



## Морфогенез плоду як предмет карпологічних досліджень

Анастасія В. ОДІНЦОВА 

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

**Abstract.** In this review, the concept of fruit morphogenesis is treated in the context of implementation of the *evo-devo* approach in carpology. A new viewpoint on the fruit morphogenesis is proposed and justified, comprising the pre-anthetic, as well as post-anthetic periods of fruit development, *id est*, development of the gynoecium, and development of the fruit itself. It is proposed to recognize ontogenetical (individual) and evolutionary (historical) aspects of fruit morphogenesis, the first of them we can study directly, while the second aspect can be only hypothesized or treated as a theoretical model of fruit evolution in consequence of some presumed changes in the individual fruit morphogenesis. In this article these aspects are named as "ontomorphogenesis" and "phylomorphogenesis" of the fruit, correspondingly. Our concept of ontomorphogenesis of the fruit involves four components that could not be brought together, such as changes in the morphological structure of the gynoecium, abscission of the extragynecial floral parts and the style, histogenesis of the fruit wall and other fruit parts, and terminal stages of the fruit morphogenesis (dehiscence, splitting, or abscission). The current state of studies of these components in the individual and evolutionary contexts is discussed. By examining the patterns of fruit evolution, we should consider factors acting at both the post-anthetic and pre-anthetic periods of fruit ontomorphogenesis.

**Keywords:** flower, fruit dehiscence, fruit wall, gynoecium, histogenesis

**Article history.** Submitted 02 April 2022. Revised 20 June 2022. Published 29 June 2022

**Citation.** Odintsova A.V. 2022. Morphogenesis of fruit as a subject matter for the carpological studies. *Ukrainian Botanical Journal*, 79(3): 169–183 [In Ukrainian].

**Affiliation.** Ivan Franko National University of Lviv, 4 Hrushevskyyi Str., Lviv 79005, Ukraine

Corresponding author (e-mail: [anastasija.odintsova@lnu.edu.ua](mailto:anastasija.odintsova@lnu.edu.ua))

### Вступ

Останніми роками теоретичного обґрунтування в роботах дослідників рослин набуває підхід, відомий як *evo-devo*, запропонований як синтез біології розвитку та еволюційної біології (Endress, 2003, 2011; Erbar, 2007; Delaux et al., 2019; Rutishauser, 2020; Kordyum, Kravets, 2021). Цей підхід є проявом актуальної тенденції розглядати структури рослини як стадії процесу розвитку, тобто переходу від "класичного", статичного погляду на досліджувані явища, до динамічного (Rutishauser et al., 2008; Rutishauser, 2020). У морфології рослин цей підхід проявляється в усвідомленні відмінностей між "простими" морфологічними характеристиками рослини,

придатними для безпосереднього використання у таксономії (зокрема, для описів, визначення рослин, морфологічної класифікації тощо), і "складними" морфологічними характеристиками, які отримано в галузях порівняльної, еволюційної та екологічної морфології, ембріології, досліджень молекулярних механізмів морфогенезу, палеоботаніки тощо (Erbar, 2007; Kordyum, 2010; Endress, 2011). Такий підхід було названо П. Ендрессом (Endress, 2011: 124) *омега*-морфологією, на противагу *альфа*-морфології або морфології, придатної для практичної таксономії. *Омега*-морфологія розглядається як спроба зрозуміти будову рослинного організму в еволюційному аспекті, як результат синтезу форми і функції, індивідуального розвитку та еволюції.

Від початку застосування такого підходу в морфології рослин вдалось виявити цінні для систематики та еволюційної морфології ознаки, наприклад, постгенітальне та конгенітальне зростання органів, центрипетальний та центрифугальний розвиток андроцею (Payson, 1857; Leins, 1964, 1975), "ранню" та "пізню" симпеталію (Erbar, Leins, 1996), а також численні характеристики репродуктивного циклу покритонасінних (типи мікроспорогенезу, типи розвитку стінки пиляка, зародкового мішка, ендосперму та інші) (Takhtajan, 1964; Novikov, Varabasz-Krasny, 2015; Kordyum, Kravets, 2021). Всі ці ознаки можна назвати "морфогенетичними" ознаками, оскільки вони відображають не кінцевий стан органу, а спосіб формування цього органу або структури в процесі індивідуального розвитку.

Морфогенез рослин розглядають як процес формоутворення, тобто ініціацію, ріст і розвиток у рослин структур різного рівня: органів (органогенез), тканин (гістогенез) або клітин (цитогенез або клітинна диференціація) (Zhmylev et al., 2005: 120). При цьому, коло питань може охоплювати й експериментальну морфологію і вплив різноманітних чинників на індивідуальний розвиток організму, тобто різні аспекти фізіології рослин (Sinnott, 1960). Походження терміну "морфогенез", за Sinnott (1960), точно невідоме, але імовірно він веде свій початок від терміну "морфогенія", який запровадив Е. Геккель у 1859 році (Sinnott, 1960: 16).

У ширшому розумінні, морфогенезом називають процес виникнення й розвитку морфологічних особливостей організмів, органів, систем і частин тіла організмів в їхньому онто- та філогенезі (Biologicheskyy..., 1989; Varna, 2013). Таке визначення цього поняття охоплює як індивідуальний, так і еволюційний аспекти, тому морфогенез є предметом різних галузей та напрямів дослідження – генетики, біохімії, ембріології, морфології, біології розвитку, фізіології та еволюційної біології.

У карпології радянської доби морфогенетичний підхід (який раніше іноді позначали як "генетичний") розвивали М. Каден (Kaden, 1947, 1961, 1968) і Р. Левіна (Levina, 1951, 1974, 1987), а згодом – О. Мелікян та його послідовники (Bobrov et al., 2009, 2012; Bobrov, Romanov, 2019). Морфогенетичний підхід насамперед застосовували до класифікації плодів, базуючись на уявленнях про еволюцію структурних типів гінцею, виділених А. Тахтаджяном (Takhtajan, 1948, 1964, 1966, 2009). Тобто, водночас використовували онтогенетичний

та еволюційний аспекти морфогенезу. Незважаючи на це, карпологічні дослідження часто починали зі стадії пост-антетичного гінцею (від лат. anthesis – цвітіння), не враховуючи більш ранні етапи морфогенезу плоду від закладання квітки до цвітіння.

Упродовж останнього десятиріччя розвиток плоду у пост-антетичному періоді, з урахуванням анатомо-морфологічної структури та мікоморфології плоду, особливо інтенсивно вивчався на прикладах родин *Solanaceae* Juss. (Pabón-Mora, Litt, 2011), *Euphorbiaceae* Juss. та *Phyllanthaceae* Martinov (Gagliardi et al., 2014), *Cactaceae* Juss. (Almeida et al., 2018), *Anacardiaceae* R.Br. (Herrera et al., 2018), *Calycanthaceae* Lindl. (Romanov et al., 2018), *Velloziaceae* J.Agardh (Sousa-Baena, Menezes, 2019), багатьох родів (Guzicka et al., 2012; Santos-Silva et al., 2015; Luna et al., 2017; Deniz et al., 2018; Fan et al., 2019; Laczkó-Zöld et al., 2019; Sinnott-Armstrong et al., 2020; Paschoalini et al., 2022) або окремих видів (Oyama, Souza, 2011; Horbens et al., 2014; Mysyura, Zakorko, 2014; Polli et al., 2016; Arab et al., 2019; Andreychuk et al., 2020; Gao et al., 2020; Skrypets, Odintsova, 2020; Romanov et al., 2021). Більшість досліджень розвитку структури плоду проведені на представниках дводольних покритонасінних, але є приклади вивчення й таксонів однодольних рослин (Fagundes, Mariath, 2010; Santos-Silva et al., 2015; Thadeo et al., 2015; Sousa-Baena, Menezes, 2019; Skrypets, Odintsova, 2020). Дослідження змін анатомо-морфологічної будови плоду в процесі індивідуального розвитку в цитованих вище роботах позначають або характеризують як "fruit development", "developmental anatomy", "developmental analysis", "ontogeny of fruit", "structural development of the fruit", "anatomy of the developing fruit", "anatomy of the fruit during the development" тощо.

Також є чимало досліджень, в яких наводять дані про анатомо-морфологічну будову як квітки (гінцею або зав'язі), так і плоду (Doweld, 1998; Oyama et al., 2010; Rosa-Osman et al., 2011; Graham, Graham, 2014; Casoti et al., 2016; Odintsova, Klimovych, 2017; Andreychuk, Odintsova, 2021; Fishchuk, Odintsova, 2021), що по суті означає вивчення двох стадій морфогенезу плоду: пре-антетичної та пост-антетичної.

Подібні дослідження проводяться за допомогою методів світлової або електронної мікроскопії та тонких методів виготовлення препаратів зав'язі квітки і плоду на різних стадіях розвитку. Цінність

Таблиця 1. Прояви морфогенезу рослин на різних рівнях  
Table 1. Expression of plant morphogenesis at different levels

Рівні розвитку*	Структурні й таксономічні рівні			
	органно-тканинний	організмий	популяційно-видовий	надвидовий
Індивідуальний	формування органів та окремих структур в онтогенезі особини – <b>органогенез та гістогенез</b>	морфологічний розвиток (формування) особини – <b>онторморфогенез</b>	-	-
Історичний	перетворення органів й окремих структур у ході мікроеволюції – <b>філоморфогенез</b>	еволуція життєвих форм (біоморф) – <b>біоморфогенез</b>		морфологічна еволюція таксона – <b>морфогенія</b>

\*вміст таблиці (Levina, 1974: 90, перекл. з рос.)

цих досліджень полягає у виявленні закономірних змін структури квітки (в першу чергу, її зав'язі) та плоду і подальшому використанні цих даних для еволюційно-таксономічних та філогенетичних досліджень, а також для практичних цілей, зокрема, діагностики лікарської сировини у фармакогнозії.

Отже, в останні роки публікується велика кількість даних з розвитку квітки і плоду, які часто представлені у спільному дослідженні. Адже плід – це дефінітивна стадія розвитку квітки, як неодноразово підкреслювали раніше (Eames, 1961; Roth, 1977; Leins, Erbar, 2010; Bobrov, Romanov, 2019). Тому, на нашу думку, дослідження плоду завжди слід починати зі стадії пре-антетичного гінцею (перед цвітінням). Нашою метою було обґрунтувати новий погляд на предмет карпоботанічних досліджень, який охоплює не лише будову плоду, але й будову і розвиток гінцею (разом з прилеглими частинами квітки) як структурної основи плоду.

### Концепція морфогенезу плоду в процесі індивідуального розвитку

Спираючись на висловлені вище міркування, ми розглядаємо морфогенез плоду як продовження морфогенезу квітки. Для більш точного трактування морфогенезу ми пропонуємо розрізняти онтогенетичний (індивідуальний) та еволюційний (історичний) аспекти морфогенезу, оскільки вони мають і методичні відмінності: індивідуальний морфогенез плоду ми можемо вивчати, безпосередньо спостерігаючи за розвитком квітки і плоду в реальному часі або періодично, беручи зразки матеріалу. Морфогенез плоду в ході еволюції ми можемо розглядати тільки як робочу гіпотезу або теоретичну модель еволюції плоду в результаті певних допустимих змін індивідуального

морфогенезу плоду. Так, ми можемо однозначно класифікувати плоди за кількістю плодолистків у квітці, з якої вони утворюються, але ми не можемо бути абсолютно впевненими у правильності наших уявлень про вихідний тип плоду, який існував у предкового таксона, адже кількість плодолистків може еволюційно змінюватись в обох напрямках (як зменшення, так і збільшення).

Питання багатозначності поняття "морфогенез" у рослин піднімала ще Р. Левіна (Levina, 1974), яка виявила у працях попередників використання термінів "органогенез" та "гістогенез" для позначення індивідуального морфогенезу органів, а терміну "філоморфогенез" для історичних змін органів (табл. 1).

Таким чином, англійське поняття "fruit development" у працях сучасних дослідників можна співставити з термінами "органогенез та гістогенез плоду" за Левіною (Levina, 1974), оскільки морфологічний розвиток плоду, як правило, супроводжується змінами в його анатомічній структурі. Проте, Левіна (Levina, 1974) допускала використання також терміну "онторморфогенез" для характеристики індивідуального розвитку окремих органів і морфологічних структур.

Ми вважаємо, що терміни "онтогенез" і "філогенез" слід вживати тільки стосовно розвитку цілого організму і таксона (групи організмів) відповідно, а не частини тіла (Biologicheskii..., 1989). У випадку, коли розглядається розвиток частини тіла або органу, вживають поняття "морфогенез" або "еволуція". Але ці поняття мають ширше значення. Так, поняття "морфогенез" має індивідуальний та історичний аспект, а "еволуція" може стосуватися як органів, тканин, так і таксонів (Biologicheskii..., 1989).

Найкращими позначеннями індивідуального та історичного аспектів морфогенезу можуть бути



Рис. 1. Складові онтоморфогенезу плоду та особливості їхнього прояву згідно з авторською концепцією: ПСК – програмована смерть клітин

Fig. 1. Components of the fruit ontomorphogenesis and characteristics of their expressions according to the concept proposed here: ПСК – programmed cell death

англомовні корені "devo-" та "evo-", які містяться у поняттях "developmental morphology" та "evolutionary morphology". Проте, в українській термінології як складові двомовних термінів часто вживаються більш звичні корені грецького (давньогрецького) походження: "онто-" і "філо-". Тому ми пропонуємо використовувати для індивідуального морфогенезу плоду поняття "онтоморфогенез", а для морфологічної еволюції плоду – "філоморфогенез". Ці терміни можна розглядати як прагматичне вирішення термінологічного питання, зокрема, в українській науковій термінології.

Згідно з нашими уявленнями, необхідно виділити чотири компоненти індивідуального морфогенезу плоду, які неможливо звести один до одного, оскільки вони відбуваються за участі різних процесів, в різний час та проявляються на різних структурно-функціональних рівнях (рис. 1). Йдеться про: (1) морфологічні зміни структури гінецею, (2) опадання позаматочкових частин квітки, (3) гістогенез оплодня та інших частин плоду, (4) способи вивільнення насінин шляхом розкривання, розпадання або опадання плоду. Слід пам'ятати, що впродовж морфогенезу плоду відбувається також розвиток насінини і зародка, але це питання є предметом окремої дискусії. Нижче розглянемо аспекти онтоморфогенезу плоду детальніше.

### Зміна морфологічної структури гінецею та опадання позаматочкових частин квітки

Питання про особливості внутрішньої структури гінецею та закономірності його розвитку розглядається вченими вже більше ніж півтора століття (Rayer, 1857; van Tieghem, 1875). У середині ХХ ст. дослідження вчених були зосереджені переважно на визначенні структурного типу гінецею за характером зростання плодолистків, положенням зав'язі й типом плацентації (Eames, 1961; Takhtajan, 1948, 1964, 1966), а також на встановленні факторів, що впливають на ріст і розвиток плоду (Sinnott, 1960). На сьогодні морфологічну структуру та розвиток гінецею досліджують переважно з використанням концепції вертикальної зональності плодолистка і синкарпного гінецею В. Ляйнфельнера (Leinfellner, 1950; Leins, Erbar, 2010; Odintsova, 2012; Novikov, Barabasz-Krasny, 2015; Sokoloff et al., 2017; Shamrov, 2020).

Багато питань пре-антетичної стадії морфогенезу плоду розглядаються як питання розвитку та еволюції гінецею, а саме: досліджуються число плодолистків та їхній філотаксис, положення зав'язі, тип плацентації, число насінних зачатків, особливості зростання плодолистків, вертикальна зональність гінецею, аналізується наявність особливих структур, таких як апікальні септи, "несправжні" септи, стерильні гнізда та ін. (Leins,

Erbar, 2010). Більшість перелічених ознак можна охарактеризувати як мікроморфологію гінецея, і саме вони визначають внутрішню структуру та морфогенетичний тип плоду.

Морфологічні зміни гінецея в процесі його розвитку активно вивчаються за допомогою сканувальної електронної (Leins, Erbar, 2010) та світлової мікроскопії (Shamrov, 2020), проте ці дослідження часто обмежені тільки пре-антетичним періодом. Однак у пост-антетичний період відбуваються значні зміни пропорцій і розмірів зав'язі та її складових частин, як за рахунок збільшення розмірів клітин, так і за рахунок їхніх поділів (Roth, 1977). Ці зміни детально вивчаються переважно у рослин з їстівними плодами та у модельних видів (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. тощо) в дослідженнях генетичної регуляції морфогенезу (Eldridge et al., 2016; Herrera-Ubaldo, de Folter, 2022).

На відміну від морфологічних змін гінецею, процес опадання позаматочкових частин квітки при переході від цвітіння до плодоношення або їхнього збереження після цвітіння уваги дослідників практично не привертав. Члени оцвітини, гіпантій, тичинкові нитки можуть опадати або набувати функції захисту плоду, вторинної презентації насінин, приваблення агентів дисемінації та забезпечувати дисемінацію, як і приквіткові листки та частини суцвіття (Kaden, 1968; Roth, 1977; Kravtsova, 2009; Leins, Erbar, 2010). Особливості процесу опадання або збереження позаматочкових органів квітки є характерною ознакою деяких таксонів. Так, нами відмічено, що у видів родини *Campanulaceae* Juss. чашолистки зберігаються при плоді (Andreychuk et al., 2020; Andreychuk, Odintsova, 2021), проте у представників родини *Onagraceae* Juss. чашолистки разом з пелюстками, тичинками і стовпчиком опадають разом, об'єднані в основі з верхньою частиною даху нижньої зав'язі (Odintsova, 2016; Odintsova, Klimovych, 2017).

Перехід від цвітіння до плодоношення супроводжується опаданням або збереженням стовпчика та/або стилодіїв, які в останньому випадку можуть забезпечувати певні адаптації до дисемінації, наприклад у *Pulsatilla* Mill., *Geum* L., *Geranium* L. (Artyushenko, Fedorov, 1986; Levina, 1987). Адаптивне та еволюційне значення неопадних стовпчиків у сухих плодах (наприклад, у *Chelidonium* L., *Hypericum* L., багатьох представників *Brassicaceae* Burnett), як і опадання стовпчика у соковитих плодах (*Prunus* L., *Viburnum* L., *Citrus* L.), досі не оцінене.

Опадання частин квітки на початку плодоношення відбувається за участі механізмів, подібних до листопаду або опадання плодів, із формуванням "відокремлюваного шару" в основі органів, що опадають (Roth, 1977). Ці процеси відбуваються внаслідок програмованої смерті клітин – сукупності явищ, які часто трапляються в ході ембріогенезу, мегаспорогенезу, при старінні органів і апікальних меристем та забезпечують нормальний розвиток і функціонування цілого організму (див. Havel, Durzan, 1996; Rogers, 2006; Hautegeem et al., 2015; Locato, De Gara, 2018; Ebeed, El-helely, 2021).

## Гістогенез оплодня

Диференціація тканин зав'язі починається під час раннього пре-антетичного періоду. У цей період відбувається формування провідних тканин, які забезпечують живлення маточки та насінних зачатків, і секреторних тканин, які полегшують процеси запилення й росту пилкових трубок (нектарники, приймочка та провідниковий тракт). Більша частина тканин маточки – це паренхімні тканини, які більш-менш тривалий період здатні до фотосинтезу (Leins, Erbar, 2010). Найретельніше для цього періоду морфогенезу плоду вивчалась васкулярна анатомія квітки – напрямок досліджень, заснований, як і стелярна теорія, М.Ф. ван Тігемом (van Tieghem, 1875). Огляд цієї галузі досліджень представлений у М.С. Нуралієва та Д.Д. Соколова (Nuraliev, Sokoloff, 2014). Цікаво, що дані про розміщення провідних пучків у зав'язі дуже рідко використовувались у карпології (Roth, 1977), хоча це не тільки найважливіші елементи системи живлення гінецею та плоду, що розвивається, але й, водночас, складають його механічний каркас.

Анатомічна структура гінецею у пост-антетичний період найбільш детально проаналізована в монографії І. Рот (Roth, 1977), де авторка описала процеси росту й дозрівання плоду, анатомічну структуру оплодня, перегородок, плацент та позаматочкових частин плоду, характеристики і механізми розкривання плодів, структурні адаптації плодів до рознесення, а також особливості анатомічної структури плодів у багатьох таксонах.

Поглиблення карпологічних досліджень у подальшому призвело до створення концепції гістогенетичних зон оплодня, згідно з якою екзо-, мезо- та ендокарпій розглядають як похідні зовнішньої епідерми, мезофілу та внутрішньої епідерми плодолистка (Bobrov

et al., 2009, 2012; Bobrov, Romanov, 2019). Це дало змогу порівняти анатомічну структуру оплодня в різних таксонах та систематизувати типи плодів за розміщенням механічних (лігніфікованих) шарів клітин. Так, за диференціацією тканин оплодня виділено чотири типи листянкових і три типи кістянкових плодів, два типи горішкових плодів, ягодоподібні плоди, сім типів коробчастих плодів, чотири типи піренаріїв, два типи амфісарки (нерозкритий багатонасінний плід) та три типи горіхових плодів (Bobrov, Romanov, 2019). Зокрема, характеристики гістогенетичних типів коробочки є такими: у коробочці *Nerenthes*-типу лігніфікований тільки екзокарпій; у коробочці *Bombax*-типу склеренхімний шар локалізований в периферійній зоні мезокарпію, ізольований від екзокарпію шаром тонкостінних клітин гіподерми мезокарпію; у коробочці *Eriocelum*-типу склеренхімний шар розміщений в екзокарпії, в периферійній зоні мезокарпію, у внутрішній зоні мезокарпію та в ендокарпії, а нездерев'янілою лишається тільки серединна зона мезокарпію; у коробочці *Hamamelis*-типу склеренхімний шар розміщений в ендокарпії та у внутрішній зоні мезокарпію; коробочка *Forsythia*-типу має склеренхімний шар у внутрішній зоні мезокарпію та нездерев'янілий ендокарпій; у коробочці *Lilium*-типу склеренхіматизований тільки ендокарпій; а коробочка *Galanthus*-типу не містить склеренхімної зони взагалі (Bobrov, Romanov, 2019). До цього переліку пізніше додали ще один тип коробочки – *Samranula*-тип, у якого склеренхімної зони в оплодні немає, а здерев'яніла тканина розміщена у субепідермальній зоні перегородок зав'язі у вигляді поздовжнього або косо-горизонтального тяжа (Andreychuk, Odintsova, 2021). Також для представників родини *Iridaceae* Juss. *Gladiolus imbricatus* L. та *Iris sibirica* L. з однаковим морфологічним типом плоду було показано, що лігніфікація оплодня може здійснюватися з неоднаковою інтенсивністю і розпочинатися в різний час морфогенезу плоду (Skrypets, Odintsova, 2020).

Диференціація тканин оплодня, як і гістогенез інших органів рослини, часто пов'язана з програмованою смертю клітин, зокрема при утворенні епідермальних трихомів, лізигенних вмістилищ, висиханні або мацерації оплодня, лігніфікації клітинних оболонок у паренхімних клітин, диференціації ксилеми і флоєми (Kuriyama, Fukuda, 2003; Forlani et al., 2021).

## Термінальні етапи морфогенезу плоду

Дисемінація є кінцевим етапом онтоморфогенезу плоду. У різних типах плодів вона здійснюється через розкриття, розпадання або опадання плоду. Розкриття є термінальним етапом онтоморфогенезу для листянкових і коробчастих плодів, розпадання – для членистих і дробних (схізокарпіїв), а опадання – для всіх інших типів плодів. У карпологічних зведеннях використовуються найрізноманітніші підходи до аналізу способів розкриття плодів (Kaden, 1962, 1964b; Roth, 1977; Artyushenko, Fedorov, 1986; Levina, 1987; Leins, Erbar, 2010), тому це питання потребує ґрунтового аналізу в окремій роботі.

Розпадання дробного плоду здійснюється поздовжньо на мерикарпії або напівмерикарпії (ереми) (Kaden, 1964a), а розпадання членистого плоду – поперечно, на членики або поперечно-поздовжньо на напівчленики. Розпадання на членики зрідка трапляється у бобів і коробчастих плодів видовженої форми, наприклад у стручках. Дробні плоди формуються набагато частіше, ніж членисті, з квіток як з верхньою, так і нижньою зав'яззю (Artyushenko, Fedorov, 1986; Levina, 1987; Bobrov et al., 2009). Анатомічні засади розпадання плоду на членики детально вивчені в родинях *Fabaceae* Lindl. і *Brassicaceae*, а розпадання на мерикарпії або ереми – в родинях *Apiaceae* Lindl., *Boraginaceae* Juss. і *Lamiaceae* Martinov (Roth, 1977).

При розкритті або розпаданні плоду його цілісність втрачається повністю або частково, в результаті чого насінини (або частки плоду) опадають чи зберігаються на рослині та експонуються до дії агента дисемінації. Особливості дезінтеграції плоду і характер експозиції насінин є важливими адаптаціями до їхнього поширення, тому повинні вивчатись якомога детальніше. При розкритті або опаданні плодів іноді спостерігається розшарування оплодня на межі між різними тканинами (наприклад, в *Juglans regia* L.), що можна розглядати як адаптацію до дисемінації або специфічну стадію дезінтеграції плоду.

Опадання при досягненні зрілості характеризує плоди, які поширюються як цілісні діаспори: ягодоподібні, піренарієві, горіхоподібні плоди та збірні плоди з нерозкритими плодиками (кістянкові, горішкові, апокарпні ягоди) (Bobrov et al., 2009). Процеси опадання і розпадання плодів подібні до опадання листків або інших органів

рослин і здійснюються внаслідок необоротних фізіологічних змін тканин плоду, пов'язаних зі старінням та програмованою смертю клітин, а саме, формування відокремлювального шару та руйнування протопластів клітин або міжклітинної речовини. Подібні процеси забезпечують і "механізм розкривання" плоду, який може реалізовуватись за участі різних гістологічних структур (Roth, 1977; Bobrov et al., 2009). Питання генетичної регуляції морфогенезу плоду та забезпечення його розкривання добре вивчено лише на прикладі *Arabidopsis thaliana* та декількох інших модельних видів (Ferrándiz et al., 1999; Ferrándiz, 2002; Robles, Pelaz, 2005; Arnaud et al., 2010; Ferrándiz, Fourquin, 2014; Herrera-Ubaldo, de Folter, 2022).

Отже, термінальні етапи морфогенезу плоду дуже різноманітні, проте їхні особливості детально вивчені лише у невеликій кількості таксонів. Наприклад, для багатьох видів не з'ясовано розміщення всіх типів щілин в оплодні, механізм розкривання плоду (ксерокозія чи гігрокозія, тургорний чи гігроскопічний), гістологічні особливості формування отворів в оплодні, особливості змін тканинної організації в місцях відокремлення мерикарпіїв, члеників, цілих плодів і плодиків. Важливість цих етапів для рознесення насінин вимагає детальнішого вивчення.

## Основні напрямки еволюції плодів

Еволюція плодів зазвичай розглядається в двох аспектах – еволюції морфологічної структури гінцею та анатомічної структури оплодня (Roth, 1977; Bobrov et al., 2009; Souza, 2021). Ми вважаємо за необхідне розглядати в еволюційному контексті й такі характеристики плоду, як стан позаматочкових частин квіткі і стовпчика при переході від цвітіння до плодоношення (опадання або збереження, зміна будови і функцій) та способи вивільнення насінин (розкривання, розпадання або опадання плоду). Ці ознаки є в першу чергу морфогенетичними, в той час, як морфологія гінцею та анатомія оплодня можуть розглядатися в статичному аспекті як структурні ознаки, так і як морфогенетичні (зміна структури гінцею від пре-антегічної стадії до пост-антегічної, особливості гістогенезу оплодня тощо).

Морфологічна еволюція плодів розглядається в численних роботах (Kaden, 1947, 1961, 1968; Levina, 1951, 1987; Takhtajan, 1964; Roth, 1977; Bobrov et al.,

2009, 2012; Bobrov, Romanov, 2019), в яких визнається багатонаправленість еволюції плодів та конвергентна еволюція, що утруднює застосування карпологічних даних у систематиці. Так, А. Тахтаджян (Takhtajan, 1966, 2009) визнавав беззаперечним тільки один напрямок еволюції плоду: від апокарпного до ценокарпного, а зміну положення зав'язі, мерність гінцею, тип плацентації, тип плодолистка розглядав стосовно квіткі, а не плоду. При цьому, для еволюції насінини Тахтаджян (Takhtajan, 1966) виділяв шість ознак, на додаток до чотирьох ознак насінних зачатків.

Послідовники А. Тахтаджяна більш комплексно розуміли напрямки еволюції плоду. Так, М. Каден (Kaden 1947, 1961, 1968) і Р. Левіна (Levina, 1951, 1957) групували плоди за типами гінцею на апокарпні, синкарпні, паракарпні та лізікарпні та, у свою чергу, за кількістю плодолистків і насінин, положенням зав'язі, способом вивільнення насінин. Пізніше дослідники обмежились тільки двома типами плодів: апокарпії з підтипами горішкові, листянкові та кістянкові, та синкарпії з підтипами коробчасті, ягідні, піренарієві та горіхові, при чому схізокарпії розглядались як похідний варіант коробчастих плодів (Artyushenko, Fedorov, 1986; Levina, 1987).

Сучасні карпологи, які в своїх уявленнях додержуються концепції структурних типів гінцею Тахтаджяна (Takhtajan, 1948) і концепції гістогенетичних зон оплодня (Bobrov, Romanov, 2019), запропонували вже понад 30 рядів ознак плоду, які можна використовувати для еволюційно-морфологічного аналізу та картування ознак на філогенетичних деревах, а саме: апокарпні плоди – синкарпні плоди, розкривні плоди – нерозкривні плоди, вентральне розкривання плоду – дорзальне розкривання плоду – септицидне розкривання – поперечне розкривання – порицидне розкривання плоду, верхня зав'язь – нижня зав'язь, видовжене квітколоже – сплющене квітколоже – увігнуте квітколоже або плід занурений у квітколоже, полімерні апокарпні плоди – мономерні (апокарпні) плоди, олігомерний плід – псевдомонімерний (ценокарпний) плід, спіральне розміщення плодиків – циклічне розміщення плодиків, гомокарпія – гетерокарпія, багатонасінні плоди (з багатонасінними плодиками) – малонасінні або однонасінні плоди (з малонасінними або однонасінними плодиками), велике й невизначене число плодиків (і насінин) – детерміноване

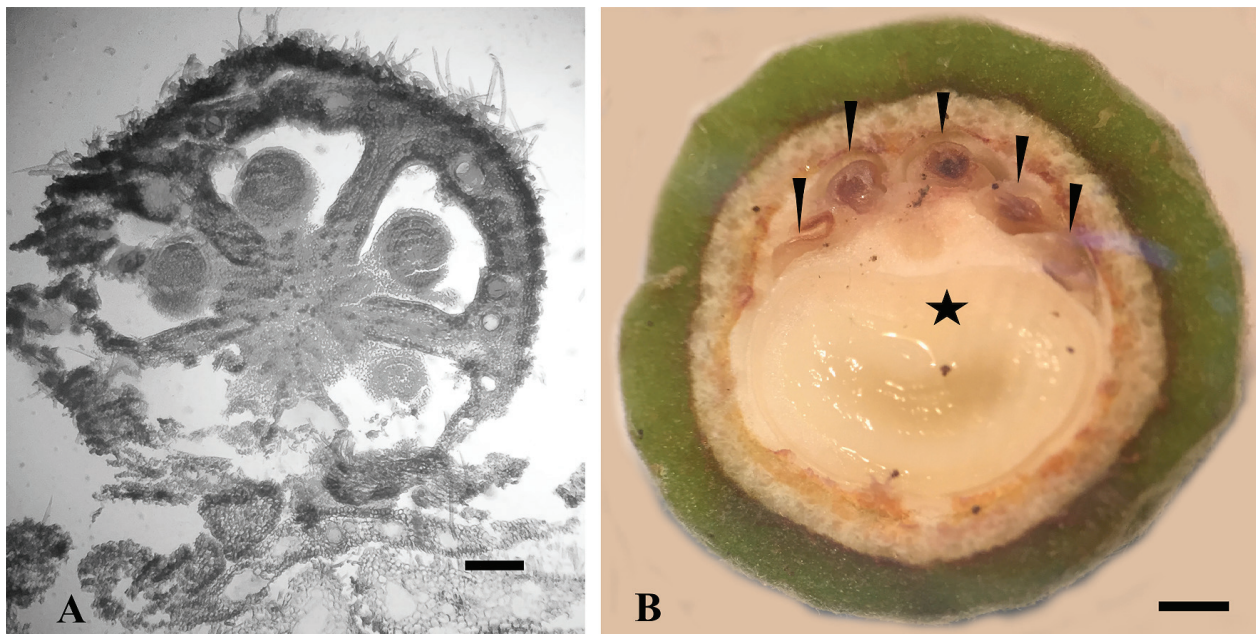


Рис. 2. Стадії онтоморфогенезу плоду *Tilia cordata* (поперечні перерізи). А: п'ятигніздна зав'яз з п'ятьма насінними зачатками; В: однонасінний плід; абортвані насінини позначені вістрям стрілки, фертильна насінина позначена зірочкою. Масштабні лінійки: 0,1 мм (А), 1,0 мм (В)

Fig. 2. Stages of ontomorphogenesis of the fruit of *Tilia cordata* (transverse sections). A: pentalocular pentaovulate ovary; B: one-seeded fruit; aborted seeds marked with arrow heads, fertile seed is asterisked. Scale bars: 0.1 mm (A), 1.0 mm (B)

число плодиків (і насінин), нерозпадний плід – схізкарпний плід, листянка – горішок, листянка – апокарпна ягода – горішок, листянка – кістянка – апокарпна ягода, листянка – коробочка, листянка – піренарій, кістянка – піренарій, коробочка – піренарій, коробочка – ценокарпна ягода – амфісарка або горіх, коробочка – амфісарка, коробочка – горіх, піренарій – горіх, піренарій – ценокарпна ягода, плід із суцільною склеренхімною зоною в оплодні – плід без склеренхіми в оплодні, плід із перерваним кільцем склереїд у мезокарпії – плід із цілісною склеренхімною зоною в мезокарпії, плід зі склеренхімною зоною в єдиній гістогенетичній зоні оплодня – плід зі склеренхімною зоною в декількох гістогенетичних зонах оплодня, плід зі склеренхімною зоною, локалізованою в ендокарпії та/або у внутрішній або середній зоні мезокарпії – плід зі склеренхімною зоною, локалізованою в екзокарпії (або епікарпії) та/або у зовнішній (і середній) зоні мезокарпії. Для більшості цих рядів допускається зворотній перебіг, тобто можливість еволюційної реверсії ознак. Крім того, на додачу до синкарпного, паракарпного та лізікарпного, був виділений ще один тип гінецею-плоду –

фрагмокарпний (похідний від паракарпного гінецея, з вторинно зрослими перегородками в зав'язі) (Bobrov et al., 2009).

Питання еволюції плоду в межах великих надродинних груп, родин і родів, механізми та рушії еволюції плодів розглядаються у численних сучасних дослідженнях, які спираються на ширші уявлення про еволюцію плодів, ніж це відображено у концепції Тахтаджяна (Takhtajan, 1948). Зокрема, такі дослідження проведені для групи порядків Campanulids (Beaulieu, Donoghue et al., 2013), представників порядку *Vitales* Juss. ex Bercht. & J. Presl (Ickert-Bond et al., 2014), родин *Melastomataceae* Juss. (Clausing et al., 2000; Bacci et al., 2019), *Rubiaceae* Juss. (Motley et al., 2005), *Urticaceae* Juss. (Kravtsova, 2009), *Menispermaceae* Juss. (Wefferling et al., 2013), *Malvaceae* Juss. (Areces-Berazain, Ackerman, 2017), *Rosaceae* Juss. (Xiang et al., 2017), *Hydrophyllaceae* R. Br. (Vasile et al., 2021), підродини *Lobelioideae* Burnett родини *Campanulaceae* (Lagomarsino et al., 2014), родів *Lepidium* L. (Muehlhausen et al., 2013), *Geranium* L. (Marcussen, Meseguer, 2017) та багатьох інших таксонів. У перелічених дослідженнях результати вивчення плоду широко впроваджуються



в еволюційно-таксономічному або філогенетичному контексті, як маркери окремих клад. Значних успіхів досягнуто у вивченні молекулярних механізмів еволюції сухих і соковитих плодів (Fleming, 1991; The Tomato..., 2012; Dardick, Callahan, 2014; Ferrándiz, Fourquin, 2014).

Давно відомо (Takhtajan, 1950, 1964), що еволюційні зміни органів рослини відбуваються через зміни її онтогенезу. Їх іноді можна прослідкувати на прикладі зміни структури гінецею від пре- до пост-антетичної стадії морфогенезу, наприклад у *Tilia cordata* Mill. (Artyushenko, Fedorov, 1986). Так, гінецей липи можна описати як синкарпний п'ятичленний, п'ятигніздний, з 1–2 насінними зачатками в кожному гнізді зав'язі, з центрально-кутовою плацентацією та верхньою зав'яззю. Натомість, плід липи це сухий нерозкривний одногніздний однонасінний псевдомонокарпій або верхній горіхоподібний плід (рис. 2). Цей факт дозволяє припустити походження плоду липи від п'ятичленного коробчастого або нерозкривного плоду, характерного для багатьох *Malvaceae*.

Тобто зміни онтоморфогенезу плоду на різних стадіях та структурно-функціональних рівнях (морфологія / анатомія / вивільнення насінин) можуть призвести до еволюційних змін. Найзначніші трансформації онтоморфогенезу плоду, які зумовлюють перехід до іншого типу плоду, це зменшення числа насінних зачатків до 1–2 (коробочка – піренарій або горіх) та числа плодолистків до одного (апокарпій – монокарпій, синкарпій – псевдомонокарпій), зростання плодолистків (листянка – коробочка), зменшення інтенсивності лігніфікації оплодня до повної її втрати (коробочка – ягода), відтермінування розкривання плоду та вивільнення насінин (коробочка – піренарій – схізокарпій).

Необхідність охопити морфогенез пре-антетичного гінецею в еволюційно-карпологічних дослідженнях пояснюється невизначеністю чинників еволюції плодів. Так, вважається, що основні напрямки еволюції плодів пов'язані із забезпеченням належної кількості та захисту насінин, а також з адаптаціями до ефективного рознесення насінин (Roth, 1977; Levina, 1987). Проте, численні особливості плодів є характеристиками гінецею квітки, тому повинні враховуватись також чинники еволюції гінецею і квітки в цілому. У спеціальному дослідженні (Whitney, 2009) було показано, що напрямки еволюції квітки різноманітніші, ніж

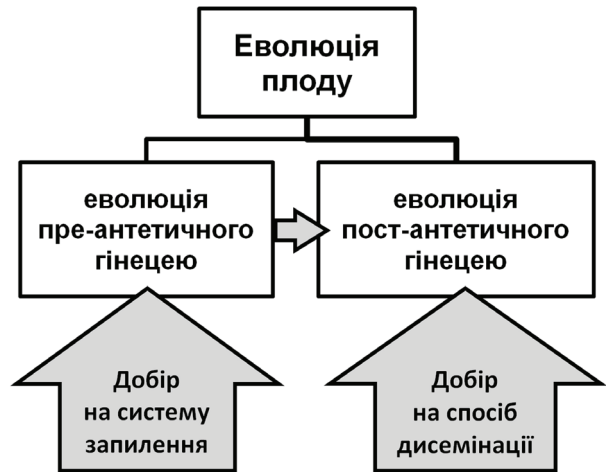


Рис. 3. Головні чинники еволюції плоду, які діють на двох стадіях його онтоморфогенезу

Fig. 3. Principal factors of the fruit evolution acting during two stages of fruit ontomorphogenesis

напрямки еволюції плоду, та мають велике значення в еволюційній диверсифікації покритонасінних. Це, на нашу думку, означає, що історичні зміни плоду, зумовлені зміною гінецею квітки у зв'язку із впливом природного добору на систему запилення, є більш імовірними, ніж зміни, що викликані тиском природного добору на плід як елемент системи дисемінації.

У більшості випадків нам невідомо, що є фактором еволюції плоду в досліджуваному таксоні – чи тиск природного добору на гінецей як елемент системи запилення, чи на плід як на структуру, яка забезпечує насінневе відтворення і розселення (рис. 3). Перехід від багато- до однонасінних плодів (наприклад, від коробчастого до горіхоподібного) у багатьох родинях можна пояснити переходом від ентомофілії до анемофілії (*Amaranthaceae* Juss., *Sapindaceae* Juss.) або до гідрофілії (*Hydrocharitaceae* Juss.) в результаті збільшення відношення кількості пилоквих зерен до насінних зачатків (P/O) (Cruden, 1977; Erbar, Langlotz, 2005). Серед анемофілів є багато рослин з однонасінними плодами (наприклад, родини *Fagaceae* Dumort., *Betulaceae* Gray, *Urticaceae* Juss., *Poaceae* Barnhart, *Cyperaceae* Juss.), тому що високий показник P/O забезпечується як збільшенням числа пилоквих зерен, так і зменшенням числа насінних зачатків у зав'язі. Тобто, спосіб запилення може бути основним рушієм еволюції в напрямку від багатонасінного до однонасінного плоду. Тоді адаптації до рознесення однонасінних плодів (чубок

волосків, крило, форма і розміри плоду) можуть бути вторинними кроками, здійсненими у зв'язку зі зміною типу діаспори.

Також виявлено велику частку видів з одностійними плодами, плодиками та дробними плодами у водних і прибережно-водних рослин (більше 70% видів) (Odintsova, Honcharenko, 2020). Це пояснюється перевагою одностійних діаспор, які, на відміну від голої насінини, мають додатковий захист і пристосування, які сприяють їхньому рознесенню як водою, так і вітром. Проте, для багатьох водних і прибережно-водних рослин характерний перехід до анемофілії, гідрофілії або до самозапилення, тобто явищ, які характеризуються низькими значеннями числа насінних зачатків у зав'язі (Leins, Erbar, 2010). Отже, еволюційна зміна типу плоду може бути пов'язана із пристосуванням до водного середовища як прямо, так і опосередковано. Це зумовлює необхідність враховувати антекологічні та біоморфологічні дані в еволюційно-карпологічних дослідженнях.

## Висновки

У нашій роботі ми обґрунтовуємо новий погляд на морфогенез плоду, який передбачає охоплення як пре-, так і пост-антетичного періодів його розвитку. Морфогенез плоду в індивідуальному аспекті ми пропонуємо позначати як "онторморфогенез", а в еволюційному аспекті – як "філоморфогенез" плоду. Наша концепція онтоморфогенезу плоду передбачає чотири компоненти, які неможливо звести один до одного, а саме: (1) зміни морфологічної структури гінецею, (2) опадання позаматочкових частин квітки і стовпчика, (3) гістогенез оплодня та інших частин плоду, (4) способи вивільнення насінин. У багатьох етапах онтоморфогенезу плоду зазначено участь процесів програмованої смерті клітин (опадання оцвітини, лігніфікація оплодня, дезінтеграція плоду та ін.). Уявлення про еволюцію плодів повинні спиратися на дані про закономірності вищезазначених чотирьох компонентів онтоморфогенезу плоду. Обґрунтовано залежність еволюції плоду від чинників, які діють у пре- і пост-антетичному періоді, й зумовлюють велику складність еволюційно-карпологічних досліджень.

## ORCID

А.В. Одінцева:  <https://orcid.org/0000-0001-7645-3311>

## Список посилань

- Almeida O.J.G., de Souza L.A., Paoli A.A.S., Davis A.R., Cota-Sanchez J.H. 2018. Pericarp development in fruit of epiphytic cacti: implications for fruit classification and macro-morphology in the *Cactaceae*. *Botany (Ottawa)*, 96(9): 621–635. <https://doi.org/10.1139/cjb-2018-0074>
- Andreychuk R., Odintsova A. 2021. Morpho-anatomy of the gynoeceum and fruit in three ornamental members of *Campanuloideae* (*Campanulaceae*). *Acta Agrobotanica*, 74(4): Article 7415. <https://doi.org/10.5586/aa.7415>
- Andreychuk R.R., Kolomiychuk V.P., Odintsova A.V. 2020. Morpho-anatomical structure and development of fruit in *Asyneuma canescens* (*Campanulaceae*). *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 11(4): 513–519. <https://doi.org/10.15421/022078>
- Arab R., Majd A., Tajadod G., Rezanejad F., Mirzaei M. 2019. The morphological and anatomical studies of inflorescence, flower, embryo and fruit development in *Maclura pomifera* (*Moraceae*). *Cogent Biology*, 5: 1663698. <https://doi.org/10.1080/23312025.2019.1663698>
- Areces-Berazain F., Ackerman J. D. 2017. Diversification and fruit evolution in eumalvoids (*Malvaceae*). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 184: 401–417. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/box035>
- Arnau N., Girin T., Sorefan K., Fuentes S., Wood T. A., Lawrenson T., Sablowski R., Østergaard L. 2010. Gibberellins control fruit patterning in *Arabidopsis thaliana*. *Genes & Development*, 24: 2127–2132. <https://doi.org/10.1101/gad.593410>
- Artyushenko Z.T., Fedorov A.I.A. 1986. *Atlas po opisatelnoy morfologii vysshikh rasteniy. Plod*. Leningrad: Nauka, 392 pp. [Артюшенко З.Т., Федоров Ал.А. 1986. *Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод*. Ленинград: Наука, 392 с.]
- Bacci L.F., Michelangeli F.A., Goldenberg R. 2019. Revisiting the classification of *Melastomataceae*: implications for habit and fruit evolution. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 190: 1–24. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boz006>
- Barna M.M. 2013. *Botany. Terms. Concepts. Personalities*. 2<sup>nd</sup> ed. Ternopil: Terno-Graf, 360 pp. [Барна М.М. 2013. *Ботаніка. Терміни. Поняття. Персоналії*. Навч. посібник. 2-е вид. Тернопіль: Терно-Граф, 360 с.]
- Beaulieu J.M., Donoghue M.J. 2013. Fruit evolution and diversification in campanulid angiosperms. *Evolution*, 67(11): 3132–3144. <https://doi.org/10.1111/evo.12180>
- Biologicheskij entsiklopedicheskij slovar*. 1989. Ed. M.S. Gilyarov. 2<sup>nd</sup> ed. Moscow: Sovetskaya entsiklopediya, 863 pp. [Биологический энциклопедический словарь. 1989. Ред. М.С. Гиляров. 2-е изд. Москва: Советская энциклопедия, 863 с.]

- Bobrov A.V., Romanov M.S. 2019. Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms. *Botany Letters*, 166(3): 366–399. <https://doi.org/10.1080/23818107.2019.1663448>
- Bobrov A.V., Melikian A.P., Romanov M.S. 2009. *Morphogenesis of fruits of Magnoliophyta*. Moscow: Librokom, 400 pp. [Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С. 2009. *Морфогенез плодов Magnoliophyta*. Москва: Либроком, 400 с.].
- Bobrov A.V., Romanov M.S., Melikian A.P. 2012. *Byulleten Glavnogo Botanicheskogo Sada*, 198(2): 46–60. [Бобров А.В., Романов М.С., Меликян А.П. 2012. Морфогенетические типы плодов и их взаимосвязи. *Бюллетень Главного ботанического сада*, 198(2): 46–60].
- Casoti R., Manfrona M.P., Oliveira J.M.S. 2016. Ovary and fruit morphology and anatomy of *Amphilophium crucigerum*. *Revista Brasileira de Farmacognosia*, 26(1): 15–22. <https://doi.org/10.1016/j.bjp.2015.08.006>
- Clausing G., Meyer K., Renner S.S. 2000. Correlations among fruit traits and evolution of different fruits within *Melastomataceae*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 133: 303–326. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2000.tb01548.x>
- Cruden R.W. 1977. Pollen-Ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*, 31(1): 32–46. <https://doi.org/10.2307/2407542>
- Dardick C., Callahan A. M. 2014. Evolution of the fruit endocarp: molecular mechanisms underlying adaptations in seed protection and dispersal strategies. *Frontiers in Plant Science*, 5, Article 284: 1–10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00284>
- Delaux P.-M., Hetherington A.J., Coudert Y., Delwiche C., Dunand C., Gould S., Kenrick P., Li F.-W., Philippe H., Rensing S.A., Rich M., Strullu-Derrien C., de Vries J. 2019. Reconstructing trait evolution in plant evo-devo studies. *Current Biology*, 29(21): R1110–R1118. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.09.044>
- Deniz İ., Yildiz K., Cirpici A. 2018. Taxonomical study of seeds and fruit micromorphology of the *Geranium* (*Geraniaceae*) species in the Thrace region of Turkey (Europe). *Phytologia Balcanica*, 24(1): 35–43.
- Doweld A.B. 1998. Carpology, seed anatomy and taxonomic relationships of *Tetracentron* (*Tetracentraceae*) and *Trochodendron* (*Trochodendraceae*). *Annals of Botany*, 82: 413–443.
- Eames A.J. 1961. *Morphology of the angiosperms*. New-York; Toronto: McGraw-Hill, 498 pp.
- Ebeed H., El-helely A.A. 2021. Programmed Cell Death in Plants: insights into developmental and stress-induced cell death. *Current Protein & Peptide Science*, 22(12): 873–889. <http://dx.doi.org/10.2174/1389203722666211109102209>
- Eldridge T., Łangowski Ł., Stacey N., Jantzen F., Moubayidin L., Sicard A., Southam P., Kennaway R., Lenhard M., Coen E. S., Østergaard L. 2016. Fruit shape diversity in the *Brassicaceae* is generated by varying patterns of anisotropy. *Development*, 143: 3394–3406. <https://doi.org/10.1242/dev.135327>
- Endress P.K. 2003. Morphology and angiosperm systematics in the molecular era. *The Botanical Review*, 68(4): 545–570.
- Endress P.K. 2011. Changing views of flower evolution and new questions. In: *Flowers on the Tree of Life*. Eds. L. Wanntorp, L.P. Ronse De Craene. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 120–141. <https://doi.org/10.5167/uzh-5759>
- Erbar C. 2007. Current opinions in flower development and the evo-devo approach in plant phylogeny. *Plant Systematics and Evolution*, 269(1/2): 107–132. <https://doi.org/10.1007/s00606-007-0579-1>
- Erbar C., Langlotz M. 2005. Pollen to ovule ratios: standard or variation – a compilation. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, 126(1): 71–132. <https://doi.org/10.1127/0006-8152/2005/0126-0071>
- Erbar C., Leins P. 1996. Distribution of the character states "early sympetaly" and "late sympetaly" within the "Sympetalae Tetracyclae" and presumably allied groups. *Botanica Acta: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Journal of the German Botanical Society*, 109(5): 427–440. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1996.tb00593.x>
- Fagundes N.F., de Mariath A.J.E. 2010. Morphoanatomy and ontogeny of fruit in *Bromeliaceae* species. *Acta Botanica Brasílica*, 24(3): 765–779. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062010000300020>
- Fan K.-Y., Bain A., Tzeng H.-Y., Chiang Y.-P., Chou L.-S., Kuo-Huang L.-L. 2019. Comparative anatomy of the fig wall (*Ficus*, *Moraceae*). *Botany*, 97: 417–426. <https://doi.org/10.1139/cjb-2018-0192>
- Ferrándiz C. 2002. Regulation of fruit dehiscence in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany*, 53(377): 2031–2038. <https://doi.org/10.1093/jxb/erf082>
- Ferrándiz C., Fourquin C. 2014. Role of the FUL–SHP network in the evolution of fruit morphology and function. *Journal of Experimental Botany*, 65(16): 4505–4513. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert479>
- Ferrándiz C., Pelaz S., Yanofsky M.F. 1999. Control of carpel and fruit development in *Arabidopsis*. *Annual Review of Biochemistry*, 68: 321–354. <https://doi.org/10.1146/annurev.biochem.68.1.321>
- Fishchuk O., Odintsova A. 2021. Flower and fruit micromorphology and anatomy in *Hippeastrum vittatum* (L'Hér.) Herb. (*Amaryllidaceae*). *Wulfenia*, 28: 129–140.
- Fleming T.H. 1991. Fruiting plant-frugivore mutualism: the evolutionary theater and the ecological play. In: *Plant-animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. Eds. P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes, W.W. Benson. New York: Wiley, pp. 119–144.
- Forlani S., Mizzotti Ch., Masiero S. 2021. The NAC side of the fruit: tuning of fruit development and maturation. *BMC Plant Biology*, 21(238): 1–14. <https://doi.org/10.1186/s12870-021-03029-y>
- Gagliardi K.B., Souza L.A., Albiero A.L.M. 2014. Comparative fruit development in some *Euphorbiaceae* and *Phyllanthaceae*. *Plant Systematics and Evolution*, 300: 775–782. <https://doi.org/10.1007/s00606-013-0918-3>

- Gao H., Li J., Wang L., Zhang J., He C. 2020. Transcriptomic variation of the flower–fruit transition in *Physalis* and *Solanum*. *Planta*, 252: 1–28. <https://doi.org/10.1007/s00425-020-03434-x>
- Graham S.A., Graham A. 2014. Ovary, fruit, and seed morphology of the *Lythraceae*. *International Journal of Plant Sciences*, 175(2): 202–240.
- Guzicka M., Zieliński J., Tomaszewski D., Gawlak M. 2012. Anatomical study on the developing pericarp of selected *Rosa* species (*Rosaceae*). *Dendrobiology*, 68: 77–87.
- Hautegeim T.V., Waters A.J., Goodrich J., Nowack M.K. 2015. Only in dying, life: Programmed cell death during plant development. *Trends in Plant Science*, 20(2): 102–113. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2014.10.003>
- Havel L., Durzan D. 1996. Apoptosis in plants. *Botanica Acta*, 109: 268–277.
- Herrera F., Mitchell J.D., Pel S.K., Collinson M.E., Daly D.C., Manchester S.R. 2018. Fruit morphology and anatomy of the spondioid *Anacardiaceae*. *The Botanical Review*, 84(4): 315–393. <https://doi.org/10.1007/s12229-018-9201-1>
- Herrera-Ubaldo H., de Folter S. 2022. Gynoecium and fruit development in *Arabidopsis*. *Development*, 149(5): dev200120. <https://doi.org/10.1242/dev.200120>
- Horbens M., Gao J., Neinhuis C. 2014. Cell differentiation and tissue formation in the unique fruits of devil's claws (*Martyniaceae*). *American Journal of Botany*, 101(6): 914–924. <https://doi.org/10.3732/ajb.1400006>
- Ickert-Bond S.M., Gerrath J., Wen J. 2014. Gynoecial structure of *Vitales* and implications for the evolution of placentation in the Rosids. *International Journal of Plant Sciences*, 175(9): 998–1032. <https://doi.org/10.1086/678086>
- Kaden N.N. 1947. *Vestnik Moskovskogo universiteta*, 12: 31–42. [Каден Н.Н. 1947. Генетическая классификация плодов. *Вестник Московского университета*, 12: 31–42].
- Kaden N.N. 1961. *Botanicheskiy Zhurnal*, 46(4): 498–504. [Каден Н.Н. 1961. О некоторых основных вопросах классификации, типологии и номенклатуры плодов. *Ботанический журнал*, 46(4): 496–504].
- Kaden N.N. 1962. *Botanicheskiy Zhurnal*, 47(4): 495–504. [Каден Н.Н. 1962. Типы продольного вскрытия плодов. *Ботанический журнал*, 47(4): 495–504].
- Kaden N.N. 1964a. *Botanicheskiy Zhurnal*, 49(7): 966–973. [Каден Н.Н. 1964а. К вопросу о дробных плодах. *Ботанический журнал*, 49(7): 966–973].
- Kaden N.N. 1964b. *Botanicheskiy Zhurnal*, 49(12): 1776–1779. [Каден Н.Н. 1964б. Еще о способах вскрытия плодов. *Ботанический журнал*, 49(12): 1776–1779].
- Kaden N.N. 1968. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*, 73(2): 127–135. [Каден Н.Н. 1968. Эволюция плодов розоцветных. *Бюллетень МОИП. Отдел биологический*, 73(2): 127–135].
- Kordyum E.L. 2010. *Ukrainian Botanical Journal*, 67(6): 789–801. [Кордюм Є.Л. Оцінка таксономічного та філогенетичного значення мікроморфологічних ознак покритонасінних рослин на прикладі даних порівняльно-ембріологічного методу. *Український ботанічний журнал*, 67(6): 789–801].
- Kordyum E.L., Kravets H. A. 2021. Evolutionary patterns of the internal structures of generative organs in angiosperm plants. In: *Plant Reproductive Ecology – Recent Advances*. Eds. A. Rustagi, B. Chaudhry. IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.100593>
- Kravtsova T.I. 2009. *Comparative carpology of the family Urticaceae Juss.* Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 400 pp. [Кравцов т.И. *Сравнительная карпология семейства Urticaceae Juss.* Москва: КМК, 400 с.].
- Kuriyama H., Fukuda H. 2003. Developmental programmed cell death in plants. *Current opinion in plant biology*, 5(6): 568–573. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(02\)00305-9](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(02)00305-9)
- Laczkó-Zöld E., Komlósi A., Varga E., Papp N. 2019. Comparative histological evaluation of the fruit of *Ribes nigrum* and *Ribes rubrum*. *Acta Biologica Marisiensis*, 2(2): 5–14. <https://doi.org/10.2478/abmj-2019-0006>
- Lagamarsino L.P., Antonelli A., Muchhala N., Timmermann A., Mathews S., Davis C. C. 2014. Phylogeny, classification, and fruit evolution of the species-rich Neotropical bellflowers (*Campanulaceae: Lobelioideae*). *American Journal of Botany*, 101(12): 2097–2112. <https://doi.org/10.3732/ajb.1400339>
- Leinfellner W. 1950. Der Bauplan des synkarpen Gynözeums. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, 97: 403–436. <https://doi.org/10.1007/BF01763317>
- Leins P. 1964. Das zentripetale und zentrifugale Androecium. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 77: 22–26.
- Leins P. 1975. Die Beziehungen zwischen multistaminalen und einfachen Androceen. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, 96: 231–237.
- Leins P., Erbar C. 2010. *Flower and fruit: Morphology, ontogeny, phylogeny, function and ecology*. Stuttgart: Schweizerbart, 439 pp.
- Levina R.E. 1951. *Botanicheskiy Zhurnal*, 46(4): 488–495. [Левина Р.Е. 1951. О классификации и номенклатуре плодов. *Ботанический журнал*, 46(4): 488–495].
- Levina R.E. 1974. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*, 79(1): 89–99. [Левина Р.Е. 1974. О соотношении морфогенеза и филогенеза в процессе эволюции. *Бюллетень МОИП. Отдел биологический*, 79(1): 89–99].
- Levina R.E. 1987. *Morphology and ecology of fruit*. Leningrad: Nauka, 160 pp. [Левина Р.Е. 1987. *Морфология и экология плодов*. Ленинград: Наука, 160 с.].
- Locato V., De Gara L. 2018. Programmed cell death in plants: an overview. *Methods in Molecular Biology*, 1743: 1–8. [https://doi.org/10.1007/978-1-4939-7668-3\\_1](https://doi.org/10.1007/978-1-4939-7668-3_1)
- Luna M.L., Giudice G.E., Grossi M.A., Gutiérrez D.G. 2017. Development and morphology of the fruit and seed of the hemiparasite genus *Jodina* (*Cervantesiaceae*). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 74(1): e051. <https://doi.org/10.3989/ajbm.2444>

- Marcussen Th., Meseguer A.S. 2017. Species-level phylogeny, fruit evolution and diversification history of *Geranium* (*Geraniaceae*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 110: 134–149. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.03.012>
- Motley T.J., Wurdack K.J., Delprete P.G. 2005. Molecular systematics of the *Catesbaeeae-Chiococceae* complex (*Rubiaceae*): flower and fruit evolution and biogeographic implications. *American Journal of Botany*, 92(2): 316–329. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.2.316>
- Muehlhausen A., Lenser T., Mummenhoff K., Theissen G. 2013. Evidence that an evolutionary transition from dehiscent to indehiscent fruits in *Lepidium* (*Brassicaceae*) was caused by a change in the control of valve margin identity genes. *Plant Journal*, 73(5): 824–835. <https://doi.org/10.1111/tpj.12079>
- Mysyura V.P., Zakorko N.H. 2014. In: *Natural science*. Issue 11. Sumy: Sumy State Pedagogical University named after A.S. Makarenko, pp. 58–62. [Мисюра В.П., Загорко Н.Г. 2014. Особливості анатомо-морфологічної будови сухих плодів деяких дводольних рослин в онтогенезі. В зб.: *Природничі науки*. Вип. 11. Суми: Сумський державний педагогічний університет. 58–62]. Available at: <http://repository.sspu.sumy.ua/handle/123456789/3333> (Accessed 2 April 2022).
- Novikov A., Barabasz-Krasny B. 2015. *Modern plant systematics: General topics: hand-book*. Lviv: Liga-Pres, 686 pp. [Новіков А., Барабаш-Красни Б. 2015. *Сучасна систематика рослин. Загальні питання: навчальний посібник*. Львів: Ліґа-Прес, 686 с.]. <http://dx.doi.org/10.13140/RG.2.1.4745.6164>
- Nuraliev M.S., Sokoloff D.D. 2014. *Botanicheskii Zhurnal*, 99(2): 129–158. [Нуралієв М.С., Соколов Д.Д. 2014. Васкулярная анатомия цветка как источник информации об эволюции покрытосеменных растений: история изучения и современные представления. *Ботанический журнал*, 99(2): 129–158].
- Odintsova A.V. 2012. *Modern Phytomorphology*, 1: 71–75. [Одінцова А.В. 2012. До питання про принципи класифікації синкарпних гінецеїв. *Modern Phytomorphology*, 1: 71–75].
- Odintsova A.V. 2016. *Studia Biologica*, 10(3–4): 129–140. [Одінцова А.В. 2016. Локуліцидне розкривання верхніх і нижніх коробчастих плодів у порядку Myrtales. *Studia Biologica*. 10(3–4): 129–140]. <https://doi.org/10.30970/sbi.1003.504>
- Odintsova A., Honcharenko V. 2020. In: *Status and biodiversity of ecosystems of Shatskyi National Nature Park and other protected areas: proceedings of the International scientific conference* (Lviv, 10–13 September 2020). Lviv: SPOLOM, pp. 71–74. [Одінцова А., Гончаренко В. 2020. Карпологічні особливості рослин водних і прибережно-водних угруповань Шацького НПП. У зб.: *Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій: матеріали міжнародної наукової конференції* (Львів, 10–13 вересня 2020 р.). Львів: СПОЛОМ, с. 71–74].
- Odintsova A., Klimovych N. 2017. *Ukrainian Botanical Journal*, 74(6): 582–593. [Одінцова А.В., Клімович Н.Б. Анатомо-морфологічна будова плоду *Epilobium hirsutum* та *E. angustifolium* (*Onagraceae*). *Український ботанічний журнал*, 74(6): 582–593]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj74.06.582>
- Oyama S.O., Souza L.A. 2011. Morphology and anatomy of the developing fruit of *Maclura tinctoria*, *Moraceae*. *Revista Brasileira de Botanica*, 34(2): 187–195.
- Oyama S.O., Souza L.A., Muneratto J.C., Albiero A.L.M. 2010. Morphological and anatomical features of the flowers and fruits during the development of *Chamissoa altissima* (Jacq.) Kunth (*Amaranthaceae*). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 53(6): 1425–1432. <https://doi.org/10.1590/S1516-89132010000600019>
- Pabón-Mora N., Litt A. 2011. Comparative anatomical and developmental analysis of dry fleshy fruits of *Solanaceae*. *American Journal of Botany*, 98(9): 1415–1436. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100097>
- Paschoalini G.O., Pirani J.R., Demarco D., El Ottra J.H.L. 2022. Revisiting pericarp structure, dehiscence and seed dispersal in *Galipeae* (*Zanthoxyloideae*, *Rutaceae*). *Brazilian Journal of Botany*, 45(1): 415–429. <https://doi.org/10.1007/s40415-021-00779-9>
- Payer J.-B. 1857. *Traité d'organogénie comparée de la fleur. Texte et Atlas*. Paris: Victor Masson, viii + 749 pp. [https://archive.org/details/bub\\_gb\\_0bAMVvUSFEkC](https://archive.org/details/bub_gb_0bAMVvUSFEkC)
- Pollí A., Souza L.A., Almeida O.J.G. 2016. Structural development of the fruits and seeds in three mistletoe species of *Phoradendron* (*Visceae: Santalaceae*). *Rodriguesia*, 67(3): 649–659. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201667309>
- Robles P., Pelaz S. 2005. Flower and fruit development in *Arabidopsis thaliana*. *International Journal of Developmental Biology*, 49: 633–643. <https://doi.org/10.1387/ijdb.052020pr>
- Rogers H. J. 2006. Programmed cell death in floral organs: how and why do flowers die? *Annals of Botany*, 97(3): 309–315. <https://doi.org/10.1093/aob/mcj051>
- Romanov M.S., Bobrov A.V., Romanova E.S., Zdravchev N.S., Sorokin A.N. 2021. Fruit development, structure and histology in *Nelumbo* (*Nelumbonaceae: Proteales*). *Botanical Journal of the Linnean Society*, boab067. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boab067>
- Romanov M.S., Endress P.K., Bobrov A.V., Yurmanov A.A., Romanova E. 2018. Fruit structure of *Calycanthaceae* (*Laurales*): histology and development. *International Journal of Plant Sciences*, 179(8): 616–634. <https://doi.org/10.1086/699281>
- Rosa-Osman S.M., Rodrigues R., Mendonça M.S., Souza L.A., Piedade M.T.F. 2011. Morphology of flower, fruit and seedling of *Victoria amazonica* (Poepp.) J.C.Sowerby (*Nymphaeaceae*). *Acta Amazonica*, 41(1): 21–28. <http://dx.doi.org/10.1590/S0044-59672011000100003>
- Roth I. 1977. Fruits of Angiosperms. In: *Encyclopedia of Plant Anatomy*. Vol. 10, part 1. Eds. W. Zimmermann, S. Carlquist, P. Ozenda, H.D. Wulff. Berlin: Borntraeger, XVI+675 pp.

- Rutishauser R. 2020. EvoDevo: Past and future of continuum and process plant morphology. *Philosophies*, 5: 41. <https://doi.org/10.3390/philosophies5040041>
- Rutishauser R., Grob V., Pfeifer E. 2008. Plants are used to having identity crises. In: *Evolving pathways: key themes in evolutionary developmental biology*. Eds. A. Minelli, G. Fusco. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 194–213. <https://doi.org/10.5167/uzh-11243>
- Santos-Silva F., Mastroberti A.A., Mariath J.E.A. 2015. Capsule structure in three species of *Dyckia* (*Bromeliaceae*): ontogenetic and taxonomic issues. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 142(3): 249–257. <https://doi.org/10.3159/TORREY-D-14-00002.1>
- Shamrov I.I. 2020. Structure and development of the coenocarpous gynoecium in angiosperms. *Wulfenia*, 27: 145–182.
- Sinnott E.W. 1960. *Plant morphogenesis*. New-York; Toronto; London: McGraw Hill, 550 pp.
- Sinnott-Armstrong M.A., Lee Ch., Clement W.L., Donoghue M.J. 2020. Fruit syndromes in *Viburnum*: correlated evolution of color, nutritional content, and morphology in bird-dispersed fleshy fruits. *BMC Evolutionary Biology*, 20(7): 1–19. <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1546-5>
- Skrypets K., Odintsova A. 2020. *Ukrainian Botanical Journal*, 77(3): 210–224. [Скрипец Х. І. Одінцова А.В Морфогенез плодів *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica* (*Iridaceae*). *Український ботанічний журнал*, 77(3): 210–224]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.03.210>
- Sokoloff D.D., Nuraliev M.S., Oskolski A.A., Remizowa M.V. 2017. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 16. Biologiya*, 72(3): 115–127. [Соколов Д.Д., Нураліев М.С., Осольський А.А., Ремізова М.В. 2017. Еволюція гинецея покритосемених рослин: мономерія, псевдомономерія і миксомерія. *Вестник Московського університету. Серія 16. Біологія*, 72(3): 115–127].
- Sousa-Baena M.S., Menezes N.L. 2019. Comparative developmental anatomy of ovary and fruit in Brazilian *Velloziaceae*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 191(2): 236–260. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boz040>
- Souza L.A. 2021. Structural diversity of fruits: conceptual reflexions and taxonomic implications. *Brazilian Journal of Development, Curitiba*, 7(7): 69342–69354. <https://doi.org/10.34117/bjdv7n7-218>
- Takhtajan A.L. 1948. *Morfologicheskaya evolyutsiya pokrytosemennyykh*. Moscow: Izd-vo MOIP, 301 pp. [Тахтаджян А.Л. 1948. *Морфологическая эволюция покритосеменных*. Москва: Изд-во МОИП, 301 с.]
- Takhtajan A. 1950. Teoriya filembriogeneza A.N. Severtsova i evolyutsionnaya morfologiya rasteniy. In: *Problemy botaniki*. Issue 1. Moscow; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, pp. 222–231. [Тахтаджян А.Л. 1950. Теория филэмбриогенеза А.Н. Северцова и эволюционная морфология растений. В кн.: *Проблемы ботаники*. Вып. 1. Москва, Ленинград: Изд-во АН СССР, с. 222–231].
- Takhtajan A.L. 1964. *Osnovy evolyutsionnoy morfologii pokrytosemennyykh*. Moscow; Leningrad: Nauka, 236 pp. [Тахтаджян А.Л. 1964. *Основы эволюционной морфологии покритосеменных*. Москва, Ленинград: Наука, 236 с.]
- Takhtajan A.L. 1966. *Sistema i filogeniya tsvetkovykh rasteniy*. Moscow; Leningrad: Nauka, 611 pp. [Тахтаджян А.Л. 1966. *Система и филогения цветковых растений*. Москва; Ленинград: Наука, 611 с.]
- Takhtajan A. 2009. *Flowering Plants*. Springer Science+Business Media. 2<sup>nd</sup> ed., 870 pp. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9609-9>
- Thadeo M., Hampilos K.E., Stevenson D.W. 2015. Anatomy of fleshy fruits in the Monocots. *American Journal of Botany*, 102(11): 1–23. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500204>
- The Tomato Genome Consortium. 2012. The tomato genome sequence provides insights into fleshy fruit evolution. *Nature*, 485: 635–641. <https://doi.org/10.1038/nature11119>
- Tieghem van M.Ph. 1875. *Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur*. In: *Mémoires Présentés par Divers Savants à l'Académie des Sciences. Série. 2*. Vol. 21. Paris: Inst. Impérial France, 261 pp.
- Vasile M.-A., Luebert F. Jeiter J., Weigend M. 2021. Fruit evolution in *Hydrophyllaceae*. *American Journal of Botany*, 108(6): 1–21. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1691>
- Wefferling K.M., Hoot S.B., Neves S.S. 2013. Phylogeny and fruit evolution in *Menispermaceae*. *American Journal of Botany*, 100(5): 883–905. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200556>
- Whitney K.D. 2009. Comparative evolution of flower and fruit morphology. *Proceedings of the Royal Society B*, 276: 2941–2947. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0483>
- Xiang Y., Huang Ch.-H., Hu Y., Wen J., Li Sh., Yi T., Chen H., Xiang J., Ma H. 2017. Evolution of *Rosaceae* fruit types based on nuclear phylogeny in the context of geological times and genome duplication. *Molecular Biology and Evolution*, 34(2): 262–281. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw242>
- Zhmylev P.Yu., Alekseev Yu.E., Karpukhina E.A., Balandin S.A. 2005. *Biomorfologiya rasteniy: illyustrirovannyi slovar*. 2<sup>nd</sup> ed. Moscow: MGU, 256 pp. [Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. 2005. *Биоморфология растений: иллюстрированный словарь*; учеб. пособие. 2-е изд. Москва: МГУ, 256 с.]

Рекомендує до друку Г.В. Бойко

Одінцова А.В. 2022. **Морфогенез плоду як предмет карпологічних досліджень.** *Український ботанічний журнал*, 79(3): 169–183. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj79.03.169>

Львівський національний університет імені Івана Франка, вул. Грушевського 4, Львів 79005, Україна:  
А.В. Одінцова

**Реферат.** У статті наведено огляд концепції морфогенезу плоду, яка розглядається як реалізація evo-devo-підходу у карпології. Обґрунтовано новий погляд на морфогенез плоду, який охоплює пре-антетичний та пост-антетичний періоди його розвитку, тобто розвиток гінецею квітки і власне плоду. Запропоновано розрізняти онтогенетичний (індивідуальний) та еволюційний (історичний) аспекти морфогенезу плоду; перший можна вивчати безпосередньо, спостерігаючи за розвитком квітки і плоду, а останній можна розглядати тільки як робочу гіпотезу або теоретичну модель еволюції плоду в результаті певних допустимих змін індивідуального морфогенезу плоду. У роботі позначаємо ці аспекти "онторморфогенез" та "філоморфогенез" плоду відповідно. Запропонована концепція онторморфогенезу плоду передбачає чотири компоненти, які неможливо звести один до одного: зміна морфологічної структури гінецею, опадання позаматочкових частин квітки і стовпчика, гістогенез оплодня та інших частин плоду та термінальні етапи морфогенезу плоду (розкривання, розпадання або опадання плоду). Розглядається стан вивчення цих компонентів морфогенезу плоду в індивідуальному та еволюційному контексті. При з'ясуванні шляхів еволюції плоду визначена необхідність брати до уваги чинники, які діють як в пост-, так і в пре-антетичному періоді онторморфогенезу плоду.

**Ключові слова:** гінецей, гістогенез, квітка, оплодень, розкривання плоду