



А.П. ІЛЬІНСЬКА

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01604, Україна
ilantonina@yandex.ru

СПЕКТРИ МОРФОЛОГІЧНИХ ОЗНАК *BRASSICACEAE* s. l.: ПЛІД, НАСІНИНИ

Ilyinska A.P. **The range of morphological characters of *Brassicaceae* s. l.: fruit and seeds.** Ukr. Bot. J., 2016, 73(3): 219–233.
M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2, Tereshchenkivska Str., Kyiv, 01004, Ukraine

Abstract. The results of a comparative analysis of a range of 20 morphological characters of fruits and seeds for three closely related families, *Capparaceae*, *Cleomaceae* and *Brassicaceae* s. str., which according to molecular phylogenetic studies may be merged into *Brassicaceae* s. l., are provided. It is shown that all three families have a wide variety of morphological characters of fruits and seeds. The apomorphic structures of the seeds are rare. These include replum (which distinguishes fruits of *Brassicaceae* s. str. and *Cleomaceae* from those of *Capparaceae*), false septum (which is observed only in fruits of *Brassicaceae* s. str.) and possibly arcuate embryo (present in *Cleomaceae* and *Capparaceae*, lacking in *Brassicaceae* s. str.). Other structural features of fruits and seeds are plesiomorphic characters. It has been found that each family possesses a certain complex of the most common and very rare structural characters of fruits and seeds. For all three families, the complexes of such characters are given. The main historical trends in transformation of the structural elements of the generative and vegetative organs of the crucifers are discussed. It is assumed that the main evolutionary morphological trends of the studied modern families are caused by adaptation of the ancestral type of *Brassicaceae* s. l. to the constantly thermophilic (mainly tropics, *Capparaceae*), thermo-xerophilous (seasonally dry tropical and subtropical ecotopes, *Cleomaceae*) and cryo-xerophilic (various habitats of continental climate, *Brassicaceae* s. str.) environments. Adaptation of the ancestral type of *Brassicaceae* s. l. to seasonal climate habitats presumably caused transition from zoo- to anemochory and was likely a driving factor in promoting discontinuous nature of meristem function. Moreover, it resulted in reduction of various structural elements of the plants which ultimately led to formation of a separate family *Brassicaceae* s. str.

Key words: *Capparaceae*, *Cleomaceae*, *Brassicaceae*, morphology, evolution, adaptation, fruit, seed, embryo

Вступ

Спектри морфологічних ознак вегетативних органів рослин, а також суцвіття та квітки *Brassicaceae* s. l. (*Capparaceae*, *Cleomaceae* і *Brassicaceae* s. str.) ми вже аналізували (Ilyinska, 2015a, b). З'ясовано, зокрема, що основними факторами еволюційних адаптацій вегетативних органів рослин *Brassicaceae* s. l. були інтенсифікація росту й розвитку, редукційні процеси, а також відхилення від попереднього перебігу онтогенезу рослин, спричинені пристосуванням до сезонно-сухих умов тропіків і субтропіків (*Cleomaceae*) та континентального клімату помірної зони (*Brassicaceae* s. str.). Показано також, що в останній родині, порівняно з двома іншими, спостерігається більше ознак високої спеціалізації життєвих форм рослин, що обумовлено, можливо, розселенням хрестоцвітих не тільки в ксерофільні,

а й у кріофільні біотопи. Встановлено, що провідними напрямками еволюційної трансформації китиці *Brassicaceae* s. l. були редукція до однієї квітки та полімеризація – збільшення кількості квіток в одному суцвітті. Обидва модуси морфологічної зміни китиці спостерігаються як у *Cleomaceae*, так і у *Brassicaceae* s. str. Припускається, що уніфікація морфологічних ознак квітки, яка найвиразніша у *Brassicaceae* s. str., є результатом зменшення еволюційної пластичності її структурних елементів у *Brassicaceae* s. l.

Мета нашої роботи – розглянути спектри морфологічних ознак плоду та насінин і визначити основні еволюційні тенденції зміни їхніх конструктивних елементів у хрестоцвітих за широкого та вузького трактування обсягу родини, узагальнити дані щодо діапазонів прояву морфологічних ознак як вегетативних, так і генеративних органів рослин *Brassicaceae* s. l.

У цій статті, як і в попередніх, враховано, що за результатами молекулярно-біологічних досліджень можливі три варіанти інтерпретації обсягу родини хрестоцвітих, а саме: широка – разом із *Capparaceae* та *Cleomaceae* (*Brassicaceae* s. l.), вузька – класична, прийнята в більшості сучасних флористичних праць (*Brassicaceae* s. str.), проміжна – *Capparaceae*, з одного боку, і *Brassicaceae*, об'єднані з *Cleomaceae*, – з другого (APG, 1998; APG II, 2003; APG III, 2009; Takhtajan, 2009; Iltis et al., 2011).

Об'єкти та методи досліджень

Для порівняльного аналізу морфологічних ознак плоду та насінин (наведені в табл. 1) родин *Capparaceae*, *Cleomaceae* та *Brassicaceae* використані літературні дані та матеріали колекцій, що зберігаються в гербарії Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України (КВ).

Результати досліджень та їх обговорення

Плід, як відомо, розвивається на основі відповідної структури гінецею і загалом відображає особливості останнього. Основний спектр специфічних ознак конструкції плодів формується в процесі їхнього розвитку, дозрівання та дисемінації (Takhtajan, 1964, 1991).

У *Brassicaceae* s. l. плід розвивається на основі паракарпного гінецею, який складається зазвичай із двох карпел, але у каперцевих їх може бути більше – від чотирьох до 12 (Pax, 1891; Brückner, 2000; Zhang, Tucker, 2008a, b; Cornejo, 2009; Takhtajan, 2009; Iltis et al., 2011).

Капнофор (гінофор) спостерігається в усіх трьох родин (табл. 1). Тільки в каперцевих він належить до постійних ознак, у клеомових – розвинений різною мірою, але інколи зовсім відсутній (*Dactylaena* Schrad. ex Schult. f., *Dipterygium* Decne., *Cristatella* Nutt.), а в хрестоцвітих – характерний здебільшого для видів триби *Thelypodieae* Prantl, а також спорадично спостерігається в деяких інших родах, зокрема *Diploaxis* L., *Brassica* L., *Lunaria* L. тощо (Bentham, Hooker, 1862; Pax, 1891; Hall et al., 2002; Kers, 2003; Cornejo, Iltis, 2008a, b; Zhang, Tucker, 2008a, b; Cornejo, 2009; Takhtajan, 2009; Tucker, 2009, 2010; Al-Shehbaz, 2010, 2012).

У різних видів *Capparaceae* плоди різняться за формою – кулясті чи еліпсоїдні (*Boscia* Lam., *Crateva* L. і *Capparis* L.), продовгуваті, циліндричні (*Capparidastrum* Hutch., *Cynophalla* J. Presl,

Steriphoma Spreng.) або чоткоподібні (*Monilicarpa* Cornejo & Iltis, *Maerua* Forssk.). Насінини в останніх двох родах відокремлюються одна від одної перетяжками, сформованими перикарпом. Візуально такий плід нагадує стручок (димерикарпій) *Raphanus raphanistrum* L. (*Brassicaceae*). Неоднакові вони також за розміром, наприклад, в *Atamisquea* Miers ex Hook. & Arn. усього 4–6 мм у діаметрі, а в *Capparis* – від трьох до 13 см завдовжки (Bentham, Hooker, 1862; Pax, 1891; Toelken, 1986; Kers, 2003; Cornejo, Iltis, 2008a, b; Zhang, Tucker, 2008a; Cornejo, 2009; Takhtajan, 2009; Tucker, Vanderpool, 2010). Для цієї родини дуже характерні ягодоподібні плоди із паренхімним перикарпом. Консистенція останнього та окремих його складових доволі розмаїта. Зазвичай стінки плоду утворені товстим соковитим ендокарпом, м'ясистим мезокарпом і більш-менш твердим екзокарпом (наприклад, у родах *Belencita* H. Karst., *Anisocapparis* Cornejo & Iltis, *Colicodendron* Mart. тощо). Значно менше поширені в цій родині капсулярні плоди (коробочки) зі склеренхімним сухим перикарпом (*Monilicarpa*, *Cynophalla*, *Neocalyptrocalyx* Hutch. тощо). У деяких родах (*Quadrella* (DC.) J. Presl) ендокарп видовжено-горбистих коробочок також може формувати м'якоть, в яку згодом занурюються насінини (Cornejo, 2009). Екзокарп у більшості видів зазвичай шкірястий, тонкий і гладенький, тільки в окремих із них він до 1 см завтовшки чи здерев'янілий, із груборебристою поверхнею (*Neocalyptrocalyx*) (Bentham, Hooker, 1862; Pax, 1891; Toelken, 1986; Hall et al., 2002; Kers, 2003; Cornejo, Iltis, 2008a, b; Zhang, Tucker, 2008a; Cornejo, 2009; Takhtajan, 2009; Tucker, Vanderpool, 2010).

Вторинна (несправжня) перетинка (septum) у плодах *Capparaceae* відсутня, але може розвиватися на початкових етапах онтогенезу зав'язі, а під час формування плодів і дозрівання насінин зазвичай елімінує. Рамка (replum) ягодам і капсулам каперцевих не властива. Розділювальна зона в них частіше відсутня або розвинена (зрідка, деякі види *Capparis* і *Capparidastrum*, *Cynophalla*, *Dactylaena*). В останньому випадку і соковиті, й сухі плоди можуть розкриватися після дозрівання двома або чотирма стулками (Bentham, Hooker, 1862; Pax, 1891; Toelken, 1986; Cornejo, Iltis, 2008a, b; Zhang, Tucker, 2008a; Tucker, Vanderpool, 2010). Отже, до найхарактерніших і найпоширеніших структурних елементів плоду *Capparaceae* належать паренхімний

Таблиця 1. Спектри основних морфологічних ознак плоду та насінин *Brassicaceae* s. l.
Table 1. The range of the general morphological characters of fruit and seeds of *Brassicaceae* s. l.

Ознаки	Родини		
	<i>Capparaceae</i>	<i>Cleomaceae</i>	<i>Brassicaceae</i> s. str.
<i>Карнофоп</i>			
наявність	наявний (довгий або короткий);	наявний (зазвичай видовжений) або відсутній (дуже рідко, <i>Cristatella</i> , <i>Dactylaena</i> , <i>Dipterygium</i>)	відсутній або наявний (триба <i>Thelypodieae</i> ; спорадично, <i>Diploaxis</i> , <i>Brassica</i> , <i>Lunaria</i>)
<i>Плоди</i>			
форма	кулясті чи еліпсоїдні (<i>Boscia</i> , <i>Crateva</i> , <i>Capparis</i>), продовгуваті або циліндричні (<i>Capparidastrum</i> , <i>Cynophalla</i> , <i>Steriphoma</i>) чи видовжено-чоткоподібні (тільки <i>Monilicarpa</i> та <i>Maerua</i>)	продовгуваті (переважно) або короткі й кулясті (рідко, <i>Cleomella</i> , <i>Peritoma</i>)	продовгуваті, лінійні, еліпсоїдні, кулясті
перикарп	паренхімний, соковитий (ягоди, часто), склеренхімний, сухий (капсули, зрідка, <i>Monilicarpa</i> , <i>Cynophalla</i> , <i>Neocalyptocalyx</i>)	склеренхімний, сухий (капсули, самароїди (рідко), схизокарпії (зрідка))	склеренхімний, сухий (мономерикарпії або димерикарпії: стручки, стручечки, самароїди (рідко), схизокарпії (зрідка))
вторинна перетинка	відсутня або наявна, але ефемерна	відсутня	розвинена (широка, вузька), різною мірою редукована (<i>Thysanocarpus</i> , <i>Crambe</i> , <i>Pringlea</i> , <i>Clypeola</i> , <i>Raphanus</i> тощо), відсутня (амфікарпні види)
рамка	відсутня	розвинена, модифікована (<i>Oxystylis</i>) або відсутня (зрідка, <i>Buhsia</i>)	розвинена
розділовальна зона	відсутня або розвинена (зрідка)	розвинена (часто) або відсутня (рідко)	розвинена (різноманітно) або відсутня
студки	відсутні або наявні (тоді їх 2–4), при основі зрослі з основою зав'язі; гладенькі та шкірясті (часто)	наявні, 2 (3), відпадаючі (рідко разом із насінинами, <i>Oxystylis</i> , <i>Wislizenia</i>) або зрослі з основою зав'язі (<i>Polanasia</i> , <i>Arivela</i>); паралельні (зазвичай) або перпендикулярні рамці (зрідка, <i>Wislizenia</i> , <i>Oxystylis</i>); гладенькі, ребристі, здуті, напівсферичні	наявні, 2 (як виняток 3, 4, 6), різною мірою редуковані; відпадаючі (разом із насінинами у <i>Biscutella</i> і <i>Megacarpa</i>); паралельні або перпендикулярні рамці; гладенькі, плоскі, здуті, напівсферичні, горбисті, ребристі, човникоподібні тощо
<i>Насінини</i>			
кількість в одному плоді	1–38, багато	1–65, багато	багато, декілька, одна
розмір, форма, колір	5–30 мм завдовжки; сферичні, еліптичні, яйце-, ниркоподібні з вільними (зазвичай) кінцями, темні (часто), зелені (інколи), коричневі, жовтувато-коричневі, червонувато-коричневі	дрібні, 0,3–4 мм завдовжки; підково-, ниркоподібні з вільними чи з'єднаними кінцями; коричневі, світло-, червонувато-коричневі, жовтуваті, сірі, сріблясто-сірі, майже чорні	дрібні (до 2 мм завдовжки) або великі (8–17 мм завдовжки, зрідка); сферичні або стиснуті, яйцеподібні, продовгуваті, еліптичні, крилаті, кілуваті або безкрилі, ослизняються після зволоження (часто), жовті, коричневі, білі, чорні (зрідка)
насінні додатки	наявні (арилус, саркотеста, часто)	наявні (арилус, <i>Hemiscola</i> чи елайосоми, <i>Cleome</i>)	відсутні (без арилуса, саркотести й елайосом)
теста	тонка, товста чи здерев'яніла (інколи); гладенька або структурована	гладенька або структурована: зморшкувата, ребриста, горбиста, бородавчаста, з папілами, волосиста (інколи)	гладенька або структурована: сітчаста, драбинчаста, ребриста, папілозна, вічкувата, зморшкувата (зрідка, <i>Alliaria</i>); ослизняється після зволоження (часто)
ендосперм	незначний або відсутній (зрідка)	незначний або відсутній	відсутній або незначний (зрідка, <i>Megacarpa</i>)
проростання	наземне	наземне	наземне, підземне (зрідка, <i>Dentaria</i>)

Ознаки	Родини		
	<i>Capparaceae</i>	<i>Cleomaceae</i>	<i>Brassicaceae</i> s. str.
<i>Зародок</i>			
колір	білий, кремовий, жовтий, зелений (<i>Cynophalla</i>)	кремовий у різних відтінках	кремовий у різних відтінках
тип	вигнутий, складчастий дугоподібний; спинкокорінцевий, краєкорінцевий (рідко, <i>Boscia</i>)	вигнутий, дугоподібний; спинкокорінцевий, краєкорінцевий (зрідка, <i>Pedicellaria</i>)	зігнутий чи прямий (рідко, <i>Leavenwortia</i> , <i>Chorispora stricta</i>); спинкокорінцевий, краєкорінцевий
сім'ядолі	великі; листкоподібні (часто), по-різному закручені (спіральні чи навколо корінця), складені (кондуплікатні)	дрібні; напівциліндричні, вузькі, продовгуваті	різні за розміром; суцільні, виймчасті, дво- або трироздільні (<i>Lepidium sativum</i> , <i>Schizopetalum</i> , дуже рідко); плоскі (часто), листкоподібні (зрідка, <i>Lunaria</i>), складені вздовж (кондуплікатні) або впоперек (<i>Heliophila</i> , <i>Subularia</i>), закручені спіральні (<i>Bunias</i>)
анізокотилія	наявна (рідко, <i>Anisocapparis</i> , <i>Crateva</i> , <i>Monilicarpa</i>) чи відсутня	відсутня	наявна (зрідка, <i>Nasturtium</i> , <i>Barbarea</i> , <i>Calepina</i>) або відсутня
вісь корінець– гіпокотиль	коротка, конічна	видовжена, тонка	видовжена й тонка чи коротка та конічна

(соковитий) перикарп, зазвичай гладенький і шкірястий екзокарп, а також відсутня (нерозкривні плоди) або фрагментарно (тільки на межі карпел, унаслідок чого стулки й після дозрівання плодів залишаються прикріпленими до квітколожа) розвинена розділювальна зона. Найбільшим діапазоном варіабельності (в межах родини) відзначаються розмір, форма та консистенція перикарпу плодів, а до рідкісних структурних елементів останніх належать склеренхімний (сухий) перикарп, товстий екзокарп та ефемерна вторинна перетинка.

Для видів родини *Cleomaceae* характерні капсулярні плоди, які також мають різні форму та розмір, але переважають зазвичай видовжені, стручкоподібні, що можуть сягати 15 см завдовжки (*Tarenaya* Raf., *Hemiscola* Raf., *Gynandropsis* DC., *Cleoserrata speciosa* (Raf.) Iltis). Короткі, стручечкоподібні коробочки завдовжки 2–8 мм притаманні тільки окремим родам, наприклад, *Cleomella* DC. чи *Peritoma* DC. (Bentham, Hooker, 1862; Pax, 1891; Ruiz-Zapata, 2006; Zhang, Tucker, 2008a; Takhtajan, 2009; Pyinska, 2014).

Стручкоподібні капсули клеомових мають, на відміну від таких каперецевих, одноманітний за консистенцією перикарп – тільки склеренхімний, сухий. Характерні риси плодів цієї родини, які також відрізняють її від каперецевих, – відсутність у них вторинної (несправжньої) перетинки (*septum*) і розвиток рамки (*replum*). Щоправда, тільки в роді *Buhsia* рамка не утворюється, а в монотипному *Oxystylis* Torr. & Frem. вона модифікована (пе-

ревернута V-подібна). У *Cleomaceae* переважають розкривні плоди. Їхні стулки відокремлюються зазвичай від рамки водночас по всьому периметру (частіше) або поступово, в акропетальній послідовності (зрідка, наприклад, *Cleome aculeata* L.) (Ruiz-Zapata, 1997). У видів *Polanisia* Raf. та *Arivela* Raf. стулки залишаються прикріпленими до основи зав'язі. Інколи розділювальна зона може формуватися локально – лише в дистальній частині плоду й тоді стулки напіврозкривні (*Polanisia*), або із запізненням (*Peritoma*) – розкриваються не відразу, а через певний час після дозрівання. До дуже рідкісних у родині належать нерозкривні схізкарпії (*Wislizenia* Engelm., *Oxystylis* Torr. & Frém.) зі стулками, які стиснуті перпендикулярно рамці та зрослися між собою. Стулки таких капсул відпадають разом із насінинами, чим останні подібні до вузькоперетинчастих стручечків хрестоцвітих (Bentham, Hooker, 1862; Pax, 1891; Zhang, Tucker, 2008a; Takhtajan, 2009; Tucker, 2009; Tucker, Vanderpool, 2010).

Таким чином, сукупність найпоширеніших конструктивних особливостей плодів *Cleomaceae* охоплює: виразне переважання видовжених капсулярних плодів із більш-менш гладенькими стулками, існування склерифікованого сухого перикарпю, наявність рамки, а також одноманітну (тільки навколо ступок) локалізацію розділювальної зони. Комплексом рідкісних ознак відзначаються короткі стручечкоподібні коробочки з майже напівсферичними або горбистими стулками (*Cleomella*,

Peritoma), а також плоди, в яких відсутня (*Buhsia* Bunge) або модифікована (монотипний *Oxystylis*) рамка та розділювальна зона. Характерно, що рідкісні ознаки властиві зазвичай плодам оліго- чи монотипних родів.

У родині *Brassicaceae* s. str., як і в *Cleomaceae*, плоди тільки сухі (De Candolle, 1821; Bentham, Hooker, 1862; Prantl, 1891; Bush, 1939; Hedge, 1965; Hedge, Rechinger, 1968; Kotov, 1979; Hegi, 1986; Ball et al., 1993; Zhou et al., 2001; Dorofeyev, 2004a, b; Takhtajan, 2009; Al-Shehbaz, 2010, 2012). За особливостями структурної організації їх відносять до окремого типу (стручок) капсулярних плодів (Artiushenko, Fedorov, 1986; Takhtajan, 1964, 1991). Стручок (стручечок) може складатися з одного (мономерикарпій або односегментний стручок) чи двох (димерикарпій або двосегментний стручок чи стручечок) мерикарпіїв (Пуйська, 2013а, б). Димерикарпії, зокрема гетероартрокарпні (Voitenko, 1968, 1970, 1989), характерні для видів триби *Brassicaceae*. Як уже відомо, дистальна частина («носик») димерикарпіїв формується внаслідок проліферації клітин мезокарпії (Hall et al., 2006). До основних конструктивних елементів стручків і стручечків хрестоцвітих належать рамка, стулки, перетинка та розділювальна зона, які детально аналізувалися нами на прикладі видів флори України (Пуйська, 2013а, б).

Перетинка характерна для стручків і стручечків більшості видів і може бути широкою чи вузькою (широко- і вузькоперетинчасті плоди). Її відносять до родинних діагностичних ознак (De Candolle, 1821; Bentham, Hooker, 1862; Prantl, 1891; Bush, 1939; Hedge, 1965; Hedge, Rechinger, 1968; Kotov, 1979; Hegi, 1986; Zhou, 2001; Dorofeyev, 2004a, b; Takhtajan, 2009; Al-Shehbaz, 2010, 2012). У небагатьох видів, переважно тих, що мають димерикарпії, вона може бути більше чи менше недорозвиненою (*Crambe* L., *Coluteocarpus* Boiss.) або ж зовсім редукованою – в одногнізних нерозкритих стручечках (наприклад, *Clypeola* L.) або у схизокарпіїх, характерних тільки для кількох родів цієї родини (*Biscutella* L., *Megacarpaea* DC., *Cremolobus* DC.). Тоді стулки зростаються краями та відповідають від рамки разом із насінинами. Не мають перетинки також одногнізді (підземні) стручечки амфікарпних видів, зокрема *Cardamine chenopodiifolia* Pers., *Heterocarpus fernandesianus* Phil. (Voitenko, 1968). Отже, в хрестоцвітих перетинка плоду як структур-

на ознака може бути добре розвинена, редукована або відсутня (вторинно).

Рамка властива всім плодам (розкритим і нерозкритим) хрестоцвітих, що з'ясовано в результаті їхнього анатомічного й онтогенетичного дослідження (Brückner, 2000; Girin et al., 2010; Avino et al., 2012; Nahar et al., 2012). Зазвичай вона кругла, а в деяких видів плоска (*Cardamine* L.) (Al-Shehbaz, 2010, 2012).

У стручках і стручечках більшості видів розвиваються дві стулки. Тільки як виняток їх може бути три, чотири або шість (*Rorippa barbareaifolia* (DC.) Kitag., *Tropidocarpum capparideum* Greene) (Solms-Laubach, 1900; Bush, 1919, 1939; Podkolzyna, 1974; Gladis, Hammer, 1992; Al-Shehbaz, 2010, 2012). Постуть і розвиваються стулки двома основними способами: паралельно (*Arabis* L., *Barbarea* W.T. Aiton, *Cardamine*, *Descurainia* Webb & Berthel., *Hesperis* L., *Lunaria* L. та ін.) або перпендикулярно до лінії латеральних тичинок; в останньому випадку вони човникоподібні та кілюваті чи крилаті (*Noccaea* Kuntze, *Iberis* L., *Lepidium* L., *Capsella* Medik., *Teesdalia* W.T. Aiton та ін.). Унаслідок цього виділяють широко- та вузькоперетинчасті плоди.

Форма, консистенція та рельєф поверхні стулок у *Brassicaceae* s. str. також дуже розмаїті: плоскі, випуклі, вигнуті, кілюваті, кілювато-крилаті, гачкуваті, тонкі, товсті, здерев'янілі, гладенькі та безжилкові, невиразно- або грубожилкові, часто трьох-, п'яти- чи семижилкові. В димерикарпіїх стулки, як і рамка, можуть бути різною мірою редуковані (триба *Brassicaceae*).

Розділювальна зона в плодах хрестоцвітих має неоднакові локалізацію і здатність до функціонування, на відміну від двох інших споріднених родин. Найчисельнішими є види, у плодах яких вона утворюється між рамкою та стулками. В димерикарпіїх зона розділення формується між дистальним і проксимальним мерикарпіїми (*Cakile* Mill., *Rapistrum* Crantz., *Crambe*) або тільки на межі стулок і рамки (*Brassica*, *Eruca* Mill., *Erucastrum* C. Presl, *Hirschfeldia* Moench, *Sinapis* L., *Diploaxis*, *Kibera* Adans.) чи не функціонує зовсім (*Raphanus* L.). У дуже небагатьох видів вона відокремлює плід від плодоніжки (наприклад, *Calepina irregularis* (Asso) Thell.), а в поодиноких – її розташування та функціонування вельми специфічні, наприклад, у *Leptaleum filifolium* DC. відділяється тільки одна (адаксіальна) стулка плоду. Стручечкам лише двох

монотипних родів (*Neslia* Desv. і *Litwinowia* Woron.) властиве дуже рідкісне для хрестоцвітих явище – розвиток зони відокремлення між зав'яззю і стовпчиком, унаслідок чого останні відпадають від плодів (Bush, 1939; Dorofeyev, 2004a, b). У *Brassicaceae* доволі чисельною є група видів, в яких розвиток розділювальної зони уповільнений, що призводить до запізнілого розкривання плодів – через певний час після дозрівання (*Hesperis*, *Matthiola* W.T. Aiton, *Sperihedum* V.I. Dorof., *Neotorularia* Hedge & J. Leonard, *Velarum* (DC.) Rchb.). У нерозкривних плодах цілої низки родів (*Bunias* L., *Goldbachia* DC., *Isatis* L., *Cardaria* Desv., *Coronopus* Zinn, *Strigosella* Boiss.) розділювальна зона не функціонує. У багатьох хрестоцвітих (понад 40 родів), окрім гетероартрокарпії, спостерігається гетерокарпія. При цьому частина плодів однієї рослини мають зону відокремлення і розкриваються, а в інших – вона не функціонує (*Aethionema* W.T. Aiton, *Heterocarpus fernandesianus* Phil., *Cardamine chenopodiifolia* Pers., *Geococcus pusillus* J.L. Drumm. ex Harvey та ін.) (Voitenko, 1968, 1970, 1989).

Отже, «типовий набір» структурних елементів стручків і стручечків хрестоцвітих – це наявність вторинної перетинки, рамки, стулок і розділювальної зони. Але найхарактерніша особливість *Brassicaceae* s. str., порівняно з двома іншими родинами, – виразна пластичність конструкції плодів, що проявляється на різних етапах їхнього онтоморфогенезу. В результаті цього у хрестоцвітих спостерігаються два структурні типи стручків – мономерикарпії та димерикарпії, два основні способи розвитку стулок (паралельно або перпендикулярно до рамки), декілька варіантів локалізації розділювальної зони, а також дуже різноманітний рельєф поверхні стручків і стручечків. Конструктивна розмаїтість плодів хрестоцвітих доповнюється поширеним у родині явищем редукції, яке може стосуватися одного, кількох або всіх складових елементів їхньої будови. В результаті цих процесів родина *Brassicaceae* s. str. відзначається дуже широким діапазоном варіювання морфологічних ознак стручків і стручечків, що відрізняє її як від *Capparaceae*, так і від *Cleomaceae*.

Насінини (табл. 1). Кількість насінин в одному плоді в усіх родинях варіює від однієї до багатьох (De Candolle, 1821; Bentham, Hooker, 1862; Pax, 1891; Prantl, 1891; Bush, 1939; Kotov, 1979; Zhou et al., 2001; Cornejo, Iltis, 2008a, b; Zhang, Tucker,

2008a, b; Cornejo, 2009; Takhtajan, 2009; Tucker, 2009, 2010; Tucker, Vanderpool, 2010; Al-Shehbaz, 2010, 2012; Iltis et al., 2011; Ilyinska, 2014). Їхні розмір і форма також мінливі в межах кожної родини. Однак у каперцевих насінини більші, порівняно з двома іншими родинами. В *Atamisquea emarginata* Miers ex Hook. et Arn. вони, наприклад, 3,5–5,0 мм, а в *Capparis versicolor* Griffith і *C. formosana* Hemsley – до 20,0–24,0 мм завдовжки. В кольорі насінин усіх трьох досліджених родин переважають різні відтінки коричневого, нечасто спостерігаються чорний, білий, сірий чи зелений. Також в усіх родинях насінини можуть бути сферичними або дещо стиснутими та продовгуватими. Для каперцевих характерні ниркоподібні насінини з неглибокою щілиною між їхніми сім'ядольним і корінцевим кінцями, а також із саркотестою, арилусом чи трихомами (*Colicodendron martianum* Cornejo, *Crateva*, *Capparis*, *Sarcotocicum* Cornejo & Iltis, *Cynophalla* J. Presl, *Capparidastrum*) (Cornejo, Iltis, 2008a, b; Iltis et al., 2011). Теста насінин у цій родині може бути тонкою та гладенькою або цупкою і крихкою чи виразно скульптурованою, але детально вона досліджена в небагатьох видів (Iltis et al., 2011). Ендосперм наявний у невеликій кількості, дуже зрідка його немає зовсім.

У родині *Cleomaceae* насінини значно дрібніші, ніж у каперцевих, особливо в родах *Peritoma*, *Wislizenia*, *Polanisia* вони всього 0,3–0,9 мм завдовжки. Дещо більші – у видів *Tarenaya* (2,2 мм), *Hemiscola* (2,8 мм), *Cleomella* (3,0 мм), *Cleoserrata* Iltis (3,5 мм) (Tucker, Vanderpool, 2010; Short, 2011; Ilyinska, 2014). Арилус мають насінини тільки в окремих родах (наприклад, *Hemiscola*, *Sarcotocicum*, частина видів *Cleome*), а щілина між їхніми сім'ядольним і корінцевим кінцями значно глибша та затуляється плівкою, на відміну від таких *Capparaceae* (Sánchez-Acebo, 2005; Cornejo, Iltis, 2008a; Aparadh, Karadge, 2010; Iltis et al., 2011). Доволі часто насінини клеомових мають елайосоми (Short, 2011). Насіннева шкірка (теста) може бути гладенькою або по-різному скульптурованою. Для насінин цієї родини особливо характерна поперечна та поздовжня ребристість тести, виразність якої може відрізняти види одного й того самого роду (Sánchez-Acebo, 2005; Aparadh, Karadge, 2010). Ендосперм незначний або зовсім відсутній.

Види *Brassicaceae* s. str., як і такі клеомових, мають доволі дрібні насінини. Менше 1 мм завдовжки

вони в *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl, *Erophila verna* (L.) Cheval., видів *Rorippa*, дещо більші (2–4 мм) – у родах *Brassica*, *Eruca*, *Matthiola*, *Succowia* Medik., *Isatis*, доволі великі (5–8 мм) у *Fibigia* Medik. та *Lunaria* і, мабуть, одні з найбільших (17 мм завдовжки) в *Megacarpaea* (Vaughan, Whitehouse, 1971; Rodionova, 1982, 1992; Khalik, Van Der Maesen, 2002). Форма насінин може бути сферичною, овальною, стиснуто-овальною, еліпсоїдною і продовгуватою. На відміну від двох інших родин, насінини *Brassicaceae* s. str. не мають арилуса, елайосом чи саркотести. У багатьох (але не в усіх) видів вони можуть бути крилаті або кілюваті чи ослизнюватися після зволоження (Pyinska, Nitcenko, 2010a, b; Kasem et al., 2011). Мікроскопічно виділяють сім основних типів поверхні тести, зокрема гладеньку, сітчасту, драбинчасту, ребристу, папілозну, вічкувату та зморшкувату (Vaughan, Whitehouse, 1971). У клітинах тести насінин багатьох видів можуть накопичуватися полісахариди, внаслідок чого вони ослизнюються після зволоження. Як правило, таке явище характерне для видів посушливих екоотопів (Pyinska, Nitcenko, 2010a, b). Ендосперм насінинам *Brassicaceae* s. str. не властивий і може спостерігатися тільки як виняток (*Megacarpaea*) (Rodionova, 1992).

У всіх родин насінини проростають наземно. Підземне проростання відоме тільки у видів роду *Dentaria* L.

Зародки. Зародки каперцевих білі, кремові, жовті чи зелені (табл. 1). У більшості видів вони вигнуті чи дугоподібні, спинкокорінцеві. Краєкорінцеві властиві небагатьом із них, наприклад, зародкам роду *Boscia*. Дуже характерна особливість каперцевих – наявність великих і по-різному складених або закручених сім'ядоль (Pax, 1891; Franceschini, Tressens, 2004; Cornejo, Iltis, 2008a, b; Cornejo, 2009; Tucker, 2010; Iltis et al., 2011). Окремим видам (*Anisocapparis* Cornejo & Iltis, *Crateva*, *Monilicarpa*) притаманна анізокотилія. Більша сім'ядоля може бути товстою і пристосованою для накопичення крохмалю, а менша – дуже редукованою. Вісь корінець–гіпокотиль конічна та коротка (Zhang, Tucker, 2008a; Cornejo, Iltis, 2008a, b; Cornejo, 2009; Tucker, 2010; Iltis et al., 2011).

Клеомові мають одноманітніші за будовою зародки, порівняно з каперцевими. У більшості видів вони кремові в різних відтінках, дугоподібні чи ви-

гнуті (повторюють форму насінини) та спинкокорінцеві. Дуже зрідка корінець може розташовуватися в щілині між сім'ядолями (*Pedicellaria*), й тоді такі зародки відносять до краєкорінцевого типу. Сім'ядолі також доволі одноманітні за будовою. Зазвичай вони напівциліндричні, вузькі та продовговаті, з тупими верхівками (Pax, 1891; Zhang, Tucker, 2008b; Takhtajan, 2009; Tucker, Vanderpool, 2010; Iltis et al., 2011).

У хрестоцвітих зародки також кремові з різними відтінками та зігнуті (спинкокорінцеві чи краєкорінцеві). Прямі (*orthorriza*) спостерігаються тільки у видів роду *Leavenwortia* та *Chorispora stricta* (= *Orthorrhiza persica* Stapf) (De Candolle, 1821; Pax, 1891; Pyinska, Nitcenko, 2011; Al-Shehbaz, 2010, 2012). Сім'ядолі різні за формою та розмірами. До найпоширеніших належать суцільні, рівні та плоскі. У флорі України, наприклад, вони властиві видам 55 родів (Pyinska, Nitcenko, 2011). Дво- або трироздільні належать до дуже рідкісних (*Schizopetalum*, *Lepidium sativum*), як і великі листкоподібні (*Lunaria*). Залежно від конфігурації вони бувають: кондулікватні (*orthoplotal*) – складені та виїмчасті (триба *Brassicaceae*), спіральні закручені (*spirolobal*; *Bunias*, *Erucaria*), двічі складені (*diplecolobal*; *Subularia*, *Heliophila*, *Chamira* та ін.). Зрідка у хрестоцвітих, як і в каперцевих, спостерігається анізокотилія (*Calepina*, *Nasturtium*, *Barbarea*). Вісь корінець–гіпокотиль зародка *Brassicaceae* доволі варіює за довжиною і товщиною, на відміну від двох інших родин.

Отже, насінини всіх трьох родин, які можна розглядати як *Brassicaceae* s. l., мають доволі широкі діапазони прояву більшості ознак їхньої конструкції. Проте для кожної родини характерний свій, особливий, набір структурних складових, як і для плодів цих родин. Так, насінинам каперцевих властиві сферична форма, арилус, саркотеста, добре розвинена насінна шкірка, незначний ендосперм, вигнутий чи дугоподібний спинкокорінцевий зародок зі скрученими сім'ядолями та короткою конічною віссю гіпокотиль–корінець, а також неглибока вільна щілина між їхніми сім'ядольним і корінцевим кінцями.

Насінини клеомових за наявністю арилуса чи елайосом і переважанням сферичної форми зближуються з такими каперцевих, від яких відрізняються виразною та зарослою щілиною між сім'ядольним і корінцевим кінцями, дово-

лі одноманітними за формою (продовгуватими) сім'ядолями та видовженою і тонкою віссю гіпокотиль—корінець.

Хрестоцвітним великою мірою властиві насінини сферичної або більш-менш стиснутої форми, крилаті чи безкрилі, без саркотести, арилуса й ендосперму, із по-різному структурованою тестею, яка може ослизнюватися, зігнуті спинкокорінцеві або краєкорінцеві зародки з плоскими, рівними чи кондуплікатними сім'ядолями та мінливою довжиною вісі гіпокотиль—корінець.

Порівняння даних, наведених у табл. 1, показує, що між трьома дослідженими родинами майже відсутні апоморфні ознаки плодів і насінин. До них можна віднести тільки рамку (*replum*), яка відрізняє плоди *Brassicaceae* s. str. і *Cleomaceae* від таких *Capparaceae*, перетинку, що спостерігається лише в *Brassicaceae* s. str., та, можливо, дугоподібно вигнутий зародок, наявний у *Cleomaceae* та *Capparaceae* і відсутній у хрестоцвітих. Щоправда, конфігурація зародка вивчена далеко не в усіх видів цих родин. Усі інші досліджені ознаки плодів і насінин у цих родинях перекриваються. Різниця між родинами полягає в розвитку певного комплексу переважаючих проявів тієї чи іншої структурної особливості плодів і насінин. Отже, кожна сучасна родина відрізняється від іншої не унікальними, а сукупністю найбільш поширених, типових, ознак плодів і насінин, що сформувалися в процесі їхнього історичного розвитку. Як показало наше дослідження, таке явище характерне не тільки для плодів чи насінин, а й для суцвіть, квіток і вегетативних органів рослин (Pyinska, 2015a, b).

Історичні тенденції розвитку плоду та насінин *Brassicaceae* s. l. пов'язані, безумовно, з основним напрямом їхньої еволюції у покритонасінних. Стосовно останніх припускають, зокрема, що первинні покритонасінні мали сухі плоди, а інтенсивний розвиток і диверсифікація соковитих плодів пов'язані з початком Третинного періоду, коли оптимізувалася температура і зросла вологість субстрату та повітря. Саме тоді почали формуватися тропічні ліси, з одного боку, а з другого — розпочалася радіація птахів і ссавців, які, живлячись такими плодами, сприяли їхньому розповсюдженню (Takhtajan, 1964; Eriksson et al., 2000; Eriksson et al., 2000; Tiffney, 2004; Eriksson, 2008; Lorts et al., 2008). Деякі автори (Lorts et al., 2008) подальшу еволюцію сухих розкривних і нерозкривних плодів

пов'язують із відкритими ектопами різноманітних незаліснених територій, де важливим агентом розсіювання плодів чи насінин міг бути вітер. На користь такої гіпотези свідчить, на думку цих дослідників, той факт, що серед сучасних трав'яних рослин рівнин, прерій, степів і пустель переважають такі, що мають сухі плоди, тоді як у тропічних лісах численні види із соковитими плодами (Lorts et al., 2008).

Отже, можна припустити, що анцесторний тип *Brassicaceae* s. l. мав сухі плоди, які в процесі його історичного розвитку еволюціонували в трьох основних напрямках — константно-термофільному (переважно в межах тропіків, *Capparaceae*), ксерофільному (сезонно-сухі ектопи субтропічної і тропічної зон, *Cleomaceae*) та ксеро-криофільному (різноманітні біотопи зони континентального клімату, *Brassicaceae* s. str.).

У першому випадку відбулося розростання тканин мезо- та(чи) ендокарпії і формування соковитого плоду (*Capparaceae*), що можна розглядати як пізню пролонгацію (Takhtajan, 1964, 1991). Цікаво, що такі плоди характерні для видів цієї родини як у Старому, так і в Новому Світі. Наприклад, із 18 родів неотропічних каперецевих види 13 з них мають соковиті плоди (Cornejo, 2009).

Адаптація сухого первинного плоду до сезонно-посушливих умов існування в тропічно-субтропічному кліматі (*Cleomaceae*) не призвела до радикальних структурних модифікацій його конструкції. Основні зміни полягали в редукції розміру плоду, склерифікації клітин різних тканин і як наслідок, можливо, — в розвитку рамки, удосконаленні способів розсіювання насінин (окремо, разом із цілим плодом чи його частиною).

Найбільш конструктивно вагомим виявився крио-ксерофільний напрям історичного розвитку, пов'язаний з освоєнням ектопів континентального клімату (*Brassicaceae* s. str.), що зумовило також зміну агентів розповсюдження плодів і насінин. Цей еволюційний напрям супроводжувався значним урізноманітненням будови плоду шляхом збільшення еволюційної пластичності різних його структурних елементів. До найпоширеніших можна віднести проліферацію мезокарпії (медільна девіація), внаслідок чого сформувався новий унікальний тип плоду, димерикарпій, значну диверсифікацію способів локалізації розділювальної зони, а також нерівномірний ріст і розвиток

екзокарпію (термінальна девіація), що зумовило розмаїтість рельєфу поверхні плодів, зокрема формування крилатих чи кілюватих стулок. Поповнює спектр структурних перебудов плоду зменшення його розміру (в хрестоцвітих більш поширене, порівняно з двома іншими родинами) та редукція (часткова або повна) перетинки. Заслуговує на увагу розвиток у *Cleomaceae* та *Brassicaceae* s. str. подібних за конструкцією вузькоперетинчастих плодів із стиснутими перпендикулярно рамці стулками, які можуть зростатися між собою. У першій родині такі плоди властиві лише двом родам (*Wislizenia*, *Oxystylis*), а в другій – характерні для багатьох. Щоправда, зростання стулок – дуже рідкісне явище хрестоцвітих і спостерігається тільки у видів трьох родів – *Biscutella*, *Megacarpa* та *Cremolobus*. Такий розвиток подібної структури плодів у двох родинях корелює із більшою подібністю їхньої екологічної приуроченості, порівняно із такою у *Capparaceae*, і є прикладом вторинного, конвергентного, елементу еволюції названих родин.

У родині *Brassicaceae* s. str. заслуговує на увагу і той факт, що в багатьох видів із вузькоперетинчастими плодами спостерігається кореляція між розвитком таких плодів і формуванням моносиметричних віночків їхніх квіток (Busch, Zachgo, 2007; Busch et al., 2012; Savriama et al., 2012). Це дає підставу припустити, що вузькоперетинчасті стручки та стручечки, як і зигоморфні квітки, в цій родині є вторинними.

Історичні тенденції розвитку насінин *Brassicaceae* s. l., зокрема зародків, узгоджуються з відповідними напрямками структурних перебудов плодів цієї групи рослин. Спостерігається, зокрема, чітка історична тенденція до зменшення розміру насінин. Виразної редукції зазнала також насінна шкірка (теста) внаслідок термінальної абрєвіації, в результаті чого насінини *Brassicaceae* s. str. втратили ендосперм, саркотесу, арилус та елайосоми, які часто притаманні таким у *Capparaceae* (значною мірою) та *Cleomaceae*. Можна припустити, що розвинені крило чи кіль навколо насінин багатьох видів хрестоцвітих – це «залишки» саркотести каперцевих.

Структурно-еволюційні зміни будови насінин, як і плодів загалом, обумовлені комплексом чинників, серед яких важливе місце належить адаптації до різних способів дисемінації. Якщо для каперцевих і клеомових характерні міркеохорія чи інший

тип «активної» зоохорії (корелює із соковитими плодами в каперцевих), то хрестоцвітим властиві анемохорія (завдяки дуже дрібним, легким і крилатим насінинам) і «пасивна» зоохорія (прилипання ослизливих насінин). Клеомові у цьому плані займають проміжне положення – вони мають сухі плоди як хрестоцвіті, але за особливостями будови насінин (ниркоподібна форма, наявність арилуса чи елайосом, дугоподібний зародок) більше подібні до каперцевих.

Адаптація до існування в континентальному кліматі обумовила, можливо, підземний спосіб проростання насінин, що спостерігається (щоправда, зрідка – *Dentaria*) у *Brassicaceae* s. str., однак такий спосіб невідомий у двох інших субтропічно-тропічних родинях. З історичного погляду привертає увагу і той факт, що в усіх трьох досліджуваних родинях (або *Brassicaceae* s. l.) типовими є спинкокорінцеві зародки. Причому в каперцевих і клеомових вони переважають, тоді як у хрестоцвітих спостерігаються часто поряд із краєкорінцевими. Отже, можна припустити, що анцесторний тип *Brassicaceae* s. str. мав саме спинкокорінцевий зародок. Конфігурація сім'ядоль великою мірою обумовлена, мабуть, ступенем склеренхіматизації насінної шкірки або плодів (особливо у хрестоцвітих). Можливо, тому насінинам каперцевих (особливо із саркотестою і здерев'янілим ендокордом, що разом формує товсту та тверду насінну шкірку) властиві по-різному скручені сім'ядолі, а таким більшості хрестоцвітих із тонкою тестою – плоскі та рівні або кондулікати. Прояв іншої конфігурації сім'ядольних листків у *Brassicaceae* s. str. є рідкісним. Вони притаманні зазвичай поодиноким видам або їхнім невеликим групам. Певною мірою сукулентні (напівциліндричні) та достатньо одноманітні за формою сім'ядолі клеомових можуть бути свідченням дуже давньої адаптації видів цієї родини до існування як у посушливих, так і в доволі засолених біотопах. Подібні за консистенцією сім'ядолі мають і деякі хрестоцвіті (*Brassica*, *Cakile*, *Neslia* тощо); це можна розглядати як ще один доказ паралельного еволюційного розвитку *Cleomaceae* та *Brassicaceae* s. str.

Узагальнення даних про діапазон варіювання морфологічних ознак плодів і насінин, наведених у цій статті, та відповідних показників щодо вегетативних органів рослин, суцвіття і квіток (Пуїнська, 2015а, б), дає змогу визначити комплекс структурно-морфологічних рис гіпотетичного анцестор-

ного типу *Brassicaceae* s. l. і розглянути ймовірні основні еволюційні напрями його трансформації, а також оцінити загальний характер історичного розвитку *Brassicaceae* s. str. Дуже вірогідно, що первинним типом *Brassicaceae* s. l. були деревні рослини з ортотропними пагонами, одноманітними на одній рослині вічнозеленими простими листками, простими, рацемозними, малоквітковими суцвіттями, великими актиноморфними квітками з непостійним числом чашолистків і пелюсток, видовженим квітколожом та мінливою кількістю елементів андроцею і гінецею, а також сухими нерозкривними плодами з відсутніми рамкою, стулками та розділювальною зоною, численними та доволі крупними, більш-менш сферичними насінинами, що мали дугоподібно вигнутий спинкокорінцевий зародок. Подальша еволюція первинного типу *Brassicaceae* s. l. відбувалася, як зазначалося вище, у трьох основних напрямках: константно-термофільному (тропічна зона), ксерофільному (сезонно-посушлива зона тропіків і субтропіків) та кріо-ксерофільному (біотопи зони континентального клімату), в результаті чого сформувалися три сучасні родини: *Capparaceae*, *Cleomaceae* та *Brassicaceae* s. str.). Зважаючи на ступінь філогенетичної спорідненості названих трьох родин, доведена молекулярно-біологічними дослідженнями, можна виділити основні напрями спеціалізації окремих структур вегетативних органів рослин, суцвіття, квіток, плодів і насінин у межах *Brassicaceae* s. l. (табл. 2).

Загальний характер еволюції *Brassicaceae* s. str. досліджували багато авторів (De Candolle, 1821; K. Prantl, 1891; Hayek, 1911; Schulz, 1936; Dvořák, 1971, 1972, 1973; Takhtajan, 1966, 1987; Avetisian, 1983, 1990; Dorofeyev, 2004a; та ін.). Визначено основні напрями історичної трансформації майже 20 морфологічних ознак. Наведений комплекс структурно-морфологічних рис гіпотетичного анцесторного типу *Brassicaceae* s. l. і досліджені ймовірні основні еволюційні шляхи зміни його складових дають змогу переглянути еволюційно-морфологічні ряди, які використовують як критерії примітивності або спеціалізації тих чи інших структур хрестоцвітих. Можна вважати, що первинні *Brassicaceae* s. str. належали до деревних, а не трав'яних рослин. Пристосування до холодних або посушливих умов існування позначилося насамперед на специфіці функціонування меристем — зменшувало тривалість і змінювало характер їхньої

діяльності, а також прискорювало перехід від вегетативної фази розвитку до генеративної. Внаслідок цього скорочувалася тривалість вегетації рослин, зменшувалася здерев'яніла їхня частина та формувалися кущі, напівкущики, трав'яні полікарпіки, монокарпіки тощо, часто розвивалися плагіотропні пагони та гетероморфні листки. Головно високі температури призвели, мабуть, до формування уривчастого способу функціонування меристеми, що спричинило нерівномірне розростання перикарпу, внаслідок чого утворювалися крилаті плоди або такі з різноманітними виростами. Формування димерикарпіїв хрестоцвітих шляхом розростання мезокарпу також є наслідком такого процесу. Так само можна припустити, що ксерофілізація умов існування обумовила склеренхіматизацію клітин плацентарної ділянки плодів, унаслідок чого сформувалася рамка (perlum). Редукційного розвитку зазнали й інші структурні елементи рослин — приквітки, квітки та їхні складові, плоди (короткі), насінини (без насінних додатків, дрібні). Спрощення будови та стабілізація основних конструктивних елементів квітки обумовлені і переходом анцесторного типу хрестоцвітих від зоо- до анемохорії, що, можливо, стимулювало розвиток у плодах розділювальної зони, втрату насінинами арилуса, елайосом, інших додатків, а також зменшення їхнього розміру та компактніше розташування зародка (дугоподібний проти зігнутого із сім'ядолями, що прилягають до корінця).

Таким чином, широкий діапазон прояву морфологічних ознак не тільки плоду та насінин, а й певною мірою — квіток, суцвіть і вегетативних органів рослин сучасної родини хрестоцвітих (*Brassicaceae* s. str.) сформувався в результаті освоєння анцесторним типом *Brassicaceae* s. l. дуже різноманітних кріо-ксерофільних екоотопів зони континентального клімату.

Паралельне освоєння різними групами хрестоцвітих подібних за екологією біотопів призвело до формування на основі одного анцесторного типу великої кількості плезіоморфних ознак, що властиві як вегетативним, так і генеративним органам рослини (плоду, насінинам, квітці, суцвіттю).

Висновки

Для *Brassicaceae* s. l. характерні широкі спектри морфологічних ознак плодів і насінин, які в межах *Capparaceae*, *Cleomaceae* та *Brassicaceae* s. str.

Таблиця 2. Основні напрями еволюції морфологічних ознак вегетативних і генеративних органів *Brassicaceae* s. l.

Table 2. The general evolutionary trends of morphological characters of vegetative and generative organs in *Brassicaceae* s. l.

Тривалість вегетації: вічнозелені → сезоннозелені → постійнозелені
Цвітіння: нічне → вечірнє → денне
Опушення: прості волоски: багатоклітинні → одноклітинні; залозисті трихоми: відсутні → наявні
Життєві форми: дерева → кущі (ортотропні → виткі) → трав'яні полікарпіки → монокарпіки → однорічники
Пагони: ортотропні → плагіотропні
Листки: мономорфні (прості → складні) → диморфні
Гетерофілія: відсутня → наявна
Суцвіття: рацемозне: просте → складне → складене; малоквіткове → багатоквіткове; малоквіткове → квітки поодинокі
Квітки: великі → дрібні; актиноморфні → зигоморфні; із мінливим числом елементів (чашолистків, пелюсток, тичинок, карпел) → із фіксованим числом елементів; з подвійною оцвітиною → із редукованими пелюстками
Чашолистки: диморфні → мономорфні
Квітколоже: видовжене → плоске
Нектарні структури: нектарний диск → нектарне кільце → фрагментарні нектарники
Андрофор: наявний → відсутній
Гінофор: розвинений → відсутній
Зав'язь: багато-двогнізда → одногнізда → псевдодвогнізда
Стовпчик: відсутній → розвинений → редукований
Запилення: алогамія (протогінія, протандрія) → автогамія → клейстогамія
Плоди: видовжені → короткі
Перикарп: склеренхімний → паренхімний → склеренхімний; тонкий → товстий → здерев'янілий; однорідний за структурою → потовщений → нерівномірно розрослий із різноманітними виростами
Рамка: відсутня → розвинена
Розділювальна зона: відсутня → розвинена; локалізована: одноманітно → різноманітно
Стулки: відсутні → наявні
Насінини: багато → декілька → одна; великі → дрібні; із додатками (арилус, саркотеста, елайосоми) → без додатків
Теста: товста → здерев'яніла → тонка
Зародок: вигнутий → складчастий → зігнутий → прямий; спинкокорінцевий → краскорінцевий

частково перекриваються. Апоморфні ознаки в структурі останніх є рідкісними. До них належать рамка (replum; відрізняє плоди *Brassicaceae* s. str. і *Cleomaceae* від таких *Capparaceae*), перетинка (septum; спостерігається тільки у плодах *Brassicaceae* s. str.) та, можливо, дугоподібний зародок (наявний у *Cleomaceae* та *Capparaceae* і відсутній у хрестоцвітих). Інші особливості конструкції плодів і насінин належать до плезіоморфних ознак.

Кожна родина відзначається не тільки апоморфними ознаками, а й своєрідним поєднанням комплексів найбільше поширених і рідкісних структурних елементів плодів і насінин. У родині *Capparaceae* до перших належать ягодоподібні плоди з паренхімним (соковитим) перикарпом, неструктурованим одноманітним шкірястим екзокарпом, відсутньою (нерозкривні плоди) або фрагментарно розвиненою розділювальною зоною, а також ниркоподібні чи сферичні насінини з арилусом, саркотестєю чи трихомами, добре розвиненою твердою насінною шкіркою, вигнутим спинкокорінцевим зародком зі скрученими сім'ядолями та короткою кінчною віссю гіпокотиль—корінець, а також із вільною щілиною між сім'ядольним і корінцевим кінцями. Рідкісні структурні елементи — це склеренхімний (сухий) перикарп, товстий екзокарп, ефемерна вторинна перетинка та краскорінцеві зародки.

Родина *Cleomaceae* відзначається виразним переважанням видовжених капсулярних плодів із рамкою та стулками, паралельними рамці, склерифікованим сухим перикарпом та одноманітною локалізацією розділювальної зони, а насінини — підково- чи ниркоподібною формами, переважанням елайосом, скульптурованою або ребристою (поперечною і повздовжньою) тестєю, спинкокорінцевим зародком із одноманітними за формою сім'ядолями та видовженою і тонкою віссю гіпокотиль—корінець, вільною чи зарослою щілиною між сім'ядольним і корінцевим кінцями та відсутньою анізокотилією. До рідкісних ознак належать: короткі стручечкоподібні коробочки з майже напівсферичними або горбистими стулками, плоди з відсутньою або модифікованою рамкою, а також відсутність розділювальної зони.

Найхарактерніша особливість плодів *Brassicaceae* s. str. — виразна пластичність їхньої конструкції, яка доповнюється дуже поширеним у родині явищем редукції, в результаті чого у хрестоцвітих спосте-

рігаються два структурні типи стручків – моно- та димерикарпії, два основні способи розвитку стулок (паралельно або перпендикулярно рамці), декілька варіантів локалізації розділювальної зони, наявність не тільки рамки, а й перетинки, рівномірний або уривчастий ріст і розвиток екзокарпії, що зумовлює дуже різноманітний рельєф поверхні плодів, зокрема формування крилатих чи кілюватих стулок. Крилатим чи безкрилим насінинам хрестоцвітних найчастіше властиві: сферична або більш-менш стиснута форма, відсутність саркотести, арилуса й ендосперму, по-різному структурована теста, яка може ослизнюватися, декілька типів зародків із різноманітно орієнтованими сім'ядолями та мінливою довжиною вісі гіпокотиль–корінець.

Головні еволюційні тенденції трансформації елементів структури генеративних і вегетативних органів рослин обумовлені адаптивним розвитком анцесторного типу *Brassicaceae* s. l. у трьох основних напрямках – константно-термофільному (переважно тропіки, *Capparaceae*), термо-ксерофільному (сезонно-сухі екотопи субтропіків і тропіків, *Cleomaceae*) та кріо-ксерофільному (різноманітні біотопи зони континентального клімату, *Brassicaceae* s. str.).

Радіація анцесторного типу *Brassicaceae* s. l. в регіони сезонного клімату обумовила, можливо, перехід від зоо- до анемохорії і була, мабуть, провідним фактором розвитку уривчастого способу функціонування меристем, а також спричинила редукцію різноманітних структурних елементів рослин, що врешті-решт призвело до формування окремої родини *Brassicaceae* s. str.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Al-Shehbaz I.A. et al. *Brassicaceae* Burnett. In: *Flora of North America north of Mexico*. N.Y. etc.: Oxford Univ. Press, 2010, vol. 7, pp. 224–746, available at: <http://www.eFloras.org>.
- Al-Shehbaz I.A., Milliken W., Klitgard B., Baracat A. Neotropical *Brassicaceae*. In: *Neotropikey – Interactive key and information resources for flowering plants of the Neotropics*. (2009 onwards), 2012, available at: <http://www.kew.org/science/tropamerica/neotropikey/families/Brassicaceae.htm>.
- Angiosperm Phylogeny Group (APG). An ordinal classification for the families of flowering plants, *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 1998, **85**(4): 531–553.
- Angiosperm Phylogeny Group II (APG II). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II, *Bot. J. Linnean Soc.*, 2003, **141**(4): 399–436.
- Angiosperm Phylogeny Group III (APG III). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III, *Bot. J. Linnean Soc.*, 2009, **161**(2): 105–121.
- Aparadh V.T., Karadge B.A. Seed ornamentation studies in some *Cleome* species, *Bioinfolet*, 2010, **7**(1): 73–76.
- Artiushenko Z.T., Fedorov A.I.A. *Atlas po opisatelnoi morfologii vysshikh rastenii*. Plod, Leningrad: Nauka, 1986, 392 pp. [Артиушенко З.Т., Федоров Ал.А. *Атлас по описательной морфологии высших растений*. Плод. – Л.: Наука, 1986. – 392 с.].
- Avetisian V.E. *Botan. J.*, 1983, **68**(10): 1297–1305. [Аветисян В.Е. Система семейства *Brassicaceae* // *Ботан. журн.* – 1983. – **68**(10). – С. 1297–1305].
- Avetisian V.E. *Botan. J.*, 1990, **75**(7): 1029–1032. [Аветисян В.Е. Обзор системы сем. *Brassicaceae* флоры Кавказа // *Ботан. журн.* – 1990. – **75**(7). – С. 1029–1032].
- 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): 20–24.
- Ball P.W., Heywood V.H., Akeroyd J.R. *Cruciferae*. In: *Flora Europaea*. Ed. 2. Eds T.G. Tutin, N.A. Burges, A.O. Chater et al., Cambridge: Univ. Press, 1993, vol. 1, pp. 313–417.
- Bentham G., Hooker J.D. *Genera plantarum*, London: Reeve et Company, 1862, vol. 1, 454 pp.
- Brückner C. Clarification of the carpel number in *Papaverales*, *Capparales*, and *Berberidaceae*, *Bot. Rev.*, 2000, **66**(2): 307.
- Busch A., Horn S., Mühlhausen A., Mummenhoff K., Zachgo S. Corolla monosymmetry: evolution of a morphological novelty in the *Brassicaceae* family, *Mol. Biol. Evol.*, 2012, **29**(4): 1241–1254.
- Busch A., Zachgo S. Control of corolla monosymmetry in the *Brassicaceae*: *Iberis amara*, *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 2007, **104**(42): 1614–1619.
- Bush N.A. *Cruciferae*. In: *Flora Sibiri i Dalnego Vostoka*, Petrograd: 1-ia Gos. typogr., 1919, вып. 3, pp. 177–272. [Буш Н.А. *Cruciferae* Juss. // *Флора Сибири и Дальнего Востока*. – Петроград: 1-я Гос. типогр., 1919. – Вып. 2. – С. 177–272].
- Bush N.A. *Cruciferae* Juss. In: *Flora SSSR (Flora URSS)*, Moscow; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1939, vol. 8, pp. 14–606. [Буш Н.А. *Cruciferae* Juss. // *Флора СССР*. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. – Т. 8. – С. 14–606].
- Cornejo X., Iltis H.H. Two new genera of *Capparaceae*: *Sarcotoxicum* and *Mesocapparis* stat. nov., and the reinstatement of *Neocalyptocalyx*, *Harvard Pap. Bot.*, 2008a, **13**(1): 103–116.
- Cornejo X., Iltis H.H. The reinstatement of *Capparidastrium* (*Capparaceae*), *Harvard Pap. Bot.*, 2008b, **13**(2): 229–236.
- Cornejo X., Milliken W., Klitgard B., Baracat A. Neotropical *Capparaceae*. In: *Neotropikey – Interactive key and information resources for flowering plants of the Neotropics* (2009 onwards), 2009, available at: <http://www.kew.org>.

- org/science/tropamerica/neotropikey/families/Capparaceae.htm.
- De Candolle A.P. *Regni vegetabilis Systema naturale*, Parisiis, 1821, vol. 2, 745 pp.
- Dorofeyev V.I. *Krestotsvetnye (Cruciferae Juss.) Evropeiskoi Rossii i Severnogo Kavkaza*: Dr. Sci. Diss. Abstract, St. Petersburg, 2004a, 32 pp. [Дорофеев В.И. *Крестоцветные (Cruciferae Juss.) Европейской России и Северного Kavkaza*: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: спец. 03.00.05. «Ботаника». – СПб., 2004а. – 32 с.].
- Dorofeyev V.I. *Turczaninowia*, 2004b, 7(3): 76–87. [Дорофеев В.И. Плоды крестоцветных: разнообразие, строение, классификация, происхождение // *Turczaninowia*. – 2004b. – 7(3). – С. 76–87].
- Dvořák F. On the evolutionary relationship in the family *Brassicaceae*, *Feddes Repert.*, 1971, 82(5): 357–372.
- Dvořák F. Study of the characters of the genus *Malcolmia* R. Br. in Aiton. Part 3, *Feddes Repert.*, 1972, 83(4): 265–273.
- Dvořák F. Study of the characters of the genus *Malcolmia* R. Br. in Aiton. Part 4, *Feddes Repert.*, 1973, 84(4): 315–325.
- Eriksson O. Evolution of seed size and biotic seed dispersal in angiosperms: paleoecological and neocological evidence, *Int. J. Plant Sci.*, 2008, 169(7): 863–870.
- Eriksson O., Friis E.M., Pedersen K.R., Crane P.R. Seed size, and dispersal systems of Early Cretaceous angiosperms from Famalicão, Portugal, *Int. J. Plant Sci.*, 2000, 161(2): 319–329.
- Eriksson O., Friis E.M., Löfgren P. Seed size, fruit size, and dispersal systems in angiosperms from the Early Cretaceous to the Late Tertiary, *Amer. Naturalist*, 2000, 156(1): 47–58.
- Franceschini M.C., Tressens S.G. Morphology of fruits, seeds and embryos of Argentinian *Capparis* L. (*Capparaceae*), *Bot. J. Linnean Soc.*, 2004, 145(2): 209–218.
- 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): 329–338.
- Gladis T., Hammer K. Die ebener *Brassica*-Kollektion: *Brassica napus*, *B. nigra* und *B. rapa*, *Feddes Repert.*, 1992, 103: 469–507.
- Hall J.C., Sytsma K.J., Iltis H.H. Phylogeny of *Capparaceae* and *Brassicaceae* based on chloroplast sequence data, *Amer. J. Bot.*, 2002, 89(11): 1826–1842.
- Hall J.C., Tisdale T.E., Donohue K., Kramer E.M. Developmental basis of an anatomical novelty: heteroarthrocarpy in *Cakile lanceolata* and *Erucaria erucarioides* (*Brassicaceae*), *Int. J. Plant Sci.*, 2006, 167(4): 771–789.
- Hayek A. Entwurf eines *Cruciferens*-Systems auf phylogenetischer Grundlage, *Beih. Bot. Centr.*, 1911, 27(1), H. 2: 127–335.
- Hedge I. *Cruciferae*. In: *Flora of Turkey*. Ed. P.H. Davis, Edinburgh: Univ. Press, 1965, pp. 248–495.
- Hedge I., Rechinger K.H. *Cruciferae*. In: *Flora Iranica*. Ed. K.H. Rechinger, Graz: Acad. Druck- u. Verlagsanstalt, 1968, pp. 1–373.
- Hegi G. *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. 3 Aufl. Hrsg. W. Schultze-Motel, Berlin; Hamburg: Parey, 1986, Bd. 4, Hf. 1, 598 ss.
- Ijinska A.P. *Ukr. Bot. J.*, 2013a, 70(2): 168–177. [Льїнська А.П. Структурна різноманітність плодів видів родини *Brassicaceae* флори України // *Укр. ботан. журн.* – 2013а. – 70(2). – С. 168–177].
- Ijinska A.P. *Ukr. Bot. J.*, 2013b, 70(4): 467–478. [Льїнська А.П. Сучасні підходи до класифікації плодів *Brassicaceae* (на прикладі видів флори України) // *Укр. ботан. журн.* – 2013b. – 70(4). – С. 467–478].
- Ijinska A.P. *Ukr. Bot. J.*, 2014, 71(1): 29–35. [Льїнська А.П. Родина *Cleomaceae* у флорі України // *Укр. ботан. журн.* – 2014. – 71(1). – С. 29–35].
- Ijinska A.P. *Ukr. Bot. J.*, 2015a, 72(1): 8–18. [Льїнська А.П. Спектри морфологічних ознак *Brassicaceae* s. l.: вегетативні органи рослин // *Укр. ботан. журн.* – 2015а. – 72(1). – С. 8–18].
- Ijinska A.P. *Ukr. Bot. J.*, 2015b, 72(2): 122–134. [Льїнська А.П. Спектри морфологічних ознак *Brassicaceae* s. l.: суцвіття, квітка // *Укр. ботан. журн.* – 2015b. – 72(2). – С. 122–134].
- Ijinska A.P., Nitsenko L.M. *Ukr. Bot. J.*, 2010a, 67(2): 237–247. [Льїнська А.П., Ниценко Л.М. Реакція на зволоження насінин видів надтриби *Brassicidinae* V. Avet. (*Brassicaceae*) флори України // *Укр. ботан. журн.* – 2010а. – 67(2). – С. 237–247].
- Ijinska A.P., Nitsenko L.M. *Ukr. Bot. J.*, 2010b, 67(3): 381–397. [Льїнська А.П., Ниценко Л.М. Реакція на зволоження насінин видів надтриби *Sisimbriidinae* V. Avet. (*Brassicaceae*) флори України // *Укр. ботан. журн.* – 2010b. – 67(3). – С. 381–397].
- Ijinska A.P., Nitsenko L.M. *Ukr. Bot. J.*, 2011, 68(4): 560–569. [Льїнська А.П., Ниценко Л.М. Будова зародка видів родини *Brassicaceae* флори України // *Укр. ботан. журн.* – 2011. – 68(4). – С. 560–569].
- Iltis H.H., Hall J.C., Cochrane T.S., Sytsma K.J. Studies in the *Cleomaceae*. I. On the separate recognition of *Capparaceae*, *Cleomaceae*, and *Brassicaceae*, *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 2011, 98(1): 28–36.
- Kasem W.T., Ghareeb A., Marwa E. Seed morphology and seed coat sculpturing of 32 taxa of family *Brassicaceae*, *J. Am. Sci.*, 2011, 7(2): 166–178.
- Kers L.E. *Capparaceae*. In: *The families and genera of flowering plants*. Eds K. Kubitzki, C. Bayer, Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2003, vol. 5, pp. 36–56.
- Khalik K.A., Van der Maesen L.J.G. Seed morphology of some tribes of *Brassicaceae* (implications for taxonomy and species identification for the flora of Egypt), *Blumea*, 2002, 47(2): 363–383.
- Kotov M.I. *Brassicaceae* Burnett. In: *Flora Evropeyskoy chasti SSSR (Flora Partis Europae URSS)*, Leningrad: Nauka, 1979, vol. 4, pp. 30–148. [Котов М.И. *Brassicaceae* Burnett // *Флора Европейской части СССР*. – Л.: Наука, 1979. – Т. 4. – С. 30–148].

- Lorts C.M., Briggeman T., Sang T. Evolution of fruit types and seed dispersal: A phylogenetic and ecological snapshot, *J. Syst. Evol.*, 2008, **46**(3): 396–404.
- 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): 1134–1143.
- Pax F. *Capparidaceae*. In: *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. Eds A. Engler, K. Prantl, Leipzig: Verlag von W. Engelmann, 1891, Teil 3, Abt. 2, S. 209–236.
- Podkolzyna V.E. *Botan. J.*, 1974, **59**(5): 688–691. [Подколзина В.Е. Явление многотворчатости плода у видов *Brassica* // *Ботан. журн.* – 1974. – **59**(5). – С. 688–691].
- Prantl K. *Cruciferae*. In: *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. Eds A. Engler, K. Prantl, Leipzig: Verlag von W. Engelmann, 1891, Teil 3, Abt. 2, S. 145–206.
- Rodionova G.B. Polozhenie krestotcvetnykh i rodstvennykh semeistv v sisteme pokrytosemennykh po dannym embriologii. In: *Filogeniia vyssh. rasteniy*, Moscow: Nauka, 1982, pp. 110–111. [Родионова Г.Б. Положение крестоцветных и родственных семейств в системе покрытосеменных по данным эмбриологии // *Филогения высших растений*. – М.: Наука, 1982. – С. 110–111].
- Rodionova G.B. *Brassicaceae*. In: *Sravnitel'naiia anatomiia semian*. Ed. A.L. Takhtajan, St. Petersburg: Nauka, 1992, vol. 4, pp. 191–201. [Родионова Г.Б. *Brassicaceae* // *Сравнительная анатомия семян* / Ред. А.Л. Тахтаджян. – СПб.: Наука, 1992. – Т. 4. – С. 191–201].
- Ruiz-Zapata T. Los generos de las plantas de la familia *Capparidaceae* de Venezuela, *BioLlania*, 1997, **13**: 33–46.
- Ruiz-Zapata T. *Cleome* L. (*Capparaceae*) en el Estado Aragua, Venezuela, *Acta Bot. Venez.*, 2006, **29**(2): 315–334.
- Sánchez-Acebo L. A phylogenetic study of the New World *Cleome* L. (*Brassicaceae*, *Cleomoideae*), *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 2005, **92**(2): 179–201.
- Savriama Y., Gómez J.M., Perfectti F., Klingenberg C.P. Geometric morphometrics of corolla shape: dissecting components of symmetric and asymmetric variation in *Erysimum mediohispanicum* (*Brassicaceae*), *New Phytol.*, 2012, **196**(3): 945–954.
- Schulz O.E. *Cruciferae*. In: *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. Eds A. Engler, H. Harms, Leipzig: Verlag von W. Engelmann, 1936, Aufl. 2, Band 17, S. 227–658.
- Short P.S. *Capparaceae*. In: *Flora of the Darwin Region*. Eds P.S. Short, I.D. Cowie, 2011, vol. 1, pp. 1–24.
- Solms-Laubach H. (Graf zu). *Cruciferenstudien*. In: *Capsella Meegeri* Solms, eine neu entstandene Form der deutschen Flora, *Bot. Zeitung*, 1900, **58**: 167–190.
- Takhtajan A.L. *Osnovy evoliutsionnoi morfologii pokrytosemennykh*, Moscow; Leningrad: Nauka, 1964, 237 pp. [Тахтаджян А.Л. *Основы эволюционной морфологии покрытосеменных*. – М.; Л.: Наука, 1964. – 237 с.].
- Takhtajan A.L. *Sistema i filogeniya tsvetkovykh rastenii*, Moscow; Leningrad: Nauka, 1966, 611 pp. [Тахтаджян А.Л. *Система и филогения цветковых растений*. – М.; Л.: Наука, 1966. – 611 с.].
- Takhtajan A.L. *Sistema magnoliofitov*, Leningrad: Nauka, 1987, 439 pp. [Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. – Л.: Наука, 1987. – 439 с.].
- Takhtajan A. *Evolutionary trends in flowering plants*, New York: Columbia Univ. Press, 1991, 241 pp.
- Takhtajan A. *Flowering plants*. Ed. 2 [New York]: Springer, 2009, 906 pp.
- Tiffney B.H. Vertebrate dispersal of seed plants through time, *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 2004, **35**: 1–29. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132535
- Toelken H.R. *Capparaceae*. In: *Flora of South Australia*. Ed. 4. Eds J.P. Jessop, H.R. Toelken, Adelaide: South Australian Cover. Print. Division, 1986, vol. 1, pp. 373–375.
- Tucker G.C. *Capparaceae*. In: *Flora of North America north of Mexico*. Edit. comm., N.Y. etc.: Oxford Univ. Press, 2010, vol. 7, pp. 194–198.
- Tucker G.C., Milliken W., Klitgard B., Baracat A. Neotropical *Cleomaceae*. In: *Neotropikey – Interactive key and information resources for flowering plants of the Neotropics*. (2009 onwards), 2009, available at: <http://www.kew.org/science/tropamerica/neotropikey/families/Cleomaceae.htm>.
- Tucker G.C., Vanderpool S.S. *Cleomaceae*. In: *Flora of North America north of Mexico*. N.Y. etc.: Oxford Univ. Press, 2010, vol. 7, pp. 199–223.
- Vaughan J.G., Whitehouse J.M. Seed structure and the taxonomy of the *Cruciferae*, *Bot. J. Linn. Soc.*, 1971, **64**(4): 383–409.
- Voitenko V.F. *Botan. J.*, 1968, **53**(10): 1428–1439. [Войтенко В.Ф. Формы гетерокарпии в сем. *Brassicaceae* Burnett и их эволюционная оценка // *Ботан. журн.* – 1968. – **53** (10). – С. 1428–1439].
- Voitenko V.F. *Biull. MOIP*, 1970, **75**(3): 77–84. [Войтенко В.Ф. Эколого-географический и филогенетический анализ гетерокарпии в пределах семейства крестоцветных // *Бюлл. МОИП*. – 1970. – **75**(3). – С. 77–84].
- Voitenko V.F. *Botan. J.*, 1989, **74**(3): 281–197. [Войтенко В.Ф. Гетерокарпия (гетеродиаспория) у покрытосеменных растений: анализ понятия, классификация, терминология // *Ботан. журн.* – 1989. – **74**(3). – С. 281–197].
- Zhang M., Tucker G.C. *Cleomaceae*. In: *Flora of China*. Eds C.Y. Wu, P.H. Raven, D.Y. Hong, Beijing: Sc. Press, St. Louis: Missouri Bot. Gard. Press., 2008a, vol. 7, pp. 429–432.
- Zhang M., Tucker G.C. *Capparaceae*. In: *Flora of China*. Eds C.Y. Wu, P.H. Raven, D.Y. Hong, Beijing: Sc. Press, St. Louis: Missouri Bot. Gard. Press., 2008b, vol. 7, pp. 433–450.
- Zhou T.Y., Lu L.L., Yang G., Al-Shehbaz I.A. *Brassicaceae* (*Cruciferae*). In: *Flora of China (Brassicaceae through Saxifragaceae)*. Eds Zh.G. Wu, P.H. Raven, Beijing: Sc. Press, St. Louis: Missouri Bot. Gard. Press, 2001, vol. 8, pp. 1–193.

Рекомендує до друку
М.М. Федорончук

Надійшла 04.02.2016

Ільїнська А.П. **Спектри морфологічних ознак *Brassicaceae* s. l.: плід, насінини.** — Укр. ботан. журн. — 2016. — 73(3): 219—233.

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01004, Україна

Наведені результати порівняльного аналізу спектрів 20 морфологічних ознак плодів і насінин трьох близькопоряднених родин *Capparaceae*, *Cleomaceae* та *Brassicaceae* s. str., які за даними молекулярно-філогенетичних досліджень можуть складати *Brassicaceae* s. l. Показано, що всі три родини мають широкі спектри морфологічних ознак плодів і насінин. Апоморфні структури останніх є рідкісними. До таких належать рамка (replum; відрізняє плоди *Brassicaceae* s. str. і *Cleomaceae* від таких у *Capparaceae*), несправжня перетинка (septum; спостерігається тільки у плодах *Brassicaceae* s. str.) та, можливо, дугоподібний зародок (наявний у *Cleomaceae* та *Capparaceae* і відсутній у хрестоцвітних). Інші особливості конструкції плодів і насінин належать до плезіоморфних ознак. З'ясовано, що кожна родина відзначається своєрідним поєднанням комплексів найпоширеніших і рідкісних структурних елементів плодів і насінин. Комплекси таких ознак наведені для всіх трьох родин. Дискутуються визначальні історичні тенденції трансформації елементів структури генеративних і вегетативних органів хрестоцвітних. Припускається, що основні еволюційно-морфологічні модули досліджених сучасних родин обумовлені адаптацією анцесторного типу *Brassicaceae* s. l. до існування у константно-термофільних (здебільшого тропіки, *Capparaceae*), ксерофільних (сезонно-сухі екотопи субтропіків і тропіків, *Cleomaceae*) та крио-ксерофільних (різноманітні біотопи зони континентального клімату, *Brassicaceae* s. str.) умовах навколишнього середовища. Освоєння анцесторним типом *Brassicaceae* s. l. біотопів сезонного клімату спричинило, можливо, перехід від зоо- до анемохорії і було, мабуть, провідним фактором розвитку уривчастого характеру функціонування меристем, а також зумовило редукцію різноманітних структурних елементів рослин, що врешті-решт призвело до формування окремої родини *Brassicaceae* s. str.

Ключові слова: *Capparaceae*, *Cleomaceae*, *Brassicaceae*, плід, насінини, зародок, морфологія, еволюція, адаптація.

Ильинская А.Ф. **Спектры морфологических признаков *Brassicaceae* s. l.: плод, семя.** — Укр. ботан. журн. — 2016. — 73(3): 219—233.

Інститут ботаніки імені Н.Г. Холодного НАН України
ул. Терещенковская, 2, г. Киев, 01004, Украина

Приведены результаты сравнительного анализа спектров 20 морфологических признаков плодов и семян трех близкородственных семейств *Capparaceae*, *Cleomaceae* и *Brassicaceae* s. str., которые, согласно молекулярно-филогенетическим исследованиям, могут составлять *Brassicaceae* s. l. Показано, что все три семейства имеют широкие спектры морфологических признаков плодов и семян. Апоморфные структуры последних являются редкими. К ним принадлежат рамка (replum; отличает плоды *Brassicaceae* s. str. и *Cleomaceae* от таких *Capparaceae*), ложная перегородка (septum; наблюдается только в плодах *Brassicaceae* s. str.) и, возможно, дугообразный зародыш (имеется у *Cleomaceae* и *Capparaceae* и не характерен для крестоцветных). Другие особенности конструкции плодов и семян относятся к плезиоморфным признакам. Выяснено, что каждому семейству свойственно также своеобразное сочетание комплексов наиболее распространенных и очень редких структурных элементов плодов и семян. Комплексы этих признаков приведены для всех трех семейств. Дискутируются основные исторические тенденции трансформации элементов строения генеративных и вегетативных органов крестоцветных. Предполагается, что главные эволюционно-морфологические модули рассматриваемых современных семейств обусловлены адаптацией анцесторного типа *Brassicaceae* s. l. к существованию в константно-термофильных (преимущественно тропики, *Capparaceae*), ксерофильных (сезонно-сухие экотопы субтропиков и тропиков, *Cleomaceae*) и крио-ксерофильных (разнообразные биотопы зоны континентального климата, *Brassicaceae* s. str.) условиях окружающей среды. Освоение анцесторным типом *Brassicaceae* s. l. биотопов сезонного климата обусловило, вероятно, переход от зоо- к анемохории, и, возможно, было ведущим фактором развития прерывистого характера функционирования меристем, а также вызвало редукцию разнообразных структурных элементов растений, что в конечном итоге привело к формированию отдельного семейства *Brassicaceae* s. str.

Ключевые слова: *Capparaceae*, *Cleomaceae*, *Brassicaceae*, плод, семя, зародыш, морфология, эволюция, адаптация.