

СТРУКТУРНА РІЗНОМАНІТНІСТЬ ПЛОДІВ ПРЕДСТАВНИКІВ РОДИНИ *BRASSICACEAE* ФЛОРИ УКРАЇНИ

Ключові слова: Brassicaceae, плід, морфологія, структурна різноманітність, морфологічні новації, систематика, флора, Україна

До актуальних напрямів розвитку сучасної систематики рослин належить структурно-морфологічна інтерпретація молекулярно-філогенетичних реконструкцій таксонів різних рангів [45]. Саме взаємодія класичної морфології рослин і новітньої молекулярної класифікації («Morphology must serve as a tool for recognition of weaknesses in molecular classifications and vice versa») забезпечить, на думку багатьох авторів, подальший успіх «нової» систематики [112].

Представники родини *Brassicaceae* вже були об'єктами новітніх або «глибоких» морфологічних досліджень. Відомі спроби розподілу їх морфологічних ознак за способом дихотомії, а також аналізу взаємозв'язку між молекулярними даними та спектром структурної різноманітності плодів, квіток і трихом — як у межах всієї родини, так і в обсязі окремих, різних за ступенем спорідненості груп видів [23, 29, 34, 37, 63, 71].

Плоди хрестоцвітих, як відомо, відзначаються великою структурною різноманітністю, що є специфічною родинною особливістю, яка відрізняє *Brassicaceae* від багатьох інших родин покритонасінних. Ознаки їхньої будови широко використовували в класичній систематиці [13, 43, 75, 76, 96, 106]. Останнім часом структурну різноманітність плодів намагалися застосовувати для трактування молекулярних кладограм, але рівень її вивченості виявився недостатнім для морфологічного пояснення молекулярно-філогенетичних реконструкцій [23]. Встановлення кореляцій між морфологічними (фенотипними) і молекулярними (генотипними) ознаками та розробка новітньої системи родини можливі за умови проведення широких і поглиблених досліджень своєрідності будови структурних елементів стручків і стручечків, специфічності їх онтогенетичного розвитку та особливостей еволюційного становлення.

Структурну різноманітність плодів *Brassicaceae* флори України детально ще не досліджували. У фло-

ристичних виданнях, які стосуються території України, наводиться дуже лаконічна морфологічна характеристика плодів. Головна увага зазвичай приділяється тим ознакам, що мають діагностичне значення на різних таксономічних рівнях — переважно трибовому, родовому чи видовому. Мета нашої роботи — виявити якомога повніший спектр структурної різноманітності плодів *Brassicaceae* флори України.

Матеріали та методика дослідження

Загальна будова плодів та особливості структури їхніх окремих елементів вивчені в усіх видів *Brassicaceae* флори України. Для порівняння й уточнення карпологічних даних була розглянута також морфологія плодів деяких представників родини інших регіонів.

Робота виконана на основі аналізу результатів польових досліджень, опрацювання гербарних фондів Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України (KW), Донецького ботанічного саду НАН України (DNZ), Нікітського ботанічного саду — Національного наукового центру УААН (JALT), Інституту екології Карпат НАН України (LW), Львівського природничого музею НАН України (CWB), Ботанічного інституту імені В.Л. Комарова РАН (LE, Росія) та Московського державного університету (Росія, MW), а також узагальнення літературних даних.

Результати дослідження та їх обговорення

Хрестоцвіті мають сухі коробочкоподібні плоди [19, 23, 35, 36, 44, 63, 64, 70, 71, 89—91, 100, 105, 111, 117, 118]. Вихідним, або базовим, типом для всієї їх різноманітності є стручок або стручечок, різниця між якими обумовлена лише розміром й інколи буває досить умовною. Ми використовуємо традиційний розподіл плодів хрестоцвітих на стручки й стручечки, хоча згодні з авторами, які вважають такий розподіл відносним, однак поняття стручка й стручечка

широко вживане і важливе не тільки для розуміння еволюційних тенденцій родини, а й для практичної діагностики багатьох родів і видів [2, 43, 75, 96, 117].

Стручки й стручечки *Brassicaceae* сидячі або в деяких видів розташовані на карпофорі (гінофорі). Останній найбільш характерний для представників триби *Thelipodieae*. У флорі України плоди на карпофорі спостерігаються в родах *Lunaria*^{*}, *Brassica*, *Diploaxis*, *Rorippa*, *Pseudoarabidopsis*, *Barbarea*. Якщо в трибі *Thelipodieae* — це родова ознака, то в названих та інших — його розвиток характеризує тільки окремі види або їхні групи. Наявність карпофора відносять до архаїчних ознак родини [13, 47, 106].

Плоди хрестоцвітих класифікують на розкривні (повністю або частково), в тому числі розпадні, як, наприклад, у видів *Raphanus*, або нерозкривні.

Типові плоди мають рамку (replum), несправжню перетинку (septum), яка ділить плід на два гнізда (але інколи плоди одногнізді), та дві стулки (valvae), що закривають гнізда. В хрестоцвітих розрізняють плоди мономерикарпні — утворені тільки одним проксимальним (стулковим) сегментом, і димерикарпні, які складаються з двох частин — проксимальної (стулкової) та дистальної (носикової).

Дистальний сегмент димерикарпних плодів — **носик** (rostrum) — є дуже своєрідним елементом морфологічної будови плодів хрестоцвітих, не характерним для таких інших родин покритонасінних [106]. Він може бути чітким і фертильним (*Brassica*, *Hirschfeldia*, *Sinapis*) чи малопомітним й часто стерильним (*Diploaxis*, *Kibera*). В окремих представників родини носик може займати основну частину плоду, якщо стулки частково (*Rapistrum*, *Cakile*, *Crambe*) або майже повністю (*Raphanus*) редуковані. Він завжди нерозкривний, тоді як проксимальний (стулковий) сегмент може розкриватися або ні.

Існує кілька гіпотез щодо походження носика. Припускали, що дистальний елемент плоду — це (1) насіннєвмісний компонент стовпчика (стилярний сегмент), (2) дистальна частина зав'язі, (3) комбінована структура, яка складається із двох фрагментів — зав'язі і стовпчика [22, 25, 26, 35, 36, 64,

76, 89, 102, 117]. (4) Нещодавніми дослідженнями показано, що носик формується в результаті проліферації клітин мезокарпу і диференціюється в нову тканину, аналога якої немає у типових стулкових плодах [70]. Остання, четверта, гіпотеза, на наш погляд, найвірогідніша.

Розвиток носика, а отже, наявність димерикарпних або мономерикарпних (без носика) плодів, виступає важливою систематичною ознакою. Димерикарпні плоди властиві представникам триби *Brassicaceae*. Ступінь розвитку носика, а також його форма та розмір належать, як правило, до діагностичних родових ознак. Інколи ті чи інші елементи будови носика можуть бути ознаками секційного рангу, як, наприклад, у роді *Raphanus* [14, 15].

Рамка характерна для плодів (розкривних та нерозкривних) усіх хрестоцвітих, що з'ясовано в результаті їх анатомічного й онтогенетичного дослідження [26, 36, 64, 89]. Припускають, що вона є залишком двох редукованих карпел, внаслідок чого частина пучків виявилася повернутою на 180°. На це вказують особливості її анатомічної будови, зокрема розвиток інвертованих провідних пучків (окрім звичайних) [1, 16, 19, 36, 48, 77, 97, 109, 110]. Плоди різняться за товщиною рамки, формою її поперечного розрізу (кругла, овальна, ромбічна тощо) та характером розташування стосовно стулок. У деяких плодах (наприклад, *Camelina*) вона прихована зрослими краями стулок, а у видів *Cardamine* — дуже стисла і загострена по краях.

У систематиці родини морфологічні ознаки рамки широко не використовують, але для визначення окремих видів або родів особливості її будови можуть відігравати важливу роль.

Перетинка (septum) плодів *Brassicaceae* широка або вузька, цілісна чи перфорована (зрідка, *Eutrema*), складається зазвичай із одного шару клітин — одноманітних за формою і характером орієнтації або таких, що відрізняються за цими особливостями; інколи утворена двома шарами клітин, як у *Sisymbrium strictissimum* L. Стінки її клітин тонкі чи різною мірою потовщені.

У дуже своєрідних плодах невеликої групи видів триби *Cremolobaeae* та деяких інших хрестоцвітих перетинка практично відсутня, бо кожна стулка утворює окреме гніздо, зростаючись своїми краями (*Biscutella*, *Megacarpaea*, *Cremolobus*). За морфологічною конструкцією такі плоди дуже подібні до двогорішків. М. Zohary називав їх гомомерикарпіями, на відміну від гетеромерикарпіїв, властивих пред-

* У зв'язку з цитуванням великої кількості родів їхні автори, а також автори надродових таксонів не наводяться, що дозволяє економити обсяг статті. Їх авторство можна знайти в електронному довіднику на Інтернет-сторінці: «The International Plant Names Index» [http://www.ipni.org/index.html] або (частково) в монографії: Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist. Kiev, 1999. — 345 p.

ставникам триби *Brassicaceae* [117]. Також не мають перетинки одногнізді стручечки (підземні) амфікарпних видів *Cardamine chenopodiifolia* Pers., *Heterocarpus fernandesianus* Phil. (відсутні у флорі України) [8].

Серед великої різноманітності анатомічних ознак перетинки найбільшу увагу привертав розвиток у середній її частині тяжу механічних волокон — виразного в одних видів (*Clausia*, *Parrya*, *Dontostemon*, *Schivereckia*), майже непомітного або зовсім відсутнього — в інших (*Alliaria*, *Draba*, *Hesperis*, *Berteroa*) чи розгалуженого (*Farsetia*) — подібно до того, як це характерно для жилкування листків [3—7, 31]. Ці особливості її будови по-різному інтерпретували і використовували в систематиці для розв'язання проблем таксономії хрестоцвітих, онтогенезу, формування чи походження плодів або механізму утворення їхніх окремих елементів [5, 16, 26, 36, 39, 40, 43, 49—54, 64, 66—69, 73, 87—89, 98, 104, 108—110].

Аналіз та узагальнення вищенаведених літературних даних показав, що перетинку найчастіше розглядали як структуру, яка має: (1) осьову природу; (2) карпелярне походження; (3) фоліарне походження; (4) складне походження: більша її частина сформована квітколожем, а менша — зрослими карпелами або (5) утворена внаслідок розростання і подальшого злиття плацент. Зважаючи на її анатомічну будову, подібну до такої епідерми листків, виявлені на ній зірчасті луски, продири на сім'яносцях і тяжі механічних волокон, Б. Козо-Полянський розглядав перетинку як структуру, що утворилася внаслідок зростання країв латеральних карпел. Він вважав, що тяжі механічних волокон в її середині визначають зону зростання останніх, а отже, розташування насінних зачатків треба вважати субмаргінальним [16]. Однак, як підкреслила С. Вгюкнер, незважаючи на широкі морфологічні дослідження, єдиної інтерпретації походження перетинки ще не досягнуто [35, 36].

Важливі дані щодо пояснення походження й особливостей еволюції перетинки отримані в результаті нещодавніх анатомічних та онтогенетичних досліджень. Останні показали, що в сучасних видів вона формується з меристеми плацентарного валика постгенітально, тобто після запліднення, на другому етапі онтогенезу зав'язі хрестоцвітих [26, 36, 64, 70, 89], що, на наш погляд, ще раз підкреслює її «несправжність» або вторинність.

Особливості анатомічної структури перетинки найчастіше відносять до характерних родових оз-

нак. У систематиці родини одним з перших їх застосував К. Prantl [96]. На ознаки анатомічної конструкції перетинки спирався також А. Науек, розробляючи свою систему родини. Він використав, зокрема, форму й орієнтацію клітин і товщину їхніх стінок для характеристики і розмежування родів [75]. Високо оцінював систематичне значення анатомічних ознак перетинки Н. Буш і, ґрунтуючись на відмінах в її анатомічній будові (поряд з іншими ознаками), виділив рід *Peltariopsis* із роду *Cochlearia* [4, 5]. На тій же підставі він переніс *Arabis incarnata* Pall. ex DC. до роду *Stevenia*. Аналіз показує, що у великих за обсягом родах особливості будови перетинки можуть бути діагностичними ознаками не тільки родів, а й підродів або секцій, як це спостерігається, наприклад, у роді *Erysimum* [5, 13], а близькі за походженням види часто можуть не відрізнятися за її будовою [1, 5, 7, 19, 96]. Однак, використовуючи анатомічні особливості перетинки як діагностичну ознаку, необхідно враховувати, що різноманітність її будови (як й інших анатомічних ознак, особливо плодів хрестоцвітих), зокрема ступінь розвитку і напрямок росту клітин, їхні обриси, форма і товщина стінок, значною мірою обумовлені адаптацією рослин до екологічних чинників навколишнього середовища.

Стулки — також особливий структурний елемент плодів хрестоцвітих. Типові плоди *Brassicaceae* мають дві добре розвинені або різною мірою редуковані (наприклад, у видів триби *Brassicaceae*) стулки. У плодах одних представників родини стулки досить пласкі або дещо випуклі внаслідок росту в площині, паралельній до лінії латеральних тичинок (*Nasturtium*, *Barbarea*, *Arabis*, *Cardamine*, *Sisymbrium*, *Descurainia*, *Hesperis*, *Lunaria*, *Alyssum*, *Fibigia*, *Berteroa*, *Rorippa*). В інших — вони стиснуті, човникоподібні, завдяки перпендикулярному росту стосовно названої лінії (*Lepidium*, *Microthlaspi*, *Iberis*, *Noccaea*, *Thlaspi*, *Teesdalia*, *Hornungia*, *Capsella*, *Hymenolobus*). Заслуговує на увагу той факт, що в частини видів із човникоподібними стулками (вузькоперетинчасті плоди) спостерігається кореляція між розвитком таких стулок і формуванням моносиметричних віночків їхніх квіток [37, 38, 99].

Різною мірою редуковані стулки найчастіше розвиваються в одногніздіх нерозкритих стручечках і характерні для видів майже 30 родів, зокрема тих, які ростуть на території України: *Crambe*, *Cakile*, *Rapistrum*, *Neslia*, *Calepina*, *Clypeola* [7, 13, 43, 58, 76, 116—118].

Три-, чотири- або шестистулкові (інколи) стручки чи стручечки спостерігали у представників приблизно 20 родів (*Alyssum*, *Arabis*, *Matthiola*, *Cheiranthus*, *Lunaria*, *Ricotia*, *Berteroa*, *Draba*, *Erophila*, *Erysimum*, *Brassica*, *Diplotaxis*, *Lepidium*, *Sinapis*, *Thlaspi*, *Peltaria*, *Sisymbrium*, *Alliaria*, *Megacarpa*, *Raphanus*, *Iberis* та ін.) [32, 33, 36, 61]. У деяких випадках такі плоди інтерпретували як терати, однак відомі й інші факти, які не можна розглядати як відхилення від норми, бо рослини з чотири- чи шестистулковими плодами утворюють (інколи) окремі популяції, що свого часу слугувало основою для опису нових видів або родів, зокрема *Holargidium* (*H. kusnetsovii* Turcz. = *Draba hirta* L.), *Tetrapoma* (*T. barbareaifolia* Turcz. = *Rorippa hispida* (Desv.) Britton = *Camelina barbareaifolia* DC. = *R. barbareaifolia* (DC.) Kitag.), *Tropidocarpum* (*T. capparideum* Greene). Чотиристулкові плоди досить часто розвиваються у видів *Rorippa* (*R. hispida*, *R. globosa* (Turcz.) Vassilcz., *R. palustris* (L.) Besser. Інколи популяції з типовими і чотиристулковими плодами розмежовані географічно. Так, *Nasturtium hispidum* (Desv.) DC f. *tetrapoma* N. Busch росте в східній частині Сибіру і на Далекому Сході, а типова форма цього виду відома, крім того, і з Північної Америки [3, 7].

У багатьох випадках формування плодів із більш як двома стулками є спадковою ознакою. За даними Н. Solms-Laubach, *Tetrapoma barbareaifolia* Turcz. (*R. barbareaifolia* (DC.) Kitag.) — дворічник із чотиристулковими плодами, відновлюючись насінням, зростає у ботанічних садах Європи впродовж 65 років [101]. Аналогічне явище характерне для представників роду *Brassica* [21]. Як показала В. Подколзина, шляхом відбору можна отримати форми, які мають 50 або навіть 90 % плодів з трьома стулками, що свідчить про їхню спадкову обумовленість. Рослини із тристулковими плодами деякі автори розглядали в складі окремого підвиду *Brassica rapa* L. ssp. *trilocularis* (Roxb.) Hanelt [65, 72].

Отже, наведені дані ще раз підтверджують, що плоди з більш як двома стулками не в усіх випадках є тератами [3, 36]. Наявність трьох, чотирьох або шести стулок у плодах не є широкоживаними систематичними чи діагностичними ознаками таксонів, але ця особливість часто слугує вагомим аргументом у дискусіях щодо еволюційного походження гінецею хрестоцвітих і специфіки структури плоду анцестральних типів родини.

Велику структурно-морфологічну різноманітність стулок, зокрема ознаки будови, рельєфу, орієнтації

у просторі та ступінь розвитку, широко використовують у систематиці родини. Так, плодам *Dentaria*, *Arabidopsis*, *Chamira*, *Diplotaxis*, *Turritis*, *Meniocus*, *Lunaria* та ін. властиві плоскі стулки, в таких *Cheiranthus*, *Matthiola*, *Hesperis*, *Brassica*, *Heliophila*, *Alyssum* тощо вони по-різному зігнуті або випуклі, в *Cardaria*, *Lepidium* (частина видів), *Cochlearia*, *Rorippa* (частина видів) — здуті. Стулки можуть бути безжилкові (*Cardamine*, *Nasturtium*, *Pteroneurum*, *Armoracia*, *Draba*, *Leavenworthia*, *Stanlea*, *Schivereckia*), одностулкові й тоді часто кілюваті або крилаті (*Arabis*, *Conringia*, *Barbarea*, *Turritis*, *Syrenia*, *Hornungia*, *Hymenolobus*, *Teesdalia*), із кількома жилками, серед яких найвиразніша — середня (*Descurainia*, *Camelina*, *Alliaria*), або з трьома-п'ятьма, розвиненими більш-менш однаково (*Sinapis*, *Tetracme*, *Sisymbrium*). Рельєф поверхні стулок особливо різноманітний у стручечках видів аридних екоотопів. Так, у представників *Tetracme* (відсутній у флорі України) бічні жилки стулок переходять у досить довгі «ріжки», на стулках плодів *Octoceras* (також не росте в Україні) — є шипи, а в *Euclidium* — уся поверхня вкрита шипиками.

Систематична цінність ознак морфологічної структури стулок проявляється на різних рівнях таксономічної ієрархії родини. Частіше вони належать до характерних загальнородових ознак, у деяких родах є секційними або інфродовими. Наприклад, у представників *Cuspidaria* (секції або підроду) роду *Erysimum* стулки майже плоскі, але дуже кілюваті, у видів типової секції цього роду вони випуклі з чіткою середньою жилкою, а в секції *Agonolobus* — також випуклі, але майже безжилкові [12, 13]. Окрім того, окремі елементи їхньої будови можуть слугувати специфічними ознаками таксонів вищих рангів — триб або підтриб. Так, плодам видів триби *Sisymbrieae* властиві випуклі стулки з більш чи менш виразною середньою жилкою, у трибах *Arabideae* — плоскі або незначно випуклі й часто з малопомітними жилками, а у видів *Thlaspideae* вони гладенькі й човникоподібні з кілем або крилом чи без них.

Існує кілька гіпотез щодо походження стулок й інтерпретації особливостей їхньої будови: (1) стулки — це стерильні карпели [77, 80, 103, 113]; (2) стулки — це видозмінені карпели, зона розкривання яких формується не по краю карпел, а вздовж їхніх середніх жилок, тобто дорсіцидно [102]; (3) кожна стулка — це тільки частина карпели, тобто клапан (оперкула), призначений для розкривання плодів і розсіювання насінин [55, 93, 94, 117]. Ос-

тання гіпотеза є досить популярною серед сучасних авторів і, мабуть, найвірогіднішою.

Розділювальна зона відіграє важливу роль у формуванні структурної різноманітності та функціонуванні плодів хрестоцвітих. Протягом майже 150 років особливу увагу приділяли дослідженням характеру і специфічності її розвитку в різних за конструкцією плодах *Brassicaceae*, а також систематичній цінності й еволюційному значенню [1, 16, 19, 30, 36, 80, 94, 117]. Показано, що в процесі онтогенезу гінцею розділювальна зона стає помітною пізно, зокрема тоді, коли зав'язь досягає 1–2 мм завдовжки. Ці дані підтверджують гіпотезу, за якою стулки — це не редуковані карпели, а оперкулярні структури [2, 36, 55].

Сучасні автори досліджували локалізацію розділювальної зони, ступінь її розвитку та особливості генетичного контролю в плодах хрестоцвітих різних груп спорідненості на модельних таксонах (*Arabidopsis thaliana* — модель мономерикарпного стручка, *Brassica*, *Cakile* і *Erucaria* — різні моделі димерикарпного плоду) з метою морфологічної інтерпретації молекулярно-філогенетичних реконструкцій [23, 26, 36, 64, 70, 71, 89]. Встановлено, що в плодах із добре розвиненими стулками формування розділювальної зони обумовлено функціонуванням шести генів. У нерозкритих стручечках із редукованими стулками і відпадним дистальним сегментом *Cakile lanceolata* (Willd.) O.E. Schulz виявлено тільки три з них. З'ясовано також, що всі гени, які контролюють функціонування розділювальної зони, відзначаються великою мутаційною здатністю. Отже, саме еволюційна пластичність системи цих генів, на думку авторів, є тим чинником, який обумовлює різну здатність плодів розкриватися або розпадатися. Таким чином, розкриті та розпадні (геретоартрокарпні) плоди мають однакову природу й обумовлені різною орієнтацією розділювальної зони. Авторі наголошують також, що редукція розділювальної зони призводить, окрім того, до редукції стулкової (проксимальної) частини плоду і формування коротких плодів.

Розділювальна зона в плодах хрестоцвітих формується між рамкою і стулками, між дистальним і проксимальним сегментами або між плодом і його плодоніжкою, що забезпечує розповсюдження рослин насінинами, цілими плодами або їхніми частинами. Вона добре розвинена, особливо в стулкових плодах (стручках і стручечках), внаслідок чого відразу після дозрівання вони розкриваються, втрача-

ючи стулки і тим самим оголюються їхні гнізда (*Cardamine*, *Meniocus*, *Erophila*, *Iberis*, *Diplotaxis*). Досить часто її розвиток може бути уповільненим, що призводить до запізнілого розкривання плодів — не відразу, а через певний час після дозрівання (*Hesperis*, *Matthiola*, *Hesperidium*, *Neotorularia*, *Velarum*). Розділювальна зона відсутня у нерозкритих плодах (*Calepina*, *Cardaria*, *Coronopus*, *Biscutella*, *Strigosella*). У димерикарпних — вона може не функціонувати зовсім (*Raphanus*) або формуватися тільки на межі стулок і рамки (*Brassica*, *Eruca*, *Erucastrum*, *Hirschfeldia*, *Sinapis*, *Diplotaxis*, *Kibera*) чи між проксимальним і дистальним сегментами плоду (*Cakile*, *Rapistrum*, *Crambe*). Тоді останній після дозрівання відпадає від рослини.

У плодах окремих видів зона відокремлення розташовується і функціонує дуже специфічно. Так, у горизонтально орієнтованого плоду *Leptaleum filifolium* DC. відокремлюється лише одна (адаксиальна) стулка [117]. Швидке осипання плодів у *Calepina irregularis* (Asso) Thell. та в деяких інших видів також обумовлене специфічним розвитком розділювальної зони між плодом і дуже коротким карпофором. Плодам монотипного роду *Neslia* (*N. paniculata* (L.) Desv.) властиве рідкісне для хрестоцвітих явище (відоме також для монотипного роду *Litwinowia* [7]) — розвиток зони відокремлення між зав'яззю і стовпчиком, внаслідок чого останні відпадають від плодів.

Розташування і ступінь розвитку зони відокремлення належать до важливих діагностичних ознак окремих родів або їхніх груп. Окрім того, структурні особливості розділювальної зони мають вагомe значення в дослідженнях характеру адаптаційних стратегій родини, а також у з'ясуванні споріднених зв'язків між різними групами видів.

Гетерокарпія (або гетеродіаспорія) — формування на одній рослині різних за своєю морфологічною структурою пропагул (плодів, їхніх частин або насінин) — дуже характерна особливість представників родини *Brassicaceae*, як і інших 18, головним чином високоспеціалізованих, родин покритонасінних [17, 18, 27, 44, 46, 60, 78, 79, 82, 86, 92, 114, 115]. З'ясовано, що структурна гетероморфність плодів супроводжується відмінностями в їхній анатомічній будові, фізіологічних особливостях або хімічному складі і найбільше характерна для однорічних видів, які ростуть у пустельних або напівпустельних місцевостях [8–11, 17, 18, 20, 27, 42, 59, 62, 82, 95, 107].

Гетерокарпія *Brassicaceae* (як й інших родин покритонасінних) досліджувалася багатьма авторами, але єдиної класифікації її типів ще не існує [17, 18, 24, 28, 41, 74, 78, 92, 107, 116—118]. За класифікацією В. Войтенка, хрестоцвітним найбільше властиві три основні типи гетерокарпії, кожен із яких складається з двох підтипів: власне **гетерокарпія** (еквівалентна, нееквівалентна) — виразний диморфізм плодів на одній рослині, наприклад, види *Aethionema*, *Heterocarpus fernandesianus* Phil., *Cardamine chenopodiifolia*, *Geococcus pusillus* J.L. Drumm. ex Harvey та ін.; **гетероартрокарпія** (гетеромерикарпія) в широкому розумінні (еквівалентна, нееквівалентна) — розвиток із одного гінецею двох морфологічно різних частин плоду: *Sinapis*, *Brassica*, *Diploaxis*, *Cakile*, *Crambe* тощо; **гетероспермія** в межах плоду чи в межах особини — розвиток насінин, які відрізняються між собою формою, кольором, розміром, вагою або будовою зародка [8—11]. Таксономічне значення гетерокарпії в родині проявляється по-різному. Наприклад, у родах *Isatis*, *Cardamine*, *Chorispora*, *Aethionema* W.T. Aiton вона характерна тільки для окремих видів, отже, може використовуватися як видова діагностична ознака. В інших, особливо тих, що входять до складу *Brassicaceae* s. l. (*Bunias*, *Crambe*, *Cakile*, *Rapistrum* тощо), — властива всім видам роду, тобто належить до діагностичних родових ознак. Гетероартрокарпія, як унікальна ознака представників *Brassicaceae*, вирізняє останню серед інших триб родини. Аналіз показує, що зазвичай у межах однієї спорідненої групи видів або родів спостерігається один тип гетерокарпії. Багатьма дослідженнями також показано, що існує певна кореляційна залежність між еколого-географічними особливостями видів і наявністю в них гетероморфних плодів. Як правило, гетероморфізм властивий тим представникам *Brassicaceae*, які адаптовані до існування в екстремальних екологічних умовах, зокрема там, де спостерігаються високі температури, значне засолення та бідний на поживні речовини субстрат, відсутнє оптимальне вологозабезпечення. Особливо багато таких видів у Середземномор'ї, на Близькому Сході, в Середній Азії, в інших пустельних і напівпустельних регіонах із аридним кліматом [10, 56, 57, 78, 79, 81—85, 92, 116].

Отже, очевидним є факт, що гетерокарпія хрестоцвітних — це результат їхнього пристосування до діаспориї та розповсюдження за несприятливих умов навколишнього середовища. І все-таки ступінь вивченості адаптаційного та еволюційного значення

цього явища як у *Brassicaceae*, так і в інших родин покритонасінних, ще не можна вважати достатнім.

Висновки

Плоди видів *Brassicaceae* флори України, як і інших представників родини, відзначаються великою різноманітністю, що дає змогу використовувати їхні структурні особливості для діагностики таксонів різних рангів, систематизації хрестоцвітних, морфологічної інтерпретації молекулярно-філогенетичних реконструкцій, що особливо актуально нині.

У флорі України найбільша кількість видів і родів мають стулкові (мономерикарпні), двогнізді, багато- чи малонасінні, розкривні стручки і стручечки. Меншою кількістю представлені таксони із двосегментними (стулково-носиковими або димерикарпними) плодами (триба *Brassicaceae*). Дуже небагатьом представникам хрестоцвітних властиві нерозкривні одно- або двогнізді (*Clypeola*, *Euclidium*, *Goldbachia*, *Myagrum*, *Sobolewska*, *Coronopus*) чи безперетинчасті (*Biscutella*, 1 вид) стручечки. У видів тільки трьох моно- чи оліготипних родів (*Calepina*, *Bunias* і *Neslia*) стручечки осипаються внаслідок розвитку розділювальної зони між плодами і плодоніжками. І тільки в плодах *Neslia paniculata* спостерігається, крім того, формування такої зони між зав'яззю і стовпчиком. Серед представників *Brassicaceae* флори України, які мають рідкісну будову плодів, переважають адвентивні види.

Заслужують на увагу, як карпологічні структурні новації або ті, що на них претендують, такі морфологічні ознаки: формування носиків (дистального сегмента), відсутність перетинки в стручечках, розвиток вузьких човникоподібних стулок, розташування розділювальної зони між плодоніжкою і плодом або між плодоніжкою, зав'яззю і стовпчиком. Можна припустити, що структурно-морфологічні новації плодів *Brassicaceae* демонструють фенотипний прояв рідкісних генетичних мутацій і, можливо, тому найбільше характерні для видів моно- або оліготипних триб.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. *Алявдина А.А.* Значение анатомии плодов и семян для систематики крестоцветных // Журн. Русск. ботан. об-ва. — 1931. — 6, № 1. — С. 85—100.
2. *Артюшенко З.Т., Федоров Ал. А.* Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод. — Л.: Наука, 1986. — 392 с.
3. *Буш Н.А.* Сем. *Cruciferae* // Флора Сибири и Дальнего Востока. Вып. 2. — СПб., 1915. — С. 177—272.

4. Буш Н.А. Сем. *Cruciferae* // Флора Сибири и Дальнего Востока. Вып. 4. — Л., 1926. — С. 393—490.
5. Буш Н.А. К вопросу о значении анатомических признаков для систематики крестоцветных // Юбилейный сб., посвящ. И.П. Бородину. — Л., 1927. — С. 115—124.
6. Буш Н.А. Сем. *Cruciferae* // Флора Сибири и Дальнего Востока. Вып. 6. — Л., 1931. — С. 491—713.
7. Буш Н.А. Сем. Крестоцветные — *Cruciferae* Juss. // Флора СССР. — М.; Л., 1939. — Т. 8. — С. 14—606.
8. Войтенко В.Ф. Формы гетерокарпии в сем. *Brassicaceae* Burnett и их эволюционная оценка // Ботан. журн. — 1968. — 53, № 10. — С. 1428—1439.
9. Войтенко В.Ф. Особенности прорастания семян некоторых гетерокарпных крестоцветных // Биол. науки. — 1969. — № 3. — С. 72—77.
10. Войтенко В.Ф. Эколого-географический и филогенетический анализ гетерокарпии в пределах семейства крестоцветных // Бюлл. МОИП. — 1970. — 75, № 3. — С. 77—84.
11. Войтенко В.Ф. Гетерокарпия (гетеродиаспория) у покрытосеменных растений: анализ понятия, классификация, терминология // Ботан. журн. — 1989. — 74, № 3. — С. 281—197.
12. Дорофеев В.И. Группы родства, возможные пути эволюции и распространение видов рода *Erysimum* (*Brassicaceae*) // Ботан. журн. — 1990. — 75, № 7. — С. 943—949.
13. Дорофеев В.И. Плоды крестоцветных: разнообразие, строение, классификация, происхождение // Turczaninowia. — 2004. — 7, № 3. — С. 76—87.
14. Лыньська А.П. Таксономічний аналіз роду *Raphanus* L. (секція *Raphanus*, *Brassicaceae*) // Укр. ботан. журн. — 2008. — 65, № 6. — С. 811—822.
15. Лыньська А.П. Таксономічний аналіз роду *Raphanus* L. (секція *Raphanistrum*, *Brassicaceae*) // Укр. ботан. журн. — 2009. — 66, № 1. — С. 14—24.
16. Козо-Полянский Б.М. Происхождение цветка *Cruciferae* в тератологическом освещении. Тератология цветка и новые вопросы его теории // Ботан. журн. — 1945. — 30, № 1. — С. 14—30.
17. Левина Р.Е. Способы распространения плодов и семян. — М.: Изд-во МГУ, 1957. — 358 с.
18. Левина Р.Е. Морфология и экология плодов. — Л.: Наука, 1987. — 160 с.
19. Лотова Л.И., Рудько А.И. Анатомические особенности плодов разных морфологических типов в семействе крестоцветных // Бюлл. МОИП. Отд. биол. — 1999. — 104, вып. 6. — С. 49—57.
20. Любич Ф.П. Гетерокарпия некоторых растений, ее биологическое и практическое значение // Сб. мат-лов по флоре и раст. Юго-Востока. — Саратов, 1950. — С. 3—35.
21. Подколзина В.Е. Явление многостворчатости плода у видов *Brassica* // Ботан. журн. — 1974. — 59, № 5. — С. 688—691.
22. Тахтаджян А.Л. Плод // Жизнь растений. — М.: Просвещение, 1980. — Т. 5 (1). — С. 95.
23. Al-Shehbaz I.A. A generic and tribal synopsis of the *Brassicaceae* (*Cruciferae*) // Taxon. — 2012. — 61(5). — P. 931—954.
24. Andersson I.A., Carlström A., Franzén R., Karlén Th., Nybom H. A revision of the *Aethionema saxatile* complex (*Brassicaceae*) // Willdenowia. — 1983. — 13. — P. 3—42.
25. Appel O. The so-called 'beak', a character in the systematics of *Brassicaceae*? // Bot. Jahrb. Syst. — 1999. — 121. — P. 85—98.
26. Avino M., Kramer E.M., Donohue K., Hammel A.J., Hall J.C. Understanding the basis of a novel fruit type in *Brassicaceae*: conservation and deviation in expression patterns of six genes // EvoDevo. — 2012. — 3(1). — P. 20—24.
27. Barbour M.G. Germination and early growth of the strand plant *Cakile maritima* // Bull. Torrey Bot. Club. — 1970. — 97. — P. 13—22.
28. Battandier M.A. Sur quelques cas d'hétéromorphisme // Bull. Soc. Bot. France. — 1883. — 30. — P. 238—244.
29. Beilstein M.A., Al-Shehbaz I.A., Kellogg E.A. *Brassicaceae* phylogeny and trichome evolution // Amer. J. Bot. — 2006. — 93(4). — P. 607—619.
30. Berg R.Y. Dispersal ecology of *Vancouveria* (*Berberidaceae*) // Amer. J. Bot. — 1972. — 59. — P. 109—122.
31. Bernhardt J. Über den Blüthen- und Fruchtbau der Cruciferen // Flora. — 1838. — 21. — S. 129—138.
32. Blaringhem L., Viguler P. Une nouvelle espèce de Bourse-a-Pasteur: *Capsella viguleri* Blar., née par mutation // Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. — 1910. — 150. — P. 988—991.
33. Borbás V. Eine ungarische Crucifere mit vierrachriger Frucht // Österr. Bot. Z. — 1879. — 29. — S. 246—247.
34. Bowman J.L. Molecules and morphology: comparative developmental genetics of the *Brassicaceae* // Pl. Syst. Evol. — 2006. — 259. — P. 199—215.
35. Brückner C. Carpeloid stamens in *Papaveraceae* Juss. and *Brassicaceae* Burnett (*Cruciferae* Juss.) and their bearing on theories of gynoeceum organization // Feddes Repert. — 1996. — 107. — P. 321—337.
36. Brückner C. Clarification of the carpel number in *Papaverales*, *Capparales*, and *Berberidaceae* // Bot. Rev. — 2000. — 66(2). — 307 p.
37. 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.
38. Busch A., Zachgo S. Control of corolla monosymmetry in the *Brassicaceae*: *Iberis amara* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 2007. — 104(42). — P. 16715—16719.
39. Capus G. Anatomie di tissu conducteur // Ann. Sci. Nat. Bot. — 1878. — Ser. 6, 7. — P. 209—291; plates 18—24.
40. Čelakovský L.J. Über die inversen Placentarbündel der Cruciferen // Österr. Bot. Z. — 1902. — 52. — S. 89—92.
41. Chepliak G.P. Differences between plants arising from aerial and subterranean seeds in the amphicarpic annual *Cardamine chenopodiifolia* (*Cruciferae*) // Bull. Torrey Bot. Club. — 1983. — 110. — P. 442—448.
42. Correns C. Das Keimen der beiderlei Früchte der *Dimorphoteca pluvialis* // Ber. Deutsch. Bot. Ges. — 1906. — 24. — S. 173—176.
43. De Candolle A.P. Regni vegetabilis Systema naturale. — Parisii, 1821. — Vol. 2. — 745 p.
44. De Craenel L.R., Tréhin Ch., Morel P., Negrutiu I. Carpeloidy in flower evolution and diversification: a comparative study in *Carica papaya* and *Arabidopsis thaliana* // Ann. Bot. — 2011. — 107. — P. 1453—1463.
45. Deep morphology: toward a renaissance of morphology in plant systematics / eds. T.F. Stuessy, V. Mayer, E. Hörandl. — Ruggell (Lichtenstein): A.R.G. Gantner Verlag, 2003. — 326 p.
46. Delpino F. Eterocarpia ed eteromericarpia nelle Angiosperme // Mem. R. Accad. Sci. l'Istituto di Bologna. — 1894. — 4, ser. 5. — P. 27—68.
47. Dvořák F. Study of the characters of the genus *Malcolmia* R. Br. // Feddes Repert. — 1972. — 83(4). — P. 265—273.
48. Eames A.J., Wilson C.L. Crucifer carpels // Amer. J. Bot. — 1930. — 17. — P. 638—656.

49. Eichler A.W. Über den Blütenbau der Fumariaceen, Cruciferen und einiger Capparideen. I. // Flora. — 1865a. — **48**(28). — S. 433—444.
50. Eichler A.W. Über den Blütenbau der Fumariaceen, Cruciferen und einiger Capparideen. II. // Flora. — 1865b. — **48**(34). — S. 529—536.
51. Eichler A.W. Über den Blütenbau der Fumariaceen, Cruciferen und einiger Capparideen. III. // Flora. — 1865c. — **48**(35). — S. 545—558.
52. Eichler A.W. Einige Bemerkungen über den Bau der Cruciferenblüte und das Dédoublement // Flora. — 1869. — **52**(27). — S. 97—109.
53. Eichler A.W. Abermals einige Bemerkungen über die Cruciferenblüte // Flora. — 1872. — **55**(30). — S. 328—334.
54. Eichler A.W. Blütendiagramme (Floral diagrams). — Leipzig: Wilhelm Engelmann, 1878. — Bd. 2. — 576 s.
55. Eigner J. Zur Stempel- und Früchtentwicklung ausgewählter *Brassicaceae* (*Cruciferae*) unter neueren Gesichtspunkten der Blütenmorphologie und der Systematik // Beitr. Biol. Pflanzen. — 1973. — **49**. — S. 359—427.
56. Ellner S., Shmida A. Why are adaptations for long-range seed dispersal rare in desert plants? // Oecologia. — 1981. — **51**. — P. 133—144.
57. Ellner S., Shmida A. Seed dispersal in relation to habitat in the genus *Picris* (*Compositae*) in mediterranean and arid regions // Israel J. Bot. — 1984. — **33**. — P. 25—39.
58. Endress P.K. Evolution and floral diversity: The phylogenetic surroundings of *Arabidopsis* and *Antirrhinum* // Int. J. Pl. Sci. — 1992. — **153**. — P. 106—122.
59. Ernst A. Das Keimen der dimorphen Früchte von *Synedrella nodiflora* (L.) Grtn. // Ber. Deutsch. Bot. Ges. — 1906. — **24**. — S. 450—458.
60. Garnock-Jones P.J. Seed morphology and anatomy of the New Zealand genera *Cheesemanina*, *Ischnocarpus*, *Iii*, *Notothlaspi*, and *Pachycladon* (*Brassicaceae*) // New Zealand J. Bot. — 1991. — **29**. — P. 71—82.
61. Gerber C. Les fruits tri- et quadriloculaires de *Crucifères*: Leur valeur théorique // Bull. Soc. Bot. France. — 1899. — **46**. — P. 9—30.
62. Giberti G.C. Morfologia y modo de crecimiento del fruto en los géneros *Trachystoma* O.E. Schulz y *Ceratocnemum* Cosson et Balansa (*Brassicaceae*, *Cruciferae*) // Ann. Jard. Bot. Madrid. — 1984. — **41**(1). — P. 59—81.
63. Girin T., Sorefan K., Ostergaard L. Meristematic sculpting in fruit development // J. Exp. Bot. — 2009. — **60**(5). — P. 1493—1502.
64. Girin T., Stephenson P., Goldsack C.M., Kempin S.A., Perez A., Pires N., Sparrow P.A., Wood T.A., Yanofsky M.F., Ostergaard L. *Brassicaceae* indehiscent genes specify valve margin cell fate and repress replum formation // Plant J. — 2010. — **63**(2). — P. 329—338.
65. Gladis T., Hammer K. Die ebener *Brassica*-Kollektion: *Brassica napus*, *B. nigra* und *B. rapa* // Feddes Repert. — 1992. — **103**. — S. 469—507.
66. Guedes M. Le gynécée des *Crucifères*: Septum et stigmates // Compt. Rend. Hebd. Seances Acad. Sci. — 1964. — **259**. — S. 2292—2295.
67. Guedes M. Stamen, carpel and ovule. The teratological approach to their interpretation // Advan. Front. Pl. Sci. — 1966. — **14**. — P. 43—108.
68. Guedes M. The cruciferous flower // Advan. Front. Pl. Sci. — 1967. — **18**. — P. 169—218.
69. Guyot M. Virescence et organisation de la fleur des Crucifères // Bull. Soc. Bot. France. — 1962. — **109**. — P. 170—176.
70. 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**. — P. 771—789.
71. Hall J.C., Tisdale T.E., Donohue K., Wheeler A., Al-Yahya M.A., Kramer E.M. Convergent evolution of a complex fruit structure in the tribe *Brassicaceae* (*Brassicaceae*) // Amer. J. Bot. — 2011. — **98**(12). — P. 1989—2003.
72. Hanelt P. *Cruciferae* // Verzeichnis landwirtschaftlicher und gärtnerischer Kulturpflanzen (ohne Zierpflanzen). — [ed. 2] / [eds. J. Schulze-Motel, R. Martfelds]. — Akad. Verlag (Berlin), 1986. — Bd. 1. — S. 272—332.
73. Hannig E. Untersuchungen über die Scheidewände der Cruciferenfrüchte // Bot. Zeitung. — 1901. — **59**. — S. 207—245.
74. Harper J.L., Lovell P.H., Moore K.G. The shapes and sizes of seeds // Ann. Rev. Ecol. Syst. — 1970. — **1**. — P. 327—356.
75. Hayek A. Entwurf eines Cruciferens-Systems auf phylogenetischer Grundlage // Beih. Bot. Centr. — 1911. — **27**, 1 Abt., 2h. — S. 127—335.
76. Hegi G. Illustrierte Flora von Mittel-Europa. — München: J.F. Lehmanns Verlag, 1919. — Bd. 4(1). — 491 s.
77. Henslow G. On the vascular systems of floral organs, and their importance in the interpretation of the morphology of flowers // J. Linn. Soc. Bot. — 1891. — **28**. — P. 151—197; plates 23—32.
78. Imbert E. Ecological consequences and ontogeny of seed heteromorphism // Perspect. Pl. Ecol. Evol. Syst. — 2002. — **5**(1). — P. 13—36.
79. Imbert E., Escarré J., Lepart J. Achene dimorphism and among-population variations in some biological traits in *Crepis sancta* (*Asteraceae*) // Inter. J. Plant Sci. — 1996. — **157**. — P. 309—315.
80. Lindley J. Text to plate 1168 (*Eschscholtzia californica*) // Bot. Reg. — 1828. — **14**. — 4 p.
81. Lloyd D.G. Variation strategies of plants in heterogenous environments // Biol. J. Linn. Soc. — 1984. — **21**. — P. 357—385.
82. Lu J., Ta D., Baskin J.M., Baskin C.C. Fruit and seed heteromorphism in the cold desert annual ephemeral *Diptychocarpus strictus* (*Brassicaceae*) and possible adaptive significance // Ann. Bot. — 2010. — **105**. — P. 999—1014.
83. Mandák B. Seed heteromorphism and the life cycle of plants, a literature review // Preslia (Praha) — 1997. — **69**. — P. 129—159.
84. Mandák B., Pyšek P. How does density and nutrient stress affect allometry and fruit production in the heterocarpic species *Atriplex sagittata* (*Chenopodiaceae*) // Can. J. Bot. — 1999. — **77**. — P. 1106—1119.
85. Mathez J., Xena de Endrech N. Etude comparative des syndromes de pollinisation et de dissémination chez deux espèces du genre *Fedia* (*Valerianaceae*) // Natur. Monspelien. — 1990. — **55**. — P. 5—14.
86. Maun M.A., Payne A.M. Fruit and seed polymorphism and its relation to seedling growth in the genus *Cakile* // Can. J. Bot. — 1989. — **67**. — P. 2743—2750.
87. Mirbel C.F. Remarques sur l'affinité des *Papaveraceae* avec les *Crucifères* // Ann. Sci. Nat. — 1825a. — **6**. — P. 266—273; plate 11.
88. Mirbel C.F. Memoire sur l'organisation du pericarpe // Ann. Sci. Nat. — 1825b. — **6**. — P. 476—487.
89. Nahar M.A.U., Ishida T., Smyth D.R., Tasaka M., Aida M. Control Carpel Margin Development in *Arabidopsis thaliana* // Plant. Cell Phys. — 2012. — **53**(6). — P. 1134—1143.

90. Okada K., Komaki M.K., Shimura Y. Mutational analysis of pistil structure and development of *Arabidopsis thaliana* // Cell Differ. Dev. — 1989. — **28**. — P. 27–38.
91. Ostergaard L., Kempin S.A., Bies D., Klee H.J., Yanofsky M.F. Pod shatter-resistant *Brassica* fruit produced by ectopic expression of the Fruitfull gene // Pl. Biotechnol. J. — 2006. — **4**. — P. 45–51.
92. Otto B. Merkmale von Samen, Früchten, generativen Germi-nulen und generativen Diasporen // Schriftenr. Veget. — 2002. — **38**. — S. 177–196.
93. Parkin J. Comments on the theory of the solid carpel and carpel polymorphism // New Phytol. — 1926. — **25**. — P. 191–201.
94. Polowick P.L., Sawhney V.K. A scanning electron microscopic study on the initiation and development of floral organs *Brassica napus* (cv. Westar) // Amer. J. Bot. — 1986. — **73**. — P. 254–263.
95. Pomplitz R. Die Heteromorphie der Früchte von *Calendula arvensis* unter besonderer Berücksichtigung der Stellungs- und Zahlenverhältnisse // Beitr. Biol. Pflanzen. — 1956. — **32**. — S. 331–369.
96. Prantl K. *Cruciferae* // Engler A., Prantl K. Nat. Pflanzenfam. — 1891. — **3**, 2. — S. 145–206.
97. Puri V. Studies in floral anatomy: I. Gynoecium constitution in the *Cruciferae* // Proc. Indian Acad. Sci. — 1941. — **41**. — P. 166–187.
98. Raghavan T.S., Venkatasubban K.R. Studies in the *Capparidaceae*: V: The floral morphology of *Crataeva religiosa* Forst. VII: Floral ontogeny and anatomy of *Crataeva religiosa* with special reference to the morphology of the carpel // Beih. Bot. Centralbl. — 1941. — **60**. — P. 388–416.
99. Savriama Y., Gómez J.M., Perfectti F., Klingenberg Ch.P. Geometric morphometrics of corolla shape: dissecting components of symmetric and asymmetric variation in *Erysimum mediohispanicum* (*Brassicaceae*) // New Phytologist. — 2012. — **196**. — P. 945–954.
100. Smyth D.R., Bowman J.L., Meyerowitz E.M. Early flower development in *Arabidopsis* // Plant Cell. — 1990. — **2**. — P. 755–767.
101. Solms-Laubach H. (Graf zu). Cruciferenstudien. I: *Capsella Meegeri* Solms, eine neu entstandene Form der deutschen Flora // Bot. Zeitung. — 1900. — **58**. — S. 167–190.
102. Spratt E.R. The gynoecium of the family *Cruciferae* // J. Bot. — 1932. — **70**. — P. 308–314.
103. Stopp K. Karpologische Studien: vergleichend-morphologische Untersuchungen über die Dehizensformen der Kapsel-früchte. II. Über «Fensterbildung» an Fruchflügeln und ähnliche Erscheinungen // Akad. Wiss. Mainz, Abh. Math.-Naturwiss. Kl. — 1950. — **7**. — S. 165–218.
104. Suringar W.F.R. Observations sur une monstrosité de *Sisymbrium alliaria* avec phyllodie des carpelles et des ovules // Assoc. Franç. Avancem. Sci. — 1883 (1882). — **11**. — P. 444–449.
105. Taghizadeh M.S., Crawford S., Nicolas M.E., Cousens R.D. Water deficit changes the anatomy of the fruit abscission zone in *Raphanus raphanistrum* (*Brassicaceae*) // Austral. J. Bot. — 2009. — **57**. — P. 708–714.
106. Takhtajan A.L. Flowering plants. — [ed. 1]. — Springer Science + Business Media, 2009. — 906 p.
107. Teppner H. The heterodiaspory of *Capsella bursa-pastoris* (*Brassicaceae*) // Phytol. (Austria). — 2003. — **43**(2). — P. 381–391.
108. Treviranus L.C. Einige Bemerkungen über den Fruchtbau der *Cruciferen* // Bot. Zeitung. — 1847. — **5**. — S. 409–416; 432–437.
109. Van Tieghem P. Recherches sur la structure du pistil // Ann. Sci. Nat. Bot. — 1868. — ser. 5, 9. — P. 127–226.
110. Van Tieghem P. Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparee de la fleur // Mem. Acad. Roy. Sci. Inst. France. — 1875. — **21**. — P. 1–262.
111. Viallette-Guiraud A.C.M., Scutt Ch.P. Carpel evolution // Ann. Plant Rev. — 2009. — **38**. — P. 1–34.
112. Weber A. What is morphology and why is it time for its renaissance in plant systematics? // Deep morphology: toward a renaissance of morphology in plant systematic. — Ruggell (Lichtenstein): A.R.G. Gantner Verlag, 2003. — P. 3–32.
113. Winkler H. Zur Einigung und Weiterführung in der Frage des Frucht-systems // Beitr. Biol. Pflanzen. — 1940. — **27**. — S. 92–130.
114. Zhang J. Seed dimorphism in relation to germination and growth of *Cakile edentula* // Can. J. Bot. — 1993. — **71**. — P. 1231–1235.
115. Zhang J. Differences in phenotypic plasticity between plants from dimorphic seeds of *Cakile edentula* // Oecologia. — 1995. — **102**. — P. 353–360.
116. Zohary M. Die verbreitungsökologischen Verhältnisse der Pflanzen Palästinas, Die antitelechorischen Erscheinungen // Beih. Bot. Zentralbl. — 1937. — **56**(1). — S. 1–155.
117. Zohary M. Carpological studies in *Cruciferae* // Palestine J. Bot. (Jerusalem). — 1948. — **4**(8). — P. 158–165.
118. Zohary M., Fahn A. Anatomical carpbological observations in some hygrophastic plants of the oriental flora // Palestine J. Bot. (Jerusalem). — 1940 (1942). — **2**(6). — P. 125–131.

Рекомендує до друку
Р.І. Бурда

Надійшла 11.01.2013 р.

А.Ф. Ильинская

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

СТРУКТУРНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПЛОДОВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *BRASSICACEAE* ФЛОРЫ УКРАИНЫ

Большинство крестоцветных флоры Украины имеют створчатые (мономерикарпные), двухгнездные, много- или мало-семенные раскрывающиеся стручки и стручечки. Значительно меньшему числу видов свойственны двухсегментные (створчато-носиковые или димерикарпные) плоды (триба *Brassicaceae*). Очень немногие виды имеют нераскрывающиеся одно- или двухгнездные (*Clypeola*, *Euclidium*, *Goldbachia*, *Myagram*, *Sobolewska*, *Coronopus*) или безперегородчатые (*Biscutella*, 1 вид) стручечки. Видам только трех родов (*Calepina*, *Bunias* и *Neslia*) присущи осыпающиеся стручечки, что является результатом развития разделительной зоны между плодом и плодоножкой. Еще одна дополнительная отделительная зона формируется только в плодах *Neslia paniculata* между завязью и столбиком. Редкие признаки плодов наиболее свойственные адвентивным таксонам исследуемой флоры. Некоторые морфологические признаки заслуживают внимания как карпологические структурные новации или претенденты на такие, а именно: наличие носика (дистального сегмента), отсутствие перегородки в стручечках, формирование узких, ладьевидных створок (узкоперегородчатые плоды), развитие разделительной зоны между плодоножкой и плодом, формирование двух разделительных зон в одном плоде (*Neslia*). Мы

предполагаем, что уникальные признаки плодов демонстрируют фенотипное проявление редких генетических мутаций и, возможно, поэтому наиболее характерны для видов моноили олиготипных триб.

К л ю ч е в ы е с л о в а: Brassicaceae, плод, морфология, структурное разнообразие, морфологические новации, систематика, флора, Украина.

A. P. Iljinska

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

THE STRUCTURAL DIVERSITY OF FRUITS OF SPECIES OF BRASSICACEAE IN THE FLORA OF UKRAINE

Majority of crucifers (*Brassicaceae*) in the flora of Ukraine have bivalved (monomericarpous), bilocular, many- or few-seeded dehiscent siliques and silicles. A much smaller number of species has bisegmented (rostrato-valvatus or bimericarpous) fruits (tribe *Brassicaceae*). Very few species have indehiscent, bi- or unilocular

(*Clypeola*, *Euclidium*, *Goldbachia*, *Myagrurn*, *Sobolewskia*, *Coronopus*) or aseptate (*Biscutella*, 1 species) silicles. Species of only three genera (*Calepina*, *Bunias* and *Neslia*) are characteristic of the crumbling silicles, due to development of the dehiscent zone between the fruit and the pedicle. One additional separation zone is formed only in the fruits of *Neslia paniculata*, between the germin and stylus. Rare features of the fruits are most characteristic for invasive taxa of the studied flora. Some morphological features deserve attention as structural novelties or as potential novelties, namely the following: presence of a «beak» (distal segment); lack of septum in silicles; narrow, navicular valves (stenoseptate fruits); development of the separation zone between the fruit and pedicle, formation of two separation zones in one fruit (*Neslia*). We assume that unique features of the fruits demonstrate phenotypical manifestation of rare genetic mutations and probably therefore they are most typical for species of mono- or oligotypic tribes.

К л ю ч е в ы е с л о в а: Brassicaceae, fruit, morphology, structural diversity, morphological novelties, systematics, flora, Ukraine.

НОВІ ВИДАННЯ

Красная книга Приазовского региона. Сосудистые растения / Под ред. В.М. Остапко, В.П. Коломийчука. — Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, Донецкий ботанический сад НАН Украины, Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко, Украинское ботаническое общество/. — Киев.: Альтерпрес, 2012. — 276 с.

В монографии охарактеризована редкая фракция флоры побережья Азовского моря, которая насчитывает 200 видов сосудистых растений из 134 родов, 57 семейств и 3 отделов. Освещены особенности природы Приазовья. Приведены биологическая, географическая и экологическая характеристики охраняемых видов.

Книга рассчитана на широкий круг читателей — ботаников, экологов, географов, работников системы охраны природы, преподавателей, аспирантов и студентов биологических вузов.