

ORIGINAL PAPERS

Flower and fruit micromorphology and anatomy in *Circaea lutetiana* (Onagraceae)

Anastasiya V. ODINTSOVA **Affiliation**

Ivan Franko National University
of Lviv, Lviv, Ukraine

Correspondence

Anastasiya Odintsova
anastasiya.odintsova@lnu.edu.ua

Funding information

not support

Co-ordinating Editor

Viktor Schapoval

Data

Received: 6 March 2026

Revised: 7 May 2026

Accepted: 25 May 2026

Published: 30 June 2026

e-ISSN 2308-9628

<https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2026-22-2-4>

**ABSTRACT**

Questions: In the genus *Circaea*, many important floral and fruit traits remain insufficiently studied which precludes congruence between molecular and non-molecular data in systematics and hampers understanding of morphological evolution within the Onagraceae family.

Location: fixed specimens of *Circaea lutetiana* flowers and fruits from Lviv and Zakarpattia regions.

Materials and methods: permanent and temporal preparations, light microscope technique, gynoecium micromorphology, vascular anatomy, fruit and seed coat anatomy.

Nomenclature: [Wagner et al. 2007](#), [POWO 2026](#).

Results: The investigation revealed that sepals, petals, stamens, nectary disc, and the style are all inserted at the top end of the ovary neck, previously termed the floral tube or hypanthium. The bilocular ovary is composed of synascidiate and symplicate zones with apical septa in the latter. Each ovule is attached to the top of synascidiate zone and is provided by trans-septal vascular bundles from both septal veins. Two dorsal and two septal veins supply the inferior ovary till the top of the ovary neck, where they branch into traces of floral organs and vascular bundles supplying the nectary. After anthesis, ovary neck separates from the locular part and falls away together with the attached floral organs. Fruit wall is largely parenchymatous. It is composed of unilayered exocarp, homogenous compact mesocarp and unlignified endocarp. During fruit development, the inner 1–2 subepidermal layers of the mesocarp becomes to lignify. Two types of one-celled epidermal trichomes were found on the ovary wall: lignified stiff uncinata (hooked) and glandular clavate-tipped hairs. Seed coat is composed of a multilayered testa and bilayered tegmen. The mesotesta consists of 5–6 layers; endotesta and exotegmen are lignified. The fruit type is defined as a two-stoned pyrenarium based on the ovary structure and fruit wall anatomy.

Conclusions: Our study provides deeper insight into the internal structure of flower and fruit of *Circaea lutetiana*. The inner gynoecium structure, fruit wall and seed coat anatomy were examined for the first time in the genus *Circaea*. Newly revealed traits, such as lignified subepidermal layer of the mesocarp, trans-septal ovule supply, and glandular trichomes, also occur in *Epilobium* and *Oenothera* species, offering new perspectives on the morphological evolution within the Onagraceae.

KEYWORDS

epidermal trichomes, gynoecium, pyrenarium, seed coat, vascular anatomy

CITATION

Odintsova, A. (2026). Flower and fruit micromorphology and anatomy in *Circaea lutetiana* (Onagraceae). *Chornomorski Botanical Journal* 22 (2): 186–198. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2026-22-2-4>

ВСТУП

Родина Onagraceae (17–22 роди та близько 650 види) характеризується значним рівнем аутапоморфій як в межах порядку Myrtales, так і серед покритонасінних загалом (Kubitzki 2007). Зокрема, специфічними ознаками репродуктивної сфери Onagraceae є моноспоричний 4-ядерний зародковий мішок *Oenothera*-типу; вісцинові нитки, що з'єднують пилкові зерна у ланцюжки під час запилення; септовані пиляки; кристали оксалату кальцію у вигляді рафід, що не характерно для дводольних, та інші ознаки (Conti *et al.* 1993, <https://www.mobot.org/mobot/research/APweb/>). Філогенія родини була досліджена за допомогою молекулярних та комплексних методів, які підтвердили несподівану спорідненість монофілетичних родів *Circaea* та *Fuchsia*, для яких практично не виявлено спільних морфологічних апоморфій (Conti *et al.* 1993, Levin *et al.* 2003, Xie *et al.* 2009, Luo *et al.* 2021, Overson *et al.* 2023, Ou *et al.* 2025). Ці роди відрізняються як за життєвою формою, так і за типом ареалу, але обидва мають нерозкривні плоди – сухий одно-двонасінний плід в *Circaea* та ягода у *Fuchsia*. Натомість, більшість представників родини Onagraceae мають 4-гнізду нижню зав'язь та коробчастий плід; для багатьох з них детально вивчалась ультраструктура поверхні насінини та анатомічна структура оплодня у зв'язку із питаннями таксономії (Eyde 1978, 1982, Tobe *et al.* 1987, 1988, Rostanski *et al.* 2010).

Представники роду *Circaea* чітко відрізняються від інших родів Onagraceae дрібними двочленими квітками та редукованими вісциновими нитками на пилових зернах. На сьогодні визнають від 8 до 11 видів роду та кілька гібридів (<https://powo.science.kew.org/>, Wagner & Hoch 2005, Xie *et al.* 2009). Таксономія та еволюція цього невеликого роду була детально досліджена у монографії Boufford (1982), але низка морфоанатомічних характеристик не були відомі як на стан кінця XX століття, так і досі залишаються не дослідженими у жодного представника роду, наприклад внутрішня структура гінецею, тип плацентації, анатомія оплодня та насінної шкірки. Це зумовлює невизначеність у найменуванні плодів у видів роду *Circaea*, зокрема, плід називають нерозкривною коробочкою, карцерулою, горіхом або сім'янкою (Spjut 1994, Bojňanský & Fargašová 2007, Wagner *et al.* 2007, Xie *et al.* 2009). В контексті з'ясування загальної філогенії родини Onagraceae та еволюції плодів в межах родини, дослідження морфоанатомії квітки і плоду в роді *Circaea* може допомогти прояснити його близьку спорідненість з родом *Fuchsia* та з'ясувати родинні зв'язки з представниками родів, які мають коробчасті плоди.

В Україні за сучасними даними наводять близько 50 видів з 5 родів родини Onagraceae (Fedoronchuk 2023): *Circaea*, *Clarkia*, *Epilobium*, *Ludwigia* та *Oenothera*. Серед них лише у представників роду *Circaea* (*C. lutetiana*, *C. intermedia*, *C. alpina*) плоди нерозкривні, одно- або двонасінні. Діагностичні зовнішні ознаки квітки і плоду у видів роду *Circaea* наведені та проілюстровані в численних публікаціях (Raven 1963, Boufford 1982, 1987, Boufford *et al.* 1990, Bojňanský & Fargašová 2007). За Eichler (1878), у *Circaea lutetiana* квітки двочленні у всіх колах, чашолистки і тичинки трансверзальні, пелюстки і плодолистки медіанні, гнізда зав'язі однонасінні. Завданнями цього дослідження було встановити внутрішню структуру гінецею (вертикальну зональність), структуру провідної системи квітки (васкулярну анатомію) та анатомію оплодня і насінної шкірки у *Circaea lutetiana* для можливості порівняння з даними для інших родів родини Onagraceae.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Квітки і плоди *Circaea lutetiana* на різних стадіях розвитку збирали у природних умовах і фіксували в 70% етанолі. Використали матеріали з різних точок збору: (1) м. Львів, парк «Високий Замок», (2) с. Кваси, Рахівський район Закарпатської області, буковий ліс поблизу Високогірного біостаціонару Львівського Університету, (3) с. Чинадійово, Мукачівський район Закарпатської області, буковий ліс біля водоспаду

Скакало. Морфологічну будову плоду вивчали на тотальних препаратах і відпрепарованих плодах з використанням стереомікроскопу SIGETA MS-220 7x-180x LED Trino Stereo. Поперечні і поздовжні зрізи для тимчасових препаратів виготовляли лезом для безпечної бритви, вивчали в краплі води або у розчині флороглюцину з соляною кислотою (кольорова реакція Віснера на виявлення лігніну) (Braune *et al.* 1991, Pradhan Mitra & Loqué 2014). Мікроморфологічну та анатомічну будову квітки вивчали на постійних препаратах, які виготовляли згідно зі стандартною методикою з використанням н-бутил-ацетату та ізопропанолу для просочення парафіном і зневоднення (Soukup & Tylová 2019). Зрізи виготовляли на ротаційному мікротомі МПС-2 з товщиною 15–20 мкм і фарбували гематоксиліном за Майєром і сафраніном (Braune *et al.* 1991, Novikov & Sup-Novikova 2021). Мікроскопічне дослідження препаратів здійснювали з використанням світлових мікроскопів XS-2610 MICROmed, Sigeta MB-303. Фотографії зрізів виготовляли за допомогою цифрової камери Sigeta ToupView (U3CMOS10000KPA) та програмного забезпечення ToupTek ToupView, version x64 (2019). Квітку і плід розглядали як дві стадії морфогенезу одної структури (Odintsova 2022). Опис морфоанатомічної будови квітки і плоду укладали за оригінальною методикою (Odintsova 2023). Згідно з цією методикою, послідовно розглядали екзоморфологічні, мікроморфологічні та анатомічні характеристики, а в дослідженні анатомії виділяли загальну анатомічну організацію оплоддя та васкулярну анатомію квітки (структуру провідної системи).

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Мікроморфологія квітки і плоду

Зав'язь *Circaea lutetiana* нижня, в обрисах обернуто-яйцеподібна, зелена, вкрита довгими гачкуватими трихомами (FIGURE 1a–d). Чашолистки і пелюстки білі, іноді дещо рожеві. Між зав'яззю та основою членів оцвіттини розміщена вузько-циліндрична ділянка (шийка зав'язі), яка за довжиною майже дорівнює самій зав'язі. На її верхівці розміщений нектарний диск, вільні чашолистки, V-подібні пелюстки, тичинки і стовпчик (FIGURE 1e). Чашолистки після розкривання квітки відгинаються донизу, а пелюстки, тичинки і стовпчик прямостоячі (FIGURE 1b). Стовпчик довший, ніж тичинки, і дещо видовжується упродовж цвітіння. Після відцвітання шийка зав'язі разом з прикріпленими частинами квітки опадає (FIGURE 1d). Зав'язь збільшується в розмірах вдвічі, насінини повністю заповнюють всю порожнину гнізд, містять великий зародок та пристінний ендосперм (FIGURE 1f). Зрілий плід при дотику опадає разом з плодоніжкою, легко чіпляється до шорстких об'єктів завдяки гачкуватим трихомам.

У перерізі зав'язь двогніздна, дещо стиснута з боків, її гнізда дещо відрізняються за розмірами. В кожному гнізді розміщується один медіанний насінний зачаток (FIGURE 2a–b). На мікротомних зрізах зав'язі помітно, що у місці прикріплення фунікулюса насінного зачатка гнізда повністю розділені перегородкою (синасцидіатна зона). Вище прикріплення насінного зачатка, перегородка в центрі розділяється, формуючи симплікатну зону (FIGURE 3e, 4b), але ще вище знову формується суцільна перегородка між гніздами з тяжем провідникової тканини в центрі (FIGURE 2c–d, 4a–c). Це зона апікальних септ. У верхній частині зав'язі гнізда зменшуються і зникають із формуванням суцільної стеблоподібної шийки зав'язі близько 300 μm в діаметрі, у центрі якої простягається тяж провідникової тканини (FIGURE 2e, f). На верхівці шийка раптово розширюється (FIGURE 2g, h) і розділяється на стулчасті чашолистки, роздвоєні черепитчасті пелюстки, тичинки і стовпчик (FIGURE 2i). Нектарний диск оточує основу стовпчика.

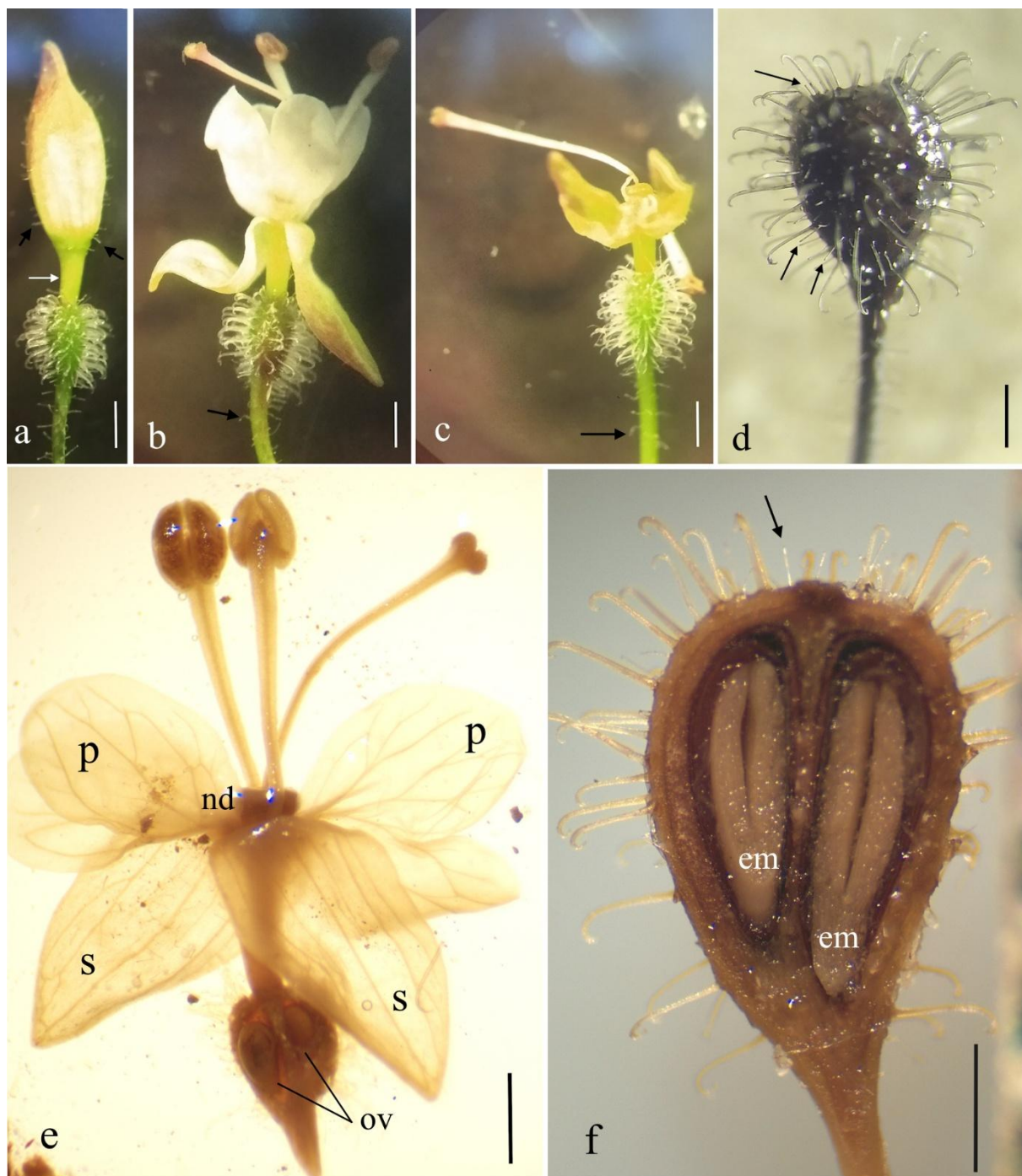


РИСУНОК 1. Зовнішня будова квітки і плоду *Circaea lutetiana* на нативному матеріалі (a–c) та на фіксованому матеріалі (d–f): a – бутон (білою стрілкою позначено шийку зав'язі), b – розкрита квітка, c – квітка під час відцвітання, d – плід, e – квітка з розрізаною зав'яззю, f – поздовжній розріз плоду; чорними стрілками позначені залозисті трихоми; em – зародок, nd – нектарний диск, ov – насінний зачаток, p – пелюстка, s – чашолисток. Лінійка 1 мм.

FIGURE 1. General structure of flower and fruit in *Circaea lutetiana* viewed in the native materials (a–c) and in the fixed materials (d–f): a – floral bud (ovary neck is marked with a white arrow), b – anthetic flower, c – flower at the end of anthesis, d – fruit, e – flower with dissected ovary, f – longitudinally sectioned fruit; glandular trichomes are marked with black arrows; em – embryo, nd – nectary disc, ov – ovule, p – petal, s – sepal. Scale bar 1 mm.

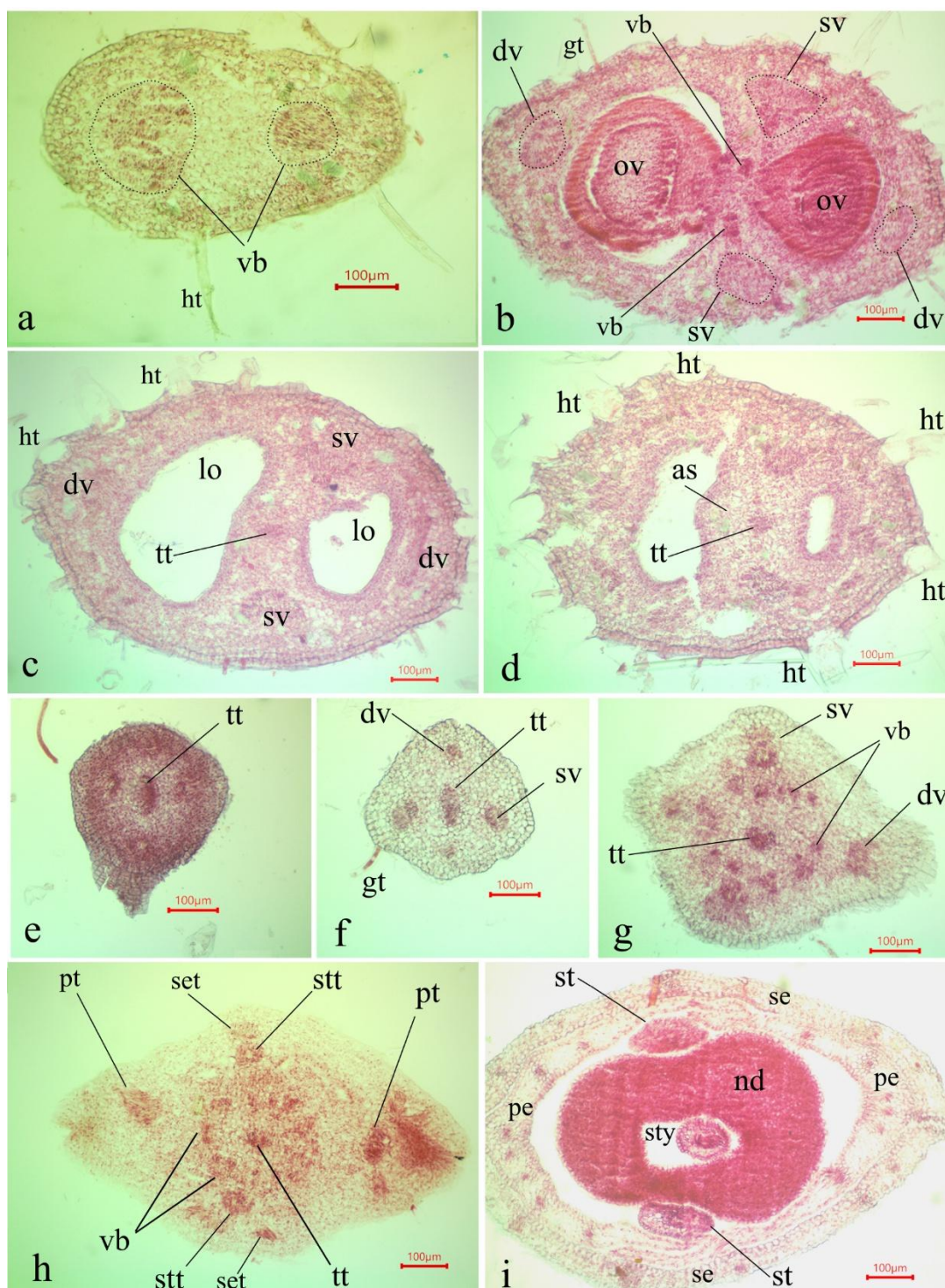


РИСУНОК 2. Висхідна серія поперечних зрізів квітки *Circaea lutetiana* (a–i): а – квітконіжка, б – середня частина зав'язі з прикріпленням насінних зачатків, в, г – зона апікальних септ, е, ф – шийка зав'язі, г–і – формування органів квітки на верхівці шийки зав'язі; as – апікальна септа, dv – дорзальна жилка, gt – залозистий трихом, ht – гачкуватий трихом, lo – гніздо зав'язі, nd – нектарний диск, ov – насінний зачаток, pe – пелюстка, pt – слід пелюстки, se – чашолисток, set – слід чашолистка, st – тичинка, stt – слід тичинки, sty – стовпчик, sv – септальна жилка, tt – провідникова тканина, vb – провідний пучок. Лінійка 100 µm.

FIGURE 2. Ascending series of transversal sections of *Circaea lutetiana* flower (a–i): a – peduncle, b – middle part of the ovary with ovules attached, c, d – apical septa in the ovary, e, f – ovary neck, g–i – formation of floral organs at the top of the ovary neck; as – apical septum, dv – dorsal vein, gt – glandular trichome, ht – hooked trichome, lo – locule, nd – nectary disc, ov – ovule, pe – petal, pt – petal trace, se – sepal, set – sepal trace, st – stamen, stt – stamen trace, sty – style, sv – septal vein, tt – transmitting tissue, vb – vascular bundle. Scale bar 100 µm.

Анатомія оплодня та насінної шкірки

Васкулярна анатомія квітки і плоду. У квітконіжці виявлено дуже вузький суцільний провідний циліндр з невираженою серцевиною, який розпадається на дві неоднакові частини під зав'яззю (FIGURE 2a). Одна частина циліндру входить у стінку зав'язі як дорзальна жилка одного плодолистка, а з другої, більшої частини циліндру формується дорзальна жилка другого плодолистка та дві великі септальні жилки. Від цих основних жилок в стінку зав'язі відходять дрібніші відгалуження. Водопостачання насінних зачатків здійснюється одночасно від обох септальних жилок (FIGURE 2b, 4a). В шийку зав'язі входить чотири пучки довкола тяжу провідникової тканини – дві дорзальні та дві септальні жилки (FIGURE 2e), які на верхівці шийки відокремлюють досередини коло з 10–12 дрібних пучків, що живлять нектарний диск (FIGURE 2g). Чи входять деякі з цих пучків у стовпчик, не виявлено, оскільки стовпчик дуже вузький та, імовірно, може бути позбавлений провідних пучків. Ще вище чотири основні жилки формують сліди чашолистків, пелюсток і тичинок (FIGURE 2h). Так, септальні жилки поділяються на слід чашолистка і слід тичинки, а дорзальні жилки відокремлюють бічні пучки сусідніх чашолистків та слід пелюстки. Пучки, які входять у чашолистки і пелюстки, неодноразово розгалужуються, що видно на цілих зафіксованих квітках (FIGURE 1e).

Анатомія оплодня. Особливості тканинної структури стінки зав'язі розглянуті на стадіях квітки та плоду. У квітці стінка зав'язі паренхімна, гомогенна, щільна, сформована з ізодіаметричних клітин (FIGURE 3). У плоді ця структура більшою частиною зберігається (FIGURE 4d, e). Екзокарпій однорядний, складається з товстостінних клітин з целюлозними оболонками (FIGURE 5a) та містить два типи трихом. Гачкуваті трихоми помітні неозброєним оком, досягають 1 мм завдовжки, завжди скеровані донизу, одноклітинні, товстостінні, лігніфіковані, глибоко занурені в основні клітини епідерми (FIGURE 2c, d, 3b, 4d, f, g). Інші трихоми значно менші, одноклітинні, з тонкими целюлозними оболонками, заповнені цитоплазмою. Вони виявлені на зав'язі, квітконіжці, шийці зав'язі та чашолистках (FIGURE 1a–d, f, 2f). У квітці вони бувають дуже короткі, від 20 до 100 μm завдовжки (FIGURE 3a, b), у плоді досягають 200–300 μm , з дещо розширеною верхівкою та апікальною порою, через яку виділяється секрет (FIGURE 4h–j).

Мезокарпій гомогенний, паренхімний, складається з 8–10 шарів клітин, потовщений у ділянці дорзальної жилки (FIGURE 3c, 4d, e). У мезокарпії та в перегородці зав'язі виявлені численні ідіобласти з пучками рафід, які за розмірами значно крупніші, ніж клітини основної паренхіми (FIGURE 3a, c–f, 4d, e, 5b, f). Клітини мезокарпію заповнені пластидами, які на стадії цвітіння фотосинтезують, а на стадії плодоношення заповнені крохмальними зернами (FIGURE 5a, b, d). Упродовж розвитку плоду внутрішній шар мезокарпію (внутрішні субепідермальні один або два шари клітин оплодня) лігніфікується. Так, на стадії квітки клітини внутрішнього субепідермального шару є дрібнішими, ніж інші паренхімні клітини, дещо витягнуті радіально, формуючи палісадний шар (FIGURE 3c–d); згодом їхні оболонки потовщуються та лігніфікуються. Так, довкола кожного гнізда зав'язі формується тонкий шар клітин з рівномірно потовщеними здерев'янілими оболонками (FIGURE 5c–f). Ендокарпій одношаровий, дрібноклітинний, сформований зі сплосчених клітин, які зберігають тонкі нездерев'янілі оболонки (FIGURE 5c–f). Анатомічна структура оплодня вздовж дорзальних жилок не містить свідчень розкривання плоду (дорзальні жилки не роздвоєні, структура ендокарпію не порушена), тобто залишків механізму розкривання плоду в оплодні *Circaea lutetiana* не виявлено.

Анатомія насінної шкірки. Насінна шкірка у плоді складається з щільно прилеглих двох інтегументів, які формують відповідно тесту та тегмен (FIGURE 4a–e, 5f, g). Клітини екзотести дещо сплюснені, тонкостінні, розміщені однорядно. Мезотеста 4–6 шарова, її клітини ізодіаметричні, з дещо потовщеними оболонками, у квітці і плоді вони таніновмісні (зафарбовуються сафраніном) (FIGURE 3d). Клітини ендотести ізодіаметричні, із здерев'янілими, рівномірно потовщеними оболонками. Внутрішній інтегумент двошаровий, здерев'янілий. Екзотегмен палісадний (фіброзний), ендотегмен дрібноклітинний. Кристалічних включень у клітинах насінної шкірки не виявлено.

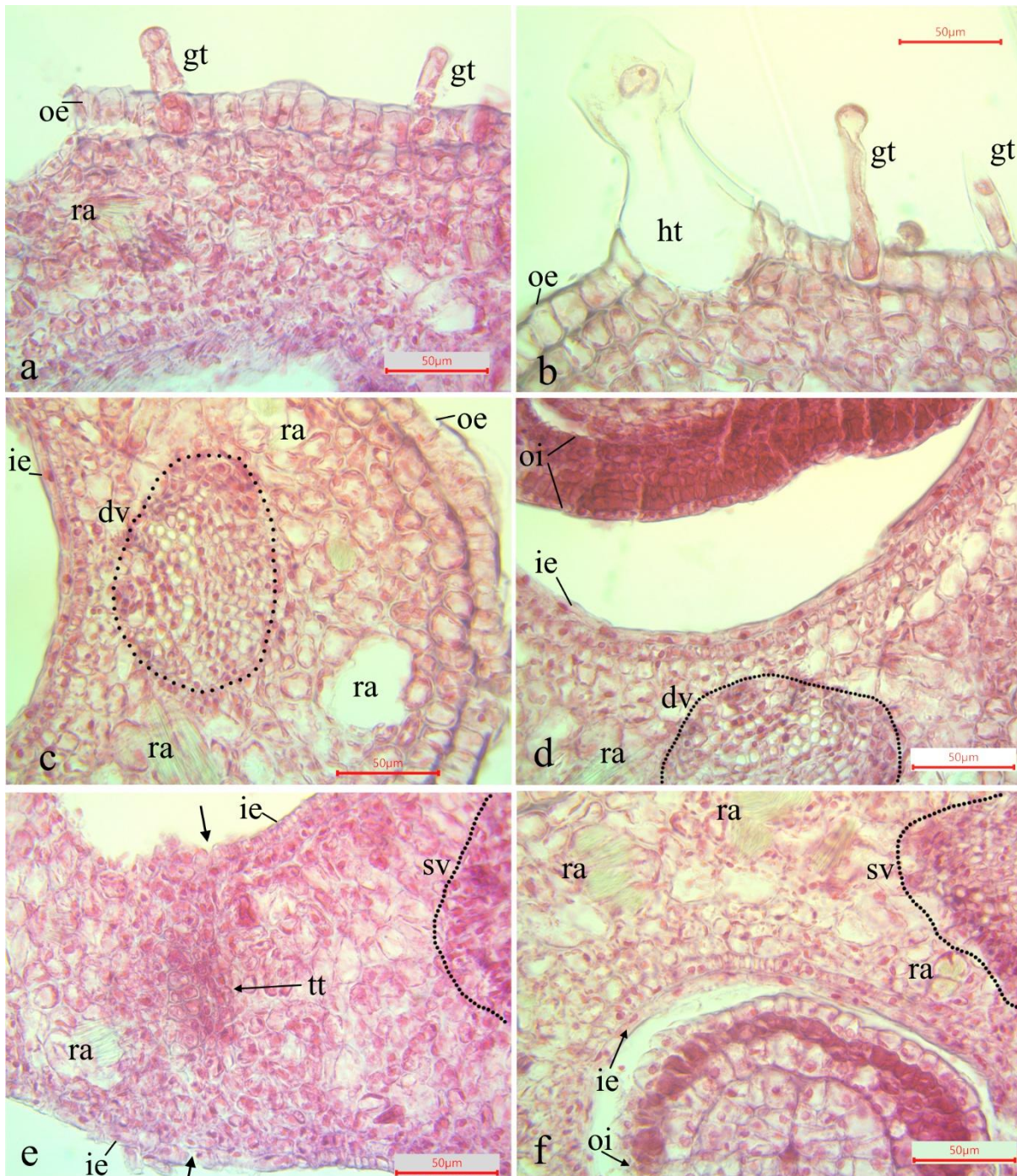


РИСУНОК 3. Анатомічна будова зав'язі *Circaea lutetiana*: а, б – епідермальні трихоми, с, д – дорзальна ділянка зав'язі, е – неповна перегородка (вентральні шви плодолистків позначені стрілками), ф – септальна ділянка зав'язі, dv – дорзальна жилка, gt – залозистий трихом, ht – гачкуватий трихом, ie – внутрішня епідерма зав'язі, oe – зовнішня епідерма зав'язі, oi – зовнішній інтегумент, ра – рафіди, sv – септальна жилка, tt – провідникова тканина. Лінійка 50 µm.

FIGURE 3. Anatomical structure of the ovary of *Circaea lutetiana*: а, b – epidermal trichomes, с, d – dorsal region of the ovary, е – septa disjoined (ventral slits are marked with arrows), f – septal region of the ovary, dv – dorsal vein, gt – glandular trichome, ht – hooked trichome, ie – inner ovary epidermis, oe – outer ovary epidermis, oi – outer integument, ra – raphides, sv – septal vein, tt – transmitting tissue. Scale bar 50 µm.

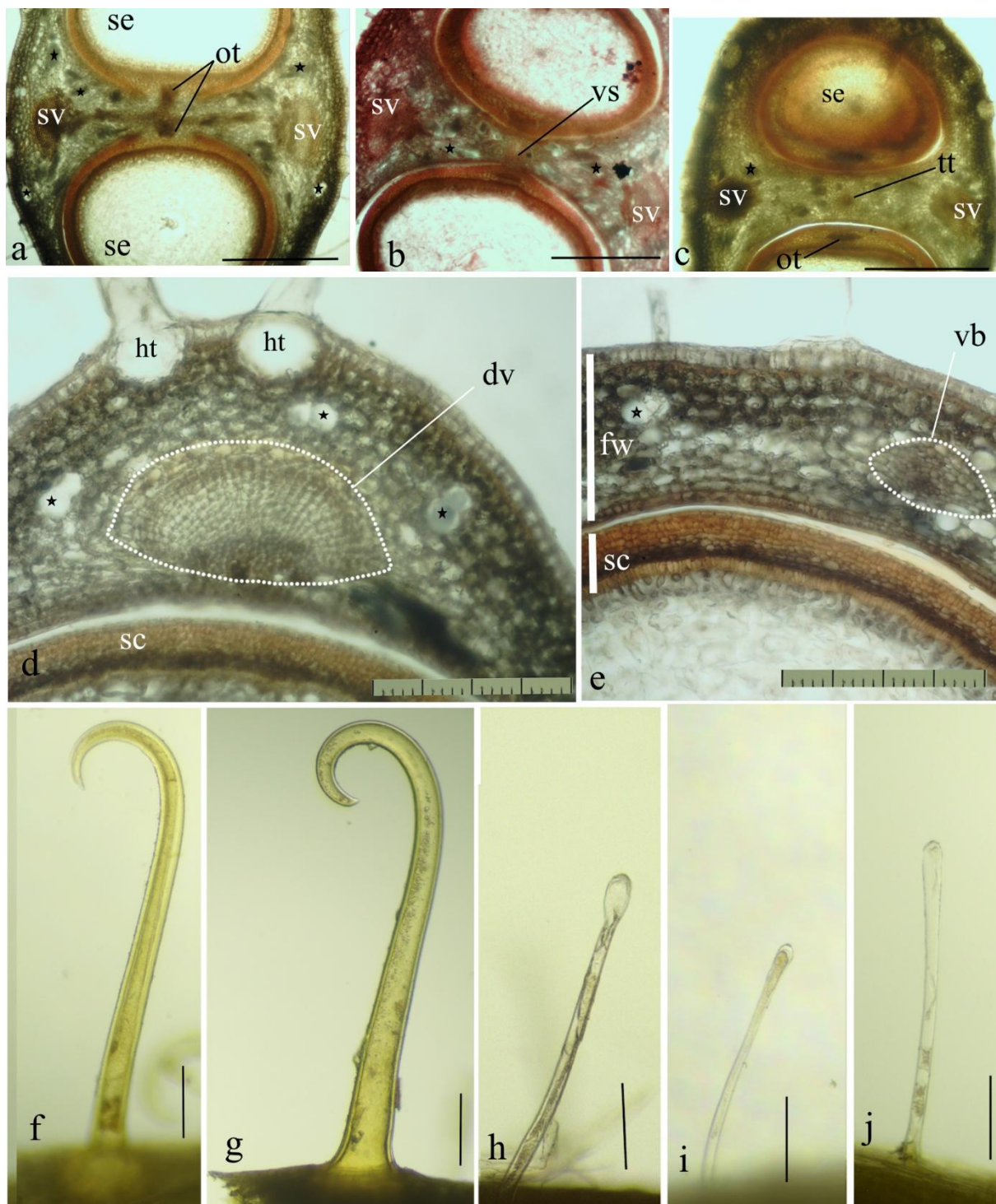


РИСУНОК 4. Анатомічна структура незрілого плоду *Circaea lutetiana* (a–j): а – зрізи у місці прикріплення насінини, b – неповної перегородки, c – апікальної перегородки, d – оплодень у ділянці дорзальної жилки, e – оплодень між великими жилками, f, g – гачкуваті трихоми, h–j – залозисті трихоми; рафіді позначені зірочкою, dv – дорзальна жилка, fw – оплодень, ht – гачкуватий трихом, ot – слід насінного зачатку, sc – насінна шкірка, sv – септальна жилка, tt – провідникова тканина, vb – провідний пучок, vs – вентральні шви плодолистків. Лінійка 500 μm (a–c), 200 μm (d, e), 100 μm (f–j).

FIGURE 4. Anatomical structure of developing fruit and trichomes of *Circaea lutetiana* (a–j): a – section through the seed attachment, b – incomplete septa, c – apical septa, d – region of dorsal vein, e – region between main veins, f, g – hooked trichomes, h–j – glandular trichomes; raphides are marked with a star, dv – dorsal vein, fw – fruit wall, ht – hooked trichome, ot – ovule trace, sc – seed coat, sv – sepal vein, tt – transmitting tissue, vb – vascular bundle, vs – ventral slit. Scale bar 500 μm (a–c), 200 μm (d, e), 100 μm (f–j).

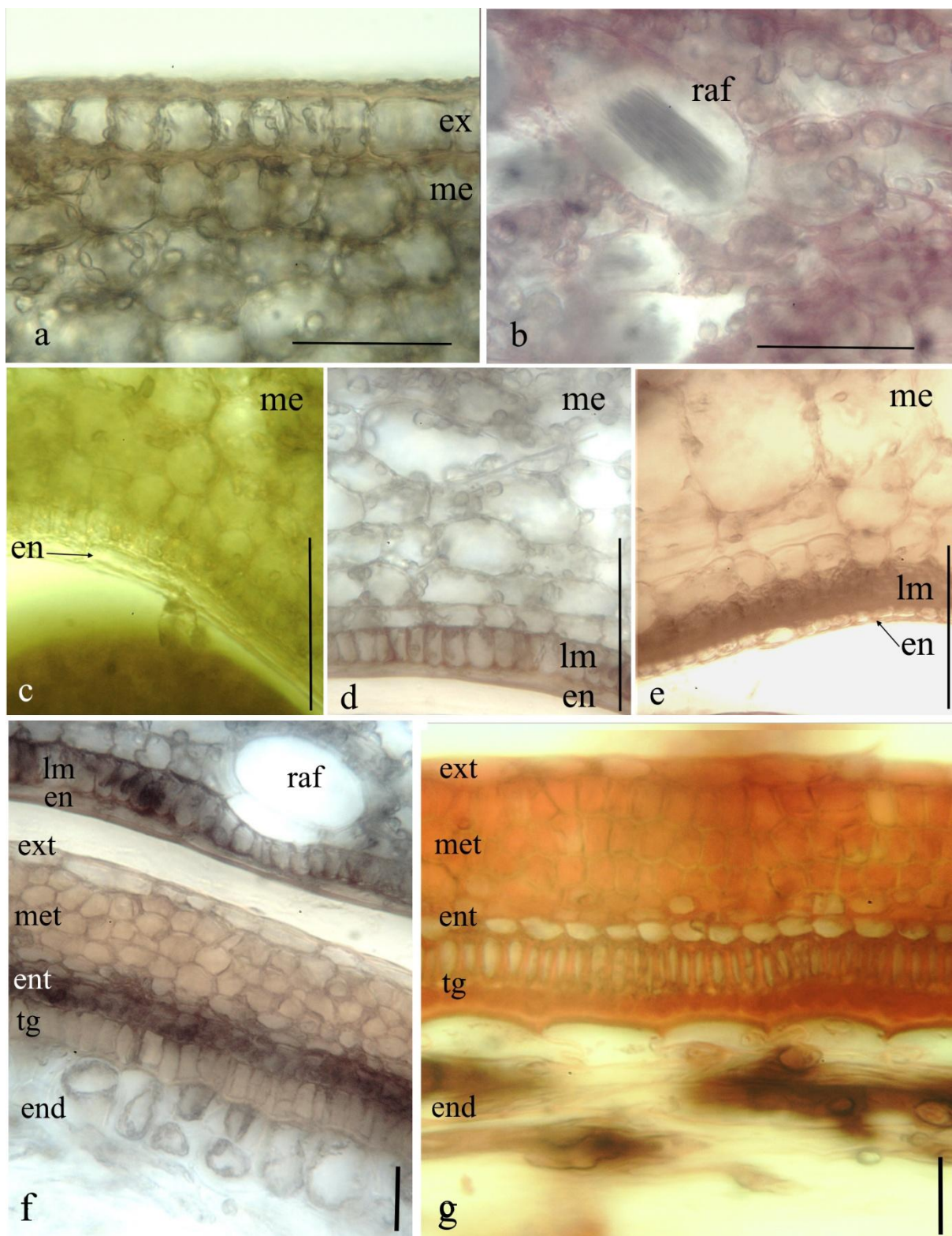


РИСУНОК 5. Оплідень та насінна шкірка *Circaea lutetiana*: а – екзокарпій (ex) та зовнішні шари мезокарпію (me), б – ідіобласт з рафідами (raf) у мезокарпії, с-е – розвиток здерев'янілого внутрішнього шару мезокарпію; en – ендокарпій, end – ендосперм, ent – ендотеста, ext – екзотеста, lm – здерев'янілий мезокарпій, met – мезотеста, raf – рафіди, tg – тегмен. Лінійка 50 μm (a-e), 20 μm (f, g).

FIGURE 5. Fruit wall and seed coat of *Circaea lutetiana*: a – exocarp (ex) and outer mesocarp layer (me), b – idioblast with raphides in mesocarp, c-e – development of lignified inner mesocarp layer, f, g – seed coat structure; en – endocarp, end – endosperm, ent – endotesta, ext – exotesta, lm – lignified mesocarp, met – mesotesta, raf – raphides, tg – tegmen. Scale bar 50 μm (a-e), 20 μm (f, g).

ОБГОВОРЕННЯ

Мікроскопічне дослідження квітки *Circaea lutetiana* дозволило уточнити її зовнішню будову, а саме, з'ясувати, що звужена частина квітки між зав'яззю і оцвітиною не є гіпантієм (Raven 1963) або квітковою трубкою (Boufford 1982, Wagner et al. 2007, Xie et al. 2009), як її називали в літературі. Це структура над гніздами нижньої зав'язі, в якій ще не відокремились чашолистки, пелюстки, тичинки, стовпчик та нектарник. Цю частину правильно називати «шийка зав'язі» (ovary neck), як наприклад у представників роду *Scabiosa*. Наявність шийки зав'язі була наведена для деяких представників еудикотів, зокрема з родини Onagraceae, але не згадувалась раніше для роду *Circaea* (Endress 2011). Завдяки шийці зав'язі частини квітки під час цвітіння розміщуються віддалено над зав'яззю та під час відцвітання квітки опадають разом, так само, як це відбувається у видів роду *Epilobium*, які, проте, не мають видовженої шийки зав'язі (Odintsova & Klimovych 2017).

Вперше з'ясовано, що у зав'язі *Circaea lutetiana* міститься синасцидіатна зона з медіанним насінним зачатком та симплікатна зона з апікальними септами. Це не характерно для родини, в якій насінні зачатки переважно численні і прикріплюються до країв плодолистків в обох зонах гінецею (Eyde 1982, Odintsova & Klimovych 2017). Вперше для *Circaea lutetiana* наведено свідчення транс-септальної іннервації насінних зачатків, яка характерна для всіх досліджених видів родини Onagraceae (Eyde 1982, Wagner et al. 2007, Odintsova & Klimovych 2017). При цьому провідні пучки входять у насінні зачатки горизонтально зі стінки зав'язі по її перегородках, а не знизу, з квітколожа. Інші особливості провідної системи квітки *Circaea lutetiana* також виявилися типовими для досліджених представників родини Onagraceae, зокрема, добре виражені септальні жилки, від яких відгалужуються пучки до насінних зачатків; сліди чашолистків, пелюсток і тичинок формуються лише на верхівці зав'язі, а не в основі зав'язі (Eyde 1982, Odintsova & Klimovych 2017).

Наявність чіпких гачкуватих трихом на поверхні зав'язі у видів *Circaea* є характерною ознакою цього роду (Boufford 1982). За Gorb & Gorb (2002), гачкуваті трихоми у *Circaea lutetiana* однакової довжини, гладенькі, перпендикулярно відхилені від поверхні плоду та завжди загнуті донизу; усього плід рівномірно вкритий 144–209 гачкуватими трихомами. Наше дослідження дозволило виявити другий тип трихом на оплодні *Circaea*, а саме нетипові одноклітинні залозисті волоски, які раніше виявлялись на плодах *Oenothera* та *Epilobium* і вважаються місцем секреції флавоноїдів (Strgulc Krajšek et al. 2011, Odintsova & Klimovych 2017, Tan et al. 2017). Залозисті трихоми в *Epilobium hirsutum* мають діаметр близько 10 μm та довжину близько 250 μm , секреція відбувається через апікальну пору (Strgulc Krajšek et al. 2011). В *Oenothera glazioviana* такі трихоми мають 20–25 μm в діаметрі та 100–200 μm завдовжки. Раніше залозисті трихоми описували на стеблах та осях суцвіття у видів *Circaea*, але не на плодах (Boufford 1982). Розміри залозистих трихом *Circaea lutetiana* подібні на розміри залозистих трихом, описаних в інших представників родини; вони значно менші, ніж гачкуваті трихоми, тому їхня наявність у плоді не була описана раніше.

Плід *Circaea lutetiana* поєднує декілька ознак, не властивих у сукупності ні для коробочки, ні для горіхоподібного плоду, зокрема, він є нерозкривний, двонасінний і двогніздний. Ми вважаємо неправильним називати плід *Circaea lutetiana* нерозкривною коробочкою (Boufford 1982, Wagner et al. 2007, Xie et al. 2009) через відсутність будь-яких залишків механізму розкривання. Плід *Circaea lutetiana* не може бути названий й горіхом (Islam et al. 2024), оскільки крім однонасінності для горіха характерне ще й значне здерев'яніння оплодня, чого не спостерігається в *Circaea lutetiana*. Проти визначення плоду в *Circaea lutetiana* як карцерули (Spjut 1994) свідчать відсутність вільного простору всередині і формування його з нижньої зав'язі. Плід сім'янка (Bojňanský & Fargašová 2007), зазвичай є однонасінним та одногніздним, хоча анатомічна структура оплодня може бути подібною до такої у *Circaea lutetiana*. Важливим для визначення типу

плоду *Circaea lutetiana* є лігніфікований внутрішній шар мезокарпію довкола кожного гнізда. Такий плід слід визначати як двокісточковий, двонасінний піренарій (синкарпна кістянка), який може бути еволюційно пов'язаний з коробочкою з ідентичним лігніфікованим субепідермальним шаром оплодня, яка була виявлена раніше у видів роду *Epilobium* (Odintsova & Klimovych 2017).

Структура насінної шкірки в родині Onagraceae раніше була вивчена фрагментарно (Corner 1976, Eyde 1978, Tobe *et al.* 1987, 1988). Існуючі дані свідчать про велику її різноманітність, але постійними ознаками є наявність дво-багатошарової тести і двошарового тегмену, лігніфікована фіброзна ендотеста або екзотегмен та наявність кристалічних включень у цих шарах. Отримані тут дані частково узгоджуються з попередніми даними та доповнюють уявлення про внутрішньородинну різноманітність анатомії насінної шкірки серед представників Onagraceae.

В цілому, будова квітки *Circaea lutetiana* виявляє спільні ознаки з іншими представниками родини Onagraceae поза межами групи родів *Circaea* та *Fuchsia*, а саме, структуру провідної системи квітки (транс-септальні пучки, цілісні септальні та дорзальні жилки), одноклітинні залозисті трихоми, здерев'янілий внутрішній субепідермальний шар мезокарпію, багатошарову мезотесту, наявність шийки зав'язі та відокремлення оцвіттини, тичинок та стовпчика після цвітіння у вигляді цілісної структури. Імовірно ці ознаки успадковані від спільного предка родини Onagraceae, який мав коробчастий плід, але згодом у представників клади *Circaea* + *Fuchsia* відбулись зміни плоду через зменшення кількості насінних зачатків (*Circaea*) або зміну способу дисемінації (*Fuchsia*) та відповідну втрату здатності плоду до розкривання.

ВИСНОВКИ

В результаті мікроскопічного дослідження квіток і плодів *Circaea lutetiana* виявлено невідомі раніше факти щодо структури гінецею, плоду та насінини. Зокрема, видовжена ділянка над гніздами зав'язі ідентифікована як шийка зав'язі, а не квіткова трубка, що оточує стовпчик; насінний зачаток прикріплюється до синасцидіатної зони, симплікатна зона містить апікальні септи, іннервація насінних зачатків транс-септальна, на поверхні зав'язі наявні гачкуваті та залозисті трихоми. Тип плоду *Circaea lutetiana* слід визначати як двокісточковий піренарій з лігніфікованим внутрішнім шаром клітин мезокарпію та нелігніфікованим ендокарпієм; насінна шкірка багатошарова, з багатошаровою мезотестую та лігніфікованими оболонками ендотести та екзотегмену. Деякі з описаних тут ознак зближують рід *Circaea* з іншими представниками родини Onagraceae, які мають багатонасінні коробчасті плоди, проте філогенетично віддалені від клади *Circaea* + *Fuchsia*, що свідчить про недосконалість існуючих уявлень про морфологічну еволюцію квітки і плоду в родині Onagraceae.

ДОДАТКОВА ІНФОРМАЦІЯ

Етична заява

Автор заявляє, що під час проведення дослідження не було порушено жодних етичних норм.

Використання III

Автор не використовував інструменти штучного інтелекту при підготовці рукопису.

Фінансування

Це дослідження не підтримувалося грантами.

ORCID

Анастасія Одінцова <https://orcid.org/0000-0001-7645-3311>

Доступність даних

Усі дані, що підтверджують висновки цього дослідження, містяться в цій статті.

REFERENCES

- Bojňanský, V. & Fargašová, A. (2007). *Atlas of seeds and fruits of Central and East-European flora the Carpathian Mountains Region*. Dordrecht: Springer, 1046 p. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5362-7>
- Boufford, D.E. (1982). The systematics and evolution of *Circaea* (Onagraceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* **69** (4): 804–994. <https://doi.org/10.2307/2398997>
- Boufford, D.E. (1987). Pollination biology of *Circaea* (Onagraceae). *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica* **38**: 133–154. <https://doi.org/10.18942/bunruichiri.KJ00002992247>
- Boufford, D.E., Crisci, J.V., Tobe, H. & Hoch, P.C. (1990). A cladistic analysis of *Circaea* (Onagraceae). *Cladistics* **6** (2): 171–182. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.1990.tb00534.x>
- Braune, W., Leman, A. & Taubert, H. (1991). *Pflanzenanatomisches Praktikum I: Zur Einführung in die Anatomie der Vegetationsorgane der Samenpflanzen*, 6 Aufl. Jena: Gustav Fischer, 283 S.
- Conti, E., Fischbach, A. & Sytsma, K.J. (1993). Tribal relationships in Onagraceae: implications from *rbcL* sequence data. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **80** (3): 672–685. <https://doi.org/10.2307/2399853>
- Corner, E.J.H. (1976). *The seeds of dicotyledons* **1**. Cambridge: University Press, 312 p.
- Eichler, A.W. (1878). *Blüthendiagramme* **2**. Leipzig: Engelmann, 575 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.12323>
- Endress, P.K. (2011). Evolutionary diversification of the flowers in angiosperms. *American Journal of Botany* **98** (3): 370–396. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000299>
- Eyde, R.H. (1978). Reproductive structures and evolution in *Ludwigia* (Onagraceae). II. Fruit and Seed. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **65** (2): 656–675. <https://doi.org/10.2307/2398865>
- Eyde, R.H. (1982). Evolution and systematics of the Onagraceae: Floral Anatomy. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **69** (4): 735–747. <https://doi.org/10.2307/2398993>
- Fedoronchuk, M.M. (2023). Ukrainian flora checklist. 7: family Caprifoliaceae s. l. (incl. Dipsacaceae, Linnaeaceae, Valerianaceae), Viburnaceae s. l. (incl. Adoxaceae, Sambucaceae) (Dipsacales, Angiosperms), and Lythraceae (incl. Punicaceae, Trapaceae), Onagraceae, Myrtaceae (Myrtales, Angiosperms). *Chornomorski Botanical Journal* **19** (3): 243–271. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2023-19-3-1> (in Ukrainian)
- Gorb, E. & Gorb, S. (2002). Contact separation force of the fruit burrs in four plant species adapted to dispersal by mechanical interlocking. *Plant Physiology and Biochemistry* **40** (4): 373–381. [https://doi.org/10.1016/S0981-9428\(02\)01381-5](https://doi.org/10.1016/S0981-9428(02)01381-5)
- Islam, M., Gottlieb, A. Maher, M., Scher, J. & Redford A.J. (2024). *Fruit and Seed Family ID, Edition 2*. USDA APHIS PPQ Identification Technology Program. Fort Collins, CO. [30/04/2026] https://idtools.org/seed_families/index.cfm?packageID=2246&entityID=57965
- Kubitzki, K. (2007). *Introduction to the groups treated in this volume*. In: Kubitzki, K. (ed.) *The Families and Genera of Vascular Plants, Vol. 9. Flowering Plants, Eudicots*: 1–20. Berlin-Heidelberg: Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-540-32219-1_1
- Levin, R.A., Wagner, W.L., Hoch, P.C., Nepokroeff, M., Pires, J.C., Zimmer, E.A. & Sytsma, K.J. (2003). Family-level relationships of Onagraceae based on chloroplast *rbcL* and *ndhL* data. *American Journal of Botany* **90** (1): 107–115. <https://doi.org/10.3732/ajb.90.1.107>
- Luo, Y., He, J., Lyu, R., Xiao, J., Li, W., Yao, M., Pei, L., Cheng, J., Li, J. & Xie, L. (2021). Comparative analysis of complete chloroplast genomes of 13 species in *Epilobium*, *Circaea*, and *Chamaenerion* and insights into phylogenetic relationships of Onagraceae. *Frontiers in Genetics* **12**: 730495. <https://doi.org/10.3389/fgene.2021.730495>
- Novikov, A. & Sup-Novikova, M. (2021). Modified staining protocol with Safranin O and Astra Blue for the plant histology. *Plant Introduction* **89/90**: 110–113. <https://doi.org/10.46341/PI2021005>
- Odintsova, A.V. (2022). Morphogenesis of fruit as a subject matter for the carpological studies. *Ukrainian Botanical Journal* **79** (3): 169–183 (in Ukrainian). <https://doi.org/10.15407/ukrbotj79.03.169>
- Odintsova, A. (2023). Method for drafting a morpho-anatomical description of the fruit using light microscopy *Visnyk of the Lviv University. Series Biology* **89**: 3–19. (in Ukrainian). <https://doi.org/10.30970/vlubs.2023.89.01>
- Odintsova, A.V. & Klimovych, N.B. (2017). Anatomical and morphological fruit structure in *Epilobium hirsutum* and *E. angustifolium* (Onagraceae). *Ukrainian Botanical Journal* **74** (6): 582–593. (in Ukrainian). <https://doi.org/10.15407/ukrbotj74.06.582>
- Overson, R.P., Johnson, M.G., Bechen, L.L., Kinoshian, S.P., Douglas, N.A., Fant, J.B., Hoch, P.C., Levin, R.A., Moore, M.J., Raguso, R.A., Wagner, W.L., Skogen, K.A. & Wickett, N.J. (2023). A phylogeny of the evening primrose family (Onagraceae) using a target enrichment approach with 303 nuclear loci. *BMC Ecology and Evolution* **23**: 66. <https://doi.org/10.1186/s12862-023-02151-9>
- Ou, C.-Y., Chang, C.-H., Yeh, T.-Y., Chung, K.-F., Hoch, P.C. & Liu, S.-H. (2025). Novel perspectives on plastome evolution in Onagraceae. *AoB PLANTS* **17** (3): plaf025. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plaf025>
- POWO (2026). Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. URL: <https://powo.science.kew.org/> [02/03/2026].

- Pradhan Mitra, P. & Loqué, D. (2014). Histochemical staining of *Arabidopsis thaliana* secondary cell wall elements. *Journal of Visualized Experiments* **87**: e51381. <https://doi.org/10.3791/51381>
- Raven, P.H. (1963). *Circaea* in the British Isles. *Watsonia* **5** (5): 262–272.
- Rostanski, K., Rostanski, A., Gerold-Śmietacka, I. & Włsowicz, P. (2010). *Evening-Primroses (Oenothera) occurring in Europe*. Katowice-Kraków: W.Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences. 157 p.
- Soukup, A. & Tylová, E. (2019). *Essential methods of plant sample preparation for light microscopy*. In: Cvrčková, F. & Žárský, V. (eds.) *Plant Cell Morphogenesis. Methods in Molecular Biology*, Vol. 1992: 1–26. New York, NY: Humana. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-9469-4_1.
- Spjut, R.W. (1994). A systematic treatment of fruit types. *Memoirs of the New York Botanical Garden* **70**: 1–182. http://www.worldbotanical.com/fruit_types.htm
- Strgulc Krajšek, S., Kreft, S., Klandnik, A., Draslar, K., Jogan, N. & Dermastia, M. (2011). Morphology and glandular activity of unicellular trichomes of *Epilobium hirsutum*. *Biologia Plantarum* **55** (1): 149–152. <https://doi.org/10.1007/s10535-011-0020-z>
- Tan, Y.-Y., Li, D.-S., Hua, J., Luo, S.-H., Liu, Y. & Li, S.-H. (2017). Localization of a defensive volatile 4-hydroxy-4-methylpentan-2-one in the capitate glandular trichomes of *Oenothera glazioviana*. *Plant Diversity* **39** (3): <https://doi.org/10.1016/j.pld.2017.05.004>
- Tobe, H., Wagner, W.L. & Chin, H.-C. (1987). A systematic and evolutionary study of *Oenothera* (Onagraceae): seed coat anatomy. *Botanical Gazette* (Crawfordsville) **148** (2): 235–257.
- Tobe, H., Raven, P.H. & Peng C.-I. (1988). Seed coat anatomy and relationships of *Ludwigia* sects. *Microcarpium*, *Dantia*, and *Miquelia* (Onagraceae) and notes on fossil seeds of *Ludwigia* from Europe. *Botanical Gazette* (Crawfordsville) **149** (4): 450–457.
- Wagner, W.L. & Hoch, P.C. (2005). Onagraceae. The Evening Primrose Family website. URL: <https://naturalhistory2.si.edu/botany/onagraceae/> [27/02/2026]
- Wagner, W.L., Hoch, P.C. & Raven, P.H. (2007). Revised classification of the Onagraceae. *Systematic Botany Monographs* **83**: 1–240. <https://repository.si.edu/handle/10088/7611>
- Xie, L., Wagner, W., Ree, R., Berry, P. & Wen, J. (2009). Molecular phylogeny, divergence time estimates, and historical biogeography of *Circaea* (Onagraceae) in the Northern Hemisphere. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **53** (3): 995–1009. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.09.009>

РЕЗЮМЕ

Одінцова, А.В. (2026). Мікроморфологія та анатомія квітки та плоду у *Circaea lutetiana* (Onagraceae). *Чорноморський ботанічний журнал* **22** (2): 186–198. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2026-22-2-4>

Згідно з даними молекулярної систематики, невеликий рід *Circaea* є близько спорідненим з родом *Fuchsia*, який є морфологічно та географічно віддаленим. На відміну від більшості добре вивчених представників родини Onagraceae, для видів роду *Circaea* досліджені лише зовнішні діагностичні ознаки квітки і плоду, що перешкоджає створенню консенсуса між молекулярними та немoleкулярними даними в систематиці родини та ускладнює розуміння еволюції репродуктивних органів. Для дослідження виготовляли постійні та тимчасові препарати зрізів квітки і плоду *Circaea lutetiana*. Вивчено внутрішню структуру гінецею, загальну анатомію оплодня, васкулярну анатомію квітки та структуру насінної шкірки. Встановлено, що чашолистки, пелюстки, тичинки та стовпчик прикріплені до верхнього кінця стебlopодібної шийки зав'язі, яку раніше називали квітковою трубкою або гіпантієм та яка опадає разом із прикріпленими органами після цвітіння. У двогніздній зав'язі виявлено синасцидіатну та симплікатну зони, з апікальними перегородками в останній зоні. Медіанний насінний зачаток прикріплений у верхній частині синасцидіатної зони зав'язі та забезпечується транс-септальними провідними пучками від обох септальних жилок. У стінці зав'язі проходять дві дорзальні і дві септальні жилки, які розгалужуються на сліди чашолистків, пелюсток, тичинок та пучки нектарного диску на верхівці шийки зав'язі. Оплодень переважно паренхімний, складається з одношарового екзокарпію, гомогенного щільного мезокарпію та нездерев'янілого ендокарпію. На поверхні зав'язі виявлено два типи одноклітинних епідермальних трихом: великі гачкоподібні здерев'янілі та дрібні залозисті. Під час розвитку плоду внутрішній субепідермальний шар мезокарпію (1–2 шари клітин) дерев'яніє. Насінна шкірка складається з багатошарової екзотести та двошарового тегмену. Низка ознак внутрішньої будови квітки та плоду вперше для роду *Circaea* описані у цьому дослідженні. Тип плоду *Circaea lutetiana* визначається як нижній двокісточковий піренарій. Здерев'янілий внутрішній субепідермальний шар мезокарпію, транс-септальне живлення насінних зачатків та залозисті трихоми також описані у видів з родів *Epilobium* та *Oenothera*, що створює нові перспективи щодо з'ясування морфологічної еволюції в межах родини Onagraceae.

Ключові слова: епідермальні трихоми, гінецей, піренарій, насінна шкірка, васкулярна анатомія.