



<http://dx.doi.org/10.15407/ukrbotj72.02.122>

А.П. ЛЬЇНСЬКА

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01601, Україна

СПЕКТРИ МОРФОЛОГІЧНИХ ОЗНАК *BRASSICACEAE* S. L.: СУЦВІТТЯ, КВІТКА

Льїнська А.П. Спектри морфологічних ознак Brassicaceae s. l.: суцвіття, квітка. – Укр. ботан. журн. – 2015. – 72(2): 122–134.

Досліджені спектри морфологічних ознак суцвіття та квітки рослин трьох близькоспоріднених родин – *Capparaceae*, *Cleomaceae* та *Brassicaceae* s. str. або *Brassicaceae* s. l. (альтернативна точка зору). Основна увага приділена таким ознакам суцвіття: тип, характер галуження, кількість квіток в одному суцвітті, наявність (відсутність) приквіток. Для аналізу будови квітки використані здебільшого такі ознаки: тип симетрії, форма і тривалість існування чашолистків, форма, характер розвитку та розмір пелюсток, особливості будови квітколожа та нектарних структур, конструкція андроцею, будова й особливості розвитку гінцею, характер цвітіння та запилення квітки. З'ясовано, що в усіх трьох родинках однаковим є тип суцвіття – китиця. Провідними напрямками еволюційної трансформації китиці *Brassicaceae* s. l. були редукція до однієї квітки та полімеризація – збільшення кількості квіток в одному суцвітті. Обидва модули морфологічної зміни китиці спостерігаються як у *Cleomaceae*, так і в *Brassicaceae* s. str. Припускається, що збіднення китиці є наслідком адаптації рослин до аридних і криофільних умов існування. Розвиток інтеркалярних і брактеозних суцвіть, дуже характерних для *Cleomaceae* і рідкісних – для *Brassicaceae* s. str., у дослідженій групі родин є, мабуть, вторинним. Можна припустити, що впродовж еволюції зменшувалася пластичність структурних елементів квітки *Brassicaceae* s. l. та відбувалася їхня олігомеризація, що обумовило уніфікацію морфологічних ознак, яка найвизрашніша в *Brassicaceae* s. str. Різний перебіг цвітіння протягом доби (переважно вночі – в *Capparaceae*, здебільшого вдень – у *Brassicaceae* s. str. і в різний час доби – в *Cleomaceae*) спричинений, мабуть, вимогами до певних показників температурного режиму та вологості повітря, а також адаптацією до тих чи інших запилювачів. Для *Brassicaceae* s. l. найхарактерніші три способи запилення – перехресне, комбіноване та самозапилення. Перехресне запилення в кожній із трьох досліджених родин досягається розвитком неоднакових структурних елементів квітки: в каперцевих і клеомових воно забезпечується формуванням гінофора, андрофора або андрогінофора, а в хрестоцвітих – розвитком довгого стовпчика зав'язі.

Ключові слова: *Capparaceae*, *Cleomaceae*, *Brassicaceae*, морфологія, суцвіття, квітка, цвітіння, запилення

Вступ

Діапазони мінливості морфологічних ознак вегетативних органів рослин *Brassicaceae* s. l. нами вже досліджувалися (Піинська, 2015). З'ясовано, що для кожної із трьох близькоспоріднених родин, *Capparaceae* Juss., *Cleomaceae* Bercht. et J. Presl та *Brassicaceae* Juss. (або *Brassicaceae* s. l.), характерні широкі амплітуди варіювання морфологічних ознак вегетативних органів рослин, які частково перекриваються на рівні родин, а також, що типові та рідкісні ознаки кожної дослідженої родини не тотожні. Для частини видів *Brassicaceae* s. str., окрім того, виділений комплекс структурних ознак,

які відсутні в двох інших родинках. Отримані дані уможливили окреслити вірогідні напрями морфологічної еволюції *Brassicaceae* s. l. і припустити, що основними факторами еволюційних структурних змін їхніх вегетативних органів були інтенсифікація росту й розвитку, редукційні процеси, а також відхилення від попереднього перебігу онтогенезу рослин, спричинені пристосуванням до сезонно-сухих умов тропіків і субтропіків (*Cleomaceae*) та континентального клімату помірної зони (*Brassicaceae* s. str.). В останній родині спостерігається більше ознак високої спеціалізації, порівняно з двома іншими родинками, що обумовлено, мабуть, розселенням хрестоцвітих не тільки в ксерофільні, а й у криофільні біотопи.

© А.П. ЛЬЇНСЬКА, 2015

Мета цієї праці – визначити спектри основних морфологічних ознак суцвіття та квітки на рівні родин *Capparaceae*, *Cleomaceae* і *Brassicaceae* s. str. та з'ясувати головні модули їхніх структурних перебудов у хрестоцвітих за широкого і вузького трактування їхнього обсягу.

Об'єкти та методи дослідження

Об'єктами дослідження були види родин *Capparaceae*, *Cleomaceae* та *Brassicaceae*. Для порівняльного аналізу морфологічних ознак суцвіття та квітки (наведені в таблиці) використані літературні дані та матеріали гербарних колекцій, що зберігаються в Гербарії Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України (КИ). Розглянуті також окремі біологічні особливості рослин, пов'язані з функціонуванням квіток досліджуваних родин.

Результати досліджень та їх обговорення

Суцвіття (див. таблицю). Для всіх трьох родин характерні термінальні, або піхвові китиці, які можуть бути дуже видовженими чи доволі короткими, зонтико- чи щиткоподібними, або аксиллярні поодинокі квітки з приквітками чи без них.

У родині *Capparaceae* переважають піхвові, часто щитко- або зонтикоподібні малоквіткові (2–10 квіток) китиці, щитки, майже зонтики або складні, волотеподібні суцвіття, що сформовані на основі симподіального галузження, чи аксиллярні поодинокі квітки. Структура суцвіть у деяких, особливо багатовидових, родах може бути доволі різноманітною, як, наприклад, у роді *Capparis* L., що охоплює майже 250 видів (Bentham, Hooker, 1862; Pax, 1891; Fedorov, Artiushenko, 1979; Vasilchenko, 1981; Toelken, 1986; Zhang, Tucker, 2008 a, b; Cornejo, 2009; Takhtajan, 2009; Tucker, 2010). В інших, особливо оліготипних, структура суцвіть одноманітна. В роді *Cadaba* Forssk. (30 видів), наприклад, переважають термінальні китиці. Приквітки в каперецевих якщо розвинені, то дрібні й рано опадають або й зовсім відсутні. Взагалі в цій родині домінують аксиллярні й малоквіткові китиці. Невелика кількість квіток в одному суцвітті видів розглядуваної родини компенсується численними суцвіттями на одній рослині, що характерно для багатьох дерев і кущів, незалежно від їхньої таксономічної підпорядкованості.

Суцвіття клеомових зазвичай прості, вони термінальні або аксиллярні. Кількість квіток в одному суцвітті доволі варіабельна, але переважають багатоквіткові видовжені китиці, наприклад, у родах *Tarenaya* Raf., *Cleome* L. і *Cleomella* DC. Зрідка вісь суцвіття може бути дуже короткою, й тоді китиця нагадує голівку, як у пустельного *Oxystylis lutea* Torr. et Frém. Характерна особливість китиць цієї родини – розвиток простих листкоподібних або трійчато-листкоподібних приквіток, що в дуже небагатьох видів можуть бути відсутні (Pax, 1891; Kers, 2003; Zhang, Tucker, 2008b; Takhtajan, 2009; Tucker, 2010; Tucker, Vanderpool, 2010). Також у цій родині поширені інтеркалярні суцвіття, меристема яких декілька разів може трансформуватися з вегетативної в генеративну і навпаки (Fedorova, 2008; Endress, 2010). До найхарактерніших ознак суцвіть цієї родини можна віднести домінування термінальних або інтеркалярних китиць і розвиток виразних приквіток.

У хрестоцвітих суцвіття (китиці) зазвичай термінальні, прості, складні чи складені, видовжені або дуже короткі; у видів аридних місцезростань – часто різною мірою редуковані. Китиці можуть бути аксиллярні (наприклад, *Aurinia saxatilis* Desv. у флорі України) чи інтеркалярні (тільки *Heliophila* L.) або редуковані до однієї квітки. Приквітки в родині *Brassicaceae* s. str. не належать до дуже поширених і характерних ознак, на відміну від *Cleomaceae*. Вони розвиваються зазвичай спорадично й властиві найчастіше суцвіттям окремих видів різних родів, наприклад, *Kibera supina* (L.) Adans., *K. gallica* (Willd.) V.I. Dorof., *Barbarea bracteosa* Guss., *Sisymbrium confertum* Steven ex Turcz., *Malcolmia orsiniana* Ten., *Enarthrocarpus arcuatus* Labill., *E. lyratus* DC., *E. pterocarpus* DC. тощо (Bush, 1939; Kotov, 1979; Fedorov, Artiushenko, 1979; Ball, Heywood, Akeroyd, 1993; Dorofeev, 2003; Al-Shehbaz, 2010, 2012a, b). Отже, типове суцвіття хрестоцвітих – це термінальна, проста або складна, видовжена чи коротка та редукована китиця без приквіток.

Наведені дані показують, що основними напрямками структурної зміни суцвіть *Brassicaceae* s. l. були редукція китиць до однієї квітки, з одного боку, а з другого – полімеризація, тобто збільшення кількості квіток в одному суцвітті. Характерно, що обидва модули морфологічної еволюції суцвіття спостерігаються як у *Cleomaceae*, так і в *Brassica-*

Спектри основних морфологічних ознак суцвіття та квіток *Brassicaceae* s. l. (*Capparaceae*, *Cleomaceae*, *Brassicaceae* s. str.)*

<i>Capparaceae</i>	<i>Cleomaceae</i>	<i>Brassicaceae</i> s. str.
<i>Суцвіття</i>		
рацемозне, просте; аксиллярне, термінальне; малоквіткове (2–10 квіток) або квіткі поодинокі (рідко)	рацемозне, просте; термінальне, інтеркалярне, аксиллярне; багатоквіткове або квіткі поодинокі аксиллярні	рацемозне, просте, складне чи складене; термінальне, аксиллярне (рідко), інтеркалярне (тільки <i>Helioiphila</i>); мало-, багатоквіткове або квіткі поодинокі
<i>Приквітки</i>		
наявні (дрібні та рано опадають) чи відсутні	наявні (однолісті або трійчасті) чи відсутні (рідко)	відсутні чи розвинені (спорадично, дуже рідко)
<i>Квітки</i>		
великі (часто), дрібні (зрідка); актиноморфні, ледве зигоморфні (рідко, <i>Cadaba</i> , <i>Steriphoma</i> , <i>Crateva</i>); <i>чашечка</i> відкрита, закрита; інколи зрослолиста: двогуба чи у вигляді покривала (<i>Belencita</i>); <i>чашилистків</i> 4 або 2 чи 6–8; вільні або зрослі (інколи); мономорфні чи диморфні; залишаються або опадають (рідко, <i>Quadrilla incana</i>); <i>пелюсток</i> 4 або 2 чи 6; інколи відсутні	великі (часто), дрібні; зигоморфні, більш-менш актиноморфні (рідко, <i>Cleoserrata</i> , <i>Gynandropsis</i> , <i>Dipterygium</i>); <i>чашечка</i> відкрита, закрита; зрослолопатева чи зрослорозсічена; <i>чашилистків</i> 4 (переважно); вільні або частково зрослі (рідко); мономорфні чи диморфні (рідко); залишаються або опадають (рідко, <i>Isomeris</i>); <i>пелюсток</i> 4	дрібні; актиноморфні, зигоморфні (рідко, <i>Iberis</i> , <i>Teesdalia</i> , <i>Streptanthus</i> , <i>Pennellia</i>); <i>чашечка</i> відкрита, закрита; роздільнолиста; <i>чашилистків</i> 4; вільні або дуже зближені (дуже рідко); мономорфні чи диморфні; опадають або залишаються (рідко); <i>пелюсток</i> 4; інколи відсутні
<i>Квітколоже</i>		
видовжене або більш-менш конічне	видовжене або плоске	плоске або видовжене (рідко)
<i>Нектарні структури</i>		
<i>нектарний диск</i> відсутній або розвинений, екстрастамінальний; <i>нектарники</i> : рецептакулярні залозки, луски або вирости; відсутні чи розвинені	<i>нектарний диск</i> відсутній або розвинений, екстрастамінальний; <i>нектарники</i> : рецептакулярні залозисті луски або залозки; відсутні чи розвинені	<i>нектарний диск</i> відсутній; <i>нектарники</i> : рецептакулярні нектарні залозки, варіюють за кількістю, формою, розміром; дислоковані навколо основи тичинок; медіанні розвинені або ні
<i>Андроцей</i>		
<i>тичинок</i> 8–250 (<i>Capparis</i>), 1 (тільки <i>Dactylaena</i>), 6 (рідко); <i>тичинкові нитки</i> майже однакові за довжиною; тонкі, ниткоподібні; інколи стамінодіальні (частина)	<i>тичинок</i> 6–32 (110) або 4 чи 2; <i>тичинкові нитки</i> однакові або різні за довжиною; тонкі; вільні чи частково зрослі при основі або з гінофором (формують андрогінофор); інколи із стамінодіями (рідко, <i>Podandrogyne</i>)	<i>тичинок</i> 6, 8–24 (дуже рідко) або 4, 2; <i>тичинкові нитки</i> чотирицильні або рівні за довжиною (рідко, <i>Stanleya</i> , <i>Yinshania</i>), по 2 однакової довжини (рідко, <i>Caulanthus</i> , <i>Streptanthus</i>); вільні або медіанні, попарно зрослі повністю чи частково (<i>Dontostemon</i> , <i>Anchonium</i> , <i>Springia</i>); тонкі чи крилаті, з додатками або без них; частково стерильні (дуже рідко, <i>Diplotaxis viminea</i>)
<i>Андрофор</i>		
наявний або відсутній (часто)	наявний або відсутній	відсутній
<i>Гінофор</i>		
розвинений або відсутній (рідко)	розвинений різною мірою або відсутній (рідко, <i>Arivela</i>)	відсутній або розвинений (рідко)
<i>Гінецей</i>		
<i>карпел</i> 2, 4 або 10–12; <i>зав'язь</i> дво- і багатогнізда; <i>стовпчик</i> відсутній або розвинений (рідко); короткий; залишається при плодах; <i>приймочка</i> головчаста, дископодібна, крапкоподібна, 3-роздільна (рідко), 2-лопатева (<i>Atamisquea</i>); <i>насінні зачатки</i> кампілотропні, анатропні; один, декілька, багато	<i>карпел</i> 2; <i>зав'язь</i> одно- або двогнізда (<i>Oxystylis</i>); <i>стовпчик</i> відсутній (часто) або розвинений; короткий; залишається при плодах; <i>приймочка</i> головчаста, крапкоподібна, без лопатей; <i>насінні зачатки</i> анатропні; один, декілька, багато	<i>карпел</i> 2 (4 – як виняток); <i>зав'язь</i> дво-, одногнізда; <i>стовпчик</i> розвинений або відсутній; різної довжини; залишається при плодах або відпадає (рідко, <i>Litwinowia</i> , <i>Neslia</i>); <i>приймочка</i> головчаста, конічна, 2-лопатева (лопаті прямі, зближені, збіжні чи шипуваті, рідко); <i>насінні зачатки</i> анатропні, кампілотропні; один, декілька, багато
<i>Цвітіння</i>		
здебільшого нічне	денне, вечірне, нічне	здебільшого денне
<i>Запилення</i>		
алогамія (протогінія, протандрія), автогамія (рідко)	алогамія (протогінія, протандрія), автогамія (часто), клейстогамія (<i>Cleome aculeata</i>)	алогамія (протогінія або протандрія, рідко); автогамія факультативна (<i>Lepidium</i> та інші), облігатна (<i>Stenopetalum</i>), клейстогамія (рідко, <i>Geococcus pusillus</i> , <i>Subularia</i> , <i>Cardamine chenopodiifolia</i>)

* Авторство таксонів частково наведено в тексті, також його можна знайти в електронному довіднику на Інтернет-сторінці: «The International Plant Names Index» [http://www.ipni.org/index.html].

ceae s. str. В обох родинях недорозвиненість суцвіття властива, як правило, видам екстремальних екологічних (посушливим чи кріофільним), а інтенсивний розвиток – таким за сприятливих умов зростання, особливо за оптимального зволоження й помірних температур. Також в обох родинях можуть формуватися інтеркалярні китиці – більше поширені в клеомових і рідкісні – в хрестоцвітих.

Квітка (див. таблицю). Peter Endress (1992) назвав квітки каперецевих (*Capparaceae* s. l.) екологічно універсальними й естетично принадними («... ecologically versatile and aesthetically exciting») завдяки яскравим і різнобарвним віночкам та дуже своєрідному комбінуванню елементів їхньої структури. Розмір квіток варіює в усіх родинях, однак у каперецевих і клеомових доволі поширені великі квітки. У хрестоцвітих вони дрібні або надто дрібні, але спектр забарвлення їхніх віночків так само широкий, як і в двох інших родинях.

В усіх трьох родинях квітки зазвичай двостатеві, а функціонально одностатеві можуть спорадично формуватися в суцвіттях деяких видів досліджених родин (*Capparis herbacea* Willd., *Peritoma arborea* (Nutt. ex Torr. et A. Gray) Iltis, *Apophyllum anomalum* F. Muell., *Hirschfeldia incana* (L.) Lagr.-Foss., *Cardamine pratensis* L., *Pachycladon stellatum* (Allan) Heenan et A.D. Mitch., *Megacarpaea megalocarpa* (Fisch. ex DC.) Schischk. ex B. Fedtsch. тощо) (Thellung, 1919; Horovitz, Gallil, 1972; Endress, 1992; Kers, 2003; Heenan, 2012; Shakarishvili, Osishvili, 2013). Надзвичайно рідкісне явище в цих групах споріднених видів – дводомні рослини. У *Brassicaceae* – це тільки *Lepidium sisymbrioides* Hook. f., а в *Capparaceae* – *Apophyllum anomalum* (Pax, 1891; Prantl, 1891; Allen, 1998).

Для *Capparaceae* характерні актиноморфні квітки, ледве зигоморфні – спостерігаються в небагатьох видів (*Cadaba*, *Steriphoma* Spreng., *Crateva* L., окремі види *Capparis*). Такий тип симетрії квіток відрізняє каперецеві від клеомових, в яких, навпаки, дуже поширені квітки з однією віссю симетрії, а радіальносиметричні або майже такі притаманні видам тільки кількох родів (*Cleoserrata* Iltis, *Gynandropsis* DC., *Dipterygium* Decne.) (Endress, 1992, 1999, 2010; Hall, Sytsma, Iltis, 2002; Tucker, 2009, 2010; Tucker, Vanderpool, 2010). Хрестоцвіті за особливостями симетрії квітки споріднюються з каперецевими. У більшості з них вони також ак-

тиноморфні, лише видам приблизно десяти родів (*Iberis* L., *Pennellia* Nieuwl., *Streptanthus* Nutt., *Teesdalia* W.T. Aiton, *Noccaea* Moench та ін.) властиві квітки з однією віссю симетрії (зигоморфні) (Fedorov, Artiushenko, 1975; Kotov, 1979; Endress, 1992; Ball, Heywood, Akeroyd, 1993; Gómez, Perfectti, Camacho, 2006; Busch, Zachgo, 2007; Al-Shehbaz, 2012a, b; Busch et al., 2012; Savriama et al., 2012). Щоправда, в цій родині дуже часто наприкінці цвітіння пелюстки попарно зближуються, внаслідок чого віночки стають подібними до зигоморфних.

Отже, потенційна здатність формувати квітки з однією віссю симетрії (термінальна девіація) спостерігається в усіх трьох родинях (Takhtadzhian, 1964). Тільки в *Cleomaceae* зигоморфія належить до провідних ознак, а в *Capparaceae* і *Brassicaceae* s. str. – це рідкісна особливість небагатьох видів. З історичного погляду двобічносиметричні квітки походять від радіальносиметричних і в процесі еволюційного розвитку в покритонасінних виникали неодноразово (Sargent, 2004).

Чашечка в усіх трьох родинях може бути відкритою або закритою, зрослоистою (тільки *Capparaceae* та *Cleomaceae*) або роздільноистою. В усіх родинях основна кількість чашолистків однакова (чотири), але в каперецевих і клеомових зрідка їх менше (два) або більше (до восьми, сім у роді *Crateva*). Чашолистки можуть опадати або залишатися при плодах. У клеомових і каперецевих опадні чашолистки належать до рідкісних ознак (наприклад, *Cleomaceae*: *Cleome* (окремі види), *Isomeris* Nutt.; *Capparaceae*: *Atamisquea* Miers, *Quadrella incana* (Kunth) Iltis et Cornejo) (Toelken, 1986; Zhang, Tucker, 2008a, b; Cornejo, 2009; Takhtajan, 2009; Tucker, 2009, 2010; Tucker, Vanderpool, 2010). У хрестоцвітих, навпаки, вони найбільше поширені, а рідкісними є такі, що залишаються при плодах. Останні характерні для окремих видів неспоріднених родів (*Alyssum minutum* Schlecht. ex DC., *A. alyssoides* (L.) L., *Syrenia siliculosa* Andr. ex DC., *Smelowskia calycina* (Stephan ex Willd.) C.A. Mey.) (Bush, 1939; Kotov, 1979; Ball, Heywood, Akeroyd, 1993; тощо). У *Capparaceae*, порівняно з двома іншими родинями, структурні елементи чашечки й чашолистків відзначаються значно більшою варіабельністю, яка стосується їхніх форми, розміру, ступеня й характеру зростання, особливостей симетрії. Менш мінливі вони в клеомових, але та-

кож можуть бути мономорфні чи диморфні, зрослі чи вільні (Bentham, Hooker, 1862; Pax, 1891; Zhang, Tucker, 2008a, b; Cornejo, 2009; Tucker, 2009, 2010; Tucker, Vanderpool, 2010; Short, 2011). Чашолистки у хрестоцвітих достатньо одноманітні за будовою. У більшості видів вони вільні, опадні, але можуть бути моно- або диморфними, зокрема мішкоподібними при основі чи клубучкоподібними вгорі (Bush, 1939; Hedge, 1965; Hedge, Rechinger, 1968; Fedorov, Artiushenko, 1975; Kotov, 1979; Hegi, 1986; Ball, Heywood, Akeroyd, 1993; Al-Shehbaz, 2010, 2012a, b). З еволюційного погляду в *Brassicaceae* s. l. простежується доволі чітка тенденція до уніфікації структурних елементів чашечки, яка особливо виразна у хрестоцвітих. У всіх трьох родинях особливості структури чашечки й чашолисток, як правило, є родовими діагностичними ознаками.

Пелюстки квіток трьох розглянутих родин різноманітні за формою і розміром, інколи вони можуть бути рудиментарні або зовсім відсутні в каперцевих (наприклад, у родах *Cadaba*, *Maerua* Forssk., *Boscia* Lam., *Thylachium* DC.) і в хрестоцвітих (окремі види *Cardamine* L., *Nasturtium* W.T. Aiton, *Lepidium* L., *Capsella* Medik., *Coronopus* Zinn) (De Candolle, 1821; Bentham, Hooker, 1862; Prantl, 1891; Bush, 1939; Fedorov, Artiushenko, 1975; Kotov, 1979; Al-Shehbaz, 2010, 2012a, b). Останні властиві зазвичай багатьом самоzapильним видам, незалежно від їхнього систематичного положення (Endress, 2010). Здебільшого пелюстки суцільні, але в поодиноких видів або родів вони надрізані (*Polanisia jamesii* (Torr. et A. Gray) Iltis, *Cleomaceae*), торочкуваті (рід *Schizopetalon* Sims) чи лінійні (рід *Stenopetalum* R. Br. ex DC.). Загальна еволюційна тенденція розвитку пелюсток у *Brassicaceae* s. l. – зменшення їхнього розміру, тобто рудиментація.

Квітколоже (див. таблицю) в досліджуваних родинях по-різному структуроване. В каперцевих і клеомових воно, як правило, видовжене або більш-менш конічне, внаслідок чого формується виразний андрофор, гінофор або андрогінофор, а в хрестоцвітих – зазвичай плоске, але, як виняток, може бути дещо видовженим (триба *Thelypodieae* Prantl, *Diploaxis* DC. та ін.). Видовжені андрофор, гінофор та андрогінофор є своєрідним пристосуванням до перехресного запилення.

Нектарні структури (див. таблицю) належать до характерних ознак досліджуваних родин. Вони мо-

жуть бути у вигляді суцільного екстрастамінального диска, що спорадично розвивається в багатьох видів цих родин (відсутній у хрестоцвітих), суцільного кільця чи окремих рецептакулярних утворів, які в різних видів і родів мають неоднакові форми та вигляд (залозки, луски чи видовжені вирости квітколожа). В каперцевих нектарні структури наймінливіші, можуть бути у вигляді суцільного нектарного диска або окремих нектарників різних форми і ступеня розвитку. Подібної будови вони і в клеомових. Для хрестоцвітих характерні тільки рецептакулярні нектарні структури (суцільне кільце чи окремі медові залозки, які відзначаються різними числом, формою й розміром та дислоковані навколо основи тичинок (Bentham, Hooker, 1862; Pax, 1891; Prantl, 1891; Fedorov, Artiushenko, 1975; Zhang, Tucker, 2008a, b; Cornejo, 2009; Takhtajan, 2009; Al-Shehbaz, 2010, 2012a, b; Tucker, 2010; Tucker, Vanderpool, 2010). Відрізняє *Brassicaceae* s. str. від двох інших родин не тільки відсутність нектарного диска, а й значне зменшення розміру та кількості медових залозок, що характерно для багатьох видів.

Отже, можна припустити, що в процесі еволюційного розвитку *Brassicaceae* s. l. відбувалася поступова редукція нектарних структур – від нектарного диска до суцільного нектарного кільця й окремих залозок. Такий напрям змін обумовлений, мабуть, комплексом чинників, серед яких важливе значення мали функція привабливання запилювачів, екологічні та кліматичні умови існування видів, здатність останніх до самоzapилення, перерозподіл органічного ресурсу в межах однієї особини, рудиментація квіток, а також полімеризація суцвіть.

Андроцей (див. таблицю) може мати андрофор або андрогінофор, тобто видовжене міжвузля осі квітки між віночком і гінецеєм (Takhtadzhian, 1966). Андрофор не властивий хрестоцвітим. У видів решти родин він також може не формуватися (наприклад, *Capparaceae*: *Capparis*, *Belencita* H. Karst., *Steriphoma* та ін.; *Cleomaceae*: *Cleome*, *Cleomella*, *Wislizenia* Engelm. тощо) або розвиватися і бути коротким (*Capparaceae*: *Crateva*, *Pteropetalum* Pax; *Cleomaceae*: *Roeperia* F. Muell.) чи довгим (*Capparaceae*: *Cladostemon* A. Braun et Vatke; *Cleomaceae*: *Pedicellaria* Schrank, *Isomeris*). Зрідка в двох останніх родинях тичинкові нитки можуть

зростається між собою і приростати до гінофора, тоді утворюється андрогінофор (*Cleomaceae*: *Peritoma* DC., *Roepertia*, *Gynandropsis*, *Cleome* p. p.; *Capparaceae*: *Capparicordis* Iltis et Cornejo, *Monilicarpa* Cornejo et Iltis).

У всіх родин андроцей формується в результаті функціонування чотирьох примордіїв. Зазвичай у *Cleomaceae* та *Brassicaceae*, а почасти і в *Capparaceae* два медіанні примордії діляться, внаслідок чого кількість тичинок збільшується до шести. Можуть ділитися й усі чотири примордії, тоді розвивається вісім або більше тичинок (у каперцевих — до 250). Частина з них здатна втрачати своє функціональне призначення і ставати стерильною (Takhtajan, 2009). У деяких видів фертильною залишається тільки одна тичинка (*Dactylaena* Schrad. ex Schult. f.) (Tucker, Vanderpool, 2010). Каперцеві та клеомові відзначаються розвитком тичинок із дуже довгими (як правило, довшими, ніж пелюстки), тонкими й нерозширеними нитками, які різко не відрізняються за довжиною. Тільки в окремих видів, наприклад, роду *Steriphoma*, спостерігаються чотирицильні тичинки або вони попарно мають різну довжину (*Cleome africana* Botsch. = *Siliquaria glandulosa* Forssk.) (Bentham, Hooker, 1862; Pax, 1891). Зазвичай усі тичинки вільні чи зростаються при основі або майже на половину своєї довжини (*Gynandropsis*).

За структурою андроцею хрестоцвіті чітко відрізняються від двох інших досліджуваних родин. Як зазначено вище, в них завжди відсутній андрофор, майже всі вони мають чотирицильні відносно короткі (зазвичай не перевищують довжини пелюсток) тичинки. Здебільшого латеральні тичинки відстають у розвитку від медіанних. Їхні нитки достатньо поліморфні й можуть бути тонкими, розширеними або з додатками при основі. Виняток становлять тільки види кількох родів, зокрема, *Megacarpaea polyandra* Benth. (18–24 тичинки), *Hormathophylla spinosa* (L.) P. Kupfer (0–10 тичинок), *Lepidium* (кількість тичинок редукована до двох чи чотирьох у *L. pinnatifidum* Ledeb.: латеральні відсутні, медіанних 2 або 4; у *L. ruderale* L., *L. virginicum* L. та *L. densiflorum* Schrad. розвинені тільки 2 або 4 медіанні), *Coronopus* (інколи відсутні латеральні, а медіанні не розщеплені), *Cardamine* (*C. hirsuta* L., одна або обидві латеральні відсутні). Лише в окремих родах тичинки попарно (повністю

або частково) зростаються (*Dontostemon* Andr. ex C.A. Mey., *Anchonium* DC., *Springia* Van Heurck et Mull. Arg., *Vella* L., *Boleum* Desv.), мають однакову довжину (*Stanleya* Nutt., *Yinshania* Ma et Y.Z. Zhao) або формують три пари однакової довжини (*Caulanthus* S. Watson, *Streptanthus* Nutt.) чи стають стерильними (частково), як у *Diplotaxis viminea* DC. (Bentham, Hooker, 1862; Prantl, 1891; Kotov, 1979; Mendez, Gomez, 2006).

Отже, в родин *Capparaceae* і *Cleomaceae* структура андроцею доволі мінлива; спостерігається, зокрема, як його полімеризація, так і редукція. У *Brassicaceae* s. str. навпаки, андроцей відзначається більшою одноманітністю будови, внаслідок чого хрестоцвіті чітко відрізняються від решти родин відсутністю андрофора й андрогінофора, великим переважанням чотирицильних тичинок (латеральні відстають у розвитку від медіанних) із доволі короткими нитками.

Загалом у процесі історичного розвитку *Brassicaceae* s. l. андроцей змінювався шляхом олігомеризації, стабілізації та спрощення його структури. Певний поліморфізм тичинкових ниток *Brassicaceae* s. str. можна вважати проявом термінальної пролонгації.

Гінецей (див. таблицю) в усіх родин може розташовуватися на гінофорі (карпофорі). Для родин *Capparaceae* і *Cleomaceae* — це доволі характерна і поширена ознака. Як правило, особливо в каперцевих, гінофор надто довгий — перевищує довжину тичинок. Тільки в окремих небагатьох родах клеомових він може бути дуже короткий або зовсім відсутній (*Dactylaena*, *Dipterygium*, *Cristatella* Nutt.). У хрестоцвітих гінофор спостерігається лише зрідка. Він характерний здебільшого для видів триби *Thelypodieae* Prantl. Окрім того, спорадично може формуватися в деяких інших родах, зокрема *Diplotaxis*, *Brassica* L., *Lunaria* L. тощо. Взагалі карпофор у хрестоцвітих — це надто архаїчна ознака.

Вважається, що гінецей сформований двома примордіями в усіх родин (Pax, 1891; Bruckner, 2000; Takhtajan, 2009). Але необхідно зауважити, що його розвиток досліджувався тільки на окремих модельних об'єктах. У *Capparaceae* s. l. кількість примордіїв і, відповідно, — карпел, нестійка й може змінюватися від двох—чотирьох до 10–12. Інколи примордії утворюють суцільне кільце (Pax, 1891; Bruckner, 2000; Zhang, Tucker, 2008a, b;

Cornejo, 2009; Itis et al., 2011). Карпели починають формуватися, як правило, в латеральній площині і тільки зрідка – в медіанній. В останньому випадку розташування стулок і плацент зміщується на 90° (Brückner, 2000). Плацентарні регіони диференціюються дуже рано, з різною швидкістю росту в різних видів. У деяких випадках (*Capparis*, *Podandrogyne* Ducke) їхній інтенсивний розвиток може пригнічувати ріст дорзальної частини майбутніх стулок. Коли, навпаки, інтенсивніше ростуть ділянки майбутніх стулок, тоді формуються карінальні приймочки (*Capparis*, *Maerua* Forssk.) (Brückner, 2000). На відміну від каперцевих, голівчасті приймочки клеомових утворюються переважно медіанними частинами примордію, внаслідок прискореного росту плацентарних ділянок, навіть тоді, коли бічні частини примордію спочатку розвиваються інтенсивніше, ніж медіанні (Brückner, 2000). Несправжня перетинка (septum) розвивається постгенітально і властива не всім каперцевим. Вона спостерігається в окремих видів роду *Capparis*, у *Cadaba indica* Lam., *Crateva religiosa* G. Forst., а також у родах *Steriphoma*, *Morisonia* L. та *Maerua* (Raghavan, Venkatasubban, 1941; Brückner, 2000; Takhtajan, 2009). Для клеомових вторинна (несправжня) перетинка не характерна (Takhtajan, 2009).

У *Brassicaceae* s. str. початкові етапи онтогенезу гінецею доволі одноманітні в більшості видів, на відміну від каперцевих (Smyth, Bowman, Meyerowitz, 1990; Sessions, 1997). Існують кілька концепцій, які інтерпретують характер його еволюції (Brückner, 2000). Припускають, що гінецей починає формуватися двома примордіями, розташованими в поперечній площині, або спочатку має вигляд кільцеподібної структури чи спершу розвиваються чотири первинні примордії (два медіанні та два латеральні), які пізніше з'єднуються й утворюють два центри росту (Payson, 1857; Alexander, 1952; Brückner, 2000). За результатами сучасних досліджень перших етапів онтогенезу гінецею на прикладі кількох модельних видів (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., *Cheiranthus cheiri* L. та *Brassica rapa* L.) з'ясовано, що спочатку він розвивається як відкрита циліндрична структура й тільки пізніше (на восьмій стадії) починають диференціювати чотири провідних пучки та дві плацентарні ділянки, на флангах яких згодом закладаються насінні

зачатки. Після цього (дев'ята і десята стадії розвитку) поступово формується стовпчик зав'язі й стають морфологічно чіткими стулки, плаценти та приймочка (Smyth, Bowman, Meyerowitz, 1990; Sessions, 1997). Несправжня перетинка зав'язі формується постгенітально в медіанній площині як результат розростання плацентарних ділянок (Brückner, 2000; Takhtajan, 2009). Якщо «циліндр» гінецею має виступи в медіанних частинах, то розвиваються комісуральні лопаті приймочок, а за відсутності таких виступів утворюються голівчасті приймочки (Smyth, Bowman, Meyerowitz, 1990; Sessions, Zambryski, 1995; Sessions, 1997). Гінецей димерикарпних плодів хрестоцвітих дещо відрізняється за характером онтогенетичного розвитку. На прикладі дослідження двох видів (*Cakile lanceolata* (Willd.) O.E. Schulz та *Erucaria erucarioides* Müll. Berol.) встановлено, що дистальний мерикарпій диференціюється вже на ранніх етапах онтогенезу, зокрема тоді, коли щілина циліндричного за формою гінецею починає закриватися, а пелюстки майже дорівнюють половині довжини зав'язі (Hall et al., 2006). Цей етап відповідає приблизно восьмій–дев'ятій стадіям розвитку гінецею за класифікаціями інших авторів (Smyth, Bowman, Meyerowitz, 1990; Sessions, 1997).

Зав'язь дво- або багатогнізда в каперцевих, зазвичай одногнізда – в клеомових (двогнізда тільки в *Wislizenia* та *Oxystylis* Torr. et Frém.). У хрестоцвітих вона також двогнізда або одногнізда внаслідок вторинних редуційних процесів (Pax, 1891; Zhang, Tucker, 2008a, b; Cornejo, 2009; Takhtajan, 2009; Itis, Hall, Cochran, Sytsma, 2011). Стовпчик зав'язі (а пізніше – плоду) в каперцевих і клеомових часто не розвивається (приймочка сидяча) або він дуже короткий. Відсутність стовпчика в цих родині цілком зрозуміла, якщо врахувати, що їхні зав'язі розташовані на довгому гінофорі. Приймочки в цих двох родині доволі одноманітні, найчастіше голівчасті або крапкоподібні. Лише зрідка в каперцевих вони можуть бути дископодібними чи майже дволопатевиими (тільки в *Atamisquea*). У *Brassicaceae*, на відміну від решти родин, стовпчик зав'язі, як правило, добре розвинений, хоча є доволі багато видів, що мають сидячу й дуже різноманітну за формою приймочку. Тільки двом видам хрестоцвітих (*Neslia paniculata* (L.) Desv. і *Litwinowia*

tenuissima (Pall.) Woronow ex Pavlov) властиві опадні стовпчики (після дозрівання плодів).

Насінні зачатки всіх трьох родин належать до антропних або кампілотропних (найпоширеніший тип серед квіткових рослин) (Rodionova, 1982, 1992). У кожному гнізді зав'язі їх може бути по одному, декілька або багато. У видовжених великих плодах вони зазвичай численні, а в дрібних і коротких, у тому числі в стручечках хрестоцвітих, їх кілька або один. Каперцеві та клеомові відзначаються ще й своєрідним способом закладання насінних зачатків. За даними J.-B. Payet, у видів *Cleome* та *Polanisia* Raf. насінні зачатки формуються в два етапи: спочатку невелика їхня частина розвивається акропетально двома рядами, а пізніше поміж ними додатково «вкраплюється» ще певна їх кількість (Payet, 1857). У досліджених видів роду *Capparis* насінні зачатки спершу формуються на двох радіальних рядах плаценти, а згодом утворюється ще один чи кілька таких рядів, на яких яйцеклітини закладаються в доцентровому порядку. У хрестоцвітих закладання насінних зачатків доволі одноманітне – базально-апикальне, але в дистальному перикарпії вони вертикально орієнтовані, тобто інвертовані стосовно інших (Brückner, 2000; Hall et al., 2006).

Наведені дані свідчать, що в *Brassicaceae* s. l. еволюція гінецею супроводжувалася редукційними процесами. В усіх трьох родинях зменшувалася кількість насінних зачатків в одному гнізді, крім того, гнізда зав'язі скоротилися до одного (*Cleomaceae*, більшість видів) чи двох (переважно *Brassicaceae* s. str.). У більшості видів останньої родини гінофор не отримав подальшого розвитку. Поряд із цим у розвитку гінецею частини хрестоцвітих (триба *Brassicaceae*) з'явилася еволюційна новація – проліферація клітин мезокарпу, внаслідок чого сформувалися димерикарпні плоди, також у цій родині урізноманітнілася форма приймочки.

Отже, можна припустити, що в процесі історичного розвитку в *Brassicaceae* s. l. зменшувався ступінь еволюційної пластичності структурних елементів квітки, тобто відбувалася олігомеризація, і це призвело до уніфікації її морфологічних ознак, яка є найвиразнішою в *Brassicaceae* s. str.

Цвітіння (див. таблицю), як відомо, обумовлюється цілим комплексом чинників, які в досліджуваних родинях ще недостатньо вивчені. Однак

відомо, що деякі види каперцевих і клеомових у тропіках і субтропіках можуть цвісти впродовж усього року (наприклад, *Capparis mitchellii* Lindl., *C. umbonata* Lindl., *C. quiniflora* DC., *Wislizenia palmeri* A. Gray, *Cleome rutidosperma* DC., *C. viscosa* L. (Toelken, 1986; Tucker, Vanderpool, 2010; Short, 2011). Багато видів, особливо однорічних чи малорічних із багатоквітковими китицями, відзначаються тривалим цвітінням – від ранньої весни до пізньої осені (Keighery, 2002; Zhang, Tucker, 2008a, b; Tucker, Vanderpool, 2010). За межами субтропічної зони цвітіння рослин названих двох родин і хрестоцвітих приурочене до теплого періоду. На території України, наприклад, обидва види *Cleome* (*C. canescens* Stev. ex DC. та *C. donetzica* Tzvel.) цвітуть від червня до серпня, а *Tarenaya hassleriana* (Chodat) Iltis – від травня до вересня (Pińska, 2014).

Упродовж доби квітки каперцевих розкриваються здебільшого вночі, хоча є й такі, що цвітуть удень (наприклад, *Atamisquea emarginata* Miers ex Hook. et Arn.) (Medan, Ponessa, 2003; Iltis et al., 2011). Клеомові можуть цвісти вдень, увечері або вночі (Iltis et al., 2011). Але нічне цвітіння для них є рідкісним явищем, яке остаточно ще не досліджене (Cane, 2008). У хрестоцвітих переважає денне цвітіння, вночі розкриваються квітки тільки у видів *Matthiola* W.T. Aiton, *Hesperis* L. та ще кількох інших родів (Avetisian, 1981; Cane, 2008). Привертає увагу той факт, що ці види, як і такі *Cleomaceae*, мають залозисті структури (залозки або залозисті волоски). Описаний перебіг цвітіння впродовж доби обумовлений, мабуть, вимогами до певних показників температурного режиму і вологості повітря, а також адаптацією до тих чи інших запилювачів.

Запилення. В усіх трьох родинях провідну роль відіграє перехресне запилення, яке в самосумісних видах нерідко забезпечується дихогамією – протогінею (часто) або протандрією (зрідка). Самонесумісність більше характерна для каперцевих і хрестоцвітих. Такими є, наприклад, 85% видів роду *Capparis*, види *Crateva* (*Capparaceae*), а також *Brassica*, *Berteroa* DC., *Arabidopsis* Heynh., *Diplotaxis tenuifolia* (L.) DC., *Sobolewska sibirica* (Willd.) P.W. Ball тощо (*Brassicaceae*) (Al-Shehbaz, 1977; Avetisian, 1981; Vasilchenko, 1981; Snell, Aarssen, 2005; Nasrallah et al., 2007; Primo, Machado, 2009; Rea, Liu, Nasrallah, 2010; Kitashiba, Nasrallah, 2014). Серед клеомових також є алогамні види,

наприклад *Cleome glandulosa* Ruiz et Pav. ex DC. та *C. anomala* Kunth, але значна їхня частина схильна до автогамії (Cane, 2008). Перехресне запилення в різних родинх досягається розвитком неоднакових структурних елементів квітки. В каперцевих і клеомових – це формування видовженого гінофора або андрофора (віддаляє приймочку від пиляків), а в хрестоцвітих – розвиток довгого стовпчика зав'язі, завдяки чому на приймочку так само не потрапляє власний пилок (Prantl, 1891; Avetisian, 1981; Bianchi, Gibbs, 2000; Zhang, Tucker, 2008a, b; Primo, Machado, 2009). Лише зрідка спостерігається гетеростилія, наприклад, у видів *Fibigia*. В усіх родинх, особливо у рослин екстремальних екоотпів або однорічників, доволі поширена автогамія (Snell, Aarssen, 2005; Cane, 2008). Достатньо характерним є і комбіноване запилення, яке в хрестоцвітих забезпечується чотирисильним андроцеєм, а також неоднотимним дозріванням довгих і коротких тичинок: у кожній квітці спочатку розвиваються довгі тичинки, що забезпечують запилення «чужих» квіток, а потім видовжуються короткі, які «висипають» пилок на приймочку власної квітки. Рідкісною є клейстогамія – факультативна (окремі види *Lepidium*, *Cardamine chenopodiifolia* Pers., *Sinapis arvensis* L.) або облігатна (*Geococcus pusillus* J. Drumm. ex Harv., *Subularia aquatica* L.) (Avetisian, 1981). Тільки в окремих видів *Brassicaceae* спостерігається агамне запліднення (*Draba verna*, *Draba oligosperma* Hook., *Smelowskia calycina* (Stephan ex Willd.) C.A. Mey., в деяких видів *Boechea* Á. Löve et D. Löve тощо) (Avetisian, 1981; Schranz et al., 2005; Sharbel et al., 2010). У родинх *Cleomaceae* та *Capparaceae* клейстогамія й апоміксис також є дуже рідкісними явищами. Здатність самозапилюватися в закритих квітках відома тільки для *Cleome aculeata* L. (Zapata, 2006), апоміксис – для *Capparis frondosa* Jacq. (Bianchi, Gibbs, 2000).

Отже, в процесі історичного розвитку в кожній із трьох родин (або в *Brassicaceae* s. l.) сформувалася така система запилення, в якій оптимально комбінуються перехресне та самозапилення, що запобігає глибокому інбридингу та водночас уможливорює існування рослин того чи іншого виду в екстремальних умовах навколишнього середовища. Клейстогамія й апоміксис в усіх трьох досліджених родинх належать до рідкісних явищ, характерних для поодиноких видів.

Висновки

У всіх досліджених родинх однаковим є тип суцвіття – китиця. Основними напрямками структурної зміни китиці *Brassicaceae* s. l. були редукція до однієї квітки, з одного боку, а з другого – полімеризація, тобто збільшення кількості квіток в одному суцвітті. Обидва модуси морфологічної трансформації китиці відбувалися паралельно як у *Cleomaceae*, так і в *Brassicaceae* s. str. Збіднення китиць обумовлене, мабуть, адаптацією рослин до аридних чи криофільних умов існування. У дослідженій групі родин можна вважати вторинним розвиток інтеркалярних та брактеозних китиць – дуже характерних для *Cleomaceae* та рідкісних у *Brassicaceae* s. str.

Квітка *Brassicaceae* s. l. відзначається загалом доволі широким спектром морфологічних ознак, який охоплює різні її структурні елементи і сформувався на основі багатьох історичних тенденцій. Найпоширеніші (типові) та рідкісні структурні ознаки квітки кожної родини не є тотожними.

До спільних ознак квіток усіх трьох родин або хрестоцвітих у широкому обсязі можна віднести загальний план їхньої будови (тетрациклічність, андрогінність), паракарпний гінцеєй, анатропні або кампілотропні насінні зачатки, наявність нектарних структур. Квітки цих родин також об'єднує потенційна здатність до зигоморфності, але тільки в *Cleomaceae* така термінальна девіація отримує потужний розвиток. Інші морфологічні ознаки квітки зазнали певної трансформації.

Високий рівень пластичності структурних елементів квітки характерний для субтропічно-тропічної родини *Capparaceae*. У *Cleomaceae* та *Brassicaceae* s. str. спостерігається поступове його зменшення. Найбільших еволюційних змін зазнала квітка *Brassicaceae* s. str., що обумовлено, можливо, освоєнням хрестоцвітими регіонів із континентальним кліматом.

До основних еволюційно-морфологічних модусів квітки *Brassicaceae* s. l. можна віднести такі: термінальну девіацію (зигоморфні квітки, *Cleomaceae*), рудиментацію (розмір пелюсток, *Brassicaceae* s. str.), уніфікацію (структурні елементи чашечки, квітколожа, андроцеєй, *Brassicaceae* s. str.), редукцію (нектарні структури, кількість насінних зачатків в одному гнізді (всі родини); число гнізд зав'язі (одне в *Cleomaceae*; два у *Brassicaceae* s. str.), елімінацію

(гінофор, *Brassicaceae* s. str.), олігомеризацію та стабілізацію (андроцей, *Brassicaceae* s. str.), термінальну пролонгацію (поліморфізм тичинкових ниток і приймочок, *Brassicaceae* s. str.), еволюційну новацію (проліферація клітин мезокарпу, *Brassicaceae* s. str.).

Можна припустити, що впродовж еволюції зменшувалася пластичність структурних елементів квітки *Brassicaceae* s. l. та відбувалася їхня олігомеризація, що обумовили уніфікацію морфологічних ознак, яка є найвиразнішою у *Brassicaceae* s. str.

Різний перебіг цвітіння протягом доби – переважно вночі в *Capparaceae*, здебільшого вдень – у *Brassicaceae* s. str. і в різний час доби – в *Cleomaceae* – спричинений, мабуть, вимогами до певних показників температурного режиму і вологості повітря, а також адаптацією до тих чи інших запилювачів.

Для *Brassicaceae* s. l. найхарактерніші три способи запилення – перехресне, комбіноване та самозапилення. Перехресне запилення відіграє провідну роль в усіх родинях, але в кожній із них досягається розвитком неоднакових структурних елементів квітки. В каперцевих і клеомових алогамія забезпечується формуванням гінофора, андрофора або андрогінофора, а в хрестоцвітних – утворенням довгого стовпчика зав'язі. Комбіноване запилення (оптимальне поєднання ало- й автогамії) особливо характерне для *Brassicaceae* s. str., де довгі тичинки чотирисильного андроцею забезпечують перехресне, а короткі – самозапилення. Клейстогамія й апоміксис в усіх трьох досліджених родинях (або *Brassicaceae* s. l.) належать до рідкісних явищ.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Alexander I. Entwicklungsstudien an Blüten von Cruciferen und Papaveraceen // *Planta*. – 1952. – **41**(2). – P. 125–144.
- Allen R.B. Germination, growth, reproduction, and population structure of three subspecies of *Lepidium sisymbrioides* (*Brassicaceae*) with respect to taxon rarity // *New Zealand J. Bot.* – 1998. – **36**(3). – P. 439–452.
- Al-Shehbaz I.A. Protogyny in the *Cruciferae* // *Syst. Bot.* – 1977. – **2**(4). – P. 327–333.
- Al-Shehbaz I.A. Neotropical *Brassicaceae* // *Neotropikey* – Interactive key and information resources for flowering plants of the Neotropics / W. Milliken, B. Klitgard, A. Baracat (2009 onwards), 2012 a. <http://www.kew.org/science/tropamerica/neotropikey/families/Brassicaceae.htm>.
- Al-Shehbaz I.A. A generic and tribal synopsis of the *Brassicaceae* (*Cruciferae*) // *Taxon*. – 2012 b. – **61**(5). – P. 931–954.
- Al-Shehbaz I.A. et al. *Brassicaceae* Burnett // *Flora of North America north of Mexico* / FNA Edit. Comm. – N.Y.

- et al.: Oxford Univ. Press, 2010. – Vol. 7. – P. 224–746. <http://www.eFloras.org>.
- Avetisian V.E., 1981. – *Zhizn rastenii* / Pod red. A.L. Takhtadzhiana. – M.: Prosveshchenie. – T. 5(2). – P. 67–74 [*Аветисян В.Е.* Сем. *Brassicaceae* // *Жизнь растений* / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. – М.: Просвещение, 1981. – Т. 5(2). – С. 67–74].
- Ball P.W., Heywood V.H., Akeroyd J.R. *Cruciferae* // *Flora Europaea*. – Ed. 2 / Eds. T.G. Tutin, N.A. Burges, A.O. Chater, et al. – Cambridge: Univ. Press, 1993. – Vol. 1. – P. 313–417.
- Bentham G., Hooker J.D. *Genera plantarum*. – London: Reeve et Company, 1862. – Vol. 1. – 454 p.
- Bianchi M.B., Gibbs P.E. Late-acting self-incompatibility in *Capparis retusa* (*Capparaceae*), a species of Chaco woodland in NE Argentina // *Revista brasil. Bot.*, São Paulo. – 2000. – **23**(4). – P. 395–400.
- Brückner C. Clarification of the carpel number in *Papaverales*, *Capparales*, and *Berberidaceae* // *Bot. Rev.* – 2000. – **66**(2). – P. 155–307.
- Busch A., Horn S., Mühlhausen A., Mummenhoff K., Zachgo S. Corolla monosymmetry: evolution of a morphological novelty in the *Brassicaceae* family // *Mol. Biol. Evol.* – 2012. – **29**(4). – P. 1241–1254.
- Busch A., Zachgo S. Control of corolla monosymmetry in the *Brassicaceae*: *Iberis amara* // *Proc. Nat. Acad. Sci.* – 2007. – **104**(42). – P. 16714–16719.
- Bush N.A., 1939. – *Flora SSSR*. – M.; L.: Izd-vo AN SSSR. – Vol. 8. – P. 14–606 [*Буш Н.А.* Сем. Крестоцветные – *Cruciferae* Juss. // *Флора СССР*. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. – Т. 8. – С. 14–606].
- Cane J.H. Breeding biologies, seed production and species-rich bee guilds of *Cleome lutea* and *Cleome serrulata* (*Cleomaceae*) // *Pl. Spec. Biol.* – 2008. – **23**(3). – P. 152–158.
- Cornejo X. Neotropical *Capparaceae* // W. Milliken, B. Klitgard, and A. Baracat (2009 onwards). *Neotropikey* – Interactive key and information resources for flowering plants of the Neotropics, 2009. <http://www.kew.org/science/tropamerica/neotropikey/families/Capparaceae.htm>.
- De Candolle A.P. *Regni vegetabilis Systema naturale*. – Parisiis, 1821. – Vol. 2. – 745 p.
- Dorofeev V.I., 2003. – *Novosti sist. vyssh. rast.* – T. 35. – P. 109–114 [*Дорофеев В.И.* Обзор рода *Kibera* Adans. (*Moricandiinae*, *Brassicaceae*, *Cruciferae*) // *Новости сист. высш. раст.* – 2003. – Т. 35. – С. 109–114].
- Endress P.K. Evolution and floral diversity: the phylogenetic surroundings of *Arabidopsis* and *Antirrhinum* // *Int. J. Pl. Sci.* – 1992. – **153**(3). – P. 106–122.
- Endress P.K. Symmetry in flowers: diversity and evolution // *Int. J. Plant Sci.* – 1999. – **160**(6, Suppl.). – P. 3–23.
- Endress P.K. Disentangling confusions in inflorescence morphology: patterns and diversity of reproductive shoot ramification in angiosperms // *J. Syst. Evol.* – 2010. – **48**(4). – P. 225–239.

- Fedorov A.I., Artiushenko Z.T., 1975. — L.: Nauka. — 352 p. [Федоров А.И., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. — Л.: Наука, 1975. — 352 с.].
- Fedorova T.A., 2008. — Vestn. Tversk. gos. un-ta. Ser. biol. i ekol. — Вып. 9. — P. 271–275 [Федорова Т.А. Структура генеративных побегов представителей семейства клеомовых (*Cleomaceae*) // Вестн. Тверск. гос. ун-та. Сер. биол. и экол. — 2008. — Вып. 9. — С. 271–275].
- Gómez J.M., Perfectti F., Catacho J.P.M. Natural selection on *Erysimum mediohispanicum* flower shape: insights into the evolution of zygomorphy // Amer. Nat. — 2006. — **168**(4). — P. 532–545.
- Hall J.C., Sytsma K.J., Iltis H.H. Phylogeny of *Capparaceae* and *Brassicaceae* based on chloroplast sequence data // Amer. J. Bot. — 2002. — **89**(11). — P. 1826–1842.
- Hall J.C., Tisdale T.E., Donohue K., Kramer E.M. Developmental basis of an anatomical novelty: heteroarthrocarpy in *Cakile lanceolata* and *Erucaria erucarioides* (*Brassicaceae*) // Int. J. Plant. Sci. — 2006. — **167**(4). — P. 771–789.
- Hedge I. *Cruciferae* // Flora of Turkey / Ed. P.H. Davis. — Edinburgh: Univ. Press, 1965. — P. 248–495.
- Hedge I., Rechinger K.H. *Cruciferae* // Flora Iranica / K.H. Rechinger. — Graz: Acad. Druck- u. Verlagsanstalt, 1968. — P. 1–373.
- Heenan P.B. Gender dimorphism in *Pachycladon stellatum* (*Brassicaceae*) // N. Z. J. Bot. — 2012. — **50**(1). — P. 77–81.
- Hegi G. Illustrierte Flora von Mittel-Europa. — [3 Aufl. Hrsg. W. Schultze-Motel]. — Berlin; Hamburg: Parey, 1986. — Bd. 4 (1). — 598 S.
- Horovitz A., Gallil I. Gynodioecism in East Mediterranean *Hirschfeldia incana* (*Cruciferae*) // Bot. Gaz. — 1972. — **133**(2). — P. 127–131.
- Iltis H.H., 2014. — Ukr. botan. zhurn. — **71**(1). — P. 29–35 [Ільїнська А.П. Родина *Cleomaceae* у флорі України // Укр. ботан. журн. — 2014. — **71**(1). — С. 29–35].
- Iltis H.H., 2015. — Ukr. botan. zhurn. — **72**(1). — P. 8–18 [Ільїнська А.П. Спектри морфологічних ознак *Brassicaceae* s. l.: вегетативні органи рослин // Укр. ботан. журн. — 2015. — **72**(1). — С. 8–18].
- Iltis H.H., Hall J.C., Cochrane T.S., Sytsma K.J. Studies in the *Cleomaceae*. I. On the separate recognition of *Capparaceae*, *Cleomaceae*, and *Brassicaceae* // Ann. Missouri Bot. Gard. — 2011. — **98**(1). — P. 28–36.
- Keighery G.J. A new subspecies of *Cleome uncinata* (*Capparaceae*) from Western Australia // Nuytsia. — 2002. — **14**(3). — P. 381–384.
- Kers L.E. *Capparaceae*. The families and genera of flowering plants / Eds. K. Kubitzki, C. Bayer. — Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2003. — Vol. 5. — P. 36–56.
- Kitashiba H., Nasrallah J.B. Self-incompatibility in *Brassicaceae* crops: lessons for interspecific incompatibility // Breed. Sci. — 2014. — **64**(1). — P. 23–37.
- Kotov M.I., 1979. — Flora evrop. chasti SSSR. — L.: Nauka. — T. 4. — P. 30–148 [Котов М.И. Сем. *Brassicaceae* Burnett // Флора европ. части СССР. — Л.: Наука, 1979. — Т. 4. — С. 30–148].
- Medan D., Ponessa G. Movement-assisted dichogamy in *Atamisquea emarginata* (*Capparaceae*) // Pl. Syst. Evol. — 2003. — **236**(3–4). — P. 195–205.
- Méndez M., Gómez J.M. Phenotypic gender in *Hormathophylla spinosa* (*Brassicaceae*), a perfect hermaphrodite with tetradynamous flowers, is variable // Pl. Syst. Evol. — 2006. — **262**(3–4). — P. 225–237.
- Nasrallah J.B., Liu P., Sherman-Broyles S., Schmidt R., Nasrallah M.E. Epigenetic mechanisms for breakdown of self-incompatibility in interspecific hybrids // Genetics. — 2007. — **175**(4). — P. 1965–1973.
- Pax F. *Capparidaceae* // Die natürlichen Pflanzenfamilien / Eds. A. Engler, K. Prantl. — Leipzig: Verlag von W. Engelmann, 1891. — Teil 3(Abt. 2). — S. 209–236.
- Payer J.-B. Traité d'organogenie Comparée de la Fleur: atlas. — Paris: Librairie de Victor Masson, 1857. — 154 tabl.
- Prantl K. *Cruciferae* // Die natürlichen Pflanzenfamilien / Eds. A. Engler, K. Prantl. — Leipzig: Verlag von W. Engelmann, 1891. — Teil 3(Abt. 2). — S. 145–206.
- Primo L.M., Machado I.C. A new case of late-acting self-incompatibility in *Capparis* L. (*Capparaceae*): *C. jacobinae* Moric. ex Eichler, an endemic andromonoecious species of the Caatinga, Pernambuco State, Brazil // Acta bot. bras. — 2009. — **23**(3). — P. 764–768.
- Raghavan T.S., Venkatasubban K.R. Studies in the *Capparidaceae*. VI. Floral structure in *Crataeva religiosa* Forst., with special reference to the morphology of the carpel // Proc. Ind. Acad. Sci. B. — 1941. — **13**(2). — P. 109–128.
- Rea A.C., Liu P., Nasrallah J.B. A transgenic self-incompatible *Arabidopsis thaliana* model for evolutionary and mechanistic studies of crucifer self-incompatibility // J. Experimental Bot. — 2010. — **61**(7). — P. 1897–1906.
- Rodionova G.B., 1982. — Filogeniia vyssh. rast. — M.: Nauka, 1982. — P. 110–111 [Родионова Г.Б. Положение крестоцветных и родственных семейств в системе покрытосеменных по данным эмбриологии // Филология высш. раст. — М.: Наука, 1982. — С. 110–111].
- Rodionova G.B., 1992. — Sravnitelnaia anatomiiia semian / Pod red. A.L. Takhtadzhiana. — SPb.: Nauka. — T. 4. — P. 191–201 [Родионова Г.Б. Семейство *Brassicaceae* // Сравнительная анатомия семян / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. — СПб.: Наука, 1992. — Т. 4. — С. 191–201].
- Sargent R.S. Floral symmetry affects speciation rates in angiosperms // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. — 2004. — **271**(1539). — P. 603–608.
- Savriama Y., Gómez J.M., Perfectti F., Klingenberg C.P. Geometric morphometrics of corolla shape: dissecting components of symmetric and asymmetric variation in *Erysimum mediohispanicum* (*Brassicaceae*) // New Phytol. — 2012. — **196**(3). — P. 945–954.
- Schranz M.E., Dobeš Ch., Koch M.A., Mitchell-Olds T. Sexual reproduction, hybridization, apomixis, and polyploidization in the genus *Boechera* (*Brassicaceae*) Amer. J. Bot. — 2005. — **92**(11). — P. 1797–1810.

- Sessions R.A. Arabidopsis (Brassicaceae) flower development and gynoecium patterning in wild type and Ettin mutants // Amer. J. Bot. – 1997. – 84(9). – P. 1179–1191.*
- Sessions R.A., Zambryski P.C. Arabidopsis gynoecium structure in the wild type and in ettin mutants // Development. – 1995. – 121(5). – P. 1519–1532.*
- Shakarishvili N., Osishvili L. Sexual phenotype of Capparis herbacea (Capparaceae) // Turk. J. Bot. – 2013. – 37(4). – P. 682–689.*
- Sharbel T.F., Voigt M.-L., Corral J.M., Galla G., Kumlehn J., Klukas Ch., Schreiber F., Vogel H., Rotterd B. Apomictic and sexual ovules of Boechera: display heterochronic global gene expression patterns // Plant Cell. – 2010. – 22(6). – P. 655–671.*
- Short P.S. Capparaceae // Flora of the Darwin Region / Eds. P.S. Short, I.D. Cowie. – 2011. – Vol. 1. – P. 1–24.*
- Smyth D.R., Bowman J.L., Meyerowitz E.M. Early flower development in Arabidopsis // Plant Cell. – 1990. – 2(8). – P. 755–767.*
- Snell R., Aarssen L.W. Life history traits in selfing versus outcrossing annuals: exploring the 'time-limitation' hypothesis for the fitness benefit of self-pollination // BMC Ecology. – 2005. – 5(2). – 14 p.*
- Takhtadzhian A.L., 1964. – М.; Л.: Наука. – 237 p. [Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. – М.; Л.: Наука, 1964. – 237 с.]*
- Takhtadzhian A.L., 1966. – М.; Л.: Наука. – 611 p. [Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. – М.; Л.: Наука, 1966. – 611 с.]*
- Takhtajan A.L. Flowering plants. – Springer Science + Business Media, 2009. – 906 p.*
- Thellung A. Cruciferae / Hegi G. Illustrierte Flora von Mittel-Europa. – München: J.F. Lehmanns Verlag, 1919. – Bd. 4(1). – S. 51–482.*
- Toelken H.R. Capparaceae // Flora of South Australia. – Ed. 4 / Eds. J.P. Jwssop, H.R. Toelken. – Adelaide: South Australian Cover. Print. Division, 1986. – Vol. 1. – P. 373–375.*
- Tucker G.C. Capparaceae // Flora of North America north of Mexico / FNA Edit. Comm. – N.Y. etc.: Oxford Univ. Press, 2010. – Vol. 7. – P. 194–198.*
- Tucker G.C. Neotropical Cleomaceae // W. Milliken, B. Klitgard, A. Baracat (2009 onwards). Neotropikey – Interactive key and information resources for flowering plants of the Neotropics, 2009. <http://www.kew.org/science/tropamerica/neotropikey/families/Cleomaceae.htm>.*
- Tucker G.C., Vanderpool S.S. Cleomaceae // Flora of North America north of Mexico / FNA Edit. Comm. – N.Y. etc.: Oxford Univ. Press, 2010. – Vol. 7. – P. 199–223.*
- Vasilchenko I.T., 1981. – Zhizn rastenii / Pod red. A.L. Takhtadzhiana. – М.: Prosveshchenie. – Т. 5(2). – P. 64–67 [Васильченко И.Т. Сем. Capparaceae // Жизнь растений / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. – М.: Просвещение, 1981. – Т. 5(2). – С. 64–67].*
- Zapata T.R. Cleome L. (Capparaceae) en el Estado Aragua, Venezuela // Acta Bot. Venez. – 2006. – 29(2). – P. 315–334.*
- Zhang M., Tucker G.C. Capparaceae // Flora of China / Eds. C.Y. Wu, P.H. Raven, D.Y. Hong. – Beijing: Sci. Press, St. Louis: Missouri Bot. Gard. Press, 2008a. – Vol. 7. – P. 433–450.*
- Zhang M., Tucker G.C. Cleomaceae // Flora of China / Eds. C.Y. Wu, P.H. Raven, D.Y. Hong. – Beijing: Sci. Press, St. Louis: Missouri Bot. Gard. Press, 2008b. – Vol. 7. – P. 429–432.*
- Zhou T.Y., Lu L.L., Yang G., Al-Shehbaz I.A. Brassicaceae (Cruciferae) // Flora of China. (Brassicaceae through Saxifragaceae) / Eds. Zh.G. Wu, P.H. Raven. – Beijing: Sci. Press, St. Louis: Missouri Bot. Gard. Press, 2001. – Vol. 8. – P. 1–193.*

Рекомендує до друку
П.І. Бурда

Надійшла 20. 03.2015 р.

Ильинская А.Ф. Спектры морфологических признаков *Brassicaceae* s. l.: соцветие, цветок. — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(2): 122–134.

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

Исследованы спектры морфологических признаков соцветия и цветка трех близкородственных семейств: *Capparaceae*, *Cleomaceae* и *Brassicaceae* s. str. или *Brassicaceae* s. l. (альтернативная точка зрения). Главное внимание уделено следующим признакам соцветия: тип, характер ветвления, количество цветков в одном соцветии, наличие (отсутствие) прицветников. Для анализа строения цветка использованы главным образом такие признаки: тип симметрии цветка, форма, характер роста и продолжительность существования чашелистиков, форма, особенности развития и размер лепестков, особенности строения цветоложа и нектарников, конструкция андроеца, строение и особенности развития гинецея, а также характер цветения и опыления цветков. Во всех трех семействах наблюдается одинаковый тип соцветия — кисть. Ведущими направлениями эволюционной трансформации кисти *Brassicaceae* s. l. были редукция до одного цветка, с одной стороны, и полимеризация (увеличение количества цветков в одном соцветии) — с другой. Оба модуса морфологического изменения кисти наблюдаются как в *Cleomaceae*, так и в *Brassicaceae* s. str. Предполагается, что обеднение кисти — это результат адаптации растений к аридным и криофильным условиям существования. Развитие интеркалярных и брактеозных кистей — очень характерных для *Cleomaceae* и редких — в *Brassicaceae* s. str. в исследуемой группе семейств имеет, вероятно, вторичное происхождение. Можно предположить, что в процессе эволюции уменьшалась пластичность структурных элементов цветка и происходила их олигомеризация, что обусловило унификацию морфологических признаков, наиболее выразительную в *Brassicaceae* s. str. Разный ход цветения в течение суток (преимущественно ночью в *Capparaceae*, в основном днем — в *Brassicaceae* s. str. и в разное время суток — в *Cleomaceae*) обусловленный, вероятно, потребностью в определенном температурном режиме и влажности воздуха, а также адаптацией к тем или другим опылителям. Для *Brassicaceae* s. l. наиболее характерны три способа опыления — перекрестное, комбинированное и самоопыление. Перекрестное опыление в каждом из трех семейств достигается развитием разных структурных элементов цветка: у каперцевых и клеомовых — посредством формирования гинофора, андрофора или андрогинифора, а у крестоцветных — развитием длинного столбика завязи.

Ключевые слова: *Capparaceae*, *Cleomaceae*, *Brassicaceae*, морфология, соцветие, цветок, цветение, опыление.

Ilyinska A.P. The range of the morphological features of *Brassicaceae* s. l.: inflorescence, flower. — Ukr. Bot. J. — 2015. — 72(2): 122–134.

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

The spectra of morphological features of the inflorescence and the flower of plants of three closely related families: *Capparaceae*, *Cleomaceae* and *Brassicaceae* s. str. or *Brassicaceae* s. l. (alternative view) are investigated. The main attention is paid to the following features of inflorescence: type, branching pattern, the number of flowers in one inflorescence, and the presence (absence) of the bracts. For analyzing the structure of the flower were used mostly features such as: symmetry type of flower, shape, growth pattern and duration of the sepals, shape, size and features of the petals, the structural features of the receptacle and nectaries, androecium construction, structure and features of the gynoecium, and the character of flowering and pollination of the flowers. It was established that in all three families observed the same type inflorescence — raceme. The main directions evolutionary transformation of the raceme of *Brassicaceae* s. l. were reduction to one flower on one hand, and polymerization (increased number of the flowers in an inflorescence), — on the other. Both modus morphological changes of the raceme observed in *Cleomaceae* as well as in *Brassicaceae* s. str. It is supposed that the depletion of the raceme is the result of adaptation of plants to arid and cryophilic conditions of existence. The development of intercalary and bracteate raceme — very typical for *Cleomaceae* and rare in the *Brassicaceae* s. str., in the study group of families is probably of secondary origin. Can assume that in the process of evolution the plasticity of the structural elements of the flowers decreased and occurred their oligomerization, which resulted in the unification of morphological features, the most expressive in the *Brassicaceae* s. str. Different course of the blooming across of the day (predominantly at night in *Capparaceae*, mostly during the day in *Brassicaceae* s. str. and at various times of the day in *Cleomaceae*) is caused by, probably, need of the specific temperature conditions and humidity, as well as adaptation to one or the other pollinators. For *Brassicaceae* s. l. the most typical are three ways of pollination: a cross, the combined and self-pollination. Cross-pollination in each of the three families is achieved by the development of various structural elements of the flower: in the Caper family and *Cleomaceae* it is ensures by forming ginofor, androfor or androginofor, and cruciferous — by development of the long stylus of the ovary.

Key words: *Capparaceae*, *Cleomaceae*, *Brassicaceae*, morphology, inflorescence, flower, flowering, pollination.