

ДВА ОСНОВНИХ ТИПИ СЕПТАЛЬНИХ НЕКТАРНИКІВ ОДНОДОЛЬНИХ

А. Одінцева

*Львівський національний університет імені Івана Франка
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна
e-mail: amorpha@ukr.net*

У статті пропонується розглядати септальний нектарник як систему екзогенних порожнин усередині зав'язі, яка формується в результаті тих самих морфогенетичних процесів, що і порожнини гнізд зав'язі (конгенітальне та постгенітальне зростання, диференціальний ріст). Враховуючи можливість різного способу об'єднання плодолистків при утворенні синкарпного гінецея, можна виділити два основні, теоретично змодельовані, типи септальних нектарників: об'єднаний і роздільний *sensu novo*. Кожен із цих типів нектарника має кілька вертикальних зон, які можна виявити лише на повній серії поперечних зрізів маточки. Описані в літературі септальні нектарники однодольних переважно відповідають об'єднаному типу *sensu novo* з різною вертикальною зональністю, а поширення роздільного типу *sensu novo* септального нектарника потребує підтвердження.

Ключові слова: однодольні, гінецей, септальні нектарники, вертикальна зональність, постгенітальне зростання.

Описова морфологія септальних нектарників

Септальні нектарники – це вузькі порожнини в перегородках зав'язі, які вкриті залозистим епідермісом, що виділяє нектар. Вони характерні для багатьох родів, які належать до 38% родин однодольних рослин, і відсутні серед дводольних [16, 17]. Різноманітність структури септальних нектарників активно вивчається у зв'язку з питаннями походження й еволюції синкарпного гінецея серед однодольних покритонасінних [12–14]. Існуючі класифікації септальних нектарників – описово-морфологічні. Септальний нектарник у них розглядається як функціональна одиниця або незалежна гістологічна структура. Так, у найбільш детальному зведенні про різноманітність септальних нектарників серед однодольних рослин Е. Дауман [7] класифікував септальні нектарники за трьома групами ознак: за гістологічною структурою секреторного епідермісу, за особливостями секреції нектару та за взаєморозміщенням вивідного каналу і тіла нектарника. Е. Дауман [7] також розділив септальні нектарники на два типи: зовнішні (у вигляді поздовжніх нектарних борозенок на зовнішній поверхні зав'язі) та внутрішні (замкнені ззовні та зсередини нектароносні порожнини в перегородках зав'язі).

Р. Шмід [16] визнавав важливими для класифікації септальних нектарників такі ознаки: 1) положення зав'язі, 2) наявність борозенок на зовнішній поверхні зав'язі, по яких стікає нектар, 3) зовнішній, внутрішній чи комбінований (з поєднанням зовнішньої та внутрішньої структури) тип нектарника за Дауманом, 4) вертикальну протяжність, 5) ступінь відокремлення, 6) обриси нектарника на поперечному перерізі, 7) відстань від центра зав'язі, 8) розміщення вивідних отворів. Він же [16] поділив септальні нектарники на п'ять типів за їх виглядом на поперечному зрізі: нелабіринтні роздільні ("ліліюідні"), нелабіринтні об'єднані, лабіринтні роздільні, лабіринтні об'єднані та лабіринтні об'єднані зі складчастою проліферацією країв плодолистків. До об'єднаних септальних нектарників Р. Шмід зараховував такі нектарники, в яких залозистий епідерміс трьох порожнин нектар-

ника об'єднується в центрі квітки, так що формується спільна нектароносна порожнина, в перерізі трипроменева або похідної від трипроменевої форми (у лабіринтних нектарниках).

В. Ван Хіл [8] уперше звернув увагу на різні способи й етапи формування стінок септального нектарника в його основі, ззовні та зсередини. Так, зовнішня стінка септального нектарника формується конгенітально злитими бічними поверхнями сусідніх плодолистків (меристематична цілісність), внутрішня стінка нектарника формується в результаті постгенітального злипання поверхонь сусідніх плодолистків (дермальне злипання), а основа нектарника обмежується розрослим у процесі морфогенезу апексом квітки. Складчаста поверхня нектарника та борозенки на зовнішній поверхні зав'язі виникають на пізніх стадіях морфогенезу маточки [8].

Виявлення напрямів еволюції септальних нектарників дослідники базують на аналізі перелічених вище описових ознак і систематичній приналежності таксонів із різними описовими типами нектарників [6–8, 13, 14, 16, 17]. При цьому дослідники квітки однодольних часто ототожнюють гінецей зі септальними нектарниками з гемісінкарпним типом гінецея за В. Ляйнфельнером [9]. Наприклад, існує думка [8], що септальний нектарник характерний лише для такого гінецея, в якому плодолистки закладаються вільними або лише частково зрослими між собою, а вільні краї плодолистків є необхідною передумовою для формування септального нектарника.

Проте останнім часом септальні нектарники були описані у гінецеях апокарпного [12, 18] та евсінкарпного [3] структурних типів. Рисунки зрізів квітки у класичній роботі з морфології й анатомії маточки М.Ф. Ван Тігема [20, *plates II-VI*] дають підстави класифікувати гінецей зі септальними нектарниками як евсінкарпний у представників родин *Convallariaceae*, *Amaryllidaceae*, *Hostaceae*, *Hyacinthaceae*, *Iridaceae*, *Cannaceae* та *Maranthaceae*. Це означає, що однозначного зв'язку між наявністю септального нектарника і типом гінецея не існує.

Використання концепції В. Ляйнфельнера [9] щодо вертикальної зональності та класифікації гінецеїв набуває поширення в еволюційній морфології квітки [1–4, 10–12]. Структурний тип гінецея (апокарпний, гемі- або евсінкарпний) визначається з урахуванням його вертикальної зональності, тобто наявності багатогнізної, одногнізної та роздільноплодолисткової структурних зон і наявності повного або неповного зростання країв плодолистків від периферії до центру маточки. Проте будова септального нектарника, який є суттєвою частиною гінецея багатьох однодольних, досі вивчена без зв'язку із зональністю гінецея та без урахування способу об'єднання плодолистків, і цим гальмується прогрес у розумінні напрямів еволюції цілого гінецея однодольних.

У зв'язку з цим ми вирішили провести порівняльно-морфологічний аналіз структури септального нектарника, базуючись на досягненнях морфології гінецея, зокрема на концепції вертикальної зональності гінецея [9] та уявленнях про закономірності морфогенетичних процесів його розвитку [5, 8, 15]. Такий підхід дав нам змогу встановити основні теоретичні моделі організації септальних нектарників, пов'язані з певним структурним типом гінецея.

Порівняльно-морфологічна та функціональна інтерпретація септального нектарника

Септальний нектарник ми розглядаємо як екзогенну (тобто вистелену епідермісом) систему порожнин усередині зав'язі, яка з'єднується з зовнішнім середовищем через вивідні канали або щілини, а також (можливо, лише на ранніх стадіях розвитку) з порожнинами гнізд зав'язі. Септальний нектарник наявний у різноманітних за будовою гінецеях, у яких ступінь і спосіб зростання плодолистків можуть бути різними, як і їхня внутрішня структура

(вертикальна зональність, тип плацентації, кількість насінних зачатків тощо). Зростання плодолистків є необхідною передумовою формування септального нектарника [8].

Про необхідність розділяти конгенітальне та постгенітальне зростання органів квітки наголошували давно [1, 5, 9, 15]. Разом з тим, цьому часто не надають значення, зокрема через те, що у зрілій структурі епідерміси, які злиплися на ранніх стадіях розвитку квітки, важко відрізнити від паренхімних клітин. Конгенітальне зростання ми розглядаємо як результат структурного об'єднання органів або їхніх частин протягом еволюції. Воно виявляється не як морфогенетичний процес, а як цілісність морфологічної структури (*continuity* за [15]), що закладається на апексі квітки, від самих перших етапів її морфогенезу. Тому в місцях гіпотетичних "швів" між конгенітально зрослими органами завжди відсутні їхні епідерміси. Постгенітальне зростання є функціональним об'єднанням органів або їхніх частин, яке можна спостерігати протягом морфогенезу цих органів [15]. Постгенітальне зростання називають *злипанням поверхонь*, або *дермальним злипанням*, причому на ранніх етапах морфогенезу органів помітні їх епідерміси, які згодом щільно злипаються і в зрілій структурі можуть не виявлятися методами світлової мікроскопії. Вважається, що постгенітальне зростання є більш примітивним способом об'єднання органів і протягом еволюції замінюється на конгенітальне. Але така тенденція в багатьох випадках не доведена, а в гінецеї однодольних часто наявні обидва способи зростання [12], у зв'язку з чим їх слід розділяти при еволюційно-морфологічному аналізі гінецея, як це робив Ван Хіл [8].

Розрізняючи конгенітальне та постгенітальне зростання плодолистків і беручи до уваги можливість нерівномірного розростання тканин маточки й апексу квітки протягом морфогенезу (диференціальний ріст), можна припустити, що диференціація внутрішньої структури по вертикалі характерна як для цілого гінецея, так і для септального нектарника зокрема. Основа септального нектарника у зрілій квітці може розміщуватись на різному рівні зав'язі [7] – не завжди на границі плодолистків і апексу квітки, як вважав Ван Хіл [8]. Протягом морфогенезу гінецея відбувається зміна пропорцій частин нектарника, яка може змінити його зональність, але не впливає на принципову організацію. Так можуть формуватись вигнуті у вертикальній площині вивідні канали, а дно та дах нектарних щілин можуть видовжуватись залежно від ступеня розтягу тканин зав'язі. Відповідно, у нижній частині септального нектарника його щілини можуть бути обмежені низу, ззовні та зсередини конгенітально злитими поверхнями плодолистків (*a* на рис. 1, А). На цьому рівні септальний нектарник представлений трьома окремими одиницями, які конгенітально відділені від порожнин гнізд зав'язі і від зовнішнього середовища. Ця мішкоподібна частина септального нектарника є аналогічною базальній асцидіатній частині пельтатного плодолистка і може бути більше або менше розвинута. Вище епідерміси, що вкривають порожнини септальних нектарників, об'єднуються в центрі квітки (*b* на рис. 1, А), формуючи спільну порожнину, або злипаються постгенітально (*e* на рис. 1, А). Ще вище, в зовнішній стінці нектарника формується вивідний канал, який з'єднує порожнину нектарника із зовнішнім середовищем (*z* на рис. 1, А). При цьому вище відходження вивідного каналу може бути наявна зона постгенітального злипання поверхонь плодолистків (*d* на рис. 1, А), на рівні якої тіло нектарника може продовжуватись або бути відсутнім, якщо канал відходить апікально.

Функціонально септальний нектарник не пов'язаний із внутрішньою структурою зав'язі й типом плацент. Він може розміщуватись на різному рівні: під гніздами зав'язі, в їхній основі, в середній або верхній частині [7]. **Кількість насінних зачатків, їхнє розміщення стосовно нектарника, тип плацентації та тип зав'язі (верхня, напівнижня або нижня) та-**

кож бувають різноманітні. Функціональне значення має лише розміщення вивідних отворів септального нектарника й об'єм нектару, що продукується, оскільки ці ознаки пов'язані зі способом і механізмом запилення. Але структурно септальний нектарник розміщений дуже близько з найважливішими частинами зав'язі – плацентами та краями плодолистків, що формують провідниковий тракт для росту пилкових трубок. Тому, принаймні в окремих випадках, слід розглядати перехрещення функцій септального нектарника та компітума (спільного провідникового тяжа для всіх плодолистків) у тих зонах гінецея, де епідерміси септального нектарника та провідникових тканин безпосередньо контактують. Обидві гістологічні структури, – септальний нектарник та провідниковий тракт, – формуються як різновиди залозистого епідермісу плодолистків і, відповідно, можуть бути об'єднані за походженням або функціонально. Наприклад, у нижній зав'язі *Stratiotes aloides* L. – примітивного представника підкласу алісматиди, відсутній септальний нектарник і немає даних про компітум, але є розвинута фертильна гемісимплекатна зона гінецея [2], яка може бути основою для формування обидвох гістологічних структур (рис. 2, А). Проксимальні ділянки адаксіального епідермісу плодолистків у гінецеях більш високого еволюційного рівня диференціюються у провідникову тканину (рис. 2, Б, Г), а зовнішній, абаксіальний епідерміс плодолистків перетворюється на секреторний епідерміс септальних нектарників (рис. 2, В, Г).

З іншого боку, можна припустити розподіл функцій септального нектарника та провідникового тракту, що призведе до відокремлення цих структур у вертикальних зонах гінецея. Просторове розмежування цих типів залозистого епідермісу може призвести до замикання гнізд зав'язі в зоні розміщення спільної порожнини нектарника (рис. 2, В) або, навпаки, до формування окремих щілин нектарника, замкнутих від центру, в зоні розміщення спільного тяжа провідникової тканини (рис. 2, Б, Г).

Об'єднаний і роздільний септальні нектарники

Розглядаючи септальний нектарник як систему екзогенних порожнин у зав'язі, ми визначили можливість існування двох принципово відмінних моделей організації септальних нектарників однодольних. Це об'єднаний *sensu novo* та роздільний *sensu novo* септальний нектарник. Терміни *об'єднаний* та *роздільний* ми використовуємо не в описовому значенні, як це робив Р. Шмід [16], а в порівняльно-морфологічному значенні. Вищезазначені терміни, на нашу думку, найкраще відображають суть відмінностей між двома типами нектарників, тому ми зберігаємо їх, проте надаючи їм нового значення.

Об'єднаний септальний нектарник має об'єднані епідерміси для всіх нектарних щілин зав'язі принаймні в тій частині, яка виникає упродовж морфогенезу першою (рис. 1, А). Об'єднаний септальний нектарник виникає в гемісинкарпному або евсинкарпному гінецеї у результаті неповного вентрального зростання бічних частин плодолистків, або в постгенітально синкарпному гінецеї, яким ми вважаємо структурно апокарпний гінецеї із постгенітально злитими плодолистками [4]. Секреторні порожнини такого нектарника можуть бути об'єднаними і формувати цілісну трипроменеву нектарну щілину (об'єднані септальні нектарники *sensu* Шмід [16]) (б на рис. 1, А) або постгенітально зімкнутими в центрі (в на рис. 1, А), тоді формуються три окремі нектарні щілини (роздільні септальні нектарники *sensu* Шмід [16]). Структурна різниця між цими двома варіантами полягає лише в наявності постгенітального злипання центральних частин нектарника або у відсутності такого злипання. З еволюційної точки зору, така відмінність є незначною і легко може зникати у зв'язку зі зміною кількості нектару (трипроменева нектарна щілина має значно більшу площу поверхні залозистого епідермісу і відповідно більшу продукцію нектару,

ніж три окремі нектарні щілини). У зв'язку зі збільшенням секреції нектару можуть виникати лабіринтні об'єднані нектарники та лабіринтні складчасті нектарники *sensu* Шмід [16], які належать до того самого структурного типу об'єданого нектарника *sensu novo*.

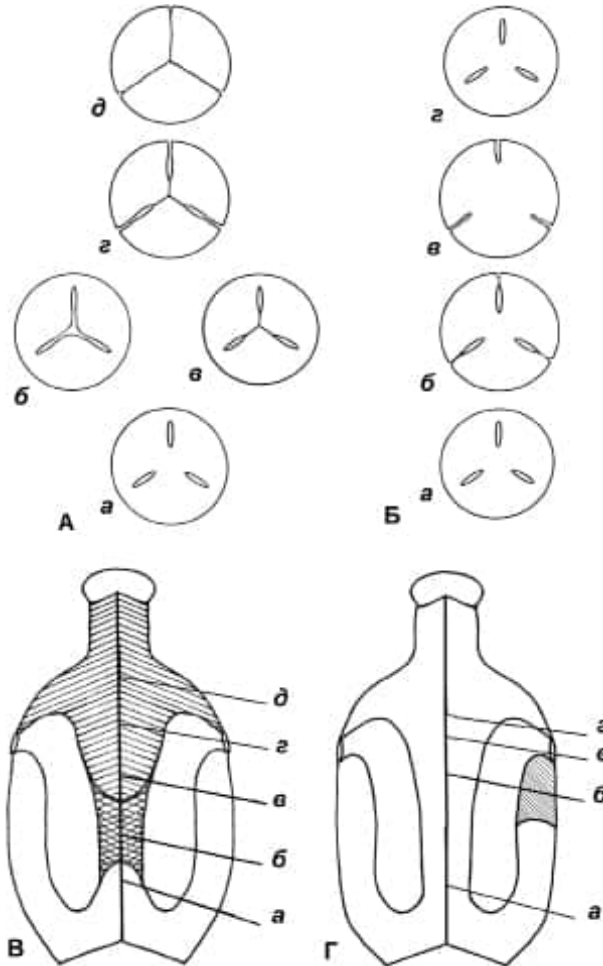


Рис. 1. Схема вертикальної зональності септальних нектарників об'єданого *sensu novo* (А, В) та роздільного *sensu novo* типу (Б, Г). Гнізда зав'язі не показані. Ліва і права половини поздовжнього зрізу на рис. В і Г проведені на радіусах двох септальних нектарників, під кутом 120°. Букви а-д на рис. В і Г відповідають поперечним зрізам на рис. А і Б, ділянка постгенітального зростання заштрихована, ділянка об'єднаних порожнин нектарника показана подвійною штриховкою.

Вертикальна зональність об'єданого септального нектарника може бути складною (рис. 1, В). Так, у його основі нектарні щілини можуть бути відокремленими конгенітально (а на рис. 1, А, В), вище – об'єднуватись (б на рис. 1, А, В), а ще вище – бути відокремленими між собою постгенітально (в, г на рис. 1, А, В). Конгенітальне об'єднання стінок плодолистків зовні нектарних щілин вище відходження вивідного каналу об'єданого нектарника морфогенетично неможливе. У найпростішому випадку об'єднаний септальний нектарник містить лише дві зони, наприклад, зони б та г або в та г на рис. 1, А.

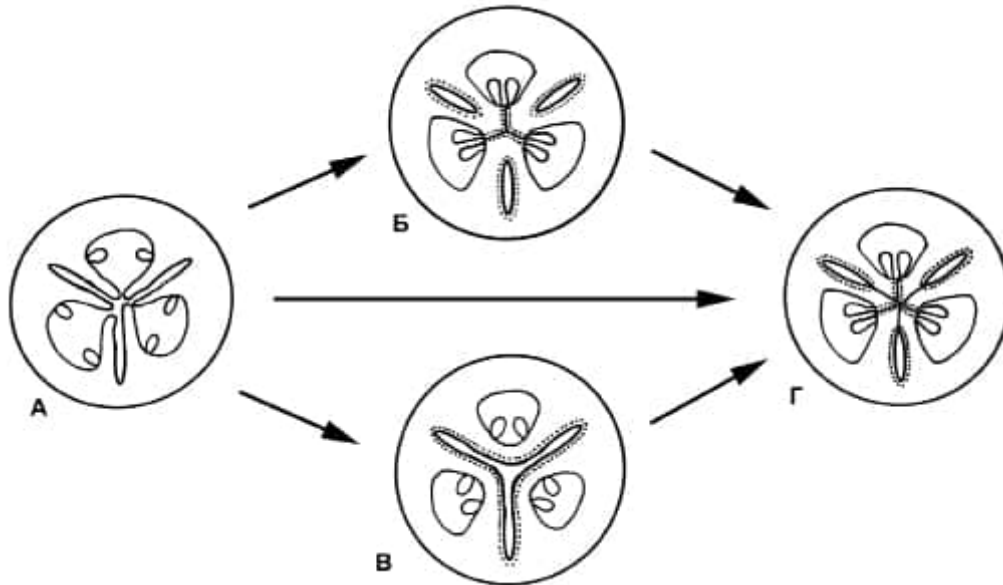


Рис. 2. Схема диференціації зон гінецея і залозистого епідермісу вільних країв плодолистків на септальні нектарники та провідниковий тракт (А–Г). Залозистий епідерміс позначений крапками. Пояснення у тексті.

Роздільний *sensu novo* септальний нектарник складається з трьох нектарних щілин, які на всій висоті не мають спільних епідермісів (*a-g* на рис. 1, Б, Г). Такий нектарник виникає в евскарпному гінецеї *sensu* Ляйнфельнер [9] і у своєму виникненні пов'язаний із зовнішнім нектарником *sensu* Дауман [7], в якому підсилення секреторної функції зумовило заглиблення нектароносних борозенок углиб перегородок зав'язі. Роздільний септальний нектарник виявляє простішу вертикальну зональність, ніж дозволяють морфогенетичні можливості для об'єднаного нектарника. На поперечному зрізі зав'язі зовнішній септальний нектарник завжди буде визначатись як роздільний *sensu* Шмід [16]. Заглиблення нектарних щілин протягом морфогенезу маточки може відбуватись у базальному напрямку, і тоді з'явиться нижня зона з конгеніально замкненими нектарними порожнинами (*a* на рис. 1, Б, Г). Ця зона роздільного септального нектарника аналогічна базальній зоні об'єднаного септального нектарника (*a* на рис. 1, А), але виникає на принципово відмінній морфогенетичній основі. Тому визначити модель септального нектарника необхідно за всією серією поперечних зрізів через зав'язь від основи до верхівки нектарника. Особливо сприятливі умови для виникнення роздільного нектарника створюються у квітці з нижньою зав'яззю, в якій навіть неглибокі нектарні борозенки можуть формувати канали з конгеніально прирослою ззовні до зав'язі квітковою трубкою. Збільшення секреції нектару роздільного нектарника може досягатися шляхом збільшення площі залозистого епідермісу і формування роздільного лабіринтного *sensu* Шмід [16] нектарника. Можна передбачити також гіпотетичну можливість формування верхньої зони з конгеніально замкнутими зовні щілинами роздільного нектарника вище відходження вивідних каналів (*e* на рис. 1, Б, Г), на відміну від об'єднаного нектарника, в якому це неможливо.

У деяких випадках секреторну функцію можуть виконувати ті ділянки епідермісу плодолистків, які розміщені в місці об'єднання нектарних порожнин із зовнішнім середови-

щем (ε на рис. 1, А та ν на рис. 1, Б), такий тип нектарника називають зовнішнім *sensu* Дауман [7]. Відмінність зовнішнього нектарника від внутрішнього полягає лише в розміщенні секреторного епідермісу в нектарниках різного структурного типу, які виділяємо ми. Тому внутрішній і зовнішній тип нектарника можуть поєднуватися в одній квітці та формувати комбінований тип нектарника (*confluent nectaries* за Шмід [16]). Внутрішній септальний нектарник *sensu* Дауман може бути як об'єднаним, так і роздільним *sensu novo*. Зокрема, внутрішньому типу нектарника відповідають зони ε на рис. 1, А (якщо ззовні поверхні плодолистків постгенітально зімкнуться) та β на рис. 1, Б.

Розміщення вивідних каналів не змінює тип нектарника, оскільки канали завжди розміщуються в зовнішній стінці нектарника, а принциповий структурний тип нектарника залежить від наявності або відсутності об'єднання епідермісів внутрішньої стінки нектарних щілин. Обидва типи нектарників на тому чи іншому рівні ззовні з'єднуються із зовнішнім середовищем.

Об'єднані *sensu novo* септальні нектарники поширені серед різноманітних таксонів однодольних рослин [7, 16, 17]. Не виключено, що в деяких випадках роздільні септальні нектарники помилково описувались так, як об'єднані дослідниками, які не розрізняли конгенітальне та постгенітальне зростання стінок нектарника.

Септальні нектарники з конгенітально замкнутими від центру порожнинами можна знайти на рисунках зрізів квітці у представників порядків Asparagales s. l. та Cannales у роботі М.Ф. Ван Тігема [20] та *Hydrocleis nymphaeoides* (Humb. et Bonpl.) Buchenau (Limnopharitaceae) [7]. Вони також описані А.В. Новіковим [3] в *Ornithogalum caudatum* Ait. Визначати септальні нектарники як роздільні *sensu novo* за літературними даними практично неможливо, якщо автори не описують вертикальну зональність гінецея. Виявлення роздільного септального нектарника у зрілій квітці може бути недостовірним через значну трансформацію тканин плодолистків протягом морфогенезу маточки. Тому дуже бажане, а іноді й необхідне, застосування онтогенетичного підходу з методиками СЕМ і поетапним вивченням структури маточки на поперечних зрізах, починаючи від самих перших етапів закладання плодолистків. Зарахування септального нектарника досліджуваного таксону до об'єданого чи роздільного типу *sensu novo* пов'язане зі встановленням структурного типу гінецея за Ляйнфельнером. Оскільки септальні нектарники відрізняються за своєю вертикальною зональністю, необхідно вивчати їхню структуру на всіх рівнях зав'язі. Важливим етапом порівняльно-морфологічного аналізу септального нектарника є виявлення конгенітального та постгенітального зростання бічних поверхонь плодолистків при утворенні різних його зон.

Походження септальних нектарників

Виділені нами два основні типи септальних нектарників, об'єднаний і роздільний *sensu novo*, неможливо звести один до одного шляхом зміни пропорцій, і вони не можуть поєднуватись в одному гінецеї. Аналогічно можуть виглядати на поперечних зрізах маточки лише деякі їхні зони. Ми вважаємо їх теоретичними моделями двох принципово різних типів гінецея, поширення яких серед однодольних рослин потребує спеціального дослідження.

Виділення цих двох типів септальних нектарників узгоджується з гіпотезою про одноразове виникнення синкарпного гінецея серед однодольних рослин [12]. Вихідним слід вважати апокарпний гінецей (або гінецей із базально зрослими плодолистками) з секреторними бічними поверхнями плодолистків як, наприклад, у *Butomus umbellatus* [7]. Об'єднаний *sensu novo* септальний нектарник може сформуватися при утворенні синкарпного гінецея з

апокарпного або постгенітально синкарпного за умови збереження вільних країв плодолистків. Він також може існувати у двох останніх типах гінецея, які ми відносимо до апокарпного структурного типу [4]. Роздільний септальний нектарник виникає в гінецеї, в якому плодолистки повністю конгенітально зростаються між собою вентральними краями, як у дводольних рослин (евсинкарпний гінецей за Ляйнфельнером [9]). Такий тип гінецея характерний для однодольних середнього та високого еволюційного рівнів, зокрема, для представників порядків *Liliales*, *Asparagales* та *Cannales* [10, 19]. Походження роздільного септального нектарника може бути пов'язане з формуванням нижньої зав'язі або підсиленням секреторної функції зовнішнього нектарника *sensu* Дауман [7] в евсинкарпному гінецеї.

Новий погляд на структурно-функціональну організацію септальних нектарників із застосуванням порівняльно-морфологічного підходу дав змогу встановити два теоретично можливих типи септальних нектарників, які відрізняються за вертикальною зональністю та походженням у різних типах гінецея. Це об'єднаний і роздільний *sensu novo* типи нектарників. Об'єднаний тип нектарника, широко розповсюджений серед однодольних, характеризується наявністю вільних країв плодолистків і об'єднанням нектарних порожнин спільним епідермісом. Вертикальна зональність гінецея та септального нектарника може бути пов'язана з диференціацією функцій двох типів секреторного епідермісу плодолистків на провідниковий тракт і нектароносний шар. Поширення роздільних нектарників потребує дослідження у зв'язку з аналізом вертикальної зональності цілого гінецея однодольних та з'ясуванням шляхів його еволюції.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Волгин С. А., Тихомиров В. Н. О структурных типах моноциклического синкарпного гинцея покрытосеменных // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1980. Т. 85. Вып. 6. С. 63–74.
2. Измest'ева С. В., Одінцева А. В. Порівняльна морфологія гінецея *Stratiotes aloides* L. та *Hydrocharis morsus-ranae* L. (Hydrocharitaceae) // Біологічні Студії – *Studia Biologica*. 2010. Т. 4. № 1. С. 115–122.
3. Новіков А. В. Морфологія та васкулярна анатомія квітки *Ornithogalum caudatum* Ait. (Hyacinthaceae) // Біологічні студії – *Studia Biologica*. 2008. Т. 2. № 1. С. 87–94.
4. Одінцева А. В. До питання про принципи класифікації синкарпних гінецеїв // *Modern Phytomorphology: Матер. I Міжнар. конф. (Львів, 24–26 квітня 2012 р.)*. 2012. Т. 1. С. 71–75.
5. Baum H. Über die postgenitale Verwachsung in Karpellen // *Österr. Bot. Zeitschr.* 1948. Bd. 95. S. 86–94.
6. Böhme S. Bromelienstudien III. Vergleichende Untersuchungen zu Bau, Lage und systematischer Verwertbarkeit der Septalnectarien von Bromeliaceae // *Akad. d. Wiss. u. d. Literatur, Mainz. – Stuttgart: Steiner*. 1988. 154 s.
7. Daumann E. Das Blütennektarium der Monocotyledonen unter besonderer Berücksichtigung seiner systematischen und phylogenetischen Bedeutung // *Feddes Repert.* 1970. Bd. 80. N 7–8. S. 463–590.
8. Heel van W. A. On the development of some gynoecia with septal nectaries // *Blumea*. 1988. Vol. 33. P. 477–504.
9. Leinfellner W. Der Bauplan des synkarpen Gynözeums // *Österr. Bot. Zeitschr.* 1950. Bd. 97. N 3–5. S. 403–436.
10. Novikoff A. V., Kazemirska M. A. Vascular anatomy and morphology of the flower in *Fritillaria montana* Hoppe (Liliaceae) // *Modern Phytomorphology: Proc. I Intern. Conf. (Lviv, 24–26 april, 2012)*. 2012. Vol. 1. P. 27–35.

11. *Novikoff A., Odintsova A.* Some aspects of comparative gynoecium morphology in three bromelial species // *Wulfenia*. 2008. Vol. 15. P. 13–24.
12. *Remizova M., Sokoloff D., Rudall P. J.* Evolution of the monocot gynoecium: evidence from comparative morphology and development in *Tofieldia*, *Japonolirion*, *Petrosavia* and *Narthecium* // *Pl. Syst. Evol.* 2006. Vol. 258. P. 183–209.
13. *Rudall P.* Homologies of inferior ovaries and septal nectaries in Monocotyledons // *Int. J. Plant Sci.* 2002. Vol. 163. N 2. P. 261–276.
14. *Sajo M. G., Rudall P. J., Prychid C. J.* Floral anatomy of Bromeliaceae, with particular reference to the evolution of epigyny and septal nectaries in commelinid monocots // *Plant Syst. Evol.* 2004. Vol. 247. P. 215–231.
15. *Sattler R.* “Fusion” and “continuity” in floral morphology // *Not. Roy. Bot. Gard. Edinburgh*. 1978. Vol. 36. P. 397–405.
16. *Schmid R.* Functional interpretations of the morphology and anatomy of septal nectaries // *Acta Bot. Neerl.* 1985. Vol. 34. N 1. P. 125–128.
17. *Smets E. F., Ronse Decraene L.-P., Caris P., Rudall P. J.* Floral nectaries in Monocotyledons: distribution and evolution / *Wilson K.L., Morrison D.A.* [eds.] *Monocots: systematics and evolution*. Melbourne: CSIRO: 2000. P. 230–240.
18. *Stauffer F. W., Barfod A., Endress P. K.* Floral structure in *Licuala peltata* (Arecaceae: Coryphoideae) with special reference to the architecture of the unusual labyrinthine nectary // *Bot. J. Linn. Soc.* 2009. Vol. 161. P. 66–77.
19. *Takhtajan A.* *Flowering Plants*. Sec. Ed. Springer. 2009. 871 p.
20. *Tieghem van P.* Recherches sur la structure du pistil et sur l’anatomie comparée de la fleur // *Mém. Prés. Divers Savants Acad. Sci. Inst. Impérial France. Sér.2.* 1875. Vol. 21. 261 p.

Стаття: надійшла до редакції 30.11.12

доопрацьована 22.01.13

прийнята до друку 25.01.13

TWO PRINCIPAL MODELS OF MONOCOTS' SEPTAL NECTARIES

A. Odintsova

*Ivan Franko National University of Lviv
4, Hrushevskyyi St., Lviv 79005, Ukraine
e-mail: amorph@ukr.net*

In this article it is proposed to consider septal nectaries as a system of exogenous cavities inside ovary which develops by the same morphogenetical events as locules of the ovary do (congenital *versus* postgenital fusion, differential growth). Subject to the possibilities of various modes of carpels union in syncarpous gynoecium one can define two principal theoretical models of septal nectaries, common and distinct *sensu novo*. Both of them have several vertical zones detectable only on the whole series of transsections of the pistil. Septal nectaries of Monocots described in the literature mostly correspond to the common model *sensu novo* with various vertical zonality. However, distribution of the distinct model of septal nectaries needs verification.

Keywords: Monocots, gynoecium, septal nectaries, vertical zonality, postgenital fusion.

ДВА ОСНОВНЫХ ТИПА СЕПТАЛЬНЫХ НЕКТАРНИКОВ ОДНОДОЛЬНЫХ**А. Одинцева**

*Львовский национальный университет имени Ивана Франко
ул. Грушевского, 4, Львов 79005, Украина
e-mail: amorph@ukr.net*

В статье предлагается рассматривать септальный нектарник как систему экзогенных полостей, которая формируется в результате тех же **морфогенетических** процессов, что и гнезда завязи (конгенитальное и постгенитальное срастание, дифференциальный рост). Учитывая возможность различных способов объединения плодолистиков при возникновении синкарпного гинецея, выделено два основных теоретически смоделированных типа септальных нектарников, объединенный и отдельный *sensu novo*. Каждый из них имеет несколько вертикальных зон, которые обнаруживаются на полной серии поперечных срезов пестика. Описанные в литературе септальные нектарники однодольных преимущественно соответствуют объединенному типу *sensu novo* с различной вертикальной зональностью, а распространение отдельного типа септального нектарника требует подтверждения.

Ключевые слова: однодольные, гинецей, септальные нектарники, вертикальная зональность, постгенитальное срастание.