



Анатомо-морфологічна будова плоду *Epilobium hirsutum* та *E. angustifolium* (Onagraceae)

Анастасія ОДІНЦОВА, Наталія КЛИМОВИЧ

Львівський національний університет ім. Івана Франка
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна
amorpha@ukr.net

Odintsova A., Klimovych N. **Anatomical and morphological fruit structure in *Epilobium hirsutum* and *E. angustifolium* (Onagraceae).** Ukr. Bot. J., 2017, 74(6): 582–593.

Ivan Franko National University of Lviv
4, Hrushevskiyi Str., Lviv 79005, Ukraine

Abstract. The inner fruit structure in *Epilobium hirsutum* and *E. angustifolium* was studied under the light microscopy with the aim to find out new taxonomically significant characters for the genus *Epilobium*. It was revealed that the studied species have different intensity of longitudinal fruit growth and fruit pubescence: in *E. hirsutum* fruit is covered with unicellular glandular blunt trichomes of various length while in *E. angustifolium* it is densely covered with falcate tapering trichomes. The pericarpium is composed of 9–13 cell layers in the facets, and it is thickened in ridges. Exocarpium and endocarpium are one-layered and not lignified. Mesocarpium is composed of tissue with thick non-lignified walls, as also chlorenchyma with some aerial cavities and one to six inner cell layers of the mechanical tissue with lignified cell walls. Fruit wall is supplied by four large septal veins and four dorsal veins, ovule vascular supply is trans-septal. Fruit dehiscence is proceeded through two types of longitudinal fissures located along the dorsal veins and in the middle distance of septa. In the process of dehiscence four T-form lobes with distal portion of septa disjoin from the central column. Central column with proximal portions of septa attached retain unlignified in the fruit center till fall down. The fruit in *E. hirsutum* and *E. angustifolium* is defined as the inferior dorsal-septifragal tetralocular many-seeded capsule with synascidiate and symplicate zones. Histogenetical pericarpium structure corresponds to the capsule of *Forsythia*-type.

Keywords: inferior capsule, pericarpium structure, gynoecium zones, septifragal fruit dehiscence, histogenetical fruit type

Вступ

Морфологічні ознаки плоду широко використовуються у систематиці, проте гістогенез перикарпію в родів поки вивчений приблизно на 14% (Bobrov et al., 2009). У родини *Onagraceae* Juss. основним типом плоду є нижня чотиричленна локуліцидна коробочка, характерна для більшості родів (Kaden, 1965; Artjushenko, Theodorov, 1986; Levina, 1987; Shabes, Morozova, 1996; Takhtajan, 2009). Н.Н. Каден (Kaden, 1965) визначав плід *Onagraceae* як синкарпний, проте А.В. Бобров зі співавторами (Bobrov et al., 2009) визнають коробчастий плід *Onagraceae* як паракарпний або фрагмокарпний (тобто вторинно багатогніздовий).

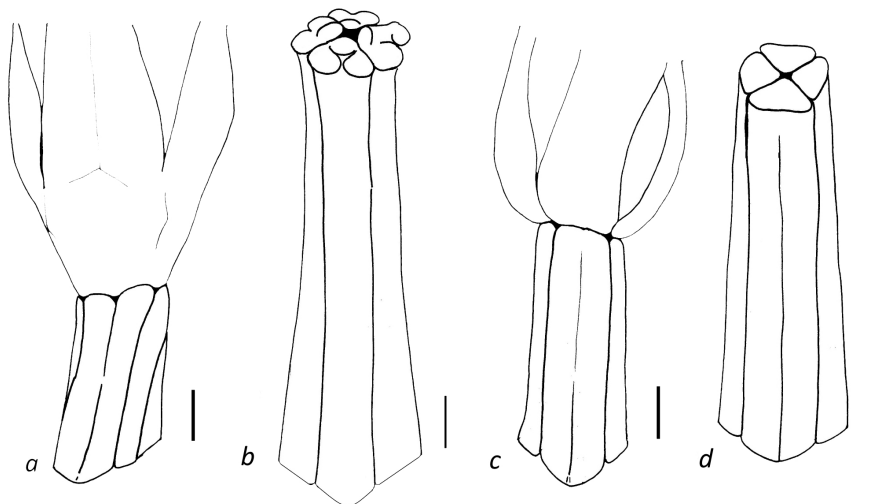
Epilobium L. – найбільший рід в родині, охоплює 170–185 видів (Raven, 1976; Solomon, 1982;

Vaum et al., 1994; Levin et al., 2003) і належить до триби *Epilobieae* Endl., яка є сестринською до триби *Onagreae* Dumort., найбільшої кранової гілки в родині (Levin et al., 2003; Wagner, Hoch, 2005, 2007). Детальні дослідження анатомічної структури плоду на сьогодні проведені лише для поодиноких представників цього роду (Кутювогі, 1972). У флорі України наводять від 16 (Dobrochaeva, 1955) до 19 видів роду *Epilobium* (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999), і ще два види з секції *Chamaenerion* Tausch. розглядають у складі роду *Chamaenerion* Ség. (Dobrochaeva, 1955; Mosyakin, Fedoronchuk, 1999).

Нашою метою було з'ясування особливостей мікрморфологічної й анатомічної будови плоду та способу його розкривання в двох представників роду, а також виявлення нових потенційних таксономічно важливих ознак у роді *Epilobium*.

Рис. 1. Верхня частина зав'язі (a, c) (показані гіпантій і основи чашолистків) і плоду (b, d) у *Epilobium hirsutum* (a, b) та *E. angustifolium* (c, d). Лінійка 1 мм

Fig. 1. The upper part of the ovary (a, c) (hypanthium and sepal bases are shown) and fruit (b, d) in *Epilobium hirsutum* (a, b) and *E. angustifolium* (c, d). Scale 1 mm



Матеріали та методи

Досліджено квітки й плоди 2-х видів роду *Epilobium* флори України: *E. hirsutum* L. (секція *Epilobium*) та *E. angustifolium* L. [= *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Holub] (секція *Chamaenerion*). Матеріал для дослідження збирали в природних умовах у Львові (*E. hirsutum*) та смт Оброшино Львівської обл. (*E. angustifolium*) упродовж 2014–2016 рр., фіксували в 70%-му етанолі. Анатомічну структуру плоду вивчали на тимчасових і постійних препаратах. На тимчасових препаратах реакцію на здерев'яніння тканин здійснювали за допомогою флороглюцину (Barykina et al., 2004). Постійні препарати плоду готували згідно до стандартної методики з використанням н-бутилацетату та ізопропанолу для просочення парафіном і зневоднення (Barykina et al., 2004). Зрізи товщиною 25 мкм виготовляли на ротатійному мікротомі МПС-2, фарбували сафраніном та зеленим світлим. Для дослідження використовували мікроскопи світловий XS-2610 та бінокулярний МБС-10, фотографії зрізів виготовляли за допомогою цифрового окуляру AmScore MD35 та програмного забезпечення AmScore 3.7.

Морфологічна будова плоду і насінини

Плоди в досліджених видів формуються з нижньої чотиригніздової зав'язі після опадання з неї гіпантія і стовпчика, які об'єднані дископодібним нектарником на даху зав'язі. Таке опадання верхньої частини квітки виявлене в обох досліджених видів, які відрізняються за висотою гіпантія (рис. 1, a, c). Так, для *E. angustifolium* та інших видів,

які виділяють у рід *Chamaenerion*, наведено дуже короткий гіпантій (названий трубчастою частиною чашечки), на відміну від інших видів роду *Epilobium* (*E. hirsutum*), в яких він помітний (Dobrochaeva, 1955). На верхівці коробочки від частини квітки, що опадає, зберігається рубець у вигляді чотирилопатевої подушечки з трикутними лопатями, розміщеними на радіусах ребер. В *E. hirsutum* лопаті апексу коробочки дещо роздвоєні та опуклі назовні, в *E. angustifolium* – плоскі, з рівним зовнішнім краєм (рис. 1, b, d).

Коробочки лінійні, чотиригранні, інколи дещо зігнуті, розміщені вертикально або дещо відхилено від осі суцвіття на плодоніжках завдовжки 0,3–0,6 см в *E. hirsutum* і 1–2 см в *E. angustifolium*, у пазухах верхівкових листків. Основа коробочки клиноподібно звужена. Верхня частина плоду в обох видів дещо звужена у носик, близько 7 мм завдовжки.

У стані цвітіння довжина зав'язі в *E. hirsutum* переважно становить 2–4 см, а довжина зрілої коробочки – 3,5–9,0 см; ширина грані коробочки близько 2 мм. В *E. angustifolium* довжина зав'язі у квітці – від 0,7 до 2,0 см, найчастіше приблизно 1,2 см, а довжина зрілого плоду становить 2–10 см, ширина грані плоду близько 2 мм. В обох видів довжина зав'язі й плоду менша у квіток, що розміщені на бічних суцвіттях, порівняно з квітками головного суцвіття. В *E. angustifolium* спостерігається також менша довжина плодів, розміщених у верхній частині китиці. Вже в стані цвітіння в медіанних площинах гнізд зав'язі наявні поздовжні борозенки, по

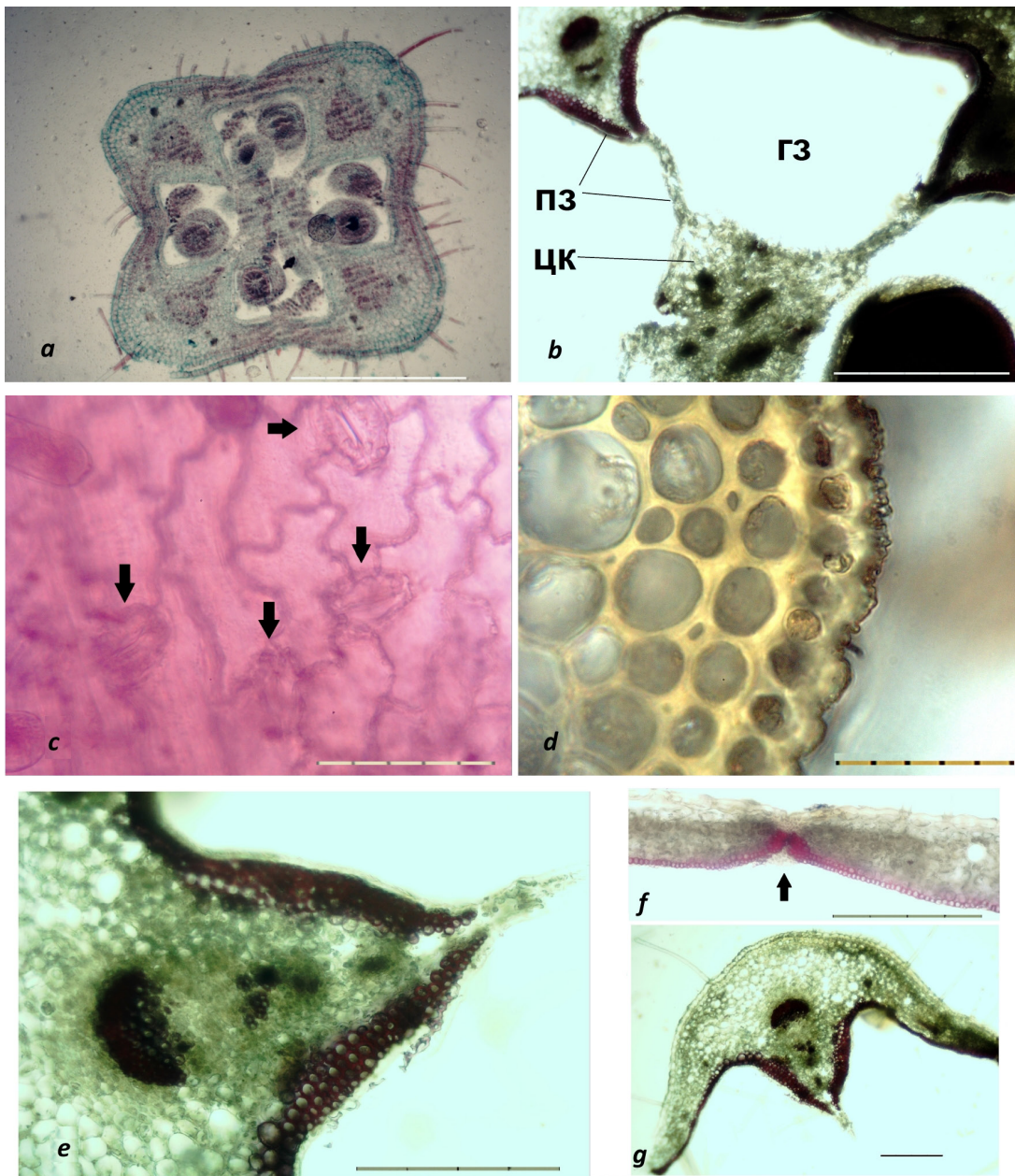


Рис. 2. Анатомічна будова плоду *Epilobium hirsutum* (a–g): a – поперечний переріз зав'язі перед цвітінням; b – фрагмент плоду; c – зовнішня епідерма з продихами (позначено стрілками); d – епідерма та зовнішні шари мезокарпію в ділянці ребра коробочки; e – септальна жилка в ребрі коробочки; f – грань коробочки з дорзальною щілиною розкриття (позначена стрілкою); g – стулка плоду.

Умови дослідю: a – постійний препарат, зафарбований зеленим світлим і сафраніном; b–g – тимчасові препарати, реакція з флороглюцином. ГЗ – гніздо зав'язі, ПЗ – перегородка зав'язі, ЦК – центральна колонка. Лінійка: a, b – 500 мкм, c, d – 50 мкм, e–g – 200 мкм

Fig. 2. Fruit anatomical structure in *Epilobium hirsutum* (a–g): a – transversal section of the preanthetic ovary; b – fruit part; c – external capsule epidermis with stomata (arrowed); d – fruit epidermis and external mesocarpium layers; e – septal vein in the fruit ridge; f – capsule facet with dorsal slit (arrowed); g – fruit valve.

a – permanent specimens, light green and safranin; b–g – hand sections of temporary specimens, phloroglucinol-HCl reaction. ГЗ – locule, ПЗ – septa, ЦК – central column. Scale: a, b – 500 mkm, c, d – 50 mkm, e–g – 200 mkm

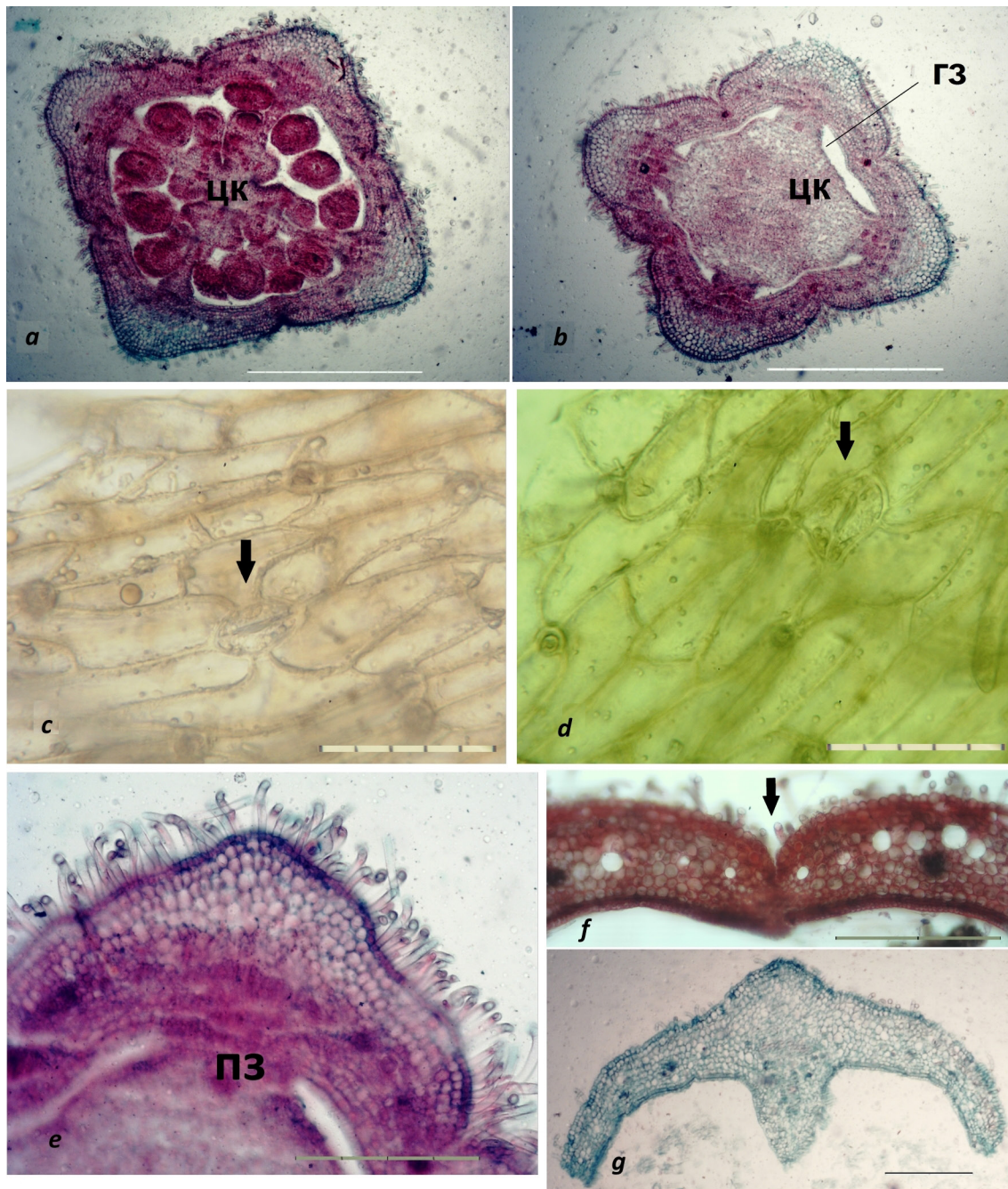


Рис. 3. Анатомічна будова плоду *Epilobium angustifolium* (a–g): a – поперечний переріз в середній частині зав'язі; b – так само у верхній; c, d – зовнішня епідерма з продихами (позначено стрілками); e – ділянка ребра коробочки; f – грань коробочки з дорзальною щілиною розкривання (позначена стрілкою); g – стулка плоду.

Умови досліду: a, b, e, g – постійні препарати, зафарбовані зеленим світлим і сафраніном; c, d, f – тимчасовий препарат, фарбування сафраніном. ГЗ – гніздо зав'язі, ПЗ – перегородка зав'язі, ЦК – центральна колонка. Лінійка: a, b – 500 мкм, c, d – 50 мкм, e–g – 200 мкм

Fig. 3. Fruit structure in *Epilobium angustifolium* (a–g): a – transversal section in the middle ovary part; b – upper ovary part; c, d – external capsule epidermis with stomata (arrowed); e – fruit ridge; f – capsule facet with dorsal slit (arrowed); g – fruit valve. a, b, e, g – permanent specimens, light green and safranin; c, d, f – hand sections of temporary specimen, safranin, ГЗ – locule, ПЗ – septa, ЦК – central column. Scale: a, b – 500 mkm, c, d – 50 mkm, e–g – 200 mkm

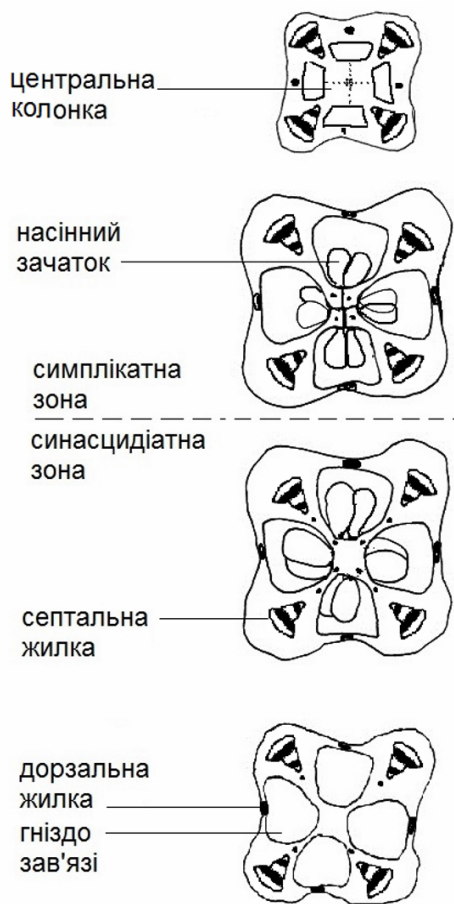


Рис. 4. Внутрішня структура гінецею і плоду у досліджених видів роду *Epilobium* на низхідній серії поперечних зрізів (схема)

Fig. 4. The inner structure of the gynoecium and fruit of the *Epilobium* species on the descending series of transversal sections (schematic)

яких згодом розміщуються щілини розкривання (рис. 1, *a, c*; 2, *b*; 3, *a, b*).

Плодолистки (і, відповідно, гнізда коробочки) у досліджених видів розміщуються на радіусах пелюсток і граней коробочки, а перегородки останньої – на радіусах чашолистків і ребер коробочки (рис. 4). У носику плоду центральна колонка збільшується, а гнізда зменшуються у радіальній площині до щілиноподібних, перегородки вкорочуються (рис. 3, *b, e*). Гнізда коробочки відокремлені між собою повністю по всій довжині коробочки (рис. 2, *a*; 3, *a*). У нижній частині плоду центральна колонка суцільна (епідерміси гнізд не об'єднані), а у верхній – перегородки неповні, вони потовщені на кінці та об'єднуються між собою постгені-

тально, тобто шляхом злипання їхніх епідермісів (рис. 2, *b*; 4). Гнізда коробочки в *E. hirsutum* у розрізі чотирикутні, як і центральна колонка, перегородки коробочки різко звужуються до центру (рис. 2, *a*). В *E. angustifolium* гнізда коробочки в розрізі трапецієподібні (рис. 3, *a*).

Таким чином, у зав'язі досліджених видів виявлені дві вертикальні зони за В. Ляйнфельнером (Leinfellner, 1950) – синасцидіатна (нижня, конгенітально багатогніздова) і симплекатна (верхня, постгенітально багатогніздова); насінні зачатки прикріплюються в обох зонах (рис. 4).

Плаценти розміщуються від основи зав'язі та займають близько 80% висоти гнізд. Насінні зачатки розміщені дворядно, близько 50 в кожному гнізді. В процесі поздовжнього росту плоду ряди насінин в кожному гнізді зсуваються один відносно одного так, що насінини розміщуються майже однорядно. В носику плоду насінні зачатки відсутні.

Насінини анатропні, бітегмальні, близько 1 мм завдовжки, з точковим рубчиком знизу, рафе добре помітний, фунікулус тонкий. В *E. hirsutum* насінини оберненовузькоюяцеподібні, з дрібнопапілозною поверхнею (рис. 5, *a*), в *E. angustifolium* вони оберненояцеподібні, гладенькі (рис. 5, *b*). Насінина містить великий зародок з розвинутими сім'ядолями, який заповнює весь її об'єм. На верхівці насінини (на халазальному полюсі) формується чубок із близько 50 довгих білих волосків до 9–10 мм завдовжки. Вони несептовані, прямі, з сітчасто потовщеною оболонкою. У закритому плоді чубки всіх насінин розміщуються в зовнішній частині гнізд, дещо переплітаються між собою, а чубки верхніх насінин продовжуються у носик.

Анатомічна будова плоду

Оплодень в досліджених видів тонкий, спочатку шкірястий, у зрілому стані – сухий; у найтоншій частині (медіанна ділянка гнізда) в *E. hirsutum* оплодень сформований дев'ятьма шарами клітин, в *E. angustifolium* – 10–13-ма такими. Екзокарпій представлений зовнішньою епідермою нижньої зав'язі, її клітини мають потовщені целюлозні зовнішні стінки, вкриті кутикулою. В *E. hirsutum* клітини екзокарпію у ребрах коробочки в перерізі ізодіаметричні, з горбкуватою кутикулою (рис. 2, *d*), у гранях коробочки клітини екзокарпію прямокутні, ледь опуклі, кутикула гладенька (рис. 6, *a*). В *E. angustifolium* клітини екзокарпію в перерізі дрібні, з тонкою зовнішньою стінкою (рис. 6, *b*).

Клітини екзокарпію в *E. hirsutum* мають звивисті обриси (рис. 2, *c*), а в *E. angustifolium* – видовжені вздовж осі плоду (рис. 3, *в, з*). В обох видів на поверхні плоду виявлені продихи, які в *E. hirsutum* більш численні (рис. 2, *c*; 3, *с, d*). Продихи аномоцитні, оточені 4–6 основними клітинами епідерми.

Коробочка в *E. hirsutum* розсіяно опушена відстовбурченими одноклітинними залозистими волосками завдовжки 100–200 мкм (рис. 2, *a*; 7, *a, b*). Залозисті волоски мають гладеньку поверхню, на верхівці тупі, з округлою й опуклою порою, через яку здійснюється секреція флавоноїдів (Strgulc Krajšek et al., 2011). У *E. angustifolium* коробочка щільно опушена загостреними простими одноклітинними серпоподібними волосками завдовжки 100–150 мкм, спрямованими догори, з горбкуватою поверхнею (рис. 7, *с, d*).

Мезокарпій коробочки диференційований на три зони. Зовнішня зона мезокарпію сформована округлими, ізодіаметричними клітинами, які мають потовщені нездерев'янілі оболонки. Ця зона найбільш розвинута в ребрах коробочки в *E. hirsutum* (рис. 2, *d*), і вона формує субепідермальний шар клітин у гранях плоду *E. angustifolium*. Середня зона мезокарпію в ребрах представлена основною паренхімою (рис. 2, *e*; 3, *e*), а в гранях коробочки – хлоренхімою, в якій розміщуються невеликі сферичні повітряні порожнини, в *E. angustifolium* вони найчисленніші (рис. 3, *f*), ніж в *E. hirsutum* (рис. 2, *e, f*). Механічна тканина зі здерев'янілими оболонками клітин формує внутрішню зону мезокарпію і диференціюється під внутрішньою епідермою гнізд і дистальної частини перегоронок. Так, в *E. hirsutum* механічна тканина має товщину 1–3 шарів, найбільш потужною вона є в ребрах, на межі перегородки і стінки плоду (рис. 2, *e, f*; 6, *с*). В *E. angustifolium* вона має товщину 1–6 шарів клітин і найпотужніша – в дистальних частинах перегородок, в гніздах представлена лише одним шаром клітин (рис. 3, *f*; 6, *d*).

Ендокарпій представлений внутрішньою епідермою гнізд і перегородок коробочки. Він є одношаровий, дрібноклітинний, нездерев'янілий в обох видів. Поверхневі стінки клітин ендокарпію дещо потовщені, причому, в *E. hirsutum* вони потовщені сильніше, ніж в *E. angustifolium* (рис. 6, *a, b*). У плодах на пізніх стадіях дозрівання ендокарпій може бути зовсім непомітний через руйнування.

Провідна система плоду складається з восьми стовбурових провідних пучків, які формують кар-

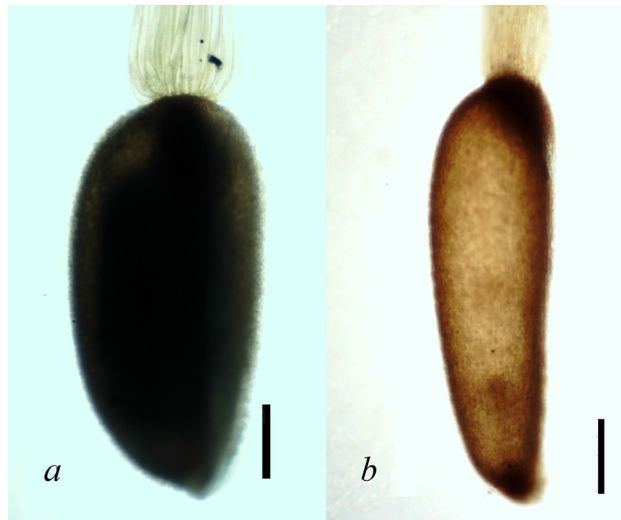


Рис. 5. Насінини *Epilobium hirsutum* (*a*) і *E. angustifolium* (*b*), фіксований матеріал. Лінійка 200 мкм

Fig. 5. Seeds of *Epilobium hirsutum* (*a*) and *E. angustifolium* (*b*), fixed material. Scale 200 mkm

кас зав'язі під час цвітіння й плодоношення (рис. 4). У квітці ці пучки, продовжуючись вище, розгалужуються і забезпечують живлення чашолистків, пелюсток, тичинок, стовпчика і нектарника на внутрішній поверхні гіпантію. В ребрах коробочки розміщені чотири потужні септальні жилки, а в медіанних площинах плодолистків – дрібні дорзальні жилки (рис. 4). Септальні жилки складаються з двох зближених провідних пучків – зовнішнього і внутрішнього, які обернуті один до одного ксилемою (внутрішній пучок інвертований) (рис. 2, *e*). Сліди насінних зачатків формуються з відгалужень септальних жилок, які входять у центральну колонку по перегородках зав'язі (рис. 2, *a, e*; 3, *a*; 4). У паренхімі коробочки наявні також поодинокі дрібні пучки у стінці зав'язі та в перегородці (рис. 2, *e*; 3, *e*; 6, *с, d*).

Спосіб розкривання плоду

Розкривання плоду в досліджених видів роду *Epilobium* забезпечується двома типами поздовжніх щілин, які формуються зверху до низу в перикарпії після опадання оцвітини і висихання плоду. Дорзальні щілини формуються вздовж дорзальних жилок плодолистків і розділяють їх навпіл (рис. 2, *f*; 3, *f*). У плоді, що розвивається, локалізація дорзальних щілин розкривання добре помітна завдяки потоншенню перикарпію у відповідних місцях (рис. 2, *b*; 3, *b, f*). Щілини другого типу формуються

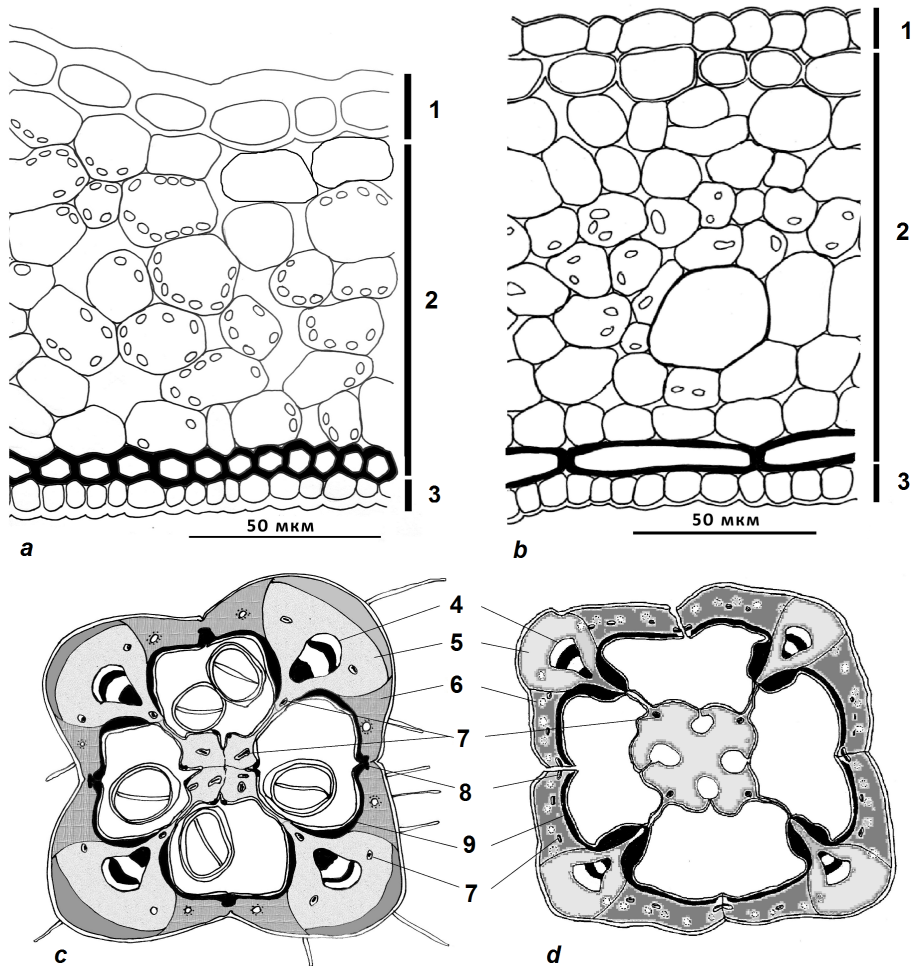


Рис. 6. Анатомічна структура плоду у видів роду *Epilobium*: *E. hirsutum* (a, c), *E. angustifolium* (b, d): a, b – фрагмент перикарпію; c, d – схема: 1 – дорзальна жилка, 2 – екзокарпій, 3 – ендокарпій, 4 – септальна жилка, 5 – основна паренхіма, 6 – хлоренхіма, 7 – провідний пучок, 8 – дорзальна жилка, 9 – здрев'яніла тканина. Лінійка 50 мкм

Fig. 6. Anatomical fruit structure in species of *Epilobium*: *E. hirsutum* (a, c), *E. angustifolium* (b, d): a, b – pericarpium in details; c, d – schema: 1 – mesocarpium, 3 – endocarpium, 4 – septal vein, 5 – ground parenchyma, 6 – chlorenchyma, 7 – vascular bundle, 8 – dorsal vein, 9 – lignified tissue. Scale 50 mkm

вздовж перегородок плоду, у тангентальній площині, приблизно на половині радіальної довжини перегородки. Розкривання плоду пов'язане з попередньою диференціацією перегородок плоду на потовщену дистальну (зовнішню) частину, яка зазнає такої самої гістологічної диференціації, як і оплодень, та тоненьку проксимальну (ближчу до центру зав'язі) частину, в якій клітини мезокарпію сплющуються й частково руйнуються, після чого формуються дуже чітка межа між цими частинами перегородки (рис. 2, e) та поздовжня щілина. Внаслідок розкривання плоду дистальна частина перегородки відокремлюється разом із стулкою, яка внаслідок цього є Т-подібною в перерізі (рис. 2, g; 3, g), а проксимальна частина перегородки залишається прикріпленою до центральної колонки. Під час розходження ступок плоду назовні насіни-

ни відриваються від центральної колонки й вільно звисають між стулкою і центральною колонкою, з'єднані між собою переплетеними пучками довгих волосків. Рознесення насінин відбувається поступово, анемохорно; центральна колонка зберігається деякий час неушкодженою в центрі плоду, після чого також опадає.

Результати та обговорення

В результаті наших досліджень встановлено нові особливості морфологічної й анатомічної будови плоду в роді *Epilobium*. Зокрема, вперше встановлено, що при утворенні нижньої коробочки опадає як єдине ціле верхня частина даху зав'язі, на якій розміщені нектарник і гіпантій, що несе чашолистки, пелюстки і тичинки по верхньому краю. Таку особливість морфогенезу нижнього плоду не було

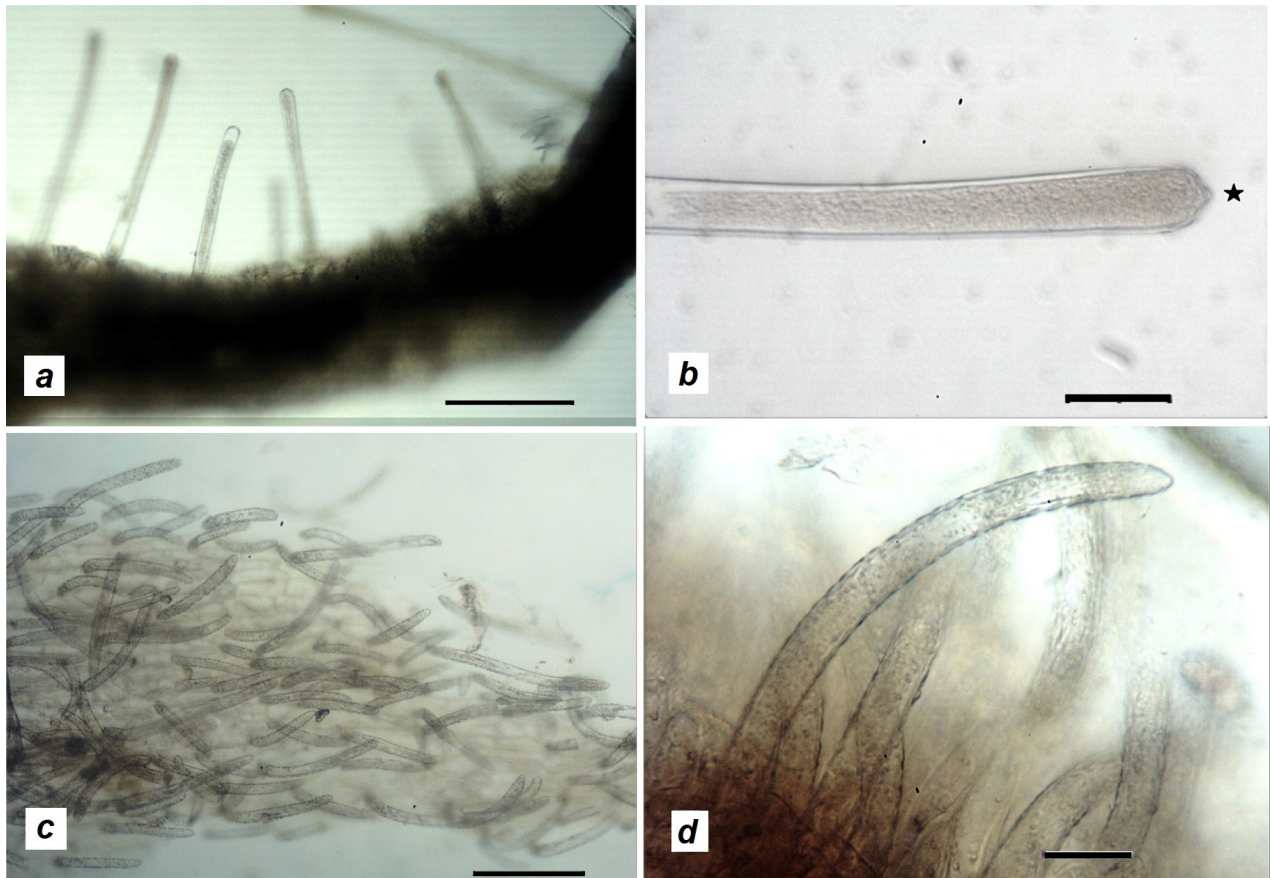


Рис. 7. Волоски на зовнішній епідермі плоду у видів роду *Epilobium* (тимчасові препарати з фіксованого матеріалу): одноклітинні залозисті (затуплені) волоски в *E. hirsutum* (a, b), прості серпоподібні (загострені) волоски в *E. angustifolium* (c, d). Зірочкою позначено апікальну пору. Лінійка: a, c – 100 мкм, b, d – 20 мкм

Fig. 7. Epidermal trichomes on the fruit in *Epilobium*: unicellular glandular (blunt) trichomes in *E. hirsutum* (a, b), falcate (tapering) trichomes in *E. angustifolium* (c, d) (fixed material). Apical pore is indicated with asterisk. Scale: a, c – 100 mkm, b, d – 20 mkm

зазначено ні в найбільш ґрунтовному зведенні з анатомічної структури плодів (Roth, 1977), ні в інших працях (Levina, 1987; Spjut, 1994; Bobrov et al., 2009; Leins, Erbar, 2010). Причину такої локалізації рубця від опадних частин квітки ми вбачаємо в наявності мезофільного нектарника на даху зав'язі у видів роду *Epilobium* (Antoń et al., 2017), який активно продукує нектар упродовж цвітіння, і тому зазнає швидкої деструкції тканин після відцвітання квітки.

Утворена коробочка сильно розростається у довжину в обох досліджених видів. Нами вперше зазначено відмінності в інтенсивності такого росту. Так, для *E. hirsutum* зрілий плід є довшим, ніж зав'язь у 1,5–2,5 рази, а в *E. angustifolium* – у 3–9 разів (найчастіше в 5 разів). Довжина плоду для досліджених видів за літературними даними майже не відрізня-

ється: для *E. hirsutum* вона становить 3,5–8,0 см, для *E. angustifolium* (*Chamerion angustifolium* в оригіналі) – 3,5–8,5 см (Dobrochaeva, 1955), за іншими даними (Snogerup, 2010): 60–90 мм і 40–100 мм відповідно. Також для *E. hirsutum* в Африці вказано довжину коробочки 3–8 см (Raven, 1967). Проте, довжину зав'язі в літературних даних не вказано. Встановлені нами особливості морфогенезу плоду (опадання верхівки даху зав'язі та велика інтенсивність поздовжнього росту зав'язі) можна виявити лише при спостереженнях упродовж розвитку плоду з квітки. Ми розглядаємо ці особливості як синапоморфні ознаки для всього роду *Epilobium*, властиві для окремих представників роду.

У досліджених видів ми виявили відмінності у структурі рубця від опадного гіпантія на апексі коробочки. Форма зубців апексу коробочки ви-

користовується в систематиці іншого складного роду – *Oenothera* L. родини *Onagraceae* (Rostanski et al., 2010). Ми пропонуємо дослідити цю ознаку для інших видів роду *Epilobium* як потенційну діагностичну на внутрішньородовому рівні.

Вивчення внутрішньої структури зав'язі та плоду на постійних препаратах дозволило уточнити вертикальну зональність гінецею двох видів роду *Epilobium*. Так, у зав'язі виявлено дві вертикальні зони за В. Ляйнфельнером (Leinfellner, 1950), синасцидіатну та симплікатну, обидві з яких несуть плаценти з насінневими зачатками. Співвідношення висоти цих зон неможливо достовірно визначити на стадії квітки й плоду через технічні причини, оскільки довжина зав'язі перевищує допустимі межі довжини об'єктів, придатних для виготовлення мікромомних зрізів (тобто приблизно 1 см). Крім цього, інтенсивний ріст зав'язі в довжину також може змінити співвідношення висоти цих зон. Тому, характеристику вертикальної зональності ми навели тільки в якісному виразі. Наявність і фертильність двох вертикальних зон гінецею є підставою для його класифікації як синкарпного (з центрально-кутовою плацентацією), і як паракарпного (з паріетальною плацентацією) одночасно. Оскільки в зав'язі досліджених видів наявні дві зони, вважаємо за доцільне не визначати у назві плоду його приналежність до синкарпного або паракарпного (фрагмокарпного) типу, а лише зазначити кількість гнізд описовим терміном – плід чотиригніздовий.

Морфологічна будова насінини використовується як таксономічно важлива ознака для видів роду *Epilobium* (Seavey et al., 1977). При цьому діагностичне значення мають загальна форма і розмір насінини, наявність чубка з волосків, структура поверхні та інші ознаки. Виявлені нами характеристики насінин не виходять за межі описаних в літературі (Seavey et al., 1977). Насінини *E. hirsutum* належать до найпоширеного в роді типу, вони папілозні, обернутояйцеподібні, без мікропілярного потовщення; насінини в *E. angustifolium* – вузько обернутояйцеподібні з неправильно сітчастою поверхнею (Seavey et al., 1977). Чубок з волосків характерний для більшості видів родів *Epilobium* та *Chamaenerion* (Seavey et al., 1977; Shabes, Morozova, 1996) і слугує пристосуванням до анемохорії (Levina, 1987; Leins, Erbar, 2010).

Тип опушення коробочки часто використовувався для характеристики видів роду *Epilobium* з діагностичною метою (Dobrochaeva, 1955; Kytövuori,

1972; Raven, 1976; Solomon, 1982; Strgulc Krajšek et al., 2006; Snogerup, 2010). Так, автори Strgulc Krajšek et al. (2006) уклали ключ для визначення центрально-європейських видів роду *Epilobium* за типом опушення вегетативних органів і коробочки. Для *E. hirsutum* у ключі наведено наявність на коробочці одноклітинних залозистих тупих волосків (blunt trichomes) і незначної кількості простих загострених волосків (tapering trichomes) у верхній частині коробочки (Strgulc Krajšek et al., 2006). Дані для *E. angustifolium* у ключі не наведені, оскільки цей вид легко визначається за морфологічними ознаками. Отже підтверджено, що тип опушення коробочки для видів роду *Epilobium* є таксономічно важливою характеристикою, але для видів флори України ця ознака вказана недостатньо точно, зокрема часто наводиться лише одна ознака трихом (притиснуті/відстовбурчені або залозисті/незалозисті) (Dobrochaeva, 1955).

Гістогенез перикарпію для *E. hirsutum* і *E. angustifolium* був вивчений нами вперше. Участь тканини квітколожа при утворенні стінки нижньої зав'язі в родині *Onagraceae* була підтверджена за допомогою морфогенетичного методу (Bunniger, Weberling, 1968), тому при аналізі структури перикарпію та способу його розкривання слід пам'ятати про його комплексну природу – рецептакулярну і карпеллярну (осьову і плодолистову). Згідно з гістогенетичним підходом у карпелогії (Bobrov et al., 2009), описовий тип плоду – коробочку можна поділити на п'ять підтипів залежно від розміщення механічних шарів. Так, коробочка *Hamamelis*-типу має товстий багатошаровий перикарпій, в якому дерев'яніють ендокарпій та внутрішні шари мезокарпію, коробочка *Forsythia*-типу характеризується здерев'янінням лише внутрішніх шарів мезокарпію (ендокарпій не дерев'яніє), коробочка *Bombax*-типу має здерев'янілі екзокарпій та зовнішні тканини мезокарпію, в коробочках *Lilium*-типу здерев'янілим є лише ендокарпій, а в коробочках *Galanthus*-типу склеренхімна зона відсутня.

За нашими даними, в *E. hirsutum* та *E. angustifolium* дерев'яніють оболонки клітин лише у внутрішніх шарах мезокарпію та в дистальних ділянках перегородок, тому ми визначаємо цей плід як коробочку *Forsythia*-типу. Здерев'яніння субепідермального шару клітин ендокарпію було описано для інших видів роду *Epilobium*: *E. alsinifolium* Vill., *E. anagallidifolium* Lam. (*E. alpinum* auct.), *E. hornemannii* Rechb., *E. lactiflorum* Hausskn. з Феноскандії, але в оригіналі здерев'янілий шар позначче-

но як зовнішній шар ендокарпію (outer layer of the endocarp) (Kytövuori, 1972).

Розміщення провідних пучків у стінці зав'язі та спосіб утворення слідів насінневих зачатків використовувались систематиками для характеристики внутрішньородинних таксонів у родин порядку *Myrtales* (Eyde, 1982). Тому в нашому дослідженні ми звернули увагу на ці ознаки у досліджених видів роду *Epilobium*. Наявність комплексних септальних і дорзальних жилок у стінці зав'язі та проходження слідів насінневих зачатків по перегородках зав'язі з її стінки у центральну колонку в досліджених видів роду *Epilobium* відповідає рисункам з роботи М.Ф. Ван Тігема (Van Tieghem, 1871) і даним О.С. Де Вос (De Vos, 1981), наведеними для *Oenothera biennis* L. (*Onagraceae*). Відсутність провідних пучків в основі центральної колонки зав'язі та формування слідів насінневих зачатків від септальних пучків у стінці зав'язі позначається як транс-септальна іннервація насінневих зачатків, яка виявлена також для інших представників родини *Onagraceae* (Eyde, 1982).

За морфологічними ознаками і способом розкриття, тип плоду в роді *Epilobium* (*E. montanum* L.) було описано як *Strato-capsulae gamo-marginalis, spargenticarpi columni-dorsicida* (нижня синкарпна коробочка з центральною колонкою, розкривається дорзидно) (Baumann-Bodenheim, 1954), або коробочка змішаного типу: локуліцидно-септифрагальна (Hertel, 1958; Sprjut, 1994; Leins, Erbar, 2010). За іншим принципом класифікації (Sprjut, 1994), плід *Epilobium* слід класифікувати як плід-антокарпій, тобто плід, сформований за участі інших частин квітки, зокрема плід з нижньою зав'яззю.

Розкриття плоду в досліджених видів роду *Epilobium* забезпечується одночасно двома типами поздовжніх щілин – дорзальних і септифрагальних, як і в *Oenothera biennis*, в якій септифрагальні щілини формуються в місцях відокремлення перегородок від центральної колонки зав'язі (Odintsova, 2016). За Н.Н. Каденом (Kaden, 1962, 1965), коробочка в родині *Onagraceae* нижня синкарпна, чотиричленна, розкривається дорзилатерально, шляхом "розщеплення вздовж серединних жилок плодолистків і перегородок, внаслідок чого стулки відокремлюються від нерозділеної колонки, яка зберігається в центрі" (Kaden, 1962: 502). Бічні щілини при цьому можуть проходити в середній частині перегородки.

На нашу думку, такий спосіб розкриття коробочки, коли додаткові щілини утворюються не в перикарпії, а в перегородці, точніше називати не латеральним, а септифрагальним, зберігаючи термін "латеральний" для позначення додаткових щілин у перикарпії, розміщених збоку від дорзальної площини (Odintsova, 2016). Нами встановлено, що розкриття плоду *Epilobium* пов'язано з диференціацією перегородок на частково здрев'янілу дистальну частину, що відокремлюється разом із стулкою, та витончену проксимальну, яка залишається разом із центральною колонкою. Для розкриття плоду не має суттєвого значення зональність гінцею, оскільки центральна колонка зав'язі залишається цілісною в обох зонах. Враховуючи розміщення дорзальних щілин в оплодні, який формується з нижньої зав'язі, було запропоновано називати такий спосіб розкриття коробочки нижнім типом розкриття (Odintsova, 2016). Отже, морфогенетичний тип плоду в досліджених нами видів може бути визначений як нижня чотиригніздова дорзально-септифрагальна коробочка з синасцидіатною та симплікатною зонами.

Висновки

У результаті дослідження мікоморфологічної та анатомічної будови плоду в *E. hirsutum* і *E. angustifolium* виявлені нові особливості морфогенезу плоду, а також додаткові ознаки, які є перспективними у використанні для таксономічної ревізії роду. Зокрема, виявлено відмінності між видами в інтенсивності поздовжнього росту зав'язі, формі апексу коробочки, типі опушення плоду. Встановлені спільні ознаки плоду, які раніше не досліджувались, зокрема, опадання верхівки даху зав'язі під час формування плоду, наявність синасцидіатної та симплікатної зон у зав'язі, здрев'яніння внутрішніх шарів мезокарпію, транс-септальна іннервація насінневих зачатків. Виявлено розкриття плоду шляхом відокремлення від центральної колонки чотирьох Т-подібних стулок разом із дистальними частинами перегородок зав'язі.

Подяки

Автори висловлюють щирі подяки Євгену Сошовському (Львів, Україна) за консультацію та представлену літературу, а також Андрію Ковальчуку (Гельсінкі, Фінляндія), Мирославу Шевері (Ки-

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Antoń S., Denisow B., Komoń-Janczara E., Targoński Z. Nectary and gender-biased nectar production in dichogamous *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. (*Onagraceae*). *Plant Spec. Biol.*, 2017: 1–12. doi: 10.1111/1442-1984.12169.
- Artjuschenko Z.T., Theodorov Al.A. *Atlas po opisatelnoy morfologii vysshikh rastenyi. Plod (Organographia illustrata plantarum Vascularium. Fructus)*, Leningrad: Nauka, 1986, 392 pp. [Артюшенко З.Т., Федоров Ал.А. *Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод*, Л.: Наука, 1986, 392 с.].
- Barykina R.P., Veselova T.D., Deviatov A.G., Djalilova H.H., Iljina G.M., Chubatova N.V. *Spravochnik po botanicheskoy mikrotekhnike. Osnovy i metody (Handbook of the botanical microtechniques)*, Moscow: Moscow Univ. Press, 2004, 287 pp. [Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятов А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. *Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы*, М.: Изд-во Моск. ун-та, 2004, 287 с.].
- Baum D.A., Sytsma K.J., Hoch P.C. A Phylogenetic Analysis of *Epilobium* (*Onagraceae*) based on Nuclear Ribosomal DNA Sequences. *Syst. Bot.*, 1994, 19(3): 363–388. doi: 10.2307/2419763.
- Baumann-Bodenheim M.G. Prinzipien eines Fruchtsystems der Angiospermen. 1. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.*, 1954, 64: 94–112.
- Bobrov A.V., Melikian A.P., Romanov M.S. *Morfogenez plodov Magnoliophyta (Morphogenesis of fruits of Magnoliophyta)*, Moscow: Librokom, 2009, 400 pp. [Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С. *Морфогенез плодов Magnoliophyta*, М.: Librokom, 2009, 400 с.].
- Bunniger L., Weberling F. Untersuchungen über die morphologische Natur des Hypanthiums bei *Myrtales*-Familien. I. *Onagraceae*. *Beitr. Biol. Pflanzen*, 1968, 44(3): 447–477.
- De Vos O.S. Ontogeny and vascularisation of the flower of *Oenothera* (*Onagraceae*). *Acta Bot. Neerl.*, 1981, 30(3): 219–229.
- Dobrochaeva D.M. *Onagrovi – Onagraceae Lindl.* In: *Flora URSS*. Eds M.V. Klokov, O.D. Visiulina, Kyiv: Izd-vo AN URSS, 1955, vol. 7, pp. 410–445. [Доброчаева Д.М. Родина Онагрові – *Onagraceae* Lindl. В кн.: *Флора УРСР*. За ред. М.В. Клокова, О.Д. Вісюліної, Київ: Вид-во АН УРСР, 1955, т. 7, с. 410–445].
- Eyde R.H. Evolution and systematics of the *Onagraceae*: floral anatomy. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 1982, 69(4): 735–747. doi.org/10.2307/2398993.
- Hertel R.J.G. Contribuições para a fitologia teórica II. Algumas concepções na carpologia. *Hum. Curitiba*, 1959, 4: 1–43.
- Kaden N.N. *Bot. Zhurn.*, 1962, 47(4): 495–505. [Каден Н.Н. Типы продольного вскрывания плодов. *Бот. журн.*, 1962, 47(4): 495–505].
- Kaden N.N. *Bot. Zhurn.*, 1965, 50(6): 775–787. [Каден Н.Н. Типы плодов растений средней полосы европейской части СССР. *Бот. журн.*, 1965, 50(6): 775–787].
- Kytövuori I. The *Alpinae* group of the genus *Epilobium* in northernmost Fennoscandia. A morphological, taxonomical and ecological study. *Ann. Bot. Fennici*, 1972, 9: 163–203.
- Leinfellner W. Der Bauplan des synkarpen Gynözeums. *Österr. bot. Z.*, 1950, 97: 403–436.
- Leins P., Erbar C. *Flower and fruit: Morphology, ontogeny, phylogeny, function and ecology*, Stuttgart: Schweizerbart, 2010, 439 pp.
- Levin R.A., Wagner W.L., Hoch P.C., Nepokroeff M., Pires J.C., Zimmer E.A., Sytsma K.J. Family-level relationships of *Onagraceae* based on chloroplast *rbcL* and *ndhL* data. *Amer. J. Bot.* 2003, 90(1): 107–115. doi: 10.3732/ajb.90.1.107.
- Levina R.E. *Morfologiya i ekologiya plodov (Morphology and ecology of fruits)*. Leningrad: Nauka, 1987, 160 pp. [Левина Р.Е. *Морфология и экология плодов*, Л.: Наука, 1987, 160 с.].
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*, Kiev, 1999, xxiii + 345 pp. doi: 10.13140/2.1.2985.0409.
- Odintsova A. *Stud. Biol.*, 2016, 10(3–4): 129–140. [Одінцова А.В. Локуліцидне розкривання верхніх і нижніх коробчастих плодів у порядку *Myrtales*. *Stud. Biol.*, 2016, 10(3–4): 129–140].
- Raven P.H. A Revision of the african species of *Epilobium* (*Onagraceae*). *Bothalia*, 1967, 9(2): 309–333.
- Raven P.H. Generic and sectional delimitation in *Onagraceae* tribe *Epilobieae*. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 1976, 63(2): 326–340. doi.org/10.2307/2395311.
- Rostański K., Rostański A., Gerold-Śmietańska I., Wąsowicz P. *Evening-Primroses (Oenothera) occurring in Europe*, Katowice-Kraków: Wyd. Polish Acad. Sci., 2010, 157 pp.
- Roth I. Fruits of Angiosperms. In: *Encyclopedia of Plant Anatomy*. Eds W. Zimmermann, S. Carlquist, P. Ozenda, H.D. Wulff, Berlin: G. Borntraeger, 1977, Bd 10, Teil 1, pp. 200–675.
- Seavey S.R., Magill R.E., Raven P.H. Evolution of seed size, shape and surface architecture in the tribe *Epilobieae* (*Onagraceae*). *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 1977, 64(1): 18–47. doi.org/10.2307/2395235.
- Shabes L.K., Morozova A.A. *Onagraceae*. In: *Sravnitel'naya anatomiya semiyan (Comparative seed anatomy)*. Ed. A. Takhtajan, St. Petersburg: Mir i semiya, 1996, vol. 5, pp. 236–242. [Шабес Л. К., Морозова А. А. *Onagraceae*. В кн.: *Сравнительная анатомия семян*. Под ред. А.Л. Тахтаджяна, СПб.: Мир и семья, 1996, т. 5, с. 236–242].
- Snogerup S. *Chamerion. Epilobium*. In: *Flora Nordica*. Eds B. Jonsell, Th. Karlsson, Stockholm: The Swedish museum of natural history, 2010, vol.6, pp. 89–131.
- Solomon J.C. The systematics and evolution of *Epilobium* (*Onagraceae*) in South America. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 1982, 69(2): 239–335. doi.org/10.2307/2398938

- Spjut R.W. A systematic treatment of fruit types. *Mem. New York Bot. Gard.*, 1994, 70: 1–182.
- Strgulc Krajšek S., Dermastia M., Jogan N. Determination key for Central European *Epilobium* species based on trichome morphology. *Bot. Helv.*, 2006, 2: 169–178. doi.10.1007/s00035-006-0770-y
- Strgulc Krajšek S., Kreft S., Klandnik A., Drašlar K., Jogan N., Dermastia M., Morphology and glandular activity of unicellular trichomes of *Epilobium hirsutum*. *Biol. Plant.*, 2011, 55(1): 149–152.
- Takhtajan A. *Flowering Plants*. 2 edition, Berlin: Springer Science+Business Media B.V., 2009, 871 pp.
- Van Tieghem M.Ph. 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, 1871, 21: 1–261 pp.
- Wagner W.L., Hoch P.C. *Onagraceae*. The Evening Primrose Family website. 2005, available at: <http://botany.si.edu/onagraceae/index.cfm>. [Accessed 15.07.2017]
- Wagner W.L., Hoch P.C., Raven P.H. Revised classification of the *Onagraceae*. *Syst. bot. monogr.*, 2007, 83: 1–240.

Рекомендує до друку М.М. Федорончук

Надійшла 03.08.2017

Одінцова А.В., Клімович Н.Б. **Анатомо-морфологічна будова плоду *Epilobium hirsutum* та *E. angustifolium* (*Onagraceae*)**. Укр. бот. журн., 2017, 74(6): 582–593.

Львівський національний університет ім. Івана Франка вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна

Внутрішня будова плоду *Epilobium hirsutum* та *E. angustifolium* вивчена за допомогою світлового мікроскопа з метою пошуку нових таксономічно важливих ознак в роді *Epilobium*. Виявлено, що досліджені види відрізняються за інтенсивністю росту плоду в довжину і характером опушення стінки плоду: в *E. hirsutum* плід вкритий одноклітинними залозистими трихомами різної довжини, а в *E. angustifolium* – простими серпоподібними такими. Оплідень коробочки сформований 9–13 шарами клітин у гранях плоду та з потовщеними ребрами. Екзокарпій та ендокарпій одношарові та нездерев'янілі, а в мезокарпії представлені механічна тканина з потовщеними нездерев'янілими оболонками, хлоренхіма з поодинокими повітряними порожнинами, а також механічна тканина зі здерев'янілими клітинними оболонками, яка формує внутрішні 1–6 шарів мезокарпію. Каркас плоду становлять чотири крупні септальні і чотири дорзальні жилки; живлення насінних зачатків транс-септальне. Розкривання плоду здійснюється шляхом формування двох типів поздовжніх щілин, які проходять уздовж дорзальних жилок та в середній частині перегородок. У процесі розкривання плоду від центральної колонки зав'язі відокремлюються чотири Т-подібні стулки з прикріпленими дистальними частинами перегородок,

а центральна колонка разом з потоншеними проксимальними частинами перегородок зберігаються в центрі плоду до опадання. Плід *E. hirsutum* та *E. angustifolium* слід визначати як нижню дорзально-септифрагальну чотиригніздову багатонасінневу коробочку з синасцидіатною та симплікатною зонами. За гістогенетичною структурою перикарпію коробочка досліджених видів відповідає коробочці *Forsythia*-типу.

Ключові слова: нижня коробочка, структура перикарпію, зони гінесею, септифрагальне розкривання плоду, гістогенетичний тип плоду

Одінцова А.В., Клімович Н.Б. **Анатомо-морфологічне строєння плода *Epilobium hirsutum* та *E. angustifolium* (*Onagraceae*)**. Укр. бот. журн., 2017, 74(6): 582–593.

Львівський національний університет ім. Івана Франка ул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна

Внутренняя структура плода *Epilobium hirsutum* и *E. angustifolium* изучена под световым микроскопом с целью поиска новых таксономически важных признаков в роде *Epilobium*. Установлено, что исследованные виды различаются интенсивностью роста плода в длину и характером опушения стенки плода: у *E. hirsutum* плод опушен одноклеточными железистыми трихомами различной длины, а у *E. angustifolium* – простыми серповидными. Околоплодник коробочки образован 9–13 слоями клеток в гранях плода и с утолщенными ребрами. Экзокарпий и эндокарпий однослойные и недревесневшие, а в мезокарпии представлены толстостенная ткань с нелигнифицированными оболочками, хлоренхима с воздухоносными полостями, а также механическая ткань с одревесневшими оболочками, которая формирует 1–6 внутренних слоев мезокарпия. Каркас плода образуют четыре крупные септальные и четыре дорзальные жилки; водоснабжение семязачатков осуществляется транс-септально. Вскрытие плода осуществляется путем формирования двух типов продольных щелей, которые проходят вдоль дорзальных жилок и в средней части перегородок. В процессе вскрытия плода от центральной колонки завязи отделяются четыре Т-образные створки с прикрепленными дистальными частями перегородок, а центральная колонка вместе с утонченными проксимальными частями перегородок сохраняется в центре плода до ее опадения. Плод *E. hirsutum* и *E. angustifolium* следует определять как нижнюю дорзально-септифрагальную четырехгнездную многосеменную коробочку с синасцидиатной и симплікатной зонами. Гистогенетическая структура коробочки соответствует *Forsythia*-типу.

Ключевые слова: нижняя коробочка, структура перикарпия, зоны гинесею, септифрагальное вскрытие плода, гистогенетический тип плода