

УЛЬТРАСТРУКТУРА ПОВЕРХНІ ПЛОДІВ ВИДІВ РОДУ *PILOSELLA* (*ASTERACEAE*) ФЛОРИ КРИМУ

Ключові слова: *Pilosella*, плід, ультраструктура поверхні, СЕМ, флора, Крим, Україна

Стаття є продовженням дослідження ультраструктури поверхні плодів видів роду *Hieracium* L. s. l. [2] і присвячена вивченню плодів видів *Pilosella* Vaill. флори Криму.

Рід *Pilosella* у флорі Криму налічує 12 видів [1, 4, 5, 7], із яких п'ять належать до трьох секцій — *Pilosella*, *Praealtina* (Gremli) Schljak., *Echinina* (Nägeli et Peter) Schljak., а сім є позасекційними, внаслідок гібридогенного походження. Види роду *Pilosella* різняться між собою за кількістю кошиків, структурою загального суцвіття, а також ступенем опушеності генеративних органів. Проте макроморфологічні ознаки можуть досить сильно варіювати залежно від екологічних факторів, на відміну від мікроморфологічних, які характеризуються значною константністю. Результати дослідження *Hieracium* s.st. показали, що карпологічні ознаки є сталими й можуть бути використані як додаткові діагностичні при визначенні секцій і видів. Грунтове дослідження сім'янок триби *Hieraciinae* Dumort. було проведене О. Сенніковим та І. Ілларіоною [3]. У результаті здійснених анатомічних, морфологічних і мікроморфологічних досліджень автори виявили значну різноманітність форми й анатомічної структури плодів. У межах цього дослідження ми взяли лише по одному виду з кожної секції, в тому числі *P. officinarum* Vaill. і *P. echinoides* F. Schultz et Sch. Bip., які ростуть у Криму. Нашою метою було дослідити ультраструктуру поверхні плодів видів роду *Pilosella* з території Кримського півострова та з'ясувати можливості використання ознак цієї ультраструктури для систематики роду.

Матеріали та методи дослідження

Вивчено плоди 12 видів роду *Pilosella* флори Криму, з яких шість — за власними зборами, а решта — за матеріалами гербарних колекцій Гербарію Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України (КН) і Гербарію Нікітського ботанічного саду —

© В.С. ПАВЛЕНКО-БАРИШЕВА, 2014

Національного наукового центру УААН (YALT). Плоди для дослідження були зібрані впродовж 2011—2012 рр. (табл. 1). Обсяг вибірки становив 4—6 сім'янок із 2—3 кошиків. Зразки плодів зафіксували на латунному столику й напиляли тонким шаром золота у вакуумній камері, а відтак досліджували з допомогою СЕМ JSM-6060 LA. Для характеристики ультраструктури плодів використовували загальноприйнятую термінологію [3, 6].

Результати досліджень і їх обговорення

Описи ультраструктури та основні морфологічні ознаки плодів. Основні ознаки наведені в табл. 2

Sect. Echinina

Pilosella echinoides

Плід — чорна сім'янка зі звуженою основою. Довжина плода — 1,5—1,8 мм. Паппус — шестиністі волоски завдовжки 3,6—5,8 мм, зібрані на верхівці плода в одне коло. Носик сформований підковоподібно потовщеним валиком із колоноподібним рубчиком усередині (рис. 1, А). В основі підковоподібного валика — три ребра плода. Верхівка сім'янки має кільцеподібний валик із добре вираженими дзьобоподібними горбками за кількістю ребер плода (рис. 1, Б).

Первинний рельєф поверхні плода зморшкуватий, утворений прозенхімними (співвідношення ширини та довжини 1:4—5) чотирикутними клітинами епідерми (рис. 1, В). Клітини епідерми екзокарпію на апікальному кінці мають гоструватий шпик (рис. 1, Г), який під гострим кутом спрямований до верхівки сім'янки. Розміри цього виросту не перевищують ½ загального розміру клітини, його ширина при основі дорівнює ширині клітини епідерми. Антиклінальні стінки не потовщені. Вторинний рельєф плода — горбкувато-сітчастий, утворений периклінальними стінками клітин екзокарпію. По ребрах периклінальні стінки клітин випуклі й утворюють горбкуватий рельєф, на міжреберних ділянках — рівні, відповідно, рельєф —

Таблиця 1. Список досліджених зразків видів роду *Pilosella*

Секція	Вид	Місце зростання (за етикеткою)	Колектор	Дата	Гербарій
<i>Echinina</i> (Nägeli et Peter) Schljak.	<i>P. procera</i> (Fr.) F.W. Schultz et Sch. Bip.	Ленинський р-н, західні околиці с. Завадське, степ вздовж клифи Азовського моря в напрямленні с. Каляїнське, спорадично	В.П. Коломійчук	30.05.2011	<i>KW</i>
	<i>P. echioides</i> (Lumn) F.W. Schultz et Sch. Bip.	Крым, Ялтинский заповедник, Ливадийское лесничество, Ай-Петринская яйла, формация осоки низкой	Я.П. Дидух	24.07.1974	<i>KW</i>
		Крым, Карадаг	И. Биличенко, И. Коротченко, Г. Фицайло	19.07.2003	<i>KW</i>
		Крым, Симферопольский район, северный склон г. Чатырдаг, Крымский заповедник	М.И. Котов	10.07.1974	<i>KW</i>
<i>Praealtina</i> (Gremli) Schljak.	<i>P. bauhini</i> (Schult.) Arv.- Touv.	Крым, Симферопольский район, между поселками Гвардейское и Широкое	В.С. Павленко-Барышева	28.05.2012	<i>KW</i>
		Крым, Симферопольский район, за ст. Остриково	В.С. Павленко-Барышева	28.05.2012	<i>KW</i>
<i>Pilosella</i>	<i>P. officinarum</i> Vaill.	Склон Долгоруковской яйлы	В.С. Павленко-Барышева	03.06.2011	<i>KW</i>
		Крым, Ялтинский заповедник, Ай-Петринская яйла, нарушенный слой почвы	Я.П. Дидух	10.06.1975	<i>KW</i>
Гібридо- генні види	<i>P. × auriculoides</i> (Láng) Arv.-Touv.	Крым, окрестности с. Школьное	В.С. Павленко-Барышева	03.06.2012	<i>KW</i>
		Ай-Петринская яйла на каменистом месте участка 1990 г. при метеостанции	К. Левандовский, А. Яната	12.07.1913	<i>YALT</i>
	<i>P. × bifurca</i> (M. Bieb.) F.W. Schultz et Sch. Bip.	За с. Школьное	В.С. Павленко-Барышева	03.06.2012	<i>KW</i>
	<i>P. × calodon</i> (Peter) Soják	Крым, за пос. Черноморское, каменистые обнажения	В.С. Павленко-Барышева	31.05.2012	<i>KW</i>
	<i>P. × euhaetia</i> (Nägeli et Peter) Soják	АР Крым, за с. Лаванда. На пологом склоне	В. Павленко	03.06.2011	<i>KW</i>
		Крым, за с. Лаванда, на пологом склоне	В. Павленко	03.06.2011	<i>KW</i>
	<i>P. × hypeurya</i> (Peter) Soják	АР Крым, Симферопольский район, с. Перевальное, склон у Долгоруковской яйлы	В. Павленко	03.06.2011	<i>KW</i>
		АР Крым, Алуштинский район, за с. Лаванда, пологий склон	В. Павленко	03.06.2011	<i>KW</i>
<i>P. × tephrocephala</i> (Vuk.) Soják	Вдоль трассы на Оленевку, за с. Калиновка	В.С. Павленко-Барышева	31.05.2012	<i>KW</i>	

Таблиця 2. Морфологічні особливості плодів роду *Pilosella* флори Криму

Вид	Морфологічна будова			Ультраструктура поверхні				Третинний рельєф
	форма	довж. (lim), мм	колір	шипики		рельєф на ребрах	антикл. стілки кл.	
				форма	розмір			
<i>P. procera</i> (Fr.) F.W. Schultz et Sch. Bip.	ц.	2,0 — 2,5	чорний	загострений	широкий	ямчастий	потовщені	зм., м-пап. у значній кількості
<i>P. echioides</i> (Lumn) F.W. Schultz et Sch. Bip.	»	1,5 — 1,8	»	»	»	сітчастий	тонкі	зм., м-пап. у значній кількості
<i>P. bauhini</i> (Schult.) Arv.- Touv.	»	1,3 — 1,6	коричневий	»	вузкий	ямчастий	потовщені	зм., м-пап. у значній кількості
<i>P. officinarum</i> Vaill.	»	2,3 — 2,7	коричневий — чорний	загострений	широкий	сітчастий	»	зм., м-пап. розсіяні, дрібні, на міжреб. ділянці
<i>P. hoppeana</i> (Schult.) F.W. Schultz et Sch. Bip.	»	2,4 — 2,7	»	заокруглений	»	ямчастий	тонкі	зм., м-пап. розсіяні, дуже дрібні
<i>P. × auriculoides</i> (Láng) Arv.-Touv.	»	1,8 — 2,3	коричневий — темно-коричневий до чорного	»	»	сітчастий	»	зм., м-пап. у значній кількості
<i>P. × bifurca</i> (M. Bieb.) F.W. Schultz et Sch. Bip.	»	1,5 — 1,8	»	»	»	»	»	зм., м-пап. небагато
<i>P. × calodon</i> (Peter) Soják	»	1,2 — 2,0	»	загострений	»	»	»	зм., м-пап. у значній кількості
<i>P. × hypeurya</i> (Peter) Soják	»	1,8 — 2,1	»	»	»	ямчастий	потовщені	зм., лускоподібні відклади
<i>P. × leptophyton</i> (Nägeli et Peter) S. Bräut. et Greuter	»	1,7 — 2,1	»	»	»	сітчастий	тонкі	слабо-зм., м-пап. у значній кількості
<i>P. × euhaetia</i> (Nägeli et Peter) Soják	»	1,2 — 1,6	»	заокруглений	»	ямчастий	»	зм., м-пап. у значній кількості
<i>P. × tephrocephala</i> (Vuk.) Soják	»	1,7 — 2,2	»	загострений	»	»	потовщені	зм., м-пап. розсіяні, дрібні

Примітка. У таблиці прийняті такі скорочення: антикл. — антиклінальні, довж. — довжина, кл. — клітини, м-пап. — мікропапілли, ц. — циліндричні, зм. — зморшкуватий.

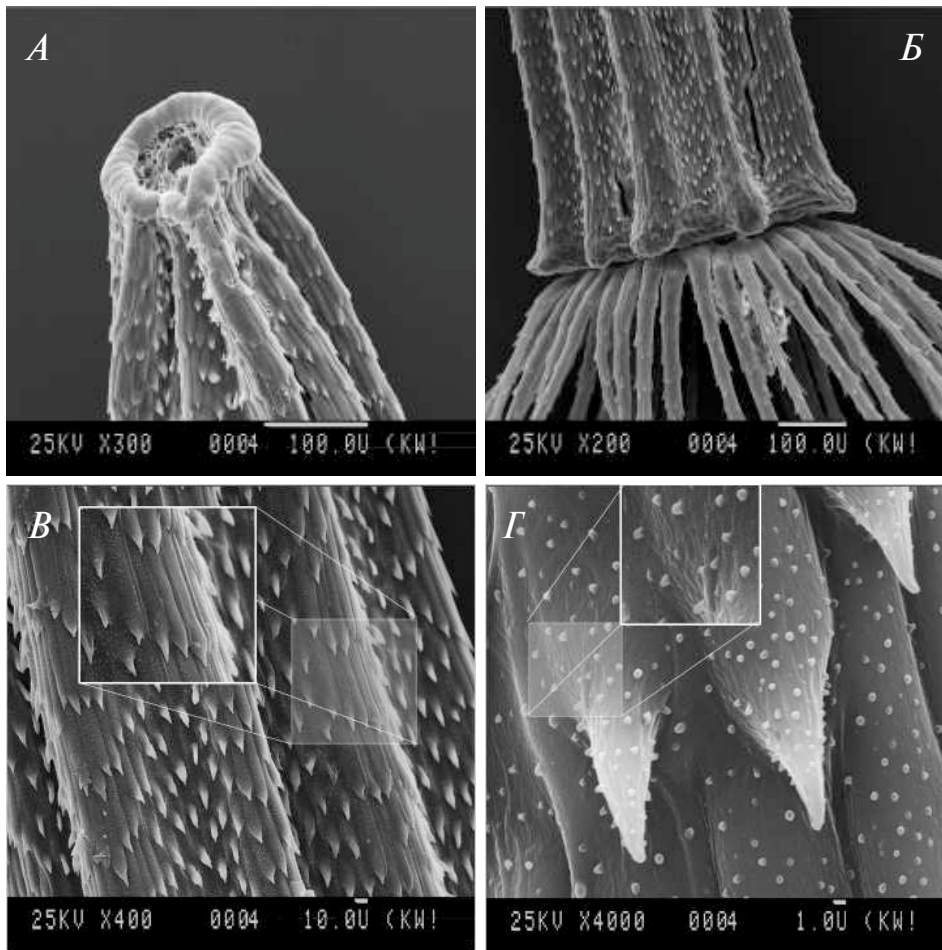


Рис. 1. Структурні особливості будови поверхні сім'янки *P. echiooides* флори Криму: А — носик плода; Б — верхівка сім'янки з дзьобоподібними горбками; В — первинний рельєф: шипоподібні вирости та ребра; Г — вторинний рельєф: зморшки та мікропапілли

Fig. 1. Structural features of the achene surface in species *P. echiooides* of the Crimean flora: А — spout of achene; Б — achene tip with beak-like outgrowths; В — primary sculpture: spike-like outgrowths and ribs; Г — secondary sculpture: wrinkles and micro-papillae

сітчастий. Третинний рельєф утворений виростами та відкладами на поверхні периклінальних стінок клітин екзокарпію. Він зморшкуватий, у великій кількості наявні мікропапілли.

Pilosella procera

Плід — чорна сім'янка зі звуженою основою. Довжина плода — 2,0–2,5 мм. Морфологічні ознаки та первинний рельєф подібні до таких попереднього виду. Антиклінальні стінки потовщені. Периклінальні стінки на міжреберних ділянках рівні, відповідно, вторинний рельєф горбкувато-ямчастий. Третинний рельєф також подібний до такого *P. echiooides*.

Отже, для плодів обох видів sect. *Echinina* роду *Pilosella* характерні прозенхімні клітини (1:4–5), зморшкуватий первинний рельєф переклінальних стінок клітин, гоструваті шипики, мікропапілли, розміщені по всій поверхні клітин екзокарпію, які утворюють подібний до третинного рельєфу. Відмінним є ступінь потовщення антиклінальних стінок клітин і характер рельєфу на міжреберних ді-

лянках: у *P. echiooides* — не потовщені стінки, відповідно, він сітчастий; у *P. procera* — ямчастий рельєф, потовщені стінки.

Sect. *Praealtina*
Pilosella bauhini

Плід — коричнева сім'янка зі звуженою основою. Довжина плода — 1,3–1,6 мм.

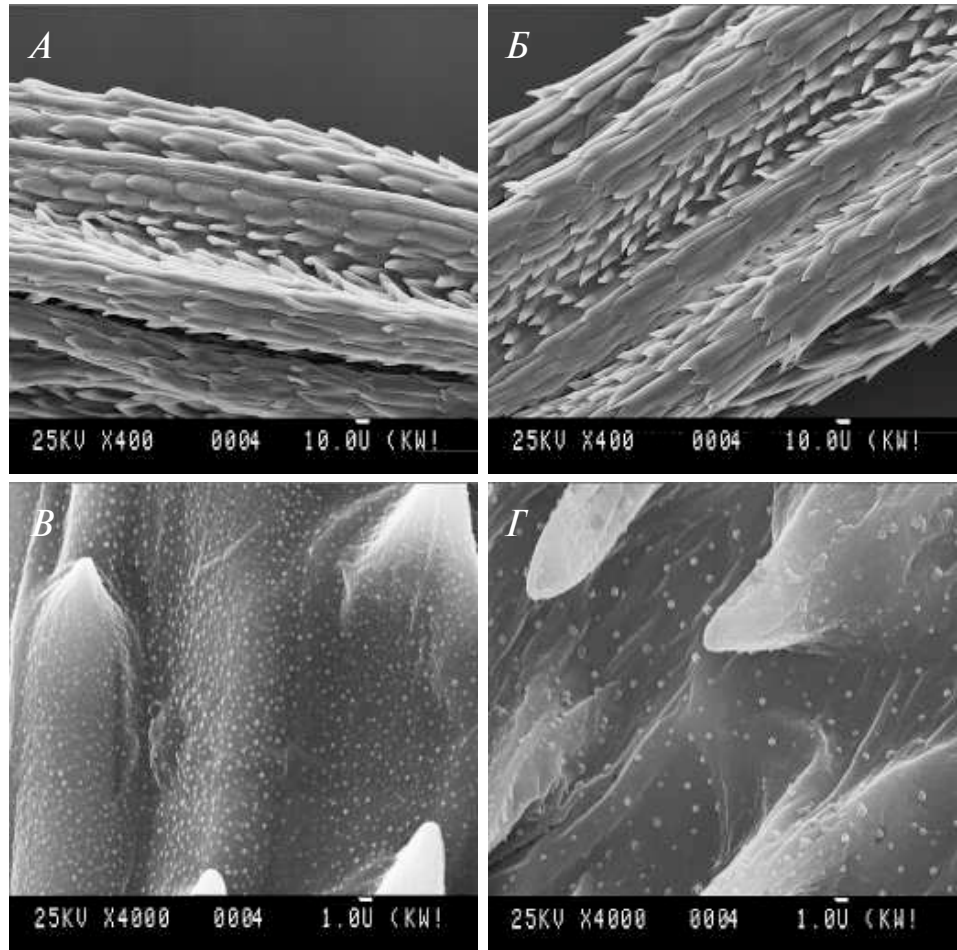
Епідерма екзокарпію плода подібна до такої видів попередньої секції (співвідношення 1:5–6). Шипик гоструватий, при основі вужчий, ніж ширина самої клітини епідерми. Антиклінальні клітинні стінки потовщені. Вторинний рельєф горбкувато-ямчастий (периклінальні стінки на міжреберних ділянках увігнуті); третинний — зморшкуватий, мікропапілл багато, вони розміщуються по всій поверхні клітини.

Sect. *Pilosella*
Pilosella officinarum

Плід — коричнева до чорного сім'янка зі звуженою основою. Довжина плода — 2,3–2,7 мм.

Рис. 2. Ультраструктура поверхні плода видів роду *Pilosella* флори Криму: А — *P. ×auriculoides*; Б — *P. ×calodon*; В — *P. ×leptophyton*; Г — *P. ×tephrocephala*

Fig. 2. Achene surface in species of the genus *Pilosella* of the Crimean flora: А — *P. ×auriculoides*; Б — *P. ×calodon*; В — *P. ×leptophyton*; Г — *P. ×tephrocephala*



Первинний рельєф подібний до такого виду попередньої секції. Довжина шипика може становити до $\frac{1}{3}$ довжини клітини. Ширина шипика при основі дорівнює ширині клітини епідерми. Вторинний рельєф горбкувато-сітчастий (периклінальні стінки клітин на міжреберних ділянках рівні). Антиклінальні стінки потовщені. Третинний рельєф — зморшкуватий, мікропапілл небагато, вони дрібніші (порівняно з такими у видів інших секцій) і розміщені на міжреберних ділянках плода.

Плід *P. hoppeana* за морфологічними ознаками подібний до плода *P. officinarum*.

Первинний рельєф також не відрізняється від такого в попереднього виду, відмінністю є заокруглені шипики. Вторинний рельєф горбкувато-ямчастий (периклінальні клітинні стінки на міжреберних ділянках увігнуті). Антиклінальні стінки не потовщені. Третинний рельєф подібний до рельєфу попереднього виду, однак мікропапілли дуже дрібні (порівняно з такими у видів інших секцій).

Отже, види sect. *Pilosella* мають подібний колір, розмір, первинний і третинний рельєфи. Відмінними є особливості будови шипика, вторинний рельєф і ступінь потовщення антиклінальних стінок. Так, *P. officinarum* має гоструватий шипик, сітчастий рельєф у міжреберних ділянках і потовщені антиклінальні стінки, а *P. hoppeana* — заокруглені шипики, ямчастий рельєф на міжреберних ділянках і тонкі антиклінальні стінки.

Гібридогенні види

Pilosella ×auriculoides

Плід — коричнева до чорного сім'янка зі звуженою основою. Довжина плода — 1,8—2,3 мм.

Первинний, вторинний і третинний рельєфи, ступінь потовщення антиклінальних стінок клітин подібні до виду *P. echioides* (співвідношення 1:3—4), проте шипик заокруглений (рис. 2, А). Ширина шипиків при основі дорівнює ширині клітин епідерми.

Pilosella × *bifurca*

Плід — коричнева до чорного сім'янка зі звуженою основою. Довжина плода — 1,5—1,8 мм.

Первинний, вторинний і третинний рельєфи подібні до попереднього виду. Відмінністю є незначна кількість мікропапілл.

Pilosella × *calodon*

Плід за морфологічними ознаками, первинним, вторинним і третинним рельєфом, шипиком подібний до *P. echinoides* (рис. 2, Б).

Pilosella × *hypeurya*

Плід — коричнева до чорного циліндрична сім'янка зі звуженою основою. Довжина плода — 1,8—2,1 мм.

Первинний, вторинний і третинний рельєфи подібні загалом до таких у *P. officinarum*. Ультраструктура плодів цього виду відрізняється незначним розвитком лускоподібних відкладів на периклінальній поверхні стінок клітин екзокарпії.

Pilosella × *leptophyton*

Плід — коричнева до чорної сім'янка зі звуженою основою. Довжина плода — 1,7—2,1 мм.

Первинний і третинний рельєфи подібні до таких *P. bauhini*. Відмінним є вторинний рельєф — горбкувато-сітчастий (периклінальні стінки на міжреберних ділянках рівні) (рис. 2, В).

Pilosella × *euhaetia*

Морфологічні ознаки плода, первинний, вторинний і третинний рельєфи загалом подібні до таких у *P. bauhini*. Для ультраструктури плода цього виду характерні дрібні заокруглені шипики (двічі менші, ніж у *P. bauhini*).

Плід виду *P. ×tephrocephala* — коричнева до чорного циліндрична сім'янка зі звуженою основою. Довжина плода — 1,7—2,2 мм.

Первинний і третинний рельєфи загалом подібні до таких у *P. officinarum*. Відмінним є вторинний рельєф — горбкувато-ямчастий (периклінальні стінки на міжреберних ділянках увігнуті) (рис. 2, Г).

Отже, для усіх кримських видів роду *Pilosella* характерні сім'янки завдовжки 1,2—2,7 мм, з десятьма ребрами. Їхній колір варіює від коричневого та червоно-коричневого (sect. *Praealtina*) до буро-коричневого (sect. *Pilosella*, гібридогенні види) й навіть матово-чорного (sect. *Echinina*). Паппус — шестинисті волоски завдовжки 3,6—5,8 мм, зібрані на верхівці плода в одне коло. Носик сформований підковоподібно потовщеним валиком із колоноподібним рубчиком усередині. В основі підковоподі-

ного валика — три ребра плода. Верхівка сім'янки має кільцеподібний валик із дзьобоподібними горбками за кількістю ребер плода. У *P. ×bifurca* вони майже непомітні, проте в інших видів *Pilosella* флори Криму ці горбики дуже виразні. Первинний рельєф поверхні плода в усіх видів зморшкуватий, утворений прозенхімами (співвідношення 1:4—6) чотирикутними клітинами епідерми. В усіх досліджених видів *Pilosella* клітини епідерми екзокарпії на апікальному кінці мають шипики, форма яких може варіювати, але їх розмір не перевищує ½ довжини клітини. Їхні розміри, як правило, на ребрах менші, ніж на міжреберних ділянках. У *P. bauhini* клітини епідерми екзокарпії на ребрах розміщуються рядами, утворюючи, своєю чергою, полоси шипиків. Подібна структура поверхні плода спостерігається в гібридогенного виду *P. ×leptophyton* та у видів sect. *Echinina*. Види sect. *Pilosella* характеризуються дещо ширшими при основі шипиками, внаслідок чого останні нагадують луски. Подібні лускоподібні вирости спостерігаються на плодах видів *P. ×bifurca* та *P. ×tephrocephala*. У *P. hoppeana* й *P. ×hypeurya* на міжреберних ділянках вони трохи сплюснені при основі. Третинний рельєф, утворений поверхнею периклінальних стінок клітин екзокарпії, зморшкуватий, наявні мікропапілли. Також зрідка можуть спостерігатися лускоподібні відклади (*P. ×hypeurya*), що дуже подібні до воскових утворень на поверхні листків.

Результати нашого дослідження показали, що ультраструктура поверхні плодів гібридогенних видів *P. ×calodon* і *P. ×auriculoides* загалом подібна до такої у плода *P. echinoides*; плоди *P. ×leptophyton* і *P. ×euhaetia* найбільш схожі на плоди *P. bauhini*, а ультраструктура плодів інших гібридогенних видів флори Криму (*P. ×bifurca*, *P. ×hypeurya*, *P. ×tephrocephala*) подібна до такої у видів sect. *Pilosella*.

Висновки

Отже, вперше описано ультраструктуру поверхні епідерми плодів 12 видів роду *Pilosella* флори Криму. З'ясовано, що до найхарактерніших ознак ультраструктури плодів належать: кільцевий валик із дзьобоподібними горбками на верхівці плода, горбкуватий рельєф плода по ребрах, шипики на апікальних кінцях клітин епідерми екзокарпії, зморшкуватий первинний і третинний рельєфи, розвиток мікропапілл. Ознаки, що відрізняють досліджені види, це: локалізація мікропапілл, фор-

ма шипиків, особливості вторинного рельєфу на міжреберних ділянках. Як додаткові діагностичні ознаки на рівні секцій можна використовувати: відношення довжини клітин епідерми екзокарпію до їхньої ширини (sect. *Praealtina*), локалізація мікропапілл, ступінь потовщення антиклинальних стінок (sect. *Echinina*). Видовими діагностичними ознаками є такі: вторинний рельєф на міжреберних ділянках, форма шипиків, кількість мікропапілл. Так, за дуже дрібними розсіяними мікропапіллами можна вирізнити *P. horreana*, за вузьким шипиком і горбкувато-ямчастим вторинним рельєфом — *P. bauhini*, за поодинокими, середнього розміру мікропапіллами — *P. ×bifurca*.

Автор висловлює щире подяку за цінні поради та допомогу при написанні статті ст. наук. співроб. А.П. Ільїнській.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Ена А.В. Природная флора Крымского полуострова. — Симферополь: Н. Оріанда, 2012. — 231 с.
2. Павленко-Барышева В.С. Характеристика ультраструктури поверхні плодів видів роду *Hieracium* L. флори Криму // Укр. ботан. журн. — 2014. — 71, № 4. — С. 449—454.
3. Сенников А.Н., Илларионова И.Д. Морфологическое и анатомическое строение семян видов рода *Hieracium* (Asteraceae) и близких родов // Ботан. журн. — 2001. — 86, № 3. — С. 37—59.
4. Черепанов С.К. Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (т. 1—30). — Л.: Наука, 1973. — 668 с.
5. Шляков Р.Н. Ястребинка — *Hieracium* L., Ястребиночка — *Pilosella* Hill // Фл. Европ. части СССР. — Л.: Наука, 1989. — Т. 8. — С. 140—379.
6. Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects // Nord. J. Bot. — 1981. — 1(3). — P. 345—354.
7. Euro+Med Plant Base. Режим доступу до сайта: <http://www.emplantbase.org/home.html>.

Рекомендує до друку
Д.В. Дубина

Надійшла 30.12.2014 р.

В.С. Павленко-Барышева

Институт ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины,
г. Киев

УЛЬТРАСТРУКТУРА ПОВЕРХНОСТИ ПЛОДОВ ВИДОВ РОДА *PILOSELLA* (ASTERACEAE) ФЛОРЫ КРЫМА

С помощью сканирующего электронного микроскопа исследована ультраструктура поверхности семян 12 видов рода *Pilosella* флоры Крыма. Выявлены наиболее характерные (кольцевой валик с клювообразными бугорками на верхушке плода, холмистый рельеф, шипики на апикальных концах клеток эпидермы экзокарпия, складчатый первичный и третичный рельефы поверхности клеток экзокарпия, наличие микропапилл) и специфические признаки ультраструктуры плода исследованных видов. Большинство из них могут быть дополнительными диагностическими признаками на уровнях секций: отношение длины клеток экзокарпия к их ширине (sect. *Praealtina*), форма шипика, локализация микропапилл, степень утолщения антиклинальных стенок (sect. *Echinina*). Некоторые признаки могут быть использованы как диагностические на уровне вида: вторичный рельеф на межреберных участках, количество микропапилл.

Ключевые слова: *Pilosella*, плод, ультраструктура поверхности, СЭМ, флора, Крым, Украина.

V.S. Pavlenko-Barysheva

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

ULTRASTRUCTURE OF THE ACHENE SURFACE OF *PILOSELLA* (ASTERACEAE) SPECIES IN THE CRIMEAN FLORA

The surface ultrastructure (achene sculpture) of fruits of 12 species of the genus *Pilosella* in the Crimean flora was studied using SEM. Both common (tumulose surface on the costal region; hooks on the apical ends of exocarp cells, wrinkled surface of the cells; globular structures — micropapillae, achene tip with beak-like outgrowths) and specific characters of the achene ultrastructure of the studied species have been revealed. Most of them are additional diagnostic characters at the sectional level: length to width ratio of exocarp, the shape of hook tips (sect. *Praealtina*), localization of micropapillae, presence of thickened anticlinal walls (sect. *Echinina*); some characters are diagnostic at the species level: the type of surface on the intercostal region, and number of micropapillae.

Key words: *Pilosella*, achene, SEM, surface ultrastructure, fruit, flora, Crimea, Ukraine.