

СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ГИНЕЦЕЯ *LEDEBOURIA SOCIALIS* (ASPARAGACEAE) КАК КЛЮЧ К ПОНИМАНИЮ ЭВОЛЮЦИИ СЕПТАЛЬНЫХ НЕКТАРНИКОВ В ПОРЯДКЕ ASPARAGALES

© 2022 г. М. В. Ремизова

¹ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
биологический факультет, кафедра высших растений
Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119234, Россия

*e-mail: margarita.remizowa@gmail.com

Поступила в редакцию 26.01.2022 г.

После доработки 15.02.2022 г.

Принята к публикации 22.02.2022 г.

Для *Ledebouria socialis* характерна верхняя завязь с интерлокулярными септальными нектарниками, которые приурочены как к асцидиатной, так и пликатной зонам плодолистика. Зональность гинецея невозможно описать непротиворечиво, так как существующая терминология не позволяет отобразить все его особенности. Часть нектарников, расположенная в гинофоре и асцидиатной зоне интернализирована с самого начала развития, для их формирования не требуется постгенитальное срастание. Для формирования дистальной части нектарника, приуроченной к пликатной зоне плодолистика, постгенитальное срастание необходимо для разграничения нектарных полостей со стороны центра гинецея. Интернализация нектарника по периферии гинецея происходит через разрастание тканей цветоложа. Строение нектарников, характерное для *Ledebouria*, можно обнаружить у многих Asparagales с верхней завязью.

Ключевые слова: гинецей, зональность, морфогенез, септальные нектарники, Asparagaceae, Asparagales

DOI: 10.31857/S0006813622050064

Ledebouria socialis (Baker) Jessop — популярное комнатное растение, родиной которого является Южная Африка (Baker, 1870). Его выращивают в основном из-за красивых пятнистых листьев. Цветки *Ledebouria* мелкие и невзрачные, но при ближайшем рассмотрении обнаруживают некоторое изящество. В силу доступности материала *Ledebouria* представляет собой удобный объект для изучения строения и развития цветка у представителей семейства Asparagaceae.

Цветки *Ledebouria* имеют типичный для однодольных план строения. Гинецей с верхней трехгнездной завязью. В каждом гнезде расположены по 2 семязачатка, микропиле которых направлены к основанию завязи. Анатомия гинецея с интерпретацией его зональности по W. Leinfellner (1950) представлена в работе О. Дюка¹ (2011). В основании завязи находится короткая стерильная синасцидиатная зона. Над синасцидиатной зоной в перегородках между гнездами завязи появляются щелевидные нектарники. Эта зона опре-

деляется как гемисинасцидиатная (Дюка, 2011). Гемисинасцидиатная зона фертильна, раздвоенные плаценты, несущие по два семязачатка, расположены в дистальном участке этой зоны. Нектарники продолжают выше в гемисимплектанную зону, которая, по определению автора фертильна частично (на 1.9% от общей высоты завязи). Выше уровня открытия нектарников расположена асимплектанная зона, она формирует крышу завязи и столбик. В зрелом гинецее *Ledebouria* линии постгенитального срастания не прослеживаются. В установлении зон гинецея по W. Leinfellner (1950, О. Дюка (2011) во многом опиралась на данные по развитию цветка (Sattler, 1973). R. Sattler (1973), в первую очередь, интересовала последовательность заложения органов цветка. Особенности строения гинецея уделено мало внимания, даже не указано наличие септальных нектарников (Sattler, 1973). Плодолистки, по его мнению, закладываются тремя отдельными серповидными примодиями, которые почти с самого начала соединены друг с другом по периферии гинецея. Плодолистки из серповидных становятся подковообразными, их края рас-

¹ [Дюка] Дюка О. 2011. Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Ledebouria socialis* (Bak.) Jessop. (Hyacinthaceae). — Вісник Львівського університету. Серія біологічна. 56: 60–64.

тут по направлению к центру гинецея. Одновременно с ростом краев плодолистиков апекс цветка слегка удлиняется, цветоложе становится выпуклым. Свободные части плодолистиков удлиняются, формируя столбик и завязь. Постгенитальное срастание плодолистиков друг с другом и зарастание брюшного шва завершают формирование гинецея. Семязачатки по два на гнездо закладываются на подвернутых внутрь краях плодолистика еще до начала постгенитальных срастаний.

Описание развития гинецея у R. Sattler (1973) и зональность гинецея, установленные на данных по развитию О. Дика (Дука, 2011), несколько противоречат друг другу. Так, R. Sattler (1973) явно указывает, что семязачатки закладываются на подвернутых внутрь краях плодолистика. Следовательно, речь идет о пликатной зоне плодолистика и симпликатной или асимпликатной зоне гинецея. Также с точки зрения базовой архитектуры плодолистика не совсем понятно, как фертильными могут быть одновременно две зоны асцидиатная и пликатная, ведь в данном случае на плаценте нужно разместить всего два семязачатка.

Понимание устройства гинецея *Ledebouria* важно не столько само по себе, сколько для понимания эволюции септалных нектарников у *Asparagales* и вообще у однодольных. Ранее неоднократно высказывали мнение, что для формирования гинецея с септалными нектарниками необходимо постгенитальное срастание между плодолистами в той области, где расположены нектарники (van Heel, 1988; Smets et al., 2000; Rudall, 2002a). Недавно была изложена точка зрения, что для формирования септалных нектарников в ходе развития гинецея наличие постгенитального срастания между плодолистами не обязательно, и нектарники такого типа как раз могут быть распространены у представителей *Asparagales* (Odintsova², 2013).

Для выяснения спорных вопросов нами изучено анатомическое строение и развитие гинецея *Ledebouria socialis* с помощью сканирующего электронного микроскопа.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Материал по развитию соцветий был взят из коллекции комнатных растений кафедры высших растений биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова и из личной коллекции автора. Луковицы были зафиксированы в 70% спирте, а затем отпрепарированы под стереомикроскопом Olympus SZX7. Подготовленные соцветия на разных стадиях развития, цветки или их

части были высушены в критической точке в аппарате Hitachi HCP-2, затем смонтированы с помощью углеродных дисков на столики для электронной микроскопии и напылены тяжелыми металлами с помощью установки Eiko IB-3. Материал был изучен под сканирующим электронным микроскопом CAMSCAN S2 в Общефакультетской лаборатории электронной микроскопии МГУ.

Для изучения анатомии гинецея из коллекции кафедры высших растений были взяты постоянные препараты серийных микротомных поперечных срезов цветка, подготовленные А.С. Беэром и используемые для проведения курса “Морфогенез и васкулатура цветка”. Фотографии срезов были получены под световым микроскопом Olympus BX53, оснащенного цифровой камерой Olympus SC50 под управлением программы Olympus CellSens Entry.

Полученные цифровые изображения были обработаны в графическом редакторе Adobe Photoshop Elements.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Строение гинецея. Плодолистки чередуются с внутренними тычинками и срастаются по всей своей длине. Гинецей на всем протяжении трехгнездный. Завязь верхняя, ребристая, возвышается на коротком массивном гинофоре (рис. 1). Ложбинки вдоль завязи расположены напротив тычинок. Более глубокие ложбинки формируются вдоль линий срастания плодолистиков, в них в бутоне входят нити внутренних тычинок. На спинках плодолистиков имеются менее глубокие ложбинки, в которых в бутоне помещаются нити наружных тычинок.

Без установления зональности по W. Leinfellner (1950) гинецей можно описать следующим образом. Септалные нектарники в виде трех отдельных полостей продолжаются из гинофора (рис. 1b) в септы (рис. 1c–1f) и открываются протяженной щелью на верхушке завязи (рис. 1g). Таким образом, гинофор, соответствует конгениально сросшимся ножкам плодолистиков. Семязачатки прикрепляются на двулопастной плаценте в базальном участке завязи (рис. 1d) и расположены таким образом, что большая их часть помещается выше места прикрепления фуникулусов в несколько выступающих гнездах завязи.

Столбик узкий, с небольшим головчатым рыльцем, на всем протяжении с тремя отдельными каналами, которые ведут в гнезда завязи (рис. 1h, 1i). Отверстия каналов на верхушке гинецея постгенитально замкнуты, изолируя полости гинецея от внешней среды.

Линии постгенитального срастания в зрелом гинецее не заметны, поэтому для избежания ошибок в определении вкладов конгениального

² [Odintsova] Одінцова А. 2013. Два основних типи септалних нектарників однодольних. — Вісник Львівського університету. Серія біологічна. 61: 41–50.

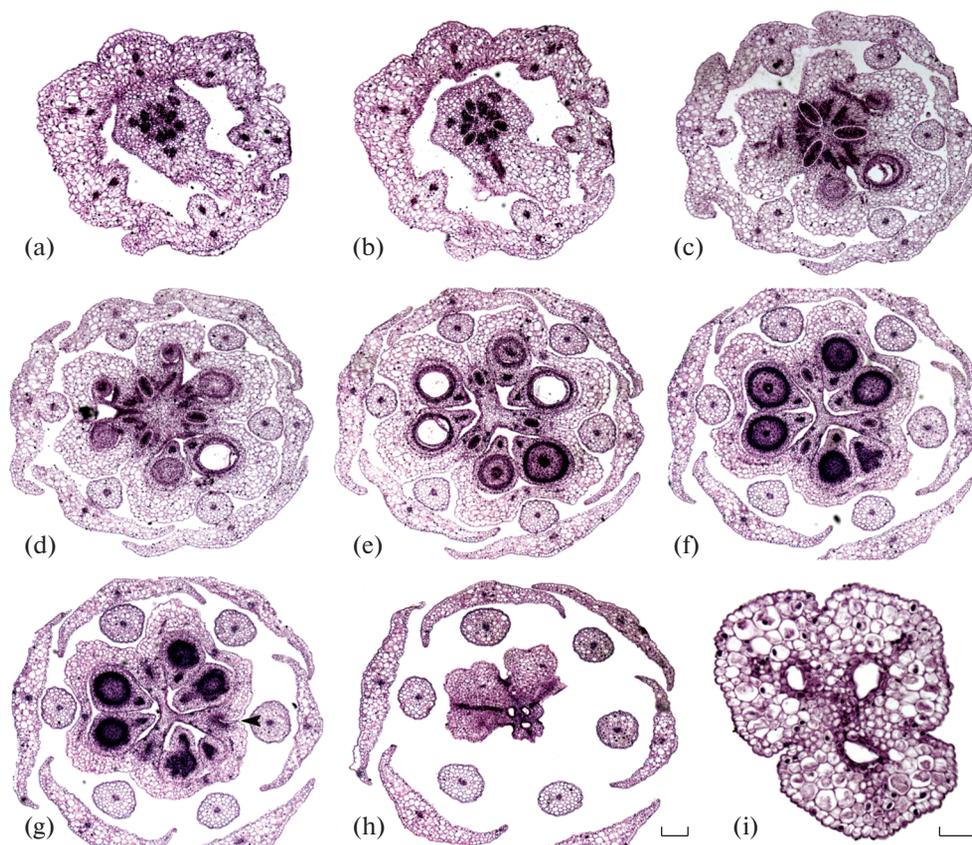


Рис. 1. Строение гинецея *Ledebouria socialis*. а – гинефор, основание, б – гинефор с септальными нектарниками, с – базальная стерильная часть завязи, синасцидиатная зона, d – плаценты, гемисимплекатная зона, e–f – средняя и дистальная часть завязи, гемисимплекатная зона, g – уровень открытия септальных нектарников (отверстие нектарника показано черной стрелкой), асимплекатная зона, h – крыша завязи, асимплекатная зона, i – столбик, асимплекатная зона. Септальные нектарники обведены белой линией. Масштабные линейки – 200 мкм в (a–h) (все срезы в одном масштабе), и 50 мкм в (i).

Fig. 1. Structure of *Ledebouria socialis* gynoecium. a – gynophore base below septal nectaries. b – gynophore with septal nectaries. c – sterile ovary base, synascidiate zone. d – level of ovule insertion, hemisymphiccate zone. e–f – middle and distal ovary, hemisymphiccate zone. g – level of nectary openings (shown by black arrowhead), asymplicate zone. h – ovary roof, asymplicate zone. i – style, asymplicate zone. Septal nectaries are outlined with white in (b–f). Scale bars: a–h – 200 μ m (all on the same scale); i – 50 μ m.

и постгенитального срастания в формировании гинецея необходимо обратиться к его развитию.

Развитие гинецея. Данные по развитию цветка были частично опубликованы ранее (Remizova et al., 2010), без описания зональности гинецея. Для иллюстрации положений данной статьи использованы новые изображения. Плодолистики закладываются тремя отдельными подковообразными примордиями (рис. 2a). Плодолистики начинают удлиняться, формируя плекатные зоны (рис. 2b–2d). Таким образом, в развитии гинецея первой появляется асимплекатная зона. Очень скоро края плодолистиков заворачиваются внутрь и начинается формирование плацент. Одновременно с заложением семязачатков по периферии гинецея между плодолистиками образуется внешняя стенка завязи (рис. 2b, 2c). Образование этой стенки дает начало заложению

гемисимплекатной зоны. Дальнейший рост гинецея связан с увеличением длины гемисимплекатной и асимплекатной зон. Между растущими плодолистиками долгое время заметен голый участок цветоложа. В области завязи из-за формирования крупных семязачатков спинки плодолистиков начинают выпирать в сторону околоцветника, и между плодолистиками формируются глубокие ложбинки. По мере роста гинецея, свободные края плодолистиков сближаются в центре гинецея и происходит их постгенитальное срастание – плодолистики срастаются друг с другом и зарастают брюшные швы (рис. 2e–2h). В гемисимплекатной зоне срастание плодолистиков друг с другом и зарастание брюшных швов приводят к интернализации септальных нектарников – они становятся изолированными как со стороны внешней стенки завязи, так и со стороны центра

гинецея. Постгенитальные срастания в гинецее начинаются на достаточно ранних стадиях, еще до полного формирования столбика, поэтому в зрелых цветках линии постгенитальных срастаний не видны. Столбик начинает удлиняться после формирования завязи (рис. 2i, 2k). Асцидиатные зоны плодолистиков и гинофор формируются путем зонального роста под основанием гемисимплекатной зоны (рис. 2j–2k). Для образования нектарников в этой части гинецея постгенитальные срастания не задействованы.

ОБСУЖДЕНИЕ

Топология, или зональность гинецея согласно W. Leinfellner (1950), построена с учетом типа срастания между плодолистиками и с учетом того, что у типичного плодолистика имеются базальная асцидиатная и дистальная плекатная зоны. Кратко применение этой терминологии к гинецеям со сросшимися плодолистиками можно описать так. В синасцидиатной зоне плодолистки срастаются конгенитально своими боковыми и брюшными поверхностями с образованием синкарпного (многогнездного) участка. В случае, если срастание в асцидиатной зоне затрагивает только боковые поверхности плодолистика, оставляя пространство в центре гинецея, то зону следует описывать как гемисинасцидиатную. При конгенитальном срастании плодолистиков в плекатной зоне образуется симплекатная зона гинецея. Эта зона исходно одногнездная, но может стать вторично многогнездной через постгенитальное срастание плодолистиков в центре гинецея и зарастание брюшных швов. Гемисимплекатная зона образуется, если края плодолистиков в центре гинецея остаются свободными. При постгенитальном же срастании плодолистиков в плекатной зоне образуется асимплекатная зона гинецея, которая может быть как одногнездная, так и многогнездная в зависимости от зарастания брюшных швов.

Следует отметить, что концепция зональности по W. Leinfellner (1950) хорошо работает только для гинецеев с верхней завязью. Гинецеи с нижней завязью описывать достаточно сложно, так как их конструкцию однозначно интерпретировать по предложенной терминологии удастся с трудом. Так, при нижней завязи у любого растения практически невозможно определить, где находится граница плодолистика по отношению к внешней стенке завязи, другими словами, участвуют ли ткани плодолистика в образовании этой стенки (Gustafsson, Albert, 1999; Leins, Erbar, 2010). Ориентироваться приходится на тип срастания плодолистиков в центре гинецея. Еще большие сложности возникают, если к нижней завязи добавляются септальные нектарники. Возьмем для примера представителей *Asparagales*

из семейства *Amaryllidaceae*. При стандартном описании зональности, т.е. учитывая, что ткани плодолистиков участвуют в образовании стенки завязи, в основании гинецея находится синасцидиатная зона, затем следуют симплекатная и гемисимплекатная (в ней расположены нектарники) зоны, асимплекатная зона составляет крышу завязи и столбик (Fishchuk, 2021; Fishchuk, Odintsova, 2021a,b). Отметим, что в типичной гемисимплекатной зоне края плодолистиков должны быть свободны. У описываемых однодольных края плодолистиков в гемисимплекатной зоне срастаются постгенитально, отграничивая нектарники друг от друга в центре гинецея. Если же принять, что внешняя стенка нижней завязи образована без участия спинных частей плодолистиков, а сами плодолистки прикреплены очень косо на сильно вогнутом цветоложе, то нектарники расположены в асимплекатной зоне, для которой срастание краев плодолистиков в центре гинецея вполне ожидаемо.

При описании гинецея с септальными нектарниками при верхней завязи возникают не меньшие сложности. Сам W. Leinfellner (1950) никогда не применял разработанную им терминологию к гинецею такого типа.

Попробуем описать зональность гинецея *Ledebouria*. Последовательность событий при формировании гинецея в целом соответствует установленной R. Sattler (1973). Обращает на себя внимание характер заложения семязачатков — они закладываются по краям в плекатной зоне плодолистика. Во время их заложения по периферии гинецея подковообразные плодолистки соединены валиком, поэтому фертильна гемисимплекатная, а не гемисинасцидиатная (Дука, 2011) зона гинецея. На нашем материале мы не обнаружили типичной синасцидиатной зоны, так как нектарники начинаются еще в гинофоре и идут через всю асцидиатную зону плодолистика. Согласно W. Leinfellner (1950), в синасцидиатной зоне плодолистки срастаются конгенитально как боковыми, так и брюшными поверхностями, а в гемисинасцидиатной зоне — только боковыми, оставляя полость в центре гинецея. Для признания области с септальными нектарниками гемисинасцидиатной зоной (хотя и нетипичной) необходимо, чтобы плодолистки в центре гинецея были постгенитально сросшимися. Однако срастание их конгенитальное. Интерпретации данной области как синасцидиатной зоны препятствуют свободные боковые участки плодолистиков в области нектарников. В нашем описании мы приняли решение охарактеризовать область срастания асцидиатных зон плодолистиков как синасцидиатную зону, основываясь на том, что срастание плодолистиков в центре гинецея конгенитальное. Согласно терминологии, в типичной гемисимплекатной зоне края плодолистиков

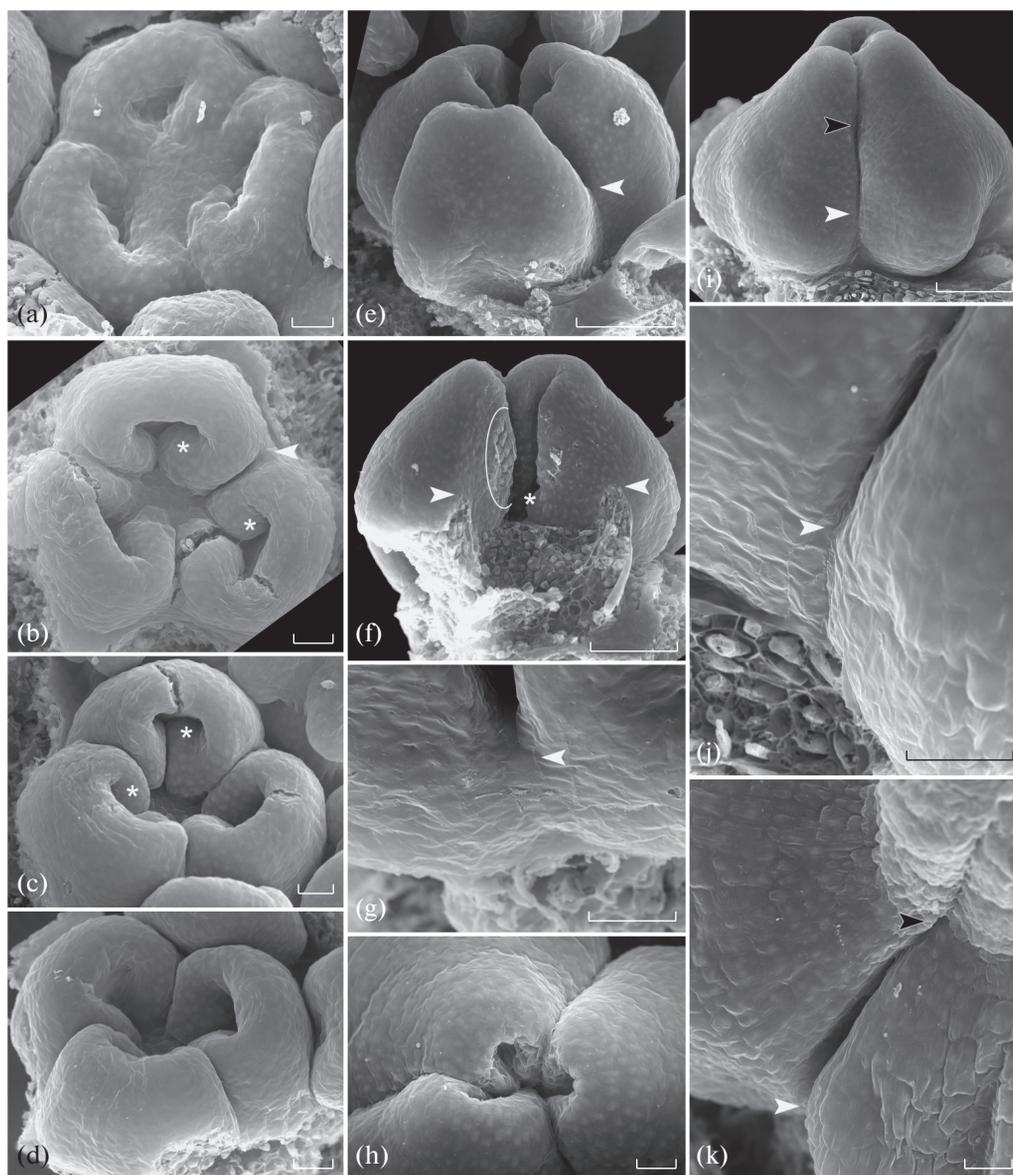


Рис. 2. Развитие гинецея *Ledebouria socialis*. а – плодолистки на стадии подковообразных примордиев. заложение асимплекатной зоны. б – заложение семязачатков (*) и образование гемисимплекатной зоны. с, d – рост плодолистков в длину, увеличение размеров асимплекатной зоны. е – внешний вид гинецея на момент начала постгенитального срастания между плодолистками. ф – гинецей с удаленным плодолистком, начало постгенитальных срастаний в гемисимплекатной и асимплекатной зонах, область постгенитального срастания отмечена скобкой на левом плодолистике. г – внешняя стенка завязи в области септального нектарника, образованная в результате конгенитального срастания. h – гинецей перед удлинением столбика, вид сверху; плодолистки постгенитально срослись друг с другом, брюшные швы не замкнулись. i – гинецей перед удлинением столбика, вид сбоку. j – внешняя стенка завязи в области нектарника. k – вид нектарной щели сверху в сформированном гинецее. * – Семязачатки. Белыми стрелками показана верхняя граница гемисимплекатной зоны/нижняя граница нектарной щели. Черными стрелками показана верхняя граница нектарной щели. Масштабные линейки – 30 мкм в (а–d, g, h, j, k) и 100 мкм в (e, f, i).

Fig. 2. Development of *Ledebouria socialis* gynoecium. a – horseshoe-shaped carpel primordia. initiation of asymplectate zone. b – ovule initiation (*) and formation of hemisymphic zone. c, d – elongation of young carpels, enlargement of asymplectate zone. e – gynoecium at beginning of postgenital carpel fusion. f – same stage as in (e) with one carpel removed to show areas of postgenital intercarpellary fusion in hemisymphic and asymplectate zones, area of postgenital fusion is marked by an arc on the left carpel. g – outer ovary wall below the future opening of septal nectary, developed via congenital fusion. h – gynoecium before style elongation, view from above. margins of adjacent carpels are postgenitally fused, ventral slits are still open. i – gynoecium before style elongation, lateral view. j – outer ovary wall below nectary opening. k – slit of septal nectary opening in late bud. * – Ovules. White arrowheads show upper boundary of hemisymphic zone/lower boundary of septal nectary opening. Black arrowheads show upper boundary of septal nectary opening. Scale bars: a–d, g, h, j, k – 30 μm ; e, f, i – 100 μm .

должны быть свободны. В случае же *Ledebouria* они постгенитально срастаются.

В итоге получается следующая картина. Несколько можно судить по анализу срезов и из данных по развитию, у плодолистиков *Ledebouria* выражены короткая асцидиатная и длинная пликатная зоны. Брюшные швы в пликатной зоне замкнуты по всей ее длине. Зональность же гинцея достаточно сложна из-за наличия септалльных нектарников и с трудом вписывается в терминологию W. Lenfellner (1950). Гинофор (рис. 1a, 1b) соответствует конгенитально сросшимся ножкам плодолистиков. Базальный участок завязи представлен нетипичной синасцидиатной зоной (рис. 1c). Выше расположена фертильная гемисимпликатная зона с постгенитально сросшимися краями плодолистиков в центре гинцея (рис. 1d–1f). Остальная часть гинцея (дистальная часть завязи от уровня открытия септалльных нектарников и столбик) образованы асимпликатной зоной (рис. 1g–1i). Септалльные нектарники проходят через все зоны гинцея. Для формирования участка нектарников, расположенного в синасцидиатной зоне, постгенитальное срастание не задействовано. Септалльные нектарники в этом участке можно охарактеризовать как “раздельные” по классификации А.В. Одинцовой (Odintsova, 2013).

По наличию конгенитального срастания плодолистиков в центре гинцея в области расположения нектарников А. Odintsova (2013) выделила два типа септалльных нектарников – “объединенный” и “раздельный”. При формировании нектарников объединенного типа будущие нектарники не отделены друг от друга в центре гинцея. Раздельный тип септалльных нектарников представляет три нектарные полости, которые разделены с самого начала развития гинцея (т.е. ассоциированы с конгенитальным срастанием асцидиатных зон плодолистиков в центре гинцея). В своем онтогенетическом и эволюционном развитии раздельные септалльные нектарники сначала открыты с внешней стороны. Образование внешней стенки у раздельных нектарников А. Odintsova (2013) понимает как результат углубления нектарных полостей в базальном направлении, тогда в основании гинцея появится зона с конгенитально замкнутыми септалльными полостями. Особенно благоприятные условия для возникновения раздельного нектарника создаются в цветке с нижней завязью, внешняя стенка нектарника образуется путем конгенитального прирастания к завязи цветочной трубки. Распространение раздельных нектарников подлежит проверке и уточнению, но, вероятно, этот тип менее распространен. А. Odintsova (2013) считает, что выделенные ей типы септалльных нектарников не могут сочетаться в одном гинцее и не переходят один в другой в ходе эволюции.

Ledebouria совершенно не вписывается в эту схему. Во-первых, в развитии гинцея вся условно синасцидиатная зона вместе с гинофором образуются с уже интернализированными нектарниками в результате зонального роста под гемисимпликатной зоной. Во-вторых, в гинцее этого растения сочетаются оба типа нектарников – и раздельный, и объединенный (начиная с гемисимпликатной зоны). Кроме *Ledebouria* имеются и другие достаточно многочисленные варианты ограниченных снаружи трех отдельных нектарных полостей, которые со стороны центра гинцея в базальной его области разделены “конгенитальными перегородками”, а в дистальной – “постгенитальными”, и протяженность этих участков достаточна, ни одним из них нельзя пренебречь – *Allium* (Hartl, Severin, 1981; van Heel, 1988; Zuraw et al., 2009), *Asphodelus* (van Heel, 1988), *Ornithogalum* (van Heel, 1988), *Scilla* (Dyka, 2013). Характерно, что большая часть этих растений, действительно, принадлежит порядку Asparagales. Отметим, что у некоторых *Allium*, как и у *Ledebouria*, имеется гинофор с интернализированными нектарниками (Zuraw et al., 2009). По А. Odintsova (2013), образование наружной стенки нектарника в гинцеях с раздельным типом нектарников происходит путем перехода к нижней завязи, в этом случае к гинцею с открытыми нектарниками снаружи прирастает цветочная трубка. При этом автор как будто упускает из виду, что большая часть нектарников при нижней завязи – это как раз нектарники “объединенного” типа. Так, один из самых распространенных типов септалльных нектарников при нижней завязи – трехлучевые, часто лабиринтоподобные, т.е. без срастания плодолистиков брюшными поверхностями в асцидиатной зоне, например, у Bromeliaceae (Sajo et al., 2004). Если же при нижней завязи нектарные щели изолированы друг от друга, то нектарник приурочен к пликатной зоне плодолистика, например, у Iridaceae (Rudall et al., 2003).

В целом, для понимания устройства гинцея с септалльными нектарниками, действительно, необходимо учитывать тип срастания плодолистиков. Но, вероятно, не следует выделять типы нектарников, основываясь только на установлении типа гинцея по W. Lenfellner (1950).

Asparagales – один из немногих порядков однопольных с очень вариабельной структурой гинцея. В эволюции порядка неоднократно были утрачены септалльные нектарники, происходила смена положения завязи (Simpson, 1998; Rudall, 2002a,b). По положению относительно гнезд завязи септалльные нектарники Asparagales бывают интерлокулярными и инфралокулярными. В последнем типе они расположены на ножках плодолистиков и/или в основании асцидиатной зоны “под гнездами” всегда верхней завязи и обычно открыты с наружной стороны гинцея (Simpson,

1998; Smets et al., 2000; Косюан, Endress, 2001; Rudall, 2002a,b). У *Borya* плодолистки при инфралокулярных нектарниках срastaются только постгенитально в пликатной зоне. У большей же части растений с инфралокулярными нектарниками ножки плодолистиков и их асцидиатные зоны срastaются конгенитально. В развитии такие нектарники недостаточно изучены, но на конгенитальный характер срastания указывает наличие синвентральных пучков (Косюан, Endress, 2001). Интерлокулярные нектарники у представителей *Asparagales* чаще всего развиваются при нижней завязи (Косюан, Endress, 2001; Rudall, 2002a,b) и приурочены к пликатной зоне плодолистика. Наличие интерлокулярных нектарников при верхней завязи, как у *Ledebouria*, представляет собой совершенно особый тип. Выводить его, на наш взгляд, следует от гинеецев с инфралокулярными нектарниками через распространение секреторных поверхностей в пликатную зону и образование внешней стенки завязи, которая, вероятно, образуется как вырост цветоноса (о природе наружной стенки завязи в гинеецах с септалными нектарниками см. также van Heel, 1988). Такой же тип

гинееца, как у *Ledebouria*, характерен для представителей нескольких линий *Asparagales*, причем сходство обнаруживается не только в строении взрослого гинееца, но и в его развитии. Особенностью этих однодольных растений является раннее начало постгенитальных срastаний в гинееце, поэтому в гинееце зрелых цветков линии срastания между плодолистками и линии зарастания брюшных швов зачастую плохо различимы или не различимы вообще. Без обращения к развитию цветка эта особенность затрудняет правильную интерпретацию структуры гинееца, особенно при описании строения по W. Leinfellner.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках темы “Анализ структурного и хорологического разнообразия высших растений в связи с проблемами их филогении, таксономии и устойчивого развития” (ЦИТИС: 121032500084-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (см. REFERENCES)

GYNOECIUM STRUCTURE AND DEVELOPMENT IN *LEDEBOURIA SOCIALIS* AS A KEY TO UNDERSTANDING THE EVOLUTION OF SEPTAL NECTARIES IN ASPARAGALES

M. V. Remizowa

Department of Higher Plants, Biological Faculty, M.V. Lomonosov Moscow State University
Leninskie Gory, 1–12, Moscow, 119234, Russia

e-mail: margarita.remizowa@gmail.com

The ovary of *Ledebouria socialis* is superior and bears interloocular septal nectaries running from a short gynophore up to the ovary roof. The nectariferous surfaces are located at the carpel stalk, ascidiate and plicate carpel zones. Despite the carpel zonation is clear, the gynoecial zonation can hardly be described using Leinfellner's terminology. The region of nectaries developed at carpel stalk and ascidiate zone is formed via congenital fusion exclusively and the nectariferous cavities are internalized *ab initio*. The distal region of the septal nectaries requires postgenital fusion to isolate the nectariferous cavities in the gynoecium centre. The internalization of the septal nectaries at the periphery is achieved due to receptacle outgrowth. The septal nectaries similar to those of *Ledebouria* are found in many *Asparagales* with superior ovary.

Keywords: gynoecium, zonation, development, morphogenesis, septal nectaries, *Asparagales*

ACKNOWLEDGEMENTS

The study was supported by a budgetary subsidy to the Lomonosov Moscow State University (Department of Higher Plants, Faculty of Biology, 121032500084-6).

REFERENCES

Baker J.G. 1870. Monograph of *Scilla*: Sections *Ledebouria* and *Drimiopsis*. — Saunders Refugium Botanicum. 3: 180–184.

Dyka O. 2011. Morphology and vascular anatomy of the flower *Ledebouria socialis* (Bak.) Jessop. (Hyacinthaceae). — Visnyk of the Lviv University. Series Biology. 56: 60–64 (In Ukrainian).

Dyka O. 2013. Morphology and vascular anatomy of *Scilla bifolia* L. (Hyacinthaceae) flower. — *Studia Biologica*. 7: 123–130. <https://doi.org/10.30970/sbi.0701.270>

Fishchuk O. 2021. Comparative flower morphology in *Hippeastrum striatum* (Lam.) H.E. Moore (Amaryllidaceae). — *Ukrainian Journal of Ecology*. 11 (1): 273–278. https://doi.org/10.15421/2021_240

- Fishchuk O., Odintsova A. 2021a. Comparative flower micromorphology and anatomy in *Hymenocallis speciosa* and *Narcissus pseudonarcissus* (Amaryllidaceae). — Ukrainian Journal of Ecology. 11 (3): 178–187. https://doi.org/10.15421/2021_161
- Fishchuk O., Odintsova A. 2021b. Micromorphology and anatomy of the flowers in *Clivia* spp. and *Scadoxus multiflorus* (Haemantheae, Amaryllidaceae). — Acta Agrobotanica. 74: article 7417. <https://doi.org/10.5586/aa.7417>
- Gustafsson M.H.G., Albert V.A. 1999. Inferior ovaries and angiosperm diversification. — In: Molecular systematics and plant evolution. London. P. 403–431.
- Hartl D., Severin I. 1981. Verwachsungen im Umfeld des Griffels bei *Allium*, *Cyanastrum* und *Heliconia* und den Monocotylen allgemein. — Beitr. Biol. Pflanzen. 55: 235–260.
- Heel W.A., van. 1988. On the development of some gynoecea with septal nectaries. — Blumea. 36: 477–504.
- Kocyan A., Endress P.K. 2001. Floral structure and development and systematic aspects of some “lower” Asparagales. — Plant Syst. Evol. 229: 187–216. <https://doi.org/10.1007/s006060170011>
- Leinfellner W. 1950. Der Bauplan des synkarpen Gynöziums. — Österreichische Botanische Zeitschrift. 97: 403–436.
- Leins P., Erbar C. 2010. Flower and Fruit. Morphology, ontogeny, phylogeny, function and ecology. Stuttgart. 439 p.
- Odintsova A. 2013. Two principal models of monocots’ septal nectaries. — Visnyk of the Lviv University. Series Biology. 61: 41–50 (In Ukrainian).
- Remizowa M.V., Sokoloff D.D., Rudall P.J. 2010. Evolutionary history of the monocot flower. — Annals of the Missouri Botanical Garden. 97: 617–645. <https://doi.org/10.3417/2009142>
- Rudall P.J. 2002a. Homologies of inferior ovaries and septal nectaries in monocotyledons. — Int. J. Plant Sci. 163 (2): 261–276. <https://doi.org/10.1086/338323>
- Rudall P.J. 2002b. Unique floral structures and iterative evolutionary themes in Asparagales: Insights from a morphological cladistic analysis. — Bot. Rev. 68: 488. [https://doi.org/10.1663/0006-8101\(2002\)068\[0488:UF-SAIE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0006-8101(2002)068[0488:UF-SAIE]2.0.CO;2)
- Rudall P.J., Manning J.C., Goldblatt P. 2003. Evolution of floral nectaries in Iridaceae. — Annals of the Missouri Botanical Garden. 90: 613–631. <https://doi.org/10.2307/3298546>
- Sajo M.G., Rudall P.J., Prychid C.J. 2004. Floral anatomy of Bromeliaceae, with particular reference to the evolution of epigyny and septal nectarines in commelinid monocots. — Plant Syst. Evol. 247: 215–231.
- Sattler R. 1973. Organogenesis of flowers. A photographic text-atlas. Toronto. 207 p.
- Simpson M.G. 1998. Reversal in ovary position from inferior to superior in the Haemodoraceae: evidence from floral ontogeny. — Int. J. Plant Sci. 159: 466–479.
- Smets E.F., Ronse Decraene L.-P., Caris P., Rudall P.J. 2000. Floral nectaries in Monocotyledons: distribution and evolution — In: Monocots: Systematics and Evolution. Melbourne: CSIRO. P. 230–240.
- Zuraw B., Weryszko-Chmielewska E., Laskowska H., Pogroszewska E. 2009. The structure of septal nectaries and nectar presentation in the flowers of *Allium aflatumense* B. Fedtsch. — Acta Agrobotanica. 62 (2): 31–41.