лопаті по 0,4 мм довжиною і 0,2 мм в діаметрі (рис. 3.3.11, В) [61].

У квітконіжці, в основі квітколожа, в'язальці та стовпчику, тичинкових нитках наявні рафіди. В інших частинах квітки вони відсутні.

Основа зав'язі 120 мкм та дах зав'язі 40 мкм (див. Дод. А. 18.3. А), а гнізда зав'язі – 680 мкм. Плацентація парієнтальна, насінні зачатки по два у гнізді, відхилені горизонтально, мікропіле направлене назовні, обтуратор плацентарний. Із зав'язі у стовпчик входять два вузькі канали – продовження гнізд зав'язі. Канал стовпчика формується один, суцільний. Насінні зачатки антропні, красинуцелятні.

Гінецей *M. bifolium* містить чотири вертикальні зони за В.Ляйнфельнером [150]: синасцидіатну – 160 мкм (див. Дод. А. 18.2. А), фертильну (гемі)симплекатну з двома насінними зачатками в кожному гнізді – 320 мкм (див. Дод. А. 18.2. Б), стерильну гемісимплекатну 100 мкм та асимплекатну, яка займає верхню частину гнізд та формує стовпчик і приймочку завдяки щільному постгенітальному з'єднанню плодолистків.

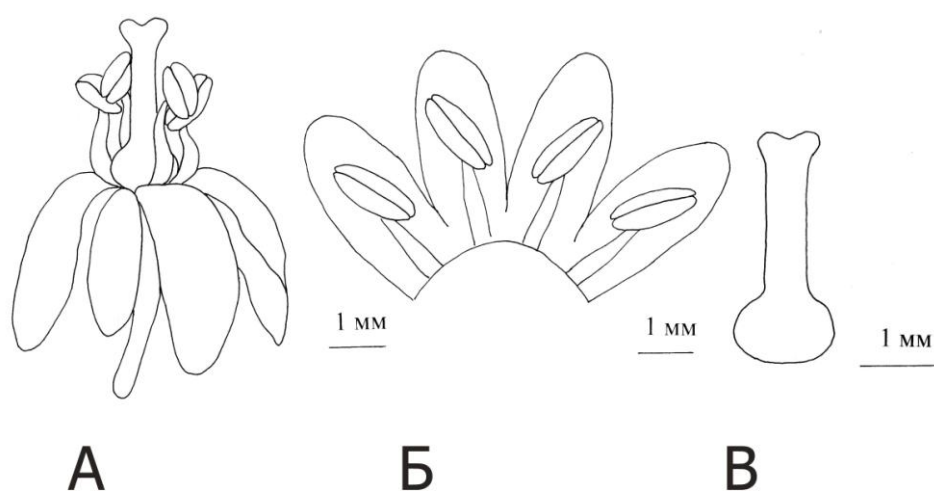


Рис. 3.3.11. Морфологія квітки *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt: А – загальний вигляд квітки, Б – розгорнута оцвітина та андроцей, В – маточка.

Септальний нектарник висотою 220 мкм розміщений у гемісимплекатній та асимплекатній зоні зав'язі, у вигляді двох глибоких борозенок (нектарних щілин) в її перегородках, більшою частиною відкритих назовні.

Отже, гінецей *M. bifolium* слід вважати синкарпним, з паріетальною плацентацією та переважно зовнішнім септальним нектарником [59].

Квітковіжка містить два провідних пучки (див. Дод. А. 18.1. А-Б) в основі (рис. 3.3.12. А), вище від них відходять чотири провідних пучки: два зовнішніх сліди листочків оцвітини і два внутрішніх сліди листочків оцвітини (рис. 3.3.12. Б) (див. Дод. А. 18.3. Б). Від квітколожа відділяються однопучкові сліди тичинок (рис. 3.3.12. В). На рівні основи зав'язі від провідних пучків, що залишились, відходять два дорзальних пучки плодолистка і чотири провідних пучки – вентрального комплексу, які вище гетерокарпеллярно зливаються попарно у два септальні пучки гінецея, що лежать у площині перегородки (рис. 3.3.12. Г). Вище септальні пучки гінецея розгалужуються на вентральні пучки плодолистка, які живлять насінні зачатки. В кожному гнізді знаходиться по два насінних зачатки, слід насінного зачатка однопучковий (рис. 3.3.12. Д). В центрі залишаються чотири вентральних пучки, які сліпо закінчуються, не зливаючись з дорзальними пучками (рис. 3.3.12. Е). Дорзальні пучки плодолистка не галузяться і проходять до приймочки (рис. 3.3.12. Є-Ж).

Тричленні пентациклічні квітки широко поширені в однодольних, але є винятки. Існує три різних типи відхилення від типового розташування органів тричленної пентациклічної квітки однодольних. (1) Зменшення деяких органів може відбуватися без зміни позиції інших органів. Цей тип часто пов'язаний з синорганізацією квіткових органів (наприклад, орхідеї, іриси). Приклади цього типу розкидані у філогенетичному дереві однодольних. (2) Зміни можуть відбуватися у квітковій меристемі, зберігаючи пентациклічну ізомерну будову (тобто поява однакової кількості органів у всіх колах даної квітки). Цей тип зустрічається рідко, і немає ніякого очевидного чіткого його поширення в однодольних. Наприклад, збільшення мерності відбувається в *Paris L.* (*Trilliaceae, Liliales*) і зменшення мерності відбувається у химерній квітці *Maianthemum* (L.) F.W. Schmidt (*Asparagaceae, Asparagales*) [188].

Отже, гінецей *M. bifolium* слід вважати синкарпним. Пояснення цього ми знаходимо в значній редукції будови квітки та гінецея *M. bifolium*, а саме, з редукцією пов'язані: димерні, а не тримерні квітки, вільні листочки оцвітини, значно менші розміри квітки та маточки зокрема, редукція септального нектарника у зв'язку із пристосуванням до самозапилення. Таким чином зменшується висота основи і даху зав'язі, а від септального нектарника залишається лише його верхня частина, представлена зовнішнім нектарником.

Наші дані не заперечують близьку спорідненість родів *Maianthemum* та *Polygonatum* і дозволяють розглядати перший рід як похідний варіант від другого.

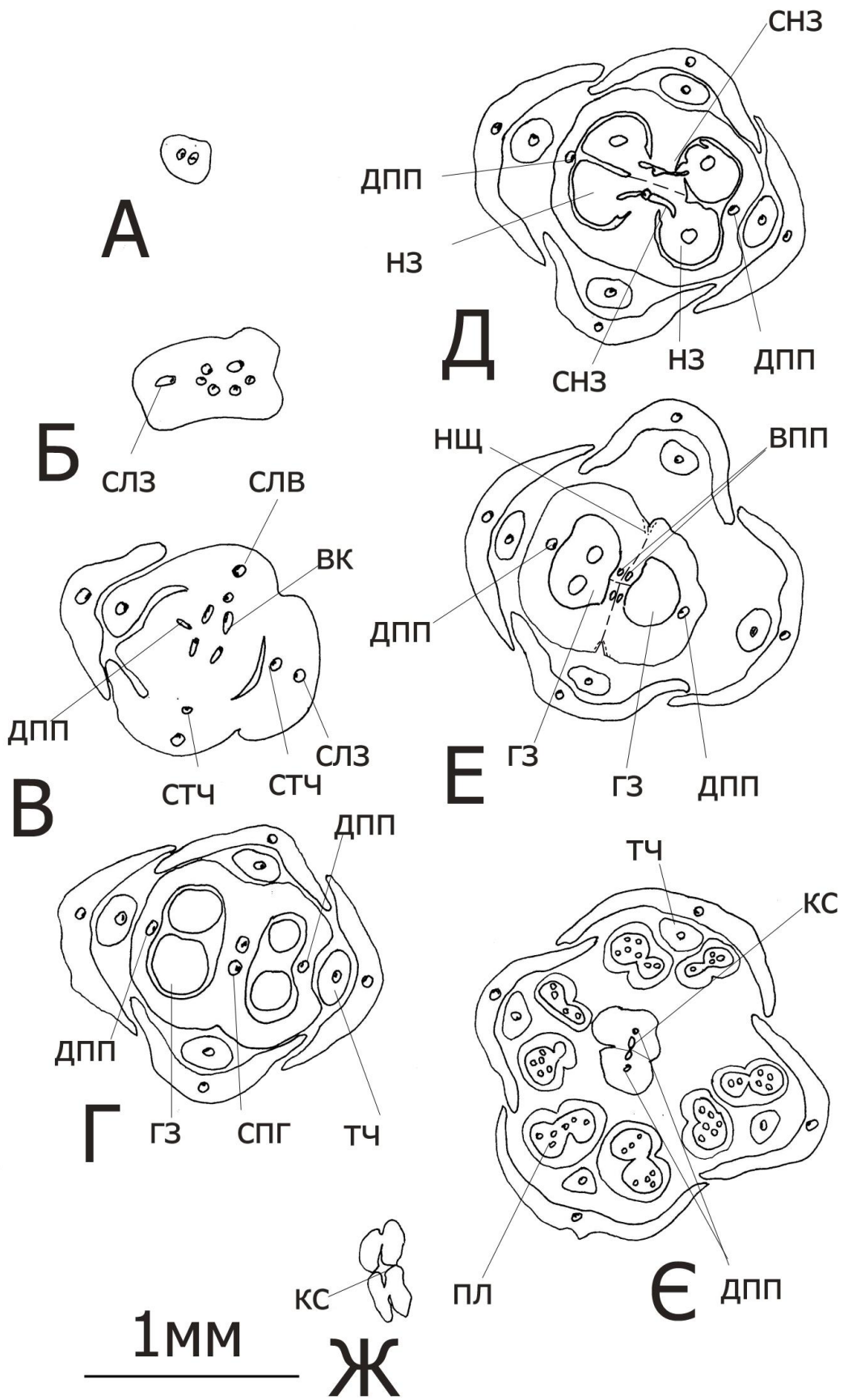


Рис. 3.3.12. Серія поперечних зрізів квітки *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt (А-Ж)



***Ruscus aculeatus* L.**

Квітки *Ruscus aculeatus* 1,5-3 мм довжиною, 1,3-1,5 мм в діаметрі (рис. 3.3.13, А). Квітконіжка 1,1-2,5 мм довжиною, 0,5-0,75 мм в діаметрі (див. Дод. А. 19.1. А). Філокладії шкірясті, самі нижні розміщуються мутовчасто, або супротивно, інші почергово.

Оцвітина проста тричленна, роздільна, біла. Зовнішні листочки оцвітини 1,5 мм шириною і 2,1 мм довжиною. Внутрішні листочки оцвітини 1 мм шириною і 2,7 мм довжиною (рис. 3.3.13, А).

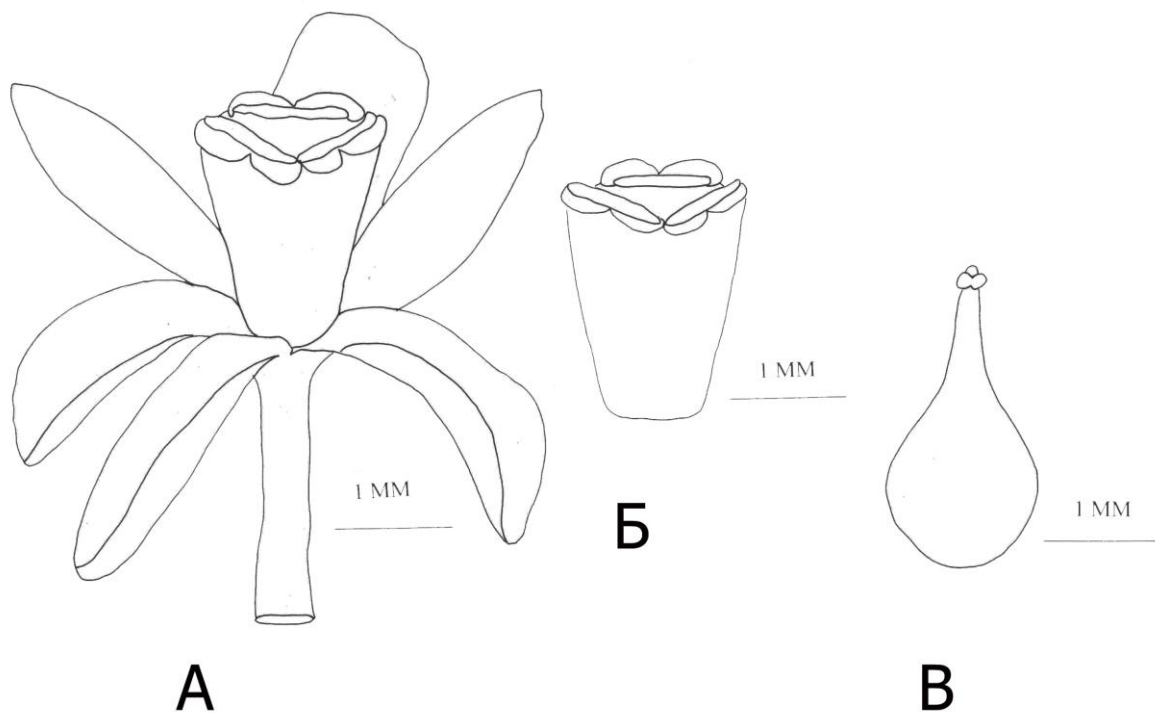


Рис.3.3.13. Морфологія квітки *Ruscus aculeatus* L. А – загальний вигляд чоловічої квітки, Б – розгорнута оцвітина та андроцей, В – маточка.

Андроцей представлений колонкою 0,75 мм в діаметрі, вище діаметр збільшується до 1,3 мм, верхівка колонки 1,5 мм в діаметрі (див. Дод. А. 19.3. А). Висота колонки 1,75 мм, довжина об'єднаних пиляків 0,5 мм. (рис. 3.3.13, Б) (див. Дод. А. 19.2. А-Б).

Гінецей складається з сидячої маточки з головчастою приймочкою. Зав'язь висотою 0,5 мм, в діаметрі 0,5 мм. Стовпчик 0,75 мм висотою і 0,3 мм в діаметрі. Приймочка головчата трилопатева 0,15 мм довжиною і 0,1 шириною (рис. 3.3.13, В). Плід – шароподібна ягода. У гнізді зазвичай одна, рідше дві насінини.

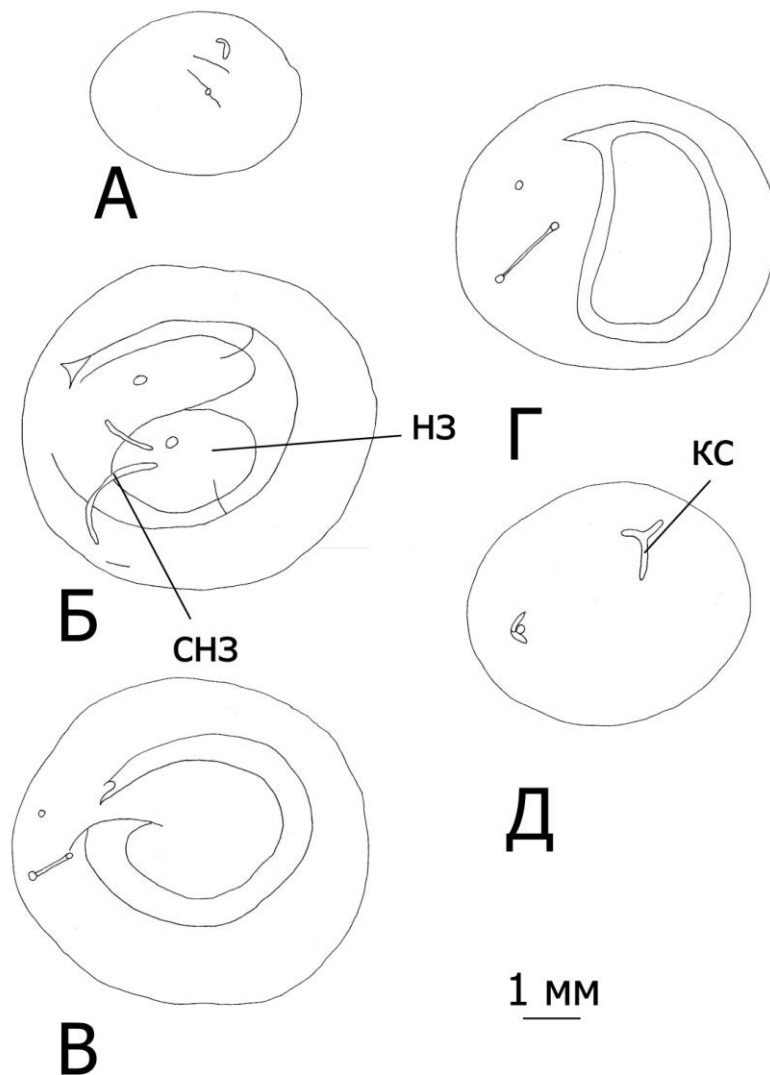


Рис.3.3.14. Серія поперечних зрізів плоду *Ruscus aculeatus* L. (А-Д)

В одному гнізді у *Ruscus aculeatus* наявні два насінних зачатки. Гінецей псевдомономерний. У квітколожі формується коло дрібних, вузьких провідних пучків, вісім з яких розходиться, а два провідних пучки залишається у центрі. Вище з них формуються три провідних пучки (рис. 3.3.14. А), два з яких входять у насінний зачаток. Один насінний зачаток фертильний, який кріпиться до стінки і до нього входять два провідних пучки, а другий – рудиментарний (рис. 3.3.14. Б-В). Поступово рудиментарний насінний зачаток зникає і в стінці зав'язі з'являється великий провідний пучок у місці прикріплення насінного зачатка (рис. 3.3.14. Г). Провідна система плоду характеризується, утворенням великої кількості нових провідних пучків. У верхній частині плоду залишається трипроменева щілина – канал стовпчика (рис. 3.3.14. Д).



### *Anthericum liliago* L.

Квітки *Anthericum liliago* довжиною до 22 мм, до 3 мм в діаметрі (рис. 3.3.15, А). Приквіточка задня, до 11 мм довжиною, при основі 1 мм, далі розширена до 1,3 мм і на верхівці скручена. Квітконіжка до 15 мм довжиною, має зчленування на 1/3 довжини.

Оцвітина проста, не зросла, блюдцевидна, 1,5 мм в діаметрі. В основі листочки оцвітини ланцетні, 6 мм довжиною і до 22 мм довжиною (рис. 3.3.3, Б). Андроцей складається з шести тичинок довжиною близько 6 мм, діаметр тичинкової нитки 0,3-0,4 мм, зовнішні тичинки формуються від квітколожа дещо нижче, ніж внутрішні. Пиляки лінійні, базифіксні, 5,2 мм довжиною, 1,6 мм в діаметрі (рис. 3.3.15, Б) [45].

Зав'язь куляста, з яскраво вираженими трьома нектарними борозенками, висотою 2,8 мм, 2,7 мм в діаметрі. Стовпчик до 14,5 мм висотою і 0,5 мм в діаметрі. Приймочка трилопатева, довжина лопатей близько 0,7 мм, з великою кількістю ворсинок (рис. 3.3.15, В).

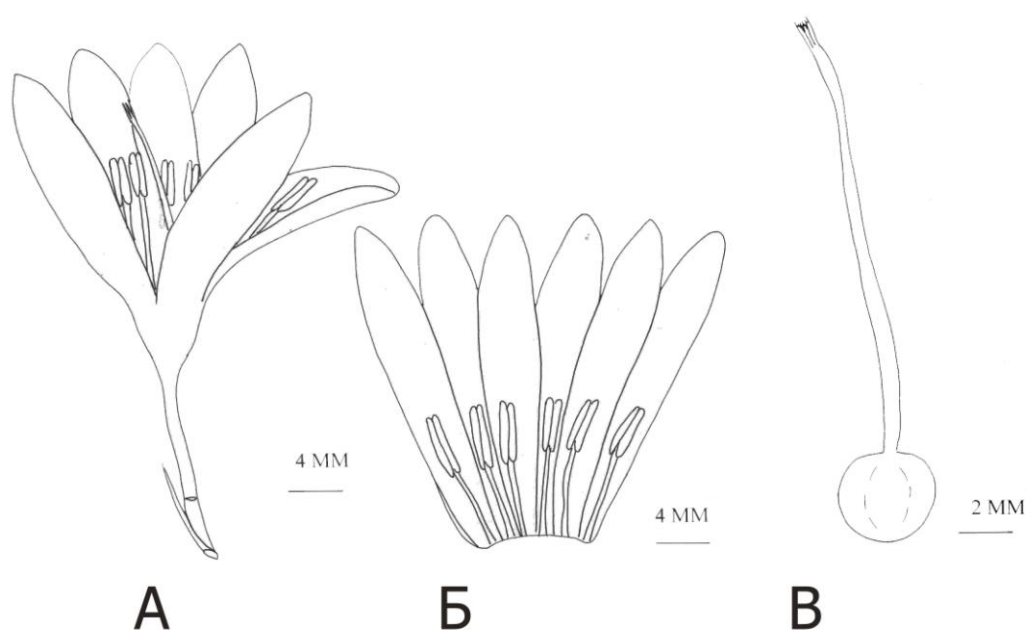


Рис. 3.3.15. Морфологія квітки *Anthericum liliago* L.:

А – загальний вигляд квітки, Б – розгорнута оцвітина та андроцей,  
В – маточка.

У зав'язі наявні три вертикальні структурно-функціональні зони: основа зав'язі 280 мкм, гнізда 1740 мкм та дах зав'язі 200 мкм. Канали стовпчика вентральні, відокремлені перегородками, вище зливаються в один суцільний канал. Насінні зачатки розміщені по два у гнізді, відхилені горизонтально, мікропіле направлене назовні, плацентажія парієнтальна. Насінні зачатки антропні, красинуцелярні, закладаються на центрально-кутових плацентах.

У гінецеї *A. liliago* наявні чотири вертикальні зони за В. Ляйнфельнером [150]: стерильна синасцидіатна висотою близько 360 мкм (див. Дод. А. 20.1. А, Б), симплікатна 180 мкм, фертильна гемісимплікатна висотою 1100 мкм –

середня частина зав'язі з двома насінними зачатками (див. Дод. А. 20.2. А, Б) та асимплікатна.

У квітконіжці, верхівці квітконіжки, в основі квіткової трубки, у листочках оцвітини, у тичинкових нитках і по всій висоті зав'язі, у стовпчику наявні рафіди.

Септальний нектарник у *A. liliago* розміщений від основи синасцидіатної зони зав'язі до її даху (рис. 3.3.4. З), у вигляді трьох вузьких порожнин, які відкриваються нектарними щілинами (див. Дод. А. 20.3. А). Висота нектарної щілини 200 мкм. Загальна висота септального нектарника 1580 мкм.

В основі квітконіжки шість провідних пучків (рис. 3.3.16. А-Б), які вище стають масивнішими (рис. 3.3.16. В) і діляться на велику кількість великих і дрібних провідних пучків (рис. 3.3.16. Г) розміщених за типом атактостелли: більші з них дають початок зовнішнім і внутрішнім слідам листочків оцвітини, а дрібніші зливаються утворюючи суцільний провідний циліндр ксилемою назовні (рис. 3.3.16. Д). Вище, з цього циліндра відділяється шість провідних пучків – слідів тичинок (рис. 3.3.16. Е), а в центрі залишається три великі пучки (рис. 3.3.16. Є), які, відхиляючись, утворюють три дорзальні пучки плодолистика і три пари дрібніших провідних пучків – коренів вентрального комплексу, які вище галузяться і утворюють дванадцять пучків плодолистика (вентральний комплекс) на рівні основи зав'язі (рис. 3.3.16. Ж). Зовнішні провідні пучки формують трипучкові сліди зовнішніх і внутрішніх листочків оцвітини, інші провідні пучки зливаються і формують суцільний центральний циліндр (рис. 3.3.16. Д). Вище від центрального циліндру відходять однопучкові сліди тичинок (на одному рівні) (рис. 3.3.16. Е), після чого лакуни у центральному циліндрі закриваються. Згодом центральний циліндр реорганізується у трикутну в перерізі групу з дев'яти провідних пучків (рис. 3.3.16. Є), з яких три дорзальні провідні пучки і шість провідних пучків – корені вентрального комплексу, які вище діляться на групу дрібних провідних пучків – вентральний комплекс (рис. 3.3.16. Ж). Далі шість з них зливаються у три великі септальні пучки гінецея, які розташовуються на радіусах перегоронок зав'язі, а шість менших сліпо закінчуються (рис. 3.3.16. З). На рівні фертильної частини зав'язі септальні пучки гінецея діляться на два у перегородках зав'язі і своїми відгалуженнями живлять насінні зачатки.

Слід насінного зачатка однопучковий (рис. 3.3.16. І). Вище насінних зачатків, залишається 12 дрібних вентральних пучків плодолистика (рис. 3.3.16. К). Дорзальні пучки плодолистика формують у стінці зав'язі бічні сліпи відгалуження (рис. 3.3.16. З). Над гніздами вони всі зливаються з дорзальними пучками плодолистика (рис. 3.3.16. Л), утворюючи дорзальну жилку, яка аж до приймочки (див. Дод. А. 20.3. Б) не галузиться (рис. 3.3.16. М-О).

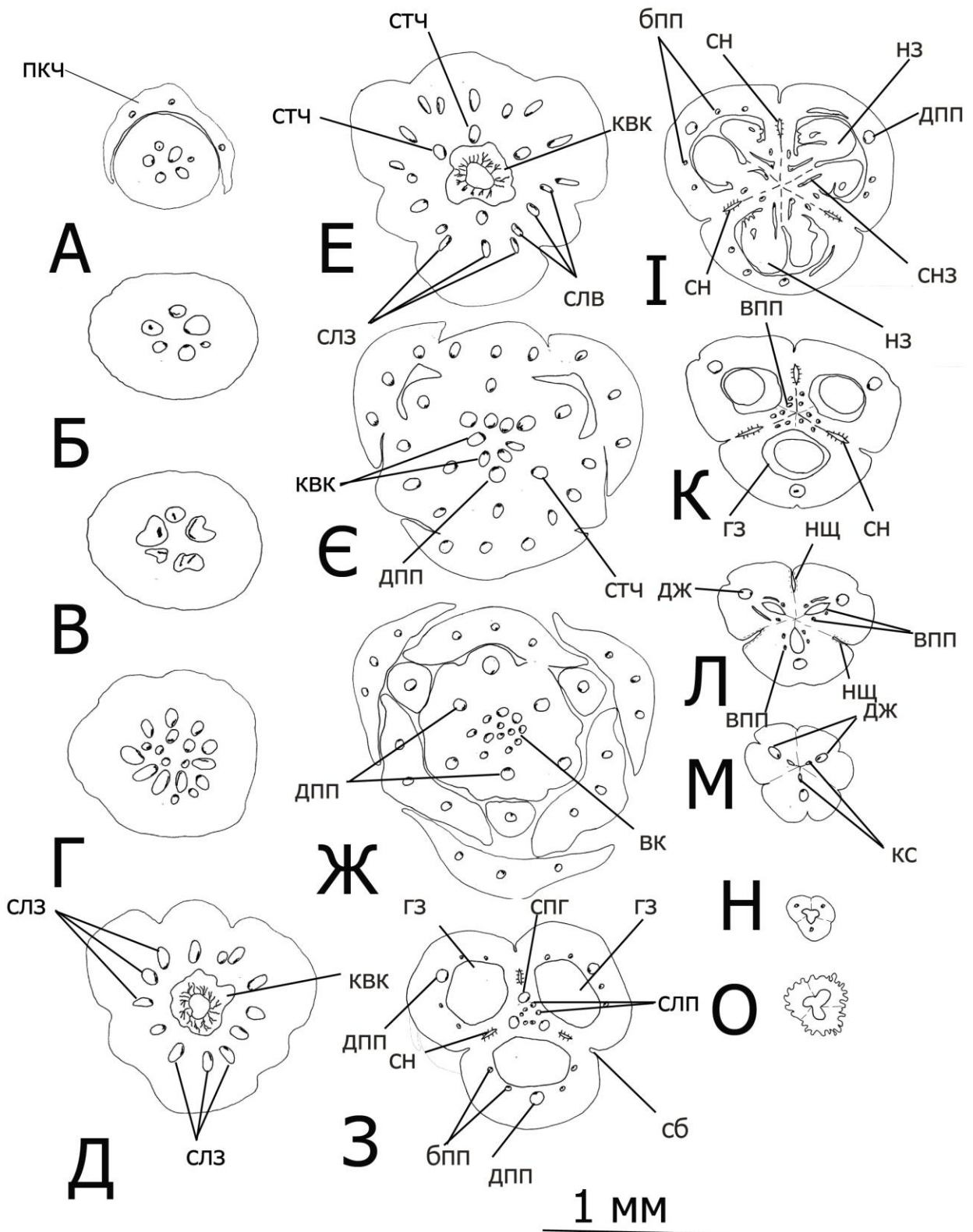


Рис. 3.3.16. Серія поперечних зрізів квітки *Anthericum liliago* L. (A-O)

### *Chlorophytum comosum* (Thunb.) Jacques

Квітки *Chlorophytum comosum* довжиною до 15 мм, 2,2 мм в діаметрі (рис. 3.3.17, А). Приквітка 11,5 мм довжиною, при основі 2,5 мм, далі звужується до 0,5 мм. Приквіточка задня, при основі 1 мм, шириною 1,5 мм, із загостренням. Квітконіжка до 5 мм, 0,6 мм в діаметрі із зчленуванням. Листочки оцвітини до 9 мм довжиною і шириною 2,2 мм, білі, вільні між собою, розміщені у два кола. Тичинок шість 0,6 мм в діаметрі, вільні, розміщені у двох колах. Зовнішні тичинки на 0,2 мм довші за внутрішні, 5,7 мм і 5,5 мм відповідно. Пиляки базифіксні, довжиною 2,7 мм у зовнішніх тичинок і 2,5 мм у внутрішніх (рис. 3.3.17, Б).

Зав'язь трьохгранна, 1,6 мм висотою і 1,3 мм в діаметрі. Стовпчик має не центральне розміщення, 8,5 мм довжиною і 0,3 мм в діаметрі. Приймочка маленька, 0,05 мм в діаметрі, точкова (рис. 3.3.17, В) [45].

У листочках оцвітини, і по всій висоті зав'язі, тичинкових нитках, в'язальці та стовпчику наявна велика кількість рафід. У квітконіжці, в основі квітколожа вони відсутні.

У зав'язі наявні три вертикальні структурно-функціональні зони: основа зав'язі 300 мкм (див. Дод. А. 21.2 А), гнізда 780 мкм та дах зав'язі 200 мкм. Плацентація парієтальна, насінних зачатків по два у гнізді, відхилені горизонтально, мікропіле направлене назовні, обтуратор плацентарний. Канали стовпчика апікальні. Насінні зачатки антропні, красинуцелярні, закладаються на центрально кутових плацентах.

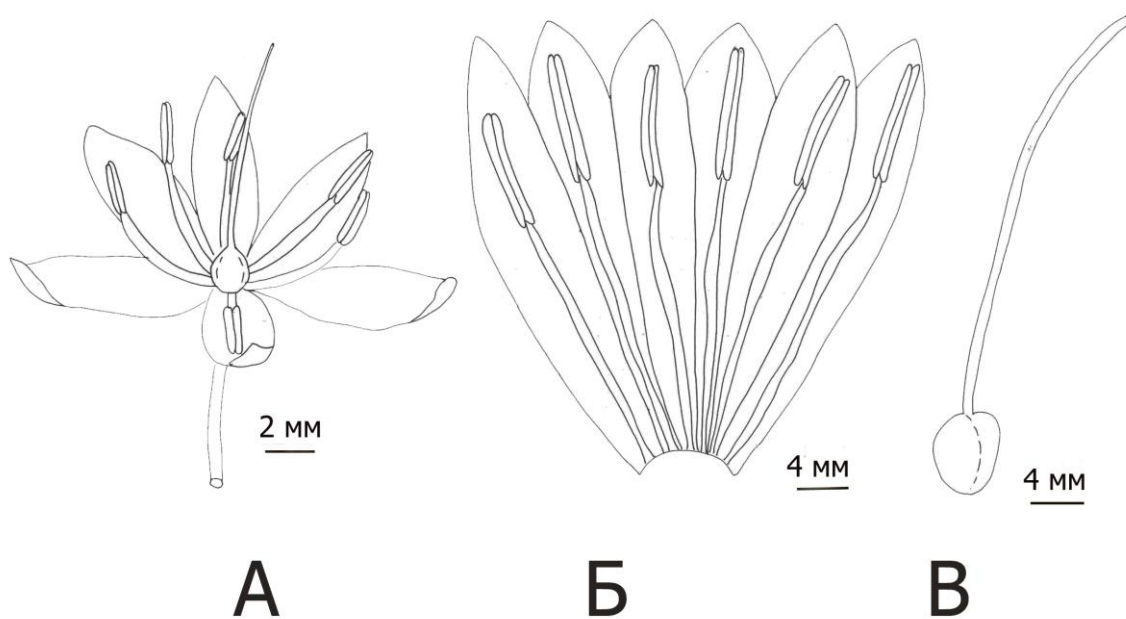


Рис. 3.3.17. Морфологія квітки *Chlorophytum comosum* (Thunb.) Jacques: А – загальний вигляд квітки, Б – розгорнута оцвітина та андроцей, В – маточка.

У гінецеї *C. comosum* наявні три вертикальні зони за В.Ляйнфельнером [150]: стерильна синасцидіатна (висотою близько 200 мкм)

(див. Дод. А. 21.2. Б), фертильна гемісимплекатна, висотою 480 мкм – середня частина зав'язі (див. Дод. А. 21.3. А) та асимплекатна (див. Дод. А. 21.3. Б).

Септальний нектарник у *C. comosum* розміщений у верхній частині симплекатної зони, через 160 мкм після початку гнізд зав'язі до її даху, у вигляді трьох вузьких порожнин, які відкриваються нектарними щілинами (рис. 3.3.18.Є). Висота нектарної щілини 200 мкм. Загальна висота септального нектарника 720 мкм [45, 55].

В основі квітконіжка містить три провідні пучки (див. Дод. А. 21.1. А), вище два пучки галузяться, утворюючи п'ять провідних пучків (рис. 3.3.18.А-Б).

Вище, в основі квітколожа формуються по три провідних пучки до трьох зовнішніх листочків оцвітини (див. Дод. А. 21.1. Б), і по три провідних пучки для трьох внутрішніх листочків оцвітини, разом формується 18 провідних пучків. Таким чином слід листочка оцвітини трьохпучковий (рис. 3.3.18.В-Д).

Незалежно від слідів листочків оцвітини та від провідних пучків квітколожа, формуються однопучкові сліди тичинок, на одному рівні (рис. 3.3.18.Г-Д). З центру, від групи провідних пучків у зав'язі, відхиляються три дорзальних пучки плодолистика, а в центрі залишається ще три провідних пучки, які входять у зав'язь на радіусах перегородок – септальні пучки гінецея (рис. 3.3.18.Е-Є). На рівні плацент септальні пучки гінецея діляться і кожен вентральний пучок плодолистика окремо живить відповідний насінний зачаток (рис. 3.3.18.Ж). Вентральні пучки плодолистика не зливаються з дорзальними, вони сліпо закінчуються, а дорзальні жилки не галузяться до приймочки (рис. 3.3.18.З-К).

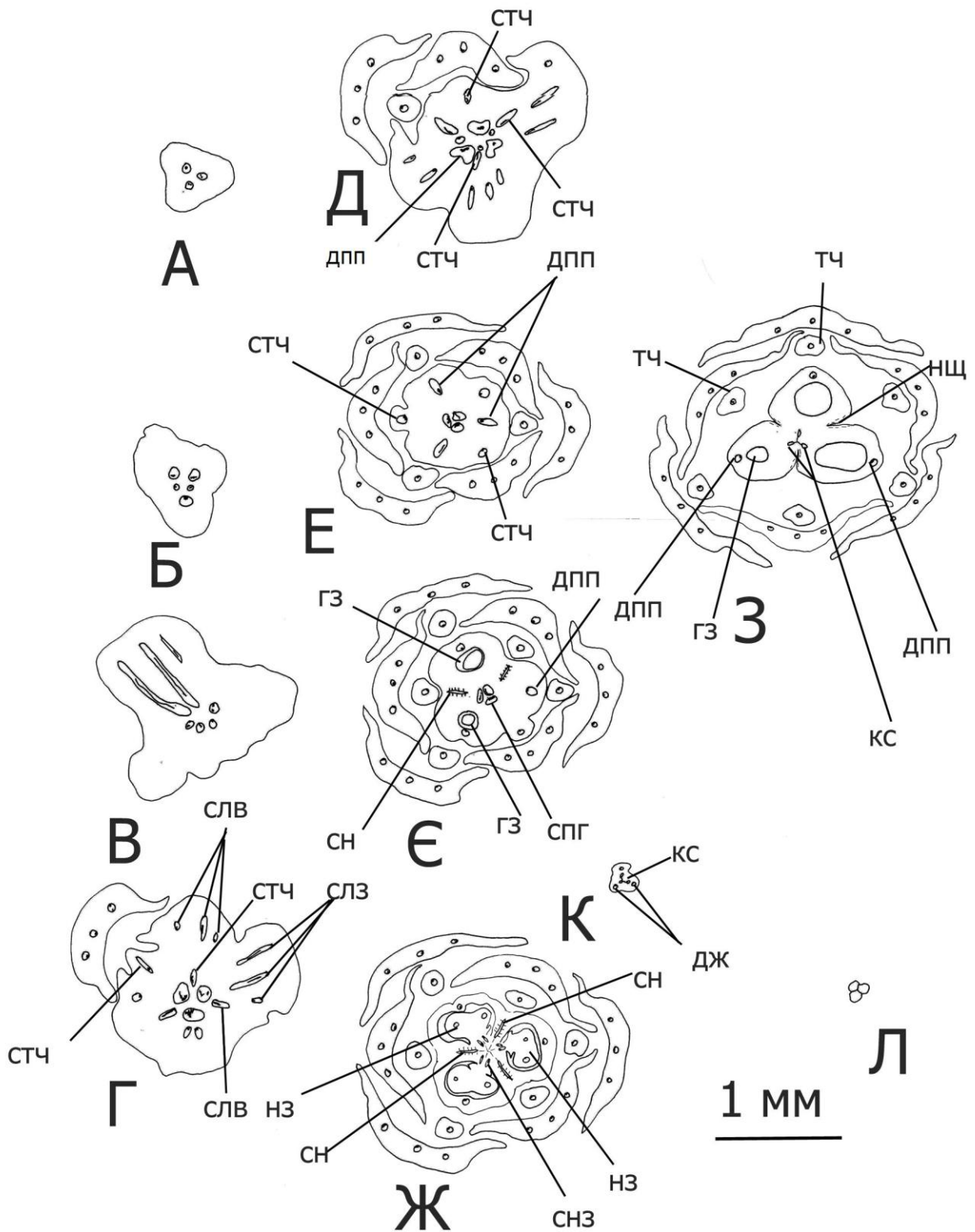


Рис. 3.3.18. Серія поперечних зрізів квітки *Chlorophytum comosum* (Thunb.) Jacques (А-Л)



### ***Gasteria verrucosa* (Mill.) H.Duval**

Квітки *Gasteria verrucosa* довжиною 20-25 мм, 6,5 мм в діаметрі (рис. 3.3.19, А). Приквіточка передня, видовжено-яйцеподібна із загостренням, в основі 1,5 мм, шириною 3,2 мм, довжиною 7 мм. Квітконіжка до 16 мм довжиною, 0,9 мм в діаметрі із зчленуванням.

Оцвітина проста, зросла у квіткову трубку в діаметрі до 6,5 мм, довжиною до 25 мм, рожева. Сегменти оцвітини зрілі майже всю довжину квітки, трубка вигнута у верхній частині, у нижній частині розширена, здута, широка (рис. 3.3.19, А).

Тичинок шість в двох колах, довжиною близько 17 мм. В результаті згину тичинкових ниток, тичинки знаходяться по одну сторону від стовпчика, прилягають до опуклої сторони оцвітини. Діаметр тичинкової нитки 0,4 мм при основі і 0,6 мм в середній частині. Пиляки інтрозні, базифіксні, 0,9 мм в діаметрі і 3,4 мм довжиною. Пиляки тісно прилягають один до одного, півколом наближаються до верхівки стовпчика з приймочкою.

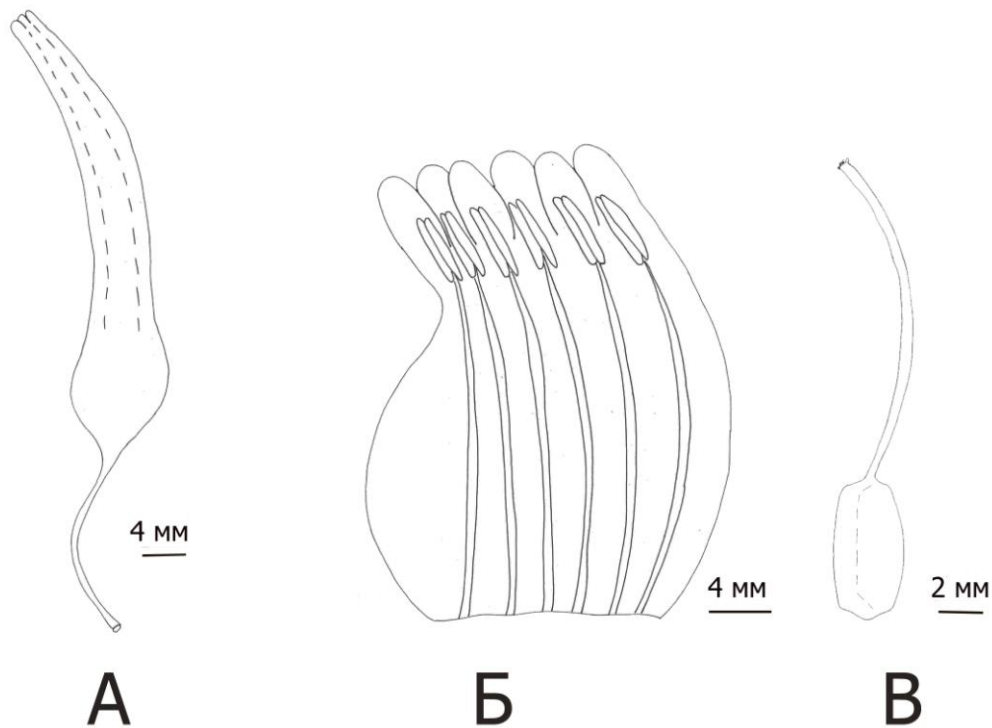


Рис. 3.3.19. Морфологія квітки *Gasteria verrucosa* (Mill.) H.Duval:  
А – загальний вигляд квітки, Б – розгорнута оцвітина та андроцей,  
В – маточка.

Гінецей зрослопелюстковий, зав'язь 3 мм в діаметрі, 6,2 мм висотою, тригранна. Стовпчик в діаметрі 0,6 мм, довжиною 14 мм зігнутий (рис. 3.3.19, Б). Приймочка трилопатева, довжина лопатей 0,25 мм і діаметр 0,15 мм, з великою кількістю папіл (рис. 3.3.17, В). У зав'язі наявні три вертикальні структурно-функціональні зони: основа зав'язі 180 мкм (див. Дод. А. 22.2. А), гнізда 4540 мкм та дах зав'язі 580 мкм. Канали стовпчика апікальні. Насінних зачатків у гнізді багато, розміщені один над одним, відхилені горизонтально,



мікропіле назовні, обтюратор плацентарний. Насінні зачатки гемітропні, красинуцелярні, закладаються на центрально куткових плацентах.

У листочках оцвітини в'язальці та стовпчику і по всій висоті зав'язі наявні клітинні включення – рафіди. У квітконіжці, в основі квітколожа, у тичинкових нитках, вони відсутні.

У гінецеї *G. verrucosa* наявні три вертикальні зони за В. Ляйнфельнером [150]: стерильна синасцидіатна висотою близько 1000 мкм (див. Дод. А. 22.3. Б), фертильна та стерильна (див. Дод. А. 22.3 А, Б) гемісимплекатна висотою 3440 мкм – середня частина зав'язі, та асимплекатна.

Септальний нектарник у *G. verrucosa* з'являється через 240 мкм вище появи гнізд зав'язі у синасцидіатній зоні і продовжується до її даху, у вигляді трьох вузьких порожнин, які відкриваються нектарними щілинами, які за розмірами у перерізі наближаються до радіуса квітки. Висота нектарної щілини 580 мкм. Загальна висота септального нектарника 4780 мкм.

У квітконіжці дев'ять провідних пучків (див. Дод. А. 21.3. А), розміщених не впорядковано (рис. 3.3.20. А), які вище зливаються, утворюючи суцільний провідний циліндр (рис. 3.3.20. Б). Вище цей циліндр ділиться на три великі провідні пучки, у яких ксилема розташована назовні (рис. 3.3.20. В).

Від них назовні відходять 18 провідних пучків – трипучкові сліди зовнішніх (див. Дод. А. 21.3 Б) і внутрішніх листочків оцвітини (рис. 3.3.20. Г-Д). В центрі залишається шість провідних пучків і вже на рівні основи зав'язі, від центру зав'язі до периферії починають відділятися тичинки зовнішнього кола з одно пучковим слідом і на цьому ж рівні відходять дорзальні пучки плодолистка (рис. 3.3.20. Е). В центрі залишається 3 великих провідних пучків на радіусах перегородок і декілька дрібних провідних пучків, які сліпо закінчуються (рис. 3.3.20. Е). Вище ці три пучків шляхом злиття утворюють в центрі три великих вентральних септальних пучки плодолистка (рис. 3.3.18. Є-З).

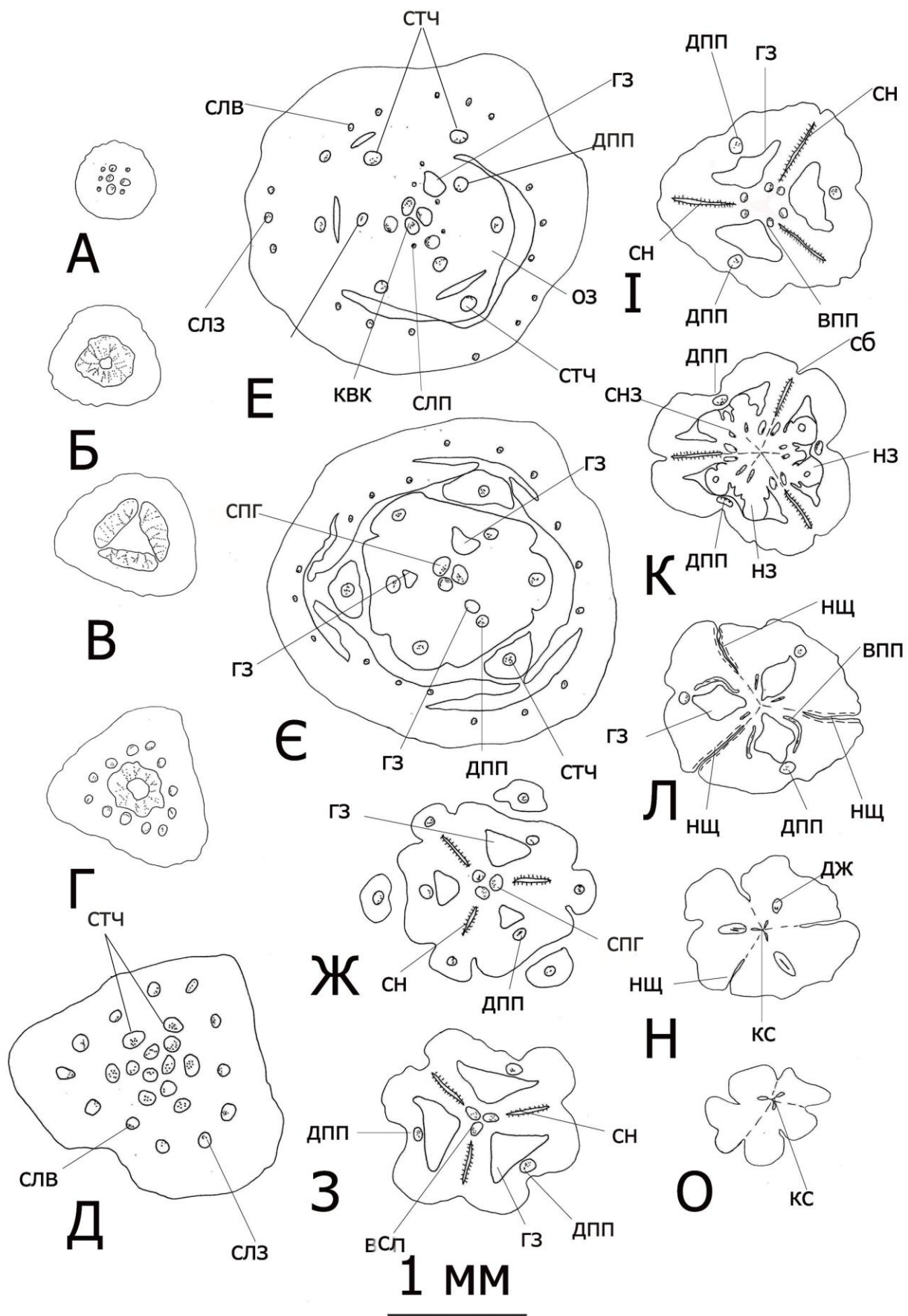


Рис. 3.3.18. Серія поперечних зрізів квітки *Gasteria verrucosa* (Mill.) Н. Duval (А-Н), А-Є – квітка, Ж-Н – гінецей і андроцей

Ще у стерильній ділянці зав'язі вентральні пучки плодолистків починають ділитися на два і розташовуються близько перегородок зав'язі і своїми відгалуженнями живлять насінні зачатки (рис. 3.3.18. I-K). Слід насінного зачатка однопучковий. Над гніздами вентральні пучки плодолистика зливаються з дорзальними і утворюють дорзальну жилку, яка не розгалужується (рис. 3.3.18. K-H).

Морфологія і васкулярна анатомія квіток споріднених таксонів значно більше відрізняється від квітки в родах *Sansevieria* і *Dracaena*: квіткова трубка довга (*Polygonatum multiflorum*, *Convallaria majalis*, *Gasteria verrucosa*), коротка (*Cordyline fruticosa*, *Asparagus densiflorus*, *Asparagus fallax*) або відсутня (*Maianthemum bifolium*, *Ruscus aculeatus*, *Anthericum liliago*, *Chlorophytum comosum*).

Насінні зачатки розміщені завжди у гемісимплікатній зоні гінецея в парній кількості, по два (*Polygonatum multiflorum*, *Maianthemum bifolium*, *Anthericum liliago*) або більше у кожному гнізді зав'язі; основа та дах зав'язі не потовщені (всі, крім *Polygonatum multiflorum*). У *Convallaria majalis*, *Maianthemum bifolium*, *Ruscus aculeatus* септальний нектарник частково або повністю редукований. Гінецей в *Maianthemum bifolium* димерний, а в *Ruscus aculeatus* – псевдомономерний. Квітки *Ruscus aculeatus* одностатеві, з рудиментом маточки в чоловічих квітках. У *Anthericum liliago*, *Chlorophytum comosum*, *Gasteria verrucosa* сліди листочків оцвітини трипучкові і внутрішні тичинки дещо прирослі до зав'язі.

В цілому, спільний план будови квітки досліджених видів родини *Asparagaceae* проявляє найбільшу кількість різноманітних ознак у внутрішній структурі гінецею. Зокрема, різними є співвідношення висоти зон гінецея, особливості структури септального нектарника, каналів стовпчика, плацент, кількості насінних зачатків. Проте, морфологічний тип будови квітки змінюється незначно, зберігаючи типову для однодольних мерність та гемісинкарпний тип гінецея (крім *Maianthemum bifolium* та *Ruscus aculeatus*).

## РОЗДІЛ 4 Порівняльно-морфологічний аналіз квітки в роді *Sansevieria* Thunb. та споріднених таксонах

### 4.1. Порівняльний аналіз морфологічних ознак оцвітини і андроцею

У літературі наявна лише загальна характеристика морфологічних ознак оцвітини й андроцею драценових [93, 84-90, 99]. Зокрема, довжина оцвітини вказується до 45 мм, квіткова трубка до 1/3 довжини оцвітини, з лінійними, прямими або закрученими листочками оцвітини, які дорівнюють довжині трубки, або коротші. Тичинки довші за оцвітину, прикріплені у нижній частині трубки, пиляки дорзифіксні, інтрозні [14, 36, 89, 209].

У філогенетичних дослідженнях представників родів *Dracaena* і *Sansevieria* у складі родини Asparagaceae використовуються лише кілька якісних ознак оцвітини й андроцею, зокрема: наявність квіткової трубки, приростання тичинок до квіткової трубки, зростання їх між собою, тип пиляка, соковита консистенція оцвітини [153]. За цими ознаками види роду *Dracaena* не відрізняються від видів *Sansevieria*.

В результаті нашого дослідження ми встановили три типи організації оцвітини і андроцею [55]. До першого типу відносяться роди *Anthericum*, *Chlorophytum* та *Maianthemum*, які мають вільні листочки оцвіти і вільні тичинки. До цього типу також відносяться представники роду *Ruscus*, у якого листочки оцвітини вільні, а тичинки зрослі. Для другого типу характерними є листочки оцвітини і тичинки зрослі у коротку квіткову трубку (*Asparagus*), причому ступінь приростання тичинок до листочків оцвітини вищий, ніж ступінь приростання листочків оцвітини між собою. До третього типу належать роди *Dracaena*, *Sansevieria*, *Polygonatum*, *Convallaria*, *Cordyline*, *Gasteria*. Для них характерні листочки і тичинки зрослі у довгу квіткову трубку (більша або рівна 1/2 довжини листочків оцвітини) [43, 47, 48, 57]. Роди *Dracaena*, *Sansevieria*, *Polygonatum* характеризуються найвищим ступенем зростання листочків оцвітини і андроцею, але у роді *Polygonatum* – тичинкові нитки короткі [59]. У родів *Convallaria* та *Gasteria* – листочки оцвітини зрослі дуже високо, але тичинки не приростають до них.

Найдовша квіткова трубка є у *Gasteria verrucosa*, а найкоротша у *Cordyline fruticosa*. У деяких видів оцвітина є слабо зигоморфна у дорослій квітці (*Sansevieria*, *Dracaena*, *Polygonatum*, *Convallaria*, *Gasteria*). Листкоскладання листочків оцвітини у всіх видів черепитчасте [43, 47, 48, 57].

Андроцей у всіх досліджених видів ізомерний оцвітині. Характерними ознаками є: супрабазальне прикріплення тичинкової нитки до пиляка, інтрозні, чотиригніздні, пиляки з двома теками [67], тичинкова нитка кріпиться до пиляка по середині, або дещо нижче. У таких видів, як *Anthericum liliago* та *Gasteria verrucosa* внутрішні тичинки в основі прирослі до зав'язі, що свідчить про деяку спеціалізацію у напрямку до формування комплексної структури, подібної до колонки в родини Orchidaceae [36].

Для представників роду *Dracaena* та *Sansevieria* характерний спільний тип будови оцвітини і андроцею, у зв'язку з чим еволюційно-морфологічний аналіз цих частин квітки у межах групи з цих двох родів не буде

інформативним. Для того, щоб оцінити достовірність якісних і кількісних ознак в будові оцвітини і андроцея видів *Dracaena* та *Sansevieria*, ми застосували статистичні методи, зокрема кластерний аналіз [57]. Необхідність у якому виникла внаслідок недостатньої вивченості будови оцвітини і андроцею у досліджених представників. Для аналізу нами було використано 14 кількісних ознак будови квітки (довжина оцвітини, довжина листочків оцвітини, діаметр квіткової трубки, довжина квіткової трубки, довжина прирослої частини внутрішньої тичинки до квіткової трубки, довжина вільної частини внутрішньої тичинки за межами квіткової трубки, загальна довжина внутрішньої тичинки, довжина прирослої частини зовнішньої тичинки до квіткової трубки, довжина зовнішньої тичинки за межами квіткової трубки, загальна довжина зовнішньої тичинки, довжина пиляка, діаметр тичинкової нитки, ширина листочка оцвітини, діаметр пиляка) (табл. 4.1).

Ми провели дослідження кількісних ознак оцвітини і андроцею шляхом кластерного аналізу. Досліджені квітки 12 видів: *S. hyacinthoides* (L.) Druce, *S. suffruticosa* N. E. Br., *S. parva* N. E. Br., *S. aetheopica* Thunb., *S. spicata* (Cav.) How., *S. fernwood* Gr., *S. dooneri* N. E. Br., *Dracaena surculosa* Lindl., *S. grandis* Hook.f., *S. grandicuspis* Haw., *D. fragrans* (L.) Ker Gaw Pl., *S. trifasciata* Prain.

За нашими даними, тичинкові нитки у *D. fragrans*, *S. aetheopica*, *S. parva*, *S. suffruticosa* кріпляться до пиляків дещо нижче середини, у *D. surculosa* – по середині, а у *S. trifasciata*, *S. grandicuspis*, *S. spicata*, *S. grandis* – вище середини. У *S. hyacinthoides*, *S. dooneri*, *S. fernwood* характерним є прикріплення тичинкових ниток до пиляків у тичинок зовнішнього і внутрішнього кола на різній висоті. Пиляки кріпляться до тичинкових ниток стрілоподібно у всіх досліджених видів.

Як видно з дендрограми (рис. 4.1.1), усі види об'єднані у два кластери. До першої групи входять *S. hyacinthoides* і *S. grandis*, але вони є близькими до другої групи кластерів. Цю групу формують *S. trifasciata* і *S. suffruticosa*, які є близькі між собою, також *S. grandicuspis* і *S. fernwood*, *S. aetheopica* і *S. spicata*. *S. dooneri* на дендрограмі утворює окрему гілку і відрізняється від решти видів на 36,5 умовних одиниць. *S. fernwood* подібний до *S. trifasciata* і *S. suffruticosa*, *Dracaena fragrans*, *S. parva* і *S. grandicuspis* з різницею у 2 умовні одиниці. *S. grandis* і *S. dooneri* дуже відрізняються на 36,5 одиниць і дуже подібним до *S. hyacinthoides*.

**Морфометричні показники оцвітини та андроцея у родах *Sansevieria* Thunb. і *Dracaena* Vand. ex L.  
(Asparagaceae Juss.)**

| Вид* | Оцвітина, мм |       |      |       |      | Андроцей, мм      |       |       |                  |       |       |        |      |      |
|------|--------------|-------|------|-------|------|-------------------|-------|-------|------------------|-------|-------|--------|------|------|
|      |              |       |      |       |      | Внутрішні тичинки |       |       | Зовнішні тичинки |       |       | Пиляки |      |      |
|      | О.           | Л.    | Д.   | Т.    | Шл   | в1                | в2    | В1+в2 | з1               | з2    | з1+з2 | Дп     | дп   | Дн   |
| 1    | 43,8         | 19,35 | 1,73 | 24,45 | 2,6  | 24,45             | 16,22 | 40,67 | 24,45            | 16,22 | 40,67 | 3,23   | 1,0  | 0,56 |
| 2    | 18,6         | 12,0  | 1,84 | 6,6   | 1,78 | 6,6               | 10,72 | 17,32 | 6,7              | 10,15 | 16,85 | 2,62   | 0,8  | 0,58 |
| 3    | 17,1         | 10,3  | 1,78 | 6,8   | 1,74 | 7,1               | 10,38 | 17,48 | 7,34             | 10,13 | 17,47 | 2,5    | 0,76 | 0,43 |
| 4    | 16,6         | 9,0   | 1,92 | 7,6   | 1,61 | 7,35              | 6,7   | 14,05 | 7,35             | 6,7   | 14,05 | 2,38   | 0,7  | 0,5  |
| 5    | 13,54        | 8,29  | 1,47 | 5,25  | 1,63 | 4,88              | 5,61  | 10,49 | 4,96             | 5,53  | 10,49 | 1,67   | 0,25 | 0,25 |
| 6    | 27,7         | 14,17 | 1,71 | 13,53 | 2,56 | 14,75             | 8,93  | 23,68 | 14,75            | 8,54  | 23,29 | 3,22   | 0,89 | 0,34 |
| 7    | 25,45        | 12,73 | 1,86 | 12,72 | 1,51 | 13,78             | 11,87 | 25,65 | 13,78            | 11,48 | 25,26 | 2,93   | 0,81 | 0,52 |
| 8    | 34,3         | 17,13 | 1,64 | 17,17 | 2,33 | 18,08             | 14,93 | 33,01 | 16,48            | 15,98 | 32,46 | 3,27   | 0,7  | 0,25 |
| 9    | 24,6         | 14,9  | 2,38 | 9,7   | 1,96 | 10,3              | 10,4  | 20,7  | 10,3             | 10,4  | 20,7  | 2,16   | 0,7  | 0,48 |
| 10   | 20,6         | 10,25 | 1,38 | 10,36 | 2,07 | 10,64             | 9,92  | 20,56 | 10,64            | 9,92  | 20,56 | 1,94   | 0,67 | 0,49 |
| 11   | 18,3         | 10,07 | 1,97 | 8,19  | 2,5  | 8,23              | 9,39  | 17,62 | 8,45             | 8,99  | 17,44 | 1,96   | 0,7  | 0,61 |
| 12   | 13,58        | 7,08  | 1,64 | 6,52  | 1,82 | 7,05              | 4,58  | 11,63 | 7,07             | 4,23  | 11,3  | 1,9    | 0,7  | 0,46 |

\*Примітка: 1. *Sansevieria hyacinthoides* (L.) Druce, 2. *S. trifasciata* Prain, 3. *S. suffruticosa* N. E. Br., 4. *S. parva* N. E. Br., 5. *S. grandicuspis* Haw., 6. *S. aetheopica* Thunb., 7. *S. spicata* (Cav.) How. 8. *S. grandis* Hook.f., 9. *S. dooneri* N. E. Br., 10. *Dracaena surculosa* Lindl., 11. *D. fragrans* (L.) Ker Gawl., 12. *S. fernwood* Gr.

Довжина оцвітини (О); довжина листочків оцвітини (Л); діаметр квіткової трубки (Д); довжина квіткової трубки (Т); довжина приростання внутрішньої тичинки до квіткової трубки (в1); довжина вільної частини тичинкової нитки внутрішньої тичинки (в2); загальна довжина внутрішньої тичинки (в1+в2); довжина приростання зовнішньої тичинки до квіткової трубки (з1); довжина вільної частини тичинкової нитки зовнішньої тичинки (з2); загальна довжина зовнішньої тичинки (з1+з2); довжина пиляка (Дп); діаметр тичинкової нитки (Дн); ширина листочка оцвітини (Шл); діаметр пиляка (дп).

Якщо з аналізу виключити *S. dooneri* (рис. 4.1.2.), то *S. hyacinthoides* відрізняється від усіх інших видів, в тому числі і від *S. grandis*, на 5 умовних одиниць, тобто, не значно. *S. trifasciata* і *S. suffruticosa* складають один кластер, так як і в першому випадку. Загалом, Евклідова відстань між кожною наступною гілкою кластера не перевищує 2 умовні одиниці. Отже, досліджені види комплексом морфологічних ознак оцвітини та андроцею є дуже близькими, крім *S. dooneri* [57].

Таблицю середніх значень морфологічних показників квітки досліджуваних видів транспонували. Одиниці виміру морфологічних ознак однакові (мм), тому на дендрограмі видно кластери ознак, які є подібними у 12 видів. Згідно кластерного аналізу за морфолого-анатомічними особливостями квітки чітко виділяється три групи ознак (рис. 4.1.3).

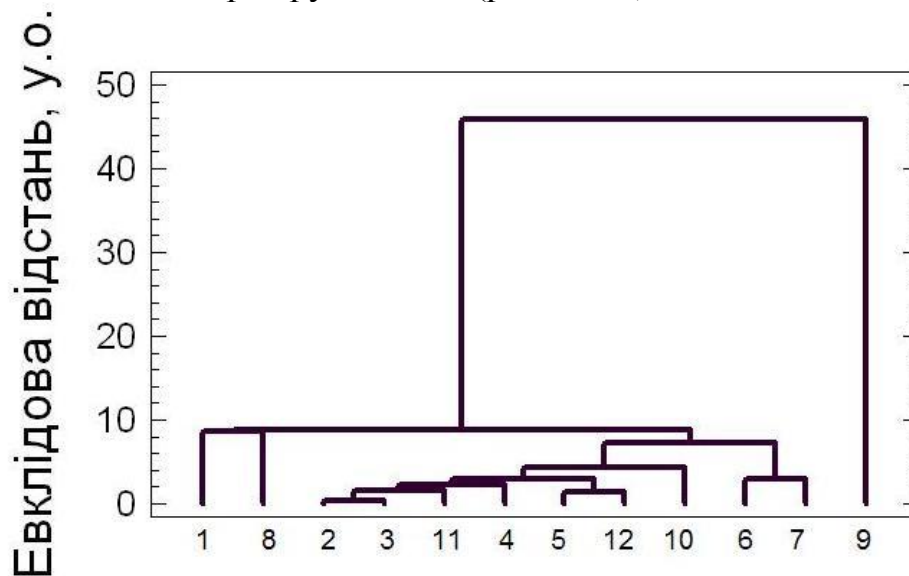


Рис. 4.1.1. Дендрограма подібності (1) родів *Dracaena* Vand. ex L. і *Sansevieria* Thunb. (*Dracaenaceae* Salisb.): 1. – *S. hyacinthoides*; 2. – *S. trifasciata*; 3. – *S. suffruticosa*; 4. – *S. parva*; 5. – *S. grandicuspis*; 6. – *S. aetheopica*; 7. – *S. spicata*; 8. – *S. grandis*; 9. – *S. dooneri*; 10. – *D. surculosa*; 11. – *D. fragrans*; 12. – *S. fernwood*.

До першого кластеру входять довжина оцвітини, зовнішніх і внутрішніх тичинок. До другого – довжина вільних листочків оцвітини, квіткової трубки, приростої та вільної частини внутрішніх та зовнішніх тичинок. До третього кластеру – діаметр квіткової трубки, довжина пиляка, ширина пелюстки, діаметр тичинкової нитки, діаметр пиляка. Останні п'ять ознак віддалені між собою найменшою Евклідовою відстанню, отже являють собою комплекс найбільш стабільних ознак в межах досліджених видів.



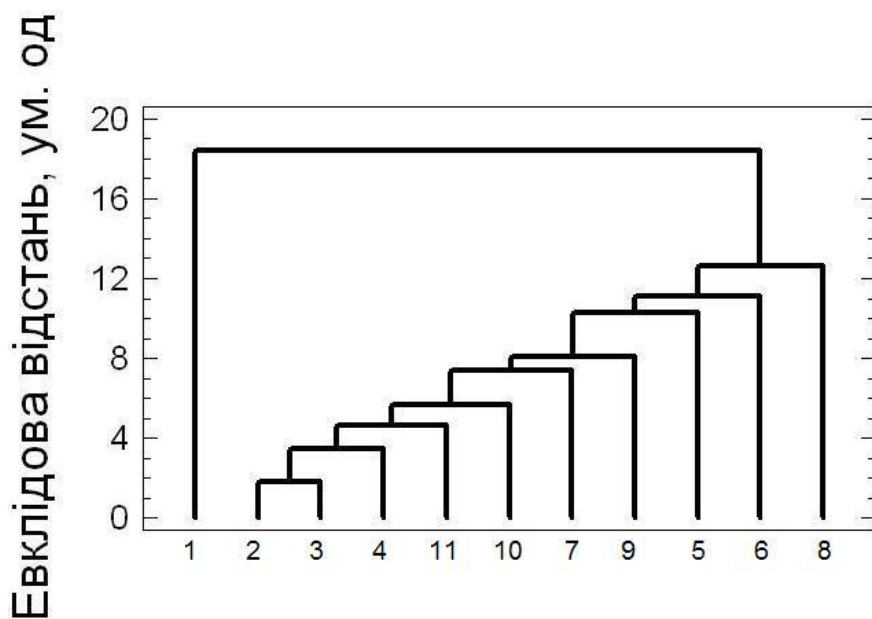


Рис. 4.1.2. Дендрограма подібності (2) родів *Dracaena* Vand. ex L. і *Sansevieria* Thunb.: 1. *S. hyacinthoides*; 2. *S. trifasciata*; 3. *S. suffruticosa*; 4. *S. parva*; 5. *S. grandicuspis*; 6. *S. aetheopica*; 7. *S. spicata*; 8. *S. grandis*; 9. *D. surculosa*; 10. *D. fragrans*; 11. *S. fernwood*.

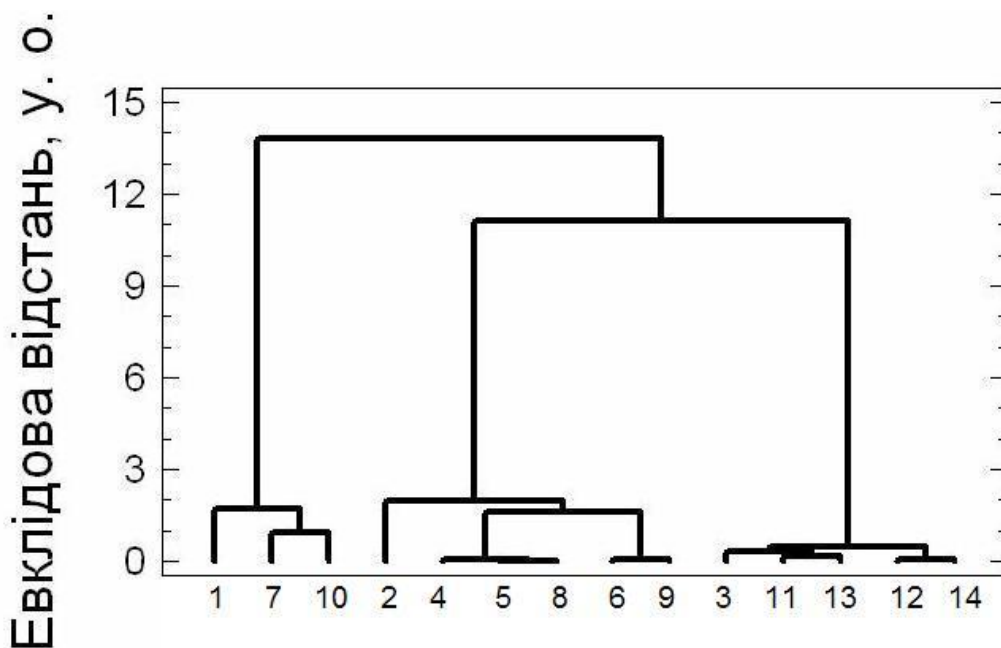


Рис. 4.1.3. Дендрограма морфолого-анатомічних ознак квітки родів *Dracaena* Vand. ex L. і *Sansevieria* Thunb.: 1. – довжина оцвітини; 2.- довжина листочків оцвітини; 3.- діаметр квіткової трубки; 4. – довжина квіткової трубки; 5. – довжина прирослої частини внутрішньої тичинки до квіткової трубки; 6. – довжина вільної частини внутрішньої тичинки за межами квіткової трубки; 7. – загальна довжина внутрішньої тичинки; 8. – довжина прирослої частини зовнішньої тичинки до квіткової трубки; 9. – довжина зовнішньої тичинки за межами квіткової трубки; 10. – загальна довжина зовнішньої тичинки; 11. – довжина пиляка; 12. – діаметр тичинкової нитки; 13. – ширина листочка оцвітини, 14. – діаметр пиляка.

Відстань між трьома кластерами не перевищує 1,5-3 умовних одиниць, тобто між другим і третім кластером різниця в 1,5 умовних одиниць, між першим, другим і третім – 3 умовні одиниці, тобто ці ознаки для аналізу є рівноцінними, і з аналізу не можна виключити жодної ознаки. Ці ознаки підтверджують дуже близьку спорідненість родів *Sansevieria* і *Dracaena* [42, 47, 48, 57].

Співвідношення довжини квіткової трубки до цілої оцвітини і становить від 0,36 (*S.trifasciata*, *S. dooneri*) до 0,55 (*S. hyacinthoides*). Аналіз відносних морфологічних показників дозволив поділити досліджувані види на дві групи (табл. 4.1.2).

Таблиця 4.1.2.

**Відносні морфометричні показники оцвітини та андроцея у видів роду *Dracaena* Vand. ex L. і *Sansevieria* Thunb.(мм), n=10**

| Вид * | Ознаки ** |      |      |       |      |       |       |         |
|-------|-----------|------|------|-------|------|-------|-------|---------|
|       | О.        | Д/Т  | Д.   | Т.    | Т/О  | В1/В2 | 31/32 | В1+В2/О |
| 1     | 43,8      | 0,07 | 1,73 | 24,45 | 0,55 | 1,50  | 1,50  | 0,93    |
| 2     | 18,6      | 0,28 | 1,84 | 6,6   | 0,35 | 0,62  | 0,66  | 0,93    |
| 3     | 17,1      | 0,26 | 1,78 | 6,8   | 0,39 | 0,68  | 0,72  | 1,02    |
| 4     | 16,6      | 0,25 | 1,92 | 7,6   | 0,45 | 1,01  | 1,01  | 0,84    |
| 5     | 13,54     | 0,28 | 1,47 | 5,25  | 0,38 | 0,87  | 0,92  | 0,77    |
| 6     | 27,7      | 0,13 | 1,71 | 13,53 | 0,48 | 1,65  | 1,72  | 0,85    |
| 7     | 25,45     | 0,15 | 1,86 | 12,72 | 0,50 | 1,16  | 1,20  | 1,00    |
| 8     | 34,3      | 0,09 | 1,64 | 17,17 | 0,50 | 1,2   | 1,03  | 0,96    |
| 9     | 24,6      | 0,25 | 2,38 | 9,7   | 0,39 | 0,99  | 0,99  | 0,84    |
| 10    | 20,6      | 0,13 | 1,38 | 10,36 | 0,50 | 1,7   | 1,07  | 0,998   |
| 11    | 18,3      | 0,24 | 1,97 | 8,19  | 0,45 | 0,87  | 0,94  | 0,96    |
| 12    | 13,58     | 0,25 | 1,64 | 6,52  | 0,48 | 1,53  | 1,67  | 0,85    |

\*Примітка: 1. *Sansevieria hyacinthoides* (L.) Druce, 2. *S.trifasciata* Prain, 3. *S. suffruticosa* N. E. Br., 4. *S. parva* N. E. Br., 5. *S. grandicuspis* Haw., 6. *S. aetheopica* Thunb., 7. *S. spicata* (Cav.) How. 8. *S. grandis* Hook.f., 9. *S. dooneri* N. E. Br., 10. *Dracaena surculosa* Lindl., 11. *D. fragrans* (L.) Ker Gawl., 12. *S. fernwood* Gr.

\*\* Примітка: Довжина оцвітини (О); довжина листочків оцвітини (Л); діаметр квіткової трубки (Д); довжина квіткової трубки (Т); довжина приростання внутрішньої тичинки до квіткової трубки (В1); довжина вільної частини тичинкової нитки внутрішньої тичинки (В2); загальна довжина внутрішньої тичинки (В1+В2); довжина приростання зовнішньої тичинки до квіткової трубки (31); довжина вільної частини тичинкової нитки зовнішньої тичинки (32); загальна довжина зовнішньої тичинки (31+32).

До першої групи відносяться види *S. spicata*, *S. hyacinthoides*, *S. aetheopica*, *S. grandis*, *D. surculosa*. Види цієї групи характеризуються великим співвідношенням довжини квіткової трубки до довжини цілої оцвітини

0,5-0,55, співвідношення діаметру квіткової трубки до її довжини 0,07-0,15 та довжини внутрішньої тичинки у квітковій трубці до довжини внутрішньої тичинки за межами квіткової трубки, також довжини зовнішньої тичинки у квітковій трубці до довжина зовнішньої тичинки за межами квіткової трубки, співвідношення загальної довжина внутрішніх тичинок до довжини оцвітчини. Для цих видів характерні також найбільші лінійні розміри оцвітчини (20,6-43,8 мм) та квіткової трубки (10,36-24,45 мм) [42, 47, 48, 57].

Для видів *S. suffruticosa*, *S. parva* N. E. Br., *S. fernwood*, *S. trifasciata*, *S. grandicuspis*, *S. dooneri*, *D. fragrans* характерне співвідношення квіткової трубки до цілої оцвітчини 0,36-0,48, співвідношення діаметру квіткової трубки до довжини трубки у поданих видів 0,24-0,29. (рис. 4.1.4). Для видів цієї групи видів характерна коротші оцвітчина (13,54 - 24,6 мм) та її трубка (5,25-9,7 мм).

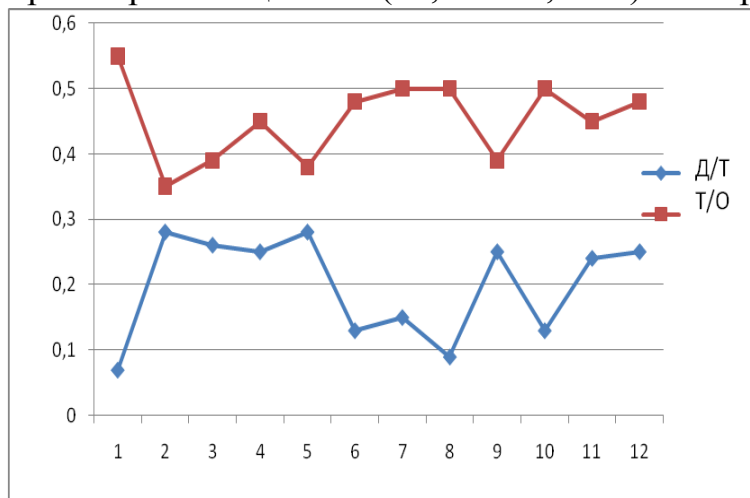


Рис. 4.1.4. Значення відносних показників оцвітчини для видів *Dracaena* і *Sansevieria*. Нумерація видів як в табл. 4.1.1, скорочення як в табл. 4.1.2.

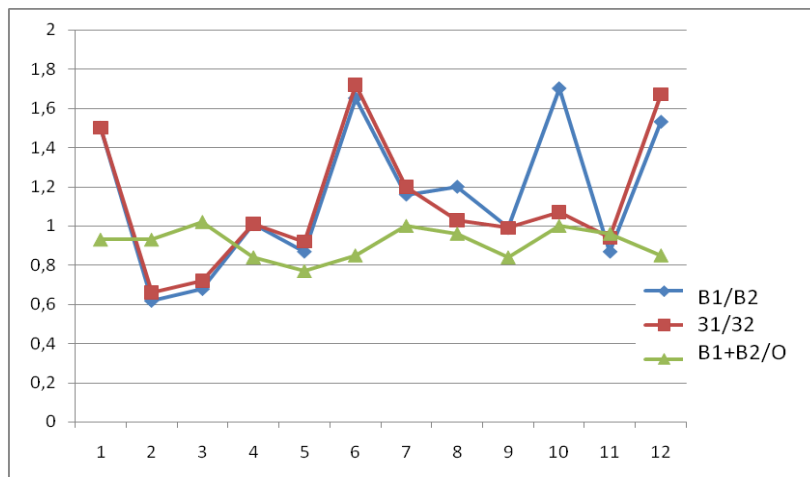


Рис. 4.1.5. Значення відносних показників андроцея для видів *Dracaena* і *Sansevieria*. Нумерація видів як в табл. 4.1.1, скорочення як в табл. 4.1.2.

Аналіз морфологічних показників оцвітини і андроцею (рис. 4.1.5) дозволив поділити досліджувані види драценових на дві групи:

1 група (*S. spicata*, *S. hyacinthoides*, *S. aetheopica*, *S. grandis*, *D. surculosa*): довга оцвітина – 20,6-43,8 мм, довга квіткова трубка – 10,36-24,45 мм, квіткова трубка / ціла оцвітина – 0,5-0,55, діаметр квіткової трубки / довжина квіткової трубки – 0,07-0,15;

2 група (*S. suffruticosa*, *S. parva*, *S. fernwood*, *S. trifasciata*, *S. grandicuspis*, *S. dooneri*, *D. fragrans*): коротша оцвітина – 13,5-24,6 мм, коротша квіткова трубка – 5,25-9,7 мм, квіткова трубка / ціла оцвітина – 0,36-0,48, діаметр квіткової трубки / довжина квіткової трубки – 0,24-0,29 (рис. 4.1.5) [48, 57].

Для видів роду *Sansevieria* характерні відмінності в будові тичинок внутрішнього і зовнішнього кола зокрема за місцем прикріплення пиляка до тичинкової нитки. Досліджені кількісні ознаки оцвітини й андроцею не дозволяють чітко відокремити представників роду *Dracaena* від роду *Sansevieria*. Для з'ясування ступеня морфологічної різноманітності квітки та можливості використання її ознак у систематиці драценових важливим є вивчення внутрішньої структури гінцея [42, 47, 48, 57].

#### **4.2. Морфологічний тип гінцею та структура септального нектарника**

Маточка у всіх досліджених видів дещо зигоморфна. Зав'язь оберненояйцеподібна, у деяких видів зморшкувата. Від основи зав'язі на радіусах її перегородок помітні незалозисті борозенки, по яких стікає нектар. Столпчик розміщений посередині або дещо збоку від верхівки зав'язі, прямий або колінчасто зігнутий у верхній частині. Лопаті приймочки півокруглі.

У всіх досліджених представників роду *Sansevieria* та споріднених таксонів ми здійснювали аналіз за трьома типами ознак, що визначають характер вертикальної зональності гінцея. А саме, ми аналізували: 1) висоту та особливості внутрішньої будови трьох структурно-функціональних зон зав'язі: основу, гнізда та дах зав'язі; 2) зональність гінцея за В. Ляйнфельнером; 3) вертикальну зональність септального нектарника.

У досліджених видів ми виявили спільні структурні характеристики у трьох структурно-функціональних зонах зав'язі: основи, гнізд та даху [42, 46, 49-53, 56, 58-62].

Основа зав'язі – паренхімна частина зав'язі нижче гнізд. Септальні нектарники наявні у верхній її частині у *S. parva*, *S. trifasciata*, *S. grandicuspis*, *S. fernwood*, *S. hyacinthoides*, *S. aetheopica*, *S. spicata*, *S. dooneri*, *S. grandis* [49, 51, 53, 56, 60, 62]. Найкоротша основа зав'язі (180-200 мкм) виявлена у *S. spicata* та *S. aetheopica* та 120-180 мкм у *Maianthemum bifolium* [61] та *Gasteria verrucosa*, а найдовша (540-680 мкм) – у *S. grandis* та *S. hyacinthoides* та 360-560 у *Polygonatum multiflorum*, *Asparagus fallax* та *Convallaria majalis* (табл. 4.2.1-4).

**Висота зон гнінця та септального нектарника  
у видів роду *Sansevieria***

| Зона,<br>Мкм  | Вид | <i>S. trifasciata</i> | <i>S. parva</i> | <i>S. grandicuspis</i> | <i>S. dooneri</i> | <i>S. fernwood</i> |
|---|-----|-----------------------|-----------------|------------------------|-------------------|--------------------|
| Гнізда зав'язі  |     | 720-800               | 800             | 840-940                | 620-820           | 600-820            |
| Основа зав'язі  |     | 500                   | 480             | 280                    | 420               | 420                |
| Дах зав'язі   |     | 700                   | 180             | 280                    | 500               | 280                |
| Висота квітколожа   |     | 500                   | 480             | 280                    | 420               | 420                |
| Синасцидіатна зона  |     | 60                    | 100             | 140                    | 160               | 120                |
| Гемісинасцидіатна зона                                    |     | 660                   | 480             | 660                    | 440               | 400                |
| Гемісимплікатна зона                                      |     | –                     | –               | –                      | –                 | –                  |
| Асимплікатна зона в зав'язі                               |     | 700                   | 400             | 400                    | 500               | 280                |
| Септальний нектарник<br>загалом                           |     | 1530                  | 1100            | 1320                   | 1220              | 980                |
| Висота роздільного<br>септального нектарника              |     | 280                   | 180             | 100                    | 100               | 260                |
| Нектарна щілина   |     | 700                   | 385             | 280                    | 500               | 280                |
| Нектарна щілина /<br>септальний нектарник<br>загалом *, % |     | 46                    | 35              | 21                     | 41                | 29                 |
| Основа – гнізда – дах<br>зав'язі, %                       |     | 26-42-32              | 33-55-12        | 19-62-19               | 26-44-30          | 30-50-20           |
| Септальний нектарник<br>загалом * / зав'язь, %            |     | 76                    | 75              | 91                     | 74                | 70                 |
| Септальний нектарник<br>загалом * / гнізда зав'язі        |     | 1,9-2,1               | 1,4             | 1,6                    | 1,5-2             | 1,2-1,6            |

\* Примітка до табл. 1 і 2: Септальний нектарник загалом – це сумарна висота нектарної порожнини (внутрішнього нектарника) та нектарної щілини (зовнішнього нектарника).

Зона гнізд зав'язі – це основна частина зав'язі, в якій розміщені три гнізда; у перегородах між гніздами продовжуються септальні нектарники. Насінний зачаток прикріплюється в середній частині гнізда, з висхідним фунікулюсом та мікропіле, обернутим донизу у родів *Sansevieria* і *Dracaena* та взовж вільних країв плодолистків у парній кількості у решти родах. Висота гнізд зав'язі коливається від 600 мкм у *S. dooneri* та *S. fernwood* (табл. 4.2.1) до 1000-1460 мкм у *S. hyacinthoides* [49, 51] та *Dracaena fragrans* [54, 131] (табл.4.2.2), у інших споріднених таксонах – 580-600 мкм у *Maianthemum bifolium* [61] та *Asparagus densiflorus* до 1900-4540 мкм у *Polygonatum multiflorum* та *Gasteria verrucosa*. В цілому, висота гнізд зав'язі становить близько половини (41-62 %) загальної висоти зав'язі (табл. 4.2.1-4).

**Висота зон гінецея та септального нектарника  
у видів родів *Sansevieria* та *Dracaena***

| Зона,<br>мкм                                       | Вид                     |                   |                      |                   |                        |                    |                     |
|--|-------------------------|-------------------|----------------------|-------------------|------------------------|--------------------|---------------------|
|  | <i>S. hyacinthoides</i> | <i>S. grandis</i> | <i>S. aethiopica</i> | <i>S. spicata</i> | <i>S. suffruticosa</i> | <i>D. fragrans</i> | <i>D. surculosa</i> |
| Гнізда зав'язі                                     | 1180-1460               | 800-960           | 820                  | 740-800           | 840-940                | 1000-1250          | 800-860             |
| Основа зав'язі                                     | 680                     | 540               | 200                  | 180               | 320                    | 340                | 260                 |
| Дах зав'язі  | 760                     | 740               | 360                  | 560               | 620                    | 420                | 580                 |
| Висота квітколожа                                  | 1400                    | 540               | 320                  | 180               | 320                    | 340                | 260                 |
| Синасцидіатна зона                                 | 160                     | 180               | 140                  | 160               | 60                     | 180                | 100                 |
| Гемісинасцидіатна зона                             | 900                     | 660               | 540                  | 560               | 740                    | 520-880            | 680                 |
| Гемісимплікатна зона                               | 680                     | 420               | 260                  | 440               | 360                    | 360                | 360                 |
| Асимплікатна зона в зав'язі                        | 760                     | 740               | 360                  | 560               | 620                    | 100                | 580                 |
| Септальний нектарник загалом                       | 2700                    | 1880              | 1300                 | 1340              | 1440                   | 1250               | 1140                |
| Висота роздільного септального нектарника          | 740                     | 260               | 260                  | 240               | 0                      | 100                | 0                   |
| Нектарна щілина                                    | 400                     | 440               | 240                  | 200               | 400                    | 100                | 280                 |
| Нектарна щілина / септальний нектарник загалом*, % | 15                      | 23                | 18                   | 15                | 28                     | 8                  | 25                  |
| Основа – гнізда – дах зав'язі, %                   | 25-48-27                | 25-41-34          | 15-59-26             | 12-51-37          | 17-49-34               | 19-57-24           | 16-50-34            |
| Септальний нектарник загалом* / зав'язь, %         | 98                      | 87                | 94                   | 89                | 77                     | 62-71              | 68                  |
| Септальний нектарник загалом* / гнізда зав'язі     | 1,8-2,3                 | 2-2,35            | 1,7                  | 1,7-1,8           | 1,5-1,7                | 1,0-1,2            | 1,3-1,4             |

\* Примітка до табл. 1 і 2: Септальний нектарник загалом – це сумарна висота нектарної порожнини (внутрішнього нектарника) та нектарної щілини (зовнішнього нектарника).

Дах зав'язі – це верхня частина зав'язі від верхньої поверхні гнізд до зникнення септальних нектарників. В даху зав'язі розміщені порожнини септальних нектарників та вивідні отвори нектару – нектарні щілини, а також тут формуються канали стовпчика. Вони формуються з гнізд зав'язі переважно апікально, крім *S. grandicuspis*, *S. fernwood*, *S. parva*, *Dracaena surculosa* [53, 54,

131], в яких вони дещо зсунуті на проксимальний бік гнізд, так само, як у *Cordyline fruticosa*, *Asparagus densiflorus*, *Anthericum liliago* [45, 55].

Найкоротший дах зав'язі (180-280 мкм) є в *S. parva*, *S. fernwood*, *S. grandicuspis* (табл. 4.2.1), а найдовший (700-760 мкм) – у *S. hyacinthoides*, *S. grandis*, *S. trifasciata* [53, 54, 130, 131]. Серед представників інших родів найкоротший дах зав'язі (40 мкм) у *Maianthemum bifolium*, а найдовший у *Dracaena surculosa* та *Gasteria verrucosa* (табл. 1, 2) [56].

У досліджених видів максимальна сумарна висота основи і даху зав'язі є в *S. trifasciata* (500 мкм і 700 мкм) [130], та у *S. hyacinthoides* (680 мкм та 760 мкм) [51] відповідно. Відносна висота основи зав'язі коливається в межах 12-33 %, а даху зав'язі в межах 12-37 % від загальної висоти зав'язі.

У гінецеї *Dracaena fragrans*, *Dracaena surculosa*, *S. hyacinthoides*, *S. spicata*, *S. aetheopica*, *S. grandis*, *S. suffruticosa* (табл. 4.2.2) ми встановили наявність чотирьох вертикальних зон за Leinfellner [150]: короткої стерильної синасцидіатної (60-180 мкм), фертильної гемісинасцидіатної (середня частина зав'язі висотою 400-900 мкм), стерильної гемісимплікатної (верхня чверть гнізд та дах зав'язі – 260-680 мкм) та асимплікатної, яка в зав'язі займає 100-760 мкм, а також формує стовпчик та приймочку.

У *S. grandicuspis*, *S. fernwood*, *S. parva*, *S. trifasciata*, *S. dooneri* гемісимплікатна зона відсутня (Табл. 1) [53, 60, 130, 131]. У *Cordyline fruticosa*, *Asparagus densiflorus*, *Asparagus fallax*, *Polygonatum multiflorum*, *Gasteria verrucosa*, *Chlorophytum comosum* [45, 55, 59] наявні синасцидіатна, гемісимплікатна фертильна і асимплікатна зони (табл.4.2.3-4.2.4).



Таблиця 4.2.3.

**Висота зон гніцея та септального нектарника у представників споріднених до роду *Sansevieria* таксонів**

| Зона, мкм  | Вид | <i>Cordyline fruticosa</i> | <i>Asparagus densiflorus</i> | <i>Asparagus fallax</i> | <i>Polygonatum multiflorum</i> | <i>Convallaria majalis</i> | <i>Maianthemum bifolium</i> |
|--|-----|----------------------------|------------------------------|-------------------------|--------------------------------|----------------------------|-----------------------------|
| Гнізда зав'язі                                     |     | 1860                       | 600                          | 1080                    | 1900                           | 900                        | 580                         |
| Основа зав'язі                                     |     | 340                        | 300                          | 360                     | 560                            | 360                        | 120                         |
| Дах зав'язі  |     | 320                        | 200                          | 420                     | 260                            | 300                        | 40                          |
| Висота квітколожа                                  |     | 340                        | 300                          | 360                     | 560                            | 360                        | 120                         |
| Синасцидіатна зона                                 |     | 220                        | 160                          | 340                     | 680                            | 100                        | 160                         |
| Гемісинасцидіатна зона                             |     | –                          | –                            | –                       | –                              | –                          | –                           |
| Гемісимплекатна зона (симплекатна*)                |     | 1540                       | 340                          | 740                     | 1220                           | 700*                       | 620*                        |
| Асимплекатна зона в зав'язі                        |     | 320                        | 200                          | 420                     | 260                            | 300                        | 40                          |
| Септальний нектарник загалом                       |     | 1720                       | 660                          | 1320                    | 1760                           | –                          | 220                         |
| Висота роздільного септального нектарника          |     | 180                        | 240                          | 360                     | 420                            | 0                          | 40                          |
| Нектарна щілина                                    |     | 220                        | 200                          | 420                     | 260                            | –                          | 180                         |
| Нектарна щілина / септальний нектарник загалом*, % |     | 13                         | 30                           | 32                      | 15                             | –                          | 81                          |
| Основа – гнізда – дах зав'язі, %                   |     | 13-74-13                   | 27-55-18                     | 19-58-23                | 21-70-9                        | 23-58-19                   | 16-78-6                     |
| Септальний нектарник загалом* / зав'язь, %         |     | 68                         | 60                           | 71                      | 65                             | –                          | 30                          |
| Септальний нектарник загалом* / гнізда зав'язі     |     | 0,92                       | 1,1                          | 1,2                     | 0,9                            | –                          | 0,4                         |

\*Примітка до табл. 1 і 2: Септальний нектарник загалом – це сумарна висота нектарної порожнини (внутрішнього нектарника) та нектарної щілини (зовнішнього нектарника).

У *Anthericum liliago* наявна синасцидіатна, гемісимплекатна, асимплекатна зони [55]. У *Convallaria majalis* та *Maianthemum bifolium* [61] наявні три структурно-функціональні зони: синасцидіатна, симплекатна та асимплекатна.

Асимплекатна зона у досліджених видів починається від місця виведення назовні септальних нектарників. Як правило, ця зона починається на рівні формування каналів стовпчика і займає весь дах зав'язі, але у *S. grandicuspis* та

*S. parva* [131] вона простягається й нижче, у верхній частині гнізд зав'язі, а в *D. fragrans* [54] вона починається лише у верхній частині даху зав'язі.

Таблиця 4.2.4.

**Висота зон гінецея та септального нектарника у представників споріднених таксонів**

| Зона,<br>Мкм  | Вид | <i>Anthericum liliago</i> | <i>Chlorophytum comosum s</i> | <i>Gasteria verrucosa</i> |
|---|-----|---------------------------|-------------------------------|---------------------------|
| Гнізда зав'язі                                      |     | 1740                      | 780                           | 4540                      |
| Основа зав'язі                                      |     | 280                       | 300                           | 180                       |
| Дах зав'язі   |     | 300                       | 200                           | 580                       |
| Висота квітколожа                                   |     | 280                       | 300                           | 180                       |
| Синасцидіатна зона                                  |     | 360                       | 200                           | 1000                      |
| Симплекатна   |     | 180                       | –                             | –                         |
| Гемісинасцидіатна зона                              |     | –                         | –                             | –                         |
| Гемісимплекатна зона                                |     | 1100                      | 480                           | 3440                      |
| Асимплекатна зона в зав'язі                         |     | 300                       | 200                           | 580                       |
| Септальний нектарник загалом                        |     | 1580                      | 720                           | 4780                      |
| Висота роздільного септального нектарника           |     | 560                       | 200                           | 1620                      |
| Нектарна щілина                                     |     | 200                       | 200                           | 580                       |
| Нектарна щілина / септальний нектарник загалом *, % |     | 13                        | 28                            | 12                        |
| Основа – гнізда – дах зав'язі, %                    |     | 12-75-13                  | 25-66-9                       | 3-86-11                   |
| Септальний нектарник загалом * / зав'язь, %         |     | 68                        | 61                            | 90                        |
| Септальний нектарник загалом * / гнізда зав'язі     |     | 0,9                       | 0,9                           | 1,1                       |

\* Примітка до табл. 1 і 2: Септальний нектарник загалом – це сумарна висота нектарної порожнини (внутрішнього нектарника) та нектарної щілини (зовнішнього нектарника).

Вище зникнення нектарних щілин зовнішні поверхні плодолистків постгенітально злиті, таким чином стовпчик та приймочка формуються в результаті функціонального об'єднання плодолистків.

Ми визначаємо гінецей досліджених видів як гемісинкарпний, оскільки він містить гемісинасцидіатну та гемісимплекатну зони, але також він містить і синасцидіатну зону, яка характерна для евсинкарпного типу гінецея [150]. Постгенітальне зростання між плодолистками зумовлює формування цілісного стовпчика та приймочки на основі асимплекатної (апокарпної) зони гінецея.

Гінецей у представників родів *Convallaria majalis* та *Maianthemum bifolium* – евсинкарпний [61].

Септальний нектарник у досліджених видів розміщений вздовж цілої зав'язі: від її основи, нижче гнізд (у більшості видів) або вище гнізд (*Dracaena fragrans*, *Dracaena surculosa*, *S. suffruticosa*, *Cordyline fruticosa*, *Asparagus densiflorus*, *Asparagus fallax*, *Polygonatum multiflorum*, *Convallaria majalis*, *Maianthemum bifolium*, *Anthericum liliago*, *Chlorophytum comosum*, *Gasteria verrucosa*) до її даху [24, 25, 46, 50, 52, 54, 58, 59, 61]. Найбільша висота септального нектарника виявлена в *S. hyacinthoides* (2700 мкм) та *Gasteria verrucosa* (4780 мкм), а найменша – у *S. fernwood* (980 мкм), *S. parva* (1100 мкм), *Dracaena surculosa* (1140 мкм), *Maianthemum bifolium* (220 мкм). Спостерігається пряма залежність між висотою зав'язі і висотою септального нектарника [49, 51, 53, 56, 60, 61].

Загальна висота септального нектарника перевищує середню висоту гнізд зав'язі і об'єднує: висоту тіла нектарника (внутрішнього септального нектарника в сенсі Даумана [107]), а також висоту нектарної щілини, яка не має зовнішньої стінки і відкривається у зовнішнє середовище (зовнішнього нектарника в сенсі Даумана [107]). Стінки нектарної щілини на всій довжині носять секреторний характер, як і стінки тіла нектарника. Довжина нектарної щілини в радіальному напрямку досягає більше половини довжини радіуса зав'язі у представників родів *Sansevieria*, *Gasteria*, *Polygonatum* і лише близько 1/3 радіуса – у *Dracaena*, *Asparagus*, *Anthericum*, *Chlorophytum* [49, 54, 55, 56, 131]. У представників роду *Sansevieria* нектарні щілини в перерізі є звивистими [49, 51, 53, 60, 62], слабо лабіринтними, а в *Dracaena* та інших споріднених таксонів вони є прямими [54, 56, 131].

Співвідношення загальної висоти септального нектарника до висоти зав'язі є більше 70% у видів роду *Sansevieria* та *Gasteria* і менше 70% у видів роду *Dracaena* та споріднених таксонів (Табл. 4.2.1-4). Найбільше воно є в *S. hyacinthoides* (98 %) та *G. verrucosa* (90%), які мають і найбільшу висоту зав'язі. Співвідношення висоти септального нектарника до висоти гнізд найбільше в *S. hyacinthoides*, *S. grandis*, *S. trifasciata* – 1,8-2,35, а найменше – у видів роду *Polygonatum*, *Anthericum*, *Chlorophytum*, *Maianthemum* – 0,4-0,9. Співвідношення висоти тіла септального нектарника до нектарної щілини коливається від 8-15% у *S. hyacinthoides*, *S. spicata* і *D. fragrans* до 41-46% у *S. trifasciata* і *S. dooneri*. При чому у видів роду *Sansevieria* з короткими квітками в зав'язі (Табл. 4.2.1) відносна висота нектарної щілини є максимальною (21-46%), у інших видів роду *Sansevieria* – 15-23% (Табл. 4.2.2). Висота нектарної щілини у двох видів роду *Dracaena* суттєво відрізняються (8% у *Dracaena fragrans* і 25% *Dracaena surculosa*) [58].

У всіх інших родів відносна довжина нектарної щілини займає від 13% до 32% від загальної довжини септального нектарника. У *Maianthemum bifolium* значна частина септального нектарника представлена нектарною щілиною [61].

Відповідно до існуючих класифікацій септальних нектарників, які за своєю суттю є описовими, септальний нектарник у родах *Sansevieria* та

*Dracaena* можна визначити як лабіринтний роздільний «ліліюїдний» за класифікацією Р. Шмідта [198]. За Е. Дауманом [107], такий септальний нектарник слід віднести до комбінованого внутрішнього або септального нектарника.

За В. Ван Хілом септальні нектарники у досліджених родів є інтерлокулярні. За даними В. Ван Хіла [137] з розвитку гінцея в *Dracaena surculosa* Lindl. та *Sansevieria zeylanica* Willd. септальний нектарник виникає як структура, що обмежується знизу квітколожем, ззовні – конгенітально зрослими бічними поверхнями плодолистків, а з середини – постгенітально зімкнутими краями плодолистків. Проте наші дані свідчать, що в *Sansevieria* основа септального нектарника лежить вище квітколожа, в потовщеній основі зав'язі, а в своїй нижній частині септальний нектарник обмежується і ззовні, і зсередини конгенітально зрослими поверхнями плодолистків (крім *Sansevieria suffruticosa*, в якій септальний нектарник в основі представлений трипроменевою щілиною) [49, 51, 53, 56]. Очевидно, потовщена основа зав'язі разом із конгенітально замкнутими порожнинами нектарників у *Sansevieria* виникає на пізніх стадіях розвитку гінцея, шляхом видовження базальної ділянки зав'язі на межі з квітколожем. Це означає, що існуюче різноманіття морфогенезу септальних нектарників у родині Asparagaceae перевищує передбачені В. Ван Хілом можливості.

Отже, існуючі описові класифікації септальних нектарників не дозволяють диференціювати досліджені види за структурою септального нектарника. Тому ми використали концепцію вертикальної зональності септального нектарника Одінцової А. В. [23, 24].

У нектарнику досліджених нами видів, можна виділити такі зони, септального нектарника за А. В. Одінцовою які відповідають різним описовим типам нектарників за Е. Дауман [107] і Р. Шмідт [198]: зона роздільного нектарника з конгенітально замкнутими порожнинами нектарника на рівні основи зав'язі та синасцидіатної зони (60-560 мкм); зона "ліліюїдного" об'єднаного нектарника з постгенітально замкнутою центральною частиною (860-1720 мкм) та зона зовнішнього нектарника (нектарна щілина – 100-700 мкм).

У *S. grandicuspis* наявні квітки, в яких в основі зони "ліліюїдного" об'єднаного нектарника (нижче гнізд зав'язі) його епідерміси в центрі квітки роз'єднуються, формуючи центральну секреторну порожнину, з'єдану з порожнинами в перегородках зав'язі, яка вище замикається постгенітально (рис. 3.1.16 Е). У нектарнику *S. suffruticosa* (рис. 3.1.2 Е) та *Dracaena surculosa* (рис. 3.2.2 І) замість зони роздільного нектарника наявна коротка, нефункціональна зона трипроменевого об'єднаного нектарника близько 60 мкм висотою. У видів роду *Dracaena* та *S. suffruticosa* септальний нектарник розміщений на рівні гемісинасцидіатної, гемісимплекатної та асимплекатної зон гінцея [46, 50, 54, 56, 131], а в усіх інших видів роду *Sansevieria* – ще також на рівні синасцидіатної зони [49, 51, 53, 60, 62].

Серед інших таксонів спостерігається поява роздільного септального нектарника у синасцидіатній зоні у *Asparagus densiflorus*, *Asparagus fallax*, *Polygonatum multiflorum*, *Anthericum liliago*, *Chlorophytum comosum*, *Gasteria verrucosa*, *Maianthemum bifolium* на рівні гемісимплікатної стерильної зони, а у *Cordyline fruticosa* на рівні гемісимплікатної фертильної зони зав'язі.

Особливостями гінецея *Sansevieria*, які не наведені в літературі для представників родини Asparagaceae s. l. і для роду *Sansevieria*, зокрема, [89, 107, 137, 181, 182, 208], є високі основа і дах зав'язі, значна висота септального нектарника, яка перевищує висоту гнізд. Ці особливості неможливо виявити методом СЕМ, оскільки формування цих структур завершується на пізніх стадіях морфогенезу маточки, коли плодолистки змикаються між собою і внутрішня структура зав'язі стає недоступною для зовнішнього спостереження.

В цілому, за сукупністю ознак вертикальної зональності гінецея і септального нектарника, у досліджених видів представників родів *Sansevieria* та *Dracaena* можна виділити чотири типи вертикальної зональності зав'язі та септального нектарника (рис. 4.2.1) [58]:

1 тип – чотири структурні зони гінецея і три зони септального нектарника (зони трипроменевого об'єданого, "ліліюїдного" об'єданого та зовнішнього нектарника), який з'являється вище дна гнізд зав'язі (*S. suffruticosa*, *D. surculosa*) (рис. 4.2.1, А);

2 тип – чотири структурні зони гінецея і три зони септального нектарника (зони роздільного, "ліліюїдного" об'єданого та зовнішнього нектарника), який з'являється вище дна гнізд зав'язі (*D. fragrans*), (рис. 4.2.1, Б);

3 тип – а) три структурні зони гінецея і три зони септального нектарника (зони роздільного, "ліліюїдного" об'єданого та зовнішнього нектарника), який з'являється нижче дна гнізд зав'язі (*S. grandicuspis*, *S. fernwood*, *S. parva*, *S. trifasciata*, *S. doonery*);

підтип

б) три структурні зони гінецея і чотири зони септального нектарника (зони роздільного, трипроменевого об'єданого, "ліліюїдного" об'єданого та зовнішнього нектарника), який з'являється нижче дна гнізд зав'язі (*S. grandicuspis*) (рис. 4.2.1, В);

4 тип – чотири структурні зони гінецея і три зони септального нектарника (зони роздільного, "ліліюїдного" об'єданого та зовнішнього нектарника), який з'являється нижче дна гнізд зав'язі (*S. hyacinthoides*, *S. spicata*, *S. aetheopica*, *S. grandis*) (рис. 4.2.1, Г);

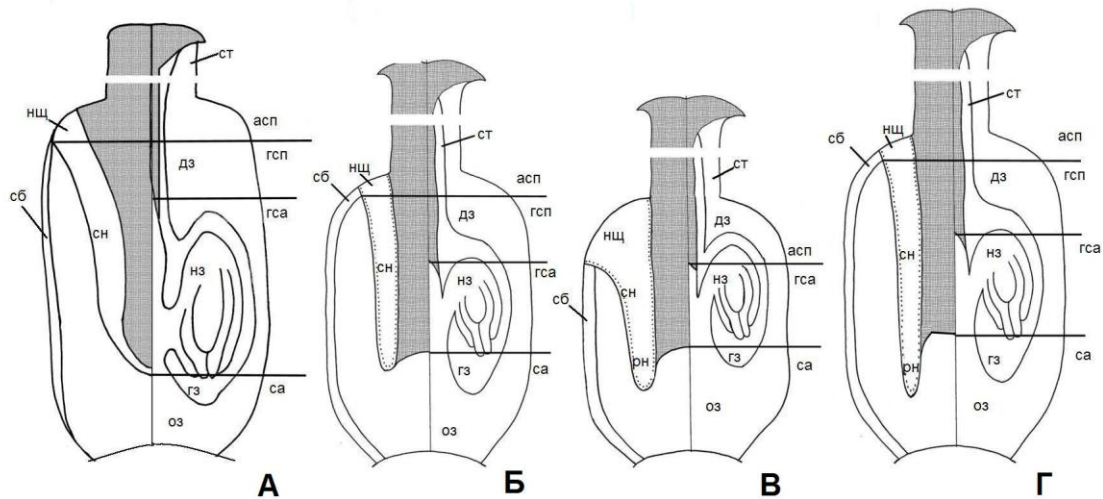


Рис. 4.2.1. Типи вертикальної зональності гінецею та септального нектарника у видів з родів *Sansevieria* та *Dracaena* А-Г; постгенітальне злипання плодолистків показано сірим.

Загалом, для видів роду *Dracaena* характерні менші абсолютні й відносні розміри септального нектарника і нектарної щілини зокрема, порівняно з видами роду *Sansevieria*, що може свідчити про меншу кількість нектару в досліджених драцен. *D. surculosa* і *D. fragrans* виявляють різну вертикальну зонільність гінецея і септального нектарника, відмінну від видів роду *Sansevieria*, крім *S. suffruticosa* [54, 56, 131].

Отже, у всіх досліджених представників родів *Sansevieria* та *Dracaena* ми виявили наявність синасцидіатної, гемісинасцидіатної та асимплікатної зони, а в частини видів – ще і гемісимплікатної зони. Наявність у зав'язі досліджених видів потовщених основи і даху зав'язі є передумовою для збільшення висоти септального нектарника, порівняно з висотою гнізд зав'язі. Встановлено п'ять типів гінецея за зональністю зав'язі і септального нектарника [58].

Для всіх інших досліджених таксонів характерна наявність синасцидіатної, гемісимплікатної та асимплікатної зон (рис. 4.2.2). Симплікатна зона наявна у *Anthericum liliago*, *Maianthemum bifolium* та *Convallaria majalis* [55, 61]. Особливістю для даних споріднених родів є відсутність гемісинасцидіатної зони. Для аналізу провідної системи квітки ми застосували класичний підхід до інтерпретації даних васкулярної анатомії [12]. Так, вихідним типом іннервації листочків оцвітини ми вважали трипучковий слід, а однопучковий слід – похідним. Слід тичинки переважно є одно пучковим, а слід плодолистка три-п'ятипучковий. Аналіз провідної системи квітки здійснювали у відповідності з уявленнями про квітку, як одноосьову структуру. У квітці всіх досліджених видів ми виявили різну кількість провідних пучків, які розміщуються одним колом або у вигляді атактостелли. Провідна система квітконіжки представлена колом із 2-14 провідних пучків, в залежності від розміру квітки. У квітколожі провідні пучки відрізняються за розмірами. Як



правило, у квітколожі формуються шість коротких стовбурових пучків, які одразу розпадаються на слід листочка оцвітини і слід тичинки (рис. 4.3.1).

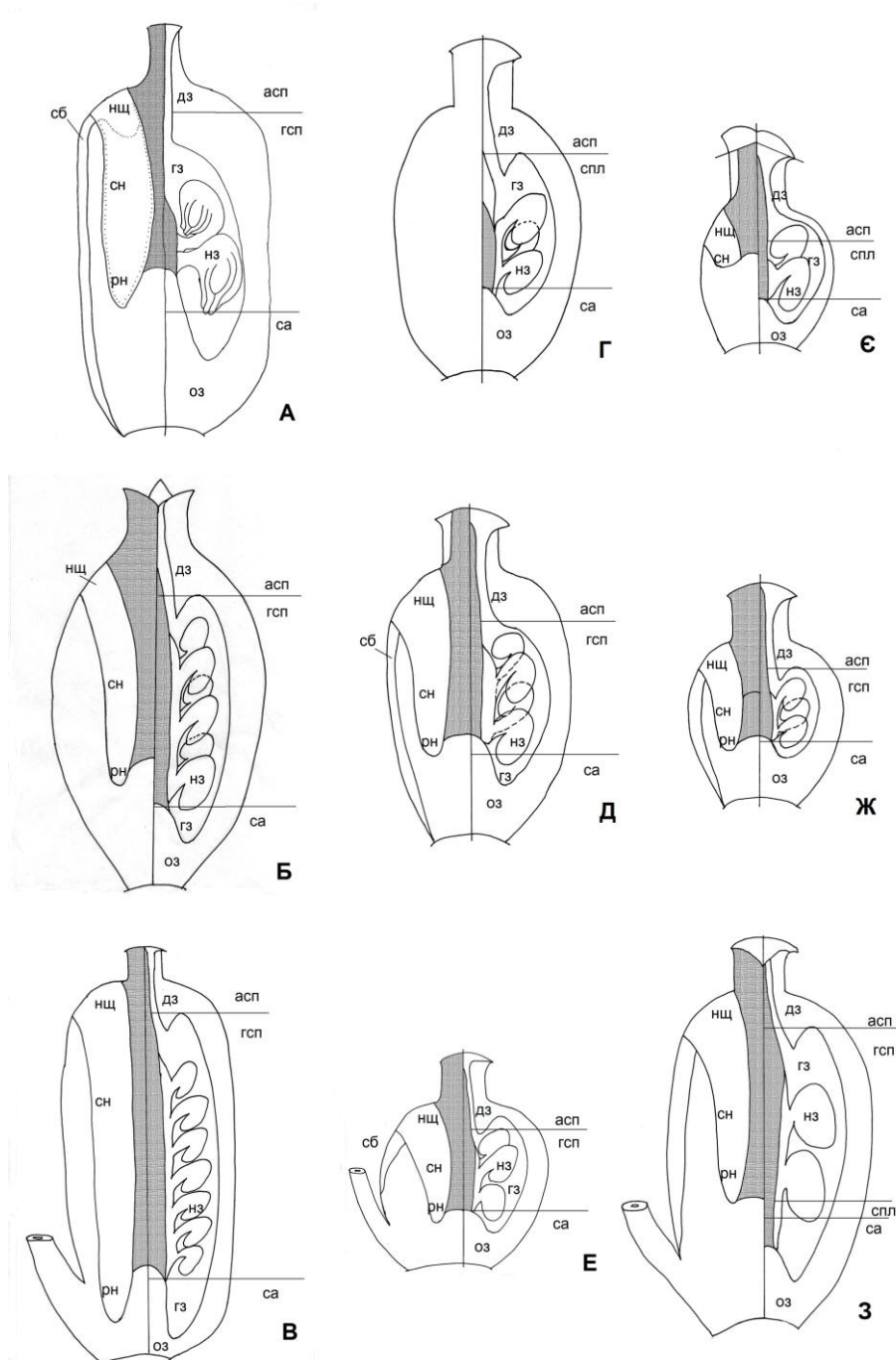


Рис. 4.2.2. Вертикальна зональність гінцея споріднених з родом *Sansevieria* таксонів: А – *Polygonatum multiflorum* (L.) All.; Б – *Cordyline fruticosa* (L.) A.Chev.; В – *Gasteria verrucosa* (Mill.) H.Duval; Г – *Convallaria majalis* L.; Д – *Asparagus fallax* Svent.; Е – *Chlorophytum comosum* (Thunb.) Jacques; Є – *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt; Ж – *Asparagus densiflorus* (Kunth) Jessop; З – *Anthericum liliago* L.; постгенітальне злипання плодолистків показано сірим.

### 4.3. Організація провідної системи квітки

Найчастіше від провідного циліндру квітколожя шість стовбурових пучків відходять на одному рівні (рис. 4.3.1, А), або нижче відходять три пучки



на радіусах зовнішніх листочків оцвітини, а вище – внутрішніх (рис. 4.3.1, В), або однопучкові сліди тичинок і листочків оцвітини формуються незалежно (рис. 4.3.1, Г, Д). Іноді слід тичинки двопучковий (рис. 4.3.1, Б) або сліди листочків оцвітини трипучкові (рис. 4.3.1, Е).

У провідній системі оцвітини й андроцея сліди сусідніх елементів не мають анастомозів, отже, провідна система оцвітини й андроцея відповідає жилкуванню вільних листочків оцвітини та вільних (не прирослих до оцвітини) тичинок. У *S. suffruticosa*, *S. aetheopica*, *S. grandis*, *S. hyacinthoides* наявні бічні відгалуження у вільних лопатях внутрішніх листочків оцвітини та у *D. fragrans* у вільних лопатях зовнішніх листочків оцвітини.

Сліди тичинок відходять незалежно від слідів листочків оцвітини у *Gasteria verrucosa*, *Anthericum liliago* та *Chlorophytum comosum*. У *Cordyline fruticosa*, *Gasteria verrucosa*, *Anthericum liliago* та *Chlorophytum comosum* сліди листочків оцвітини трипучкові (рис. 4.3.1, Е). Цікавою особливістю андроцея у *S. parva* та *S. suffruticosa* є подвійний слід тичинки, який складається з двох близько розміщених провідних пучків (рис. 4.3.1). Кожен плодолисток містить один дорзальний і два вентральні пучки.

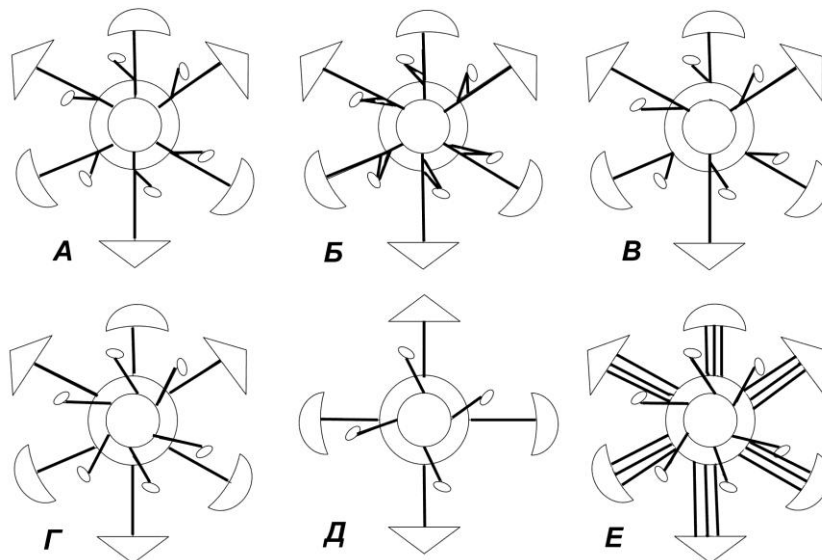


Рис. 4.3.1. Діаграма провідної системи оцвітини й андроцея: А – *Dracaena fragrans* (L.) Ker Gawl., *D. surculosa* Lindl., *S. grandicuspis* Haw., *S. grandis* Hook.f., *S. aetheopica* Thunb., *S. spicata* (Cav.) How., *S. trifasciata* Prain, *Convallaria majalis* L., *Polygonatum multiflorum* (L.) All.; Б – у *S. parva* N. E. Br. та *S. suffruticosa* N. E. Br.; В – *S. hyacinthoides* (L.) Druce, *S. dooneri* N. E. Br., *S. fernwood* Gr.; Г – *Asparagus densiflorus* (Kunth) Jessop. та *Asparagus fallax* Svent.; Д – *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt; Е – *Anthericum liliago* L., *Chlorophytum comosum* (Thunb.) Jacques, *Cordyline fruticosa* (L.) A.Chev., *Gasteria verrucosa* (Mill.) H.Duval.

Отже, іннервація гінецея у *Sansevieria* базується на трипучковому сліду плодолистка. Сліди кожного плодолистка не зливаються між собою, спільні пучки знаходяться лише в центральній площі зав'язі із внутрішньої сторони. Іннервація гінецея відповідає іннервації апокарпного гінецея. Таким чином, провідна система гінецея складається з 3-х дорзальних і шістьох вентральних пучків плодолистка, часто об'єднаних в нижній частині зав'язі. Дорзальні

пучки плодолистків формуються у квітколожі, нижче за вентральні. Дорзальні пучки плодолистка продовжуються вздовж стовпчика і закінчуються під приймочкою. У верхній частині зав'язі є відгалуження від дорзальних провідних пучків у *Sansevieria hyacinthoides*, *S. aetheopica*, *S. grandis*, *D. fragrans*, *D. surculosa*, *Anthericum liliago* [49, 51, 54, 56, 131]. У деяких вони сліпо закінчуються або зливаються з вентральними провідними пучками. Бічні відгалуження не беруть участь у живленні насінних зачатків.

Вентральні пучки плодолистка формуються у верхній частині квітколожа, не безпосередньо з пучків квітколожа, а через низку проміжних структур. Це характерно для *Sansevieria grandicuspis*, *S. fernwood*, *S. hyacinthoides*, *S. aetheopica*, *S. spicata*, *S. parva*, *S. trifasciata*, *S. dooneri*, *Dracaena fragrans*, *D. surculosa*, *Asparagus densiflorus*, *Asparagus fallax*, *Maianthemum bifolium*, *Anthericum liliago* [49, 51, 54, 56, 131].

Зазвичай провідні пучки плодолистків в основі зав'язі інтегровані між собою попарно. Серед досліджених видів, виділяємо два варіанти організації вентральних пучків плодолистків (рис. 4.3.2).

Перший тип характеризується септальними пучками гінецею, в які реорганізовується атактостелла квітколожа. Септальні пучки розділяються попарно на два вентральних пучки плодолистка. Такий тип провідної системи виявлено у *Sansevieria trifasciata*, *S. spicata*, *S. grandis*, *S. aetheopica*, *S. hyacinthoides*, *Dracaena fragrans*, *D. surculosa*, *Cordyline fruticosa*, *Asparagus densiflorus*, *Asparagus fallax*, *Polygonatum multiflorum*, *Convallaria majalis*, *Maianthemum bifolium*, *Ruscus aculeatus*, *Anthericum liliago*, *Chlorophytum comosum*, *Gasteria verrucosa* (рис. 4.3.2 А).

У *S. spicata* відсутні септальні пучки, а від квітколожа зразу відходять два вентральні пучки плодолистка. Іноді у *S. hyacinthoides* септальні пучки гінецею у перерізі підковоподібні і прилягають до септального нектарника з проксимального боку (рис. 3.1.4, Е).

Другий тип провідних пучків характеризується тим, що провідна система квітколожа трансформується у три півмісяцеві провідні пучки – вентрально-медіанні пучки, при цьому провідна система плодолистків, ніяк не пов'язана між собою. Вище вентрально-медіанні пучки біля плацент розпадаються на два вентральних пучки плодолистка. Цей тип характерний для п'яти видів сансев'єр: *Sansevieria parva*, *S. fernwood*, *S. suffruticosa*, *S. dooneri*, *S. grandicuspis*.

Незалежно від формування вентральних пучки плодолистка, у верхній частині зав'язі, вони зливаються над гніздами з дорзальними провідними пучками (*Sansevieria grandicuspis*, *S. grandis*, *S. fernwood*, *S. hyacinthoides*, *S. spicata*, *S. parva*, *S. suffruticosa*, *S. trifasciata*, *S. dooneri*, *Anthericum liliago*, *Cordyline fruticosa*, *Gasteria verrucosa*) або сліпо закінчуються (*S. aetheopica*, *Dracaena fragrans*, *D. surculosa*, *Asparagus densiflorus*, *Asparagus fallax*, *Polygonatum multiflorum*, *Convallaria majalis*, *Maianthemum bifolium*, *Ruscus aculeatus*, *Chlorophytum comosum*) (рис. 4.3.2 Б) [49, 51, 54, 56].

Насінний зачаток у *Sansevieria* і *Dracaena* отримує два провідних пучки від обох вентральних пучків плодолистка. Ця ознака була вперше виявлена Р. Вундерліх під час аналізу гінецея квітки родів *Sansevieria* та *Dracaena* [230]. У інших досліджених родах один провідний пучок входить у насінний зачаток від відповідного вентрального пучка плодолистка. Другий тип організації провідної системи гінецея може вважатися більш еволюційно просунутим. Він краще узгоджується з медіанним насінним зачатком у квітці роду *Sansevieria*.

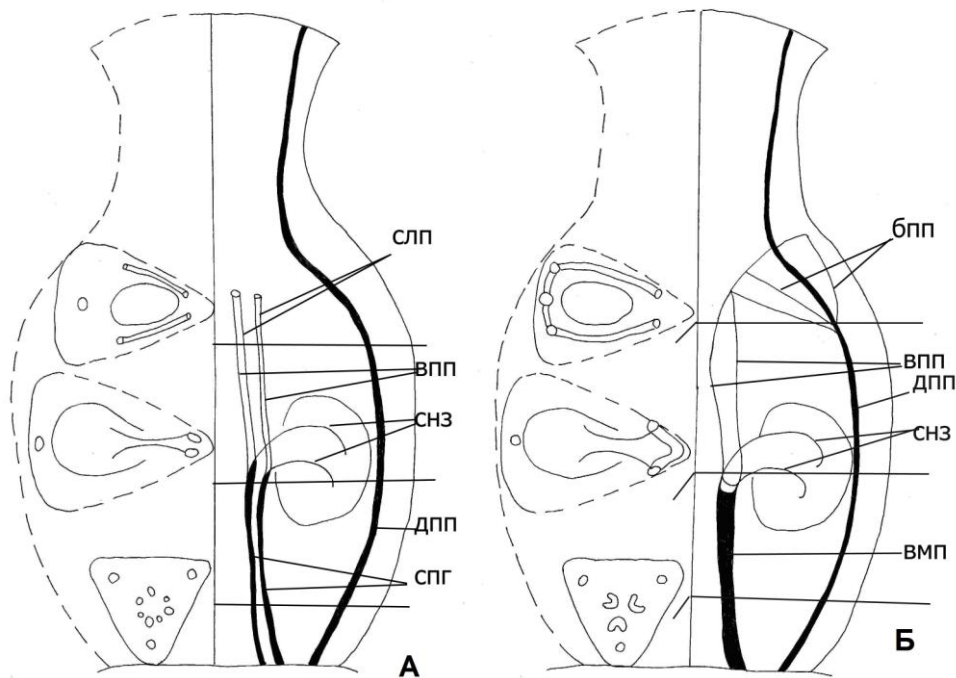


Рис. 4.3.2. Поздовжня схема провідної системи гінецея для видів роду *Sansevieria*: перший тип з септальними пучками гінецея – А; другий тип з вентрально-медіанними пучками – Б.

Отже, для представників родів *Sansevieria* та *Dracaena*, а також для інших досліджених родів характерний перший тип провідної системи гінецея, який можна вважати базовим для родини Asparagaceae s. l. У провідній системі оцвітини і гінецея сліди сусідніх елементів без анастомозів, або вони наявні у *Sansevieria suffruticosa*, *S. aetheopica*, *S. grandis*, *Dracaena fragrans* отже, провідна система оцвітини та гінецея відповідає жилкуванню вільних листочків оцвітини та вільних плодолисточків. Проте у квітколожі наявна конденсація слідів тичинок і прилеглих до них листочків оцвітини [49, 51, 54, 56].

#### 4.4. Еволюційно-морфологічний аналіз квітки

Для розуміння еволюції однодольних в цілому дані про структуру і розвиток квітки до цього часу не використовуються в повному обсязі. Для багатьох таксонів архаїчних однодольних немає не лише інформації про морфогенез квітки, а й повного опису її будови [36, 209].

Вважається, що еволюція квітки однодольних покритонасінних рухалася у напрямку від актиноморфних квіток до зигоморфних, від тримерності до димерності. Наприклад, еволюція оцвітини відбувалася від вільних листочків

оцвітини до зрослих, тому наявність квіткової трубки вважається просунутою ознакою. Примітивний андроцей [36] характеризується вільними тичинками, приростанням тичинок до зав'язі, або зростанням тичинок між собою. Прогресивною ознакою вважається приростання тичинок до оцвітини. Еволюція гінецея проходила складніше: від верхньої зав'язі до нижньої, від великої кількості насінних зачатків до двох, а пізніше і до одного насінного зачатка у гнізді, від апокарпного гінецею до гемісінкарпного із септальним нектарником та синкарпного [27, 28, 306, 204, 206, 209].

Закладання членів квітки, як стерильних (чашолистків або листочків оцвітини), так і спорофілів, на верхівці пагону схоже на формування вегетативних листків. Тільки у деяких дослідженнях вказано на закладання спорофілів у більш глибоких шарах верхівки пагону у порівнянні з особливостями гістогенезу листків членів оцвітини [28]. Вільні листочки оцвітини є вихідною ознакою примітивних рослин, а зростання листочків оцвітини є вторинним явищем, яке незалежно виникло у різних лініях однодольних. У деяких однодольних із зростаючою оцвітиною на ранніх стадіях онтогенезу квітки можна побачити сліди початкової будови. Зростання окремих частин, що формують ту чи іншу складну структуру, є конгенітальним (вродженим) або постгенітальним (злипання поверхонь) [28].

В процесі еволюційного розвитку квіткових рослин у різних філогенетичних лініях виникає зрослопелюстковість [27]. Ці особливості квітки набуті в процесі еволюції, також спрямовані на збереження генеративних органів та нектарників і є значним етапом у взаємному пристосуванні рослин та запилювачів [4, 28, 209].

Захисна роль оцвітини по відношенню до генеративних органів проявляється ще яскравіше при формуванні нижньої зав'язі, яка також виникає у різних філогенетичних лініях покритонасінних. Відомо, що еволюція вищих рослин передбачає безпеку зародка. Виникає нижня зав'язь як орган, що забезпечує кращий захист насінин. У її формуванні можуть брати участь різні частини квітки, але найчастіше це відбувається за рахунок приростання до зав'язі зрослих членів оцвітини. Аналіз васкулярної анатомії квітки дозволив Ван Тігему [219], А. Імсу [110] та іншим дослідникам наочно показати участь частин оцвітини або квітколожа у формуванні нижньої зав'язі [9, 222-225].

У багатьох зоофільних видів зростання плодолистків постгенітальне (чи постенітальне зростання наявне поруч з конгенітальним), при чому дотичні один до одного краї сусідніх плодолистків зливаються не повністю, залишаючи порожнини в перегородках (септах) між гніздами зав'язі. Кожна порожнина зв'язана каналом чи отвором з поверхнею маточки. Порожнини функціонують як нектарники, які отримали назву септальних [107, 173].

В тримерних квітках однодольних виникають передумови для секторальної диференціації, тобто формування морфологічних чи морфолого-функціонально єдиних комплексів органів, що знаходяться на одних і тих же радіусах [166]. У великій кількості однодольних тичинка і розміщений з нею на одному радіусі листочок оцвітини розвивається з єдиного примордія. Іноді

основи листочків оцвітини і відповідних тичинок значно зростаються, при чому листочки оцвітини можуть і не зростатись між собою. Рідко листочок оцвітини в бутоні охоплює розміщену напроти нього тичинку так, що краї листочків оцвітини не налягають один на одний. Одна із форм секторальної диференціації – утворення мерантиїв – секторів квітки, які функціонують під час запилення відносно незалежно один від одного [39].

Еволюція оцвітини в порядку *Asparagales* проходила у напрямку від вільних листочків оцвітини (*Maianthemum*, *Ruscus*, *Anthericum*, *Chlorophytum*) [45, 55, 61] до дещо зрослих (*Cordyline*, *Asparagus*) та утворення довгої квіткової трубки (*Sansevieria*, *Dracaena*, *Polygonatum*, *Convallaria*, *Gasteria*) [46, 49, 50, 51, 53, 54, 56, 59, 131]. Також ми визнаємо напрям еволюції від трьохпучкових слідів листочків оцвітини у родах *Cordyline*, *Gasteria*, *Chlorophytum* та *Anthericum* [45, 55] до однопучкових у родах *Sansevieria*, *Dracaena*, *Polygonatum*, *Convallaria*, *Maianthemum*, *Ruscus*, *Asparagus* [47, 48, 54, 55, 56, 59, 130, 131]. Проте, не можна бути впевненим в тому, що перелічені напрямки еволюції типів оцвітини є незворотніми.

Вільні тичинки є вихідною ознакою, яка у різних родів трансформується наступним чином: тичинки, прирослі до листочків оцвітини (роди *Asparagus*, *Maianthemum*), тичинки, прирослі до квіткової трубки оцвітини (роди *Sansevieria*, *Dracaena*, *Cordyline*, *Polygonatum*, *Convallaria*), тичинки, які зросли у трубочку (рід *Ruscus*) та тичинки, що приросли до маточки (роди *Gasteria*, *Chlorophytum*, *Anthericum*).

Отже, у досліджених видів родини *Asparagaceae* ми виділяємо чотири напрямки еволюції андроцею, які важко вивести один від одного, а лише від спільного вихідного типу.

Аналіз комплексу отриманих ознак дозволив поділити досліджувані види родів *Sansevieria* та *Dracaena* на дві групи [58]. До першої групи належать види з великими квітками (*S. spicata*, *S. hyacinthoides*, *S. aetheopica*, *S. grandis*, *S. suffruticosa*, *D. surculosa*, *D. fragrans*), для яких характерно: довга оцвітина – 20,6-43,8 мм, довга квіткова трубка – 10,36-24,45 мм, квіткова трубка / ціла оцвітина – 0,5-0,55, діаметр квіткової трубки / довжина квіткової трубки – 0,07-0,15, наявність септальних пучків гінецея у провідній системі квітки та чотирьох зон гінецею. Бічні відгалуження у вільних лопатях внутрішніх листочків оцвітини та відгалуження від дорзальних провідних пучків у верхній частині зав'язі є у *Sansevieria hyacinthoides*, *S. aetheopica*, *S. grandis*.

Друга група сансев'єр (*S. parva*, *S. fernwood*, *S. trifasciata*, *S. grandicuspis*, *S. dooneri*) характеризується наступними ознаками: коротша оцвітина – 13,5-24,6 мм, коротша квіткова трубка – 5,25-9,7 мм, квіткова трубка / ціла оцвітина – 0,36-0,48, діаметр квіткової трубки / довжина квіткової трубки – 0,24-0,29, наявність у провідній системі квітки вентрально-медіанних пучків та трьох зон гінецея. Бічні відгалуження у вільних лопатях внутрішніх листочків оцвітини та відгалуження від дорзальних провідних пучків у верхній частині зав'язі відсутні.

*S. suffruticosa* відрізняється від досліджених видів *Sansevieria* іншою вертикальною зональністю септального нектарника, а саме наявністю зони трипроменевого об'єданого септального нектарника замість зони роздільного септального нектарника. Це підтверджує виділення її в іншу підсекцію "Stolonifera" секції "Sansevieria" [156] на противагу до підсекції "Sansevieria", до якої відносяться інші досліджені види.

Еволюція гінецею досліджених таксонів відбувалася у таких напрямках: від гінецею із сильно видовженим септальним нектарником та гінецеєм без септального нектарника або з редукованим септальним нектарником; від гінецею з великою кількістю насінних зачатків до гінецею з одним насінним зачатком в гнізді; від тримерного до димерного і псевдомонимерного гінецею. Вихідним типом гінецею ми вважаємо гінецей з великою кількістю насінних зачатків, який містить септальні нектарники, висота яких приблизно дорівнює висоті гнізда (роди *Cordyline*, *Gasteria*). Далі спеціалізація ішла до зменшення кількості насінних зачатків до 2-3 та збільшення довжини септального нектарника (роди *Chlorophytum*, *Anthericum*, *Asparagus*), і далі до одного насінного зачатка у гнізді та появи септального нектарника з висотою, що перевищує (іноді у два рази) висоту гнізд (роди *Sansevieria*, *Dracaena*, *Polygonatum*) [49, 51, 53, 54, 53, 60, 62, 131].

Другий напрямок еволюції гінецея характеризується редукцією септального нектарника (рід *Convallaria*) та редукцією числа плодолистків до двох (рід *Maianthemum*) та одного (рід *Ruscus*). У родах *Maianthemum* та *Ruscus* редукція гінецея пов'язана з загальною редукцією квітки (зміни розмірів, зміни мерності), тому можна припустити, що вкорочення довжини квіткової трубки до повного її зникнення також є результатом загальної редукції через вкорочення часу морфогенезу квітки в цих родів [61].

Найбільшою кількістю примітивних ознак квітки володіє рід *Gasteria* (родина Xanthorrhoeaceae), а також роди *Cordyline*, *Chlorophytum* та *Anthericum* (багато насінних зачатків в зав'язі, відсутня квіткова трубка у двох останніх) [45, 55]. Роди *Asparagus*, *Polygonatum* характеризуються проміжним рівнем спеціалізації (два насінних зачатки, наявна квіткова трубка). Рід *Sansevieria* разом з родом *Dracaena* формує одну гілку спеціалізації від роду *Polygonatum* (зменшення числа насінних зачатків до одного в гнізді, збільшення довжини септального нектарника в основі зав'язі). Роди *Convallaria*, *Ruscus* та *Maianthemum* формують інші гілки спеціалізації, спільні або незалежні між собою, пов'язані з втратою септального нектарника (Рис. 4.4.1).

Редукція загальної будови квітки та гінецея відбувається у *Maianthemum bifolium* [61], а саме: димерні, а не тримерні квітки, вільні листочки оцвітини, значно менші розміри квітки та маточки зокрема, редукція септального нектарника у зв'язку із пристосуванням до самозапилення. Таким чином зменшується висота основи і даху зав'язі, а від септального нектарника залишається лише його верхня частина, представлена зовнішнім нектарником.

Наші дані не заперечують близьку спорідненість родів *Maianthemum* [61] та *Polygonatum* [59] і дозволяють розглядати перший рід як похідний від

другого. В роді *Ruscus* гінецей є псевдомонотерним, одногнізним, без септального нектарника, тому встановлення вихідного типу гінецея і предкового таксону для цього виду за даними порівняльної морфології квітки є проблематичним.

Отже, досліджені нами роди умовно можна поділити на три рівні організації згідно напрямів проходження еволюції оцвітини, андроцея та гінецея з септальним нектарником (рис. 4.4.1).

В результаті проведеного нами дослідження були виявлені наступні ознаки квітки, які можуть розглядатися як діагностичні для досліджених підродин: для підродини Nolinoideae Burnett – високі основа і дах зав'язі, видовжений септальний нектарник, двопучковий слід насінного зачатка (*Sansevieria*, *Dracaena*), або тенденція до редукції септального нектарника та квітки в цілому (*Maianthemum*, *Ruscus*); для підродини Agavoideae Herbert – трипучкові сліди листочків оцвітини, приростання тичинок до зав'язі (крім *Cordyline*); для підродини Asparagoideae Burmeister – коротка квіткова трубка, тичинки прирослі до листочків оцвітини.

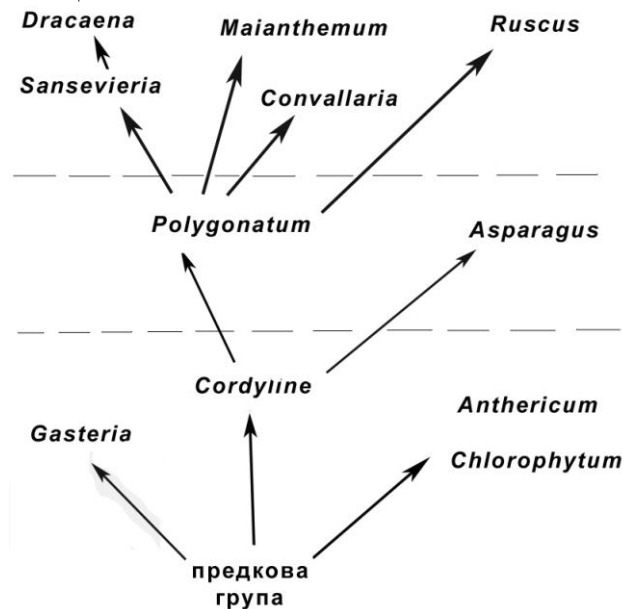


Рис. 4.4.1. Можлива схема еволюції досліджених родів за даними морфології квітки.

Отже, роди *Sansevieria* та *Dracaena* з одного боку, та роди *Maianthemum* та *Ruscus*, з іншого боку, є кронними гілками еволюційного дерева родини Asparagaceae s. l. Роди *Sansevieria* та *Dracaena* характеризує високий рівень еволюційної просунутості: наявність довгої квіткової трубки, одного насінного зачатку у кожному гнізді зав'язі та дуже довгий септальний нектарник, що перевищує висоту гнізд, наявність зони роздільного септального нектарника.

#### 4.5. Філогенетичний аналіз досліджених таксонів за даними порівняльної морфології

Морфологічні ознаки для вирішення питань систематики родини Asparagaceae поряд з молекулярними даними вперше використала Паула Рудалл [190]. Нею були задіяні лише три морфологічні ознаки квітки – нижня



чи верхня зав'язь, наявність септального нектарника, тип плоду, а також використано морфологічні ознаки вегетативного тіла. Нашою метою було оцінити конгруентність ознак зовнішньої та внутрішньої будови квітки (в тому числі мікоморфології гiнецея) з даними загальної морфології та молекулярної систематики для цієї групи таксонів, в центрі якої є рід *Sansevieria*.

За даними проведеного еволюційно-морфологічного аналізу квітки досліджених таксонів (див. розділи 4.1 – 4.3) було виявлено 39 ознак, які можна формалізувати і використати для філогенетичного аналізу видів. У числі виявлених нами ознак є особливості васкулярної анатомії квітки [49, 51, 53, 54, 56, 60, 62], внутрішньої структури та вертикальної зональності гiнецея, структури септального нектарника. Більшість ознак гiнецея та васкулярної анатомії квітки використані для кладистичного аналізу вперше.

#### **Перелік вивчених і закодованих ознак (0-38)**

0. Життєва форма: 0 трава, 1 дерево або кущ
1. Листки: 0 не сукулентні, 1 сукулентні
2. Суцвіття: 0 бічне, 1 термінальне
3. Мерність квітки: 0 тричленні, 1 двочленні
4. Тип зав'язі: 0 верхня, 1 нижня або напівнижня
5. Наявність приквітки: 0 є, 1 нема
6. Наявність приквіточки: 0 є, 1 нема
7. Наявність зчленування на квітконіжці: 0 нема, 1 є.
8. Характеристика оцвітини: 0 вільна, 1 трубочка менше  $\frac{1}{2}$  висоти оцвітини, 2 трубочка  $\frac{1}{2}$  і більше висоти оцвітини
9. Тичинки: 0 не прирослі до оцвітини, 1 прирослі до оцвітини (до трубочки)
10. Зростання тичинок: 0 не зрослі між собою, 1 зрослі між собою, 2 прирослі до маточки
11. Пиляки: 0 дорзифіксні, 1 базифіксні
12. Розкривання пиляків: 0 латрозне, 1 інтрозне
13. Наявність волосків на оцвітині: 0 нема, 1 є
14. Зав'язь: 0 основа + дах зав'язі = або більше висоти гнізд, 1 менше висоти гнізд (від 0,8 і менше).
15. Насінні зачатки: 0 багато, 1 два (або один маргінальний), 2 один в гнізді (медіанний)
16. Наявність обтуратора плацентарного: 0 є, 1 нема
17. Наявність обтуратора фунікулярного: 0 є, 1 нема
18. Гнізда зав'язі: 0 об'єднуються в одне, 1 ніколи не об'єднуються
19. Канали стовпчика: 0 три, 1 один спільний, 2 два
20. Канали стовпчика: 0 апікальні, 1 субапікальні (зсунуті на вентральний бік)
21. Синасцидіатна зона: 0 є, 1 нема,
22. Гемісинасцидіатна зона: 0 є фертильна, 1 є стерильна, 2 нема
23. Гемісимплекатна зона: 0 є фертильна, 1 є стерильна, 2 нема
24. Симплекатна зона: 0 нема, 1 є.

25. Початок асимплікатної зони: 0 в стовпчику, 1 в даху зав'язі, 2 на рівні гнізд.
26. Септальний нектарник: зона роздільного нектарника: 0 нема, 1 є.
27. Септальний нектарник: 0 нектарна щілина залозиста пряма, 1 нектарна щілина залозиста звивиста або розгалужена, 2 нектарна щілина незалозиста (вивідний канал), 3 нектарна щілина відсутня
28. У септальному нектарнику переважає зона: 0 внутрішнього нектарника, 1 зовнішнього нектарника, 2 відсутній септальний нектарник
29. Септальний нектарник: в основі зав'язі 0 нема, 1 є
30. Септальний нектарник: 0 висота рівна або менше гнізд, 1 значно більше гнізд (в 1,5 рази і більше), 2 відсутній септальний нектарник
31. Васкулярна анатомія: сліди тепаліїв 0 не галузяться, 1 галузяться у внутрішніх тепаліях, 2 галузяться в зовнішніх і внутрішніх тепаліях
32. Васкулярна анатомія: сліди тичинок 0 однопучкові, 1 двопучкові
33. Васкулярна анатомія: дорзальні пучки плодолистків 0 без відгалужень, 1 з сліпими відгалуженнями, 2 з відгалуженнями, що зливаються з вентральними пучками плодолистків
34. Васкулярна анатомія: слід насінного зачатку: 0 однопучковий, 1 двопучковий
35. Васкулярна анатомія: вентральні пучки плодолистків 0 продовжуються вище слідів насінних зачатків і сліпо закінчуються, 1 не продовжуються (повністю використовуються на сліди насінних зачатків), 2 впадають в дорзальні пучки плодолистків над гніздами
36. Васкулярна анатомія: 0 стовбурові пучки у квітколожі розходяться двома колами, 1 шість стовбурових пучків формуються одним колом
37. Васкулярна анатомія: 0 сліди тичинок і листочків оцвітини незалежно формуються, 1 слід листочка оцвітини від тичинки формується у квітколожі, 2 слід листочка оцвітини від тичинки формується у квітковій трубці
38. Васкулярна анатомія: 0 наявність вентральних пучків плодолистка, 1 септальні пучки гінецея → вентральні пучки плодолистка, 2 вентральні медіанні пучки плодолистка → вентральні пучки плодолистка

Кодування ознак наведено у табл. 4.5.1. Ознаки 0-2 – стосуються життєвої форми та загальної морфології рослин, подані за літературними даними [89, 149, 190, 209].

Ознаки 3-13 – зовнішня морфологія квітки, ці ознаки перевірені на досліджуваному матеріалі власноручно, такі відомості були відомі лише в загальному для родів (див. розділ 4.1).

Ознаки 14-25 – мікроморфологія гінецея, дані отримані власноруч, їхній аналіз проведений у розділі 3 та 4.2. Тут зазначені морфологія гінецея, тип плацентації, особливості внутрішньої структури зав'язі. Ознака 14 – мікроморфологія гінецея, вперше використана для аналізу родини *Asparagaceae*.

Ознаки 26-30 – ознаки септального нектарника, його вертикальна зональність (див. розділ 4. 2).

До кладистичного аналізу включені: ознаки мікроморфології гiнецея, які виявлені вперше, зональність гiнецея за В. Ляйнфельнером, ознаки даху і основи зав'язі та вертикальна зональність септального нектарника (див. розділ 4.2 щодо тлумачення ознак) .

Ознаки 31-38 – ознаки васкулярної анатомії (див. розділ 4.3 для інтерпретації ознак васкулярної анатомії).

Отже, переважна більшість ознак нові, виявлені вперше і вперше використані для кладистичного аналізу. А саме вперше проаналізовано 25 нових ознак: 14-25 – ознаки мікроморфології гiнецея, ознаки 26-30 – ознаки будови септального нектарника, його вертикальна зональність та ознаки 31-38 – ознаки васкулярної анатомії квітки.

За результатами аналізу 22 найбільш парсимонічних дерев створена єдина консенсусна кладограма (рис. 4.5.1).

Табл.4.5.1.

## Кодування ознак для клади стичного аналізу

| №  |                                 | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 |
|----|---------------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| 1  | <i>Sansevieria trifasciata</i>  | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 2  | 1  | 0  | 1  | 0  |
| 2  | <i>Sansevieria parva</i>        | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 2  | 1  | 0  | 1  | 0  |
| 3  | <i>Sansevieria grandicuspis</i> | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 2  | 1  | 0  | 1  | 0  |
| 4  | <i>Sansevieria doonery</i>      | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 2  | 1  | 0  | 1  | 0  |
| 5  | <i>Sansevieria fernwood</i>     | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 2  | 1  | 0  | 1  | 0  |
| 6  | <i>Sansevieria hyacinthides</i> | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 1 | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 2  | 1  | 0  | 1  | 0  |
| 7  | <i>Sansevieria grandis</i>      | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 1 | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 2  | 1  | 0  | 1  | 0  |
| 8  | <i>Sansevieria aetheopica</i>   | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 2  | 1  | 0  | 1  | 0  |
| 9  | <i>Sansevieria spicata</i>      | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 1 | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 2  | 1  | 0  | 1  | 0  |
| 10 | <i>Sansevieria suffruticosa</i> | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 2  | 1  | 0  | 1  | 0  |
| 11 | <i>Dracaena fragrans</i>        | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 2  | 1  | 0  | 1  | 0  |
| 12 | <i>Dracaena surculosa</i>       | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 1 | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 2  | 1  | 0  | 1  | 0  |
| 13 | <i>Anthericum liliago</i>       | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 0  |
| 14 | <i>Cordyline fruticosa</i>      | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 2  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 1  | 0  | 1  | 0  |
| 15 | <i>Polygonatum multiflorum</i>  | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 2 | 1 | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  | 0  | 1  | 0  | 1  |
| 16 | <i>Maianthemum bifolium</i>     | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 2  |
| 17 | <i>Convallaria majalis</i>      | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 0 | 0  | 1  | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 1  | 0  | 1  |
| 18 | <i>Chlorophytum comosum</i>     | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 1  |
| 19 | <i>Asparagus densiflorus</i>    | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 0  |
| 20 | <i>Asparagus fallax</i>         | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0  | 1  | 1  | 0  | 1  | 0  | 1  | 0  | 1  | 0  |
| 21 | <i>Ruscus aculeatus</i>         | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | ? | ? | 0 | 1  | ?  | ?  | 1  | 0  | 1  | ?  | ?  | 1  | 0  |
| 22 | <i>Gasteria verrucosa</i>       | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  |

Прод. Табл. 4.5.1.

| №  |                                 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | 37 | 38 |
|----|---------------------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| 1  | <i>Sansevieria trifasciata</i>  | 0  | 0  | 0  | 2  | 0  | 2  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 2  | 1  | 1  | 1  | 2  | 0  | 1  | 1  |
| 2  | <i>Sansevieria parva</i>        | 0  | 0  | 0  | 2  | 0  | 2  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 2  | 0  | 1  | 2  |
| 3  | <i>Sansevieria grandicuspis</i> | 1  | 0  | 0  | 2  | 0  | 2  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 2  | 0  | 1  | 2  |
| 4  | <i>Sansevieria doonery</i>      | 1  | 0  | 0  | 2  | 0  | 1  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 2  | 0  | 1  | 2  |
| 5  | <i>Sansevieria fernwood</i>     | 1  | 0  | 0  | 2  | 0  | 1  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 0  | 1  | 0  | 1  | 2  | 0  | 1  | 2  |
| 6  | <i>Sansevieria hyacinthides</i> | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  | 0  | 1  | 0  | 2  | 0  | 1  | 1  |
| 7  | <i>Sansevieria grandis</i>      | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 2  | 0  | 1  | 1  |
| 8  | <i>Sansevieria aetheopica</i>   | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 2  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  |
| 9  | <i>Sansevieria spicata</i>      | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 1  | 2  | 0  | 1  | 0  |
| 10 | <i>Sansevieria suffruticosa</i> | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 2  | 0  | 1  | 2  |
| 11 | <i>Dracaena fragrans</i>        | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 1  |
| 12 | <i>Dracaena surculosa</i>       | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 0  | 1  | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 1  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  |
| 13 | <i>Anthericum liliago</i>       | 1  | 0  | 2  | 0  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 2  | 0  | 0  | 1  | 2  | 1  | 0  | 1  |
| 14 | <i>Cordyline fruticosa</i>      | 1  | 0  | 2  | 1  | 0  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 2  | 0  | 2  | 0  | 2  | 1  | 1  | 1  |
| 15 | <i>Polygonatum multiflorum</i>  | 0  | 0  | 2  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 1  |
| 16 | <i>Maianthemum bifolium</i>     | 1  | 0  | 2  | 2  | 1  | 2  | 0  | 2  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  |
| 17 | <i>Convallaria majalis</i>      | 0  | 0  | 2  | 2  | 1  | 1  | 0  | 3  | 2  | 0  | 2  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 2  | 1  |
| 18 | <i>Chlorophytum comosum</i>     | 0  | 0  | 2  | 0  | 0  | 2  | 1  | 0  | 0  | 1  | 2  | 2  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  | 0  | 1  |
| 19 | <i>Asparagus densiflorus</i>    | 0  | 0  | 2  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  |
| 20 | <i>Asparagus fallax</i>         | 0  | 0  | 2  | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  |
| 21 | <i>Ruscus aculeatus</i>         | ?  | 1  | 2  | 2  | 1  | 0  | 0  | 3  | 2  | 0  | 2  | ?  | ?  | ?  | 0  | 1  | 0  | 1  | 1  |
| 22 | <i>Gasteria verrucosa</i>       | 0  | 0  | 2  | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 2  | 0  | 0  | 2  | 0  | 0  | 0  | 2  | 1  | 0  | 1  |

За результатами проведеного нами кладистичного аналізу (рис. 4.5.1) підтверджується монофілія родини Asparagaceae s. l. з 100% підтримкою, проте жодної синапоморфії для цієї родини не виявлено (рис. 4.5.2).

Також підтверджена монофілія гілки *Sansevieria+Dracaena*, яка має підтримку 100% і включає монофілетичну групу з двох видів *Dracaena*, підтримка якої – 81% (рис. 4.5.1). Синапоморфіями для роду *Dracaena* є життєва форма (деревоподібні рослини), відсутність сукулентних листків, вентральні пучки плодолистків продовжуються вище слідів насінних зачатків і сліпо закінчуються у зав'язі, одночасно розходяться шість провідних пучків зовнішніх і внутрішніх листочків оцвітини (ознаки 0, 1, 35, 36). Види роду *Dracaena* є сестринською групою до *S. suffruticosa* за відсутністю септального нектарника у основі зав'язі (ознака 29).

Одна з гілок групи *Sansevieria+Dracaena* з посередньою підтримкою 59 % об'єднує п'ять видів роду *Sansevieria* (*S. fernwood*, *S. dooneri*, *S. trifasciata*, *S. parva*, *S. grandicuspis*) з найменшими розмірами квітки.

Синапоморфіями для цієї групи є відсутність гемісимплекатної зони гінецея та початок асимплекатної зони на рівні гнізд (ознаки 23, 25). Цікаво, що у цю групу потрапили види *Sansevieria* з меншим діаметром квіткової трубки та спільною структурою гінецея (Див. Розділ 4.1). В межах цієї групи *S. fernwood* та *S. dooneri* є сестринськими групами.

Решта видів *Sansevieria* формують гребінчасту структуру і об'єднують сансев'єрії з великими розмірами квіток. Вони формують невирішену частину кладограми.

Другим важливим результатом нашого аналізу є підтвердження монофілії групи родів [*Ruscus + Convallaria*]+*Maianthemum*+*Polygonatum*] за латрозним розкривання пиляків (ознака 12). Група *Ruscus+Convallaria* виділяється з підтримкою 81% та однією синапоморфією – відсутність септального нектарника (ознака 30). Роди *Ruscus*, *Convallaria*, *Maianthemum*, *Polygonatum* дуже відмінні між собою за структурною організацією квітки та за структурою гінецею зокрема (тримерна або димерна квітка, довга або відсутня квіткова трубка, тичинки прирослі до трубки, вільні або зрослі між собою, септальний нектарник наявний або відсутній). Ці роди являють собою декілька еволюційних гілок за напрямком спеціалізації гінецею, вихідним типом для яких є рід *Polygonatum*. У роді *Ruscus* будова гінецея відрізняється від всіх інших досліджених родів у зв'язку з псевдомонимерією, яка потребує подальшого вивчення.

*Maianthemum bifolium* – сестринська гілка до [*Ruscus + Convallaria*], найбільш відрізняється від них за будовою гінецея, це пов'язане з тим, що *Maianthemum bifolium* – ефемероїд з редукованою квіткою, який має вкорочений життєвий цикл. За молекулярними даними [190], *Maianthemum bifolium* розміщується серед *Convallaria* та *Polygonatum*, тому розміщення даного виду на нашій кладограмі не є остаточним.

За сукупністю морфологічних ознак гінецею рід *Polygonatum* найбільш подібни на роди *Sansevieria* та *Dracaena* (вертикальна зональність гінецею за В. Ляйнфельнером, довгий септальний нектарник, потовщені основа і дах

зав'язі). Незважаючи на різноманіття структурних ознак, за аналізом сукупності досліджених ознак всі ці роди потрапили в одну філогенетичну гілку, яка відповідає обсягу родини Ruscaceae s.str. [190].

Синапоморфією для представників роду *Asparagus* з підтримкою у 100% є кількість насінних зачатків у гнізді два і більше (ознака 15). Проте, велика парна кількість насінних зачатків характерна і для базальних груп родини Asparagaceae – родів *Gasteria*, *Chlorophytum*, а також *Cordyline*. Розміщення роду *Asparagus* на нашій кладограмі не підтверджується молекулярними даними [190], тому необхідним є пошук інших ознак для більш точного визначення кола споріднених таксонів цього роду.

Сестринською групою до групи родів *Dracaena*+*Sansevieria* виявився рід *Cordyline*.

Сестринською до групи *Dracaena*+*Sansevieria* виявилась *Cordyline fruticosa*, за двома синапоморфіями – наявністю термінального суцвіття (ознака 2) та наявністю стерильної гемісимплекатної зони (ознака 23), що узгоджується з даними Л. І. Іваніної [14], але суперечить молекулярним даним [19, 82, 207, 210-212].

Роди *Anthericum* та *Chlorophytum* займають базальне місце в родині Asparagaceae s. l. Для роду *Anthericum* апоморфіями є наявність термінального суцвіття (ознака 2), відсутність приквіточки (ознака 6), тичинки прирослі до маточки (ознака 10), наявність волосків на оцвітині (ознака 13), субапикальні канали стовпчика (ознака 20) та наявність симплекатної зони (ознака 24) (рис. 4.5.2).

Для роду *Chlorophytum* апоморфіями є наявність одного спільного каналу стовпчика (ознака 19), початок асимплекатної зони на рівні гнізд (ознака 25), наявність септального нектарника в основі зав'язі (ознака 29) та висота септального нектарника значно більше гнізд (в 1,5 рази і більше) (ознака 30).

За результатами еволюційно-морфологічного та філогенетичного аналізу ми вважаємо, що рід *Dracaena* похідний від роду *Sansevieria*. На жаль, існуючі дані по роду *Dracaena* не можуть підтвердити чи спростувати наше твердження [153, 154]. Ми припускаємо, що рід *Dracaena* може виявитися поліфілетичним, але це наше припущення обмежене тим, що було досліджено лише два види даного роду. Підтвердження чи спростування цієї тези потребує подальших досліджень. Зокрема, на користь цього свідчать виявлені нами факти, а саме, різна вертикальна зональність гінецею *Dracaena fragrans* і *Dracaena surculosa* (див. розділ 3.2, 4.2.), різне співвідношення довжини квіткової трубки, різна висота септального нектарника.



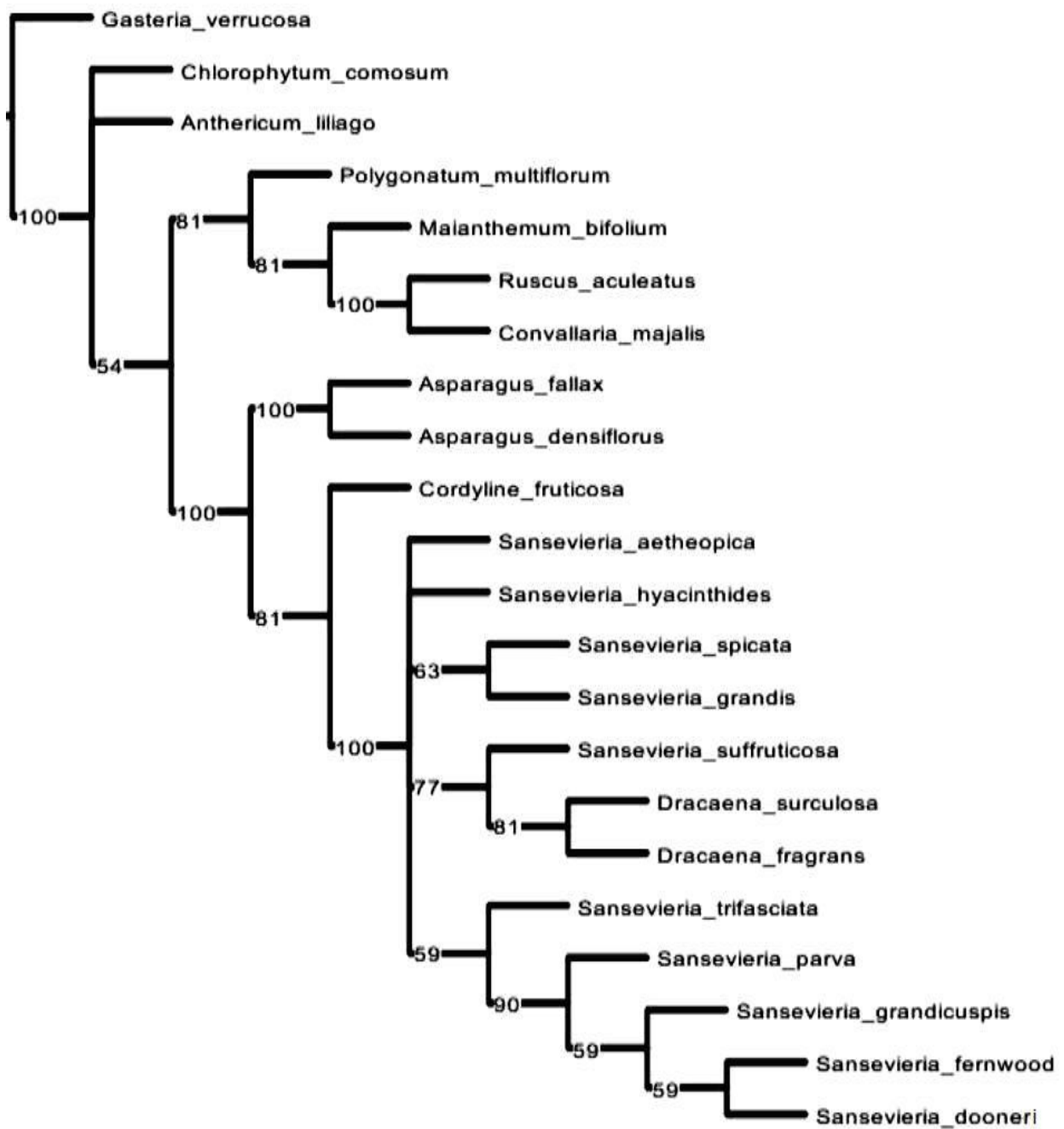


Рис. 4.5.1. Консенсусна кладограма досліджених таксонів за результатами часткового консенсуса (представлено гілки, які мають більше 50% підтримки)

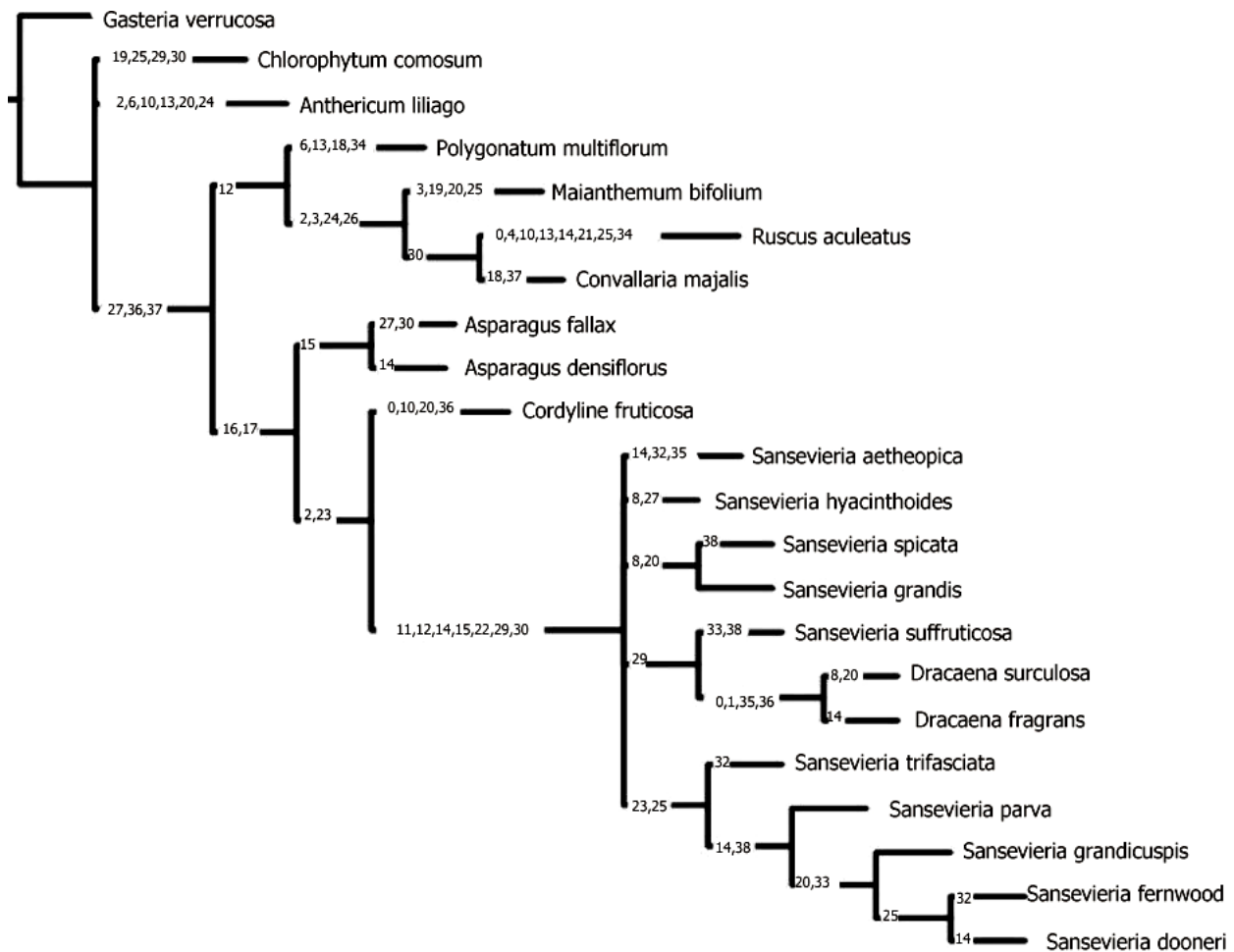


Рис. 4.5.2. Консенсусна кладограма спорідненості роду *Sansevieria* Thunb. та споріднених таксонів із зазначеними синапоморфіями.

Доказом того, що *Dracaena* є похідною від роду *Sansevieria*, може служити той факт, що рід *Sansevieria* – трав'яні рослини, а *Dracaena* – дерева [89]. Похідний характер деревної життєвої форми узгоджується з уявленнями еволюційної морфології [36, 209], і пов'язане з розвитком вторинно деревних форм росту за рахунок нетипового вторинного потовщення осьових органів у представників роду *Dracaena* [36].

За прийнятою нами системою [207], *Anthericum liliago* та *Chlorophytum comosum* відносяться до підродини Agavoideae і не є сестринською групою, але близько розміщені у кладограмі і не мають спільних апоморфій.

*Gasteria verrucosa* була взята нами як зовнішня група з родини Xanthorrhoeaceae, у філогенетичному дереві вона утворює окрему гілку, яка відрізняється від інших родів тим, що має найбільшу кількість насінних зачатків, не потовщені основу і дах зав'язі, найбільш зигоморфну оцвітину та квіткову трубку, утворену без участі тичинок.

Отже, за результатами кладистичного аналізу, проведеного за морфологічними і анатомічними ознаками, які переважно були виявлені у нашому дослідженні, підтверджується монофілія групи *Dracaena+Sansevieria*. Представники роду *Dracaena* (*Dracaena fragrans* і *Dracaena surculosa*)

формують монофілетичну гілку в межах цієї групи. В межах роду *Sansevieria* виділяється монофілетична група видів з найменшим розміром квіток (*S. trifasciata*, *S. parva*, *S. grandicuspis*, *S. fernwood*, *S. dooneri*). Підтверджена монофілія групи [*Ruscus* + *Convallaria*] *Maianthemum*+*Polygonatum*], а також монофілія родини Asparagaceae s. l. Як і у наших попередників, наш аналіз не дозволив встановити жодної апоморфії для цієї родини, незважаючи на підтримку 100% [63].

В цілому, наші дані лише частково узгоджуються з даними молекулярної систематики [164, 190], а саме є конгруентність в оцінці монофілії групи *Convallariaceae* / *Ruscaceae* (*Ruscus*, *Convallaria*, *Maianthemum*, *Polygonatum*) за відсутністю, або частковою редукцією септального нектарника, за відсутністю гемісинасцидіатної зони зав'язі та групи *Dracaena*+*Sansevieria* за наявністю квіткової трубки, довгого септального нектарника та родини Asparagaceae s. l. Проте розміщення груп *Dracaena* та *Ruscus* є на нашій кладограмі дискусійним, як і їх спорідненість з родами *Cordyline* та *Asparagus*. Це свідчить про те, що використані нами морфологічні ознаки не були абсолютно позбавлені від гомоплазії і що в родині Asparagaceae s. l. еволюція морфологічних та анатомічних ознак квітки не була однонаправленою. Отримана нами кладограма може розглядатися лише як один із способів інтерпретації морфологічних ознак квітки для цілей систематики родини Asparagaceae s.l.

Отже, еволюційно-морфологічний аналіз та кладистичний аналіз досліджених видів дали дещо різні результати щодо спорідненості досліджених таксонів, хоча дозволили сформувати уявлення про чітко виражені рівні організації та морфологічні типи оцвітини, андроцею та гінецею.

Наші дані з еволюційно-морфологічного аналізу квітки та філогенетичного аналізу представників родини Asparagaceae s. l. підтверджують правомірність виділення монофілетичних родин *Dracaenaceae* (*Sansevieria* та *Dracaena*), *Ruscaceae* s. str. / *Convallariaceae* (*Polygonatum*, *Maianthemum*, *Ruscus*, *Convallaria*), та *Asparagaceae* s. str. (*Asparagus*), а також можливість розглядати родину Asparagaceae s. l. як монофілетичну групу в широкому розумінні, базальною в якій є підродина *Agavoideae*. Використання ознак мікроморфології та васкулярної анатомії квітки, особливо гінецею із септальним нектарником, у систематиці родини Asparagaceae s. l. є виправданим на рівні підродин або родин у вузькому тлумаченні.

В результаті дослідження зовнішньої морфології, мікроморфології та васкулярної анатомії квітки 10 видів роду *Sansevieria* та 12 представників інших споріднених родів встановлено загальну організацію квітки та її провідної системи та здійснений еволюційний та філогенетичний аналіз даних.

Серед досліджених представників родини Asparagaceae s. l. виявлено три рівні організації оцвітини (з вільними листочками, з короткою трубкою та з довгою трубкою) та чотири рівні організації андроцея (тичинки вільні, прирослі до оцвітини, прирослі до зав'язі, зрослі між собою).

Кількісні та якісні відмінності у будові оцвітини й андроцею в родах *Sansevieria* і *Dracaena* незначні і не можуть використовуватися для оцінки

ступеня спорідненості між видами цих родів. Відмінності між видами пов'язані з деталями будови тичинки, ступенем приростання тичинок до оцвітини, співвідношенням між довжиною квіткової трубки та її відгином, довжиною квіткової трубки та її діаметром.

Гінецей в роді *Sansevieria* сформований за рахунок конгеніального зростання плодолистків в основі та периферії зав'язі і постгенітальним злипанням зовнішніх поверхонь плодолистків у верхній і внутрішній частині маточки. У зав'язі видів *Sansevieria*, *Dracaena*, *Polygonatum* наявні сильно потовщені основа і дах зав'язі, які містять базальну та апікальну частини видовженого септального нектарника відповідно. Стовпчик у видів з септальним нектарником сформований лише за рахунок постгенітального злипання плодолистків.

Згідно з концепцією вертикальної зональності В. Ляйнфельнера, гінецей в роді *Sansevieria* та споріднених таксонів слід віднести до різновиду гемісінкарпного типу, в якому, як і євсінкарпному гінецеї, наявна синасцидіатна стерильна зона, а також фертильна гемісинасцидіатна (*Sansevieria*, *Dracaena*) або гемісимплікатна зони; асимплікатна зона характеризується постгенітальним злипанням плодолистків.

Гінецей в *Convallaria majalis* та *Maianthemum bifolium* слід віднести до євсінкарпного, з синасцидіатною, симплікатною та асимплікатною зонами, без постгенітального злипання плодолистків. В роді *Ruscus* гінецей є псевдомомерним, одногніздним, без септального нектарника.

Згідно з концепцією вертикальної зональності септального нектарника у роді *Sansevieria* та у більшості досліджених родів виявлено три вертикальні зони нектарника: коротку зону роздільного нектарника, зону об'єднаного нектарника та зону зовнішнього нектарника у вигляді секреторної нектарної щілини. У *S. suffruticosa* та *Dracaena surculosa* зона роздільного нектарника відсутня, а в *Convallaria majalis* та *Maianthemum bifolium* септальний нектарник повністю або більшою частиною редукований.

Провідна система квітки досліджених видів організована так, як у квітці з не зрослими між собою квітковими органами, тобто сліди тичинок та листочків оцвітини однопучкові, завжди формуються в квітколожі, але в *Cordyline fruticosa*, *Anthericum liliago*, *Chlorophytum comosum*, *Gasteria verrucosa* сліди листочків оцвітини трипучкові; слід плодолистка містить один дорзальний та два вентральні пучки.

За будовою комплексу пучків гінецея досліджені види поділено на дві групи – з септальними пучками гінецея (більшість видів) та з вентрально-медіанними пучками (*S. parva*, *S. fernwood*, *S. suffruticosa*, *S. dooneri*, *S. grandicuspis*). Виявлено, що двопучковий слід медіанного насінного зачатка є характерною ознакою для родів *Sansevieria* та *Dracaena*.

Для родів *Sansevieria* та *Dracaena* характерними ознаками є високі основа і дах зав'язі, видовжений септальний нектарник, двопучковий слід насінного зачатка; для родини Ruscaceae s. str. – тенденція до редукції септального нектарника та квітки в цілому, для підродини Agavoideae – трипучкові сліди листочків оцвітини, приростання внутрішніх тичинок до зав'язі.

Кладистичний аналіз 22 досліджених видів з 11 родів за 39 дослідженими морфологічними ознаками квітки підтвердив монофілію груп *Dracaena*+*Sansevieria* та *Polygonatum*+*[Maianthemum+[Ruscus+ Convallaria]]*, а також монофілію родини *Asparagaceae* s.l. і базальне розміщення в ній родів *Chlorophytum* і *Anthericum*. Представники роду *Dracaena* вкорінені серед роду *Sansevieria*, що підтверджує їхній похідний характер.

### Список використаних джерел

1. Анисимова Г. М. Сравнительная эмбриология цветковых растений. Однодольные. *Butomaceae-Lemnaceae*. Семейство *Dracaenaceae* / Г. М. Анисимова / Отв. ред. Т. Г. Батигина, М. С. Яковлев. – Л. : Наука, 1990. – 332 с.
2. Барна М. М. Ботаніка. Терміни. Поняття. Персоналії: навчальний посібник / М. М. Барна. – Тернопіль : ТзОВ "Терно-граф", 2013. – 360 с.
3. Барыкина Р. П. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы / Р. П. Барыкина, Т. Д. Веселова, А. Г. Девятов, Х. Х. Джалилова. – М. : Изд-во МГУ, 2004. – 312 с.
4. Ботаника: Морфология и анатомия растений: Учеб. пособие для студентов пед. ин-тов по биол. и хим. спец / А. Е. Васильев, Н. С. Воронин, А. Г. Еленевский и др. – 2-е изд., перераб. – М. : Просвещение, 1988. – 480 с.
5. Волгин С. А. О структурных типах моноциклического синкарпного гинецея покрытосеменных / С. А. Волгин, В. Н. Тихомиров // Бюл. Моск. О-ва испыт. Природы. Отд. Биологич. – 1980. – Т. 85, Вып. 6. – С. 63-74.
6. Волгин С. А. Эволюционная нестабильность морфологического типа синкарпных гинецеев, составленных плодолистиками. / С. А. Волгин // VIII съезд Украинского ботанического общества: Тез. докл. – Киев, 1987. – С. 35.
7. Волгин С. А. Сравнительная морфология цветка и филогения центросеменных / С. А. Волгин // Морфология центросеменных как источник эволюционной информации. – М. : 1990. – С. 11-28.
8. Волгін С. О. Морфогенетичні дослідження в сучасній порівняльній морфології судинних рослин. / С. А. Волгін // Онтогенез рослин в природному та трансформованому середовищі: Матеріали міжнар. конф., Львів, 1-4 липня 1998 р. – С. 6-7.
9. Волгін С. О. Васкулярна анатомія квітки *Pimenta officinalis* Lindl. та іннервація зав'язі в під родині *Murtoideae* родини *Murtoaceae* Juss. / С. О. Волгін, А. В. Степанова (Одінцова) // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2004. – Вып. 38. – С. 74-82.
10. Волгін С. О. Застосування термінів „маточка” і „гинецей” у навчальній і науковій літературі / С. О. Волгін, А. В. Степанова // Матеріали XII з'їзду українського Ботанічного товариства. Ред. кол.: Ситник К. М. (відп. ред.) та ін. – Одеса, 2006. – С. 415-416.
11. Дронов С. В. Многомерный статистический анализ / С. В. Дронов. – Барнаул : Изд-во Алтайского гос. ун-та, 2003. – 213 с.
12. Эсау К. Анатомия растений / К. Эсау / М. : Мир, 1969. – 564 с.
13. Эсау К. Анатомия семенных растений. / К. Эсау / Пер. с англ. Кн.1-2. М., 1980. – 218 с.
14. Иванина Л. И. Семейство драценовые (*Dracaenaceae*). Жизнь растений: В 6-ти томах, Т. 6. / Л. И. Иванина / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. – М. : Просвещение, 1982. – 543 с.
15. Ізмест'єва С. В. Порівняльна морфологія гинецея *Stratiotes aloides* L. та *Hydrocharis morsus-ranae* L. (*Hydrocharitaceae*) / С. В. Ізмест'єва,

- А. В. Одінцева // Біологічні Студії / *Studia biologica*. – 2010. – Том 4, №1. – С. 115-122.
16. Ілюстрований довідник з морфології квіткових рослин / С. М. Зиман, С. Л. Мосякін, О. В. Булах, О. М. Царенко // Ужгород: Медіум, 2004. – 156 с.
  17. Имс А. Морфология цветковых растений / А. Имс . – М. : Просвещение, 1964. – 497 с.
  18. Кустова О. К. Сравнительный морфобиологический анализ видов рода *Ocimum* L. / О. К. Кустова // Інтродукція рослин, 2009. – № 2. – С. 59-63.
  19. Мосякін С. Л. Проблема *Asparagales sensu APG*: сучасні погляди на макросистема тикучої ключової групи однодольних / С. Л. Мосякін, Л. І. Булон // Фундаментальні та прикладні аспекти сучасної орхідології. – К. : Книгоноша, 2014. – С. 119-128.
  20. Немирович-Данченко Е. Н. Сравнительная анатомия семян. Семейство *Dipsacaceae*. Т.1. Однодольные. / Е. Н. Немирович-Данченко / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. – Л. : Наука, 1985. – 317 с.
  21. Новіков А. В. Морфологія та васкулярна анатомія квітки *Ornithogalum caudatum* Ait. (*Hyacinthaceae*) / А. В. Новіков // *Studia Biologica*. – 2008. – Vol. 2, № 1. – С. 87-94.
  22. Одінцева А. В. Порівняльний аналіз морфології та васкулярної анатомії гінецея в родині *Lythraceae* / А. В. Одінцева // Український ботанічний журнал. – 2008. – Т. 65, № 5. – С. 687-695.
  23. Одінцева А. В. До питання про принципи класифікації синкарпних гінецеїв / А. В. Одінцева // *Modern Phytomorphology*. – 2012. – Т.1. – С. 71-75.
  24. Одінцева А. В. Два основних типи септальних нектарників однодольних / А. В. Одінцева // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2013. – Вип. 61. – С. 41-50.
  25. Одінцева А. В. Вертикальна зональність септальних нектарників однодольних / А. В. Одінцева // *Modern Phytomorphology*. – 2013. – Т.4. – С. 317-318.
  26. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений / З. П. Аушева. – М., 1988. – 271 с.
  27. Первухина Н. В. Околоцветник покрытосеменных / Н. В. Первухина // Ленинград : Наука, 1979. – 111 с.
  28. Первухина Н. В. Проблемы морфологии и биологии цветка / Н. В. Первухина // Ленинград : Наука, 1970. – 168 с.
  29. Прозина М. Н. Ботаническая микротехника / М. Н. Прозина. – М. : Высш. шк., 1960. – 206 с.
  30. Ремизова М. В. Строение, развитие и эволюция цветка у некоторых примитивных однодольных : автореферат дис. на соиск.уч. степени канд. биол. наук : спец. 03.00.05 «ботаника» / М. В. Ремизова. – Москва, 2007. – 16 с.
  31. Ремизова М. В. Структура цветка у *Japonolirion Petrosavia* ( *Petrosaviales*) / М. В. Ремизова // Бот. Журн. – 2011. – Т. 96, № 2. – С. 199-215.



32. Срастания органов цветка покрытосеменных растений: типология, таксономическое и филогенетическое [Д. Д. Соколов, М. В. Ремизова, А. К. Тимонин, А. А. Оскольский] // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы: материалы международной научной конференции, посвященной 200-летию Казанской ботанической школы. Часть 1. Казань, 2006. – С. 99-101.
33. Степанова А. В. Структурные преобразования синкарпного гинецея двудольных в направлении олигомеризации и редукции / А. В. Степанова // Молодые исследователи – ботанической науке 2006: материалы Междунар. науч.-практ. конф. (21-22 сентября 2006 г., Гомель) / Редкол. Н. М. Дайнеко (отв. ред.) и др. – Гомель, ГГУ им. Ф. Скорины, 2006. – С. 113-117.
34. Тахтаджян А. Л. Структурные типы гинецея и плацентация семезачатков / А. Л. Тахтаджян // Изв. Арм. фил. АН СССР. – 1942. – Т. 3-4, № 17-18. – С. 91.
35. Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений / Тахтаджян А. Л. – Л. : Изд-во Ленигр. ун-та, 1954. – 214 с.
36. Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений / А. Л. Тахтаджян. – М., Л. : Наука, 1966. – 611 с.
37. Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов / А. Л. Тахтаджян. – Л. : Наука, 1987. – 439 с.
38. Терехин Э. С. Проблемы эволюции онтогенеза семенных растений / Э. С. Терехин // Тр. БИН РАН. Вып. 2. – СПб. : БИН, 1991. – 69 с.
39. Тимонин А. К. Большой практикум по ботанике: Цветок / А. К. Тимонин. – М., 2005. – 34 с.
40. Тимонин А. К. Ботаника: в 4 томах. Том 4. Систематика высших растений: учебник для студентов высш. учеб. заведений. В 2 кн. / А. К. Тимонин, В. Р. Филин / под ред. А. К. Тимониной. – кн.1. – М. : Академия, 2009. – 320 с.
41. Федоров А. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок / А. А. Федоров, М. Э. Кирпичников, З. Т. Артюшенко. – М.-Л. : Изд-во АН СССР, 1956. – 302 с.
42. Фіщук О. С. Проблеми морфології квітки драценових (*Dracaenaceae* Salisb.) / О. С. Фіщук // Молода наука Волині: пріоритети та перспективи досліджень: V Міжнародна науково-практична конференція студентів та аспірантів (10-11 травня 2011 Т 3). – Луцьк : РВВ «Вежа» Волин. нац. ун-ту ім Лесі Українки, 2011. – С. 296-297.
43. Фіщук О. С. Положення роду *Cordyline* Comm. Exr. Вг. у філогенетичній системі / О. С. Фіщук, О. А. Набойчик // Актуальні проблеми естественних і гуманітарних наук в дослідженнях молодих учених: матеріали XIV Всеукраїнської наукової конференції молодих учених (19-20 квітня 2012 г.). – Черкаси, 2012. – С. 217-219.
44. Фіщук О. С. Положення роду *Dracaena* Vand. ex L. у філогенетичній системі / О. С. Фіщук // Сучасні проблеми біології, екології та хімії: матеріали III міжнародно-практичної конференції (11-13 травня 2012 р.). – Запоріжжя : Сору Art., 2012. – С. 56-57.

45. Фіщук О. С. Зовнішня морфологія квітки *Chlorophytum comosum* (Thunb.) Jacques та *Anthericum liliago* L. (Asparagaceae Juss.) у зв'язку з систематикою / О. С. Фіщук // Сучасна біологія рослин: матеріали IV Міжнародної наукової конференції, (3-7 червня, 2013 р.). – Луганськ : Еталон-2, 2013. – С. 92-94.
46. Фіщук О. С. Вертикальна структура та васкулатура гінецея *Sansevieria suffruticosa* N. E. Br. (Asparagaceae Juss.) / О. С. Фіщук // Біорізноманіття. Екологія. Адаптація. Еволюція: матеріали VI Міжнародної конференції молодих вчених (13-17 травня, 2013р.). – Одеса : Печатний дом, 2013. – С. 55-56.
47. Фіщук О. С. Характеристика оцвітини і андроцею роду *Sansevieria* (Dracaenaceae Salisb.) / О. С. Фіщук // Молода наука Волині: пріоритети та перспективи досліджень: VII Міжнародна науково-практична конференція студентів та аспірантів (14-15 травня 2013р.). – Луцьк : РВВ «Вежа» Східноєвроп. нац. ун-ту ім Лесі Українки, 2013. – Т. 1. – С. 141-142.
48. Фіщук О. С. Морфологічні показники оцвітини і андроцея в родах *Dracaena* Vand.ex. L. та *Sansevieria* Thunb. (Dracaenaceae Salisb.) / О. С. Фіщук // Молодь і поступ біології: збірник тез IX Міжнародної наукової конференції студентів і аспірантів приурочена до 150-річчя від дня народження академіка В. Вернадського (16-19 квітня 2013р.). – Львів, 2013. – С. 143-144.
49. Фіщук О. С. Мікроморфологія та васкулатура гінецея *Sansevieria hyacinthoides* (L.) Druce (Asparagaceae Juss.) / О. С. Фіщук, А. В. Одінцева // Сучасна Фітоморфологія: Матеріали 2-ї міжнародної наукової конференції з морфології рослин (14-16 травня, 2013р.). – Львів, 2013. – Т. 3. – С. 245-248.
50. Фіщук О. С. Морфологія та васкулярна анатомія квітки *Sansevieria suffruticosa* N. E. Br. (Asparagaceae Juss.) / О. С. Фіщук, А. В. Одінцева // Біологічні Студії – Studia Biologica. – 2013. – Т. 7, № 1. – С. 139-148.
51. Фіщук О. С. Морфологія та васкулярна анатомія квітки *Sansevieria hyacinthoides* (L.) Druce (Asparagaceae Juss.) / О. С. Фіщук, А. В. Одінцева // Вісник Львів. Унів. Сер. Біол. – Львів, 2013. – Вип. 62. – С. 99-107.
52. Фіщук О. С. Філогенія та морфологія квітки родини драценових . (Dracaenaceae Salisb.) / О. С. Фіщук // Природа Західного Полісся і прилеглих територій : Зб. наук. Праць. – Луцьк : РВВ «Вежа» Східноєвроп. нац. ун-ту ім Лесі Українки, 2013. – №10. – С. 103-106.
53. Фіщук О. С. Морфологія гінецея *Sansevieria spicata* (Cav.) How., *S.dooneyi* N. E. Br. та *S. fernwood* Grigsby (Dracaenaceae Salisb.) / О. С. Фіщук, А. В. Одінцева // Збереження біорізноманіття тропічних і субтропічних рослин: матеріали міжнародної наукової конференції (7-10 жовтня, 2013р.). – Харків : ФОП Тарасенко В.П., 2013. – С. 137-140.
54. Фіщук О. С. Morphology of *Dracaena fragrans* ( L.) Ker Gawl. and *Dracaena surculosa* Lindl. (Dracaenaceae Salisb.) gymnocium / О. С. Фіщук // Актуальні проблеми ботаніки та екології: матеріали міжнародної конференції молодих учених (18-22 червня, 2013р., Щолкіне). – К. : Фітосоціоцентр, 2013. – С. 219-220.

55. Фіщук О. С. Морфометричні показники оцвітини і андроцею квітки *Chlorophytum comosum* (Thunb.) Jacques та *Anthericum liliago* L. (Asparagaceae Juss.) / О. С. Фіщук // Наук. вісник СХУ ім. Лесі Українки. Сер. Біол. н. – Луцьк, 2013. – Вип. 14 (263). – С. 13-18.
56. Фіщук О. С. Морфологія та васкулярна анатомія квіток *Dracaena surculosa* Lindl. і *Sansevieria aethiopica* Thunb. (Asparagaceae Juss.) / О. С. Фіщук, А. В. Одінцова // Вісник Львів. Унів. Сер. Біол. – Львів, 2014. – Вип. 64. – С. 113-123.
57. Фіщук О. С. Порівняльний аналіз морфологічних ознак оцвітини і андроцею у представників родини (Dracaceae Saligb.) / О. С. Фіщук // Природа Західного Полісся і прилеглих територій : Зб. наук. Праць. – Луцьк : РВВ «Вежа» Східноєвроп. нац. ун-ту ім Лесі Українки, 2014. – №11. – С. 190-195.
58. Фіщук О. С. Структура гінецею у представників родів *Dracaena* Vand. ex L. та *Sansevieria* Thunb. (Asparagaceae Juss.) / О. С. Фіщук, А. В. Одінцова // Сучасна Фітоморфологія: матеріали 3-ї міжнародної наукової конференції з морфології рослин (13-15 травня, 2014р. Т.5). – Львів, 2014. – С. 221-226.
59. Фіщук О. С. Морфологія гінецея *Polygonatum multiflorum* (L.) All. Asparagaceae / О. С. Фіщук // Молодь і поступ біології: збірник тез X Міжнародної наукової конференції студентів і аспірантів (8-11 квітня 2014р.). – Львів, 2014. – С. 74-75.
60. Фіщук О. С. Структура гінецея *Sansevieria dooneri* N. E. Br. (Asparagaceae) / О. С. Фіщук // Молода наука Волині: пріорітети та перспективи досліджень: VIII Міжнародна науково-практична конференція студентів та аспірантів (14-15 травня 2014р., Т 1). – Луцьк : РВВ «Вежа» Східноєвроп. нац. ун-ту ім Лесі Українки, 2014. – С. 140-142.
61. Фіщук О. С. Мікроморфологія гінецея *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt (Asparagaceae) / О. С. Фіщук, А. В. Одінцова // Проблеми і перспективи дослідження рослинного світу. Матеріали міжнародної науково-практичної конференції молодих вчених (13-16 травня 2014р.). – Ялта, 2014. – С. 128.
62. Фіщук О. С. Морфологія гінецея *Sansevieria grandis* N. E. Br. (Asparagaceae s. l.) / О. С. Фіщук // Інтродукція, збереження та моніторинг рослинного різноманіття: Матеріали міжнародної наукової конференції до 175-річчя Ботанічного саду імені акад. О. В. Фоміна КНУ ім. Тараса Шевченка (20-24 травня 2014р.). – Київ, 2014. – С. 213-214.
63. Фіщук О. С. Кладистичний аналіз морфологічних ознак роду *Sansevieria* та споріднених таксонів (Asparagaceae) / О. С. Фіщук, М. В. Пірогов, А. В. Одінцова // Міжнародна конференція молодих вчених «Актуальні проблеми ботаніки та екології» (9-12 вересня, 2014 р.). – Умань, 2014. – С. 65-66.
64. Чупов В. С. Сравнительное иммунофоретическое исследование белков семян лилейных / В. С. Чупов, Н. Г. Кутявина // Бот. Журн. – 1978. – Т.63, №4. – С. 473-492.

65. Чупов В. С. Филогения некоторых групп лилейных по данным серологического анализа / В. С. Чупов, Н. Г. Кутявина // Систематика и эволюция высших растений. Л. : Наука, 1980. – С. 101-110.
66. Чупов В. С. Серологические исследования в порядке Liliales / В. С. Чупов, Н. Г. Кутявина // Бот. Журн. – 1981. – Т. 66, № 1. – С. 75-81.
67. Чупов В. С. Некоторые таксономически и филогенетически важные признаки строения тычинок / В. С. Чупов // Бот. Журн. – 1990. – Т. 75, № 7. – С. 965-973.
68. Шамров И. И. Семезачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение / И. И. Шамров. – М., 2008. – 350 с.
69. Шамров И. И. Особенности формирования синкарпного гинецея у некоторых однодольных / И. И. Шамров // Бот. Журн. – 2010. – Т. 95, № 8. – С. 1041-1070.
70. Шамров И. И. Типы гинецея покрытосеменных растений: терминология и проблемы интерпретации / И. И. Шамров // Бот. Журн. – 2012. – Т. 97, № 4. – С. 417-451.
71. Шамров И. И. Еще раз о типах гинецея покрытосеменных растений / И. И. Шамров // Бот. Журн. – 2013. – Т. 98, № 5. – С. 569-595.
72. Angiosperm phylogeny based on *MATK* sequence information [K. W. Hilu, T. Borsch, M. Kai, E. Douglas] // Am. Journ.of Bot. – 2003. – Vol. 90, № 12. – P. 1758-1776.
73. Baker J. G. Flora of Mauritius and the Seychelles: a description of the flowering plants and ferus of those islands / J. G. Baker. – 1877, London. – 557 p.
74. Baum H. Postgenitale Verwachsung in und zwischen Karpell- und Staubblattkreisen / H. Baum // Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl., Sitzungsber., 1948. – Abt. I, № 157. – S. 2-38.
75. Bessey Ch. E. The phylogenetic taxonomy of flowering plants / Ch. E. Bessey // Ann. Mo. Bot. Garden, 1915. – Vol. 2, № 1, 2. – P. 109-164.
76. Beyhl F. E. Der Drachenbaum und seine Verwandtschaft: I Der Kanarische Drachenbaum, *Dracaena draco* L. / F. E. Beyhl // Der Palmengaten. – 1995. – Vol. 59, № 1. – S. 70-74.
77. Beyhl F. E. Der Drachenbaum und seine Verwandtschaft: II Der Echte Drachenbaum, *Dracaena cinnabari*, von der Insel Sokotra / F. E. Beyhl // Der Palmengaten. – 1995. – Vol. 59, № 2. – S. 140-145.
78. Beyhl F. E. Attempst at raising the Soqotran dragon tree, *Dracaena cinnabari* Balf. Fil., outside the Island / F. E. Beyhl // Monocotyledons. – 1996. – Vol. 1. – P. 125-133.
79. Bogler D. J. Chloroplast DNA restriction site variation in the Agavaceae: evidence that the family is paraphyletic / D. J. Bogler, B. B. Simpson // Amer. J. Bot. – 1991. – Vol. 78, № 6. – P. 167.
80. Bogler D. J. Systematics of Dasilirion: Taxonomy and molecular phylogeny / D. J. Bogler // Bol. Soc. bot. Mexico. – 1995. – № 56. – P. 69-76.
81. Bogler D. J. A chloroplast DNA study of the Agavaceae / D. J. Bogler, B. B. Simpson // Systematic Botany. – 1995. – № 20. – P. 191-205.

82. Bogler D. J. Phylogeny of Agavaceae based on ITS rDNA sequence variation / D. J. Bogler, B. B. Simpson // Amer. J. Bot. – 1996. – Vol. 83. – P. 1225-1235.
83. Bogner J. *Aspidistra locii* (Convallariaceae), an unusual, new species from Vietnam / J. Bogner, N. N. Arnautov // Willdenowia. – 2004. – Vol. 34. – P. 203-208.
84. Bos J. J. *Dracaena surculosa* Lindl. / J. J. Bos // Misc. Pap. Landbouwhoges. Wageningen. – 1980. – Vol. 19, № 65. – P 71-79.
85. Bos J. J. *Dracaena* × *masseffiauna* / J. J. Bos // Notes. Roy. Bot. Gard. Edinburg. – 1983. – Vol. 40. – № 3. – P. 535-536.
86. Bos J. J. *Dracaena* in West Africa/ J. J. Bos. – Wageningen. – 1984. – 126 p.
87. Bos J. J. Wild and cultivated *Dracaena fragrans* / J. J. Bos // Edinb. Journ. of Bot. – 1992. – Vol. 49. – P. 311-331.
88. Bos J. J. Dracaenaceae / J. J. Bos, A. A. Obermeyer // Leistner O.A. (ed.). Flora South. Africa 5, 3. – Pretoria : Nat. Bot. Inst. – 1992. – P. 1-9.
89. Bos J. J. Dracaenaceae In: K. Kubitzki et al. (ed.), The families and genera of vascular plants. III. Flowering plants / J. J. Bos // Monocotyledons: Lilianae (except Orchidaceae), Springer. – 1998. – P. 238-241.
90. Bos J. J. Wild and cultivated *Dracaena fragrans* / J. J. Bos, P. Graven, W. L. A. Hettterscheid, J. J. Wege // Edinburgh J. Bot. – 1992. – V.49. – №3. – P. 311-331.
91. Bremer K. Early Cretaceous lineages of monocot flowering plants / K. Bremer // PNAS. – 2000. – Vol. 97, № 9. – P. 4707-4711.
92. Brown N. E. Notes on the genera *Cordyline*, *Dracaena*, *Pleomele*, *Sansevieria* and *Taetsia* / N. E. Brown // Kew Bulletin of Miscellaneous Information. – 1914. – P. 273-279.
93. Brown N. E. *Sansevieria*: a monograph of all the known species/ N. E. Brown// Bull. Misc. Inf. R. Bot. Gard. Kew. – 1915. – P. 185-261.
94. Brückner C. Clarification of the carpel number in Papaverales, Cappareales and Berberidaceae / C. Brückner // Bot. Rev. – 2000. – Vol. 66, № 2. – P. 155-307.
95. Burger W. C. The Piperales and the monocots: Alternate hypotheses for the origin of monocotyledonous flowers / W. C. Burger // Bot. Rev. (Lancaster). – 1977. – Vol. 43. – P. 346-393.
96. Buzgo M. Floral structure and development of Acoraceae and its systematic relationships with basal angiosperms / M. Buzgo, P. K. Endress // Int. J. Pl. Sci. – 2000. – Vol. 161. – P. 23-41.
97. Buzgo M. Flower structure and development of Araceae compared with alismatids and Acoraceae / M. Buzgo // Bot. J. Linn. Soc. – 2001. – Vol. 136. – P. 393-425.
98. Byström K. *Dracaena draco* L. in the Cape Verde Islands / K. Byström // Acta Horti Gotoburgensis. – 1960. – Vol. 23. – P. 179-214.
99. Chaninian B. J. The splendid *Sansevieria*: an account of the species / B. J. Chaninian. – Buenos Aires, 2005. – 178 p.

100. Chase M. W. New circumscriptions and a new family of asparagoid lilies: genera formerly included in Asteliaceae / M. W. Chase, P. J. Rudall, J. G. Conson // *Kew. Bull.* – 1996. – Vol. 51, № 4. – P. 667-680.
101. Chase M. W. Monocot relationships: an overview/ M. W. Chase // *Amer. G. Bot.*, 2004. – Vol.91, № 10. – P. 1645-1655.
102. Chase M. W. A subfamilial classification the expanded Asparagales families Amaryllidaceae, Asparagaceae and Xanthorrhoeaceae / M. W. Chase., J. L. Reveal, M. F. Fay // *Bot. G. Linn. Soc.*, 2009. – Vol. 161, № 5. – P. 132-136.
103. Collenette S. *Dracaena* in Saudi Arabia / S. Collenette // *BCSJ, UK*, 2003. – Vol. 18. – P. 33-37.
104. Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants / A. Cronquist. – New York Botanical Garden, Columbia University Press, New York, NY, 1981. – 1262 p.
105. Dahlgren R. M. A revised system of classification of the angiosperms / R. M. Dahlgren // *Bot. J. Linn. Soc.*, 1980. – Vol. 80, № 2. – P. 91-124.
106. Dahlgren R. M. T. The families of the monocotyledons / R. M. T. Dahlgren, H. T. Clifford, P. F. Yeo // Berlin Heidelberg, New York: Springer. – 1985. – P. 144-146.
107. Daumann E. Das Blütennektarium der Monocotyledonen unter besonderer Berücksichtigung seiner systematischen und phylogenetischen Bedeutung / E. Daumann // *Feddes Repert.* – 1970. – Bd.80, H. 7-8. – S. 463-590.
108. Doyle J. A. Morphological phylogenetic analysis of basal angiosperms: Comparison and combination with molecular data / J. A. Doyle, P. K. Endress // *Int. J. Pl. Sci.* – 2000. – Vol. 161(Suppl.). – S. 121-153.
109. *Dracaena* / [Bos J. J., Cullen J., Walters S. M., Brady A. et. al.] // *European garden flora 1.* – Cambridge: Cambridge Univ. Press. – 1986. – P. 285-28.
110. Eames A. *Morphology of angiosperms* / A. Eames. – New York; Toronto; London, 1961. – 518 p.
111. Eichler A. W. *Bluthendiagramme* / A. W. Eichler. – Leipzig: Engelmann, 1975. – T. 1. – 348 s.
112. Eichler A. W. *Syllabus der vorlesungen über Phanerogamen Kunde* / A. W. Eichler. – Kiel : Schwerische Buchhandlung, 1876. – 36 s.
113. Eguiarte L. E. Hutchinson (Agavales) vs. Huber y Dahlgren (Asparagales): análisis moleculares sobre la filogenia y evolución de la familia Agavaceae sensu Hutchinson dentro de las monocotiledóneas / L. E. Eguiarte // *Bot. Soc. Bot. Mexico.* – 1995. – Vol. 56. – P. 46-56.
114. Endress P. K. Major evolutionary traits of monocot flowers. in *Monocotyledons: Systematics and Evolution* / P. K. Endress // *Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond.* – 1995. – P. 43-79.
115. Endress P. K. The flowers in extant basal angiosperms and inferences on ancestral flowers / P. K. Endress // *Int. J. Pl. Sci.* – 2001. – Vol. 162. – P. 1111-1140.

116. Endress P. K. Carpels in *Brasenia* (Cabombaceae) are completely ascidiate despite a long stigmatic crest. / P. K. Endress // *Ann. Bot. (Oxford)*. – 2005. – Vol. 96. – P. 209-215.
117. Endress P. K. Reconstructing the ancestral Angiosperm flower and its initial specialization / P. K. Endress, J. A. Doyle // *Amer. Journ. of Bot.* – 2009. – Vol. 96, № 1. – P. 22-66.
118. Endress P. K. Gynoecium structure and evolution in basal angiosperms / P. K. Endress, A. Igersheim // *Int. J. Pl. Sci.* – 2000. – 161(Suppl.). – S. 211-223.
119. Engler A. *Sylabus der Pflancen familien* / A. Engler – Berlin: Borntraeger, 1892. – T. 23. – 184 s.
120. Engler A. *Syllabus der Pflanzenfamilien*. – 2 Aufl. / A. Engler. – Berlin: Borntraeger. – 1898. – 214 s.
121. Engler A. *Syllabus der Pflanzenfamilien* / A. Engler. – Berlin: Borntraeger, 1904. – 237 s.
122. Engler A. Eine neue baumartige *Dracaena* aus dem gueneensischen Africa / A. Engler // *Engl. Bot. Jahrb.* – 1925. – № 131. – S. 19-21.
123. Engler A. *Syllabus der Pflanzenfamilien*. – 12 Aufl. / A. Engler // Herausgegeben von H. Melchior. II (Angiosperm). Berlin: Nikolassee (Borntraeger), 1964. – S. 513-543.
124. Esau K. The phloem / K. Esau // *Encyclopedia of plant anatomy*. – Berlin : Gebrüder Borntraeger, 1969. – 478 p.
125. Eyde R. H. Systemtic anatomy of the flower and fruit of *Corokia* / R. H. Eyde // *Amer. J. Bot.* – 1966. – Vol. 53. – P. 833-847.
126. Eyde R. H. The peculiar gynoecial vasculature of *Cornaceae* and its systematic significance / R. H. Eyde // *Phytomorphology*. – 1967. – Vol. 17. – P. 172-182.
127. Eyde R. H. Evolutionary morphology: distinguishing ancestral structure from derived structure in Flowering Plants / R. H. Eyde // *Taxon*. – 1971. – Vol. 20, №1. – P. 63-73.
128. Eyde R. H. The bases of Angiosperm phylogeny: floral anatomy / R. H. Eyde // *Ann. Mo. Bot. Gard.* – 1975. – Vol. 62. – P. 521-537.
129. Evolution of apocarpy in *Alismatidae* using phylogenetic evidence from chloroplast *rbcL* gene sequence data / J. M. Chen, D. Chen, W. R. Gituru, Q. F. Wang // *Bot. Bull. Acad. Sin.* – 2004. – Vol. 45. – P. 33-40.
130. Fishchuk O. Gynoecium structure in *Sansevieria trifasciata* Prain . (*Asparagaceae* Juss.) with septal emphasis on the septal nectary / O. Fishchuk, A. Odintsova, A. Sulborska // *Plant – the source of research material: 3<sup>rd</sup> International Conference and Workshop (16-18 October, 2013)*. – Lublin, 2013. – P. 105.
131. Fishchuk O. Gynoecium structure in *Dracaena fragrans* (L.) Ker Gawl., *Sansevieria parva* N.E. Brown and *Sansevieria trifasciata* Prain (*Asparagaceae*) with septal emphasis on the structure of the septal nectary / O. Fishchuk, A. Odintsova, A. Sulborska // *Acta Agrobotanica*. – Polish Botanical Society, 2013. – Vol. 66 (4). – P. 55-64.



132. Floral nectaries in Monocotyledons: distribution and evolution [Smets E. F., Ronse Decraene L.-P., Caris P., Rudall P. J.] / K. L. Wilson, D. A. Morrison [eds.] // *Monocots: systematics and evolution*. Melbourne: CSIRO, 2000. – P. 230-240.
133. Forsberg F. R. *Miscellaneous Notes on Hawaiian Plants – 3* / F. R. Forsberg // Bernice P. Bishop Museum – *Occasional Papers XXIII*. – 1967. – Vol. XXIII. – P. 31-32.
134. Frank F. R. *Guide to Agave, Cinnamomum, Corymbia, Eucalyptus, Pandanus, and Sansevieria in the flora of Florida* / F. R. Frank // *Phytoneuron*. – 2012. – Vol. 102. – P. 1-23.
135. Hallier H. *L'origine et le système phylétique des Angiospermes exposés à l'aide de leur arbrogénéalogie* / H. Hallier // *Arch. Néerl. Sci. Exact. Nat. Ser. 3B*. – T. 1. – 1912. – P. 146-234.
136. Hamann U. *Reihe Commelinales* / U. Hamann // *Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien, II*, 12th ed. Borntraeger, Berlin. – 1964. – P. 549-561.
137. Heel van W. A. *On the development of some gynoecia with septal nectaries* / W. A. van Heel // *Blumea*, 1988. – Vol. 33. – P. 477-504.
138. Henslow G. *On the origin of floral aestivations. With note on the structure of the cruciferous flower on that of Adoxa and of the corolla of Primula* / G. Henslow. – London, 1876. – 20 p.
139. Humbert H. *Flore de Madagascar. Famille 40* / H. Humbert // *Lilacées*. – 1938. – S. 1-147.
140. Hutchinson J. *The families of flowering plants.* / J. Hutchinson // *II. Monocotyledons*. – London: Macmillan, 1934. – 234 p.
141. Hutchinson J. *The families of flowering plants* / J. Hutchinson // *Monocotyledons*. Clarendon Press, Oxford. – 1934. – Vol. II. – 243 p.
142. Hutchinson J. *Flora of West Tropical Africa.* / J. Hutchinson. – London : The Crown Agents For The Colonies. – Vol. 2. – 1936. – 383 p.
143. Hutchinson J. *The families of flowering plants. 3 ed.* / J. Hutchinson. – Clarendon Press, Oxford. – 1973. – 968 p.
144. *Hydatellaceae identified as a new branch near the base of the angiosperm phylogenetic tree* [Saarela J. M., H. S. Rai, J. A. Doyle, P. K. Endress] // *Nature*. – 2007. – Vol. 446. – P. 312-315.
145. John H. St. *List and summary of the flowering plants in the Hawaiian Islands* / H. St. John. – Hawaii. – 1973. – 519 p.
146. John H. St. *Monograph of the Hawaiian Species of Pleomele (Liliaceae)* *Hawaiian Plant studies 103* / H. St. John. // *Pacific Science*. – 1985. – Vol. 39, №2. – P. 171-190.
147. Kocyan A. *The discovery of polyandry in Curculigo (Hypoxidaceae): Implications for androecium evolution of asparagoid monocotyledons* / A. Kocyan // *Ann. Bot. (Oxford)*. – 2007. – Vol. 100. – P. 241-248.
148. Kocyan A. P. *Floral structure and development and systematics of some 'lower' Asparagales* / A. Kocyan, P. K. Endress // *Pl. Syst. Evol.* – 2001. – Vol. 229. – P. 187-216.

149. Kubitzki K. Systematics and Evolution / K. Kubitzki, P. J. Rudal, M. S. Chase // The families and genera of vascular plants. – 1998. – Vol. III. – P. 23-33.
150. Leinfellner W. Der Bauplan des syncarpen Gynoeceums / W. Leinfellner // Österr. Bot. Zeitschr. – 1950. – Bd. 97, H. 3-5. – S. 403-436.
151. Leins P. Flower and fruit. Morphology, ontogeny, phylogeny, function and ecology / P. Leins, C. Erbar. – Stuttgart, 2010. – 449 p.
152. Leroy A. *Dracaena draco*, part of the history of the Canary Islands / A. Leroy // *Sansevieria*. – 2004. – Vol. 10. – P. 8-11.
153. Lu P.-L. Phylogenetics of the plant genera *Dracaena* and *Pleomele* (Asparagaceae) / P.-L. Lu, C. Morden // *Botanica Orientalis – Journal of Plant Science*. – 2010. – Vol. 7. – P. 64-72.
154. Lu P.-L. Phylogenetic Relationships among Dracaenoid Genera (Asparagaceae:Nolinoideae) Inferred from Chloroplast DNA Loci / P.-L. Lu, C. Morden // *Systematic Botany*. – 2014. – Vol. 39, № 1. – P. 90-104.
155. Malagasy *Dracaena* Vand. ex. L. (Ruscaceae): an investigation of discrepancies between morphological features and spatial genetic structure at a small evolutionary scale / [Buerki S., Callmander M. W., Schupfer F. and others] // *Plant. Syst. And Evol.* – 2009. – Vol. 280. – P. 15-28.
156. Mansfeld P. A. Neugliederung der Gattung *Sansevieria* (Asparagaceae) / P. A. Mansfeld // *Kakteen und Andere Sukkulente*. – 2013a. – Jg. 64, H. 2. – S. 35-38.
157. Marrero A. A new species of the wild dragon tree, (*Dracaenaceae*) from Gran Canaria and its taxonomic and biogeographic implications / A. Marrero, R. S. Almeida, M. Gonzales-Martin // *Bot. J. Linn. Soc.* – 1998. – Vol. 128. – №3. – P. 291-314.
158. Mayo S. J. Observations of gynoecial structure in *Philodendron* (Araceae) / S. J. Mayo // *Bot. J. Linn. Soc.* – 1989. – Vol. 100. – P. 139-172.
159. Menale B. A plea to restore Petagna's authorship for the genus *Sansevieria*, nom. cons. (Liliaceae) / B. Menale, P. De Luca, E. Del Guacchio // *Taxon*. – 2013. – Vol. 62, 2. – P. 387-390.
160. Mies B. A. The phytogeography of Soqatra: evidence for disjunctive taxa, especially with Macaronesia / B. A. Mies // *Proceedings of the First Int. Symposium on Soqatra Island: Present and future*. – 1996. – Vol. 1. – P. 83-105.
161. Migahid F. M. Flora of Saudi Arabia / F. M. Migahid // *Monocotyledons*, King Saud University Press, 1989. – P. 1-150.
162. Miller A. Plants of Dhofar. The Southern Region of Oman. Traditional, Economic and Medicinal Uses / A. Miller, M. Morris. – Oman, 1988. – 361 p.
163. Molecular phylogenetic of Liliaceae [M. W. Chase, M. R. Duwall, H. G. Hills et al] // *Monocotyledons: systematic and evolution*. – Richmond, 1995. – Vol. 161, № 2. – P. 109-137.
164. Molecular phylogenetics of Ruscaceae sensu lato and related families (Asparagales) based on plastid and nuclear DNA sequences [J. H. Kim, D. K. Kim, T. F. Fores, et al] // *Ann. Bot.*, 2010. – № 106. – P. 775-780.
165. Morphology of Hydatellaceae, an anomalous aquatic family recently recognized as an early-divergent angiosperm lineage [P. J. Rudall, D. D. Sokoloff,

- M. V. Remizowa, J. G. Conran, // Amer. J. Bot. – 2007. – Vol. 94, N 7. – P. 1073-1092.
166. Morphology and development of the gynoecium in Centrolepidaceae: The most remarkable range of variation in Poales [Sokoloff D., Remizowa M. V., Linder H. P., Rudall P. J.] // Amer. J. Bot. – 2009. – Vol. 96. – P. 1925-1940.
167. Moseley M. F. J. Some thoughts of a phylogenetic anatomist on the evolution of the flower1 / M. F. J. Moseley // Advances in Plant morphology. – Meerut. – 1972. – P. 394-407.
168. Multigene analyses of monocot relationships: A summary [M. W. Chase, M. F. Fay, D. S. Devey, O. Maurin] // Aliso. – 2006. – Vol. 22. – P. 63-75.
169. Nakayama H. Expression patterns of AADL, A CRABS CLAW ortholog in *Asparagys asparagoides* (Asparagaceae) demonstrate a stepwise evolution of CRC/DL subfamily of YABBY genes / H. Nakayama, T. Yamaguchi, H. Tsukaya // Am. J. of Bot. – 2010, Vol. 97, № 4. – P. 591-600.
170. Novikoff A. Some aspects of gynoecium morphology in three bromeliad species / A. Novikoff, A. Odintsova // Wulfenia. – 2008. – Vol. 15. – P. 13-24.
171. Odintsova A. Morphology and vascular anatomy of the flower of *Lagerstroemia indica* L. (Lythraceae) with some phylogenetic implications // Wulfenia. – 2008. – Vol. 15. – P. 51-62.
172. Palmer E. Threes of Southern Africa covering all known indigenous species in the Republic in South Africa, South West Africa, Botswana, Lesotho and Swaziland / E. Palmer, N. Pitman // The lily family. – 1972. – Vol. 1. – P. 401-402.
173. Patil D. A. The nectaries in Agavaceae / D. A. Patil, R. M. Pai // Acta Bot. Indica. – 1985. – Vol. 13. – P. 289-291.
174. Patil D. A. Floral anatomy in relation to taxonomy of Agavaceae / D. A. Patil, R. M. Pai // Acta Bot. Indica. – 1988. – Vol. 16. – P. 276-277.
175. Patil D. A. The Agavaceae: Taxonomic and Phylogenetic Appraisal / D. A. Patil, R. M. Pai // J. of Exp. Scien. – 2010. – Vol. 2, Issue 3. – P. 20-24.
176. Perrier de la Bathic H. Les Snilax et lex Dracaena de Madagascar / H. Perrier // Notulae System. – 1936. – № 5. – P. 82-105.
177. Philipson W. R. Is the grass gynoecium monocarpellary? / W. R. Philipson // Amer. J. Bot. – 1985. – Vol. 72. – P. 1954-1961.
178. Phylogeny of the monocots based on ndhF: Evidence for widespread concerted convergence [T. J. Givnish, J. C. Pires, S. W. Graham, M. A. McPherson] // Aliso. – 2006. – Vol. 22. – P. 28-51.
179. Puri V. The angiosperm ovule / V. Puri // Proc. 57<sup>th</sup> Indian Sci. Congr. Kharagphur, 1970. – P. 1-36.
180. Remizowa M. Inflorescence and floral morphology in *Tofieldia* (Tofieldiaceae) compared with Araceae, Acoraceae and Alismatales s.str. / M. Remizowa, D. Sokoloff // Bot. Jahrb. Syst. – 2003. – Vol. 124, № 3. – P. 255-271.
181. Remizowa M. V. Patterns of floral structure and orientation in *Japonolirion*, *Narthecium*, and *Tofieldia* / M. V. Remizowa, D. D. Sokoloff, P. J. Rudall // Aliso. – 2006. – Vol. 22. – P. 159-171.

182. Remizowa M. V. Evolution of the monocot gynoecium: evidence from comparative morphology and development in *Tofieldia*, *Japonolirion*, *Petrosavia* and *Narthecium* / M. V. Remizowa, D. D. Sokoloff, P. J. Rudall // *Plant Syst. Evol.* – 2006. – Vol. 258, № 3-4. – P. 183-209.
183. Remizowa M. V. Floral and inflorescence morphology supports inclusion of Tofieldiaceae in expanded order Alismatales / M. V. Remizowa, D. D. Sokoloff // J. Schoenenberger, M. von Baltazar, M. Matthews (eds.) *Flowers: Diversity, Development and Evolution. Program and abstracts.* Zurich, July 5-7, 2002. – Zurich: Institute of systematic Botany, 2002. – P. 78.
184. Remizowa M. V. Flower development in *Tofieldia coccinea* (Tofieldiaceae) / M. V. Remizowa / C. Bayer et al. (eds.) // *Palmarum Hortus Francofurtensis. PHF 7. Abstracts.* 16<sup>th</sup> International Symposium Biodiversity and Evolutionary Biology of the German Botanical Society (DGB). 17<sup>th</sup> International Senkenberg Conference. September 21-27, 2003. Frankfurt am Main: Palmengarten, 2003. – P. 220.
185. Remizowa M. V. Evolution of the monocot gynoecium: Evidence from comparative morphology and development in *Tofieldia*, *Japonolirion*, *Petrosavia* and *Narthecium* / M. V. Remizowa, D. D. Sokoloff, P. J. Rudall // *Pl. Syst. Evol.* – 2006b. – Vol. 258. – P. 183-209.
186. Postgenital carpel fusion does not always co-occur with septal nectaries in monocots: evidence from *Isidrogalvia* (Tofieldiaceae) / [Remizowa M. V., Sokoloff D. D., Campbell L. M., Stevenson D. W.] // *Systematics: The Sixth Biennial Conference of the Systematics Association.* – Edinburgh: Royal Botanic Garden, 2007. – P. 70.
187. Remizowa M. V. Floral evolution in the monocot family Nartheciaceae (Dioscoreales): evidence from anatomy and development in *Metanarthecium luteo-viride* Maxim / M. V. Remizowa, D. D. Sokoloff, K. Kondo // *Bot. Journ. of the Linn. Soc.* – 2008. – Vol. 158. – P. 1-18.
188. Remizowa M. V. Evolutionary history of the monocot flower / M. V. Remizowa, D. D. Sokoloff, P. J. Rudall // *Ann. Missouri Bot. Gard.* – 2010. – Vol. 97. – P. 617-645.
189. Robust inference of monocot deep phylogeny using an expanded multigene plastid data set [S. W. Graham, J. M. Zgurski, M. A. McPherson, D. M. Cherniawsky] // *Aliso.* – 2006. – Vol. 22. – P. 3-21.
190. Rudall P. J. Systematics of Ruscaceae, Convallariaceae: a combined morphological and molecular investigation / P. J. Rudall, J. G. Conran, M. W. Chase // *Bot. J. Linn. Soc.*, 2000. – Vol. 13, № 4. – P. 73-92.
191. Rudall P. J. Homologies of inferior ovaries and septal nectaries in Monocotyledons / P. J. Rudall // *Int. J. Pl. Sci.* – 2002. – Vol. 163. – S. 261-276.
192. Rudall P. J. Monocot pseudanthia revisited: Floral structure of the mycoheterotrophic family Triuridaceae / P. J. Rudall // *Int. J. Pl. Sci.* – 2003. – Vol. 164. – S. 307-320.

193. Rudall P. J. Unique floral structures and interactive evolutionary themes in Asparagales: insights from a morphological cladistic analysis / P. J. Rudall // *The Bot. Rev.* – 2003. – Vol. 68, № 4. – P. 488-509.
194. Rudall P. J. Fascicles and filamentous structures: Comparative ontogeny of morphological novelties in Triuridaceae / P. J. Rudall // *Int. J. Pl. Sci.* – 2008. – Vol. 169. – P. 1023-1037.
195. Rudall P. J. Roles of synorganisation, zygomorphy, and heterotopy in floral evolution: The gynostemium and labellum of orchids and other lilioid monocots / P. J. Rudall, R. M. Bateman // *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.* – 2002. – Vol. 77. – P. 403-441.
196. Rudall P. J. Morphological phylogenetic analysis of Pandanales: Testing contrasting hypotheses of floral evolution / P. J. Rudall, R. M. Bateman // *Syst. Bot.* – 2006. – Vol. 31. – P. 223-238.
197. Sajo M. G. Floral anatomy of Bromeliaceae, with particular reference to the evolution of epigyny and septal nectaries in commelinoid monocots / M. G. Sajo, P. J. Rudall, C. J. Prychid // *Pl. Syst. Evol.* – 2004. – Vol. 247. – P. 215-231.
198. Schmid R. Functional interpretations of the morphology and anatomy of septal nectaries / R. Schmid // *Acta Bot. Neerl.* – 1985. – №34 (1). – P. 125-128.
199. Sharma A. K. A new concept of a means of speciation in plants / A. K. Sharma // *Caryologia.* – 1956. – № 9, 1. – P. 93-130.
200. Sharma A. K. Evolution and taxonomy of monocotyledons / A. K. Sharma // *Chromosomes Today.* – 1969. – № 2. – P. 54-67.
201. Sharma A. K. Chromosome studies in species of *Dracaena* with special reference to their means of speciation / A. K. Sharma, P. S. Datta // *Journal of Genetics.* – 1960. – Vol. 57. – №1. – P. 43-76.
202. Sharma A. K. Cytological studies as in aid in assessing the status of *Sansevieria*, *Ophiopogon*, and *Curculigo* / A. K. Sharma, M. Chaudhuri // *Nucleus.* – 1964. – № 7. – P. 43-48.
203. Sharma A. K. Cytotaxonomy of *Dracaena* / A. K. Sharma, I. Ghosh // *J. Biol. Sci.* – 1968. – № 11. – P. 45-55.
204. Sokoloff D. D. Flower-like terminal structures in racemose inflorescences: a tool in morphogenetic and evolutionary research / D. Sokoloff, P. Rudall, M. Remizowa // *Journ. Exp. Bot.* – 2006. – Vol. 57, № 13. – P. 3517-3530.
205. Sokoloff D. D. In search of the primitive monocot flower: insights from comparative and developmental morphology / D. Sokoloff, P. Rudall, M. Remizowa // *XVII International Botanical Congress: Abstracts.* Vienna: Robidruck, 2005. – P. 44.
206. Sokoloff D. Flower-like terminal structures in racemose inflorescences: a tool in morphogenetic and evolutionary research / D. Sokoloff, P. Rudall, M. Remizowa // *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A.* – 2006. – Vol. 143. – P. 165.
207. Stevens P. F. Angiosperm Phylogeny Website [Электронный ресурс] / P. F. Stevens – 2013. – Режим доступа: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>.

208. Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants / A. Takhtajan // New York: Columbia University Press. – 1997. – 643 p.
209. Takhtajan A. Flowering plants / A. Takhtajan. – Springer, 2009. – 871 p.
210. The angiosperm phylogeny group. An ordinal classification for the Families of Flowering Plants (APG) // Ann. Missouri Bot. Garden, 1998. – Vol. 85, № 4. – P. 531-553.
211. The angiosperm phylogeny group. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants (APG II) // Bot. J. Linnean Soc., London. – 2003. – Vol. 141, № 4. – P. 399-436.
212. The angiosperm phylogeny group. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants (APG III) // Bot. J. Linnean Soc., 2009. – 161, № 2. – P. 105-121.
213. The International Plant Names Index (IPNI) / The Royal Botanic Gardens, Kew, The Harvard University Herbaria, Australian National Herbarium // [Электронный ресурс]. – 2014. – Режим доступа: <http://www.ipni.org/>
214. Thiselton Dyer. Flora of Tropical Africa / Dyer. Thiselton // Miss. Bot. Gard., London. – 1902. – Vol. VIII. – P. 1-595.
215. Thorne R. F. A phylogenetic classification of the Angiospermae / R. F. Thorne // Evol. Biol. – 1976. – Vol. 9. – P. 35-106.
216. Thorne R. T. The classification and geography of the monocotyledon subclasses Alismatidae, Liliidae, and Commelinidae / R. F. Thorne // Plant Systematics for the 21st Century (Nordenstam, B., G. El-Ghazaly, M. Kassas & T.C. Laurent, eds.). Portland Press, London. – 2000. – P. 75-124.
217. Thorne R. F. An Updated Classification of the Class Magnoliopsida (Angiospermae) / R. F. Thorne // The Botanical Review. – 2007. – № 73. – Vol. 2. – P. 67-182.
218. Thorne R. F. A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III / R. F. Thorne // Bot. Journ. of the Linn. Soc. – 2009. – Vol. 161. – P. 122-127.
219. Tieghem van P. Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur / P. van Tieghem // Mém. Prés. Divers Savants Acad. Sci. Inst. Impérial France. – 1871. – Sér. 2. – Vol. 21. – 261 p.
220. Tillich H.-J. A key for Aspidistra (Ruscaceae), including fifteen new species from Vietnam / H.-J. Tillich // Feddes Repert. – 2005. – Vol. 116. – P. 313-338.
221. Troll W. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen / W. Troll. – Berlin: Borntrager, 1937. – 955 p.
222. Volgin S. A. The evolution of the vascular system of the flower with the inferior ovary of axial nature in Cactaceae / S. A. Volgin // Feddes Repertorium. – 1988. – Bd. 99, H. 7-8. – S. 237-247.
223. Volgin S. A. Vergleichende Morphologie und Gefäßbündelanatomie der Blüte bei den Rivinoideae (Phytolaccaceae) / S. A. Volgin // Flora. – 1988. – Bd. 181, H. 5-6. – S. 325-337.

224. Volgin S. A. Der Bauplan der Blüte und ihres Gefäßbündelsystems bei den Mesembryanthemen / S. A. Volgin // Feddes Repertorium. – 1998. – Bd. 109, H. 1-2. – S. 51-65.
225. Volgin S. A. Gefäßbündelanatomie der Blüte von *Calandrinia grandiflora* Lindl. und *Calandrinia* / S. A. Volgin // Feddes Repertorium. – 1998. – Bd. 109, H. 1-2. – S. 75-88.
226. Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets / [P. A. Goloboffa, J. M. Carpenterb, J. S. Ariasc, D. R. M. Esquivelc] // Cladistics. – 2008. – Vol. 24. – P. 1-16.
227. Wettstein R. Handbuch der systematischen Botanik / R. Wettstein. – Leipzig; Wien: Deuticke, 1901. – T. 4. – 201 s.
228. Wildeman de E. The African *Sansevieria* / E. de Wildeman // Sansevieria Journal. – 1994. – Vol. 3. – P. 70-87.
229. Wildeman de E. Additions a la flore du Congo / E. de Wildeman // Bulletin du Jardin Botanique de L'elat. – 1986. – Vol.V(f.2). – H. 162-168.
230. Wunderlich R. Die Agavaceae Hutchinsons im Lichte ihrer Embryologie, ihres Gynoreum / R. Wunderlich // Staubblatt und Blattbaues Osterreichische botanische Zeitschrift. – 1950. – Bd. 97, № 3-5. – S. 437-502.
231. Zweigelt F. Vergleichende anatomie der Asparagoideae, Aletroideae, Luzuriagoideae und Smilacoideae nebst Bemerkungen über die Beziehungen zwischen Ophiopogoideae und Dracaenoideae / F. Zweigelt // Wiss. Wien. Math.-naturw. – 1912. – Kl. 88. – S. 647-661.



Додаток А  
Мікрофотографії частин квітки досліджених таксонів.

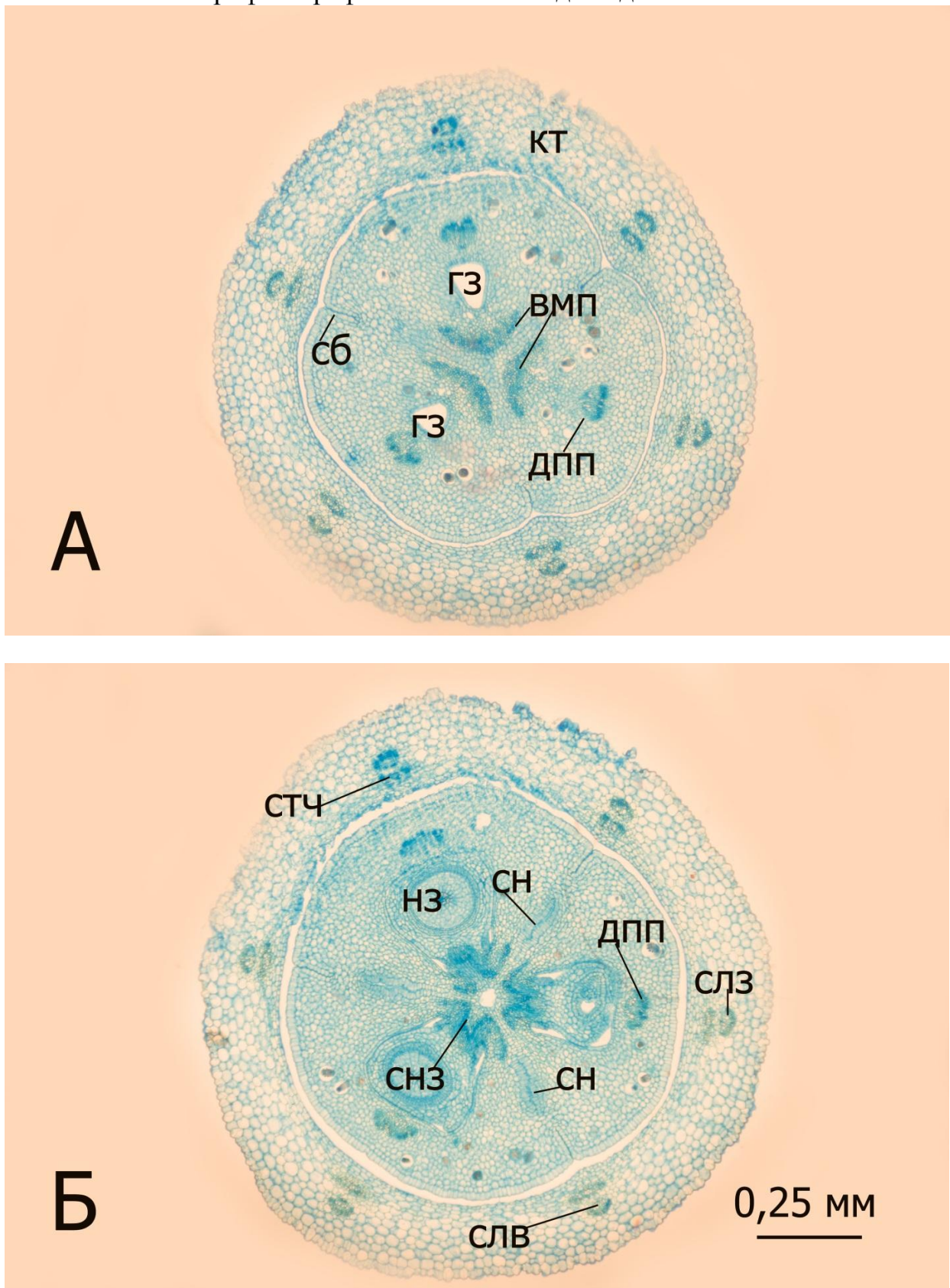


Рис.1.1. *Sansevieria suffruticosa* N. E. Br.: гемісинасцидіатна зона зав'язі (А) та гемісинасцидіатна фертильна зона (Б)

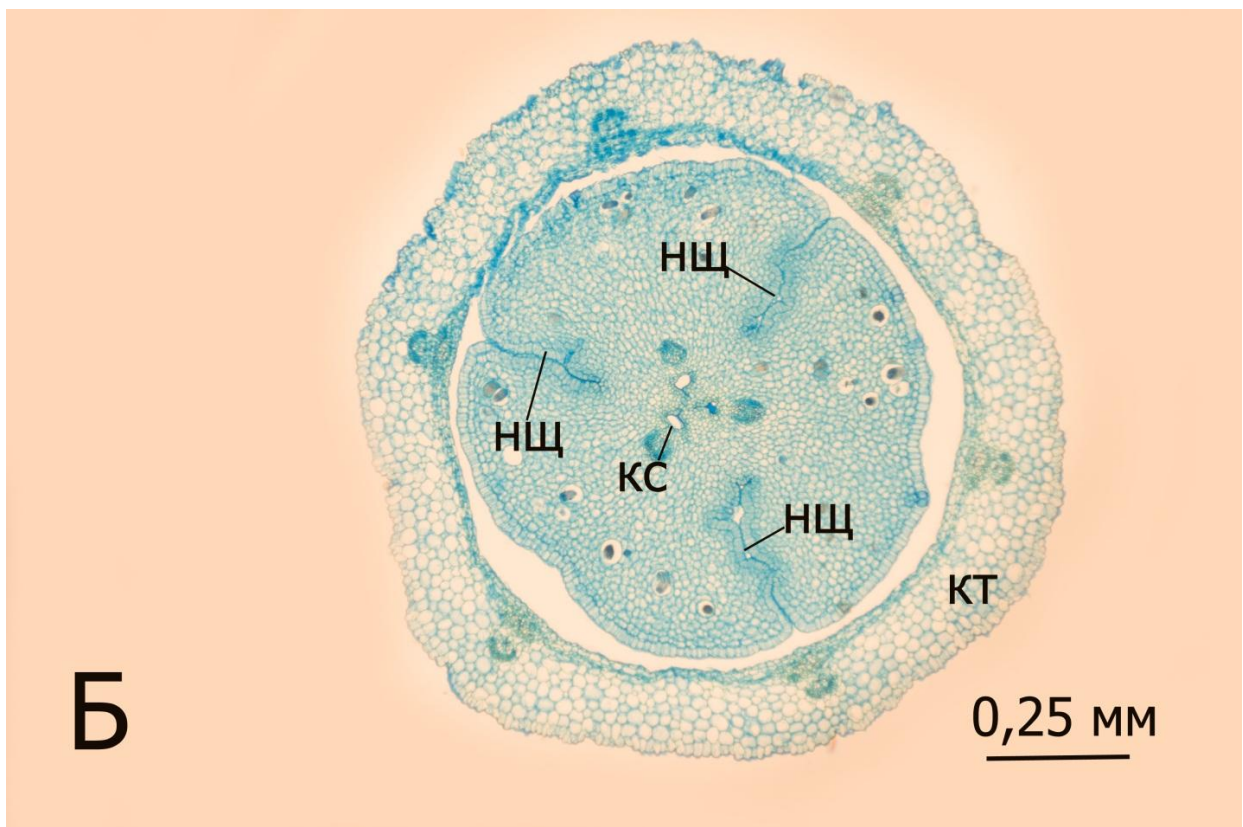
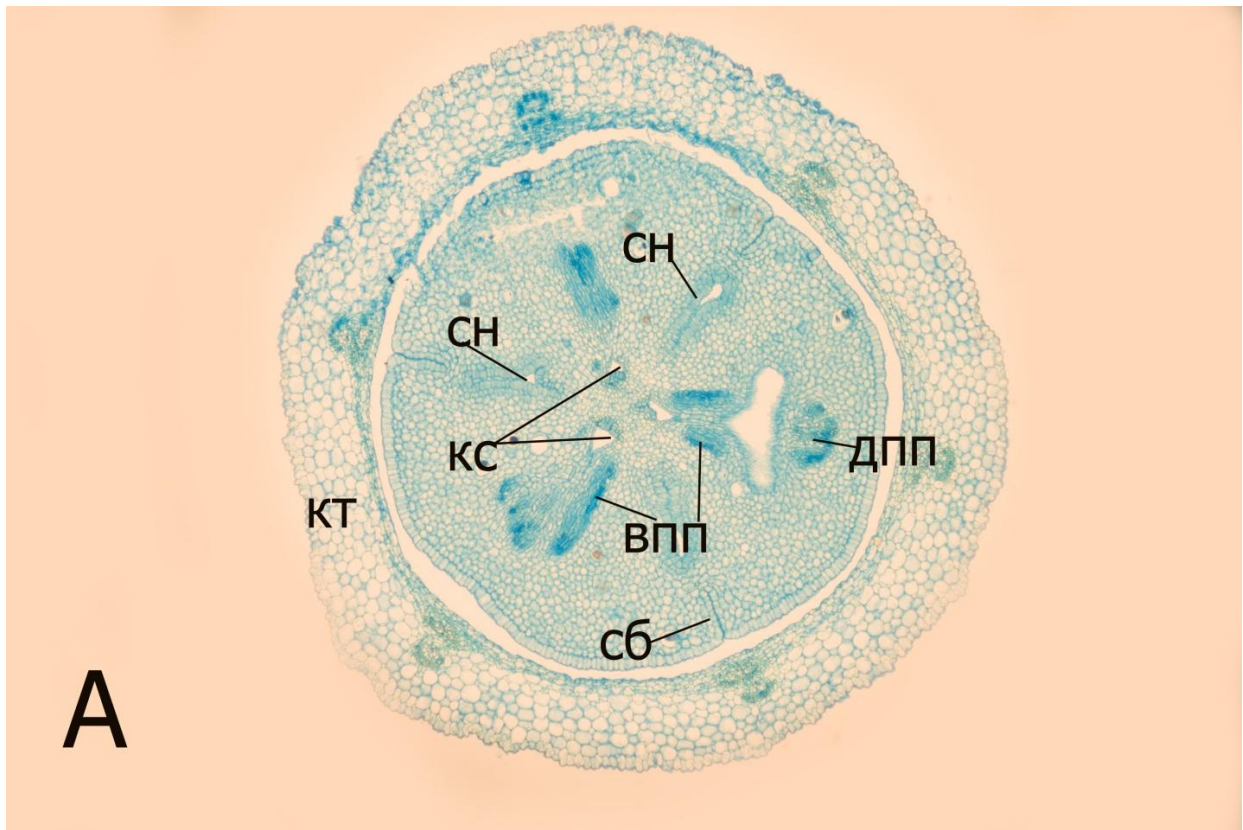


Рис.1.2. *Sansevieria suffruticosa* N. E. Вр.: гемісимплікатна зона зав'язі (А) та асимплікатна зона (Б)



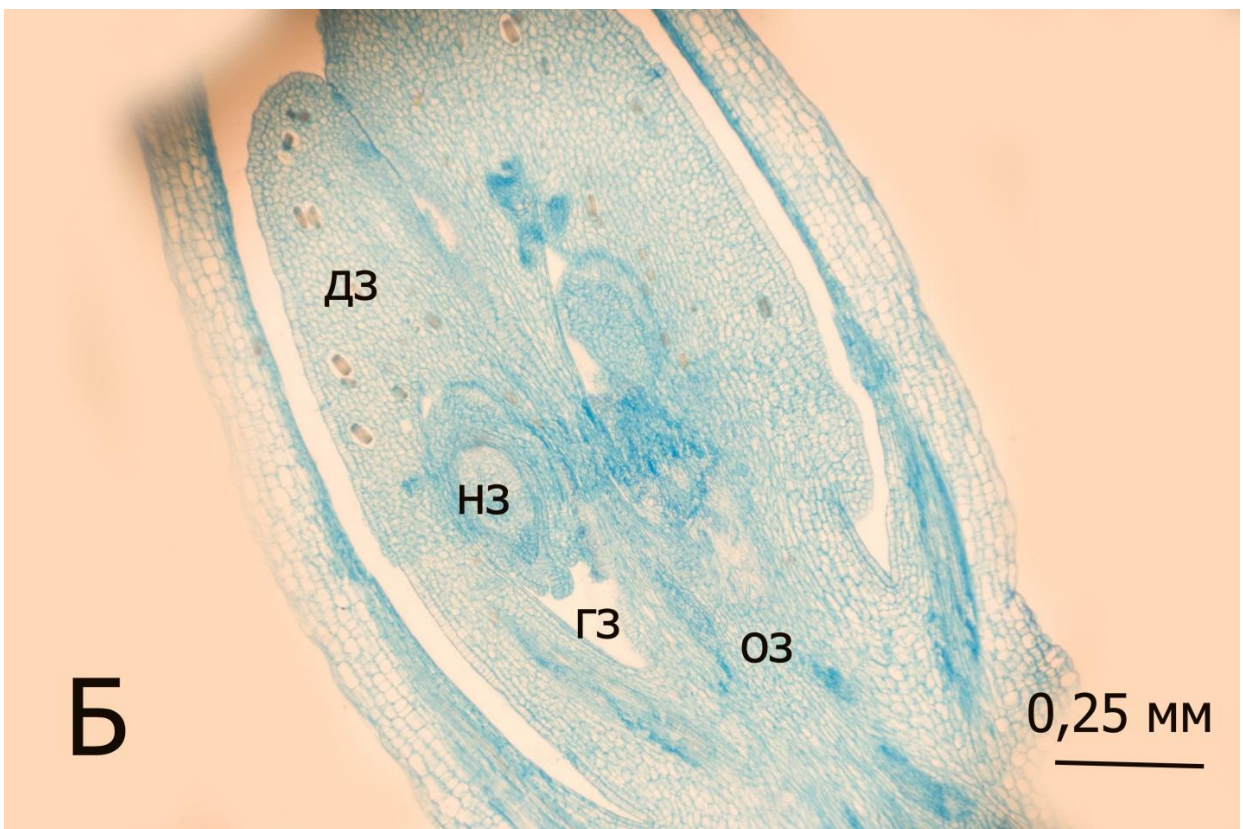
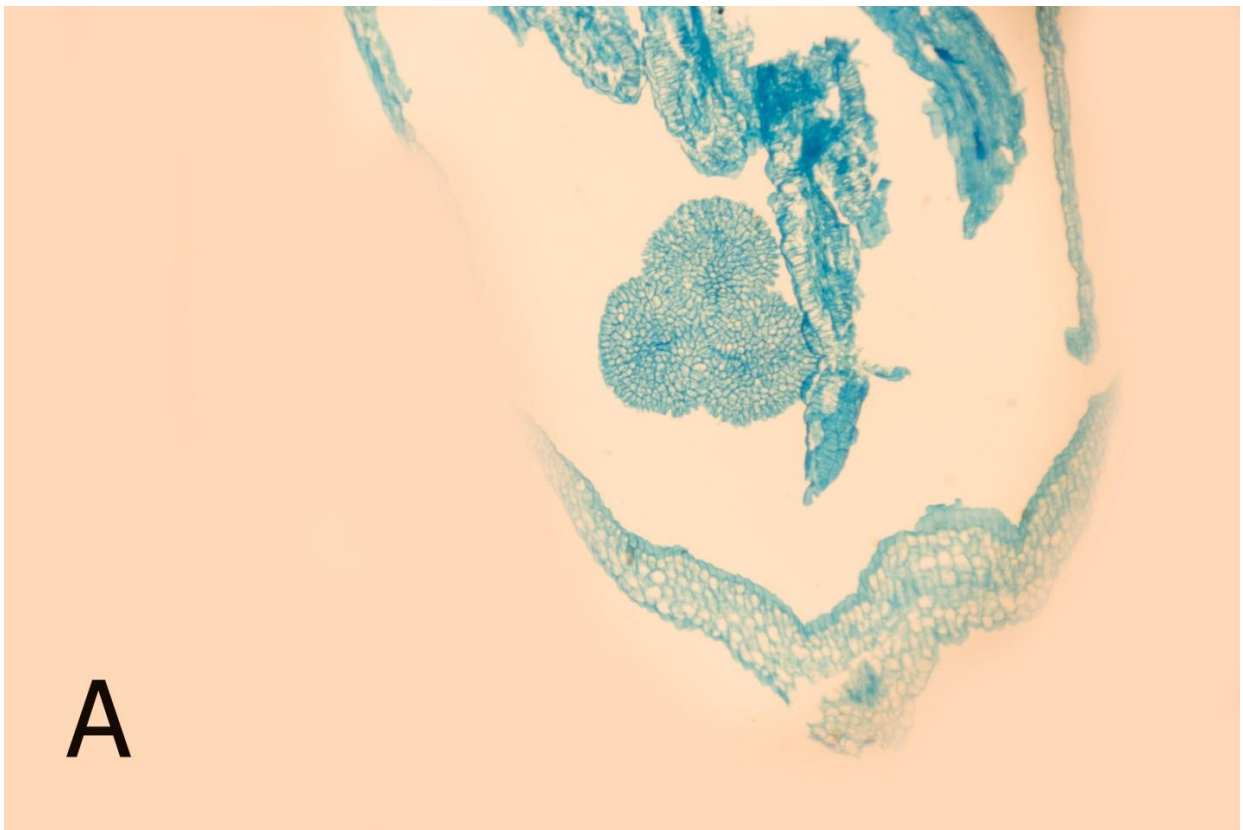


Рис.1.3. *Sansevieria suffruticosa* N. E. Br.: поперечний переріз приймочки (А) та поздовжній переріз зав'язі (Б)

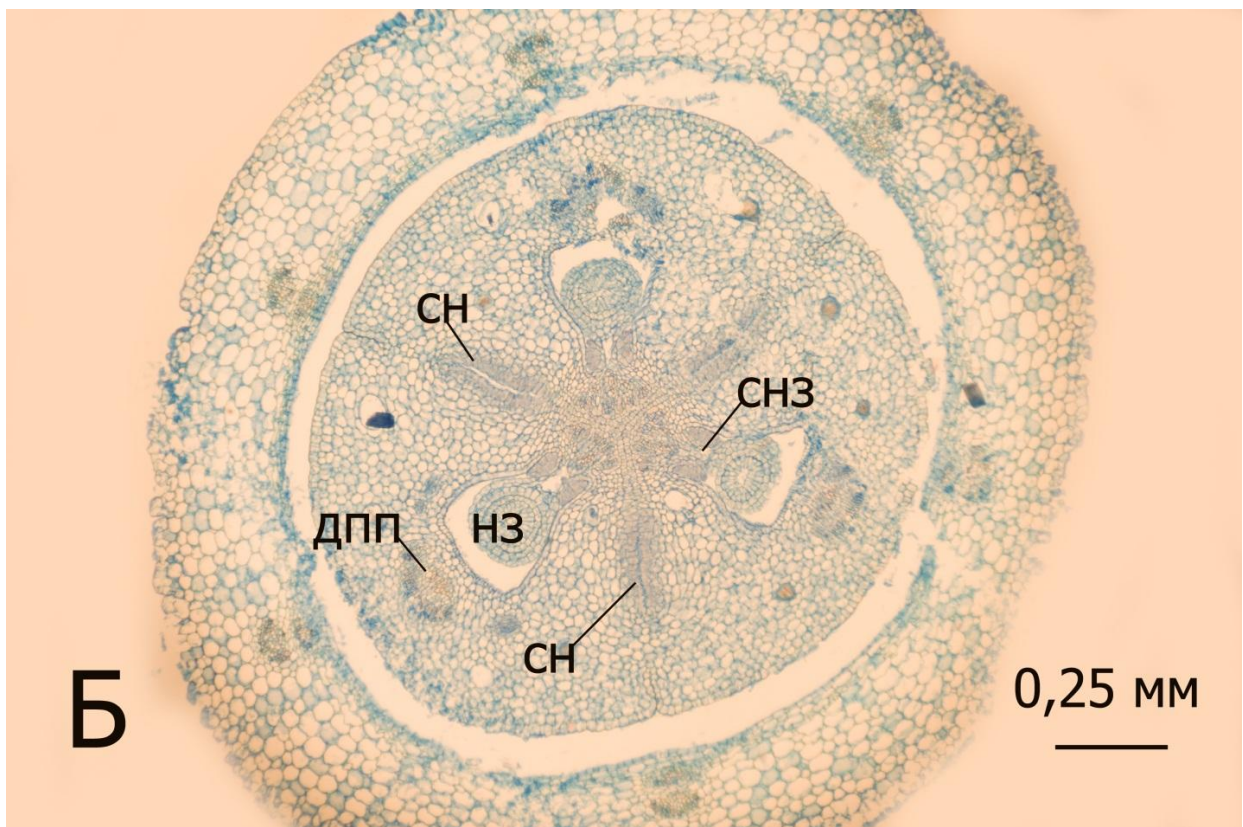
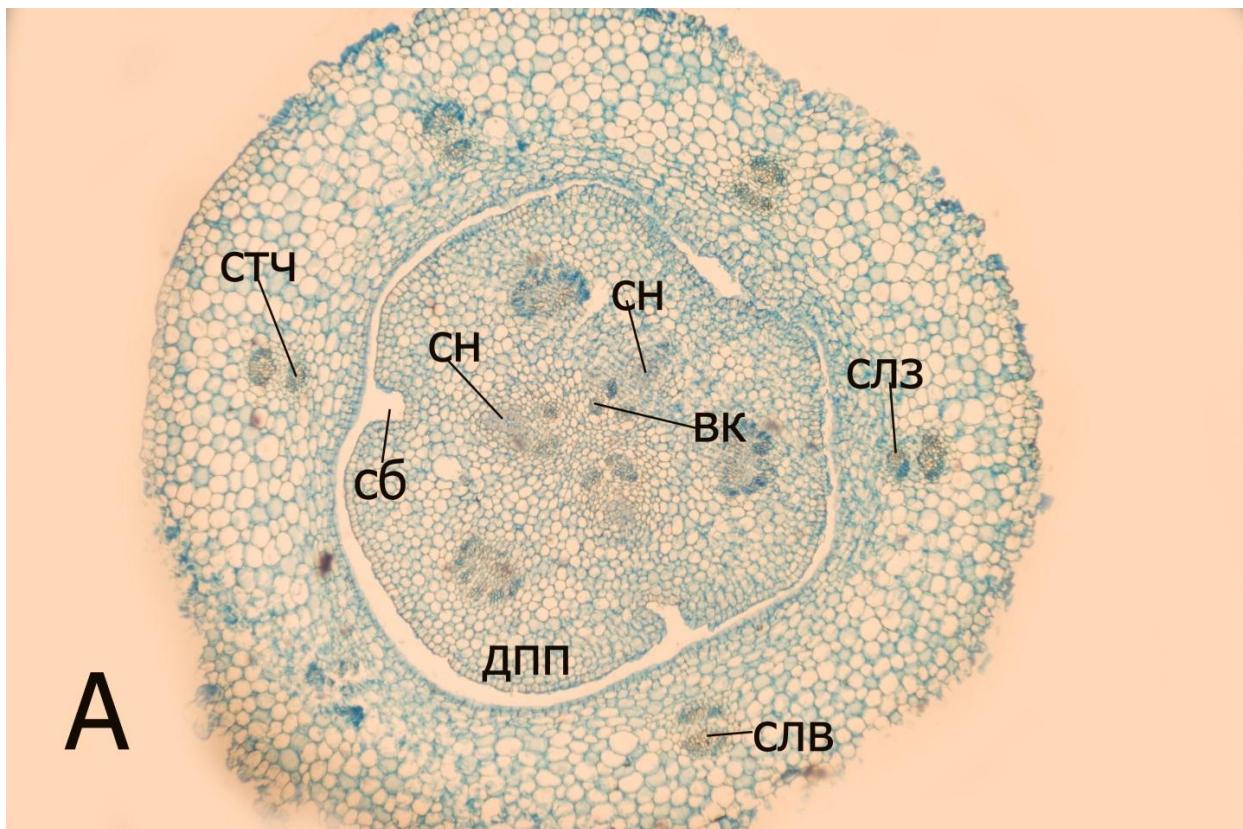


Рис. 2.1. *Sansevieria hyacinthoides* (L.) Druce: основа зав'язі із септальним нектарником (А) та гемсинасцидіатна фертильна зона зав'язі (Б)



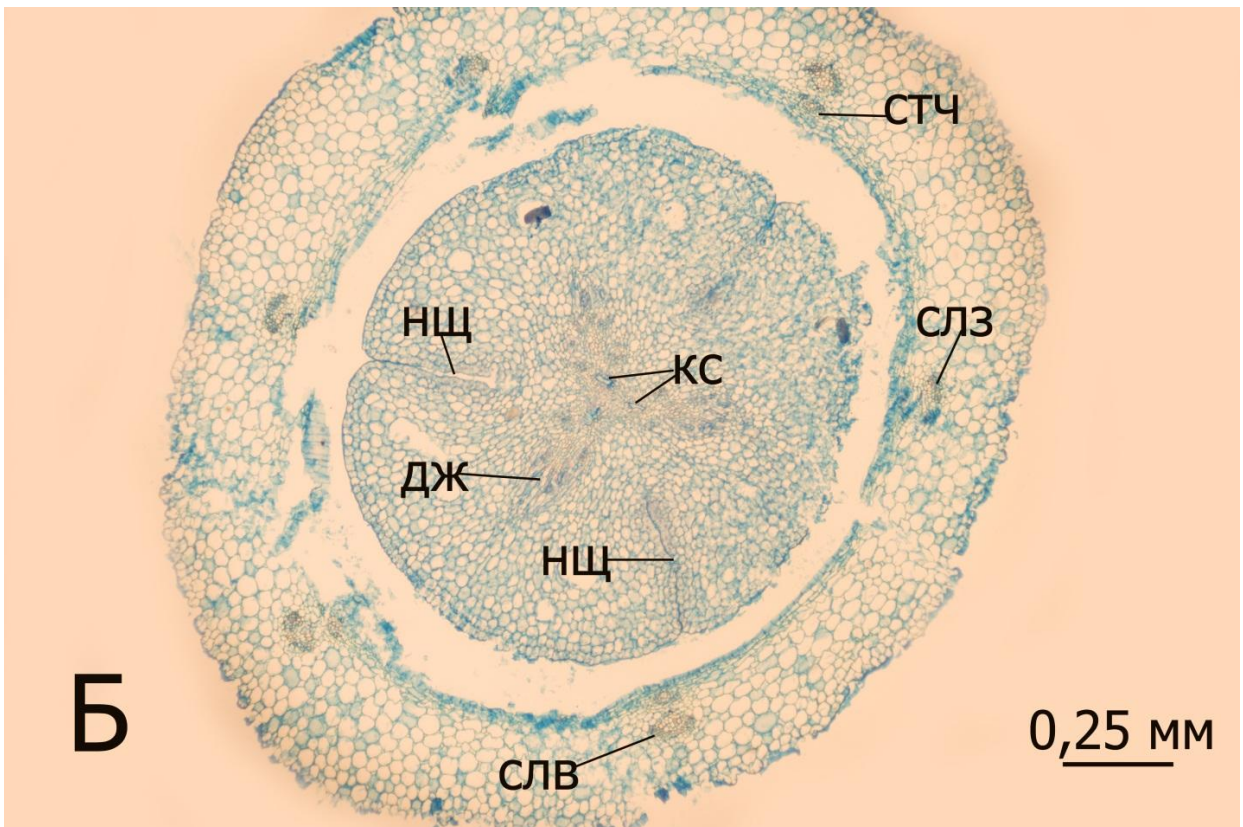
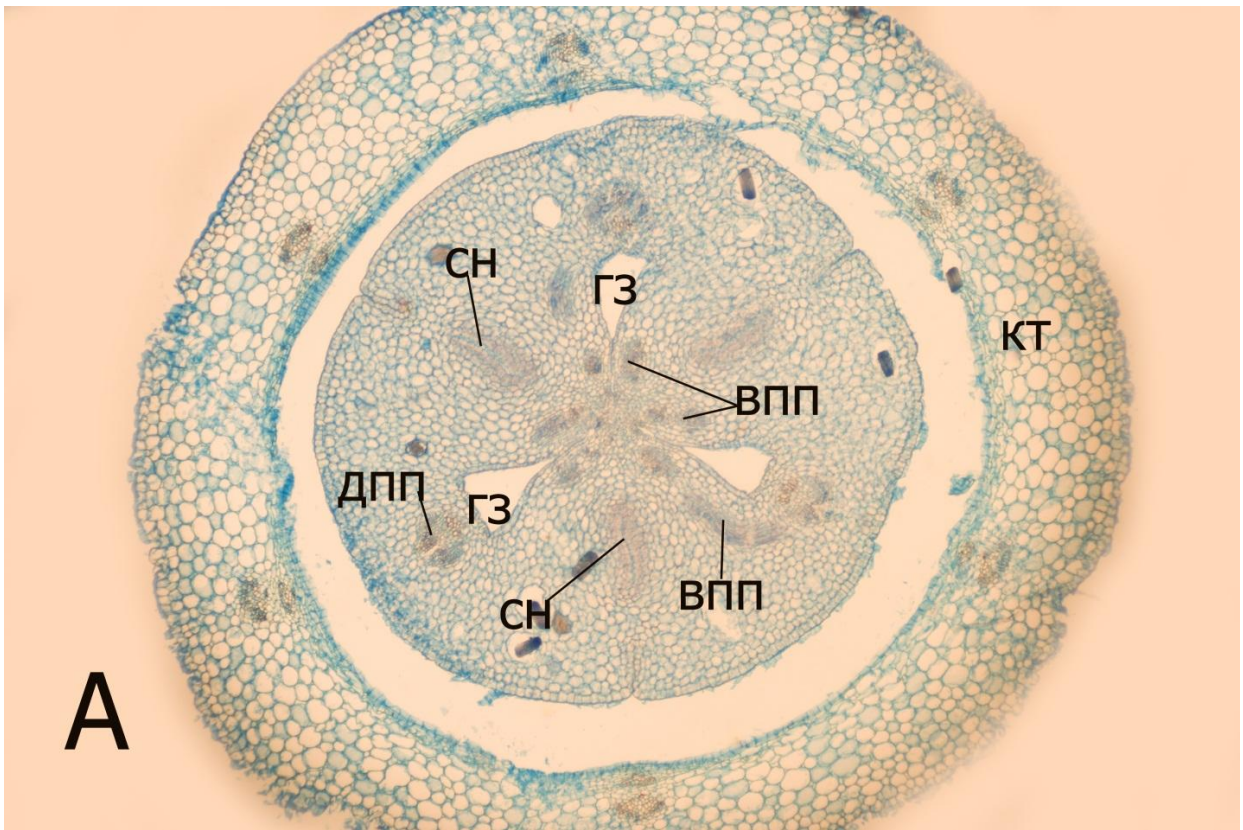


Рис. 2.2. *Sansevieria hyacinthoides* (L.) Druce: гемісимплекатна зона (А) та асимплекатна зона зав'язі



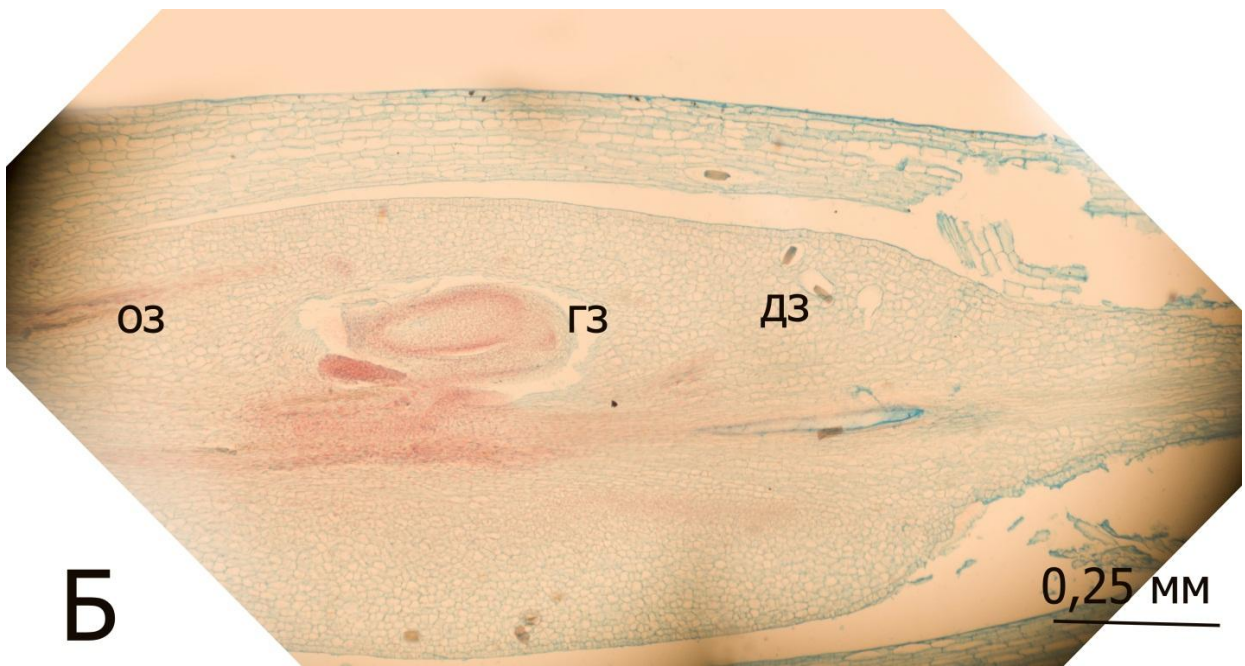
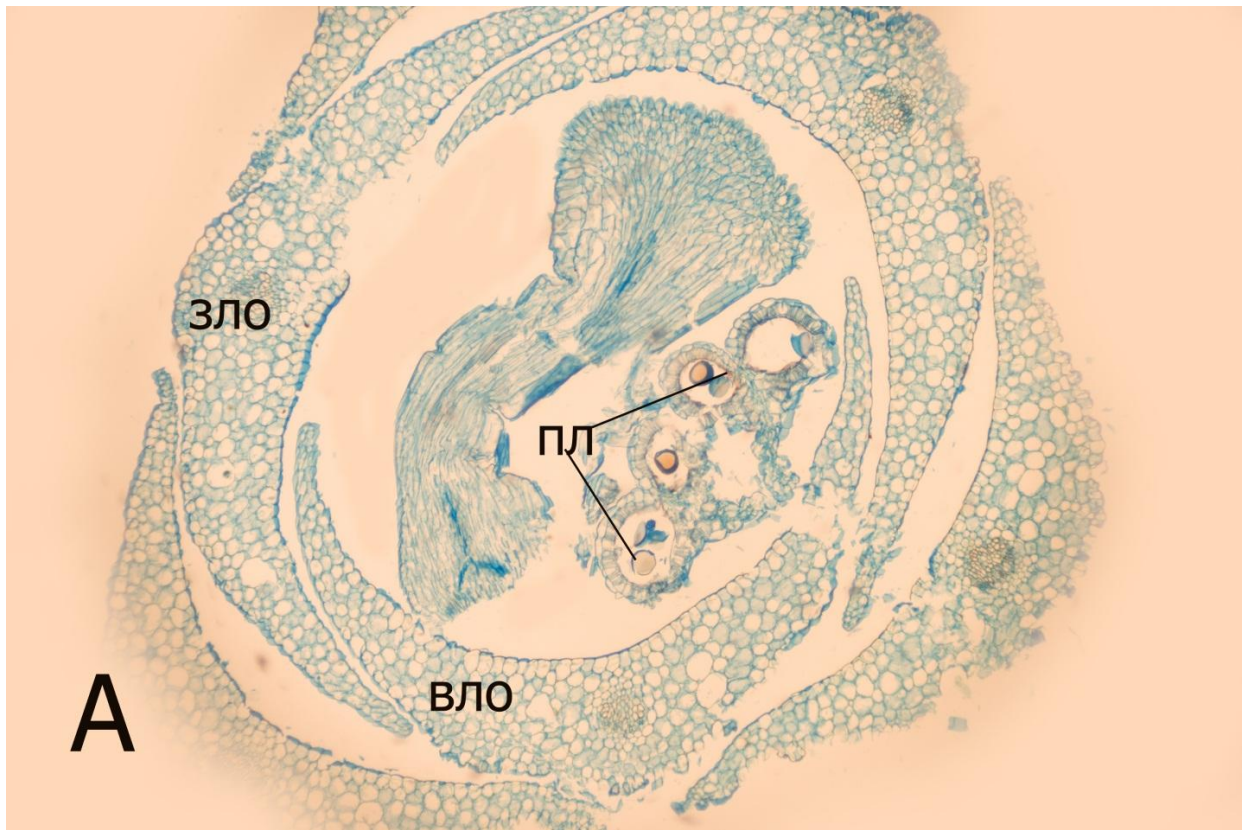


Рис. 2.3. *Sansevieria hyacinthoides* (L.) Druce: поздовжній переріз приймочки (А) та зав'язі (Б)

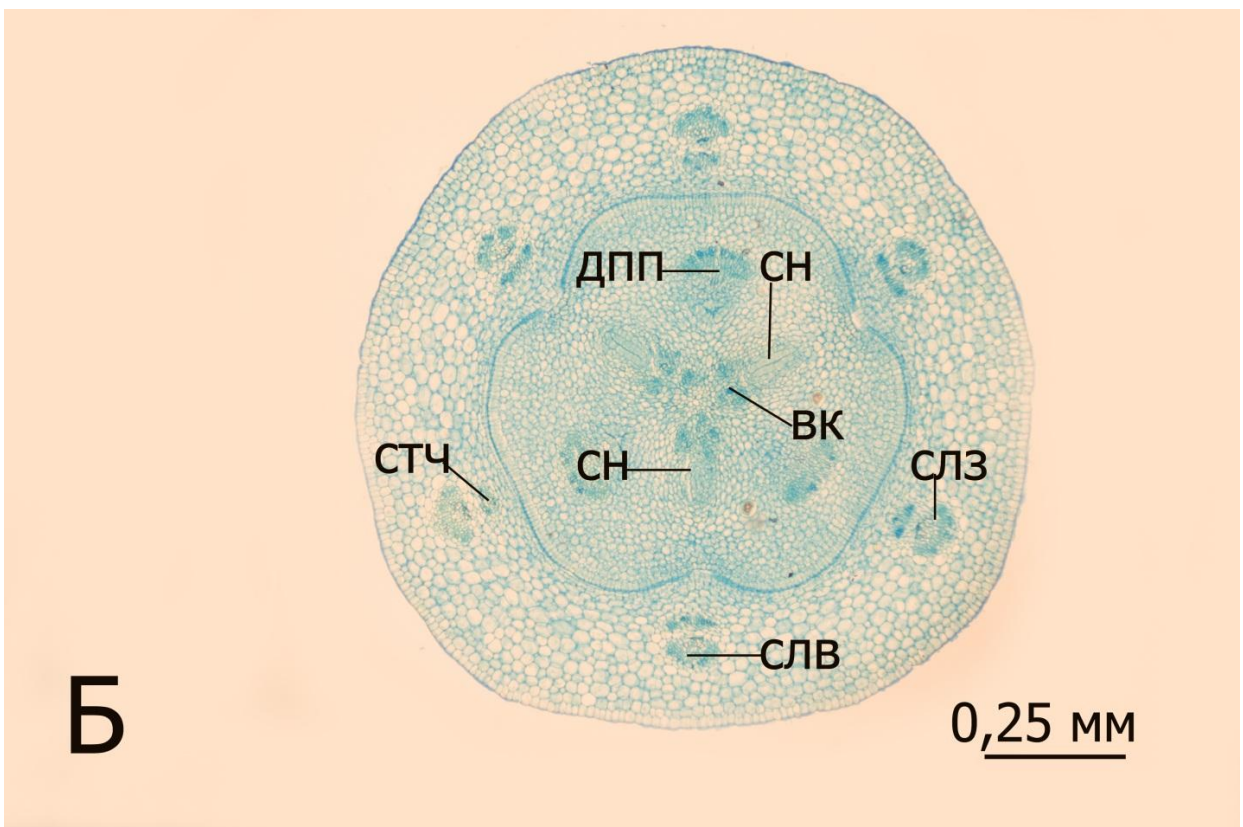
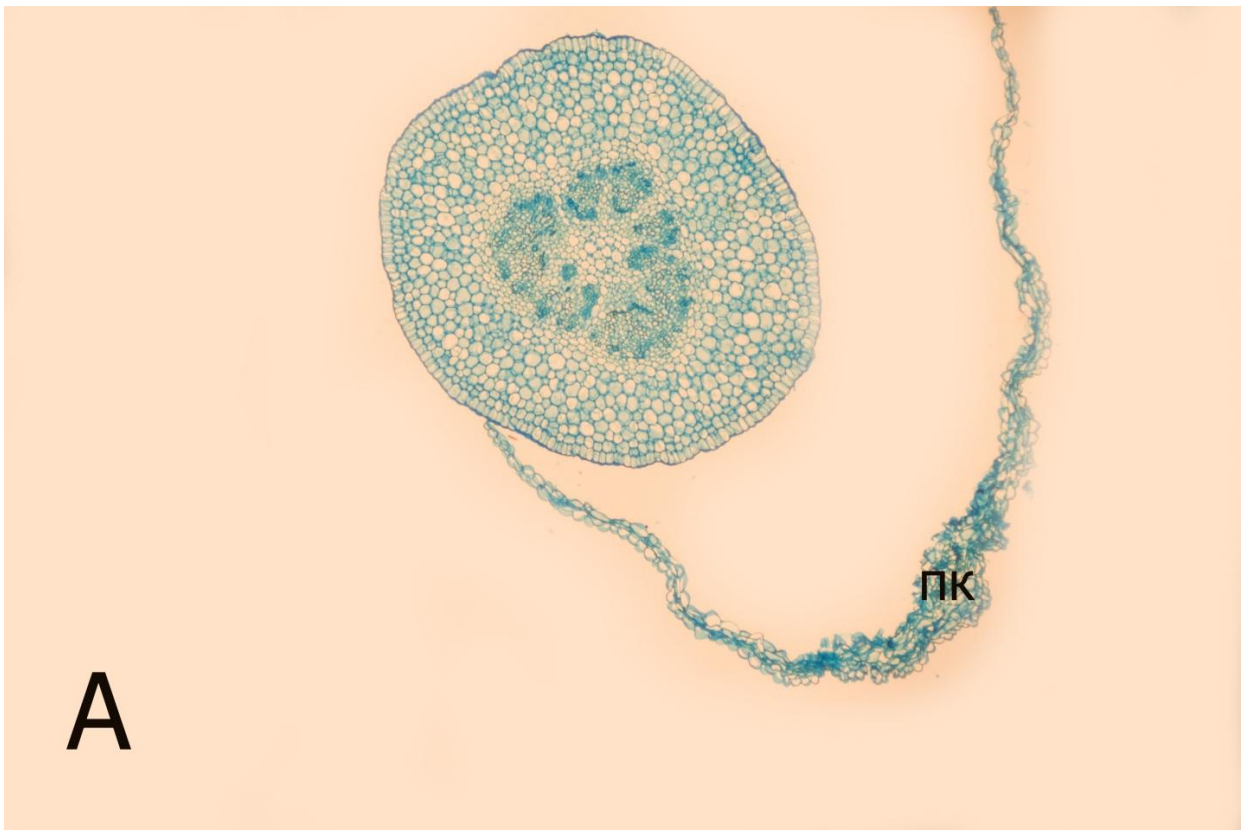


Рис. 3.1. *Sansevieria aethiopica* Thunb: поперечний переріз квітконіжки (А) та основа зав'язі із септальними нектарниками (Б)



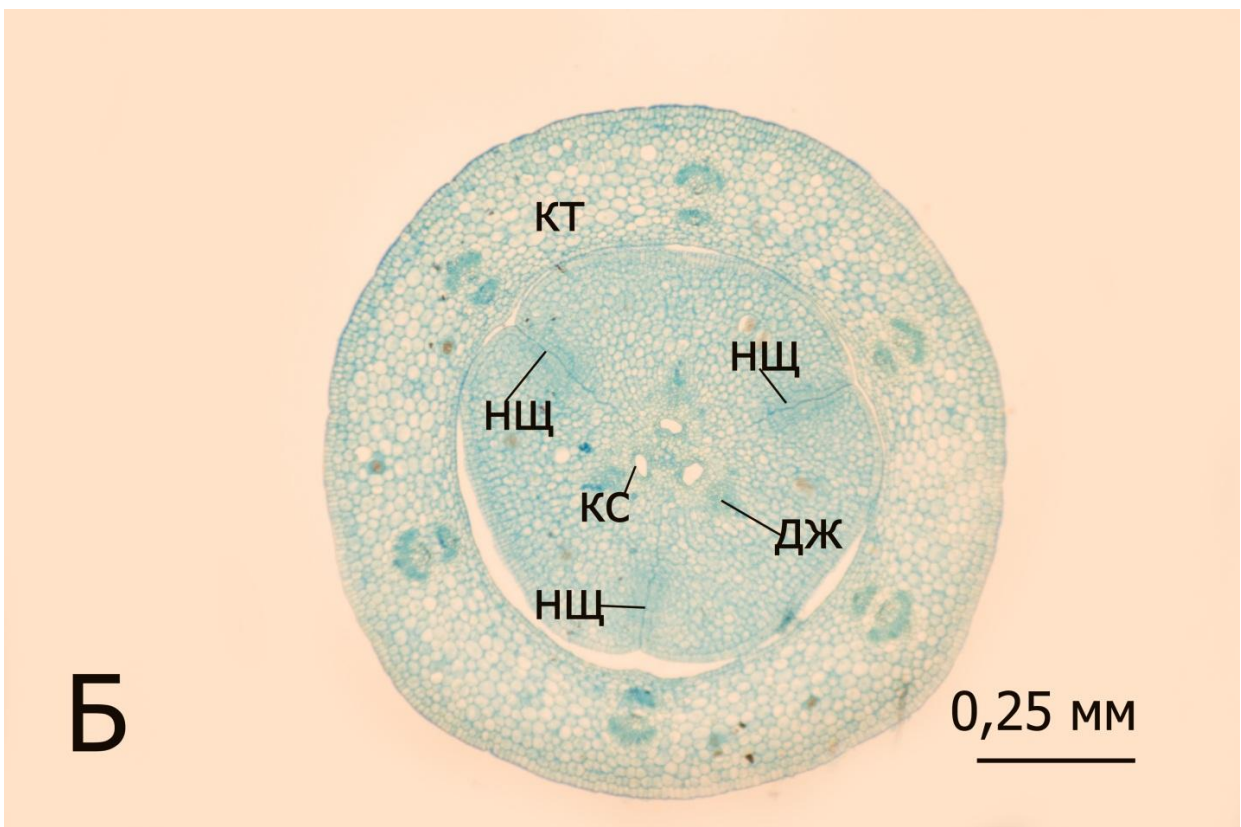
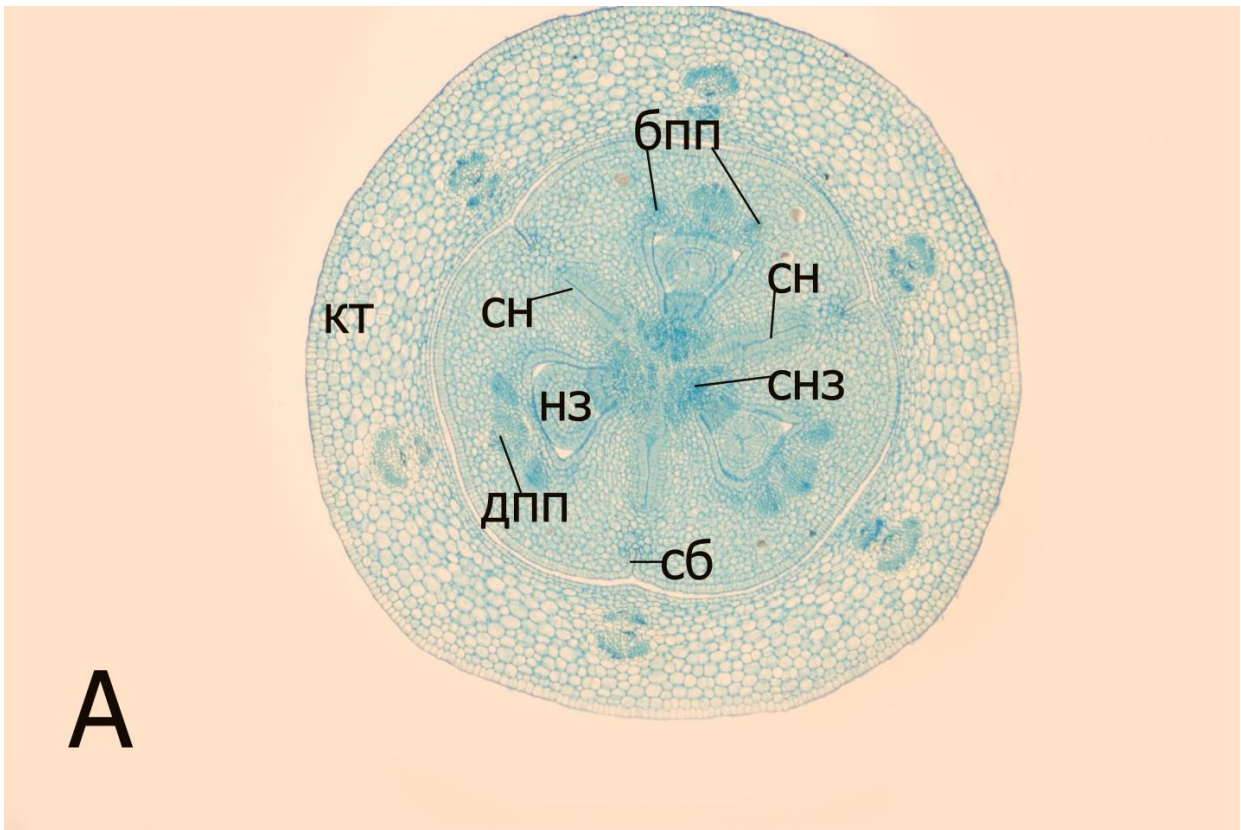


Рис. 3.2. *Sansevieria aethiopica* Thunb: гемісинсидіатна зона (А) та асимплікатна зона з нектарними щілинами (Б)



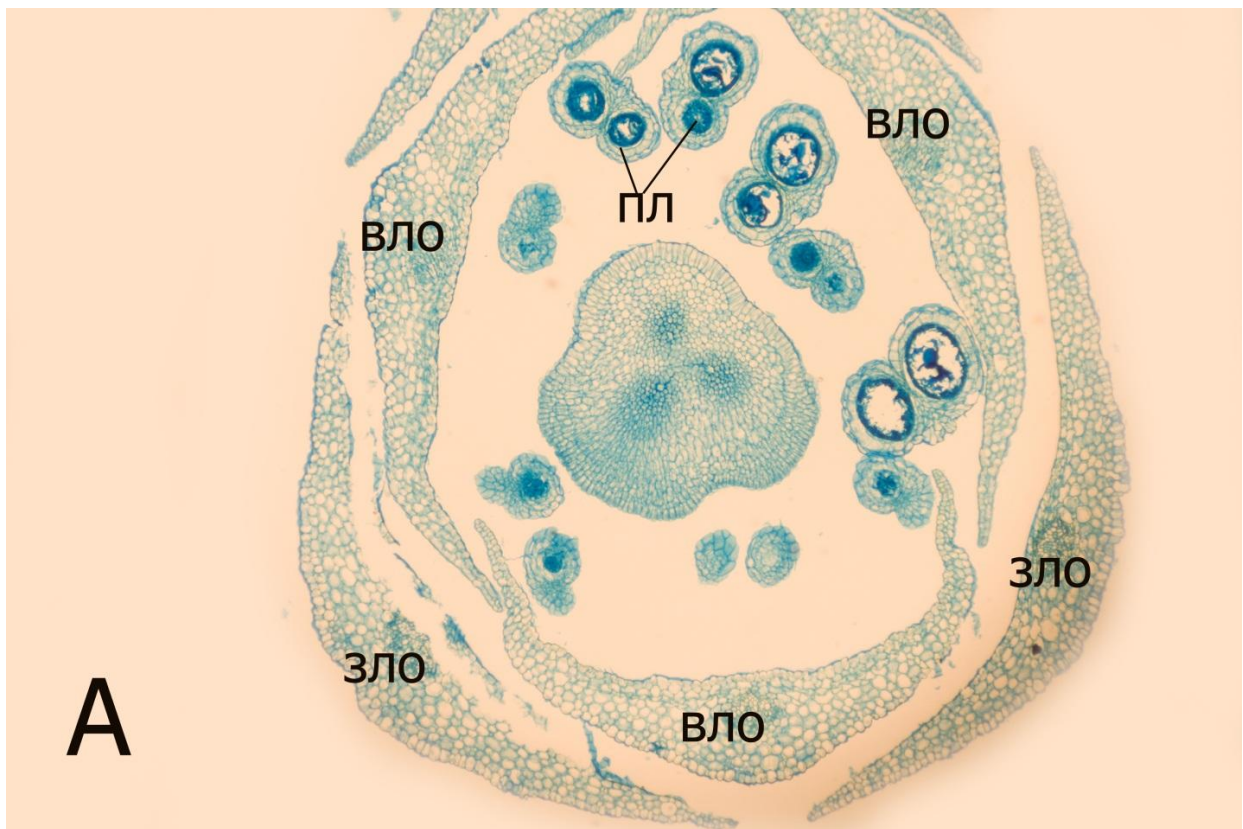


Рис. 3.3. *Sansevieria aethiopica* Thunb: поперечний переріз приймочки (А) та поздовжній переріз зав'язі (Б)

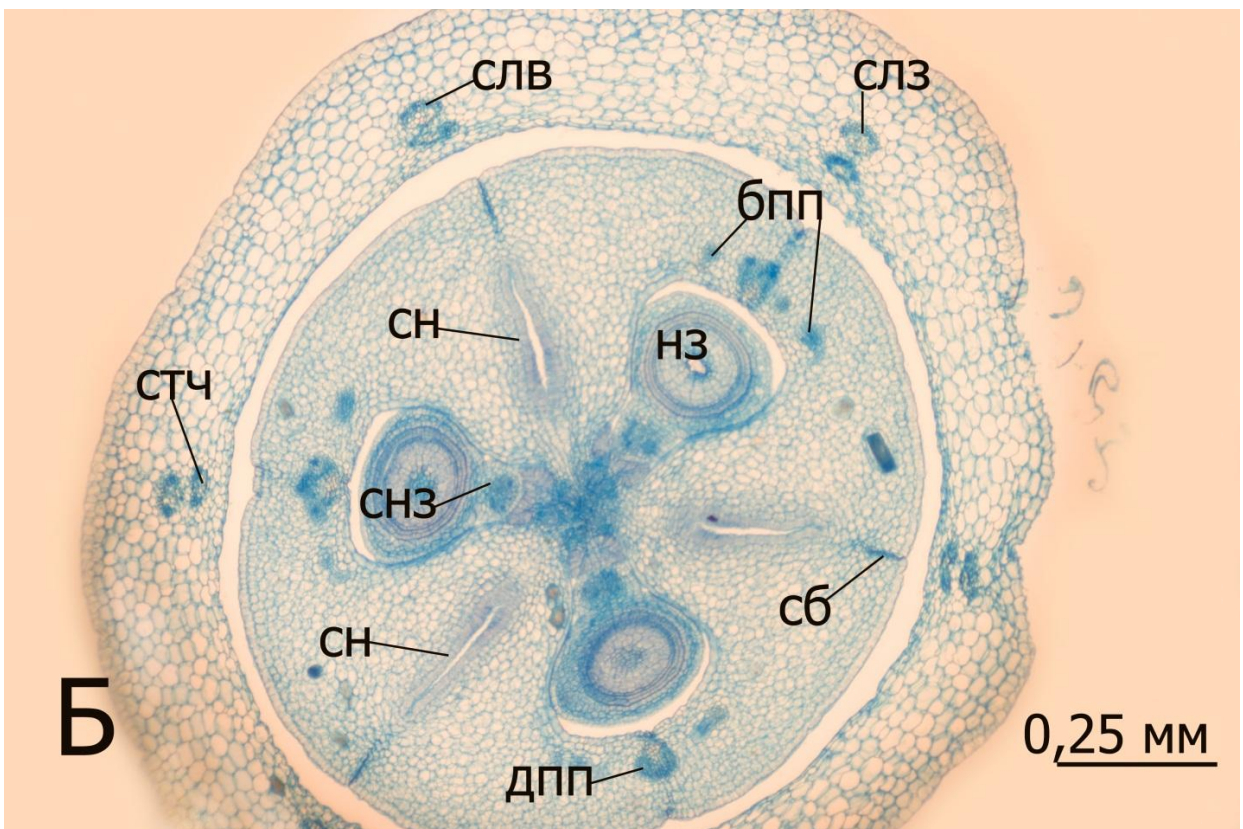
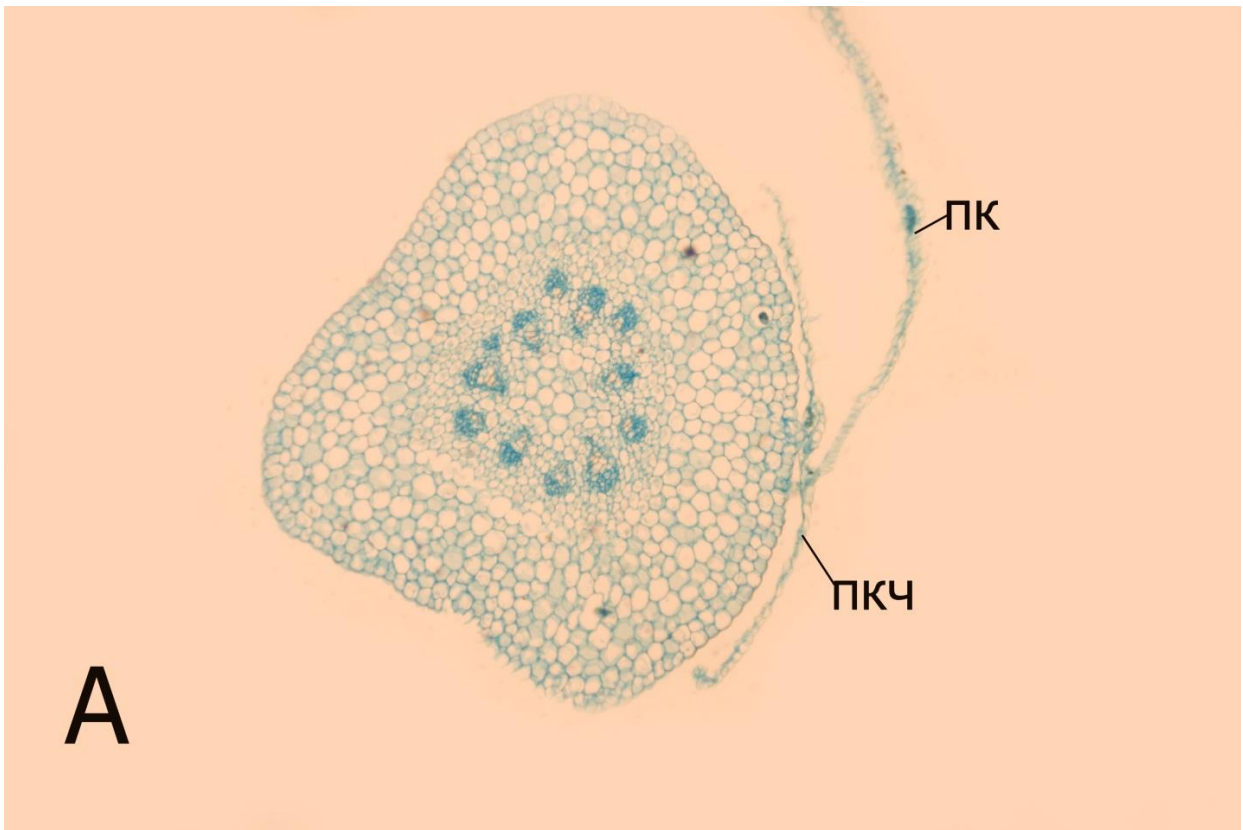


Рис.4.1. *Sansevieria grandis* N. E. Br.: поперечний переріз квітконіжки (А) та гемісинцидіатна зона зав'язі (Б)



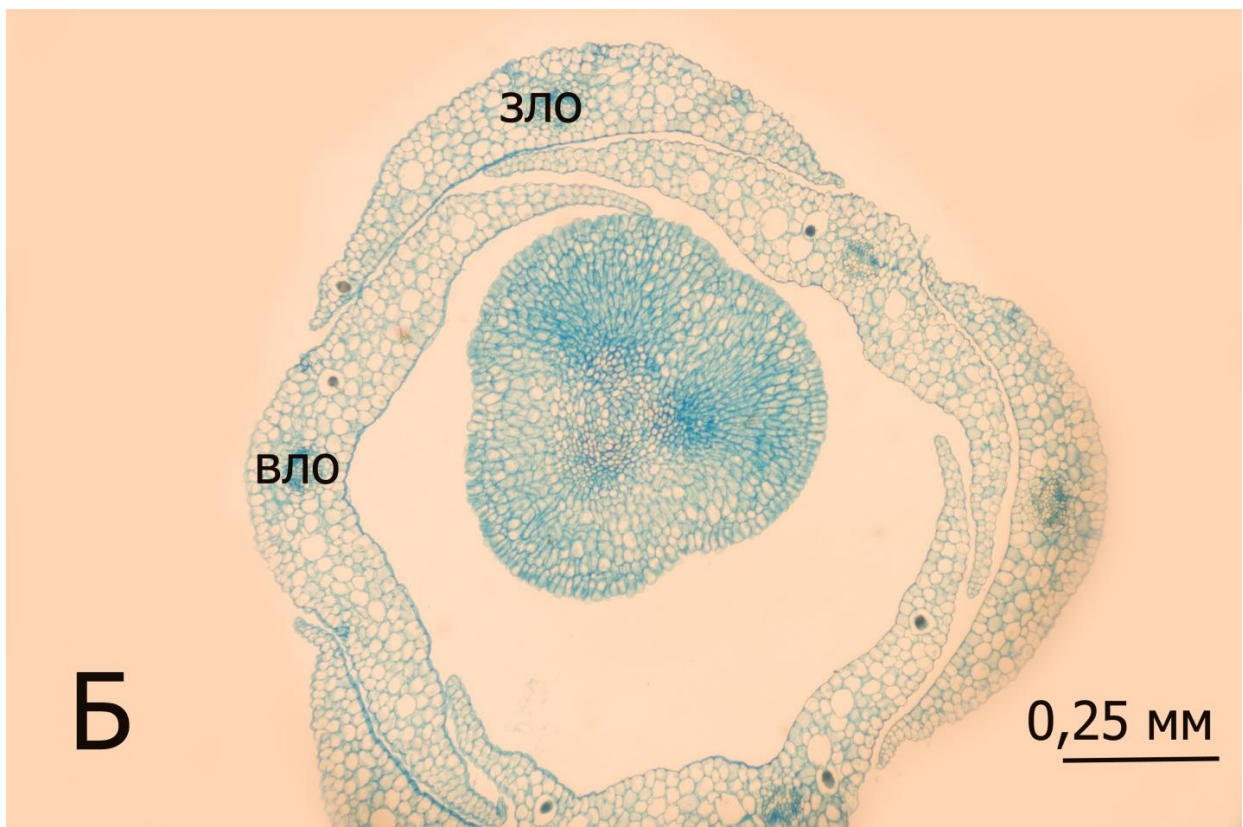
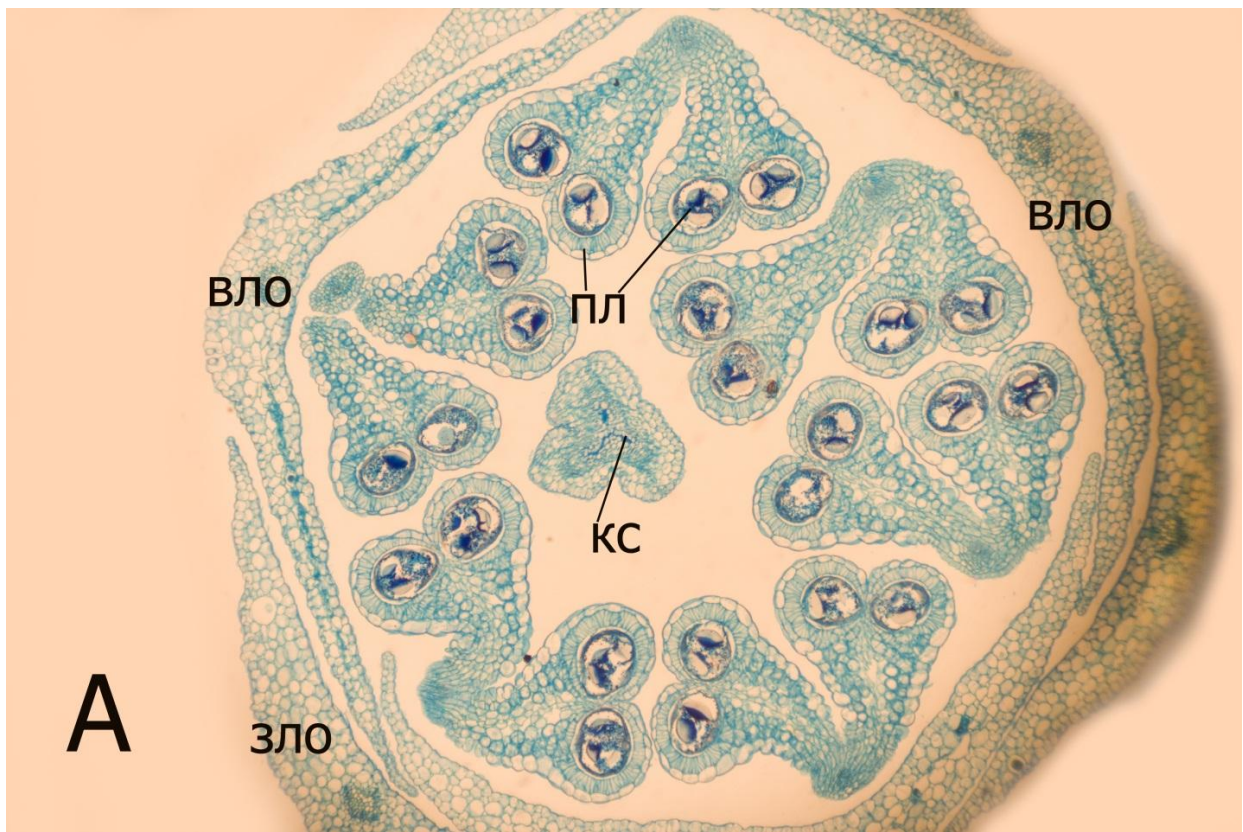


Рис.4.2. *Sansevieria grandis* N. E. Br.: поперечний переріз квітки на рівні стовпчика (А) та приймочки (Б)

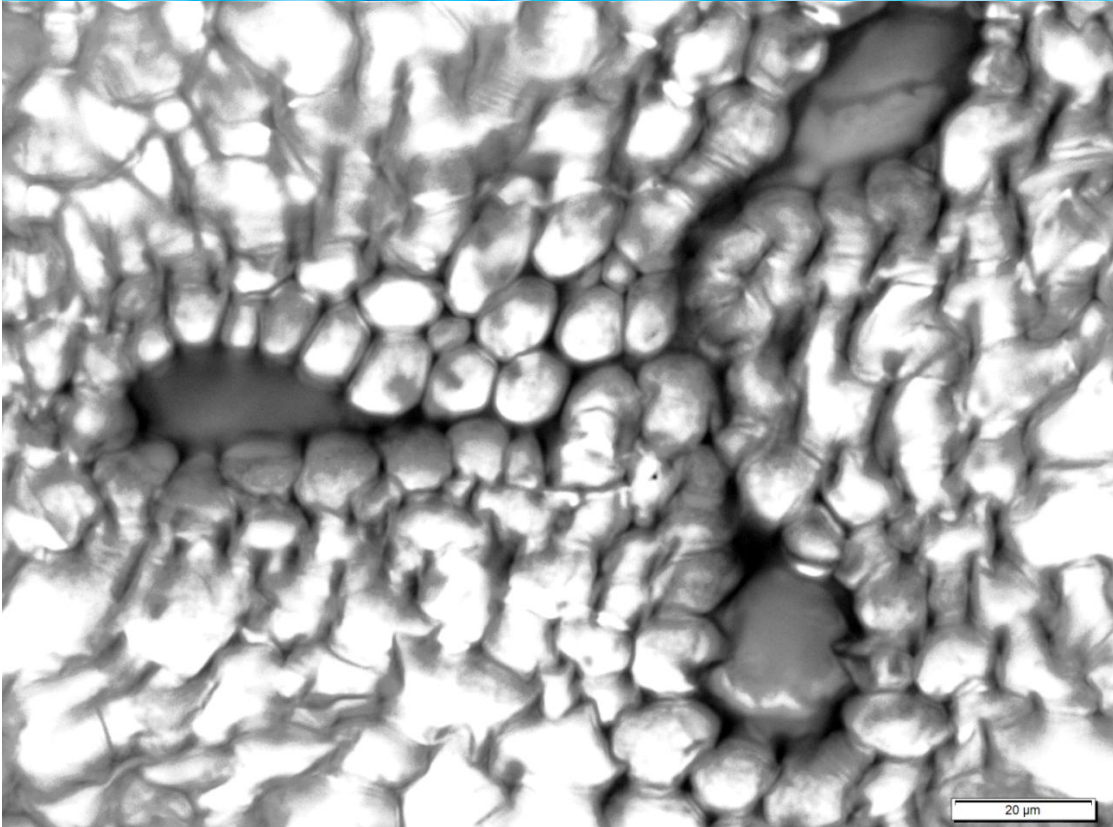
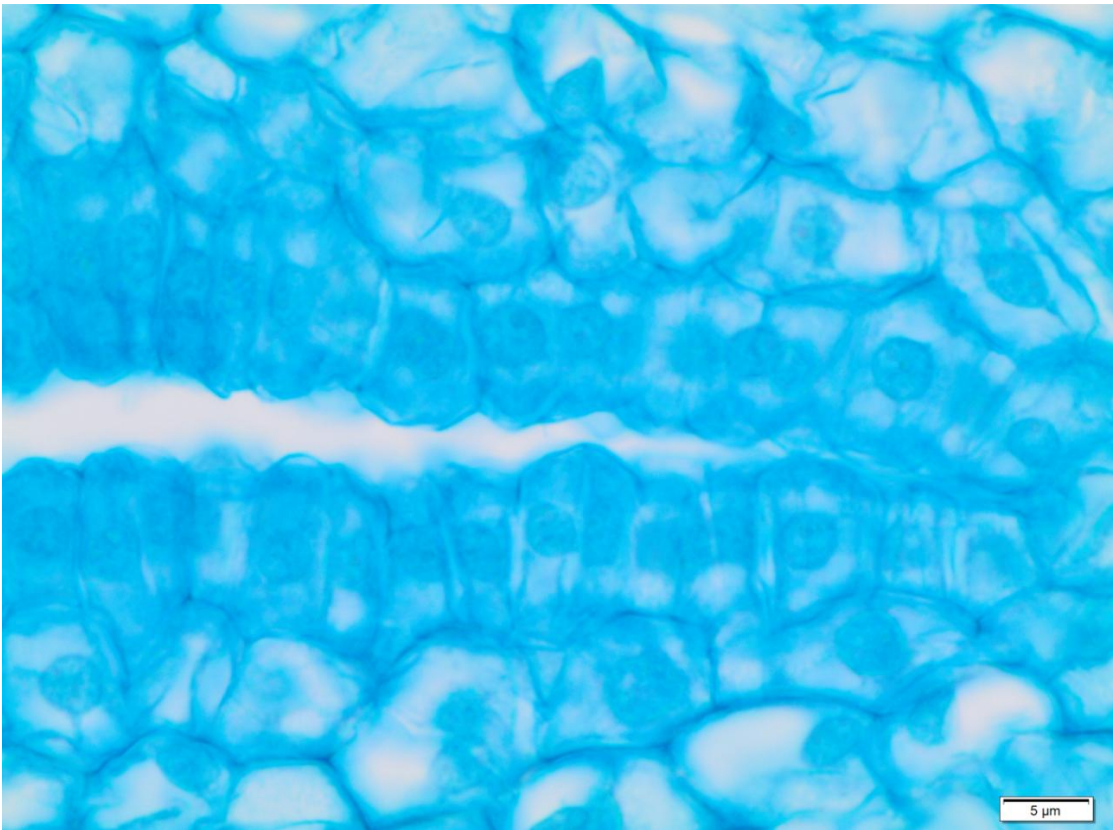


Рис.4.3. *Sansevieria grandis* N. E. Br.: клітини септального нектарника на поперечному зрізі (А), поперечний переріз каналів стовпчика на рівні даху завязі



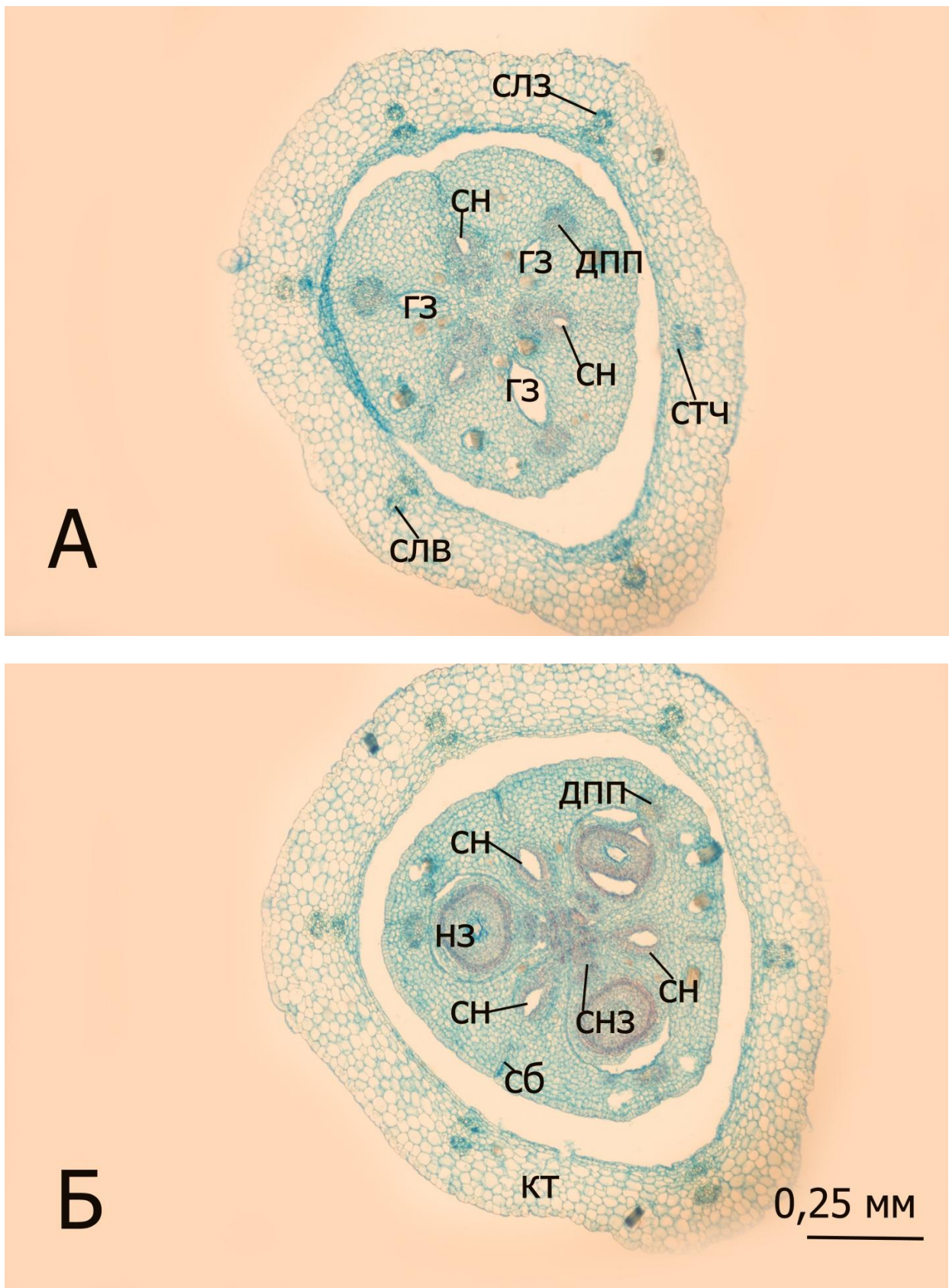
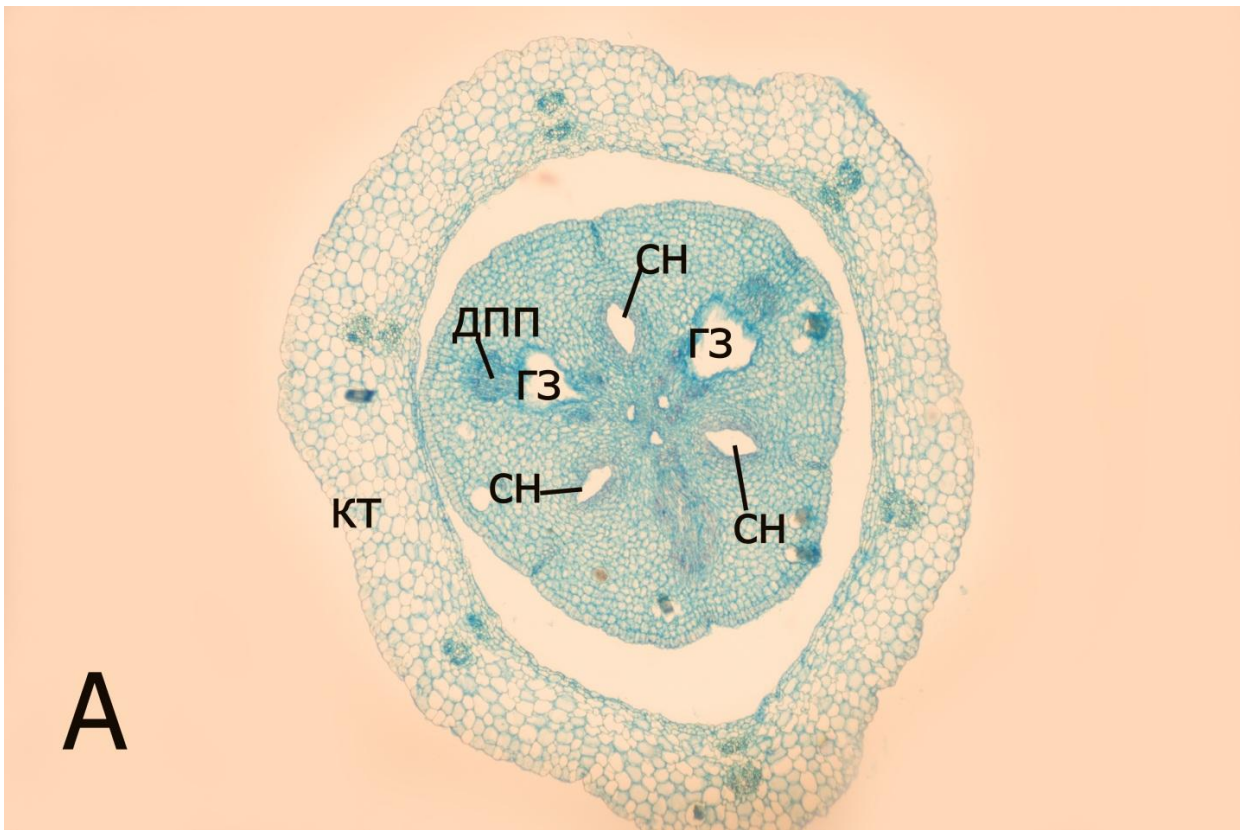
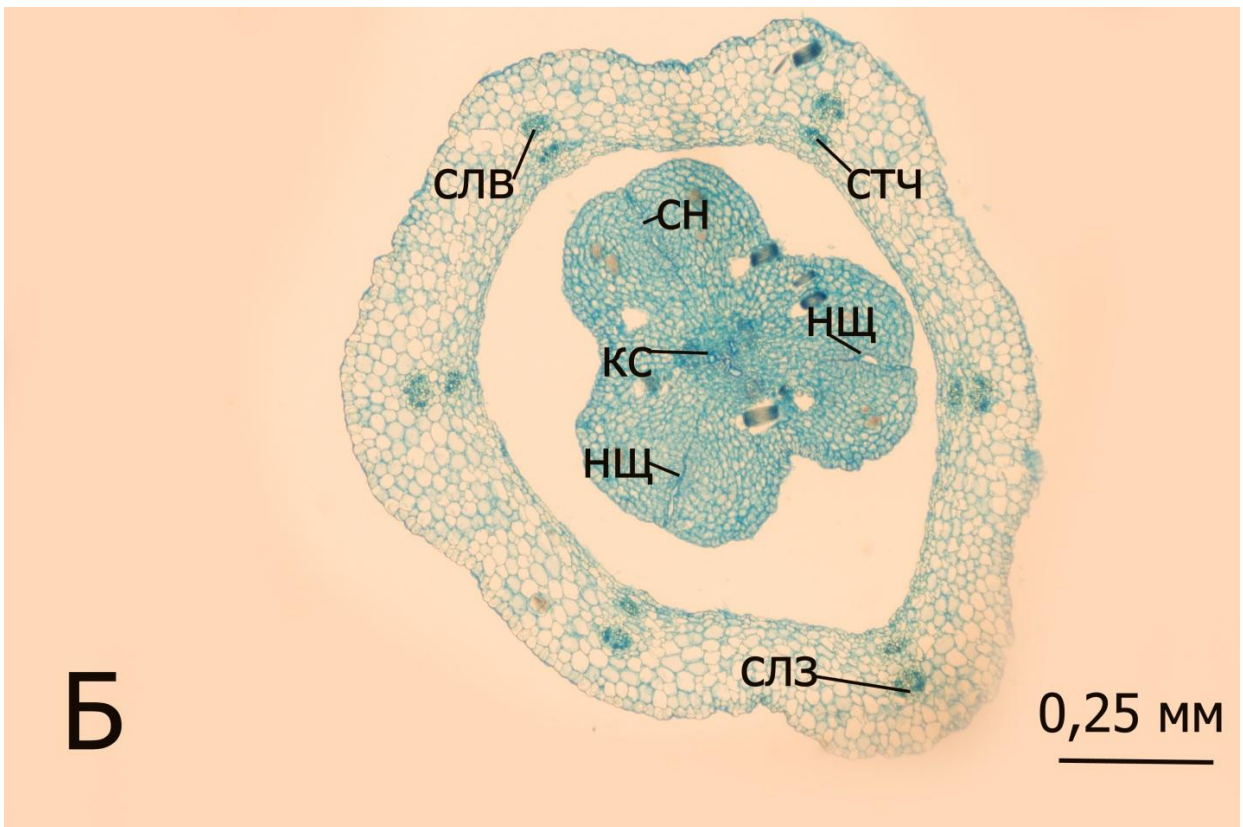


Рис. 5.1. *Sansevieria spicata* (Cav) Haw.: синасцидіатна зона із септальними нектарниками (А) та гемісинасцидіатна фертильна зона зав'язі (Б)



**А**



**Б**

0,25 мм

Рис. 5.2. *Sansevieria spicata* (Cav) Haw.: гемісимплекатна стерильна зона (А) та асимплекатна зона завязі із нектарними щілинами (Б)

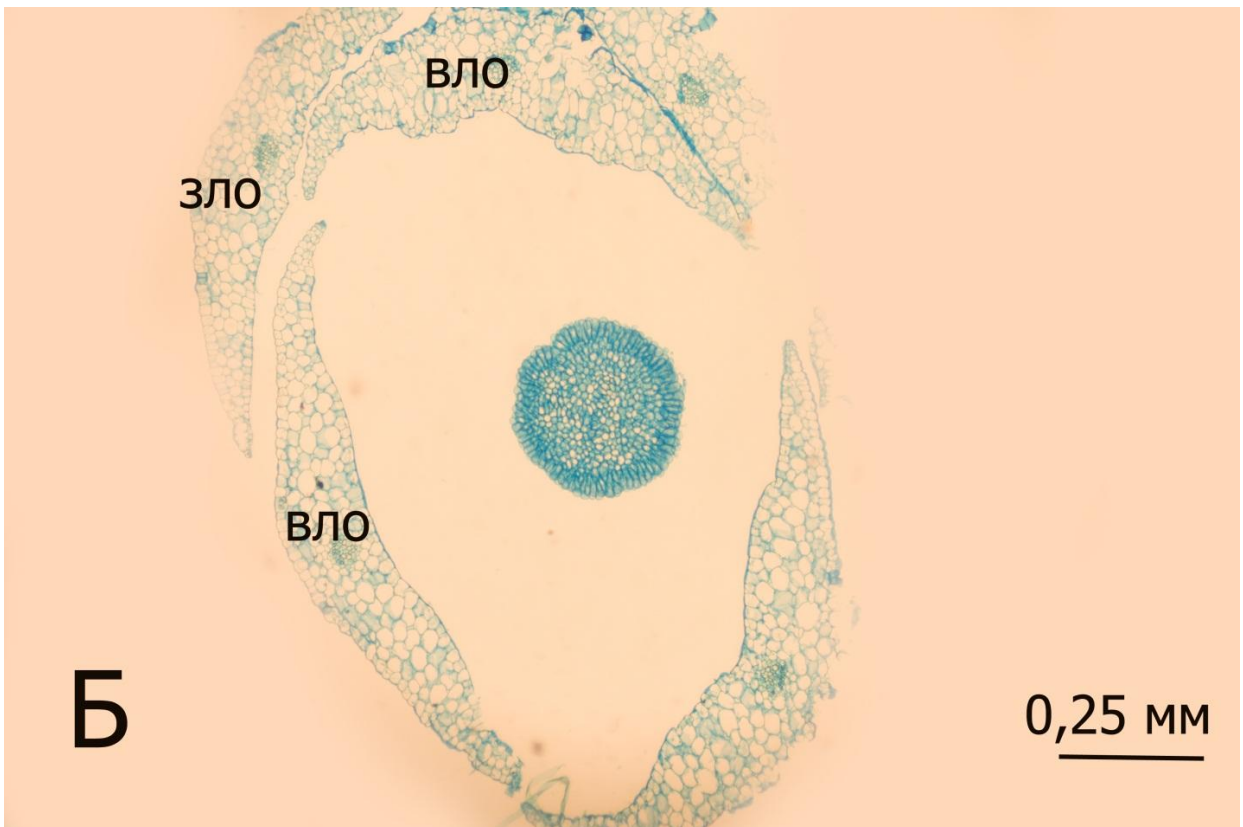
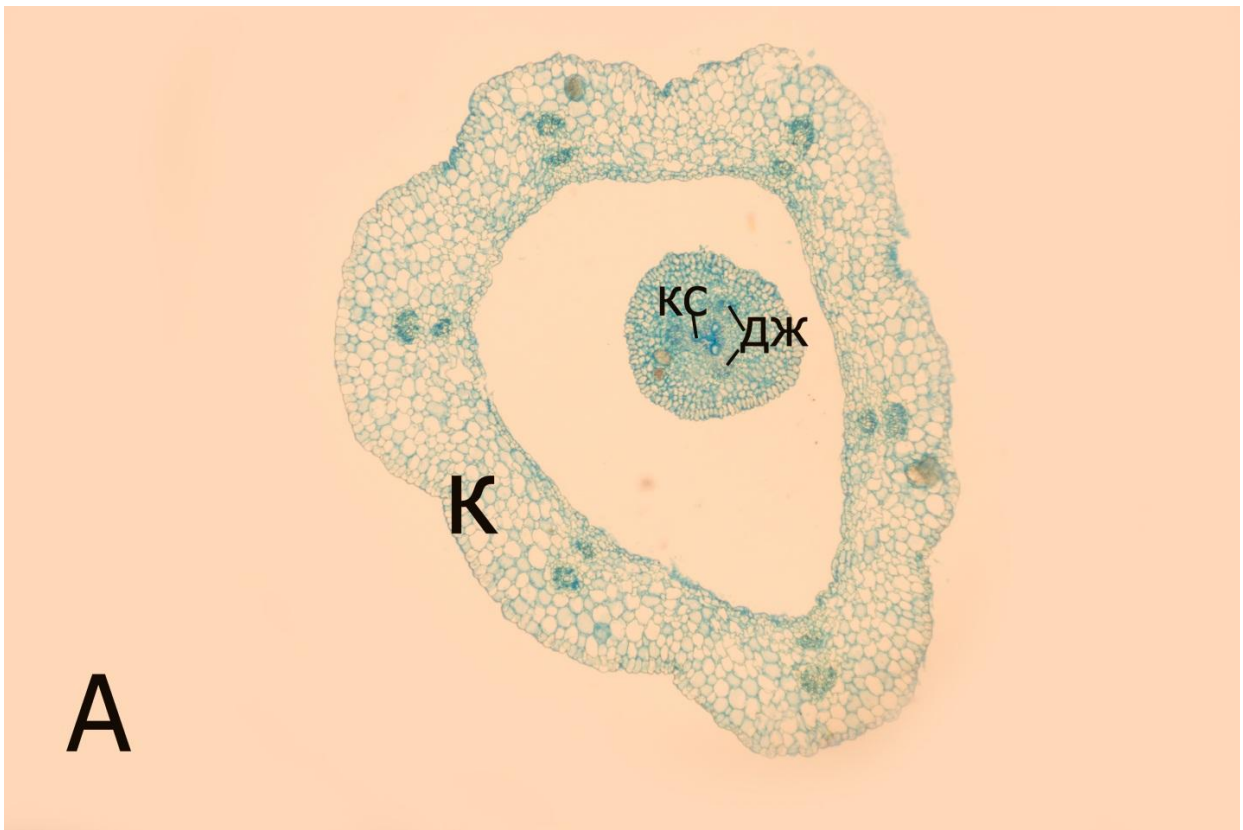
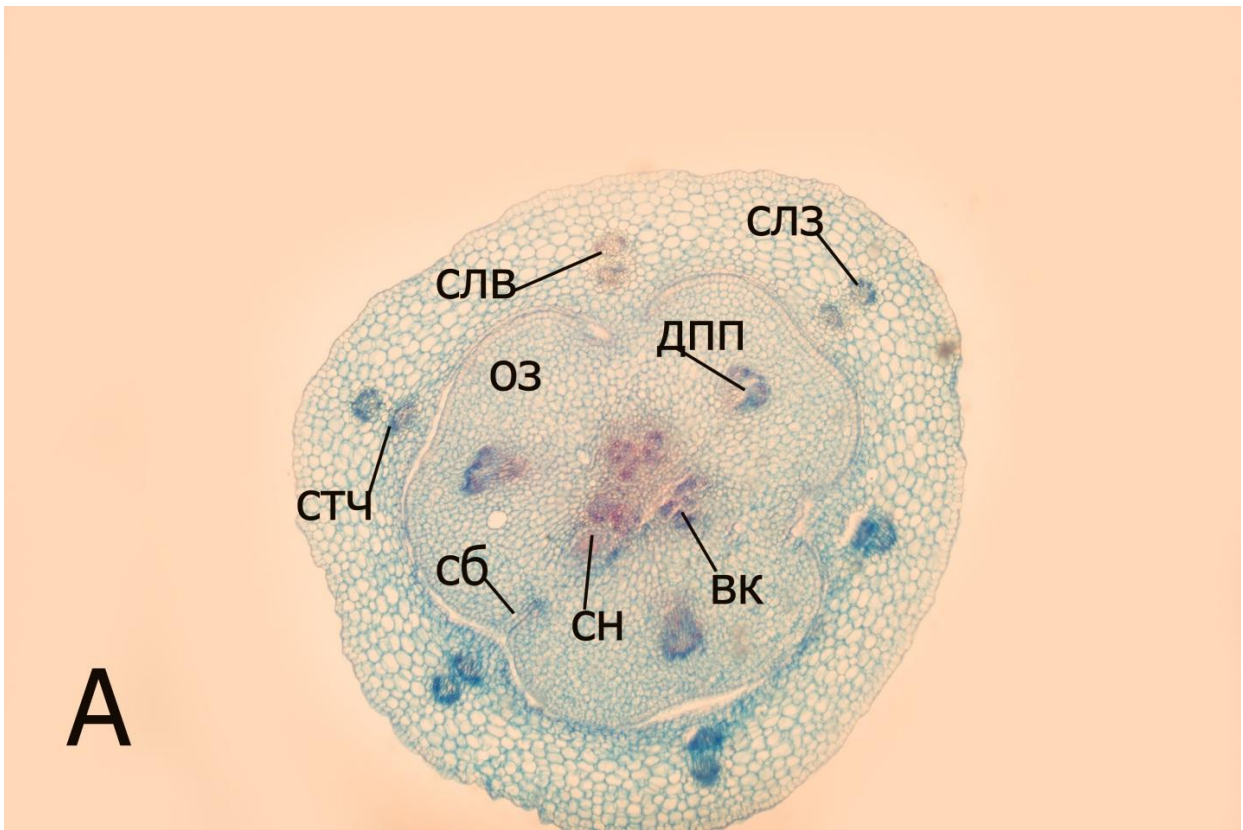
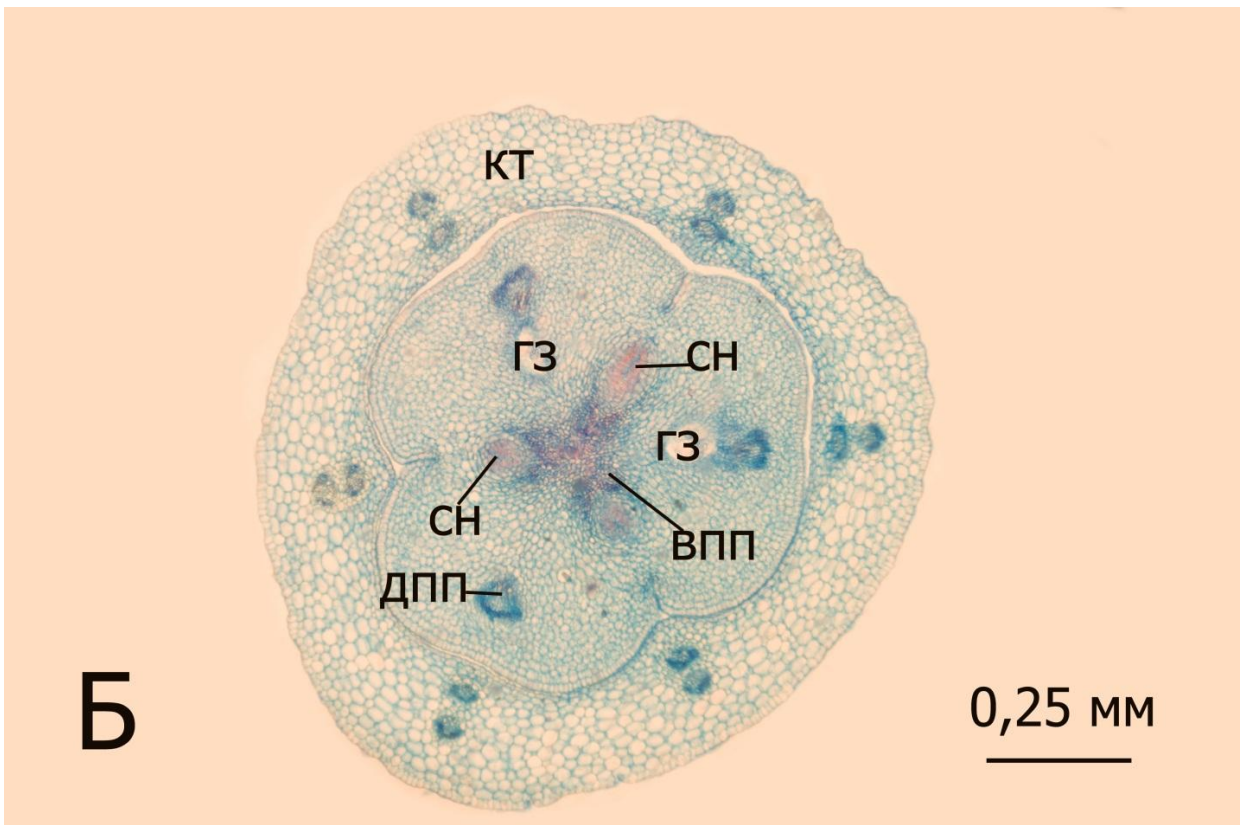


Рис. 5.3. *Sansevieria spicata* (Cav) Нав.: поперечний переріз квітки на рівні стовпчика (А) та приймочки (Б)





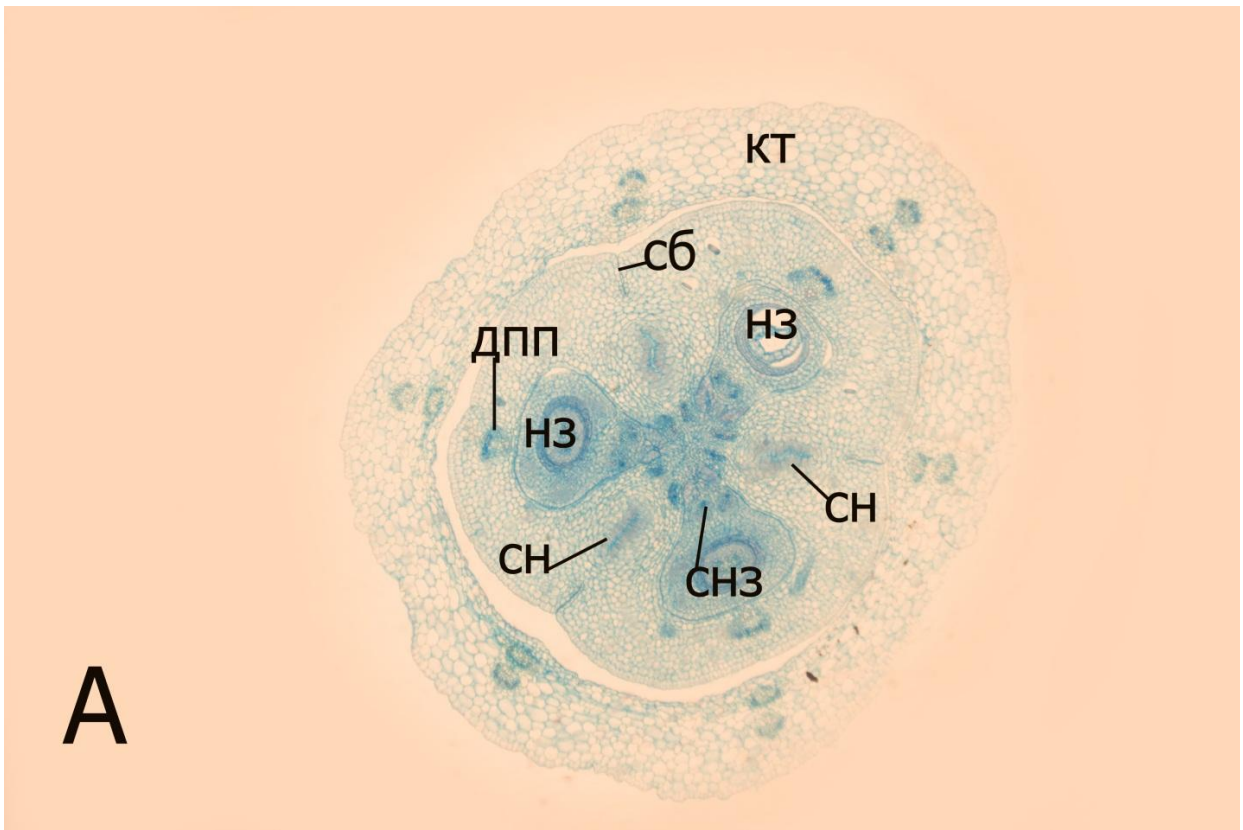
**А**



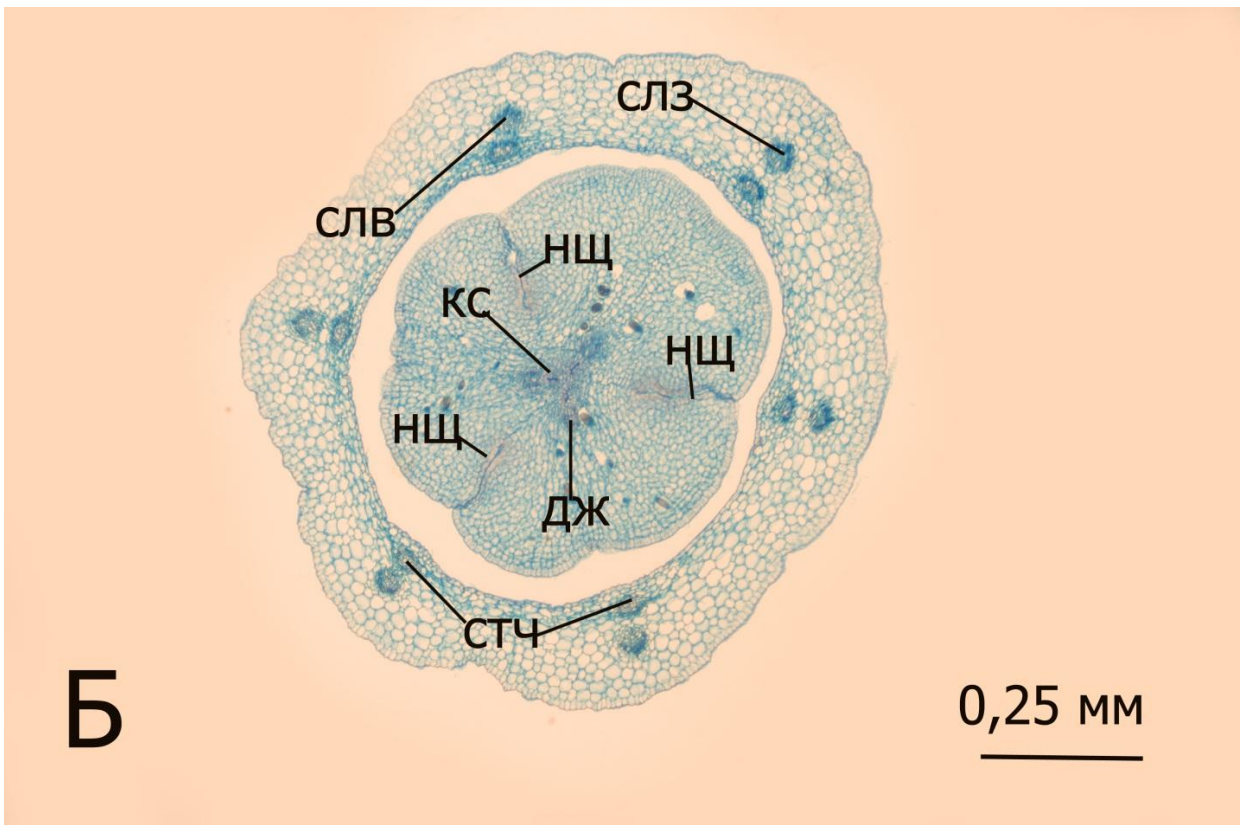
**Б**

0,25 мм

Рис. 6.1. *Sansevieria trifasciata* Prain: основа зав'язі із септальним нектарником (А) та синасцидіатна зона зав'язі (Б)



**А**



**Б**

0,25 мм

Рис. 6.2. *Sansevieria trifasciata* Prain: гемісинасцидіатна фертильна зона зав'язі (А) та дах завязі із нектарними щілинами (Б)



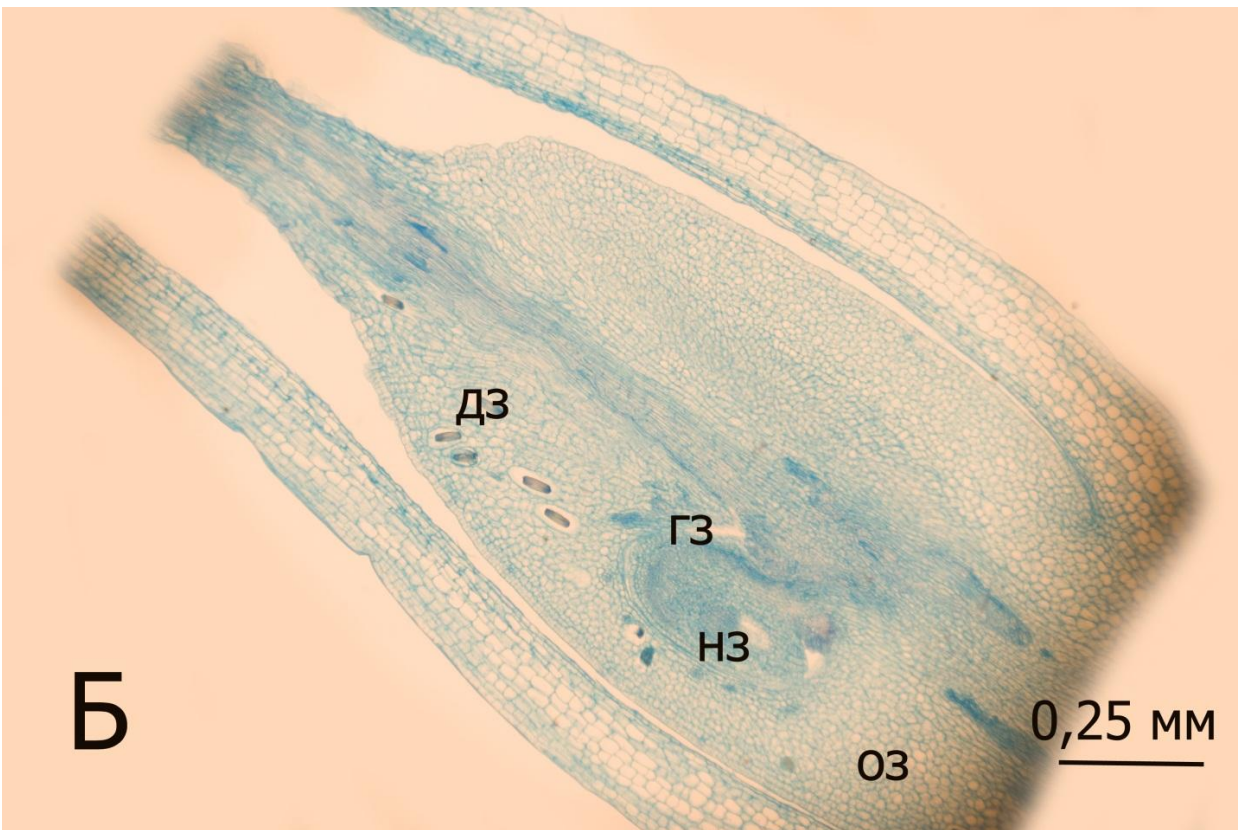


Рис. 6.3. *Sansevieria trifasciata* Prain: поздовжній переріз стовпчика і приймочки (А) та зав'язі (Б)

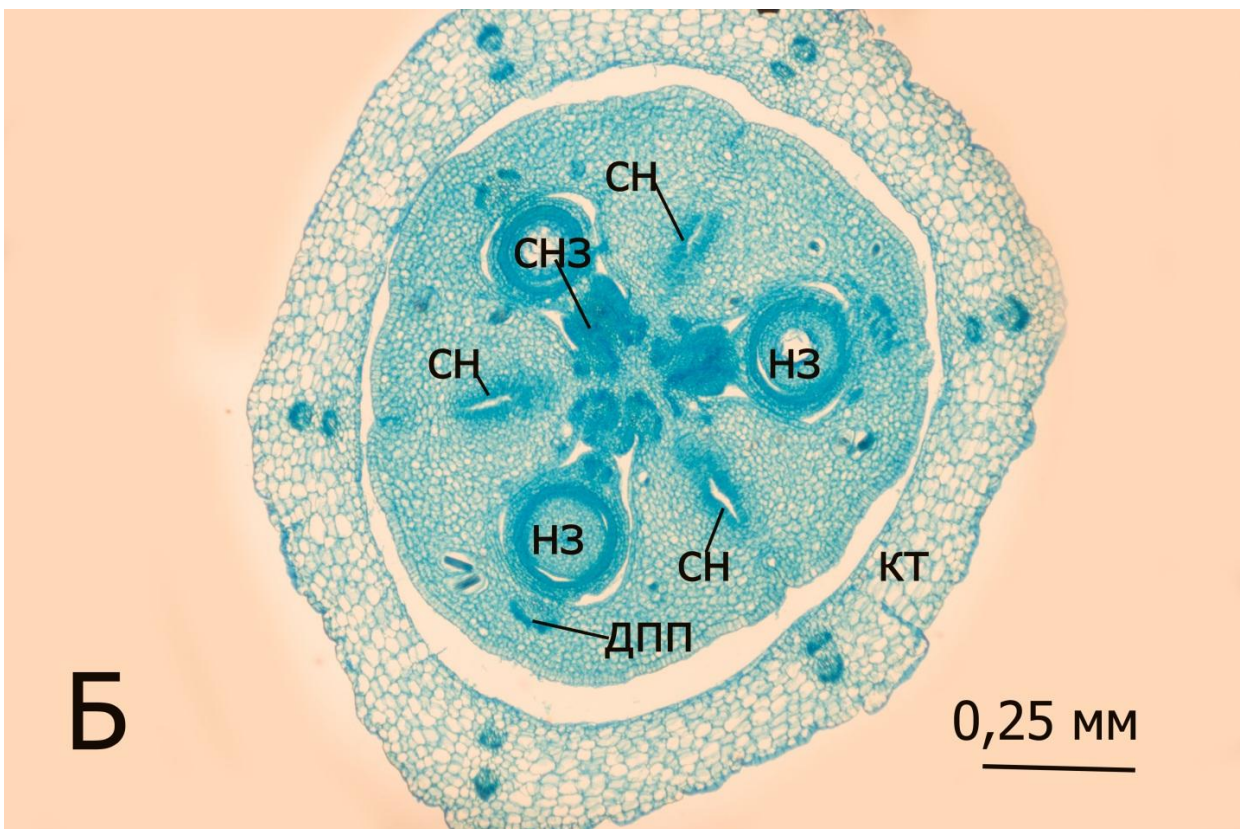
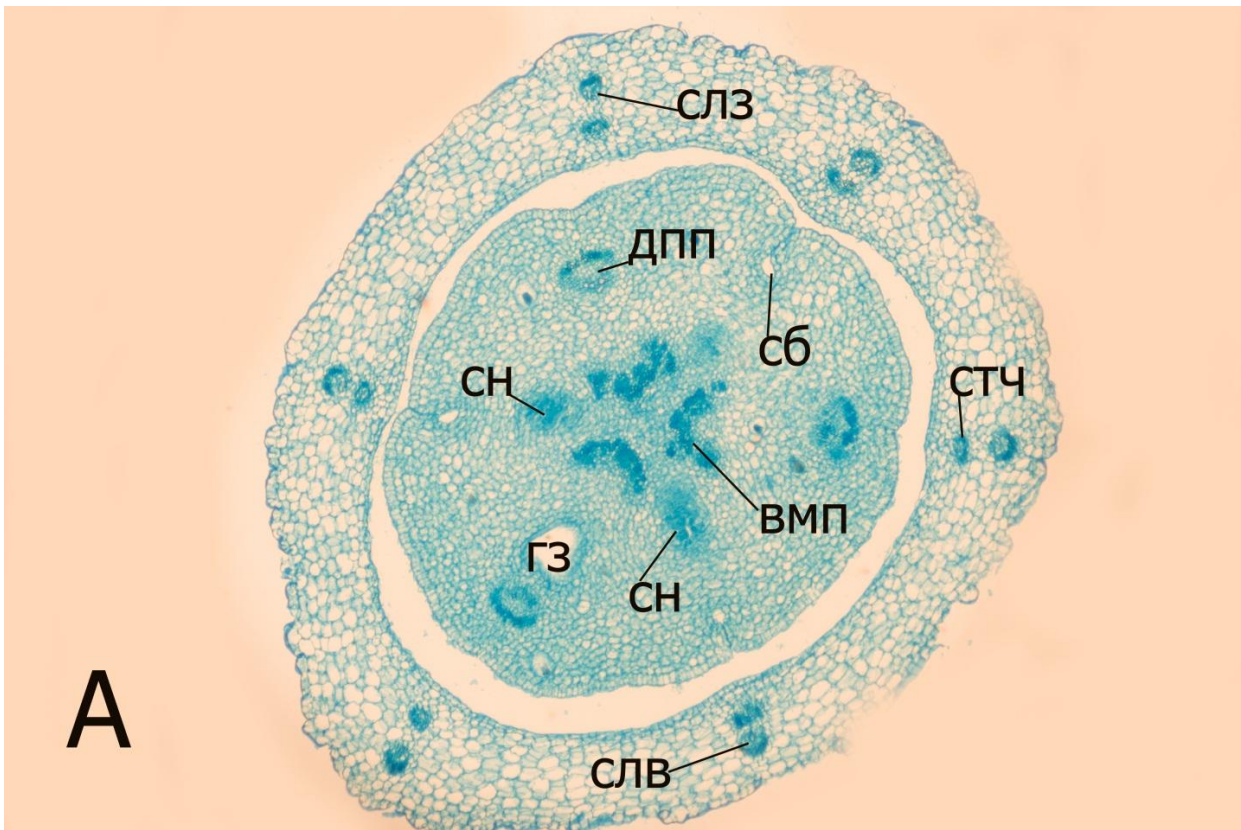


Рис.7.1. *Sansevieria parva* N. E. Br.: синасцидіатна зона із септальними нектарниками (А) та фертильна гемісинасцидіатна зона (Б)



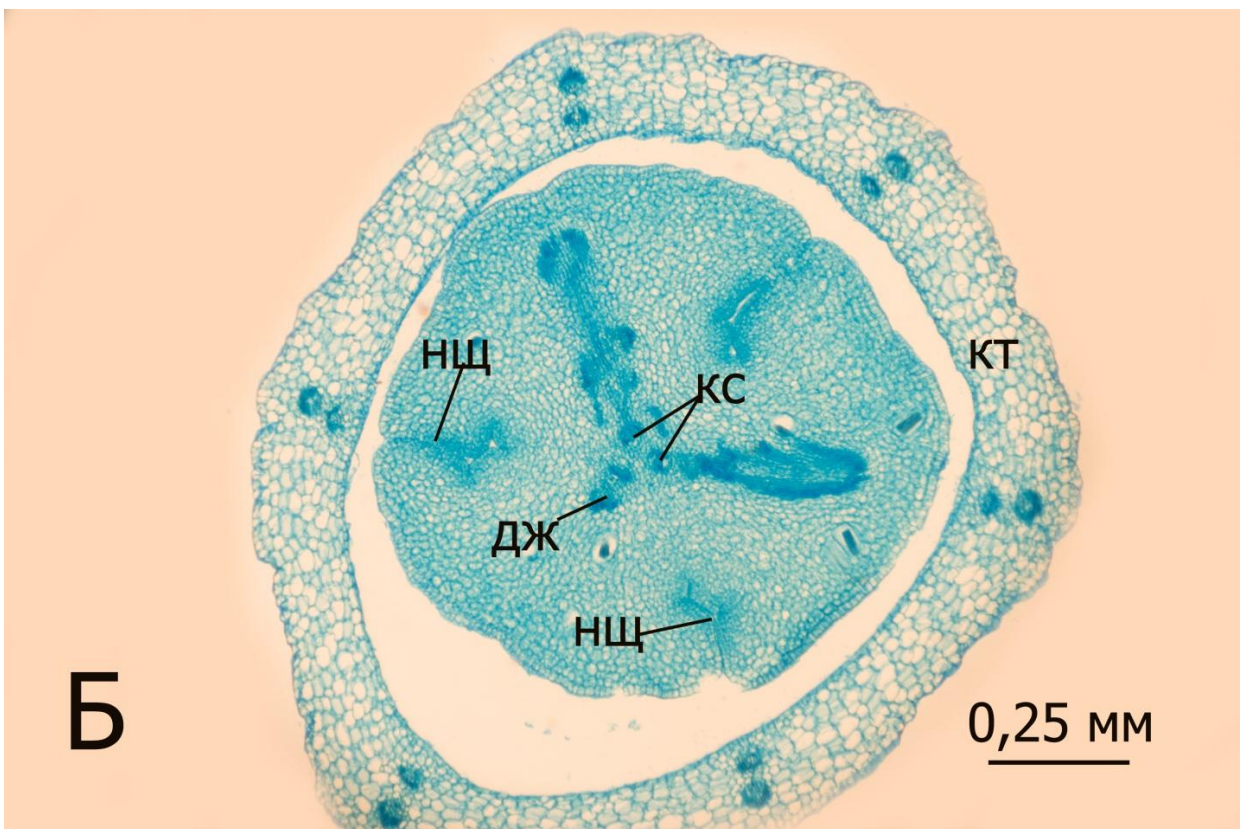
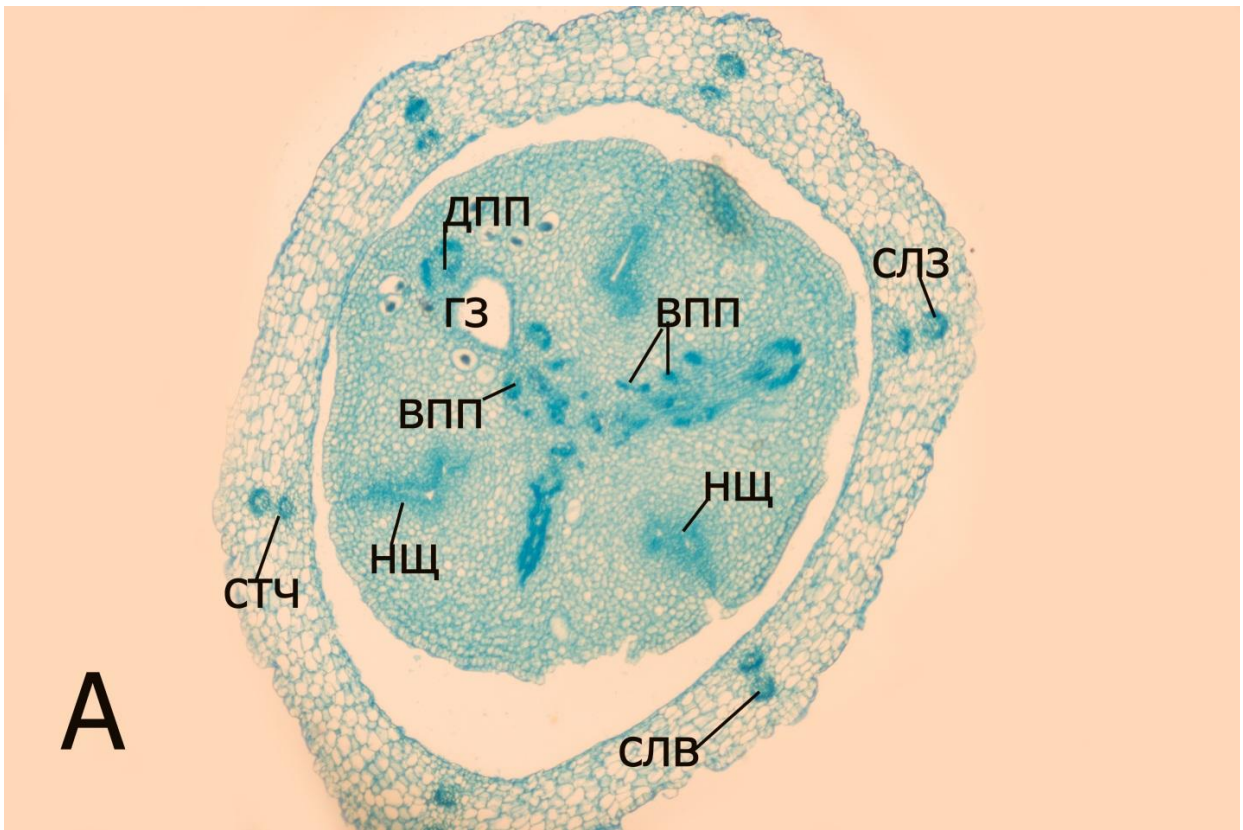


Рис.7.2. *Sansevieria parva* N. E. Br.: асимплекатна зона у даху зав'язі (А-Б)

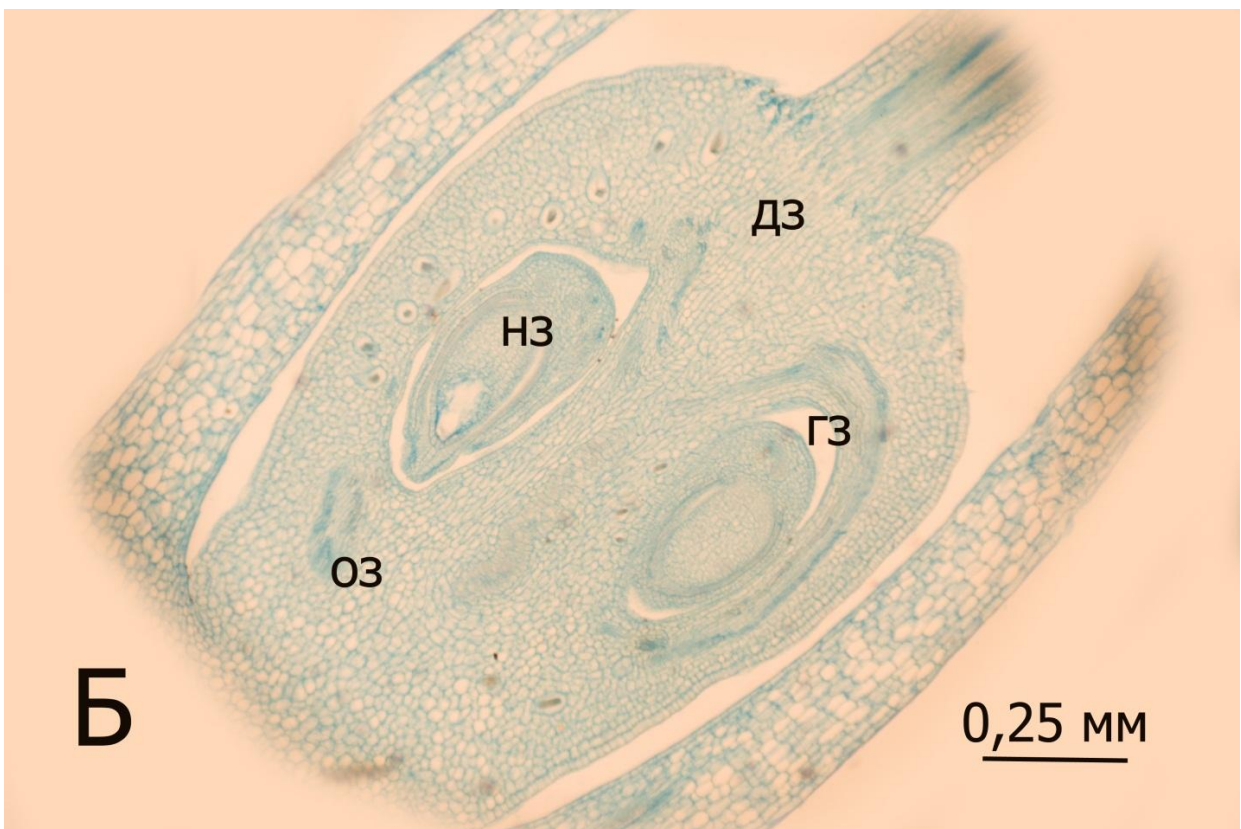
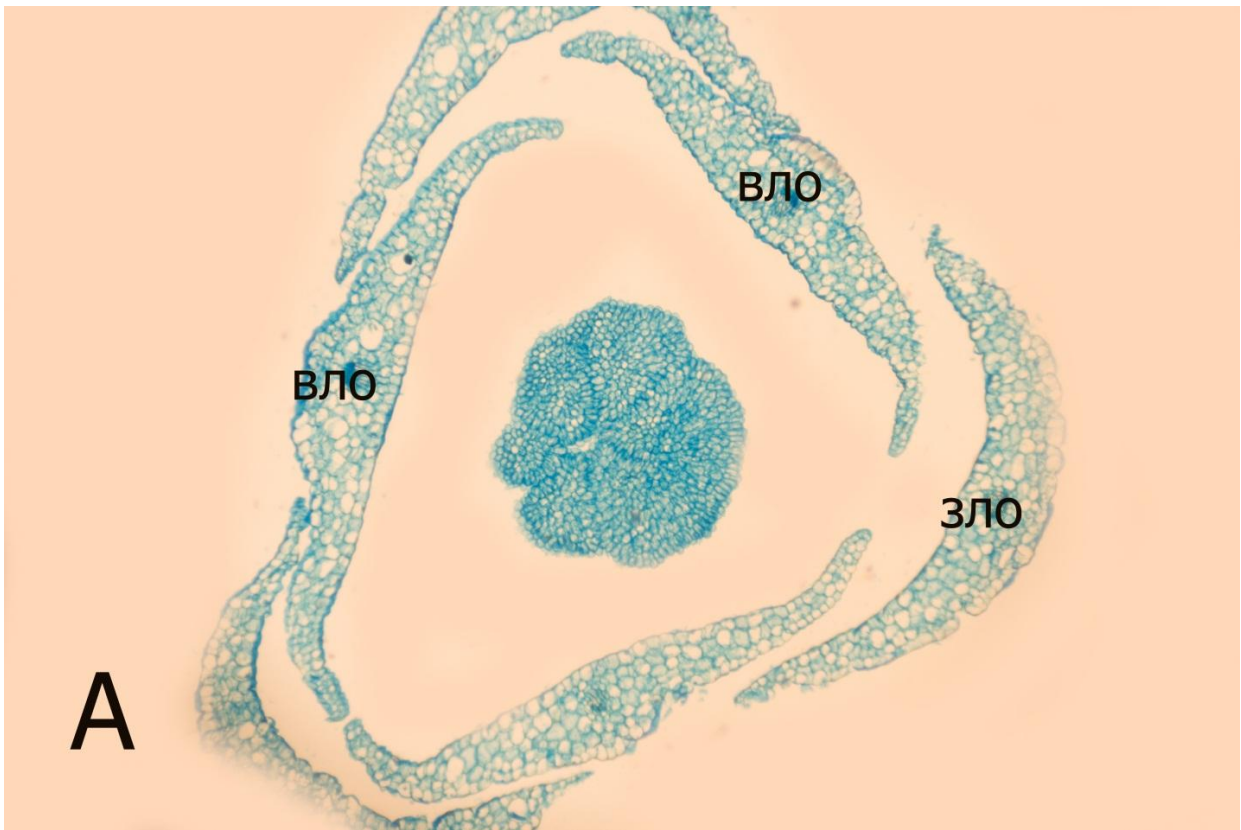


Рис.7.3. *Sansevieria parva* N. E. Br.: поперечний переріз листочків оцвітини і приймочки (А) та поздовжній переріз зав'язі (Б)



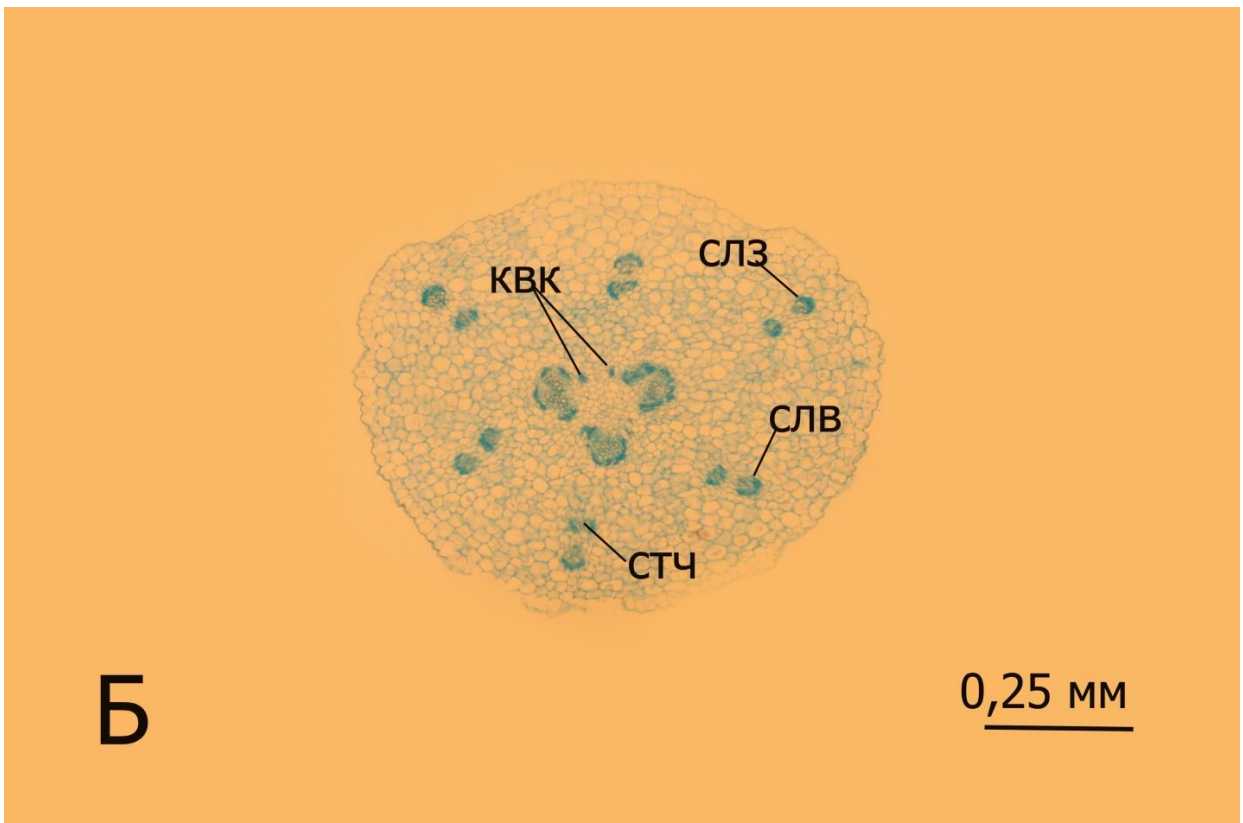
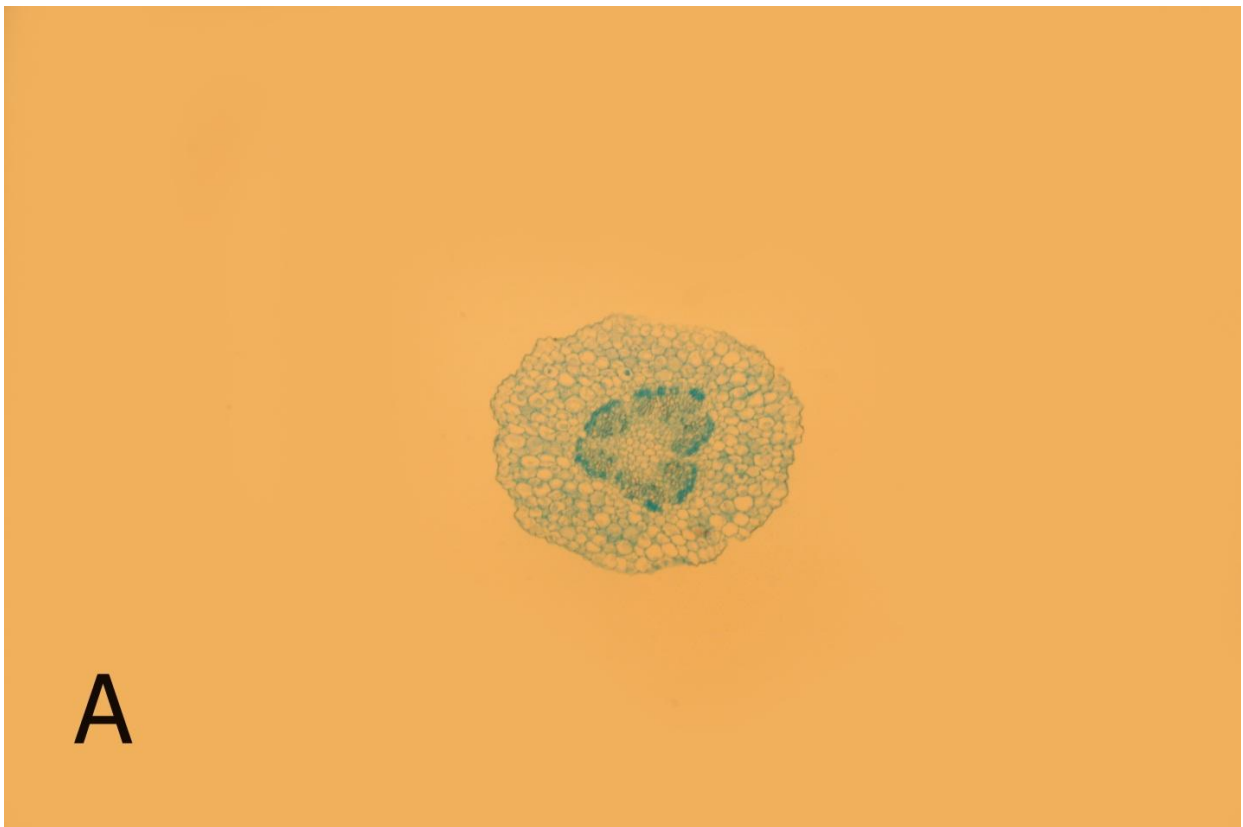
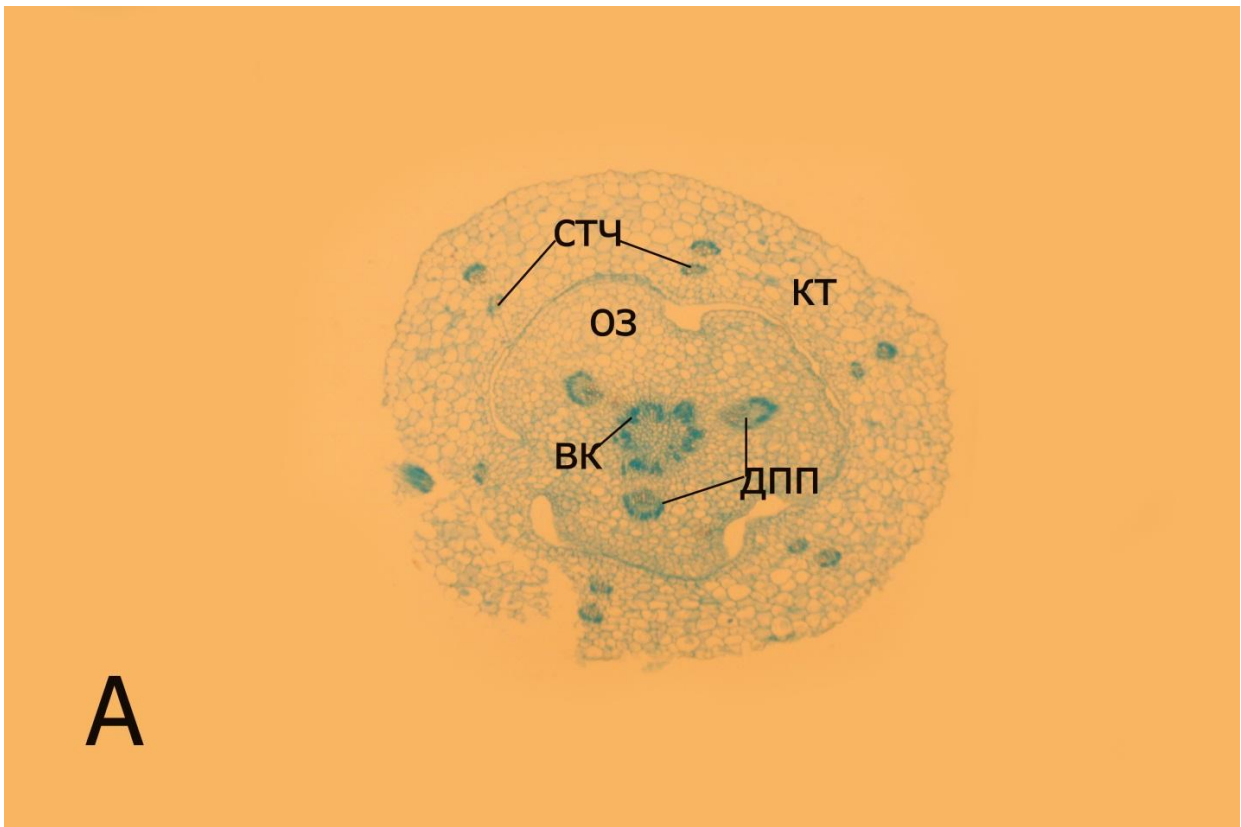
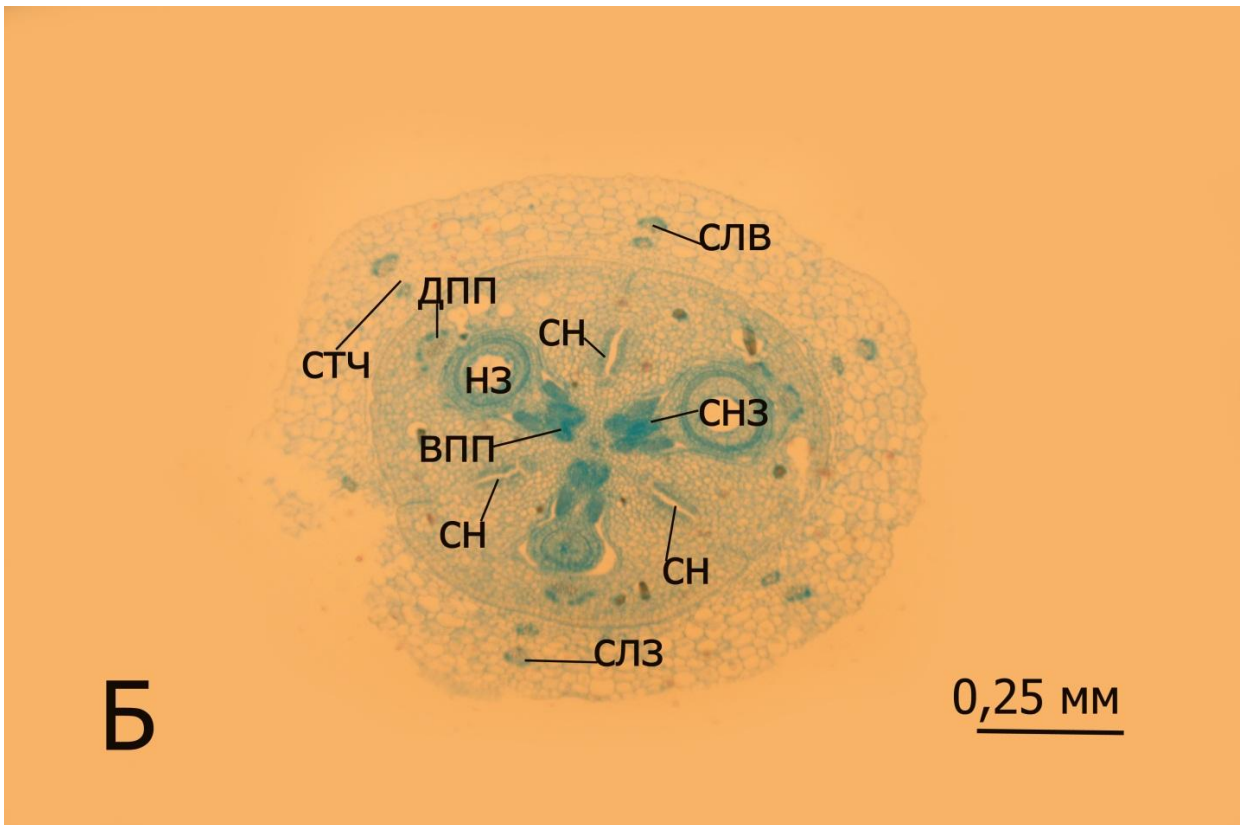


Рис. 8.1. *Sansevieria grandicuspis* Нав.: поперечний переріз квітконіжки (А) та квітколожа (Б)



**А**



**Б**

0,25 мм

Рис. 8.2. *Sansevieria grandicuspis* Нав.: основа зав'язі (А) та фертильна гемісинасцидіатна зона (Б)

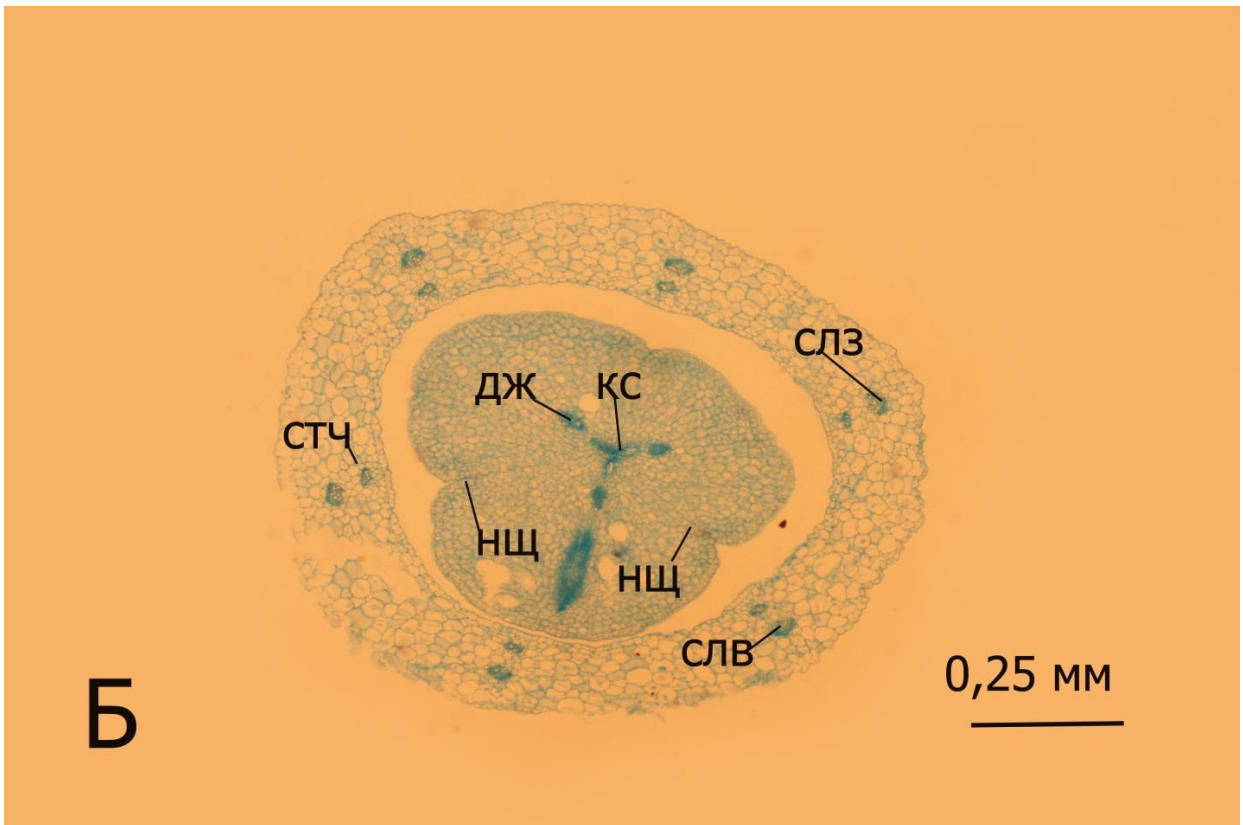
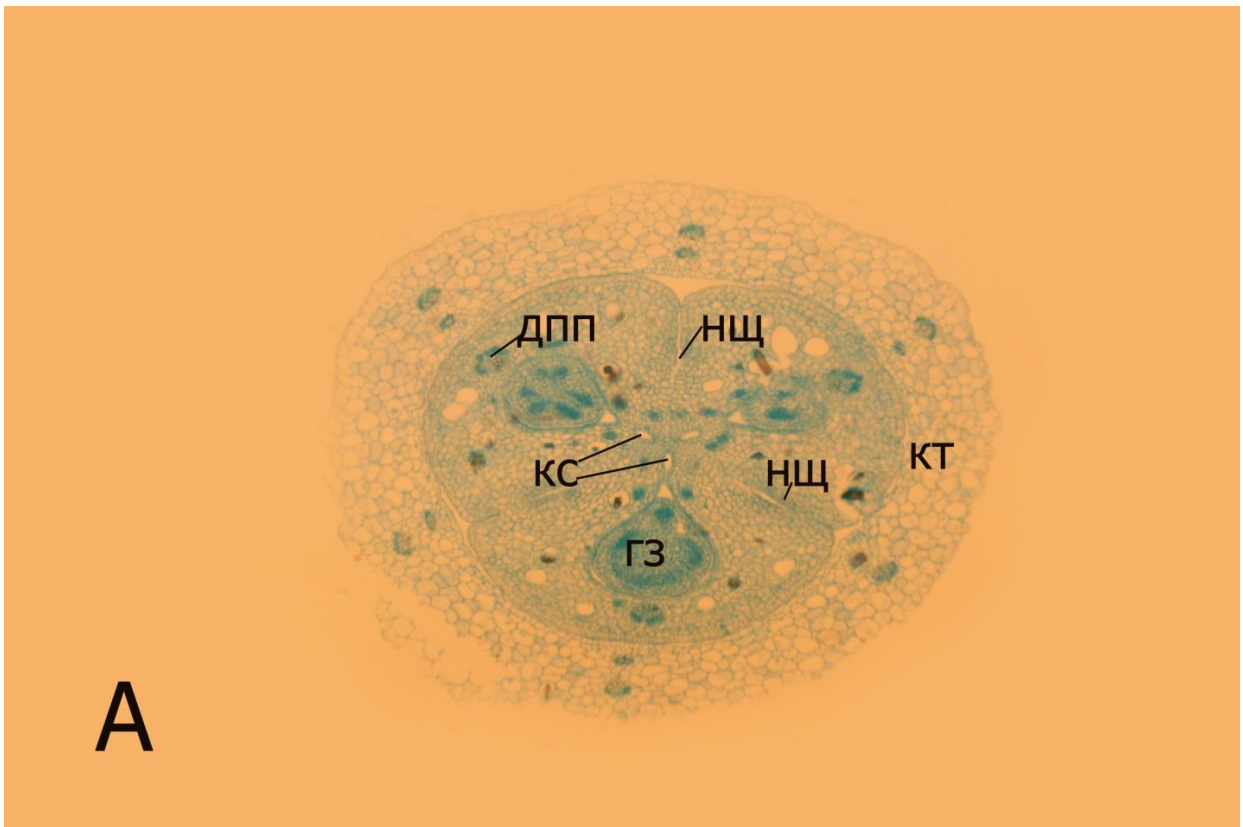


Рис. 8.3. *Sansevieria grandicuspis* Haw.: асимплікатна зона з нектарними щілинами на рівні гнізд (А) та даху зав'язі (Б)



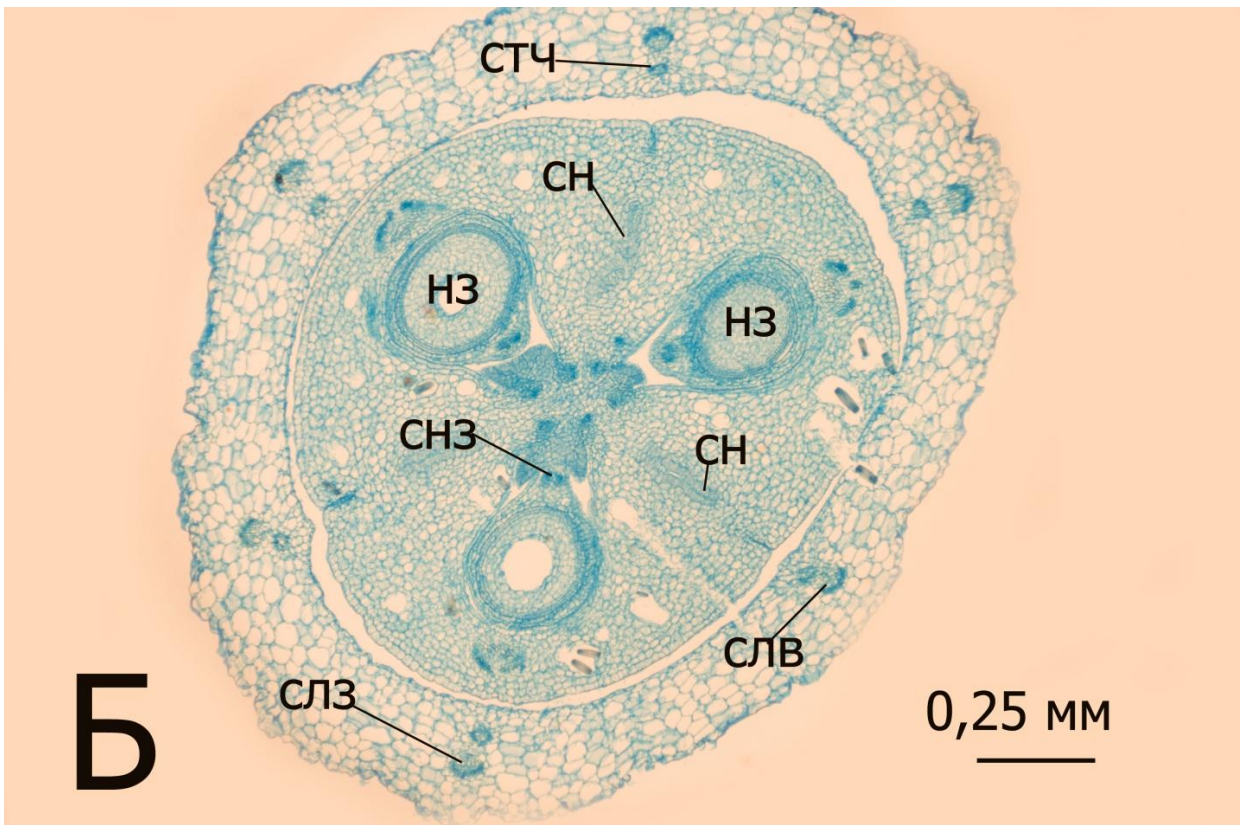
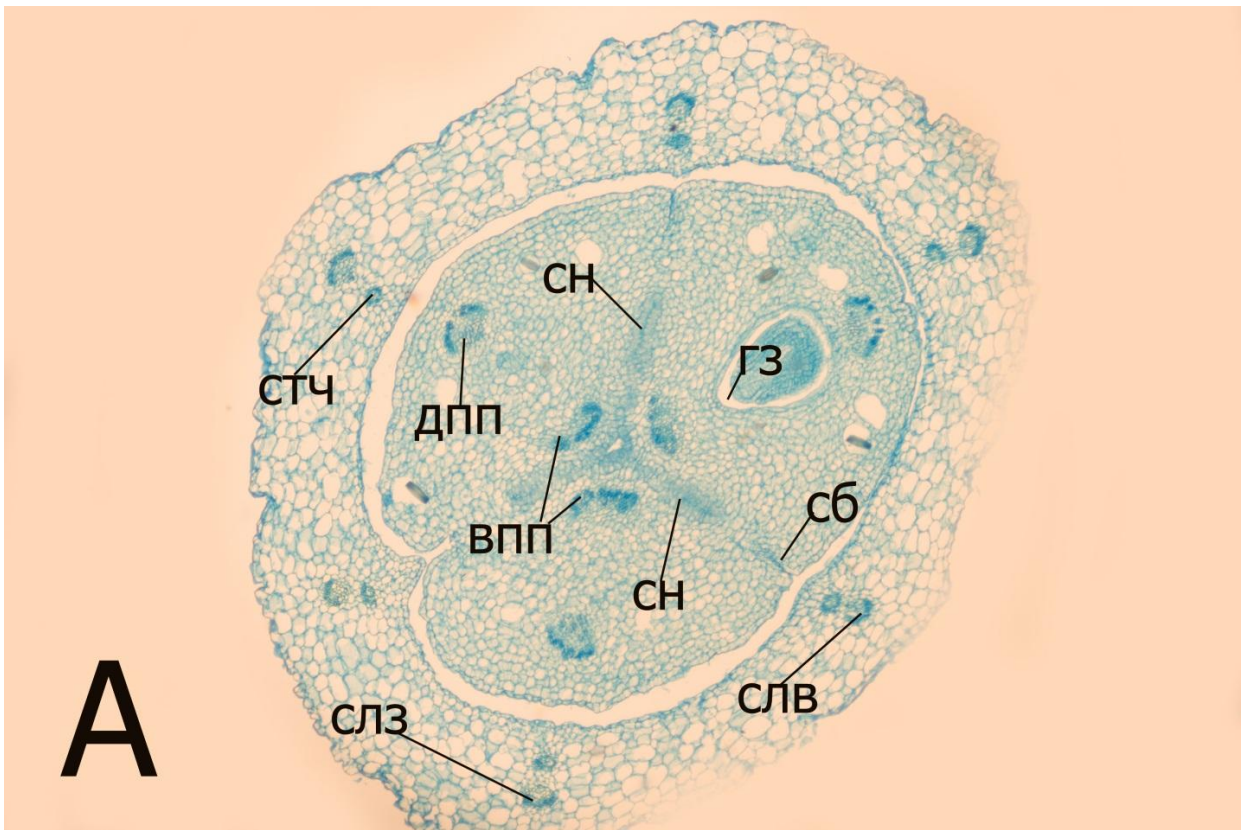


Рис. 9.1. *Sansevieria dooneri* N. E. Br: стерильна гемісинасцидіатна зона (А) та фертильна гемісинасцидіатна (Б)

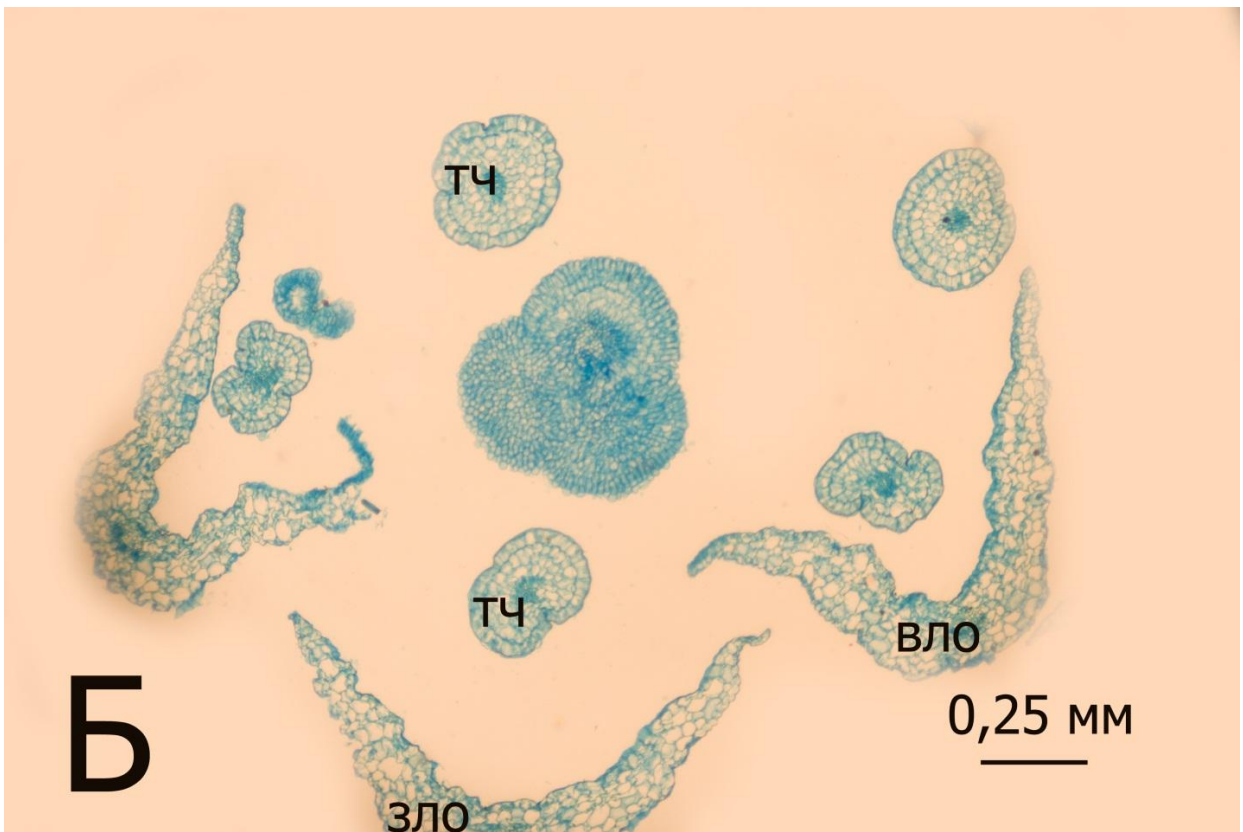
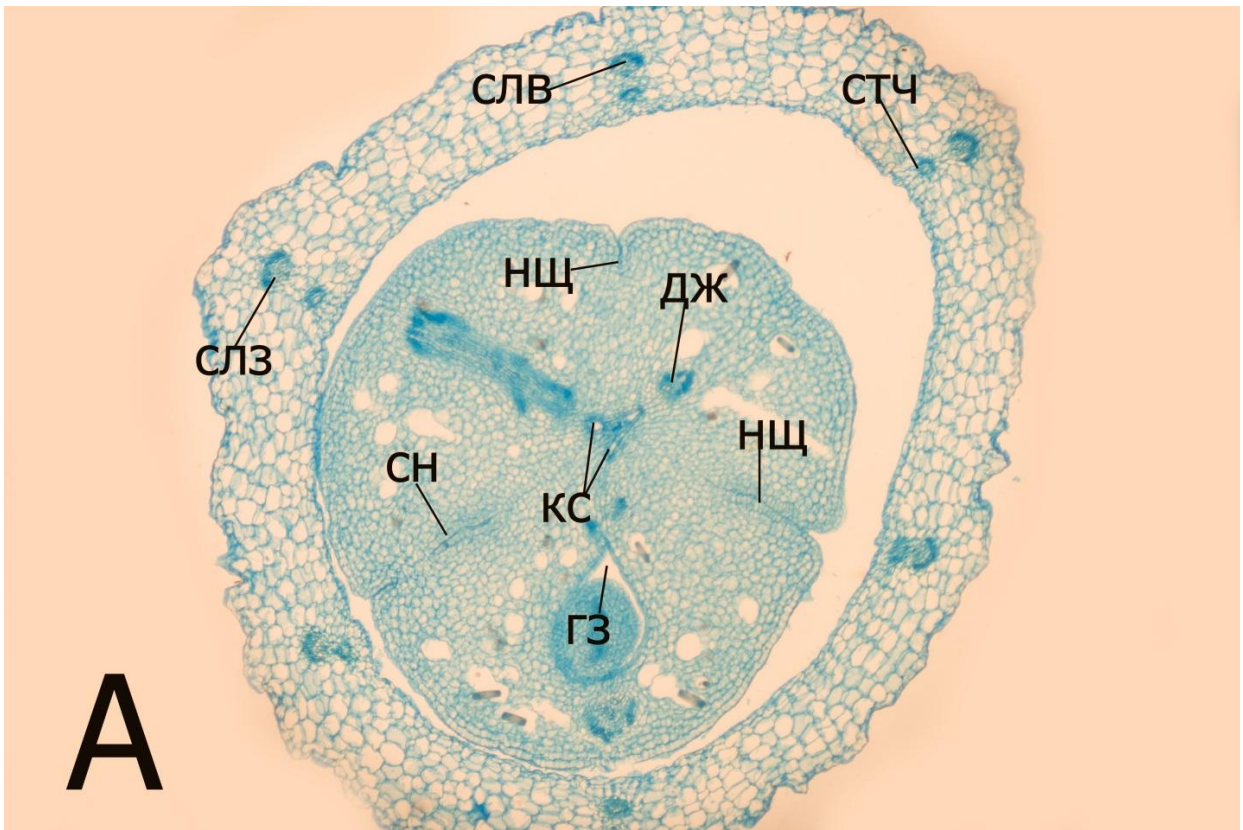


Рис. 9.2. *Sansevieria dooneri* N. E. Br: асимплікатна зона зав'язі (А) та поперечний переріз приймочки (Б)



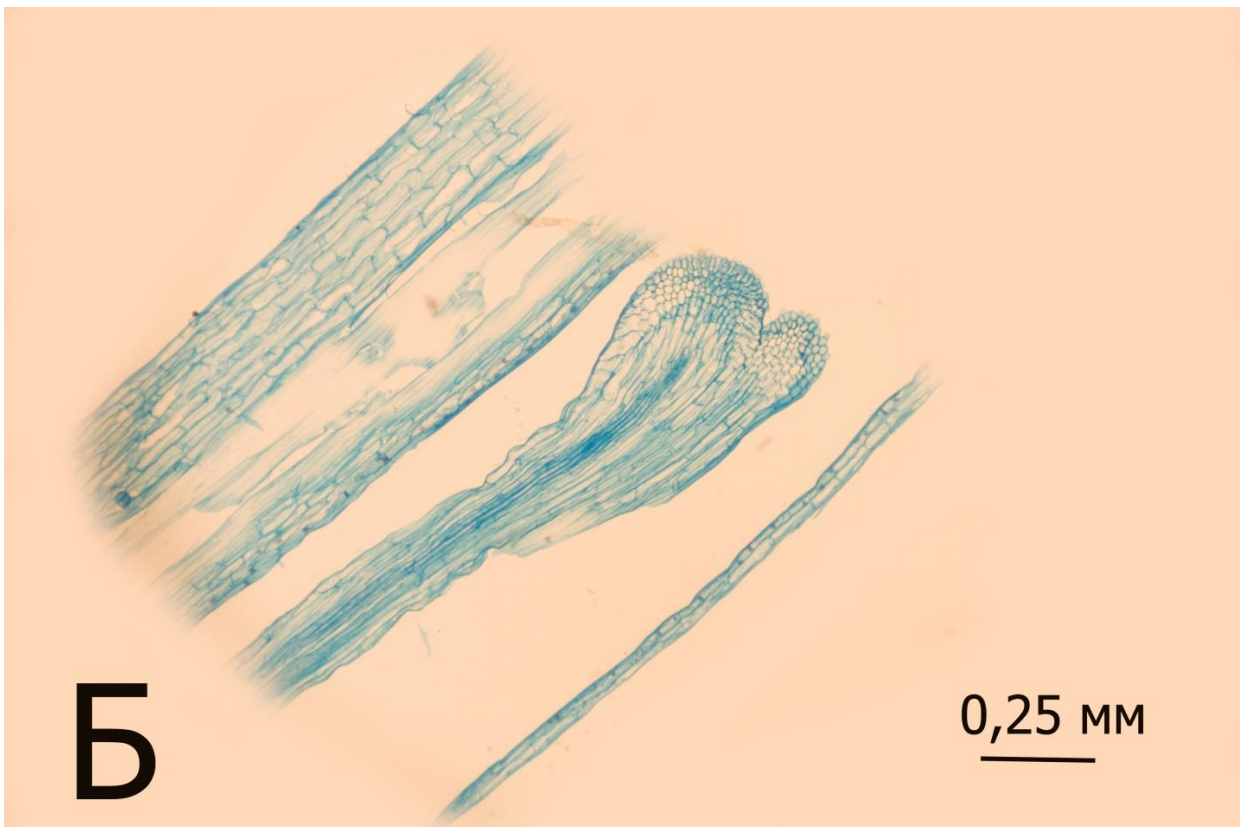
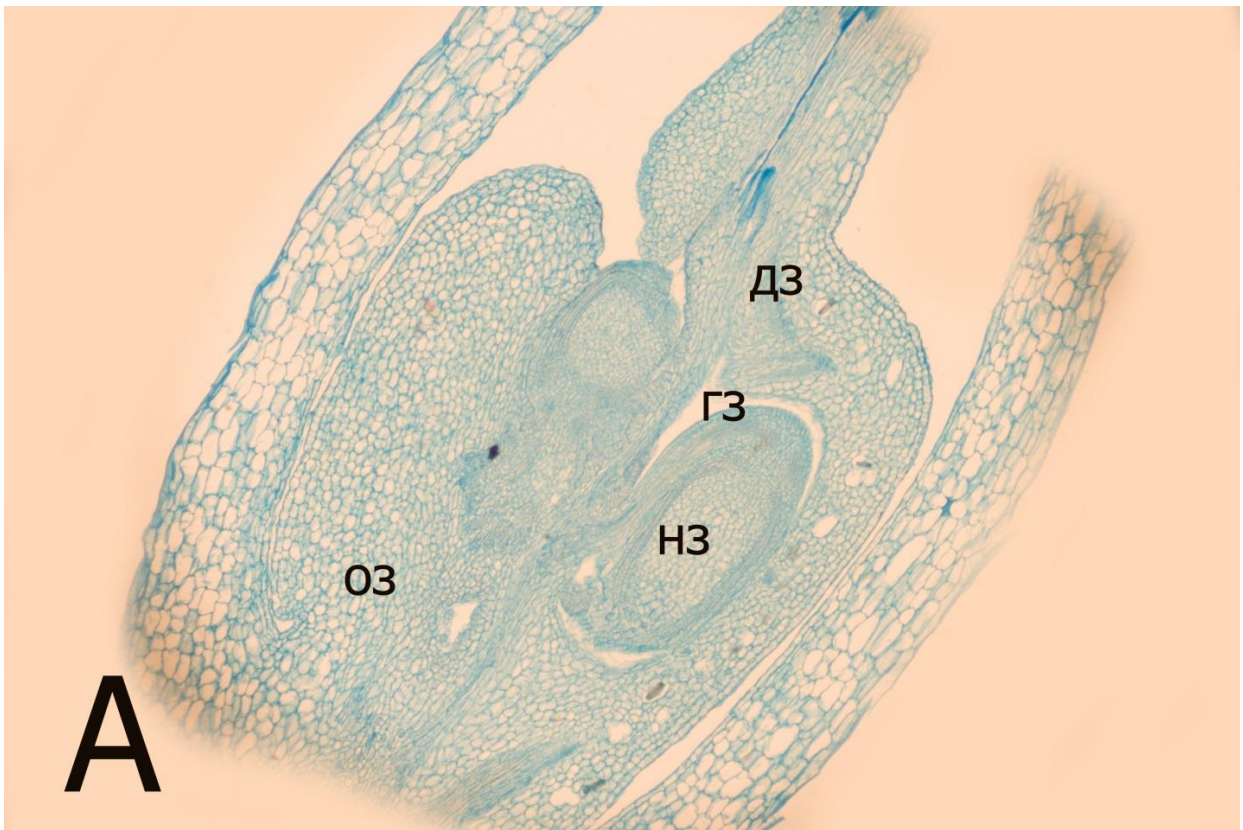


Рис. 9.3. *Sansevieria dooneri* N. E. Br: поздовжній переріз зав'язі (А), стовпчика і приймочки (Б)



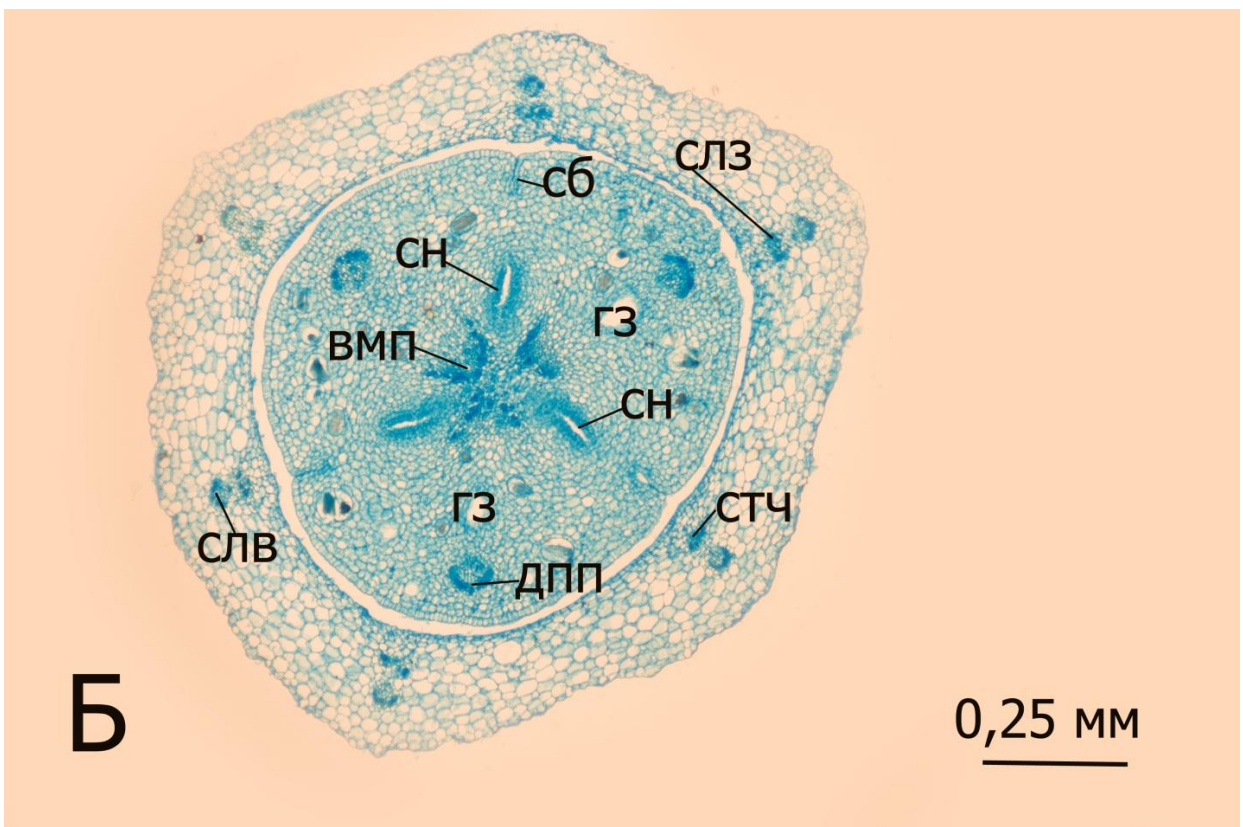
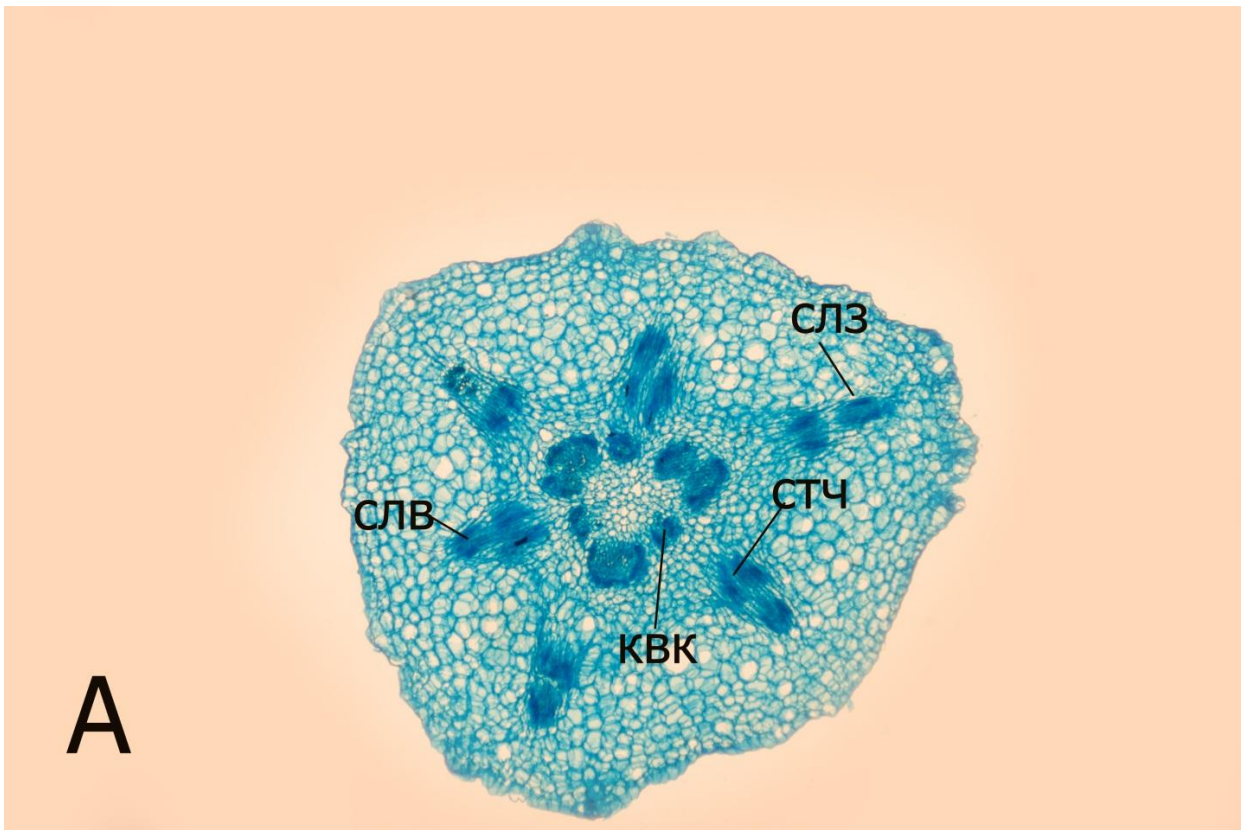
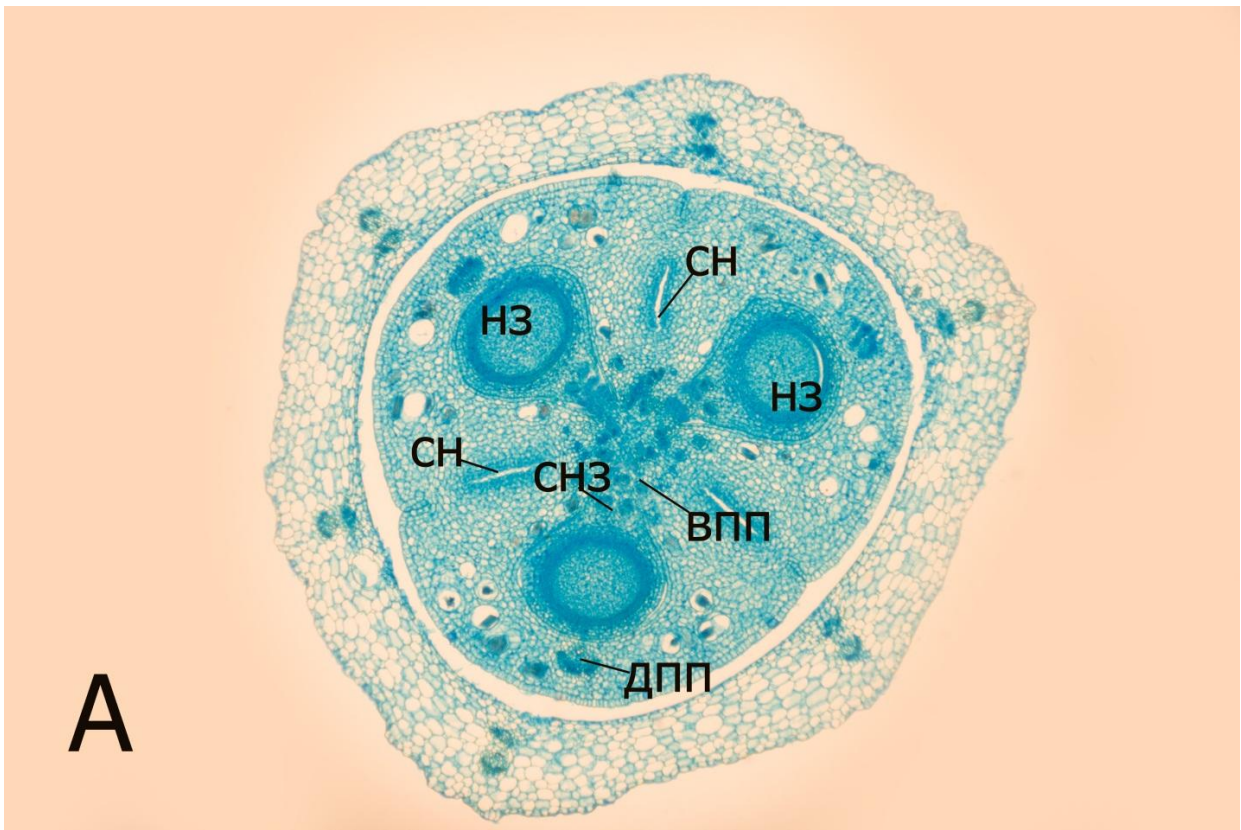
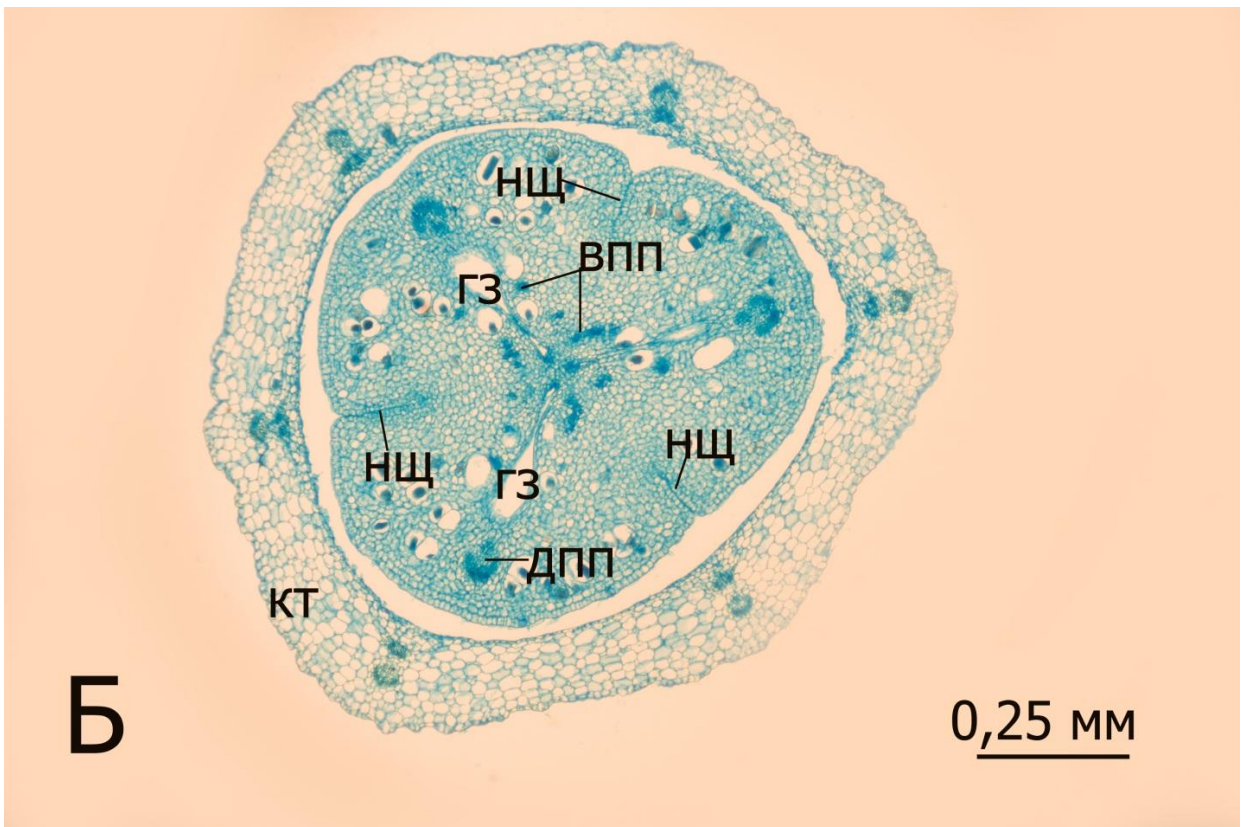


Рис. 10.1. *Sansevieria fernwood* Gr.: основа квітколожа (А) та синасцидіатна зона зав'язі (Б)



**А**



**Б**

0,25 мм

Рис. 10.2. *Sansevieria fernwood* Gr.: фертильна геміспорангіатна (А) та асимплікатна зона зав'язі (Б)



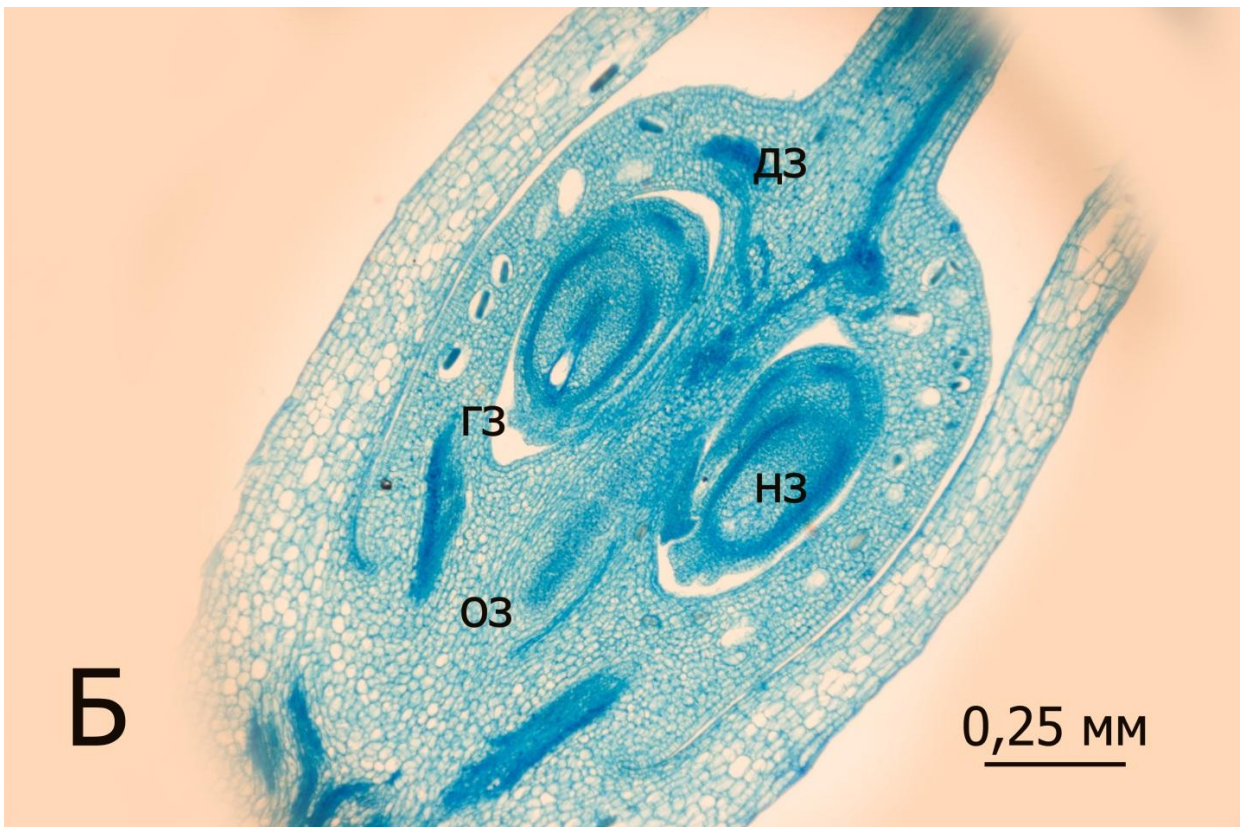
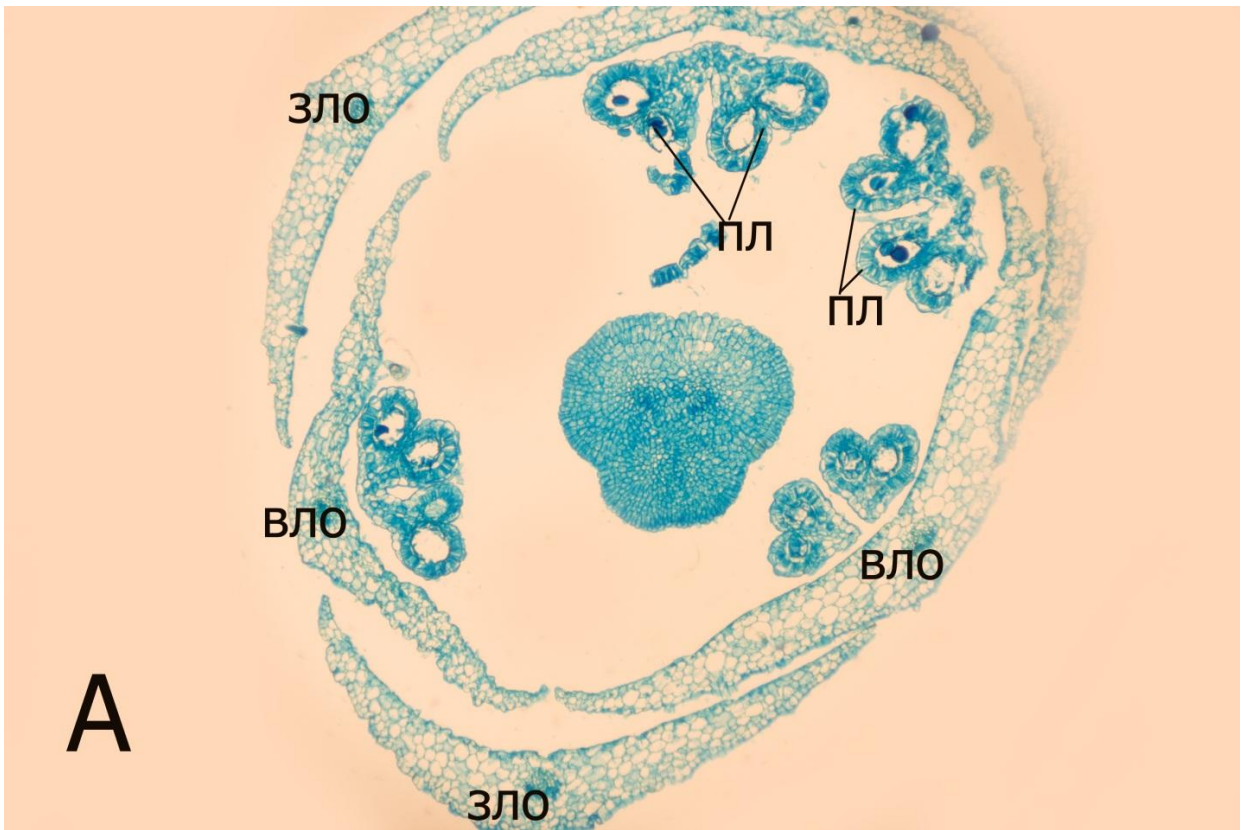


Рис. 10.3. *Sansevieria fernwood* Gr.: поперечний переріз квітки на рівні приймочки (А) та поздовжній переріз зав'язі (Б)

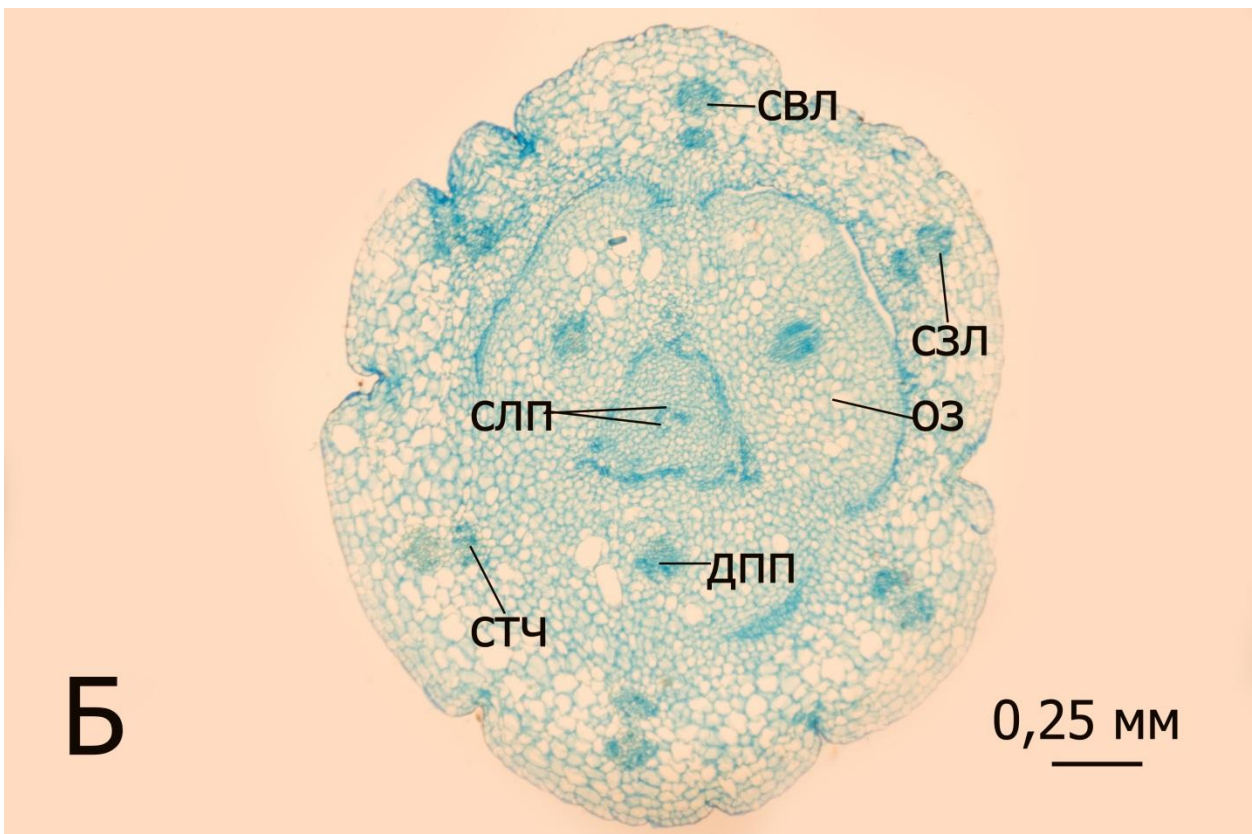
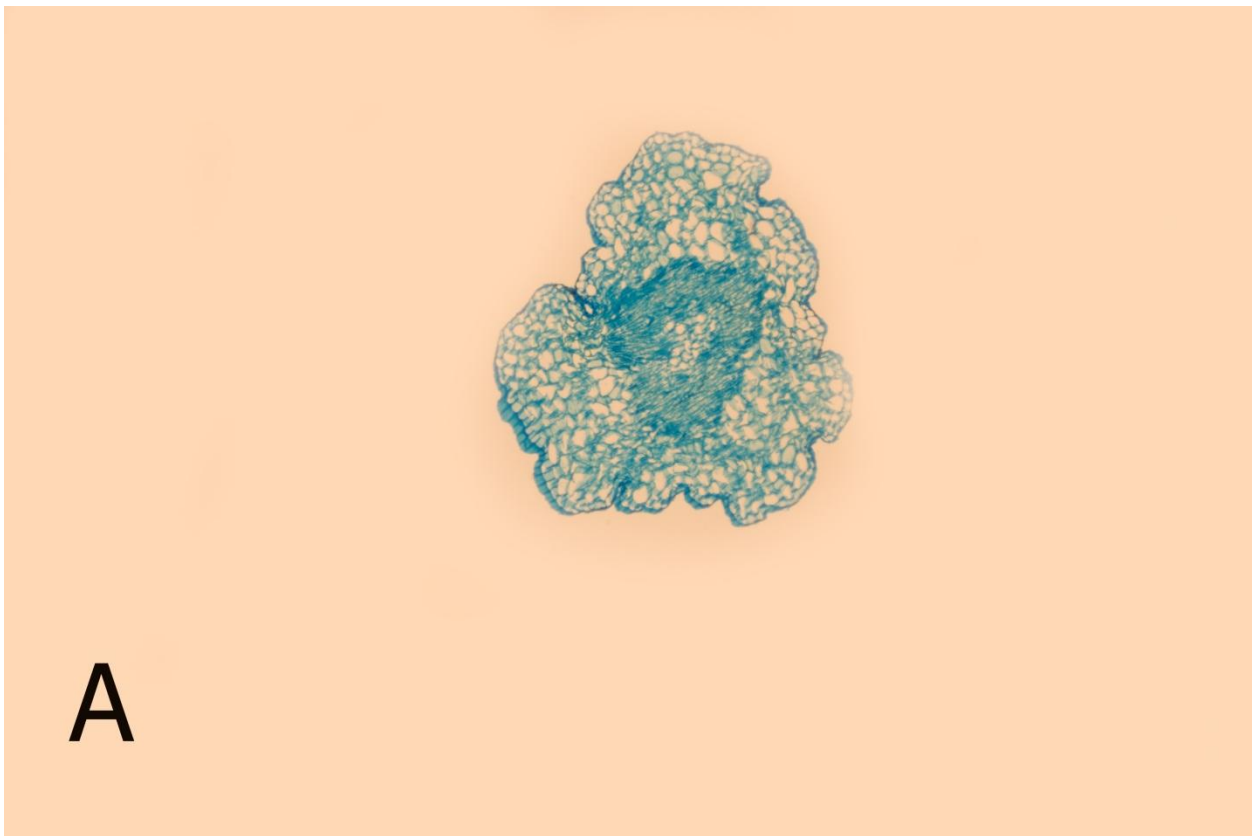


Рис.11.1. *Dracaena surculosa* Lindl.: поперечний переріз квітконіжки (А) та основа зав'язі із сліпими провідними пучками у центрі (Б)



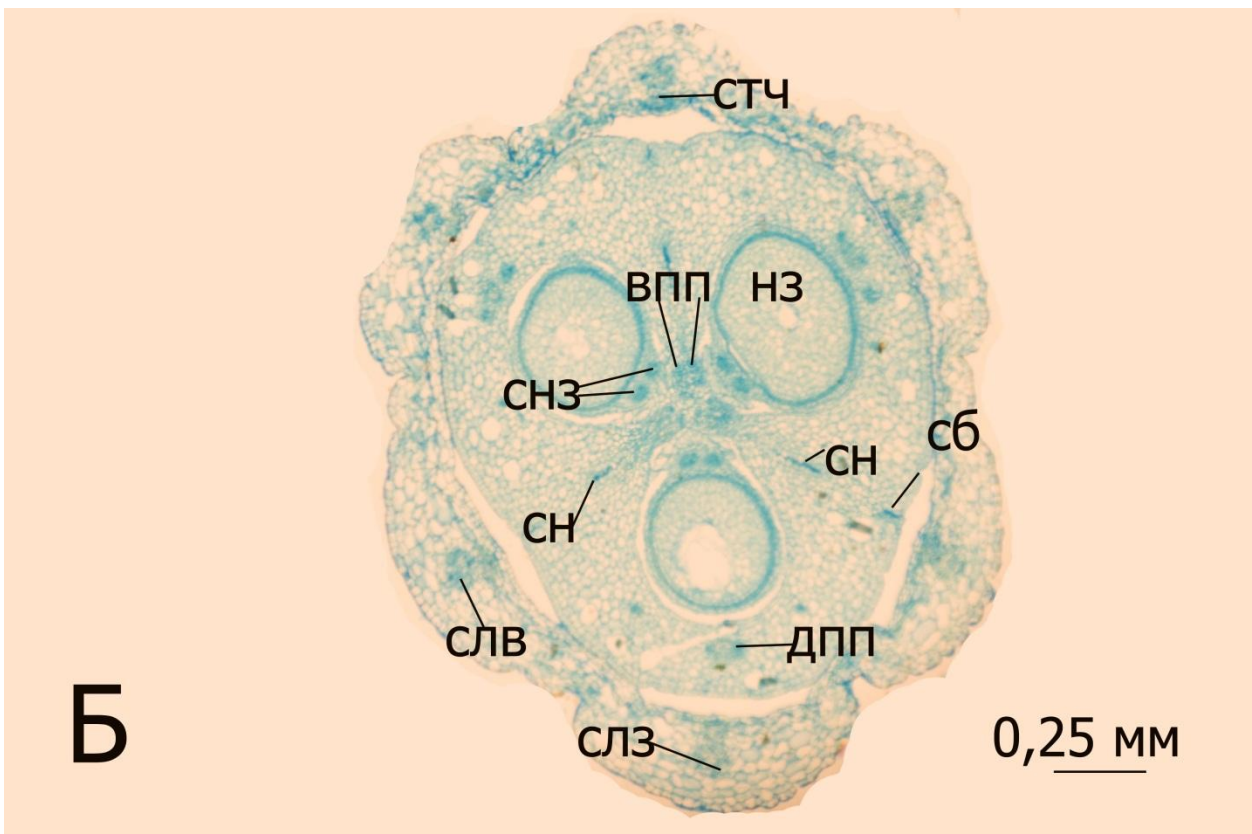
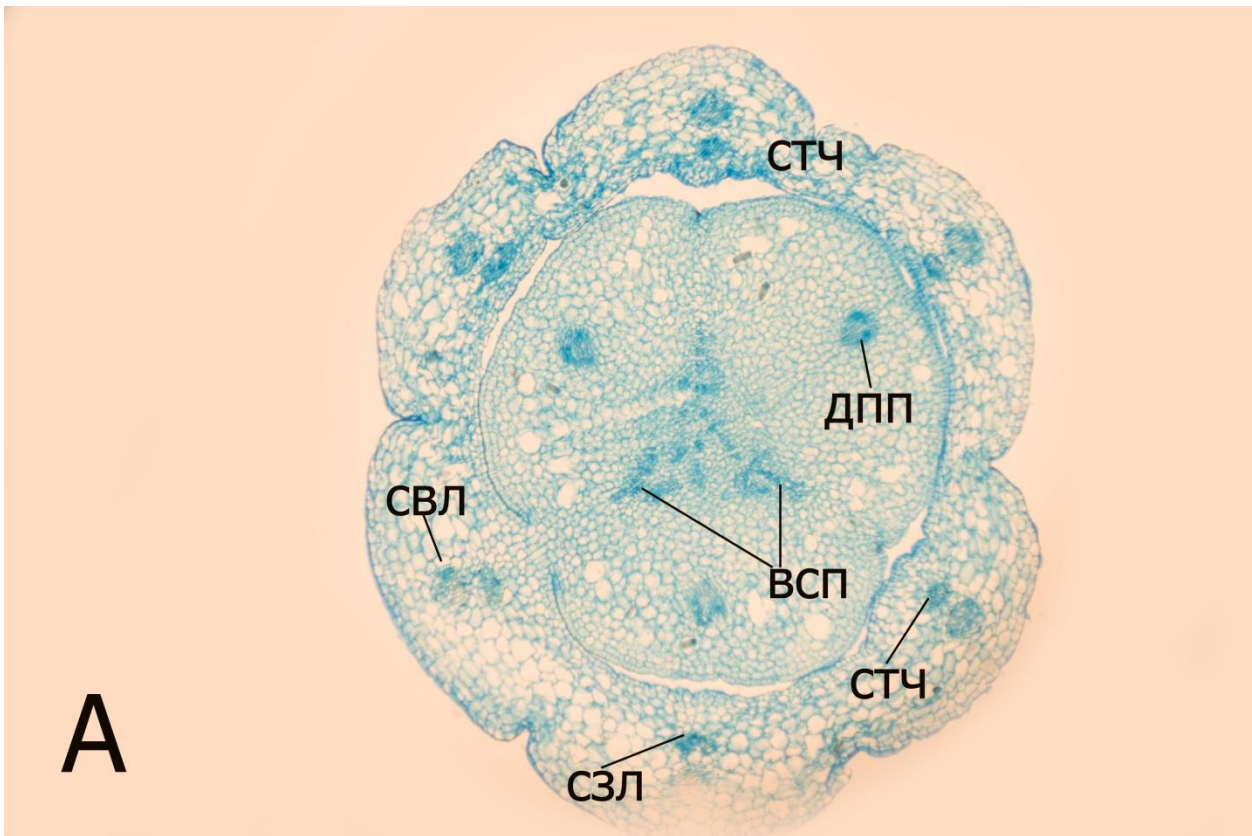


Рис.11.2. *Dracaena surculosa* Lindl.: основа зав'язі (А) та гемісинасцидіатна зона зав'язі (Б)

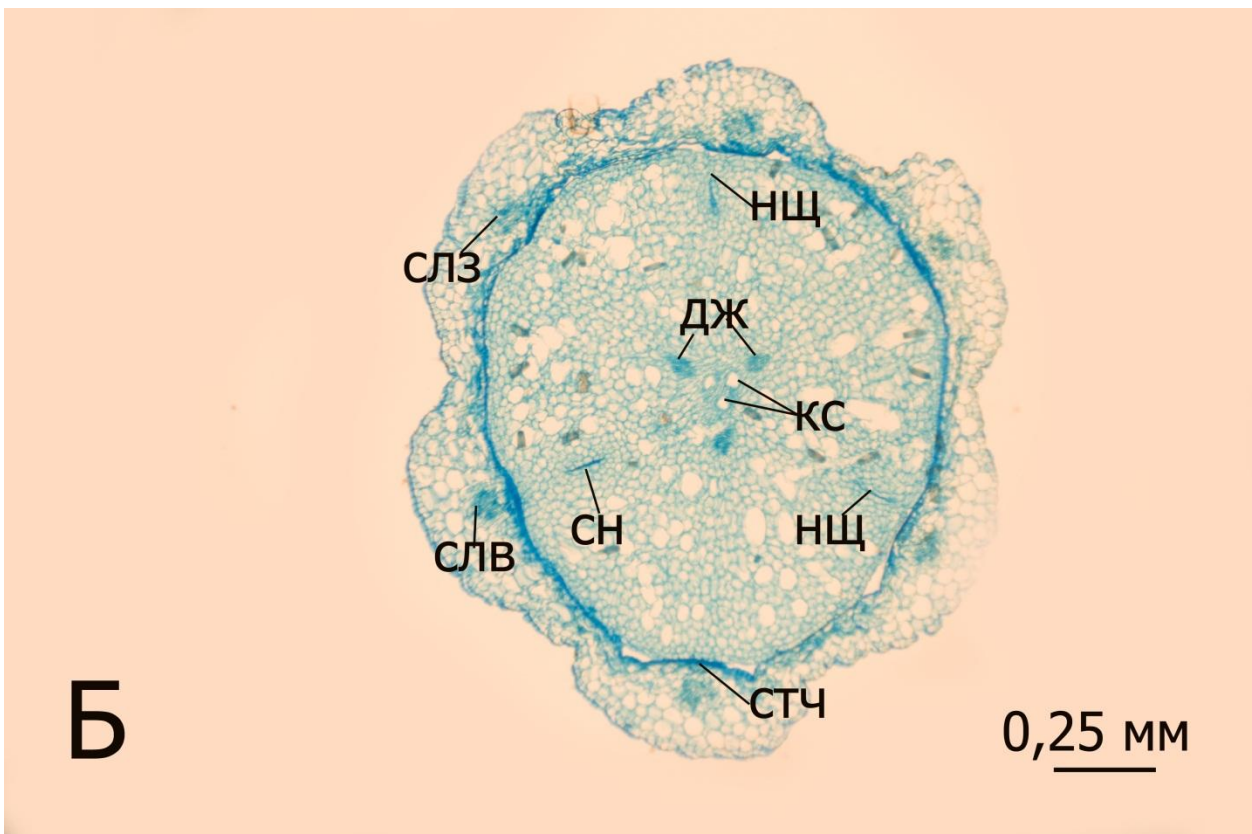
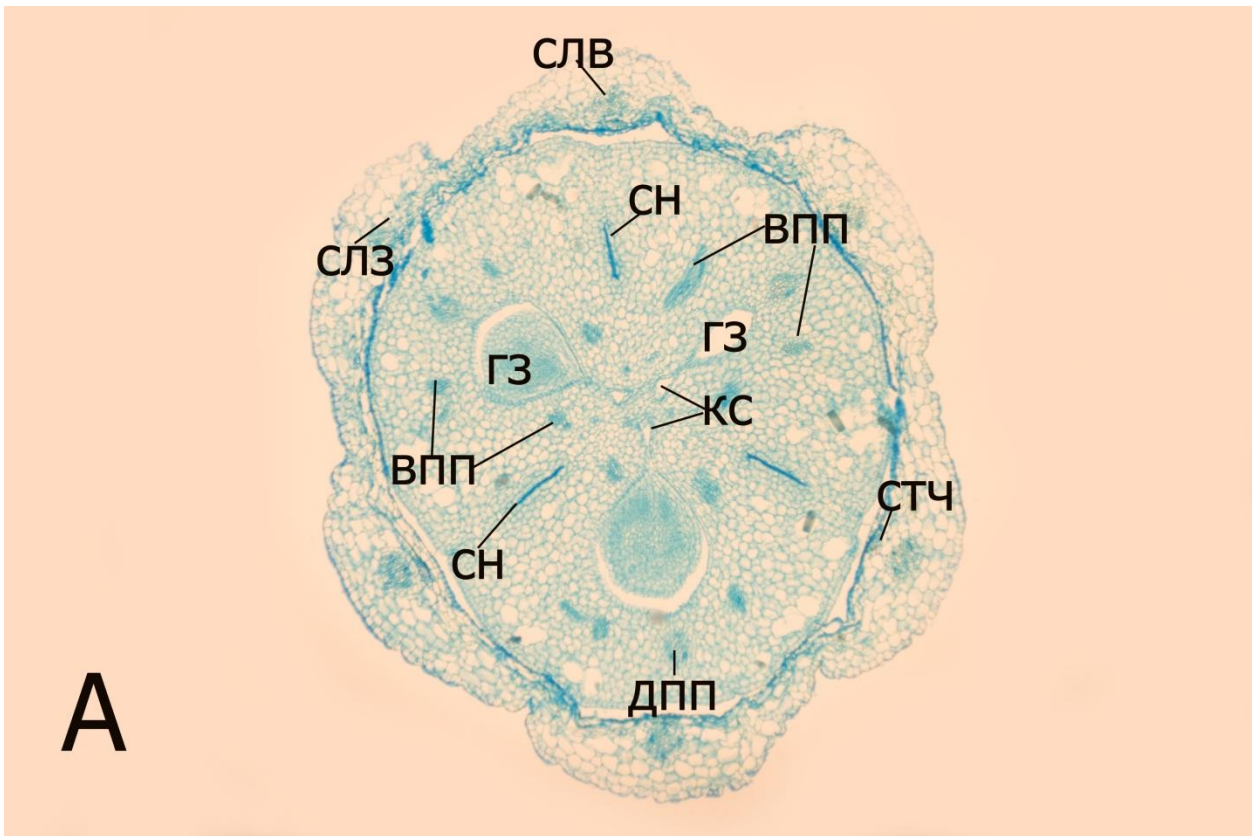


Рис.11.3. *Dracaena surculosa* Lindl.: гемісимплекатна (А) та асимплекатна зона завязі із нектарною щілиною (Б)



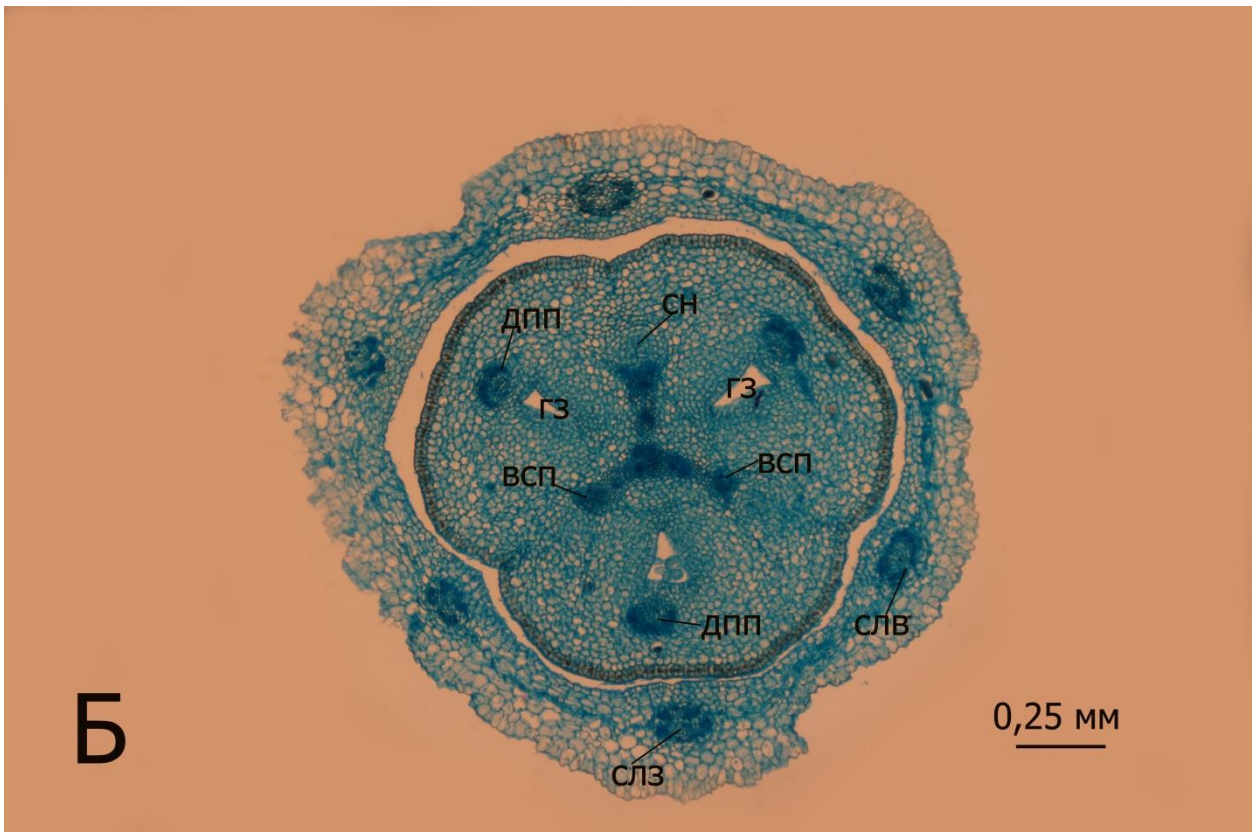
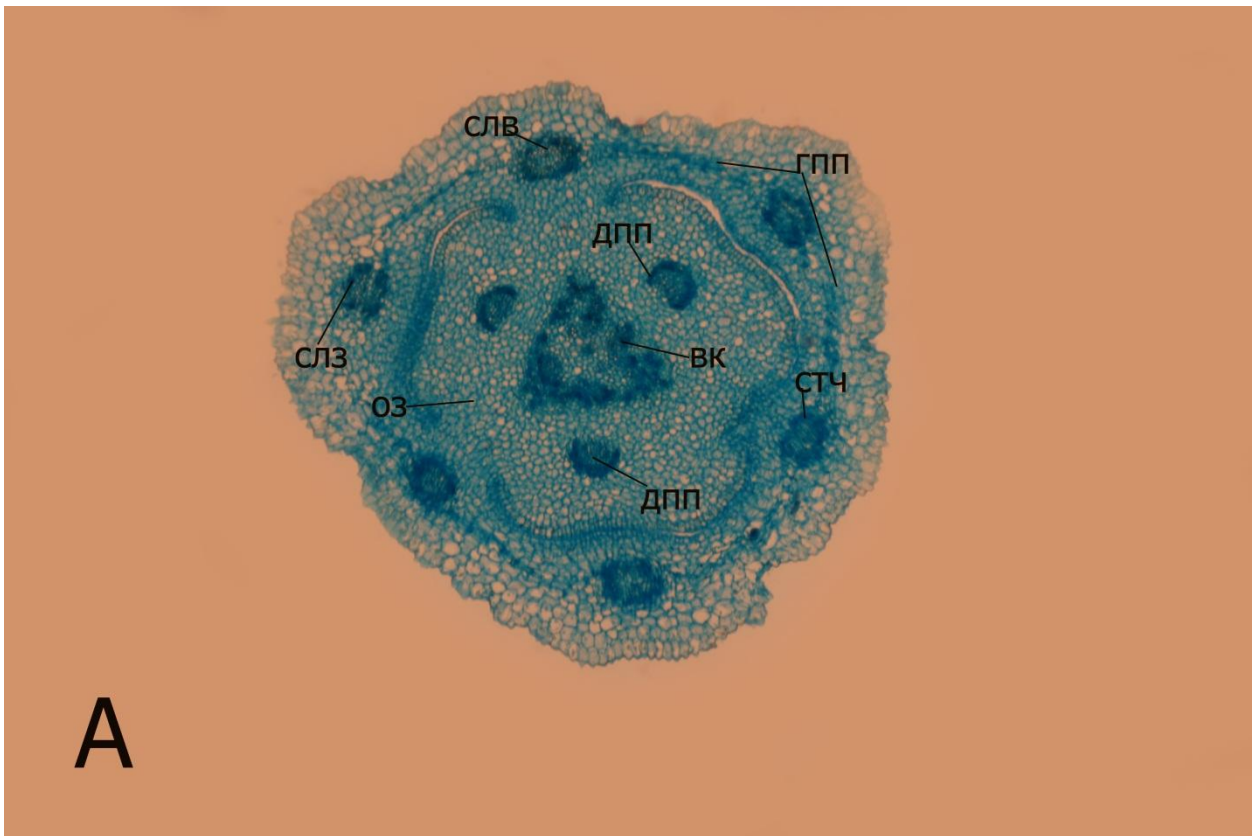
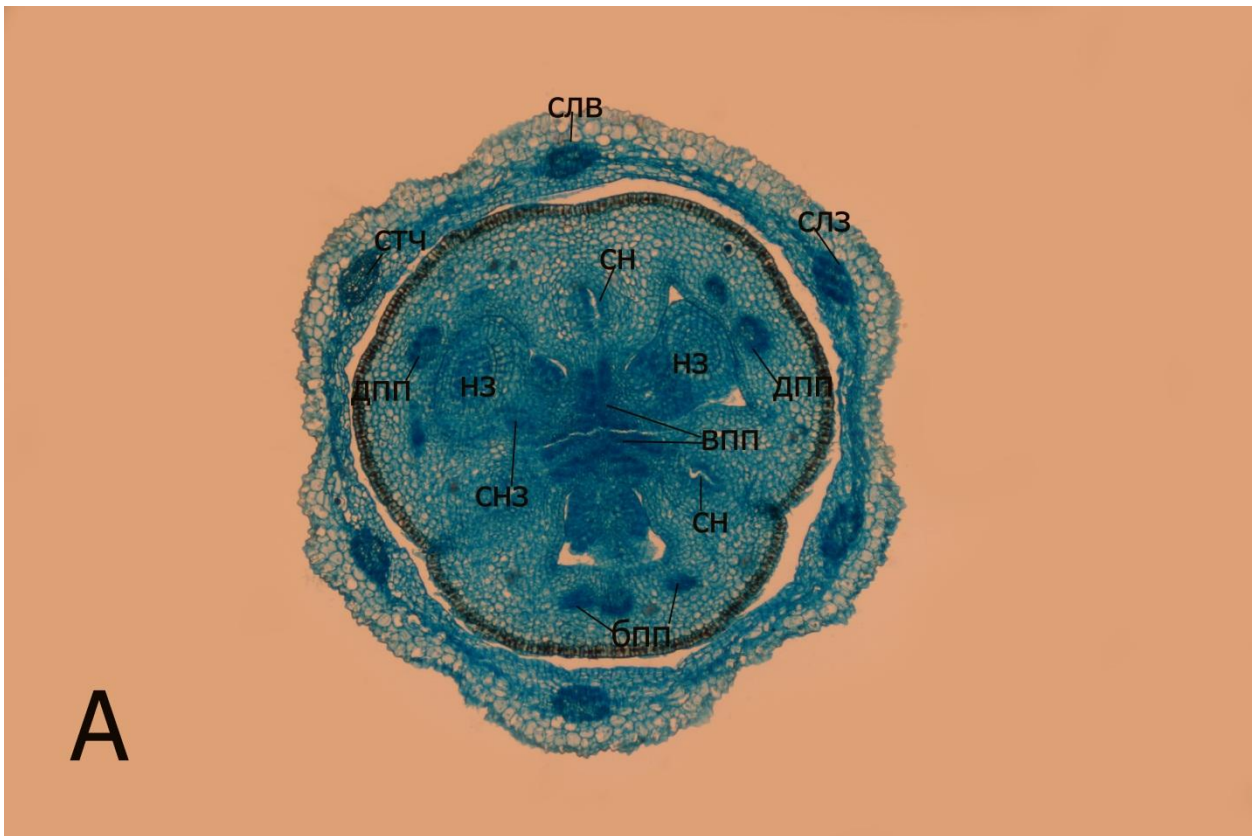
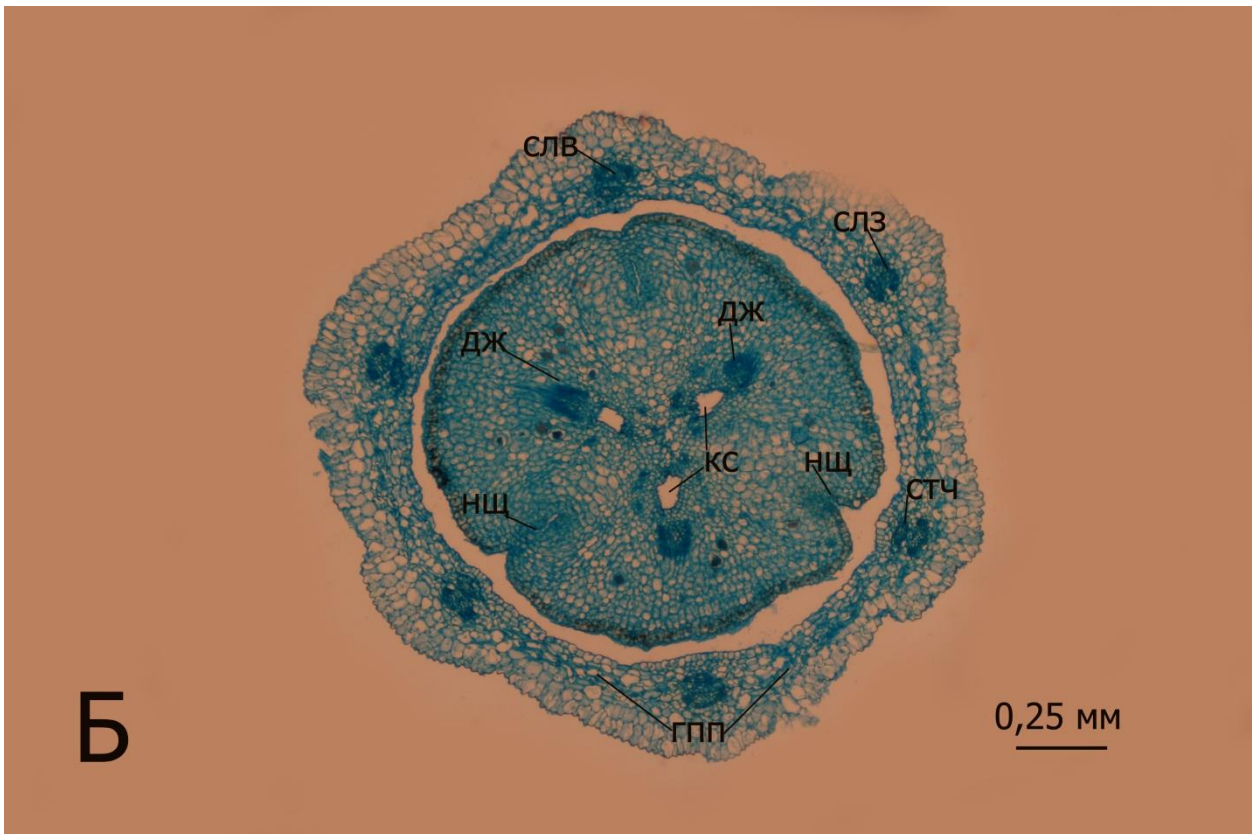


Рис. 12.1. *Dracaena fragrans* (L.) Ker Gawl.: основа зав'язі (А) та синасцидіатна зона зона зав'язі (Б)



**А**



**Б**

0,25 мм

Рис. 12.2. *Dracaena fragrans* (L.) Ker Gawl.: фертильна гемінасцидіатна зона зав'язі (А) та асимплікатна зона зав'язі (Б)



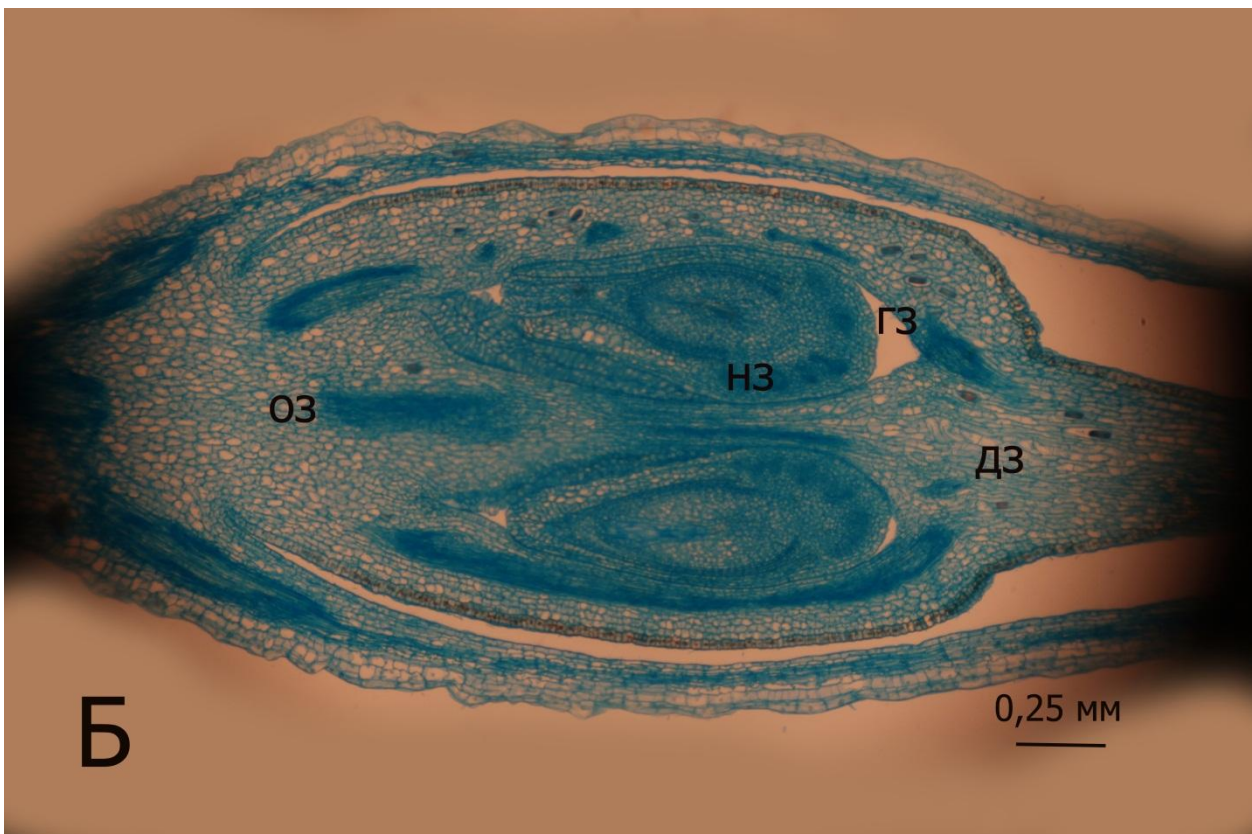
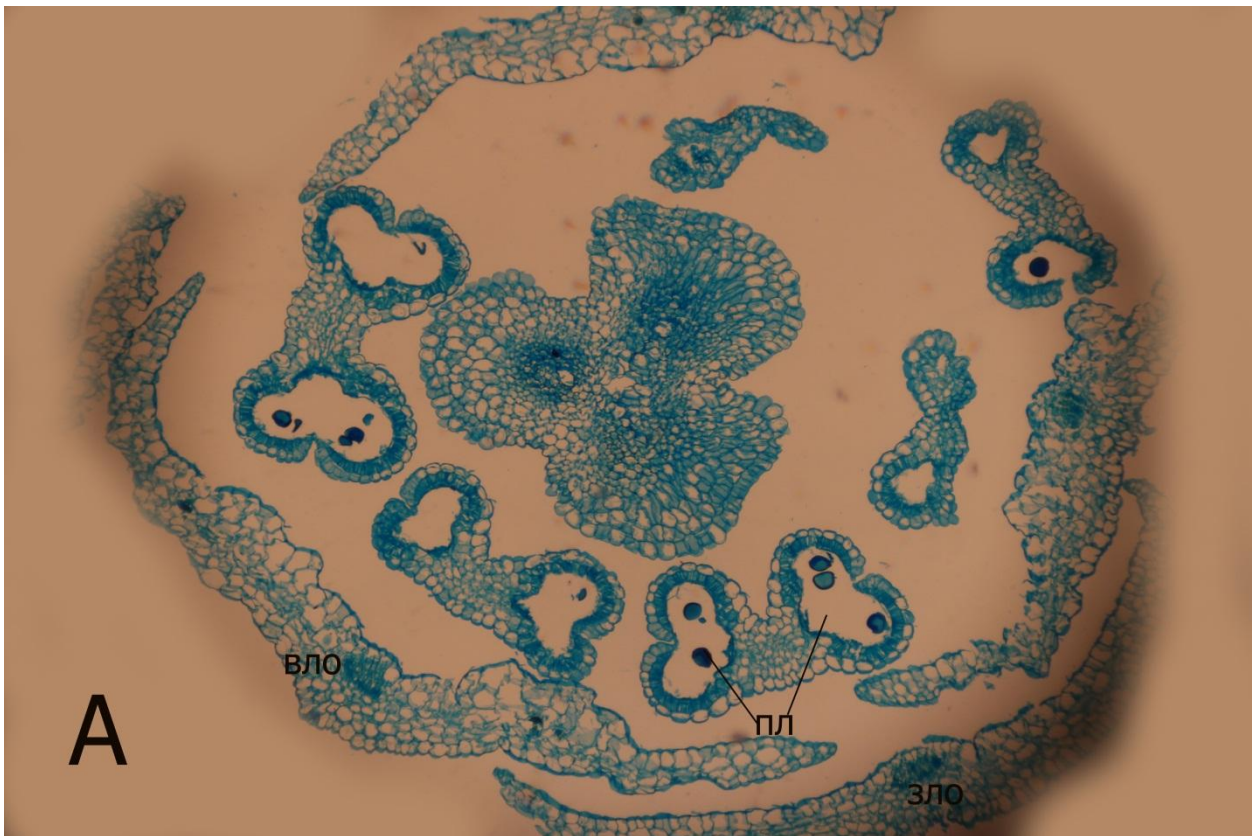


Рис. 12.3. *Dracaena fragrans* (L.) Ker Gawl.: поперечний переріз вільних листочків оцвітини, пиляків та приймочки (А) та поздовжній переріз зав'язі (Б)

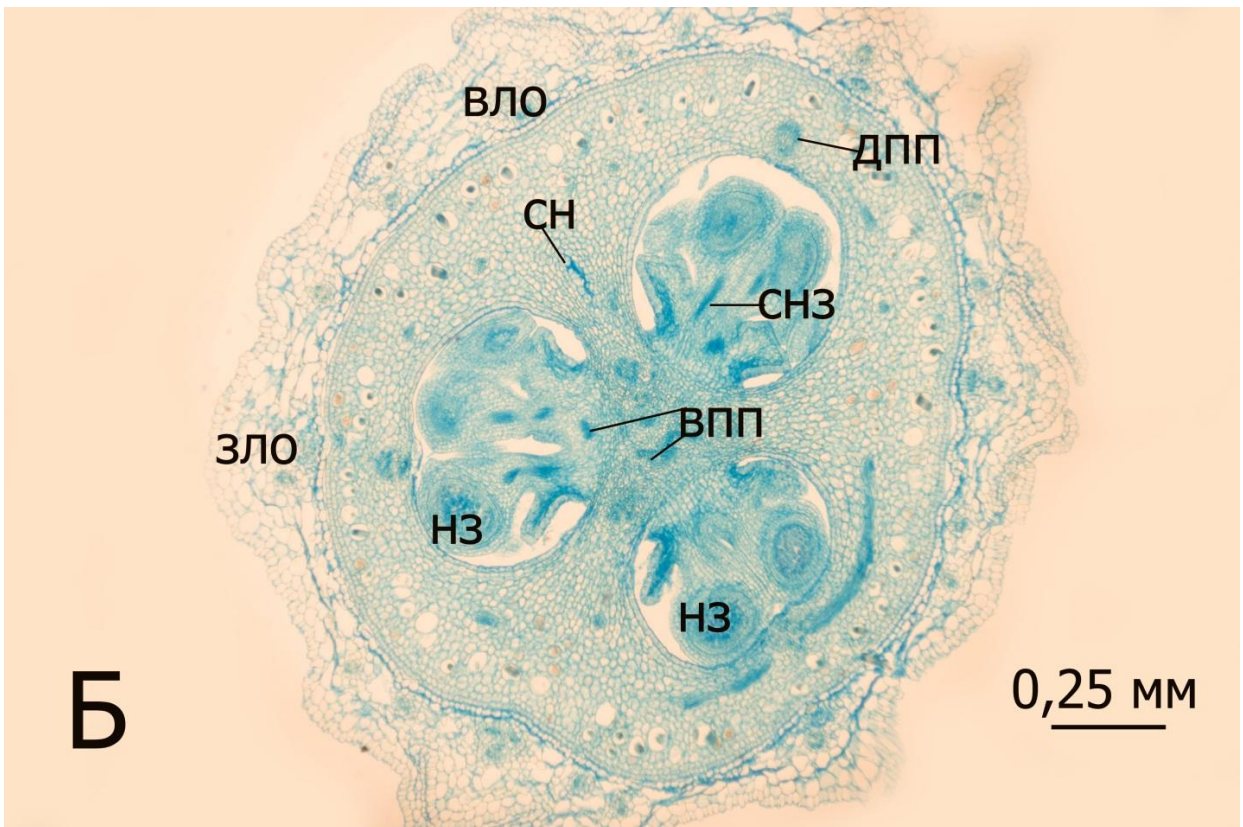
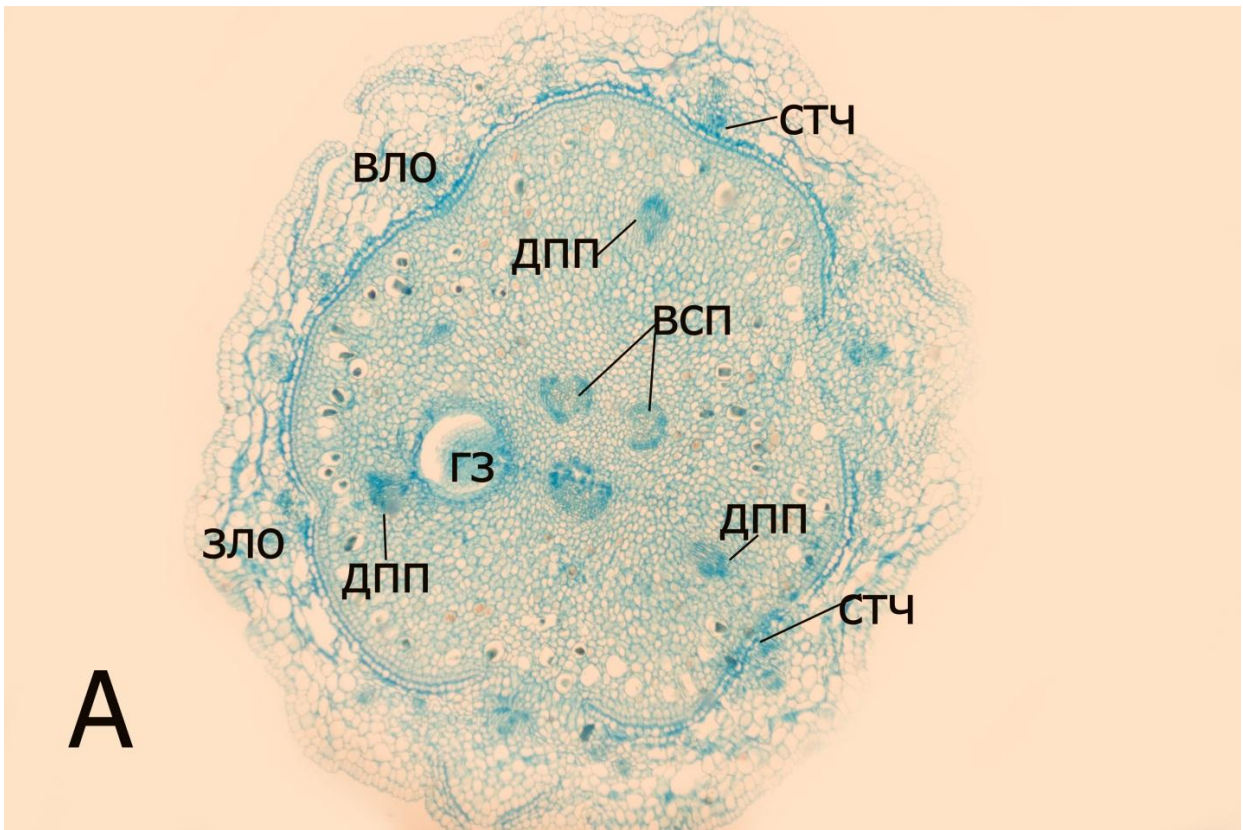


Рис. 13.1. *Cordyline fruticosa* (L.) A.Chev.: синасцидіатна (А) та гемісимплікатна фертильна зона зав'язі (Б)



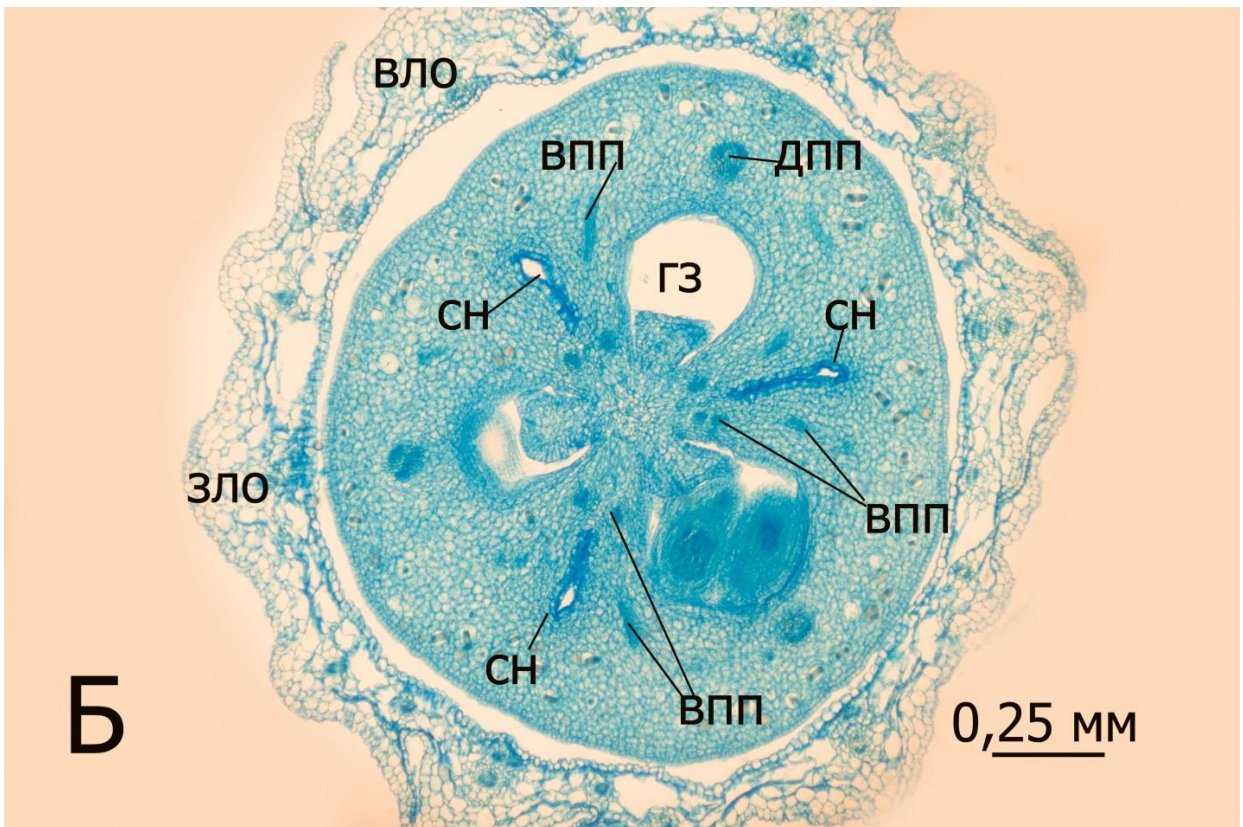
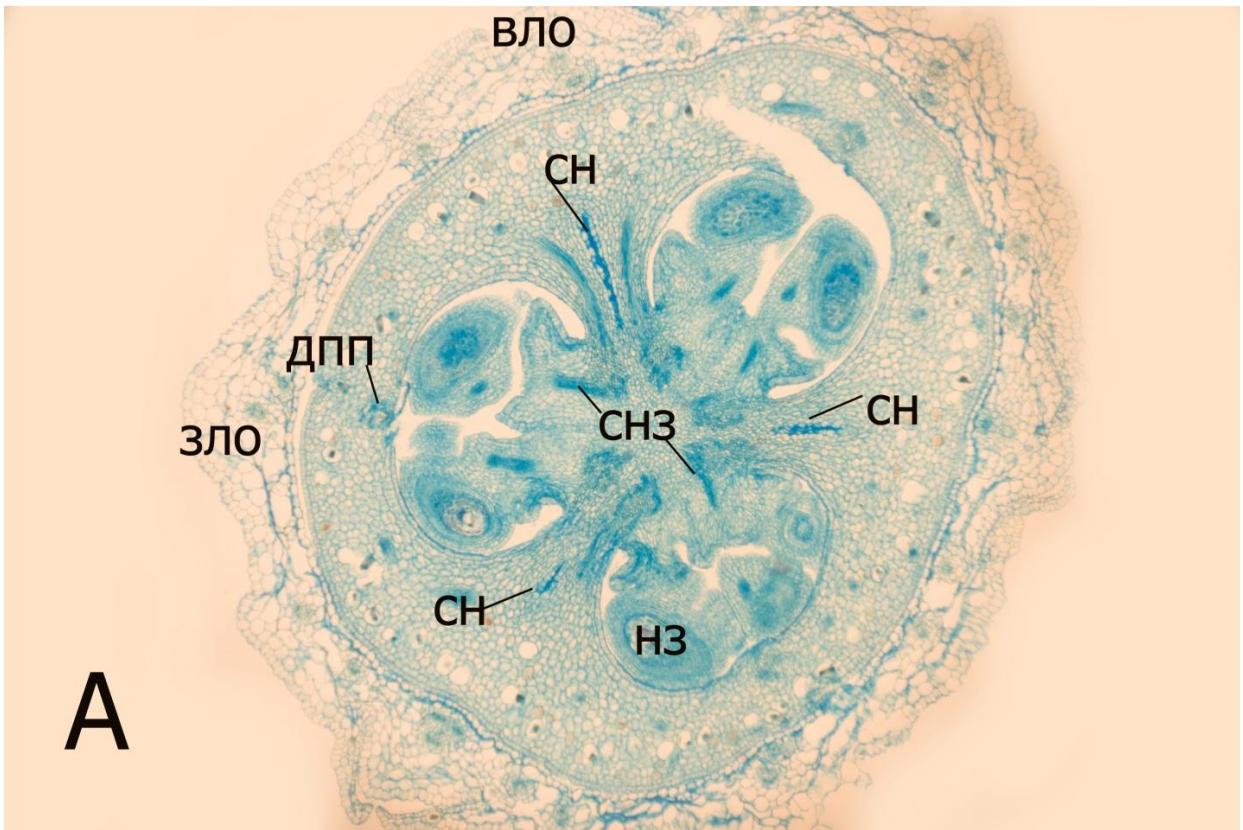


Рис. 13.2. *Cordyline fruticosa* (L.) A.Chev.: гемісимплекатна фертильна (А) та гемісимплекатна стерильна зона зав'язі (Б)



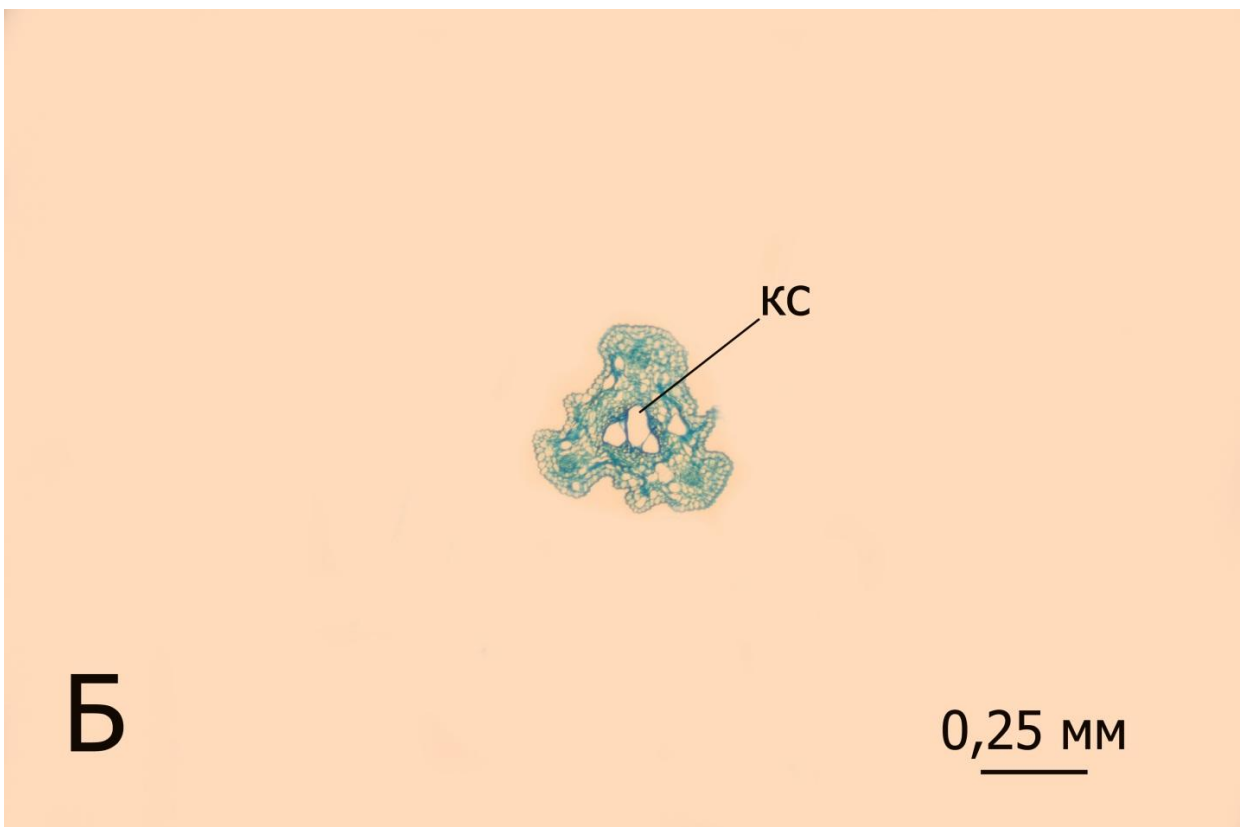
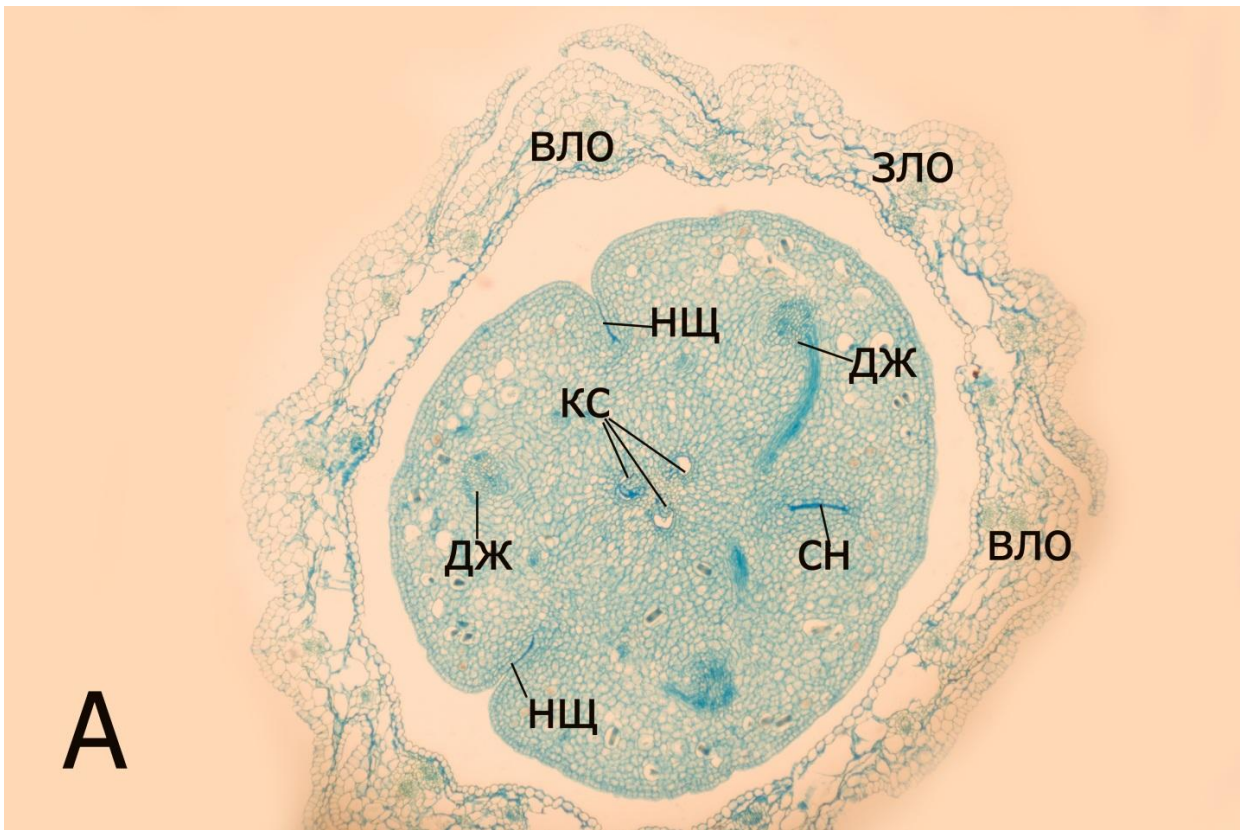


Рис. 13.3. *Cordyline fruticosa* (L.) A.Chev.: дах зав'язі (А) та поперечний переріз стовпчика (Б)

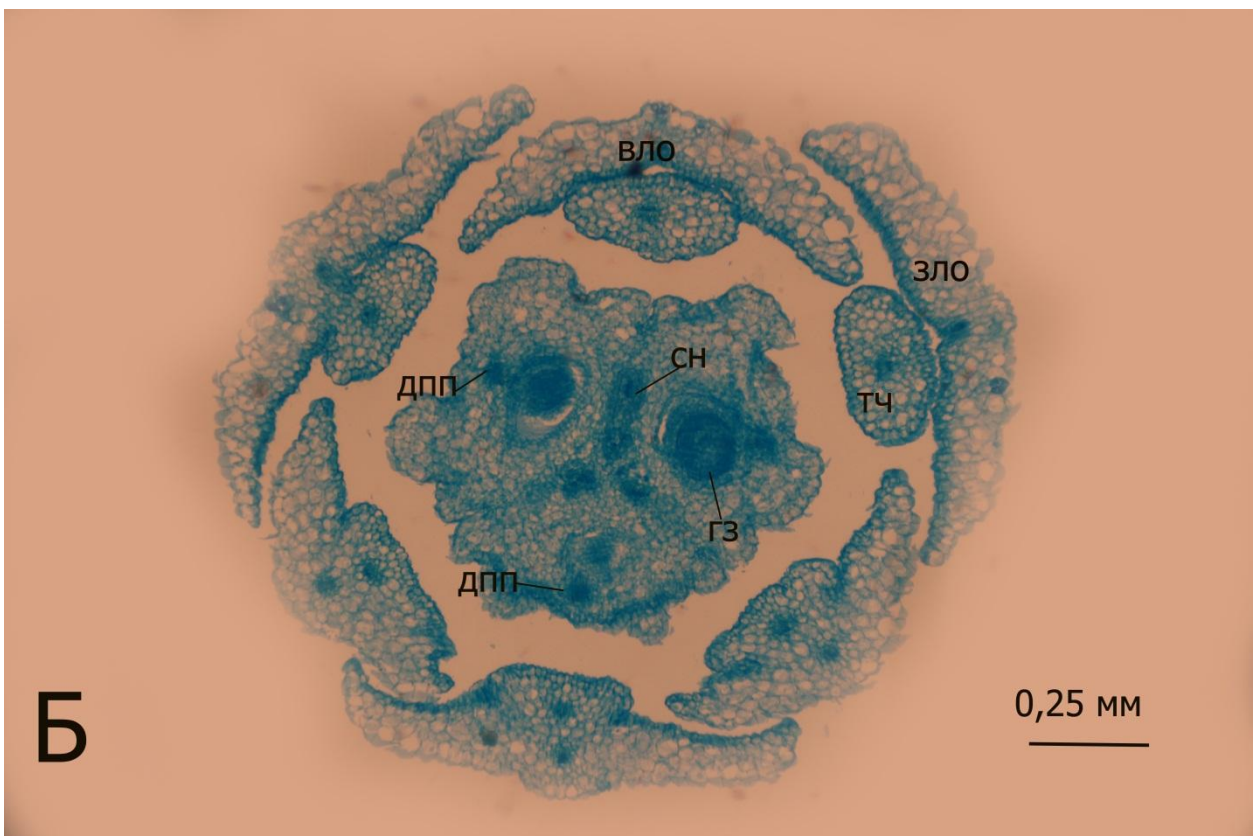
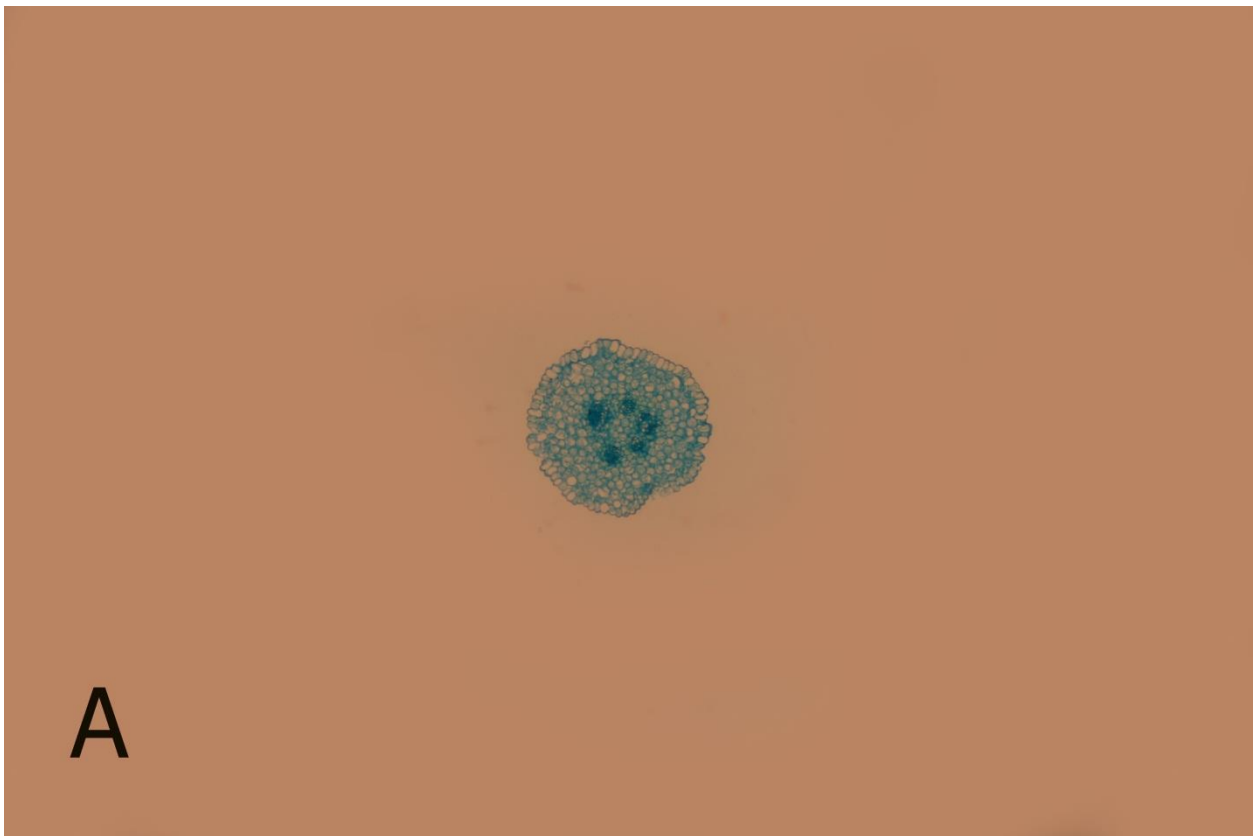


Рис. 14.1. *Asparagus densiflorus* (Kunth) Jessop.: поперечний переріз квітконіжки (А) та синасцидіатна зона зав'язі (Б)

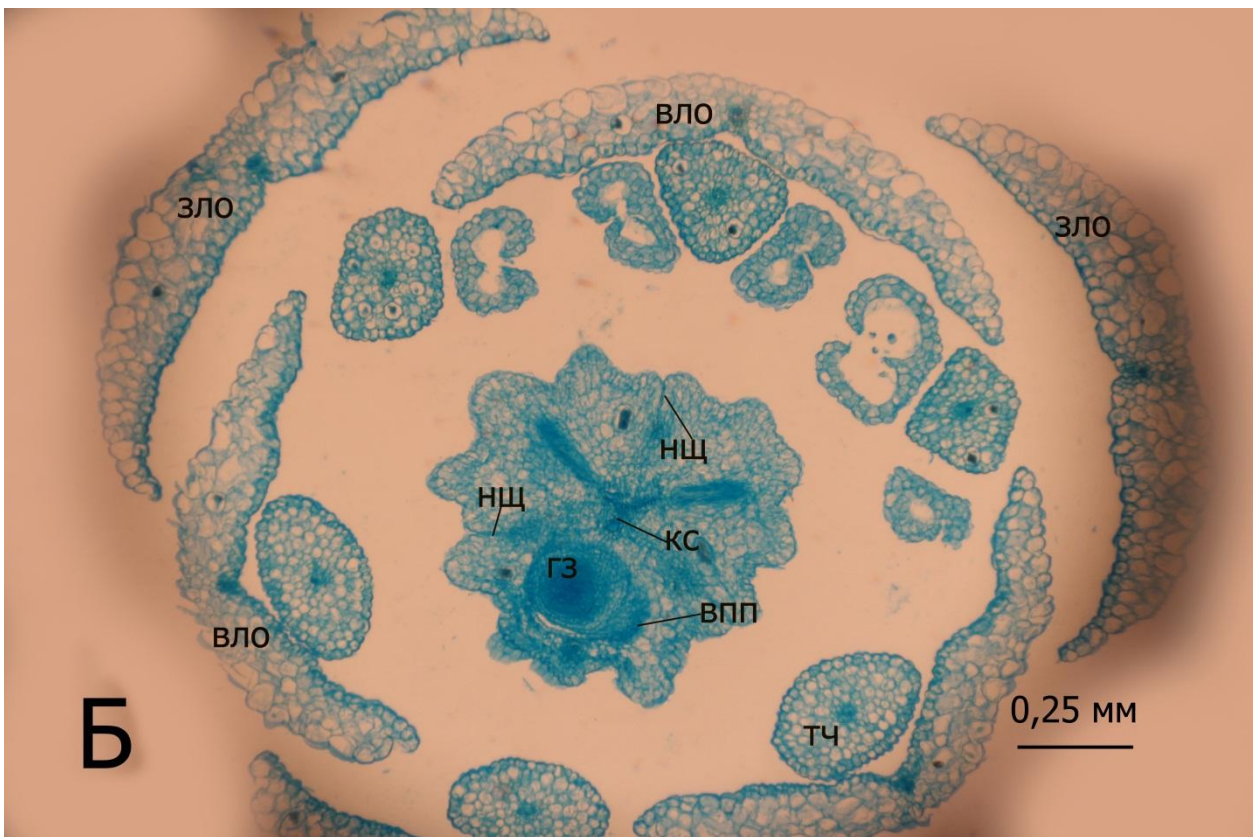
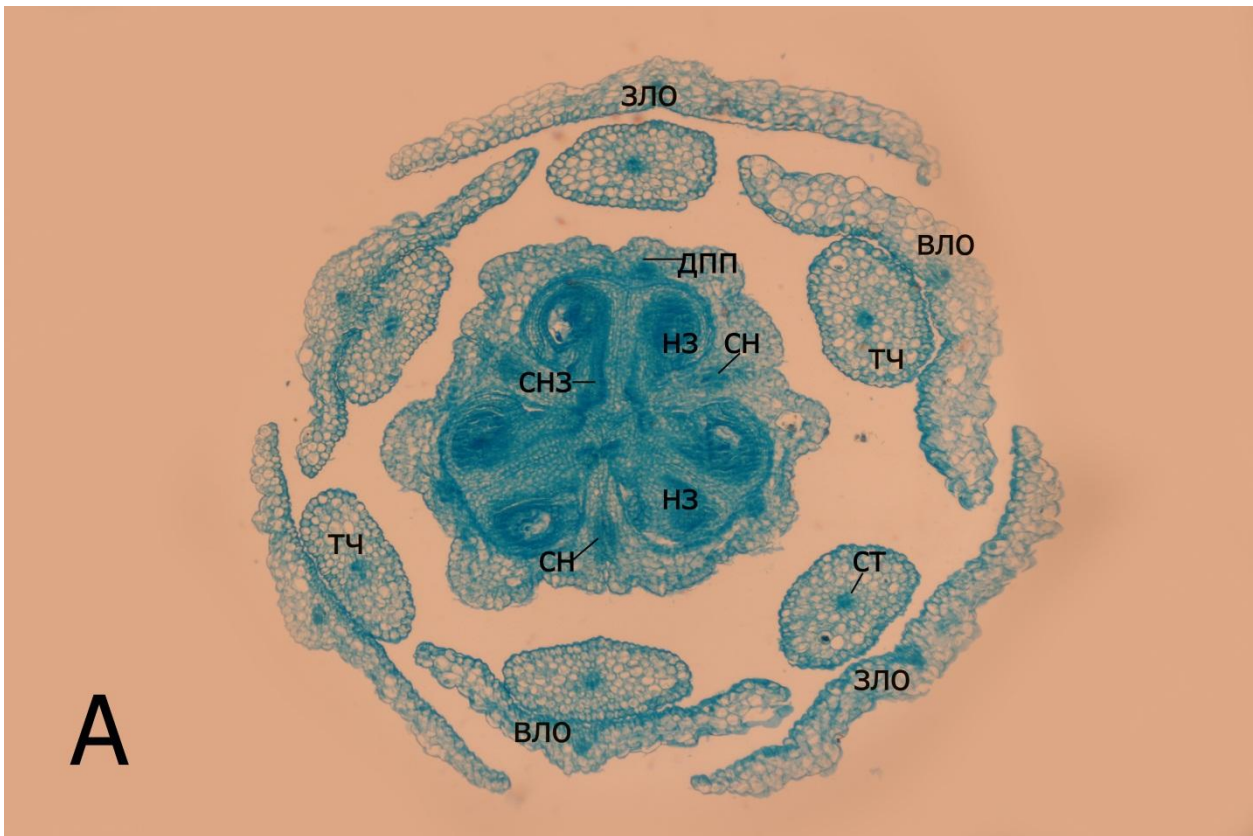


Рис. 14.2. *Asparagus densiflorus* (Kunth) Jessop.: гемісимплікатна фертильна (А) та асимплікатна (Б) зона зав'язі



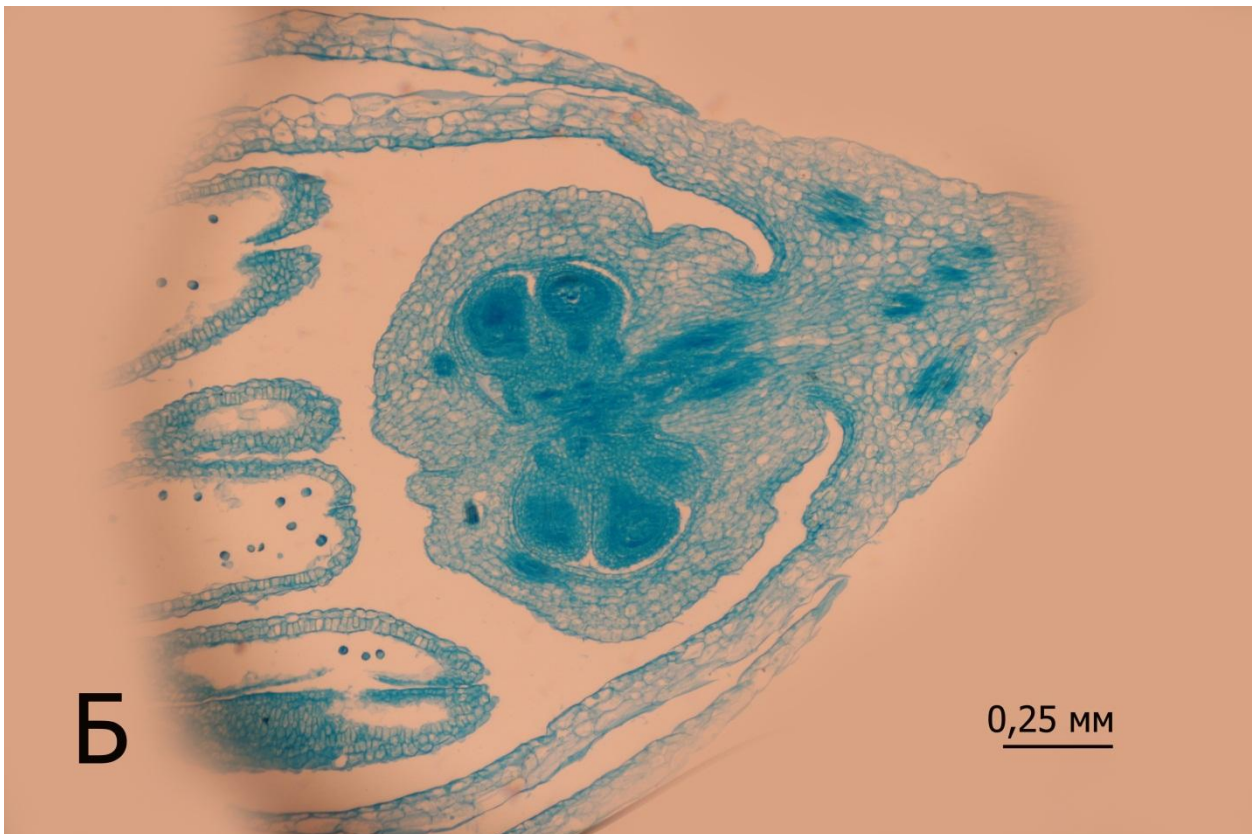
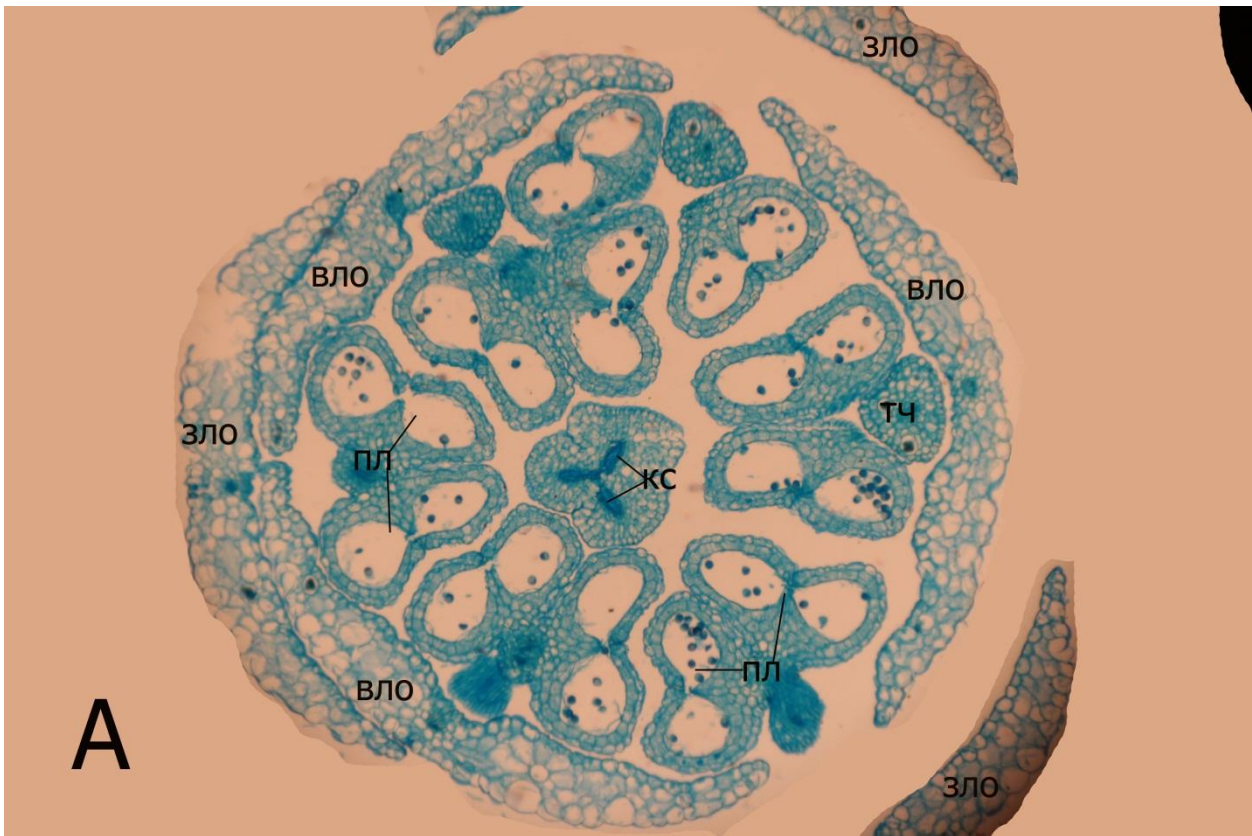


Рис. 14.3. *Asparagus densiflorus* (Kunth) Jessop.: поперечний переріз квітки на рівні стовпчика (А) та поздовжній переріз зав'язі (Б)

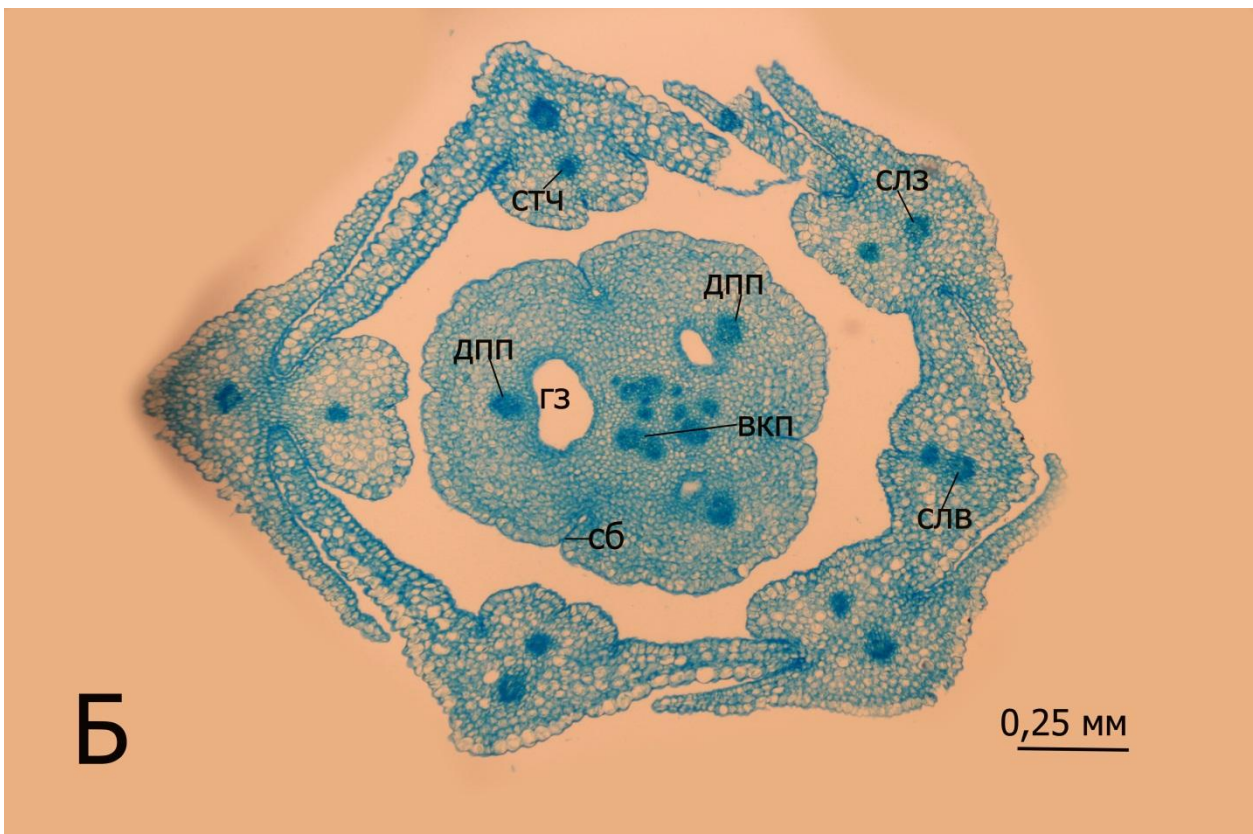
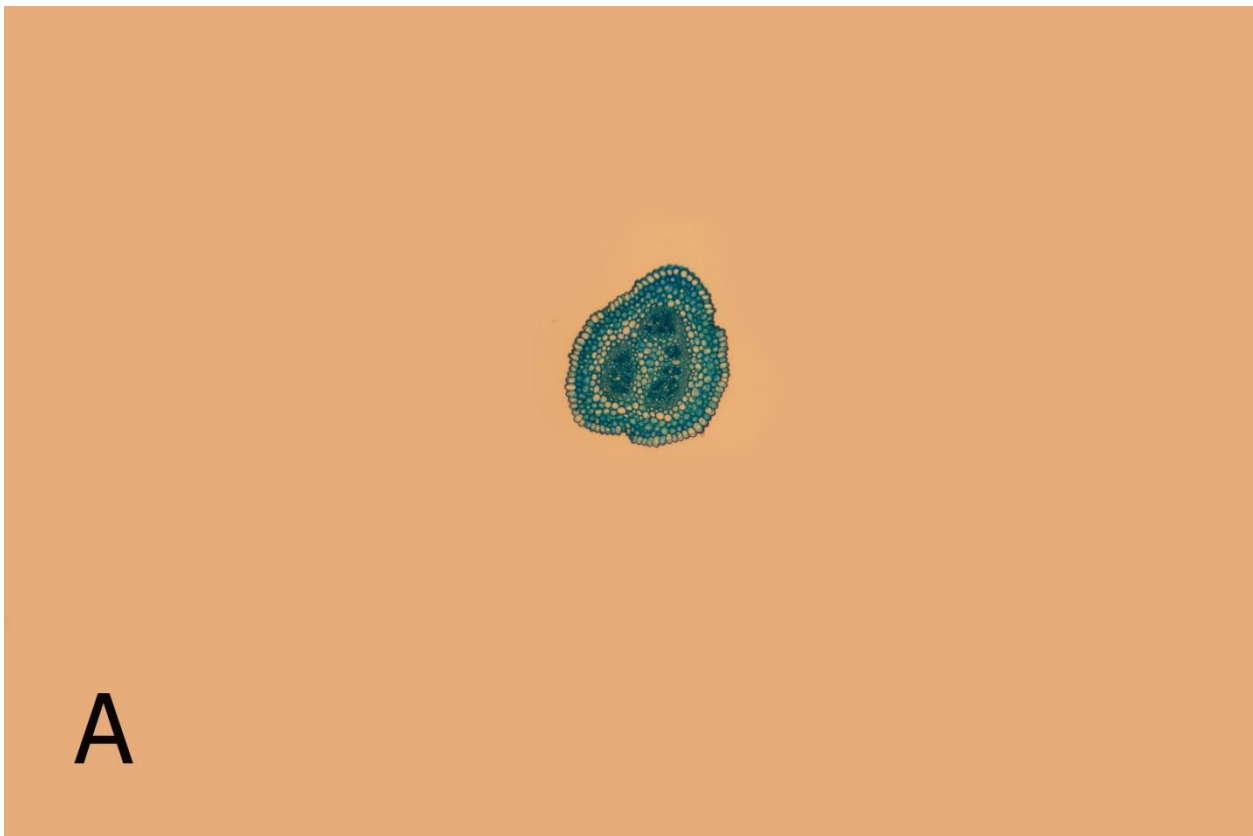


Рис. 15.1. *Asparagus fallax* Svent.: поперечний переріз квітконіжки (А) та синасцидіатна зона зав'язі (Б)



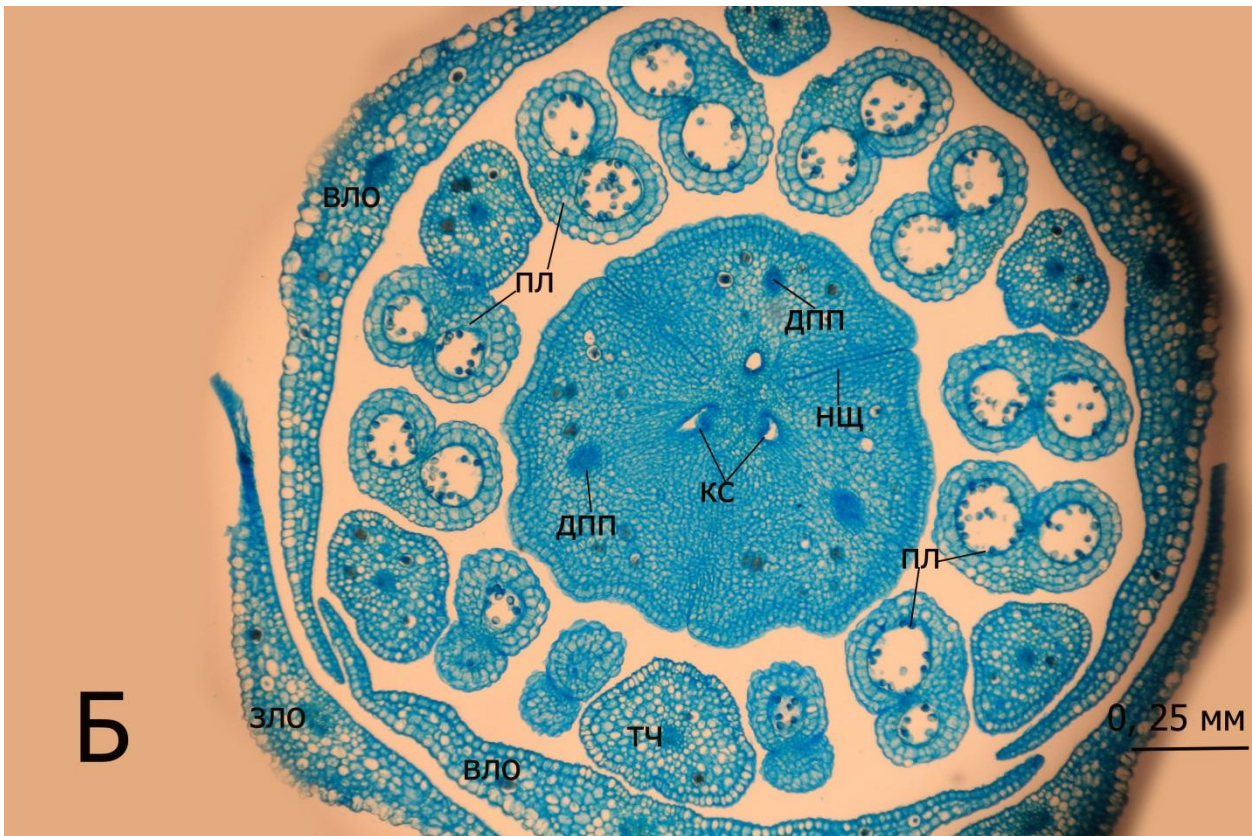
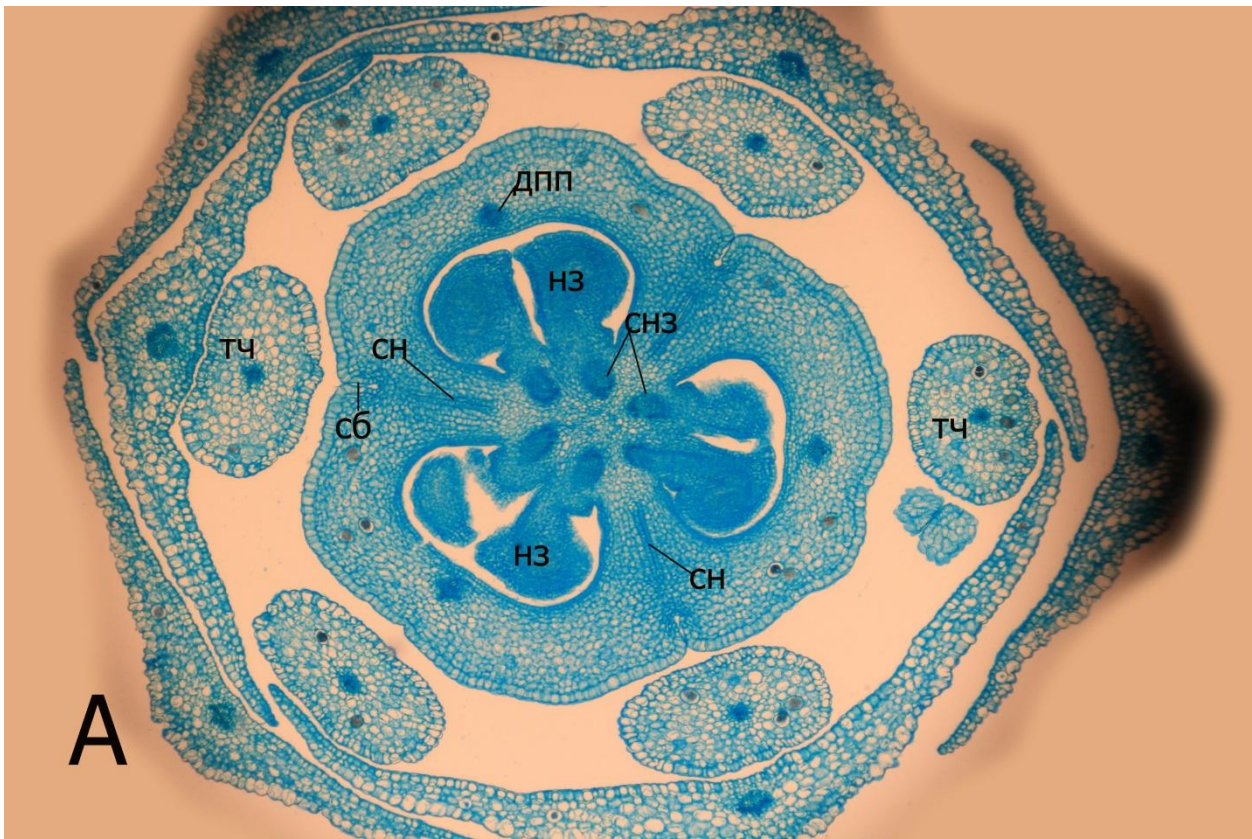


Рис. 15.2. *Asparagus fallax* Svent.: гемісимплікатна (А) та асимплікатна зона (дах завязі) (Б)



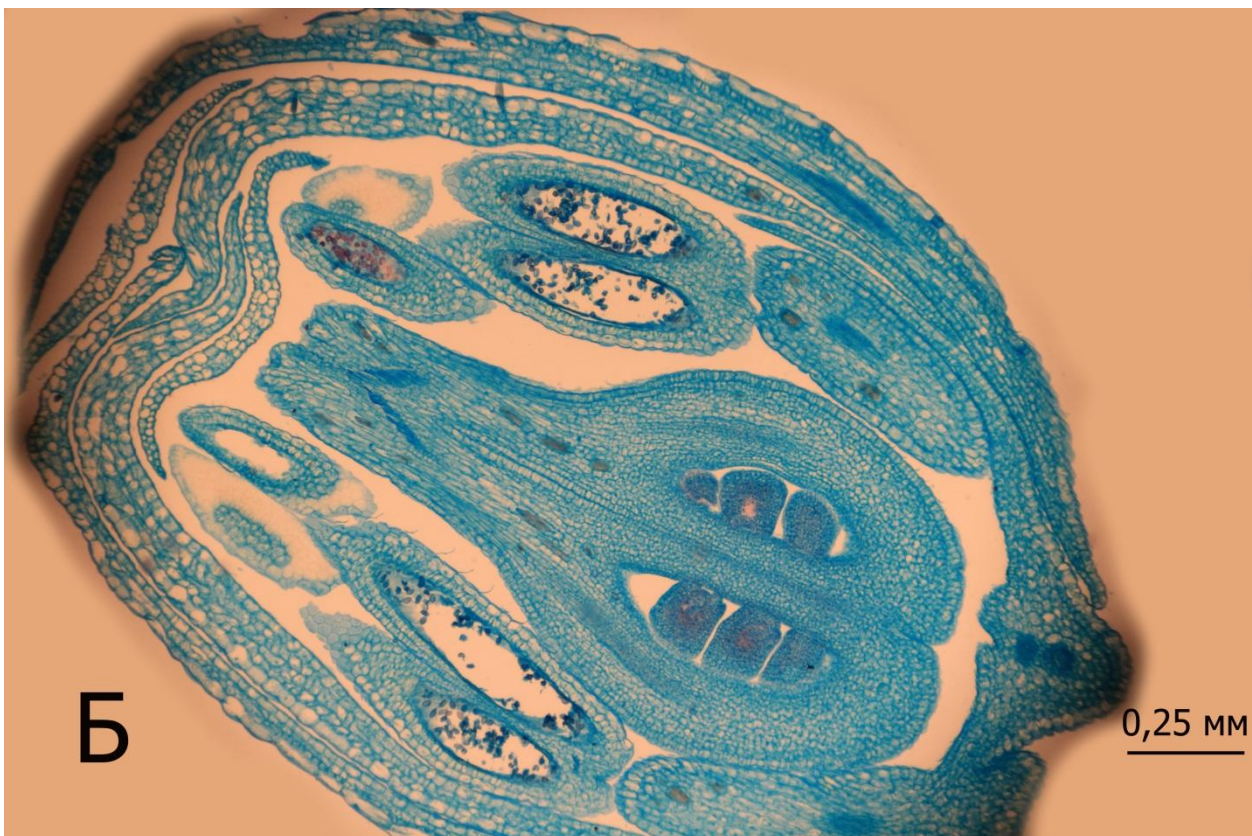
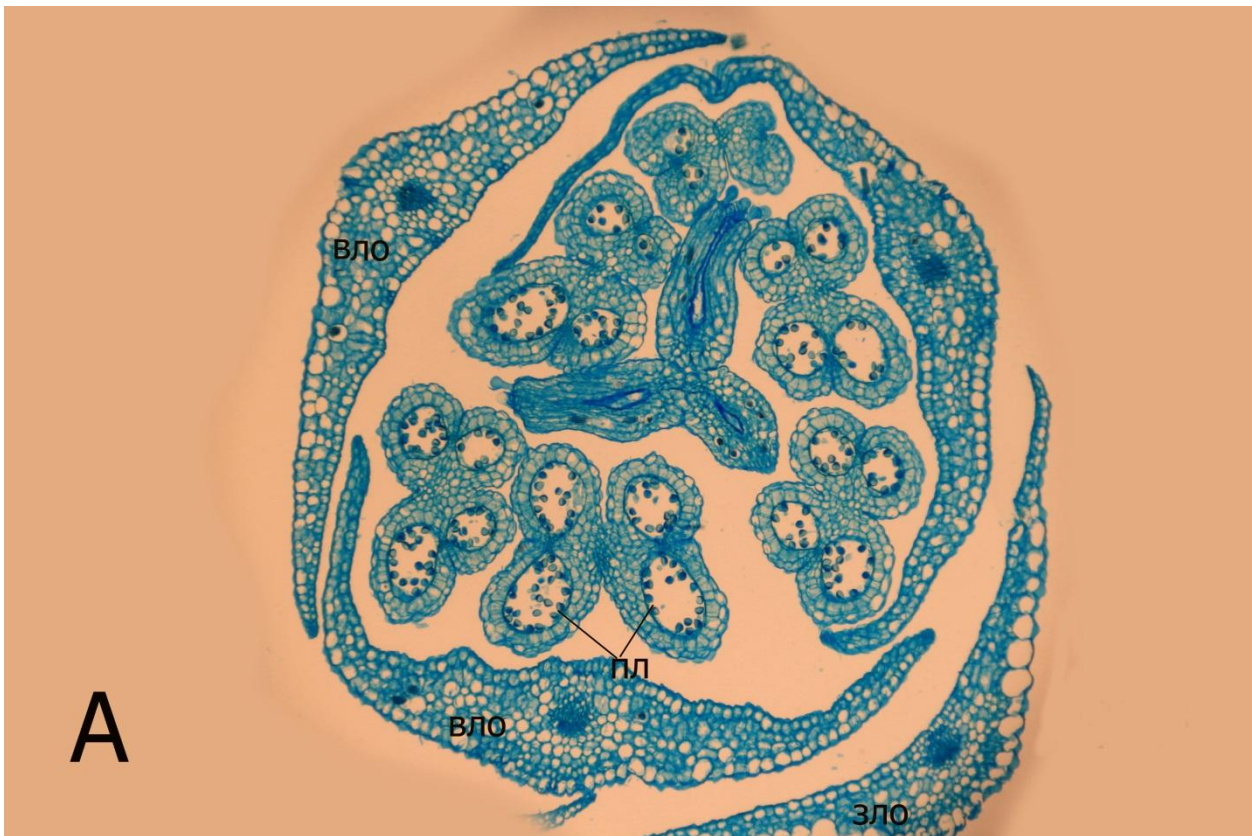


Рис. 15.3. *Asparagus fallax* Svent.: поперечний переріз квітки на рівні приймочки (А) та поздовжній переріз зав'язі (Б)



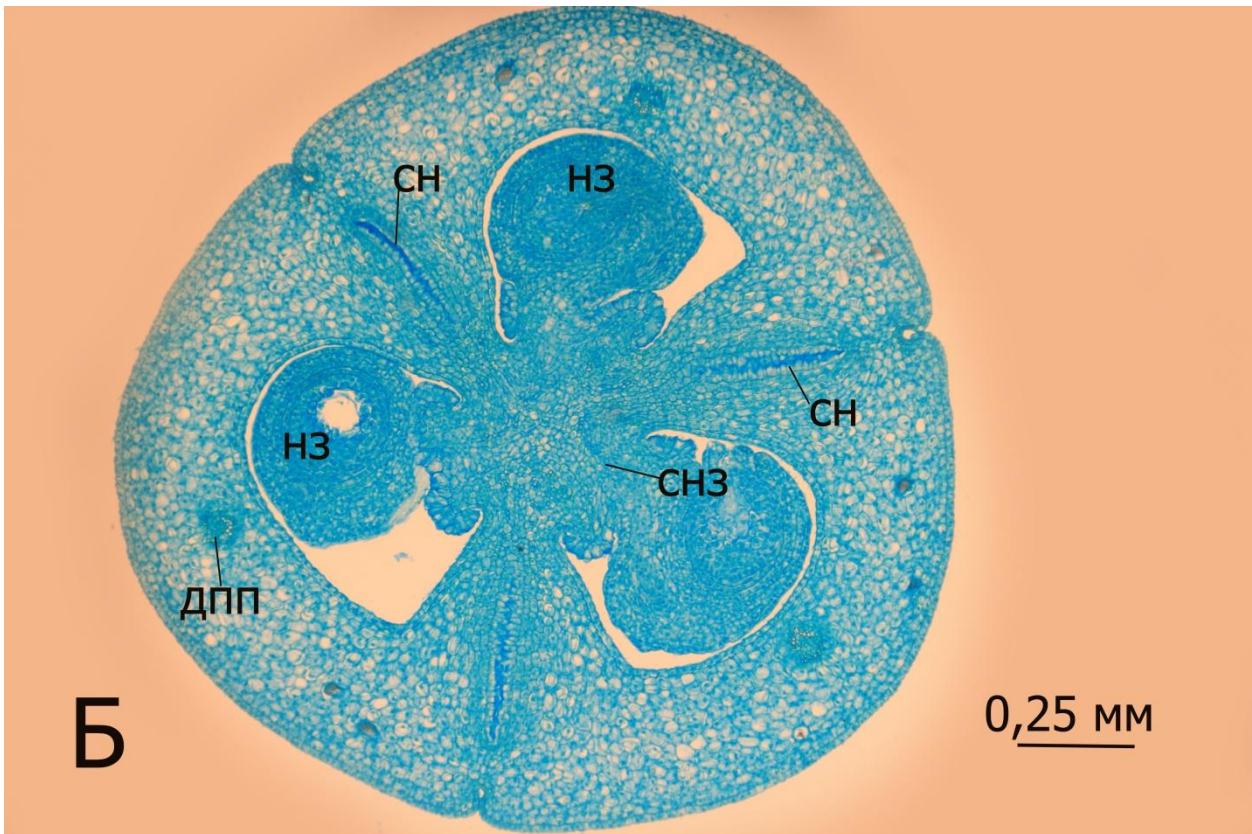
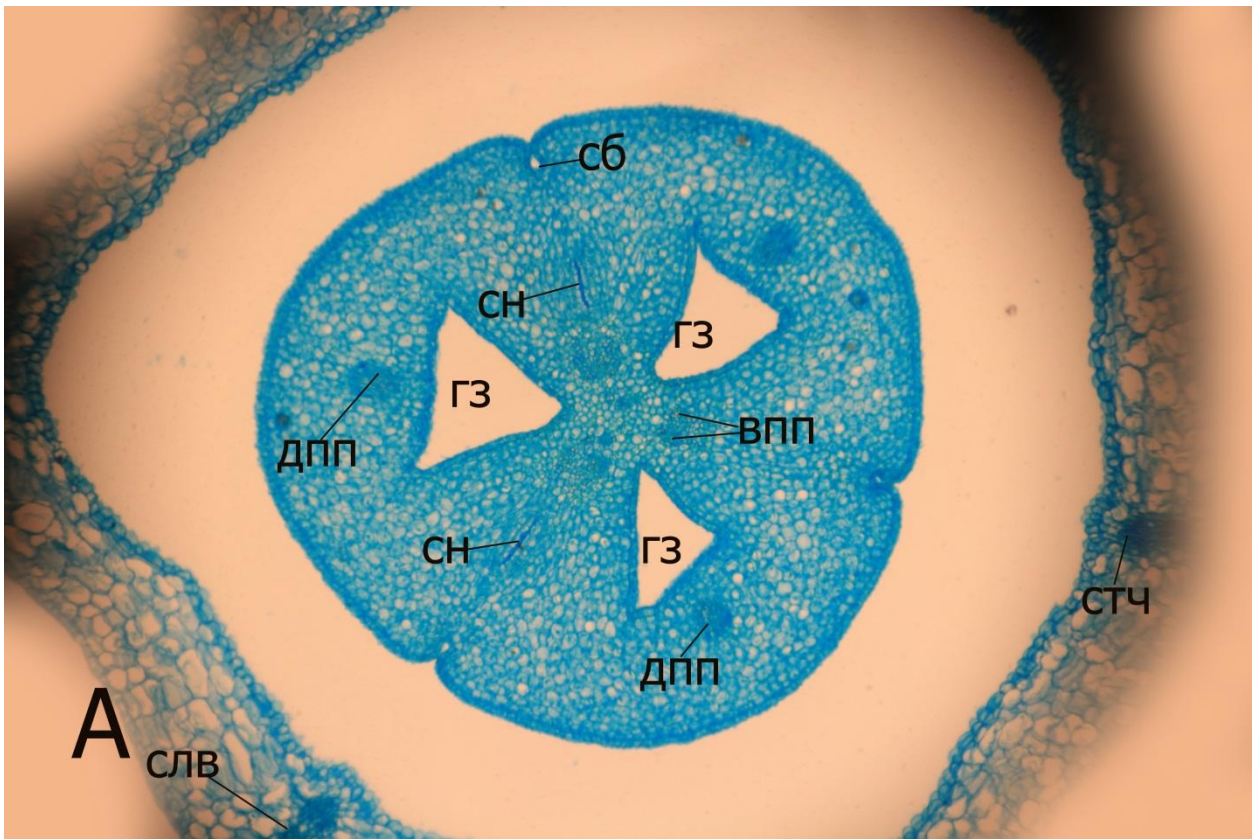


Рис. 16.1. *Polygonatum multiflorum* (L.) All.: синасцидіатна (А) та гемісимплекатна фертильна зона зав'язі (Б)

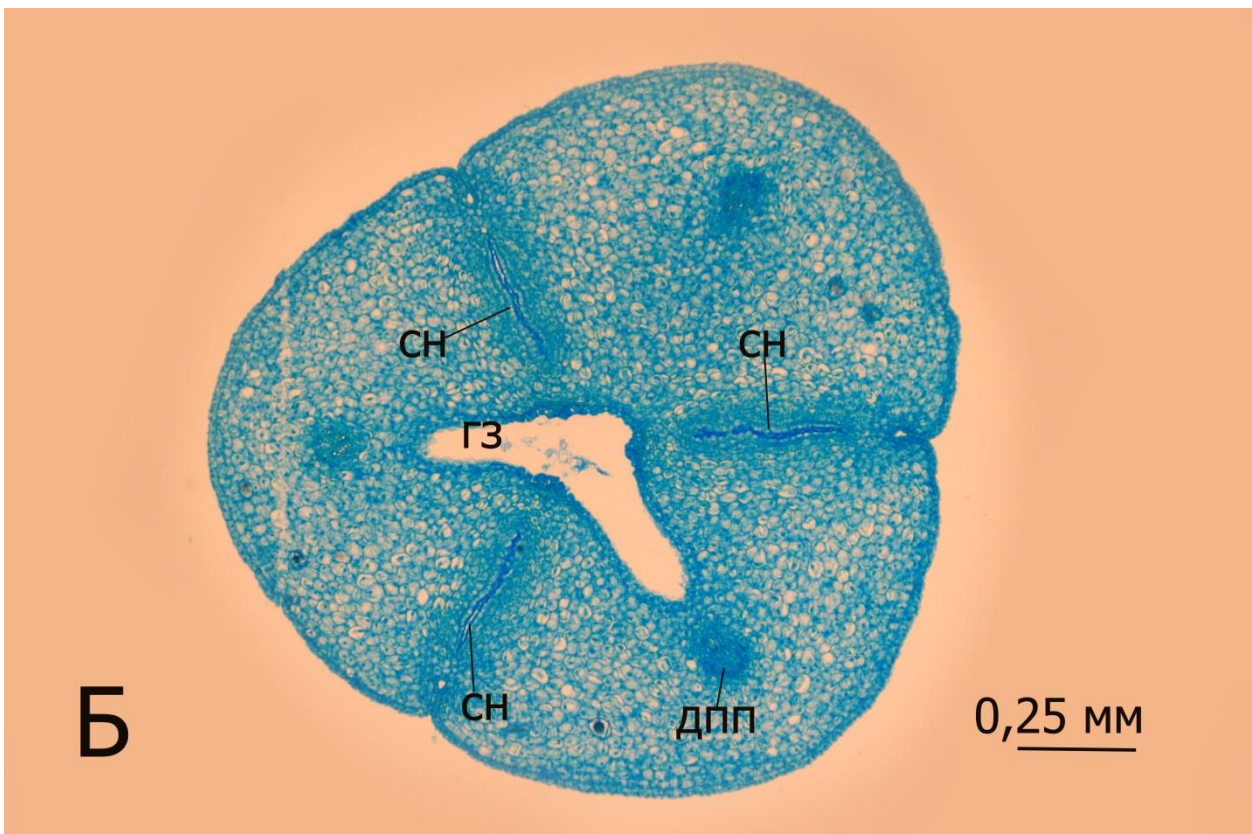
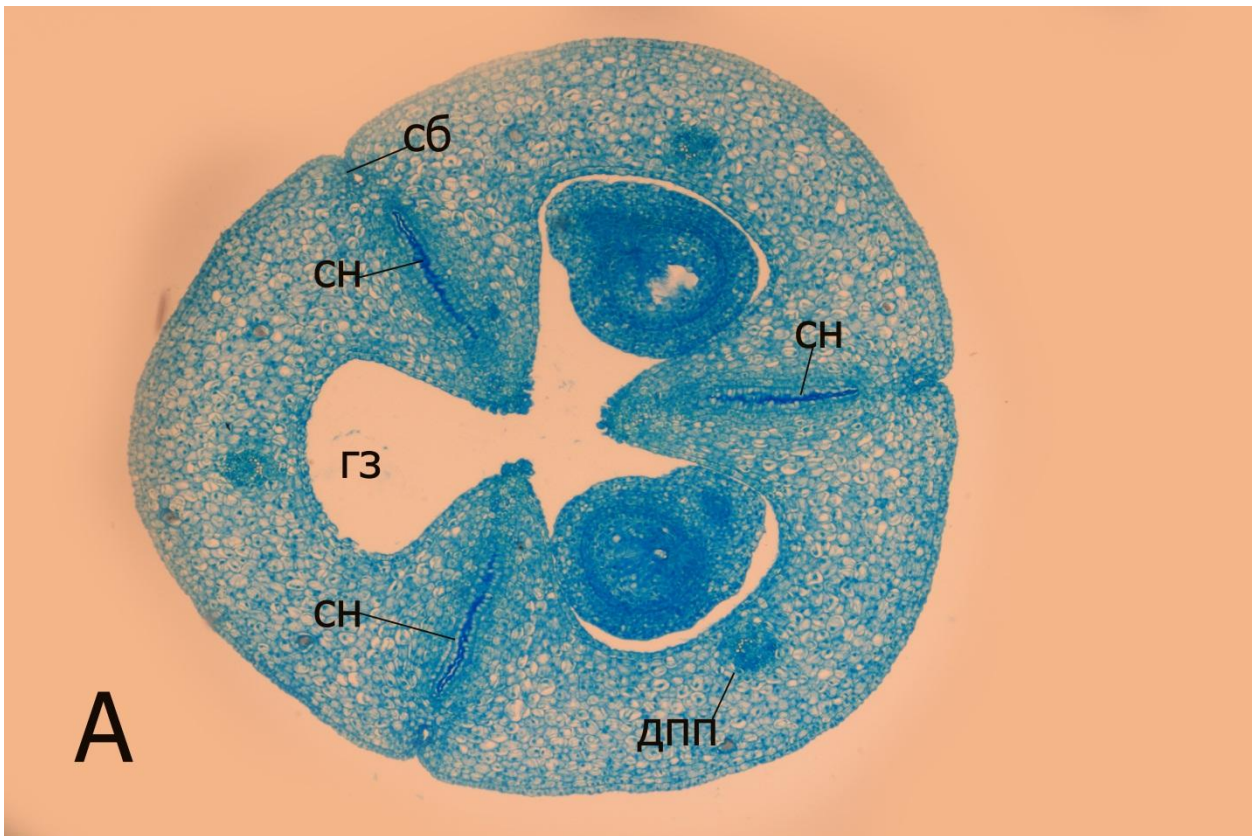


Рис. 16.2. *Polygonatum multiflorum* (L.) All.: гемісимплекатна стерильна зона зав'язі (А-Б)



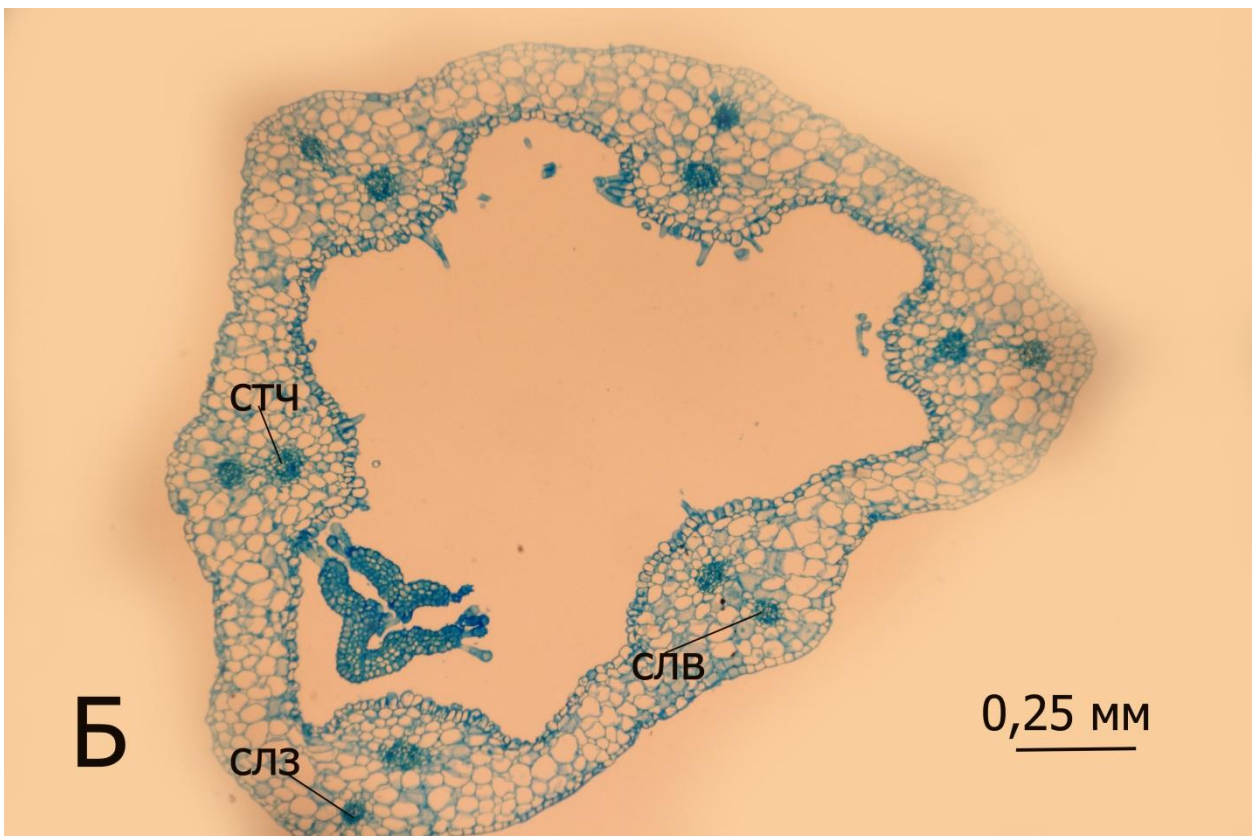
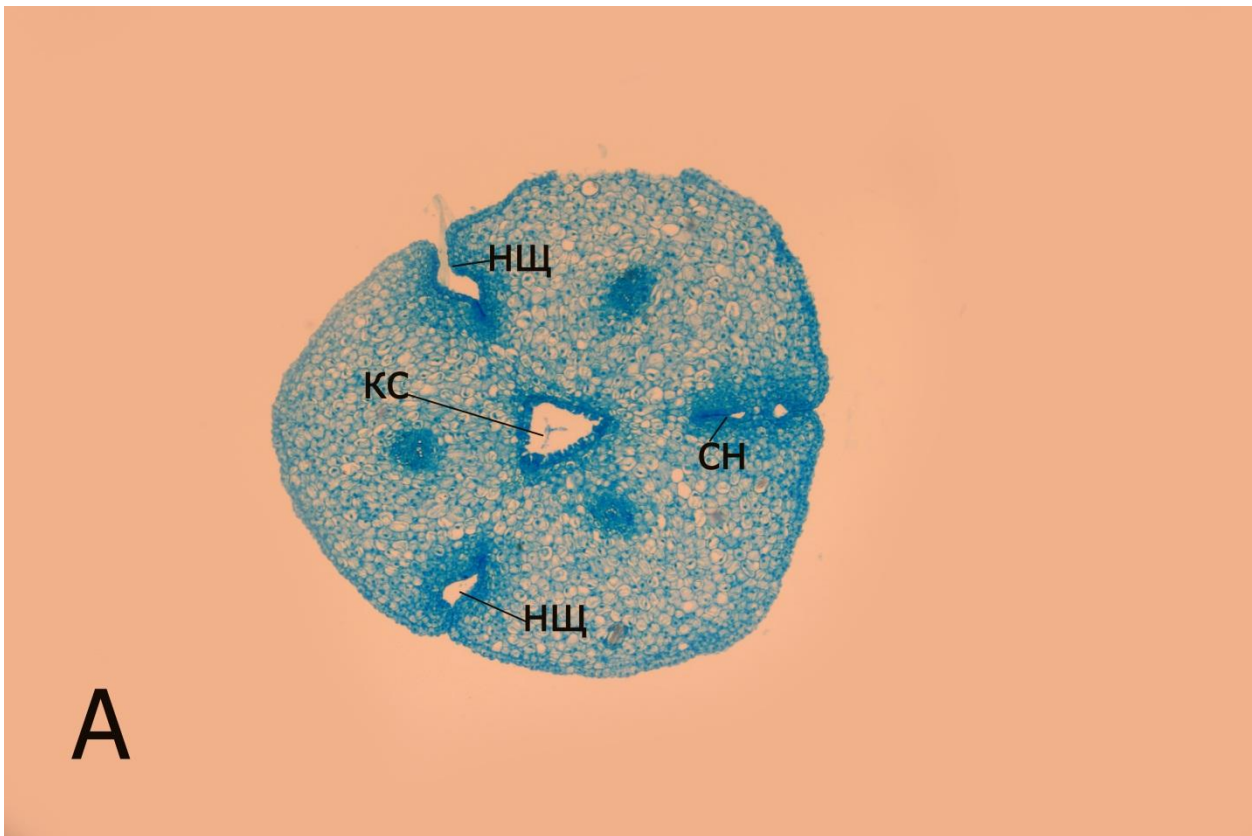


Рис. 16.3. *Polygonatum multiflorum* (L.) All.: асимплікатна зона зав'язі (А) та поперечний переріз квіткової трубки та приймочки (Б)



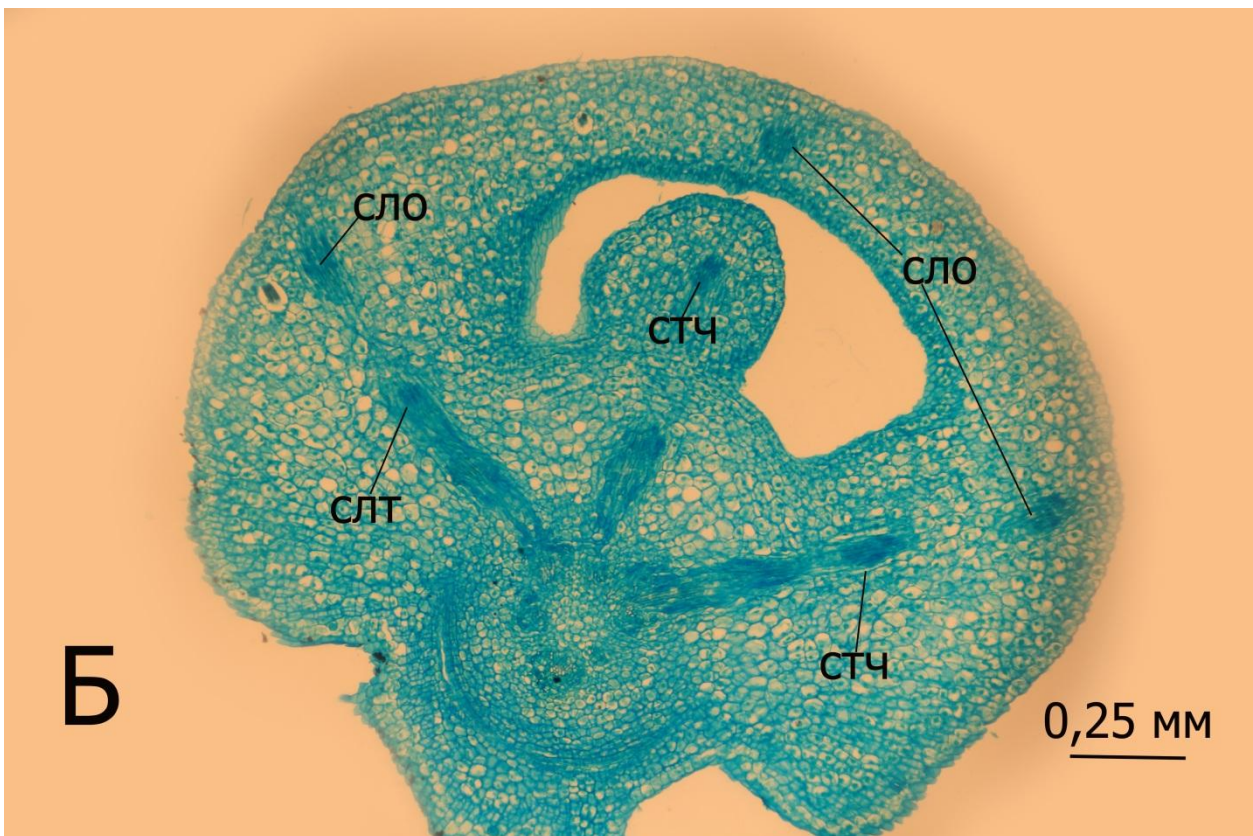
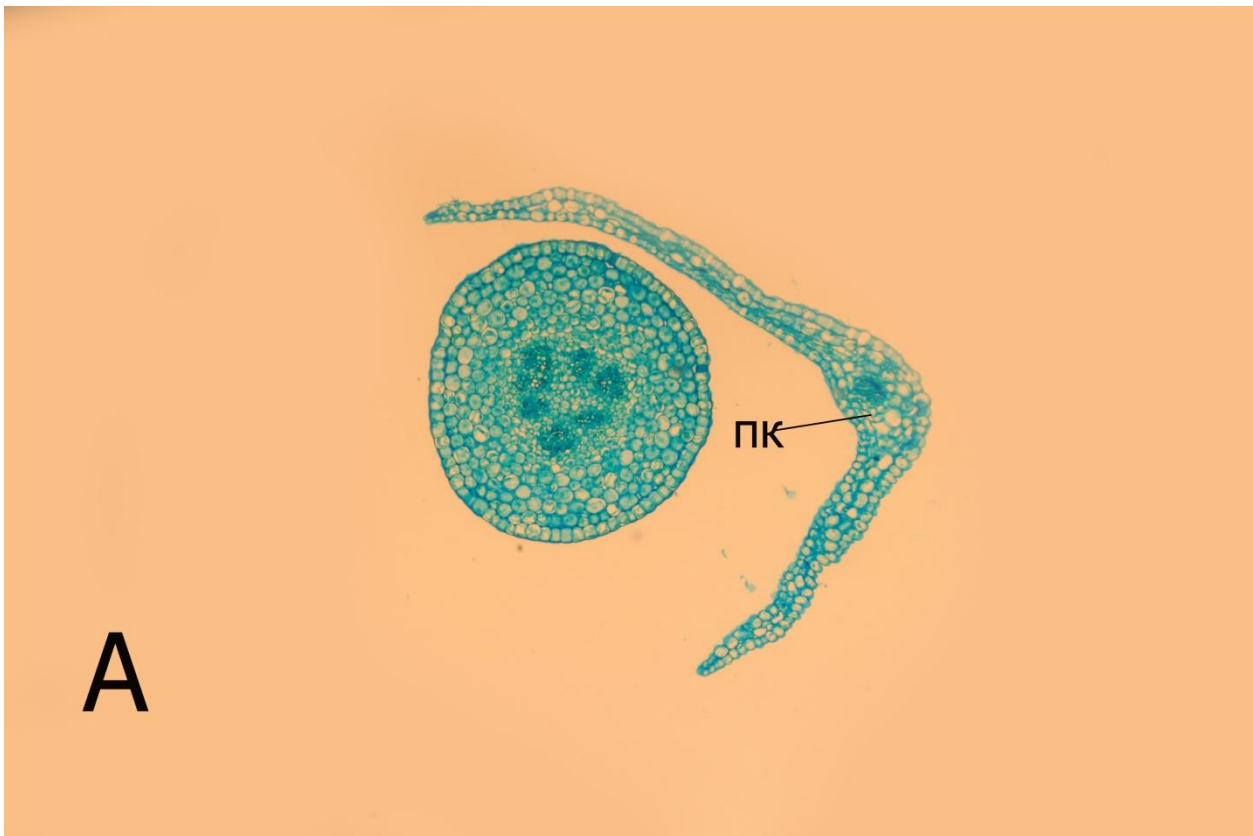


Рис. 17.1. *Convallaria majalis* L.: поперечний переріз квітконіжки (А) та основа зав'язі (Б)



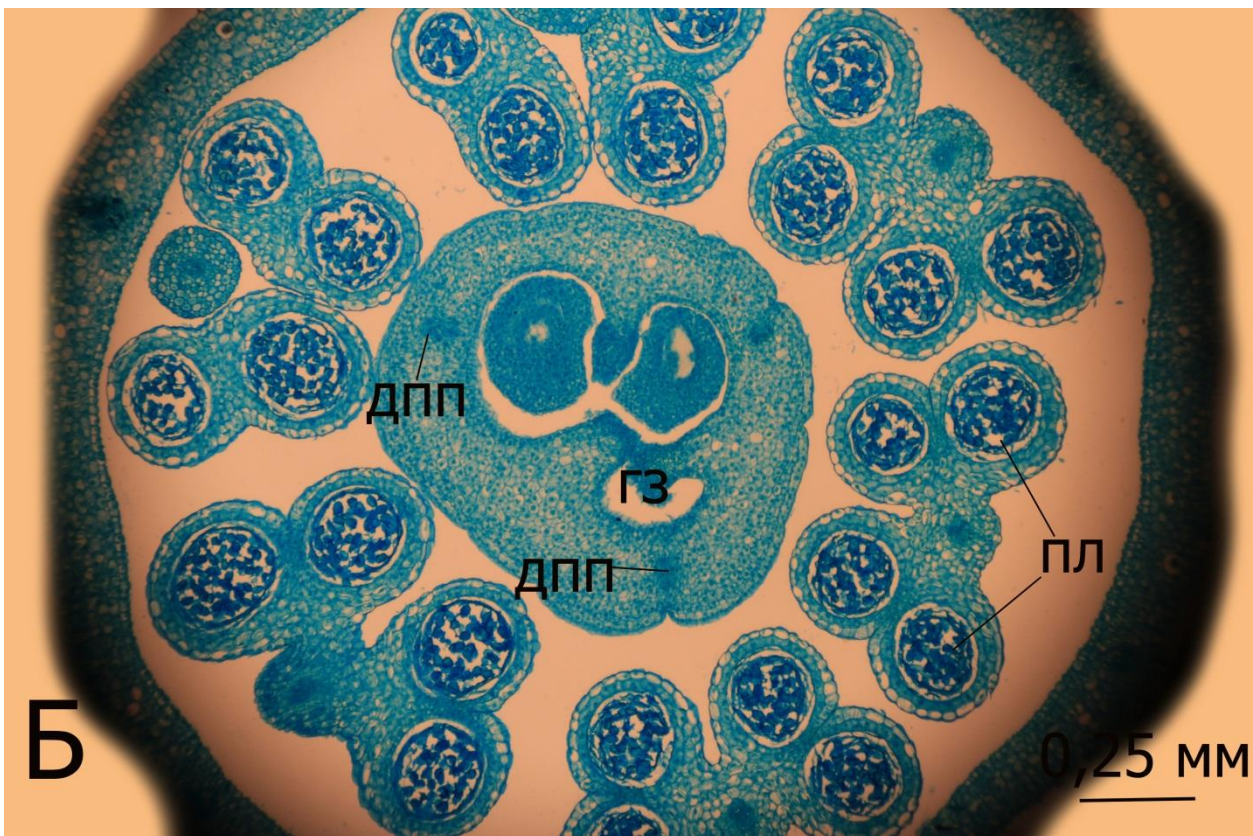
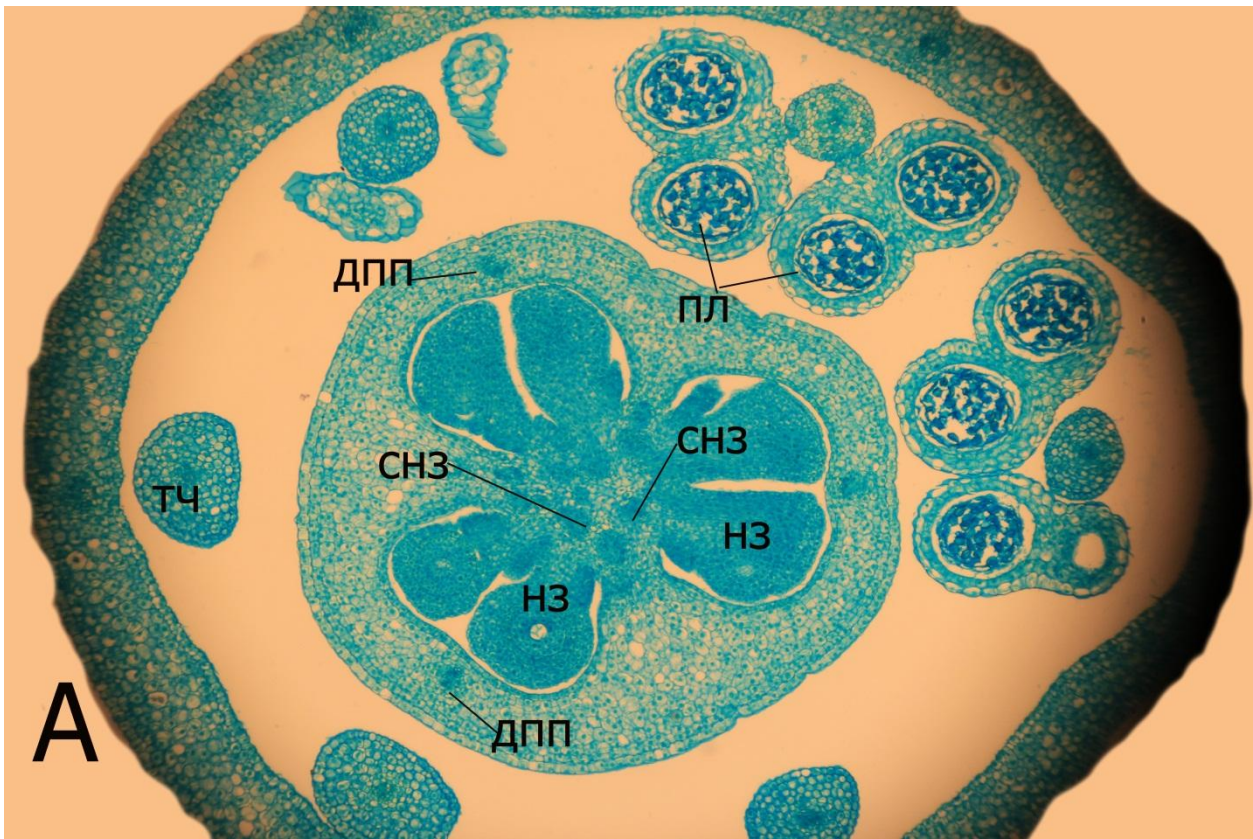


Рис. 17.2. *Convallaria majalis* L.: симплікатна фертильна (А) та стерильна (Б) зона зав'язі



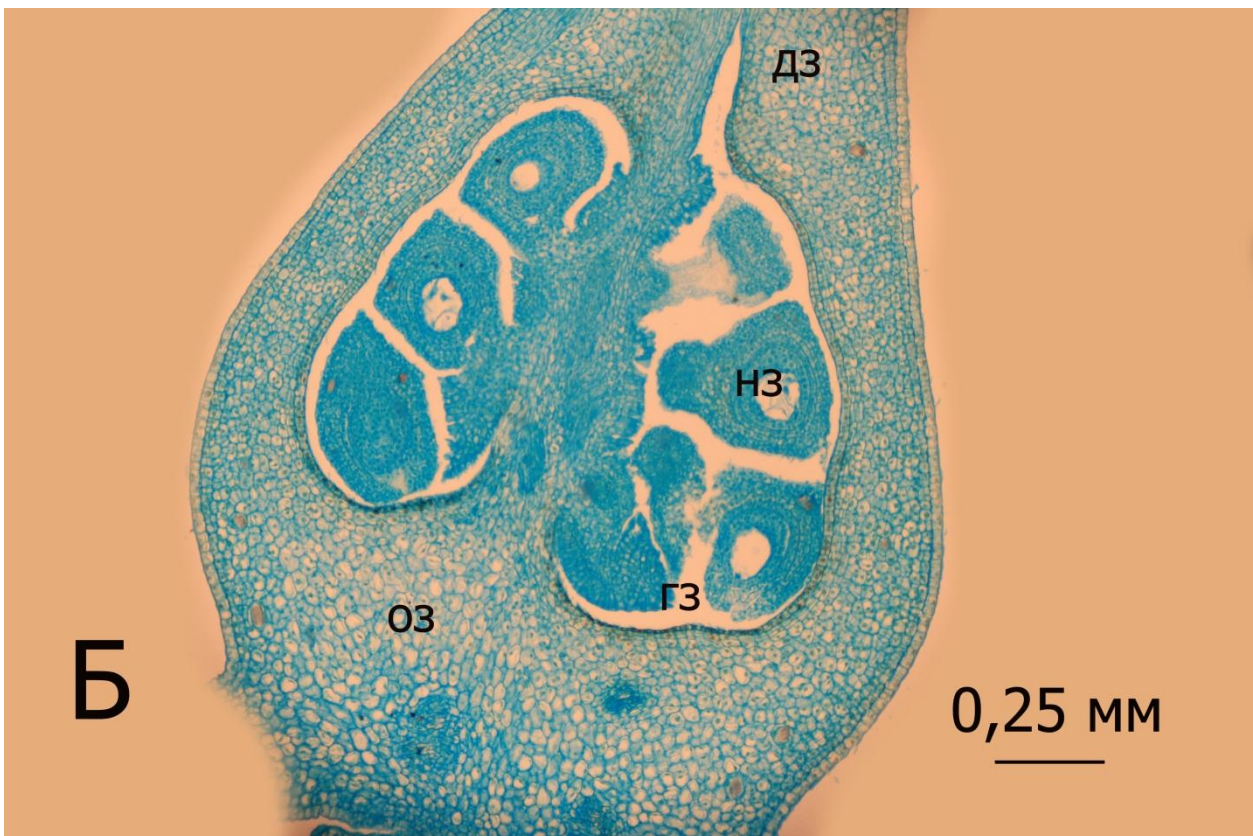


Рис. 17.3. *Convallaria majalis* L.: поздовжній переріз приймочки (А) та зав'язі (Б)

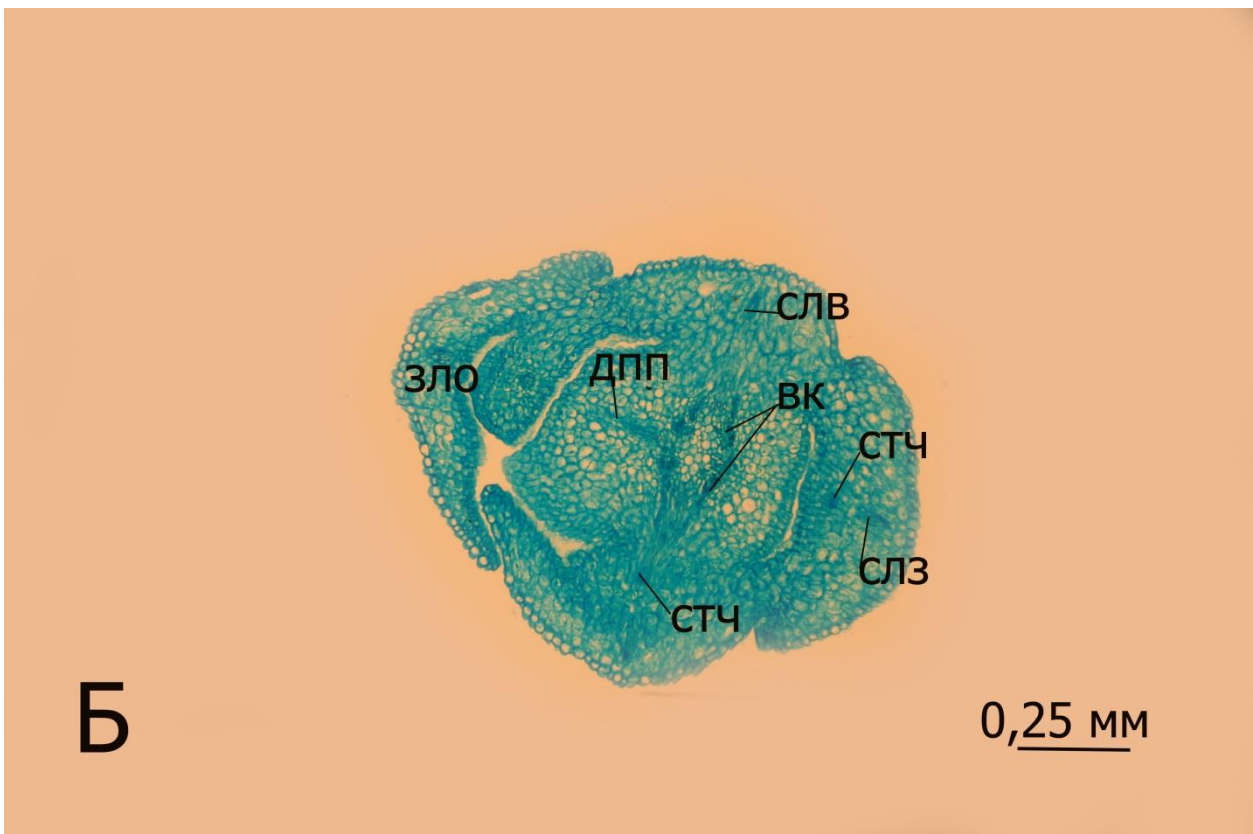


Рис.18.1. *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt.: поперечний переріз квітконіжки (А) та основа зав'язі (Б)

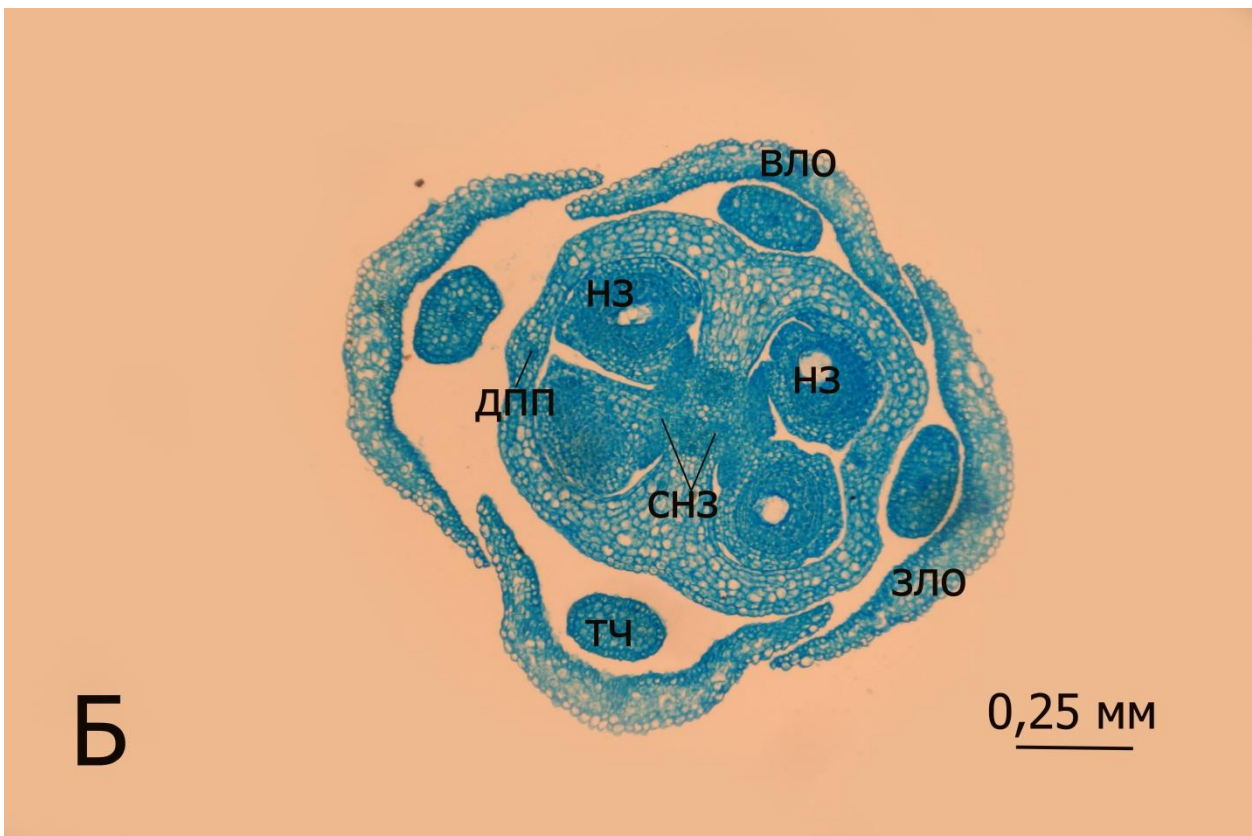
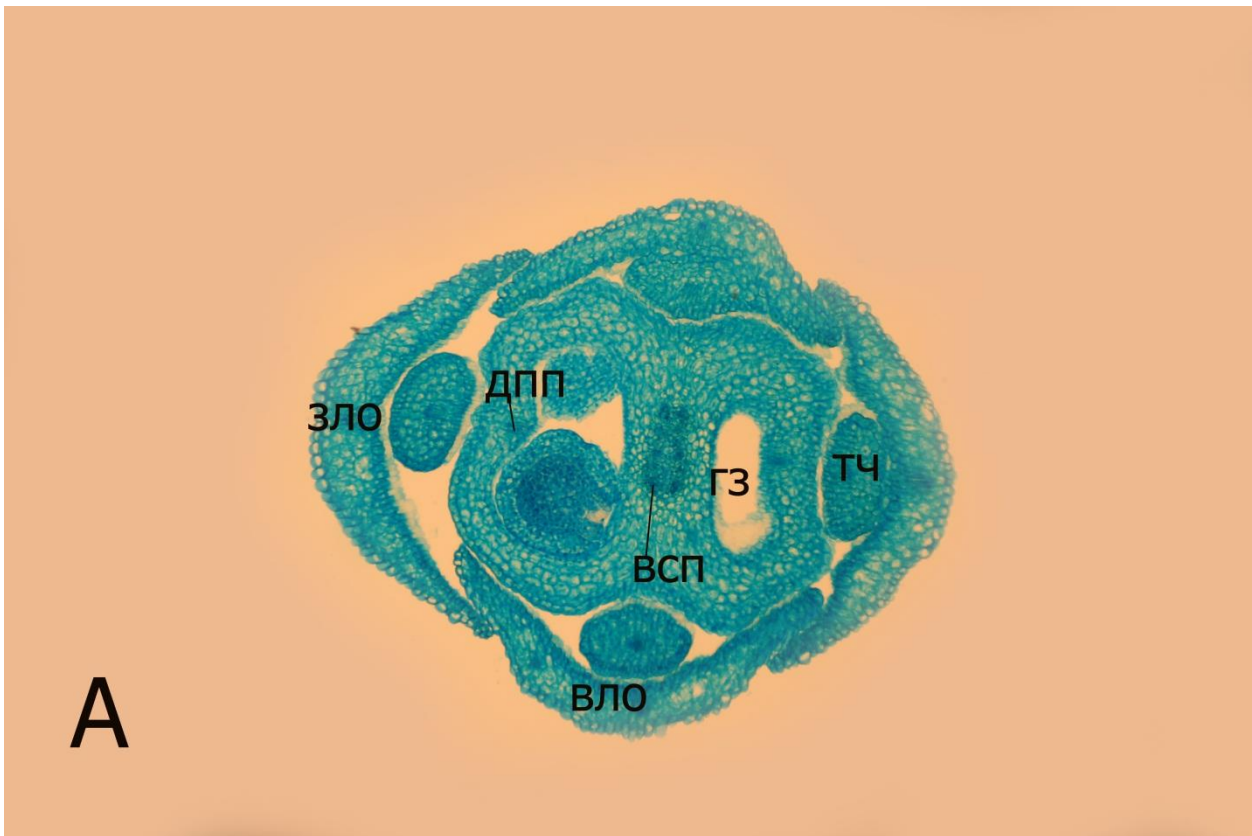


Рис.18.2. *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt.: синасцидіатна (А) та (гемі)симплікатна фертильна (Б) зона зав'язі



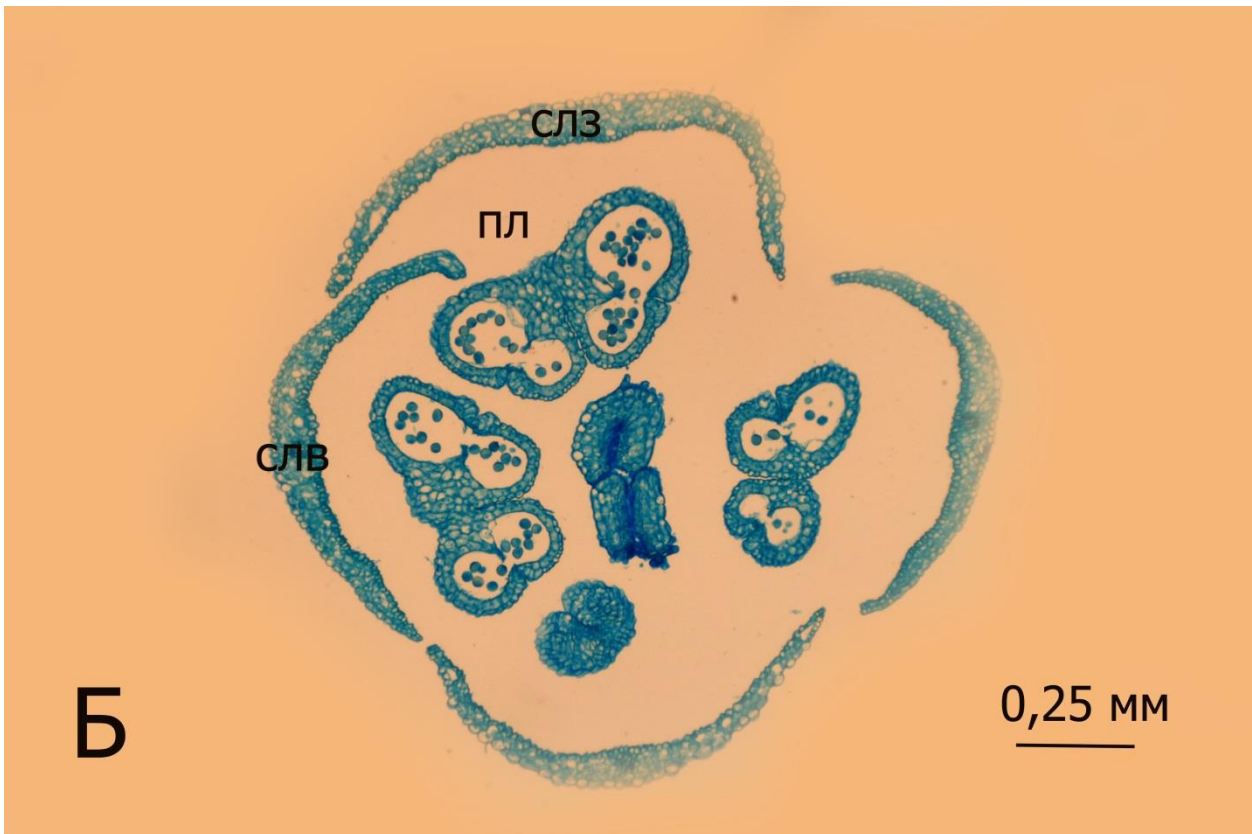
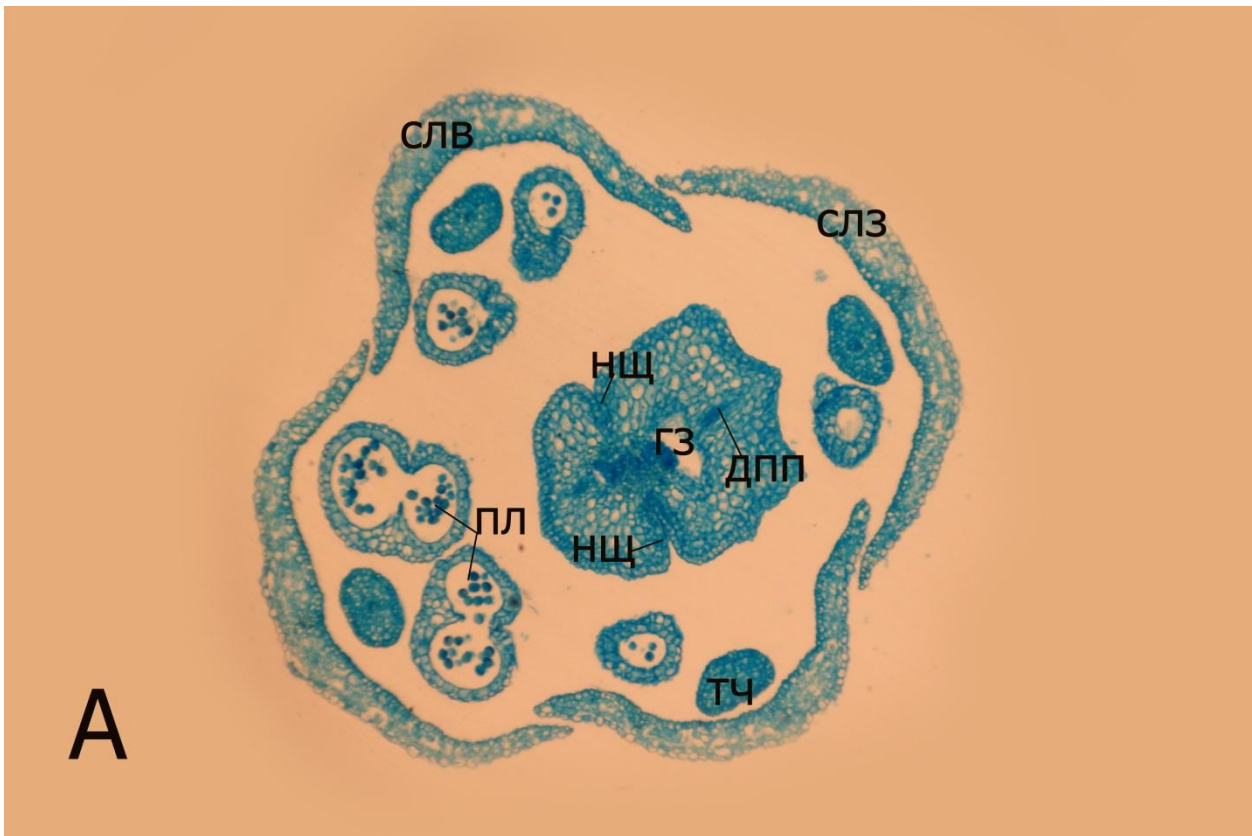


Рис.18.3. *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt.: дах завязі (А) та поперечний переріз листочків оцвітини, пиляків і приймочки (Б)

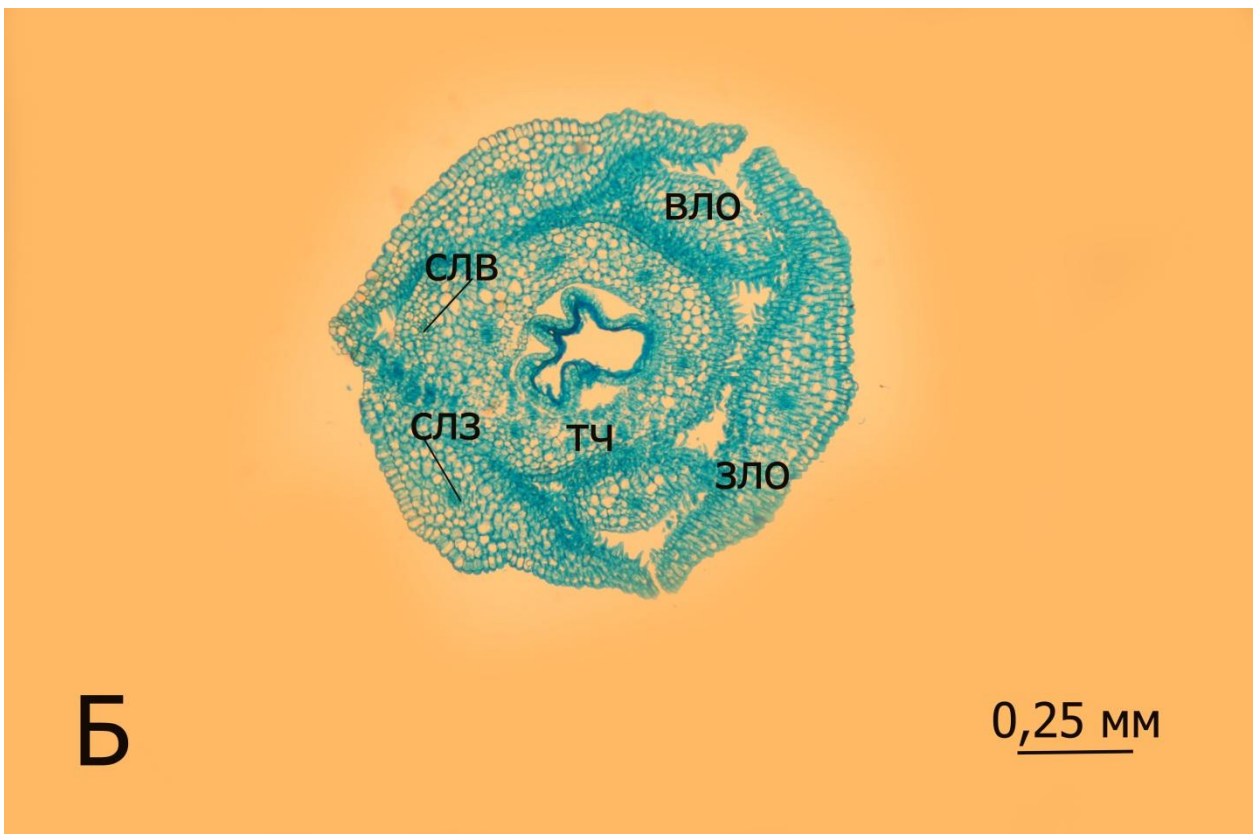
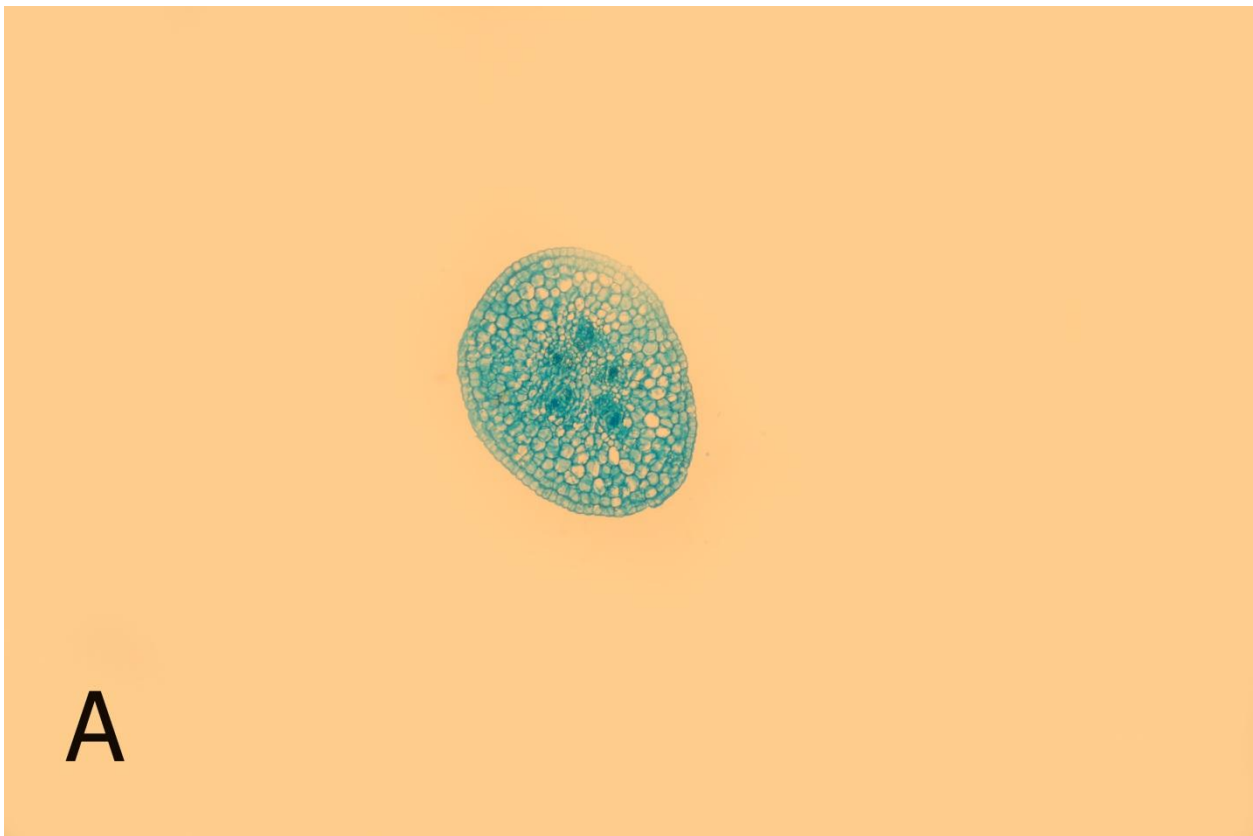


Рис.19.1. *Ruscus aculeatus* L.: поздовжній переріз квітконіжки (А) та основа зав'язі (Б)

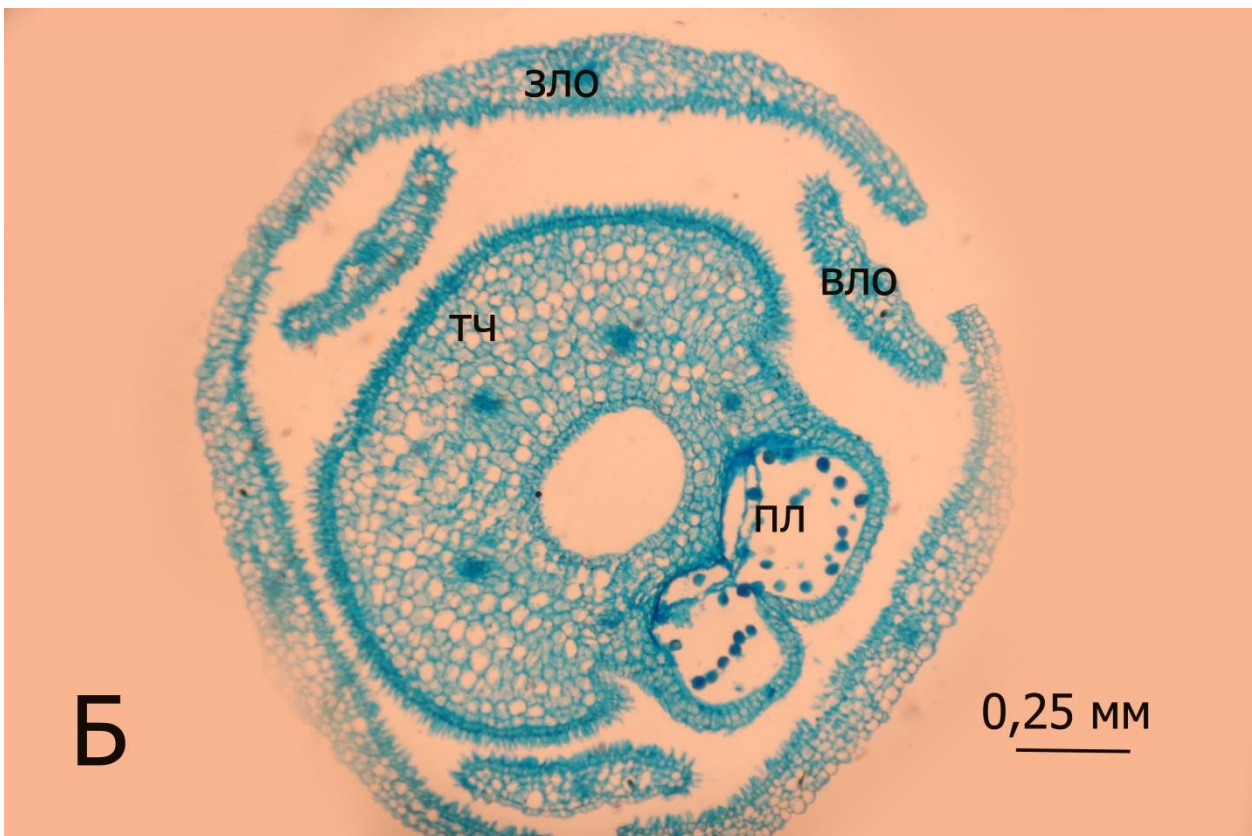
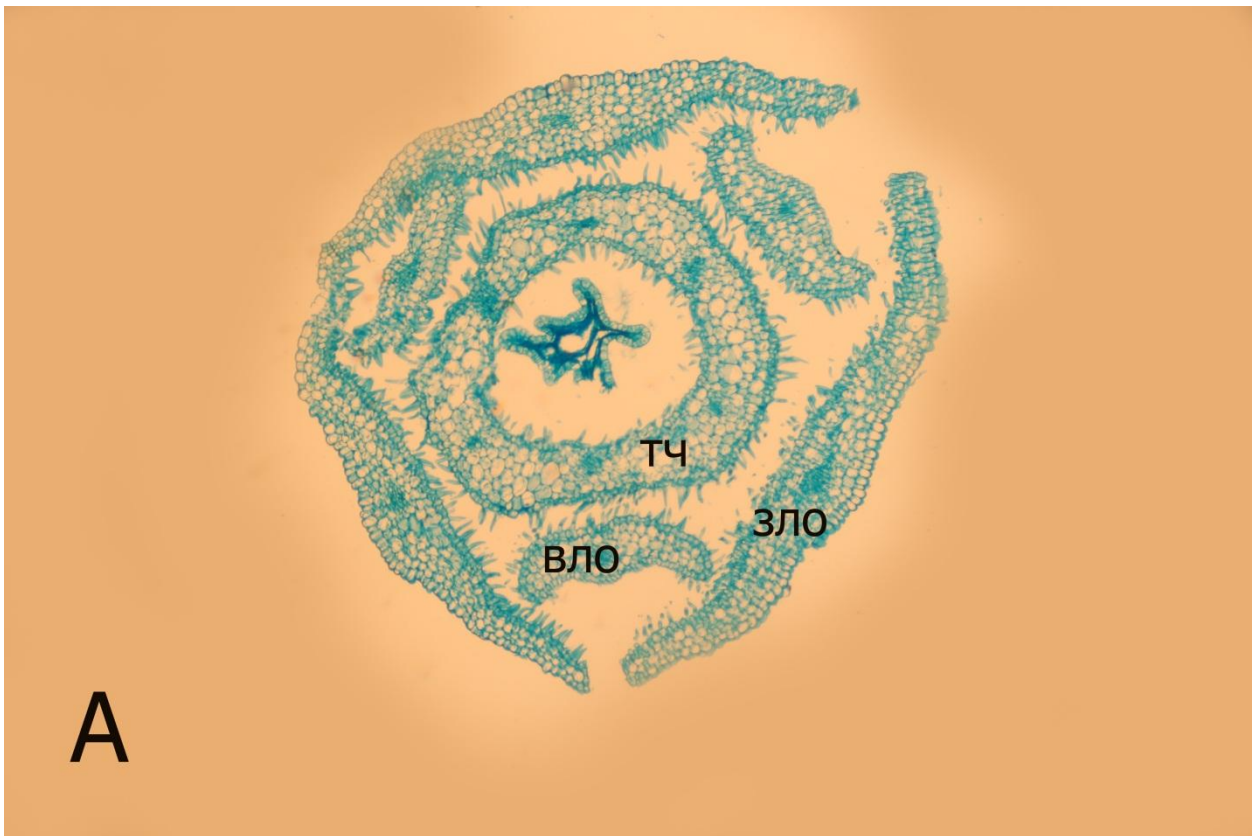


Рис.19.2. *Ruscus aculeatus* L.:поперечний переріз оцвітини та тичинок (А-Б)



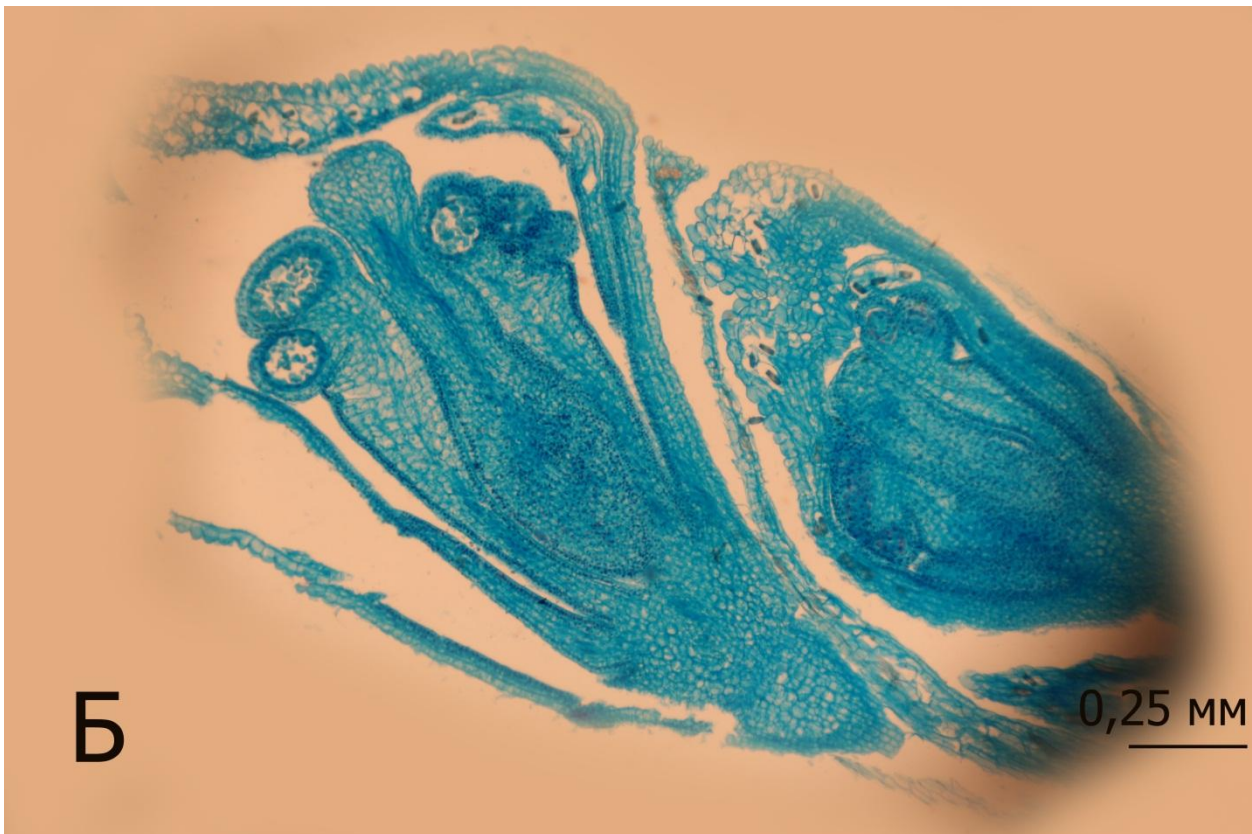
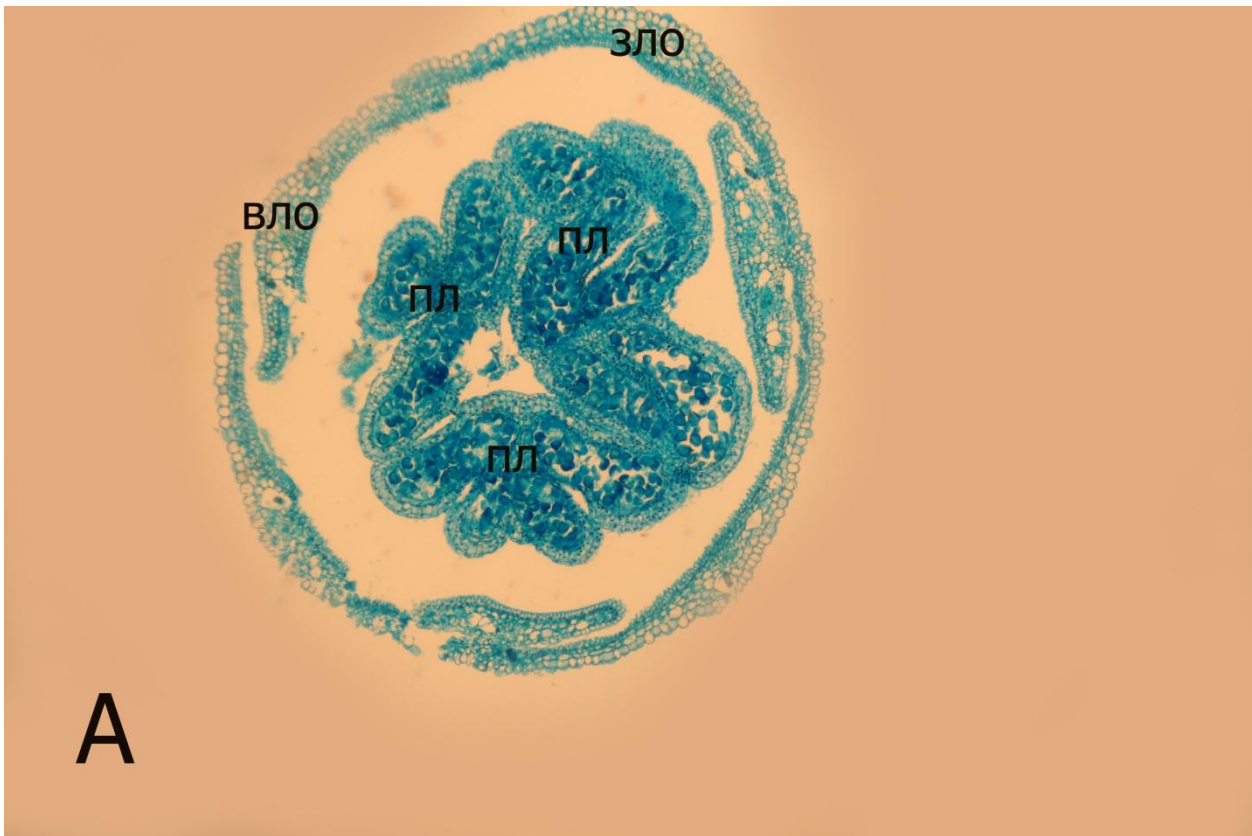


Рис.19.3. *Ruscus aculeatus* L.: поперечний переріз чоловічої квітки на рівні пиляків (А) та поздовжній переріз чоловічої квітки з рудиментом маточки (Б)



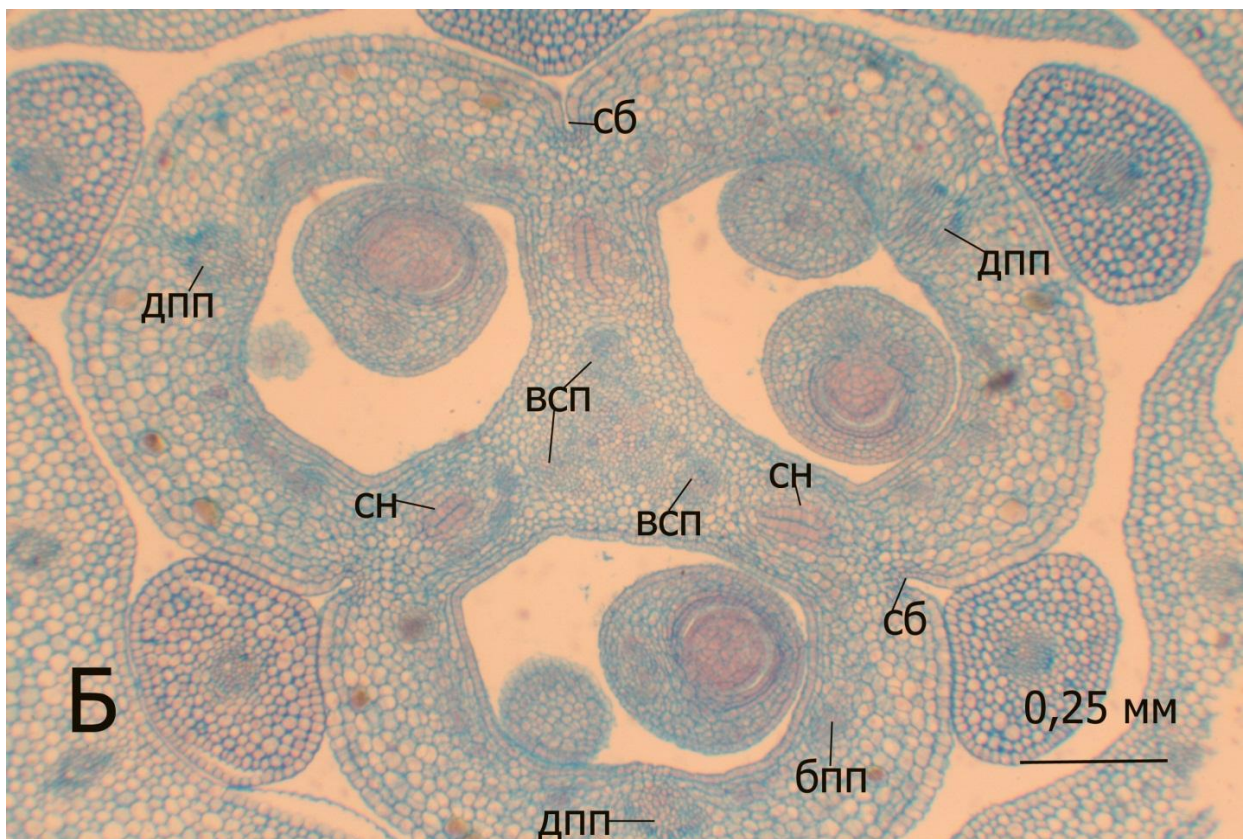
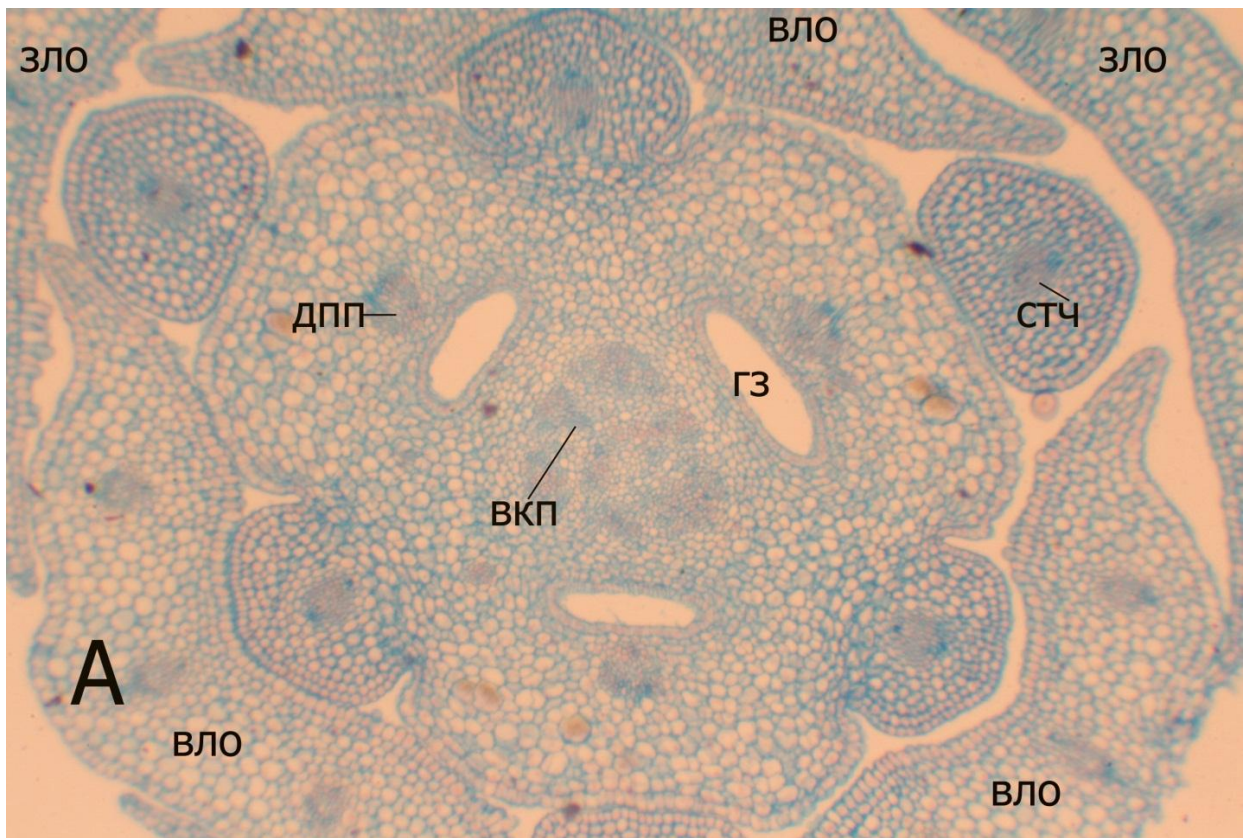


Рис. 20.1. *Anthericum liliago* L.: синасцидіатна зона без септального нектарника (А) та з септальним нектарником (Б)



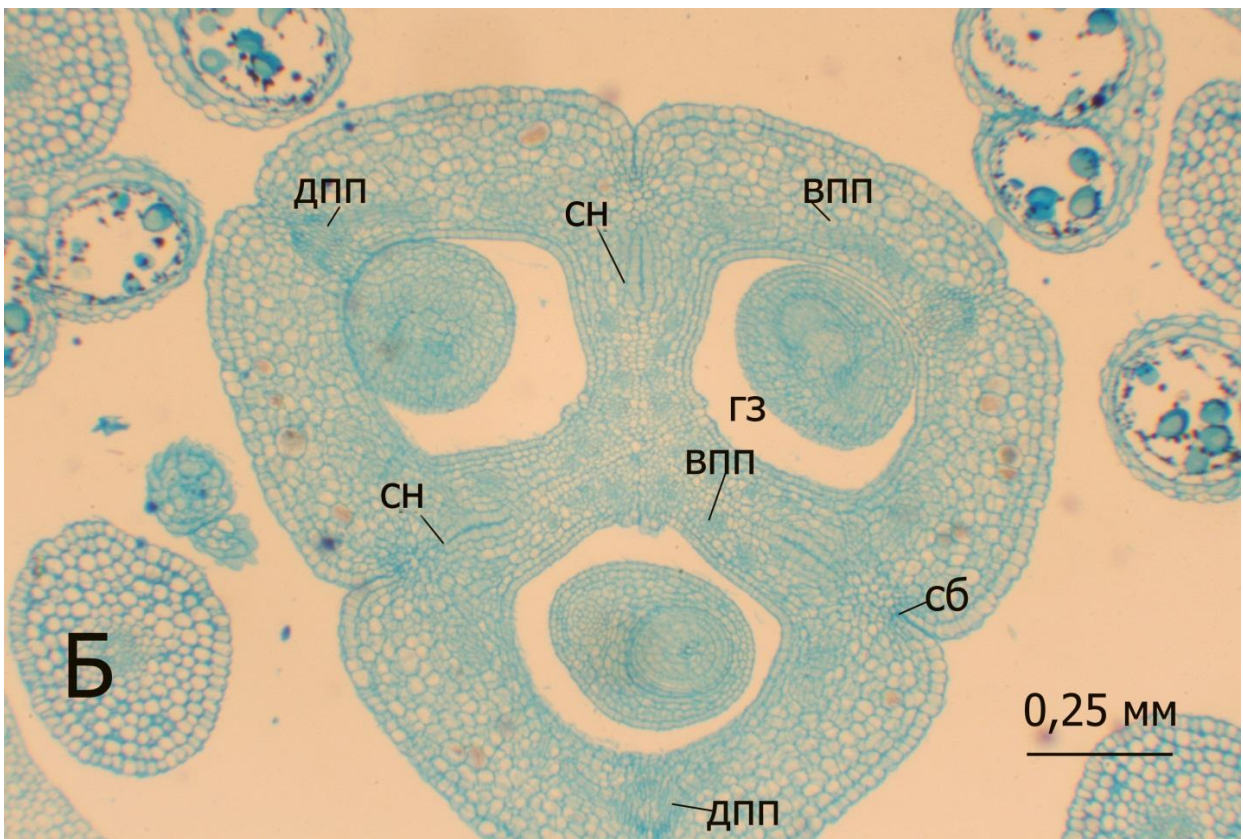
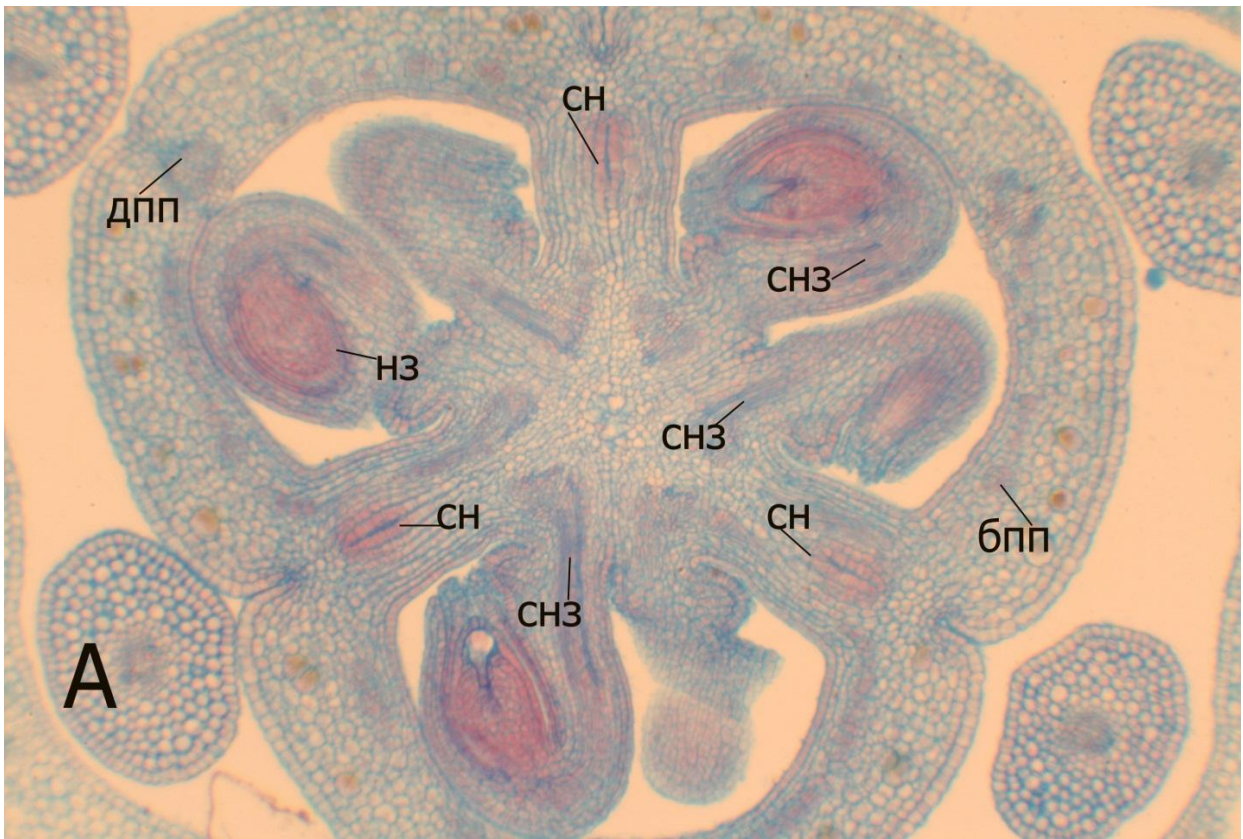


Рис. 20.2. *Anthericum liliago* L.: гемісимплекатна зона фертильна (А) та стерильна (Б)



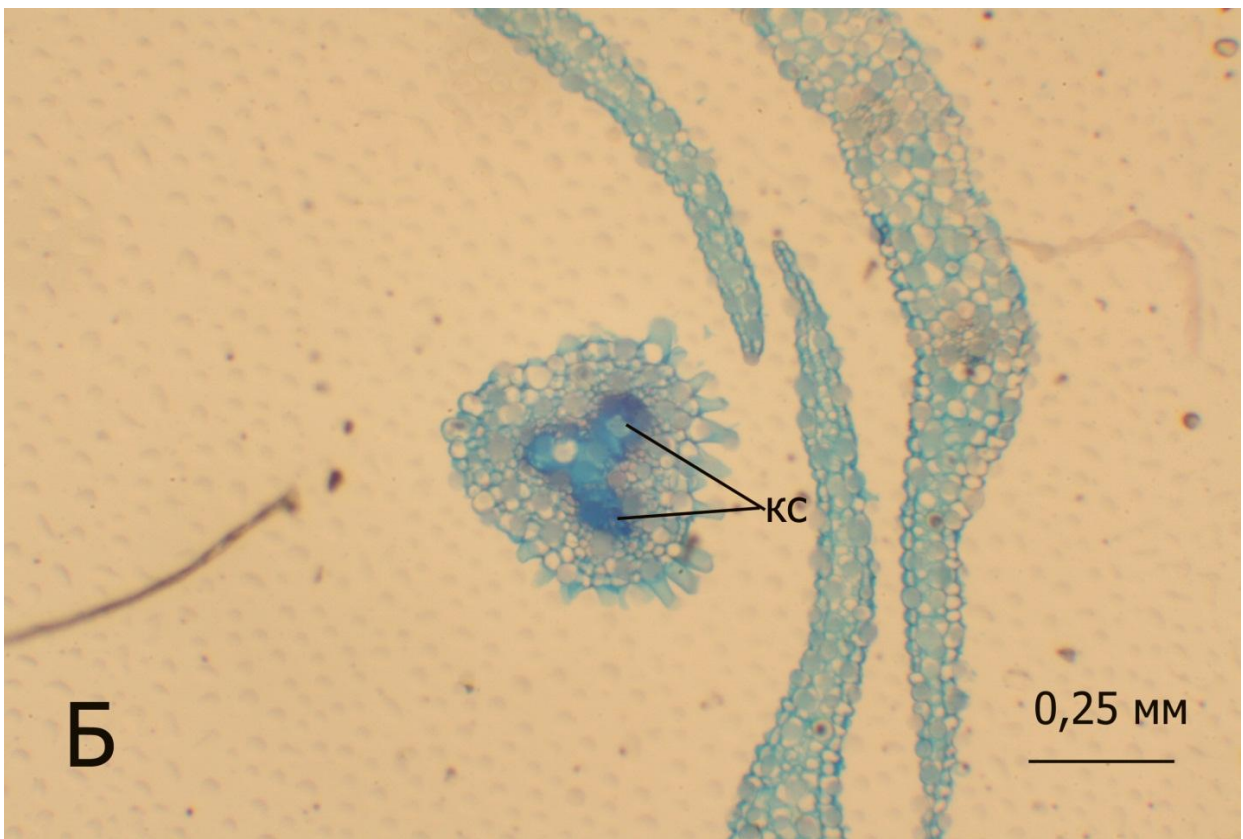
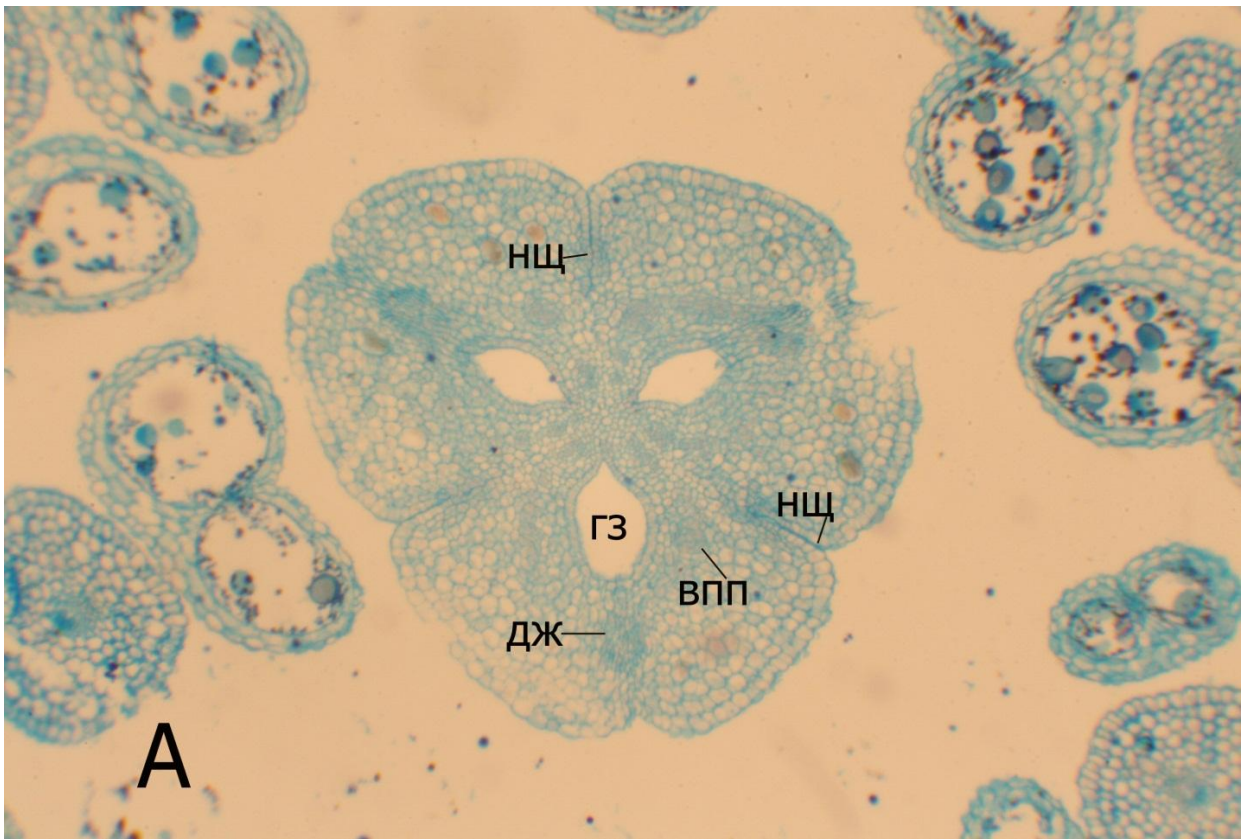


Рис. 20.3. *Anthericum liliago* L.: на рівні розкриття септальних нектарників (А) та переріз приймочки (Б)

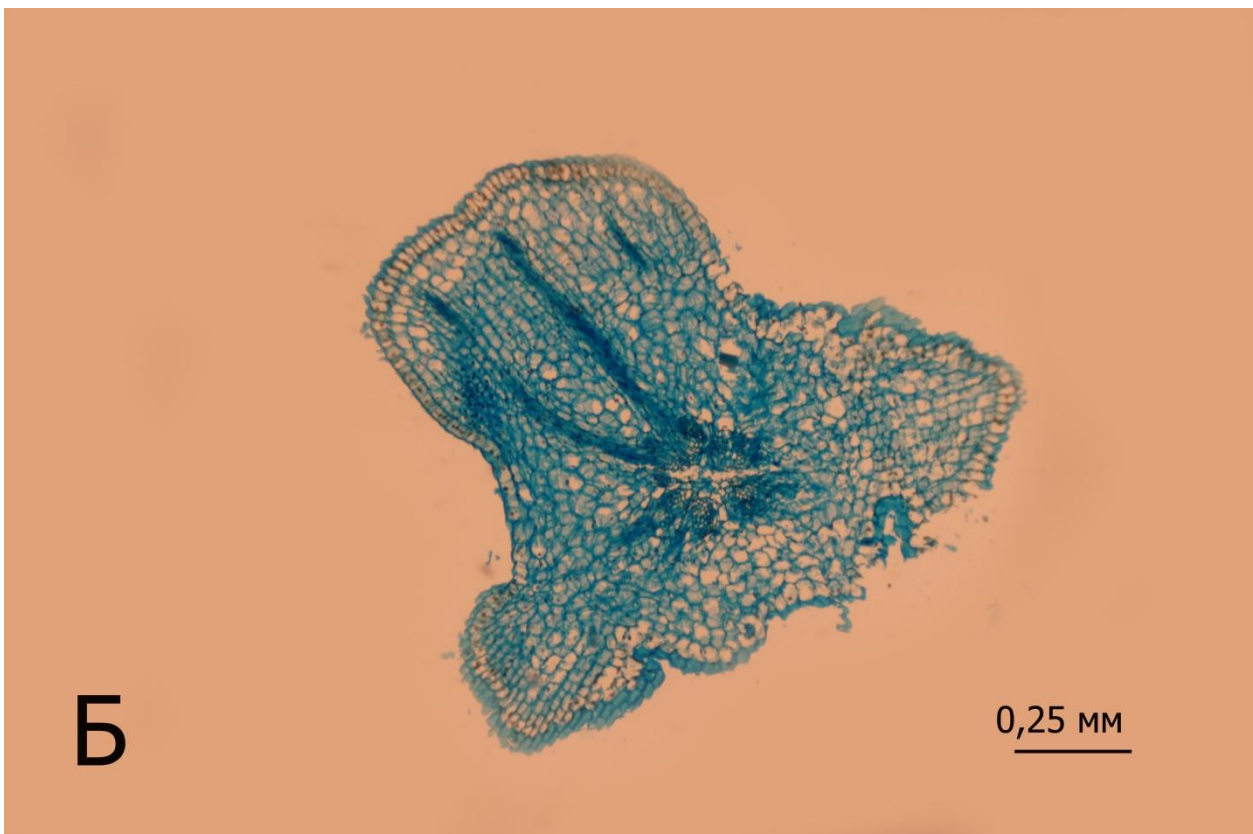


Рис. 21.1. *Chlorophytum comosum* (Thunb.) Jacques: поперечний переріз квітконіжки (А) та основа квітколожа (Б)



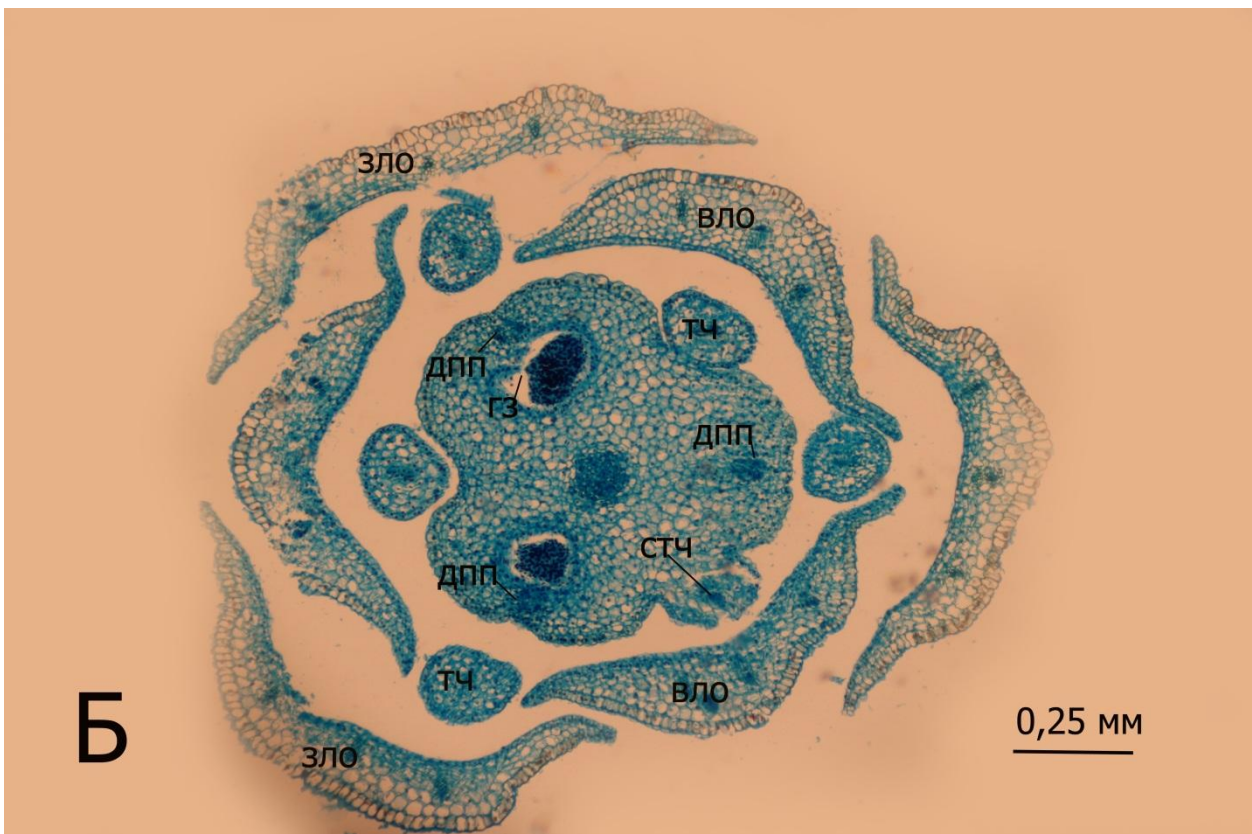
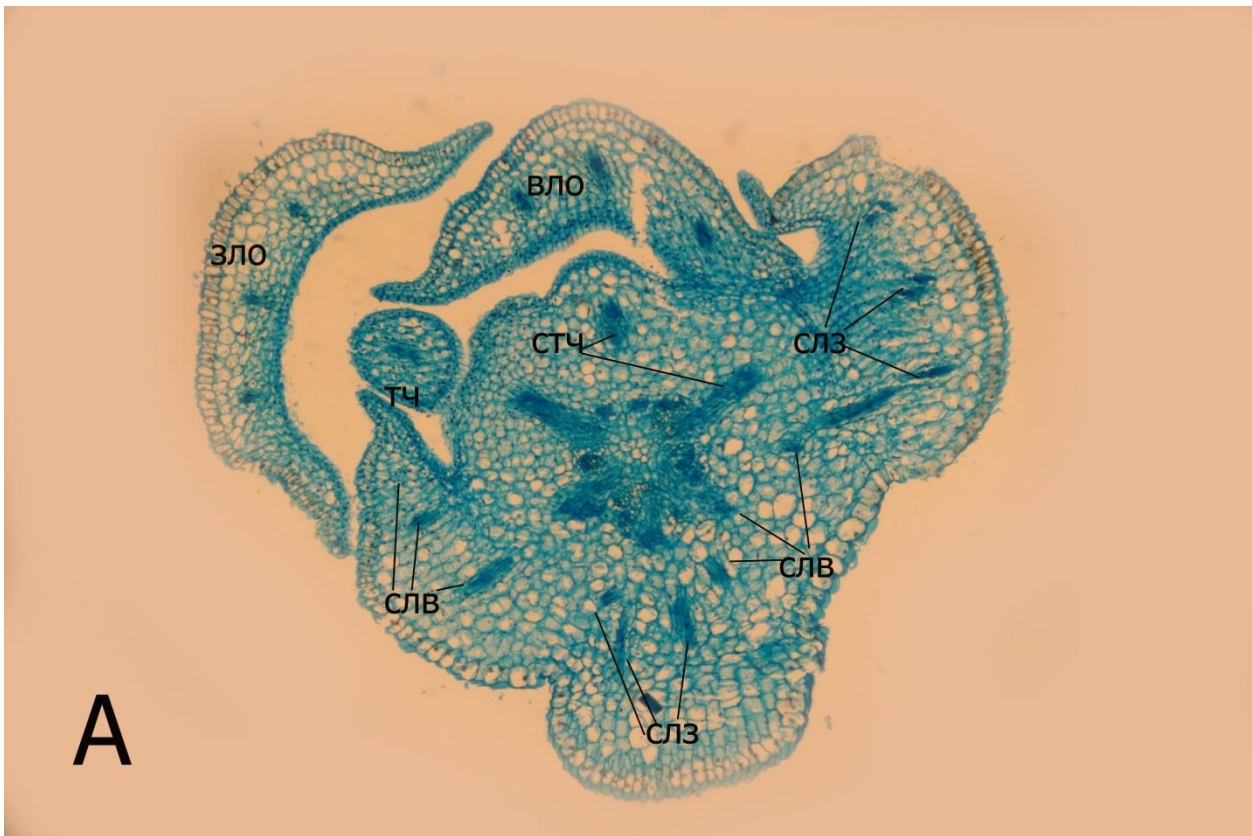


Рис. 21.2. *Chlorophytum comosum* (Thunb.) Jacques: основа зав'язі (А) та синасцидіатна зона зав'язі (Б)

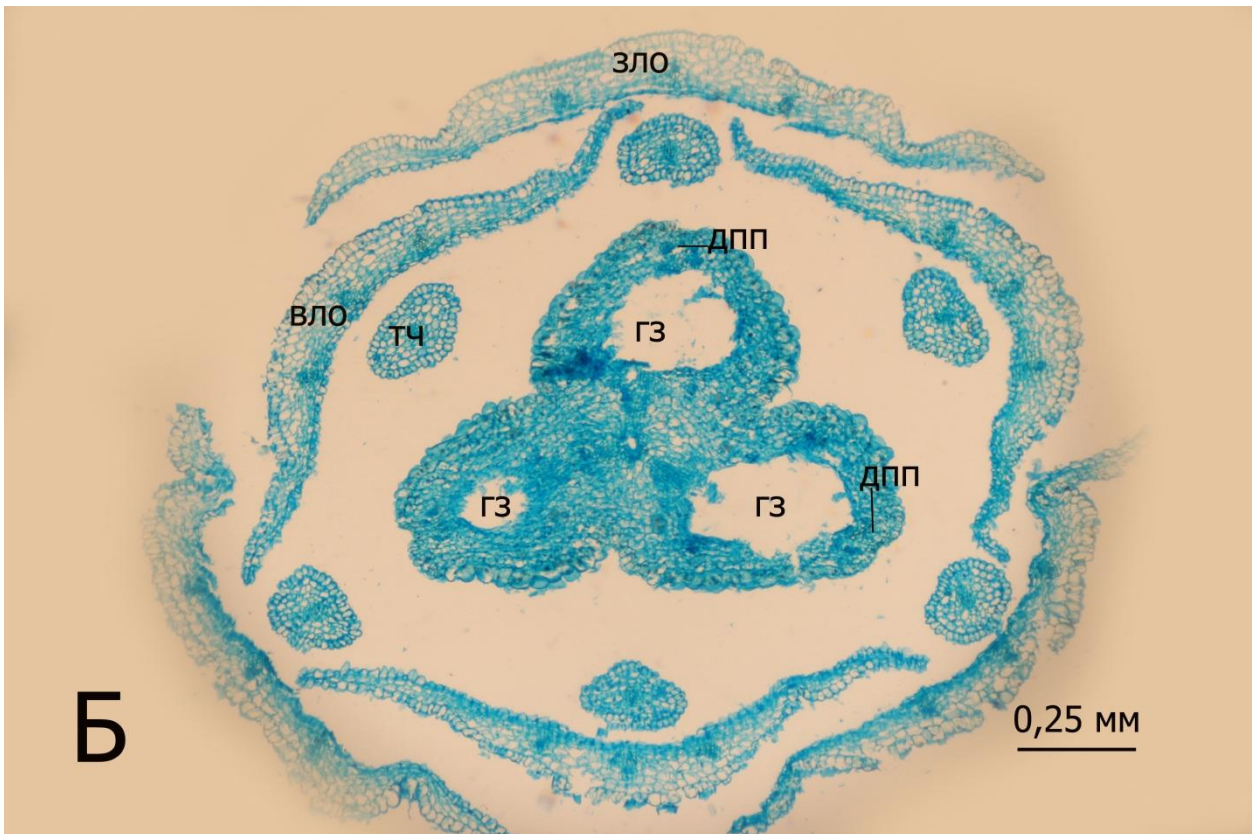
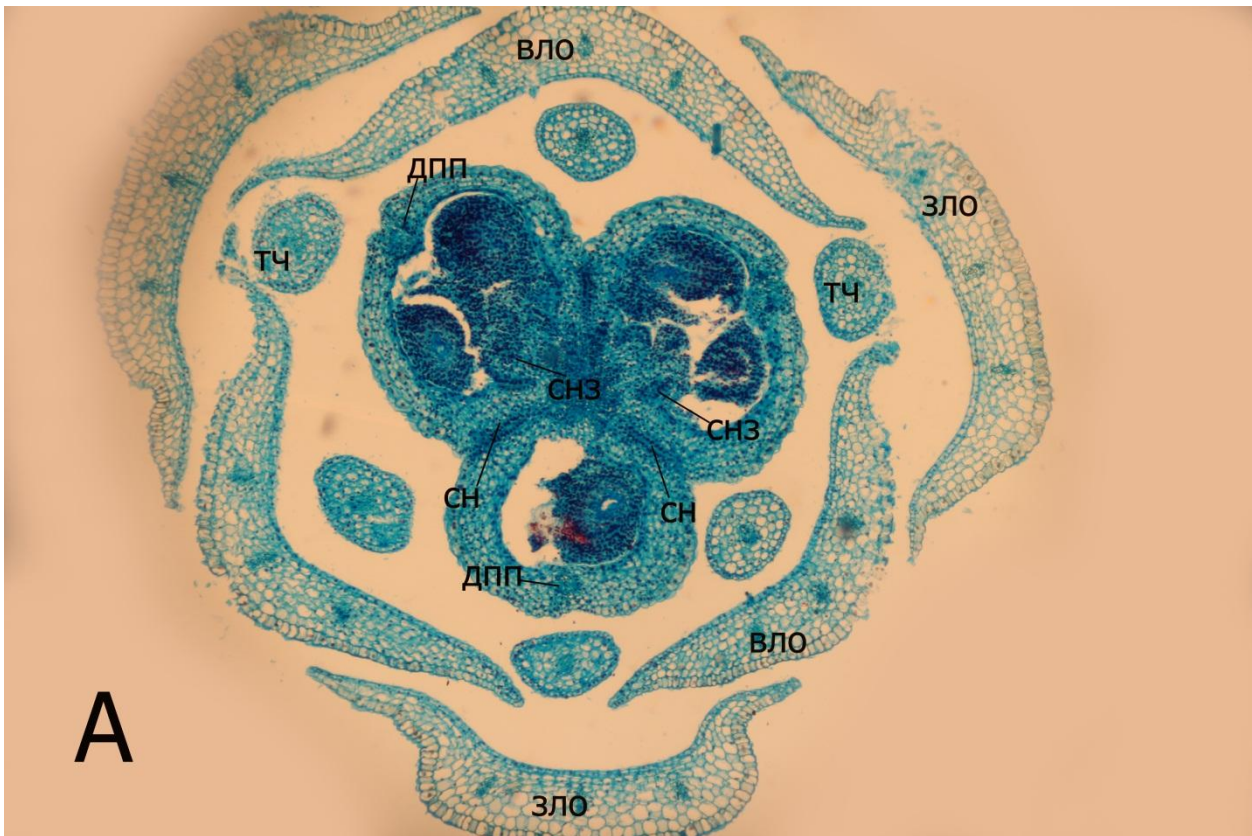


Рис. 21.3. *Chlorophytum comosum* (Thunb.) Jacques: гемісимплекатна фертильна (А) та асимплекатна зона зав'язі (Б)



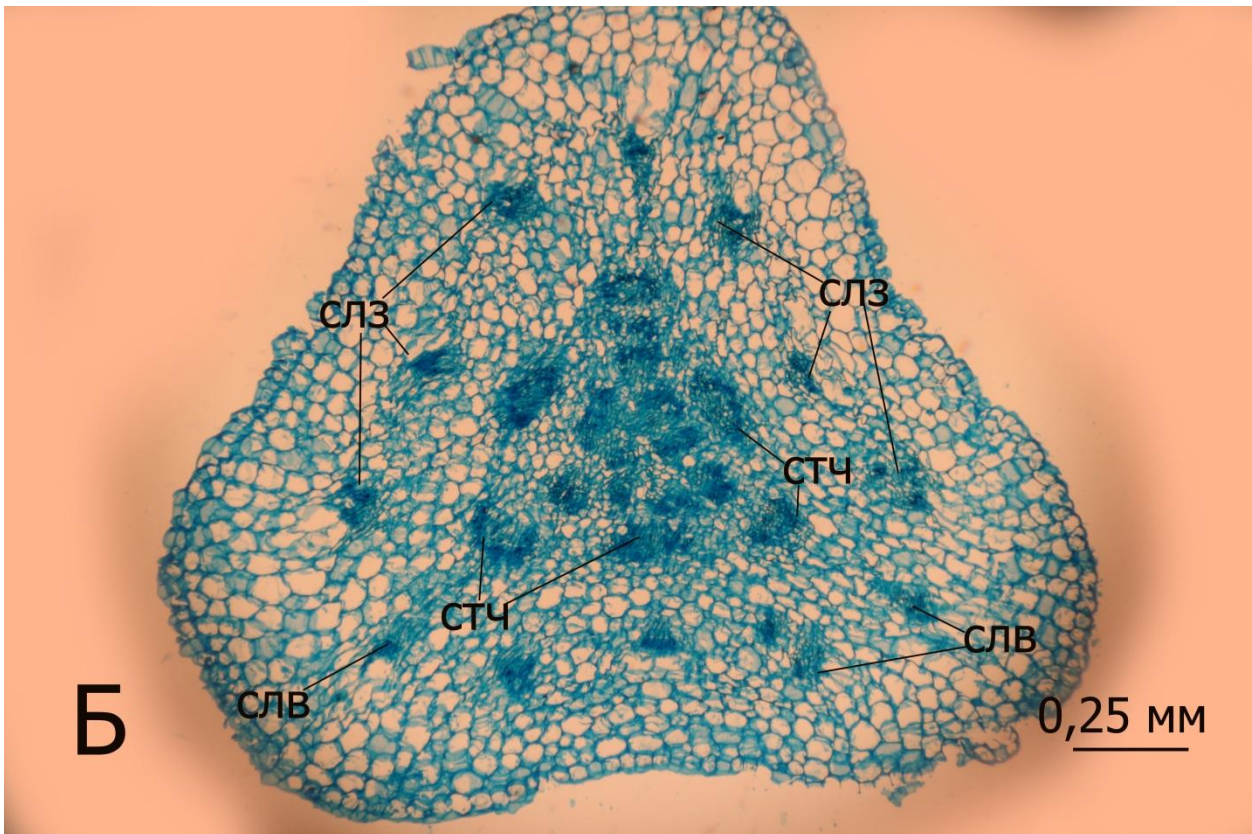
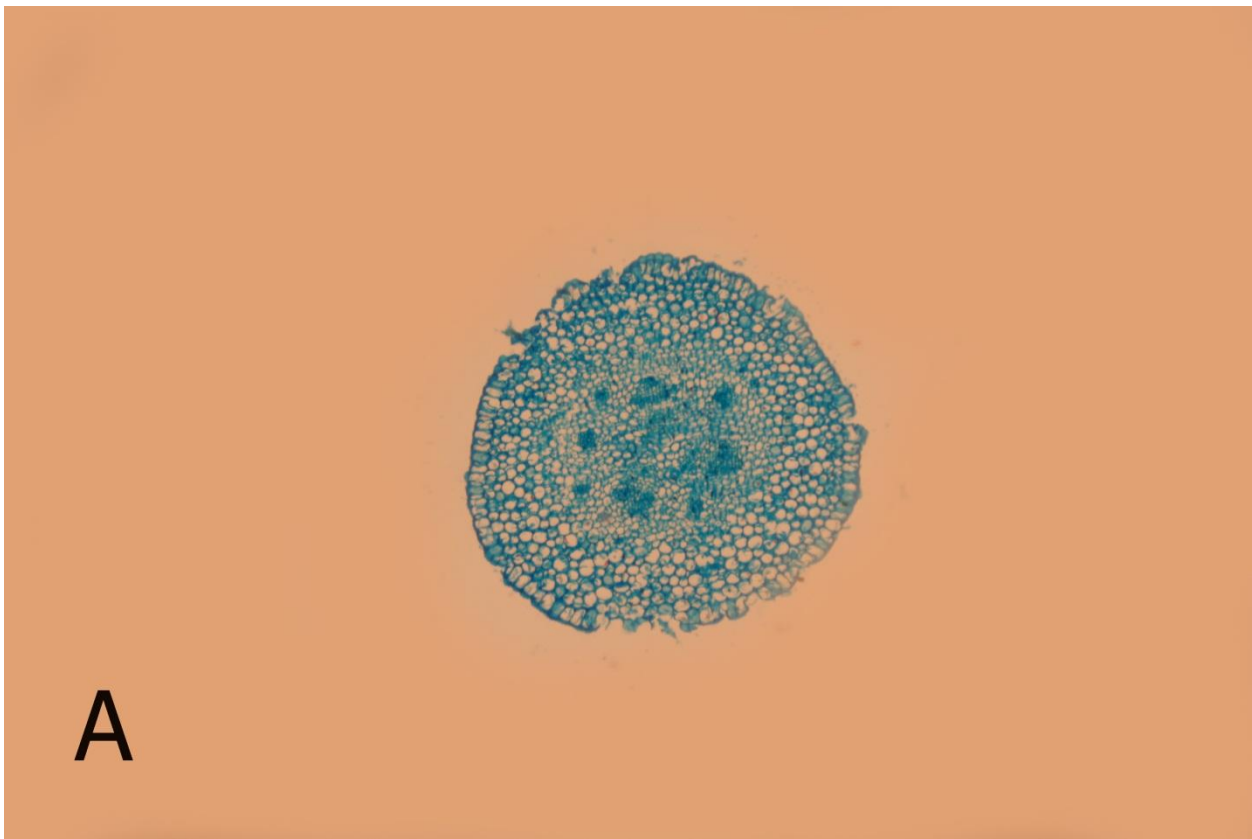


Рис. 22.1. *Gasteria verrucosa* (Mill.) H.Duval : поперечний переріз квітконіжки (А) та квітколоже (Б)



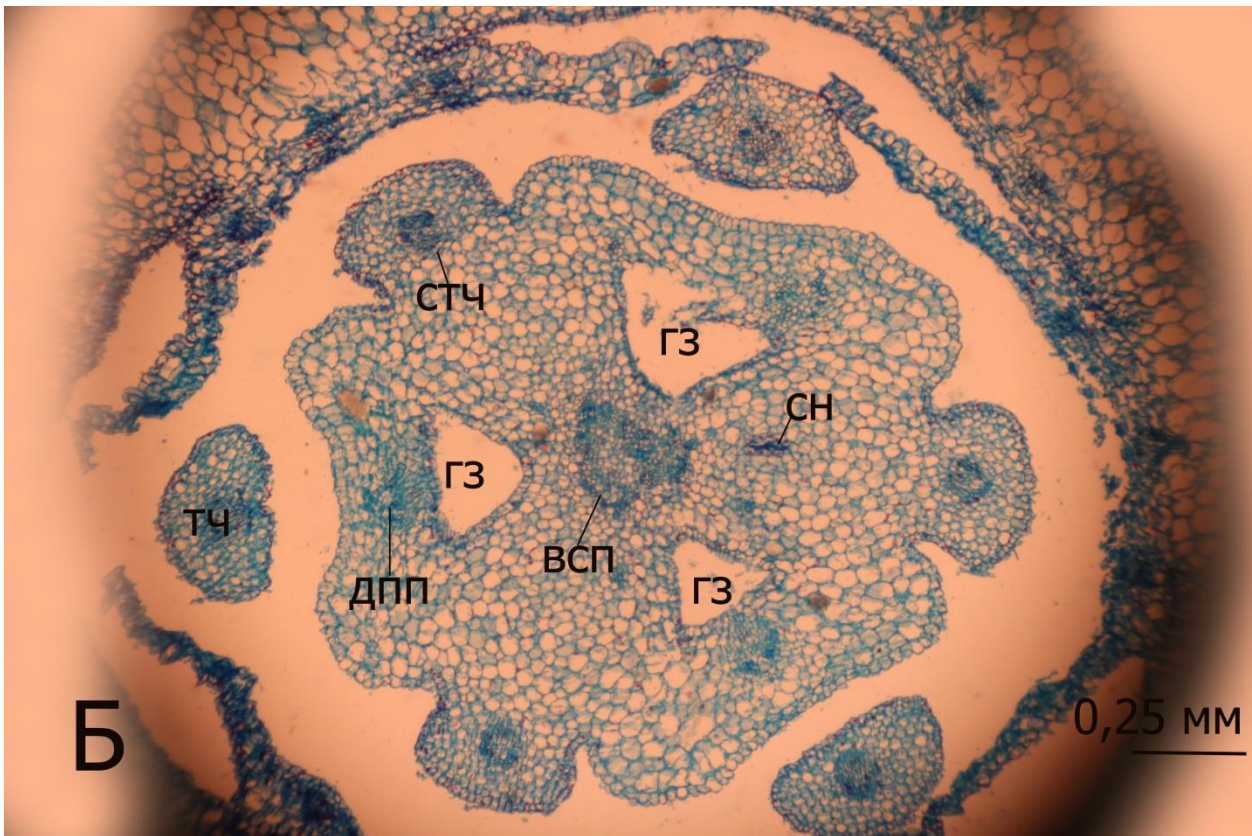
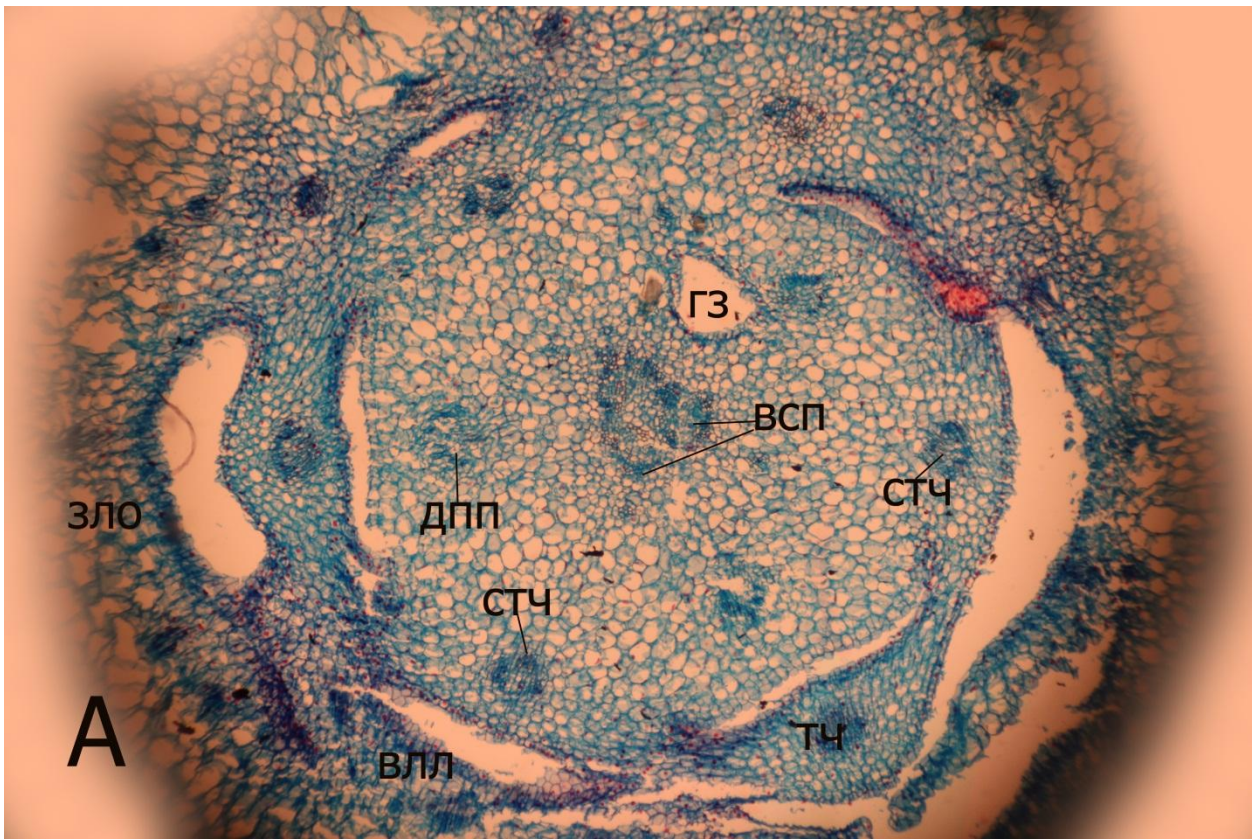


Рис. 22.2. *Gasteria verrucosa* (Mill.) H.Duval : основа зав'язі (А) та синасцидіатна зона зав'язі (Б)



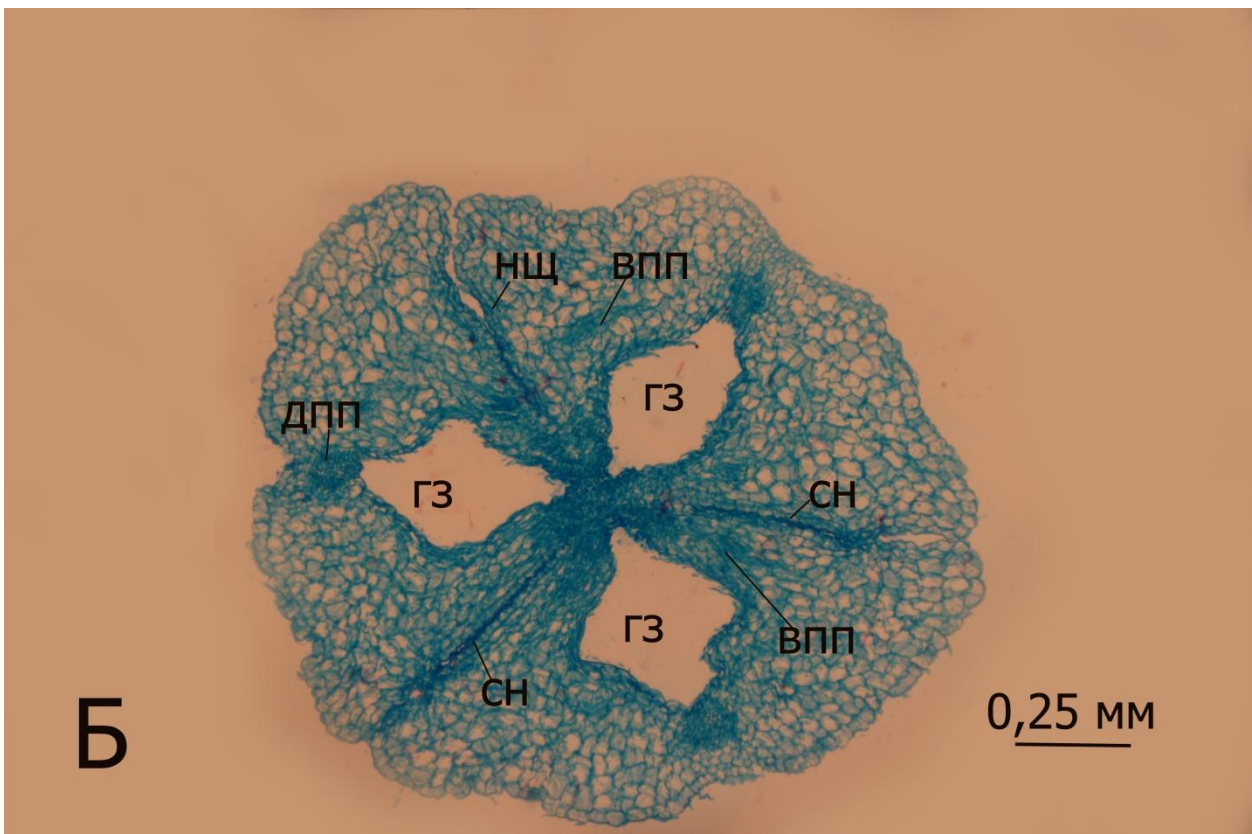
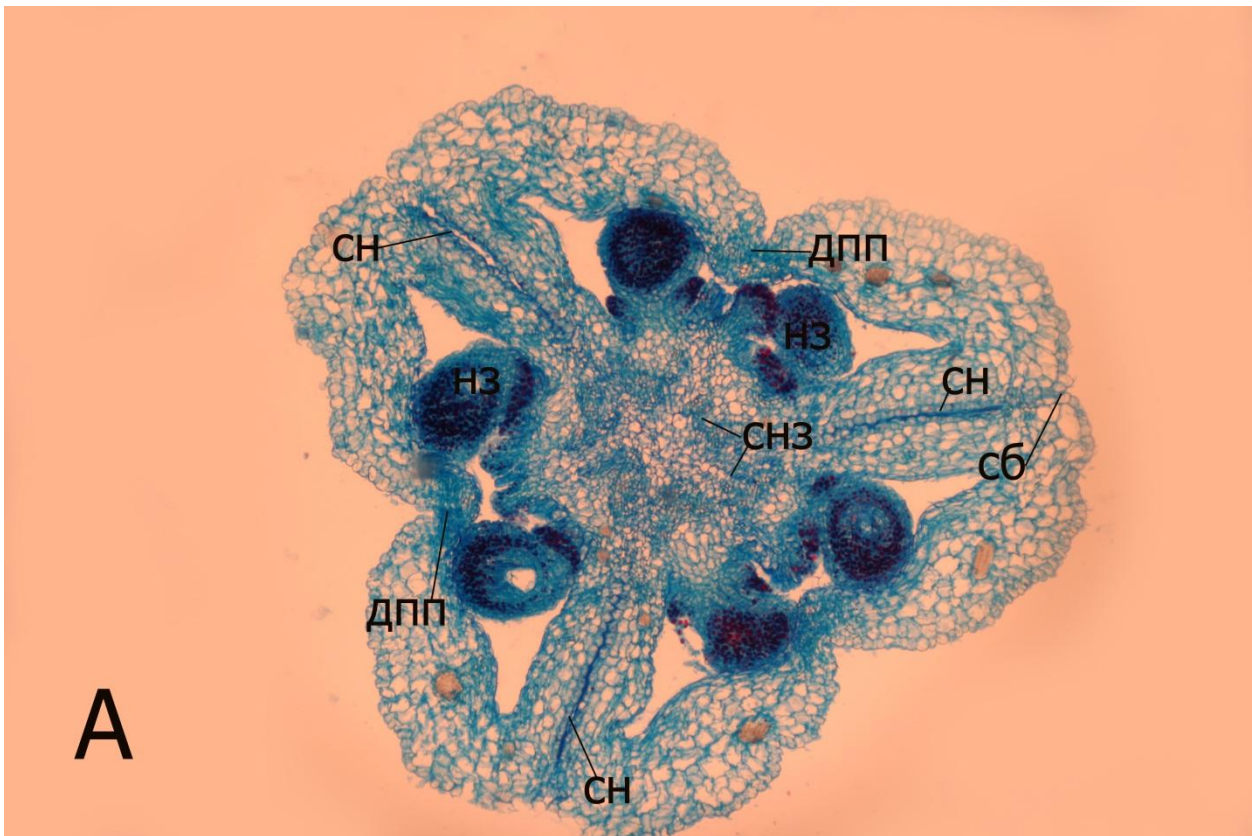


Рис. 22.3. *Gasteria verrucosa* (Mill.) H.Duval : гемісимплікатна фертильна (А) та стерильна (Б) зона зав'язі

Додаток Б  
Таблиці

Таблиця 2.2.1

**Батарея для зневоднення матеріалу і його просочення  
розчинником парафіну**

| Речовина              | Вміст у об'ємних частинах |        |        |        |        |         |        |
|-----------------------|---------------------------|--------|--------|--------|--------|---------|--------|
|                       | I                         | II     | III    | IV     | V      | VI      | VII    |
| Вода                  | 30                        | 15     | -      | -      | -      | -       | -      |
| Етанол                | 50                        | 50     | 40     | 25     | -      | -       | -      |
| Трет-бутанол<br>(ТБС) | 20                        | 35     | 60     | 75     | 100    | 100     | 100    |
| Час експозиції        | 2 год.                    | 2 год. | 2 год. | 1 год. | 2 год. | 24 год. | 2 год. |

Таблиця 2.2.2

**Просочення матеріалу парафіном**

| №  | Дія  | Час експозиції |
|----|--|----------------|
| 1. | Перенесення матеріалу у суміш наструганого парафіну і ТБС (1:1)  | 12-24 год.     |
| 2. | Нанесення суміші з матеріалом на застиглий у склянці парафін (1:2 за висотою склянки) та помістити у термостат до опускання матеріалу на дно склянки | 1-20 днів      |
| 3. | Замінити суміш чистим парафіном  | 2 год.         |
| 4. | Замінити парафін   | 24 год.        |
| 5. | Замінити парафін   | 2 год.         |

Таблиця 2.2.3

**Батарея для фарбування зрізів і заключення їх в бальзам**

| №  | Реактив          | Час експозиції<br>(хвилини) |
|--|------------------|-----------------------------|
| 1  | н-бутилацетат I  | 15-20                       |
| 2  | н-бутилацетат II | 15-20                       |
| 3  | ізопропанол I    | 10                          |
| Промивання з крапельниці етанолом 96%                  |                  |                             |
| 4  | етанол 96% I     | 10                          |
| Промивання в склянці на 100 мл дистильованою водою     |                  |                             |
| Фарбування в бюксі 0,5% водним розчином AstraBlau      |                  |                             |
| 5  | етанол 50% II    | 10                          |
| Фарбування в бюксі 1% розчином сафранину у 50% етанолі |                  |                             |
| Промивання з капельниці етанолом 96%                   |                  |                             |

|   |                                   |       |
|---|-----------------------------------|-------|
| 6   | етанол 96% II                     | 10    |
| 7   | ізопропанол II                    | 10    |
| 8   | ізопропанол : н-бутилацетат (1:1) | 10    |
| Промивання з крапельниці н-бутилацетатом<br>Протирання фільтрувальним папером зворотню сторону скла |                                   |       |
| 9   | н-бутилацетат III                 | 15-20 |
| 10  | н-бутилацетат IV                  | 15-20 |
| Заключення в канадський бальзам   |                                   |       |



## ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ ДО РИСУНКІВ

|     |   |
|-----|---|
| асп | – асимплікатна зона                     |
| бпп | – бічні пучки плодолистка               |
| вк  | – вентральний комплекс пучків           |
| вмп | – вентрально-медіанні пучки плодолистка |
| впп | – вентральні пучки плодолистка          |
| гз  | – гніздо зав'язі                        |
| гпп | – горизонтальні пучки плодолистка       |
| гсп | – гемісимплікатна зона                  |
| гса | – гемісинасцидіатна зона                |
| дз  | – дах зав'язі                           |
| дж  | – дорзальна жилка                       |
| дпп | – дорзальний пучок плодолистка          |
| квк | – корені вентрального комплексу         |
| кс  | – канали стовпчика                      |
| нз  | – насінний зачаток                      |
| нщ  | – нектарна щілина                       |
| оз  | – основа зав'язі                        |
| пк  | – приквітка                             |
| пкч | – приквіточка                           |
| пл  | – пиляк                                 |
| са  | – синасцидіатна зона                    |
| снз | – слід насінного зачатка                |
| сб  | – септальна борозенка                   |
| слз | – слід зовнішнього листочка оцвітини    |
| слв | – слід внутрішнього листочка оцвітини   |
| сло | – слід листочка оцвітини                |
| слп | – сліпий пучок                          |
| сн  | – септальний нектарник                  |
| спг | – септальні пучки гінецея               |
| спл | – симплікатна зона                      |
| стч | – слід тичинки                          |
| тч  | – тичинка                               |
| стз | – стовбурові зовнішні пучки             |
| ств | – стовбурові внутрішні пучки            |

## Зміст

|  |     |
|--|-----|
| Розділ 1. ПРОБЛЕМИ ПОРІВНЯЛЬНОЇ МОРФОЛОГІЇ КВІТКИ У РОДІ <i>SANSEVIERIA</i> THUNB.                         | 4   |
| 1.1 Загальна характеристика роду <i>Sansevieria</i> Thunb. та його місце у системі покритонасінних         | 4   |
| 1.2 Особливості будови та еволюції квітки однодольних  | 12  |
| 1.2.1. Загальна організація та мерність квітки   | 12  |
| 1.2.2. Організація та еволюція гінецея   | 15  |
| 1.2.3. Різноманітність септальних нектарників  | 19  |
| Розділ 2. ОСОБЛИВОСТІ МОРФОЛОГІЧНОЇ І МІКРОТЕХНІЧНОЇ МЕТОДИКИ ДОСЛІДЖЕННЯ                                  | 27  |
| 2.1. Систематичне положення модельних об'єктів   | 27  |
| 2.2. Матеріали і методики мікротехнічного дослідження  | 30  |
| 2.3. Методи морфолого-анатомічного аналізу квітки  | 31  |
| 2.4. Методи кількісного аналізу морфологічних  | 33  |
| Розділ 3. МОРФОЛОГІЧНА ТА АНАТОМІЧНА БУДОВА КВІТКИ <i>SANSEVIERIA</i> THUNB. І СПОРІДНЕНИХ ТАКСОНІВ        | 34  |
| 3.1. Морфологія та анатомія квітки роду <i>Sansevieria</i> Thunb.  | 34  |
| 3.2. Морфологія та анатомія квітки роду <i>Dracaena</i> Vand. ex L.  | 70  |
| 3.3. Морфологія та анатомія квітки споріднених до роду <i>Sansevieria</i> Thunb. таксонів                  | 78  |
| Розділ 4. ПОРІВНЯЛЬНО-МОРФОЛОГІЧНИЙ АНАЛІЗ КВІТКИ В РОДІ <i>SANSEVIERIA</i> THUNB. ТА СПОРІДНЕНИХ ТАКСОНАХ | 107 |
| 4.1. Порівняльний аналіз морфологічних ознак оцвітини і андроцею   | 107 |
| 4.2. Морфологічний тип гінецею та структура септального нектарника   | 114 |
| 4.3. Організація провідної системи квітки  | 124 |
| 4.4. Еволюційно-морфологічний аналіз квітки  | 127 |
| 4.5. Філогенетичний аналіз досліджених таксонів за даними порівняльної морфології                          | 131 |
| Список літературних джерел   | 144 |
| ДОДАТКИ  | 160 |
| Додаток А. Мікрофотографії частин квітки досліджених таксонів  | 226 |
| Додаток Б. Таблиці   | 228 |
| Перелік умовних скорочень  | 229 |

Наукове видання

**Фіщук Оксана Сергіїна**

ПОРІВНЯЛЬНА МОРФОЛОГІЯ КВІТКИ РОДУ *SANSEVIERIA* THUNB. (*ASPARAGACEAE* S. L.) ТА  
СПОРІДНЕНИХ ТАКСОНІВ

Монографія

Друкується в авторській редакції  
Технічний редактор –

Фото на обкладинці О.Фіщук

Підп. до друку 22.12.2016. Формат 60×84<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Папір офс. Гарн. Таймс. Друк цифровий. Обсяг 21,39 ум. друк.  
арк., 21,1 обл.-вид. арк. Наклад 300 пр. Зам. 0000. Східноєвропейський національний університет імені Лесі  
Українки (43025, м. Луцьк, просп. Волі, 13). Друк – СНУ ім. Лесі Українки (Луцьк, просп. Волі, 13). Свідоцтво Держ.  
комітету телебачення та радіомовлення України ДК № 3156 від 04.04.2008 р.