



А.П. ПЛІНСЬКА

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України
вул. Терешківська, 2, м. Київ, МСП-1, 01601, Україна

СУЧАСНІ ПІДХОДИ ДО КЛАСИФІКАЦІЇ ПЛОДІВ *BRASSICACEAE* (НА ПРИКЛАДІ ВИДІВ ФЛОРИ УКРАЇНИ)

Ключові слова: Brassicaceae, класифікація, плоди, морфологічні новації, систематика, адаптивна еволюція, дисемінація, флора, Україна

У хрестоцвітих, як і в покритонасінних взагалі, захист насінини від негативного впливу чинників навколишнього середовища є одним із основних напрямів адаптивної еволюції. Безпечне продукування і розсіювання насінин досягається різними шляхами, що породжує широкий спектр структурно-морфологічної різноманітності плодів і актуалізує потребу в розробленні їхньої класифікації.

На сьогодні ще немає загальновізної класифікації плодів покритонасінних, а також не розроблений єдиний принцип розподілу їх на групи. Так, в ієрархічній класифікації, яку запропонувала Р. Левіна [12–14], виділено кілька класифікаційних категорій: тип, клас, підклас, група, підгрупа, вид, різновидність. Для хрестоцвітих вона навела чотири категорії плодів (стручок, стручечок, членистий стручок і горіхоподібний стручечок), що, безумовно, повністю не відображає їхню різноманітність у родині.

Інший принцип класифікування плодів квіткових рослин використали J. Dickie та W. Stuppy [33]. Вони вважають, що всі відмінності їхньої структури зумовлені особливостями розвитку перикарпію, для анатомічної будови якого характерні три основні тканини: екзокарпій, мезокарпій та ендокарпій. Саме специфічність розвитку останніх (кожного окремо або в різних комбінаціях) й обумовлює характерні риси тих чи інших зрілих плодів. Автори опи-

сали 18 категорій плодів, які віднесли до одного з чотирьох основних типів: соковитих, сухих, розкривних або нерозкривних. Для родини *Brassicaceae* J. Dickie і W. Stuppy вказали один тип плоду — стручок — сухий, розкривний, який після дозрівання відкривається двома частками, що відповідають від залишкового фрагмента плоду або від перетинки з відокремленими насінинами [33]. Отже, за сучасними даними, стручок хрестоцвітих можна розглядати окремим типом категорії коробочкоподібних плодів [4].

Велика формова різноманітність стручків хрестоцвітих, що спричинена значним спектром мінливості їхніх структурних елементів, була давно відома і її широко використовували для систематизації *Brassicaceae* з дуже давніх часів [15]. У «*Species plantarum*» С. Linnaeus розрізняв у *Cruciferae* Juss. короткі й довгі, звичайні та членисті — *articulati* (*Cakile* Mill., *Raphanus* L., *Myagrum* L., *Cordylocarpus* Desf. та ін.) стручки [47]. Шість структурних типів плодів (стручкові (*siliquosae*), широкоперетинчасті (*latiseptae*), вузькоперетинчасті (*angustiseptae*), горіхоподібні (*nucamentaceae*), роздрібні (*septulatae*) та розламні (*lomentaceae*)) встановив А. De Candolle і використав їх у своїй системі для окреслення родів і таксонів вищих рангів [29–31]. Подальші численні таксономічні опрацювання *Brassicaceae* також базувалися на дослідженні та класифікуванні стручків на основі їхніх структурно-морфологічних ознак [1, 2, 10, 25, 43, 46, 53, 56 та ін.]. Найбільше

досліджували (протягом майже двох століть) морфологічну різноманітність стручків, їхній онтогенез, особливості філетичного розвитку та походження, природу й структуру гінецею, а також еволюційний зв'язок із плодами інших споріднених родин покритонасінних — *Papaveraceae* Juss., *Capparaceae* Juss., *Resedaceae* Martinov, [9, 28, 30, 34, 35, 37, 38, 54, 55, 63, 65]. Зовсім мало праць було присвячено проблемам класифікування і особливостям карпологічної еволюції стручка в межах родини. Серед останніх, на наш погляд, важливе місце займають дослідження М. Zohary, який одним із перших спробував виділити групи плодів, базуючись на специфіці їхньої морфологічної структури [64–66]. Автор зауважував, що конструктивні й біологічні відміни плодів є набагато важливішими, ніж тільки кількісні, тобто їх розподіл на довгі (стручки) й короткі (стручечки). До фундаментальних питань, розв'язання яких визначає спосіб і принципи класифікування плодів, він відніс своєрідність походження й особливості структури гінецею, в тому числі з'ясування кількості карпел, що його формують, а також встановлення природи стулок.

Згідно з поглядами М. Zohary, плоди *Brassicaceae* мають бікарпелярне походження; їхні стулки є частинами карпел, тобто клапанами, призначеними для розкриття. Останнє зумовлено розвитком на межі стулок і рамки розділювальної зони, яка в дуже молодих плодах не відрізняється за анатомічною будовою від такої інших частин перикарпію і починає виділятися анатомічно лише на пізніших етапах розвитку зав'язі або не формується зовсім (у нерозкритих плодах). Автор вважав, що в процесі еволюційного розвитку родини відбувалися редукція клапанів і поступова втрата плодами здатності розкриватися, внаслідок чого у видів деяких родів (*Hexaptera* Hook., *Cremolobus* DC.) вони не розкриваються, а розпадаються уздовж плацентарної лінії [65]. Усього для хрестоцвітих М. Zohary встановив сім типів і два підтипи плодів. Вихідним, або первинним, плодом *Brassicaceae* він розглядав двостулкову коробочку («bicarpellar capsule») — вальвоїд (valvoid), або стручок, за традиційною термінологією, який мав виразні, розвинені по всій його довжині й різні за розміром стулки, короткий, але чіткий стовпчик і мало- або багатонасінні гнізда. Такі плоди властиві видам *Sisymbriaceae* DC., зокрема тим, що належать до роду *Sisymbrium* L. Останній автор відносив до числа примітивних типів родини. Від

стулкового плоду — такого, як у *Sisymbrium*, М. Zohary виводив усі інші, більше спеціалізовані, які, на його думку, могли формуватися в процесі еволюції неодноразово. Стулковий первинний плід хрестоцвітих (valvoid) він зближував із також стулковим плодом *Capparaceae* та *Papaveraceae* і вважав, що рід *Glaucium* Mill. карпологічно є найближчим до *Brassicaceae* [65]. Подальша еволюція плодів *Brassicaceae* супроводжувалася багатьма процесами, серед яких найважливішими М. Zohary вважав такі: 1) зменшення кількості насінин у плоді з відповідною редукцією його розміру (характерно для багатьох триб і родів) і подальша елімінація всієї носикової частини плоду як, наприклад, у трибах *Velleae* DC. і *Savignyeae* Coss., у видів яких можна спостерігати послідовність етапів редукції; 2) поступова втрата стулками здатності розкриватися, послаблення їхнього розвитку до майже повної редукції (особливо виразно в *Raphaneae* DC.) і формування розпадних плодів типу *Raphanus*, горішкоподібних, як у *Calepina* Adans., або гетеромерикарпних (*Cakile*); 3) розвиток біартикулятних плодів шляхом значного зменшення розміру стулок і деградації розділювальної тканини або через розвиток останньої між стулковою й носиковою частинами плоду, внаслідок чого дистальний сегмент міг відокремлюватися від проксимального, який залишався прикріпленим до плодоніжки (*Rapistrum* Crantz, *Crambe* L., *Cakile*); 4) конвергентне формування ломентоїдних гетеромерикарпних плодів: у результаті стиснення міжзародкової частини плоду (*Raphanus*, *Erucaria* Gaertn.) чи внаслідок справжньої артикуляції (*Enarthrocarpus* Labill.), але, як підкреслював автор, істинні розпадні плоди (lomenta) в родині відсутні.

Досліджуючи плоди хрестоцвітих, В. Дорофеев [5, 6] визнав первісним, анцесторним, їхнім типом чотиригніздий стручок (коробочку), який у процесі еволюції або поступово втрачав стулки, внаслідок чого сформувалися роздрібні (*Raphanus*) чи однонасінні плоди (*Calepina*, *Crambe*), або редукував рострову частину (носик), у результаті чого утворилася велика різноманітність двостулкових стручків [6]. Відповідно до поглядів автора, плоди складаються зі стулкової та носикової частин і об'єднуються в три групи: 1) вальватні (fructus valvatus), 2) рострові (fructus rostratus), 3) ростровальватні (fructus rostrovalvatus). Останні, слідом за І. Hedge та М. Котовим, В. Дорофеев визнає найдавнішими в родині [5, 6, 10, 44]. Запропонована ним класифікація має кілька ієрархічних рівнів розпо-

ділу. Всього автор виділив 12 видозмін плодів.

Загалом В. Дорофеев, на відміну від М. Zohary, розподіляє плоди поміж трьома основними групами (а не сімома, як в останнього), визнає примітивним типом плоду хрестоцвітих ростровальватний стручок *Brassica*, приймає дві основні лінії карпологічної еволюції хрестоцвітих на основі бікарпелярного (синкарпного та паракарпного) плоду і припускає можливість існування в анцесторних хрестоцвітих чотирьох карпел.

Подальший розвиток карпологічних досліджень родини *Brassicaceae* стимулювала необхідність морфологічної інтерпретації молекулярно-філетичних реконструкцій, унаслідок чого були отримані нові або поглиблені відомі раніше дані щодо онтогенезу, анатомічної структури, механізму та специфіки генетичного контролю за розвитком різних структурних елементів плодів хрестоцвітих [22, 32, 40–42, 48–51, 57, 58].

Аналіз й узагальнення результатів карпологічних досліджень дозволили нам уточнити або спростувати існуючі гіпотези стосовно первинного анцесторного типу, філетичного походження та основних напрямів карпологічної еволюції *Brassicaceae* й запропонувати оригінальну класифікацію їхніх плодів, що і є метою нашої статті.

Для розробки класифікації плодів *Brassicaceae* ми використали результати дослідження їхньої структурної різноманітності у видів, які ростуть на території України та за її межами, матеріали гербарних фондів Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України (KW), Донецького ботанічного саду НАН України (DNZ), Нікітського ботанічного саду — Національного наукового центру УААН (YALT), Інституту екології Карпат НАН України (LW), Державного природознавчого музею НАН України (СWB), а також Ботанічного інституту імені В.Л. Комарова РАН (Росія, LE) та Московського державного університету імені М.В. Ломоносова (Росія, MW) і узагальнені літературні дані.

Сучасна структурна різноманітність плодів родини сформована, на наш погляд, на основі паракарпного гінцею і відображає результат адаптаційного процесу, спрямованого на захист насінин від несприятливого впливу факторів навколишнього середовища й оптимізацію способів дисемінації та розповсюдження рослин.

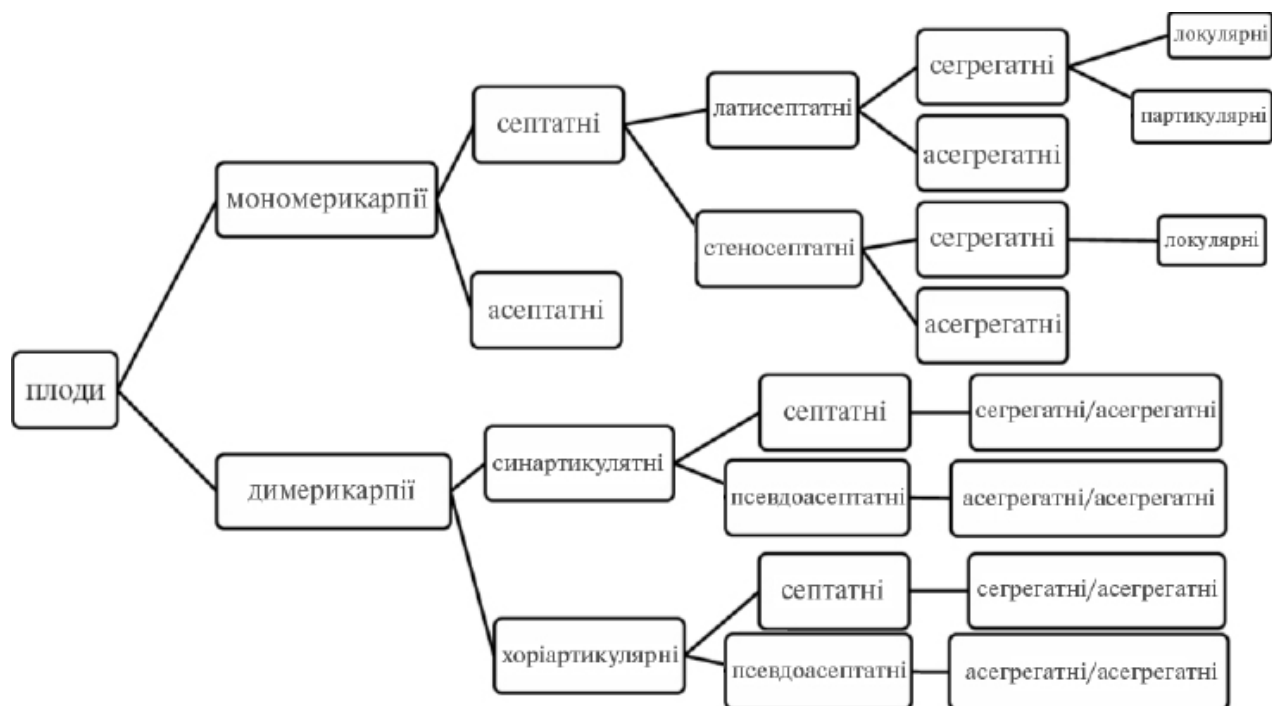
Існування в основі гінцею чотирьох типових провідних пучків і кількох інвертованих, а також розвиток чотирьох—шестистулкових плодів у окремих

сучасних хрестоцвітих можуть розглядатися вірогідними доказами походження анцесторних бікарпелярних стручків від тетра- або полікарпелярного плоду [5, 6, 18, 36, 59]. За даними молекулярно-біологічних досліджень, сестринською родиною *Brassicaceae* є *Cleomaceae* Ноган. [21]. Видам останньої властиві видовжені одногнізді багатонасінні плоди, які, на відміну від таких хрестоцвітих, складаються із стулків і рамки й не мають перетинки. Отже, розвиток перетинки в плодах — це одна з морфологічних новацій, що характеризує родину загалом. Її можна розглядати як ароморфоз, за концепцією О.М. Северцова, або певною еволюційною градою, згідно з концепцією J. Huxley [17, 45]. Це ще раз підтверджує той факт, що плоди сучасних *Brassicaceae* належать до групи сухих коробочкоподібних плодів і утворюють окремий тип — стручок. У родині відсутні плоди-горіхи, які формуються не тільки з карпелярних (як у хрестоцвітих), а й з екстракарпелярних тканин, проте наявні горіхоподібні стручечки [3, 4, 16, 18, 33, 59].

У хрестоцвітих є два підтипи стручків: мономерикарпні (стулкові), які мають один сегмент, і димерикарпні, утворені двома сегментами, — стулковим (проксимальним) і носиковим (дистальним) (рисунок). Дистальний сегмент розвивається внаслідок інтенсивної проліферації клітин мезокарпу на постгенітальному етапі онтогенезу гінцею, після утворення плацентарної меристеми, яка продукує насінні зачатки та «несправжню» перетинку [41]. Цей сегмент не має аналога в мономерикарпних плодах і в різних видів може бути неоднаково розвиненим — стерильним або фертильним, зрослим із стулковим сегментом або відокремлюватися від нього після дозрівання насінин, але завжди ця частина плоду в хрестоцвітих нерозкривна. Ще одна характерна особливість структури димерикарпіїв — поширене явище редукції, яка охоплює обидва сегменти і ступінь якої виявляється в них неоднаковою мірою. Отже, класифікація димерикарпіїв лише частково може відповідати такій мономерикарпіїв.

Загалом формування дистального сегмента в плодах — це специфічна морфологічна новація, яка відображає, мабуть, один із перших етапів адаптації хрестоцвітих до існування за несприятливих умов шляхом дисемінації «захищеними» насінинами.

Таким чином, первинним, або вихідним, типом плоду хрестоцвітих можна вважати мономерикарпні, або вальвоїдні, плоди (стручки без носика), а



Класифікація плодів родини *Brassicaceae* (використана термінологія: септатний — septate; латисептатний — latiseptate; сегрегатний — segregate; локулярний — locular; партикулярний — particulate; асегрегатний — asegregate; стеносептатний — stenoseptate; асептатний — aseptate; синартикулярний — synarticulate; псевдоасептатний — pseudoaseptate; хоріартикулярний — choriarticulate)

Classification of the fruits of *Brassicaceae* family (the used terminology is provided above)

димерикарпні (стручки з носиками) — кваліфікувати як спеціалізовані, новаційні, карпологічні структури. Види з димерикарпними плодами майже в усіх класичних системах, а також у багатьох молекулярних кладограмах, об'єднують у трибі *Brassicaceae* [2, 11, 19, 24].

Наступні етапи карпологічної еволюції родини пов'язані з різними морфо-генетичними процесами, серед яких важливе значення мало функціонування розділювальної зони, завдяки чому забезпечувалися різні способи дисемінації чи розповсюдження рослин. Особливостям локалізації, ступеня розвитку та характеру генетичного контролю розділювальної зони присвячено багато праць [3, 9, 16, 22, 28, 36, 40–42, 49, 52, 65]. У нинішніх видів, які мають мономерикарпії чи димерикарпії із добре розвиненим проксимальним сегментом, розділювальна зона може функціонувати або не функціонувати. В першому випадку вона забезпечує оголення гнізд, унаслідок чого висіваються насінини. Отже, одиницями розповсюдження рослин у таких випадках є пропагули (насінини), «неза-

хищені» тканинами перикарпію. У другому — гнізда плодів не оголюються й одиницями дисемінації слугують стручки чи стручечки або їхні частини, тобто «захищені» насінини. Це ще раз підтверджує той факт, що формування нерозкритих плодів було основним напрямом карпологічної еволюції хрестоцвітих. Унаслідок цього зменшувалися, мабуть, розмір плодів (утворення стручечків) і кількість насінин у їхніх гніздах, різною мірою редукувала перетинка й утворювалися одностійні плоди, а також відбувалася повна чи часткова елімінація дистального або проксимального сегментів димерикарпіїв. Висока мутаційна здатність генів, які контролюють розвиток розділювальної зони, дає змогу припустити, що в процесі адаптації рослин до несприятливих умов навколишнього середовища редукували стулки плодів, а партикулярна розділювальна зона замінила локулярну. Відбувалися й інші морфо-генетичні процеси, наприклад, змінився у деяких видів — став двоетапним, напрям росту карпел. При цьому на другому етапі свого розвитку карпели ростуть перпендикулярно до лі-

нії коротких тичинок, унаслідок чого утворюються вузькі перетинки і, здебільшого човникоподібні, вразно кілюваті або крилаті стулки, які властиві вузькоперетинчастим плодам [27]. Тільки у видів кількох родів (*Biscutella* L., *Cremolobus* DC., *Megacarpaea* DC. і *Megadenia* Maxim.) карпели зростаються краями і формують двійчасті плоди, або schizocarpoid, за M. Zohary [65]. В них перетинка не утворюється, а рамка редукується. Вузькоперетинчасті стручки та стручечки й такі без перетинок ми відносимо також до інфрародинних карпологічних новацій хрестоцвітих.

Отже, в карпологічній еволюції хрестоцвітих велику роль відігравали кілька різних процесів. Частина з них спричинила тільки структурні перебудови плодів, інша — зумовила підвищення рівня адаптованості багатьох видів до специфічних чинників навколишнього середовища. Такий одночасний і відносно незалежний їхній перебіг може, на наш погляд, відобразити фасетна класифікація, яка пропонується (табл. 1, 2; рисунок). Для її розробки ми використали чотири фасети, які відображають морфологічну конструкцію плоду, його довжину, кількість гнізд та насінин в останніх. Згідно зі структурними особливостями, для типу плоду стручок нами прийняті підпорядкування нижчих рангів, зокрема, підтипи, групи, підгрупи, ряди, видозміни та форми. **Підтипи** виділені за кількістю сегментів плоду — один (мономерикарпії або вальвоїди чи стулкові плоди) або два (димерикарпії або ростро-вальватні чи носико-стулкові плоди), **групи** — за наявністю (септатні) або відсутністю (асептатні) в них несправжньої перетинки, **підгрупи** — за напрямом росту карпел: паралельно до лінії коротких тичинок (латисептатні) або перпендикулярно (стеносептатні), **ряди** — за наявністю (сегрегатні) або відсутністю (асегрегатні) функціонуючої розділювальної зони, **видозміни** — відповідно до локалізації розділювальної зони: між стулками і рамкою плоду (локулярні) або між плодоніжками і цілими плодами чи між їхніми частинами (партикулятні); **форми** — за особливостями функціонування або локалізації розділювальної зони. Відповідно до довжини, розрізняємо довгі (стручки) й короткі (стручечки) плоди, до кількості гнізд — білокулярні, унілокулярні й алокулярні, а за кількістю насінин у гніздах виділяємо багатонасінні (в таблицях позначені як ∞), малонасінні (2–6(8) насінин у гнізді), однонасінні й безнасінні (в таблиці позначені як 0) мерикарпії. Як уже підкреслювалося і видно з табл. 1 і 2, класифікаційні підпорядкування моно- і димерикар-

піїв не завжди збігаються, що зумовлено їхньою різницею за кількістю сегментів плоду.

У табл. 1 і 2 ми наводимо розподіл родів, види яких ростуть на території України. Як видно з першої, септатні мономерикарпії властиві видам багатьох родів. Такі плоди можуть бути довгі (стручки) або короткі (стручечки), широко- (латисептатні мономерикарпії) чи вузькоперетинчасті (стеносептатні мономерикарпії). Стеносептатні стручки властиві видам *Erysimum* L., *Syrenia* Andrzej. ex Besser, *Conringia* Heist. ex Fabr., а також багатьом іншим родам (табл. 1).

У молекулярно-філогенетичних реконструкціях хрестоцвітих види із стеносептатними стручками чи стручечками відносять до різних триб — *Thlaspidae* DC., *Noccaeeae* Al-Shehbaz, Beilstein et E.A. Kellogg, *Conringieae* D. German et Al-Shehbaz, *Descurainieae* Al-Shehbaz, Beilstein et E.A. Kellogg та ін. [19, 20, 23, 39, 62], але в кладограмах різних авторів їхнє розташування відмінне. Це може бути доказом того, що обсяг і місце названих триб в останніх ще не є остаточними.

У підгрупі латисептатних мономерикарпіїв виокремлюються ряди сегрегатних (розкритих) і асегрегатних (нерозкритих) плодів (табл. 1). У сегрегатних стручках чи стручечках локулярна розділювальна зона забезпечує розсіювання нічим захищених насінин, а партикулятна — розповсюдження насінин, захищених тканинами перикарпії. В результаті локулярного розкриття плодів їхні рамка та перетинка поступово відмирають, залишаючись на рослині. Внаслідок партикулятного розподілу всі пропагули або частина їх розповсюджуються, відокремившись від рослин.

Серед сегрегатно-локулярних мономерикарпіїв спостерігаються легко- й важкорозкритні. У видів родів *Cardamine* L., *Dentaria* L., *Meniocus* Desv., *Rorippa* Scop., *Alyssum* L. (особливо однорічники) стулки відокремлюються від рамки відразу після дозрівання насінин, тимчасом як у таких *Hesperis* L., *Sperihedium* V.I. Dorof., *Matthiola* W.T. Aiton, *Velarum* (DC.) Rehb., *Fibigia* Medik., *Camelina* Crantz — вони залишаються значно довше прикріпленими до рамки. Детальніший аналіз показав, що між легко- й важкорозкритними плодами існує багато перехідних форм. Відкриття плодів певною мірою залежить від екологічних чинників: у видів достатньо зволжених екоотопів це відбувається швидко, а в тих, що ростуть у більш чи менш посушливих умовах, — із затримкою.

Таблиця 1. Розподіл родів *Brassicaceae* флори України за розробленою класифікацією (1)

Мономерикарпії						
	довгі (стручки)			короткі (стручечки)		
	Кількість гнізд плоду					
	білокулярні	білокулярні		унілокулярні		
	Кількість насинин у гніздах плоду					
	∞**	∞	2–6(8)	1	2–6(8)	1
Септамні (перетинчасті)						
латисептамні (широкоперетинчасті)						
<i>сегрегатні</i>						
локулярні						
просто-локулярні	<i>Arabis Cardamine Dentaria Leavenworthia Catolobus Pseudoturritis Velarum Sisymbrium Barbarea Nasturtium Rorippa Cheiranthus Hesperis Strigosella Sperihedium Matthiola</i>	<i>Fibigia Rorippa Camelina Draba Erophila Drabella</i>	<i>Lunaria Meniocus Alyssum Aurinia Lobularia Berteroa Schivereckia Armoracia Subularia</i>			
комбіновано-локулярні	<i>Chorispora</i>					
партикулярні						
фрагментарні						<i>Neslia</i>
карпоптозні			<i>Bunias</i>			<i>Calepina</i>
<i>асегрегатні</i>						
інтегрокарпні	<i>Neotorularia Clausia</i>			<i>Euclidium</i>	<i>Goldbachia</i>	<i>Alyssum (p.p.)*** Clypeola</i>
стеносептамні (вужкоперетинчасті)						
<i>сегрегатні</i>						
локулярні	<i>Arabidopsis Alliaria Pseudoarabidopsis Descurainia Erysimum Turritis Syrenia</i>	<i>Noccaea Thlaspi Microthlaspi Capsella Hymenolobus Cochlearia</i>	<i>Hornungia Teesdalia</i>	<i>Iberis Lepidium</i>		
<i>асегрегатні</i>						
інтегрокарпні			<i>Cardaria</i>	<i>Coronopus</i>	<i>Isatis Sobolewska</i>	<i>Myagrum</i>
Асептамні (безперетинчасті)						
<i>сегрегатні</i>						
партикулярні				<i>Biscutella</i>		

П р и м і т к и. * Тут і в табл. 2 однакові ранги класифікаційних підпорядкувань мономерикарпіїв виділені однаковим шрифтом; ** ∞ — кількість насинин у гніздах більша, ніж 6(8); *** — види цієї групи відсутні у флорі України.

Стручки (важкорозкривні) видів *Chorispora* R. Br. ex DC. (у флорі України тільки *C. tenella* (Pall.) DC.) ми відносимо до окремої, рідкісної для родини форми плодів, і розглядаємо як комбіновано-локулярні. Функціонування розділювальної зони в них поєднується зі специфічною анатомічною будовою перетинки і стулок, зокрема із розвитком губчастої паренхіми в перетинці й нерівномірно потовщених клітин тканин стулок. Унаслідок цього стручки розпадаються на частини, які складаються з насінин, оточених тканинами стулок і перетинки. Як результат — рослини розповсюджуються «захищеними» насінинами.

Сегрегатно-партикулярні мономерикарпії, на відміну від сегрегатно-локулярних, відокремлюються від рослини повністю (інтеgroкарпні та карпоптозні мономерикарпії) або окремими частинами (фрагментарні мономерикарпії), якщо розвиваються дві зони партикуляції. В усіх випадках насі-

нини осипаються зануреними у тканини перикарпю. Такі плоди властиві рослинам небагатьох родів хрестоцвітих. У флорі України їх лише чотири. У видів двох із них — *Bunias* L. і *Calepina* — стручечки осипаються цілими, а в *Neslia paniculata* (L.) Desv. вони мають дві зони партикуляції, внаслідок чого окремо відпадають від рослини зав'язі та їхні стовпчики. Це явище надзвичайно рідкісне в хрестоцвітих — відоме ще тільки для одного монотипного роду — *Litwinowia* Woronow.

У молекулярно-філогенетичних кладаграмах останні два роди віднесені до різних триб — *Camelineae* DC. й *Chorisporae* C.A. Mey., відповідно. Однак таке їхнє розташування не можна вважати остаточним. Варто зауважити, що обсяг *Camelineae* s. l. кілька разів переглядався і в одній з останніх молекулярно-філогенетичних реконструкцій родини ця триба прийнята у вузькому обсязі, внаслідок чого частина її родів віднесена до трьох інших триб [39].

Таблиця 2. Розподіл родів *Brassicaceae* флори України за розробленою класифікацією (2)

Димерикарпії					
	довгі (стручки)		короткі (стручечки)		
	Кількість гнізд плоду				
	білокулярні/білокулярні		алоккулярні/ білокулярні	білокулярні/ унілокулярні	унілокулярні/ унілокулярні
	Кількість насінин у гніздах плоду				
	$\infty/0$	$\infty/1$	$0/\infty$	$0-2/1(2)$	$1(2)/1$
Синартикулярні (зрослосегментні)					
<i>септатні*</i> (перетинчасті)					
<i>сегрегатні/асегрегатні**</i>					
локулярні/індегісцентні	<i>Diplotaxis Kibera</i>	<i>Brassica Eruca Erucastrum Hirschfeldia Sinapis</i>			
псевдоасептатні (безперетинчасті)					
<i>асегрегатні/асегрегатні</i>					
індегісцентні/індегісцентні			<i>Raphanus</i>		
Хоріартикулярні (роздільносегментні)					
<i>септатні</i> (перетинчасті)					
<i>сегрегатні/асегрегатні</i>					
локулярні/ індегісцентні				<i>Rapistrum</i>	
псевдоасептатні (безперетинчасті)					
<i>асегрегатні/асегрегатні</i>					
індегісцентні/індегісцентні				<i>Cakile Crambe</i>	

П р и м і т к и. *Розподіл наводиться для проксимального сегмента димерикарпіїв; **тут і на рисунку косою лінією розділені дані, що стосуються різних сегментів плоду: спочатку проксимального, а потім — дистального.

Можна припустити, що у процесі еволюційного розвитку хрестоцвітих відбулися редукція (чи повне зникнення) локулярної розділювальної зони та розвиток партикулятної, що й обумовило розповсюдження рослин захищеними насінинами. Отже, сегрегатно-партикулятні мономерикарпії також можна розглядати як конструктивну карпологічну новачію *Brassicaceae*.

В асегрегатних мономерикарпіїх розділювальна зона не функціонує взагалі. У флорі України такі мономерикарпії представлені інтегрокарпною видозміною. Після дозрівання вони залишаються на рослині, що відрізняє їх від сегрегатно-партикулятних плодів (табл. 1). На території України росте невелика кількість видів із нероздільними монокарпіїми (*Neotorularia* Hedge et J. Leonard, *Euclidium* W.T. Aiton, *Clypeola* L.).

Спектр різноманітності стеносептатних (вузькоперетинчастих) мономерикарпіїв значно вужчий, ніж такий у підгрупі латисептатних плодів, принаймні у видів флори України. Як видно з таблиці, на досліджуваній території найчисельніші види та роди з сегрегатно-локулярними мономерикарпіїми (примітивніші) й лише невелика кількість таксонів (родів і видів) мають доволі спеціалізовані асегрегатно-інтегрокарпні плоди. Останні властиві переважно адвентивним видам флори України з родів *Coronopus* Zinn, *Conringia*, *Myagrum* або ендемічним, наприклад *Sobolewska sibirica* (Willd.) P.W. Ball.

Асептатні мономерикарпії, як уже зазначалося, є рідкісними в родині — властиві видам небагатьох родів, наприклад *Biscutella* (Південна і Середня Європа; один вид у флорі України), *Cremolobus* (Південна Америка), *Megacarpaea* (Центральна Азія), *Megadenia* (Східна Азія) та ін. (табл. 1). Цікаво, що їхнє поширення розмежоване географічно.

Димерикарпії можуть бути синартикулятні (зрослосегментні) і хоріартикулятні (роздільносегментні) (табл. 2). У перших локулярна розділювальна зона може функціонувати або ні, а партикулятна — взагалі відсутня. У других — спостерігається остання і, як виняток (принаймні у хрестоцвітих флори України), може розвиватися локулярна зона розділення. Відокремлення від рослини дистального сегмента димерикарпіїю забезпечується партикулятною розділювальною зоною. Отже, для рослин із хоріартикулятними димерикарпіїми характерні пропагули двох типів. Одні утворені проксимальним сегментом; вони завжди прикріплені до рослини й розповсюджуються разом з нею. Інші —

сформовані дистальною частиною плоду, яка відокремлюється від рослини повністю та розсіюється самостійно. В обох випадках насінини захищені тканинами перикарпіїю.

Як у світовій флорі, так і у флорі України роди й види *Brassicaceae* з димерикарпіїми менш чисельні, порівняно з такими, що мають мономерикарпії (табл. 1, 2) [1, 2, 61]. Останні в більшості хрестоцвітих флори України мають виразні розкривні стулки й належать до групи септатних підгрупи латисептатних (за ознаками проксимального сегмента) ряду сегрегатно-асегрегатних (відповідно проксимальний/дистальний сегменти) плодів (табл. 2).

Псевдоасептатно-асегрегатні (нерозкривні обидва сегменти) димерикарпії характерні тільки видам роду *Raphanus* (із тих, що ростуть на території України). Їм властиві дуже редуковані або майже зовсім відсутні стулки й добре розвинений нерозкривний дистальний сегмент. М. Zohary відносив такі стручки до групи ломентоїдів (lomentoid) — членистих плодів [65]. В. Дорофеев плоди *R. sativus* L. і подібних до нього видів виділяє в окрему групу нерозпадних багатонасінних і відрізняє їх від «членистих» (розпадаються на частини — articulata), які властиві *R. raphanistrum* L., *R. maritimus* Smith, *R. rostratus* DC. та іншим, спорідненим із ними, видам [6]. Детальний аналіз показав, що плоди усіх видів цього роду мають однакову структурно-морфологічну основу [7, 8]. Їм усім властива відсутність розділювальної зони, внаслідок чого насінини, оточені перикарпіїем, залишаються на рослині до повного її відмирання. Партикуляція, яка спостерігається в окремих видів (*R. raphanistrum*, *R. maritimus*, *R. rostratus* та ін.), обумовлена нерівномірним розвитком у межах одного плоду тканин мезокарпіїю, зокрема губчастої паренхіми. Її більше навколо насінин і менше — у проміжках між ними, внаслідок чого стручки стають чоткоподібні. В тоншій частині плоду тканини відмирають швидше, що й призводить до його фрагментації. Ступінь і характер розвитку губчастої тканини великою мірою залежать від екологічної приуроченості видів. За умов достатнього зволоження (*R. sativus*) губчаста паренхіма краще розвинена й рівномірно розміщена по всій довжині плоду, а при нестачі вологи вона розвивається переривчасто, як у *R. raphanistrum* або інших близьких до нього видів, унаслідок чого стручки після дозрівання розпадаються. Отже, «членистість» плодів видів роду *Raphanus* не пов'язана з функціонуванням розділювальної зони, а зумовлена особливос-

тями їхньої анатомічної будови та впливом факторів навколишнього середовища.

Хоріартикулятні роздільносегментні димерикарпії властиві відносно невеликій кількості хрестоцвітих. У флорі України такі плоди мають види тільки трьох родів (табл. 2). Характерні їхні риси — виразна редукція обох сегментів і відсутність, повна або часткова, локулярної зони відокремлення. Остання спостерігається тільки у видів роду *Rapistrum* (серед наявних у флорі України).

Розподіл плодів за довжиною (довгі й короткі), кількістю гнізд (білокулярні, унілокулярні) й кількістю насінин у гніздах (багато, не більше шести—восьми, одна, немає зовсім) є виявом пристосованості рослин до умов існування і безпосередньо не пов'язаний зі зміною рівня їхньої структурної організації (табл. 1, 2). Така диференціація певною мірою умовна, але добре відображає основну тенденцію адаптивних карпологічних змін у родині, унаслідок яких хрестоцвіті освоїли широкий спектр екстремальних екоотопів.

Аналіз отриманих результатів дослідження показує, що у флорі України (як і в родині загалом) найчисельнішою є група видів із латисептатно-сегрегатно-локулярними довгими (стручками) або короткими (стручечками) монокарпями, у гніздах яких розвивається велика або незначна кількість насінин (табл. 1). В усіх них пропагулами розсіювання слугують незахищені насінини, що дає підставу розглядати хрестоцвіті з такими плодами найбільш примітивними.

Для значно меншої кількості видів, які належать насамперед до монотипних або оліготипних родів, характерні латисептатно-сегрегатно-партикулятні монокарпії. Серед останніх переважають короткі плоди з мало- або однонасінними нерозкривними гніздами, а пропагулами розсіювання слугують захищені насінини, що вказує на доволі високий рівень їхньої спеціалізації. Небагато також видів, яким властиві латисептатно-асегрегатно-інтеgroкарпні мономерикарпії — багатонасінні стручки або високоспеціалізовані одногнізді однонасінні стручечки, що свідчить на користь їх високої карпологічної спеціалізації.

Чисельна група родів і видів із стеносептатно-сегрегатно-локулярними монокарпями, для яких характерний доволі широкий спектр варіювання довжини плодів і кількості насінин у гніздах, зокрема, від багатонасінних стручків до двонасінних стручечків, що відображає поступовість підвищен-

ня ступеня адаптованості цих хрестоцвітих до несприятливих чинників навколишнього середовища. Подібне явище добре простежується і в групі видів, які мають стеносептатно-асегрегатно-інтеgroкарпні монокарпії. Хоча остання — дуже невелика за кількістю таксонів у флорі України.

Як зазначалося вище, відсутність перетинки в асептатних монокарпях хрестоцвітих — надзвичайно рідкісне явище, яке властиве високоспеціалізованим коротким (стручечкам) двогніздом однонасінним плодам — роздрібним або *schizocaroid*, за М. Zohary [65]. Після дозрівання вони розпадаються на дві частини, тобто розсіюються «захищеними» насінинами.

Порівняння показало, що у флорі України видів *Brassicaceae* з мономерикарпями значно більше, порівняно з такими, що мають двосегментні плоди (табл. 1, 2). Серед останніх переважають відносно менш спеціалізовані синартикулятно-септатно-локулярні димерикарпії.

Отже, проведене дослідження дозволяє зробити наступні висновки.

Сучасні дані дають змогу припустити, що первинним або вихідним типом плоду хрестоцвітих є мономерикарпій — односегментний стручок (без носика), а похідним — димерикарпій, або двосегментний стручок (із носиком).

Унаслідок подальших еволюційних трансформацій мономерикарпіїв ускладнювалася їхня структура і виникали морфологічні новації або мали місце менш виразні перебудови, які не порушували загального рівня їхньої організації. Такий одночасний і відносно незалежний перебіг різних процесів структурної перебудови плодів краще відображає, на наш погляд, запропонована фасетна класифікація плодів, в якій основними є чотири групи ознак (фасет).

До числа морфологічних новацій, які складають першу фасету, можна віднести відсутність перетинки, переорієнтацію напрямку росту карпел у мономерикарпях, формування димерикарпіїв, утворення партикулятної розділювальної зони. Залежно від цих конструктивних особливостей, тип плоду стручок можна розділити на підтипи (моно- і димерикарпії), групи (септатні та асептатні для мономерикарпіїв і синартикулятні та хоріартикулятні для димерикарпіїв), підгрупи (латисептатні та стеносептатні для мономерикарпіїв і септатні та псевдоасептатні для димерикарпіїв), ряди (сегрегатні та асегрегатні для обох підтипів) і форми (локулярні

та партикулярні для мономерикарпіїв і локулярні та індегісцентні для димерикарпіїв).

Ознаки трьох інших фасет є виявом адаптивних особливостей, які безпосередньо не пов'язані зі зміною рівня структурної організації плодів. Це, зокрема, поступове зменшення розміру плоду (від довгих стручків до коротких стручечків) і кількості насінин у ньому, редукція його сегментів і гнізд, а також послаблення функціональної здатності локулярної розділювальної зони.

За нашими даними, у флорі України найчисельнішими є роди й види з латисептатно-сегрегатно-локулярними довгими або короткими монокарпіями (*Cardamine*, *Pseudoturritis* Al-Shehbaz, *Arabis* L., *Sisymbrium*, *Barbarea* W.T. Aiton, *Rorippa* Scop., *Hesperis*, *Fibigia*, *Alyssum*, *Berteroa* DC., *Schivereckia* Andr. ex DC.) і синартикулярно-септатними димерикарпіями (*Diplotaxis* DC., *Kibera* Adans., *Eruca* Mill., *Brassica*, *Erucastrum* C. Presl, *Hirschfeldia* Moench, *Sinapis* L.). Найменша кількість видів і родів має асептатно-сегрегатні мономерикарпії (*Biscutella*) та хоріартикулярно-септатні чи хоріартикулярно-псевдосептатні (*Rapistrum*, *Cakile*, *Crambe*) димерикарпії.

У процесі еволюційного розвитку *Brassicaceae* структурні новації і поступові адаптаційні зміни у будові плодів обумовили оптимізацію способів їхньої дисемінації і розповсюдження шляхом продукування «захищених» насінин і збільшення різноманітності проагуг розсіювання.

Загалом для сучасних хрестоцвітих можна виділити сім найхарактерніших типів генеративної діаспориї, пов'язаної зі структурними особливостями плодів, і в яких проагулами розсіювання слугують: 1) септатно-сегрегатно-локулярні мономерикарпії — тільки «незахищені» насінини (*Cardamine*, *Alyssum*); 2) синартикулярно-септатні димерикарпії — «незахищені» та «захищені» насінини в дистальному сегменті плоду (*Brassica*); останні розповсюджуються разом із рослиною; 3) відокремлювані від рослини сегрегатно-партикулярні мономерикарпії (*Bunias*); 4) не відокремлювані від рослини асегрегатно-інтегрокарпні мономерикарпії (*Clypeola*); 5) відокремлювані від рослини асептатно-партикулярні мономерикарпії (*Biscutella*); 6) не відокремлювані від рослини синартикулярно-псевдосептатні димерикарпії (*Raphanus*); 7) хоріартикулярні димерикарпії: проксимальна проагула розповсюджується разом із частиною рослини, дистальна — окремо.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. *Аветисян В.Е.* Система семейства *Brassicaceae* // Ботан. журн. — 1983. — **68**, № 10. — С. 1297—1305.
2. *Аветисян В.Е.* Обзор системы сем. *Brassicaceae* флоры Кавказа // Ботан. журн. — 1990. — **75**, № 7. — С. 1029—1032.
3. *Алявдина А.А.* Значение анатомии плодов и семян для систематики крестоцветных // Журн. Русск. ботан. об-ва. — 1931. — **6**, № 1. — С. 85—100.
4. *Артюшенко З.Т., Федоров Ал. А.* Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод. — Л.: Наука, 1986. — 392 с.
5. *Дорофеев В.И.* Крестоцветные (*Cruciferae* Juss.) Европейской России и Северного Кавказа: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — СПб., 2004 а. — 32 с.
6. *Дорофеев В.И.* Плоды крестоцветных: разнообразие, строение, классификация, происхождение // Turczaninowia. — 2004 б. — **7**, № 3. — С. 76—87.
7. *Львівська А.П.* Таксономічний аналіз роду *Raphanus* L. (секція *Raphanus*, *Brassicaceae*) // Укр. ботан. журн. — 2008. — **65**, № 6. — С. 811—822.
8. *Львівська А.П.* Таксономічний аналіз роду *Raphanus* L. (секція *Raphanistrum*, *Brassicaceae*) // Укр. ботан. журн. — 2009. — **66**, № 1. — С. 14—24.
9. *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.
10. *Котов М.И.* Семейство *Brassicaceae* Burnett // Флора европ. части СССР. — Л.: Наука, 1979. — Т. 4. — С. 30—148.
11. *Котов М.И.* Семейство *Brassicaceae* // Определитель высш. раст. Украины. — Киев: Наук. думка, 1987. — С. 109—129.
12. *Левина Р.Е.* Способы распространения плодов и семян. — М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1957. — 358 с.
13. *Левина Р.Е.* Репродуктивная биология семенных растений. — М.: Наука, 1981. — 96 с.
14. *Левина Р.Е.* Морфология и экология плодов. — Л.: Наука, 1987. — 160 с.
15. *Линней К.* Философия ботаники / Пер. с лат. Н.Н. Забинковой, С.В. Сапожникова. — М.: Наука, 1989. — 456 с.
16. *Лотова Л.И., Рудько А.И.* Анатомические особенности плодов разных морфологических типов в семействе крестоцветных // Бюл. Москов. о-ва испыт. природы. Отд. биол. — 1999. — **104**, вып. 6. — С. 49—57.
17. *Северцов А.Н.* Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. — 610 с.
18. *Техтаджян А.Л.* Система и филогения цветковых растений. — М.; Л.: Наука, 1966. — 612 с.
19. *Al-Shehbaz I.A.* A generic and tribal synopsis of the *Brassicaceae* (*Cruciferae*) // Taxon. — 2012. — **61**(5). — P. 931—954.
20. *Al-Shehbaz I.A., Beilstein M.A., Kellogg E.A.* Systematics and phylogeny of the *Brassicaceae* (*Cruciferae*): an overview // Pl. Syst. Evol. — 2006. — **259**. — P. 89—120.
21. *An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. [APG-III (Angiosperm Phylogeny Group)] // Bot. J. Linnean Soc. — 2009. — **161**(2). — P. 399—436.*
22. *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.
23. *Bailey C.D., Koch M.A., Mummenhoff K., Mayer M., O'Kane S.L.,*

- Warwick S.I., Windham M.D., Al-Shehbaz I.A. Toward a global phylogeny of the *Brassicaceae* // Mol. Biol. Evol. — 2006. — 23(11). — P. 2142–2160.
24. Ball P.W., Heywood V.H., Akeroyd J.R. *Cruciferae* // Flora Europaea. Ed. 2 / Eds. T.G. Tutin, N.A. Burges, A.O. Charter, et al. — Cambridge: Univ. Press, 1993. — Vol. 1. — P. 313–417.
 25. Bentham G., Hooker J.D. Genera plantarum: ad exemplaria imprimis in Herbariis Kewensibus servata definita. — London: Reeve et Co, 1862. — Vol. 1. — P. 57–102.
 26. Berg R.Y. Dispersal ecology of *Vancouveria* (*Berberidaceae*) // Amer. J. Bot. — 1972. — 59(2). — P. 109–122.
 27. Bowman J.L. Molecules and morphology: comparative developmental genetics of the *Brassicaceae* // Plant Syst. Evol. — 2006. — 259. — P. 199–215.
 28. Brückner C. Clarification of the carpel number in *Papaverales*, *Capparales*, and *Berberidaceae* // Bot. Rev. — 2000. — 66(2). — 307 p.
 29. De Candolle A.P. Theorie elementaire de la botanique, ou exposition des de la classification naturelle et de l'art de decriere et d'eudier les vegetaux. — Paris: Ch. Deterville, 1813. — 500 p.
 30. De Candolle A.P. Regni vegetabilis Systema naturale. — Parisiis, 1821. — Vol. 2. — 745 p.
 31. De Candolle A.P. Prodrromus systematis naturalis regni vegetabilis. — Parisiis, 1824. — Vol. 1. — 748 p.
 32. 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(9). — P. 1453–1463.
 33. Dickie J.B., Stuppy W.H. Seed and fruit structure: significance in seed conservation operations // Seed conservation: turning science into practice / Eds. R.D. Smith, J.B. Dickie, S.H. Linington, et al. — Roy. Bot. Gard. Kew (UK), 2003. — P. 253–280.
 34. Eames A.J., Wilson C.L. Carpel morphology in the *Cruciferae* // Amer. J. Bot. — 1928. — 15(4). — P. 251–270.
 35. Eames A.J., Wilson C.L. Crucifer carpels // Amer. J. Bot. — 1930. — 17(7). — P. 638–656.
 36. 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.
 37. Fournier E. Sur la constitution du fruit des *Crucifères* // Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. — 1865. — 61(10). — P. 404–408.
 38. Gerber C. Recherches sur le nombre des feuilles carpellaires qui entrent dans la constitution du gynécée des *Crucifères* // Bull. Sci. France, Belg. — 1900. — 33(5). — P. 493–521.
 39. German D.A., Al-Shehbaz I.A. Nomenclatural novelties in miscellaneous Asian *Brassicaceae* (*Cruciferae*) // Nord. J. Bot. — 2010. — 28(1–6). — P. 646–651.
 40. Girin T., Stephenson P., Goldsack C.M., Kempin S.A., Perez A., Pires N., Sparrow P.A., Wood T.A., Yanofsky M.F., Østergaard L. *Brassicaceae* indehiscent genes specify valve margin cell fate and repress replum formation // Plant J. — 2010. — 63(2). — P. 329–338.
 41. Hall J.C., Tisdale T.E., Donohue K., Kramer E.M. Developmental basis of an anatomical novelty: heteroarthrocarpy in *Cakile lanceolata* and *Erucaria erucarioides* (*Brassicaceae*) // Int. J. Plant Sci. — 2006. — 167(4). — P. 771–789.
 42. 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.
 43. Hayek A. Entwurf eines *Cruciferens*-Systems auf phylogenetischer Grundlage // Beih. Bot. Centr. — 1911. — 27, 1 Abt., Heft 2. — S. 127–335.
 44. Hedge I. *Cruciferae* // Flora of Turkey / Ed. P.H. Davis. — Edinburgh: Univ. Press, 1965. — Vol. 1. — P. 248–495.
 45. Huxley J.S. Clades and grades // Function and taxonomic importance: a symposium (Oxford, 7–9 April 1957) / Ed. A.J. Cain. — London: Syst. Assoc., 1959. — P. 21–22.
 46. Janchen E. Das System der *Cruciferen* // Österr. Bot. Z. — 1942. — 91(1). — S. 1–28.
 47. Linnaeus C. Species Plantarum. — Holmiae, 1753. — 560 p.
 48. Mummenhoff K., Polster A., Mühlhausen A., Theißen G. *Lepidium* as a model system for studying the evolution of fruit development in *Brassicaceae* // J. Exp. Bot. — 2009. — 60(5). — P. 1503–1513.
 49. Nahar M.A.U., Ishida T., Smyth D.R., Tasaka M., Aida M. Control carpel margin development in *Arabidopsis thaliana* // Plant and Cell Physiol. — 2012. — 53(6). — P. 1134–1143.
 50. Okada K., Komaki M.K., Shimura Y. Mutational analysis of pistil structure and development of *Arabidopsis thaliana* // Cell Differ. Dev. — 1989. — 28(1). — P. 27–38.
 51. 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 // Plant Biotechnol. J. — 2006. — 4(1). — P. 45–51.
 52. Polowick P.L., Sawhney V.K. A scanning electron microscopic study on the initiation and development of floral organs of *Brassica napus* (cv. Westar) // Amer. J. Bot. — 1986. — 73(2). — P. 254–263.
 53. Prantl K. *Cruciferae* // Die natürlichen Pflanzenfamilien / Eds. A. Engler, K. Prantl. — Leipzig: Verl. Wilhelm Engelmann, 1891. — Vol. 3(2). — S. 145–206.
 54. Saunders E.R. On a new view of the nature of the median carpels in the *Cruciferae* // Amer. J. Bot. — 1929. — 16(1). — P. 122–137.
 55. Saunders E.R. On some recent contributions and criticisms dealing with morphology in angiosperms // New Phytol. — 1932. — 31. — P. 174–219.
 56. Schulz O.E. *Cruciferae* // Die natürlichen Pflanzenfamilien / Eds. A. Engler, H. Harms. — Leipzig: Verlag von W. Engelmann, 1936. — 2(17 b). — S. 227–658.
 57. Smyth D.R., Bowman J.L., Meyerowitz E.M. Early flower development in *Arabidopsis* // Plant Cell. — 1990. — 2. — P. 755–767.
 58. 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*) // Austr. J. Bot. — 2009. — 57. — P. 708–714.
 59. Takhtajan A.L. Flowering plants. — New York: Springer Sci.+ Business Media, 2009. — 906 p.
 60. Vialete-Guiraud A.C.M., Scutt Ch.P. Carpel evolution // Ann. Plant Rev. — 2009. — 38. — P. 1–34.
 61. Warwick S.I. Phylogeny of tribe *Brassicaceae* (*Brassicaceae*) based on chloroplast restriction site polymorphisms and nuclear ribosomal internal transcribed spacer and chloroplast *trnL* intron sequences // Can. J. Bot. — 2005. — 83. — P. 467–483.
 62. Warwick S.I., Mummenhoff K., Sauder C.A., Koch M.A., Al-Shehbaz I.A. Closing the gaps: phylogenetic relationships in

the *Brassicaceae* based on DNA sequence data of nuclear ribosomal ITS region // *Plant Syst. Evol.* — 2010. — **285**. — P. 209—232.

63. Yen C. On a new view of carpel morphology in *Brassica* // *Acta Bot. Sin.* — 1959. — **8**(4). — P. 271—278.
64. Zohary M. Die verbreitungsökologischen Verhältnisse der Pflanzen Palästinas. Die antitelechorischen Erscheinungen // *Beih. Bot. Zentralbl.* — 1937. — **56**(1). — S. 1—155.
65. Zohary M. Carpological studies in *Cruciferae* // *Palestine J. Bot.* — 1948. — **4**(8). — P. 158—165.
66. Zohary M., Fahh A. Anatomical carpobiological observations in some hygrophastic plants of the oriental flora // *Palestine J. Bot.* — 1940 (1942). — **2**(6). — P. 125—131.

Рекомендує до друку
Д.В. Дубина

Надійшла 26.02.2013 р.

А.Ф. Ильинская

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

СОВРЕМЕННЫЕ ПОДХОДЫ К КЛАССИФИКАЦИИ ПЛОДОВ *BRASSICACEAE* (НА ПРИМЕРЕ ВИДОВ ФЛОРЫ УКРАИНЫ)

Разработана фасетная классификация плодов семейства *Brassicaceae* на основании исследования особенностей их структурного разнообразия. Предполагается, что первичным исходным типом плода *Brassicaceae* был мономерикарпий, или вальвоид (стручок без носика). Димерикарпий — стручок с носиком, рассматривается специализированной, новационной карпологической структурой семейства. Отсутствие перегородки и формирование партикулярной разделительной зоны в плодах, изменение направления роста карпелл также следует рассматривать новационными морфологическими признаками плодов, которые привели к повышению общего уровня их структурной организации. Уменьшение размера плодов, постепенная редукция их элементов, ослабление функционирования локулярной разделительной зоны, уменьшение количества семян в гнездах плодов и редукция последних отнесены к числу признаков, которые увеличили адаптированность крестоцветных к изменяющимся условиям окружающей среды. Видам наибольшего количества родов флоры Украины характерны латисептатно-сегрегатно-локулярные длинные или короткие мономерикарпии (*Cardamine*, *Pseudoturritis*, *Arabis*, *Sisymbrium*, *Barbarea*, *Rorippa*, *Hesperis*, *Fibigia*, *Alyssum*, *Berteroa*, *Schivereckia* и др.), а также синартикулятно-септатные димерикарпии (*Diplotaxis*, *Kibera*, *Eruca*, *Brassica* L., *Erucastrum*, *Hirschfeldia*, *Sinapis*). Асептатно-сегрегатные мономерикарпии (*Biscutella*) и хориартикулятно-септатные или хориартикулятно-псевдосептатные димерикарпии (*Rapistrum*, *Cakile*, *Crambe*) имеют виды немногих родов. Предполагается, что карпологическая эволюция *Brassicaceae* была направлена на формирование разнообразных пропагул, включающих «защищенные» семена, т.е. отражает оптимизацию способов диссеминации и распространения растений. Для исследованных крестоцветных указаны семь типов генеративной диаспории, обусловленных структурными особенностями плодов.

Ключевые слова: *Brassicaceae*, классификация, плоды, морфологические новации, систематика, адаптивная эволюция, диссеминация, флора, Украина.

A.P. Iljinska

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

MODERN APPROACHES TO CLASSIFICATION OF FRUITS OF *BRASSICACEAE*: A CASE STUDY OF TAXA OCCURRING IN UKRAINE

The faceted classification of fruits of *Brassicaceae* (taxa of the flora of Ukraine) has been developed on the basis of studies of their structural diversity in the species growing with in the territory of Ukraine and beyond its borders, as well as the analysis of the published data. It is hypothesized that the primary ancestral type of fruit in *Brassicaceae* was a monomericarp or valvoid one (siliqua without the «beak»). Dimericarp — siliqua with the «beak», is considered a specialized, novel carpological structure in the family. The absence of a septum and the formation of the particular separation zone in fruits, changing the growth direction of carpels, should also be considered among innovative morphological features of the fruit, which resulted in increase of the general level of their structural organization. Reducing the size of the fruit, the gradual reduction of its elements, the weakening of functioning of the locular separation zone, reduction of the number of seeds in the fruit, and the reduction of the loculi of these are characters that enhance the adaptivity of species to changing environmental conditions. In the flora of Ukraine best represented are the genera and species that have latiseptate-segregate-locular long or short monomericarps (*Cardamine*, *Arabis*, *Sisymbrium*, *Barbarea*, *Rorippa*, *Hesperis*, *Alyssum*, *Schivereckia* et all.) and synarticulate-septate dimericarps (*Diplotaxis*, *Kibera*, *Eruca*, *Brassica*, *Erucastrum* et all.). Aseptato-segregate monomericarps (*Biscutella*) and choriarticulate-septate or choriarticulate-pseudoseptate dimericarps (*Rapistrum*, *Cakile*, *Crambe*) are represented by a few species and genera.

It is assumed that carpological evolution in *Brassicaceae* was directed toward the formation of the diversity of propagules from the «protected» seeds, i.e. is a reflection of optimization ways of dissemination and distribution of plants. For the studied crucifers, seven types of generative diaspores caused by structural features of the fruit are identified.

Key words: *Brassicaceae*, classification, fruits, morphological novelties, systematics, adaptive evolution, dissemination, flora, Ukraine.