

Карпологічні особливості видів роду *Cephalaria* (*Dipsacaceae*) флори України

ОЛЬГА МИКОЛАЇВНА ЦАРЕНКО
ОЛЕНА ВІКТОРІВНА БУЛАХ
НАТАЛІЯ ГРИГОРІВНА ДРЕМЛЮГА

TSARENKO O.M., BULAKH O.V., DREMLIUGA N.G. (2019). **Carpological characters of the species of the *Cephalaria* (*Dipsacaceae*) in the flora of Ukraine.** *Chornomors'k. bot. z.*, **15** (3): 229–242. doi: 10.32999/ksu1990–553X/2019–15–3–2

The micro- and macromorphological characters of the fruits within genus *Cephalaria* in the flora of Ukraine are given. The structural peculiarities of the fruits were clarified and their detailed characteristics were presented. The fruit shape of *Cephalaria* is tetrahedral, elongated, ribbed, furrowed at the top. There are epicalyx on the top ends with teeth, the length of which from 100 μm (*C. coriacea*) to 600–800 μm (*C. uralensis*). The properly cup is on the short stem on the top of the fruit, densely pubescent and bristly. The differences in the microstructure of the surface were established. *C. transsylvanica* and *C. uralensis* has gibbous-ribbed surfaces microstructure, *C. coriacea* has pitted-ribbed, while *C. demetrii* has a wrinkled-gibbous surface. The fruits are uniformly densely pubescent in all studied species, except of *C. coriacea* with sparsely pubescent fruits. The pubescence is represented by simple (rigid and soft) and glandular hairs. The shape of the simple hairs are tubular, with a pointed tip, but *C. demetrii* and *C. coriacea* have a ribbon-like hairs. The simple hairs have a convex expanded or spherical base, with short tapered legs. *Cephalaria transsylvanica* differ from other species by a larger spherical hair base. Two morphologically distinct types (warty and smooth) of the microstructure surface on simple hairs were revealed. The glandular hairs are 1–2-celled, with spherical heads, but sometimes *C. demetrii* has elongated heads. The surface microstructure, localization and density of fruit pubescence, structural features of simple hairs are important carpological characters that we propose to use for precise determination of the species.

Key words: fruits, micro- and macromorphological characters, pubescence, simple and glandular hairs, surface microstructure

ЦАРЕНКО О.М., БУЛАХ О.В., ДРЕМЛЮГА Н.Г. (2019). **Карпологічні особливості видів роду *Cephalaria* (*Dipsacaceae*) флори України.** *Чорноморськ. бот. ж.*, **15** (3): 229–242. doi: 10.32999/ksu1990–553X/2019–15–3–2

У публікації наведено результати вивчення мікро- та макроморфологічних особливостей плодів представників роду *Cephalaria* флори України. На підставі перегляду відомих ознак та аналізу власних даних морфологічного дослідження уточнено особливості будови плодів та надані їх детальні характеристики. Нами підтверджено, що за формою плоди *Cephalaria* чотиригранні, видовжені, грані ребристі, у верхній частини борозенчасті. Покривальце на верхівці закінчується зубчиками, довжина яких від 100 мкм (*C. coriacea*) до 600–800 мкм (*C. uralensis*), власне чашечка на короткій ніжці на верхівці плоду, густо опушена та щетиниста. Встановлено відмінності у мікроструктурі поверхні: у *C. transsylvanica* і *C. uralensis* поверхня горбкувато-ребриста, у *C. coriacea* – ямкувато-ребриста, виокремлюється *C. demetrii* зі зморшкувато-горбкуватою поверхнею. Поверхня плодів рівномірно густо опушена у всіх досліджених видів, крім *C. coriacea*, плоди якої розсіяно опушені. Опушення представлено простими (жорсткими і м'якими) та залозистими волосками. За формою прості волоски трубчасті, з загостреною верхівкою, однак у видів *C. demetrii* та *C. coriacea* наявні також стрічкоподібні волоски. Прості волоски мають опуклі розширені або кулясті основи, з короткими звуженими «ніжками».



Cephalaria transsylvanica вирізняється серед інших видів за найбільшою кулястою основою волоска, діаметр якої удвічі більший за діаметр самого волоска. Мікроструктура поверхні простих волосків двох типів: бородавчата та гладенька. Залозисті волоски за формою 1–2-клітинні з кулястими головками, хоча у *C. demetrii* головки можуть бути також й видовжені. Важливі карпологічні ознаки як мікроструктура поверхні, локалізація і щільність опушення плодів, особливості будови простих волосків ми пропонуємо використовувати для точнішого визначення видів у стані плодоношення.

Ключові слова: плід, макро- та мікоморфологічні особливості, опушення, прості та залозисті волоски, мікроструктура поверхні

ЦАРЕНКО О.Н., БУЛАХ Е.В., ДРЕМЛЮГА Н.Г. (2019). Карпологические особенности видов рода *Cephalaria* (*Dipsacaceae*) флоры Украины. *Черноморск. бот. ж.*, 15 (3): 229–242. doi: 10.32999/ksu1990–553X/2019–15–3–2

В публикации представлены результаты изучения микро- и макроморфологических особенностей плодов представителей рода *Cephalaria* флоры Украины. На основе пересмотра известных признаков и анализа собственных данных морфологического исследования уточнены особенности строения плодов и представлены их детальные характеристики. Мы подтвердили, что форма плодов *Cephalaria* четырехгранная, удлинённая, грани ребристые, в верхней части плода бороздчатые. Покрывальце на верхушке заканчивается зубчиками, длина которых от 100 мкм (*C. coriacea*) до 600–800 мкм (*C. uralensis*), собственно чашечка на короткой ножке на верхушке плода густо опушенная и щетинистая. Установлены различия в микроструктуре поверхности: у *C. transsylvanica* и *C. uralensis* она бугристо-ребристая, у *C. coriacea* – ямчато-ребристая, *C. demetrii* отличается морщинисто-бугристой поверхностью. Плоды равномерно густо опушены у всех исследованных нами видов, кроме *C. coriacea*, плоды которой опушены рассеяно. Опушение представлено простыми (жесткими и мягкими) и железистыми волосками. По форме простые волоски трубчатые, с заостренной верхушкой, хотя у *C. demetrii* и *C. coriacea* присутствуют также лентовидные волоски. Простые волоски имеют выпуклую расширенную или шаровидную основу с короткими суженными «ножками». *Cephalaria transsylvanica* отличается от других видов более крупной шаровидной основой волоска, диаметр которой в два раза превосходит диаметр самого волоска. Микроструктура поверхности простых волосков двух типов: бородавчатая и гладкая. Железистые волоски 1–2-клеточные с шаровидными головками, однако у *C. demetrii* головки могут быть также удлинённые. Важные карпологические признаки как микроструктура поверхности, локализация и густота опушения плодов, особенности строения простых волосков мы предлагаем использовать для более точного определения видов в состоянии плодоношения.

Ключевые слова: плод, микро- и макроморфологические особенности, опушение, простые и железистые волоски, микроструктура поверхности

Рід *Cephalaria* Schrad. ex Roem. & Schult. представлений у світовій флорі близько 60 видами, які поширені у Південній Європі, Західній та Центральній Азії, а також Північній та Південній Африці. Цей рід традиційно включали до родини *Dipsacaceae* Juss. порядку *Dipsacales* [BOBROV, 1957; КОТОВ, 1961; ТАКНТАЈАН, 1987, 1997, 2009; REVEAL, 2012]. Згідно сучасних систем APG III (2009) та APG IV (2016), представники родини *Dipsacaceae* включені до родини *Caprifoliaceae* Juss. За результатами молекулярно-філогенетичних досліджень родини *Dipsacaceae* і деяких споріднених родин [DONOGHUE et al., 1992; CAPUTO, COZZOLINO, 1994; BELL et al., 2001; CAPUTO et al., 2004; BELL, DONOGHUE, 2005; AVINO et al., 2009; CARLSON et al., 2009], рід *Cephalaria* визнається як сестринська група до роду *Dipsacus* L.

Таксономічну обробку роду *Cephalaria* для флори колишнього СРСР провів Е.Г. Бобров [BOBROV, 1957]. Автор включав до роду 23 види, що належали до триби *Dipsaceae* Van Tieg., підроду *Denticarpus* Szabo та трьох секцій – *Atrocephalae* Szabo, *Leucocephalae* Szabo, *Echinocephalae* Lange. Для флори України обробку роду, як й усієї

родини, здійснив М.І. Котов [КОТОВ, 1961], який визнавав у складі роду п'ять видів, і відніс їх до тих самих надвидових таксонів, що й Е.Г. Бобров [BOBROV, 1932, 1957]. У номенклатурному списку судинних рослин України [MOSYAKIN, FEDORONCHUK, 1999] рід також представлений п'ятьма видами. Ferguson I.K. у «Flora Europea» наводив 12 видів роду, одночасно визнавав всі п'ять видів, представлені на території України [FERGUSON, 1976]. З огляду на однотайність думки ряду дослідників, у цій публікації для флори України нами була використана система роду *Cephalaria*, прийнята М.І. Котом [КОТОВ, 1961].

Таксономія родини *Dipsacaceae* базувалася переважно на особливостях морфологічної структури плодів [VERLAQUE, 1977, 1984; EHRENDORFER, 1964]. Оскільки важливе значення має поєднання даних морфологічних та молекулярних досліджень, існують приклади залучення ознак плодів для проведення кладистичного аналізу родини *Dipsacaceae*, з подальшим використанням результатів при проведенні молекулярно-філогенетичних узагальнень [CAPUTO, COZZOLINO, 1994; CAPUTO et al., 2004].

Загальна морфологічна характеристика плодів представників родини *Dipsacaceae*, зокрема роду *Cephalaria*, представлена у низці праць [MAJSURYAN, АТАВЕКОВА, 1978; KAMELYNA, 1981; PLYSKO, 2000; ZAITSEVA, 1998, 1999, 2001, 2002 а, б, 2006; DONOGHUE et al., 2003]. У представників роду *Cephalaria* гінецей складається з двох плодолистків (в формуванні плоду бере участь лише один з них), зав'язь нижня, з одним насіннєвим зачатком. Плід нерозкривний, одногніздий, термінологічно його визначають як горіх, горіхоподібний плід або, частіше, сім'янка з однією насінною та оплоднем, зрослим з нею. За формою плід чотиригранний, видовжений та дещо звужений до основи. В утворенні плоду беруть участь елементи оцвітини: власне чашечка та зовнішня чашечка. Зовнішня чашечка, яку називають епікалікс, обгорточка, або покривальце, що виникає в наслідок зростання чотирьох приквітничків, зростається з плодом та у сформованих і зрілих плодів стає лігніфікованою, що в подальшому сприяє захисту їх від зовнішніх чинників [PLYSKO, 2000]. Мікроструктури поверхні покривальця є вагомою видоспецифічною ознакою [ZAITSEVA, 2006]. Власне чашечка розташована на короткій ніжці на верхівці плоду у вигляді плюски або блюдця, по краю з численними дрібними шипиками, щетинками. На думку деяких авторів вона, як і епікалікс, є результатом спеціалізації, спрямованої до захисту та поширення плодів [EHRENDORFER, 1964; MAYER, 1998; MAYER, EHRENDORFER, 1999, 2000].

Насінини з тонкою спермодермою, рясним ендоспермом, що оточує прямий, добре диференційований з м'ясистими сім'ядолями зелений зародок. За анатомічною будовою перикарпій представлений екзо-, мезо- та ендокарпієм. Екзокарпій має один шар майже квадратних на перерізі клітин. Мезокарпій складається з різної кількості шарів клітин, містить склереїди і виконує механічну функцію. Ендокарпій утворений одним шаром великих паренхімних клітин [ZAITSEVA, 1998, 1999, 2001, 2002 а, б].

Варто зазначити, що характеристики плодів, які наводяться у «Флорах», «Визначниках» та інших наукових джерелах щодо роду *Cephalaria* обмежені. Зокрема, авторами монографічних оборок роду у регіональних флорах для ідентифікації таксонів у ключах використовувались переважно морфологічні ознаки пагонів (розміри, особливості опушення), листків (форма), суцвіття (включаючи листочки обгортки), приквітничків, оцвітини (колір, особливості чашечки), і лише при загальних характеристиках видів були використані декілька ознак плодів [BOBROV, 1932, 1957; КОТОВ, 1961; FERGUSON, 1976]. Серед публікацій останніх років особливої уваги заслуговує праця «A taxonomic revision of the genus *Cephalaria* (Caprifoliaceae) in Turkey» [GÖKTÜRK, SÜMBÜL, 2014], у якій наведено монографічну обробку 39 видів роду для флори Туреччини, серед яких лише один вид *C. transsylvanica* є також представником флори України. Використані морфологічні особливості досліджених

видів включали і карпологічні характеристики. Автори звернули увагу на форму та довжину плоду, наявність та кількість зубчиків на верхівці покривальця, наявність на ньому опушення, проте без будь-якої деталізації.

У нашому розумінні, дослідження карпологічних ознак (в тому числі на мікроморфологічному рівні) представників *Cephalaria* флори України дозволяє виявити нові або додаткові ознаки, важливі для діагностики таксонів, рослини яких знаходяться у стані плодоношення. Ці результати особливо важливі для видів з охоронним статусом, зокрема *C. demetrii* Bobrov та *C. litvinovii* Bobrov – зникаючі види, занесені до «Червоної книги України» [RED DATA BOOK, 2009].

Метою нашої роботи було на підставі макро- та мікроморфологічного дослідження плодів представників роду *Cephalaria* флори України надати їх уточнені детальні характеристики, та за результатами порівняльного аналізу отриманих даних виявити додаткові карпологічні ознаки для ідентифікації таксонів роду, переважно у стані плодоношення.

Матеріали та методи дослідження

Для дослідження був використаний матеріал з Національного гербарію Інституту ботаніки імені М.Г.Холодного НАН України (KW). Для вивчення морфологічних характеристик плодів використовували біокуляр МБС-9. Описи плодів та насінин проводили з використанням узагальненої в працях термінології [PLYSKO, 2000; BOBROV, 1932, 1957; ARTIUSHENKO, 1986; ZYMAN et al., 2004; 2011]. Мікроморфологічні особливості плодів вивчали під сканувальним електронним мікроскопом (SEM, JSM-6060 LA). Зразки напилювали шаром золота за стандартною методикою. Фотознімки загального вигляду насінин та мікроструктури їх поверхні проводили при збільшенні від $\times 15$ до $\times 5000$. Виміри розмірів елементів плодів виконано з використанням програми AxioVision Rel. 4,8.

На жаль, ми не мали можливості опрацювати зразки плодів виду *C. litvinovii* Bobrov (для флори України відомо лише одне місцезнаходження виду з Луганської області).

Результати досліджень та обговорення

У сучасних монографічних обробках роду *Cephalaria* для характеристики плодів використовувались лише декілька їх морфологічних ознак (розміри плодів, кількість ребер покривальця, наявність опушення) [GÖKTÜRK, SÜMBÜL, 2014; MANNING et al., 2014]. Ми мали наміри надати детальну характеристику плодам досліджених видів та звернути особливу увагу на характер опушення, його локалізацію та особливості трихом, інформацію про які ми не знайшли в літературі ні стосовно видів флори України ні інших видів роду.

Наводимо характеристики плодів досліджених видів за системою, яка представлена у «Флорі України» в обробці роду М.І. Котовим (1961).

Рід *Cephalaria* Schrad. ex Roem. & Schult.

Секція 1. *Leucocephalaria* Szabo

CEPHALARIA URALENSIS (Murray) Roem. et Schult. (Рис. 1)

Плоди 6,2–8,4 мм завдовжки, 1,5–2,4 мм завширшки, чотиригранні, видовжені, до верхівки майже не звужені, з видовжено-округлою основою. Грані дещо ребристі, з борозенками, переважно у верхній частині. Покривальце на верхівці по кутках закінчується зубчиками, які до 600–800 мкм завдовжки, проміжні зубчики ледь помітні. Мікроструктура поверхні плоду видовжено-горбкувато-ребриста. Поверхня плоду рівномірно густо опушена волосками двох типів: простими жорсткими, спрямованими

до верхівки та відстовбурченими, та поодинокими, 1–2-клітинними, з кулястими голівками, залозистими волосками. Прості волоски трубчасті, на верхівці загострені, 50–350 мкм завдовжки. Їх основи кулясті, діаметром у півтора рази більшим за діаметр волоска, з короткими звуженими «ніжками», та опуклі, дещо розширені. Мікроструктура їх поверхні бородавчата. Опушення зубчиків покривальця з простих вузько-конічних волосків, до 60 мкм завдовжки, гострих на верхівці, подібних до волосків усіх інших ділянок плоду (Таблиця). Власне чашечка розташована на короткій ніжці на верхівці плоду, густо опушена простими жорсткими волосками та з щетинками, які до 1 мм завдовжки. Забарвлення плоду – брудно-жовте, сіро-коричневе.

Досліджені зразки: Лівобережний злаково-лучний степ: Луганська обл., Міловський р-н, с. Великоцьке, Стрілецька степова цілина. 9.VIII 1956. З. Саричева (KW); Окресности Изюма. Берег Донца 1903 г. Собр. Данкова. Notae criticae: 26.XI 1954. М. Клоков (KW).

СЕРНАЛАРИА СОРИАЦЕА (Wild.) Steud. (Рис. 2)

Плоди 6–8 мм завдовжки, 1,5–2,3 мм завширшки, більш менш чотиригранні, видовжені, їх верхівка та основа дещо звужені. Грані з борозенками. Покривальце на верхівці закінчується 8 зубчиками, до 100 мкм завдовжки. Мікроструктура поверхні плоду тонко-ребристо-ямкувата. Поверхня плоду, крім нижньої частини, розсіяно опушена простими жорсткими та поодинокими м'якими волосками, спрямованими до верхівки та відстовбурченими, при основі плоду опушення густе і складається не лише з простих волосків, а й з коротких 1–2-клітинних залозистих волосків з кулястими голівками. Прості волоски переважно трубчасті, інколи сплюснені, стрічкоподібні, на верхівці загострені, 80–200 мкм завдовжки. Їх основи кулясті, діаметром майже таким же, як діаметр волоска, з короткими звуженими «ніжками», та опуклі, розширені. Мікроструктура їх поверхні бородавчата, але «бородавочки» не мають чіткої орієнтації, досить щільно розміщені по поверхні волоска (Таблиця). Зубчики покривальця майже голі. Власне чашечка розташована на короткій ніжці на верхівці плоду, у вигляді плюски або блюдця, з численними дрібними шипиками та щетинками. Забарвлення плоду брудно-жовте.

Досліджені зразки: 1. Крым, Ай-Петри, осыпь у Яйлы, извесняки. 2.VIII 1959. М. Котов, А. Евзеров, В. Романов (KW); 2. Южный берег Восточного Крыма, окр. Карадагской Биологической станции, известняковые скалы и склоны горы Сюрю-Кия. 19.IX 1947. М. Котов, Е. Карнаух (KW).

СЕРНАЛАРИА ДЕМЕТРИИ Bobrov (Рис. 3)

Плоди 5,3–6,3 мм завдовжки, 1,7–2,2 мм завширшки, дещо чотиригранні видовжені, до верхівки та до основи звужені. Грані ребристі, борозенчасті переважно у верхній частині. Покривальце на верхівці закінчується 8 короткими зубчиками, які густо вкриті волосками. Мікроструктура поверхні плоду зморшкувато-горбкувата. Поверхня рівномірно густо опушена простими м'якими та жорсткими волосками, спрямованими до верхівки та відстовбурченими, та поодинокими 1–2-клітинними залозистими волосками з кулястою або видовженою голівкою. Прості волоски трубчасті, але у нижній частині плоду наявні також сплюснені, стрічкоподібні волоски, всі вони на верхівці загострені, 100–300 мкм завдовжки.

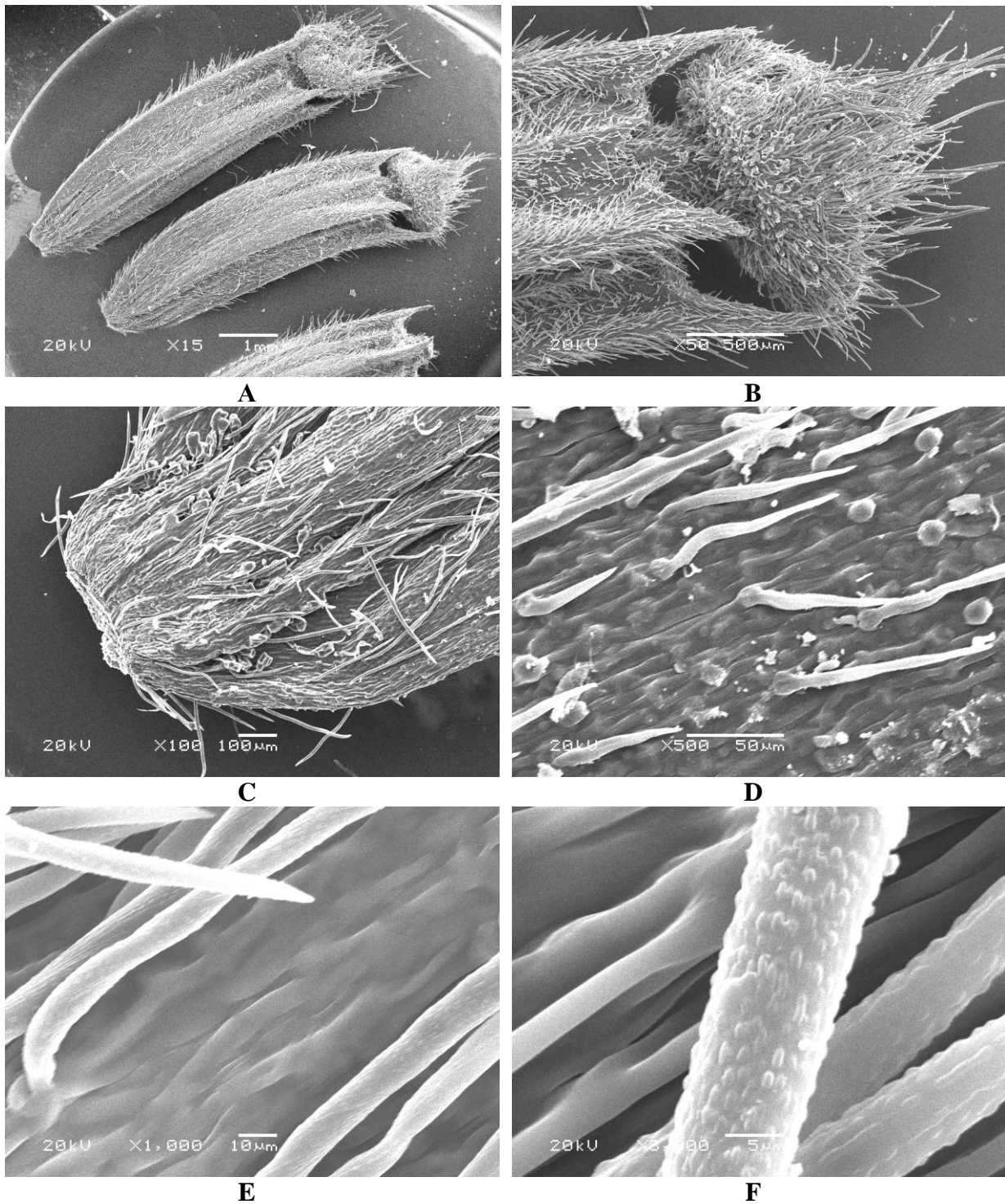


Рис. 1. Плід *Cephalaria uralensis* (сканувальний електронний мікроскоп): А – загальний вигляд плоду; В – верхня частина плоду з власне чашечкою; С – нижня частина плоду; D, E – фрагмент поверхні плоду з простими трубчастими волосками; F – поверхня волоска.

Fig. 1. Fruit of *Cephalaria uralensis* (scanning electron microscopy micrographs): A – general view of the fruit; B – the upper part of the fruit with proper calyx; C – the lower part of the fruit; D, E – section of the fruit's surface with simple tubular hairs; F – hair surface.

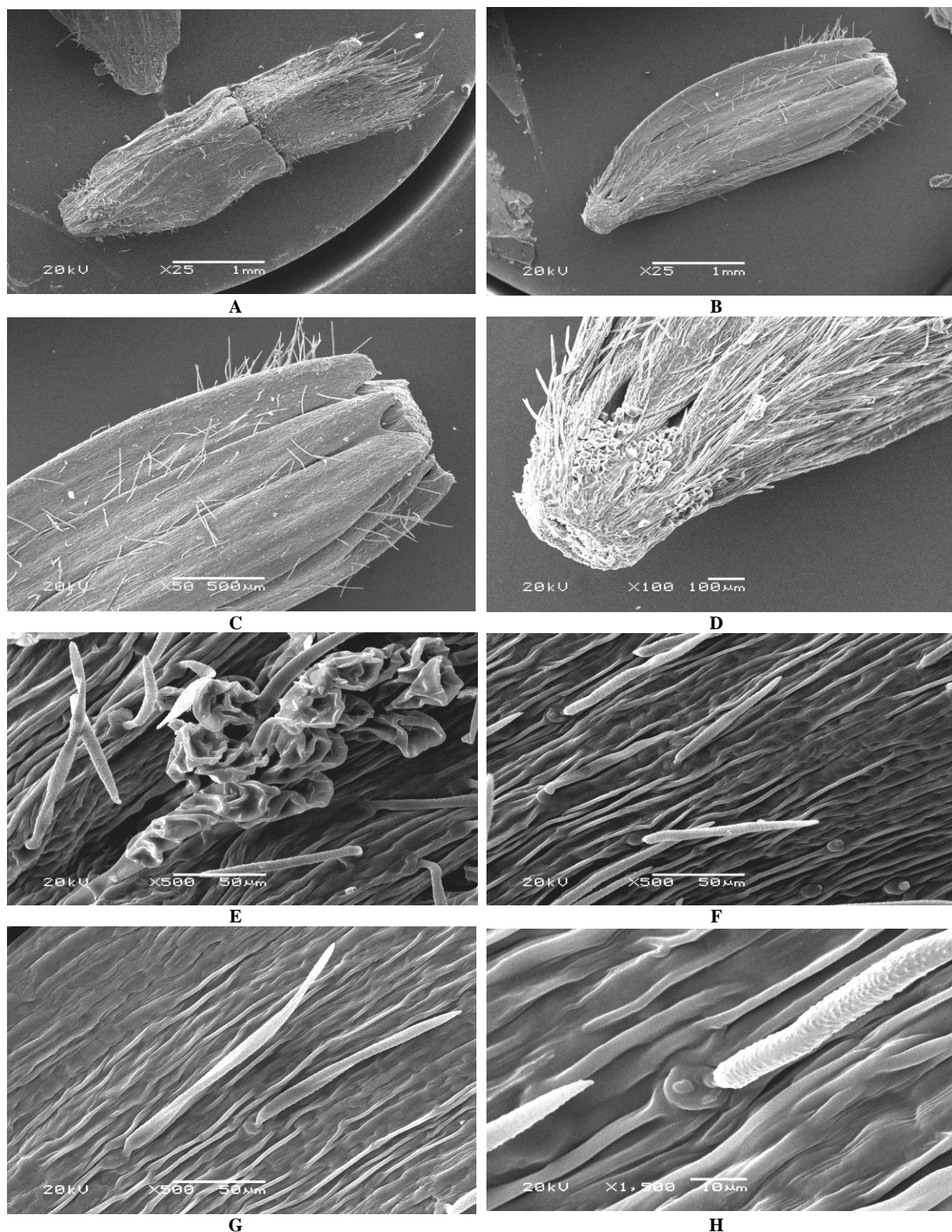


Рис. 2. Плід *Cephalaria coriacea*: А – загальний вигляд недозрілого плоду з власне чашечкою; В – загальний вигляд зрілого плоду без власне чашечки; С – верхня частина плоду; D – нижня частина плоду; E – прості та залозисті волоски на поверхні плоду; F – фрагмент поверхні з простими трубчастими волосками; G – фрагмент поверхні з стрічкоподібними волосками; H – окремий простий волосок з бородавчастою поверхнею.

Fig. 2. Fruit of *Cephalaria coriacea* (scanning electron microscopy micrographs): A – general view of an unripe fruit with proper calyx; B – general view of a mature fruit without own calyx; C – the upper part of the fruit; D – the lower part of the fruit; E – simple and glandular hairs on the fruit surface; F – fragment of the fruit's surface with simple tubular hairs; G – fragment of the fruit's surface with ribbon-like hairs; H – a separate simple hair with a verrucose surface.

Волоски з кулястими основами, діаметр яких у півтора рази більший за діаметр волоска, з короткими «ніжками» спостерігаються у нижній частині плоду, а з дещо опуклими розширеними основами – на поверхні усієї іншої частини плоду. Мікроструктура поверхні волосків гладенька, без горбочків та бородавчастих утворів (Таблиця). Зубчики покривальця густо опушені подібними волосками. Власне чашечка розташована на короткій ніжці на верхівці плоду та густо опушена залозистими та простими волосками. Забарвлення брудно-жовте.

Досліджені зразки: АР Крим, Ленінський р-н, східн. окол. с. Золоте, Карадазький РЛП, петрофітні степи на схилах Азовського моря, не часто. 11.09.2011. Зібр. Коломійчук В.П., 29.09.2011. Визн. Коломійчук В.П. 114113 (KW); Крим, Карадаг, біля підніжжя хр. Сюрю-Кая, на степових схилах, 06 вересня 2012 р. Зібр. Визн. М.С. Каліста. 116625 (KW).

Секція 2. *Echinocephalae* Lange

СЕРНАЛАРИА TRANSYLVANICA (L.) Roem. et Schult. (Рис. 4)

Плоди 4,3–5,2 мм завдовжки, 1,3–1,9 мм завширшки, дещо чотиригранні видовжені, до верхівки дещо звужені, з видовжено-округлою основою. Грані ребристі, борозенчасті переважно у верхній частині. Покривальце на верхівці закінчується 8 або 4 маленькими майже рівними між собою зубчиками, 250–400 мкм завдовжки. Мікроструктура поверхні плоду горбкувато-ребриста. Поверхня плоду рівномірно густо опушена простими жорсткими волосками, спрямованими до верхівки та відстовбурченими, у верхній частині плоду поодинокі трапляються 1–2-клітинні залозисті волоски з кулястою голівкою. Прості волоски трубчасті, на верхівці загострені, 60–300 мкм завдовжки. Їх основи кулясті, діаметром в два рази більшим за діаметр волоска, з короткими звуженими «ніжками». Мікроструктура їх поверхні майже гладенька або з ледь помітними дрібними горбочками (Таблиця). Опушення зубчиків покривальця з простих вузько-конічних волосків, до 60 мкм завдовжки, гострих на верхівці, з опуклими розширеними основами, від яких відходять у різні боки ребристі потовщення поверхні. Власне чашечка розташована на короткій ніжці на верхівці плоду, густо опушена простими жорсткими волосками, з щетинками, які до 1 мм завдовжки. Забарвлення плоду брудно-жовте.

Досліджені зразки: Сталинская обл., Первомайский р-н, Юрьевка, глинистий склон. 29.VIII 1930. Е. Полонская. Notae criticae 27.XI 1954. М. Котов (KW); Одеська обл., с.м.т. Ширяєве. Схили на березі р. Великий Куяльник. 18.08.1971. Л. Крицька (KW).

За результатами аналізу макроморфологічних ознак плодів представників роду *Cephalaria* (у межах флори України) нами підтверджено, що за формою плоди всіх видів подібні: чотиригранні, видовжені, грані ребристі, борозенчасті переважно у верхній частині. Відмінні види за деякими особливостями основи та верхівки плоду. Рослини *C. coriacea* та *C. demetrii* з плодами, які звужені до верхівки та до основи, у *C. uralensis* та *C. transsylvanica* вони до верхівки майже не звужені, з видовжено-округлою основою. Покривальце на верхівці закінчується зубчиками, довжина яких від 100 мкм (*C. coriacea*) до 600–800 мкм (*C. uralensis*). Власне чашечка розташована на короткій ніжці на верхівці плоду, густо опушена та щетиниста.

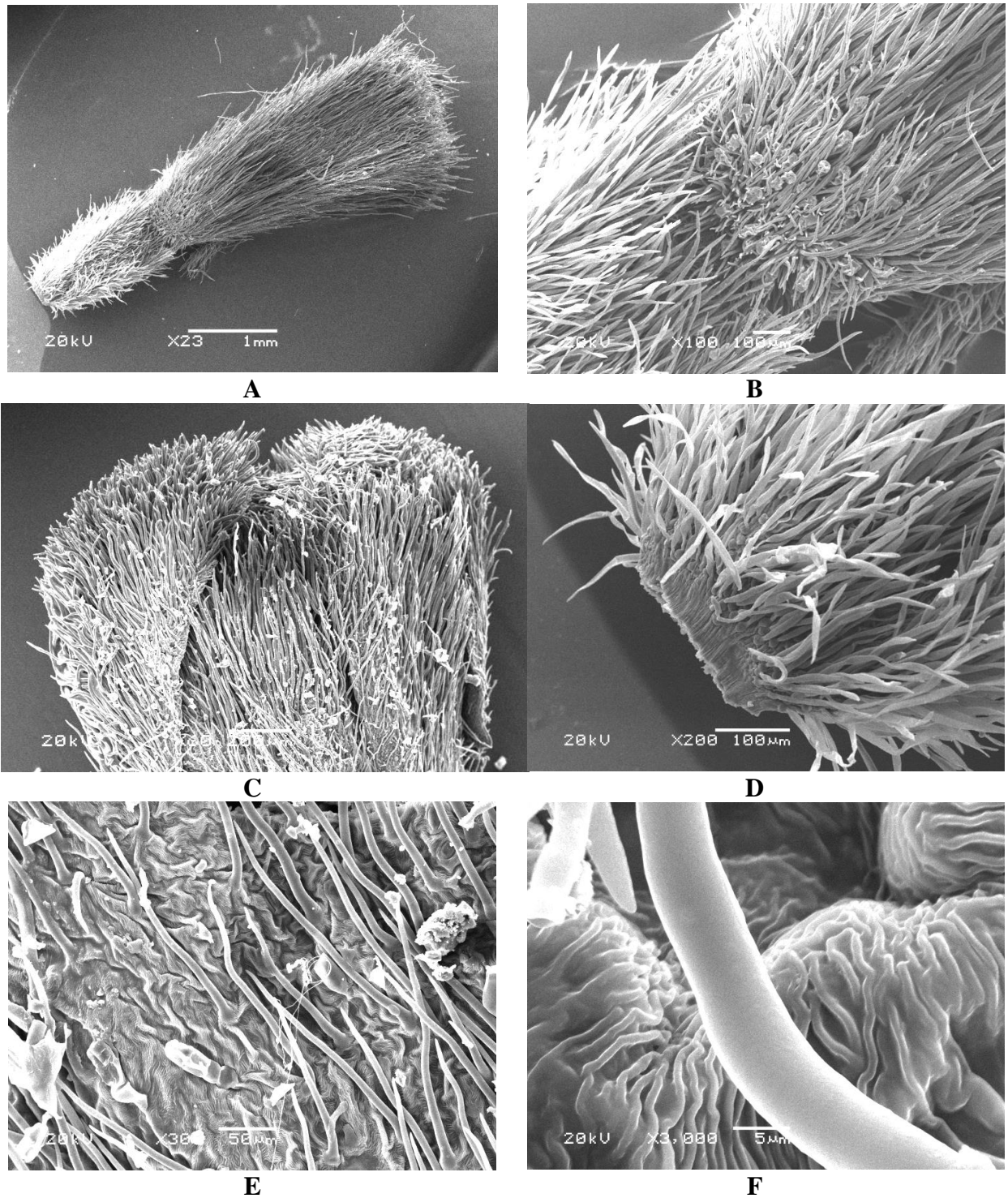
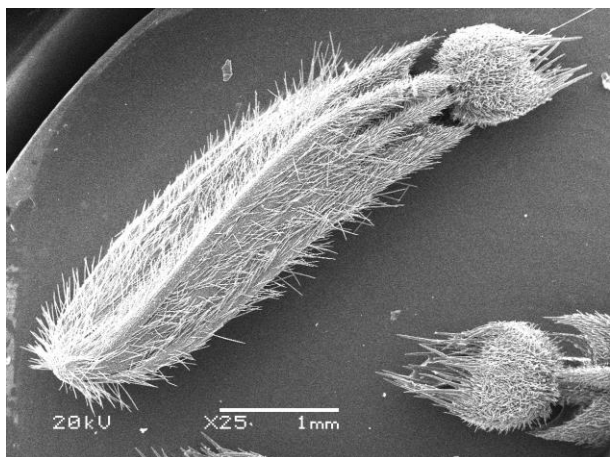
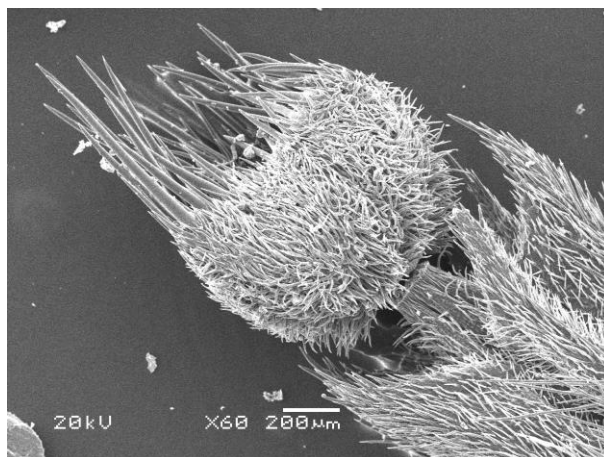


Рис. 3. Плід *Cephalaria demetrii*: А – загальний вигляд незрілого плоду з власне чашечкою; В – верхня частина плоду з власне чашечкою; С – верхня частина плоду без власне чашечки; D – нижня частина плоду; Е – прості та залозисті волоски на поверхні плоду; F – фрагмент простого волоска.

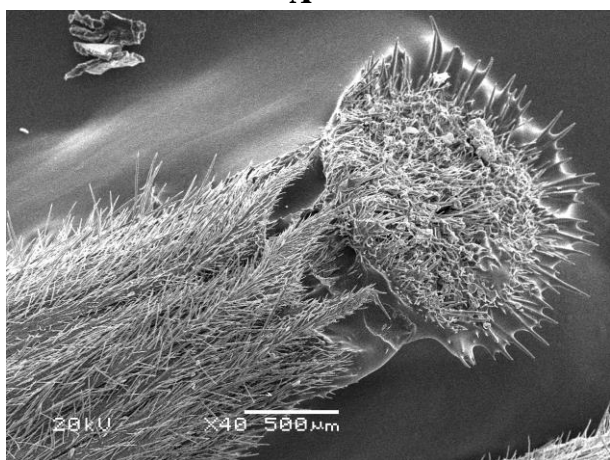
Fig. 3. Fruit of *Cephalaria demetrii* (scanning electron microscopy micrographs): A – general view of an unripe fruit with its own calyx; B – the upper part of the fruit proper calyx; C – the upper part of the fruit without proper calyx; D – the lower part of the fruit; E – simple and glandular hairs on the surface of the fruit; F – fragment of simple hair.



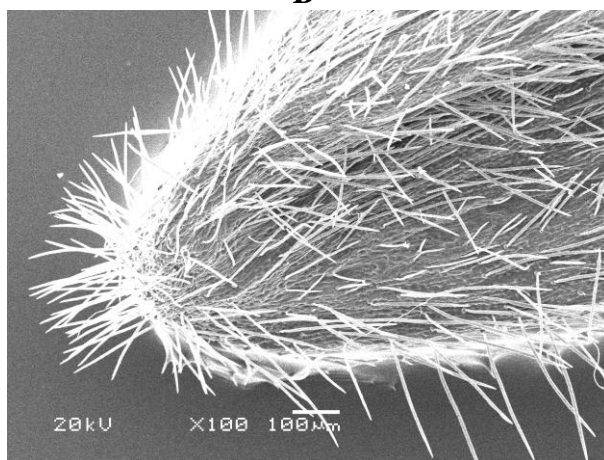
A



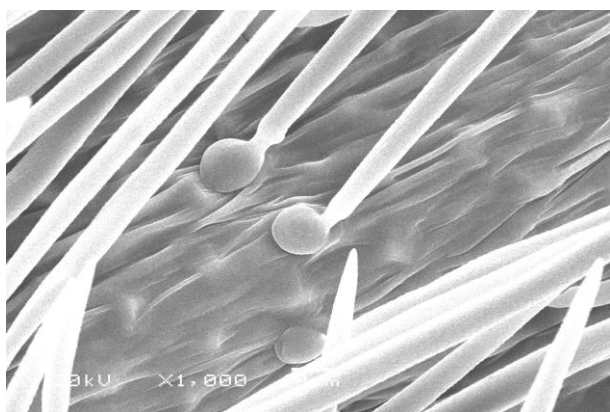
B



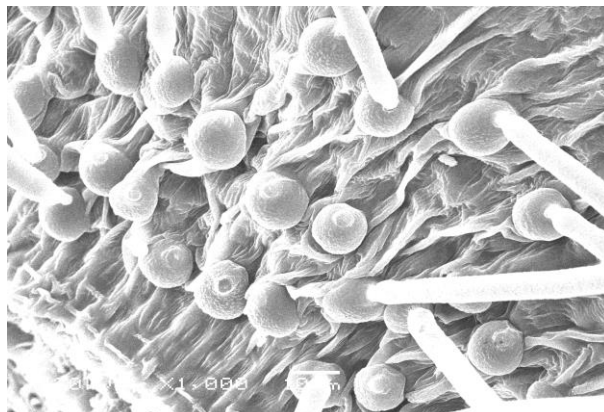
C



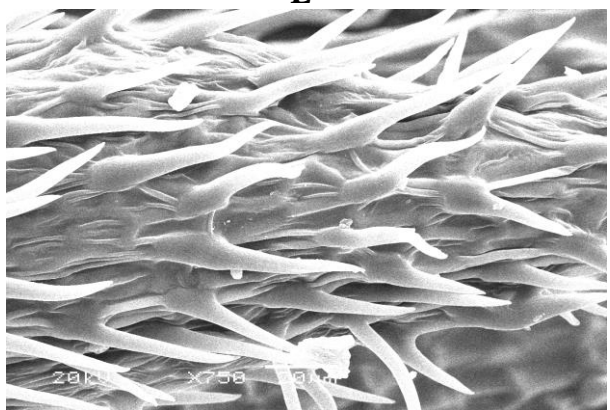
D



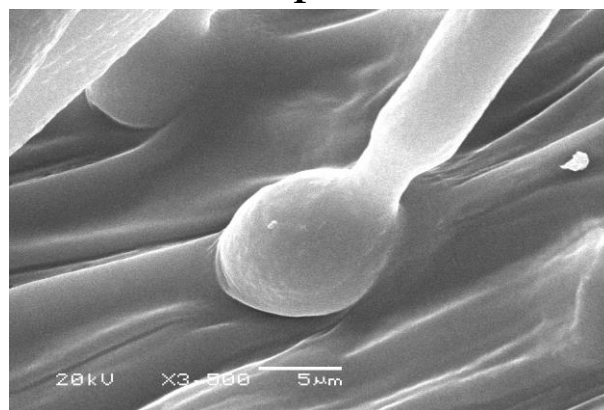
E



F



G



H

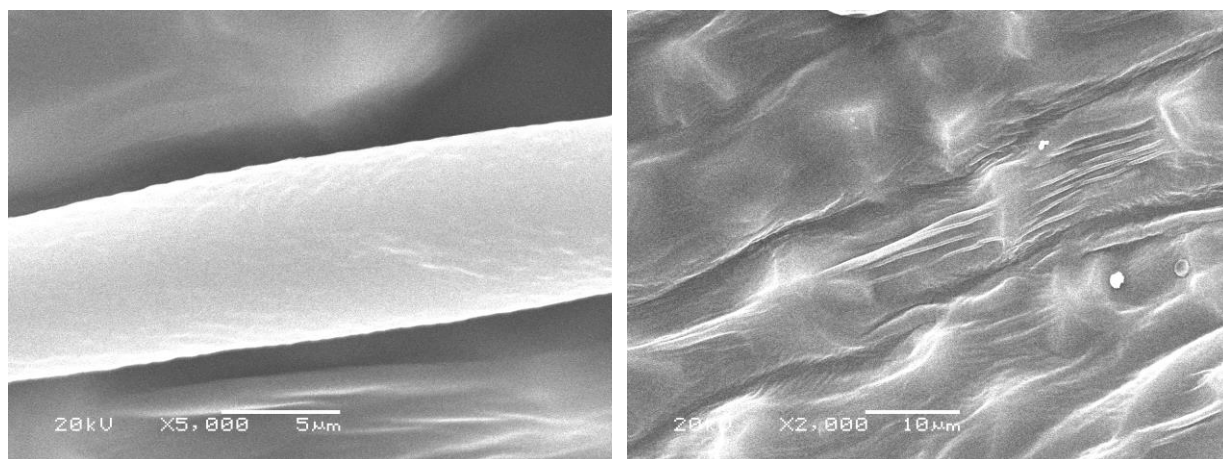


Рис. 4. Плід *Cephalaria transsylvanica*: А – загальний вигляд плоду; В, С – верхня частина плоду з власне чашечкою; D – нижня частина плоду; Е, F – фрагмент поверхні (до верхівки плоду) з простими трубчастими волосками; G – фрагмент поверхні зубчиків покривця з простими трубчастими волосками; H – окремий простий волосок; I – поверхня волоска; J – фрагмент поверхні плоду (ділянка між волосками).

Fig. 4. Fruit of *Cephalaria transsylvanica* (scanning electron microscopy micrographs): A – general view of the fruit; B, C – the upper part of the fruit proper calyx; D – the lower part of the fruit; E, F – fragment of the surface (to the apex of the fruit) with simple tubular hairs; G – fragment of the surface of the denticle of the calyx with simple tubular hairs; H – a separate simple hair; I – hair surface; J – section of the surface of the fruit (the part between the hairs).

Особливості опушення плодів представників роду *Cephalaria* флори України

Таблиця

Fruits pubescence features of the genus *Cephalaria* in the flora of Ukraine

Table

Ознака	Таксон			
	Секція <i>Leucocephalaria</i>			Секція <i>Echinocephalae</i>
	<i>C. uralensis</i>	<i>C. coriacea</i>	<i>C. demetrii</i>	<i>C. transsylvanica</i>
Опушення плоду	густе, рівномірне по усій поверхні	розсіяне, рівномірне по усій поверхні, густе при основі	густе, рівномірне по усій поверхні	густе, рівномірне по усій поверхні
Прості волоски	жорсткі	жорсткі + м'які	жорсткі + м'які	жорсткі
Форма простих волосків	трубчасті	трубчасті, інколи стрічкоподібні	трубчасті, інколи стрічкоподібні	трубчасті
Основа простих волосків	опукла, розширена та куляста, з діаметром в півтора рази більшим за діаметр волоска	опукла, розширена та куляста, з діаметром майже рівним діаметру волоска	опукла, розширена та куляста (у нижній частині плоду), з діаметром в півтора рази більшим за діаметр волоска	опукла, розширена (зубчики) та куляста, з діаметром в два рази більшим за діаметр волоска
Мікроструктура поверхні простих волосків	бородавчаста	бородавчаста	гладенька	майже гладенька або з ледь помітними дрібними горбочками
Залозисті волоски	густо, при основі плоду та окремо по всій поверхні плоду	густо, при основі плоду	поодинокі, по всій поверхні плоду	поодинокі, у верхній частині плоду
Форма залозистих волосків	1–2-клітинні, з кулястою голівкою	1–2-клітинні, з кулястою голівкою	1–2-клітинні, з кулястою або видовженою голівкою	1–2-клітинні, з кулястою голівкою

Значна увага нами була приділена дослідженню мікроморфологічних ознак, зокрема мікроструктурі поверхні та особливостям опушення плодів. За особливостями мікроструктури поверхні плоди трьох видів роду майже подібні: у *C. transsylvanica* і *C. uralensis* поверхня горбкувато-ребриста, у *C. coriacea* вона ямчасто-ребриста. Серед досліджених видів *Cephalaria* за міроструктурою поверхні виокремлюється *C. demetrii* зі зморшкувато-горбкуватою поверхнею.

Нами встановлено, що поверхня плодів опушена волосками двох типів: простими та залозистими (Рис. 1–4; Таблиця). Поверхня плодів рівномірно густо опушена у всіх видів, крім *C. coriacea*, плоди якої розсіяно опушені, за винятком нижньої частини, де опушення густе. Відмічені прості жорсткі волоски у *C. uralensis* і *C. transsylvanica* та жорсткі і м'які у *C. coriacea* і *C. demetrii*. За формою вони трубчасті, з загостреною верхівкою у плодів всіх видів, але у опушенні двох видів трапляються стрічкоподібні волоски (*C. demetrii* у нижній частині плоду та *C. coriacea* по всій поверхні).

Волоски мають опуклі розширені або кулясті основи, з короткими звуженими «ніжками». Серед усіх видів чітко вирізняється *C. transsylvanica* за найбільшою кулястою основою, діаметр якої удвічі перевищує діаметр волоска. Мікроструктура поверхні простих волосків двох типів: бородавчаста у *C. uralensis* і *C. coriacea* та гладенька у *C. demetrii* і *C. transsylvanica* (іноді з майже непомітними дрібними горбочками).

Плоди видів *Cephalaria* дещо відмінні за локалізацією залозистого опушення. Так у *C. demetrii* і *C. uralensis* вони наявні по всій поверхні, у *C. transsylvanica* трапляються поодинокі залозисті волоски у верхній частині плоду, у *C. coriacea* – при основі плоду. Залозисті волоски за формою 1–2-клітинні з кулястими головками у *C. coriacea*, *C. transsylvanica* і *C. uralensis*, у *C. demetrii* головки можуть бути також видовжені.

Висновки

За результатами опрацювання літературних джерел та аналізу власних даних морфологічного дослідження уточнено детальні характеристики плодів представників роду *Cephalaria* (в межах флори України). У результаті дослідження плодів на мікроморфологічному рівні встановлено особливості структури їх поверхні та опушення, яке представлено простими (жорсткими і м'якими) та залозистими волосками, описано особливості форми цих волосків та мікроструктури поверхні простих волосків, відзначена чітка локалізація волосків на певних ділянках поверхні плоду. Виявлені карпологічні ознаки, які ми пропонуємо використовувати для точнішого визначення видів у стані плодоношення: мікроструктура поверхні, локалізація і щільність опушення плодів, особливості будови простих волосків.

References

- ANGIOSPERM Phylogeny Group III (APG III). (2009). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot. J. Linn. Soc.*, **161**: 105–121. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x>
- ANGIOSPERM Phylogeny Group IV (APG IV). (2016). An update of the Angiosperm phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Bot. J. Linn. Soc.*, **181**: 1–20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- ARTIUSHENKO Z.T., FEDOROV A.A. (1986). *Atlas po opisatelnoi morfologii vysshykh rastenyi. Plod.* Leningrad: Nauka, 393 p. (in Russian)
- AVINO M., TORTORIELLO G., CAPUTO P. (2009). A phylogenetic analysis of *Dipsacaceae* based on four DNA regions. *Plant Syst. Evol.*, **279**: 69–86. doi: 10.1007/s00606-009-0147-y
- BELL C.D., DONOGHUE M.J. (2005). Dating the diversification of *Dipsacales*: comparing models, genes, and evolutionary implications. *Am. J. Bot.*, **92**: 284–314. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.2.284>
- BELL C.D., EDWARDS E.J., KIM S.-T., DONOGHUE M.J. (2001). *Dipsacales* phylogeny based on chloroplast DNA sequences. *Harvard Pap. Bot.*, **6**(2): 481–499.

- BOBROV E.H. (1932) K poznaniyu roda *Cephalaria* Schrad. III. Mnogoletnye vydy SSSR. *Bot. zhurn.*, **17**(5–6): 483–505. (in Russian)
- BOBROV E.H. (1957). *Semeystvo Dipsacaceae*. In: Flora SSSR, 24: 10–91. Shyshkyn B.K., Bobrov E.H. (eds.). Moscow; Leningrad: Yzd-vo Akademiyi Nauk (in Russian)
- CAPUTO P., COZZOLINO S. (1994). A cladistic analysis of Dipsacaceae (Dipsacales). *Plant Syst. Evol.*, **189**: 41–61. <https://doi.org/10.1007/BF00937577>
- CAPUTO P., COZZOLINO S., MORETTI A. (2004). Molecular phylogenetics of *Dipsacaceae* reveals parallel trends in seed dispersal syndromes. *Plant Syst. Evol.*, **246**: 163–175. <https://doi.org/10.1007/s00606-004-0154-y>.
- CARLSON S.E., MAYER V., DONOGHUE M.J. (2009). Phylogenetic relationships, taxonomy, and morphological evolution in *Dipsacaceae* (Dipsacales) inferred by DNA sequence data. *Taxon*, **58**(4): 1075–1091.
- DONOGHUE M.J., OLMSTEAD R.G., SMITH J., PALMER J.D. (1992). Phylogenetic relationships of *Dipsacales* based on *rbcL* sequences. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, **79**: 333–345. <https://doi.org/10.2307/2399772>
- DONOGHUE M.J., BELL C.D., WINKWORTH R.C. (2003). The evolution of reproductive characters in *Dipsacales*. *Int. J. Plant Sci.*, **164**(5 Suppl.): 453–464. <https://doi.org/10.1086/376874>
- EHRENDORFER F. (1964). Über stammesgeschichtliche Differenzierungsmuster bei den Dipsacaceen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, **77** (Sondernummer): 83–94.
- FERGUSON I.K. (1976). *Cephalaria* Schrader. In: Tutin T.G., Heywood V.H et al. (eds). *Flora Europae*, 4: 57–58. Cambridge: Cambridge University Press.
- GÖKTÜRK R.S., SÜMBÜL H.A. (2014). taxonomic revision of the genus *Cephalaria* (Caprifoliaceae) in Turkey. *Turk. J. Bot.*, **38**: 927–968. <https://doi.org/10.3906/bot-1310-6>.
- IPNI. (2019). IPNI. The International Plant Names Index. <http://www.ipni.org/index.html>. KAMELYNA O.P. (1981). *Semeistvo vorsiankovye (Dipsacaceae)*. In: *Zhyzn rastenyi*, 5 (2): 383–385. Moscow: Prosveshchenye. (in Russian)
- KOTOV M.I. (1961). *Rodyna Dipsacaceae Lindl.* In: *Flora URSS*, 10: 339–379. Kotov M.I. (ed.). Kyiv: Vyd-vo Akademiyi Nauk USSR. (in Ukrainian)
- MAJSURYAN N.A., ATABEKOVA A.Y. (1978). *Opredelytel semyan y plodov sornyx rastenyj*. Yzd. 2-e, pererabotannoe y dopolnennoe. Moscow: Kolos. 288 p. (in Russian)
- MANNING J.C., GOLDBLATT P., JOHNS A. (2014). A taxonomic review of *Cephalaria* (Dipsacaceae) in the Cape Floristic Region. *South. African Journal of Botany*, **94**: 195–203. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2014.07.004>
- MAYER V., EHRENDORFER F. (1999). Fruit differentiation, palynology, and systematics in the *Scabiosa* group of genera and *Pseudoscabiosa* (Dipsacaceae). *Pl. Syst. Evol.*, **216**: 135–166. <https://doi.org/10.1007/BF00985103>
- MAYER, V.E. (1998). Evolution and function of fruit structures in *Dipsacaceae*. *Am. J. Bot.*, **85** (6, suppl.): 143.
- MAYER V., EHRENDORFER F. (2000). Fruit differentiation, palynology, and systematics in *Pterocephalus* Adanson and *Pterocephalodes*, gen. nov. (Dipsacaceae). *Bot. J. Linn. Soc.*, **132**: 247–278.
- MOSYAKIN S.L., FEDORONCHUK M.M. (1999). *Vascular Plants of Ukraine. A nomenclature Checklist*. Kiev, 345 p.
- PLYSKO M.A. (2000). *Semeistvo Dipsacaceae*. In: *Sravnitel'naya anatomia semyan. Dvudolnye. Rosidae II*, 6: 400–407. S.-Peterburg: Nauka. (in Russian)
- RED data book of Ukraine. Plant kingdom (2009). Didukh Ya.P. (ed). Kyiv: Globalkonsalting, 912 p. (in Ukrainian).
- REVEAL J.L. (2012). An outline of a classification scheme for extant flowering plants. *Phytoneuron*, **37**: 1–221.
- TAKHTAJAN A. (1997). *Diversity and classification of flowering plants*. New York: Colum. Univ. Press. 643 p.
- TAKHTAJAN A. (2009). *Flowering Plants*. Ed. 2. New York: Springer-Verlag, 871 p. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9609-9>
- TAKHTAJAN A.L. (1987). *Sistema magnoliofitov*. Leningrad: Nauka, 439 p. (in Russian).
- VERLAQUE R. (1977). Importance du fruit dans la détermination des *Dipsacaceae*. *Bull. Soc. Bot. France*, **124**: 515–527.
- VERLAQUE R. (1984). A biosystematic and phylogenetic study of the *Dipsacaceae*. *Plant Biosystematics* (ed. by R. Grant): 307–320. Toronto: Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-295680-5.50025-1>.
- ZAITSEVA E.S. (1998). Sravnitel'naya anatomia plodov semeistva Dipsacaceae v svyazy s voprosamy eho fylohenyy. *Problemy botanyky na rubezhe XX–XXI vekov: Tez. dokl., predstavl. 2* (10) Syezdu Russkoho botan. o-va, Sankt-Peterburh, 26–29 maya 1998. T.2.: 36. Sankt-Peterburg. (in Russian)
- ZAITSEVA E.S. (1999). Sravnitel'naya karpolohiya predstavytelei poriadka Dipsacales v svyazy s voprosamy ykh systematyky y fylohenyy. *Materyaly X Moskovskoho soveshchanyia po fylohenyy rastenyi*. Moscow: 80–82. (in Russian)
- ZAITSEVA E.S. (2001). Sravnitel'naya karpolohiya y palynolohiya predstavytelei semeistv Dipsacaceae y Morinaceae. *Aktualni problemy botanyky ta ekolohii. Materyaly konferentsii molodykh vchenykh-*

botanikiv Ukrainy, 20-23 serpnia 2001 roku, smt. Znob-Novhorodske, Natsionalnyi pryrodnyi park «Desniansko-Starohutskiy»: 36–37, Nizhyn. (in Ukrainian)

ZAITSEVA E.S. (2002a). Karpolohycheskye y palynolohycheskye materyaly k systematyke poriadka Dipsacales. *Tez. dokl. II Mezhdunar. konf. po anatomyy y morfolohyy rastenyi, 14-18 oktiabria 2002 hoda: 114. Sankt-Peterburg. (in Russian).*

ZAITSEVA E.S. (2002b). Systematyka y napravleniia evoliutsyy poriadka Dipsacales. *Doklady TSKhA., 274: 46–49. Moskow: Yzd-vo MSKhA. (in Russian)*

ZAITSEVA E.S. (2006). *Sravnitelnaia karpolohyia poriadka Dipsacales v sviazy s voprosami ego systematyki: PhD thesis. Moskow. (in Russian)*

ZYMAN S.M., HRODZYNSKYI D.M., BULAKH O.V. (2011). *Latynsko-anhlo-rosiisko-ukrainskyi slovnyk terminiv z morfolohii ta systematyky sudynnykh roslyn. Kyiv: Nauk. Dumka, 284 p. (in Ukrainian).*

ZYMAN S.M., MOSYAKIN S.L., BULAKH O.V., TSARENKO O.M. (2004). *Iliustrovanyi dovidnyk z morfolohii kvitkovykh roslyn. Uzhhorod: Medium, 156 p. (in Ukrainian).*

Рекомендує до друку
Шаповал В.В.

Отримано 12.02.2019

Адреси авторів:

*О.М. Царенко
О.В. Булах
Н.Г. Дремлюга
Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН
України
вул. Терещенківська, 2
Київ, 01601
Україна
tsarenko_olga@ukr.net*

Authors' addresses:

*O.M. Tsarenko
O.V. Bulakh
N.G. Dremluga
M.G. Kholodny Institute of Botany
National Academy of Sciences of Ukraine
Tereschenkivska str., 2
Kyiv, 01601
Ukraine
tsarenko_olga@ukr.net*