

ЛЬВІВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ ІМЕНІ ІВАНА ФРАНКА
МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ БОТАНІКИ ІМЕНІ М.Г.ХОЛОДНОГО
НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

ОДІНЦОВА АНАСТАСІЯ ВАЛЕРІЇВНА

УДК 582.5/9:581.461.581.471

ДИСЕРТАЦІЯ

**МОРФОГЕНЕЗ ПЛОДІВ РОСЛИН ФЛОРИ УКРАЇНИ:
МЕТОДИЧНІ АСПЕКТИ ТА АНАЛІЗ**

03.00.05 – ботаніка

Подається на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідні джерела



А. В. Одінцова

Київ – 2025

АНОТАЦІЯ

Одінцова А. В. Морфогенез плодів рослин флори України: методичні аспекти та аналіз. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю 03.00.05 - "Ботаніка". – Інститут ботаніки імені М.Г.Холодного НАН України, Київ, 2025.

Дисертація присвячена обґрунтуванню нового наукового підходу до вивчення морфологічної будови плоду та використанню цього підходу для виявлення закономірностей розвитку плодів у представників флори України.

У дисертації розроблені методичні засади для вивчення морфогенезу плоду як продовження морфогенезу квітки та проведений аналіз структурної різноманітності плодів у представників флори України у таксономічному, екологічному та еволюційному аспектах. Для цього прослідковано розвиток уявлень про структурну різноманітність та класифікацію плодів, починаючи від праць Й.Гертнера, виділено чотири підходи до класифікації плодів: описовий, морфогенетичний, карпологічний та карпобіологічний, у межах яких наведені сучасні приклади класифікацій. Окремо розглянуті принципи морфологічного аналізу гінецею на підставі концепції вертикальної зональності плодолистка та узагальнені уявлення про еволюцію гінецею і плоду. Визначені проблеми використання карпологічних даних у таксономії та екологічному аналізі флори, а також особливості викладення класифікації плодів у навчальній та довідниковій літературі. На підставі аналізу літературних даних сформульовані уявлення про необхідність цілісного підходу до вивчення квітки і плоду, доцільність використання різних класифікацій плодів на підставі чітко визначених критеріїв.

Для стандартизації вивчення морфогенезу плоду, його структурних адаптацій і виявлення таксономічно-важливих ознак, укладена розгорнута методика опису морфоанатомічної будови плоду за даними світлової мікроскопії, яка охоплює комплекс даних з екзоморфології, мікоморфології, анатомії та способу дезінтеграції плоду. У цій методиці вперше

запропоновано зазначати характеристики гінецею на преантетичній стадії, зокрема вертикальну зональність гінецею, васкулярну анатомію зав'язі, а також характеристики власне плоду: стан позаматочкових частин, тканинну диференціацію шарів оплодня та інших частин плоду, особливості розкривання/розпадання плоду.

Створена концепція морфогенезу плоду, в якій розділено поняття онтоморфогенез та філоморфогенез; у складі онтоморфогенезу виділено преантетичний та постантетичний періоди; окремими аспектами онтоморфогенезу визнаються зміни морфологічної структури гінецею, опадання позаматочкових частин квітки, гістогенез оплодня, включно з провідною системою зав'язі, та спосіб дезінтеграції плоду.

Розширено методику аналізу синкарпного гінецею на підставі концепції вертикальної зональності, в тому числі запроваджений новий підхід для аналізу гінецею однодольних з септальними нектарниками, зокрема, створено концепцію вертикальної зональності нектарника та цілого гінецея, згідно з якою було виділено зони роздільного та об'єднаного септального нектарника. Ця концепція дала можливість проаналізувати структуру гінецею у представників родин *Asparagaceae*, *Amaryllidaceae* та *Iridaceae*. Виявлено переважання у досліджених видів флори України гінецею з синасцидіатною та симплікатною зонами, з різною їхньою часткою у складі зав'язі та з центральнo-кутовою і паріетальною плацентацією.

Досліджено морфо-анатомію гінецею на преантетичній та постантетичній стадії та виявлені нові факти щодо структури гінецею і плоду у 39 представників флори України переважно з коробчастими плодами, що належать до однодольних і дводольних покритонасінних. У дослідженні використовувались сухі або зафіксовані плоди на різних стадіях розвитку, з яких виготовляли постійні препарати (для зав'язі квітки) або тимчасові препарати (для плоду на постантетичній стадії). Дослідження проводили із застосуванням гістохімічних методів виявлення лігніну в клітинних

оболонках (реакція з флороглюцином та хлоридною кислотою для тимчасових препаратів, фарбування сафраніном для постійних препаратів).

У досліджених видів виявлено особливості морфо-анатомії зав'язі, пов'язані з розкриванням плоду, а саме, подвійні дорзальні жилки плодолистків, відкриті вентральні шви, лігніфікація різних шарів оплодня і перегородок зав'язі, а також виявлено анатомічні ознаки плоду, які можуть використовуватись у систематиці цих таксонів (лігніфікація ендокарпію, мезокарпію або екзокарпію, пухка паренхіма в мезокарпії, рудименти щілин розкривання).

За результатами аналізу літературних даних та власних досліджень укладено анований список морфологічних типів плодів у 171 родині флори України, які згруповані за філогенетичним принципом у групи: базальні покритонасінні, однодольні, базальні дводольні, розиди, каріофіліди та астериди. Для проведення аналізу морфологічної різноманітності плодів у рослин флори України запропоновано виділяти сім базових типів плодів, як найменш дискусійних та найбільш чітко диференційованих за морфологічними ознаками (типом гінецею, кількістю плодолистків та насінин, способом дезінтеграції, консистенцією оплодня), а саме збірний плід, багатонасінний монокарпій, коробочка, ягода, схізокарпій, багатокісточковий піренарій та однонасінний плід. Ці базові типи плодів використані для створення карпологічних спектрів для великих філогенетичних груп флори України на таксономічних рівнях родини, роду і виду, в результаті чого з'ясовані найбільш поширені базові типи плодів у кожній групі, які відображають еволюційний рівень клади. Так, зокрема, у спектрі, створеному для субклад клади астериди, виявлено переважання коробчастих плодів для видів базальної субклади ерікорніди, схізокарпіїв та коробочок у субкладі ляміїди й домінування однонасінних плодів серед найбільш просунутої субклади кампанулідиди.

У карпологічному спектрі для всіх видів флори України виявлено переважання видів з однонасінними (36%) та коробчастими (32%) плодами.

Найменш поширеними у рослин флори України є ягодні плоди та багатокісточкові піренарії. Розглянуто поширення різних типів збірних плодів (багатолистянки або багатогорішки), однонасінних плодів (мономерних або псевдомомерних) та нижніх плодів серед покритонасінних України. Переважна більшість видів нашої флори мають однонасінні діаспори у вигляді голої насінини (41%) або насінини, вкритої оплоднем (55%).

Для водних і прибережно-водних рослин України проведений екологічний аналіз плодів з виділенням стратегій рознесення, який засвідчив збільшення частки збірних і ягодоподібних плодів, зменшення частки коробочок, порівняно з загальним спектром та переважання стратегій *Sparganium* та *Wolffia*. Для високо інвазійних видів виявлено значне збільшення частки однонасінних і ягодоподібних плодів та переважання стратегій *Allium* та *Epilobium*. Виявлено, що в природних умовах України найбільшу перевагу у рознесенні діаспор отримують види з переважаючими адаптаціями до анемохорії та автохорії.

Враховуючи особливості онтоморфогенезу коробчастих плодів у дводольних та однодольних покритонасінних, створено комплексну класифікацію способів розкривання плодів, яка враховує дев'ять характеристик, в тому числі механізм розкривання, розміщення та особливості формування всіх типів отворів, анатомічні особливості формування отворів та ознаку, запроваджену вперше для плодів з нижньою та напівнижньою зав'яззю, а саме надчашолисткове або підчашолисткове розкривання. Для схізокарпних плодів вперше виділено два типи за особливостями раннього онтоморфогенезу та їхньої дезінтеграції: із септицидією (розпадання на прикінцевій постантетичній стадії завдяки септицидним щілинам) та без септицидії (відокремлення плодолистків, які були з'днані лише в центрі, завдяки їхньому роздільному росту упродовж ранньої преантетичної стадії). Укладено перелік способів розкривання коробчастих плодів у рослин флори України.

На підставі вивчення онтоморфогенезу плоду в межах запропонованої концепції створена модель еволюції (філоморфогенезу) плодів, яка враховує зміни як у преантетичному періоді (а саме, редукцію кількості плодолистків та насінних зачатків, зміну типу гiнецею через зростання плодолистків, зміну положення зав'язі), так і у постантетичному періоді онтоморфогенезу (зміна характеру здерев'яніння тканин оплодня, способу дезінтеграції плоду).

У дисертації сформульовані напрямки змін базових типів плодів згідно з уявленням про еволюцію плоду як результат зміни його онтоморфогенезу починаючи від преантетичної стадії. Метод карпологічних спектрів оцінений як перспективний засіб для аналізу еволюційного рівня таксонів та адаптацій до рознесення діаспор у видів з різних рослинних угруповань України. Методичні розробки, викладені у дисертації, корисні для вивчення, уніфікації й узагальнення даних про морфоанатомічну структуру плодів у різних таксонах покритонасінних, а також для використання карпологічних даних у систематиці, еволюційній карпології, для з'ясування способів поширення видів рослин.

Ключові слова: морфогенез, морфологія, анатомія, квітка, гiнецей, насінина, класифікація плодів, еудікоти, монокоти, базальні покритонасінні, рознесення насінин

ANNOTATION

Odintsova A. V. Morphogenesis of fruits in plants of the flora of Ukraine: methodical aspects and analysis. – Qualifying scientific work as manuscript.

Thesis for the scientific degree of Doctor of Biological Sciences for speciality 03.00.05 – "Botany". M.G. Kholodny Institute of Botany of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 2025.

The dissertation is devoted to the justification of a new scientific approach to the study of the morphological structure of the fruit and the application of this approach to identify patterns of fruit development in representatives of the flora of Ukraine.

In this dissertation, a methodological framework for studying fruit morphogenesis as a continuation of flower morphogenesis is developed. The analysis of the structural diversity of fruits in the species of the flora of Ukraine in taxonomic, ecological, and evolutionary aspects is presented. For this purpose, the historical progression of concepts related to fruit diversity and classification was traced, beginning with the works of J. Gaertner. Four principal approaches to fruit classification were identified: descriptive, morphogenetic, carpological, and carpobiological, each of them has been illustrated with contemporary classification examples. Special attention is given to the morphological analysis of the gynoecium, grounded in the concept of vertical zonality of the carpel. The current views on the evolution of the gynoecium and the fruit were summarized. The dissertation identifies challenges in using carpological data in taxonomy and ecological analysis of the flora, as well as issues related to the presentation of fruit classifications in educational and reference literature. Based on the analysis of literary sources, the necessity of a holistic approach to the study of the flower and fruit is formulated, along with the appropriateness of using different fruit classifications based on clearly defined criteria.

To support the standardization of fruit morphogenesis research, its structural adaptations and the identification of taxonomically significant traits, a detailed protocol for describing the morpho-anatomical structure of fruits using light microscopy is proposed. This protocol encompasses data on exomorphology, micromorphology, anatomy, and fruit disintegration mechanisms. For the first time, the protocol includes the characterization of the gynoecium at the pre-anthetic stage, specifically, its vertical zonality and vascular anatomy, as well as detailed descriptions of fruit traits such as condition of extracarpellary parts, tissue differentiation within the fruit wall, and modes of fruit dehiscence or splitting.

A novel concept of fruit morphogenesis is proposed, distinguishing between two dimensions: ontomorphogenesis and phylomorphogenesis. Within ontomorphogenesis, two periods are identified: the pre-anthetic and post-anthetic ones. Specific aspects of ontomorphogenesis include morphological transformation

of the gynoecium, abscission of extra-carpellary floral parts, histogenesis of the fruit wall (including the vascular system of the ovary), and the mode of fruit disintegration.

The methodology for analyzing syncarpous gynoecia has been expanded based on the concept of vertical zonality. A new approach is introduced for studying monocot gynoecia with septal nectaries, including the concept of vertical zonality of both the nectary and the entire gynoecium. This framework distinguishes between zones of distinct and common septal nectaries. The application of this concept enabled a detailed structural analysis of the gynoecium in representatives of the families Asparagaceae, Amaryllidaceae, and Iridaceae. Among the studied species of Ukrainian flora, gynoecia with synascidiate and symplicate zones were found to predominate, with varying proportions of these zones within the ovary and with either axile or parietal placentation.

The morpho-anatomy of the gynoecium was investigated at pre-anthesis or post-anthesis stages, revealing new structural insights into the gynoecium and fruit in 39 species of monocots and dicots of Ukraine, mostly having capsular fruits. The study utilized dry or fixed fruits at various developmental stages. Permanent specimens were prepared for pre-anthetic ovaries, while temporary specimens were used for post-anthetic fruits. Histochemical techniques were employed to detect lignin in cell walls, including the phloroglucinol–hydrochloric acid reaction for temporary specimens and safranin staining for permanent ones.

In the studied species, specific morpho-anatomical features of the ovary associated with fruit dehiscence were identified. These include double dorsal carpellary vascular bundles, open ventral sutures, lignification of different pericarp layers and septa. The anatomical traits of the fruit that may be taxonomically informative have been also revealed (lignification of the endocarp, mesocarp, or exocarp; the presence of aerial parenchyma in the mesocarp; and rudiments of dehiscence slits).

Based on a synthesis of literature data and original research, an annotated list of morphological fruit types was compiled for 171 plant families within the flora

of Ukraine. These were grouped according to phylogenetic approach into groups: basal angiosperms, monocots, basal eudicots, rosids, caryophyllids, and asterids. To facilitate the analysis of fruit morphological diversity in Ukrainian flora, seven basic fruit types were proposed. These types were selected for their low ambiguity and clear morphological differentiation based on gynoecium type, number of carpels and seeds, mode of disintegration, and pericarp consistency. These types are: aggregate fruit, multi-seeded monocarp, capsule, berry, schizocarp, multi-seeded pyrenarium and one-seeded fruit. These basic types were used to construct carpological spectra for major phylogenetic groups of Ukrainian flora at the family, genus, and species levels. The resulting spectra revealed the most prevalent fruit types within each group, reflecting the evolutionary stage of the clades. For example, in the spectrum constructed for the asterid clade, capsular fruits were dominant in the basal sub-clade ericornids; both schizocarps and capsules were prevalent in the lamiids; and one-seeded fruits were most common in the most evolutionarily advanced sub-clade, the campanulids.

The carpological spectrum compiled for the entire flora of Ukraine revealed a predominance of species with one-seeded (36%) and capsular fruits (32%). The least common fruit types were berries and multi-seeded pyrenaria. The distribution of various types of aggregate fruits (follicetum or achenecetum), one-seeded fruits (monomerous or pseudomonomerous), and inferior fruits among the angiosperms of Ukraine is examined. The vast majority of plant species produce one-seeded diaspores, either as naked seeds (41%) or seeds enclosed within a pericarp (55%).

An ecological analysis of fruits was conducted for aquatic and wetland plants of Ukraine, with the identification of dispersal strategies. The analysis revealed an increased proportion of aggregate and berry-like fruits, and a decreased proportion of capsules compared to the general spectrum. The prevalent dispersal strategies are Sparganium and Wolffia. For highly invasive species, a significant increase in the proportion of one-seeded and berry-like fruits was found, as like as prevalence of dispersal strategies Allium and Epilobium. It was also established

that, under natural conditions in Ukraine, species with predominant adaptations to anemochory and autochory have the greatest advantage in dispersal.

Taking into account the ontomorphogenetic features of capsular fruits in both dicots and monocots, a comprehensive classification of fruit dehiscence mechanisms was developed. This classification considers nine characteristics, including the dehiscence trigger, the location and traits of all types of openings, anatomical characteristics of dehiscence zones, and the characteristics which was proposed for the first time for inferior and semi-inferior fruits: infra-sepalous versus supra-sepalous dehiscence. For schizocarpic fruits, two distinct types were identified for the first time based on early ontomorphogenetic traits and disintegration patterns: a type with septicidy (disintegration into mericarps through the formation of septicial slits at the late post-anthesis); a type without septicidy (disintegration of weakly united mericarps due to the separation of carpels during the early pre-anthesis stage). A list of dehiscence modes for capsular fruits in plants of the flora of Ukraine has been compiled.

Based on the study of fruit ontomorphogenesis within the proposed conceptual framework, a model of fruit evolution (phylomorphogenesis) was developed. This model incorporates developmental changes occurring during both the pre-anthetic and post-anthetic periods. In the pre-anthetic period, key evolutionary trends include the reduction in the number of carpels and ovules, transformation of gynoecium type through carpel fusion, and shifts in ovary insertion. In the post-anthetic period, evolutionary modifications involve changes in the lignification patterns of pericarp tissues and the modes of fruit disintegration.

The dissertation outlines evolutionary trends of basic fruit types, interpreting fruit evolution as a consequence of ontomorphogenetic transformations initiated at the earliest stages of floral development. The method of carpological spectra is evaluated as a promising tool for assessing the evolutionary status of taxa and for analyzing dispersal adaptations of species of various plants communities in Ukraine. The methodological approaches developed in this dissertation offer

valuable tools for the investigation, standardization, and synthesis of data on fruit morphoanatomical structure across angiosperm taxa. They also provide a foundation for the application of carpological data in plant systematics, evolutionary carpology, dispersal ecology.

Keywords: morphogenesis, morphology, anatomy, flower, gynoecium, seed, fruit classification, eudicots, monocots, early angiosperms, seed dispersal.

СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ
Статті у виданнях, які входять до міжнародних наукометричних баз
даних Scopus і Web of Science

1. Novikoff A., **Odintsova A.** Some aspects of gynoecium morphology in three bromeliad species. *Wulfenia*. 2008. Vol. 15. P. 13–24. https://www.zobodat.at/pdf/Wulfenia_15_0013-0024.pdf (Авторський внесок 30%: розвиток методології, аналіз результатів дослідження)
2. **Odintsova A.**, Fishchuk O., Sulborska A. The gynoecium structure in *Dracaena fragrans* (L.) Ker Gawl., *Sansevieria parva* N.E.Brown and *Sansevieria trifasciata* Prain (Asparagaceae s. l.) with special emphasis on the structure of the septal nectary. *Acta Agrobotanica*. 2013. Vol. 66 (4). P. 55–64. <https://doi:10.5586/aa.2013.051> (Авторський внесок 30%: розвиток методології, виготовлення схем, аналіз результатів дослідження)
3. **Odintsova A.**, Fishchuk O. The flower morphology in three *Convallariaceae* species with various attractive traits. *Acta Agrobotanica*. 2017. Vol. 70 (1). Article ID 1705. <https://doi.org/10.5586/aa.1705> (Авторський внесок: 40%, збір частини матеріалу, розробка методики, мікроскопічний аналіз результатів)
4. Andreychuk R., **Odintsova A.** Morphological and anatomical structure of *Campanula latifolia* L. fruits. *Biologichni Studii / Studia Biologica*. 2019. Vol. 13 (1). P. 95–105. <https://doi.org/10.30970/sbi.1301.593> (Авторський внесок: 50%, збір матеріалу, розробка методики, аналіз результатів дослідження)
5. Andreychuk R. R., Kolomiychuk V. P., **Odintsova A. V.** Morpho-anatomical structure and development of fruit in *Asyneuma canescens* (Campanulaceae). *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2020. Vol. 11(4). P. 513–519.

<https://doi.org/10.15421/022078> (Авторський внесок: 30%, розробка методики, аналіз результатів дослідження)

6. Андрейчук Р., **Одінцова А.** Сучасний стан карпологічних досліджень у родині *Campanulaceae* Juss. у зв'язку зі систематикою. *Biologicni Studii / Studia Biologica*. 2020. Т. 14(2). С. 95–116. <https://doi.org/10.30970/sbi.1402.616> (Авторський внесок: 40%, розробка концепції, збір та аналіз літератури)

7. Fishchuk O. S., **Odintsova A. V.** Micromorphology and anatomy of the flowers of *Galanthus nivalis* and *Leucojum vernum* (Amaryllidaceae). *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2020. Vol. 11(3). P. 463–468. <https://doi.org/10.15421/022071> (Авторський внесок: 30%, розробка методики, аналіз результатів дослідження)

8. Andreychuk R., **Odintsova A.** Morpho-anatomy of the gynoecium and fruit in three ornamental members of Campanuloideae (Campanulaceae). *Acta Agrobotanica*. 2021. Vol. 74(4). Article ID 7415. <https://doi.org/10.5586/aa.7415>. (Q2) (Авторський внесок: 30%, збір частини матеріалу, розробка концепції, аналіз результатів дослідження, загальне редагування статті)

9. **Odintsova A. V.**, Fishchuk O. S., Scrypec K. I., Danylyk I. M. Systematic treatment of morphological fruit types in plants of the class Liliopsida of the flora of Ukraine. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2021. Vol. 12(3). P. 375–382. <http://doi.org/10.15421/022151> (Авторський внесок: 70%, збір та аналіз частини літературних джерел, розробка концепції, виготовлення рисунків, аналіз результатів дослідження)

10. **Одінцова А. В.** Морфогенез плоду як предмет карпологічних досліджень. *Український Ботанічний Журнал*. 2022. Т. 79(3). С.169–183. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj79.03.169>

11. **Одінцова А. В.**, Фіщук О. С., Данилик І. М. Еволюційна та екологічна інтерпретація структури плодів однодольних рослин флори України. *Biologicni Studii / Studia Biologica*. 2022. Т. 16(3). С. 83–100. <https://doi.org/10.30970/sbi.1603.688> (Авторський внесок: 70%, збір та аналіз літератури, розробка концепції, аналіз результатів дослідження)

12. **Odintsova A.** Morphological and taxonomical treatments of fruits in the subclass Rosidae Takht. of the flora of Ukraine. *Biologicni Studii / Studia Biologica*. 2023. Vol. 17(2). P.123-152. <https://doi.org/10.30970/sbi.1702.715>
13. **Odintsova A.**, Khomei Y., Andreychuk R. A reversal to hypogyny in *Campanula alpina*: evidence from morpho-anatomy of the fruiting ovary. *Biologicni Studii / Studia Biologica*. 2024. Vol. 18(2). P. 233–250. <https://doi.org/10.30970/sbi.1802.774> (Авторський внесок: 50%, збір частини матеріалу, розробка концепції, мікроскопічний аналіз зразків, виготовлення частини рисунків, аналіз результатів)
14. **Odintsova A.V.** Morphological and taxonomic overview of fruits in representatives of subclass Caryophyllidae in the flora of Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*. 2025. Vol. 82(1). P. 60–78. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.01.060> (Q3)

Статті у наукових фахових виданнях, затверджених МОН України

15. **Одінцова А.В.** Порівняльний аналіз морфології та васкулярної анатомії гінецея в родині Lythraceae. *Український Ботанічний Журнал*. 2008. Т. 65(5). С.687-695. https://www.botany.kiev.ua/content_ubj_08.htm#u5_8
16. Ізмест'єва С.В., **Одінцова А.В.** Порівняльна морфологія гінецея *Stratiotes aloides* L. та *Hydrocharis morsus-ranae* L. (Hydrocharitaceae). *Biologicni Studii / Studia Biologica*. 2010. Т. 4(1). С. 115–122. <https://doi.org/10.30970/sbi.0401.079>. (Авторський внесок: 60%, збір матеріалу, розробка методики, виготовлення частини препаратів і рисунків, аналіз результатів дослідження, написання статті)
17. **Одінцова А. В.** Два основних типи септальних нектарників однодольних. *Вісник Львівського університету. Сер біол.* 2013. Вип. 61. С. 41-50. <http://publications.lnu.edu.ua/bulletins/index.php/biology/article/view/8296/8252>
18. **Одінцова А. В.** Локуліцидне розкривання верхніх і нижніх коробчастих плодів у порядку Myrtales. *Biologicni Studii / Studia Biologica*. 2016. Т. 10(3–4). С. 129–140. <https://doi.org/10.30970/sbi.1003.504>

19. **Одінцова А. В.**, Клімович Н. Б. Анатомо-морфологічна будова плоду *Epilobium hirsutum* та *E. angustifolium* (Onagraceae). Український Ботанічний Журнал. 2017. Т. 74 (6). С. 582–593. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj74.06.582> (Авторський внесок: 50% – збір частини матеріалу, концептуалізація, розробка методики, мікроскопічний аналіз, виготовлення рисунків, аналіз результатів дослідження).
20. **Одінцова А. В.** Методика укладання опису морфо-анатомічної будови плоду за даними світлової мікроскопії. Вісник Львівського університету. Серія біологічна. 2023. Вип. 89. С. 3–19. <https://doi.org/10.30970/vlubs.2023.89.01>
21. **Odintsova A.**, Khomei Y. Micromorphology and anatomy of fruit in *Iris pseudacorus* L. Plant Introduction. 2023. Vol. 99/100. P. 12–23. <https://doi.org/10.46341/PI2023004>. (Авторський внесок: 60% – збір матеріалу, розробка концепції, виготовлення рисунків, аналіз результатів дослідження)
22. **Odintsova A.** Morphological fruit types of basal angiosperms in the flora of Ukraine. 2024. Plant Introduction. Vol. 101/102. P. 57–65. <https://doi.org/10.46341/PI2024006>

Публікації, що засвідчують апробацію матеріалів дисертації

1. **Одінцова А.В.** Пристосувальне значення організації провідної системи квітки. Матер. міжнар. конф. молодих учених: "Актуальні проблеми ботаніки та екології" (Кам'янець-Подільський, 13-16 серпня 2008 р.). Київ, 2008. С. 178-179.
2. **Одінцова А.В.**, Савицький О.Л. Еволюційна та екологічна інтерпретація плоду *Trapa natans*. Матер. IV міжнар. конф. "Рідкісні рослини і гриби України та прилеглих територій: реалізація природоохоронних стратегій" (Київ, 16-20 травня 2016 р.). Київ: Паливода А.В., 2016. С. 108-110.
3. **Одінцова А.В.** Клімович Н.Б. Структура перикарпію і особливості розкривання плоду в *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. (Onagraceae). Зб. тез міжнарод. наук. конф. "Актуальні питання досліджень рослинного світу

- Карпат: ретроспектива та сучасність" (Ужгород, 8-9 грудня 2016 р.). Ужгород, Вид-во УжНУ "Говерла", 2016. С. 50-51.
4. **Одінцова А. В.** Анатомо-морфологічна будова плоду в *Circaea lutetiana* L. (Onagraceae). "Тернопільські біологічні читання -Ternopil Bioscience-2017" Матер. Всеукр. науково-практ. конф. з міжнар. участю, присвяч. 20-річчю заснування наук. фах. видання України "Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету ім. В.Гнатюка. Серія Біологія" (Тернопіль, 20-22 квітня 2017 р.). Тернопіль: Терно-Граф, 2017. С. 73–76.
 5. **Одінцова А. В.** Анатомічна будова плоду в *Oenothera biennis*. Матер. наук. конф. "Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій" (Шацьк, 13-16 вересня 2018 р.). Львів: СПОЛОМ, 2018. С. 85–86.
 6. **Одінцова А., Гончаренко В.** Карпологічні особливості рослин водних і прибережно-водних угруповань Шацького НПП. Матер. міжнар. наук. конф. "Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій". (Львів, 10-13 вересня 2020 р.). Львів: СПОЛОМ, 2020. С. 71-74.
 7. Андрейчук Р., **Одінцова А.** Особливості морфогенезу плодів у родині Samrunculaceae. Матер. всеукр. наук. конф. "Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій". (Львів-Шацьк, 9-12 вересня 2021 р.). Львів: СПОЛОМ, 2021. С. 26-28.
 8. Андрейчук Р. Р., **Одінцова А. В.** Еволюційна інтерпретація структури плодів у родині Samrunculaceae. Актуальні проблеми ботаніки та екології. Матер. Міжнар. конф. молодих вчених, присвяченої 100-річчю Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (Київ, 20-22 жовтня 2021 р.). С.30.
 9. Волкотруб К., **Одінцова А.** Морфологічна й анатомічна будова плоду *Philadelphus coronarius* L. (Hydrangeaceae). Зб. тез доповідей XVII Міжнар. наук. конф студ. і аспір. "Молодь і поступ біології", (Львів, 19-21 квітня 2021 р.). Львів, Ромус-поліграф, 2021. С. 82-83.

10. Семеренко І., **Одінцова А.** Морфолого-анатомічна будова плоду та репродуктивні показники канни індійської (*Canna indica* L.). Зб. тез доповідей XVII Міжнар. наук. конф студ. і аспір. "Молодь і поступ біології", (Львів, 19-21 квітня 2021 р.). Львів, Ромус-поліграф, 2021. С. 94-95.
11. **Одінцова А.**, Гончаренко В. Карпологічні типи високо інвазійних рослин України. Матер. всеукр. наук. конф. "Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій". (Львів-Шацьк, 9-12 вересня 2021 р.). Львів: СПОЛОМ, 2021. С. 93-95.
12. Скірка В., **Одінцова А.** Показники квітки і плоду очитка їдкового (*Sedum acre* L.) в умовах Опілля. Матер. всеукр. наук. конф. "Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій". (Львів, 8-11 вересня 2022 р.). Львів: СПОЛОМ, 2022. С. 126-128.
13. Андрейчук Р., **Одінцова А.** Особливості розкривання плоду в *Campanula alpina*. Зб. тез доповідей XVIII Міжнар. наук. конф. студ. і аспір. "Молодь і поступ біології" (Львів, 6-7 жовтня 2022 р.). Львів: СПОЛОМ, 2022. С. 42-43.
14. Волкотруб К., **Одінцова А.** Нові характеристики розкривання плоду у видів роду *Hydrangea* L. Зб. тез доповідей XIX Міжнар. наук. конф. студ. і аспір. "Молодь і поступ біології" (Львів, 26-28 квітня 2023 р.). Львів: Галич-Прес, 2023. С.59-60.
15. **Одінцова А.** Морфологічні типи плодів однодольних рослин флори України. Матер. всеукр. наук. конф. "Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій" (Львів-Шацьк, 7-10 вересня 2023 р.). Львів: СПОЛОМ, 2023. С. 56-59.
16. Головка В., Хомей Я., **Одінцова А.** Мікроморфологія та анатомія плоду *Silene baccifera* (Caryophyllaceae). Зб. тез доповідей XX Міжнар. наук. конф.

студ. і аспір. "Молодь і поступ біології" (Львів, 18-20 квітня 2024 р.). Львів: СПОЛОМ, 2024. С.109-110.

17. Присяжнюк М., **Одінцова А.** Морфо-анатомічні дослідження плоду *Asclepias syriaca* (Аросунасеae). Зб. тез доповідей XX Міжнар. наук. конф. студ. і аспір. "Молодь і поступ біології" (Львів, 18-20 квітня 2024 р.). Львів: СПОЛОМ, 2024. С.119-121.

18. **Одінцова А.** Волкотруб К. Морфологічні типи плодів у базальних астерид флори України. Матер. всеукр. наук. конф. "Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій" (Львів-Ворохта, 5-8 вересня 2024 р.). Львів: СПОЛОМ, 2024. С. 90-93.

19. **Одінцова А.** Критерії класифікації способів розкривання коробчастих плодів. Матеріали XV З'їзду Українського ботанічного товариства (Івано-Франківськ, 30 вересня – 4 жовтня 2024 р.). Одеса: Гельветика, 2024. С. 139.

20. **Odintsova A.** Dwa rodzaje owoców schizokarpicznych zidentyfikowane na podstawie dowodów anatomicznych. III Krajowa Konferencja Anatomii i Histogenezy Roślin "Struktura – Częsteczki – Procesy" (Poznań, 10–11 lutego 2025). Poznań, Polskie Towarzystwo Botaniczne. 2025. P. 41.

Праці, які додатково розкривають зміст дисертації

1. **Одінцова А. В.** До питання про принципи класифікації синкарпних гінецеїв. Modern Phytomorphology. 2012. Т. 1. С. 71–75. <https://doi.org/10.5281/zenodo.162739>.

2. Скрипець Х.І., **Одінцова А. В.** Морфологія та васкулярна анатомія гінецея *Gladiolus × hybridus* C.Morren hort. (Iridaceae Juss.). Modern Phytomorphology. 2013. Т. 3. С. 241–244. <https://doi.org/10.5281/zenodo.162026>.

3. **Одінцова А. В.** Вертикальна зональність септальних нектарників однодольних. Modern Phytomorphology. 2013. Т. 4. С. 317–318. <https://doi.org/10.5281/zenodo.161409>.

ЗМІСТ

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ І ПОЗНАЧЕНЬ	21
ВСТУП	22
РОЗДІЛ 1. ПІДХОДИ ДО КЛАСИФІКАЦІЇ ПЛОДІВ ТА ЇХНЄ ЗАСТОСУВАННЯ У СИСТЕМАТИЦІ ТА ЕКОЛОГІЇ	28
1.1. Описові та морфогенетичні класифікації плодів	28
1.1.1 Описові типи плодів (становлення карпобіології як науки)	28
1.1.2 Морфогенетичний принцип у вивченні квітки і плоду	34
1.1.3 Анатомічні дані в аналізі структури плодів	41
1.2. Карпобіологічні та карпобіологічні класифікації плодів І.Рот	44
1.2.1 Типи та особливості дисемінації покритонасінних	45
1.2.2 Карпобіологічна класифікація плодів Р.Спьюта	56
1.3. Проблеми використання карпобіологічних даних	61
1.3.1. Карпобіологічні дані в таксономії	61
1.3.2. Карпобіологічні дані в аналізі рослинного покриву	66
1.3.3. Класифікації плодів у навчальній та довідниковій літературі	73
1.3.4. Проблеми визначення критеріїв класифікації та основних типів плодів	84
Підсумки розділу 1	91
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ	92
2.1. Матеріали дослідження	92
2.2. Методики виготовлення препаратів	92
2.3. Укладання карпобіологічного опису	93
2.3.1. Структура опису плоду за даними світлової мікроскопії	93
2.3.2. Екзоморфні характеристики плоду	96
2.3.3 Мікроморфологія гінецею	102
2.3.4 Анатомія оплодня і перегородок плоду	105
2.3.5 Структурні особливості дезінтеграції плоду	111
2.4. Прийняті базові типи плодів для рослин флори України	114
2.5. Методи аналізу карпобіологічних даних	118
Підсумки розділу 2	122
РОЗДІЛ 3. КОНЦЕПЦІЯ МОРФОГЕНЕЗУ ПЛОДУ ЯК ОСНОВА КАРПОЛОГІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ	123
3.1. Основні положення концепції та періоди морфогенезу плоду	123
3.2. Зміни морфологічної структури гінецею	128
3.3. Гістогенез оплодня та перегородок плоду	131

	19
3.4. Термінальні етапи морфогенезу плоду	134
Підсумки розділу 3	135
РОЗДІЛ 4. ПРИНЦИПИ КЛАСИФІКАЦІЇ ТА АНАЛІЗУ	137
СТРУКТУРИ ГІНЕЦЕЯ	
4.1 Принципи морфологічного аналізу синкарпних гінецеїв	137
4.2. Підходи до аналізу структури септальних нектарників	147
4.3. Вертикальна зональність септальних нектарників	150
4.4. Об'єднаний і роздільний септальні нектарники	154
4.5. Морфологічна структура гінецею з септальними	158
нектарниками	163
Підсумки розділу 4	
РОЗДІЛ 5. ОСОБЛИВОСТІ МОРФОГЕНЕЗУ ПЛОДІВ В	164
ОКРЕМИХ ПРЕДСТАВНИКІВ ФЛОРИ УКРАЇНИ	
5.1. Базальні покритонасінні	164
5.2. Однодольні	165
5.3. Базальні еудікоти та розиди	178
5.4. Каріофіліди та астерида	188
Підсумки розділу 5	201
РОЗДІЛ 6. АНАЛІЗ МОРФОГЕНЕЗУ ПЛОДІВ У КЛАСАХ	203
І ПІДКЛАСАХ ПОКРИТОНАСІННИХ ФЛОРИ УКРАЇНИ	
6.1. Базальні покритонасінні	203
6.2. Однодольні	209
6.3. Базальні еудікоти	219
6.4. Розиди	223
6.5. Каріофіліди	232
6.6. Астерида	241
6.7. Морфогенетичні характеристики плодів та карпобіологічний	251
спектр рослин флори України	
Підсумки розділу 6	264
РОЗДІЛ 7. КАРПОБІОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ	265
ПОКРИТОНАСІННИХ ФЛОРИ УКРАЇНИ	
7.1. Карпобіологічні характеристики представників класів і	265
підкласів покритонасінних	
7.2. Особливості рознесення діаспор у рослин флори України	275
7.3. Прибережноводні й водні рослини	278
7.4. Високоінвазійні рослини	286
Підсумки розділу 7	290

РОЗДІЛ 8. ЕВОЛЮЦІЙНО-МОРФОЛОГІЧНА	291
ІНТЕРПРЕТАЦІЯ ОНТОМОРФОГЕНЕЗУ ПЛОДУ	
8.1. Зміни структури гінецею у процесі еволюції квітки-плоду	291
8.2. Еволюція гінецею з септальними нектарниками	294
8.3. Гістогенез оплодня як еволюційно-карпологічна ознака	297
8.4. Мофогенез та розкривання коробчастих плодів	302
8.5. Класифікація схізокарпних плодів	319
8.6. Напрямки еволюційних змін морфогенезу плоду	325
Підсумки розділу 8	330
ВИСНОВКИ	332
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	336
ДОДАТКИ	439
Додаток А. Розвиток карпологічних досліджень у радянський і ранній пострадянський періоди	440
Додаток Б. Список досліджених видів	451
Додаток В. Описи гінецею і плоду досліджених видів	458
Додаток Г. Анотований список типів плодів у рослин флори України	555
Г.1. Базальні покритонасінні	555
Г.2. Однодольні	560
Г.3. Базальні еудікоти	570
Г.4. Розиди	578
Г.5. Каріофіліди	601
Г.6. Астериди	613
Додаток Д. Карпологічні особливості окремих груп рослин флори України	639
Додаток Е. Способи розкривання коробчастих плодів	651
Додаток Ж. Список публікацій за темою дисертації та відомості про апробацію результатів дисертації	654

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ І ПОЗНАЧЕНЬ

Враховуючи прийняття Закону України "Про застосування англійської мови в Україні" (реєстр. № 9432) (<https://www.rada.gov.ua/news/razom/250307.html>) 4 червня 2024 року Верховною Радою України, статус англійської мови закріплено як однієї з мов міжнародного спілкування. Це підкреслює необхідність приведення української наукової термінології в галузі наукового дослідження до світових відповідників. Тому у дисертації подано у дужках переклад багатьох використаних термінів англійською мовою, якщо не вказана інша мова, якою поданий оригінальний термін (грецька, латинська, німецька або французька).

впп	вентральний пучок плодолистка
гз	гніздо зав'язі
дж	дорзальна жилка
дпп	дорзальний пучок плодолистка
ек	екзокарпій
ен	ендокарпій
кс	канал стовпчика
ме	мезокарпій
нз	насінний зачаток
нс	насінина
пп	провідний пучок
сж	септальна жилка
сн	септальний нектарник
цк	центральна колонка

ВСТУП

Обґрунтування вибору теми дослідження. Одним із найзначніших досягнень сучасної систематики покритонасінних є підтвердження молекулярними даними більшості встановлених раніше таксонів рангу роду, родини, деяких порядків та класів (APG, 1998; Thorne, Reveal, 2007; APG IV, 2016). Це зумовлює поступове відновлення обсягів використання інформації про фенотипічну різноманітність рослин на тлі переважання молекулярно-філогенетичних досліджень. Систематики XIX–XX ст. активно використовували морфологію та анатомію рослин для виділення таксономічних груп покритонасінних (Engler, 1889a; 1892; Wettstein, 1924; Hutchinson 1964; Takhtajan, 1959; 1991; Dahlgren, 1980; Cronquist, 1981), але в XXI ст. одним з головних завдань систематики стало переосмислення ролі багатьох морфологічних характеристик покритонасінних у новому філогенетичному контексті (Doyle, Endress, 2000; Endress et al., 2000; Endress, 2002; 2003; 2010b; 2011a, 2011b; 2019; Endress, Matthews, 2012; Chanderbali et al., 2016; 2017; Sauquet et al., 2017; Reyes et al., 2018; Dellinger et al., 2019; Jeiter, Smets, 2023; 2024; López-Martínez et al., 2023). Сучасні систематики намагаються урахувати морфологічні та анатомічні дані у комплексних дослідженнях філогенії окремих таксонів (Conti et al., 1997; Shulkina et al., 2003; Aldasoro et al., 2005; Roquet et al., 2008; Ickert-Bond et al., 2014; Reutemann et al., 2024). Це змушує морфологів по-новому оцінювати таксономічно вагомі ознаки та переглядати напрямки їхньої еволюції, що здавна було завданням еволюційної морфології рослин (Takhtajan, 1959; Zimmermann, 1959; Eames, 1961; Esau, 1977; Weberling, 1992; Endress, 1994a, 2005; Leins, Erbar, 2010).

Плід є синапоморфною ознакою покритонасінних, яка характерна для всіх без виключення видів (Stevens, 2017; Reyes-Olalde et al., 2023; Ahn et al., 2025). Проте, морфологічні ознаки плоду не так широко використовуються у систематиці, як ознаки квітки, через велике поширення явищ конвергенції та паралелізму, перенесення функцій між насіниною, оплоднем, покривами

плоду та через складність визначення рушіїв еволюції плодів. Ці труднощі в інтерпретації ознак плоду іноді ставали підставою для повного уникання розгляду плоду видатними вченими у монографіях, присвячених загальній морфології насінних рослин (Goebel, 1901; Guédès, 1979).

У другій половині XX ст. з'явилися важливі монографічні опрацювання морфо-анатомічної структури, класифікації та адаптивних характеристик плодів (Roth, 1977; Pijl, 1982; Spjut, 1994), які лишилися практично невідомими для українських вчених. Карпологічні дослідження в Україні, як і вивчення структури гінецею, ґрунтувались на засадах радянських методичних розробок (Takhtajan, 1959, 1991). В них квітка і плід розглядались як окремі об'єкти дослідження, а ознаки плоду використовувались лише для цілей таксономії в межах родини або роду. В іноземній практиці також переважає роздільне вивчення квітки і плоду, але з'являється розуміння того, що це єдина структура, яка розвивається за спільною морфогенетичною програмою та еволюціонує у зв'язку із сукупними адаптаціями до запилення та дисемінації (Pijl, 1982; Whitney, 2009; Leins, Erbar, 2010; Xiang et al., 2024). Незважаючи на те, що упродовж останнього десятиліття з'явилося чимало спільних досліджень з вивчення квітки і плоду (Gagliardi et al., 2014; Graham, Graham, 2014; Casoti et al., 2016; Sousa-Baena, Menezes, 2019; Herrera-Ubaldo, de Folter, 2022; Paschoalini et al., 2022), все ще немає теоретичних та методичних обґрунтувань для вивчення квітки і плоду як морфогенетичного ряду розвитку однієї і тієї ж структури. Будова плоду розглядається починаючи від запліднення, а будова гінецею вивчається переважно без зв'язку з особливостями будови плоду. Це гальмує прогрес у розумінні рушіїв еволюції як плоду, так і гінецею. У зв'язку з цим назріла потреба оновити методичні підходи до аналізу структури плодів, враховуючи нові погляди на квітку і плід як стадії розвитку одної структури, яка забезпечує розмноження і розселення видів покритонасінних.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами.
Дисертаційна робота виконувалась на кафедрі ботаніки Львівського

національного університету імені Івана Франка у 2008-2025 роках в межах наукових тем: "Порівняльні дослідження організації провідної системи квітки дводольних та однодольних покритонасінних", № 0109U009044 (2009–2011), "Порівняльні анатомо-морфологічні дослідження васкулярної системи квітки дводольних та однодольних покритонасінних", № 0112U003527 (2012–2016), "Морфологічні та популяційні аспекти репродукції покритонасінних рослин", № 0117U001403 (2017–2021), "Структурна різноманітність та морфогенез репродуктивних органів покритонасінних рослин на рівні особини та популяції", № 0122U200558 (2022–2025).

Мета дослідження – створити методичні засади для вивчення морфогенезу плоду як продовження морфогенезу квітки та проаналізувати структурну різноманітність та морфогенез плодів у представників флори України в таксономічному, екологічному та еволюційному аспектах.

Для цього були поставлені такі **завдання**:

- сформулювати концепцію морфогенезу квітки-плоду;
- уточнити засади порівняльно-морфологічного аналізу структури гінецею як основи плоду та принципи класифікації плодів;
- виявити нові факти морфогенезу плоду в окремих групах рослин;
- проаналізувати відомі факти про морфологічну різноманітність плодів у покритонасінних флори України;
- здійснити аналіз представленості різних типів плодів у таксонах покритонасінних флори України;
- здійснити екологічний аналіз плодів та еволюційно-карпологічний аналіз.

Об'єкт дослідження – плоди представників покритонасінних рослин флори України на різних стадіях розвитку.

Предмет дослідження – методика дослідження, порівняльна морфологія, анатомія, адаптації та морфогенез плоду.

Методи дослідження – описова морфологія й анатомія плоду, порівняльна та еволюційна морфологія, світлова мікроскопія, ботанічна мікротехніка, статистичний аналіз даних.

Наукова новизна отриманих результатів. Вперше створено концепцію морфогенезу плоду, яка дозволяє врахувати преантетичні (до цвітіння) і постантетичні (після цвітіння) періоди розвитку плоду, а також передбачити можливі напрями еволюційних змін плоду за зміною його характеристик, починаючи від преантетичної стадії. У межах цієї концепції розширено методику аналізу внутрішньої структури гінецею та запроваджений новий підхід до аналізу гінецею з септальними нектарниками. Вперше укладено методику морфо-анатомічного опису плоду за даними світлової мікроскопії, яка враховує екзоморфологію, мікроморфологію, анатомію та особливості дезінтеграції плоду. Виявлені нові факти щодо будови гінецею і плоду у представників 39 видів флори України. Вперше для рослин флори України укладено анотований список морфологічних типів плодів та встановлено сім базових типів плодів, придатних для кількісного аналізу. Вперше створено карпологічні спектри для класів, підкласів та всіх покритонасінних флори України. Створена комплексна класифікація способів розкривання коробчастих плодів та виділено два типи схізокарпних плодів. Вперше здійснений аналіз типів плодів та стратегій рознесення у прибережно-водних та високоінвазійних рослин. Виявлено шість характеристик онтоморфогенезу плоду, зміна яких може спричинити зміну базового типу плоду у філоморфогенезі.

Практичне значення отриманих результатів. Методичні розробки автора можна використовувати для вивчення, уніфікації й узагальнення даних про структуру плодів у різних таксонах покритонасінних. Дослідження є корисним для використання карпологічних даних у систематиці, еволюційній карпології, а також для вивчення рослинності й поширення видів рослин (в тому числі інвазійних видів та видів, які скорочують свої ареали). Методика опису плодів є основою для укладання ключів для визначення типів плодів у рослин флори України. Результати дослідження можна використовувати для порівняльного аналізу квітки та плоду в різних родинях покритонасінних, у ревізії системи покритонасінних та для

укладання атласів рослин. Результати дисертаційної роботи впроваджені у навчальний процес на кафедрі ботаніки Львівського національного університету імені Івана Франка та на кафедрі ботаніки і методики викладання природничих наук Волинського національного університету імені Лесі Українки. Методичні розробки автора використовувались при написанні шести дисертацій і були процитовані в них: О.С.Фіщук (2015; 2021), Х.І.Скрипець (2021), О.О.Дика (2021), Р.Р.Андрейчук (2024), Н.Б.Клімович (2024). Методика аналізу структури синкарпного гінецею та септального нектарника процитована у підручнику А.Новікова, Б.Барабаш-Красни (2015) та застосована у двох наукових монографіях (Фіщук, 2017, 2022).

Особистий внесок здобувача. Дисертаційна робота є самостійним дослідженням здобувачки, яка здійснила обґрунтування наукової проблеми, розробила відповідні методи, збрала та опрацювала літературні дані, провела мікроскопічне дослідження фактичного матеріалу та всі види аналізу карпологічних даних. В роботі також використані елементи спільних опублікованих досліджень авторки та її аспірантів, студентів та інших колег, на які є посилання в тексті. Частина матеріалів опрацьована за технічної допомоги студентів кафедри ботаніки (деякі фіксовані зразки, препарати, рисунки або фотографії). Наукові висновки є результатом критичного аналізу власних та літературних даних. Наукові публікації за темою дисертації написані самостійно, на підставі власних досліджень, або у співавторстві, де частка особистого внеску становить не менше 30% від загального обсягу.

Апробація результатів дисертаційної роботи. Результати роботи неодноразово були представлені на наукових семінарах кафедри ботаніки Львівського національного університету імені Івана Франка та відділу систематики і флористики судинних рослин Інституту ботаніки імені М.Г.Холодного НАН України, на звітних конференціях біологічного факультету Львівського національного університету імені Івана Франка, а також на наукових конференціях: Міжнародній конференції студентів і

аспірантів "Молодь і поступ біології" (Львів, 2008, 2018, 2021–2024 pp), Міжнародній конференції молодих учених "Актуальні проблеми ботаніки та екології" (Кам'янець-Подільський, 2008, Київ, 2021), IV міжнародній конференції "Рідкісні рослини і гриби України та прилеглих територій: реалізація природоохоронних стратегій" (Київ, 2016), Міжнародній науковій конференції "Актуальні питання досліджень рослинного світу Карпат: ретроспектива та сучасність" (Ужгород, 2016), Всеукраїнській науково-практичній конференції з міжнародною участю, присвяченій 20-річчю заснування видання "Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету ім. В.Гнатюка. Серія Біологія" (Тернопіль, 2017), Всеукраїнській науковій конференції "Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій" (Шацьк–Львів, 2018, 2020–2024 pp), XV З'їзді Українського ботанічного товариства (Івано-Франківськ, 2024) та 3rd National Conference on Plant Anatomy and Histogenesis "Structure - Molecules - Processes" (Poznań, 10-11 February, 2025).

Публікації. Результати роботи висвітлені у 45 публікаціях, серед них: 14 статей у наукових фахових виданнях, які входять до міжнародних наукометричних баз даних Scopus та Web of Science (серед них є по одній статті у виданнях, віднесених до кuartилів Q2 і Q3), 8 статей у наукових фахових виданнях України, 20 тез у збірниках матеріалів і тез конференцій та 3 статті, які додатково розкривають зміст дисертації. Серед статей є 8 одноосібних.

Структура та обсяг роботи. Робота містить вступ, перелік умовних скорочень до рисунків, 8 розділів, висновки, список використаної літератури, 7 додатків. Загальний обсяг дисертаційної роботи викладено на 661 сторінці, з яких текстова частина основного змісту – 280 сторінок, таблиць 34, рисунків 130, на яких представлено 390 мікрофотографій. Додатки винесені в окремий том, який містить 223 стор. Список використаної літератури налічує 924 джерела, з них українською мовою – 154 джерела.

РОЗДІЛ 1

ПІДХОДИ ДО КЛАСИФІКАЦІЇ ПЛОДІВ ТА ЇХНЄ ЗАСТОСУВАННЯ У СИСТЕМАТИЦІ ТА ЕКОЛОГІЇ

1.1. Описові та морфогенетичні класифікації плодів

1.1.1. Описові типи плодів (становлення карпології як науки)

Перші праці, присвячені вивченню різноманітності плодів, належать німецькому досліднику Йозефу Гертнеру (Gaertner, 1788; 1791; 1805), якого вважають засновником карпології. Ці праці написані латиною і багато ілюстровані. У своїй двотомній праці (третій том містить додатки до 1 і 2 томів) Й. Гертнер на 182 сторінках дав визначення базових карпологічних понять та виклав свою методику опису плоду і насінини, а у спеціальній частині склав карпологічні описи більше ніж 1000 видів рослин, доповнені 180 аркушами (таблицями) з численними ілюстраціями до кожного виду (рис.1.1.1). Будучи запрошеним професором ботаніки та директором ботанічного саду Санкт-Петербурга у період 1768-1770 років Й.Гертнер здійснив подорож до України (Stafleu, 1969: 217).

Упродовж XIX ст. значний внесок у вивчення плодів зробили французькі вчені, зокрема Л. Рішар (Richard, 1798, 1808, 1819), Н.Десво (Desvaux, 1813), Ш.Ф.Мірбель (Mirbel, 1813; 1815), Б.Дюморт'є (Dumortier, 1835), Т.Лестібудуа (Lestiboudois, 1853, 1854a, 1854b, 1855), Ш.Каве (Cave, 1869), Ж.Бовізаж (Beauvisage, 1888), А.Гарсен (Garcin, 1890, 1891). У цей період сформувалися типологічний та онтогенетичний підходи до класифікації плодів, були упорядковані основні типи плодів, класифікації способів розкривання плодів, започатковані анатомічні дослідження оплодня й укладені перші схеми еволюції плодів. Так, у праці А.Гарсена (Garcin, 1890) на 226 сторінках тексту та 50 анатомічних рисунках зрізів оплодня в клітинах, викладено особливості кістянкових плодів, по суті, започатковано анатомічний метод в карпології.

Французькі вчені вперше почали порівнювати структуру оплодня за зонами тканин і визначали екзокарпій, мезокарпій та ендокarpій як похідні зовнішньої епідерми, мезофілу та внутрішньої епідерми маточки, відповідно (Richard, 1808; Cave, 1869; Garcin, 1890). Ж.Бовізаж (Beauvisage, 1888) детально розглядав питання класифікації способів розкривання плодів, враховуючи всі типи щілин, які формуються в оплодні під час розкривання плоду. До сьогодні його класифікація залишається найбільш деталізованою (рис. 1.1.2.), проте, частина способів розглядається під іншими назвами.

Згодом, вченими з інших європейських країн, переважно німецькою мовою, були створені оригінальні класифікації плодів за описовим та еволюційним принципом, зокрема, класифікації створювали Г.Бішоф (Bischoff, 1830), Дж.Ліндлі (Lindley, 1848), Й.Веленовський (Velenovskí 1910), М.Гушуляк (Guşuleac, 1939a, 1939b), Г.Вінклер (Winkler, 1936, 1939, 1940, 1941), К.Штопп (Stopp, 1950), М.Бауманн-Боденгайм (Baumann–Bodenheim, 1954), А.Тахтаджян (Takhtajan, 1959), та інші. Упродовж XIX-XX століть вчені виділяли різну кількість типів плодів та групували їх за ієрархічним або комбінативним принципом.

Основні описові типи плодів беруть свій початок від праць К.Ліннея і Й.Гертнера. Зокрема, К.Лінней (Linnaeus, 1751) виділяв лише 8 типів плодів: коробочка, стручок, біб, концептакул, кістянка, яблуко, ягода, стробіл. Згодом Й. Гертнер (Gaertner, 1788), виділяв такі типи плодів:

1. Коробочка (в т.ч. мішечок, крилатка, листянка)
2. Горіх
3. Кокум
4. Кістянка.
5. Ягода (в т. ч. ацинус, яблуко, гарбузина)
6. Біб
7. Стручок і стручечок.

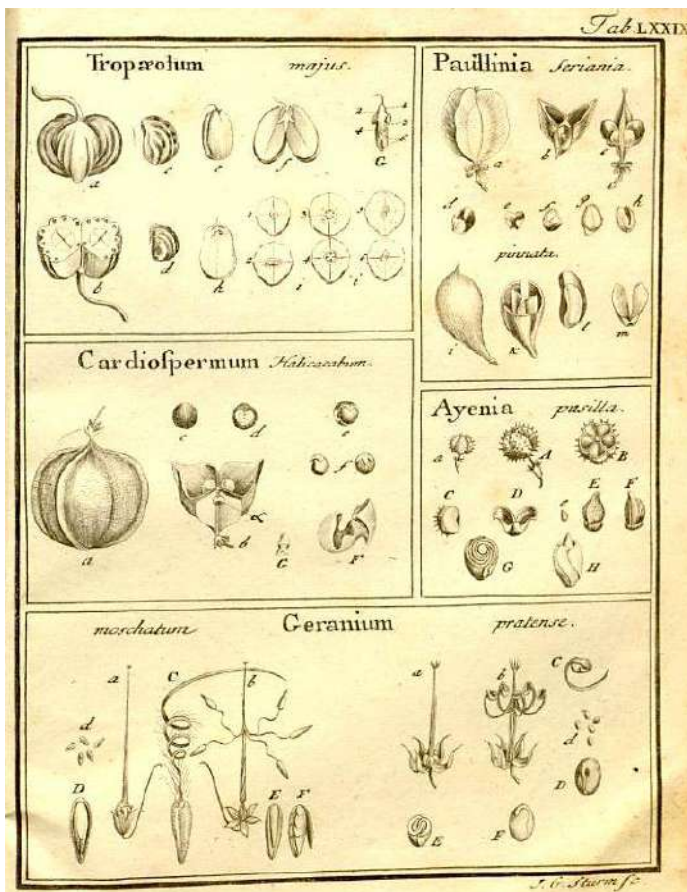


Рис. 1.1.1. Ілюстрація у праці Й.Гертнера (Gaertner, 1788), Том 1, таблиця 79. Джерело: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/114363#page/670/mode/1up>

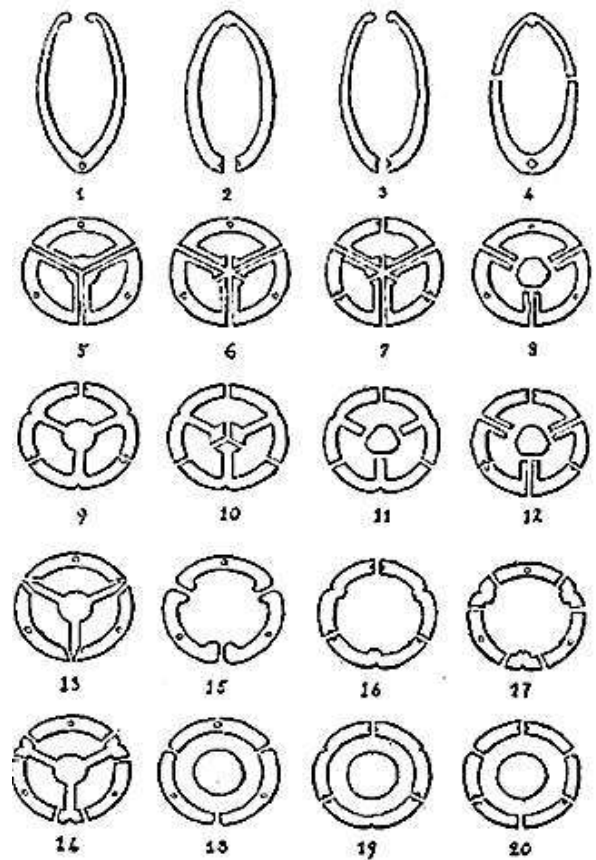


Рис. 1.1.2. Ілюстрація способів поздовжнього розкривання плодів за Ж.Бовізажем (Beauvisage, 1888). Джерело: https://www.persee.fr/doc/linly_1160-6444_1888_num_6_3_15280: 1 - вентральне, 2 - дорзальне, 3 - дорзовентральне, 4 - латеральне, 5-8, 12 – септицидне, 9-11 – локуліцидне, 13-14 – септифрагальне, 15, 18 – вентральне, 16, 19 – дорзальне, 17 – інтермедіальне, 20 – дорзовентральне

З часом, кількість типів плодів все збільшувалась, а їхні визначення деталізувались. Найбільш детальну і водночас просту класифікацію плодів за описовим принципом створив Дж. Ліндлі (Lindley, 1848). Багато з використаних ним назв плодів використовуються і сьогодні. Тут подаємо систему Дж.Ліндлі в нашому перекладі.

Клас I. Простий плід. Апокарпій.

Одно або двонасінний:

мембранний – мішечок (utriculus)

сухий або твердий - сім'янка (achaenium)

м'ясистий ззовні, твердий всередині – кістянка (drupa)

Багатонасінний:

розкривний

одноствулковий – листянка (folliculum)

двостулковий – біб (legumen)

нерозкривний – членистий біб (lomentum)

Клас II. Збірний плід.

Зав'язі над чашечкою

перикарпії відокремлені - етеріо (ethaerio)

перикарпії злиті у суцільну масу - синкарпій (syncarpim)

Зав'язі огорнуті у м'ясисту трубку чашечки – цинародій (synarrhodum)

Клас III. Складний плід. Синкарпій.

Секція 1. Зав'язь верхня

А. Перикарпій сухий

- нерозкривний

одногніздний зернівка (caryopsis)

багатогніздний

сухий

без крил - карцерула (carcerulus)

з крилами - крилатка (samara)

соковитий всередині – амфісарка (amphisarca)

- розкривається:
 - поперечною щілиною - піксидій (pyxidium)
 - на еластичні кокки – регма (regma)
 - поздовжньою щілиною – концептакул (conceptaculum)
 - стулками
 - плаценти розміщені під лопатями приймочки
 - лінійний – стручок (siliqua)
 - округлий – стручечок (silicula)
 - плаценти чергуються з лопатями приймочки
 - стулки відділяються від рамки – цератій (ceratium)
 - рамки немає – коробочка (capsula)

В. Перикарпій соковитий

- нерозкривний
 - саркокарпій роздільний - гесперидій (hesperidium)
 - саркокарпій нероздільний – ягода [верхня] (nuculanium)
- розкривний – трима (truma)

Секція 2. Зав'язь нижня

А. Перикарпій сухий

нерозкривний

гнізд 2 і більше – вислоплідник (cremocarpium)

гніздо одне

огорнутий купулою (плюскою) – жолудь (glans)

без купули – ципсела (cypsela)

розкривний або руйнується – диплотегія (diplotegia)

Б. Перикарпій соковитий

епікарпій твердий

насінини паріетальні – гарбузина (perо)

насінини не паріетальні – гранатина (balausta)

епікарпій м'який

гнізда облітеровані або одногніздний - ягода (bassa)

гнізда відмежовані – яблуко (pomum)

Клас IV. Зібрання плодів (collective fruits). Антокарпії

Одиничні

оцвітина затверділа, суха – диклезій (diclesium)

оцвітина соковита – сфалерокарпій (sphalerocarpium)

Агрегатні (супліддя – *A.O.*)

з порожниною – сіконій (syconus)

з конічним ложем

затверділа сережка - стробіл (*у голонасінних – A.O.*) (strobilus)

соковитий колос – сорозус (sorsosis).

У своїй класифікації плодів Дж.Ліндлі (Lindley, 1848) звертає увагу на положення зав'язі, розміщення плацент, кількість гнізд у зав'язі, розділення монокарпних, збірних і синкарпних плодів, тобто, характеристики гінецею.

Вже на початку XX ст. сформувався інший напрямок карпології - біологія дисемінації. Зокрема, найбільш цитованою є праця Рутгера Сернандера (Sernander, 1927), в якій він увів поняття діаспори та інші пов'язані поняття, та маловідома в Україні праця Ебергарда Ульбриха (Ulbrich, 1928), в якій уведено поняття "карпобіологія" (див. пункт 1.2.1).

Дуже цікаву і складну багаторівневу комбінативну класифікацію плодів створив М.Бауманн-Боденгайм (Baumann–Bodenheim, 1954), в якій для визначення типу плоду він послідовно застосовував такі ознаки гінецею:

1. Розміщення плодолистків (спіральне, циклічне).
2. Зростання плодолистків між собою.
3. Кількість плодолистків.
4. Природа оплодня (лише з плодолистків або з плодолистків і прирослої квіткової трубки).
5. Зростання країв плодолистків (краї зрослі або вільні).
6. Складна для перекладу ознака, пов'язана з наявністю вільних країв плодолистків і типом плацентації у синкарпному гінецеї (нім.: die Carpellflächenunvollständigkeit).

7. Розміщення плаценти.
8. Число насінин.
9. Консистенція оплодня (паренхімний, сухий, двошаровий).
10. Наявність додаткових покривів плоду.
11. Наявність супліддя (синкарпу).

Класифікація М.Бауманн-Боденгайма не прижилась у науці через громіздкі назви плодів. Наприклад, плід в *Aesculus hippocastanum* L. було визначено німецькою мовою так: "Gestaltungstyp: Capsula gamo-marginalis, oligo-carpellata, integri-laminal, margo- (bis lamino-) und medio-placentar, oligo-bis monosperm. Pericarp sub-baccaceum, achlamydocarp. Dehiszenztyp: Spurgentlicarpium ventri-dorsicidum" (Baumann–Bodenheim, 1954: с. 110). Показово, що більшість термінів у цьому визначенні є латинськими.

Отже, до середини XX століття сформувались основні напрямки карпологічних досліджень: класифікація та номенклатура плодів, анатомічні дослідження, вивчення органографії плоду (включно зі способами розкривання), карпобіологічний та морфогенетичний напрями.

1.1.2. Морфогенетичний принцип у вивченні квітки і плоду

Починаючи з середини XIX ст. вчені розрізняли апокарпний, монокарпний, синкарпний та паракарпний гінецей і плід, а також різні типи плацентації відносно розміщення у плодолистку або у синкарпній зав'язі (Lindley, 1848; Eichler, 1875; Engler, 1889a; Goebel, 1901; Velenovskí 1910; Wettstein, 1924; Troll, 1928a, 1928b). Це означає, що у класифікації плодів використовували онтогенетичний принцип, часом доповнений описовими критеріями. Важливу роль у вивченні різноманітності та еволюції гінецея відіграли фундаментальні праці французьких вчених Жана-Батиста Пейє (Payer, 1857) та Філіпа Ван Тігема (Tieghem van, 1875). Ці вчені заклали підвалини відповідно онтогенетичного та васкулярно-анатомічного методів у вивченні структури та еволюції квітки (Schmid, Guédès, 1975; Beck et al.,

1982; Sokoloff et al., 2024). В цей самий час починає формуватись й еволюційний підхід у морфології рослин, натхненний епохальною працею Ч.Дарвіна (Darwin, 1859).

Класифікації плодів, засновані на еволюційному принципі, в той час називають "генетичними" класифікаціями або філогенетичними. Важливу роль у створенні класифікацій плодів відіграли дослідження структури гінецею, які значно просунулись завдяки працям німецьких вчених. Так, видатний німецький морфолог, Вільгельм Троль (Troll, 1928a), створив класифікацію типів гінецею за характером зростання плодолистків та типом плацентації (рис. 1.1.3). В.Троль розрізняв постгенітальне зростання плодолистків (або злипання поверхонь) і конгенітальне зростання (або закладання гінецею як цілісної структури) і запровадив уявлення про вертикальну зональність гінецею з асцидіатною та плікатною зонами, які характерні для пельтатного (щитоподібного) плодолистка, в якого краї повністю зросли в його основі (Endress, 1999; Weberling, 1999). Серед численних учнів В.Троля були ті, що присвятили свої дослідження вивченню гінецею і плоду, а саме, аналізу псевдомономерних гінецеїв (Eckardt, 1937), вертикальної зональності синкарпного гінецею (Leinfellner, 1950), розкриванню плодів (Stopp, 1950), структурі гінецею з апікальними септами (Hartl, 1956; 1962), еволюції квітки і суцвіття (Weberling, 1992).

В.Троль здійснив чималий вплив на всі галузі морфології рослин, ґрунтуючись на типологічному мисленні та ідеології Й.В.Гете (Endress, 1999; Claßen-Bockhoff, 2001). Він активно застосовував принцип варіабельності пропорцій для виявлення гомологічних органів, увів поняття "гештальт-типу" для позначення аналогічних структур та "типу організації" для позначення подібності за походженням. В.Троль визнавав наявність у типовому ценокарпному гінецеї синкарпної ділянки з центрально-кутовою плацентацією, паракарпної ділянки з парієтальною плацентацією та апокарпної ділянки з маргінальною плацентацією. При чому, у більшості гінецеїв, наявні всі три зони, проте у різному співвідношенні довжини і

фертильності. Якщо домінуючою і фертильною є синкарпна ділянка, то гінецей є синкарпним, якщо фертильною є паракарпна зона, то гінецей є паракарпним (рис. 1.1.4).

Еволюційний та онтогенетичний принципи для класифікації плодів використав М.Гушуляк (Guşuleac, 1938a, 1938b) з Ботанічного інституту Чернівецького університету (рис. 1.1.3). У своїх роботах він проаналізував карпологічні поняття, попередні класифікації плодів та підкреслив важливе значення гінецею для розвитку плоду (Guşuleac, 1938a). Свою "природну" систему плодів він вважав наближенням до "генетичної" системи плодів. В анатомічній структурі оплодня М.Гушуляк визначав екзокарпій та ендокарпій як епідермальні тканини (Guşuleac, 1938a). Схізокарпні (розпадні) плоди він виділив в окрему групу і називав їх апокарпоїдними плодами.

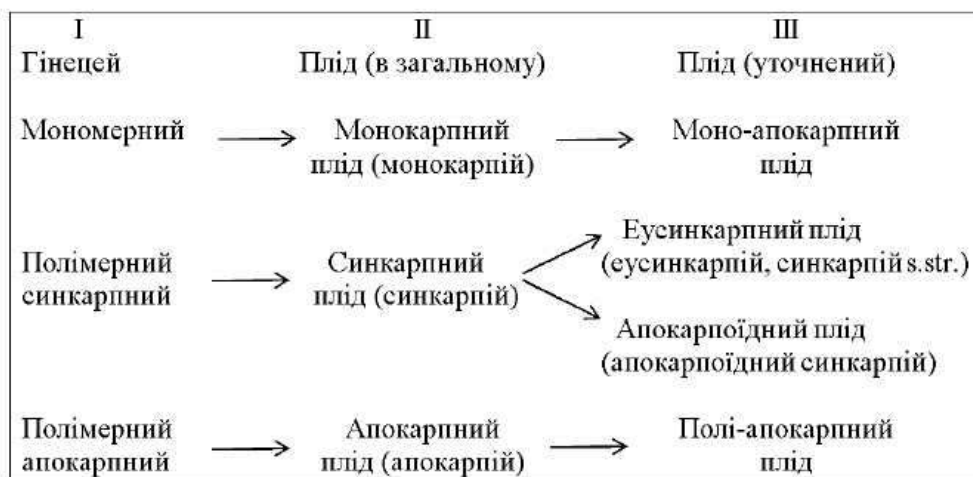


Рис. 1.1.3. Схема класифікації плодів за М.Гушуляком (Guşuleac, 1938b), перекладено з нім.

Подальший розвиток поглядів В. Тролля на структуру гінецеїв здійснив Вальтер Ляйнфельнер (Leinfellner, 1941; 1950), який доповнив схему будови гінецеїв наявністю проміжної зони між паракарпною й апокарпною. В.Ляйнфельнер поєднав структуру окремого плодолистка з асцидіатною і плікатною зонами зі структурою синкарпного гінецею (ценокарпного за В.Троллем) (рис. 1.1.5). Так, за умови повного конгенітального зростання плодолистків виникає еусинкарпний гінецей з синасцидіатною, симплікатною, гемісимплікатною та асимплікатною зонами. В гінецеї

однодольних рослин за наявності неповністю зрослих країв плодолистків і септальних нектарників наявні гемісинасцидіатна, гемісимплікатна та асимплікатна зони, а сам гінецей називається гемісинкарпним. При цьому вільні краї плодолистків можуть бути склеєні в центрі зав'язі постгенітально, проте, для визначення структури гінецею мають значення лише конгенітальні зростання. Пізніше В.Тролля (Troll, 1957) навів багато прикладів будови гінецею і плоду у різноманітних представників покритонасінних, проілюстрував їх численними авторськими рисунками, розглянув особливості формування нижньої зав'язі, коробчастих, однонасінних, ягідних та схізокарпних плодів. Щоправда, В.Тролля не розрізняв квітку з нижньою зав'яззю (епігінну квітку) і квітку з гіпантієм (перигінну квітку), а зав'язь у *Rosa* називав апокарпно-нижня (apokarp-unterständig Gynoeceum) на противагу до ценокарпно-нижньої (coenokarp-unterständig Gynoeceum). Багато прикладів гінецея В.Тролля наводив таким чином, що будова маточки розглядалась на стадії бутону, квітки і плоду. Класифікацію плодів В.Тролля проводив за консистенцією оплодня, хоч і визнаючи прямий структурний зв'язок квітки і плоду (Troll, 1957).

Класифікація гінецеїв за В.Троллям і В.Ляйнфельнером увійшла в практику морфологічного аналізу структури гінецею в першу чергу німецькомовних країн (Zimmermann, 1959; Weberling, 1992; Endress, 1994a; Leins, Erbar, 2000; 2010; Kadereit et al., 2014). Вона була суттєво спрощена А.Тахтаджяном (Takhtajan, 1959) і представлена у вигляді схеми з чотирьох структурних типів гінецеїв (з додаванням лізикарпного типу), яку згодом безальтернативно використовували його послідовники (Додаток А).

У 1959 році в Німеччині виходять з друку монографії видатних ботаніків-еволюціоністів Вальтера Циммерманна (Zimmermann, 1959) та Армена Тахтаджяна (Takhtajan, 1959), при чому у другій з них є багато цитувань доробку В.Тролля. В.Циммерманн (Zimmermann, 1959) розвиває свою ідею про гологенію як реалізацію філогенезу унаслідок змін окремих онтогенезів (рекапітуляцію) та поширює її на еволюції гінецею (рис. 1.1.6).

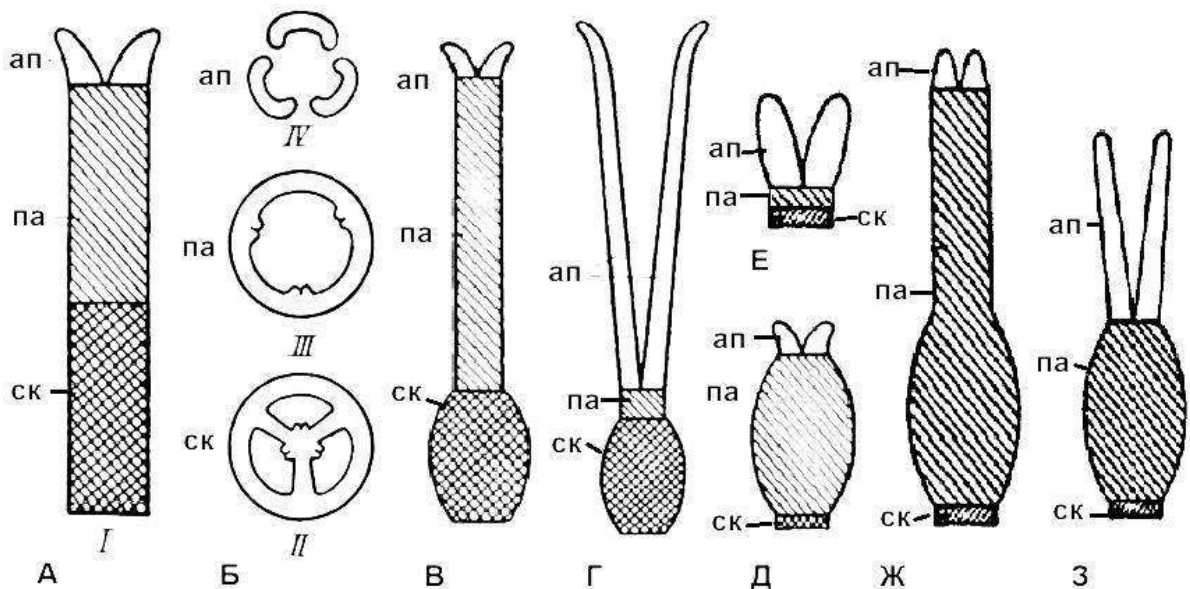


Рис. 1.1.4. Структура ценокарпного гінецею за В.Троллем, змінено (Troll, 1928a): типова зональність ценокарпного гінецею (А), поперечні зрізи через зони гінецею (Б), схема синкарпного гінецею (В), гінецей *Colchicum* (Г), схема паракарпного гінецею (Д), *Caylusea hexagyna* (Forssk.) M.L.Green (Resedaceae) (Е), *Viola* (Ж), *Passiflora* (З): ап – апокарпна зона, па – паракарпна зона, ск – синкарпна зона

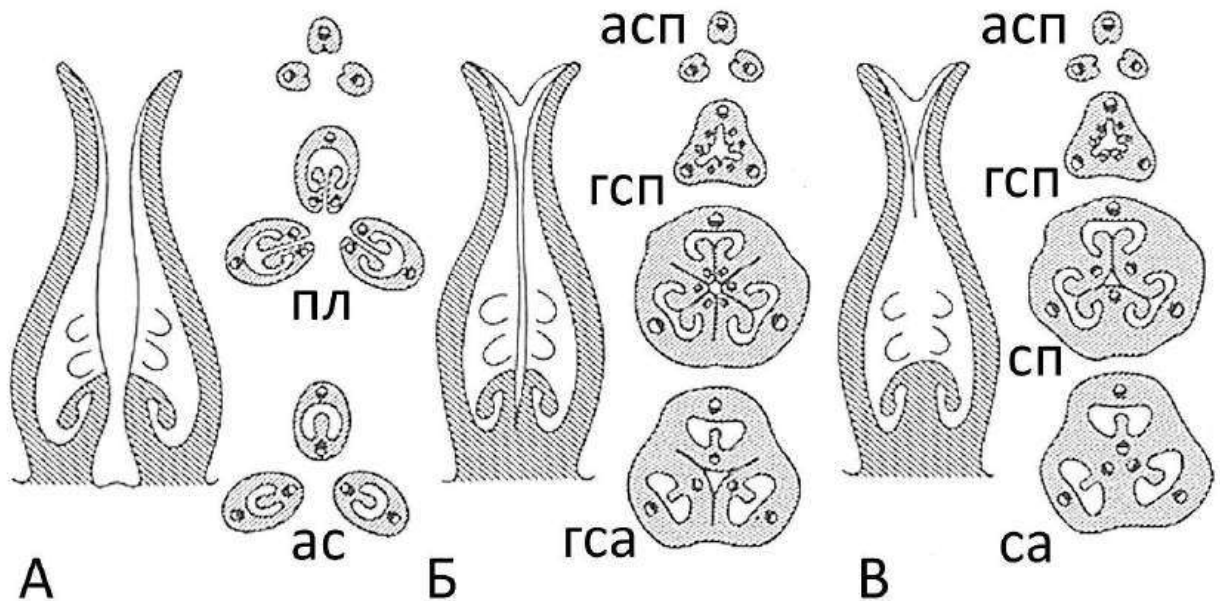


Рис. 1.1.5. Типи і вертикальна зональність гінецею за В.Ляйнфельнером (Leinfellner, 1950): апокарпний гінецей з асцидіатною (ас) і плікатною (пл) зонами плодолистків (А); гемісинкарпний гінецей з гемісинасцидіатною (гса), гемісимплікатною (гсп) та асимплікатною (асп) зонами (Б); еусинкарпний гінецей з синасцидіатною (са), симплікатною (сп), гемісимплікатною (гсп) та асимплікатною (асп) зонами (В).

Елементарними еволюційними процесами в гінецеї (аналогічно до його елементарних процесів у теломній теорії) він вважає зростання (постгенітальне і конгенітальне), редукцію, викривлення (*incurvation*) та полярну диференціацію маточки (на зав'язь, стовпчик і приймочку). Еволюцію гінецею В.Циммерманн зображує у вигляді спіральної гологенії від розкритих багатонасінних мегаспорофілів до замкнених мало- й однонасінних плодолистків (на прикладі плодолистків *Aconitum*, *Acer*, *Clematis*, *Pulsatilla*). З такої позиції, головним напрямком еволюції плодолистка слід вважати перехід від багатонасінності до однонасінності.

В.Циммерманн виділяє в онтогенетичному розвитку гінецею три стадії: 1) закладання ініціалей і формування зачатку гінецею, 2) ріст і диференціація примордіїв плодолистків, 3) дозрівання плоду. Тобто він розглядає гінецей і плід у неперервній послідовності процесів онтогенезу. Різноманіття плодів, за В.Циммерманном, зумовлено двома групами елементарних процесів: 1) будовою гінецею та 2) подальшою диференціацією оплодня (здерев'янілий чи соковитий).

В.Троль, В.Циммерманн та британська дослідниця А.Арбер вважаються видатними морфологами рослин, натхненними натурфілософією Й.В.Гете (Claßen-Bockhoff, 2001). Погляди німецьких вчених описували як типологічне мислення, гетеанство та ідеалістичну морфологію. Натомість, Агнеса Арбер (Arber, 1950) розглядала морфологію у динамічному поєднанні форми і функції, онтогенезу та еволюції, що дало поштовх для розвитку ширшого розуміння морфологічних типів і розвитку динамічної морфології та генетики розвитку рослин (Claßen-Bockhoff, 2001; Kirchoff, 2001). А.Арбер була третьою жінкою і першою жінкою-ботаніком, обраною членом Лондонського Королівського товариства. Її найзначнішим здобутком було створення теорії листка як часткового пагона (*partial-shoot theory of the leaf*), що стало чи не єдиною альтернативою для типологічного поділу органів рослини на корінь, стебло і листок ("залізна тріада"). У своїх поглядах А.Арбер вважала органи рослини частково-паралельними у розвитку

(parallel-in-identity) та розглядала будову рослини як неперервний процес розвитку (form is a process).

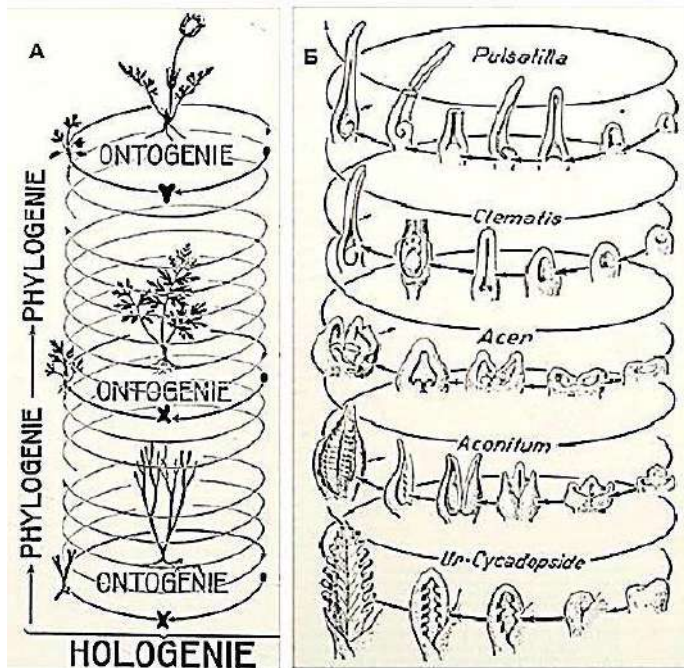


Рис. 1.1.6. Ілюстрація концепції гологенії вищих рослин (А) та гологенії плодолистка (Б) як зміни філогенезу унаслідок змін онтогенезів, за В.Циммерманном (Zimmermann, 1959). На схемі Б представники рослин подані лише як приклади відповідної будови гінецею, а не як таксони

В другій половині XX ст. питання еволюційної морфології квітки активно досліджувались в англomовному світі. Так, детально розглядаються проблеми походження нижньої зав'язі (Puri, 1952a, 1952b; Douglas, 1957), використання ознак провідної системи квітки для вирішення еволюційно-морфологічних проблем (Puri, 1951; Eyde, 1967, 1975; Carlquist, 1969; Kaplan, 1971; Schmid, 1972; Wilson, 1982), функціональне значення синкарпного гінецея (Carr, Carr, 1961). Численні наукові здобутки еволюційної морфології та анатомії квітки були підсумовані у добре відомих працях видатних морфологів Артура Імса (Eames, 1961), Кетрін Есай (Esau, 1977) та Абраама Фана (Fahn, 1982). У монографії ізраїльського ботаніка А.Фана представлені численні факти з розвитку квітки, будови її провідної системи, а також дані з анатомії оплодня, адаптації плоду та механізми розкривання плодів. Деякі дослідження в цій галузі А.Фан провів особисто та у співпраці з М.Зогари, вивчаючи анатомо-фізіологічні пристосування плодів у рослин Палестини (Fahn, 1947; Zohary, Fahn, 1941; Zohary, 1950). У монографії А.Фана враховані численні досягнення еволюційної морфології квітки, в тому числі, дані про зональність та особливості розвитку плодолистка та синкарпного

гінецею, типи плацентації, секреторні структури. Праця містить багато авторських графічних рисунків та фотографії зрізів, зроблені за допомогою світлового та сканувального електронного мікроскопів. Ця монографія перевидавалась декілька разів і має тисячі цитувань (Lev-Yadun, 2006), що робить її важливим джерелом інформації для карпологиї.

Велике значення у підвищенні ролі морфології в еволюційній та філогенетичній систематиці покритонасінних відіграють праці швейцарського дослідника Пітера Ендресса, який упродовж півстоліття продовжує вивчати мікоморфологію та біологію квітки в різних групах покритонасінних (базальних таксонів, однодольних, розид та астерид), а також неодноразово розглядав походження синкарпії, компітума, полімерних гінецеїв та вплив морфології квітки на вирішення проблем походження та еволюції покритонасінних (Endress, 1982, 1992; 1994a, 1994b, 1995; 1999; 2001, 2002; 2003; 2004, 2005; 2006, 2010a, 2010b; 2010c; 2011a; 2011b; 2014; 2016, 2019, Balthazar, Endress, 2002, Bachelier, Endress, 2009; Doyle, Endress, 2000; 2011; Endress, Doyle, 2009; 2015; Endress, Igersheim, 1997, 1999; 2000, Endress, Matthews, 2006; 2012; Endress et al., 1983; 2000; 2013; Igersheim, Endress, 1997, 1998, Zeng et al., 2017 та ін.).

Питання класифікації та еволюції гінецею, який є носієм багатьох адаптивних та еволюційно важливих ознак репродуктивної сфери, тісно пов'язане з питаннями класифікації та еволюції плодів, тому інтенсивний розвиток морфо-анатомічних досліджень гінецею у XX ст. зумовив прогрес у розумінні структури плоду та напрямків його еволюції.

1.1.3. Анатомічні дані в аналізі структури плодів І.Рот

Велике значення для розвитку карпологиї мала монографія професорки Центрального університету Венесуели в Каракасі Інґрід Рот (Roth, 1977), учениці Кетрін Есау. У цій праці І.Рот застосовує анатомічний метод, досліджуючи всі частини плоду, ріст, розвиток, диференціацію, дозрівання,

старіння й опадання плодів, особливості анатомії оплодня, плацент, перегородок, несправжніх перегородок, додаткових частин плоду (квітколожа, чашечки, віночка, тичинок, приквіток), нижньої зав'язі, квітконіжки і суцвіття, а також провідну систему плоду. Ретельно розглянуті особливості розкривання плодів, в тому числі, механізм розкривання (гігрохозія і ксерохозія), відкладене розкривання (retained dehiscence). Серед способів розкривання розглядаються: вентрицидне, септицидне, локуліцидне, поперечно-кільцьове, порове, розкривання плоду у бобів.

I.Рот розуміє ендокарпій як гістологічну (а не гістогенетичну) зону, зокрема, вона виділяє такі типи розвитку ендокарпія: 1) з внутрішньої епідерми плодолистка, 2) з субепідермального шару, 3) з внутрішньої епідерми та субепідермального шару, який ділиться зі збільшенням шарів, 4) з багатошарової внутрішньої епідерми, 5) з багатошарового субепідермального шару, 6) з багатошарових внутрішньої епідерми та субепідермального шару. Тобто I.Рот ототожнює ендокарпій з кісточкою плоду. Типи плодів розглянуті I.Рот (Roth, 1977) на численних прикладах за такою системою:

1. Розкривні плоди – коробочки s. l. (в т.ч. стручок, листянка, біб, соковита коробочка).
2. Нерозкривний склерокарпій (горіх), в т. ч. власне горіх, сім'янка, зернівка, схізокарпій, крилатка.
3. Кістянковий нерозкривний плід (сарко-склерокарпій); тут розглядаються кістянкові і деякі ягодоподібні плоди (*Prunus*, *Rubus*, *Olea*, *Coffea*, *Cocos* та інші *Palmae*, *Mangifera*, *Casimiroa*, *Symphoricarpus*, *Cornus*, *Geum*, *Ericaceae*, *Juglandaceae*).
4. Ягодоподібний нерозкривний плід (саркокарпій), в т. ч. *Ribes*, *Phoenix*, *Musa*, *Persea americana*, *Carica papaya*, *Theobroma cacao*, *Syzygium aromaticum*, *Citrus* та інші *Rutaceae*, *Solanaceae*, *Cucurbitaceae*, *Loranthaceae*.
5. Збірний плід й апокарпний гінецей: *Ranunculaceae*, *Annonaceae*, *Rosaceae* (incl. *Malus*, *Pyrus*), *Ochna*.

6. Супліддя (*Ananas, Ficus, Artocarpus altilis*).

Отже, на противагу до неперевершеного за ретельністю анатомічного аналізу структури плодів, морфологічна частина карпологічного дослідження й класифікація плодів І.Рот перебувають на описовій (типологічній) стадії. Шари оплодня, зокрема, ендокарпій, розглядаються в описовому, а не в гістогенетичному аспекті. У класифікації плодів зібрані разом: 1) апокарпні мономерні і синкарпні плоди, 2) ягоди, кістянки і піренарії, 3) схізкарпії та однонасінні плоди. Структура гінецею розглядається дуже стисло, незважаючи на цитовані роботи В.Тролля (Troll, 1928a, 1928b), Е.Екардта (Eckardt, 1937) та В.Ляйнфельнера (Leinfellner, 1950) та володіння німецькою мовою. Цікаво, що І.Рот визнає лізикарпний тип гінецею, наведений А.Тахтаджяном в т. ч. у німецькомовному виданні (Takhtajan, 1959), але не цитує його.

Значну увагу І.Рот приділила механізмам дисемінації. Зокрема, розглядаються спеціальні структурні пристосування плодів до рознесення, а саме, елайосоми, анатомічні адаптації плаваючих плодів, захисні структури плодів, адаптації до епізоохорії (щетинки, шипи), гетеродіаспорія в *Asteraceae* та інших родин (в т. ч. амфікарпія, гетеромерикарпія, гетерокарпія, мішечки з насінинами). Таксономічне значення та питання еволюції плодів І.Рот розглядає дуже стисло. Проте, вона визнає важливість структури гінецею для еволюції плоду і засновує напрямки еволюції плоду на ознаках будови гінецею, типах плацентації, положенні зав'язі (рис. 1.1.7).

Фундаментальність та оригінальність монографії І.Рот (Roth, 1977) полягає в значному прогресі у вивченні анатомії всіх частин плоду у зв'язку з їхніми функціями (дозріванням, захистом насінин, рознесенням). Оскільки внутрішня структура гінецею не так сильно пов'язана з функціями плоду, як з функціями квітки (запилення та запліднення), мабуть тому їй було віділено менше уваги. Натомість, постантетична диференціація тканин плоду відбувається у зв'язку з пристосуванням до розселення зачатків, тому і була

найбільш детально розглянута у роботі I.Рот, в якій підкреслена функціональність всіх структур плоду (в тому числі, позаматочкових).



Рис. 1.1.7. Напрямки еволюції плодів за I.Рот (Roth, 1977), перекл. з англ.

1.2. Карпобіологічні та карпологічні класифікації плодів

До карпобіологічних та карпологічних класифікацій плодів ми зараховуємо такі класифікації, які ґрунтуються в першу чергу на адаптаціях плоду до рознесення (карпобіологічний принцип), а також на структурних особливостях лише постантетичної стадії морфогенезу плоду (карпологічний принцип). Такі класифікації не позбавлені описового підходу та інших принципів класифікації, але домінуючим принципом в обох варіантах є адаптації. Це робить наведені тут класифікації мало придатними для еволюційної систематики, але важливими для фітоценології та синекології.

Серед усіх існуючих класифікацій ми обрали найновіші, які широко висвітлені у монографічних зведеннях, це класифікації Л. ван дер Пейла (Pijl, 1982) і Р.Спьюта (Spjut, 1994). Посилання на більш ранні екологічні класифікації плодів можна знайти в цих монографічних працях. На жаль, зазначені монографії зовсім не висвітлені у вітчизняній навчальній і довідниковій літературі, окрім, частково, підручника Новікова, Барабаш-Красни (2015).

1.2.1 Типи та особливості дисемінації покритонасінних

Особливості дисемінації покритонасінних найповніше викладенні у праці Л. ван дер Пейла "Principles of Dispersal in Higher Plants", яка вийшла у третьому розширеному виданні у 1982 році (Pijl, 1982), а вперше була видана у 1969 році. Ця праця анонсується автором як екологічна, важлива для синекологічних досліджень, які вивчають мережу зв'язків організмів у біоценозі. Праця являє собою багатий ресурс прикладів, спостережень та узагальнень з біології плодоношення та дисемінації покритонасінних. Праця вийшла майже одночасно з відомою монографією з екології запилення Л. ван дер Пейла у співавторстві з К. Феррі "Principles of pollination ecology" (Faegri, Pijl, 1979), перше видання якої вийшло у 1966 р., та характеризується спільним підходом та принципами, зокрема, виділенням адаптивних "синдромів" ознак.

Головним об'єктом вивчення у монографії Л. ван дер Пейла є процес дисперсії або рознесення зачатків (dispersal), а плоди становлять одну з важливіших структур, які забезпечують рознесення у покритонасінних рослин, поряд з голою насіниною та вегетативними діаспорами (Pijl, 1982). Цікаво, що біля витоків карпобіології, за даними ван дер Пейла (Pijl, 1982), стоять скандинавські вчені, починаючи від К.Ліннея, який проводив дослідження способів рознесення рослин, і Р.Сернандера (Sernander, 1927). Л.ван дер Пейл вважає класифікацію діаспор за Р.Сернандером (Sernander,

1927) непридатною для екології дисемінації, проте цитує її. Фрагмент цієї класифікації поданий нижче, оскільки вона є основою для інших екологічних класифікацій:

- Гола насінина у первинно або "вторинно голонасінних" рослин;
- насінина, що вивільняється з розкривного плоду (з арилусом чи без нього);
- плід простий, з єдиної зав'язі квітки (simple fruit) або плід з багатьох зав'язей у квітці (aggregate fruit);
- несправжній плід або псевдокарп (false fruit, spurious fruit, pseudocarp) формується з зав'язі у сукупності з прилеглими частинами квітки;
- супліддя (multiple fruit, collective fruit, syncarp (*не плутати з синкарпним плодом – прим. АО*));
- насінини у складі цілої рослини або її частини (перекоти-поле).

Очевидно, ця класифікація розділяє діаспори за морфологічним принципом і містить як елементи описової, так морфогенетичної класифікації.

Л. ван дер Пейл наводить застереження щодо поширених явищ конвергенції між насіниною, плодом з верхньою і нижньою зав'яззю та супліддям як генеративних діаспор. Наприклад, конвергентними для різних таксонів є покриви діаспори типу кістянки (соковитий зовнішній шар і твердий внутрішній шар, що оточує зародок). Через це ван дер Пейл дивується, що найбільше значення у систематиці мають ознаки квітки як проміжної структури для плоду і заперечує необхідність морфологічного принципу класифікації плодів, адже плід на його думку – це орган, в якому функція має більше значення, ніж структура.

Автор критикує східноєвропейські класифікації плодів, названі "генетичними класифікаціями" (див. дод. А), проте які в реальності є онтогенетичними, і розглядає їх як реалізацію типологічного мислення і гетевської філософії. Важливим положенням автора є твердження про взаємозв'язок квітки і плоду, яке підтверджується численними прикладами,

коли структурні адаптації до рознесення і проростання наявні вже у квітці і суцвітті на стадії цвітіння (Pijl, 1982; с. 17). Зазначається важливість положення плоду і квітки в тілі рослини та періодичність цвітіння і плодоношення (які пов'язані з активністю запилювача і тварини-транспортера), що також пов'язує процеси запилення і рознесення. Наприклад кауліфілорія часто супроводжується каулікарпією, а геокарпія – з геофлорією.

Окремо розглядається однонасінність плоду (monospermy) і однонасіннезачатковість квітки (monovuly), яка може бути адаптацією до анемофілії, в той час як однонасінність є наслідком формування нерозкритого плоду. Причому, однонасінність плоду може бути простим наслідком анемофілії і редукції числа насінних зачатків у квітці (тобто вторинною), або, з іншого боку, пристосуванням до поширення однонасінного плоду (тобто первинною), тоді у квітці може закладатися декілька насінних зачатків. На думку автора, нижня зав'язь також іноді може формуватися у квітці як адаптація до рознесення, а не лише як захист від небажаних відвідувачів квітки.

Отже, визнається, що ознаки квітки впливають на особливості плодоношення, а плід у свою чергу може впливати на структуру квітки: "I shall indicate the residual influence of the flower phase on the seed or fruit as postludial and the reverse, anticipative influence as preludial" [Я покажу продовжений вплив квітки на насінину або плід як постлюдію та зворотній вплив плоду на структуру квітки як прелюдію] (Pijl, 1982; с. 18).

Автор заперечує адекватність будь-якої морфологічної класифікації плодів через величезні можливості для перенесення одних і тих самих функцій на різні частини плоду, тому подає свою власну класифікацію справжніх плодів (перикарпіїв) (Pijl, 1982):

Варіант А. Домінують насінини

1. Насінини атрактивні, оплодень рано опадає.
2. Насінини соковиті, плодолисток (плід) розкривається рано.

3. Голі насінини сухі, оплодень рано розкривається при висиханні у вигляді сухого крила (Nude seeds dry, pericarp early open as a dry wing).

4. Саркотестальні насінини, оплодень сухий.

5. Насінини з арилусом, оплодень сухий.

Варіант Б. Насінини зменшені, сухі

6. Мезокарп твердий, ендокарп губчастий (частково як в гесперидії)

7. Мезокарп твердий, ендокарп сухий і розкривний

8. Оплодень сухий, плацента соковита

9. Оплодень м'ясистий, розкривний

10. Мезокарп твердий, ендокарп руйнується під час дозрівання, екзокарп соковитий

11. М'ясисті фунікулюси, які забезпечують соковитість плоду (Cactaceae).

В цій класифікації: (1) типи плодів не мають власних назв, а лише характеристики; (2) враховані екологічні ознаки (атрактивність насінин), анатомічні ознаки (консистенція тканин), гістогенез та розкривання плоду.

Серед усіх способів рознесення насінин, зоохорія вважається вихідною для покритонасінних. Помилкові уявлення про поширення ранніх покритонасінних вітром або автохорно не підтверджуються тим, що насінні папороті і давні голонасінні поширювались тваринами, так само, як примітивні сучасні покритонасінні. Тому автор пропонує розглядати способи дисемінації та карпобіологічні типи рослин починаючи від зоохорії.

Так само, як в екології запилення (Faegri, Pijl, 1979), автор пропонує виділяти "синдроми" дисемінації як класи сукупних пристосувальних ознак до певного механізму або агенту дисемінації. Ці синдроми інколи охоплюють дуже вузькі, або дуже широкі набори адаптацій. З генетичної точки зору, це ті комбінації ознак, які підтримуються добором. У книзі детально проаналізовано десять синдромів дисемінації, підтверджених численними фактами (Pijl, 1982). А саме: 1. Поширення безхребетними – червами і молюсками (Fragaria), та жуками-скарабейми, про що є поодинокі свідчення.

2. Іхтіохорія наведена для кількох десятків тропічних та декількох європейських рослин (*Glyceria*), проте є дуже мало досліджень стосовно раціону риб, в яких можуть бути необхідні факти. Є поодинокі свідчення перенесення плодів *Typha* на поверхні тіла риб (епізоохорія за допомогою риб), але дуже складно провести чітку межу між іхтіохорією, заврохорією, гідроохорією та поліохорією (поєднання декількох способів рознесення).

3. Заврохорія – дисемінація за допомогою рептилій: ящірок, черепах, ігуан, алігаторів, варанів. Пристосуванням є базикаулікарпія (розміщення плодів низько над ґрунтом або базікарпія (див. с. 94).

4. Орнітохорія – дуже поширений спосіб рознесення діаспор в деревних рослин, якими є більшість примітивних покритонасінних.

За типом адаптацій ван дер Пейл виділяє три варіанти зоохорії, переважно їх виділяють для способів рознесення за допомогою птахів і ссавців (рис. 1.2.1):

- епізоохорія – рознесення на поверхні тіла тварини,
- ендозоохорія – рознесення при поїданні діаспори,
- синзоохорія – звільнені діаспори разносяться у ротових органах тварин (птахами або мурахами) для подальшого поїдання.

Для орнітохорії характерна наявність міметичних насінин, які імітують або соковиті плоди-ягоди, або арилатні насінини (*Magnolia*), або саркотестальні насінини деяких голонасінних (*Podocarpus*), а іноді насінини імітують жуків, що приваблює комахоїдних птахів, це т. зв. кантароспермія або скарабеоїдія ("cantharospermum", "scarabaeoid"). Вважається, що олієвмісні (іноді з протеїновими домішками) орнітохорні діаспори є первинними, і виникли ще до появи самих птахів і ссавців, для винагороди рептиліям, але згодом вони замінилися цукровмісними діаспорами, як більш енергетичними і доступними для травлення (Pijl, 1982).

5. Мамаліохорія – можлива у варіантах синзоохорії та ендозоохорії ссавцями, зокрема гризунами. Вона буває випадкова та адаптивна. Як і у випадку орнітохорії, при рознесенні ссавцями часто має місце дисзоохорія

(dyszoochory), коли тварина руйнує і перетравлює більшість діаспор (Müller-Schneider, Lhotská, 1971), так, наприклад, гризуни (вивірки, щури і ховраки) часто руйнують діаспори дубів, сосни і злаків.

Серед варіантів мамаліохорії, хіроптерохорія характеризується чітко визначеними синдромами адаптація плодів до кажанів і кажанів до плодів. Жуйні тварини, примати, інші ссавці (слони, тапіри, кенгуру, хижаки) також бувають розносниками плодів у деяких груп рослин.

6. Мірмекохорія вирізняється серед інших синдромів зоохорії наявністю елайосом, які часто наявні у ранньовесняних трав'яних рослин середньоевропейської флори, з вибуховим механізмом розкривання плоду, пост-флоральним нектаровиділенням, захистом елайосом від висихання. Вона притаманні як лісовим травам, так і епіфітам.

7. Анемохорія вважається похідним способом рознесення діаспор, який виник із зоохорії за умов дефіциту тварин, у піонерних угрупованнях або у відповідних ектопах, де вітер створює сприятливі передумови для рознесення. Це менш ефективний і більш витратний спосіб рознесення, проте він може забезпечувати велику дальність рознесення. Для анемохорії має значення вологість повітря, час експозиції діаспор, висота рослини. Варіанти адаптацій до анемохорії наведені на рис. 1.2.1.

8. Гідрохорія має невелике значення для рознесення діаспор, за виключенням деяких спеціалізованих груп рослин, таких як "морські трави" та інші гідрофіти, хоча деякі гідрофіти не мають пристосувань до поширення з водою (напр. *Callitriche*, *Butomus*, *Hippuris*, *Myriophyllum*). Гідрохорія часто є випадковою і похідною від анемохорії, з якою має паралельні адаптації. Автор розрізняє омброхори і обмробалісти, які відповідно вимиваються (*Sedum acre*) або відкидаються, виплескуються (*Thlaspi alpestre*) краплинами дощу із свого вмістилища (рис. 1.2.1 А). Також у прісних і солоних водах можуть поширюватись діаспори плавальних гідрохорів (наутохори).

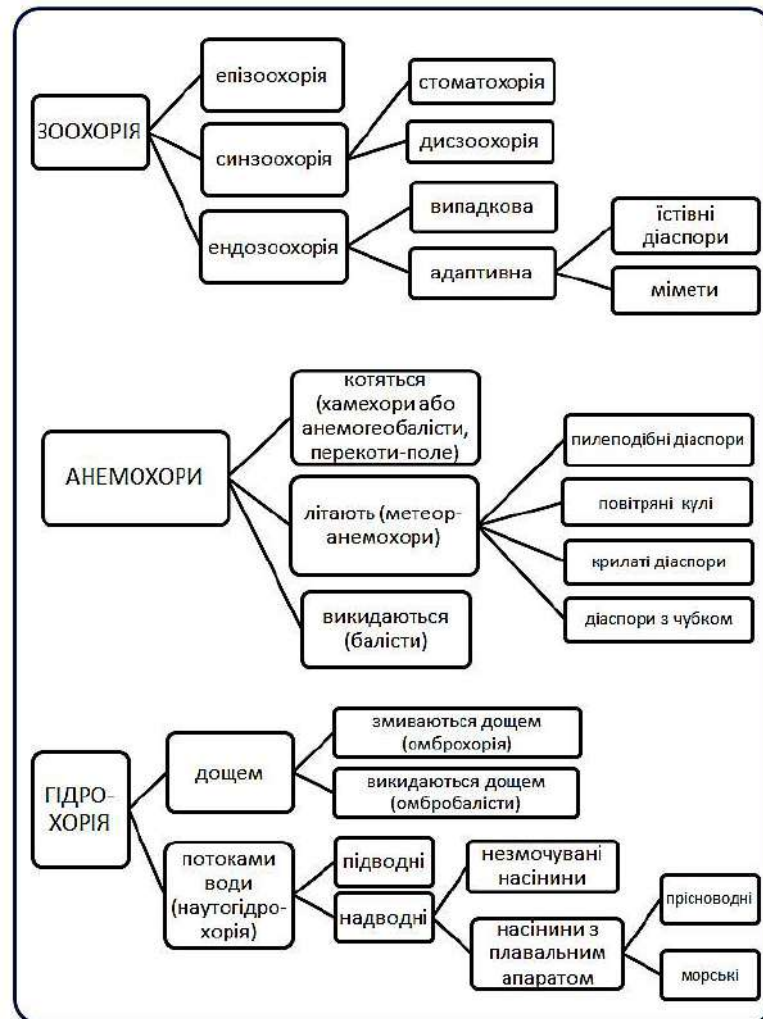
9. Епізоохорія розглядається як спосіб рознесення, виділений за механізмом, а не агентом, тому подана окремо від ендозоохорії (Pijl, 1982).

Епізоохорія забезпечується адгезивними властивостями плодів, насінин, гачками і шипиками. Зокрема так звані шипики, які розміщуються на наземних діаспорах (trample burrs, нім. Trampelkletten), у вигляді якоря або зірочки, переносяться на кінцівках тварин (*Martynia*), а також зчіплюються між собою і переносяться групами (явище синаптоспермії). Подібні гачкуваті діаспори бувають у водних рослин (*Trapa*), "water burrs" та в надземних частинах рослини (shake-burrs або rattle-burrs, нім. "Schüttelkletten"), зокрема супліддя у деяких Asteraceae (*Xanthium*, *Arctium*). При цьому, шипикуваті плоди деяких рослин слугують скоріше захистом від передчасного поїдання, а не засобом рознесення (*Castanea*, *Datura*, *Durio*).

10. Автохорія розглядається Л. ван дер Пейлом як похідне явище, вона може забезпечуватись лише ростом пагонів в напрямку ґрунту, або їх нахилом – бластохорія. Багато рослин мають адаптації до активного розкидання діаспор через підсихання напружених тканин, завдяки гігроскопічному механізму (Fabaceae, Brassicaceae, *Viola*, *Geranium*, *Buxus*, *Dictamnus*) або через напруження у живих тканинах, завдяки тургорному механізму (*Ecballium elaterium*, *Lathraea*, *Impatiens*) (Рис. 1.2.1 Б). Інші рослини пасивно викидають діаспори при струшуванні вітром, краплинами дощу або дотиком тварин. Відоме явище, коли діаспори несуть гігроскопічні щетинки або волоски, які рухаються зі зміною вологості повітря і допомагають вкручуватись у ґрунт, це повзаючі діаспори (creeping diaspores), описані у Poaceae, Asteraceae, Dipsacaceae, *Erodium*, *Trifolium*. До явищ автохорії належить також барохорія – опадання діаспор під дією сили тяжіння. У підсумку, автор робить висновок про поширення ендозоохорії і рідкісність епізоохорії та автохорії серед давніх покритонасінних (old groups).

Окремий розділ присвячений стратегіям рознесення діаспор у біоценозі (Pijl, 1982). Запроваджується поняття ателохорії (atelochoy), або ахорії – відсутності пристосувань до рознесення, натомість переважання пристосувань до проростання і закріплення (establishment). Це явище поширене в напівпустелях, а також його демонструють рослини особливих

А



Б

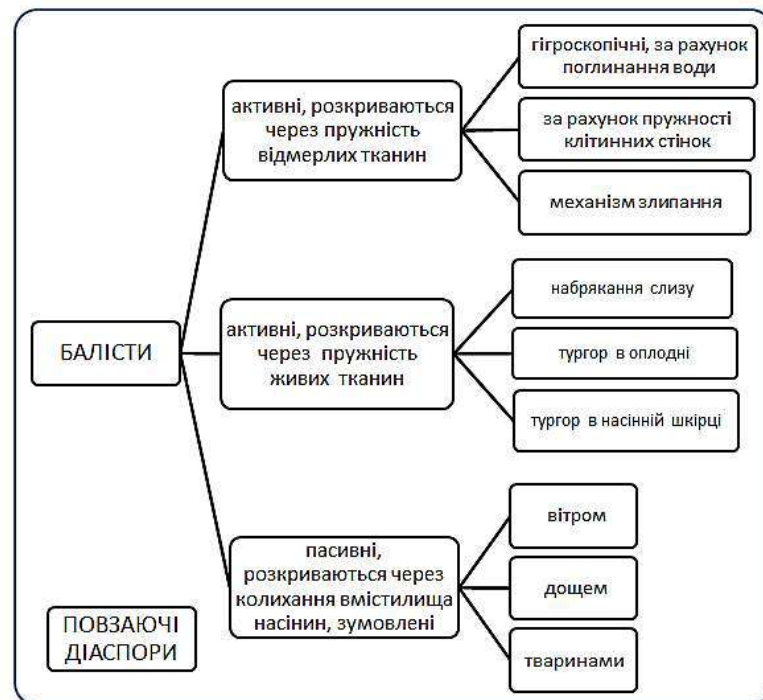


Рис. 1.2.1. Синдроми зоохорії, анемохорії та гідрохорії (А) та синдроми балістохорії (Б) за даними Pijl (1982)

екотопів, мангрів, водні рослини, орхідеї, наскельні папороті, рослини дощових лісів. Автор наводить 10 адаптацій до ателохорії, а саме: (1) барохорія, (2) карпоспермія (carpospermy) – однонасінні плоди, які не разносяться на відстань, (3) синаптоспермія (synaptospermy), (4) міксоспермія (mixospermy), (5) трипанокарпія (trypanocarpy) – діаспори, що закручуються і засвердлюються у ґрунт (boring diaspores), (6) гігрохазія (hygrochasy), (7) базикарпія – розміщення плодів близько поверхні ґрунту, (8) гетерокарпія, (9) амфікарпія, (10) вівіпарія та (11) геокарпія (Pijl, 1982). У книзі розглядаються явища поліхорії, диплохорії, та пов'язане явище гетеродіаспорії (гетерокарпії та гетероспермії). Наприклад, плоди *Calla palustris* адаптовані не лише як ендозоохори, а ще епізоохори та плаваючі гідрохори. Ще одним аспектом стратегії рознесення діаспор Л.ван дер Пейл вважає диференціацію за часом експозиції діаспор, а саме тахіспорія (tachyspory) – опадання і рознесення одразу після дозрівання, та брадіспорія (bradyspory) – збереження діаспор тривалий час на материнській рослині, упродовж зими, або літа, або невизначений термін до настання сприятливих умов для рознесення. Дуже детально Л.ван дер Пейл розглядав наступні етапи розселення рослин та адаптації до них (Рис. 1.2.2).



Рис. 1.2.2. Етапи розселення рослин за Pijl (1982)

Л. Ван дер Пейл прослідковує еволюцію органів розмноження від рівноспрових до різноспорових судинних рослин, насінних папоротей, голонасінних і покритонасінних, та значення різних груп тварин для запилення і дисемінації. Розглядається еволюція насінини як діаспори, переваги та недоліки покрито-насінності. Проаналізовані функції саркотести, арилоїдів, арилусів і пульпи (соковитий внутрішній шар оплодня); перенесення функцій рознесення на оплодень тобто еволюцію від

домінування насінини до плоду як діаспори, яка забезпечує атрактивність і механізм розселення в контексті ширших уявлень про еволюцію рослин.

Окремо розглядаються способи рознесення у таких групах рослин як бобові і злакові, які характеризуються спільним планом будови квітки і плоду в межах родини, але надзвичайно різноманітними адаптаціями до агентів поширення і вивільнення діаспор. Розділ має незвичну назву "Ecological Developments in Leguminous Fruits" (с.150). Серед злаків детально розглянуті бамбукові, рисові, вищі злакові, значення ості для проростання, порівняння з адаптаціями осокових.

Завершується монографія Л. Ван дер Пейла аналізом явищ антропохорії, поширенням культивованих рослин та адвентів. У запропонованій схемі явищ антропохорії (рис. 1.2.3) вжиті деякі терміни, які використовуються в географії рослин у значенні категорій адвентивних рослин (Кучер, 2014), тому її не можна вважати бездоганною.

На додаток до монографії Л. Ван дер Пейла треба згадати ще одну оригінальну карпобіологічну класифікацію, викладену німецькою мовою з англійським підсумком П.Мюлер-Шнайдер і М.Лоцької (Müller-Schneider, Lhotská, 1971). У ній подано багато нових та запозичених у попередників термінів стосовно способів рознесення діаспор (табл. 1.2.1).



Рис. 1.2.3. Синдроми антропохорії за даними Pijl (1982).

Класифікація способів рознесення діспор (Müller-Schneider, Lhotská, 1971).

Клас	Тип	Підтип (роз'яснення А.О.)
Біотичний спосіб	автохори	балохори – балістохори
		бластохори – ростовий механізм поширення
		герпохори – мають гігроскопічні волоски, за допомогою яких "повзають" по ґрунту
	антропо-зоохори	епіхори – епізоохори
		ендохори – ендозоохори
		синхори - синзоохори
		дисхори – дис-зоохори
		кінохори* – рослини, чиї діаспори поширюються втручанням людини або тварин
	гемерохори	агестохори – поширюються транспортними засобами
		спейрохори – бур'яни, які поширюються при висіванні культурних рослин
		рипохори – поширюються з технічними засобами, відходами виробництва і тваринництва
		етелохори* – свідомо висіваються людиною.
Абіотичний спосіб	барохори	пиптохори* – діаспори падають на ґрунт при дозріванні
		клинохори* – стебла нахиляються до ґрунту при дозріванні діаспор
	анемохори	метеорохори – мають адаптації до польоту: цистометеорохори* (cystometeorochors) – з повітряними порожнинами;
		птерометеорохори* (pterometeorochors) – з крилоподібними органами різного походження;
		трихометеорохори* (trichometeorochors) – з волосками різного походження;
		хамехори – котяться по ґрунту або снігу
	гідрохори	болеохори – анемобалісти
		наутохори – плаваючі діаспори: цистонаутохори* (cystonautochors) – адаптації у вигляді повітряних порожнин;
		птеронаутохори* (pteronautochors) – адаптації у вигляді крилоподібних виростів;
		трихонаутохори* (trichonautochors) – адаптації у вигляді волосків;
		бітисохори – змиваються водою на ґрунт
		омброхори - обмробалісти

Примітка: (*) вперше запроваджені типи поширення діаспор

Гемерохорами тут називаються рослини, які поширюються завдяки технічній діяльності людини (Müller-Schneider, Lhotská, 1971).

Автори вперше запроваджують такі терміни:

- гетеродіаспорія – загальна назва для гетерокарпії і гетероспермії;
- діаспорологія (diasporology) – заміник дискусійного терміну карпобіологія.
- біотичне рознесення діаспор (biotic typeclass) – за допомогою адаптацій рослини, тварин або людини;
- абіотичне рознесення діаспор (abiotic typeclass) – за допомогою абіотичних агентів.

1.2.2 Карпологічна класифікація плодів Р.Спьюта

У своїй оригінальній праці американський дослідник з Ботанічного саду Нью-Йорка Річард Спют (Spjut, 1994) проаналізував будь-коли створені назви для позначення типів плодів, та створив оригінальну класифікацію, частково побудовану за комбінативним принципом, частково за ієрархічним. Ця класифікація не еволюційна, не морфогенетична, а суто карпологічна, тобто, в ній до уваги беруться тільки зовнішні, фізіономічні адаптації плодів, тільки на постантетичній стадії, без урахування їхньої морфологічної ідентичності і походження. Усього автор визнавав 10 типів перикарпіїв (справжніх плодів) та 6 типів антокарпіїв (несправжніх плодів).

А саме, визнаються такі перикарпії: (1) камара (samara) – сухий нерозкривний, мономерний плід, оплодень незрослий з тестою; (2) листянка (follicle) – те саме, але розкривається вздовж одного (вентрального) шва; (3) кокум (soccum), в т. ч. біб (legume) – те саме, але розкривається вздовж двох щілин (вентральної і дорзальної); (4) сім'янка (achene), в т. ч. зернівка (caryopsis) – однонасінний нерозкривний плід, оплодень притиснутий до тести; (5) карцерула (carcerulus), в т. ч. мішечок (utricle) – сухий нерозкривний плід, без кісточки, більше ніж з одного плодолистка, оплодень непритиснутий до тести; (6) ягода (bacca) – нерозкривний соковитий плід;

(7) кістянка (drupe) – одно-багатонасінний плід з кісточкою; (8) коробочка (capsule) – розкривний плід, сформований більше ніж з одного плодолистка; (9) крилатка (samara) – оплодень притиснутий до насінини і має крило або крила, які перевищують розмір насінини; (10) членистий плід (loment) – плід, який розділяється на членики поперечно між насінинами.

Антокарпії, які визнаються Р.Спьютом, це плоди: (1) жолудь (glans) – має збільшене при плоді квітколоже або квітконіжка; (2) диклезій (diclesium) – чашечка або гіпантій при плоді сухий, нерозкривний і збільшений; (3) яблуко (pome) – чашечка або гіпантій збільшений, нерозкривний і соковитий; (4) трима (tryma) – чашечка або гіпантій розкривний (активний); (5) ципсела (cypsela) – гіпантій або чашечка від самого початку розвиваються у крила або щетинки; (6) антецій (anthecium) – одноквітковий колосок, який відокремлюється вище від колоскових лусок.

Як видно з цього переліку, деякі назви плодів вживаються у відмінному від загальноприйнятого значенні, зокрема, "коробочка" застосовується тільки для плодів з верхньою зав'яззю (тобто для плодів-перикарпіїв), біб розглядається не як різновид листянки, а як кокум, антокарпії виділяються не за структурою оплодня, а за додатковими позаматочковими покривами. Крім того, перелічені вище 16 основних типів плодів не охоплюють всіх визнаних автором типів плодів (див. нижче).

Великим досягненням автора є те, що в роботі вказані автори назв і приклади рослин для кожного типу плоду, поза комбінативної частини класифікації, яка належить виключно автору (рис. 1.2.5, 1.2.6). В цій частині класифікації Р.Спьют утворив нові назви плодів шляхом додавання специфічних суфіксів до основних назв простих плодів. Так, наприклад, простий плід-перикарп ягода (бакка) має відповідники: схізокарп – бакцетум, збірний плід – баккаріум, супліддя з двох ягід – бі-бакка (*Lonicera*). Нижче наводимо основні категорії цієї класифікації. Багато назв в ній ми просто транслітерували, оскільки вони не мають українських відповідників, не є

широко поширеними, а пояснення для них можна відшукати в публікації Р.Спьюта.

Типи плодів (fruit kinds) за Р.Спьютом (Spjut, 1994)

Сперматокарпії – фруктифікації голонасінних рослин.

Еукарпії – плоди покритонасінних, 5 категорій:

I КАТЕГОРІЯ – ПРОСТІ ПЛОДИ (SIMPLE FRUITS)

А. Ангіокарпії (плоди вкриті додатковим покривом з оцвітини, гіпантія, приквіток, нерозкриті і поширюються разом з цим покривом) – трима, жолудь, антецій, псевдантецій, диклезій, псевдокрилатка, ципсела, гранатина (balausta), несправжня кістянка, яблуко.

Б. Гімнокарпії (додаткового покриву плоду немає або він рудиментарний, плід поширюється вільним від покриву):

а) членисті плоди – членистий стручок (bilomentum), членистий біб (lomentum), рамчатий біб (craspedium),

б) кістянкові – суха кістянка (nuculanum), кістянка

в) прості сухі – крилатка, зернівка, сім'янка, камара, мішечок, карцерула

г) прості соковиті – ягода, амфісарка (amphisarcum), гесперидій (hesperidium), гарбузина (pero).

II КАТЕГОРІЯ – РОЗКРИВНІ ПЛОДИ (RHEXOCARPIC FRUITS)

А. Листянкові плоди – листянка, біб, кокум.

Б. Коробчасті плоди – коробочки локуліцидна, септицидна, дентицидна (зубчаста), фісурицидна (щілинна), порицидна, септифрагальна, форамініцидна, а також піксидій (pyxidium), стручок (siliqua), кокарій, цератій, полоспермацій, гландіспермідій.

III КАТЕГОРІЯ – ДРОБНІ ПЛОДИ (SCHIZOCARPIC FRUITS)

Є 13 класів розпадних плодів, 12 з яких наведені на рис. 1.2.5 та 1.2.6: диклезарій, тримарій, ломентарій, полашенарій, самарій, ашенарій, камарій, кокарій, фолікарій, гландарій, бакарій, друпарій, а також мікробазарій.

IV КАТЕГОРІЯ – ЗБІРНІ ПЛОДИ (MULTIPLE FRUITS)

А. Дискокарпії (квітколоже або гіпантій збільшені у плоді) – діклезетум, триметум, пометум, помаріум, синкарпіум, glandetum.

Б. Етеріонарні (квітколоже або гіпантій не збільшені у плоді) – друпетум, бакцетум, самаретум, ломентетум, ашенетум, камаретум, фоліцетум, кокцетум.

V КАТЕГОРІЯ – СУПЛІДДЯ, КОМПЛЕКСНІ ПЛОДИ (COMPOUND FRUITS)

А. Криптокарпії (окремі плоди сховані поривними листками або іншим покривом) – сіконій, тримоконум, аценоконум, тримозум, катоклезій.

Б. Фенокарпії (окремі плоди відкрито експонуються) – капсіконум, фоліконум, бі-бака, ашенозум, гландозум, сорозус.

В. Антекокарпії (*Spjut, nov.*) (окремі плоди розділені, вкриті лусками, сухі або шкірясті, супліддя часто розпадаються при дозріванні, переважно плоди *Roaseae*) – фолікулярний антецетум, антекаріум, антецій, антецетум, рахарій, антекоозум, поліантецетум, інфруктум, інфруктаріум.

В роботі поданий ключ для визначення 95 типів плодів, які визнаються автором, анований показчик назв плодів, показчик родин та родів з вказівкою типів плодів та вичерпний список джерел, а також проаналізовані основні поняття карплогії: плід, плодик або частка плоду (*fruitlet*), оплодень, антокарпій, перикарпій, дисемінула. Іншим здобутком Р.Спьюта є аналіз понять збірний плід та складний плід тобто супліддя (*Spjut, Thieret, 1989*).

Робота Р.Спьюта дуже корисна завдяки наявності історичних довідок про авторство всіх назв плодів та переліком таксонів, для яких ця назва застосовувалась. Проте її неможливо застосовувати в таксономії або еволюційній карплогії, тому що запропонована автором класифікація не враховує будову гінецею, типи плодів дуже численні і маловживані. Як дуже деталізований перелік плодів, її використовують у підручниках і довідниках з ботаніки (*Stuppy, 2004*; Новіков, Барабаш-Красни, 2015; *Hrabovský et al., 2017*; *Simpson, 2019*) та наукових публікаціях (*Ramírez et al., 2021*).

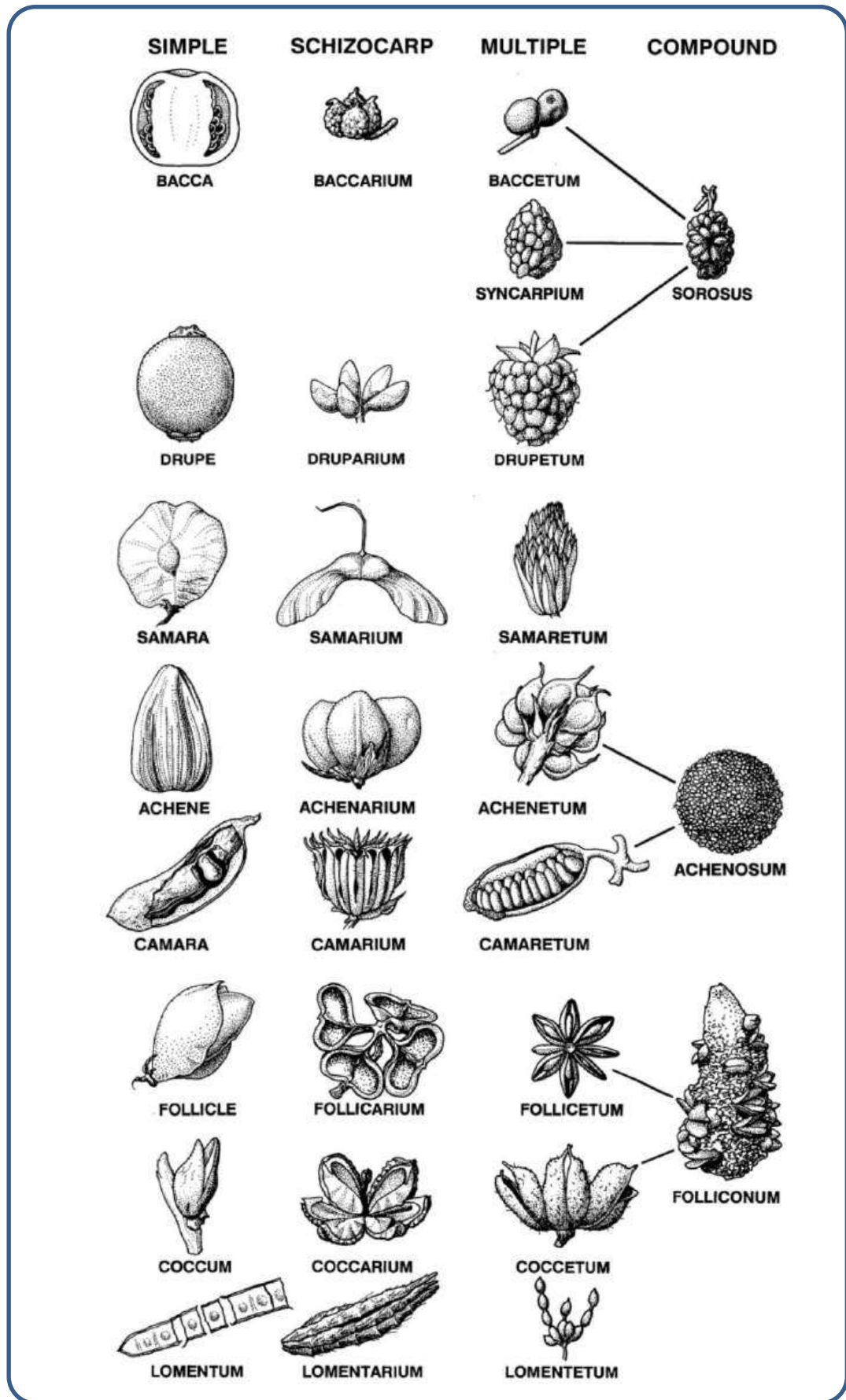


Рис. 1.2.5. Комбінативна частина класифікації плодів-перикарпіїв, пояснення і переклади назв плодів в тексті (Spjut, 1994)

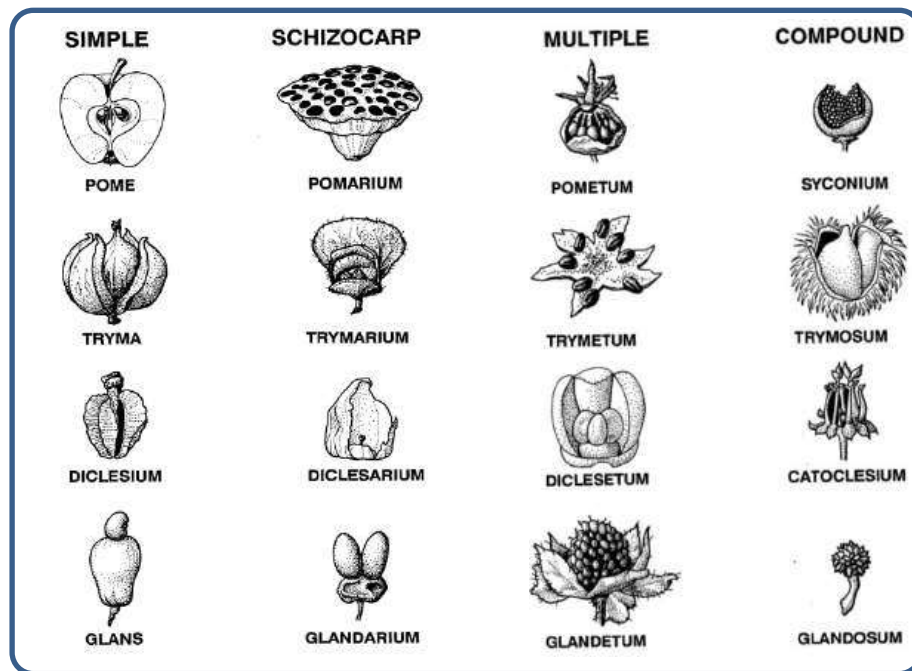


Рис. 1.2.6. Комбінативна частина класифікації плодів-антокарпіїв, пояснення і переклади назв плодів в тексті (Spjut, 1994)

Підсумовуючи напрямки карпобіології та карпологічної класифікації плодів слід зауважити ще одну спробу аналізу морфологічної різноманітності генеративних діаспор, в якій враховані тип діаспор, будова гінецею, анатомія оплодня та характер відокремлення діаспори (зокрема, розкривання плоду) (Hilger, Norpe, 1996). Фундаментальна праця П.Ляйнса та К.Ербар (Leins, Erbar, 2010) також пропонує функціональний підхід до вивчення гінецею і плоду у зв'язку з забезпеченням адаптацій до запилення і дисемінації, та водночас, з позиції еволюційного підходу.

1.3. Проблеми використання карпологічних даних

1.3.1. Карпологічні дані в таксономії

Будова плоду здавна була об'єктом вивчення для вчених, які систематизували таксономічну різноманітність рослин. Плоди, як правило, мають більші розміри, ніж квітки, триваліший час експонуються на рослині, можуть довго зберігатися у сухому вигляді в колекціях (сухі плоди) та мають велике значення для харчування людини і тварин. Для родин покритонасінних, в яких представники мають сухі плоди, здавна

використовувався поділ на підродини і триби головним чином за будовою плоду, наприклад, родини Campanulaceae (De Candolle, 1830), Brassicaceae (Prantl, 1891), Rosaceae (Focke, 1894), Fabaceae (Taubert, 1894), Caryophyllaceae (Pax, 1889a); Apiaceae (Drude, 1898), Myrtaceae (Niedenzu, 1898) та інші. Згодом, карпологічні дослідження доповнилися вивченням анатомії оплодня, врахуванням мікроморфологічних ознак плоду і насінини та почали застосовуватись переважно на нижчих таксономічних рівнях, для характеристики родів і видів.

Проте, з розвитком еволюційної таксономії, увага вчених все більше зосереджувалась на вивчення частин квітки, ніж плоду (Velenovský, 1910; Wettstein, 1924; Wilson, Just, 1939; Hutchinson, 1964; Cronquist, 1981; Takhtajan, 1991; 1997; 2009). Морфологічні характеристики квітки набагато частіше використовувались у таксономії, ніж ознаки плоду, незважаючи на визнання того факту, що плід – це квітка у стані дозрівання насінин ("A fruit has been called a *mature flower*") (Eames, 1961, p. 375). Це повинно означати, що будова плоду зберігає ті ознаки квітки, які не опадають після цвітіння, проте, значною мірою трансформуються у плоді. Серед таксономічно значущих ознак квітки, які зберігаються у плоді, є тип гінецею (кількість, положення і характер зростання плодолистків, положення зав'язі, плацентація та кількість насінних зачатків).

Найчастіше зовнішньо-морфологічні ознаки плоду використовуються для вирішення питань таксономії у родинях з сухими плодами і до сьогодні, напр.: Apiaceae (Wojewódzka et al., 2019), Boraginaceae (Hilger, 1992; 2014), Brassicaceae (Muehlhausen et al., 2013); Caryophyllaceae (Bittrich, 1993b); Lamiaceae (Wojciechowska, 1958; 1961; 1966), Campanulaceae (Beaulieu, Donoghue, 2013; Lagomarsino et al., 2014). Кількість публікацій, присвячених будові і розвитку плоду, неосяжно велика. Проте в деяких інших таксонах різноманітність плодів використовувалась дуже обмежено. Це зумовлено тим, що структура плодів часто зазнає паралельної еволюції або конвергенції, а також існують нез'ясовані чинники еволюції, що утруднює застосування

карпологічних даних в еволюційній морфології та систематиці. Так, Дж.Гатчінсон (Hutchinson, 1964) і А.Тахтаджян (Takhtajan, 1980) визнавали часом лише одну неспростовну еволюційно-вагому ознаку плоду (від апокарпного до синкарпного плоду), в той час, як для квітки і насінини наводили цілий перелік таких ознак. Щоправда, А.Тахтаджян (Takhtajan, 1959; 1991) викладав свої погляди на еволюції плоду відповідно до напрямків еволюції гінецею: від апокарпного до синкарпного, паракарпного і лізикарпного, а в їхніх межах, у свою чергу, від полімерного до оліго- і мономерного.

Існує також проблема, пов'язана з неоднозначною номенклатурою плодів, яка гальмує аналіз карпологічних даних, отриманих різними вченими. Стверджується що "The fruit is too versatile and has too many aspects to be divided into strict categories" (Pijl, 1982, p. 20). Однак, як синапоморфна структура покритонасінних, плід містить важливі характеристики репродуктивної сфери рослини, і реалізує в кінцевому варіанті успішність всіх попередніх етапів її репродуктивного циклу, – розвитку гаметофітів, запилення, запліднення та ембріогенезу. Тому виявлення напрямків еволюції плодів та виявлення спільності їх походження є важливою задачею карпології.

Вивчення морфо-анатомічної різноманітності плодів у контексті сучасних філогенетичних даних нещодавно проведені для родин Rosaceae (Farinati et al., 2018), Apiaceae (Liu et al., 2003; 2004; Wojewódzka et al., 2019; Kadluczka, Grzebelus, 2022), а також представників порядків Papaverales, Carpparales та родини Berberidaceae (Brückner, 2000), що дозволило остаточно спростувати їхню близьку спорідненість. Особливий механізм розкривання плоду і рознесення насінин застосовували для поділу роду *Geranium* L. на підроди і секції (Yeo, 1984; Deniz et al., 2018).

Питання еволюції плоду в межах великих надродинних груп, родин і родів, механізми та рушії еволюції плодів розглядаються у численних сучасних дослідженнях. Зокрема, для групи порядків кампанулідиди (Beaulieu,

Donoghue, 2013), представників порядку Vitales Juss. ex Bercht. et J.Presl (Ickert-Bond et al., 2014), родин Boraginaceae (Hilger, 1992; 2014), Melastomataceae Juss. (Clausing et al., 2000; Bacci et al., 2019), Rubiaceae Juss. (Motley et al., 2005), Menispermaceae Juss. (Wefferling et al., 2013), Malvaceae Juss. (Areces-Berazain, Ackerman, 2017), Rosaceae Juss. (Xiang et al., 2017), Hydrophyllaceae R. Br. (Vasile et al., 2021; 2022), підродини Lobelioideae Burnett родини Campanulaceae (Lagomarsino et al., 2014), родів *Lepidium* L. (Muehlhausen et al., 2013), *Geranium* (Marcussen, Meseguer, 2017) та багатьох інших таксонів. У перелічених працях карпоботанічні дані подаються в еволюційно-таксономічному або філогенетичному контексті, як маркери окремих клад. Значення таких досліджень полягає у виявленні закономірних змін структури квітки (в першу чергу, її зав'язі) та плоду і подальшому використанні цих даних для еволюційно-таксономічних та філогенетичних досліджень, а також для діагностики лікарської сировини у фармакогнозії.

В Україні, згідно з С.Зиман і О.Булах (2013), активне дослідження структури плодів почалось з 80-х років XX століття і здійснювалось головним чином у зв'язку з цілями інтродукції або систематики окремих родин. Переважно вивчались морфологічні особливості та ультраструктура поверхні плодів, а також таксономічно важливі морфологічні характеристики плодів. Найбільші монографічні дослідження плодів у зв'язку з систематикою у рослин флори України були здійснені для представників родин Fabaceae (Дудик, Кондратюк, 1970; Дудік, 1973; Дудик, 1979), Аріасеае, Caryophyllaceae (Федорончук, 1983; 2006), Brassicaceae (Ільїнська, 2013а, 2013б, 2016), Amaryllidaceae (Фіщук, 2022) та роду *Campanula* (Дремлюга, 2009; 2013а, 2013б, 2014). Так, Ніна Михайлівна Дудик [Дудік] займалась вивченням плодів і насінин родини Fabaceae світової флори у Національному ботанічному саду ім. М.М. Гришка НАН України. У 1982 році Н.М.Дудик захистила докторську дисертацію на тему "Морфологія плодів бобоцвітих (Fabales Nara) у зв'язку з еволюцією" (Чувікіна, 2009). Микола Михайлович Федорончук (1983) застосував анатомію оплодня для

систематики родів *Trinia*, *Rumia*, *Ledebouriella* (Apiaceae), розглянув способи розкривання плодів в родині *Caryophyllaceae* (Федорончук, 2006).

Дослідженням плодів займався Йосип Йосипович Сікура, який створив атласи морфологічної будови плодів і насінин для можливостей ідентифікації видів рослин (Сікура та ін., 2005, 2006, 2008, 2009а, 2009б, Сікура, 2014). Автор уклав короткі описи зовнішньої морфології плодів для 1358 видів із 304 родів та 45 родин світової флори та зазначив, що дефіцит фахівців-карпологів та навчальних посібників з карплогії в Україні перешкоджає прогресу у цій галузі (Сікура, 2014).

Багато сучасних досліджень в Україні присвячено вивченню ультраструктури поверхні плодів і насінин за допомогою сканувального електронного мікроскопа (Царенко та ін., 2018; 2020; Цимбалюк та ін., 2018; Шихалєєва та ін., 2018; Tsarenko et al., 2020; 2021; Dvirna et al., 2021; Bulakh et al., 2022; Тимченко та ін., 2023).

Вивчення структури плодів проводилось переважно для сухих плодів, які можуть тривалий час зберігатися у гербарних зразках, і які, як правило, мають багато екзоморфологічних, зокрема, ультраструктурних ознак, які можна виористовувати як діагностичні на рівні видів і родів. Проте, анатомія оплодня також є важливою ознакою для класифікації всіх типів плодів.

Отже, серед карпологічних досліджень, які проводяться систематиками у зв'язку з вирішенням таксономічних проблем на рівні родини або роду, можна виділити такі основні напрямки:

- зовнішня мікроморфологія плоду і насінини (опушення, рельєф, придатки), морфометричні характеристики плоду;
- ультраструктура поверхні плоду і насінини;
- анатомія оплодня і насінної шкірки;
- внутрішня структура зав'язі (мікроморфологія гінецея).

Для ефективного використання морфології та анатомії плоду в систематиці необхідно з'ясувати та узгодити принципи утворення назв плодів, дати чіткі визначення прийнятих типів плодів, розширювати перелік

таксономічно-важливих ознак, а також з'ясувати чинники еволюції плодів, які можуть бути рушієм видоутворення та подальшої макроеволюції таксонів.

1.3.2. Карпологічні дані в екологічному аналізі флори і рослинності

Важливі узагальнення щодо екології плодоношення та адаптивних властивостей плодів навів Л.Ван дер Пейл (Pijl, 1982), який розглянув історію питання та більшу частину своєї монографії присвятив адаптивним стратегіям рослин в різних кліматичних зонах та різних типах оселищ. Зокрема, порівнював наявність стратегії ателехорії в рослин пустелі, дощового лісу, епіфітів, Арктики та в острівних флорах. Його праця є вихідним пунктом для багатьох подібних робіт, в яких розглядаються окремі питання карпобіології.

Так, сучасні дослідники велику увагу приділяють переліченим питанням, для яких наведені лише деякі основні джерела:

- фізіологічні та анатомічні адаптації плодів і насінин (Janzen, 1983; Seale, Nakayama, 2020);
- адаптація плодів до агентів рознесення в лісових біоценозах тропіків (Janson, 1983; Carpenter et al., 2003; Chen, et al., 2004b; Arbeláez, Parrado-Rosselli, 2005; Fall et al., 2007; Roth, 2012);
- ендозоохорія, коеволюція та консортивні зв'язки рослин з плодоїдними тваринами (Jordano, 1987; 2000; Lord, 1999; Jordano, et al., 2003; Jordaan et al., 2011; Karimi et al., 2020; Sena et al., 2021; Thiel et al., 2021), зокрема показано важливу роль соковитих плодів різних деревних рослин для харчування лісових птахів (Pesotskaya et al., 2020);
- поширення різних груп рослин шляхом гідрохорії (Boedeltje et al., 2004; 2008; Favre-Bac et al., 2017; von Behren, Yeakley, 2020);
- відстань рознесення насінин (Levin et al., 2003; Vittoz, Engler, 2007; Tamme, et al., 2014; Lososová et al. 2023);

- еволюція плодів у зв'язку з репродукцією (Lorts et al., 2008; Karremans et al., 2023);
- еволюційне та адаптивне значення метаболітів соковитих плодів (Balaguera-Lopez et al., 2020; Famiani et al., 2020);
- запах плодів (Nevo, Ayasse, 2020);
- колір плодів і насінин (Ramírez, et al., 2021).

Особливої уваги заслуговують вивчення карпобіологічних особливостей рослин в межах флори цілої країни, які проведені для Нової Зеландії та Чехії. Далі розглянемо ці дослідження детальніше.

Флора Нової Зеландії. Дослідження систем дисемінації в рослин Нової Зеландії показало, що 79 % видів є анемохорами, 33% ендозоохори, 28% гідрохори, 26% епізоохори і 8% балістохори (Thorsen et al., 2009). Робота ґрунтується на даних, отриманих для 464 родів і 2565 місцевих видів. Зауважується високий рівень поліхорії та підвищений рівень епізоохорії (особливо в загрожених видів), виявлено два унікальні механізми дисемінації заплутування (entanglement) і "поїдання коробочок" (capsulivory) та випадки вторинної втрати механізму рознесення. "Поїдання коробочок" (капсуліворія) пов'язана з наявністю м'ясистих коробочок (subfleshy capsules) або плодоніжок у багатьох рослин (напр. *Libertia*, деякі види *Mazus*, *Phyllachne*, *Oreostylidium*, *Gaimardia*, *Hebe*), що може приваблювати рослиноїдних тварин і служити їм винагородою. Епізоохорні діаспори Нової Зеландії поділяються на три групи: (1) з гачками і шипиками, (2) що прилипають, (3) з механізмом заплутування (entanglement).

Заплутування – це механізм розсіювання, очевидно, унікальний для Нової Зеландії. Зустрічається він лише у трьох видів *Carex flagellifera*, *Carex testacea* та *Elymus tenuis*. Цей механізм мабуть початково полягав в обертанні подовженого квітконоса навколо ноги великих наземних птахів. Зараз функцію рознесення виконують ссавці, включно з людьми, що призвело до появи двох видів, відомих у місцевому побуті як "осока, що спотикає мене" (trip-me-up sedge). Також виявлений цікавий варіант ендозоохорії

травоїдними хребетними (імовірно першопочатково великими наземними птахами), який полягає в поїданні дрібних плодів разом з опалими листками, т.зв. синдром "плоди разом з листками" (foliage as fruit).

Автори обрахували спектри способів дисемінації для видів і родів флори Нової Зеландії (Thorsen et al., 2009). Висновки вказаної роботи є важливими оскільки можуть бути чинними для інших флор. Так, виявлено, що поліхорія найбільше характерна для гідрохорів, епізоохорів і балістохорів, але найменше – для анемохорів й ендозоохорів (frugivore-dispersed species). По декілька механізмів дисемінації мають 16% родин папоротеподібних, 71% дводольних і 77% однодольних. Серед голонасінних поліхорія не виявлена. Серед загрожених видів з найвищим ступенем загрози, 38% видів – анемохори, 21.8% епізоохори, 21.4% ендозоохори і 16% гідрохори. Високий відсоток епізоохорних видів Нової Зеландії (25.8% видів) цікавий у порівнянні з часткою у 0.4–16% видів-ендозоохорів для інших регіонів світу (Sorenson, 1986; Fall et al., 2007) і потребує пояснення.

Зазначається великий дефіцит даних про механізми дисемінації у рослин Нової Зеландії, особливо стосовно таких погано вивчених явищ як зерноїдство (granivory), поїдання коробочок (capsulivory), поїдання "плодів разом з листками" (foliage as fruit), геокарпія, приклеювання діаспор (gluing), та іхтіохорія. Автори наголошують, що ці дані важливі для з'ясування впливу морфологічних адаптацій на дальність рознесення, пошуку причин редукції морфологічних адаптацій до рознесення (dispersal structures), зв'язку механізму рознесення та умов середовища, виявлення значення способів рознесення для таксономії (Thorsen et al., 2009).

Вивчення механізмів рознесення і типів плодів у зв'язку з статевими системами (sexual system) покритонасінних у Новій Зеландії доповнює дослідження особливостей флори цієї країни (McGlone, Richardson, 2022). Дослідники виявляли кореляції між типом плоду і статевою диференціацією видів, життєвою формою, способом запилення, кольором і розмірами квітки, висотою рослини. Так, дослідники показали, що консистенція оплодн

(сухий або соковитий) сильно корелює зі статевою системою, а саме з наявністю двостатевих квіток, однодомності або дводомності (справжня дводомність і гінодієція є проявами статевого диморфізму). Дані про способи рознесення автори запозичали з додаткових матеріалів до статті Thorsen et al. (2009), баз даних по флорі Нової Зеландії (зараз доступна за лінком: <https://www.nzflora.info/>); Wilton et al., 2016; Schönberger et al. 2022; Breitwieser et al., 2023 та польових визначників. Усього було вивчено перелічені ознаки у 2080 видів флори Нової Зеландії.

Так, було показано, що статевий диморфізм мають 66.2% рослин з соковитими плодами і лише 10.8% рослин з сухими плодами. Багато деревних рослин (43%) мають соковиті плоди і 71% їх є диморфними. На противагу до цього, більшість трав'яних рослин мають сухі плоди (96.5%) і 86% з них мають статевий диморфізм (McGlone, Richardson, 2022). Однодомні трави майже всі мають сухі плоди (99%). Загалом, виявлено приблизно однакову частку видів з соковитими плодами у флорі Нової Зеландії і помірних кліматичних зон (Lord 1999; Burrows 1994a, b, c), але значно меншу їхню частку порівняно з тропічними флорами. Частка дводомних видів у Новій Зеландії вдвічі перевищує загальносвітові значення (13% проти 6-8 %). Однією з можливих причин високої частки дводомних видів може бути висока знатність до рознесення соковитих плодів птахами, що збільшує їх поширення, а разом з тим, і поширення дводомності. Також в Новій Зеландії дуже висока частка видів з гінодієцією (6%) (McGlone, Richardson, 2022), порівняно з світовою флорою, яку охарактеризовано так, що відомо 275 родів, в яких є принаймні один вид з гінодієцією (Renner, 2014), що може бути оцінено як трохи більше 0,1% видів.

Флора Чехії. Ще одне сучасне дослідження адаптацій плодів проведене для рослин флори Чехії (Sádlo et al., 2018), в якому автори на підставі вивчення даних для 3163 видів судинних рослин запропонували новий підхід, який може виявитися актуальним і для флори України, розміщеній в подібній кліматичній зоні і флористичному регіоні. Автори

увели концепцію стратегій рознесення діаспор (concept of dispersal strategies). Стратегії рознесення діаспор це повторювані комбінації способів рознесення, серед яких є домінуючі і мінорні, але все ж таки дієві, способи. Джерела інформації автори брали з бази даних флори і рослинності Чехії Pladias (www.pladias.cz), флористичних зведень і власних спостережень. Автори визнають чотири типи генеративних діаспор, вісім типів вегетативних діаспор і п'ять способів дисемінації у відповідності з типами і способами, визначеними у базах даних LEDA (Kleyer et al. 2008), CLO-PLA (Klimešová, de Bello, 2009; Klimešová et al., 2017; Klimešová, Klimeš: <http://clopla.butbn.cas.cz/>) та інших (Табл. 1.3.1).

Суттєвою відмінністю запропонованого підходу щодо виділення дев'яти стратегій рознесення є уявлення про те, що більшість видів рослин поширюються за допомогою декількох векторів (поліхорно) і тому не можуть бути зведені до одного або двох способів поширення (Sádlo et al., 2018). Наприклад, попри очевидні і загальновідомі структурні адаптації до рознесення за допомогою вітру, види роду *Taraxacum* не є вузькоспеціалізованими щодо анемохорії, а фактично поширюються різними випадковими агентами, а саме, автохорно ("осінні" кошики, які ніколи не розкриваються), гідрохорно, ендозоохорно, епізоохорно і мірмекохорно, про що свідчать опубліковані дані (Sádlo et al., 2018).

Ось коротка характеристика вищезазначених стратегій, де великими буквами позначений основний спосіб рознесення:

I. Allium-тип. **АВТОХОРИЯ, анемохорія, ендозоохорія, епізоохорія.** Переважаючий тип рознесення (56 % досліджених видів), притаманний мезофітним і ксерофітним багаторічним травам.

II. Bidens-тип. **АВТОХОРИЯ, ЕПІЗООХОРИЯ, ендозоохорія.** Для цього типу стратегії притаманні два головних способи поширення, але автохорія переважає.

III. Cornus-тип. **АВТОХОРИЯ, ЕНДОЗООХОРИЯ.** Трав'яні і деревні рослини, кущі і невисокі дерева з соковитими плодами або з сухими

їстівними плодами, поширюються птахами і гризунами, переважно з родини Rosaceae, також *Aesculus* і *Quercus*, а також трав'яні рослини з отруйними плодами (*Arum*, *Atropa*, *Bryonia* і *Convallaria*).

IV. Epilobium-тип. **АНЕМОХОРИЯ, АВТОХОРИЯ, ендозоохорія, епізоохорія.** Типова стратегія для мезофітних трав, 72 % видів з цієї категорії, це представники Asteraceae.

V. Lycopodium-тип. **АНЕМОХОРИЯ, автохорія, ендозоохорія, епізоохорія, гідрохорія.** Для цієї стратегії характерні дрібні діаспори – спори або насінини, роль автохорії найменша серед попередніх стратегій, і зрідка бувають вегетативні діаспори (тільки в *Huperzia*, *Hymenophyllum*, *Selaginella* та *Trichomanes*).

VI. Phragmites-тип. **АНЕМОХОРИЯ, ГІДРОХОРИЯ, автохорія, ендозоохорія, епізоохорія.** Рослини вологих екоотопів з легкими діаспорами, з літальним апаратом у вигляді волосків. Переважно це представники родин Cyperaceae, Poaceae та Salicaceae, деревні або трав'яні рослини граміноїдного типу.

VII. Sparganium-тип. **АВТОХОРИЯ, ГІДРОХОРИЯ, ендозоохорія, епізоохорія.** Стратегія гідрофітних рослин, переважно однодольних, з однонасінними плавальними діаспорами або вегетативними діаспорами.

VIII. Wolffia-тип. **ГІДРОХОРИЯ, ендозоохорія, епізоохорія.** Переважно стратегія гідрофітів, що поширюються плодами, насінинами або спорами, однак іноді домінує вегетативне розмноження, якщо генеративне повністю пригнічене у популяції.

IX. Zea-тип. **Дуже рідкісний тип, або про нього немає достатньо інформації.** Такі рослини можуть дуже рідко відтворюватись генеративно і не формують надземних діаспор. Їх стерильність зумовлена генетично (напр. триплоїдні популяції *Acorus calamus*, деякі гібриди, такі як *Mentha x piperita*) або репродуктивною стратегією (одностатеві клони в дводомних видів).

Окрім встановлення стратегій рознесення діаспор, чеські автори створили базу даних судинних рослин Чехії, які класифікували за цими

стратегіями, а також виявили кореляції з походженням виду, інвазійним статусом, типом оселищ (Sádlo et al., 2018). Важливими доповненнями до аналізу способів рознесення рослин у Чехії є вивчення відстані рознесення (Lososová et al., 2023) та дані щодо відстані та способу рознесення, фото діаспор для всіх видів у базі "FloraVeg.EU - An online database of European vegetation, habitats and flora Applied Vegetation Science" (Chytrý, et al., 2024).

Таблиця 1.3.1

Представленість типів діаспор у різних стратегіях рознесення
(Sádlo et al., 2018)

Тип діаспори	Кількість таксонів флори Чехії з цією стратегією									
	I. Allium	II. Bidens	III. Cornus	IV. Epilobium	V. Lycopodium	VI. Phragmites	VII. Sparganium	VIII. Wolffia	IX. Zea	Усього видів
спора	-	-	-	-	71	-	-	4	-	75
насінина	968	1	340	60	109	19	73	23	-	1593
плід	924	67	346	355	-	21	119	52	-	1884
перекоти-поле	20	1	-	1	-	-	-	-	-	22
туріони	-	-	-	-	-	-	-	35	-	35
виводкові бруньки стеблові і кореневі	16	-	-	-	1	-	1	-	-	18
виводкові бруньки у суцвітті (псевдовівіпарія)	2	-	-	-	-	-	1	-	-	3
виводкові бруньки на листках	2	-	-	-	-	-	6	-	-	8
бруньки на столонах	8	-	-	-	-	-	-	2	-	10
неспеціалізовані фрагменти пагона	18	-	-	-	2	1	49	52	-	122
стеблові пластинки, що брунькуються	-	-	-	-	-	-	-	7	-	7
гемми на гаметофіті	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1
інфертильні	9	-	-	-	1	-	1	5	73	89
Генеративні діаспори разом	1771	67	353	404	180	40	188	65	0	3158
Вегетативні діаспори разом	38	0	0	2	0	1	57	61	11	170

Отже, для флори Нової Зеландії і флори Чехії є достатньо даних, щоб зробити узагальнення щодо способів рознесення діаспор в межах флори цілої країни, а також даних з морфологічних адаптацій і типів плодів. Ці дані зібрані в цифрових базах даних і є доступними для опрацювання вченими, які вивчають різні проблемні питання таксономічного і структурного різноманіття флори. Створення подібних баз дуже актуальне для України, тому їх створення слід зробити пріоритетним завданням ботанічної науки.

1.3.3. Класифікації плодів у навчальній та довідниковій літературі

Викладення базових карпологічних знань щодо визначення частин плоду і класифікації плодів можна знайти у більшості підручників з ботаніки для закладів вищої освіти. Ці знання відображають панівні концепції і методичні підходи, прийняті в країні, як частину загальної системи знань з ботаніки. Такі системи знань не завжди збігаються у різних країнах, які мають автентичний понятійний апарат в ботаніці і давні наукові традиції, викладені своєю мовою, зокрема, англійською, німецькою та українською. Тому визначення понять, викладених в підручниках, важливе для розуміння особливостей понятійного апарату з карплогії в іншомовних європейських країнах. Для цього ми проаналізували 14 підручників з ботаніки, виданих в Україні (у 1941–2015 роках), 10 університетських підручників з ботаніки, виданих в США та Німеччині, а також деякі довідникові джерела з метою виявлення принципів викладання інформації з морфології і класифікації плодів.

В україномовних підручниках з ботаніки класифікація гінецею подається переважно за А.Тахтаджяном, – поширеною у радянський період практикою (Додаток А). У популярному у свій час підручнику М.Голенкіна (Голенкін, 1941), оригінал якого написаний у 1937 році російською мовою, і перекладений українською мовою неказаним перекладачем, викладено такі назви шарів оплодня: обоплодень (екзокарпій), межиплодень (мезокарпій) та

середоплодень (ендокарпій). Плоди поділено на: (1) справжні (сухі, соковиті і кістянкові), (2) збірні, (3) несправжні та (4) супліддя. Сухі плоди поділено на нерозкривні (горіх або горішок, зернівка, сім'янка); розпадні (членисті), розривні (схізокарпії) та розкривні (листянка, біб, стручок, коробочка, дзбаночок або піксидій, коробочка з дірочками). До соковитих плодів належить ягода, гарбузина, яблуко та плоди цитрусових. До кістянкових належать плоди однокістянки, та багатогніздні кістянки, наприклад, плід *Mespilus* (Rosaceae).

М.Голенкін (1941) виділяє вільнолистий (апокарпний) та зрослолистий (синкарпний) гінецеї, при чому, зростання плодолистків може мати різний ступінь, починаючи від низу зав'язі і доходити до приймочок. Плацентація буває маргінальна, парієтальна та центральна (зараз цей термін звучить як базальна, центрально-кутова або центрально-колончаста плацентація – прим. А.О.). Квітку з вільним гіпантієм довкола зав'язі автор називає приматочковою, а зав'язь середньою.

М.Голенкін (Голенкін, 1941, с. 272-276) застерігав про наявність перехідних форм між різними типами плодів, велику різноманітність плодів "тропічних" рослин, відмінності між будовою зав'язі і плоду в деяких видів і велику складність та різноманітність неопадних частин квітки та квітконіжки, які сильно змінюються у періоді плодоношення і виконують додаткові функції у рознесенні насінин. З праці М.Голенкіна, в якій перекладачем запроваджені цікаві україномовні терміни (дзбаночок, межиплодень, середоплодень, приматочкова квітка), видно, що у викладенні будови гінецею і плоду автор спирається на праці західно-європейських, в першу чергу німецьких, вчених (які вказані на початку підручника), адже класифікація типів гінецею і плацентації були вперше опубліковані А.Тахтаджяном пізніше (додаток А), ніж підручник М.Голенкіна.

У підручнику українських викладачів і вчених П.Потульницького та ін. (1971) не надається список використаних джерел, але подано авторство поділу гінецеїв за А.Тахтаджяном на апокарпний та ценокарпний

(синкарпний, паракарпний та лізікарпний) з відповідними типами плацентації (центрально-кутова, парієтальна та осьова, центральна або колончаста) (с.271). Для апокарпного гінецея вказані розсіяна (ламінальна), парієтальна (у значенні маргінальна – *прим. АО.*) та кутова (в двогнізних карпелах) плацентація (Потульницький та ін., 1971). Зав'язь, оточену гіпантієм, названо середньою, а квітку – коломаточковою. Квітки з напівнижньою зав'яззю названо напівнадматочковими. Цікавим є визначення п'яти шарів оплодня, яке не зустрічається в інших джерелах: зовнішня і внутрішня шкірки та мезофіл, що поділяється на екзо-, мезо- та ендокарпій (Потульницький та ін., 1971, с. 306). Плоди поділено на справжні та несправжні, сухі і соковиті, та супліддя. Серед соковитих плодів виділено ягоду, кістянку та ягодоподібні плоди (гарбузина, цитрус, яблуко). Серед сухих плодів виділяють нерозкривні однонасінні (горіх, сім'янка, зернівка, крилатка) та розкривні багатонасінні (листяка, біб, стручок, коробочка). Також сухі плоди можуть бути розпадними і членистими. Альтернативно подано "генетичну" класифікацію плодів за Р.Левіною (див. додаток А, рис. А.2), яка може відобразити їхній генезис (Потульницький та ін., 1971, с. 309-311). У цій класифікації виділяють 56 типів плодів, розподілених за типами гінецею А.Тахтаджяна, і вказані напрямки їхньої еволюції. Серед способів розповсюдження плодів і насінин подано автохорію, анемохорію, геокарпію, гідрохорію, зоохорію (в т. ч. мірмекохорію), антропохорію.

У підручнику М.Стеблянка та ін. (1995) подано класифікацію гінецеїв за Тахтаджяном (без вказівки авторства), на апокарпні та ценокарпні (синкарпні, лізікарпні і паракарпні). Зав'язь, оточену гіпантієм, названо середньою. Типи плацентації (парієтальна, центрально-кутова, колончаста) подаються без зв'язку із типами гінецею. Плід розглядають як похідне однієї зав'язі, а не цілої квітки. Шари оплодня названі так: позаоплодень (екзокарпій), середоплодень (ендокарпій) та міжоплодень (мезокарпій) (Стеблянка та ін., 1995). Як і в підручнику Потульницького та ін (1971), тут подано дві класифікації плодів – описову і "генетичну". За описовим

принципом виділено соковиті плоди (ягода, кістянка і ягодоподібні плоди – яблуко, гарбузина, померанець) і сухі плоди (розкривні і нерозкривні). Окремо подано жолудь і стручечок, а плід в селерових названо двосім'янкою. Автори не роблять різницю між членистими і розпадними плодами. Найбільш поширеними вважають сухі розкривні плоди, які зустрічаються майже у половині видів рослин. Зі способів рознесення рослин виділяють анемохорію, гідрохорію, автохорію, зоохорію, мірмекохорію, антропохорію, геокарпію.

У популярному підручнику Нечитайло В. А. і Кучерявої Л. Ф. (2000) вказано відмінність між стовпчиком і стилодієм та подано класифікацію гінецеїв за А.Тахтаджяном (без зазначення авторства), при чому, у зв'язку з типами плацентації. Квітку з вільною зв'яззю і гіпантієм названо навколوماتочковою або приматочковою (Нечитайло, Кучерява, 2000). Автори наголошують зв'язок гінецею і плоду, а плоди класифікують за типами гінецею, а також за способом розкривання або розпадання, будовою оплодня і способом рознесення (Рис. 1.3.1). Так, у підручнику подано дві класифікації плодів: морфолого-екологічна та морфогенетична (с. 89-91). До сухих нерозкривних плодів зараховують розпадні і членисті плоди.

Морфогенетична класифікація плодів повторює класифікацію гінецеїв і розглядається в еволюційному аспекті (Нечитайло, Кучерява, 2000).



Рис. 1.3.1. Морфолого-екологічна класифікація простих плодів (Нечитайло, Кучерява, 2000)

У підручнику І.Гончаренка (2004) подана класифікація гінецеїв за А.Тахтаджяном, плацентація подана частково у зв'язку з типами гінецею. Цікавою є спроба об'єднати морфологічний і морфогенетичний принципи у

класифікації плодів (рис. 1.3.2), проте по суті ця схема являє собою декілька незалежних класифікацій. В оплодні виділяють екзо-, мезо- та ендокарп. Розпадні плоди поділяють на часткові та членисті (Гончаренко, 2004). Серед способів рознесення плодів і насінин серед автохорів виділено барохорію та механохорію, а в межах зоохорії – епізоохорію, ендозоохорію, орнітохорію та мірмекохорію.

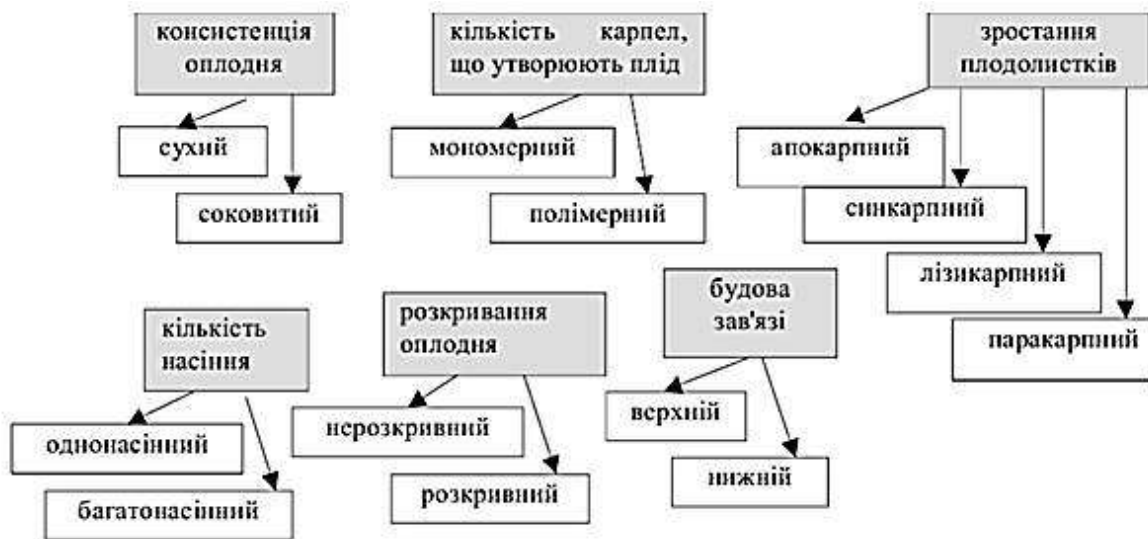


Рис. 1.3.2. Класифікації плодів за І.Гончаренком (2004)

У підручниках І Григори та ін. (2003) плоди поділяють на прості й збірні, розпадні і членисті. В оплодні виділяють екзо-, мезо- та ендокарпій. Навчальний посібник з ботаніки С.Морозюк та ін. (2009) містить найбільш загальну інформацію про типи гінецею і плоду, поділяючи їх на апокарпні і ценокарпні (останній без подальшого поділу). Серед апокарпних плодів виділено листянкові, горішкові й кістянкові, а серед ценокарпних плодів – коробчасті, ягідові, горіхові й піренарієві плоди.

У підручнику з морфології рослин В.Парпан та Н.Кокар (2010) подано розгорнуті класифікації гінецею і плоду, та детально розглянуті їхні особливості. Автори підручника класифікують гінецей за А.Тахтаджяном на апокарпний (простий і складний) та ценокарпний (син-, пара- та лізикарпний), а типи плацентації подають до кожного типу гінецею. Подається також вертикальна зональність плодолистка і гінецею за В.Ляйнфельнером (Leinfellner, 1950), щоправда без вказівки на авторство

концепції (с. 224-231). Розглядається відмінність кондуплікатного і щитоподібного (пельтатного) плодолистка, пояснюється синасцидіатна, симплікатна і асимплікатна вертикальні зони. Зав'язь, оточену гіпантієм, названо середньою, а квітку з середньою зав'яззю – навколوماتочковою. Плоди та способи рознесення діаспор розглядаються також дуже детально (Парпан, Кокар, 2010, С.272-296). Окремо розглянуті штучні (морфологічні) класифікації плодів та "генетична" класифікація за типами гінецею. Членисті і дробні плоди розглянуті окремо, в межах сухих плодів, як різновиди розпадних плодів. Розкриття (розкривання, за нашою термінологією – *А.О.*) плодів поділяють на вентрицидне, дорсицидне, ламінальне, а також, альтернативно на септицидне і локуліцидне, повне, неповне, поперечно-кільцеве. Серед способів поширення плодів і насінини (Парпан, Кокар, 2010, с. 308-314) виділяють авто-, анемо-, гідро-, антропо- та зоохорію з підвидами (рис. 1.3.3.) У підручнику "Ботаніка" В.Г.Коліщук та ін. (2011), виданому для Національного лісотехнічного Університету України, подано також дві класифікації плодів: морфолого-екологічна та морфогенетична (анатомічна за пропонованою класифікацією), як і в підручнику Нечитайло, Кучерява (2000). За першим принципом виділяють більше 15 типів плодів, за другим – чотири основні типи плодів за А.Тахтаджяном, які узгоджені з типами гінецею та типами плацентації: кутовою (маргінальною), пристінною (парієтальною) та центральною (колончастою, осьовою).

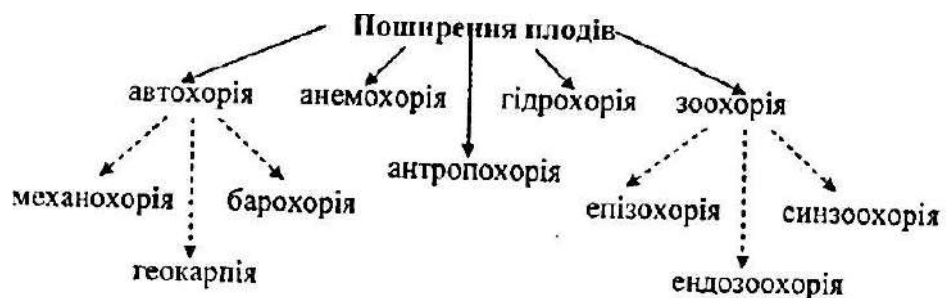


Рис. 1.3.3. Способи рознесення плодів і насінин (Парпан, Кокар, 2010)

У "Практикумі з анатомії та морфології рослин" М.Барни (2014) гінецей класифікований за А.Тахтаджяном на чотири типи, але не враховано

відмінності між напівнижньою і середньою зав'яззю (тобто вільною зав'яззю на дні чашоподіного гіпантія). Плацентацію виділяють кутову (аксильну), паріетальну та центральну (вільну центральну, колончасту), щоправда у довідниковому словнику М.Барни (Барна, 2013, с. 126) згадуються ще поверхнева (ламінальна – *прим. А.О.*) й маргінальна (сутуральна) плацентація (Барна, 2013). Квітка з гіпантієм називається коломаточкова, а гінецей, як і плід, поділено на простий і складний. Окрім описової, подана ще морфогенетична класифікація плодів на чотири типи. Серед плодів наведено 15 описових типів.

У підручнику А.Новікова, Б.Барабаш-Красни (2015) подано найсучасніші уявлення про методику аналізу структури гінецею, включно з органографією і вивченням вертикальної зональності гінецея, особливих структур зав'язі, септальних нектарників (с. 524-541). Подані типи гінецею за А.Тахтаджяном і окремо за В.Ляйнфельнером (Leinfellner, 1950) – апокарпний, еусинкарпний та гемісинкарпний. Вертикальна зональність гінецею подана за авторською класифікацією (Novikoff, Odintsova, 2008) і багато ілюстрована. Класифікації плодів подані за Р.Спьютом (Spjut, 1994) як 10 типів перикарпіїв та 6 типів антокарпіїв та за описовими принципами, а саме: за характером розкривання, за конституцією (прості, складні, супліддя), за типом гінецею (апокарпні, монокарпелатні, синкарпні, схізокарпні), за положенням зав'язі, за кількістю насінин, за соковитістю оплодня (Новіков, Барабаш-Красни, 2015), щоправда, шари оплодня, екзо-, мезо- та ендокарпій, розглядаються в описовому, а не в гістогенетичному розумінні. Способи рознесення діаспор подані за Leins, Erbar (2010), а антропохорія подається як різновид зоохорії. В зазначеному підручнику до кожного пункту подані наукові джерела, переважно західноєвропейськими мовами.

Таким чином, найбільш повний аналіз структури гінецею і плоду наведено у підручниках І.Гончаренка (2004) та В.Парпан та Н.Кокар (2010) та А.Новікова, Б.Барабаш-Красни (2015), з них останній містить найбільш

грунтовні відомості щодо мікроморфології квітки і плоду серед усіх україномовних підручників і водночас є найсучаснішим з них.

Серед довідникових видань, "Біологічний словник Української радянської енциклопедії" (1974, с. 379) подає дві класифікації плодів: за консистенцією оплодня на сухі і соковиті та за типом гінецею на апокарпні і синкарпні. "Ілюстрований довідник з морфології квіткових рослин" за авторства С.Зиман та ін. (2004) містить класифікацію гінецеїв за А.Тахтаджяном, до якої додано псевдомономерний тип, а мономерний гінецей названий "простий, одноматочковий чи монокарпний гінецей". Типи плацентації подано без зв'язку з типом гінецею: постінна, крайова, центральна, сутуральна, нижня, верхівкова. В оплодні описово виділяють екзо-, мезо- та ендокарпій. Подана інформація про описові типи плодів (справжні і несправжні, сухі і соковиті, розкривні і нерозкривні, розпадні, членисті і роздрібні (схізокарпії); а також на типи, виділені за морфогенетичним принципом А.Тахтаджяна. Також виділяють саркокарпій як синонім до ягодоподібного плоду.

У проаналізованих підручнику Є.Неведомської та ін. (2013), як і в "Ілюстрованому термінологічному словнику з ботаніки (генеративні органи рослин)" за авторства В.Перерви (2019), повторюються визначення гінецею, плацентації і типів плодів, які подані в інших навчальних і довідникових українських виданнях.

Отже, в українських навчальних і довідникових виданнях з ботаніки для закладів вищої освіти на першу чверть ХХІ ст. переважає класифікація гінецеїв за А.Тахтаджяном; плоди класифікують за двома способами: (1) морфолого-екологічним (описовим, морфологічним) за декількома ознаками (консистенція оплодня, кількість насінин, розкривання/розпадання) та (2) (морфо)генетичним, за типами гінецеїв А.Тахтаджяна. Способи рознесення плодів і насінин виділяють більш-менш уніфіковано. Лише у підручниках В.Парпан, Н.Кокар (2010) і А.Новіков, Б.Барабаш-Красни (2015) подають альтернативні підходи до аналізу структури гінецею за В.Ляйнфельнером, а

також інші способи класифікації плодів. У більшості підручників, крім М.Голенкіна (1941) та А.Новікова, Б.Барабаш-Красни (2015), яскраво прослідковується значний вплив російської наукової термінології на формування понятійного апарату морфології рослин в Україні, що видно зі списків літератури та використання засад класифікації гінецею і плоду. Історія розвитку ботанічних словників в Україні у XX ст. була насичена спробами знищити автентичність української наукової термінології, за даними Л.Зав'ялової та співавторів (2023).

В іншомовних підручниках та довідникових виданнях подано різноманітні підходи у поданні відомостей щодо будови і класифікації плодів. З одного боку, в англomовних вчених спостерігається спрощення понятійного апарату карплогії. Так, у численних виданнях підручника з ботаніки найбільш відомого американського ботаніка і викладача XIX ст. Ейзи Грея (Gray, 1887) бачимо використання описової класифікації плодів з поділом на прості і збірні, сухі і соковиті, розкривні і нерозкривні, зокрема, поділ простих плодів на 22 описових типи. Приблизно, за таким самим принципом характеризуються плоди на сайті Британської енциклопедії (Encyclopaedia Britannica, <https://www.britannica.com/science/fruit-plant-reproductive-body>). У трьох виданнях підручника "Anatomy of flowering plants: an introduction to structure and development" видатної британської дослідниці морфології квітки Поли Рудалл (Rudall, 1987; 2007; 2020) бачимо поступове зростання кількості якісних мікрофотографій, але не наукового змісту понять. Американські ботаніки на початку XXI століття подають описову класифікацію плодів на прості, збірні та суцвіття (Judd et al., 2002; Glimn-Lasy, Kaufman, 2006; Simpson, 2019). Серед простих плодів виділяють розкривні і нерозкривні, при чому схізокарпії розглядають або як розкривні плоди (Simpson, 2019), або як нерозкривні (Glimn-Lasy, Kaufman, 2006). Серед збірних плодів виділяють типи, описані Спьютом (Spjut, 1994): ашенецетум, фоліцетум, друпецетум, та синкарпій. Серед суплідь виділяють сорозис (sorosis) (*Ananas*), головку з щетинками (bur) (*Xanthium*), syconium

(*Ficus*). Для гінецея виділяють тільки два типи – апокарпний і синкарпний (Simpson, 2019).

Таким чином, серед усіх здобутків морфології гінецею і плоду XIX–XX століть (див. підрозділи 1.1-1.2), класифікація Р.Спьюта (Sprjut, 1994) отримала найбільше впровадження у навчальній літературі, незважаючи на її анти-еволюційний характер. Її часто використовують у підручниках і довідниках з ботаніки (Stuppy, 2004; Новіков, Барабаш-Красни, 2015; Hrabovský et al., 2017; Simpson, 2019). Інші автори англomовних підручників воліють залишати описові, штучні, до-еволюційні класифікації плодів, які характеризуються значною простотою у використанні (Singh, 2010).

Іншу тенденцію можна спостерігати у підручниках німецьких вчених. Так, у підручнику "Flower and fruit: Morphology, ontogeny, phylogeny, function and ecology" спеціалістів в галузі морфології квітки, П.Ляйнса та К.Ербар (Leins, Erbar, 2010), який є доповненою англomовною версією німецькомовного підручника (Leins, Erbar, 2000), прийнятий поділ плодів на хорікарпні (збірні), монокарпні та ценокарпні, які в свою чергу поділяються на розкривні, нерозкривні та розпадні. Також тут подана вертикальна зональність гінецею за В.Ляйнфельнером (Leinfellner, 1950), типи плацентації і зональність плодолистка на асцидіатну і плікатну зони за В.Троллем (Troll, 1928a). Саме німецькі вчені звернули увагу на етимологічну некоректність терміну "апокарпний гінецей/плід", що означає "без-плодолистковий", тому вони започаткували заміни цього терміну на "хорікарпний" (нім. *das chorikarpes Gynoeceum*) (Denffer et al., 1983; Hilger, Hoppe, 1996; Leins, Erbar, 2000), проте у науковій спільноті ця зміна не прижилась.

У підручнику Е.Страсбургера (37-е видання) (Kadereit et al., 2014) подана описова класифікація плодів на розкривні (листянка, біб, коробочка, стручок), нерозкривні (горіх, зернівка, сім'янка, кістянка, яблуко, ягода, схізокарпії) і супліддя, але також вказано можливість застосовувати таку ж класифікацію, як і для гінецея, тобто поділ на монокарпії, хорікарпії та синкарпії. Зони оплоддя: екзокарпій, ендокарпій та мезокарпій

розглядаються як похідні зовнішньої і внутрішньої епідерми та мезофілу плодолистка відповідно (Kadereit et al., 2014). Класифікація гінецею розглядається з урахуванням поглядів В.Тролля (Troll, 1928a) і В.Ляйнфельнера (Leinfellner, 1950).

Необхідність проведення карпологічних досліджень на сучасному рівні, з урахуванням здобутків вчених XX століття, очевидна для систематиків, фітоценологів та екологів рослин, які використовують дані з адаптивних та еволюційно-маркерних ознак плодів у своїх дослідженнях. Тому в сусідніх з Україною державах морфолого-анатомічні дослідження плодів активно продовжуються у XXI столітті. Зокрема, словацькі вчені видали атлас з морфології насінин і плодів, де подано описи насінин і нерозкритих плодів 4 800 видів (Bojňanský, Fargašová, 2007) та уточнили номенклатуру плодів словацькою мовою (Hrabovský et al., 2017; Hrabovský, 2022). У Польщі вийшла бібліографія польських праць з карпології (Latowski et al., 2015), яка налічує більше 140 джерел. Проблемам відповідності німецькомовних термінів загальним ботанічним поняттям, присвячена стаття Герхарда Вагенітца (Wagenitz, 1999). Важливість розвитку і упорядкування термінології у галузі морфології квітки і плоду очевидна для ботаніків різних країн. Так, у XX-XXI столітті виходять праці, присвячені німецькій (Wagenitz, 1999; 2008), англomовній (Veldkamp, 1987; Stuppy, 2004) та польській (Czarik, 2005) описовій термінології, в тому числі стосовно плодів і насінин.

На базі різних наукових установ створені Карпологічні бази даних і глосарії: Glossary of seed and fruit morphological terms (Stuppy, 2004), Dried Botanical ID (Tucker et al., 2010), Seed Identification Guide, 2018 (www.seedidguide.idseed.org), DELTA database (Watson, Dallwitz, 1992 onwards), Family guide for fruits and seeds: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval (Kirkbride et al., 2000), Federal noxious weed disseminules of the U.S. (Scher et al., 2015); Fruits and Seeds of Legume Genera of the World (Kirkbride et al., 2024), Fruit and Seed Family ID (Islam, et

al., 2024), DiasMorph: a dataset of morphological traits and images of Central European diaspores (Dayrell, et al., 2022), тощо.

1.3.4. Проблеми визначення критеріїв класифікації та основних типів плодів

За підсумками розгляду існуючих підходів до аналізу морфологічної структури плодів та адаптацій до рознесення, ми сформулювали головні завдання сучасної карпології, які постають в українській науці, що тривалий час перебувала під ідейним і методичним впливом радянських наукових шкіл. До таких завдань в першу чергу належить узгодження понять і методів зі світовими практиками, а також вивчення структури плодів у представників флори України, які ще досі не досліджені або досліджені тільки на рівні екзоморфологічних ознак.

Для цього ми з'ясували, які типи плодів виділяють у сучасних навчально-методичних і наукових працях, та які принципи використовують для аналізу структурних адаптацій плодів до рознесення і стратегій дисемінації. Підсумовуючи аналіз літературних даних щодо морфологічної різноманітності плодів, на нашу думку можна виділити чотири критерії класифікації плодів та основні галузі їх застосування (Рис. 1.3.4).

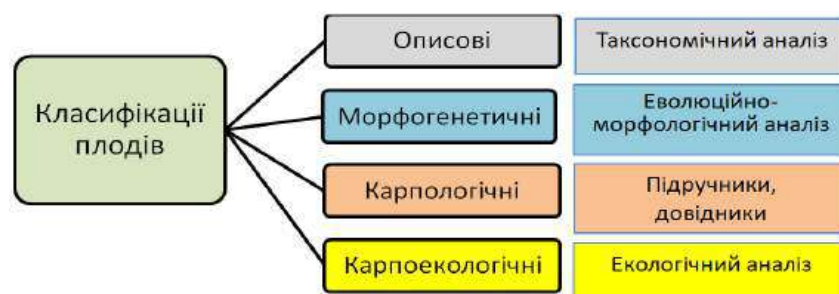


Рис. 1.3.4. Критерії класифікації плодів та основні галузі їх застосування

Так, найдавніші класифікації плодів започатковані у XVIII-XIX ст., їх можна назвати описовими, морфолого-екологічними або фізіономічними, і вони можуть бути простими або ієрархічними. Вони ґрунтуються на виділенні типів за яскраво вираженими особливостями зовнішньої будови або способу розкривання плоду (сухі і соковиті, розкривні і нерозкривні,

прості і збірні, ягода, коробочка і т.д.). Ці класифікації подані в багатьох сучасних підручниках і довідниках. Описовий принцип використовується також для аналізу мікроструктурних ознак, виявлених за допомогою нових методів дослідження (СЕМ, гістохімія). Поділ плодів за описовим принципом корисний для швидкого визначення плодів або для таксономічного аналізу.

Також у класифікаціях плодів часто використовують морфогенетичний підхід, який дозволяє поєднати класифікацію плодів з типами гінцею. Морфогенетичні класифікації плодів спираються на розуміння морфогенезу плоду одночасно в індивідуальному та історичному сенсі, виділяючи апокарпії, монокарпії, синкарпії, псевдомонокарпії, та інші типи плодів. Цей підхід сформувався в середині XIX ст. і розвинувся до середини XX ст., будучи фундаментом для з'ясування напрямків еволюції плодів та еволюційної таксономії (Takhtajan, 1959; Zimmermann, 1959; Leins, Erbar, 2010; Kadereit et al., 2014).

Карпобіологічний принцип класифікації плодів знайшов своє найповніше вираження у праці Р.Спьюта (Sprjut, 1994), яка розглянута у розділі 1.2.2. Це єдиний приклад класифікації такого роду і використовується вона переважно в англійських підручниках та деяких оригінальних дослідженнях. Через низьку інтерпретаційну цінність класифікації в еволюційному та онтогенетичному аспектах, її використання подібне на використання описових класифікацій (для укладання переліку типів плодів). Велика кількість визнаних типів плодів робить її не дуже зручною для використання у визначниках і довідниках.

Класифікації плодів за карпобіологічним принципом є по суті класифікаціями типів діаспор або способів рознесення діаспор, в яких плоди є одним із типів діаспор (Pijl, 1982). Такі класифікації корисні для екологічного аналізу флори (Рис. 1.3.4). У сучасних працях часто урівнюється спосіб рознесення діаспор з набором структурних адаптацій діаспори. Наприклад, розглядають орнітохорію (явище рознесення плодів птахами) та орнітохорні плоди, тобто плоди, які ми вважаємо

пристосованими для орнітохорії (яскраво забарвлені, з соковитим оплоднем і кісточкою). Але у більшості видів рослин структурні адаптації забезпечують рознесення двома або більше способами, тому нещодавно чеські вчені прийшли до необхідності створення концепції стратегій рознесення діаспор (Sádlo et al., 2018). Обґрунтоване визначення способів рознесення плодів у кожного окремого виду вимагає проведення польових досліджень (спостережень та експериментів) в різних екотопах та різних популяціях, що становить цілу галузь популяційно-екологічних досліджень. Найбільше узагальнень щодо способів рознесення видів рослин та адаптацій діаспор описано на прикладі флори Нової Зеландії та Чехії. У карпологічних та карпобіологічних класифікаціях будова гінецею не береться до уваги, як і відповідність морфологічних частин плодів з однаковими функціями, наприклад, соковиті частини плоду або крилоподібні придатки можуть формуватись з насінини, оплодня, неопадних чашечки, віночка, простої оцвітини або гіпантію, тобто подібні за адаптаціями плоди можуть мати несхожу морфологічну будову і тип гінецею.

Значення карпологічних досліджень в Україні досі було обмежено переважно вирішенням питань таксономії окремих родин або родів і стосувалось вивчення екзоморфних ознак, ультраструктури плодів і насінин та анатомії оплодня. Аналіз підручників і довідникових видань України, США та Німеччини дозволив виявити брак анатомічних критеріїв для класифікації плодів та еволюційного підходу у карпології. Дуже часто (за виключенням морфогенетичних класифікацій) у карпології не розглядають структуру гінецею і пов'язані з нею ознаки плоду (плацентацію, вертикальну зональність, провідну систему).

Показово, що при характеристиці видів практично ніколи не вказують, яка класифікація використовується для найменування типу плоду, що може призводити до плутанини. Наприклад, один з найдавніших типів плодів, встановлений ще К.Ліннеєм, – коробочка, має різні визначення. За Й.Гертнером (Gaertner, 1788, р. LXXXIX): "Коробочка (capsula) це сухий,

плівчастий, шкірястий або дерев'янистий плід, іноді безстулковий, але набагато частіше зі стулками, які різняться за кількістю, щільністю та формою. З усіх видів плодів це, безумовно, найпоширеніший, і оскільки його форма та будова помітно відрізняються, здається зручним розділити його на наступні підлеглі варіанти: а саме, мішечок (*Utriculum*), крилатка (*Samara*), листянка (*Follicle*) і власне коробочка (*Capsula s. str.*)".

За I.Рот (Roth, 1977), коробочка *s. str.* – це розкривний багатоплодолистковий багатонасінний сухий плід, а коробочка *s. l.* це будь-який розкривний плід, біб і листянка в т. ч. Визначення коробочки за Р.Спьютом (Spjut, 1994): розкривний плід, який складається більше, ніж з одного плодолистка, а одиницею рознесення є голі насінини. Коробчасті плоди поділяються на септицидні, локуліцидні, септифрагальні, порицидні, фісурицидні, дентицидні, форамініцидні коробочки, цератій, піксидій, кокарій, гландіспермідій, полоспермацій та стручок. При чому, коробочкою Р.Спют називає лише плід-перикарпій, тобто плід з верхньою зав'язю. Коробочку також розглядають як ценокарпний переважно багатонасінний плід, багато- або одногніздний, розкривний або нерозкривний, з сухим або соковитим оплоднем (Зиман та ін., 2004), тобто практично позбавляючи цей тип плоду від ознак, які відрізняють його від інших типів плодів.

З іншого боку, коробчасті плоди у вузькому значенні також можуть бути надзвичайно різноманітними і потребувати більш деталізованої характеристики й окремих назв. Це яскраво помітно у представників родини *Campanulaceae* Juss., в якій коробочка є найпоширенішим типом плоду (Андрейчук, Одінцова, 2020). Провідну роль у систематиці родині відіграли вчені, які використовували карпологічні дані для виділення підродин, триб, родів і видів, в тому числі у таксономії роду *Campanula* L. (De Candolle, 1830; De Candolle, 1839; Schönland, 1894; Вісюліна, 1961; Колаковский, 1985; 1987).

Вже у монографії Альфонса Декандоля (De Candolle, 1830) був започаткований поділ коробчастих плодів *Campanulaceae* на локуліцидні та клапанні, при чому, півмісяцеві клапани в стінці плоду можуть формуватися

в нижній або верхній частині плоду, залежно від видоспецифічної орієнтації плоду у просторі: у видів роду *Campanula* з прямостоячими коробочками клапани формуються вище середини висоти коробочки (*C. persicifolia* L.), а у видів *Campanula* з пониклими плодами отвори формуються в основі плоду (*C. latifolia* L.). Це пов'язано з адаптацією до балістохорного рознесення насінин, яка проявляється у тому, що вмістилище насінин відкривається вгорі, а насінини випадають з нього лише при струшуванні (De Candolle, 1830; Boissier, 1875; Kindermann, 1911; Roth, 1977; Pijl, 1982; Leins, Erbar, 2010; Niu et al., 2016). У роботі Августа Пірама Декандоля (De Candolle, 1839) було вказано, що коробочка в представників родини Campanulaceae розкривається стулками, які несуть з внутрішнього боку поздовжню перегородку зав'язі; рідше коробочка розкривається тріщинами або порами.

Плоди у роді *Campanula* та споріднених родів триби Campanulaceae розкриваються півмісяцевою щілиною в оплодні, яка формується завдяки наявності здерев'янілої тканини у перегородці плоду (нім. die Sklerenchymmassen), яка рухається під час висихання та перфорує оплодень, таким чином створюючи отвори для звільнення насінин (Beck, 1885; Kindermann, 1911). Цей тяж здерев'янілої тканини видатний дослідник родини Campanulaceae у флорі Абхазії Альфред Олексійович Колаковський, який працював в Ботанічному саду м. Сухумі, назвав аксикорном (axicornus) і визначив його як подовжений орган всередині зав'язі (між центральною колонкою і перегородками), що складається з клітин здерев'янілої паренхіми і вигинається як ріг при висиханні (Колаковский, 1985; Лакоба, 1986). У численних працях (Колаковский, 1985; 1986; 1987; 1990) він застосував карпологічний принцип класифікації і виділяв підродини, триби, нові роди і види на підставі відмінностей у зовнішній морфології плоду, формі і розміщенні аксикорнів. А.Колаковський виділяв 55 карпологічних типів Campanulaceae, які класифікував на дві групи: безаксикорнові та аксикорнові. Безаксикорнові плоди бувають нерозкривні (ягодоподібні та сухі) і розкривні, яких виділено 10 груп: великовіконцеві, несправжньокришечкові,

що розламуються поздовжньо, дрібно-тріщинні, поперечно-тріщинні, стулчасто-розламні, автономно-щілинні, автономно-порові, стулчасто-щілинні, дірчасто-стулчасто-щілинні, зрощеностовпчико-стулчасті. Аксикорнові плоди А.Колаковський класифікував на шість груп: аксикорново-щілинні, дірчасті, клапанні, пелюсткоподібно-розкривні, квітколоже-розривні, мішкоподібно-вп'ячені. Для цього авторові довелося дати визначення всім наявним типам отворів в стінці коробочки (тріщина, щілина, пора, клапан, дірочка, віконце та інші), проте анатомічні ознаки, як і мікроморфологія гінецею, так і не були взяті ним до уваги.

Визнаючи велику роль А.Колаковського у вивченні географії та систематики родини *Campanulaceae*, інші монографи родини позначають плід в більшості представників підродини *Campanuloideae* як порицидну коробочку (Lammers, 2007) або коробочку з латеральним розкриванням (Shulkina et al., 2003; Roquet et al., 2009). Цікаво, що Сп'ют (Spjut, 1994) для *Campanula rapunculoides* L. наводить плід цератій (*ceratium*) – коробчастий плід, який розкривається шляхом розшарування оплодня чи відокремлення окремих частин від неопадної рамки, стовпчика, парієтальних плацент, а порицидну коробочку наводить для *Triodanis perfoliate* (L.) Nieuwl. з підродини *Campanuloideae*. І.Рот (Roth, 1977) розглядала порицидне розкривання плоду *Campanula* як похідне від локуліцидного, при якому щілини розкривання є довшими. За І. Roth (Roth, 1977), механізм розкривання плоду у представників родів *Campanula*, *Adenophora*, *Trachelium*, *Phyteuma* та *Specularia* A. DC. розпочинається під час його висихання за допомогою пор, які формуються між жилками. З часом, клиноподібні склеренхімні ділянки тканин, локалізовані в перегородках зав'язі, відокремлюються від центральної колонки, вигинаючись назовні, і таким чином розривають ділянку стінки плоду з утворенням отвору. Розміщення пор прогнозується за локалізацією заглиблень на поверхні оплодня у напівзрілому плоді.

Таким чином, велике різноманіття плодів, наведене для родини *Campanulaceae*, зумовило появу складної термінології, проте відсутність визнання у світі (всі публікації були написані російською мовою) й недостатнє вивчення анатомічних даних та мікоморфології не дали змоги правильно оцінити значення цих ознак для систематики дзвоникових (Андрейчук, Одінцова, 2020).

Використання концепції вертикальної зональності гінецея може бути підставою для перегляду класифікації плодів за морфогенетичним принципом. Зокрема, визначення плодів як паракарпіїв або лізікарпіїв характерно лише для невеликого числа родин, в той час як серед покритонасінних широко поширені варіанти гінецея з фертильними синкарпним і паракарпним ділянками в зав'язі (родини *Ericaceae*, *Caryophyllaceae*, *Solanaceae*, *Cucurbitaceae*, *Myrtaceae*, *Onagraceae*, *Lythraceae* та ін.). Особливості об'єднання плодолистків, постгенітального і конгенітального (Sattler, 1978; Barabé, Vieth, 1979), зовсім не відображені в типах плодів. Васкулярна анатомія є ще одною галуззю, яку вивчають переважно для квітки, а не у зв'язку з будовою плоду (Van Tieghem, 1875). Для багатьох родин флори України дані про будову і типи плодів наявні лише в іншомовних публікаціях.

Таким чином, морфологія квітки і плоду все ще не приведені до спільного погляду на квітку і плід як морфогенетичний ряд розвитку однієї і тієї ж структури. Численні класифікації плодів залишаються на рівні описових класифікацій, що гальмує прогрес у розумінні напрямків еволюції як плоду, так і гінецею. Ця ситуація вимагає зробити необхідні узагальнення щодо цілісного погляду на морфологічну еволюцію плоду та переглянути підходи до класифікації плодів на засадах, прийнятих у світовій практиці. У зв'язку з цим назріла потреба оновити методичні підходи до аналізу структури плодів та їх адаптації до рознесення, враховуючи світові практики і нові погляди на квітку і плід як стадії розвитку одної структури, яка забезпечує розмноження і розселення покритонасінних. В такому напрямку

ми плануємо створити нові методичні засоби для аналізу структури плодів, з'ясувати їхні адаптації та екологічні стратегії та здійснити інвентаризацію типів плодів у рослин флори України. Для цього важливими кроками є формулювання концепції морфогенезу квітки-плоду, уточнення засад порівняльно-морфологічного аналізу структури гінецею як основи плоду та принципів класифікації плодів, вивчення морфогенезу плодів в модельних групах рослин, а також аналіз морфологічної різноманітності плодів у рослин флори України та здійснення екологічного аналізу плодів.

Підсумки розділу 1

У розділі проаналізовані принципи існуючих класифікацій плодів, зокрема, сформульовані описовий, морфогенетичний, карпологічний та карпобіологічний підходи до класифікацій плодів та їх використання у таксономії, екологічному аналізі флори та в навчальних і довідникових джерелах. Показано, що зміна структури плоду упродовж онтогенезу традиційно не розглядалась як єдиний процес, а була предметом вивчення окремих галузей ботаніки - порівняльної морфології квітки, досліджень морфогенезу квітки, васкулярної анатомії квітки та карпології, що не дозволяло прослідкувати зміни структури гінецею від закладання в бутоні до стадії дисемінації. На прикладі родини *Campanulaceae* показано незадовільність використання виключно морфології та способів розкривання плодів для систематики. Обґрунтовано цілі і першочергові завдання карпологічного дослідження покритонасінних рослин флори України.

При написанні розділу 1 були використані наступні джерела: Андрейчук, Одінцова, 2020.

РОЗДІЛ 2

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

2.1. Матеріали дослідження

Для дослідження використовували свіжозібрані, зафіксовані або засушені квітки і плоди на різних стадіях розвитку. Фіксацію плодів для мікроскопічних досліджень здійснювали, як правило, у 70% етанолі (Braune et al., 1991) або у фіксаторі FAA (Sass, 1951; Berlyn, Miksche, 1976; Soukup, Tylová, 2019). Матеріали збирали у природних або культивованих умовах; відомості про джерела матеріалу подані в таблиці Б.1 (Додаток Б). Матеріал вивчали щонайменше на одній стадії розвитку: (1) квітки до цвітіння, (2) недозрілі плоди до розкривання/розпадання та (3) плоди під час розкривання / розпадання. Усього досліджували будову гінецею на преантетичній стадії у 16 видів, будову плоду у 23 видів та розкривання плоду у більше ніж у 30 видів флори України. Досліджено представників 54 видів, 47 родів та 30 родин, які належать до базальних покритонасінних, однодольних та дводольних. Серед досліджених видів найбільше представників обрано з коробчастими плодами і нижньою зав'яззю (24 таксони), ще 9 видів мають коробочки з верхньою зав'яззю. Інші досліджені види мають гінецей або плід з дискусійною інтерпретацією. Коробчасті плоди були обрані основним модельним об'єктом оскільки цей тип плоду являє проміжну ланку між апокарпними, синкарпними та схізокарпними плодами і характеризується великим різноманіттям способів розкривання та положення зав'язі.

2.2. Методики виготовлення препаратів

Морфологічну будову зрілого плоду (екзоморфологію) вивчали на тотальних препаратах і цілих плодах. Мікроморфологічну та анатомічну будову квітки і плоду вивчали на тимчасових і постійних препаратах зав'язі. Поперечні і поздовжні зрізи для тимчасових препаратів виготовляли лезом

для безпечної бритви, зрізи вивчали в краплі води або в розчині флороглюцину з соляною кислотою (кольорова реакція Віснера на виявлення лігніну) (Sass, 1951; Braune et al., 1991; Yeung, 1998; Liljegren, 2010; Pradhan Mitra, Loqué, 2014).

Постійні препарати квітки і плоду виготовляли згідно зі стандартною методикою з використанням н-бутилацетату та ізопропанолу для просочення парафіном і зневоднення (Berlin, Miksche, 1976; Soukup, Tylová, 2019). Для виготовлення блоків використовували парафін "Гістомікс". Зрізи виготовляли на ротаційному мікротомі МПС-2 з товщиною 20-25 мкм і фарбували астраблау та сафраніном або гематоксиліном за Майєром і сафраніном. Гематоксилін та астраблау використовувались для фарбування целюлозних оболонок клітин, а сафранін використовувався як барвник для виявлення здерев'янілих тканин (Sass, 1951; Braune et al., 1991; Novikov, Sup-Novikova, 2021).

Мікроскопічне дослідження препаратів здійснювали з використанням світлових мікроскопів: XS-2610 LED MICROmed, Sigeta MB-303 40x-1600x LED Trino та стереомікроскопу МБС-10. Рисунки зрізів виготовлені за допомогою рисувального апарату РА-1. Фотографії зрізів виготовляли за допомогою: (1) цифрового окуляру AmScope MD35 та програмного забезпечення AmScope 3.7, version x64, 3.7.3170 (2014); (2) цифрової камери Sigeta ToupView (U3CMOS10000KPA) та програмного забезпечення ToupTek ToupView, version x64, 4.7.14643.20190511 (2019). Результати мікроскопічного вивчення плодів у модельних видів викладені в додатку В.

2.3. Укладання карпологічного опису

2.3.1 Структура опису плоду за даними світлової мікроскопії

Світлова мікроскопія є оптимальною для швидкого отримання даних про мікроморфологічну та тканинну структуру плоду за мінімального обладнання і часу підготовки дослідження (Balanza, et al. 2014; Enugutti,

Schneitz, 2014). Укладання опису морфо-анатомічної будови плоду є першим кроком у будь-якому карпологічному дослідженні. На підставі опису здійснюється порівняльний аналіз структури плоду у різних видів рослин, вивчення розвитку плоду та його еволюції, діагностування близьких видів. Інформація про зовнішньо-морфологічну, мікроморфологічну та анатомічну будову плоду може використовуватись для різних цілей – створення визначників рослин у стані плодоношення, з'ясування морфологічної еволюції досліджуваної групи рослин, вивчення генетичної регуляції морфогенезу плоду та для інших потреб, наприклад, з'ясування раціону тварин, способів поширення бур'янів, аналізу шляхів рознесення карантинних видів, тощо.

Для уніфікації карпологічного дослідження ми розробили методику укладання опису будови плоду (Одінцова, 2023), яка охоплює:

- (1) екзоморфологічні характеристики,
- (2) мікроморфологію,
- (3) анатомію,
- (4) розкривання (розпадання) плоду.

Здійснювати дослідження всіх цих аспектів структури плоду ми вважаємо необхідним для комплексного аналізу організації плоду на рівні органів і тканин.

Методика передбачає можливість послідовного розгляду всіх цих аспектів морфогенезу плоду щонайменше у двох періодах розвитку – преантетичному (до цвітіння) і постантетичному (після цвітіння). Зокрема, опис морфо-анатомічної будови плоду може бути доповнений вивченням онтоморфогенезу плоду (Dirks-Mulder et al., 2019; Одінцова, 2022), який становить підґрунтя для з'ясування еволюції плоду.

У спеціальній публікації (Одінцова, 2023) наведено першоджерела для створеної нами методики, які зібрані з різних галузей ботаніки, де вони розглядались поокремо, а саме з морфології квітки, васкулярної анатомії

квітки, гістології оплодня, морфології плоду та екології поширення зачатків (біології дисемінації).

У цій методиці ми вперше навели розширений план морфо-анатомічного опису плоду, який можна укласти за допомогою найпростіших методів світлової мікроскопії та ботанічної мікротехніки. Методика ґрунтується на власних дослідженнях (Одінцова 2016; Одінцова, Клімович, 2017; Скрипець, Одінцова, 2014; 2015; 2020; Andreychuk, Odintsova, 2019; 2021; Andreychuk et al., 2020; Fishchuk, Odintsova, 2021b; Odintsova, Khomei, 2023) та загально-ботанічних принципах укладання опису тіла рослин (Veldkamp, 1987). Викладена тут методика охоплює якомога ширшу інформацію про характеристики внутрішньої структури плоду та його дезінтеграції, на які слід звертати увагу при мікроскопіюванні. Детальні рекомендації до збору та фіксації карпологічного матеріалу викладені у Jeiter, Smets (2025).

Наведений нижче перелік рекомендацій та опис характеристик плоду не може вважатися вичерпним, оскільки величезне різноманіття плодів передбачає існування великої кількості унікальних ознак та потребує відповідних підходів до їхнього аналізу. Також, зважаючи на цілі кожного окремого дослідження, опис може бути обмежений в тих чи інших межах. Наведений тут план дасть змогу оцінити обсяг можливих характеристик плоду, які потенційно можуть надалі використовуватись у таксономії, еволюційній морфології та в інших галузях ботаніки.

Зазвичай карпологічний аналіз передбачає вивчення не тільки оплодня, але й насінин, але в даній роботі ми обмежилися тільки вивченням зав'язі та покривів плоду, оскільки вивченню насінини присвячено дуже багато монографічних зведень, які формують окрему сферу досліджень.

Частини карпологічного опису відрізняються за методами підготовки матеріалу та рівнем збільшення оптичної системи. Нижче представлений перелік структур, які потрібно описати на досліджуваному матеріалі, тобто виявити наявність, форму, розміри, інші особливості цієї структури,

проілюструвати її рисунками і фотографіями. Для вивчення розвитку плоду необхідно збирати матеріал на декількох стадіях розвитку, розпочинаючи дослідження зі стадії бутону, а завершувати його на стадії розкритого (або готового до розпадання або опадання) плоду (Одінцова, 2022). При цьому необхідно враховувати мінімум дві-три стадії процесу плодоношення, від початку формування плоду до дисемінації.

Запропоновані нами частини опису плоду рідко наводяться у спільному дослідженні, тому що мають різне значення для діагностики видів, таксономії та еволюційної карпологиї, але знання детального переліку можливих морфо-анатомічних характеристик плоду дозволить виявити та оцінити ознаки, які вперше вивчаються для обраного об'єкта дослідження.

2.3.2. Екзоморфні характеристики плоду

Для опису морфологічної будови плоду часто буває достатньо використовувати стереомікроскоп з мірним окуляром (збільшення $\times 10-20$), штангенциркуль та мірну лінійку. Матеріалами є тотальні препарати свіжозібраних, сухих або зафіксованих плодів. Кількість матеріалу для карпологічних досліджень залежить від мети дослідження, але в критичному випадку передбачається можливість використання мінімального обсягу матеріалу (декількох плодів) для вивчення загальної морфології, якщо не планується проводити морфометричний аналіз даних (Одінцова, 2023). За необхідності застосування статистичних методів аналізу даних, кількість зразків необхідно збільшити до статистично значущої вибірки (мінімум 30 зразків).

Прийнято укладати опис будь-якої морфологічної структури знизу вгору та ззовні до центру, тобто починати укладати опис потрібно від квітконіжки до стовпчика маточки і від покривів плоду до зав'язі. Для кожної частини плоду зазначають у такій послідовності елементи опису: кількість, розміщення, форму, розміри, колір, тип поверхні (блиск, горбкуватість,

смугастість), опушення, опадання при дозрівання плоду, а також особливості, зазначені в таблиці 2.3.1 (Одінцова, 2023).

Розміри плоду та його частин слід вимірювати, враховуючи стадію розвитку, на якій здійснюються дослідження. Оскільки плід збільшується в розмірах порівняно з зав'яззю квітки в сотні і тисячі разів, то виміри плоду можуть суттєво розрізнятися в залежності від стадії розвитку. Дані, отримані без урахування цього, не будуть достовірними при порівнянні. Щільність опушення плоду і щільність продихів також можуть змінюватись з часом із збільшення розмірів плоду.

Зовнішні морфологічні характеристики плодів використовуються таксономістами як діагностичні ознаки для надвидових таксонів через легку доступність навіть у польових умовах (Veldkamp, 1987; Simpson, 2019). Таку ж роль відіграють й відомості про структуру поверхні плодів. Тому особливості опушення всіх частин плоду та рельєфу поверхні ми також долучаємо до екзоморфних характеристик плоду. Поверхня плоду може бути блискучою, матовою, оксамитовою від притиснутих волосків або папіл. Рельєф поверхні частин плоду може бути рівний, ребристий, горбкуватий, крилатий, борозенчастий, ямчастий, сітчастий, комірчастий, шипикуватий, жолобчастий, лускуватий та ін. Зазначають напрям розміщення елементів рельєфу, кількість, рівномірність, варіабельність. Елементи рельєфу можуть поєднуватися, наприклад, ребра можуть бути вкриті шипиками, зморшками і т.д. Плоди (та їхні окремі частини) бувають голими (без волосків) або опушеними. Епідермальні трихоми бувають прості або залозисті, дуже різноманітні за кількістю клітин, розмірами, формою, напрямком (притиснуті або відстовбурчені), і розміщенням (рівномірно або на певних ділянках плоду) (Новіков, Барабаш-Красни, 2015).

У представників деяких родин наявні особливі плоди з придатками, наприклад, зернівка в родині *Poaceae*, яка часто опадає разом з частиною колоска і колосковими лусками, сім'янка в роді *Carex* оточена мішечком (utricle), а в інших видів *Cyperaceae* – волосками або щетинками з

редукованої оцвітини, сім'янка *Asteraceae* часто має чубок (pappus) з волосків, який походить з чашечки; стручок *Brassicaceae* містить такі складові – рамка, дві стулки, несправжня перетинка і стовпчик (Новіков, Барабаш-Красни, 2015). Всі ці частини потребують ретельного опису.

У випадку наявності супліддя зазначають тип суцвіття, тип плоду, наявність і стан покривів, особливості розміщення і дисемінації окремих плодів. Концепція супліддя не має однозначного визначення (Spjut, Thieret, 1989), тому у випадку наявності сильно конденсованих плодів на рослині доцільно описати структуру суцвіття (колос, початок, кошик, головка) та його стан під час плодоношення (Veldkamp, 1987; Новіков, Барабаш-Красни, 2015).

При вивченні плодів на різних стадіях розвитку доцільно звертати увагу на постантетичні зміни: зміна положення плоду у просторі, опадання частин оцвітини, тичинок, стовпчика, зміна розмірів і пропорцій зав'язі, кольору, консистенції, розшарування оплодня та інше (Одінцова, 2023). Важливо занотовувати послідовність цих змін, раптовість, зміни після обнасіннення.

За наявності достатнього матеріалу слід звертати увагу на диференціацію плодів на суцвітті, генеративному пагоні, на одній особині, в межах досліджуваного матеріалу (популяції, вибірки). Частина цих явищ може виявитися проявом гетерокарпії. Також можна спостерігати відмінність плодів, сформованих із двостатевих і жіночих квіток (при гінодієції), з квіток довгостовпчикових і короткостовпчикових морф (при гетеростилії), з надземних і підземних квіток (при геокарпії), з відкритих і закритих квіток (при клейстогамії) (Leins, Erbar, 2010).

Морфологічні особливості частин плоду та прилеглих органів

Частина плоду та прилеглі органи	Характеристики, які наводять в описі
Плодоніжка* (квітконіжка при плоді)	Тип суцвіття. Плодоніжка (peduncle): наявність, положення в просторі, опадання разом з плодом, видовження квітконіжки при плоді. Плід буває сидячий, занурений у квітколоже або у вісь суцвіття.
Покриви плоду*	Тип покривів, що зберігаються при плоді (приквіткові листки, підчаша, чашечка, віночок, проста оцвітина), консистенція покривів, участь у дисемінації або приваблинні агентів при зоохорії. Зазначають, чи покрив зростається з оплоднем, огортає плід частково або повністю, змикається над ним або склеюється на верхівці. Плід без покривів називають голий плід. Покрив плоду з нижньою зав'яззю називають обгорткою плоду, яка зазвичай сформована з приквіткових листків.
Плід	Тип плоду за морфогенетичними характеристиками: збірний чи простий плід, зав'язь плоду верхня, напівнижня або нижня, кількість насінин у плоді (багато-, мало-, однонасінний), тип оплодня (сухий, соковитий, кістянкоподібний плід).
Плодоложе і карпофор*	У синкарпному плоді плодоложе об'єднано з зав'яззю, тому окремо не характеризується. Є випадки, пов'язані з розростанням плодоложа, формуванням гіпантія, нектарного диску, шпорки (spur) та ін.

	Стан цих структур на стадії плодоношення необхідно з'ясувати. Карпофор – це видовжене квітколоже, гінофор або андрогінофор у плоді. Карпофором також називають колонку у плоді вислоплідник (Ariaceae). У збірних плодах зазначають форму плодоложа, наявність лусочок, волосків.
Ніжка плоду*	Ніжка плоду (stipe) це нижня частина маточки, звужена і видовжена як стебло (Fabaceae). Її не слід плутати з плодоніжкою і карпофором.
Зав'язь плоду (або плодика)	Зазначають форму і розміри зав'язі (ovary), наявність крил, борозенок, шипів чи інших структур, які сформувались під час періоду плодоношення і яких не було у зав'язі на стадії квітки.
Носик плоду*	Носик плоду (beak) це верхня звужена частина зав'язі, яка не містить насінин (Brassicaceae). Її не слід плутати зі стовпчиком.
Стовпчик*, стилодій*, стилоподій*	Наявність стовпчика (style), стилодіїв (stydolum) або їхніх залишків на плоді. Стовпчик ми розглядаємо як середню частину синкарпної маточки (між зав'яззю і приймочкою), сформовану зрослими між собою плодолистками. Стилодії – це верхні частини окремих маточок в апокарпному гінцеї або верхівки плодолистків, на які розділяється стовпчик у гінцеї з спільною зав'яззю (<i>Malus</i>), або верхні частини плодолистків, на які розділяється зав'язь (<i>Hypericum</i>). Слід вказати, чи набувають стовпчик і стилодії додаткових функцій при плоді, чи опадають (поступово чи раптово). Якщо приймочка сидяча (<i>Papaver</i>), вказати це, оскільки

	тоді на плоді можуть зберігатися залишки приймочки. Стилоподій – це дві нектароносні подушечки (нектарний диск) на зав'язі Аріасеае, які є основою для стилодіїв.
Частини збірного плоду*	Описують плодоложе (див. вище), розміщення плодиків (спіральнo, циклічно), кількість плодиків, тип і будову плодика, наявність карпідіофора (ніжки у плодика)
Частини дробного плоду*	Кількість мерикарпіїв, наявність колонки, будова мерикарпії, кількість насінин у мерикарпії. Ці особливості досліджують у зрілому плоді, на стадії його розпадання (Аріасеае, <i>Galium</i> , <i>Acer</i> , <i>Malva</i>).
Частини членистого плоду* (articulate fruit)	Кількість члеників або напівчлеників, будова членика, кількість насінин у членику, диференціація члеників. Ці особливості досліджують у зрілому плоді, на стадії його розпадання (<i>Raphanus</i> , <i>Coronilla</i>).
Частини ценобію*	Форма карпобазиса та еремів. Ереми – це однонасінні половинки плодолистків у гінецеї Boraginaceae, Lamiaceae, <i>Verbena</i> , <i>Callitriche</i> . Карпобазис (гінобазис) – це розросле квітколоже разом з основою зав'язі, яке функціонує як нектарний диск під час цвітіння. Ценобій досліджують у зрілому плоді, на стадії розпадання.
Частини однонасінного плоду*	Розміщення зав'язі на плодоложі (апикальне, субапикальне), трансформація оцвітини у плоді (fruiting perianthium).

Примітка: * – необов'язкова частина плоду.

2.3.3 Мікроморфологія гінецею

Мікроморфологію ми визначаємо як тонку структуру поверхонь органів рослини, яку можна виявити лише із застосуванням анатомічних і мікроскопічних методів, тобто на зрізах органу або за допомогою СЕМ. До цієї частини опису плоду належить вивчення внутрішньої структури зав'язі на стадії квітки (anthetic ovary) і плоду (fruiting ovary). Мікроморфологія плоду охоплює складну геометрію адаксіальних поверхонь плодолистків, кількість і форму гнізд у зав'язі, розміщення плацент і насінин (Одінцова, 2023). Часто цю частину дослідження здійснюють лише на стадії квітки, оскільки у плоді зав'язь суттєво трансформується, що утруднює інтерпретацію результатів. Матеріалами дослідження є тотальні препарати і зрізи свіжозібраних або зафіксованих плодів. Вивчення мікроморфології зав'язі може потребувати виготовлення постійних препаратів з мікротомних зрізів. Для дослідження можна використовувати стереомікроскоп з мірним окуляром або мікроскоп (збільшення $\times 40$ – 400). Для багатьох структур доцільно провести виміри під мікроскопом. Розміри об'єкту на препаратах вимірюють за допомогою оптичних мірних приладів (окуляр-мікрометр і об'єкт-мікрометр) або цифрового окуляру і програмного застосунку до нього.

У світовій літературі приклади вивчення мікроморфології гінецею наведені у монографічних працях, присвячених будові квітки (Leinfellner, 1950; Eames, 1961; Endress, 1994a, 2014; Leins, Erbar, 2010), а україномовні відомості з цього питання найкраще викладені у підручнику А.Новікова і Б.Барабаш-Красни (2015), а також В.Парпан, Н.Кокар (2010). Дослідження мікроморфології синкарпного гінецею/плоду охоплює характеристику стінок, гнізд, перегородок, центральної колонки, даху і основи зав'язі тип плацентації, розміщення і кількість насінин на плацентах, наявність абортіваних насінин (табл. 2.3.2).

Мікроморфологія гінецея важлива для виявлення його вертикальної зональності, а саме зазначення наявності, довжини, частки у зав'язі,

наявності плацент у синасцидіатній, симплікатній, гемісимплікатній та асимплікатній зонах (Leinfellner, 1950; Endress, 1994a; Novikoff, Odintsova, 2008; Odintsova, 2008; Leins, Erbar, 2010; Фіщук, Одінцова, 2013а, 2013б, Odintsova et al., 2013; Дика, 2014; 2018; Дика, 2018; Fishchuk, Odintsova, 2021b). Вертикальна зональність визначається за наявністю перегородок у зав'язі, характером вентральних швів та зростанням плодолистків між собою. За наявності септального нектарника у гінецеї деяких однодольних рослин, слід вказати його стан у періоді плодоношення.

Таблиця 2.3.2

Мікроморфологічні особливості гінецею на стадії квітки і плоду

Частина опису	Характеристики, які наводять в описі
Будова зав'язі на поперечному перерізі в нижній, середній і верхній частині плоду (або на серії зрізів)	• Товщина стінки і перегородок плоду, • консистенція стінки і перегородок плоду (соковита, м'ясиста, суха, здерев'яніла, плівчаста, шкіряста, губчаста, коркова, кам'яниста, ослизнена, і т.д.), • кількість і форма гнізд, наявність рудиментів гнізд, • спосіб розміщення насінних зачатків: тип плацентації (маргінальна, ламінальна, центрально-кутова, парієтальна, центрально-колончаста, базальна, апікальна), кількість рядів насінних зачатків, • форма плацент (дрібні, розрослі, дволопатеві), • обсяг плацент відносно розмірів гнізда (заповнюють все гніздо, займають невелику частину, і т.д.), • консистенція плацент (здерев'янілі, драглисті, залозисті та ін.), • форма рубчиків від насінин на плаценті, • наявність і форма центральної колонки, • наявність вентрального шва у плодолистків (зімкнутий, розкритий)

Будова зав'язі на поздовжньому перерізі в медіанній площині гнізда (радіальний зріз) і тангентальний зріз	• Форма гнізда (locule) на поздовжньому перерізі, • товщина / відносна товщина основи (дна) зав'язі, • товщина / відносна товщина даху зав'язі (у %), • вертикальна протяжність плацент, центральної колонки, відкритих вентральних ділянок швів плодолистків, • положення насінних зачатків на плаценті (звисяючі, прямостоячі, горизонтально відхилені), • наявність абортіваних (недорозвинутих) насінин
Вертикальна зональність гінецею (вивчається на серії поперечних зрізів зав'язі)	• Наявність синасцидіатної/гемісинасцидіатної, симплікатної, гемісимплікатної та асимплікатної зони. Довжина / відносна довжина цих зон (у %). Переважно зональність вивчається на стадії квітки або молодого плоду.
Особливі структури у зав'язі (за наявності)	• Апікальні септи – вертикальні звисяючі з даху зав'язі короткі перегородки у тангентальній площині гнізд, відділяючи їх від основи стовпчика. • Гінобазичний стовпчик, також занурений у дах зав'язі стовпчик – стовпчик, основа якого знаходиться нижче верхівки зав'язі, ніби вп'ячений у зав'язь. • Додаткові медіанні септи – вертикальні перегородки із основи або із верхньої стінки зав'язі у медіанній площині гнізд, розділяючи їх поздовжньо надвоє частково або повністю. • Поперечні "несправжні" перегородки у зав'язі. • Внутрішній рельєф у гніздах зав'язі (ребра, борозенки, нерівності).

2.3.4. Анатомія оплодня і перегородок плоду

Анатомія оплодня охоплює тканинну організацію стінок плоду, яка може розглядатися в статичному аспекті, на стадії зрілого плоду, або як гістогенез оплодня, тобто диференціація тканин під час розвитку плоду (Одінцова, 2022). Для опису анатомічної будови плоду використовується мікроскоп і ті ж препарати, що і для дослідження мікоморфології плоду. Тому описи анатомічної будови часто об'єднують з описами мікоморфології плоду (Oyama, et al., 2010; Giuliani, et al., 2016; Luna, et al., 2017). Анатомію оплодня можна вивчати на тимчасових або постійних препаратах. Якщо препарати зроблені на стадії цвітіння або на ранній стадії розвитку плоду, необхідно повторити дослідження на більш пізній стадії розвитку плоду, оскільки диференціація тканин плоду може тривати до повного його дозрівання. Необхідно вивчати як поперечні зрізи плоду, так і поздовжні, оскільки деякі структури є витягнуті вздовж осі плоду.

У дослідженні застосовують гістохімічні методи виявлення речовин, які зумовлюють диференціацію клітин оплодня, зокрема кольорові реакції на лігнін, суберин, олії, кутин, пектини, таніни, крохмаль та інші речовини (Metcalf, Chalk, 1957; Balanzà et al., 2014; Baldacci-Cresp et al., 2020). При використанні тимчасових препаратів найчастіше проводять флороглюцинову реакцію з соляною кислотою на виявлення здерев'янілих оболонок трахеальних елементів ксилеми та здерев'янілої паренхіми (Одінцова, 2023). При використанні постійних препаратів для фарбування цих тканин часто застосовують розчин сафраніну. За необхідності проводять виміри товщини шарів тканин і розмірів клітин під мікроскопом.

Анатомія плоду традиційно розглядалась у двох напрямках досліджень: загальна анатомія стінки плоду (Roth, 1977) та організація провідної системи, яку вивчали на стадії квітки як метод васкулярної анатомії квітки (van Tieghem, 1875; Eyde, 1975; Esau, 1977; Deroin, 1999; 2000). З огляду на різну

історію цих досліджень, ми вважаємо необхідним розглядати окремо загальну анатомію оплодня та васкулярну анатомію плоду.

Загальну анатомію частин плоду описують так само, як анатомію стебла і листкових органів, в залежності від ідентичності цієї частини до осі (квітколоже) чи філому (плодолисток) (Eames, 1961; Esau, 1977). В описі слід охарактеризувати тканинну структуру стінку плоду, перегородок, плацент і центральної колонки (табл. 2.3.3), яка може мати осьове походження (тобто являти собою продовження квітколожа). У плодах з верхньою зав'яззю оплодень (стінка плоду) називається також перикарпій, перикарп, натомість у плодах з нижньою зав'яззю стінка плоду вважається зіставленою з тканин плодолистків та зовнішніх тканин, прирослих до зав'язі (Douglas, 1957; Puri, 1951; 1952a). Термін перикарп не рекомендується використовувати в цьому випадку, зберігаючи описовий термін "стінка плоду" (fruit wall). Це пов'язано з концепцією плоду-перикарпії як "справжнього" плоду, який складається тільки з плодолистків і насінин. Плід, який містить й інші частини квітки (квітколоже, квіткову трубку, гіпантій та ін.) називають плодом-антокарпієм (Sprjut, 1994) або "несправжнім" плодом.

Існують також відмінності у визначення ендокарпії у різних дослідників. Так, ендокарпій вважають внутрішньої зоною оплодня, особливо виділяючи його як здерев'янілий шар з одного або багатьох рядів клітин (Roth, 1977). З іншого боку, ґрунтуючись на концепції гістогенетичних зон оплодня, ендокарпій розглядають тільки як похідне адаксіального епідермісу плодолистків (Richard, 1808; Garcin, 1890). Ми дотримуємось другого підходу через його продуктивність у порівняльно-карпологічному аналізі (Одінцова, 2022).

В анатомічному дослідженні слід звертати увагу на секреторні структури плоду (їхню наявність і стан) – молочники, лізигенні та схізогенні вмістилища, ділянки залозистого епідермісу (у провідниковому тяжі, у септальних та поверхневих нектарниках), а також на кристалonosні зони, ідіобласти, включення крохмалю, облітеровані шари клітин тощо (Esau,

1977). При вивченні загальної анатомії плоду також слід звертати увагу на механічні тканини, адже вони забезпечують захисні функції плоду і механізм його розкривання. До механічних (арматурних) конструкцій плоду належить коленхіма, склеренхіма та провідна система, яка містить трахеальні елементи у ксилемі та волокна у складі флоєми. Упродовж розвитку плоду часто формуються або підсилюються здерев'яніла паренхіма або паренхіма з потовщеними целюлозними, але нездерев'янілими вторинними оболонками (Esau, 1977; Roth, 1977).

Васкулярну анатомію плоду характеризують як провідний циліндр, який продовжується у квітколоже з квітконіжки і послідовно продукує сліди членів оцвітини, тичинок і плодолистків (Sporne, 1974; Esau, 1977). Найскладнішу організацію має провідна система зав'язі, яка зазвичай складається з декількох типів провідних пучків у стінці зав'язі та в центральній колонці зав'язі, які можуть між собою з'єднуватись анастомозами (Одінцова, 2023). Провідна система у плоді, порівняно з квіткою, може збагачуватись додатковими дрібними пучками, особливо у соковитих плодах (Roth, 1977). Приклади вивчення васкулярної анатомії гінецея наведені у численних публікаціях (Sporne, 1974; De Vos, 1981; Derooin, 1999; Odintsova, 2008; Дика, 2011a, 2011b, 2013, 2014, 2018, Novikoff, Kazemirska, 2012; Dyka, 2018; Fishchuk, Odintsova, 2021a; 2021b; Novikoff, 2021), проте подібні дослідження плоду є поодинокими (Derooin, 2000; Sousa-Baena, Menezes 2019; Andreychuk, Odintsova, 2021; Odintsova, Khomei, 2023).

Анатомічні особливості оплодня та інших частин плоду

Частина плоду	Характеристики, які наводять в описі
Плодоніжка*, карпофор*, осі суцвіття*, що входять до складу діаспори	Тканинна організація в межах анатомо-топографічних зон, які виділяють у стеблі, – покривна зона (епідерма), первинна кора, центральний циліндр. Васкулярна анатомія: тип провідного циліндра (пучковий, суцільний), кількість провідних пучків, їхній тип.
Покриви плоду*: приквітка, приквіточки, члени оцвіттини (чашолистки, пелюстки або листочки простої оцвіттини)	Тканинна організація в межах анатомо-топографічних зон, які виділяють у листку, – верхня епідерма, мезофіл, нижня епідерма. Васкулярна анатомія: нодальна анатомія членів оцвіттини (скільки пучків входить у листочок, скільки лакун вони формують), жилкування.
Плодоложе / гіпантій*	Особливості епідерми та основної паренхіми. У гіпантії описують зовнішню і внутрішню епідерму (основні клітини, продихи, трихоми, лігніфікація), кількість шарів паренхіми між ними. Васкулярна анатомія: організація стели, послідовність формування слідів членів оцвіттини, тичинок і плодолистків.
Оплодень плоду з верхньою зав'яззю (стінка плоду, перикарпій), ніжка* плоду	Товщина (в мікрометрах і в кількості шарів клітин). Екзокарпій: основні клітини, продихи, трихоми, кількість шарів (якщо клітини діляться у радіальному напрямку), лігніфікація. Мезокарпій: диференціація шарів (однотипний чи має

	кілька шарів тканин), лігніфікація (наявність шарів здерев'янілої паренхіми у зовнішній, середній чи внутрішній частинах), ідіобласти, вмістилища, кристалоносні шари, Ендокарпій: основні клітини, продихи, трихоми (intralocular trichomes), кількість шарів (якщо клітини діляться у радіальному напрямку), лігніфікація. Васкулярна анатомія: дорзальні пучки плодолистків: прості, подвійні, редуковані, вентральні пучки плодолистків (ці пучки зазвичай розміщені в центральній колонці): парні, медіанні, участь у формуванні слідів насінних зачатків, додаткові (латеральні, дорзо-латеральні пучки плодолистків): наявність кількості. Вказати, чи наявні сітчасті анастомози між різними пучками, чи є сліпі закінчення пучків. Живлення насінних зачатків (ovules supply) від вентральних пучків (центрально-осьове) або від пучків у стінці зав'язі (транс-септальне) (Eyde, 1967; 1975)
Оплодень* плоду з нижньою зав'яззю (дані додають до характеристик попереднього пункту)	Наявність чіткої межі між тканиною плодолистків і зовнішніми екстракарпельними тканинами. Васкулярна анатомія: моноциклічне або поліциклічне розміщення провідних пучків у стінці плоду, наявність горизонтальних кільцевих пучків (girdling vascular bundles), кількість і розміщення висхідних пучків (ascending vascular bundles) – стовбурових пучків, які формуються при об'єднанні слідів листочків оцвітини, тичинок і дорзальних пучків плодолистків, які проходять у стінці нижньої зав'язі до квітконіжки.

	У квітці з нижньою зав'яззю осьового походження (Cactaceae, Myrtaceae) бувають наявні низхідні пучки (recurrent bundles) – пучки верхньої ділянки квітколожа, яка впинається всередину нижньої ділянки під час розвитку (інвагінації квітколожа) (Puri, 1952a; Douglas, 1957)
Перегородки плоду*	Товщина (в мікрометрах, кількість шарів клітин). Епідерма: основні клітини, продихи, трихоми, лігніфікація. Паренхіма: типи тканин, лігніфікація. Васкулярна анатомія: наявність провідних пучків, які з'єднують пучки у стінці зав'язі і центральній колонці.
Плаценти	Епідерма: залозистий характер; паренхіма: тип тканин, лігніфікація. Васкулярна анатомія: розгалуження пучків у багатонасінних плацентах.
Центральна колонка*	Епідерма: основні клітини, трихоми, секреторний характер, лігніфікація. Паренхіма: типи тканин, лігніфікація. Наявність вентральних швів плодолистків, представлених двома рядами епідермальних клітин. Васкулярна анатомія: провідна система (циліндр чи провідні пучки), наявність і кількість вентральних пучків плодолистків (див. вище).

Примітка: * – необов'язкова частина плоду.

2.3.5 Структурні особливості дезінтеграції плоду

Дезінтеграцію плоду або вивільнення насінин ми розглядаємо як кінцевий етап морфогенезу плоду, який ґрунтується на його морфо-анатомічній організації. Явища дезінтеграції плоду вивчаються в межах порівняльно-карпологічного дослідження (розкривання і розпадання плоду) або при вивченні процесу плодоношення і дисемінації в популяційно-екологічних дослідженнях (опадання плодів, обнасінення) (Одінцова, 2022).

Для опису стадій дезінтеграції плоду використовують стереомікроскоп і такі ж матеріали, що і для дослідження екзоморфології та мікроморфології плоду (Одінцова, 2023). Анатомічні особливості дезінтеграції плоду можна спостерігати на зрізах плоду через відокремлювані шари на межі розкривання/опадання частин плоду. Важливо спостерігати за зміною стадії розкривання/розпадання плоду в часі, для виявлення напряду формування щілин в оплодні і швидкості розкривання. Для цього буває необхідно документувати процес дезінтеграції на живих рослинах. Слід зважати на те, що гістологічний механізм розкривання плоду може формуватися ще на преантетичній стадії, зокрема, розміщення провідних пучків та диференціація механічних тканин, формування борозенок або заглиблень вздовж ліній майбутнього розкривання або розпадання тощо (Andreychuk, Odintsova, 2019; 2021 Andreychuk et al., 2020). У плодах, які розкриваються завдяки тургорному механізму, необхідно занотувати розміщення ослизнених і вакуолізованих тканин (Roth, 1977). Оскільки характер дезінтеграції плоду пов'язаний з його типом, ми розподілили елементи опису за основними типами плодів (табл. 2.3.4).

Приклади чудово ілюстрованих описів морфо-анатомічної будови плоду у різних таксонах можна знайти у багатьох ботанічних публікаціях (Gagliardi et al., 2014; Santos-Silva et al., 2015; Casoti et al., 2016; Herrera et al., 2018; Sousa-Baena, Menezes, 2019).

Способи дезінтеграції різних типів плодів

Тип плоду	Характеристики вивільнення насінин
Листянка (однолистянка, біб)	Розкривання плоду: розміщення щілин розкривання, довжина щілин (повне, неповне, апікальне), напрямок розкривання (згори, знизу), швидкість розкривання (раптове, повільне), регулярність розкривання (спосіб розкривання стабільний чи мінливий, нерозкривання плоду), опадання, відхилення, загортання стулок плоду, опадання насінин чи збереження у плоді та експозиція до дії агента дисемінації.
Багатолистянка	<i>Характеристики як для листянки, а також опадання листянок, диференціація листянок, роз'єднання частково зрослих між собою плодиків.</i>
Коробочка (в т. ч. стручок, піксидій, стеригма)	<i>Характеристики як для листянки, а також послідовність формування різних типів щілин (напр. дорзальних і вентральних), звернути увагу на особливі випадки розкривання плоду – кришечкою, дірочками, неправильними тріщинами і т. д.</i>
Дробний плід (схізокарпій, вислоплідник, калачики, двосім'янка, двокрилатка, ценобій, регма, стеригма)	Розпадання плоду (напрям, кількість часток плоду (мерикарпіїв, еремів), наявність залишкових частин плоду (карпофору, карпобазис, колонки, та ін.), швидкість розпадання на частки (раптове, повільне), регулярне розпадання (можливість нерозпадання плоду), опадання часток чи збереження деякий час та експозиція Рубчик від мерикарпію, ерему.

Членистий плід (біб, стручок, коробочка)	Розпадання плоду (напрям, кількість часток плоду (члеників, напівчлеників), наявність залишкових частин плоду (рамки, основи), диференціація члеників (наявність носика), швидкість розпадання на членики (раптове, повільне), регулярне розпадання (можливість нерозпадання плоду).
Ягода	Зміна об'єму плоду при дозріванні (висиханні), зміна кольору і консистенції оплодня (всихання оплодня відбувається на рослині чи після опадання плоду), рубчик від плоду – розміри, форма, наявність валика довкола рубчика, особливості поверхні рубчика. Опадання плоду: неопадання плоду тривалий час (зимівля на рослині), стан насінин та плацент (висихання, ослизнення, здерев'яніння).
Піренарій і кістянка	<i>Характеристики як для ягоди, а також можливість розкривання плоду при дозріванні. Розшарування оплодня при дозріванні (Juglans).</i> Форма кісточки, наявність камер, кількість насінин Опадання плоду: неопадання плоду тривалий час (зимівля на рослині), стан насінин та плацент (висихання, ослизнення, здерев'яніння).
Багатокістянка, багатогорішок	<i>Характеристики як для піренарія.</i> Опадання плоду: всі плодики опадають разом або по окремо.
Однонасінний плід (горіх, одnogорішок, сім'янка, зернівка, крилатка)	Опадання плоду: неопадання плоду тривалий час (зимівля на рослині), опадає тільки плід або плід разом з прилеглими частинами суцвіття.

2.4. Прийняті базові типи плодів для рослин флори України

Для можливості кількісної оцінки частоти трапляння кожного типу плоду у рослин флори України, ми створили класифікацію плодів з найменшою кількістю типів – базові типи плодів, які можна чітко розмежувати за морфологічними ознаками та між якими є мінімальна кількість прикладів з проміжними ознаками. Водночас, ці типи відображують тип гінецею (апокарпний полімерний, мономерний чи синкарпний), кількість насінин (однонасінні, багатонасінні), спосіб дезінтеграції (розкривні, розпадні) та особливості оплоднтя (ягода, піренарій). Базові типи плодів ми розглядаємо як описово-морфологічні та морфогенетичні, найменш дискусійні типи, які можна діагностувати без спеціального анатомічного дослідження (такі дослідження проведені для дуже малої частки видів). Так, для вітчизняної флори було встановлено сім базових типів плодів (Рис. 2.4.1), які описані нижче (Odintsova et al., 2021; Odintsova, 2023).

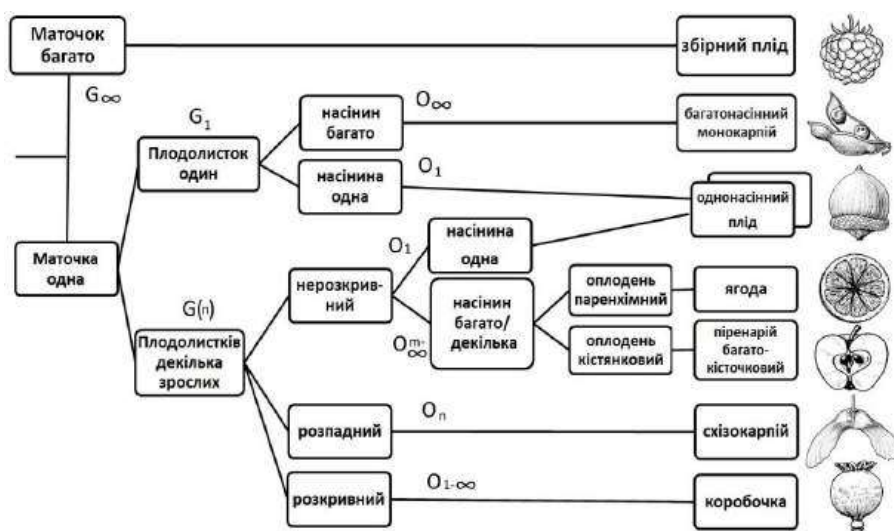


Рис. 2.4.1. Схема визначення базових типів плодів, прийнятих в цій роботі

Збірний плід (aggregate fruit) – це полімерний апокарпний плід, найбільш примітивний тип плоду, який формується з апокарпного гінецею з багатьох або декількох плодолистків. Такий гінецей притаманний не більше ніж для 6% видів покритонасінних (Endress, 1982), тому частка збірних плодів не очікується високою. За кількістю плодолистків виділяють полімерні та олігомерні апокарпії, або зазначають у назві плоду кількість

плодиків префіксами багато-, оліго-, три-, пента- та ін. (наприклад, гексамерна багатолистянка, трилистянка). Елемент збірного плоду – плодик, може бути багато-, мало-, однонасінним, розкривним або нерозкривним, з різною консистенцією оплодня. Такі плоди найчастіше бувають трьох типів: багатогорішок (*achenecetum*, *cynarrhodium*, *multinucula*, *nuculanium*, *polyachene*), багатокістянка (*multi-drupe*, *drupetum*), багатолистянка (*multi-follicle*, *follicetum*), іноді апокарпна ягода.

Багатонасінний монокарпій (*multi-seeded monocarp*) – мономерний апокарпний зазвичай розкривний плід, який формується з мономерного гінецею, притаманного для 11 % видів покритонасінних (Endress, 1982). Це листянокоподібний плід або біб (*legume* або *pod*), характерний для родини *Fabaceae*. Проте, деякі *Fabaceae* мають малонасінні, нерозкривні або неправильно розкривні, соковиті, членисті або рамчасті плоди (*lomementum*), похідні від типового боба. Нерозкривні одно-, малонасінні горішкоподібні боби деяких *Fabaceae* розглядаються нами як однонасінні плоди.

Коробчастий плід, коробочка (*capsule*) – синкарпний (також лізикарпний і паракарпний), багатонасінний (інколи малонасінний або однонасінний), розкривний, верхній або нижній, одногніздний або багатогніздний плід, який характеризується різними способами та механізмами розкривання і різною анатомічною диференціацією оплодня. До коробчастих плодів належить стручок (*silique*, *silicle*) і стручечок (*silicula*), членистий стручок (*bilomentum*), дзбаночок, піксидій (*pyxidium*), регма (*regma*), стеригма (*sterigma*). Важливою ознакою коробчастого плоду слід вважати дисемінацію шляхом вивільнення голих насінин (не вкритих оплоднем).

Ягодоподібний плід, ягода (*berry*) – синкарпний (в т. ч. паракарпний або лізикарпний) нерозкривний плід з повністю нездерев'янілим соковитим оплоднем. Ягода може бути полімерна, олігомерна та мономерна, багато-, мало-, однонасінна, верхня або нижня, тонкостінна, з м'ясистими плацентами. Ягодоподібними плодами є гарбузина (*perо*), гранатина

(balausta), померанець (hesperidium). Апокарпні полімерні ягоди ми зараховуємо до збірного типу плоду, мономерні апокарпні ягоди – до багатонасінного монокарпію.

Схізокарпій, розпадний плід, дробний плід (schizocarp) – синкарпний багатогніздний малонасінний нерозкритий плід (з 1-2 насінинами у гнізді), переважно сухий, який поздовжньо розпадається на замкнені однонасінні фрагменти (мерикарпії або напівплодики), що відповідають окремому плодолисту, або ереми (eremocarps, нім. die Klausen), що відповідають половині плодолисту. Такий плід вважається еволюційним похідним варіантом від коробочки або піренарію, з перевагою в тому, що насінини поширюються поокремо й оточені оплоднем. До дробних плодів належить вислоплідник (cremocarpium), двокрилатка (disamara), двосім'янка (diachene), ценобій (coenobium, microbasarium), калачики (dieresilis) та інші.

Багатонасінний піренарій (multi-seeded pyrenarium) – піренарій з кількома кісточками (мн. pyrenes) або з одною багатокамерною кісточкою, яка формується з внутрішнього здерев'янілого шару оплодня; синонім – синкарпна кістянка; нерозкритий плід з соковитим або сухим зовнішнім шаром оплодня, містить декілька або багато насінин, напр., плід яблуко (pome), характерний для представників триби *Maleae* Small родини Rosaceae). Найточніша назва цього типу плоду – багатокісточковий піренарій, яка у перекладі буде являти тавтологію (multi-stoned pyrenarium, multi-pyrene pyrenarium). У флорі України багатонасінні піренарієві плоди завжди мають декілька (3-5) кісточок, іноді з'єднаних в центрі (*Malus domestica*, *Cydonia oblonga*).

Однонасінний плід (one-seeded fruit) – одногніздний плід, який сформований з мономерного, олігомерного або псевдомономерного гінецею і містить тільки одну насінину (рідко дві); нерозкритий, з різною консистенцією оплодня. Це найбільш проблематичний для інтерпретації тип плоду, оскільки він є результатом редукції числа плодолистків і насінних зачатків в апокарпному або синкарпному гінецеї. До цієї категорії належать

плоди: сім'янка (achene), одnogорішок (nucula), горіх (nut), зернівка (caryopsis), мішечок (utricle), крилатка (samara), кістянка (drupe) та інші. До однонасінних плодів ми зарахували однокістянку (drupe) і однонасінний піренарій (one-seeded pyrenarium), а багатокістянку (multidrupe) класифікували до збірних плодів. Кістянковий плід з одного плодолистка (однокістянка, однонасінний мономерний апокарпій) характеризується чіткою диференціацією внутрішньої здерев'янілої зони оплодня, яка утворює кісточку.

За наявністю і типом покриву зав'язі, плоди з верхньою зав'яззю розділяли на плоди з покривом, покриті (covered; *лат. velatus*), з обгорткою, огорнуті (enveloped; *лат. tunicatus*) та голі (uncovered; *лат. nudus*). Плоди з покривом вкриті неопадною оцвітиною (чашечкою або віночком, або простою оцвітиною), який не вкриває зав'язь повністю (Gaertner, 1788). Плоди з обгорткою огорнуті неопадною оцвітиною або верхівковими листками, приквітками, які повністю огортають зав'язь і можуть злипатися над нею.

Ключ для визначення базових типів плодів

1. Плід збірний, полімерний (плодиків багато або декілька)..... **Збірний плід.**
0. Плід простий (одна маточка у плоді) 2.
2. Плід містить одну насінину, нерозкривний **Однонасінний плід.**
0. Плід багатонасінний або з декількома (3-9) насінинами 3.
3. Плід мономерний, розкривний або нерозкривний. **Багатонасінний монокарпій.**
0. Плід синкарпний (з декількох зрослих плодолистків) 4.
4. Плід розкривний **Коробочка.**
0. Плід нерозкривний 5.
5. Плід розпадається на фрагменти (мерикарпії) **Схізокарпій.**
0. Під нерозпадний 6.
6. Плід з соковитом оплоднем, без кісточки **Ягода.**
0. Плід з "кістянковим оплоднем", кісточок декілька, плід нерозкривний, нерозпадний **Багатонасінний піренарій.**

2.5 Методи аналізу карпологічних даних

Анотовані списки плодів і таксономічний аналіз. Для інвентаризації типів плодів, які характерні для рослин флори України, ми проаналізували літературні дані, в деяких випадках доповнили їх власними даними, й уклали анотований список типів плодів для всіх таксонів флори України рангу родини, з урахуванням різноманітності плодів в межах родин (Додаток Г). За даними з анотованого списку встановлювали приналежність плоду до одного з семи виділених базових типів, пояснених у підрозділі 2.4. Надалі їх використовували для подальшого кількісного аналізу і укладання карпологічних спектрів для великих систематичних груп флори України.

Різнманіття плодів проаналізували у складі шести великих систематичних груп покритонасінних флори України, виділених за даними молекулярної систематики (APG IV, 2016) та прагматичного підходу (Мосякін, 2013): базальні покритонасінні (клас Magnoliopsida Brongn.), однодольні (клас Liliopsida Batsch), базальні дводольні (клас Rosopsida Batsch підкласи Ranunculidae Takht. ex Reveal та Hamamelidae Takht.), розиди (підклас Rosidae Takht.), каріофіліди (підклас Caryophyllidae Takht.) та астериди (підклас Asteridae Takht.) (рис. 6.1.1, 6.3.1, 6.5.1). З них найбільші групи: однодольні, розиди й астериди, являють собою клади, а решта – парафілетичні групи. Астериди проаналізували на рівні субклад.

Обсяг родин, родів та видів покритонасінних рослин флори України ми визначали за даними, які наведені у працях Mosyakin, Fedoronchuk (1999), Екофлора... (2002, 2004, 2007, 2010), Кохно та ін. (2002), Мосякін (2013), Федорончук, Мосякін, 2018; Федорончук (2017; 2018а, 2018б; 2019; 2022а, 2022б, 2022в, 2022г; 2023а, 2023б, 2023в, 2023г, 2024а, 2024б; 2024в, 2024г; Федорончук, Антоненко, 2025) та інших таксономічних працях. Назви видів узгоджували з POWO (<https://powo.science.kew.org/>). Обсяги родин наводили з урахуванням видів рослин, які культивуються, та за виключенням вимерлих таксонів, гібридів та підвидів. Врахування видів культивованих рослин

дозволило виявити максимальну різноманітність плодів у рослин, котрі заселились на території України з природних або антропогенних причин, тобто провести повну інвентаризацію морфологічної різноманітності плодів. Враховуючи високі темпи адвентизації флори, частина з культивованих або заносних видів перебуває в процесі інтеграції у природні угруповання або вже натуралізувалась. Тому чітко категоризувати види природної та культивованої флори не завжди є можливо. Для кожної родини покритонасінних флори України вказували назви плодів, які застосовуються для її представників, і дані про будову гінецею. В укладеному анотованому списку для всіх родин покритонасінних флори України вказано описові морфологічні характеристики плоду, положення зав'язі, кількість гнізд, насінин, наявність додаткових покривів, анатомічні особливості, спосіб розкривання, якщо така інформація відома з літературних джерел. Далі подано характеристики гінецею, зокрема, кількість плодолистків і насінних зачатків, особливості зростання плодолистків, кількість насінних зачатків, тип плацентації, вертикальну зональність зав'язі, покриви тощо.

Анотований список ґрунтується в першу чергу на вивченні монографічних праць, карпологічних зведень та оригінальних статей. Найчастіше, інформацію про будову гінецею і плоду запозичали з багатотомної монографії "Families and genera of vascular plants", томи 2-15 (1993-2018) під редакцією К.Кубіцкі (див. Додаток Г для повного цитування), праці Eichler (1875, 1878), Roth (1977), Spjut (1994), Takhtajan (2009) та інших, які процитовані у списку. Інформацію про деякі морфологічні ознаки плодів отримували з міжнародних баз вивчення біорізноманіття у вигляді ідентифікованих фотоматеріалів рослин на стадії плодоношення, зокрема GBIF (<https://www.gbif.org/>) та UkrBIN (<https://ukrbn.com/>). Ілюстрації морфологічної будови квітки і плоду у вигляді графічних рисунків аналізували із сайтів електронних бібліотек стародруків <http://www.plantillustrations.org/>, <https://archive.org/> та

<https://www.biodiversitylibrary.org/>. Усього для укладання анотованого списку плодів проаналізовано близько 400 літературних джерел.

Морфологічний аналіз. На підставі укладених анотованих списків ми проаналізували морфологічні ознаки плодів, які формуються на стадії розвитку квітки або плоду та проаналізували їх у класах і підкласах покритонасінних рослин флори України. А саме, з'ясовано поширення і типи збірних плодів, однонасінних плодів, плодів з нижньою зав'яззю, типи плацентації та вертикальної зональності гінецею.

Екологічний аналіз. До карпобіологічних особливостей ми зараховуємо характеристики плодів, пов'язані з вираженими морфо-анатомічними та морфогенетичними адаптаціями до рознесення: тип консистенції оплодня, різномантні придатки: крила, волоски, елайосоми, явище гетерокарпії, характер дезінтеграції плоду, балістохорні пристосування, особливості поширення насінин тощо. На підставі вивчення анотованих списків плодів (Додаток Г) ми з'ясували загальні характеристики генеративних діаспор для рослин флори України (гола насінина / насінина в оплодні, одно-/ багатонасінні діаспори, сухий/соковитий плід), підсумували літературні свідчення про особливості дисемінації видів рослин. Отримані дані проаналізували в межах класів і підкласів покритонасінних флори України.

Для того, щоб з'ясувати, як тип оселища може впливати на особливості стратегії рознесення насінин та морфологічний тип плоду, ми проаналізували розподіл базових типів плодів і екологічних стратегій за Sádlo et al. (2018) для макрофітів флори України (Додаток Д, табл. Д.1). Карпобіологічні спектри макрофітів ми порівняли з карпобіологічними спектром флори України та іншими аналогічними даними (Sádlo et al., 2018) із застосуванням статистичних методів (Додаток Д, табл. Д.2).

Базовий тип плоду та репродуктивну стратегію за Sádlo et al. (2018) було з'ясовано також для видів з високою інвазійною здатністю з метою з'ясувати спільні особливості насіннєвого розмноження і рознесення, які

відповідальні за швидке розселення видів у вторинному ареалі (Додаток Д, табл. Д.3). Список високоінвазійних видів або видів-трансформерів уклали за сукупними даними з різних джерел (Protopopova et al., 2015; Бурда та ін., 2015; Зав'ялова, 2017; Протопопова та ін., 2002; 2010; 2014; Хом'як, 2018; Протопопова, Шевера, 2019; Zavialova et al., 2021). Частку кожного базового типу плоду у спектрі плодів високоінвазійних видів порівнювали з часткою цього типу плоду для рослин усієї флори України. Відмінності спектрів проаналізували статистично (Додаток Д, табл. Д.4).

Еволюційно-морфологічний аналіз. Аналіз напрямків морфологічної еволюції плоду проводили згідно з уявленнями про зміни ознак, які виникають на різних етапах розвитку плоду (Одінцова, 2022; 2023). На прикладі представників флори України ми з'ясувати різноманітність морфологічних ознак гінецею і плоду та виявили ознаки, зміна яких зумовлює зміну типу плоду, та ознаки, які є маркерами еволюційного рівня (ступеня еволюційної просунутості). Укладено схему зміни еволюційно-вагомих ознак, які виникають на стадії квітки і плоду, і сформульовано принципи еволюційно-карпологічного дослідження.

Статистичний аналіз. Для кількісної оцінки розподілу типів плодів у різних групах рослин використовували анотовані списки плодів флори України. Для статистичної обробки даних використали кутове перетворення Фішера, яке дозволяє порівняти достовірність відмінностей між двома нерівними вибірками з непараметричним розподілом, переводячи відсоткові частки у величини центрального кута (Климчук, 2009; Стечкевич, 2024). Емпіричне значення кутового критерія Фішера (φ^*_{emn}) обраховували для кожного базового типу плоду за формулою 2.5.1:

$$\varphi^*_{emn} = |\varphi_1 - \varphi_2| \cdot \sqrt{\frac{n_1 \cdot n_2}{n_1 + n_2}} \quad (\text{Формула 2.5.1})$$

де: n_1 – загальна кількість вимірів (таксонів) в першій вибірці,
 n_2 – загальна кількість вимірів (таксонів) в другій вибірці,

φ_1, φ_2 – табличні значення величини кута для обраної категорії плодів у першій і другій вибірці, вираженої у відсоткових долях.

Отримане емпіричне значення кутового критерія Фішера порівнювали з табличним значенням рівня статистичної значимості критерія при $p=0,05$ і $p=0,01$ (Климчук, 2009). Якщо емпіричне значення $\varphi^*_{емп}$ було меншим ніж статистично достовірне ($\varphi^*_{емп} = 1,29$ при $p=0,1$), то приймалась нульова гіпотеза (H_0) про недостовірність відмінностей у частоті появи цього типу плоду в двох обраних групах покритонасінних, тобто частка цього типу плоду не відрізняється достовірно у двох групах. Якщо значення $\varphi^*_{емп}$ було більшим, ніж табличне, то приймалась гіпотеза (H_1) про достовірну різницю в частоті появи цього типу плоду із статистичною значимістю $p=0,05$ або $p=0,01$.

Для візуалізації карпологічних спектрів використали програму PAST 5.1 (<https://www.nhm.uio.no/english/research/resources/past/>) (Hammer et al., 2001). Обрахунки та побудову діаграм розподілу типів плодів (карпологічні спектри) здійснювали за допомогою Microsoft Excel 365.

Підсумки розділу 2

Для вивчення різноманітності плодів використані зафіксовані та свіжі матеріали квіток і плодів, виготовлені тимчасові і постійні препарати зав'язі квітки і плоду, проаналізовані літературні дані з карпології для всіх родин флори України та укладений анотований список типів плодів. Запропоновано найповнішу методику укладання опису плоду за даними світлової мікроскопії та створено оригінальну класифікацію з семи базових типів плодів, які достатньо повно характеризують різноманітність плодів у рослин флори України та є легкими для діагностування.

Використані джерела:

Novikoff, Odintsova, 2008; Odintsova et al., 2013; Odintsova et al. 2021; Одінцова, 2022; 2023; Odintsova, 2023

РОЗДІЛ 3.

КОНЦЕПЦІЯ МОРФОГЕНЕЗУ ПЛОДУ ЯК ОСНОВА ДЛЯ
КАРПОЛОГІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ**3.1. Основні положення концепції та періоди морфогенезу плоду**

У біології рослин останніми десятиліттями отримують поширення концепції синтезу різних галузей, а саме у морфології з'являється усвідомлення відмінностей між "простими" морфологічними характеристиками рослини, які використовуються у таксономії, і "складними" морфологічними характеристиками, які вивчають у порівняльній, еволюційній та екологічній морфології, ембріології, у дослідженнях молекулярних механізмів морфогенезу, палеоботаніки тощо (Erbar, 2007; Кордюм, 2010; Endress, 2011a). Такий підхід було названо П.Ендрессом (Endress, 2011a, с.124) *омега*-морфологією, на противагу до *альфа*-морфології або морфології для таксономії. *Омега*-морфологія розглядається як спроба зрозуміти будову рослинного організму в еволюційному аспекті, як результат синтезу форми і функції, індивідуального та еволюційного розвитку.

Ми розглядаємо такий напрям досліджень як прояв *evo-devo*-підходу, запропонований як синтез біології розвитку та еволюційної біології (Endress, 2003, 2011a; Love, 2003; Erbar, 2007; Delaux et al., 2019; Rutishauser, 2020; Kordyum, Kravets, 2021). Цей підхід є проявом актуальної тенденції розглядати структури рослини як стадії процесу розвитку, тобто перейти від "класичного", статичного погляду на досліджувані явища до динамічного погляду (Rutishauser et al., 2008; Rutishauser, 2020; Sattler, Rutishauser, 2023).

Від початку застосування такого підходу у морфології рослин вдалось виявити цінні для систематики та еволюційної морфології ознаки, наприклад, постгенітальне та конгенітальне зростання органів, центрипетальний та центрифугальний розвиток андроцею (Payer, 1857; Leins, 1964; Leins, 1975),

"ранню" та "пізню" симпеталію (Erbar, Leins, 1996), а також численні характеристики репродуктивного циклу покритонасінних (типи мікроспорогенезу, типи розвитку стінки пиляка, зародкового мішка, ендосперму та інші) (Takhtajan, 1959; Zimmermann, 1959; Kadereit et al., 2014; Новіков, Барабаш-Красни, 2015; Kordyum, Kravets, 2021). Всі ці ознаки можна назвати "морфогенетичними" ознаками, оскільки вони відображають не кінцевий стан органу, а спосіб формування цього органу або структури у процесі індивідуального розвитку (Одінцова, 2022).

Морфогенез рослин це процес виникнення і розвитку морфологічних особливостей організмів, органів, систем і частин тіла організмів в їх онтогенезі і філогенезі (Барна, 2013). У такому виразі це поняття охоплює як індивідуальний, так і еволюційний аспекти, а також вплив різноманітних чинників на індивідуальний розвиток організму, тобто різні аспекти фізіології рослин (Sinnott, 1960). Вважається, що термін "морфогенез" імовірно походить від терміну "морфогенія", який увів Е. Геккель у 1859 році (Sinnott, 1960, с.16).

Органогенез у рослин, як частину онтогенезу, визначають як формування і розвиток органів з недиференційованої меристеми в процесі онтогенезу (Словник..., 2012; Барна, 2013). Гістогенезом називають сукупність процесів, що забезпечують утворення, існування та відновлення тканин упродовж онтогенезу рослини (Барна, 2013). М.Барна (2013) виділив 12 етапів органогенезу жіночих репродуктивних органів: від закладання бруньки вегетативного апекса до утворення насінин і плодів.

У нашому розумінні, морфогенез плоду це зміна структури плоду в процесі індивідуального та історичного розвитку (Одінцова, 2022). Таким чином, у цьому понятті міститься онтогенетична та еволюційна складові.

Для більш точного трактування морфогенезу ми пропонуємо розрізняти онтогенетичний (індивідуальний) та еволюційний (історичний) аспекти морфогенезу, оскільки вони мають і методичні відмінності: індивідуальний морфогенез плоду ми можемо вивчити, безпосередньо

спостерігаючи за розвитком квітки і плоду в реальному часі або періодично беручи зразки матеріалу (Одінцова, 2022). Морфогенез плоду як процес його еволюції ми можемо розглядати тільки як робочу гіпотезу або як теоретичну модель еволюції плоду в результаті певних допустимих змін індивідуального морфогенезу плоду.

Поняття індивідуального та історичного розвитку організму мають грецькі заміники, а саме "онтогенез" і "філогенез" (Барна, 2013). Але їх слід вживати тільки відносно розвитку цілого організму (онтогенез) або групи організмів (філогенез) (Барна, 2013). У випадку, коли розглядається розвиток частини тіла або органу, вживають поняття "морфогенез" або "еволюція". Але ці поняття мають ширше значення. Так, поняття "морфогенез" має індивідуальний та історичний аспект, а "еволюція" може стосуватися як органів, тканин, так і інших компонентів органічного світу, зокрема видоутворення, зміни фізіологічних процесів (Словник..., 2012; Барна, 2013).

Найкращими відповідниками індивідуального та історичного аспектів морфогенезу можуть бути англomовні корені "devo-" і "evo-", які містяться у поняттях "developmental morphology" та "evolutionary morphology". Проте, в українській термінології як складові двомовних термінів часто вживаються більш звичні грецькомовні корені "онто-" і "філо-". Тому ми пропонуємо використовувати для позначення індивідуального морфогенезу плоду "онтоморфогенез", а для морфологічної еволюції плоду – "філоморфогенез", так як це пропонувалось Р.Левіною (див. додаток А). Ці терміни можна розглядати як прагматичне вирішення термінологічного питання, пов'язаного з уточненням існуючого поняття (Одінцова, 2022).

Структурною основою плоду є гінецей, тому саме ознаки гінецею є найважливішими характеристиками плоду. Спираючись на визначення плоду як завершальної стадії розвитку квітки (Eames, 1961; Leins, Erbar, 2010), ми розглядаємо морфогенез плоду як продовження морфогенезу квітки.

В онтоморфогенезі плоду ми виділяємо два періоди: преантетичний (pre-anthetic period) та постантетичний (post-anthetic period), які відповідають

1) розвитку квітки до запліднення і 2) розвитку плоду після запліднення (рис. 3.1.1). Період цвітіння квітки, антезис (від грец. *anthesis*), є дуже коротким і розглядається тут як перехідний між розвитком квітки і плоду (Одінцова, 2022).



Рис. 3.1.1. Характеристики плоду, які формуються упродовж двох періодів його онтоморфогенезу

Упродовж останніх десяти років розвиток плоду у постантетичному періоді, з урахуванням анатомо-морфологічної структури та мікроморфології плоду особливо інтенсивно вивчався у родинях Bromeliaceae Juss. (Fagundes, Mariath, 2010; Schürer et al., 2024), Solanaceae Juss. (Pabón-Mora, Litt, 2011), Euphorbiaceae Juss. та Phyllanthaceae Martinov (Gagliardi et al., 2014), Cactaceae Juss. (Almeida et al., 2018), Anacardiaceae R. Br. (Herrera et al., 2018), Velloziaceae J. Agardh (Sousa-Baena, Menezes, 2019), у багатьох родів (Guzicka et al., 2012; Santos-Silva et al., 2015; Thadeo et al., 2015; Luna et al., 2017; Deniz et al., 2018; Fan et al., 2019; Laczkó-Zöld et al., 2019; Sinnott-Armstrong et al., 2020; Paschoalini et al., 2022) та окремих видів (Oyama, Souza, 2011; Horbens et al., 2014; Мисюра, Закорко, 2014; Polli et al., 2016; Arab et al., 2019; Gao et al., 2020; Скрипець, Одінцова, 2020). Більшість цих досліджень присвячені

вивченню дводольних покритонасінних, але також є дослідження таксонів однодольних.

Зміни анатомо-морфологічної будови плоду у процесі індивідуального розвитку позначають як "anatomy of the fruit during the development", "anatomy of the developing fruit", "fruit development", "developmental anatomy", "developmental analysis", "ontogeny of fruit", "structural development of the fruit" "fruit structural ontogeny" тощо в цитованих вище англомовних роботах. У деяких дослідженнях наводять сукупні дані про анатомо-морфологічну будову квітки (гінецею або зав'язі) і плоду (Doweld, 1998; Oyama et al., 2010; Pabón-Mora, Litt, 2011; Rosa-Osman et al., 2011; Gagliardi et al., 2014; Graham, Graham, 2014; Casoti et al., 2016; Almeida et al., 2018; Herrera et al., 2018; Sousa-Baena, Menezes, 2019; Sinnott-Armstrong et al., 2020; Fishchuk, Odintsova, 2021b; Paschoalini et al., 2022). Це свідчить про поширення практики вивчення двох стадій морфогенезу плоду: преантетичної та постантетичної. Дослідження плоду виконують за допомогою методів світлової або електронної мікроскопії на препаратах зав'язі квітки і плоду зібраних на різних стадіях розвитку. Такий напрям досліджень квітки і плоду пов'язаний з поглибленим усвідомленням того, що плід – це дефінітивна стадія розвитку квітки. На нашу думку, у дослідженні плоду необхідно враховувати стадію преантетичного гінецею та вивчати не лише будову зав'язі упродовж періоду плодоношення, але також слід вивчати будову і розвиток гінецею як структурної основи плоду, разом з прилеглими частинами квітки (Одінцова, 2022).

Згідно з нашими уявленнями, необхідно виділити чотири компоненти індивідуального морфогенезу плоду, які неможливо звести один до одного, оскільки вони відбуваються за участю різних процесів, в різний час та проявляються на різних структурно-функціональних рівнях (рис. 3.1.2).

Йдеться про: 1) морфологічні зміни структури гінецею, 2) опадання позаматочкових частин квітки, 3) гістогенез оплодня та інших частин плоду, 4) способи вивільнення насінин шляхом розкривання, розпадання або

опадання плоду. Ці компоненти онтоморфогенезу плоду потребують різних методів дослідження, як лабораторних мікроскопічних, так і екологічних.

Слід пам'ятати, що упродовж морфогенезу плоду відбувається також розвиток насінини і зародка з насінного зачатка, але це питання є предметом окремого дослідження і тут розглядатися не буде.



Рис. 3.1.2 Чотири аспекти онтоморфогенезу плоду та особливості їхнього прояву: ПСК – програмована смерть клітин (Одінцова, 2022)

3.2. Зміни морфологічної структури гінецею

Питання про особливості внутрішньої структури гінецею та закономірності його розвитку поставало вже більше півтора століття тому (Payer, 1857; van Tieghem, 1875). У середині XX століття у фокусі дослідників переважно були визначення структурного типу гінецею за характером зростання плодолистків, положенням зав'язі і типом плацентації (Troll, 1928a; 1957; Leinfellner, 1950; Takhtajan, 1959; Eames, 1961), а також фактори, що впливають на ріст і розвиток плоду (Sinnott, 1960). Зараз морфологічна структура та розвиток гінецею досліджується переважно з використанням концепції вертикальної зональності плодолистка і синкарпного гінецею (Endress, 1994a; Leins, Erbar, 2010; Kadereit et al., 2014;

Новіков, Барабаш-Красни, 2015). Багато питань преантетичної стадії морфогенезу плоду розглядаються як питання розвитку та еволюції гінецею, а саме, число плодолистків та їх філотаксис, положення зав'язі, тип плацентації, число насінних зачатків, особливості зростання плодолистків, вертикальна зональність гінецея, наявність особливих структур, таких як: апікальні септи, "несправжні" септи, стерильні гнізда та інші (Leins, Erbar, 2010). Більшість перелічених ознак можна охарактеризувати як мікоморфологію гінецея, і саме вони визначають внутрішню структуру і морфогенетичний тип плоду (Одінцова, 2022).

Морфологічні зміни гінецея у процесі його розвитку активно вивчаються за допомогою сканувальної електронної мікроскопії та світлової мікроскопії, проте ці дослідження часто обмежені тільки преантетичним періодом. У постантетичний період відбуваються значні зміни пропорцій і розмірів зав'язі та її складових частин, як за рахунок збільшення розмірів клітин, так і за рахунок їхніх поділів (Roth, 1977).

Питання генетичної регуляції морфогенезу плоду та забезпечення його розкривання добре вивчено на прикладі *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. та декількох інших модельних видів (Ferrándiz et al., 1999; Ferrándiz, 2002; Robles, Pelaz, 2005; Arnaud et al., 2010; Balanzà et al., 2014; Ferrándiz, Fourquin, 2014; Pabón-Mora et al., 2014; Eldridge et al., 2016; Dong, Østergaard, 2019; Herrera-Ubaldo, de Folter, 2022; Reyes-Olalde et al., 2023; Ding et al., 2024; Lü et al., 2025; McLaughlin et al., 2025). Значні успіхи з'явилися і у вивченні молекулярних механізмів еволюції сухих і соковитих плодів (Sato et al., 2012; Dardick, Callahan, 2014; Ferrándiz, Fourquin, 2014; Van der Knaap, Østergaard, 2018; Zumajo-Cardona et al., 2025).

Зміни структури іноді можна прослідкувати від преантетичної до постантетичної стадії морфогенезу гінецею, наприклад у *Tilia cordata* Mill. Такий гінецей можна описати як синкарпний п'ятичленний, п'ятигніздний, з одним насінним зачатком в кожному гнізді зав'язі, з центрально-кутовою плацентацією та верхньою зав'яззю. Натомість, плід *Tilia cordata* є сухий

нерозкритий одногніздний однонасінний псевдомонокарпій або верхній горіхоподібний плід (рис. 3.2.1).

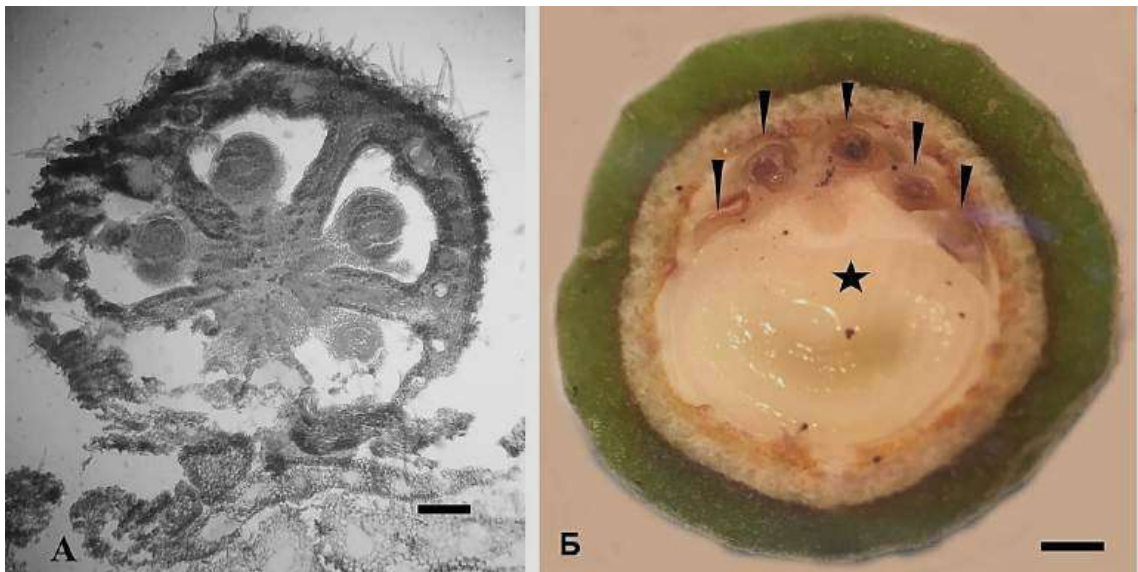


Рис. 3.2.1. Стадії онтоморфогенезу плоду *Tilia cordata* Mill. (поперечні перерізи): п'ятигніздна зав'язь з однонасінними гніздами (А); однонасінний плід (Б); абортівані насінини позначені вістрям стрілки, фертильна насінина позначена зірочкою. Лінійка: 0,1 мм (А), 1,0 мм (Б)

На відміну від морфологічних змін гінецею, процес опадання позаматочкових частин квітки при переході від цвітіння до плодоношення або їх збереження після цвітіння практично не цікавив дослідників. Члени оцвіттини, гіпантій, тичинкові нитки можуть опадати або набувати функції захисту плоду, вторинної презентації насінин, приваблення агентів дисемінації та забезпечувати дисемінацію, як і приквіткові листки та частини суцвіття (Roth, 1977; Leins, Erbar, 2010). Особливості процесу опадання або збереження позаматочкових органів квітки є характерною ознакою таксонів. Зокрема, є поняття "оцвіттини, що зберігається у плоді" (fruiting perianthium), яка часто розростається і виконує функції додаткового захисту або рознесення плодів. Такий плід, синкарпний або апокарпний, однонасінний або багатонасінний, сухий або соковитий, отримав назву диклезій (Desvaux, 1813) і досі визнається у класифікації Р.Спьюта (Spjut, 1994).

Перехід від цвітіння до плодоношення супроводжується опаданням або збереженням стовпчика або стилодіїв, які в останньому випадку можуть забезпечувати адаптації до дисемінації, наприклад у *Pulsatilla* Mill., *Geum* L., *Geranium* L. Адаптивне та еволюційне значення неопадних стовпчиків у сухих плодах (наприклад, у *Chelidonium* Tourn. ex L., *Hypericum* L., багатьох *Brassicaceae* Burnett), як і опадання стовпчика у соковитих плодах (*Prunus* L., *Viburnum* L., *Citrus* L.), досі не оцінене. Наприклад, чашечка у *Datura stramonium* L. всихається і опадає, крім невеликого комірця, який відхиляється донизу і збегірається у плоді.

Опадання частин квітки на початку плодоношення відбувається за участю механізмів, подібних до листопаду або опадання плодів, із формуванням "відокремлюваного шару" в основі органів, що опадають (Roth, 1977). Ці процеси відбуваються внаслідок програмованої смерті клітин – сукупності явищ, які часто трапляються у ході ембріогенезу, мегаспорогенезу, при старінні органів і апікальних меристем та забезпечують нормальний розвиток і функціонування цілого організму (Kuriyama et al., 2003; Hautequem et al., 2015; Locato, De Gara, 2018; Ebeed, El-Helely, 2021).

3.3. Гістогенез оплоддя та перегородок плоду

Диференціація тканин зав'язі починається під час раннього преантетичного періоду (Одінцова, 2022). У цей період відбувається формування провідних тканин, які забезпечують живлення маточки і насінних зачатків, та секреторних тканин, які полегшують процеси запилення і росту пилкових трубок (нектарники, приймочка та провідниковий тракт). Більша частина тканин маточки – це паренхімні тканини, які більш-менш тривалий період здатні до фотосинтезу (Leins, Erbar, 2010). Найбільш ретельно в цьому періоді морфогенезу плоду вивчалась васкулярна анатомія квітки, – напрям досліджень, заснований, як і стелярна теорія, М. Ф. ван Тігемом (Tieghem, 1875). Цікаво, що дані про розміщення провідних пучків у

зав'язі дуже рідко використовувались у карпології (Roth, 1977; Derooin, 2000), хоч це найважливіші елементи живлення не тільки гінецею, але й плоду, що розвивається, та, водночас, механічний каркас плоду (Одінцова, 2008а). Конструкція провідної системи зумовлена її основними функціями – опорною і транспортною, в першу чергу, водопостачальною. Ш. Карлквіст (Carlquist, 1969) вперше намагався застосувати до вивчення провідної системи квітки функціональний підхід, стверджуючи, що провідні пучки розташовуються в тих органах, де необхідне водопостачання, і в таких місцях, де потрібно надати механічної опори. Але це не дало пояснення існуючому різноманіттю будови провідної системи квітки у квітках з однаковою морфологічною будовою. Пристосувальні ознаки провідної системи квітки пов'язані в першу чергу зі способом запилення і дисемінації. Дослідження провідної системи квітки в різноманітних родинках показали, що крім рис організації та рис, зумовлених опорно-транспортними функціями, провідна система квітки володіє також рисами пристосувального характеру та деякими особливостями, для яких ми ще не маємо пояснення (Одінцова, 2008а). Дизайн провідної системи квітки залежить в першу чергу від розмірів квітки і типу плоду. Так, квітки великих розмірів мають більшу кількість провідних пучків у всіх органах, ніж споріднені види з квітками менших розмірів (Eyde, 1967; 1975; Sporne, 1974; Esau, 1977; Fahn, 1982). Види з соковитим плодом характеризуються наявністю численних провідних пучків у зав'язі і квітколожі, великою варіабельністю числа і розміщення провідних пучків, особливо у тих частинах, які залишаються при плоді (зав'язь, гіпантій, чашечка), а види з квітками таких самих розмірів, але з сухим плодом, мають невелику і чітко визначену кількість пучків, розміщених впорядковано. Не зрозуміла функціональна доцільність появи кортикальних і горизонтальних кільцевих пучків у квітколожі, аналоги яких зрідка трапляються у вегетативному стеблі покритонасінних і голонасінних. Кортикальні пучки розміщені зовні від центрального циліндру, у первинній корі квітколожа, і не беруть участі у формуванні листкових слідів до будь-яких органів квітки.

Кортикальні пучки часто трапляються у великих квітках, з нижньою зав'яззю і соковитим типом плоду. Горизонтальні кільцеві пучки описані у 25 родинях квіткових рослин (Sporne, 1976), вони являють собою кільце горизонтально розміщених провідних елементів, з'єднаних в деяких місцях з висхідними пучками. Провідну систему квітки К.Спорн (Sporne, 1974) вважає не повністю сформованою, яка продовжує розвиватись при дозріванні плоду, іноді за рахунок вторинного камбіального росту провідної системи квітколожа: "... in any case, lignification may not be complete at the time of anthesis, when most morphologists make their observations... Thus, Eames (1961) emphasizes that the flower is still very immature, particularly in respect of its gynoecium, at the time of pollination. Hence, for a full appreciation of floral vascular systems, they must be studied throughout their development, right up to the moment of seed dispersal" (Sporne, 1974: p.132-133).

Поглиблення карпологічних досліджень на анатомічному рівні призвело до створення концепції гістогенетичних зон оплодня, згідно з якою екзо-, мезо- та ендокарпій розглядають як похідні відповідно зовнішньої епідерми, мезофілу та внутрішньої епідерми плодолистка (Richard, 1808; Garcin, 1890; 1891). Це дало можливість порівняти анатомічну структуру оплодня у різних таксонах та систематизувати типи плодів за розміщенням механічних (лігніфікованих) шарів клітин. Зокрема, листянкові, кістянкові, горішкові, коробчасті плоди, піренарії та всі однонасінні плоди відрізняються за розміщенням механічних елементів в екзо-, мезо- та ендокарпії. Проте ці погляди на анатомічну структуру оплодня не завжди отримували належний розвиток. Зокрема, в працях багатьох ботаніків екзо-, мезо- та ендокарпій розглядаються як гістологічні (топографічні), а не як гістогенетичні зони, наприклад, у Roth (1977).

Диференціація тканин оплодня, як і гістогенез інших органів рослини, часто пов'язана з програмованою смертю клітин, зокрема, при утворенні епідермальних трихомів, лізигенних вмістилищ, висиханні або мацерації

оплодня, лігніфікації клітинних оболонок у паренхімних клітин, диференціації ксилеми і флоєми (Forlani et al., 2021).

3.4. Термінальні етапи морфогенезу плоду

Дисемінація є кінцевим етапом онтоморфогенезу плоду (Одінцова, 2022). У різних типах плодів вона здійснюється переважно через розкривання, розпадання або опадання плоду. Як виключення наведемо приклад автохорних плодів з ростовим механізмом поширення, як у *Symbalaria muralis* (Plantaginaceae) (Speta, 1986; Junghans, 2004; 2008). Розкривання плоду (fruit dehiscence) є термінальним етапом онтоморфогенезу у листянкових і коробчастих плодах, розпадання (fruit splitting) – у членистих і дробних плодах (схізокарпіїв), а опадання (fruit abscission) – у всіх інших типах плодів.

Розпадання дробного плоду здійснюється поздовжньо на мерикарпії або напівмерикарпії (ереми), а розпадання членистого плоду – поперечно, на членики або поперечно-поздовжньо на напівчленики. Розпадання на членики зрідка трапляється у бобів і коробчастих плодів видовженої форми, наприклад, у стручках. Дробні плоди формуються набагато частіше, з квіток як з верхньою, так і нижньою зав'яззю. Анатомічні засади розпадання плоду на членики детально вивчені у родинях Fabaceae і Brassicaceae, а розпадання на мерикарпії або ереми – в родинях Apiaceae, Boraginaceae, Lamiaceae (Roth, 1977).

При розкриванні або розпаданні плоду втрачається його цілісність повністю або частково, в результаті чого насінини (або частки плоду) опадають або зберігаються на рослині та експонуються до дії агента дисемінації. Особливості дезінтеграції плоду і характер експозиції насінин є важливими адаптаціями до їхнього поширення, тому повинні вивчатись якомога детальніше. При розкриванні або опаданні плодів іноді спостерігається розшарування оплодня на межі між різними тканинами

(наприклад, в *Juglans regia* L.), що можна розглядати як адаптацію до дисемінації або специфічну стадію дезінтеграції плоду.

Опадання при досягненні зрілості характеризує плоди, які поширюються як цілісні діаспори: ягодоподібні, піренарієві, горіхоподібні плоди та збірні плоди з нерозкривними плодиками (кістянкові, горішкові, апокарпні ягоди). Процеси опадання і розпадання плодів подібні до опадання листків або інших органів рослин і здійснюються внаслідок необоротних фізіологічних змін тканин плоду, пов'язаних із старінням та програмованою смертю клітин, а саме, формування відокремлювального шару та руйнування протопластів клітин або міжклітинної речовини. Подібні процеси забезпечують і "механізм розкривання" плоду, який може реалізовуватись за участі різних гістологічних структур (Roth, 1977).

Отже, термінальні етапи морфогенезу плоду дуже різноманітні, проте їхні особливості детально вивчені лише у невеликій кількості таксонів. Наприклад, для багатьох видів не з'ясовано розміщення всіх типів щілин в оплодні, механізм розкривання плоду (ксероказія чи гігроказія, тургорний чи гігроскопічний), гістологічні особливості формування отворів в оплодні, особливості змін тканинної організації в місцях відокремлення мерикарпіїв, члеників, цілих плодів і плодиків (Roth, 1977). Важливість цих етапів для рознесення насінин вимагає більшої деталізації у їхньому вивченні.

Підсумки розділу 3

На підставі визначення плоду як кінцевої стадії розвитку квітки та враховуючи наявність числених прикладів роздільного вивчення плоду і квітки ми визнали необхідність обґрунтувати новий погляд на поняття морфогенезу плоду, який повинен охоплювати не лише розвиток плоду після запліднення, але й будову і розвиток гінецею (разом з неопадними частинами квітки) як структурної основи плоду. Морфогенез плоду в індивідуальному аспекті ми пропонуємо позначати як "онтоморфогенез", а в еволюційному аспекті – як "філоморфогенез". Запропонована нами концепція морфогенезу

плоду передбачає виділення преантетичного і постантетичного періодів онтоморфогенезу та чотирьох його складових, які відбуваються в різний час, на різних рівнях організації та потребують різних методів дослідження: 1) зміни морфологічної структури гінецею, 2) опадання (або зміна функцій) позаматочкових частин квітки і стовпчика, 3) гістогенез оплодня, 4) способи вивільнення насінин і дезінтеграції плоду. У багатьох етапах онтоморфогенезу плоду зазначено участь процесів програмованої смерті клітин (опадання оцвітини, лігніфікація оплодня, дезінтеграція плоду та інші). Уявлення про еволюцію плодів повинні спиратися на дані про закономірності вищезазначених чотирьох компонентів онтоморфогенезу плоду.

У розділі використані наступні джерела: Одінцова, 2008а; Одінцова, 2022.

РОЗДІЛ 4

ПРИНЦИПИ КЛАСИФІКАЦІЇ ТА АНАЛІЗУ СТРУКТУРИ ГІНЕЦЕЯ

4.1 Принципи морфологічного аналізу синкарпних гінецеїв

Будова гінецея є показовим свідченням еволюційного рівня таксонів покритонасінних. Організаційні ознаки будови гінецея, тобто ті, які характеризують рівень його еволюційної просунутості, в першу чергу пов'язані зі ступенем та способом зростання плодолистків між собою (Endress, 1994a; Leins, Erbar, 2010; Stewens, 2017; Reyes-Olalde et al., 2023). Поділ гінецеїв на два типи, – синкарпний та апокарпний (або *ценокарпний* та *хорікарпний*), зручний для практичних потреб, проте не достатньо детальний для еволюційно-морфологічних досліджень через велику різноманітність цих типів (Розділ 1.1.2, Додаток А). Особливо різноманітною є внутрішня структура зрослоплодолисткових (синкарпних) гінецеїв, які характерні для 83% видів покритонасінних (Endress, 1982). Синкарпний гінецей має тривимірну будову, з системою порожнин екзогенного походження (гнізда зав'язі, канали стовпчика, септальні нектарники). Тобто ці порожнини виникають внаслідок розростання поверхні плодолистків з утворенням замкнутого вмістилища для насінин і є вистелені адаксіальним епідермісом плодолистків. У зв'язку з цим ми пропонуємо використовувати для аналізу внутрішньої будови синкарпного гінецею і плоду концепцію вертикальних зон гінецея В.Тролля-В.Ляйнфельнера, а не концепцію структурних типів гінецею А.Тахтаджяна, яка не враховує зміни структури гінецею вздовж вертикальної осі (Одінцова, 2012).

За В.Ляйнфельнером (Leinfellner 1950), є два типи синкарпного гінецея, еусинкарпний та гемісинкарпний, які відрізняються за ступенем бічного злиття плодолистків. В еусинкарпних гінецеях наявні синасцидитна і симплікатна зони (або одна з них), а в гемісинкарпних гінецеях замість них повинні бути гемісинасцидитна і гемісимплікатна зони, в яких в центрі зав'язі

є порожнина або щілина між вільними (незрослими) частинами плодолистків (Розділ 1.1.2, Рис. 1.1.4, 1.1.5).

Для кращого розміння того, які слід визначати вертикальні зони за В.Ляйнфельнером (Leinfellner 1950), ми подаємо тут їх характеристику.

Синасцидіатна зона – зона з замкненими гніздами плодолистків (які мають окремі, не з'єднані внутрішні епідерміси), вентральні шви плодолистків відсутні. Зона, сформована з пельтатних частин плодолистків. Плацентація центрально-кутова або ламінальна, в однонасінних плодолистках іноді базальна, в лізікарпній зав'язі – центрально-колончаста. Іноді в цій зоні розміщуються три окремі порожнини септальних нектаринків (Рис. 4.1.1 А, В).

Гемісинасцидіатна зона – зона, в якій конгенітально замкнені частини плодолистків неповністю зрослися між собою і в центрі зав'язі є порожнина. Наявність такої зони означає, що над нею буде розміщена гемісимплікатна або асимплікатна зони, в яких плодолистки також вільні в центрі.

Симплікатна зона – зона, в якій вентральні шви плодолистків відкриті (але можуть бути постгенітально злиплені), зона плікатних ділянок плодолистків. Ця зона може містити перегородки, які стикаються в центрі зав'язі, але не зливаються, або це зона без перегородок, плацентація паріетальна. Якщо перегородки зав'язі є, то в центрі зав'язі чітко помітний трипроменевий рисунок із парних епідермісів плодолистків (у тричленній зав'язі) (Рис. 4.1.1 Б).

Гемісимплікатна зона – зона, яка характеризується наявністю вільних країв плодолистків та відкритих вентральних швів, завдяки чому на поперечних зрізах зав'язі помітний шестипроменевий рисунок з парних епідермісів плодолистків (в тричленному гінецеї) (Рис. 4.1.1 Г). Плацентація паріетальна. В цій зоні найчастіше розміщується основна частина септального нектарника в однодольних рослин.

Асимплікатна зона – зона, в якій плодолистки повністю вільні між собою, але можуть бути з'єднані постгенітально з утворенням спільної частини зав'язі або стовпчика.

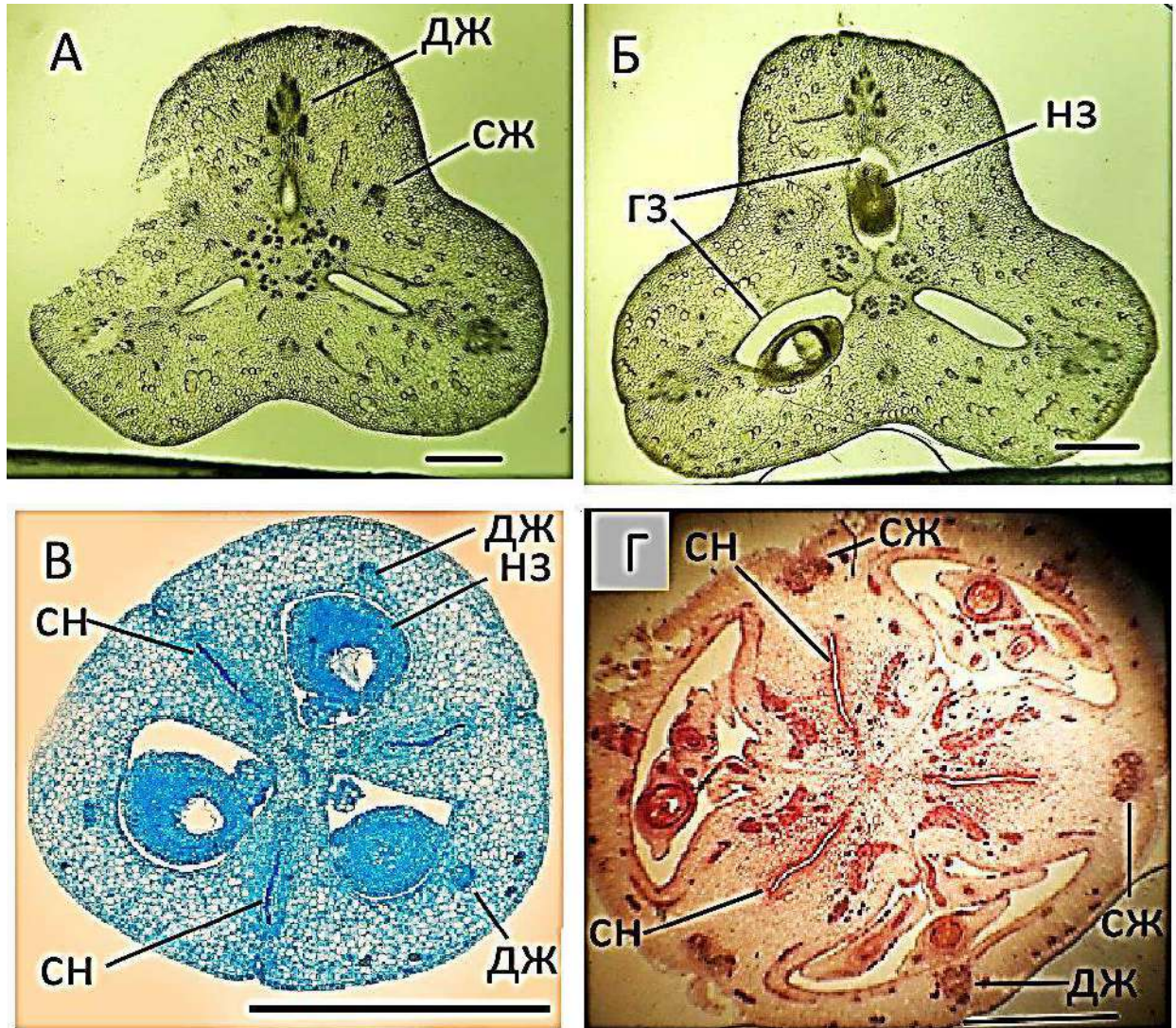


Рис. 4.1.1. Вертикальні зони зав'язі: А – синасцидіатна, Б – симплікатна (*Iris pseudacorus* L.), В – синасцидіатна з роздільними нектарниками (*Polygonatum multiflorum* L.), Г – гемісимплікатна з "ліліюїдним" нектарником (*Gladiolus x hybridus* C. Morren). Лінійка 1 мм

Підхід В.Ляйнфельнера (Leinfellner 1950) почали успішно використовувати для аналізу структури гінецея і встановлення теоретично можливих типів гінецея за наявністю синасцидіатної, симплікатної та асимплікатної (апокарпної) зон (Endress, 1994a; Leins, Erbar, 2010; Kadereit et al., 2014; Новіков, Барабаш-Красни, 2015). Однак, виявились випадки, які не

вкладались в описану схему будови синкарпних гінецеїв. Нижче викладені напрямки розширення та уточнення класифікації синкарпних гінецеїв на основі аналізу їхньої вертикальної зональності.

Конгенітальні та постгенітальні гінецеї. Класифікація В.Ляйнфельнера створена лише для конгенітально синкарпних гінецеїв, але відомо, що постгенітальне зростання (тобто злипання поверхонь плодолистків) має велике значення для формування цілісної маточки у деяких гінецеях з вільними або майже вільними від основи плодолистками, наприклад, у *Gentianaceae* та *Asclepiadaceae* (Leinfellner, 1950). Крім того, раннє постгенітальне злипання неповних перегородок зав'язі в симплікатній зоні або розрослих паріетальних плацент може модифікувати симплікатну зону, уподібнюючи її до синасцидіатної (так звана вторинна синасцидіатна зона і псевдо-кутові плаценти). Таким чином, з'являються назви "вторинно синкарпний" або "псевдо-синкарпний" гінецей (Takhtajan, 1991).

Про необхідність розділяти конгенітальне та постгенітальне зростання органів квітки наголошували давно (Baum, 1948; Leinfellner, 1950; Sattler, 1978; Barabé, Vieth, 1979; Endress, 2006; Reyes-Olalde et al., 2023). Разом з тим, цьому явищу часто не надають значення, зокрема через те, що в зрілій структурі зав'язі епідерміси, що злиплися на ранніх стадіях розвитку квітки, важко відрізнити від паренхімних клітин. Конгенітальне зростання ми розглядаємо як результат структурного об'єднання органів або їхніх частин протягом еволюції. Воно виявляється не як онтогенетичний процес, а як цілісність морфологічної структури (*continuity* за Sattler, 1978), що закладається на апексі квітки, від перших етапів її морфогенезу. Тому в місцях гіпотетичних "швів" між конгенітально зрослими органами немає їхніх епідермісів. Постгенітальне зростання є функціональним об'єднанням органів або їх частин, яке можна спостерігати протягом морфогенезу цих органів (Sattler, 1978). Постгенітальне зростання називають *злипанням поверхонь* або *дермальним злипанням*, при чому, на ранніх етапах онтоморфогенезу органів помітні їхні епідерміси, які згодом щільно

злипаються і в зрілій структурі можуть не виявлятися методами світлової мікроскопії. Вважається, що постгенітальне зростання є більш примітивним способом об'єднання органів і протягом еволюції замінюється на конгенітальне.

Вважаємо, що замість зарахування постгенітально зрослоплодолисткових гінецеїв до синкарпного чи до апокарпного типу та використання багатозначного епітета "вторинний", слід уточнити існуючу класифікацію, додаючи епітет "постгенітально" чи "конгенітально" синкарпний гінецей (Одінцова, 2012). Тоді, залежно від контексту дослідження, з еволюційно-морфологічної точки зору буде очевидна їх нетотожність (постгенітально синкарпний гінецей закладається в онтогенезі як апокарпний), а з екологічної точки зору – ідентичність у виконанні репродуктивних функцій (формування цілісної маточки). Необхідно також зазначати постгенітальний характер з'єднання плодолистків у вертикальних зонах зав'язі. Наприклад, зона постгенітально синасцидіатна, означає, що порожнини плодолистків замкнені конгенітально, але самі плодолистки між собою з'єднані лише постгенітально. Вважати симплікатну зону з постгенітально замкненими гніздами вторинно синасцидіатною неправомірно, тому що термін "синасцидіатна" однозначно закріплений за мішкоподібними основами плодолистків, які можуть бути негомологічними їхнім плікатним частинам. Натомість, можна використовувати описовий термін: зона постгенітально багатогніздна.

Неповне зростання плодолистків. Зони антетичного гінецея являють собою лише відображення структури, яка утворюється в результаті росту і розтягу апексу квітки у комплексі із плодолистками (Payer, 1857; Sattler, 1973). Тому зональність гінецея, виявлена у результаті вивчення серії поперечних зрізів через антетичну маточку, буде відрізнятись від зональності примордіального гінецея на різних стадіях розвитку. Так, синасцидіатна зона може з'явитися на пізніх стадіях розвитку гінецея з вільними плодолистками (Leinfellner, 1950), а пропорції зон і розміщення плацент упродовж розвитку

зав'язі можуть суттєво змінюватись (Leins, Erbar, 2010). Коротка синасцидіатна (та іноді симплікатна) зона помітна в гінецеях з майже вільними плодолистками у представників родин Ranunculaceae (*Helleborus foetidus* L.) (Van Tieghem, 1875), Butomaceae, Scheuchzeriaceae, Crassulaceae, Rosaceae, та інших. Різні погляди дослідників на класифікацію таких гінецеїв як синкарпних чи апокарпних спричиняють і різні тлумачення їхнього типу плоду (Одінцова, 2012).

Визначення типу гінецея з низьким ступенем злиття плодолистків важливо з еволюційної точки зору, але може викликати труднощі. Важко назвати гінецей, в якому плодолистки з'єднані менше ніж на 10% висоти зав'язі, синкарпним, навіть, якщо в ньому на зрізах виявляються синасцидіатна і симплікатна зони. Тому постає питання про номенклатуру таких гінецеїв, які одні дослідники відносять до апокарпного типу, а інші – до синкарпного, наприклад, гінецей *Phytolacca* L. Суперечки виникають через використання різних критеріїв оцінки типу такого гінецея. Вважаємо непродуктивним використання критеріїв відносної висоти синкарпного відрізка та його фертильності. Для таких гінецеїв можна не давати окремої назви, а розширити їхню характеристику з урахуванням відносної висоти і фертильності вертикальних зон та участі у формуванні спільної зав'язі і стовпчика (Одінцова, 2012).

Гінецей з гемісимплікатною зоною. Заслугує на уточнення наявності гемісимплікатної зони в синкарпному гінецеї. Цю зону розглядають як перехідну між симплікатною та апокарпною, яка суттєво не змінює структуру гінецея (Рис. 4.1.2). Вона найбільше розвинута в однодольних, а в дводольних виявляється у вигляді неглибоких поздовжніх борозенок на перегородках симплікатної зони або дуже коротка (Leinfellner, 1941; 1950). Ця зона необов'язкова, однак її наявність означає, що плодолистки формують вільні краї, а значить, не повністю злиті між собою вентрально, що наближає гінецей з гемісимплікатною зоною до гемісинкарпного типу. Наявність або відсутність цієї зони є відображенням

певного способу морфогенезу синкарпного гінцея і може виявитися важливою систематичною ознакою. Наявність або відсутність цієї зони може слугувати окремим критерієм класифікації синкарпних гінцеїв, який враховує особливості морфогенезу гінцею (Одінцова, 2012).

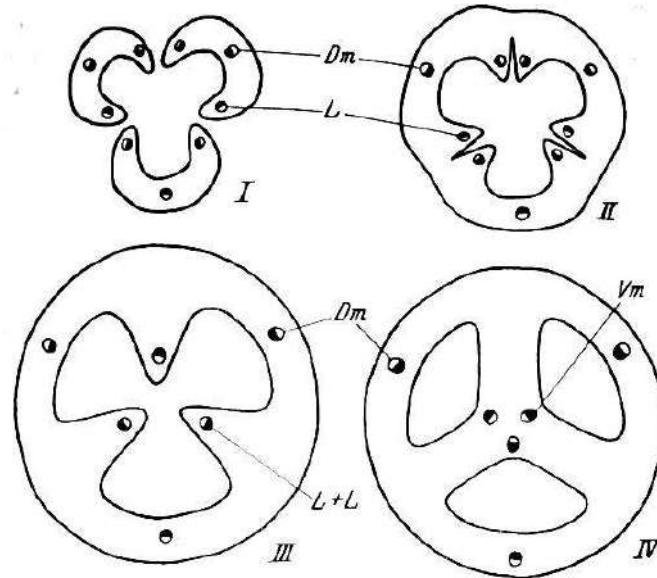


Рис. 4.1.2. Зони конгенітально-синкарпного гінцея, зверху вниз (Leinfellner, 1941): I – вільноплодолисткова (асимплікатна), II – перехідна (гемісимплікатна), III – з розкритими плодолистками (симплікатна), IV – з замкненими плодолистками (синасцидіатна); Dm – дорзальна жилка, L – латеральна жилка, Vm – вентрально-медіанна жилка

Гінцеї з септальними нектарниками. Гінцеї однодольних, в яких є септальний нектарник, у повному обсязі не проаналізовані, і не створена їх класифікація (Одінцова, 2012). Такі гінцеї прийнято розглядати як гемісинкарпні, однак більшість досліджень цих гінцеїв переважно акцентується на структурі септального нектарника, без зв'язку з вертикальною зональністю цілого гінцея (Smets et al. 2000). Більшість досліджень септальних нектарників проведено незалежно від структури цілого гінцея, тим самим обмежуючись описово-морфологічним критерієм класифікації (Daumann, 1970; Schmid, 1985; Smets et al., 2000). Вивчення різноманітності септальних нектарників з використанням морфогенетичного підходу пов'язане з необхідністю аналізу вертикальної зональності гінцея

відповідно до концепції В. Ляйнфельнера (Leinfellner, 1950). Перші спроби класифікування показали великі можливості комбінацій структурних зон та розміщення нектарників в гінецях однодольних (Novikoff, Odintsova 2008), див. підрозділи 4.2, 4.3, 4.4.

Псевдомономерний гінецей. Одногніздний однонасінний гінецей, який сформований з 2-3 зрослих плодолистків названий псевдомономерним (Eckardt, 1937). Він являє собою сильно редукований похідний варіант еусинкарпного гінецея з одно-двонасінною плацентою. Такі гінецеї досі здебільшого не проаналізовані з позиції вертикальної зональності. Вивчення цього питання показало, що в різних псевдомономерних гінецях можуть бути представлені різні зони, а плацента може бути за походженням парієтальна або центрально-кутова (Одінцова, 2012).

Синкарпним гінецеєм володіють більше 80% видів покритонасінних рослин (Leins, Erbar, 2010), які належать до базальних покритонасінних, однодольних і дводольних. У більшості дводольних при синкарпії формується спільна маточка, яка має компітум (compitum) – спільний для всіх плодолистків тяж провідникової тканини (transmitting tissue), який забезпечує рівні шанси проростання пилових трубок до всіх насінних зачатків (Carr, Carr, 1961; Endress, Igersheim, 2000; Endress, 2011b;). Довжина компітума залежить від характеру злиття епідермісів плодолистків на рівні зав'язі і стовпчика або лише на рівні зав'язі, або лише стовпчика.

Отже, сучасний стан вивчення структури зрослоплодолисткових гінецеїв у різноманітних представників покритонасінних дозволяє деталізувати ознаки, за якими можна аналізувати будову гінецея, використовуючи концепцію вертикальної зональності. Поділ синкарпних гінецеїв за В.Ляйнфельнером на два підтипи недостатній для охоплення існуючої різноманітності гінецеїв. Це лише два з багатьох варіантів будови зрослоплодолисткових гінецеїв. Тому ми вважаємо продуктивним укладання детального опису мікроморфологічної будови гінецею з зазначенням усіх зон та особливостей рельєфу замість встановлення типів гінецею (Одінцова,

2012). Практична цінність деталізації характеристик синкарпного гінецею полягає у збільшенні кількості морфологічних ознак, які слугують діагностичними ознаками клад або їх синапоморфіями у філогенетичній систематиці покритонасінних та уникнення помилок, пов'язаних з конвергентними ознаками зовнішньої морфології.

Головним правилом аналізу структури гінецею є те, що вільні поверхні або краї плодолистків, які утворились на ранніх етапах розвитку маточки, можуть бути лише постгенітально з'єднаними між собою упродовж онтоморфогенезу квітки, але ніколи не можуть зростись конгенітально, оскільки конгенітальне зростання є еволюційним процесом, який не спостерігається під час індивідуального розвитку (Sattler, 1978). Це означає, що зона постгенітального злиття плодолистків не може розміщуватись нижче зони конгенітального злиття. Наприклад, плікатна зона плодолистка (з вільними краями) розміщується завжди над пельтатною (асцидіатною) зоною. У багатьох випадках, конгенітально синкарпний багатонасінний гінецей може містити синасцидіатну і симплікатну зони (Campanulaceae, Onagraceae, Iridaceae) (Рис. 4.1.3, А,Б), які можуть нести, відповідно, центрально-кутові і паріетальні плаценти (рис. 4.1.3 А). Більш спеціалізовані варіанти будови синкарпного гінецею можуть виникати через редукцію одної або другої зони і відповідних плацент (рис. 4.1.3 Б, В). При цьому, одна зона займає усю довжину зав'язі, або її більшу частину, а плаценти можуть зміститись у базальне або в апікальне положення, при чому можливі варіанти, коли у зав'язі домінує синасцидіатна зона, а плаценти звисають з короткої симплікатної зони (Ariaceae) (Magin, 1977). При подальшій редукції структури гінецею і кількості плодолистків виникають псевдомономерні гінецеї, які можуть містити як синасцидіатну зону єдиного фертильного плодолистка, так і симплікатну зону (рис. 4.1.3 Г, Д).

Підсумовуючи вищесказане, важливими кроками для здійснення аналізу структури синкарпного гінецею ми вважаємо наступні:

1. Вивчення структури гiнецею на серії поперечних зрізів від квітколожа до приймочки на ранніх стадіях розвитку гiнецею.

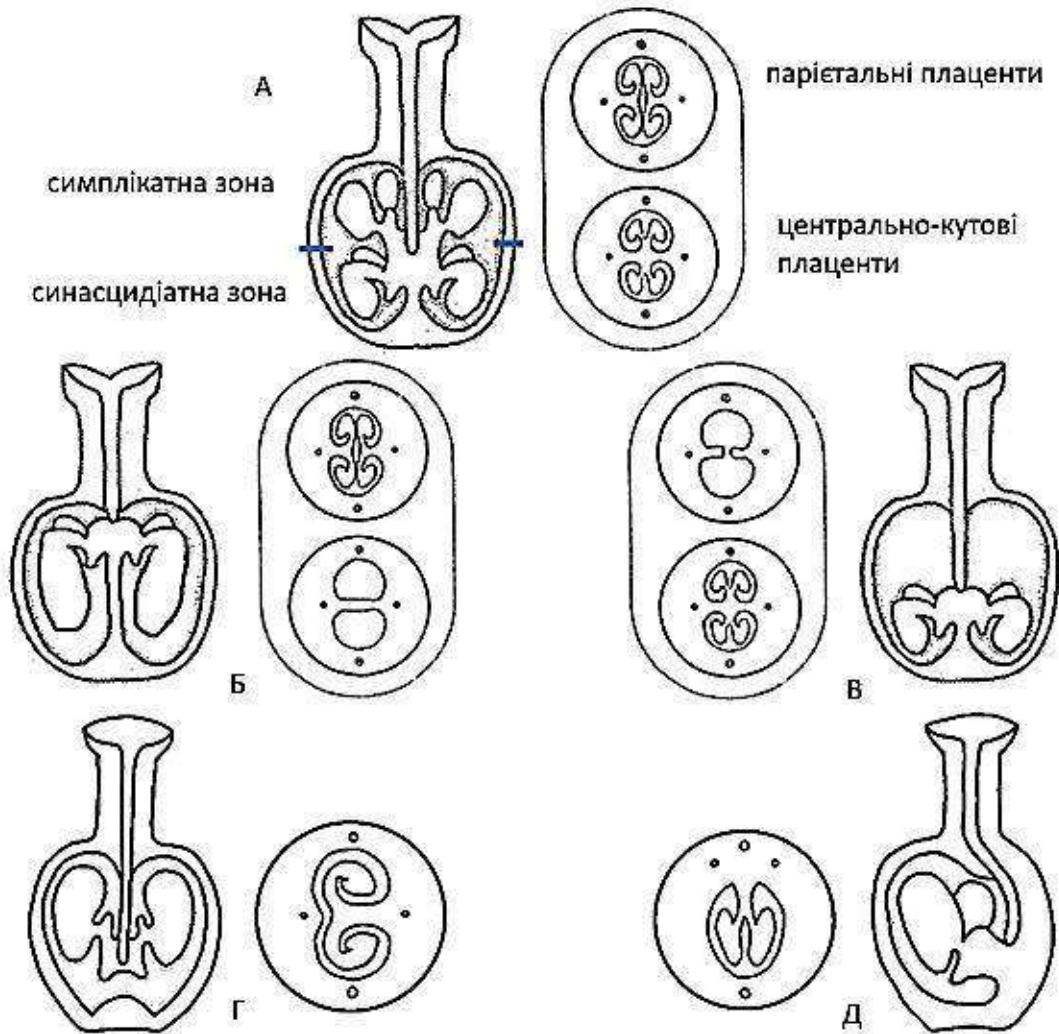


Рис. 4.1.3. Схема будови конгеніально синкарпного гiнецея з синасцидіатною та симплікатною зонами у зав'язі (А-В) та похідних варіантів псевдомономерного гiнецея (Г, Д). Плацентація комбінована (А), паріетальна (Б, Г), центрально-кутова (В, Д)

2. З'ясування способу зростання плодолистків (постгенітальне або конгенітальне) за наявністю/відсутністю вільних (незрослих) країв плодолистків та вільних бічних поверхонь плодолистків.

3. Визначення зон, в яких розміщені плаценти, та ступеня зростання плодолистків за висотою, обрахунок відношення висоти зон гiнецею.

4. Якщо гістологічна структура маточки на час вивчення об'єкта (бутон перед цвітінням, молодий плід) не дозволяє чітко з'ясувати наявність епідермальних тканин, вивчати більш ранні етапи онтоморфогенезу квітки.

4.2. Підходи до аналізу структури септальних нектарників

Септальні нектарники – це вузькі порожнини в перегородках зав'язі, які вкриті залозистим епідермісом, що виділяє нектар (Одінцова, 2013а). Вони характерні для багатьох родів, які належать до 38% родин однодольних рослин, і відсутні серед дводольних (Daumann, 1970; Schmid, 1985; Smets et al., 2000). Різноманітність структури септальних нектарників активно вивчається у зв'язку із питаннями походження та еволюції синкарпного гінцея однодольних покритонасінних (Igersheim et al., 2001; Rudall, 2002; Sajo et al., 2004). Існуючі класифікації септальних нектарників – описово-морфологічні. Септальний нектарник в них розглядається як функціональна одиниця або незалежна від гнізд гістологічна структура.

У найбільш детальному зведенні про різноманітність септальних нектарників серед однодольних рослин Е.Дауманн (Daumann, 1970) класифікував септальні нектарники за трьома групами ознак:

1. гістологічною структурою секреторного епідермісу,
2. особливостями секреції нектару,
3. розміщенням вивідного каналу і тіла нектарника.

Е.Дауманн (Daumann, 1970) також поділив септальні нектарники на два типи: **зовнішні** (у вигляді поздовжніх нектарних борозенок на зовнішній поверхні зав'язі) та **внутрішні** (замкнені ззовні і зсередини нектароносні порожнини в перегородках зав'язі).

Згодом Р.Шмід (Schmid, 1985) визнав важливими для класифікації септальних нектарників такі ознаки:

1. положення зав'язі,
2. наявність борозенок на зовнішній поверхні зав'язі, по яких стікає нектар,
3. зовнішній, внутрішній чи комбінований (з поєднанням зовнішньої та внутрішньої структури) тип нектарника за Дауманном,
4. вертикальну протяжність,

5. ступінь відокремлення,
6. обриси нектарника на поперечному перерізі,
7. відстань від центра зав'язі,
8. розміщення вивідних отворів.

Також Р.Шмід (Schmid, 1985) поділив септальні нектарники на п'ять типів за їх виглядом на поперечному зрізі:

1. нелабіринтні роздільні ("ліліюїдні"),
2. нелабіринтні об'єднані,
3. лабіринтні роздільні,
4. лабіринтні об'єднані,
5. лабіринтні об'єднані із складчастою проліферацією країв плодолистків.

До об'єднаних септальних нектарників Р.Шмід зараховував такі нектарники, в яких залозистий епідерміс трьох порожнин нектарника об'єднується в центрі квітки, так що формується спільна нектароносна порожнина, в перерізі трипроменева або похідної від трипроменевої форми (у лабіринтних нектарниках).

В.Ван Хіл (Heel van, 1988) вперше звернув увагу на різні способи та етапи формування стінок септального нектарника в його основі, ззовні та зсередини. Так, зовнішня стінка септального нектарника формується конгенітально злитими бічними поверхнями сусідніх плодолистків (меристематична цілісність), внутрішня стінка нектарника формується в результаті постгенітального злипання поверхонь сусідніх плодолистків (дермальне злипання), а основа нектарника обмежується розрослим в процесі морфогенезу апексом квітки (квітколожем). Верхня стінка нектарника утворює вивідний канал нектарника (defending channel), і буває конгенітально або постгенітально замкнута. Складчаста поверхня нектарника та борозенки на зовнішній поверхні зав'язі виникають на пізніх стадіях морфогенезу маточки (Heel van, 1988).

Отже, септальні нектарники в гінецеї однодольних рослин прийнято розглядати як результат неповного зростання бічних поверхонь плодолистків у синкарпному гінецеї або гінецеї, утвореному за рахунок постгенітального зростання плодолистків. При цьому дослідники квітки однодольних часто ототожнюють гінецей з септальними нектарниками з гемісинкарпним типом гінецея за В.Ляйнфельнером (Leinfellner, 1950). Наприклад, існує думка (Heel van, 1988), що септальний нектарник характерний лише для такого гінецея, в якому плодолистки закладаються вільними або лише частково зрослими між собою, а вільні краї плодолистків є необхідною передумовою для формування септального нектарника.

Використання концепції В.Ляйнфельнера (Leinfellner, 1950) щодо вертикальної зональності та класифікації гінецеїв набуває поширення в еволюційній морфології квітки однодольних (Igersheim et al., 2001; Rudall et al., 2005; Новіков, 2008; Novikoff, Odintsova, 2008; Ізмест'єва, Одінцова, 2010; Novikoff, Kazemirska, 2012; Фіщук, 2017; 2022; Odintsova, Fishchuk, 2017; Дука, 2018; Скрипець, Одінцова, 2020; Fishchuk, Odintsova, 2020). Структурний тип гінецея (апокарпний, гемі- або еусинкарпний) визначається з урахуванням його вертикальної зональності, тобто наявності багатогніздної, одnogніздної та апокарпної структурних зон. Проте, будова септального нектарника, який є суттєвою частиною гінецея багатьох однодольних, досі вивчена без зв'язку із зональністю гінецея та без урахування способу об'єднання плодолистків, і цим гальмується прогрес у розумінні напрямків еволюції цілого гінецея однодольних.

У зв'язку з цим ми вирішили провести порівняльно-морфологічний аналіз структури септального нектарника, базуючись на досягненнях морфології гінецея, зокрема на концепції вертикальної зональності гінецея В.Ляйнфельнера та уявленнях про закономірності морфогенетичних процесів його розвитку (Одінцова, 2013а). Такий підхід дозволив нам встановити основні моделі організації септальних нектарників, пов'язані з певним структурним типом гінецея.

4.3. Вертикальна зональність септальних нектарників

Розрізняючи конгенітальне та постгенітальне зростання плодолистків і беручи до уваги можливість нерівномірного розростання тканин маточки та апексу квітки протягом морфогенезу (диференціальний ріст), можна припустити, що диференціація внутрішньої структури по вертикалі характерна як для цілого гінцея, так і для септального нектарника зокрема. Основа септального нектарника в зрілій квітці може розміщуватись на різному рівні зав'язі (Daumann, 1970), не завжди на границі плодолистків та апексу квітки, як вважав Ван Хіл (Heel van, 1988). Протягом морфогенезу гінцея відбувається зміна пропорцій частин нектарника. Так можуть формуватися вигнуті у вертикальній площині вивідні канали, а дно та дах нектарних щілин можуть видовжуватись в залежності від ступеня розтягу тканин зав'язі.

У представників однодольних рослин за зовнішньою морфологічною подібністю плану будови гінцея виявилась значна різноманітність його внутрішньої структури (Rudall, 2002, Sajo et al. 2004, Novikoff, Odintsova 2008). В загальних рисах гінцей однодольних рослин характеризується наявністю постгенітального злипання плодолистків в місцях контакту їх бічних поверхонь, що створює передумови для виникнення септальних нектарників. Ці нектарники розміщені в перегородках зав'язі між її гніздами або під гніздами, іноді – у верхній частині зав'язі (Daumann, 1970). Септальні нектарники розглядають як внутрішню гістологічну структуру в зав'язі, використовуючи для їх аналізу описові ознаки. Ці ознаки пов'язані з функціонуванням нектарника як елемента адаптації квітки до певного способу і механізму запилення і повинні розглядатися у зв'язку із загальною функціональною організацією гінцея (Одінцова, 2013а). Натомість, для здійснення еволюційно-морфологічного аналізу гінцея із септальними нектарниками необхідно застосувати морфогенетичний підхід і використовувати комплексні ознаки, які відображують особливості його

онтоморфогенезу. Ми взяли за основу для цього концепцію вертикальної зональності гінецея В.Ляйнфельнера.

Виявлення особливої будови септального нектарника та його зв'язок із зонами еусинкарпного гінецею призвело до створення нового методичного підходу до аналізу структури гінецею однодольних (Одінцова, 2013а, б). Цей підхід ґрунтується на застосуванні концепції вертикальної зональності до структури самого септального нектарника та виділення в ньому послідовно розташованих зон (знизу вгору): роздільного нектарника, об'єднаного нектарника та об'єднаного зовнішнього нектарника.

Якщо розглядати структуру септального нектарника на серії поперечних зрізів зав'язі, то в нижній частині нектарника у деяких видів будуть наявні нектарні щілини, які ззовні і зсередини замкнуті конгенітально зрослими поверхнями сусідніх плодолистків. Це зона, в якій нектарні щілини обмежені знизу, ззовні і зсередини конгенітально злитими поверхнями плодолистків. Її було названо **зоною роздільного септального нектарника**. Вона може розміщуватись під гніздами зав'язі, на рівні синасцидіатної або симплікатної зон гінецея. На цьому рівні септальний нектарник представлений трьома окремими одиницями, які конгенітально відділені від порожнин гнізд зав'язі і від зовнішнього середовища (Рис. 4.3.1А, Б). Ця мішкоподібна частина септального нектарника є аналогічною базальній асцидіатній частині пельтатного плодолистка і може бути більше або менше розвинута. Отже, зоною роздільного нектарника ми називаємо ту частину нектарника, де він представлений трьома порожнинами, не пов'язаними між собою безперервним спільним епідермісом (Одінцова, 2013а).

Вище, епідерміси, що вкривають порожнини септальних нектарників, об'єднуються в центрі квітки, формуючи спільну порожнину або злипаються постгенітально (Рис. 4.3.1А, Б). Це **зона об'єднаного септального нектарника**, вона характеризує гемісинасцидіатну і гемісимплікатну зони гінецея. Зона об'єднаного нектарника завжди утворюється як спільна центральна порожнина у зав'язі між зачатками плодолистків і згодом може

бути розділена на три порожнини в результаті постгенітального злипання плодолистків у центрі зав'язі або залишатися єдиною нектарною порожниною. Тільки такий тип нектарника із спільною порожниною Р.Шмід (Schmid, 1985) називав об'єднаним (common nectary), проте різниця з типовим "ліліюїдним" нектарником ("lilioid" distinct nectary) тут полягає лише в наявності або відсутності постгенітального злипання, яке є морфогенетичним процесом трансформації однієї й тієї самої основної структури. Найбільш типова структура септального нектарника виявляється у зоні, де внутрішня стінка нектарних щілин сформована постгенітально з'єднаними бічними поверхнями плодолистків, а при їх розходженні три щілини нектарника об'єднуються у спільну трипроменеву щілину (Одінцова, 2013а).

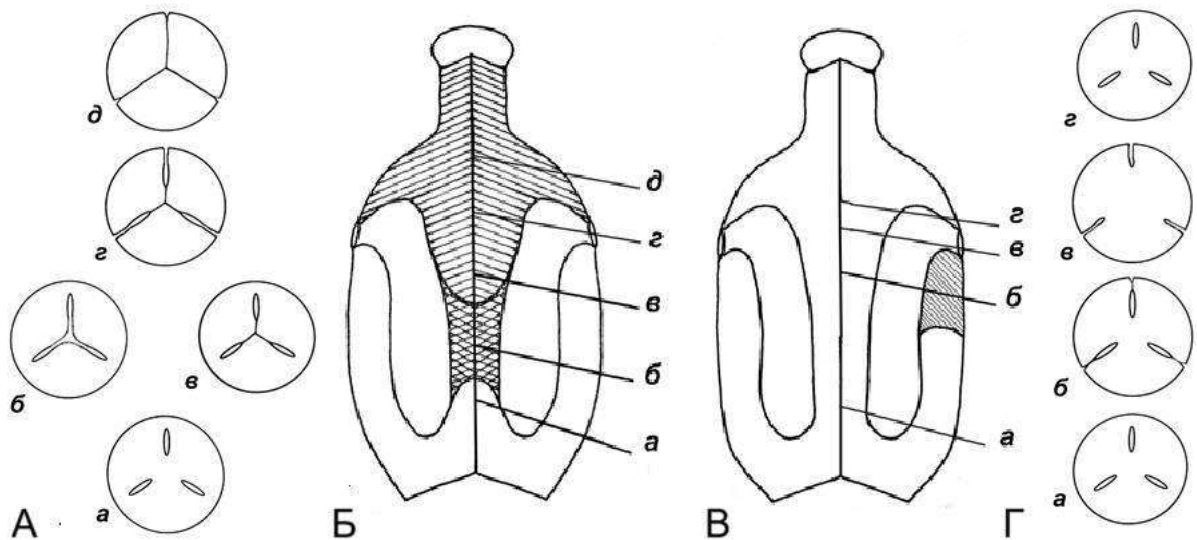


Рис. 4.3.1. Схема вертикальної зональності септальних нектарників об'єднаного *sensu novo* (А, Б) та роздільного *sensu novo* типу (В, Г) (Одінцова, 2013а). Гнізда зав'язі не показані. Ліва і права половини поздовжнього зрізу на рис. В і Г проведені на радіусах двох септальних нектарників, під кутом 120°. Букви а-д на рис. А і Г відповідають поперечним зрізам на рис. Б і В, ділянка постгенітального зростання заштрихована, ділянка об'єднаних порожнин нектарника показана подвійною штриховкою

Ще вище, в зовнішній стінці нектарника формується вивідний канал, який з'єднує порожнину нектарника з зовнішнім середовищем (Рис. 4.3.1А,

Б). Вище рівня виведення септальних нектарників назовні гінецей відповідає асимплікатній зоні. При цьому вище відходження вивідного каналу може бути наявна зона постгенітального злипання поверхонь плодолистків, на рівні якої тіло нектарника може продовжуватись або бути відсутнім, якщо канал відходить апікально. **Зовнішній нектарник** належить до асимплікатної зони гінецея, яка може бути наявна як в еусинкарпному, так і в гемісинкарпному гінецеї. Особливістю асимплікатної зони гінецея з септальним нектарником є постгенітальне змикання бічних поверхонь плодолистків вище відкриття нектарника назовні та утворення спільного стовпчика лише постгенітальним способом.

Отже, порожнини нектарника формуються в результаті тих самих процесів морфогенезу, що і порожнини гнізд зав'язі, а саме, конгенітального і постгенітального зростання плодолистків та їх диференціального росту (Van Neel, 1988). Це означає, що зонування внутрішньої структури по вертикалі характеризує як цілий гінецей, так септальний нектарник зокрема. Зони септального нектарника не пов'язані однозначно з вертикальними зонами гінецея, тому для здійснення порівняльно-морфологічного аналізу необхідно враховувати і зональність цілого гінецея.

Утворення зони роздільного нектарника можливе тільки в конгенітально синкарпному гінецеї, за рахунок поглиблення плодолистків, що повністю зрослися, разом з основою нектарника. Виявлення цієї зони нектарника підтверджує необхідність розмежування постгенітального та конгенітального зростання плодолистків як відмінних морфогенетичних процесів, що мають наслідком формування різних структур та зон гінецею (Одінцова, 2012). Зону роздільного нектарника ми розглядаємо як один із способів збільшення поверхні продукції нектару шляхом розтягування його у вертикальному напрямку. Іншими способами збільшення секретуючої поверхні є формування спільної нектарної порожнини, лабіринтна (звивиста) поверхня нектарника, збільшення радіального розміру нектарних порожнин і формування нектарних щілин замість вивідних каналів нектарника.

4.4. Об'єднаний і роздільний септальні нектарники

Розглядаючи септальний нектарник як систему екзогенних порожнин в зав'язі, ми визначили можливість існування двох принципово відмінних моделей організації септальних нектарників однодольних. Це об'єднаний *sensu novo* та роздільний *sensu novo* септальний нектарник. Терміни *об'єднаний* та *роздільний* ми використовуємо не в описовому значенні, як це робив Р.Шмід (Schmid, 1985) а в порівняльно-морфологічному значенні. Вищезазначені терміни, на нашу думку, найкраще відображують суть відмінностей між двома типами нектарників, тому ми зберігаємо їх, проте, надаючи їм нового значення (Одінцова, 2013а).

Об'єднаний септальний нектарник має об'єднані епідерміси для всіх нектарних щілин зав'язі принаймні в тій частині, яка виникає упродовж морфогенезу першою (рис. 4.3.1 А, Б). Об'єднаний септальний нектарник виникає в гемісинкарпному або еусинкарпному гінцеї в результаті неповного вентрального зростання бічних частин плодолистків, або в постгенітально синкарпному гінцеї, яким ми вважаємо структурно апокарпний гінцей з постгенітально злитими плодолистками (Одінцова, 2012). Секреторні порожнини такого нектарника можуть бути об'єднаними і формувати цілісну трипроменеву нектарну щілину (об'єднані септальні нектарники *sensu* Шмід (Schmid, 1985) або постгенітально зімкнутими в центрі, тоді формуються три окремі нектарні щілини (роздільні септальні нектарники *sensu* Шмід (Schmid, 1985)). Структурна різниця між цими двома варіантами полягає лише в наявності постгенітального злипання центральних частин нектарника або у відсутності такого злипання. З еволюційної точки зору така відмінність є незначною і легко може зникати у зв'язку із зміною кількості нектару (трипроменева нектарна щілина має значно більшу площу поверхні залозистого епідермісу і відповідно більшу продукцію нектару, ніж три окремі нектарні щілини). У зв'язку зі збільшенням секреції нектару можуть виникати лабіринтні об'єднані нектарники та лабіринтні складчасті

нектарники *sensu* Шмід (Schmid, 1985), які належать до того самого структурного типу об'єднаного нектарника *sensu novo*.

Вертикальна зональність об'єднаного септального нектарника може бути складною (рис. 4.3.1 А, Б). Так, в його основі нектарні щілини можуть бути відокремленими конгенітально, вище – об'єднуватис), а ще вище бути відокремленими між собою постгенітально. Конгенітальне об'єднання стінок плодолистків ззовні нектарних щілин вище відходження вивідного каналу об'єднаного нектарника морфогенетично неможливе. У найпростішому випадку об'єднаний септальний нектарник містить лише дві зони, наприклад, зони *б* та *г* або *в* та *г* на рис. 4.3.1 А, Б.

Роздільний *sensu novo* септальний нектарник складається з трьох нектарних щілин, які на всій висоті не мають спільних епідермісів (Рис. 4.3.1 В, Г). Такий нектарник виникає в еусинкарпному гінцеї і в своєму виникненні пов'язаний із зовнішнім нектарником Е. Дауманна (Daumann, 1970), в якому підсилення секреторної функції зумовило заглиблення нектароносних борозенок вглиб перегородок зав'язі. Роздільний септальний нектарник виявляє простішу вертикальну зональність, ніж об'єднаний нектарник. На поперечному зрізі зав'язі зовнішній септальний нектарник завжди буде визначатись як роздільний *sensu* Шмід (Schmid, 1985). Заглиблення нектарних щілин протягом морфогенезу маточки може відбуватись в базальному напрямку, і тоді з'явиться нижня зона з конгенітально замкненими нектарними порожнинами (Одінцова, 2013а).

Діагностувати наявність зони роздільного нектарника буває важко через імовірно раннє злиття поверхонь плодолистків в онтоморфогенезі квітки. При цьому епідермальні клітини сусідніх плодолистків притискаються одна до одної, не встигаючи повністю диференціюватися як поверхневі, внаслідок чого на мікротомних зрізах зав'язі шви між плодолистками абсолютно невиразні навіть там, де вони точно є. Тому конгенітальний, а не постгенітальний характер злиття плодолистків при утворенні внутрішньої стінки нектарника важко розрізнити. Доказом

відсутності епідермальних шарів між плодолистками в центральній частині зав'язі є розташування провідних пучків точно на радіусах передбачуваних швів. Ця зона роздільного септального нектарника аналогічна базальній зоні об'єднаного септального нектарника, але виникає на принципово відмінній морфогенетичній основі. Тому визначати модель септального нектарника необхідно за всією серією поперечних зрізів через зав'язь від основи до верхівки нектарника. Утворення зони роздільного нектарника можливе тільки в конгенітально синкарпному гінецеї, за рахунок поглиблення плодолистків, що повністю зрослися, разом з основою нектарника. Виявлення цієї зони нектарника підтверджує необхідність розмежування постгенітального та конгенітального зростання плодолистків як відмінних морфогенетичних процесів, що мають наслідком формування різних структур та зон гінецею (Одінцова, 2012).

Особливо сприятливі умови для виникнення роздільного нектарника створюються в квітці з нижньою зав'яззю, в якій навіть неглибокі нектарні борозенки можуть формувати канали з конгенітально прирослою ззовні до зав'язі квітковою трубкою. Збільшення секреції нектару роздільного нектарника може досягатись шляхом збільшення площі залозистого епідермісу і формування роздільного лабіринтного нектарника *sensu* Шмід (Schmid, 1985). Можна передбачити також гіпотетичну можливість формування верхньої зони з конгенітально замкнутими ззовні щілинами роздільного нектарника вище відходження вивідних каналів, на відміну від об'єднаного нектарника, в якому це неможливо.

У деяких випадках секреторну функцію можуть виконувати ті ділянки епідермісу плодолистків, які розміщені в місці об'єднання нектарних порожнин з зовнішнім середовищем, такий тип нектарника називають зовнішнім *sensu* Дауманн (Daumann, 1970). Відмінність зовнішнього нектарника від внутрішнього полягає лише в розміщенні секреторного епідермісу в нектарниках різного структурного типу, які виділяємо ми. Тому внутрішній та зовнішній тип нектарника можуть поєднуватись в одній квітці

і формувати комбінований тип нектарника (*confluent nectaries* за Шмід (Schmid, 1985). Внутрішній септальний нектарник за Дауманном може бути як об'єднаним, так і роздільним *sensu novo*. Зокрема, внутрішньому типу нектарника відповідають зони *a-v* на рис. 4.3.1А та *a, б* на рис. 4.3.1 Г.

Розміщення вивідних каналів не змінює тип нектарника, оскільки канали завжди розміщуються в зовнішній стінці нектарника, а принциповий структурний тип нектарника залежить від наявності або відсутності об'єднання епідермісів внутрішньої стінки нектарних щілин. Обидва типи нектарників на тому чи іншому рівні ззовні з'єднуються із зовнішнім середовищем. Об'єднані *sensu novo* септальні нектарники широко поширені серед різноманітних таксонів однодольних рослин (Daumann, 1970; Schmid, 1985; Smets et al., 2000). Не виключено, що в деяких випадках роздільні септальні нектарники помилково описувались так, як об'єднані дослідниками, які не розрізняти конгенітальне та постгенітальне зростання стінок нектарника.

Визначати септальні нектарники як роздільні *sensu novo* за літературними даними практично неможливо, якщо автори не описують вертикальну зональність гінецея (Одінцова, 2013а). Виявлення роздільного септального нектарника в зрілій квітці може бути недостовірним через значну трансформацію тканин плодолистків протягом морфогенезу маточки. Тому дуже бажано застосування онтогенетичного підходу за методиками СЕМ та вивченням структури маточки на поперечних зрізах, починаючи від ранніх етапів закладання плодолистків. Зарахування септального нектарника досліджуваного таксону до об'єданого чи роздільного типу *sensu novo* пов'язано із встановленням структурного типу гінецея за В.Ляйнфельнером. Оскільки септальні нектарники відрізняються за своєю вертикальною зональністю, необхідно вивчати їх структуру на всіх рівнях зав'язі. Важливим етапом порівняльно-морфологічного аналізу септального нектарника є виявлення конгенітального та постгенітального зростання бічних поверхонь плодолистків при утворенні різних його зон.

4.5. Морфологічна структура гінецею з септальними нектарниками

Септальний нектарник ми розглядаємо як систему екзогенних порожнин в зав'язі (тобто вистелену епідермісом), яка формується протягом онтоморфогенезу квітки одночасно з структурою цілого гінецею і з'єднується з зовнішнім середовищем через вивідні канали або нектарні щілини, а також (іноді лише на ранніх стадіях розвитку), з порожнинами гнізд зав'язі (Одінцова, 2013а). Септальний нектарник присутній в різноманітних за будовою гінецеях, в яких ступінь і спосіб зростання плодолистків можуть бути різними, як і їхня внутрішня структура (вертикальна зональність, плацентація, кількість насінних зачатків тощо). Часткове зростання плодолистків є необхідною передумовою формування септального нектарника (Van Heel, 1988). Проте, останнім часом септальні нектарники (названі гіноплевральними) були описані у гінецеях апокарпного (Stauffer et al., 2009) та еусинкарпного (Новіков, 2008) структурних типів.

На підставі вивчення існуючих в природі варіантів мікромофології гінецею, зокрема гінецею Bromeliaceae, ми додали до п'яти вертикальних зон гінецею за В.Ляйнфельнером базальну гіпокарпну зону, в якій ще немає порожнин гнізд, але є порожнина септального нектарника (Novikoff, Odintsova 2008). Гіпокарпна зона займає основу зав'язі і може бути присутня в гемісинкарпному гінецеї, разом з гемісинасцидіатною і гемісимплікатною зонами (рис. 4.5.1). Враховуючи існування шести вертикальних зон можна виділити 12 типів зональності гінецею (табл. 4.5.1), в яких зони розміщені не порушуючи закономірності онтоморфогенезу квітки (Novikoff, Odintsova 2008). У верхній частині кожного типу гінецею розміщується асимплікатна зона, яка може формувати частину зав'язі, стовпчик або лише приймочку. Найчастіше, гінецей з септальними нектарниками у зав'язі містити 2-4 зони, а його стовпчик формується завдяки постгенітальному злипанню плодолистків вище виходу вивідних каналів нектарника назовні.

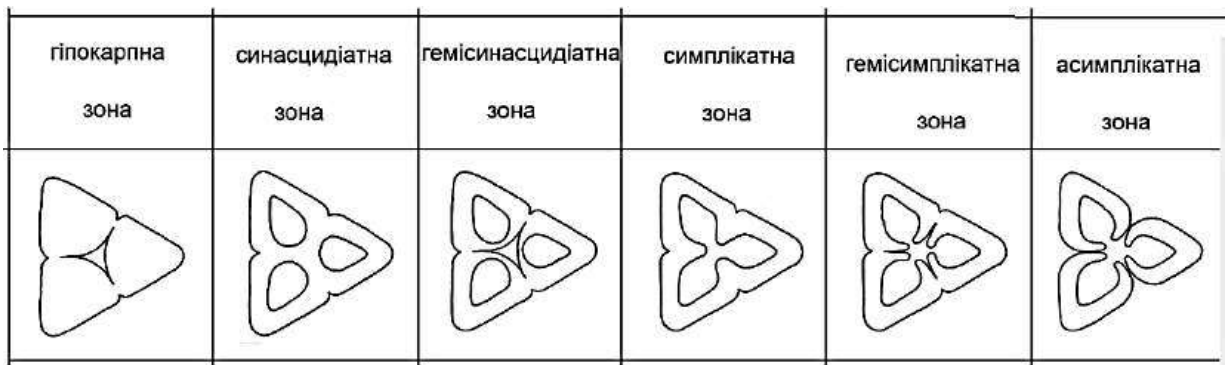


Рис. 4.5.1. Вертикальні зони в гінецеї однодольних рослин з септальним нектарником (Novikoff, Odintsova 2008)

Таблиця 4.5.1

Типи зональності гінецею однодольних з септальними нектарниками
(Novikoff, Odintsova 2008)

№	тип	Вертикальні зони з низу до верху
1.	A	СА-ГСА-ГСП-АСП
2.	B	СА-ГСА-АСП
3.	C	СА-ГСП-АСП
4.	D	СА-СПЛ-ГСП-АСП
5.	E	СПЛ-ГСП-АСП
6.	F	ГСА-ГСП-АСП
7.	G	ГСА-АСП
8.	H	ГСП-АСП
9.	I	ГК-ГСА-АСП
10.	J	ГК-АСП
11.	K	ГК-ГСА-ГСП-АСП
12.	L	ГК-ГСП-АСП

Примітка: Позначення зон гінецею:

ГК – гіпокарпна,
СА – синасцидіатна,
ГСА – гемісинасцидіатна,
ГСП – гемісимплекатна,
СПЛ – симплекатна,
АСП – асимплекатна.

Враховуючи можливість зміни пропорцій зав'язі, в тому числі у напрямку збільшення довжини септального нектарника, ми уточнили, які структурні частини зав'язі слід враховувати для того, щоб оцінити довжину септальних нектарників та їхнє розміщення в зонах гінецею (Odintsova et al., 2013), (рис. 4.5.2):

Основа зав'язі (ovary base, hypocarpous zone) –нижня ділянка зав'язі, паренхімна частина зав'язі під гніздами, вище основ тичинок, яка відокремлена від квітколожа, але ще не містить порожнин гнізд. Ця зона може являти собою ніжку зав'язі. Якщо ця зона коротка, її походження важко встановити (із плодолистків або квітколожа), тому тут приймається описове визначення цієї зони. В ній можуть розміщуватись секреторні порожнини септальних нектарників або одна спільна порожнина, які називають гіноплевральні нектарники, особливо, якщо секреторна поверхня збільшена (Novikoff, Odintsova 2008).

Зона гнізд зав'язі (zone of locules) – центральна частина зав'язі, яка, як правило, займає найбільшу її частину. В цій зоні наявні окремі порожнини гнізд або спільна порожнина, яка має неперервний внутрішній епідерміс зав'язі. В гніздах на плацентах розміщені насінні зачатки. Плаценти можуть займати всю висоту гнізд або локалізуються в невеликій частині гнізд, при цьому вони можуть займати увесь простір гнізда або його частину. В деяких однодольних рослин в цій зоні (або в її частині) розміщуються септальні нектарники та іноді їхні вивідні канали. У ділянці гнізд ми виділяємо: стінку зав'язі, перегородки зав'язі та центральну колонку зав'язі (за наявності).

Дах зав'язі (ovary roof) – паренхімна частина зав'язі вище гнізд, в якій структура зав'язі змінюється на структуру стовпчика, формуються канали стовпчика (або спільний канал, або суцільний тяж провідникової тканини), можуть розміщуватись секреторні поверхні септальних нектарників (тіло нектарника або його вивідні щідини) або несекреторні вивідні канали нектарників та може бути розміщена занурена основа стовпчика.

Враховуючи, що висота паренхімних стінок зав'язі під і над гніздами може бути значною, трапляються випадки, коли висота септального нектарника значно перевищує висоту гнізд, що ми виявили у деяких представників родини *Asparagaceae* (рис. 4.5.2). У деяких видів висота основи і /або даху зав'язі може бути суттєвою, перевищувати висоту її гнізд. Висота даху зав'язі впливає на висоту вертикальних зон за В.Ляйнфельнером, зокрема, це можуть бути симплікатна, гемісимплікатна або асимплікатна зони. Тому висоту основи і даху зав'язі слід враховувати під час вивчення вертикальної зональності гінецея.

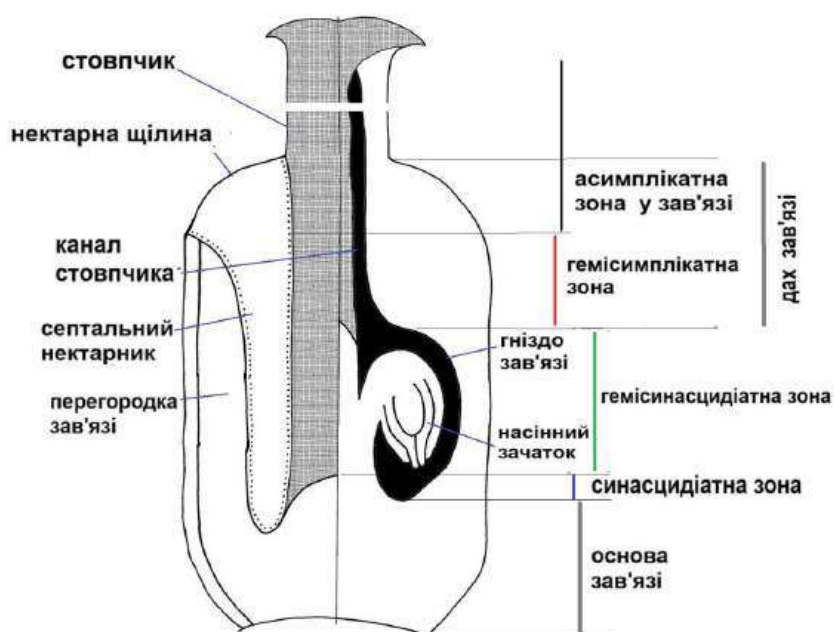


Рис. 4.5.2. Мікроморфологічні частини за'язі, виділені на підставі вертикальної зональності гінецея (на прикладі *Sansevieria trifasciata* Prain, *Asparagaceae*, змінено) (Odintsova et al., 2013). Постгенітально зімкнені поверхні плодолистків заштриховані.

Традиційні уявлення про септальний нектарник зумовлюють тісний зв'язок між зональністю гінецея та наявністю септального нектарника. Так, наявність типового септального нектарника лише на рівні асцидіатних базальних частин плодолистків характеризує гемісинасцидіатну зону гінецея (Одінцова, 2013а). Розміщення нектарника лише на рівні плікатних частин плодолистків характеризує гемісимплікатну зону гінецея. Іншими словами, наявність типового септального нектарника є відмінною рисою

гемісинасцидіатної і гемісимплекатної зон гінцею на противагу синасцидіатної і симплекатної зон. Таким чином, останні дві зони, найбільш характерні для гінцею дводольних рослин, не пов'язують із присутністю септального нектарника.

Однак існують приклади, коли септальний нектарник розміщений в зонах синкарпного гінцею, які відповідають синасцидіатній та симплекатній зонам. Такий нектарник представлений трьома вузькими порожнинами в перегородках зав'язі, які не пов'язані між собою спільним епідермісом, а є конгенітально замкненими зовні і всередині вмістилищами. Як правило, це нижні частини об'єднаного нектарника, заглиблені для збільшення секреторної поверхні. Перші зображення таких нектарних порожнин можна виявити на рисунках М. Ф. Ван-Тігема (van Tieghem, 1875: *plates* II-VI), який розрізняв конгенітальні та постгенітальні типи зростання у гінцеї, але не досліджував його вертикальну структуру. Зокрема, наявність роздільних септальних нектарників в синасцидіатній і симплекатній зонах можна побачити на рисунках зрізів зав'язі у *Funkia subcordata* та *Calathea prieuriana*, в синасцидіатній зоні – у *Canna Warceviszii*, а в симплекатній зоні – у *Hyacinthus orientalis*, *Polygonatum vulgare*, *Narcissus poeticus*, *N. pseudo-narcissus*, *Crocus vernus* (назви видів подано за van Tieghem, 1875). Септальні нектарники з конгенітально замкнутими від центру порожнинами можна знайти на рисунках зрізів квітки у *Agave virginica* L. (Asparagaceae s. l.) (Wunderlich, 1950: Abb. 11), *Hydrocleis nymphaeoides* (Humb. et Bonpl.) Buchenau (Limncharitaceae) (Daumann, 1970). Інші приклади наявності септального нектарника у синасцидіатній зоні відносяться до *Ornithogalum caudatum* Ait. (Hyacinthaceae) (Новіков, 2008). У цього виду вся зав'язь сформована синасцидіатною зоною з роздільним септальним нектарником та суцільним центральним циліндром у центральній колонці, від якого відходять сліди насінних зачатків. Це означає, що однозначного зв'язку між наявністю септального нектарника і типом гінцею не існує.

Описані нами приклади розташування роздільного септального нектарника в синасцидіатній та симплікатній зонах гінецея змушують припустити значно більшу, ніж прийнято було думати, різноманітність будови гінецея однодольних. Складність такого гінецея обумовлена наявністю в зав'язі системи з шести сполучених екзогенних порожнин (три гнізда та три порожнини нектарника). Концепції вертикальної зональності гінецею та септального нектарника дозволяють найбільш повно проаналізувати структуру гінецею з урахуванням конгенітальних та постгенітальних способів злиття плодолистків.

Підсумки розділу 4

У розділі розглянуто принципи морфологічного аналізу синкарпних гінецеїв згідно з розширеним підходом В.Ляйнфельнера, який є зручним інструментом для аналізу і встановлення теоретично можливих варіантів синкарпного гінецея за наявністю синасцидіатної, симплікатної та гемісимплікатної вертикальних зон. В межах цього підходу розглянута проблематика конгенітальних та постгенітальних гінецеїв, гінецеїв з неповним зростанням плодолистків, проміжного типу між синкарпним та апокарпним, псевдомонотерним гінецеїв, гінецеїв з гемісимплікатною зоною та без неї. Окремо досліджено різноманітність структури гінецею з септальними нектарниками, зокрема, запропоновано нові підходи до аналізу структури септальних нектарників, запроваджено уявлення про вертикальну зональність септальних нектарників, об'єднаний і роздільний септальні нектарники та морфологічну структуру гінецею з септальними нектарниками. На підставі вивчення існуючих в природі варіантів гінецея було додано гіпокарпну зону, в якій немає порожнин гнізд, але є порожнина септального нектарника, та виділено структурні частини зав'язі, які можуть слугувати для збільшення довжини септального нектарника, а саме, основа та дах зав'язі.

Використані джерела: Novikoff, Odintsova 2008; Одінцева, 2012; 2013a, 2013б; Odintsova et al., 2013.

РОЗДІЛ 5.

ОСОБЛИВОСТІ МОРФОГЕНЕЗУ ПЛОДІВ В ОКРЕМИХ ПРЕДСТАВНИКІВ ФЛОРИ УКРАЇНИ

5.1. Базальні покритонасні

Для з'ясування особливостей раннього морфогенезу плоду у базальних покритонасінних флори України ми дослідили будову зав'язі у преантетичному періоді в *Aristolochia clematitis* L. та *Asarum europaeum* L., а також структуру оплодня у постантетичному періоді в *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill. (Додаток В). Представники родини Aristolochiaceae мають нижню шестичленну зав'язь та коробчастий плід з різними способами розкривання. Види відрізняються за життєвою формою, спеціалізацією квітки до запилювачів, будовою оцвітини, симетрією квітки та ступенем розвитку гіностемію, який виявлений лише в зачатковому стані в *Asarum europaeum*. Виявлено відмінності у вертикальній зональності гінецею (немає синасцидіатної зони в *Aristolochia clematitis*), розміщенні насінних зачатків (однорядно у *Aristolochia clematitis* та дворядно у *Asarum europaeum*), гістологічній будові стінки зав'язі (пухка паренхіма та велика товщина стінки зав'язі в *Asarum europaeum*). В анатомічній будові стінки зав'язі виявлені ознаки, які узгоджуються з характером розкривання плоду, а саме, в *Aristolochia clematitis* дорзальні жилки цілісні (не подвійні), проте септальні жилки розміщені двома рядами, що відповідає септицидному розкриванню плоду. На септальних радіусах помітні ряди дрібних радіально видовжених клітин, які є місцем формування септальних щілин. Вентральні шви майже на всій висоті зав'язі розкриті, що полегшує вентральне розкривання плоду. В плоді *Asarum europaeum*, який розкривається нерегулярними щілинами, натомість, борозенки на радіусах септ не виражені, самі септи виповнені пухкою паренхімою, а провідні пучки не локалізовані чітко відносно септ, іноді на радіусах септ є один септальний пучок, іноді немає жодного.

Дорзальні жилки цілісні, але в середній частині зав'язі відділяють досередини подвійний дорзальний пучок плодолистка, а з внутрішнього боку гнізда наявна дорзальна борозенка, яка свідчить про можливість дорзального розкривання плоду або історичні свідчення про це.

У плоді *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill. вперше виявлено друзи голчастих кристалів, які формують кристалоносний шар ендокарпію. Вентральні шви плодолистків дуже короткі, замкнені, розміщені субапикально, що не узгоджується з визначенням цього плоду як соковитої листянки. Наші дані узгоджуються з визначенням цього плоду як апокарпної полімерної малонасінної ягоди.

5.2. Однодольні

Родина *Hydrocharitaceae*. Виявлені нами дані щодо будови гінцею *Stratiotes aloides* та *Hydrocharis morsus-ranae* (Додаток В) дозволяють деталізувати уявлення про структуру гінцею *Hydrocharitaceae* (Ізмест'єва, Одінцева, 2010). В обох видів в основі гінцею наявні зони, де плодолистки повністю зрослі між собою (синасцидіатна і симплікатна), а вище є зони з частково зрослими (гемісимплікатна) і незрослими плодолистками (асимплікатна). Наше дослідження виявило наявність дуже коротких синасцидіатної і симплікатної зон, в яких розміщені плаценти (Табл. 5.2.1), тому гінцею *Stratiotes aloides* не можна вважати апокарпним. Нижня частина зав'язі *Stratiotes aloides* містить частково зрослі між собою плодолистки, це гемісимплікатна зона, в якій насінні зачатки прикріплюються в дистальній, нерозщепленій частині перегородок зав'язі (Додаток В). Вище, де перегородки зав'язі розщеплені повністю, є перехід до асимплікатної зони, нижню границю якої неможливо встановити точно, тому що зав'язь є нижньою, тобто плодолистки залишаються прирослими ззовні до квіткової трубки.

У гінцею *Hydrocharis morsus-ranae* синасцидіатна і симплікатна зони займають більше 70% висоти зав'язі, а більша частина плацент розміщена в

симплекатній зоні (Табл. 5.2.1), отже ступінь зростання плодолистків у цього виду значно більший, перехід від гемісимплекатної до асимплекатної зони здійснюється вище рівня відокремлення від зав'язі стамінодій-нектарників. Плацентація ламінальна у *Hydrocharis* та ламінальна дворядна і паріетальна у *Stratiotes*.

Васкулярну анатомію квітки Hydrocharitaceae детально вивчав Р.Каул (Kaul, 1968), який виявив дорзальні і вентральні пучки плодолистків, які не зливаються між сусідніми плодолистками, а також численні плацентарні пучки, що анастомозують з дорзальними і вентральними пучками в багатьох місцях. Згідно з нашими даними, у *Stratiotes aloides* наявні септальні та дорзальні пучки, а у *Hydrocharis morsus-ranae* ще також злиті вентральні пучки. Живлення насінних зачатків відбувається від септальних пучків у *Stratiotes* або за рахунок злиття септальних і вентральних пучків у *Hydrocharis*. Живлення насінних зачатків сусідніх плодолистків у *Stratiotes* здійснюється незалежно, що підтверджує низький рівень синкарпії.

Характеристика гінецея Hydrocharitaceae як паракарпного підтверджується анатомічними рисунками зрізів, представлених в роботі Каула (Kaul, 1968), але наші дані виявили розміщення плацент і в синасцидіатній зоні у *Stratiotes* і *Hydrocharis*, що дозволяє класифікувати цей гінецей як синкарпний *s. l.* (рис. 5.2.1). Через мінімальний рівень зростання плодолистків гінецей *Stratiotes aloides* вважається найбільш примітивним в родині (Kaul, 1968). Ми не спростовуємо таку точку зору, однак ми вважаємо збереження вільних стерильних країв плодолистків у гемісимплекатній зоні зав'язі як пристосувальної ознаки для росту пилкових трубок.

У досліджених видів плодолистки прирослі до квіткової трубки значно вище гнізд зав'язі, так що звужена верхня стовпчикоподібна частина нижньої зав'язі формує "шийку зав'язі" (рис. 5.2.2), яка вгорі переходить у роздвоєні стилодії-приймочки. У досліджених нами видів стамінодій-нектарники приросли ззовні до вільних плодолистків у *Stratiotes* і до зрослих між собою плодолистків у *Hydrocharis*. Така "гіпер-епігінія" (hyper-epigyny), за Rudall,

Bateman (2002) та Bateman, Rudall (2019), характерна для також деяких ліліїд, зокрема орхідей. Наявність її в одній з родин базального підкласу алісматиди означає дуже давнє походження епігінії серед однодольних, що відбувалося одночасно із становленням синкарпії. В обох родинав зав'язь нижня, тому наявність "шийки" може означати еволюційне приростання квіткової трубки до стовпчика. Цей факт підкреслює унікальність структури гінецея Hydrocharitaceae. Приростання оцвітчини до маточки вище гнізд зав'язі із формуванням "шийки" (а neck) вважається дуже просунутим станом, характерним для деяких груп однодольних і дводольних (Endress, 1995b, 2010b). Серед однодольних шийка зав'язі виникала принаймні три рази: в Alismatales (Hydrocharitaceae), Asparagales (Amaryllidaceae, Hypoxidaceae, Orchidaceae, Iridaceae) та Zingiberales (Lowiaceae, Strelitziaceae) (Endress, 2011b). Серед еудікотів шийка нижньої зав'язі трапляється у кладі Cucurbitales-Fagales, Myrtales (Onagraceae, Combretaceae), Dipsacales та Asteraceae: Lactuceae. Вважаємо, що видовжена стовпчикоподібна частина маточки *Stratiotes* і *Hydrocharis*, як і розщеплені стерильні перегородки, що контактують між собою в центрі зав'язі, є способами функціонального об'єднання плодолистків, що забезпечують існування компітума в синкарпному гінецеї з вільними краями плодолистків. Так, найбільш просунуті роди Hydrocharitaceae, в яких відсутні перегородки в зав'язі, мають невелике число насінних зачатків (1-3), не більше трьох плодолистків та іноді формують справжній стовпчик, тому вони мають більше шансів на успішне запліднення всіх яйцеклітин в зав'язі. У *Stratiotes* і *Hydrocharis* насінних зачатків багато, тому для більш рівномірного розподілу пилкових трубок між усіма гніздами зав'язі виникає необхідність існування компітума. У звуженій частині маточки пилові трубки мають більшу ймовірність перерозподілитися між плодолистками, як і вздовж зближених проксимальних частин неповних перегородок в розширеній частині зав'язі (спіральні скручені перегородки мають ще більшу площу контакту). При цьому структурно плодолистки залишаються практично вільними.

Таблиця 5.2.1

Процентне відношення довжини зон гінецея у зав'язі *Hydrocharitaceae*

Структурні зони	Наявність плацент	<i>Stratiotes aloides</i>		<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	
		Частка ділянки, %	Частка всієї зони, %	Частка ділянки, %	Частка всієї зони, %
синасцидіатна	стерильна	5	7	2,5	34
	фертильна	2		31,5	
симплекатна	фертильна	1	1	39	39
гемісимплекатна	фертильна	37	92	17	27
	стерильна	55		10	

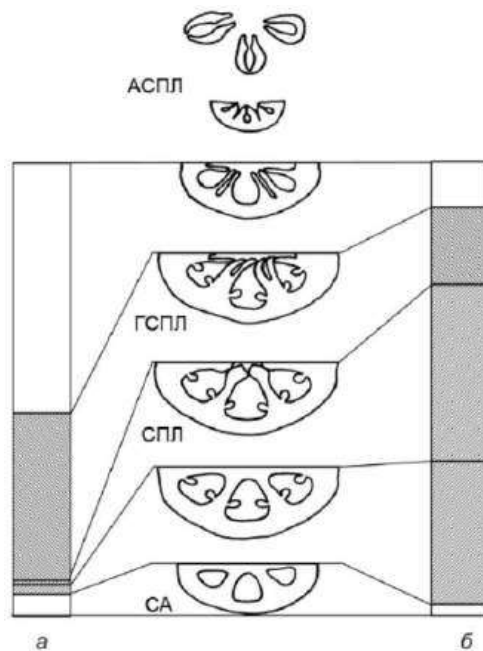
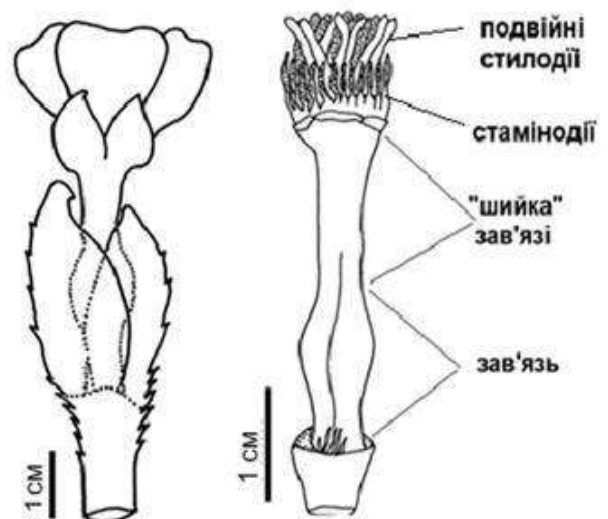


Рис. 5.2.1. Вертикальні зони гінецея *Stratiotes aloides* L. (а) і *Hydrocharis morsus-ranae* L. (б) та їхня частка у зав'язі: АСПЛ – асимплекатна зона; ГСПЛ – гемісимплекатна зона; СА – синасцидіатна зона; СПЛ – симплекатна зона; фертильна ділянка затінена (Ізмест'єва, Одінцова, 2010).

Рис. 5.2.2. Загальний вигляд жіночої квітки *Stratiotes aloides* L. (а) та відпрепарована квітка без оцвітини та приквіток (б)



Отже, синкарпний гінецей *Stratiotes aloides* і *Hydrocharis morsus-ranae* містить синасцидіатну, симплікатну, гемісимплікатну і асимплікатну зони, з яких фертильні нижні три зони (Ізмест'єва, Одінцова, 2010). У *Hydrocharis morsus-ranae* найбільшу висоту має симплікатна зона, а в гінецеї *Stratiotes aloides* – гемісимплікатна. Плаценти у *Hydrocharis morsus-ranae* займають вдвічі більшу висоту, ніж у *Stratiotes aloides*. Стінка зав'язі і перегородки виповнені пухкою паренхімою (аеренхімою), з секреторними ідіобластами. Доразальні пучки плодолистків є подвійними в шийці плоду у *Stratiotes aloides* і від основи зав'язі у *Hydrocharis morsus-ranae*. На підставі будови преантетичного гінецею, ми вважаємо за доцільне описувати плоди у досліджених видів як синкарпні, ягодоподібні, а не як шестилистянки або коробочки.

Родина Iridaceae. Для родини Iridaceae плід визначався як нижня синкарпна тригнізна багатонасінна коробочка з локуліцидним розкриванням (Goldblatt et al., 1998). *Iris L.* – найбагатший на види рід родини, однак, будова плоду *Iris* була вивчена переважно морфологічними методами (Родионенко, 1961; Gritsenko, 2020; Скрипець, Одінцова, 2020). У різних видів виявлено відмінності у розкриванні коробочки (Родионенко, 1961): стулками, що розділяються вгорі, або дорзальними щілинами без утворення стулок, тому плід не розпадається. Оскільки ми вважаємо квітку та плід єдиною еволюціонуючою структурою, ми спробували виявити ознаки квітки, що зберігаються в структурі плоду у видів, які мають великі м'ясисті плоди, придатні для анатомічних досліджень (Odintsova, Khomei, 2023).

Iris pseudacorus – євразійський прибережний вид, що зростає в Україні по всій території, крім полинового степу та Криму (Жигалова, 2014). Він належить до серії *Laevigatae* секції *Limniris* (Родионенко, 1961; Wilson, 2011). Найбільш своєрідною особливістю плодів *Iris pseudacorus* є велика кількість каналців з таніноподібним вмістом (Odintsova, Khomei, 2023), які часто зустрічаються в плодах (Roth, 1977). Розкривання плоду *Iris pseudacorus* було позначено Родіоненком (1961) як стулчасте. Три відхилені стулки плоду були

помітні на фотографіях плодів, зроблених А.Ковальчуком (https://ukrbin.com/show_image.php?imageid=273797); плоди у процесі розкривання на фотографіях мають зеленуватий колір, і не є сухими та бурими. Стулчасте розкривання плоду, дорзо-вентральне, за нашою термінологією, забезпечується не лише дорзальними, але також і вентральними щілинами (Додаток В). Наявність вентральних швів у зав'язі плоду забезпечує вентральне розкривання у цього виду. Важливим елементом розкривання плоду є розташування механічних тканин, які сприяють формуванню щілин. Морфологічно, дорзальні щілини визначаються за борозенками на зовнішній поверхні плоду. Анатомічно, у медіанній площині плодолистка, до середини від дорзальної жилки, у мезокарпії з'являються дрібні безбарвні живі клітини. Такі дрібні клітини є попередниками дорзальних щілин плоду у багатьох коробчастих плодах (Roth, 1977).

Наше дослідження виявило характеристики плодів, спільні для *Iris pseudacorus* та *I. sibirica* L., дослідженого раніше (Скрипець, Одінцова, 2015; 2020), що належить до тієї ж секції *Laevigatae* підроду *Limniris*. В обох видів розмір плоду залежить від кількості сформованих насінин. Насінини *I. sibirica* розташовані від самої основи до верхівки гнізда, горизонтально відхилені (Скрипець, Одінцова, 2015). Після цвітіння квіткова трубка опадає в обох видів. Однак у *Iris pseudacorus* розташування насінин однорядне (рис. 5.2.3), на відміну від дворядного розташування *I. sibirica* та багатьох інших видів *Iris* (Родионенко, 1961). Внутрішня будова зав'язі *Iris pseudacorus* характеризується наявністю трьох зон (рис. 5.1.1), проте синасцидіатна зона стерильна, на відміну від *I. sibirica* (Скрипець, Одінцова, 2020). М.Ф.Ван Тігем (Van Tieghem, 1875) виявив та проілюстрував синасцидіатну та симплікатну зони у зав'язі (без назви цих зон) в *Iris lutescens* Lam. (*Iris chamaeiris* Bertol в оригінальній роботі). Родионенко (1961) зображував стерильну гемісимплікатну зону у верхній частині зав'язі та стовпчику в *I. pseudacorus*, *I. orientalis* Mill. (*I. monnieri* DC. в оригінальній роботі), *I.*

korolkowii Regel, а синасцидіатну та симплікатну зони – в інших видів *Iris*. Ці дані дозволяють визначити гінецей у видів *Iris* та Iridaceae загалом як еусинкарпний. Це поширений тип гінецею серед однодольних, проте частка довжин зон коливається в широких межах. Наприклад, гемісимплікатна зона може займати значну частину зав'язі, коли вона містить септальні нектарники, яких немає в *Iris*.

Провідна система зав'язі в *Iris pseudacorus* дуже схожа на провідну систему інших видів, досліджених раніше (Van Tieghem, 1875; Родионенко, 1961; Скрипець, Одінцова, 2020). Головною особливістю васкуляризації зав'язі є наявність трьох типів жилок: дорзальних, септальних та вентральних (рис. 5.2.3). Дорзальні пучки плодолистків *Iris pseudacorus* конденсовані зі слідами листочків оцвітини та тичинок, тоді як септальні жилки анастомозують з вентральними пучками плодолистків. Стінка плоду іннервується шістьма стовбуровими пучками, а насінні зачатки постачаються від вентральних пучків плодолистків (Додаток В). У носику, який є найвужчою частиною плоду, стовбурові пучки розгалужуються (Odintsova, Khomei, 2023). Наявність багатьох дрібних відгалужень пучків у стінці плоду та перегородках є звичайною характеристикою великих м'ясистих плодів (Roth, 1977).

Загальною схемою провідної системи є радіальний поділ дорзальної жилки на три пучки (зовнішній слід листочка оцвітини, подвійний слід тичинки та подвійний дорзальний пучок плодолистка), а також тангенціальний поділ септальної жилки також на три пучки (Odintsova, Khomei, 2023). Така ж будова провідної системи характерна для квіток інших однодольних рослин: *Iris lutescens*, *I. florentina* L., *Crocus vernus* (L.) Hill., *Gladiolus x gandavensis* Van Houtte, *Narcissus pseudonarcissus* L. (Van Tieghem, 1875); *I. sibirica* та *Gladiolus imbricatus* L. (Скрипець, Одінцова, 2020).

Ми порівняли морфо-анатомічну будову зав'язі у *Iris pseudacorus* (Додаток В) з іншими представниками родини Iridaceae з підродини

Crocoideae, *Gladiolus* × *hybridus* C. Morren hort. (Скрипець, Одінцова, 2013) та *Gladiolus imbricatus* L. (Скрипець, Одінцова, 2014, 2020), які відрізняються наявністю септального нектарника. У *Gladiolus* × *hybridus* є три вертикальні зони у зав'язі, при чому гемісимплікатна зона займає верхню 1/3 гнізд, насінні зачатки розміщуються лише у середній частині зав'язі, а стовпчик сформований асимплікатною зоною з постгенітально об'єднаними стилодіями. Роздільний септальний нектарник розташовується у верхній частині симплікатної зони (Скрипець, Одінцова, 2013), переходячи в об'єднаний тип нектарника у гемісимплікатній зоні (рис. 5.2.4). Близьче до основи стовпчика формуються несекреторні вивідні канали нектарника. Дуже подібну будову зав'язі було виявлено у *Gladiolus imbricatus* (Скрипець, Одінцова, 2020). Провідна система зав'язі видів *Gladiolus* характеризується наявністю 5-пучкових дорзальних жилок та числених дрібних відгалужень вентральних пучків, які живлять нектароносні щілини. Ендокарпій у плоді має помітні тангенціальні лігніфіковані потовщення на зовнішніх стінках. Вентральне розкривання плоду досліджених представників родини Iridaceae, забезпечується значною довжиною симплікатної або гемісимплікатної зон (в яких наявні вентральні шви плодолистків, вистелені епідермісом), а дорзальне розкривання – подвійною дорзальною жилкою та дрібноклітинною парехнімою. Багато коробчастих плодів у представників ліліюїдних однодольних мають V-подібну ксилему в дорзальній жилці та U-подібні потовщення здерев'янілої клітинної стінки в ендокарпії (Rasmussen et al., 2006). Натомість деякі м'ясисті коробочки або ягодоподібні плоди демонструють уповільнене розкривання та відсутність здерев'яніння в стінці плоду. Такі плоди виникають в умовах високої вологості або у випадках, коли коробочка лежить на землі після дозрівання і не розкривається. Родина Iridaceae не згадується як родина з ягодоподібними плодами (Rasmussen et al., 2006; Thadeo et al., 2015), але ми можемо визнати, що коробочка у видів роду *Iris* тривалий час зберігає соковиту консистенцію, пізно висихає та має

затримку у здерев'янінні ендокарпію. У *Iris pseudacorus* це може бути спричинено гідрофільним середовищем існування виду.

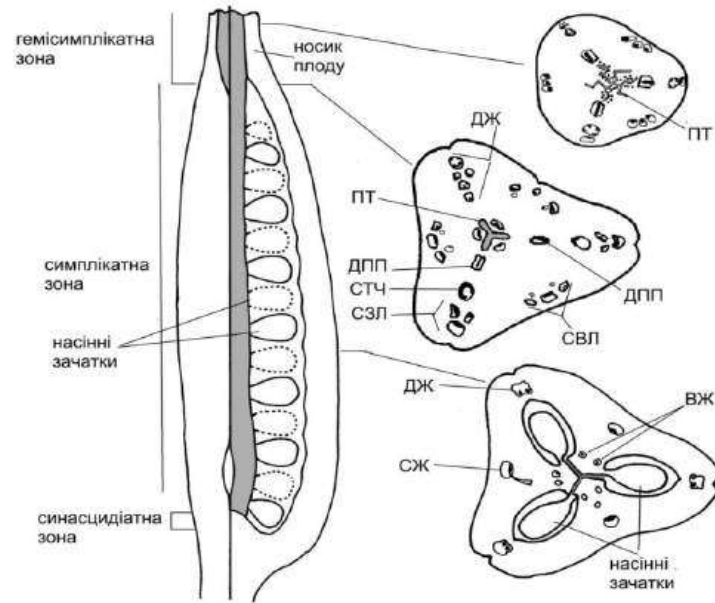


Рис. 5.2.3. Вертикальна зональність гінецею *Iris pseudacorus* (Odintsova, Khomei, 2023): вж – вентральна жилка, дж – дорзальна жилка, дпп – дорзальний пучок подолистка, пт – провідникова тканина, сж – септальна жилка, свл – слід внутрішнього листочка оцвітини, сзл – слід зовнішнього листочка оцвітини, стч – слід тичинки. Постгенітально зімкнуті поверхні плодолистків заштриховані.

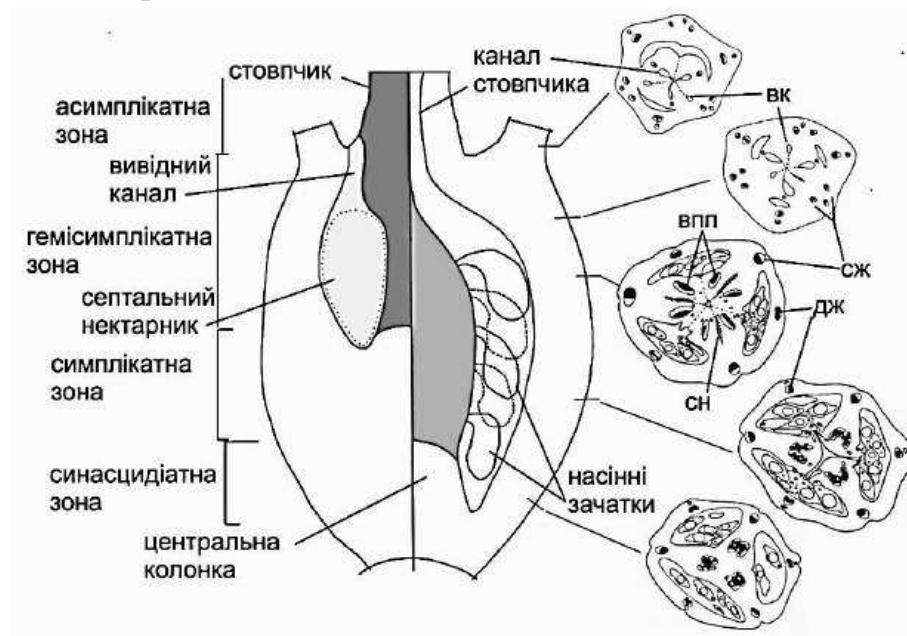


Рис. 5.2.4. Вертикальна зональність гінецею *Gladiolus x hybridus* (за Скрипець, Одінцева, 2013, доповнено): вк – вивідний канал септального нектарника; впп – вентральний пучок плодолистка; дж – дорзальна жилка; сн – септальний нектарник.

Родина *Amaryllidaceae*. Дослідження будови гiнеця у представників родини: *Galanthus nivalis* L., *Leucojum vernalis* L. та *Narcissus pseudonarcissus* L., проводили спiльно з О.Фiщук (Fishchuk, Odintsova, 2020, 2021a, 2021b) з метою встановлення вертикальної зональностi гiнеця та структури септального нектарника. Цi види формують нижнi синкарпнi м'ясистi локулiциднi коробочки (Meerow, Snijman, 1998), дорзо-вентральнi, за нашою термiнологiєю. За даними дослідження виявлено спiльнi особливостi видiв (Додаток В). Так, зав'язь у досліджених видiв на преантетичнiй стадiї сформована синасцидiатною та симплiкатною зонами, обидвi фертильнi, стiнка зав'язi виповнена пухкою паренхімою та фотосинтезуючою паренхімою, в клiтинах яких поодинокi трапляються iдiобласти з рафiдами. У досліджених видiв не виявлено початку здерев'яниннi ендокарпiю на преантетичнiй стадiї. Виявлено iншi ознаки, якi свiдчать про адаптацiї до процесу розкривання: подвiйнi дорзальнi жилки плодолисткiв вздовж майбутнiх щiлин розкривання, довга симплiкатна зона, в якiй вентральнi шви плодолисткiв розкритi, що забезпечують вентральне розкривання, дрiбноклiтинна паренхіма та внутрiшнi борозенки в гнiздах *Narcissus pseudonarcissus*. З iншого боку, у всiх видiв кiлькiсть висхiдних провiдних пучкiв у стiнцi зав'язi бiльше 10, що часто корелює з великими розмiрами плоду або з соковитим оплоднем. За даними О.Фiщук (2022), у недозрiлому плодi *Galanthus nivalis* L., *Galanthus plicatus* M.Bieb., *Leucojum vernalis* L., *Leucojum aestivum* L. виявлено подвiйнi дорзальнi жилки та пухку паренхіму в оплоднi та перегородках зав'язi, а у плодах *Narcissus poeticus* L. та *Narcissus pseudonarcissus* L. не виявлено здерев'янiлих шарiв оплодня. Проте, у культивованих форм *Narcissus* формується суха коробочка з здерев'янiлим ендокарпiєм, з U-подiбним здерев'янинням оболонок клiтин, а дорзальна жилка має V-подiбну ксилему (Rasmussen et al., 2006). Пухку паренхіму в оплоднi ми розглядаємо як наслiдок швидкого росту об'єму плоду у ранньовесняних видiв рослин.

Родина Asparagaceae. Структуру преантетичного гінецею *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt та *Convallaria majalis* L. досліджували у зв'язку з виявленням морфологічних та анатомічних пристосувань до запилення у межах спільного дослідження з О.Фіщук (Odintsova, Fishchuk, 2017). Усі ці види формують верхні синкарпні ягодоподібні малонасінні забарвлені плоди. Гінецей в досліджених представників родини Asparagaceae має синасцидіатну та симплікатну (гемісимплікатну у *Polygonatum multiflorum*) зони, з центрально-кутовою та паріетальною плацентацією. Досліджувані види мають однакову провідну систему у складі нерозгалужених дорзальних і вентральних пучків та подібну вертикальну зональність, але відрізняються відносною висотою зон, кількістю насінних зачатків та наявністю і протяжністю септальних нектарників (Додаток В). Також виявлено відмінності у розподілі клітинних поділів в мезокарпії, які у *Convallaria majalis* чітко зосереджені у внутрішніх субепідермальних шарах та в ендокарпії.

Септальні нектарники у *Polygonatum multiflorum* були описані Е.Дауманом (Daumann, 1970) як внутрішні нектарники, розташовані вздовж усієї зав'язі, з нектароносною паренхімою та епідермісом, з несекреторною базальною частиною септальної порожнини, з палісадною епідермальною клітиною, покритою кутикулою, без провідних пучків. Згідно з класифікацією Шміда (Schmid, 1985), септальний нектарник у *Polygonatum* належить до нелабіринтного, роздільного типу ("ліліюїдний тип"). Згідно з нашою концепцією вертикальної зональності септального нектарника (розділ 4.3), у нижній частині нектарника (у синасцидіатній зоні) є зона роздільного нектарника. Вище, у гемісимплікатній зоні, формується об'єднаний нектарник з постгенітально замкненою проксимальною частиною. Зовнішній нектарник формується у верхній частині нектарника, де нектарні щілини відкриваються назовні та виникає асимплікатна зона. Септальні борозенки, що проходять вздовж зав'язі, функціонують як нектароводи і також поширені в інших видів з септальним нектарником (Smets et al., 2000). За Дауманом

(Daumann, 1970), у квітках *Convallaria majalis* та *Maianthemum bifolium* немає нектарної тканини. Але наше спільне з О.Фіщук дослідження (Odintsova, Fishchuk, 2017) виявило рудиментарний зовнішній нектарник у *Maianthemum bifolium*. Гінецей досліджених видів Asparagaceae визначено як еусинкарпний. На відміну від представників Amaryllidaceae, в представників Asparagaceae наявні лише три цілісні дорзальні пучки у стінці зав'язі та парні вентральні пучки у центральній колонці, без відгалужень, пухка паренхіма не виявлена (Додаток В). Невелика кількість провідних пучків у стінці зав'язі (лише три нерозгалужені дорзальні пучки, септальні пучки відсутні), є нетиповою для квіток, з яких формується соковитий плід; це може бути пов'язано з тим, що ягода є тонкостінна.

Отже, в результаті дослідження структури гінецея в різних представників родин Dracaenaceae, Convallariaceae, Asparagaceae (Asparagaceae s. l.) та Iridaceae (Скрипеч, Одінцова, 2013) із застосуванням концепції вертикальної зональності септального нектарника (Фіщук, Одінцова, 2013, 2014а, 2014б, Odintsova et al., 2013, Odintsova, Fishchuk, 2017) нами було вперше виявлено наявність короткої зони роздільного септального нектарника в синасцидіатній або симплікатній зонах зав'язі, зокрема у *Sansevieria hyacinthoides* (L.) Druce (Фіщук, Одінцова 2013б).

У видів з великими квітками (Bromeliaceae, деякі Asparagaceae) нектарник наявний в масивній основі зав'язі під гніздами, цим збільшуючи висоту нектарника порівняно з висотою гнізд зав'язі (Novikoff, Odintsova, 2008; Фіщук, Одінцова, 2013а, 2013б, 2014а, 2014б). Вище, внутрішні стінки нектарних порожнин об'єднуються, структура гінецея на цьому рівні відповідає гемісинасцидіатній зоні, а ще вище, гемисимплікатній зоні. У багатьох представників родини Asparagaceae s. l. у верхній частині зав'язі виявлено вивідні нектарні щілини, відкриті назовні (Фіщук, 2017), замість несекреторних вивідних каналів нектарника, як у видів *Gladiolus*. Нектарна щілина розташована цілком або здебільшого в масивному даху зав'язі вище гнізд, іноді має звивисті контури і велику радіальну довжину, тим самим

збільшуючи площу секреторної поверхні. Отже, дослідження гістологічної структури зав'язі у представників однодольних дозволило виявити нові характеристики гінецею, які можна в подальшому використовувати у таксономії або в екологічній анатомії квітки і плоду.

Інші однодольні. Серед представників підкласу Commelinidae ми з'ясували особливості будови плоду на постантетичній стадії у *Canna indica* (Додаток В), зважаючи на те, що морфологічна структура та васкулярна анатомія гінецею була детально вивчена раніше (Van Tieghem, 1875; Кузьміна, 2013). Виявлено, що горбки на поверхні плоду є паренхімними енаціями. Оплідень не здерев'янілий, проте у процесі дозрівання плоду він розшаровується (Семеренко, Одінцова, 2021). Провідна система зав'язі розгалужена, багатопучкова, що характерно для ягодоподібних плодів; дорзальні жилки плодолистків подвійні, що є адаптацією до формування дорзальних щілин. Плід *Canna indica* можна визначити як нижню синкарпну тригніздну малонасінну коробочку неправильної форми через випинання великих насінин, яка розкривається дорзальними щілинами, що проходять вздовж всієї коробочки в її стінці, в основі і вгорі частки оплодня залишаються з'єднаними (щілинна коробочка).

Отже, будова гінецею у вивчених нами видів однодольних відрізняється відносною висотою вертикальних зон, числом насінних зачатків, наявністю та типом септального нектарника, який був проаналізований з використанням концепції вертикальної зональності (Одінцова, 2013а). Наше дослідження для родини Iridaceae та підтвердило, що вертикальну зональність, плацентацію та провідну систему гінецею можна оцінити на стадії плодоношення, оскільки структурні компоненти зав'язі, що розвинулися на преантетичній фазі, зберігаються і в плоді, зокрема, зберігаються провідні пучки, які в основному сформувалися в преантетичній стадії, спосіб розміщення насінних зачатків та довжина вентральних швів. Виявлено особливості будови зав'язі, які раніше не описувались, зокрема, потовщені основа та дах зав'язі, зона роздільного нектарника, секреторні нектарні щілини замість несекреторних вивідних

каналів нектарника, що збільшує функціональну площу секреторної поверхні. У багатьох представників однодольних з коробчастими плодами виявлено подвійні дорзальні жилки. Коробчасті плоди *Iris pseudacorus*, *Canna indica*, *Galanthus nivalis*, *Leucojum vernum* мають паренхімний нездерев'янілий оплодень та сильно розгалужену провідну систему, що зтирає різку межу між коробчастими і ягодоподібними плодами.

5.3. Базальні еудікоти та розиди

Серед базальних еудікотів досліджено характер розкривання плоду у *Sedum acre* L., *Cercidiphyllum japonicum* Siebold & Zucc. ex J.J.Hoffm. & J.H.Schult.bis., *Chrysosplenium alternifolium* L. та *Buxus sempervirens* L. Спільним для перших трьох видів є вентральне розкривання апокарного або синкарпного плоду. Це спільна ознака для листянкових плодів і примітивних коробочок з вільними неопадними стилодіями, в яких щілини розкривання проходить вздовж вентральних швів плодолистків у їхніх вільних (незрослих між собою) частинах. У *Sedum acre* виявлено відсутність лігніфікованих тканин в оплодні, окрім провідних пучків (Скірка, Одінцова, 2022). Розкривання тригніздної коробочки *Buxus sempervirens* дорзально-септифрагальне, з розшаруванням оплодня (рис. 5.3.1), так, що три стулки плоду відхиляються назовні а стилодії розділяються поздовжньо на дві половини.

Серед розид ми дослідили будову гінецею та плоду переважно у представників з сухими розкривними плодами. Маточка у *Hypericum perforatum* L. та *Hypericum maculatum* Grantz. складається із трьох-чотирьох плодолистків, містить синасцидіатну, симплікатну і апокарпну зони (Додаток В). Плацентація центрально-кутова внизу і парієтальна вгорі, плаценти масивні, багатонасінні, розміщені в нижній половині зав'язі. Цей тип гінецея має низький рівень синкарпії, оскільки плодолистки зрослі лише на рівні зав'язі, їхні спинки у верхній половині зав'язі сильно опуклі, а площа бічного зростання мінімальна. На відміну від представників однодольних,

плодолистки тут розділяються ззовні до середини, а проксимальні краї плодолистків залишаються цілісними, так що гемісимплікатної зони немає.

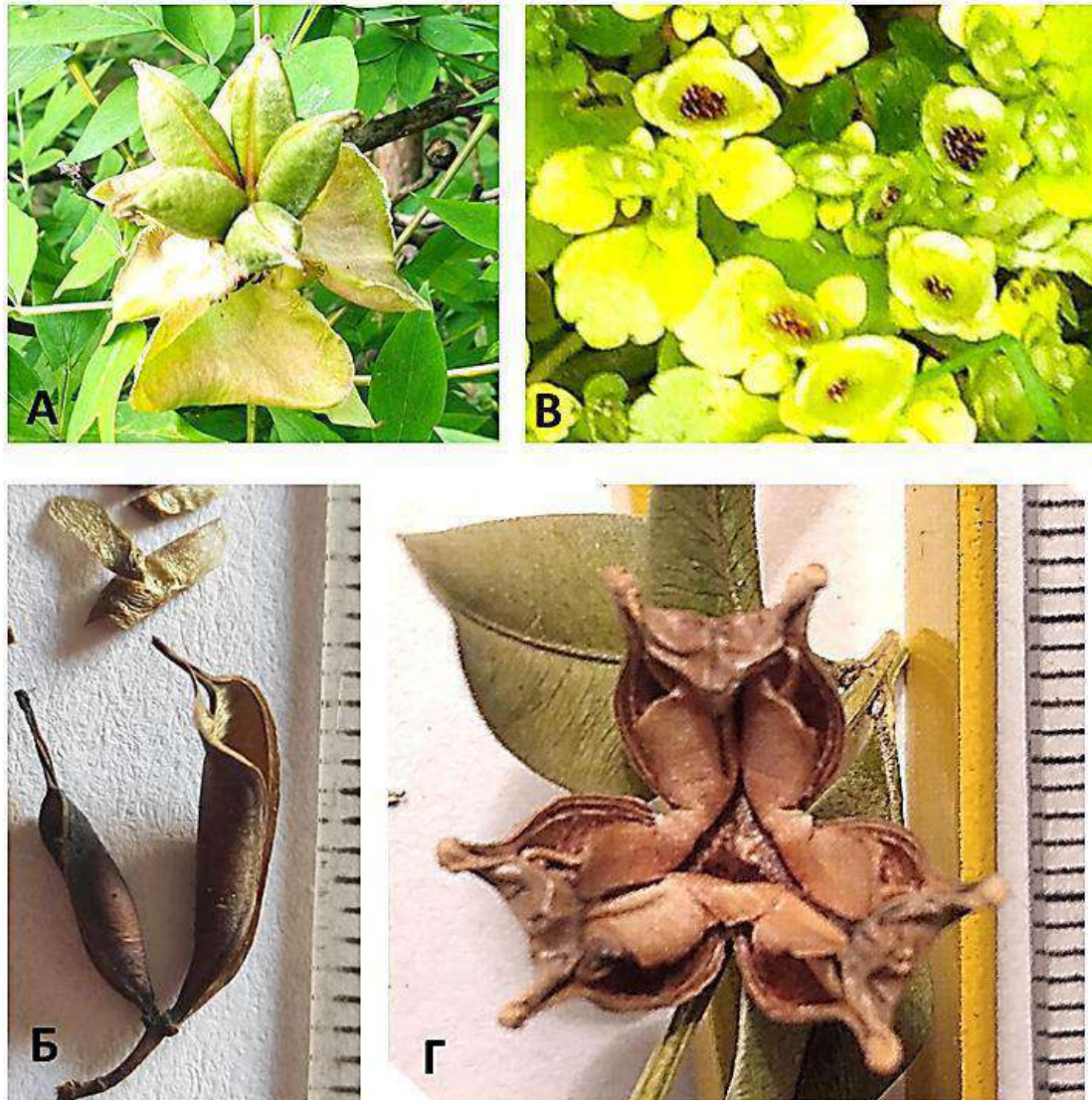


Рис. 5.3.1. Різноманітність плодів базальних еудікотів: *Paeonia* × *suffruticosa* Andrews, п'ятилистянка (А), *Cercidiphyllum japonicum* Siebold & Zucc. ex J.J.Hoffm. & J.H.Schult.bis., однолистянка з неповним вентральним розкриванням та крилатими насінинами (Б), *Chrysosplenium alternifolium* L., розкрита напівнижня одногніздна коробочка з вентральним розкриванням (В) та *Buxus sempervirens* L., розкрита дорзально-септафрагальна коробочка з розшарованим оплоднем і роздвоєними внаслідок розкривання стилодіями (Г)

У стінці зав'язі *Hypericum perforatum* та *Hypericum maculatum* проходить три дорзальні провідні пучки, які продовжуються в стилодії, і по два латеральних на радіусах перегородок; в насінні зачатки входять провідні пучки з центральної колонки зав'язі. Будова провідної системи проявляє адаптації до септицидного розкривання плоду: цілісний дорзальний пучок і парні латеральні пучки. Цілісний пучок на кінці неповної перегородки означає, що щілини розкривання не продовжуються у цю частину зав'язі. Стінка зав'язі тонка, має шарувату структуру, з чітко диференційованими епідермісами та потовщеними оболонками внутрішнього епідермісу, що характерно для сухих плодів. На зображеннях розкритих плодів (Додаток В) помітно, що розкривання відбувається у верхній половині зав'язі, вздовж вентральних швів та перегородок, що розщеплюються септицидно. Такий спосіб розкривання плоду подібний до описаного вище у представників базальних еудікотів, а також на розкривання плоду у *Reseda lutea*.

З родини **Lythraceae** досліджено будову квітки і плоду *Lythrum salicaria* та *Trapa natans*. У плоді *Lythrum salicaria* виявлено масивну центральну колонку, тонкі перегородки і стінки плоду, більша частина зав'язі сформована синасцидіатною зоною (Одінцова, 2008б). Під час розвитку плоду одношаровий ендокарпій та епідерма перегородок дерев'яніють, розкривання відбувається вздовж септ, по нездерев'яній паренхімі перегородок. При цьому центральна колонка залишається паренхімною, а перегородки відокремлюються від неї. Незважаючи на формування септицидних щілин, у зав'язі розміщуються цілісні септальні жилки. Коробочка *Lythrum salicaria* є верхня, двогніздна, септицидно-септифрагальна.

Проблеми з інвентаризацією *Trapa natans* L. s. l. в Україні є актуальним питанням у зв'язку із надмірним розростанням популяції у верхів'ях Київського та Каневського водосховищ та включенням виду у друге видання Червоної книги України (2009). Була зроблена спроба впорядкувати систематику роду *Trapa* в Україні (Дідух, Мазур, 2014), в якій автори

виділили чотири види і три різновиди роду *Trapa*, використовуючи як діагностичні зовнішні ознаки будови плоду. Плід в роді *Trapa* є добре вивченим на морфологічному й анатомічному рівнях (Ram, 1956; Graham, Graham 2014), проте існують визначення його як горіха або кістянки, а також незрозумілим є адаптивне значення соковитого шару оплодня. Дослідження хімічного складу та механічних властивостей ендокарпії *Trapa natans* показали його велику твердість і міцність (Toma et al., 2021; Huss et al., 2023).

Плід *Trapa natans* можна описати як однонасінний, нерозкритий, напівнижній піренарій (кістянкоподібний плід). Гінецей *Trapa* – димерний, з двогнізною зав'яззю та одним звисаючим насінним зачатком у кожному гнізді. Плацентацію описують як центрально-кутову (Ram, 1956), або як апікальну (Graham, Graham, 2014). У плоді розвивається лише одна насінина та зберігається одне гніздо, тому цей плід можна визначити як псевдомонокарпій. На нашу думку, такий плід може розглядатися як перехідний між верхнім горіхом (надчашолисткова частина плоду) і нижньою кістянкою – піренарієм (підчашолисткова частина плоду), що виникає в результаті формування напівнижньої зав'язі (Одінцова, Савицький, 2016). Визначення плоду *Trapa natans* як горіху, із зазначенням соковитого шару в нижній частині, частково правомірне, оскільки у верхній половині, вільній від квіткової трубки, цей плід справді відповідає структурі горіха. Найменування плоду *Trapa natans* кістянкою правомірне лише для нижньої, еволюційно найбільш молодшої частини плоду. Spjut (1994) визначав плід *Trapa natans* як псевдокістянка (pseudodrupe) і зараховував його до групи плодів-антокарпіїв, в яких при утворенні плоду беруть участь не лише плодолистки, а й прирослі тканини квіткової трубки, чашолистків або квітколожа. Пухка паренхіма з великими міжклітинниками та дрібними хлоропластами, виявлена в оплодні, характерна також для стебел і додаткових коренів *Trapa natans* (Недуха, 2015), що є адаптацією багатьох гідрофітів. Нижня підчашолисткова частина плоду може розглядатися як інтегрована із зав'яззю квіткова трубка, що несе на верхівці здерев'янілі

частини чашолистків і рубці від опадних пелюсток і тичинок. Соковита зовнішня частина оплодня відповідає зовнішній частині прирослих до маточки екстракарпеллярних тканин. Уся верхня надчашолисткова частина плоду являє собою опуклу здерев'янілу стінку зав'язі з валикоподібним нектарним диском та рубцем від опадного стовпчика. Таким чином, "кісточка" плоду формується з перикарпію, а також зі здерев'янілих тканин епікарпію (приросла квіткова трубка або гіпантій разом з провідними пучками). Тобто у плоді *Trapa natans* гістологічна диференціація оплодня здійснюється не за принципом відокремлення тканин маточки від екстракарпеллярних шарів оплодня, а за принципом функціонального зонування високоінтегрованих тканин різних органів у складі плоду. Напівнижній плід *Trapa natans* аналогічний нижньому плоду *Juglans*, в якого також спостерігається оголення однонасінної "кісточки" після розтріскування й опадання м'ясистого епікарпію.

У випадку *Trapa natans* ми спостерігаємо тип плоду, який має ознаки горіхового і кістянкового (однонасінність і відсутній механізм розкривання). Горіхові плоди вважаються похідними від коробчастих або кістянкових плодів і кінцевим результатом еволюції (Roth, 1977). Проте безпосереднім попередником плоду *Trapa natans* ми вважаємо однонасінний верхній нерозкривний плід, який, у свою чергу, утворився від верхньої коробочки. На прикладі плоду *Trapa natans* можна стверджувати можливість еволюційного переходу від горіха до синкарпної кістянки, якщо при цьому відбувається зміна положення зав'язі від верхньої до нижньої. В інших представників родини *Lythraceae* кістянкоподібні і горіхові плоди відсутні (Graham, Graham, 2014). Отримані нами дані підкреслюють необхідність розділення верхнього і нижнього типів плодів усіх базових типів як таких, що відрізняються за походженням і гістогенетичною зональністю оплодня.

Формування плоду *Trapa natans* може здійснюватися при зменшенні числа насінин у коробочці до одної, редукції механізму розкривання плоду та обростанні його соковитим покривом з квіткової трубки, яка є характерною

ознакою всіх *Lythraceae*. Формування товстої скульптурованої "кісточки" у *Trapa natans* може бути зумовлено розселенням представників роду у помірні широти з водоймами, які замерзають на зиму, коли плід перебуває у стані спокою. Цікавою особливістю плоду *Trapa* є проростання зародка через отвір, який формується на місці рубця від опадного стовчика. Подібна унікальна ознака, а саме, висипання насінин із коробочки через цей отвір, наявна і в деяких видів роду *Ludwigia* (*L. alternifolia* L.), який є базальною кладою сестринської родини *Onagraceae* і також представлений гідрофітами, поширеними іноді в помірних широтах. Унікальність плоду *Trapa natans* та його біоморфологічні особливості зумовлює необхідність проведення подальших морфологічних та біоекологічних досліджень цього виду.

Походження плодів з соковитим оплоднем часто пов'язують з ендозоохорією, яка переважно поширена серед невеликих дерев і лісових трав. Особливості біології *Trapa natans* дозволяють припустити можливість походження кістякоподібного плоду у зв'язку з водним способом життя. Соковитий шар оплодня *Trapa natans* відповідає первинній корі квітколожа, яка, як і в багатьох інших гідрофітів, потовщена і спеціалізована як тканина провітрювання, що забезпечує плавучість і автотрофне живлення квітки і молодого плоду. При переході від стану цвітіння до плодоношення ця паренхіма не змінює свої функції, а швидко руйнується і відмирає. Таким чином, "кістянковий" тип оплодня не завжди може розглядатися у зв'язку з ендозоохорією, іноді це є адаптацією до гідрохорії або дихання плоду.

Родина *Onagraceae*. Із представників родини вивчена будова гінецею і плоду в *Oenothera biennis*, *Epilobium angustifolium*, *Epilobium hirsutum*, *Circaea lutetiana* та *Circaea alpina* (Одінцова, Клімович, 2016; 2017; Одінцова, 2017; 2018). Плід у більшості представників родини *Onagraceae* визначають як нижню синкарпну чотиригніздну локуліцидну коробочку, яка розкривається шляхом відокремлення чотирьох стулок від центральної колонки. Плід *Epilobium montanum* L. було описано як *Strato-capsulae gamomarginalis*, *spargenticarpia columni-dorsicida* (Baumann-Bodenheim, 1954),

або коробочка змішаного типу: локуліцидно-септифрагальна (Hertel, 1958). На прикладі досліджених представників роду *Epilobium* було виявлено, що коробочки є багатогніздними, з міцною центральною колонкою, розкриваються завдяки формуванню дорзальних і септифрагальних щілин в підчашолистковій частині зав'язі. Внутрішні шари оплодня здерев'янілі (Kytövuori, 1972).

Анатомо-морфологічну структуру плоду *Epilobium angustifolium* та *Epilobium hirsutum* вивчали разом з Н.Клімович (Одінцова, Клімович, 2016, 2017) у межах спільного дослідження морфологічних ознак, важливих для таксономії роду *Epilobium*. В зав'язі виявили дві вертикальні зони, тому морфогенетичний тип плоду може бути визначений як нижня чотиригніздна дорзально-септифрагальна коробочка з синасцидіатною та симплікатною зонами. Особливості розкривання плоду *Epilobium* пов'язані з диференціацією перегородок на здерев'янілу дистальну частину, що відокремлюється разом із стулкою, та тонку проксимальну частину, яка залишається разом із центральною колонкою. Центральна колонка зав'язі цілісна і зберігається в центрі плоду, вентральні шви міцно зімкнуті. Здерев'яніння відбувається у внутрішній зоні мезокарпію, ендокарпій нездерев'янілий. Пізніше наші дані підтвердили турецькі колеги, які виявили у 26 таксонів *Epilobium* та *Chamaenerion* три варіанти форми поперечного зрізу плоду та використали цю характеристику для таксономічного аналізу роду (Güven et al., 2021). Плід в роді *Epilobium* відрізняється від плоду *Oenothera biennis* за формуванням септифрагальних щілин в середній частині перегородок, а не поблизу центральної колонки, як в останнього виду. У всіх досліджених нами видів дорзальні жилки подвійні, стрічкоподібні, а септальні жилки (які живлять насінні зачатки) дуже великі і складаються з двох колатеральних пучків: більшого зовнішнього та меншого внутрішнього інвертованого (ксилема орієнтована назвоні, флоема до центру).

Плід *Circaea lutetiana* L. формується з нижньої зав'язі і містить дві насінини, а в *Circaea alpina* – одну. У стінці зав'язі *Circaea lutetiana*

розміщуються чотири великих провідних пучка: дві дорзальні і дві септальні жилки, вони є цілісні (не подвійні) (Одінцова, 2017). Живлення насінних зачатків здійснюється від септальних жилок, так само, як у родах *Oenothera* та *Epilobium*. Септальні жилки є найбільшими жилками у плоді, вони формують відгалуження у перегородки, до плацент. У *Circaea lutetiana* виявлено медіанний насінний зачаток у кожному гнізді в синасцидіатній зоні зав'язі, а у *C. alpina* лише одне таке гніздо, живлення насінних зачатків в обох видів здійснюється від септальних жилок. Це означає, що псевдомономерний гінецей *C. alpina* має збережене одне гніздо з центрально-кутовою плацентою, яка розміщується на стінці зав'язі через редукцію другого гнізда.

В літературі плід *Circaea lutetiana* називають по-різному: суха двочленна кістянка, карцерула або горіх. Плід в *Circaea lutetiana* поєднує декілька ознак, не властивих у сукупності ні для коробочки, ні для горіха, зокрема, він є нерозкривний, двонасінний і двогніздний. Ми вважаємо неправильним називати плід *Circaea lutetiana* нерозкривною коробочкою, через відсутність будь-яких залишків механізму розкривання. Плід *Circaea lutetiana* не може бути названий й двонасінним горіхом, оскільки хоча горіх зрідка може бути двонасінним, але при цьому він є одnogніздним, крім того для горіха характерне значне здерев'яніння перикарпію. За Sprjut (1994), плід в *Circaea lutetiana* визначається як карцерула, – нерозкривний багатогніздний справжній плід (pericarpium) з недиференційованим оплоднем і порожниною, не повністю заповненою насінинами (напр. у *Capsicum*). Проти визначення плоду в *Circaea lutetiana* як карцерули свідчать наступні факти: він не містить вільного простору всередині і він формується з нижньої зав'язі, тобто являє собою плід-антокарпій.

Важливою ознакою для визначення типу плоду є розміщення лігніфікованих шарів клітин. Наявність у плоді *Circaea lutetiana* шару з лігніфікованих клітин у внутрішній частині мезокарпію свідчить, що цей плід є піренарієм (синкарпною кістянкою). Піренарій визначається як синкарпний

верхній, напівнижній або нижній плід, полімерний, олігомерний або псевдомономерний, з одною або рідше з двома або багатьма насінинами, оплодень в якому формує одну або кілька кісточок з лігніфікованих шарів клітин. Плід в *Circaea lutetiana* може бути похідним від коробочки з лігніфікованою внутрішньою зоною мезокарпію, яка виявлена нами в інших представників родини Onagraceae (Одінцова, Клімович 2017; Одінцова, 2018). Отже, плід в *Circaea lutetiana* є нижнім двокісточковий піренарій з лігніфікованим внутрішнім шаром мезокарпію та нелігніфікованим ендокарпієм, з центрально-кутовою плацентацією і медіанними насінними зачатками в кожному гнізді. Назви "нерозкривна коробочка", "карцерула" і "горіх" не відповідають комплексу ознак цього плоду. Цей плід є двогніздним і двонасінним нерозкривним синкарпним плодом-антокарпієм, який може походити від коробочки з таким самим типом оплодня. Плід в *Circaea alpina* може бути визначений як нижній однонасінний піренарій.

Виявлені нами особливості анатомічної структури плоду в *Oenothera biennis*, *Epilobium angustifolium*, *Epilobium hirsutum*, включно з типами трихом, наявністю ідіобластів з рафідами, розміщенням провідних пучків, васкуляризацією насінних зачатків і зонуванням оплодня, ідентичні до особливостей у видів роду *Circaea* (Додаток В). Це підтверджує актуальність використання анатомічного методу у карпоботанічному дослідженні для виявлення спільних характеристик плодів у представників близько споріднених таксонів, зокрема в межах родини Onagraceae.

Родина Malvaceae. Родина характеризується великим різноманіттям плодів, з яких ми розглянули три варіанти. Плід у *Hibiscus syriacus* L. характеризується типовою для коробочки будовою, він тонкостінний, багатонасінний, має лігніфікований ендокарпій та зірчасті лігніфіковані трихоми в екзокарпії; дорзальні жилки плодолистків подвійні, що відповідає дорзальному розкриванню плоду. На поверхні недозрілого плоду помітні дорзальні борозенки. Розходження стулок плоду забезпечується розкриванням вентральних швів плодолистків у симплікатній зоні. Таким

чином, плід можна визначити як верхню п'ятигніздную багатонасінну коробочку з синасцидіатною та симплікатною зонами і дорзовентральним розкриванням.

Морфоанатомічна структура зав'язі *Tilia cordata* Mill. досліджена у зв'язку з різними визначеннями назви плоду у роді *Tilia*, зокрема, карцерула, псевдокрилатка (Spjut, 1994), однонасінний горіх (Bayer, Kubitzki, 2003), 1-2 гніздний горішок, утворений від коробочки (Екофлора., 2010). Дослідники виявляли лігніфікацію оплодня без зазначення, в яких шарах вона наявна (Wu et al., 2023). За нашими даними, плід *Tilia cordata* є верхній, однонасінний, одногніздний, який на ранніх стадіях розвитку має структуру піренарію: зовнішній паренхімний і здерев'янілий внутрішній шари оплодня. Особливістю плоду є зміна структури зав'язі при переході від квітки до плоду (Рис. 3.2.1, с.130), яка дозволяє припустити, що предковим типом плоду був п'ятигніздний коробчастий або нерозкривний плід.

Серед представників з дробними плодами ми дослідили плід *Malva sylvestris* L. Виявили, що однонасінні мерикарпії цього виду розміщуються довкола центральної колонки одним колом у кількості 9-10 і мають здерев'янілі 2-3 внутрішні шари оплодня, які нерівномірно переходять у тонкостінну паренхіму зовнішнього шару. Насінини кріпляться в медіанному положенні в синасцидіатній зоні зав'язі. Їхні бічні поверхні злиті між собою, так що при розпаданні плоду формуються септицидні щілини та руйнується центральна колонка (рис. 8.5.1). Отже, спільними характеристиками різних типів плодів у представників *Malvaceae* є здерев'янілий багат шаровий ендокарпій, наявність синасцидіатної зони, 5-гніздна або багатогніздна зав'язь.

Інші представники розид. Для *Reseda lutea* L. зазначалось, що плід коробочка, яка розкривається апікально (Takhtajan, 2009) або коробочка з отвором (gaping capsule) (Kubitzki, 2003). На думку Р.Сп'юта (Spjut, 1994), плід у *Reseda lutea* називається піксидій. Піксидій – це коробчастий плід, який розкривається поперечною щілиною або кільцевою щілиною, або

апикальною порою, або базальною порою на кожному плодолистику, в результаті чого всі гнізда об'єднуються в єдиний отвір (Spjut, 1994). За нашими даними, розкривання плоду в *Reseda lutea* здійснюється вздовж вентральних швів, розміщених на неопадних стилодіях. Гінецей в *Reseda lutea* вважається паракарпним, відповідно, плаценти розміщені по краях плодолистків і належать одночасно двом зрослим плодолисткам. Приймочки в *Reseda lutea* розміщуються на радіусах верхівок плодолистків і чергуються з плацентами. В літературі описані три типи приймочок у зросло-плодолистковому гінецеї. Карінальні приймочки розміщені на радіусах плодолистків. Комісуральні приймочки розміщені на радіусах швів між плодолистками і відповідають двом половинкам, які належать сусіднім плодолисткам (Eames, 1961). Комісуральні приймочки найбільше поширені в паракарпних гінецеях. Наші дані підтверджують точку зору, що в *Reseda lutea* спостерігаються карінальні приймочки, на відміну від літературних даних, де вказано для родини Resedaceae комісуральні приймочки (Eames, 1961). Наші дослідження уточнюють морфологічні характеристики і розкривання плоду в *Reseda lutea*, а саме встановлено, що паріетальні плаценти розміщуються в ребрах плоду, а приймочки – між ребрами (у медіанних площинах плодолистків), тобто карінальні. Розкривання коробочки *Reseda lutea* здійснюється по вентральних швах плодолистків, які у зрілій коробочці розміщені в горизонтальній площині на даху коробочки через зміну пропорцій зав'язі і стилодіїв. Оплодень коробочки малочаровий, не містить здерев'янілих шарів клітин. Плід в *Reseda lutea* слід називати верхньою одногніздною (паракарпною) тримерною коробочкою, яка розкривається вентрально вздовж неопадних стилодіїв з утворенням трипроменевої апікальної щілини.

5.4. Каріофіліди та астериди

Із представників каріофілід ми дослідили анатомічну структуру плоду *Silene baccifera* (Caryophyllaceae) та *Viscum album* (Santalaceae), а також

структуру зрілого плоду *Portulaca oleracea* (Portulacaceae) та *Phytolacca acinosa* (Phytolaccaceae), які будуть розглянуті у підрозділі 6.5.

Наші дослідження вперше дозволили виявити здерев'яніння екзокарпії *Silene baccifera* (Додаток В), що суперечить визначенню цього плоду як ягоди. Це ягодоподібний верхній тричленний нерозкривний плід зі здерев'янілим зовнішнім шаром оплодня, з лізованими перегородками (Головка та ін., 2024). Цей плід чорніє при дозріванні та імовірно поширюється птахами (орнітохорно). Такий тип плоду можна класифікувати як амфісарку – нерозкривний плід з твердим зовнішнім шаром і паренхімним внутрішнім шаром (Sprjut, 1994). Про походження цього плоду від коробочки свідчить наявність дорзальних борозенок з внутрішнього боку оплодня та більш виражена лігніфікації у верхній частині плоду, де формувались щілини розкривання.

За нашими спостереженнями, плід у *Viscum album* однонасінний, але його оплодень не весь соковитий, що повинно бути у плоду ягоди (додаток В). Реакція тканин оплодня з флороглюцином і хлоридною кислотою вказує на наявність тонкого здерев'янілого ендокарпії, який сформований з декількох рядів волокон, розміщених в різних напрямках. Тому ми вважаємо плід *Viscum album* нижнім однонасінним ягодоподібним піренарієм з тонкою кісточкою (однонасінний базовий тип плоду).

Родина *Hydrangeaceae*. Морфо-анатомічну будову та розкривання плоду ми дослідили у *Philadelphus coronarius*, *Deutzia scabra* та у чотирьох таксонів роду *Hydrangea* з колекції ботанічного саду Львівського національного університету імені Івана Франка (Додаток В). Дослідження проводили спільно з К.Волкотруб (Волкотруб, Одінцева, 2021; 2023). Родина *Hydrangeaceae* зараз розглядається в межах порядку *Cornales* серед клади астерид (APG IV, 2016). Попередньо родину розглядали у складі родини *Saxifragaceae* як окрему трибу (Eichler, 1878; Бордзіловський, 1953), або в межах порядків *Saxifragales* (Takhtajan, 1980) чи *Rosales* (Cronquist, 1981). Коробчасті плоди в досліджених видів нижні або напівнижні, 2-4 гніздні, з

синасцидіатною і симплікатною зонами гінецея, багатонасінні, здерев'янілі, розкриваються різними способами. З'ясувалось, що плід у *Philadelphus coronarius* напівнижній, розкривається спочатку дорзивентрально, потім також септицидно, зверху вниз; щілини розкривання продовжуються на підчашолисткову ділянку зав'язі. Після розкривання оплодєнь розшаровується, звільняючи внутрішній здерев'янілий шар (Волкотруб, Одінцова, 2021). Для *Deutzia scabra* виявлено, що коробочка нижня, тричотиригнізна, розкривається септицидно-септифрагально знизу до верху, стулками, які залишаються з'єднаними вгорі. Плід у роді *Hydrangea* – багатонасінна коробочка, що розкривається на верхівці між стилодіями (Hufford, 2004), при чому у частини видів зав'язь є повністю нижня (дах зав'язі плоский), або напівнижня (опукла верхня частина зав'язі, від половини її висоти і вище, розміщена над чашолистками). Ми виявили, що коробочка у видів роду *Hydrangea* має центрально-осьову або парієтальну плацентацію, з неопадними стилодіями та септицидно-вентральним надчашолистковим способом розкривання (Волкотруб, Одінцова, 2023). При цьому, у більшості джерелах наведена характеристика плодів в роді *Hydrangea* як розкривання між стилодіями (interstylar dehiscence) (Gaertner, 1788; Hufford, 2001; 2004; Morozowska et al., 2012). Це відповідає тільки другому варіанту, виявленому нами – септицидному. Інший спосіб розміщені щілини розкривання плоду – вздовж вентральних швів плодолистків на внутрішній поверхні стилодіїв, слід позначити вентральним, на противагу до септицидного розкривання між стилодіями. Іноді обидва способи розкривання поєднуються, подібно до розкривання плоду у видів роду *Hypericum*. Інша виявлена характеристика плоду *Hydrangea*, це розміщення щілини розкривання у верхній (надчашолистковій) ділянці зав'язі, тобто так, як у плоді з верхньою зав'яззю. Виявлені нами характеристики плоду *Hydrangea* слід розглядати як риси примітивності для родини Hydrangeaceae, пов'язані з наявністю вільних та неопадних стилодіїв і напівнижньої зав'язі. Розкривання плоду у *Deutzia scabra* є найбільш просунутим варіантом,

оскільки відбувається в підчашолистковій ділянці зав'язі знизу вгору. Для коробочок Hydrangeaceae характерна значне здерев'яніння внутрішньої зони оплоддя.

Родина *Campanulaceae*. Морфо-анатомічну будову та розкривання плоду у представників родини Campanulaceae флори України досліджували спільно з Р.Андрейчук (Andreychuk, Odintsova, 2019; 2021; Andreychuk et al., 2020; Андрейчук, Одінцова, 2020; 2021a; 2021b; 2022; Odintsova et al., 2024). Нижня зав'язь та коробчасті плоди є спільними ознаками для родини Campanulaceae (Eichler, 1875; Schönland, 1894; Lammers, 2007; Stevens, 2017). У кладах підродини Campanuloideae описана значна різноманітність структури плодів, а саме консистенції, розкривання, кількість плодолистиків, положення зав'язі та кількість насінин (Lammers, 2007). Використання карпологічних ознак залишалось суперечливим у систематиці родини протягом XIX-XX століть, див. підрозділ 1.3.4 (Андрейчук, Одінцова, 2020). У трибах Cyanantheae та Wahlenbergieae підродини Campanuloideae плоди переважно являють собою локуліцидні коробочки, що розкриваються верхівковими стулками, або ж ягоди (Cyanantheae, *син.* Platycodoneae) (Wang et al., 2014). У Wahlenbergieae плід іноді розкривається порами або кришечкою. У трибі Campanuleae плід зазвичай являє собою порицидну коробочку, що розкривається через бічні пори або тріщини, або не розкривається (Schönland, 1894; Eddie et al., 2003; Lammers, 2007; Roquet et al., 2008; Hong, Wang, 2015; Andreychuk, Odintsova, 2020). Для дослідження обрали представників підродини Campanuloideae: *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC. (триба Cyanantheae), *Jasione montana* L. (триба Wahlenbergieae; див. Eddie et al. 2003; Cosner et al. 2004), *Adenophora liliifolia* (L.) A. DC., *Asyneuma canescens* (Waldst., Kit.) Griseb., Schenk *Campanula latifolia* L., *Campanula alpina* Jacq. (триба Campanuleae) (Додаток В).

Розташування пор поблизу основи плоду або вище середини його висоти корелює з просторовою орієнтацією плоду та вважається адаптацією до балістохорії (Candolle de, 1830; Kindermann, 1911; Roth, 1977; Pijl, 1982;

Leins, Erbar, 2010; Niu et al., 2016). Зокрема, прямостоячі коробочки розкриваються у верхній половині, тоді як повислі плоди мають пори поблизу основи плоду. Цей факт був використаний для діагностики секцій *Rapunculus* Boiss. та *Medium* Tourn. роду *Campanula* (Boissier, 1875; Schönland, 1894). Плоди *Campanula* та споріднених родів триби Campanuleae відкриваються через серпоподібну щілину в стінці плоду, яка утворена спеціальною тканиною всередині плоду (нім. die Sklerenchymmassen), що рухається під час висихання та пробиває стінку плода, тим самим дозволяючи розсіювати насіння (Beck, 1885; Kindermann, 1911). Цей тяж здерев'янілої тканини був названий "аксікорном" А.Колаковським, який припустив, що це видовжений орган всередині зав'язі (між центральним стовпчиком і перегородками), що складається з здерев'янілих клітин паренхіми (Лакоба, 1986). Жодного відхилення від нижньої зав'язі у роді *Campanula* досі не було зареєстровано (Schönland, 1894; Вісюліна, 1961; Lammers, 2007; Roquet et al., 2008; Дремлюга, 2009; 2013а, 2013б; Mansion et al., 2012; Crawl et al., 2016; Liveri et al., 2019).

Ми вирішили порівняти морфоанатомічну структуру та розкривання плоду в різних представників триби Campanuleae. Для цього проаналізували внутрішню структуру та розкривання плодів в *Asyneuma canescens*, *Adenophora liliifolia*, *Campanula latifolia* та *Campanula alpina* і виявили значну схожість у формуванні отворів у стінці коробочки за допомогою аксікорну. Аксікорн ми розглядали як гістологічну структуру перегородок зав'язі, що складається зі здерев'янілої паренхіми, а в деяких випадках і зі стінки зав'язі, яка зазнала ранньої диференціації під час морфогенезу квітки-плоду. Наше визначення аксікорна більше подібне до того, що запропонувала І.Рот (Roth, 1977), яка не використовувала термін "аксікорн", ніж до визначення, запропонованого А.Колаковським (1985), який назвав аксікорн "спеціалізованим органом" всередині зав'язі. Механізм розкривання плоду у роді *Campanula* був детально вивчений раніше (Beck, 1885; Kindermann, 1911; Roth, 1977; Лакоба, 1986). Вигинання аксікорна забезпечується

різноорієнтованим розташуванням здерев'янілих клітин, які деформуються в різних напрямках (Roth, 1977).

Аксікорни відокремлюються від центральної колонки септифрагальними щілинами та утворюють півмісяцеві щілини в стінці плоду своїм дистальним кінчиком (носіком). У нашому дослідженні ми виявили аксікорни у вигляді поздовжніх смуг здерев'янілої паренхіми перегородок зав'язі у типового виду роду *Campanula* – *C. latifolia* L. (секція *Medium*) (Andreychuk, Odintsova, 2019). У флорі України наводять 31 вид роду *Campanula* (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999), розподілених на секції *Rapunculus* та *Medium* (Вісюліна, 1961; Дремлюга, 2009).

Також ми виявили ознаки гінецея і плоду, спільні в межах підродини *Campanuloideae*: синасцидіатна та симплікатна зони у зав'язі, багатонасінна лопатева плацента, розміщена в середній частині зав'язі, прикріплена вузькою перемичкою на межі двох зон, неопадні чашолистки, наявність нездерев'янілого ендокарпію (Андрейчук, Одінцова, 2021б). Ми припускали, що всі представники секції *Medium* мають однаковий спосіб розкривання плоду, зумовлений довгими аксікорнами та базальними отворами, проте лише кілька видів раніше досліджувалися анатомічно (Beck, 1885; Kindermann, 1911; Лакоба, 1986).

Було виявлено три варіанти здерев'яніння паренхіми плоду *Campanuloideae* (Рис. 5.4.1): (1) у внутрішній зоні мезокарпію та у перегородках плоду (*Platycodon grandiflorus*); (2) лише у проксимальній частині перегородок, у вигляді вертикального тяжа вздовж усієї довжини плоду (*Jasione montana*, *Adenophora liliifolia* та види секції *Medium* роду *Campanula*); (3) у верхній частині перегородок плоду, у вигляді косо вниз направленою тяжа, від центру до стінки плоду (*Asyneuma canescens* та види секції *Rapunculus* роду *Campanula*) (Андрейчук, Одінцова, 2021б).

Виявлено формування отворів розкривання у надчашолистковій (верхній) ділянці зав'язі апікальними стулками у *Platycodon grandiflorus*, *Jasione montana*, *Lobelia erinus*, та у підчашолистковій (нижній) ділянці зав'язі

у видів роду *Campanula*, *Adenophora liliifolia*, *Asyneuma canescens*, *Phyteuma spicatum* (Рис. 5.4.1) (Андрейчук, Одінцова, 2021а). Розкривання плоду у надчашолистковій ділянці ми вважаємо вихідним способом розкривання для Campanulaceae, порівняно з розкриванням плоду півмісяцевими щілинами в підчашолистковій ділянці плоду.

Плід у *Campanula latifolia* було описано як нижня тригніздна коробочка з септифрагально-півмісяцевим розкриванням (Andreychuk, Odintsova, 2019). У *Campanula latifolia* та *Adenophora liliifolia*, як і у більшості представників Campanuleae, на преантетичній стадії утворюються три (рідко чотири, залежно від кількості плодолистків) заглиблення в стінці зав'язі на місці майбутнього розкривання (Andreychuk, Odintsova, 2019; 2021а).

Особливості розкривання плоду, невідомі раніше, були виявлені у *Campanula alpina*, який росте у Східних Альпах, Карпатах та на Балканах, на альпійських, субальпійських та субнівальних луках (Schönland, 1894; Вісюліна, 1961; Ronikier et al., 2008). Плоди *Campanula alpina* великі, кулясті, звисають на вигнутих квітконіжках, розкриваються біля основи; опушення складається з поодиноких шорстких трихом (Дремлюга, 2013). Вид добре відрізняється від інших видів дзвоників за листками, системою пагонів і поширенням у скелястих альпійських оселищах (Ronikier, Zalewska-Galosz, 2014), тому ознакам плодів не надавалось таксономічної значущості. Як виявили наші дослідження, на відміну від інших видів роду, у *Campanula alpina* лише базальна частина зав'язі є зрослою з чашечкою, формуючи розширену основу зав'язі (Андрейчук, Одінцова, 2022; Odintsova et al., 2024).

Існує принципова подібність будови плоду та розкривання у *C. alpina* та *C. latifolia* в таких аспектах: квітка та плід повислі; зав'язь має три (у *C. alpina* також чотири) гнізда; центрально-кутова плацента розташована вище середини висоти гнізда; перегородки тонкі; аксикорни поздовжні, розміщені на внутрішньому краї перегородок, які межують з центральною колонкою; простягаються від самої основи коробочки до верхнього краю плаценти; отвори в стінці коробочки округлі, вони розвиваються між жилками поблизу

квітконіжки за допомогою аксикорна, що викривляється назовні. Розкривання плоду у *C. alpina* також відбувається через септифрагальні та півмісяцеві щілини (Odintsova et al., 2024), так само як в *Campanula latifolia*. Головна відмінність полягає в тому, що зав'язь більшою частиною верхня, отвори розміщені в горизонтальній базальній ділянці зав'язі, а клапани оплодня з аксикорнами загинаються всередину зав'язі.

Немає ніяких припущень щодо еволюції положення зав'язі серед *Campanuleae*, оскільки до нашої праці для цієї триби була наведена лише нижня зав'язь. Функціональне значення зміни положення зав'язі в *Campanula alpina* може бути пов'язане з добором на механізм запилення або спосіб дисемінації. Особливістю *C. alpina* є згинання аксикорнів всередину зав'язі під час розкривання плоду. Відхилення положення зав'язі від нижньої може бути згодом підтверджено і для інших споріднених видів роду *Campanula* з повислими плодами.

Основні відмінності між коробочками *C. alpina* та *C. latifolia* полягає у положенні зав'язі та загортанні фрагмента оплодня, обмеженого півмісяцевою щілиною (рис. 5.4.2). Зокрема, у *C. alpina* зав'язь здебільшого верхня, отвори розташовані на горизонтальній основі зав'язі, а стулки вигинаються всередину зав'язі, таким чином деформуючи або руйнуючи перегородку. У *C. latifolia*, як і у більшості видів *Campanula*, зав'язь повністю нижня, отвори розташовані на опукло-вертикальній стінці зав'язі, а стулки вигинаються назовні зав'язі під час розкривання (рис. 5.4.2). В обох видів, *C. alpina* та *C. latifolia*, як і у більшості *Campanuleae*, отвори знаходяться в нижній частині зав'язі, що свідчить про високий рівень епігінії, коли механізм розкривання формується в тканинах складного походження (плодолистки та приросла чашечка). Під час морфогенезу плоду у *C. alpina* ми спочатку можемо спостерігати злегка опуклу основу зав'язі, яка на пізніх стадіях дозрівання плодів стає плоскою. Це може бути наслідком більш просунутого рівня епігінії на ранніх стадіях онтоморфогенезу плодів. Отже,

гіпогінний (або майже гіпогінний) стан у *C. alpina* ми вважаємо реверсією від епігінного (Odintsova et al., 2024).

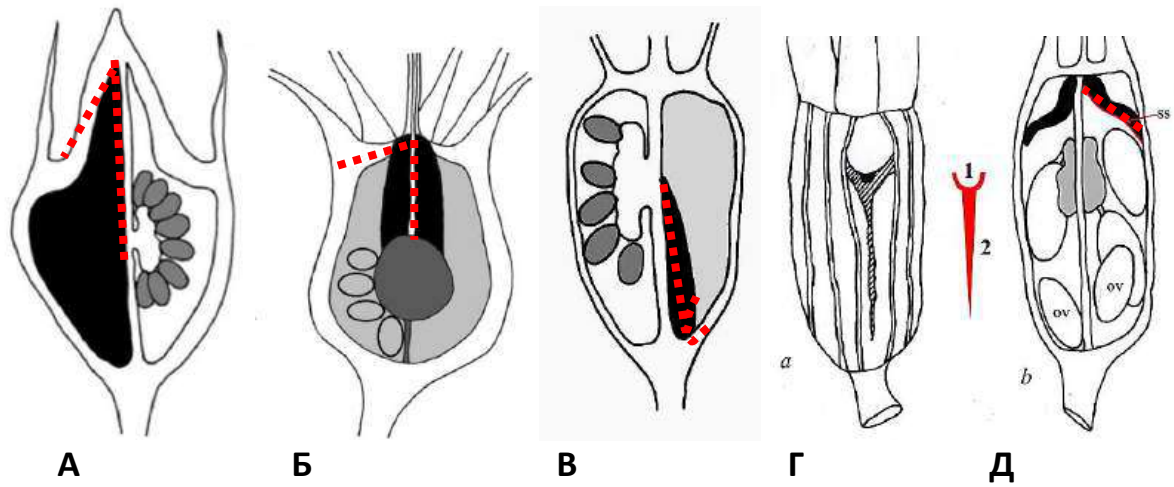


Рис. 5.4.1. Характер здерев'яніння та розкривання плоду у *Platycodon grandiflorus* (А), *Jasione montana* (Б), *Adenophora liliifolia*, пониклий плід (В), *Asyneuma canescens* (Г, Д)

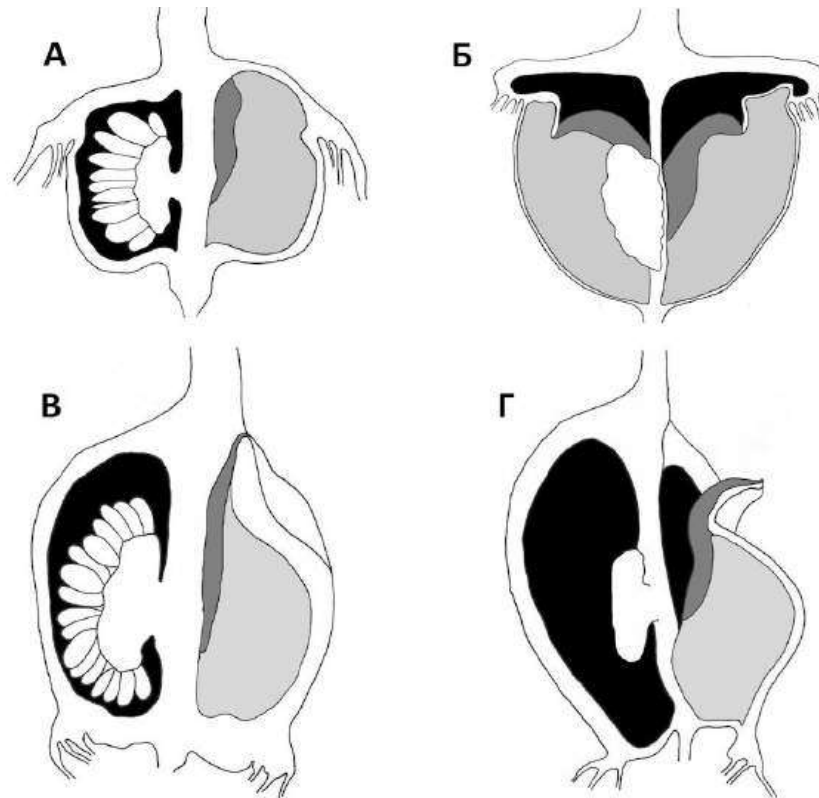


Рис. 5.4.2. Розкривання повислої коробочки у *Campanula alpina* Jacq. (А, Б) порівняно з *C. latifolia* L. (В, Г) (Odintsova et al., 2024): коробочка до розкривання (А, В), коробочка, що розкривається (Б, Г); на В коробочка чотиричленна; аксикорн темно-сірого кольору, перегородка світло-сіра.

Плід у *C. alpina* можна визначити як септифрагальну-півмісяцеву коробочку, як у *C. latifolia* та інших дзвоникових. Раніше її називали порицидною коробочкою (Lammers, 2007; Takhtajan, 2009; Mansion et al., 2012), або навіть цератієм (ceratium), коробчастим плодом, що розкривається шляхом відділення або розриву шарів оплодня, або ендокарпом, що розкривається, з неопадними частинами, перегородками, плацентами, колонкою, рамкою тощо (Spjut, 1994).

Інший тип плоду, за Spjut (1994), септифрагальна коробочка, має центральну колонку, відсутність рамки та перегородки, що розриваються поблизу центральної колонки. Таким чином, визначення септифрагальної коробочки краще відповідає плоду *Campanula*, якщо дуже точно дослідити структуру плоду та його розкривання.

Верхня зав'язь у *Campanula alpina* subsp. *alpina* може також бути характерною для *C. alpina* subsp. *orbetica*, (рис. 6 В у Ronikier, Zalewska-Galosz, (2014). Верхня зав'язь у плоді *C. alpina* добре помітна на малюнках ботаніків XVIII – початку XIX століть (Jacquin, 1774; Sturm, 1830); її також описав Н. Жакен: "Capsula supera, subrotunda, obtusa, glabra, trilocularis, in maturitate trifariam perforatur ad basin" [Коробочка верхня, підокругла, тупа, гола, тригніздна, у зрілості з трьома порами біля основи] (Jacquin, 1774, с. 12). Відсутність згадки про незвичайне положення зав'язі у добре відомого європейського виду *C. alpina* іншими дослідниками можна пояснити відсутністю таксономічних проблем щодо цього виду. Дослідники флори лише характеризували цей вид як такий, що має коротку трубку чашечки (Вісюліна, 1961), без визнання того, що трубка чашечки є важливою частиною нижньої зав'язі. Іншою причиною ігнорування положення зав'язі є наявність придатків чашечки, що покривають зав'язь, таким чином приховуючи її від зовнішнього погляду. Наприклад, згідно з нашими спостереженнями (неопубліковані дані), зав'язь у *C. sibirica* L. є напівнижчою, покритою придатками чашечки. Однак у попередніх дослідженнях будови та поширення плоду у *C. sibirica*, *C. taurica* Juz. та *C.*

talievii Juz. плід визначався як повністю нижня коробочка (Мирошниченко, 2014).

Напівнижню або майже верхню зав'язь можна прослідкувати на ілюстраціях у цифрових базах даних і опублікованих дослідженнях інших таксонів *Campanula* секції *Medium*. У деяких філогенетичних дослідженнях (Borsch et al., 2009) *C. alpina* утворює сестринську кладу з *C. hofmannii* (Pantan.) Greuter, Burdet. В іншому дослідженні наведена клада *C. alpina*, *C. hofmannii*, *C. medium* L., *C. speciosa* Pourr. та *C. alpestris* All. (Mansion et al., 2012). Як видно з бази даних GBIF (<https://www.gbif.org/>), зав'язь не багато простягається під чашечкою і тому може виявитися над місцем прикріплення чашечки та прихованою віночком у деяких видів *Campanula*, наприклад, у *C. speciosa* (<https://www.gbif.org/occurrence/4046497846>); у *C. alpestris* (<https://www.gbif.org/occurrence/731858318>; <https://www.gbif.org/occurrence/1935668433>; <https://www.gbif.org/occurrence/3963231173>), а також у *C. hofmannii* (<https://www.gbif.org/occurrence/3768451332>; <https://www.gbif.org/occurrence/2242414148>).

Незначні розміри зав'язі можуть свідчити про напівнижню або майже верхню зав'язь, виявлену на рисунках та фотографіях квіток і плодів *Campanula speciosa* subsp. *speciosa* (під назвою *C. allionii* Lapeyr.) (Schönland, 1894); *C. speciosa* (Roquet et al., 2008), *C. hofmannii* (Schlatti, Eberwein, 2016). Найближчими родичами *C. alpina*, за Вісюліною (1961), є *C. aucheri* A.DC. (= *C. saxifraga* subsp. *aucheri* (A.DC.) Ogan.) та *C. argunensis* Rupr. (= *C. saxifraga* subsp. *argunensis* (Rupr.) Ogan.). Обидва види ростуть у Кавказьких горах. Інші кавказькі таксони *Campanula* також представлені в базі даних GBIF на стадії цвітіння, зі слабо вираженою зав'яззю під чашечкою: *C. aucheri* A. DC. (= *C. saxifraga* subsp. *aucheri* (A.DC.) Ogan.) (<https://www.gbif.org/occurrence/3439617193>); <https://www.gbif.org/occurrence/3439624168>, та *C. argunensis* Rupr. (= *C. saxifraga* subsp. *argunensis* (Rupr.) Ogan.) (<https://www.gbif.org/species/5410314>). Усі вищезгадані види належать до секції *Medium* і можуть бути близькоспорідненими (Roquet et al., 2008;

Borsch et al., 2009; Mansion et al., 2012). Більшість цих видів мають повислі плоди та чашечку з придатками. Верхню або майже верхню зав'язь для цих таксонів в майбутньому можна розглядати як специфічну ознаку або потенційну синапоморфію для ймовірної клади.

Нижня зав'язь, імовірно є синапоморфією для клади Campanulidae, а коробчастий плід вважається вихідним для порядку Asterales (Stull et al., 2018). У Campanulaceae гінецей є ізомерним або олігомерним (3-5-мерним), плодолистки зрослі, кількість насінних зачатків переважно висока, а зав'язь варіює від верхньої до нижньої (Lammers, 2007). Хоча еволюцію квітки у Campanulaceae досліджували з точки зору біогеографії та геноміки, щодо еволюції положення зав'язі не було поставлено жодних питань (Crowl et al. 2016). Нижня зав'язь у Campanulaceae, як вважається, має апендикулярне походження, тобто є результатом еволюційного злиття плодолистків із зрослолистковою чашечкою, що було підтверджено даними морфології квітки, васкулярної анатомії та органогенезу у *Downingia bacigalupii* Weiler (Kaplan, 1967). Напівнижні та верхні зав'язі були виявлені у представників базальних триб Wahlenbergiaee та Platycodoneae (Schönland, 1894; Lammers, 2007), а також у під родині Lobelioideae родини Campanulaceae. Цікаво, що у *Cyclocodon* Griff. ex Hook.f., Thomson та *Campanumoea* Blume (= *Codonopsis* Wall.) з триби Platycodoneae чашолистки кріпляться біля основи зав'язі, а плід - ягода (Wilde et al., 2012). На відміну від цього, у трибі Campanuleae до нашого дослідження наводилась лише нижня зав'язь (Schönland, 1894; Lammers, 2007; Roquet et al., 2008).

Докази зміни положення зав'язі від нижньої до верхньої раніше були наведені для низки родин з різним положенням зав'язі, а саме: Araliaceae, Asphodelaceae, Begoniaceae, Bromeliaceae, Campanulaceae, Dichapetalaceae, Flacourtiaceae, Haemodoraceae, Memecylcaceae, Melastomataceae, Rhamnaceae, Rhizophoraceae, Rubiaceae, Saxifragaceae, Vochysiaceae (Soltis et al., 2003; Basso-Alves et al., 2017).

В одному з перших записів про зміну положення зав'язі з нижнього на верхнє у *Tetraplasandra gymnocarpa* (= *Polyscias gymnocarpa* (Hillebr.) Lowry, G.M.Plunkett) (Araliaceae) припустили дві можливі причини цієї еволюційної події: (а) ізоляцію предків від хижаків, що харчуються квітами, та (б) відбір для збільшення ауткросингу (Eyde, Tseng, 1969). Зміна положення зав'язі до гіпогінії у *Wachendorfia* Burm. ex L. (Haemodoraceae) ймовірно пов'язана зі зміною механізму запилення (Simpson, 1998). У *Lithophragma* (Nutt.) Torr., A.Gray (Saxifragaceae) було наведено майже верхню зав'язь, яку назвали "псевдоверхньою" (як імітація верхньої зав'язі, але яка не є гомологічною за розвитком зі справжньою верхньою зав'яззю, що утворюється за гіпогінним планом будови). Ця зав'язь є результатом двонаправленої еволюції положення зав'язі та його зміщення в один або інший бік (Kuzoff et al., 2001).

Різноманітні варіанти положення зав'язі у *Lithophragma* виникають через алометричні зрушення у швидкості поздовжнього росту тканин в нижній та верхній частинах зав'язі (Soltis, Hufford, 2002). Однією з причин цього зміщення до верхньої зав'язі може бути відбір запилювачами, які вставляють яйцеклад у верхню частину зав'язі під час відвідування квітки (Soltis, Hufford, 2002). Зміщення до більш вираженої верхньої зав'язі можливо описано у *Melaleuca* L. (Myrtaceae) як прояв загальної редукції розмірів квіток та плодів (Stepanova, 2002). У Melastomataceae функціональні наслідки варіації положення зав'язі залишаються погано вивченими, автори пропонують пояснення дією добору запилювачами, або особливостями розкривання плодів (Basso-Alves et al., 2017).

Дані, отримані із зображень стиглих і розкритих плодів, можуть бути дуже корисними для вивчення механізму розкривання плоду в цьому випадку, але такі дані є нечисленими (див. https://ukrbin.com/show_image.php?imageid=126339; https://ukrbin.com/show_image.php?imageid=263428; https://ukrbin.com/show_image.php?imageid=121592). Поки що не було запропоновано жодних аргументів щодо еволюції вторинної гіпогінії у *Campanula*, оскільки це перша знахідка гіпогінії у цьому роді (Odintsova et

al., 2024). Як і в інших покритонасінних рослин зі реверсією до гіпогінії, функціональне значення та селективна перевага зміненого положення зав'язі у *C. alpina* залишаються нез'ясованими.

Підсумки розділу 5

На підставі аналізу отриманих нами даних з морфолого-анатомічної будови гінецею та плоду у представників 17 родин покритонасінних флори України виявлено нові факти щодо будови гінецею на преантетичній та постантетичній стадіях, зокрема щодо вертикальної зональності гінецею, гістологічної структури стінки зав'язі, провідної системи, способу розкривання плоду. Виявлено, що особливості будови гінецею на преантетичній стадії мають значення для вивчення характеристик плоду, а досліджуючи структуру плоду, навпаки, можна з'ясувати деякі ознаки гінецею (вертикальну зональність, тип плацентації), якщо структура плоду зберігає можливість проведення мікроскопічних досліджень. Для низки видів уточнений базовий тип плоду з огляду на особливості гістологічної структури оплодня. Уточнена вертикальна зональність гінецею представників однодольних з родин Hydrocharitaceae, Amaryllidaceae, Iridaceae та Asparagaceae, які характеризуються наявністю або відсутністю септального нектарника. У деяких видів виявлена пухка паренхіма в стінці зав'язі на преантетичній стадії.

Вперше виявили тип коробочки з вентральним розкриванням, яка характеризується наявністю вільних неопадних стилодіїв. У зав'язі коробчастих плодів встановлено наявність подвійних дорзальних або септальних жилок, як адаптації до формування дорзальних або септицидних щілин розкривання, відповідно. В родині Onagraceae виявлено лігніфікацію внутрішньої зони мезокарпію у представників з коробчастими і піренарієвими плодами та транс-септальне живлення насінних зачатків на відміну від сестринської родини Lythraceae з лігніфікованим ендокарпієм та центрально-осьовим живленням насінних зачатків. Встановлено, що

розкривні плоди можуть не мати лігніфікованих шарів в оплодні, а також можуть містити багато провідних пучків, подібно до соковитих плодів. В представників родини *Campanulaceae* виявлено стабільність гістологічної структури оплодня і участь лігніфікованих тканин перегородок зав'язі у розкриванні плоду. Із застосуванням морфогенетичного підходу виявлено реверсію положення зав'язі від нижньої до верхньої у *Campanula alpina*.

Використані джерела для розділу 5:

Одінцова 2008а; Ізмест'єва, Одінцова, 2010; Одінцова, Клімович, 2016; 2017; Одінцова, Савицький, 2016; Одінцова, 2017; 2018; Odintsova, Fishchuk, 2017; Fishchuk, Odintsova, 2020; Andreychuk, Odintsova, 2019; 2021; Andreychuk et al., 2020; Андрейчук, Одінцова, 2021а; 2012б, 2022; Волкотруб, Одінцова, 2021; 2023; Семеренко, Одінцова, 2021; Скірка, Одінцова, 2022; Odintsova, Khomei, 2023; Головка та ін., 2024; Odintsova et al., 2024

РОЗДІЛ 6.

АНАЛІЗ МОРФОГЕНЕЗУ ПЛОДІВ У КЛАСАХ І ПІДКЛАСАХ
ПОКРИТОНАСІННИХ ФЛОРИ УКРАЇНИ

В цьому розділі на підставі укладених анотованих списків типів плодів для покритонасінних рослин флори України (додаток Г) проаналізовано морфологічне різноманіття гінецею та плоду у систематичних групах базальні покритонасінні, однодольні, базальні еудікоти, розиди, каріофіліди та астериди; проведена кількісна оцінка типів плодів у родин, родах і видах перелічених систематичних груп, створені карпологічні спектри за розподілом базових типів плодів, описаних у розділі 2.4.

6.1. Базальні покритонасінні

Базальні покритонасінні (early angiosperms; нім. die basale Ordnungen) – це парафілетична група рослин до розгалуження еудікотів та монокотів (APG IV, 2016), видове різноманіття якої становить 4% у світовій флорі (Kadereit et al., 2014). У цій групі виділяють ANA-граду та кладу магноліїд (Рис. 6.1.1). Для флори України базальні покритонасінні запропоновано розглядати як клас Magnoliopsida Brongn., представлений підкласами Nymphaeidae J.W.Walker ex Takht. та Magnoliidae Novak ex Takht. (Мосякін, 2013), які охоплюють сім родин. Відповідно до Чеклісту флори України (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999), серед базальних покритонасінних представлено 13 родів і 32 видів. До природної флори належать представники родин Nymphaeaceae та Aristolochiaceae, позаяк *Laurus nobilis* L. (Lauraceae) інколи дичавіє і натуралізується в місцях попереднього культивування (Мосякін, 2013). Частка видового різноманіття базальних покритонасінних становить близько 0,55% флори судинних рослин України і 0,4% від базальних покритонасінних світової флори. Це найменше видове різноманіття в межах основних клад покритонасінних (порівняно з однодольними та еудікотами), що зумовлює

низьку активність у вивченні цієї групи в Україні; однак ця група має велике наукове значення як найдавніші представники квіткових рослин, що мешкають на території дослідження.

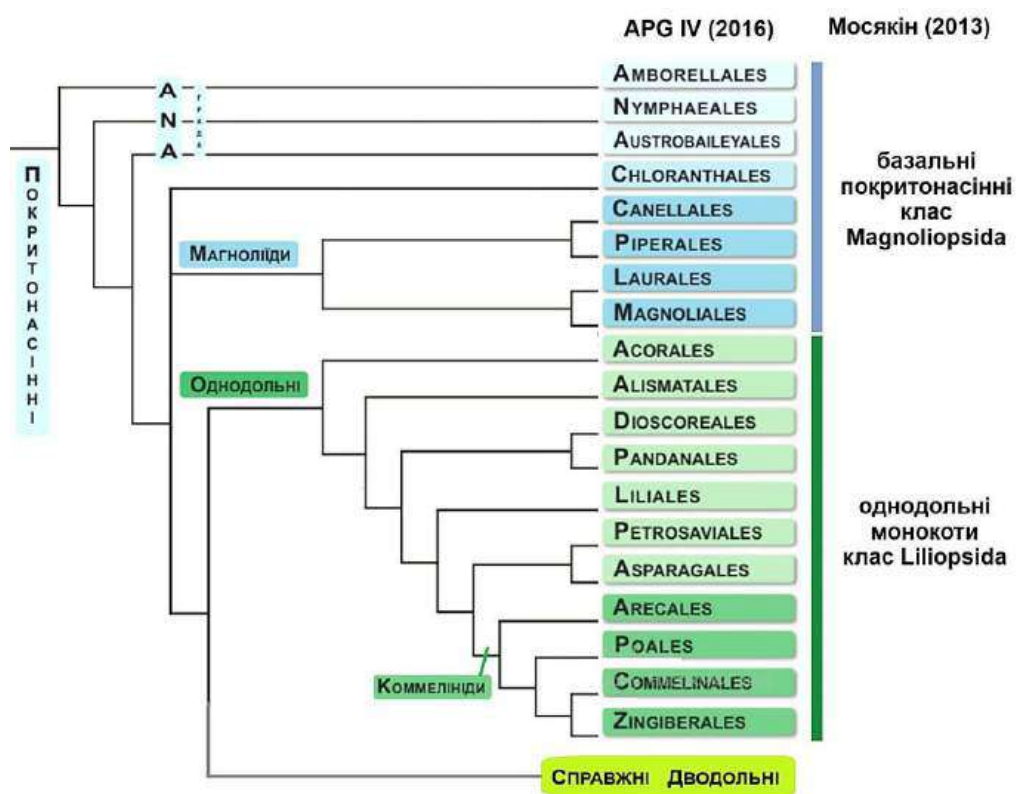


Рис. 6.1.1. Базальні покритонасінні та однодольні у прийнятому у цій роботі обсязі (за Коул та ін., 2019, фрагмент кладограми, зі змінами).

Морфологічний аналіз. Серед базальних покритонасінних виявлені верхні і нижні, синкарпні, апокарпні полімерні та мономерні плоди (додаток Г.1). За числом плодолистків переважають полімерні плоди (Рис. 6.1.2 А, Б), тільки в Lauraceae плодолисток один, а в Aristolochiaceae плодолистків шість. У представників базальних покритонасінних флори України виділено чотири базові типи плодів: збірний плід, коробочку, ягоду та однонасінний мономерний плід (Odintsova, 2024).

Збірні плоди (похідні полімерного апокарпного гінецея) наявні у Schisandraceae, Annonaceae, Magnoliaceae, Calycanthaceae, які культивуються в Україні (Кохно та ін., 2002). Плодолистки численні та розміщені спірально (Endress, Igersheim, 1997; Igersheim, Endress, 1997). У Nymphaeaceae та

Aristolochiaceae гінецей конгенітально синкарпний, з тенденцією до формування нижньої зав'язі, отже, ці дві родини проявляють найбільш прогресивні морфологічні ознаки репродуктивної сфери, проте у *Nymphaeaceae* синкарпія нетипова, без компітума (Endress, 2010a). Високе число плодолистків у *Nymphaeaceae* може бути або плезіоморфною ознакою, або результатом вторинного збільшення (Ronse Decraene et al., 2003). В *Aristolochiaceae*, натомість, наявні два конденсовані тричленні кола плодолистків. Плоди в цих представників – нетипові ягоди (*Nymphaeaceae*), м'ясисті коробочки (*Asarum*) (Рис. 6.1.2 В, Г) або сухі коробочки (*Aristolochia*). У *Lauraceae* гінецей мономерний, з єдиним насінним зачатком у зав'язі. Отже в цій родині спостерігається термінальна стадія редукції гінецея і плоду, яка призвела до мінімального числа плодолистків і насінин (Ronse Decraene et al., 2003).

Число насінних зачатків у плодолистку варіює від багатьох (*Nymphaeaceae*, *Annonaceae*) до декількох (*Schisandraceae*, *Aristolochiaceae*, *Magnoliaceae*) або одної (*Calycanthaceae*, *Lauraceae*) (Odintsova, 2024). У *Nymphaeaceae* виявлено найвище число насінин серед усіх базальних покритонасінних, що розглядається як похідна ознака (Endress, Igersheim, 2000). Плацентація центрально-кутова, парієтальна або ламінальна в гінецеї з багатонасінними плодолистками і базально-маргінальна (*Calycanthaceae*) або апікальна (*Lauraceae*) в одно-двонасінних плодолистках. Ламінальна плацентація (Рис. 6.1.2 А) є дуже рідкісною у покритонасінних, і розглядається як похідна від маргінальної плацентації (Shivaprakash, Bawa, 2022). Базальні покритонасінні мають примітивні варіанти функціонального об'єднання плодолистків (функціональної синкарпії) шляхом секреції або постгенітального злипання країв плодолистків (Endress, 2004).

Серед базальних покритонасінних флори України не виявлено мономерних багатонасінних плодів, схізокарпіїв, багатокісточкових піренаріїв. Тут немає плодів з дискусійним типом гінецею, зокрема, плодів з

неповністю зрослими плодолистками, з сумнівним визначенням плоду як мономерного апокарпного або псевдомономерного (Odintsova, 2024).

У родинях базальних покритонасінних виявлено особливі своєрідні риси в будові гінецею і плоду. Так, у *Nymphaeaceae* гінецей зазнає сильної деформації під час розвитку квітки, і верхівка квітколожа продовжується до приймочки; ламінальна плацентація є другою унікальною рисою (Рис. 6.1.2 А). У *Schisandraceae* та *Annonaceae* є рідкісний тип плоду – полімерна апокарпна ягода. У *Schisandraceae* плід має вигляд китицеподібного суцвіття через видовження квітколожа після цвітіння (Рис. 6.1.2 Б). У *Aristolochia* формується комплексна структура – гіностемій. У *Calycanthaceae* та *Lauraceae* при плоді наявний чашоподібний гіпантій, який повністю або лише в основі вкриває маточки. Плодики у *Magnolia* розкриваються уздовж двох швів, подібно як боби. *Aristolochiaceae* один з небагатьох таксонів базальних покритонасінних, в яких формується синкарпний гінецей з внутрішнім компітумом, а в *Nymphaeaceae* формується лише зовнішній компітум (через слиз на поверхні приймочкового диску) (Endress, 2004a; Endress, 2010a). Гіпантій та нижня зав'язь вважаються захисними пристосуваннями до відвідування квітки запилювачами у базальних покритонасінних (Endress, 2010a).

Таксономічний аналіз. За нашими даними, збірний плід найбільш поширений тип плоду серед базальних покритонасінних, він виявлений у представників чотирьох родин, решта типів плодів трапляються в одній родині кожен (табл. 6.1.1). Спектри базових типів плодів показали, що на рівні родини, роду і виду переважають апокарпні полімерні (збірні) плоди (Рис. 6.1.3). Коробочки, ягоди та однонасінні плоди наявні приблизно в однаковій кількості. Особливістю плодів базальних покритонасінних є наявність синкарпного гінецею і нижньої зав'язі у представників природної флори України, тобто в родинях *Nymphaeaceae* та *Aristolochiaceae*, та апокарпного гінецею і верхньої зав'язі у всіх представників культурної фракції флори. Показово, що синкарпні плоди збереглися у тих

представників базальних покритонасінних, які природним чином заселились в помірному кліматі Центральної Європи. Різноманітні адаптації до рознесення і своєрідності у будові гінецею базальних покритонасінних пов'язані з давнім походженням цієї групи рослин і підкреслюють необхідність більш детальних карпологічних досліджень.

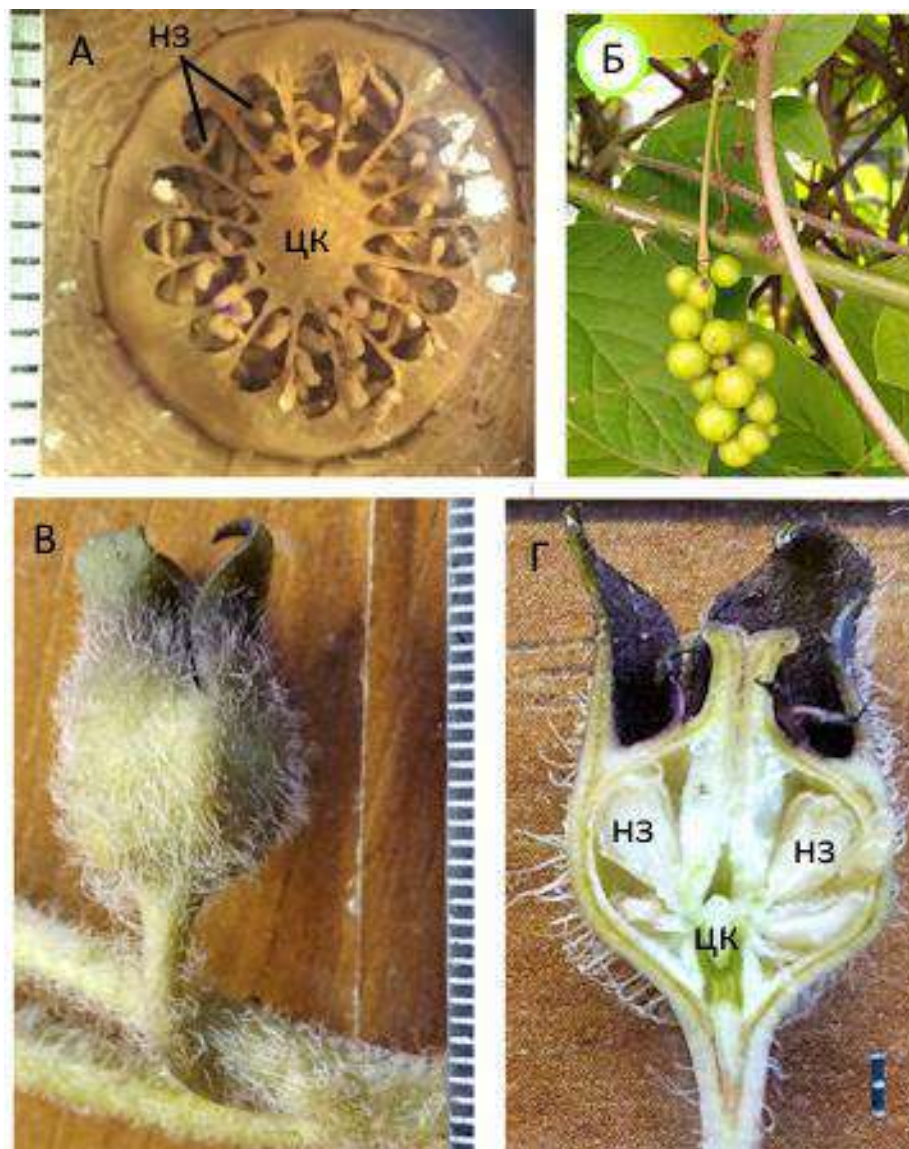


Рис. 6.1.2. Особливості плодів базальних покритонасінних флори України: синкарпний полімерний гінецей з ламінальною плацентацією у *Nuphar lutea* (А), апокарпна полімерна ягода *Schisandra chinensis* (Б), нижня шкіряста коробочка в *Asarum eurapaicum*, загальний вигляд (В), поздовжній розріз (Г). цк – центральна колонка, нз – насінний зачаток. Поділка лінійки: 1 мм

Базові типи плодів у базальних покритонасінних флори України

Тип плоду	Підкласи і родини
Збірний плід	Nymphaeidae: Schisandraceae* Magnoliidae: Annonaceae*, Magnoliaceae*, Calycanthaceae*
Коробочка	Magnoliidae: Aristolochiaceae
Ягода	Nymphaeidae: Nymphaeaceae
Однонасінний плід	Magnoliidae: Lauraceae*

Примітка: (*) – культурна флора

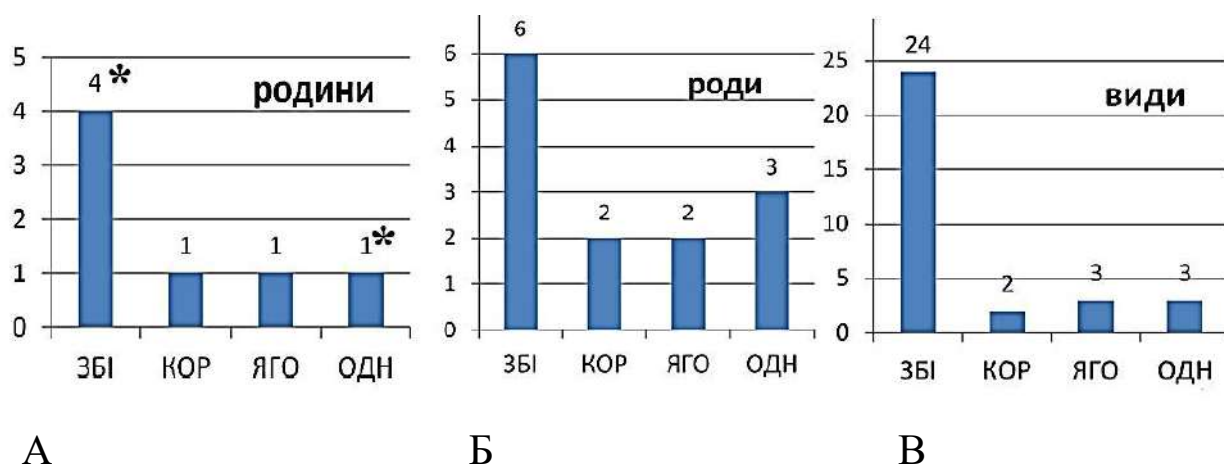


Рис. 6.1.3. Розподіл базових типів плодів у таксонах базальних покритонасінних (А – родини, Б – роди, В – види), тут і далі: ЗБІ – збірний плід, КОР – коробочка, ЯГО – ягода, ОДН – однонасінний плід; (*) – культурна флора

6.2. Однодольні

Клас Liliopsida Batsch у світовій флорі об'єднує 11 порядків (Рис. 6.1.1), 78 родин (Stevens, 2017), 2612 родів і від 56 310 видів (Thorne, Reveal, 2007) до 60 100 видів (Stevens, 2017), що становить близько 22% видового різноманіття покритонасінних (Kadereit et al., 2014). Однодольні рослини у флорі України налічують 38 родин, виділених С.Л.Мосякіним (Мосякін, 2013), або 30 родин в сенсі APG IV (2016), що становить близько 40% від світового рівня різноманіття родин однодольних.

Флора однодольних рослин України налічує 235 родів та близько 1050 видів (Mosyakin, Federonchuk, 1999), що становить менше 10% родів та лише близько 1,5% видів світової флори. В цілому, таксономічне різноманіття однодольних рослин в п'ять разів менше, ніж різноманіття дводольних (Thorne, Reveal, 2007), тому очікується, що структурне різноманіття плодів однодольних буде також значно меншим, ніж описано в цілому для покритонасінних.

Морфологічний аналіз. Серед представників класу Liliopsida світової флори провідні місця за кількістю видів займають родини Orchidaceae (880/2600), Poaceae (793/11783) та Cyperaceae (95/5690) (Stevens, 2017), які в сумі охоплюють близько 74% видового і 70% родового різноманіття однодольних. У цих трьох родинях наявні сухі однотипні плоди: коробочка (Orchidaceae) або одонасінний плід з покривом (Poaceae та Cyperaceae). Це зумовлює кількісне переважання відповідних типів плодів у представників класу та ще більше звужує межі очікуваного різноманіття плодів у решти таксонів однодольних. Серед провідних родин однодольних рослин світової флори найбільше поширені сухі коробчасті плоди, які є основним або переважаючим типом плоду в представників шести з десяти найбільших родин (Odintsova, et al., 2021). Серед найбільших родин одонасінні плоди представлені, крім Poaceae та Cyperaceae, також у родинях Agnesaceae та Araceae (а саме, у представників Lemnaceae, які розглядаються у складі

родини Araceae). Ягодоподібні плоди характерні для частини представників родин Asparagaceae, Araceae та Bromeliaceae.

Найбагатшими за видовим різноманіттям однодольних рослин флори України є ті самі три провідні родини однодольних світової флори, які у сукупності охоплюють 70–77% видів класу Liliopsida. Аналіз літературних даних щодо морфологічного різноманіття плодів однодольних утруднений тим, що в останні десятиліття система класу Liliopsida зазнала суттєвих змін у зв'язку з застосуванням молекулярно-генетичних методів, які виявили значні відмінності між існуючими на кінець XX століття еволюційними системами класу та новими сценаріями філогенезу цієї класи (Chase, 2004; Thorne, Reveal, 2007; Мосякін, 2013; APG IV 2016). В результаті, відбулися зміни як обсягів підкласів і порядків, так і окремих родин, особливо, родин з порядку Asparagales (Мосякін, Буюн, 2006; 2013).

Гінецей в більшості однодольних відповідає тричленному синкарпному типу, з плодолистками, розміщеними напроти зовнішніх листочків оцвітини (Takhtajan, 2009). При цьому, зростання плодолистків між собою може відбуватися різними шляхами: постгенітально, конгенітально або комбінованим способом (Leinfellner, 1950; Endress, 1995b; Igersheim et al., 2001). Крім тричленного синкарпного гінецею, в однодольних поширені апокарпні полімерні, олігомерні (з 3–6 плодиків) та мономерні плоди, гнізда зав'язі у водних рослин часто заповнені слизом, який полегшує дисемінацію (Додатки В, Г.2).

Для представників однодольних рослин флори України було виділено п'ять базових типів плодів: збірний плід, коробочка, ягода, схізокарпій та однонасінний плід (Odintsova et al., 2021). Апокарпні полімерні та олігомерні плоди найчастіше трапляються у представників підкласу *Alismatidae* Takht. (Табл. 6.2.1), а також в родинях Melanthiaceae та Arecaceae, де наявні представники з апокарпними, синкарпними та перехідними типами плодів. Плодики в апокарпних плодах однонасінні, зрідка багатонасінні. У деяких представників Alismatidae є тільки один однонасінний плодик (*Zannichellia*,

Najas, Lemna). Такий плід, як і гінецей, часто визначається як однонасінний монокарпій (Leins, Erbar, 2010), але його походження з полімерного апокарпного або синкарпного є дискусійним.

Апокарпний плід з однонасінними плодиками в Alismataceae та Potamogetonaceae традиційно називають багатогорішок (multinucula, polyachene), але наявність в оплодні внутрішнього механічного та зовнішнього паренхімного шарів означає необхідність визначення цього плоду як багатокістянки (multidrupa) (Thadeo et al., 2015). У багатьох однодольних з однонасінними плодиками є асцидіатні (пельтатні) плодолистки, а насінний зачаток медіанний, базальний або апікальний, проте у представників з багатонасінними плодиками плодолистки описують як асцидіатно-кондуплікатні, а плацентацію як маргінальну з дворядним або багаторядним розміщенням насінних зачатків у гнізді. В окремих представників підкласу Alismatidae (родини Alismataceae, Butomaceae, Hydrocharitaceae) трапляється особливий тип плацентації – ламінальна плацентація, яка знайдена також в базальних покритонасінних, зокрема в родині Nymphaeaceae (Eames, 1961; Takhtajan, 2009, Shivaprakash, Bawa, 2022). За результатами моффо-анатомічного дослідження плодів алісматид флори Польщі (Томаш, 2008) було виділено шість груп плодів: 1) *Hydrocharis*, *Stratiotes*, 2) *Butomus*, 3) *Scheuchzeria*, 4) *Triglochin*, 5) *Alisma*, *Sagittaria*, *Najas* 6) *Potamogeton*, *Zannichelia*, *Ruppia*. Також було вивчено розвиток гінецею у багатьох представників базальних однодольних (Igersheim et al., 2001).

Синкарпний тримерний плід однодольних часто містить багато насінин та характеризується поєднанням тригніздної (синасцидіатної) та одногніздної (симплікатної) вертикальних зон (Leinfellner, 1950; Odintsova, Fishchuk, 2017; Fishchuk, Odintsova, 2020; Скрипець, Одінцова, 2020). Такий гінецей і плід називають вторинно синкарпним (Takhtajan, 2009). Одногніздні на всій довжині плоди-паракарпії з парієтальною плацентацією описані в родинях Araceae, Hydrocharitaceae, Orchidaceae, Commelinaceae, Juncaceae, Cyperaceae (Takhtajan, 2009). Лізикарпні, як і гемілізикарпні плоди (внизу синкарпні,

вгорі лізикарпні), – ягоди і коробочки, серед однодольних рослин флори України не наведені (Shivaprakash, Bawa, 2022).

Синкарпні плоди однодольних рослин часто мають постгенітально зрослі ділянки плодолистків. У кожній третій родині однодольних з постгенітальним зростанням плодолистків, у перегородках зав'язі або в її центрі наявні септальні нектарники (Smets et al., 2000). Порожнини септальних нектарників можуть займати значну частину зав'язі. Проте будь-якої залежності між наявністю септального нектарника і типом плоду не було виявлено. Так, представники підродини Crocoideae Burnett родини Iridaceae мають септальні нектарники, а представники підродини Iridoideae Eaton не мають їх, проте тип плоду є однаковий – нижня локуліцидна коробочка (Goldblatt et al., 1998; Скрипець, Одінцова, 2020). Аналогічно, в родині Amaryllidaceae, більшість представників мають септальні нектарники, але у трибі Galantheae Parlatoe підродини Amaryllidoideae Burnett їх немає, проте переважаючий тип плоду в усій родині – нижня локуліцидна коробочка (Meerow, Snijman, 1998; Fishchuk, Odintsova, 2020).

Серед однодольних рослин переважають квітки з верхньою зав'яззю, з яких формуються, відповідно, верхні плоди (superior fruits). Проте у кількох родин трапляються квітки з нижньою зав'яззю, з яких формуються, відповідно, нижні плоди (inferior fruits). Три з них (Orchidaceae, Iridaceae, Amaryllidaceae) належать до найчисельніших родин однодольних світової флори та формують коробчасті плоди.

Нижня зав'язь вважається результатом еволюційного приростання квіткової трубки (тобто зрослих між собою листочків простої оцвітини) до синкарпної зав'язі (Eames, 1961). Унікальний випадок формування нижньої зав'язі у *Stratiotes aloides* (Hydrocharitaceae) характеризується майже не зрослими плодолистками та утворенням видовженої "шийки зав'язі" (Ізмест'єва, Одінцова, 2010).

Серед однодольних рослин чимало видів характеризуються неповним зростанням плодолистків, через що їхній тип плоду визначають по-різному.

Так, для *Stratiotes aloides* наводять нижню геміпаракарпну ягоду (проміжний тип плоду між апокарпним і паракарпним), для родів *Damasonium*, *Tofieldia*, *Veratrum* наводять гемісинкарпну багатolistянку (проміжний тип плоду між listянкою і коробочкою). Вентральне приростання плодолистків до опуклого квітколожа в апокарпних гінецеях відомо також в Alismataceae, Aronogetonaceae, Scheuchzeriaceae та інших родин, де воно призводить до "псевдосинкарпії" (Eames, 1961).

В родин, Poaceae, Cyperaceae, Lemnaceae, Typhaceae описані однонасінні плоди, походження яких з апокарпного мономерного гінецею або синкарпного олігомерного з одним фертильним плодолистком (так званого псевдомономерного гінецею) довгий час було дискусійним. Тільки в родині Sparganiaceae доведена участь в утворенні маточки трьох плодолистків, два з яких представлені рудиментами (Eckardt, 1937). У представників Poaceae, Cyperaceae та Typhaceae жодних рудиментів стерильних плодолистків немає на всіх стадіях розвитку гінецею. Це дало підстави стверджувати апокарпію гінецею, і, відповідно, плоду, злакових (Каден, 1965), іноді з визнанням похідного характеру апокарпії ("вторинна апокарпія внаслідок повної редукції всіх плодолистків, крім одного"). Таким чином, проблеми інтерпретації структури плоду однодольних часто пов'язані з визначенням типу гінецея. Саме тому для класифікації та аналізу типів плодів однодольних ми виділяємо найменш суперечливий описовий тип – однонасінний плід, без вказівки його походження і консистенції оплодня, яка у багатьох представників недостатньо вивчена (Odintsova et al., 2021).

Листянкові плоди (оліголистянки з трьох-шести, іноді дев'яти плодиків) зі зрослими в основі плодолистками трапляються в родин Alismataceae (*Damasonium*), Butomaceae (*Butomus*), Scheuchzeriaceae (*Scheuchzeria*) та Melanthiaceae (*Veratrum*), а плід-коробочку виявлено щонайменше в 17 родин однодольних рослин флори України (Odintsova et al., 2021).

Розкривання є важливою характеристикою листянкових і коробчастих плодів. Розкривні плоди однодольних рослин флори України переважно розкриваються вентрально (вентрицидно), дорзально (локуліцидно) або комбіновано дорзо-вентрально. Септицидно розкриваються коробочки в представників родин Colchicaceae та Tofieldiaceae, а латеральне розкривання плоду (поздовжніми щілинами по боках від дорзальної площини плодолистка) наведене для представників родини Orchidaceae (Dirks-Mulder et al., 2019). Серед однодольних рослин в цілому не наведено розкривання плоду кришечкою, дірочками, клапанами, а також формування септифрагальних щілин в оплодні (Odintsova et al., 2021). Серед досліджених таксонів не виявлено мономерних листянок, а також немає крилатих і членистих плодів, наведених для дводольних рослин.

Розпадні плоди (схізокарпії) серед однодольних рослин у флорі України наявні тільки у роді *Triglochin* (Juncaginaceae). У *Triglochin palustris* описаний дробний шестичленний плід з трьома фертильними і трьома стерильними плодолистками, який іноді описують як апокарпний плід з видовженим квітколожем. Існувала навіть думка, що квітки *Triglochin* та *Scheuchzeria* являють собою суцвіття-псевдантії з однонасінними квітками (Eames, 1961).

Таксономічний аналіз. В результаті аналізу літературних даних ми з'ясували, що серед 12 родин підкласу Alismatidae флори України, виділених Мосякіним (2013), апокарпні полімерні або тримерні плоди (збірні плоди), переважно з однонасінними плодиками, наявні у 6 родин (Додаток Г.2). В поодиноких родин представлені ягоди, коробочки, однонасінні та дробні плоди (Таблиця 6.2.1). Ми не зарахували до коробчастих плодів деяких представників родин Araceae та Hydrocharitaceae, для яких наведені інші типи плодів у більш пізніх інтерпретаціях. Серед 16 родин підкласу Liliidae флори України тримерні коробчасті плоди переважають в 12 родин, представники чотирьох родин мають ягодоподібний плід, та ще у двох родин, для яких характерні коробчасті плоди, в окремих представників відомі ягодоподібні

плоди (*Streptopus* з Liliaceae, *Paris* з Melanthiaceae). У деяких родах спостерігається відхилення від тримерного плану будови гінецею (тетрамерні плоди у *Paris*, димерні плоди у *Ruscus* та *Majanthemum* з Ruscaceae). Серед 10 родин підкласу Commelinidae флори України у чотирьох родинх наявні верхні сухі однонасінні плоди, плід тримерна коробочка характерна для представників інших чотирьох родин (Табл. 6.2.1). Лише культивовані в Україні представники Arecaceae та Musaceae мають відповідно олігокістянкові і ягодові плоди. Таким чином, найбільш різноманітним за морфологічними типами плодів є підклас Alismatidae, де трапляються всі п'ять типів плодів однодольних (Рис. 6.2.1). У представників підкласу Commelinidae виявлено чотири основних типів плодів, а в підкласі Liliidae – тільки два типи, коробочка і ягода.

Серед однодольних рослин флори України найбільша кількість родин є з тричленими коробчастими плодами (17 з 38 родин), які трапляються у всіх підкласах (рис. 6.2.1). Враховуючи переважаючу чисельність родів і видів у родинх Poaceae та Cyperaceae, найбільш поширеними серед родів і видів є однонасінні плоди. Однонасінні монокарпії та псевдомонокарпії представлені у 7 родинх. Однонасінні плодики у збірних плодах також дуже поширені, зокрема, у Alismataceae, Arecaceae, Potamogetonaceae, Ruppiaceae, Zannichelliaceae. Ягоди трапляються в 10 родинх однодольних, але це нечисельні родини або окремі представники родин, для яких характерний коробчастий плід. Найбільш рідкісними для однодольних рослин флори України є дробний плід, виявлений лише в *Triglochin* (Juncaginaceae).

Більшість родин однодольних у флорі України є гомогенними за карпологічними характеристиками. Значною мірою це пов'язано з невеликим числом таксонів у флорі України. Проте, у шести родинх представлені по два-три типи плодів (Alismataceae, Araceae, Arecaceae, Hydrocharitaceae, Liliaceae, Melanthiaceae). Багато родин однодольних мають однозначно визначені морфологічні типи плодів, які, щоправда, можуть відрізнятися за дрібними характеристиками в різних джерелах, наприклад, способом

розкривання коробочки або консистенцією оплодня. Більшість цих родин (15 з 27 родин) належить до підкласу Liliidae і мають тримерні коробчасті або ягідові плоди. Для 11 родин (29% родин) виявлено існування двох і більше інтерпретацій морфологічного типу плоду.

Найбільш дискусійними виявляються дві групи плодів однодольних: (1) однонасінні плоди з редукованою морфо-анатомічною структурою та (2) плоди з початковим ступенем зростання плодолистків, які виявляють проміжну стадію між апокарпними і синкарпними. В першій групі представлені рослини з однонасінними плодами, які інтерпретуються або як мономерні апокарпії, або псевдомонокарпії через відсутність проміжних стадій між однонасінним і вихідним типом плоду (Araceae (*Lemna*), Cyperaceae, Hydrocharitaceae (*Elodea*, *Najas*), Poaceae, Sparganiaceae, Typhaceae, Zosteraceae). Друга група таксонів характеризується початковим ступенем зростання плодолистків, через що плід в цих родинях являє собою проміжну ланку між апокарпним і синкарпним і тому визначається або як багатолистянка (апокарпний плід), або коробочка чи схізкарп (синкарпний плід) (Hydrocharitaceae (*Stratiotes*), Juncaginaceae, Melanthiaceae (*Veratrum*), Scheuchzeriaceae, Tofieldiaceae).

Цікаво, що родина Hydrocharitaceae є в обох списках дискусійних плодів, а плід *Stratiotes* є унікальним серед покритонасінних через поєднання майже не зрослих плодолистків і нижньої зав'язі. З'ясування особливостей структури гінецею та вивчення анатомічної структури оплодня в різноманітних представників однодольних рослин флори України є основою для подальших досліджень з еволюційної морфології плоду та його адаптацій до процесу дисемінації.

Базові типи плодів у рослин класу Liliopsida флори України

Базовий тип плоду	Підкласи і родини
Збірний плід	Alismatidae: Alismataceae, Butomaceae, Potamogetonaceae, Ruppiaceae, Scheuchzeriaceae, Zannichelliaceae Commelinidae: Arecaceae*
Коробочка	Alismatidae: Tofieldiaceae Liliidae: Agapanthaceae*, Agavaceae*, Alliaceae, Amaryllidaceae, Asphodelaceae, Colchicaceae, Hemerocallidaceae*, Hyacinthaceae, Iridaceae, Liliaceae <i>p. p.</i> , Melanthiaceae (<i>Veratrum</i>), Orchidaceae Commelinidae: Cannaceae*, Commelinaceae*, Juncaceae, Pontederiaceae
Ягода	Alismatidae: Acoraceae, Araceae <i>p. p.</i> , Hydrocharitaceae <i>p. p.</i> Liliidae: Asparagaceae, Ruscaceae, Dioscoreaceae, Melanthiaceae (<i>Paris</i>), Liliaceae (<i>Streptopus</i>), Smilacaceae * Commelinidae: Musaceae*
Схізокарпій	Alismatidae: Juncaginaceae
Однонасінний плід	Alismatidae: Araceae <i>p. p.</i> , Hydrocharitaceae (<i>Najas</i>), Zosteraceae Commelinidae: Cyperaceae, Poaceae, Sparganiaceae Typhaceae

Примітка: Родини подані за Мосякін (2013); (*) – культурна флора

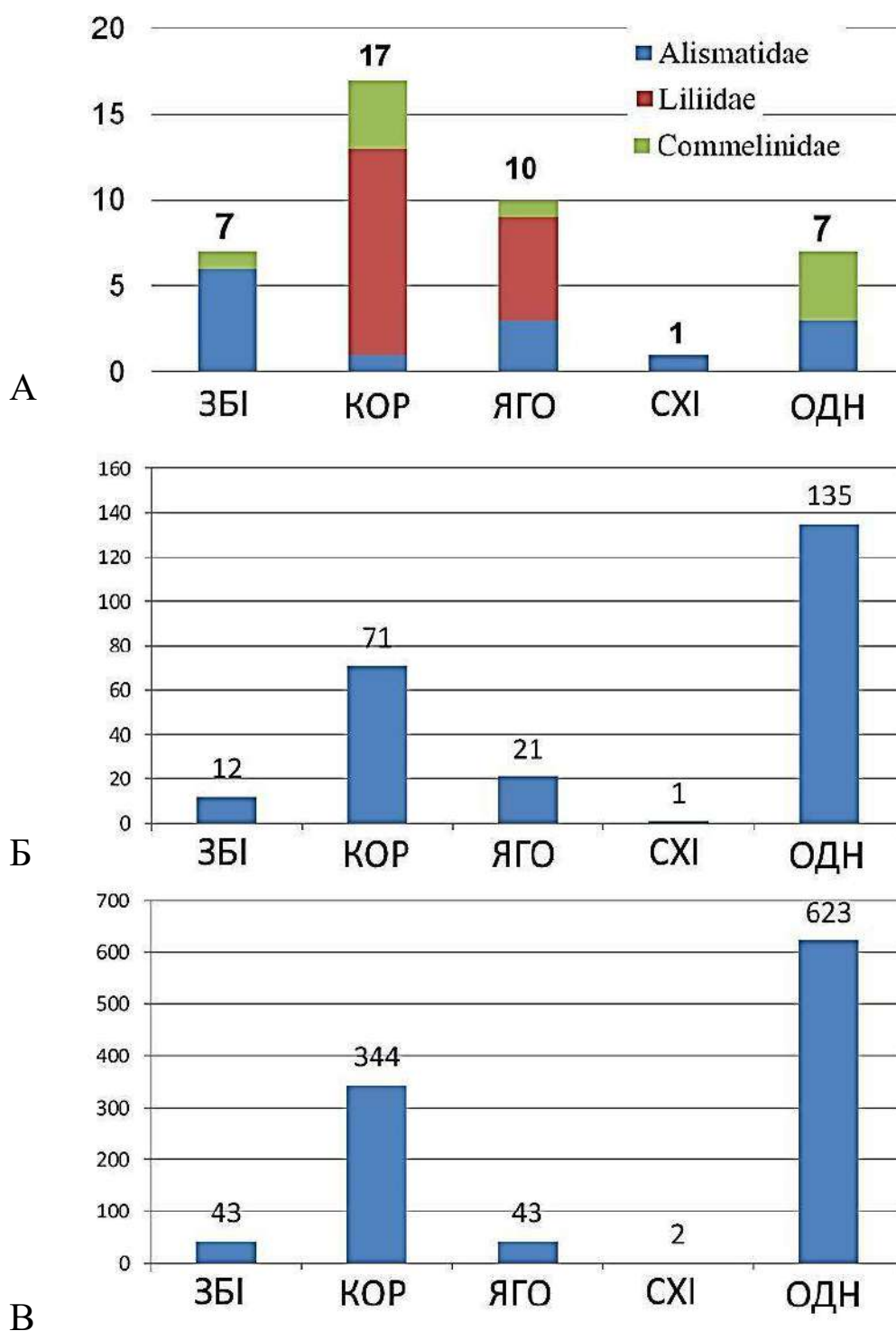


Рис. 6.2.1. Розподіл базових типів плодів у таксонах однодольних покритонасінних (А – родини, Б – роди, В – види): ЗБІ – збірний плід, КОР – коробочка, ЯГО – ягода, СХІ – схізокарпій, ОДН – однонасінний плід. Родини у спектрі А розподілені за підкласами Alismatidae, Liliidae, Commelinidae

Морфологічний аналіз. Морфологічний аналіз гінецею у базальних еудікотів був проведений П.Ендрессом та А.Ігерсгаймом (Endress, Igersheim, 1999). Гінецей у базальних еудікотів переважно апокарпний, полімерний, іноді мономерний (додаток Г.3), плодолистки розміщені колом, тільки в деяких Ranunculaceae спіралью (Endress, Igersheim, 1999). Рідко плодолистки зрослі до самих верхівок (Papaveraceae); плодолистки плікатні або злегка асцидіатні. Насінні зачатки розміщені переважно в нижній частині плікатної (симплікатної) зони, а асцидіатна зона стерильна. Як виключення тільки Berberidaceae та Nelumbonaceae мають повністю асцидіатні плодолистки. Вентральний шов плодолистків замкнений на час цвітіння через постгентіальне злиття епідермісів або секрецію, або обидвома способами (Endress, Igersheim, 1999). Провідна система плодолистка найчастіше складається з дорзального та двох вентральних пучків, іноді злитих в основі у вентрально-медіанний пучок; часто між пучками є поперечні анастомози, особливо у квітках з розкривними плодами або з великими однонасінними плодами. Ариллатні насінини, помітні вже під час цвітіння, відомі в Berberidaceae, Papaveraceae, та *Helleborus* (Ranunculaceae). Плезіоморфним станом для Ranunculanae вважаються нерозкривні соковиті плоди, в родинях Berberidaceae та Papaveraceae вони можуть розкриватися округлими клапанами або стулками; насінини часто з елайосомою (Endress, 1995a).

Таксономічний аналіз. Незважаючи на невелику кількість таксонів, у базальних дводольних флори України виявлено плоди шести базових типів, всі крім багатокісточкового піренарію (табл. 6.3.1). Збірний плід представлений у найбільшого числа родин, родів і видів (рис. 6.3.2), причому як у вигляді багатолістянки (*Paeonia*, *Sedum*), так і багатогорішка (*Ranunculus*, *Platanus*). Коробочка є другим найбільш поширеним типом плодів, вона характерна для представників п'яти родин (Papaveraceae, Buxaceae, Altingiaceae, Hamamelidaceae, Saxifragaceae) і може бути як верхня, так і нижня (або напівнижня). Багатонасінний монокарпій та однонасінний плід наявні у 2-3 родинях, а ягода та схізокарпій виявлено лише у

поодиноких родів (*Ribes* та *Myriophyllum* відповідно). Цікаво, що карпологічні спектри на рівні родини, роду виду виявляють однаковий розподіл типів плодів за рейтингом (рис. 6.3.2).

Таблиця 6.3.1

Базові типи плодів у представників базальних еудикотів флори України

Базовий тип плоду	Підкласи і родини
Збірний плід	Ranunculidae. Ranunculaceae p. m. p., Nelumbonaceae, Platanaceae, Menispermaceae, Hamamelidae. Crassulaceae, Paeoniaceae, Saxifragaceae (<i>Astilbe</i>)
Багатонасінний монокарпій	Ranunculidae. Ranunculaceae (<i>Consolida</i> , <i>Actaea</i>), Berberidaceae Hamamelidae. Cercidiphyllaceae
Коробочка	Ranunculidae. Buxaceae, Papaveraceae p. p., Hamamelidae. Altingiaceae, Hamamelidaceae, Saxifragaceae p. p.
Ягода	Hamamelidae. Grossulariaceae
Схізокарпій	Hamamelidae. Haloragaceae (<i>Myriophyllum</i>)
Однонасінний плід	Ranunculidae. Ceratophyllaceae, Papaveraceae p. p.

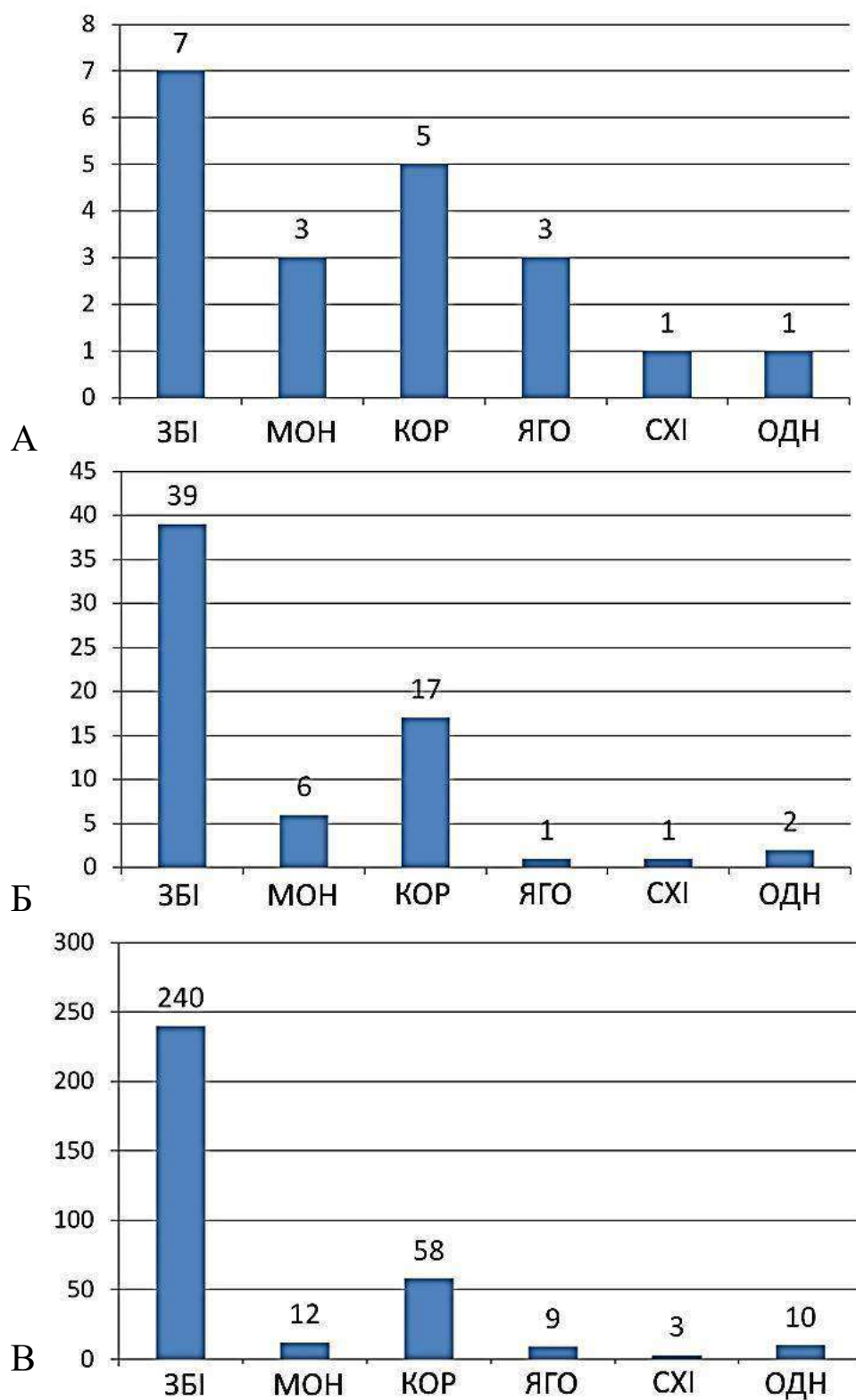


Рис. 6.3.2 Розподіл базових типів плодів у таксонах базальних еудикотів флори України по родинях (А), родах (Б) видах (С). ЗБІ – збірний плід, МОН – багатонасінний монокарпій, КОР – коробочка, ЯГО – ягода, СХІ – схізкарпій, ОДН – однонасінний плід.

6.4. Розиди

Розиди (підклас Rosidae Takht.) є центральною і найбільш різноманітною кладою еудіотів, чия філогенія ще остаточно не з'ясована. На початку XXI ст. багато нових досліджень було присвячено вивченню репродуктивних структур розидів, в тому числі, викопних представників (Endress, 1992; Endress, Friis, 2006; Endress, Matthews, 2006; 2012; Schönenberger, von Balthazar, 2006; Zhu et al., 2007; Wang et al., 2009; Endress, 2010b; Endress et al., 2013; Sun et al., 2016). У нашому дослідженні ми приймаємо останній варіант філогенії розид, у складі субклад фабіди та мальвіди з базальним порядком Vitales (Рис. 6.3.1). У флорі України є представники всіх цих клад.

Морфологічний аналіз. Наведені нами дані (додаток Г.4) свідчать про значне морфологічне різноманіття плодів у представників підкласу Rosidae у флорі України. Серед розид є випадки початкового злиття плодолистків в зав'язі (наприклад, у *Spiraea* та *Staphylea*), а також неповного приростання зав'язі до гіпантію (наприклад, у *Spiraea*, *Sorbus*, *Myrica*, *Trapa*). Деякі плоди з неповним злиттям плодолистків або раннім відокремленням плодолистків (наприклад, у *Abutilon* і *Dictamnus*) неоднозначно трактуються як схізкарпні, коробчасті, або напівсинкарпні багатolistянки. У Rosaceae, Malvaceae та багатьох Sapindales очевидні випадки апокарпії, яка в даному випадку вважається похідним станом від синкарпії (Endress et al., 1983; Endress, 2011). Таким чином, поточний рівень розуміння структури гінецею та плоду у цих таксонах розид викликає дискусії.

Апокарпні плоди трапляються лише серед представників субклади фабіди: у Rosaceae, Fabaceae та Elaeagnaceae. Вони можуть бути полі-, ізо-, оліго-, а також мономерними. Родина Rosaceae є надзвичайно різноманітною щодо будови гінецею та морфології плоду (положення зав'язі, злиття плодолистків, кількість плодолистків і насінних зачатків, консистенція оплодня та покриви плоду) (Dardick, Callahan, 2014). Родини Brassicaceae і

Fabaceae схожі за високою стабільністю плану гінецею та плоду, а також за різноманітними проявами екзоморфних ознак плодів. В цих двох родинках проявляються конвергентні тенденції еволюції плодів, а саме утворення однонасінних плодів, членистих плодів, гетероартрокарпії, роздутих плодів тощо. Синкарпні плоди можуть бути димерними (Brassicaceae, Lythraceae, Fagaceae, Betulaceae, Salicaceae, *Circaea*), тримерними (Rhamnaceae, Fagaceae, Cucurbitaceae, Oxalidaceae, Phyllanthaceae, Cistaceae, Sapindaceae, *Begonia*, *Hypericum*, *Celastrus*, *Viola*, *Euphorbia*, *Nitraria*, *Peganum*, *Staphyllea*, *Reseda*), тетрамерними (*Euonymus*, *Parnassia*, *Tetradiclis*, Onagraceae) або пентамерними (*Zygophyllum*, *Tribulus*, Geraniaceae, Rutaceae, Malvaceae) (Рис. 6.4.1). Тримерний гінецей і парієтальна плацентація поширені у порядку Malpighiales Juss. ex Bercht., J.Presl, найбільшому порядку COM-клади, в той час як два повислих насінних зачатки в плодолистку на центрально-кутовій плаценті є унікальною особливістю для всієї COM-клади (Endress et al., 2013). Полімерні синкарпні плоди зустрічаються у Malvaceae і *Punica granatum* (у дициклічному гінецеї). Різниця у частці багаточленних гінецеїв, а також у формуванні вільних або об'єднаних плодолистків була виявлена між мальвідами та фабідами (Endress, 2014).

Однонасінні плоди розидів є різноманітними: горіх, одnogорішок, сім'янка, кістянка, крилатка. Більшість із них розвивається з псевдомонотомного гінецею (Eckardt, 1937), знайденого в багатьох родинках фабід (Ulmaceae, Celtidaceae, Urticaceae, Cannabaceae, Moraceae, Rhamnaceae, Juglandaceae) і мальвід (Anacardiaceae, Thymelaeaceae). Такі гінецеї мають одногнізду однонасінну зав'язь з двома приймочками (Eichler, 1878). Деякі інші однонасінні плоди розвиваються з синкарпних багатогнізdnих і багатонасінних зав'язей (Fagaceae, Betulaceae, *Nitraria*, *Tilia*, *Trapa*), що вказує на їх недавнє походження від інших типів плодів. Однонасінний монотомний плід був знайдений у Elaeagnaceae, а також у деяких Rosaceae, наприклад, в *Agrimonia* (рис. 6.4.1) і Fabaceae, де все ще зустрічаються

проміжні стани від збірних двонасінних плодів (Rosaceae) або багатонасінних монокарпіїв (Fabaceae) до однонасінних монокарпіїв.

Гінофор або андрогінофор у плоді зустрічаються в багатьох родинях мальвід з порядків Sapindales, Malvales і Brassicales. Для Sapindales є звичним явищем анакрогінний (гінобазичний) стовпчик (El Ottra et al., 2022).

Нижні плоди не надто поширені у розидів, вони зустрічаються в 12 з 54 родин (22%), дев'ять з яких належать до класу фабід. Більшість нижніх плодів є нерозкривними. Половина нижніх плодів у розидів зустрічається в культивованих або чужорідних таксонах, які виникли в інших флористичних зонах і континентах (Juglandaceae, Begoniaceae, Myrtaceae, деякі Onagraceae і *Punica*).

Плацентація у вивчених родинях розидів здебільшого центально-кутова, рідше парієтальна, і рівномірно розподілена між кладами фабід і мальвід (Takhtajan, 2009; Ickert-Bond et al., 2014; Shivaprakash, Bawa, 2022). У багатьох випадках гінецей є синкарпним, багатогнізним (2–5-гнізним), з такою ж кількістю гнізд, як плодолистків, і має комбіновану плацентацію (центально-кутова внизу, парієтальна зверху) або парієтальну плацентацію з виступаючими перегородками, що контактують у центрі зав'язі. Зустрічається також паракарпний гінецей із типовою парієтальною плацентацією (Cucurbitaceae, Parnassiaceae, Salicaceae, Violaceae, Hypericaceae, Cistaceae, Resedaceae, Capparidaceae, Brassicaceae). У малонасінних плодолистках зустрічається як базальна (*Elaeagnus*, *Juglans*, *Myrica*, *Rhamnus*, *Urtica*), так і апікальна (*Cannabis*, *Ulmus*, *Zelkova*, *Celtis*, *Morus*, *Betulaceae*, *Sicyos*, *Thymelaea*, *Tropaeolum*) плацентація.

Деякі роди та види розид виявляють унікальну комбінацію ознак плодів і через це отримали власні назви – наприклад, амальтея (*amalthaea*), гранатина (*balausta*), цинародій (*cynarrhodium*), яблуко (*pome*), регма (*regma*), сфалерокарпій (*sphalerocarpium*), стеригма (*sterigma*) тощо (Spjut (1994). Специфічні плоди також характеризують цілі родини – біб (Fabaceae), гарбузина (Cucurbitaceae) та стручок (Brassicaceae), тоді як деякі інші плоди

представляють варіанти широко відомих типів плодів: карцерула, цератій, членистий стручок (*dieresilis*) і членистий біб (*loment*). Стабільна будова гінецея і плоду в родині *Brassicaceae* була предметом окремих досліджень (Endress, 1992; Brückner, 2000). Значна різноманітність і велика кількість особливих плодів серед розидів підкреслюють унікальну еволюційну історію розвитку плодів у цій кладі.

Таксономічний аналіз. Згідно з нашими розрахунками на основі списку Mosyakin, Fedoronchuk (1999) та інших джерел (Федорончук, 2017; 2018а, 2018б, 2019; 2022б, 2022г, 2024а, 2024б, 2024в), підклас *Rosidae* у флорі України представлений 54 родинами 321 родом і щонайменше 1617 видами (кількість видів і внутрішньовидових таксонів, які культивуються в ботанічних садах, може додатково додати близько 10%). З них три родини (*Fabaceae*, *Rosaceae* і *Brassicaceae*) налічують у флорі України понад 250 видів кожна, ще 21 родина представлена 11–71 видами, а 30 родин представлені 1–10 видами. Число видів і родів трьох найбільших родин разом становить близько 60% від загальної кількості видів і родів *Rosidae* у флорі України. Серед них *Fabaceae* є єдиною родиною, де зустрічається багатонасінний монокарпій, – рідкісний тип плоду серед покритонасінних (табл. 6.4.1). Фабіди та мальвіди майже однакові за часткою чотирьох основних типів плодів: коробочки, ягоди, багатонасінних піренарів та однонасінних плодів. Збірні плоди та багатонасінні монокарпії зустрічаються лише у фабід, а справжні схізокарпії – лише серед мальвід. Деякі родини флори України (*Fabaceae*, *Rosaceae*, *Rhamnaceae*, *Malvaceae*, *Tetradiclidaceae*, *Rutaceae*, *Lythraceae*, *Onagraceae*, *Brassicaceae*) виявляють більше, ніж один базовий тип плоду.

Ми виявили, що найпоширенішими типами плодів на рівні родини є коробчасті та однонасінні плоди, тоді як на рівні роду та виду також значна частка багатонасінних монокарпних та збірних плодів (рис. 6.4.2). Найпоширенішим типом плоду в досліджуваних таксонах є коробчастий

плід. Ягоди є найменш поширеним типом плоду у Rosidae, вони зустрічаються в основному у культивованих і адвентивних видів.

Деякі плоди отримують неоднозначне тлумачення через проміжні ознаки плоду: коробчастий або ягодоподібний (*Capparis*, *Echinocystis*, *Ecsballium*, *Punica*) (рис. 6.4.1), багатolistянка, коробочка або схізокарпій (Rutaceae, Euphorbiaceae, Malvaceae, Geraniaceae), коробочка або синкарпна багатolistянка (*Staphylea*). Наприклад, плоди регма у Euphorbiaceae і стеригма у Geraniaceae можуть бути умовно класифіковані як коробчасті плоди (а не схізокарпії), оскільки мерикарпії є розкривними, і в більшості випадків діаспорою є гола насінина. Визначення цих плодів до одного чи другого базового типу є дискусійним, заснованим на тому чи іншому аргументі. В майбутньому такі плоди можна розглядати в рамках континуальної морфології (continuum morphology) та "нечіткої" логіки ("fuzzy" logic), а не класичної морфології (логіка "або/або") (Sattler, Rutishauser, 2023) як плоди, які частково відповідають певному типу.

Інша невизначеність у класифікації плодів виникає через регулярну мінливість ознак плодів на індивідуальному та видовому рівнях, так звану внутрішньовидову та надвидову мінливість ознак, яка є важливий фактором збільшення таксономічної та функціональної різноманітності (Albert et al., 2010; He et al., 2021). Наприклад, є види, які проявляють один з типів внутрішньовидової невизначеності: один або два плодолистки у квітці, один або два насінних зачатки в зав'язі, відбувається розкривання плоду чи ні. Це створює нечітку межу між мономерним і збірним димерним плодом, однонасінним і багатонасінним піренарієм, коробочкою і ягодою тощо.

Отримані результати щодо таксономічної репрезентативності основних типів плодів у родинях підкласу Rosidae ми порівняли з розподілом типів плодів в іншій багаточисельній кладі – однодольних флори України (підрозділ 6.2). В обох випадках було чітко продемонстровано переважання коробчастих плодів на рівні родини. Зокрема, коробочка зустрічається у 17 із 38 родин однодольних і у 31 із 54 родин розид. Результати нашого аналізу

свідчать про те, що плоди, які поширюють голі насінини, наявні в кожній другій родині серед однодольних і розид.

Наше дослідження викриває величезне морфологічне різноманіття плодів підкласу Rosidae у флорі України, а саме існування представників з усіма базовими типами плодів, виділеними для рослин флори України. У результаті цього дослідження ми виявили широке поширення коробчастих плодів у родинях розид, а також переважання коробочок, багатонасінних монокарпіїв, однонасінних та збірних плодів на таксономічному рівні роду та виду. Таке переважання пов'язане з високим видовим багатством родин Fabaceae, Rosaceae і Brassicaceae у флорі України. Підтверджено, що родина Rosaceae є найрізноманітнішою родиною за типами плодів серед розидів, а родини Rutaceae і Malvaceae також є дуже різноманітні. Загалом 10 родин виявляють у флорі України більше одного базового типу плоду. Деякі плоди не можна однозначно визначити до того чи іншого типу через їх проміжні характеристики. Це підтверджує необхідність подальшого вивчення морфоанатомічної будови та морфогенезу плодів у родинях з різноманітними за будовою плоду представниками у флорі України.

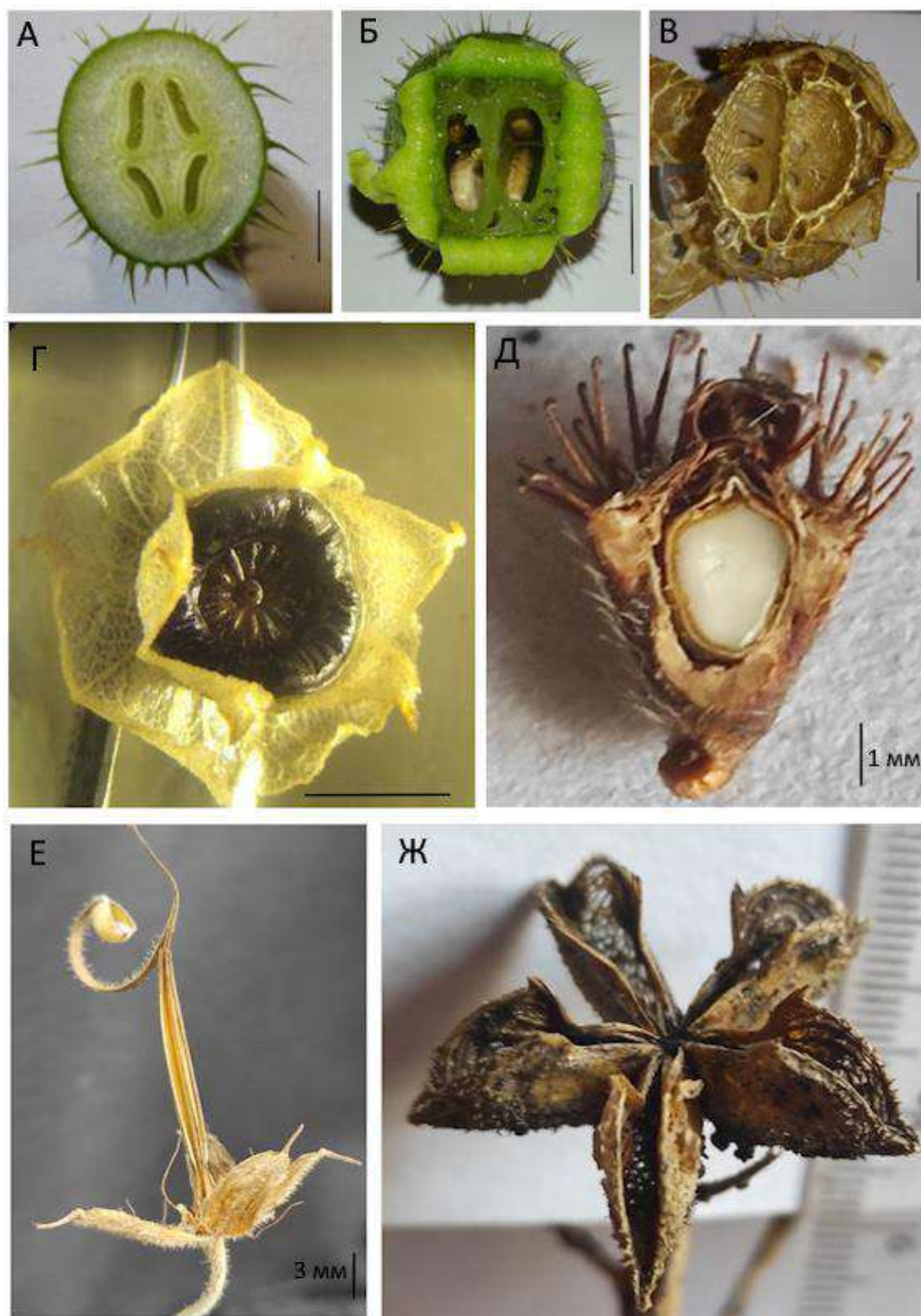


Рис. 6.4.1. Нетипові плоди серед розид: *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr., A.Gray, поперечний переріз недозрілого плоду (А), розкритий плід під час дисемінації (Б) та після висихання (В), *Malva trimestris* (L.) Salisb., розпадний плід, вкритий зверху розширеною основою стовпчика (Г), *Agrimonia eupatoria* L., однонасінний мономерний плід в гіпантії (Д), *Geranium pratense* L., розкритий плід (Е), *Dictamnus albus* L., плід після обнасінення (Ж), помітні дорзальні щілини на верхівці п'ятилопатевої коробочки, яка нагадує п'ятилистянку з вентральним розкриванням. Лінійка 1 см (А-Г)

Базові типи плодів у рослин підкласу Rosidae флори України

Базовий тип плоду	Суб-клади і родини
Збірний плід	Фабіди: Rosaceae <i>p. p.</i> Мальвіди: не виявлено
Багатонасінний монокарпій	Фабіди: Fabaceae <i>p. p.</i> Мальвіди: не виявлено
Коробочка	Фабіди: Begoniaceae, Celastraceae, Cucurbitaceae (<i>Ecballium</i> , <i>Echinocystis</i>), Elatinaceae, Euphorbiaceae, Hypericaceae, Linaceae, Oxalidaceae, Parnassiaceae, Phyllanthaceae, Polygalaceae, Rhamnaceae (<i>Ceanothus</i>), Salicaceae, Violaceae, Zygophyllaceae Мальвіди: Brassicaceae <i>p. p.</i> , Capparaceae, Cistaceae, Cleomaceae, Geraniaceae, Hippocastanaceae, Lythraceae <i>p. p.</i> , Malvaceae <i>p. p.</i> , Onagraceae <i>p. p.</i> , Peganaceae, Resedaceae, Rutaceae <i>p. p.</i> , Sapindaceae, Staphyleaceae, Tetradiclidaceae (<i>Tetradiclis</i>), Xanthoceraceae
Ягода	Vitaceae Фабіди: Cucurbitaceae <i>p. p.</i> , Passifloraceae Мальвіди: Lythraceae (<i>Punica</i>), Myrtaceae, Rutaceae (<i>Citrus</i> , <i>Poncirus</i>)
Схізокарпій	Фабіди: не виявлено Мальвіди: Aceraceae, Malvaceae <i>p. p.</i> , Simaroubaceae, Tetradiclidaceae (<i>Tribulus</i>), Tropaeolaceae
Багатокісточковий піренарій	Фабіди: Rosaceae (триба <i>Malaea</i>), Rhamnaceae (<i>Paliurus</i>) Мальвіди: Meliaceae, Onagraceae (<i>Circaea lutetiana</i>), Rutaceae (<i>Phellodendron</i>)
Однонасінний плід	Фабіди: Betulaceae, Cannabaceae, Celtidaceae, Cucurbitaceae (<i>Sycios</i>), Elaeagnaceae, Fabaceae <i>p. p.</i> , Fagaceae, Juglandaceae, Moraceae, Myricaceae, Rhamnaceae, Rosaceae <i>p. p.</i> , Ulmaceae, Urticaceae Мальвіди: Anacardiaceae, Brassicaceae <i>p. p.</i> , Lythraceae (<i>Trapa</i>), Nitrariaceae, Onagraceae (<i>Circaea alpina</i>), Rutaceae (<i>Ptelea</i>), Thymelaeaceae, Tiliaceae

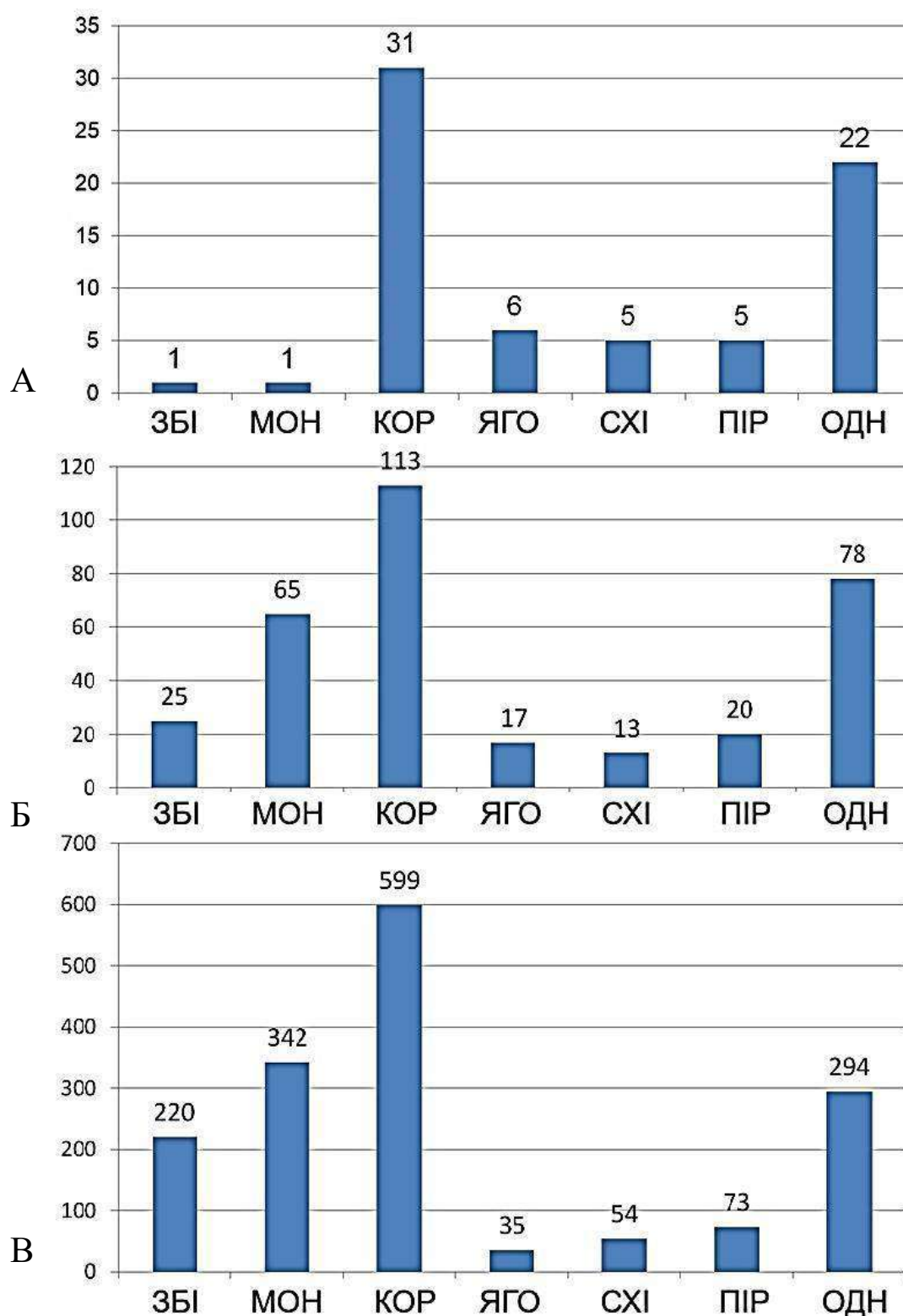


Рис. 6.4.2. Розподіл типів плодів у родинях (А), родах (Б) видах (С) підкласу Rosidae флори України. ЗБІ – збірний плід, МОН – багатонасінний монокарпій, КОР – коробочка, ЯГО – ягода, СХІ – схізокарпій, ПІР – багатокісточковий піренарій, ОДН – однонасінний плід.

6.5. Каріофіліди

Підклас Caryophyllidae Takht. в еволюційних системах покритонасінних розглядався як окрема гілка невисокого рівня еволюційної просунутості (Hutchinson 1964; Eckardt, 1976; Cronquist, 1981; Takhtajan, 1997; 2009), проте молекулярні дані змусили переглянути положення підкласу в системі та найближчі родинні зв'язки (APG IV, 2016; Zeng et al., 2017). Зміни зазнав склад та філогенія центрального порядку Caryophyllales (Walker et al., 2018; Yao et al., 2019; Morales-Briones et al., 2021), зокрема через додавання групи роздільнопелюсткових комахоїдних родин (Cuénoud, 2003; Walker et al., 2018). Синапоморфіями порядку Caryophyllales у традиційному обсязі (як групи родин Центронасінні) у репродуктивній сфері є кампілотропні насінини з периспермом та центрально-колончаста плацентація (Eckardt, 1976; Bittrich, 1993a; Ronse De Craene, 2013). У цій роботі ми приймаємо розміщення порядку Caryophyllales в межах суперастерид до відокремлення справжніх астерид (Рис. 6.5.1). Власне підклас Caryophyllidae становить парафілетичну групу у складі порядку Caryophyllales у сьогодиншньому розширеному значенні разом з порядками Santalales та Berberidopsidales. За прагматичним принципом ми розглядаємо обсяги підкласу в сукупності двох порядків у флорі України (Мосякін, 2013).



Рис. 6.5.1. Каріофіліди та астериди у прийнятому у цій роботі обсязі (за Коул та ін., 2019, фрагмент кладограми зі змінами).

Морфологічний аналіз. Гінецей у представників підкласу Caryophyllidae флори України може бути 2-, 3-, 4-, 5- або полімерним. Найбільш поширеним станом є тримерний синкарпний гінецей, виявлений в 11 родин (додаток Г.5). П'ятичленний гінецей (ізомерний з оцвітиною) зустрічається у родин Aizoaceae, Caryophyllaceae, Droseraceae, Plumbaginaceae і Tamaricaceae, тоді як полімерний гінецей (з 8–10 плодолистками) з'являється лише у Phytolaccaceae. Справжній мономерний гінецей, виявлений лише у родині Nyctaginaceae, він розвивається в мономерний плід. Псевдомономерні однонасінні плоди, що розвиваються з олігомерного гінецею, характерні для Amaranthaceae, Chenopodiaceae, Polygonaceae, Plumbaginaceae, Basellaceae і деяких Caryophyllaceae. Більшість Loranaceae і Santalaceae також мають однонасінний гінецей, однак їхня структура не є типовою за відсутності дискретного насінного зачатка. Кількість насінних зачатків варіює від багатьох (Cactaceae, Caryophyllaceae) до одного на плодолисток (*Montia*, *Phytolacca*) або одного на синкарпну зав'язь (Amaranthaceae, Chenopodiaceae, Polygonaceae та інші).

Найдавніші представники родини Caryophyllaceae, реконструйовані за молекулярною філогенією (Greenberg, Donoghue, 2011), мали однонасінний, нерозкривний або неправильно розкривний плід, мішечок (utricule), подібний до тих, що зустрічаються зараз в Amaranthaceae. Вважається, що виникнення коробчастих плодів відбулося у кладі, яка включає трибу Sperguleae (в основному містить колишніх представників Paronychioideae) і решту Caryophyllaceae. Ця частина родини, яка має коробчасті плоди та деякі інші морфологічні синапоморфії, була названа Plurcaryophyllaceae (Greenberg, Donoghue, 2011).

Апокарпні збірні гінецеї та плоди в підкласі Caryophyllidae флори України не зустрічаються. Однак у *Phytolacca acinosa* гінецей вважається вторинно апокарпним (синкарпний гінецей із реверсією до мінімізованого злиття плодолистків) (Bittrich, 1993a). Зменшення площі контакту між плодолистками також могло сприяти появі мономерного плоду у близьких

родичів родини *Phytolaccaceae*, як це сталося в родинях *Petiveriaceae* C.Agardh та *Nyctaginaceae* Juss. (Ronse De Craene, 2021).

Нижня зав'язь зустрічається у культивованих і здичавілих в Україні *Aizoaceae*, *Cactaceae*, а також у паразитичних *Loranthaceae* і *Santalaceae*. У роді *Beta* (*Chenopodiaceae*) зав'язь майже нижня (Eichler, 1878); дещо нижня у *Paronychia* (*Caryophyllaceae*) або напівнижня у *Portulaca*. Ці родини не є тісно спорідненими, тому ми припускаємо, що нижня зав'язь у цих родинях могла еволюціонувати незалежно.

Гінецей паракарпний одногніздний з парієтальною плацентацією (або похідною від неї) виявлений у родинях *Cactaceae*, *Droseraceae*, *Frankeniaceae*, *Tamaricaceae*. Лізикарпний багатонасінний гінецей з вільною центральною або базальною плацентацією зустрічається у родинях *Caryophyllaceae*, *Montiaceae*, *Portulacaceae*. Для *Aizoaceae*, *Molluginaceae*, *Phytolaccaceae* характерний синкарпний багатогніздний гінецей з центрально-кутовою плацентою. Однонасінні псевдомономерні гінецеї каріофілід часто вважаються лізикарпними, з базальною плацентою. Вважається, що базальна плацента походить від центрально-кутової в гінецеї зі зменшеною кількістю насінин.

Одною із синапоморфних ознак порядку *Caryophyllales* є відсутність перегородок у багаточленному гінецеї (Bittrich, 1993a; Takhtadjan, 2009). Перегородки можуть бути частково редуковані у верхній частині зав'язі або повністю редуковані від основи зав'язі до її верхівки. В таких випадках плацентація трансформується з центрально-кутової (якщо є перегородки) у вільно-центральну або (суб)базальну (якщо перегородки відсутні, а кількість насінин невелика або зменшена до однієї). Цей стан спостерігається, наприклад, у *Cucubalus baccifer* та інших *Caryophyllaceae*. Вільна центральна плацентація майже виключно має місце в кладі суперастерид, тоді як у базальних кладах покритонасінних рослин, у розидів і однодольних вона зустрічається рідко (Shivaprakash, Bawa, 2022).

Однонасінні плоди *Santalaceae* і *Lorantaceae*, мають соковиту стінку плоду, тому більшість дослідників вважають їх ягодоподібними. Здерев'янілий тонкий ендокарпій був виявлений у плодах *Viscum album* вперше, можливо, Gjokic (1896), а пізніше також Von Grazi, Urech (1981), Godschalk (1983) та de Almeida et al. (2023); останні дві публікації стверджували, що насінна шкірка відсутня. Тому найбільш очевидним є походження здерев'янілої тканини з ендокарпію, а не з насінини. Якщо здерев'янілі шари клітин вважати ендокарпієм, то плід слід назвати однонасінним піренарієм (додаток В).

Існує велика різноманітність розкривання коробчастих плодів у каріюфілід. Воно може бути дорзальним (локуліцидним), дорзо-вентральним, дорзо-латеральним, диз'юнктивним (тобто септицидним в одногнізному гінецеї без перегородок), диз'юнктивно-дорзальним, поперечно-кільцевим або нерегулярним (розривним). Поздовжні щілини можуть бути короткими (зубчаста коробочка у багатьох *Caryophyllaceae*) або на всю довжину зав'язі (стулчаста коробочка) (рис. 6.5.2). Поперечно-кільцева щілина спостерігається у нижньому плоді *Beta vulgaris* з одною насіниною в середині, проте розкривання плоду відбувається лише внаслідок проростання зародка (рис. 6.5.3), як були підтверджені нами попередні дані (Volkens, 1893). Отже, плід у *B. vulgaris* розноситься як цілісна діспора; він розкривається під час проростання зародка. Тому ми вважаємо плід *Beta vulgaris* однонасінним базовим типом. Нижні та напівнижні коробочки зустрічаються у *Aizoaceae* та *Portulacaceae* і розкриваються над основами чашолистків. У *Aizoaceae* відбувається поздовжнє розкривання, тоді як у *Portulacaceae* поперечна щілина утворюється на рівні основ чашолистка (рис. 6.5.4).

У *Caryophyllidae* не було знайдено гінецею з постгенітальним злиттям плодолистків, однак розмір гінецею різний; стан відрізняється від гінецею однодольних (Одінцова та ін., 2022). Не виявлено багатолістянок,

багатонасінних монокарпіїв, багатонасінних піренаріїв, схізокарпіїв, членистих плодів, на відміну від підкласу Rosidae (Odintsova, 2023a).

Кілька плодів у Caryophyllidae можна класифікувати неоднозначно. У першому випадку, серед Amaranthaceae і Chenopodiaceae (*Beta*) плоди однонасінні і розкриваються правильно або нерівномірно (мішечок), або не розкриваються. Так з'являються перехідні стадії від коробочок до сухих нерозкривних однонасінних плодів (сім'янка або горішок), які можна знайти в одному роді.

Другий випадок – синкарпний плід у *Phytolacca acinosa* з реверсією до мінімального зростання плодолистків (рис. 6.5.4). Цей плід можна альтернативно розглядати як збірний ягодоподібний плід, однак похідний характер апокарпії очевидний. У третьому випадку, плоди Santalaceae і Lorantaceae, які зазвичай називають ягодоподібними, але через наявність рудиментраного здерев'янілого ендокарпії, їх слід визначати як однонасінні піренарії (Додаток Г).

Таксономічний аналіз. В Україні було виявлено лише невелике морфологічне різноманіття плодів Caryophyllidae, а саме, виявлено три базових типи плодів (табл. 6.5.1), порівняно з однодольними та розидами, де було встановлено п'ять та сім базових типів плодів відповідно (Odintsova et al., 2021; Odintsova, 2023). Три найбільші родини Caryophyllidae у флорі України: Caryophyllaceae, Chenopodiaceae та Polygonaceae складають 77 родів та 434 види, що становить 84% та 88% родового та видового багатства відповідно. Серед них Caryophyllaceae мають переважно коробчасті плоди, тоді як Chenopodiaceae та Polygonaceae мають однонасінні сухі плоди. Кілька базових типів плодів знайдено в Amaranthaceae (коробчасті та однонасінні нерозкривні плоди) і Caryophyllaceae (коробочка, ягода та однонасінні нерозкривні плоди).

Кількість родин, де зустрічається коробчастий та однонасінний плід приблизно однакова (рис. 6.5.5). На рівні роду коробчасті плоди є найчисленнішими (54 роди проти 44 родів з однонасінними плодами). Але на

видовому рівні однонасінні плоди переважають, проте суттєво не відрізняються від кількості видів з коробчастими плодами. Отже, карпологічний спектр каріофілід флори України визначається переважанням двох основних типів плодів – коробчастих та однонасінних, при цьому деякі таксони неоднозначно класифікуються як такі, що мають дискусійний тип плоду.

Ягодоподібні плоди *Caryophyllidae* флори України є рідкістю, вони виявлені лише у чотирьох видів з трьох родин. Згідно з останніми комплексними дослідженнями (Lorts et al., 2008), рослини тропічних лісів переважно мають м'ясисті плоди, що розносяться тваринами, а рослини, що населяють рівнини та прерії (відкриті посушливі оселища), часто мають коробочки та сім'янки, що розносяться вітром. Це актуалізується переважанням сухих плодів у представників *Caryophyllidae*, які виникли в аридних та семіаридних умовах (Cuénoud, 2003). Переважання коробчастих та однонасінних плодів у *Caryophyllales* та *Santalales* підтверджується як реалізація двох найпоширеніших "модулів" будови зав'язі-плоду – синкарпного багатонасінного та синкарпного однонасінного (Xiang et al., 2024). У ксерофітних представників підкласу *Caryophyllidae* обидва модулі реалізуються у варіантах сухих плодів: коробочки та сім'янки.

Узагальнюючи дані щодо морфологічного різноманіття плодів у підкласах *Caryophyllidae*, *Rosidae* (Odintsova, 2023) та класу однодольних (Odintsova et al., 2021; Одінцова, 2023), ми виявили досить різні карпологічні спектри для всіх груп (підрозділи 6.2, 6.4). У однодольних на видовому рівні найчисленнішими є однонасінні плоди (Одінцова, 2023), тоді як у розид найчисленніші коробчасті плоди (Odintsova, 2023). Однак у розид частка коробочок вдвічі більша, ніж однонасінних плодів, а в однодольних однонасінні плоди вдвічі переважають коробочки. Невелике морфологічне різноманіття типів плодів у представників підкласу *Caryophyllidae* може бути пов'язане з низькою видовою різноманітністю цього підкласу у флорі України (близько 500 видів).

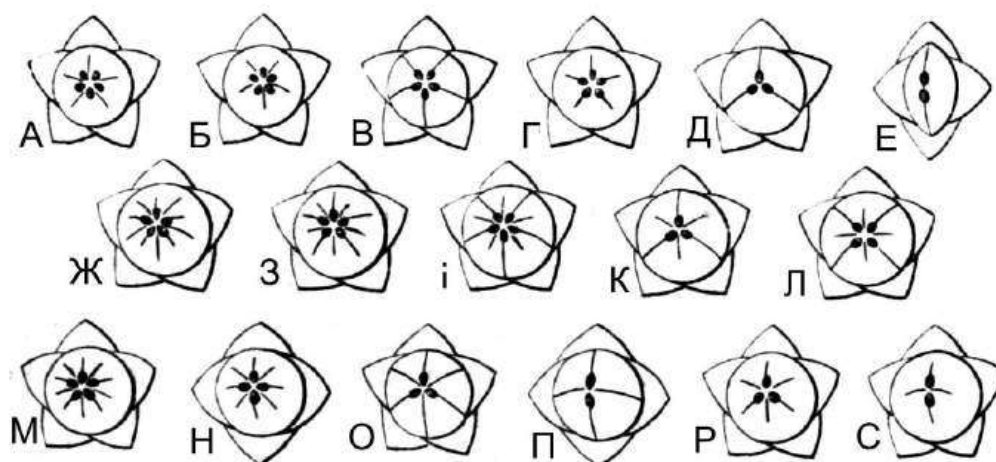


Рис. 6.5.2. Розміщення дорзальних і септицидних щілин розкривання коробочки у представників родини Caryophyllaceae (Eichler, 1878: 114): А – *Agrostemma*, Б – *Lychnis*, В – *Spergula*, Г – *Viscaria*, Д – *Alsine*, Е – *Buffonia*, Ж – *Melandrium vespertinum*, З – *M. sibiricum*, І – *Malachium*, К, Л – *Arenaria*, М – *Cerastium*, Н – *C. quaternellum*, О – *Stellaria*, П – *Moehringia muscosa*, Р – *Silene*, С – *Dianthus*. На рисунку показані чашолистки, які огортають плід; чорні кружечки на зав'язі позначають розміщення плодолистків.

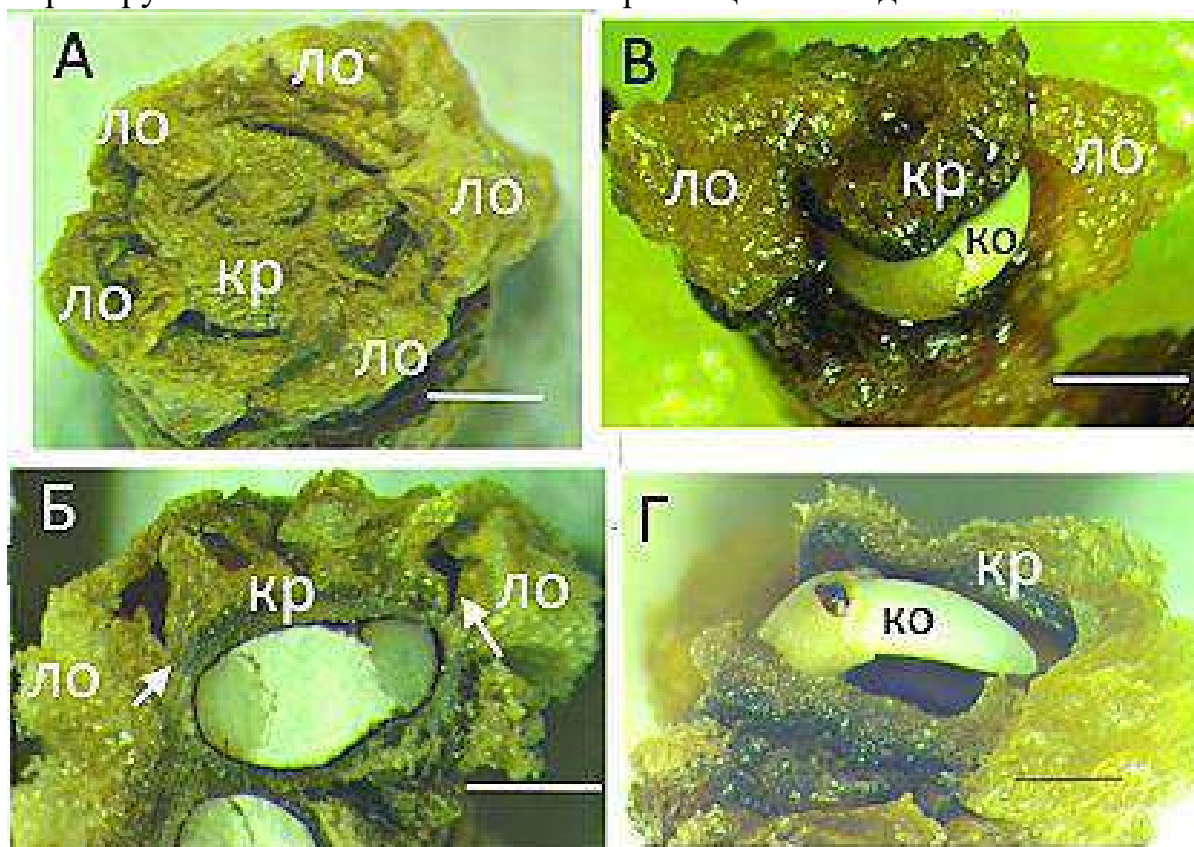


Рис. 6.5.3. Відпрепарований плід *Beta vulgaris* (Chenopodiaceae) (А–Г): нерозкритий плід зверху (А), у поздовжньому розрізі (Б), поперечна щілина розкривання відмічена стрілкою. Плід, що розкривається через тиск зародка при його проростанні (В, Г): ло – листочки оцвітини; кр – кришечка плоду; ко – зародковий корінець. Лінійка 1.0 мм.

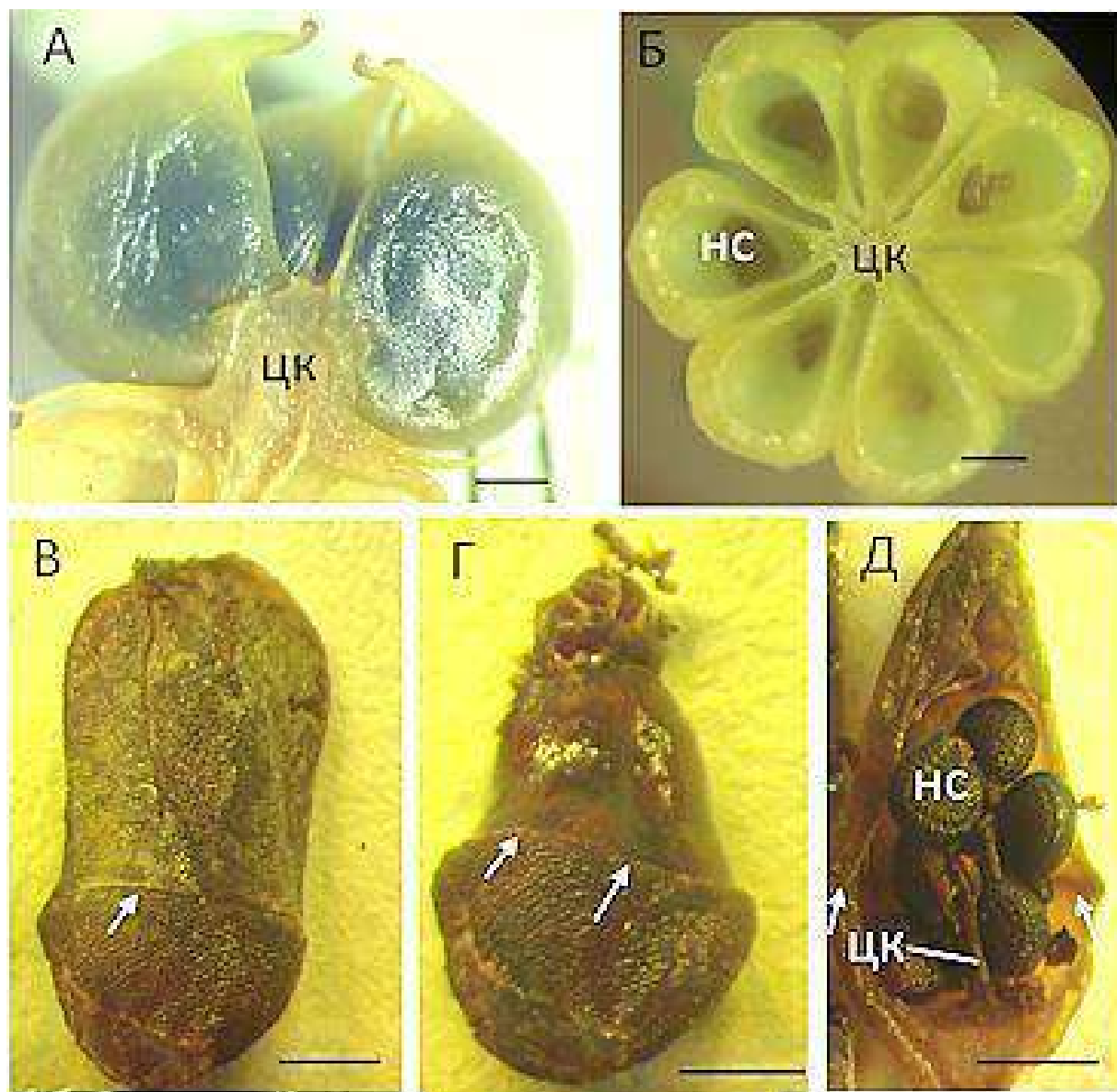


Рис. 6.5.4. Відпрепарований плід *Phytolacca acinosa* (Phytolaccaceae) на поздовжньому (А) і поперечному (Б) зрізах; клейстогамний плід *Portulaca oleracea* (Portulacaceae) з оцвітиною (В) і після зняття оцвітини (Г); зав'язь плоду на поздовжньому зрізі (Д), місце відокремлення кришечки плоду в основі чашолистків позначено стрілками, цк – центральна колонка; нс – насінина. Лінійка 1.0 мм.

Базові типи плодів у рослин підкласу *Caryophyllidae* флори України

Базовий тип плоду	Родини
Коробочка	Aizoaceae, Amaranthaceae (більшість родів), Caryophyllaceae (більшість родів), Droseraceae, Frankeniaceae, Molluginaceae, Montiaceae, Portulacaceae, Tamaricaceae
Ягода	Cactaceae, Caryophyllaceae (<i>Cucubalus baccifer</i>), Phytolaccaceae
Однонасінний плід	Amaranthaceae (<i>A. blitum</i>), Basellaceae, Caryophyllaceae (<i>Scleranthus</i> , <i>Herniaria</i> , <i>Paronychia</i> , <i>Queria</i>), Chenopodiaceae, Nyctaginaceae, Plumbaginaceae, Polygonaceae; Loranthaceae, Santalaceae

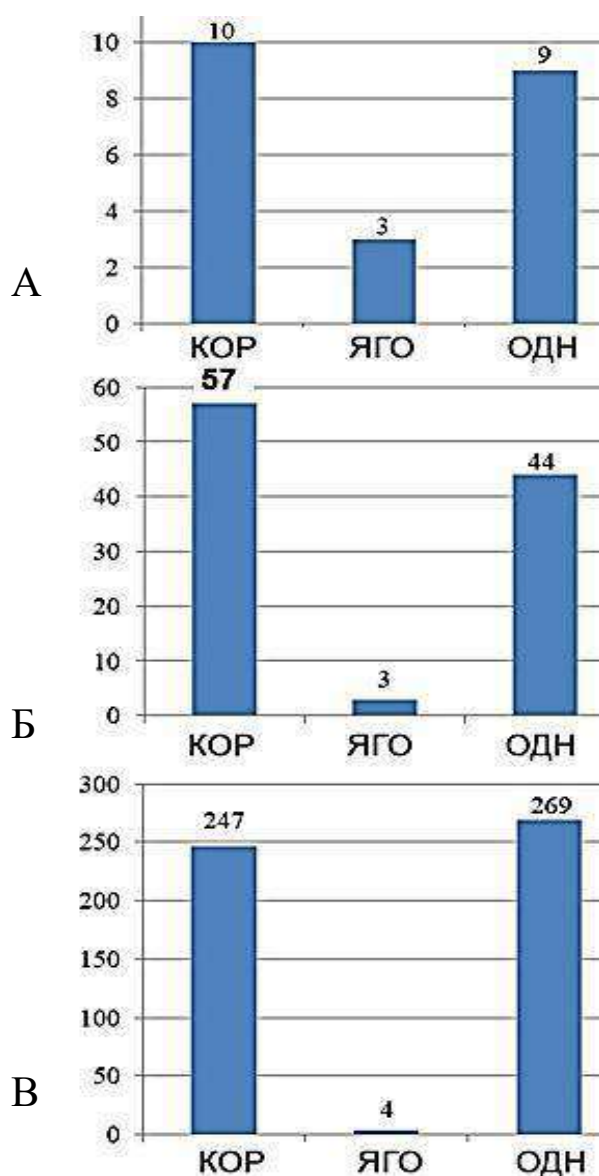


Рис. 6.5.5. Розподіл типів плодів у родинях (А), родах (Б) та видах (В) підкласу *Caryophyllidae* флори України. КОР – коробочка, ЯГО – ягода, ОДН – однонасінний плід

6.6. Астерида

Підклас Asteridae за даними філогенетичної систематики (рис. 6.5.1) представлений базальною групою (у складі порядків Cornales та Ericales) та клядою справжніх астерид (euasterids), яка поділяється на дві сестринські клади: ламіїди і кампануліди (APG IV, 2016). Є дані на підтвердження того, що два порядки базальних астерид формують монофілетичну кладу ерікорніди (ericornids) (Zhang et al., 2020). Реконструкція філогенії астерид дозволяє припустити, що предок астерид був деревною рослиною з простими листками, двостатевими актиноморфними квітками, з вільними пелюстками, верхньою зав'яззю та кістянковим плодом. Оскільки це найчисельніша клада покритонасінних у флорі України, ми провели аналіз морфологічної різноманітності плодів на рівні субклад ерікорніди, ламіїди та кампануліди, а потім об'єднали всю інформацію.

Базальні астерида (ерікорніди)

У флорі України базальні астерида охоплюють 9 родин, 41 рід та 90 видів (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999; Мосякін, 2013; Федорончук, 2023г). З них чотири родини: Hydrangeaceae, Ebenaceae (*Diospyros*), Theaceae (*Thea*), Actinidiaceae (*Actinidia*), представлені виключно культивованими таксонами. Представники порядку Cornales (родини Cornaceae і Hydrangeaceae) мають багато примітивних ознак: це деревні рослини, пелюстки часто вільні, зав'язь нижня або напівнижня, чашечка залишається у плоді. У порядку Ericales є деревні і трав'яні представники, віночок часто зрослопелюстковий, зав'язь переважно верхня. До цього порядку належать великі родини Primulaceae і Ericaceae, які в сумі охоплюють 67% видового різноманіття базальних астеридів флори України.

Усього ми виявили невелику різноманітність плодів ерікорнідів флори України (додаток Г.6) та виділили серед них чотири базових типи плодів, які розподілили у карпологічні спектри на рівні родини, роду і виду (Рис. 6.6.1).

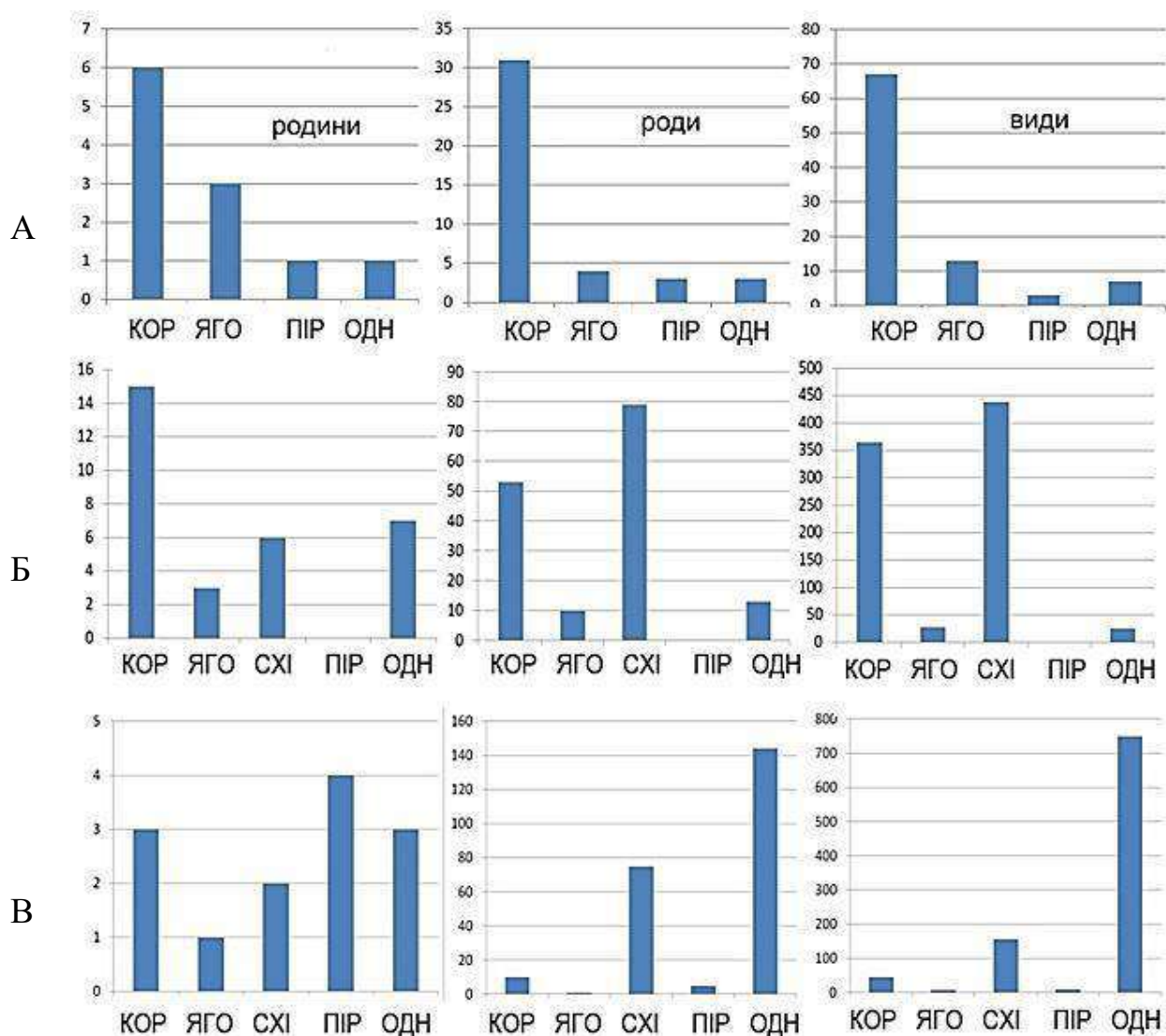


Рис. 6.6.1. Розподіл базових типів плодів у родинях, родах і видах субклад астерид флори України: А – базальні астериди (ерікорніди), Б – ляміїди, В – кампанулідиди. КОР – коробочка, ЯГО – ягода, СХІ – схізкарпій, ПІР – багатокісточковий піренарій, ОДН – однонасінний плід.

Морфологічний аналіз плодів виявив значне переважання коробчастих плодів на рівні родини, роду і виду. Коробочка притаманна представникам шести родин (Табл. 6.6.1). У *Hydrangeaceae* коробочка нижня або напівнижня, у решти родин – верхня. У *Balsaminaceae* (*Impatiens*) плід розкривається шляхом гігрохазії і вибухово розкидає насінини. У *Primulaceae* плацентація центрально-колончаста. Плоди ізомерні (4-5 членні) або олігомерні (2-3 членні). Розкривання плодів переважно локуліцидне, іноді септицидне, септифрагальне або поперечно-кільцеве, відбувається стулками або зубчиками. Ягодоподібний синкарпний плід наявний у представників

трьох родин (Табл. 6.6.1). Це верхній або нижній (*Vaccinium*) циклічний багатонасінний плід з центрально-кутовою плацентацією. Ягоди мають 5 гнізд або багатогніздні (*Actinidia*), часто гнізда 2-насінні або багатонасінні. Багатокісточковий піренарій виявлений в трьох родах (Табл. 6.6.1) з родини *Ericaceae*, це плід з декількома (3-6 в *Empetrum*, 5-10 в *Arctostaphylos*) 1-2-насінними кісточками всередині. Однонасінний плід характерний для родини *Cornaceae* є нижній, однокісточковий 1-2-насінний піренарій, часто з кісточкою, яка розкривається лопатями під час проростання.

Отже, серед базальних астеридів флори України найбільш різноманітною за морфологією плодів є родина *Ericaceae*, в якій представлені три типи плодів (Одінцова, Волкотруб, 2024). Серед дослідженої групи порядків немає апокарпіїв, схізокарпіїв, псевдомономерних або мономерних плодів (додаток Г.6). На відміну від однодольних рослин і розидів флори України (Odintsova et al., 2021; Odintsova, 2023), серед базальних астеридів немає плодів з дискусійною інтерпретацією гінецею (наприклад, з частково зрослими плодолистками). Число насінин в плодолистку – від одної до багатьох, гінецей часто ізомерний. Укладені спектри базових типів плодів показали, що на таксономічних рівнях родини, роду і виду переважають коробчасті плоди, що зумовлює велику подібність цієї класифікації з розидами флори України (Odintsova, 2023) та підтверджує примітивність цієї класифікації астеридів за морфологічними ознаками плоду.

Ляміїди

Філогенія субклади ляміїди найбільш дискусійна серед еудікотів, особливо багато змін за даними молекулярної систематики пов'язані зі складом порядку *Lamiales* та родини *Scrophulariaceae* s. l. зокрема (Reeves, Olmstead, 1998; Olmstead et al., 2001; Schäferhoff et al., 2010; Refulio-Rodriguez, Olmstead, 2014; Luebert et al., 2016). Вважається, що для порядку *Boraginales* багатонасінні коробчасті плоди є вихідними (Vasile et al., 2021).

Базові типи плодів, представлені в родинх астерид флори України

Базовий тип плоду	Родини
Базальні астериди (ерікорніди)	
Коробочка	Hydrangeaceae, Balsaminaceae, Polemoniaceae, Primulaceae, Theaceae, Ericaceae (більшість родів)
Ягода	Ebenaceae (<i>Diospyros</i>), Actinidiaceae (<i>Actinidia</i>), Ericaceae p. p. (<i>Arbutus</i> , <i>Vaccinium</i>)
Схізокарпій	не виявлено
Багатокісточковий піренарій	Ericaceae p. p. (<i>Empetrum</i> , <i>Arctous</i> , <i>Arctostaphylos</i>)
Однонасінний плід	Cornaceae
Ляміїди	
Коробочка	Bignoniaceae, Boraginaceae (<i>Phacelia</i>), Convolvulaceae, Gentianaceae, Lentibulariaceae, Linderniaceae, Martyniaceae, Mazaceae, Oleaceae (<i>Forsythia</i> , <i>Syringa</i>), Orobanchaceae p. p., Paulowniaceae, Pedaliaceae, Phrymaceae, Plantaginaceae p. p., Scrophulariaceae, Solanaceae p. p.
Ягода	Oleaceae (<i>Jasminum</i> , <i>Ligustrum</i>), Solanaceae p. p. Rubiaceae (<i>Rubia</i>)
Схізокарпій	Aporcynaceae, Boraginaceae p.p., Lamiaceae p.p., Plantaginaceae (<i>Callitriche</i>), Rubiaceae p.p., Verbenaceae
Багатокісточковий піренарій	не виявлено
Однонасінний плід	Eucommiaceae, Oleaceae (<i>Olea</i> , <i>Fraxinus</i>), Orobanchaceae (<i>Tozzia</i>), Plantaginaceae (<i>Hippuris</i> , <i>Globularia</i>), Rubiaceae (<i>Theligonum</i>) Lamiaceae (<i>Vitex</i>)
Кампанулїди	
Коробочка	Campanulaceae, Menyanthaceae, Caprifoliaceae (<i>Diervilla</i> , <i>Weigela</i>)
Ягода	Caprifoliaceae (<i>Lonicera</i>)
Схізокарпій	Apiaceae, Araliaceae (<i>Hydrocotyle</i>)
Багатокісточковий піренарій	Aquifoliaceae, Adoxaceae (<i>Adoxa</i> , <i>Sambucus</i>), Caprifoliaceae (<i>Symphoricarpos</i>), Araliaceae (<i>Hedera</i>)
Однонасінний плід	Asteraceae, Adoxaceae (<i>Viburnum</i>), Caprifoliaceae (<i>Linnaea</i> , <i>Valeriana</i> , <i>Dipsacaceae</i>)

Кладистичні дослідження показали, що формування схізокарпних плодів з чотирма насінинами здійснювалось незалежно щонайменше в двох кладах порядку (Weigend et al., 2013). На відміну від кампанулід з однією домінуючою за чисельністю видів родиною Asteraceae, серед клади ламіїди у флорі України є п'ять великих родин, число видів в яких перевищує 100 (Boraginaceae, Lamiaceae, Orobanchaceae, Plantaginaceae, Rubiaceae). Загальна чисельність клади ламіїд у флорі України 21 родина 155 родів і 855 видів.

Серед ламіїд було виділено чотири базові морфологічні типи плодів: коробочка, ягода, схізокарпій, однонасінний плід (додаток Г.6). Але у *Vitex agnus-castus* наявний особливий тип плоду, який описують як 4-гніздна кістянка з одною кісточкою, в якій є 2-4 насінини. Такий плід є проміжним між багатонасінним піренарієм та однонасінним плодом. Однонасінна кістянка і багатокісточковий піренарій часто поширюються ендозоохорно, тому відмінність в числі насінин не принципова, але наявність декількох кісточок означає, що вони можуть поширюватись окремо. Багатокісточковий піренарій еволюційно ближче до багатогніздної коробочки, з якої він може утворитися внаслідок редукції числа насінин і припинення розкривання гнізд, наприклад, як плоди *Empetrum*, *Arctous*, *Arctostaphylos* з родини Ericaceae. Більшість плодів у представників ламіїд верхні; нижній плід є лише в родині Rubiaceae та у *Hippuris* з Plantaginaceae (нижня псевдомономерна 1-насінна кістянка). Плодолистків переважно два, зав'язь двогніздна, або рідше одnogніздна.

Найчисельнішим типом плодів ламіїд на родинному рівні є коробочки, які поширені у представників 15 родин, 53 родів та 365 видів (Рис. 6.6.1). Це верхні 2-3 гніздни багатонасінні сухі плоди з різним способом розкривання. Так, переважають коробочки з дорзальним розкриванням (Bignoniaceae, Boraginaceae (*Phacelia*), Orobanchaceae, Plantaginaceae, Pedaliaceae, Phrymaceae, Mazaceae, Martyniaceae, Oleaceae, Paulowniaceae), септицидним розкриванням (Gentianaceae, Lentibulariaceae, Linderniaceae, Scrophulariaceae), а також плоди з кришечкою або з отворами (Convolvulaceae, Plantaginaceae),

або з комбінованим способом розкривання (Solanaceae). У родинях Scrophulariaceae, Plantaginaceae і Orobanchaceae щілини розкривання бувають недовершені, часто поєднуються в одному плоді, використовуються у систематиці родин, які раніше бути об'єднані в одну родину Scrophulariaceae. Так, в родинях Scrophulariaceae, Plantaginaceae і Orobanchaceae знайдені септицидні (*Verbascum*, *Scrophularia* та види *Digitalis*), локуліцидні (види *Veronica*, триба Rhinanthae, представлена видами *Pedicularis*, *Bartsia*, *Bellardia*, *Parentucellia* та *Odontites*), септицидно-локуліцидні (*Gratiola*, *Erinus*, деякі види *Veronica* та *Digitalis*), септицидно-частково локуліцидні, локуліцидно-частково септицидні та форамініцидні коробочки з різною формою отворів (триба Antirrhineae: *Antirrhinum*, *Misopates*, *Anarrhinum*, *Linaria*, *Kickxia*, *Chaenorhinum* та *Cymbalaria*) (Juan et al., 2000). У більшості цих представників виявлено більш-менш розвинутий 2-багат шаровий лігніфікований ендокарпій (або ендомезокарпій за нашою термінологією).

Так, плоди у *Digitalis grandiflora* розкриваються септицидно-дорзально, але в центрі може залишатися колонка з плацентами, яка відокремлена від ступок плоду септифрагальними щілинами (рис. 6.6.2А). У *Plantago major* плоди розкриваються через відокремлення сильно опуклої кришечки за допомогою поперечно-кільцевої та септифрагальних щілин (рис. 6.6.2Б). Представники триби Antirrhineae розкриваються 2-3 клапанними отворами на даху коробочки, наприклад у *Linaria vulgaris* отвір формується у кожному гнізді через появу декілької поздовжніх щілин, які проходять зверху гнізда приблизно до його середини (рис. 6.6.2). Коробочка у *Lathraea squamaria* на відміну від інших Orobanchaceae одногнізна, розкривається дорзальними щілинами, які помітні вже на стадії цвітіння як глибокі борозенки. У *Gentiana cruciata* гінецей постгенітально синкарпний, плід розкривається на верхівці короткими зубцями через септицидні щілини (диз'юнктивно) (рис. 6.6.2).

На родовому та видовому рівнях у ляміїд переважають схізокарпні плоди (рис. 6.6.1), а коробочки займають друге місце. Схізокарпії серед ляміїд бувають трьох типів: 1) нижня двосім'янка (Rubiaceae), 2) ценобій з

чотирьох еремів, який виник паралельно в родинх Lamiaceae, Boraginaceae, Plantaginaceae, Verbenaceae та 3) дволистянка (Amaranthaceae).

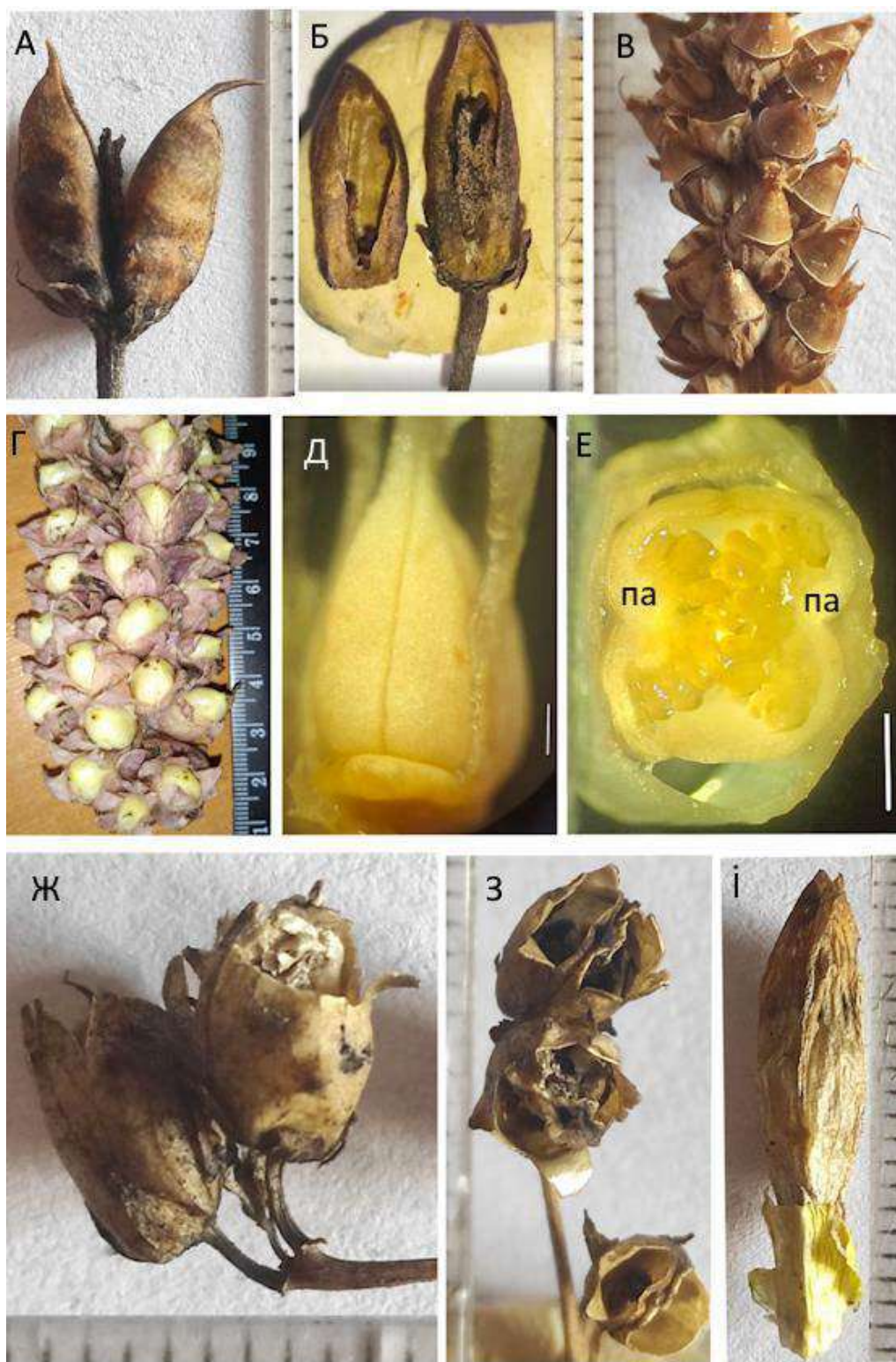


Рис. 6.6.2. Розкривні коробчасті плоди ламіід: *Digitalis grandiflora* Mill. (А, Б), *Plantago major* L. (В), *Lathraea squamaria* L.: суцвіття у стані плодоношення, зав'язі в розкритій квітці, помітна дорзальна борозенка та нектарник, поперечний переріз зав'язі (Г-Е), *Linaria vulgaris* Mill. (Ж, З), *Gentiana cruciata* L. (І), па – парієтальні плаценти

Багаторазове незалежне (або паралельне) виникнення схізокарпних плодів в кладі ламіїди змушує розглядати еволюцію плоду як таку, що каналізована в цьому напрямку, обумовлена спільним планом будови гінецею та подібними потребами в розселені трав'яних рослин. Вторинна апокарпія в *Asclepias* та деяких інших Аросунасеае вважається пов'язаною з відсутністю компітума та необхідністю перехресного запилення принаймні двох сайтів приймочки для збільшення частки неспоріднених нащадків (Wyatt, Lipow, 2007). Синорганізація квіткових органів в Аросунасеае (гіностегій і полінії) конвергентна з аналогічним явищем у родині Orchidaceae (гімостемій) і відіграє важливу роль у процесі запилення, що підтверджується високим видовим багатством обох родин (Endress, 2016).

У *Theligonum cynocrambe* L. однонасінний нижній псевдомонокапій формується зі зсувом стовпчика у бічне положення з термінального (Рис. 6.6.3). Найбільш різноманітні типи плодів є в родині Plantaginaceae (коробочка, однонасінний плід, схізокарпій) і Oleaceae (коробочка, ягода, однонасінний плід, багатокісточковий піренарій), також є декілька родин, в яких переважає один тип плоду, але є окремий представник з іншим типом плоду (Lamiaceae, Boraginaceae, Rubiaceae, Orobanchaceae) (табл. 6.6.1).

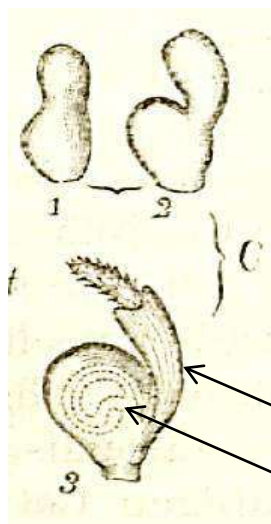


Рис. 6.6.3. Розвиток гінецею *Theligonum cynocrambe* L. з формуванням гінобазичного стовпчика із початково термінального положення (1, 2, 3 стадії); нз – насінний зачаток, то – трубчаста оцвітина (за Eichler, 1878: 94).

то
нз

Кампануліди

Кампануліди у флорі України належать до чотирьох порядків та восьми родин за APG IV (2016): Aquifoliales Senft, Asterales Link, Dipsacales Juss. ex Bercht., J.Presl, та Apiales Nakai. Усі родини (крім Aquifoliaceae) представлені

у природній флорі, з окремими видами, які культивуються переважно як декоративно квітучі рослини, з родин Asteraceae, Campanulaceae та Caprifoliaceae. В усіх порядках переважає нижня зав'язь, лише в *Ilex aquifolium* та Menyanthaceae зав'язь верхня; гінецей переважно 2-5 членний (додаток Г.6). Гнізда одно-малонасінні, крім представників родин Campanulaceae, Menyanthaceae, Caprifoliaceae з коробчастими плодами.

Усього для цієї класифікації виділено п'ять типів плодів – усі синкарпні типи, що є більше ніж у ерікорнід та ляміїд (табл. 6.6.1). Розподіл типів плодів на рівні родин не виявляє суттєвого переважання одної з родин, причому багатокісточковий піренарій виявлений у чотирьох родин, що є найвищим показником серед усіх астерид. Серед багатокісточкових піренаріїв переважають напівнижні плоди. На рівні родів і видів спостерігається домінування однонасінних плодів, головню, за рахунок представників родини Asteraceae (рис. 6.6.1). На другому місці за кількістю родів і видів схізокарпні плоди, характерні для родини Apiaceae та *Hydrocotyle* (Araliaceae). Родина Caprifoliaceae виявляє найбільшу різноманітність типів плодів, її представники мають коробочку, ягоду, багатокісточковий піренарій та однонасінний плід різної будови (Додаток Г.6).

Всі астериди

У флорі України астериди охоплюють 38 родин, 431 рід, 1911 видів, що є найбільшою кількістю таксонів серед усіх великих систематичних груп. В цілому, для астерид флори України виявлено п'ять базових типів, спостерігається переважання коробчастих плодів на рівні родини і однонасінних плодів на рівні роду і виду (рис. 6.6.4). У карпоботанічному спектрі астерид на рівні родини переважаючим типом є коробчасті плоди, проте у спектрах на родовому і видовому рівнях переважають однонасінні плоди. Карпоботанічні спектри на рівні роду і виду є подібними, з трьома вираженими піками для коробчастих, схізокарпних та однонасінних плодів.

Ягодові і багатокісточкові піренарії представлені у мінімальному числі таксонів.

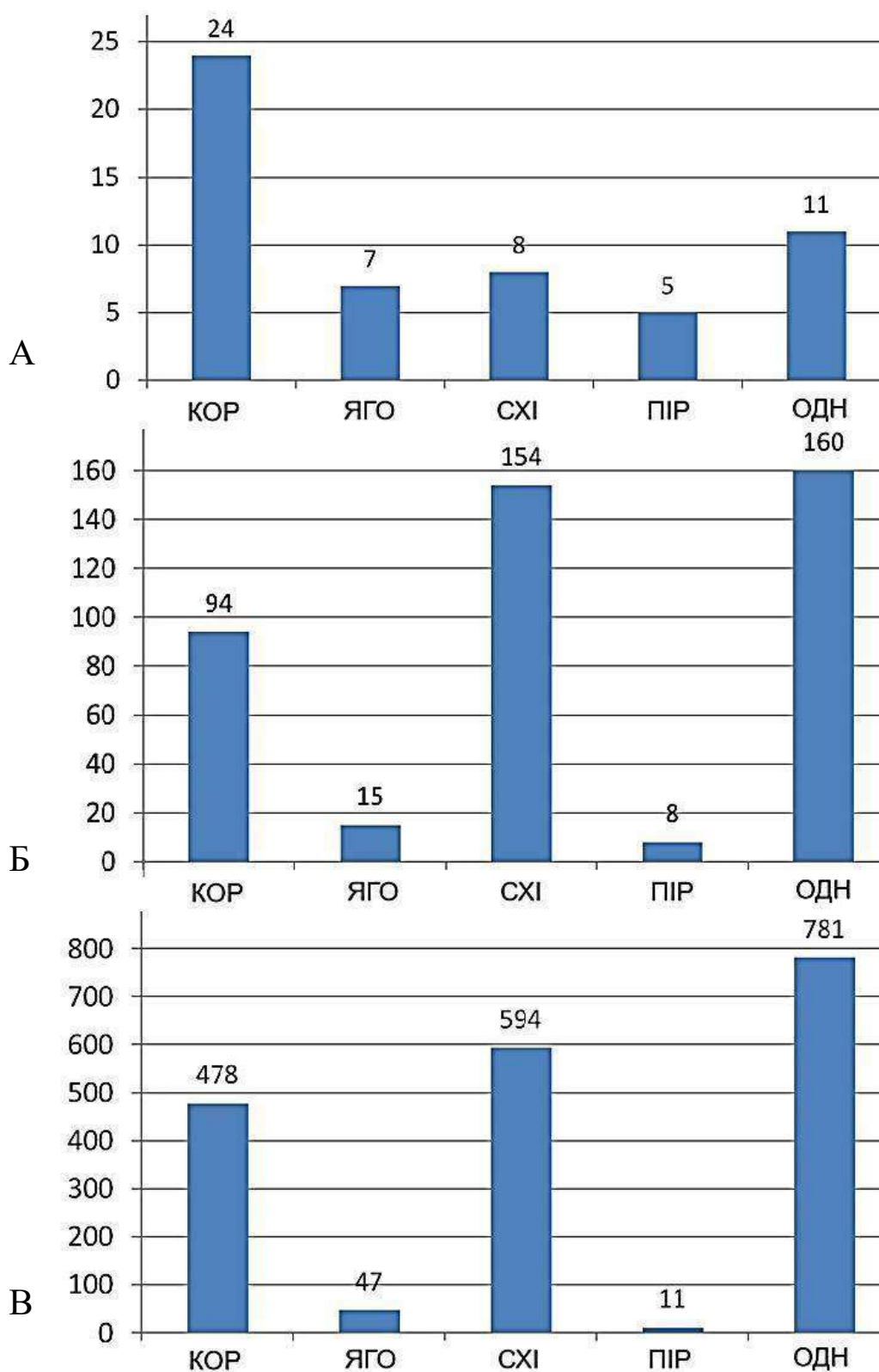


Рис. 6.6.4. Розподіл базових типів плодів у у родин (А), родах (Б) та видах (В) астерид флори України: КОР – коробочка, ЯГО – ягода, СХІ – схізкарпій, ПІР – багатокісточковий піренарій, ОДН – однонасінний плід.

Якщо знову повернутися до карпологічних спектрів на рівні суб-клад астерид (Рис. 6.6.1), то можна виявити цікаву закономірність, непомітну на рівні цілої клад. Ця закономірність найбільше проявляється при аналізі спектрів на рівні роду і виду, які є подібними між собою. Так, в ерікорнід карпологічний спектр на рівні виду має виразний лівобічний характер, тобто виявляє чітке домінування коробчастих плодів, які вважаються найменше спеціалізованим типом синкарпного плоду. Для ляміід спектр має два чітких піки (коробчасті і схізокарпні плоди) при переважанні схізокарпних плодів, які вважаються похідними від коробчастих. В кампанулід бачимо чіткий правосторонній спектр з переважанням однонасінних плодів та схізокарпні плоди на другому місці за кількістю таксонів. Таким чином і з збільшенням ступеня спеціалізації субклад ми спостерігаємо зсув карпологічного спектру вправо. Однонасінні плоди вважаються кінцевою ланкою еволюції апокарпних і синкарпних плодів (Roth, 1977), отже їх переважання у найбільш спеціалізованій кладі астерид переконує у можливості використання карпологічних спектрів як маркерів еволюційної спеціалізації таксонів високого рангу. Раніше таке діагностичне значення визнавали тільки за частинами квітки, зокрема за типами гінецею та положенням зав'язі (Takhtajan, 2009).

6.7. Морфогенетичні характеристики плодів та карпологічний спектр рослин флори України

За результатами опрацювання анотованих списків плодів у рослин флори України (Додаток Г) ми здійснили аналіз морфологічних особливостей плодів в межах систематичних груп базальні покритонасінні, однодольні, базальні еудікоти, розиди, каріофіліди та астериди. Значною частиною цього аналізу вперше стало застосування методу карпологічних спектрів для кожної систематичної групи на рівні родини, роду і виду. Впровадження методу карпологічних спектрів є можливим після обрання базових типів

плодів, до яких можна звести існуюче різноманіття плодів у рослин флори України, з максимальним збереженням морфогенетичних характеристик плоду (типу гінецею, кількості плодолистків і насінин). Так, ми встановили сім базових типів плодів і розподілили представників флори України за цими категоріями. Незважаючи на існування невеликої кількості плодів з проміжними характеристиками або з унікальними властивостями, отримані нами карпологічні спектри проявляють чіткі закономірності.

На початку розглянемо морфогенетичні характеристики плодів, які не відображені у карпологічних спектрах, а саме, типи збірних плодів, наявність нижніх плодів, типи однонасінних плодів.

Типи збірних плодів (aggregate fruits). Так, у флорі України виявлено 22 родини (13% родин) з представниками, які мають збірні плоди (Табл. 6.7.1). Ці плоди представлені у чотирьох систематичних групах: базальних покритонасінних, базальних еудікотах, розидах та однодольних. Найбільш різноманітні і багаточисельні вони серед однодольних та базальних еудікотів. Збірні плоди формуються в онтогенезі з апокарпного полімерного гінецею, який є найбільш характерний для таксонів низького рівня еволюційної просунутості. Тому частка збірних плодів у певній систематичній групі може вважатися маркером її еволюційної спеціалізації. Збірні плоди можуть бути розкритими багатонасінні листянки (follicetum, multifollicle) або нерозкритими багатогорішки (achenetum, multiachene), багатокістянки (drupetum) або апокарпні ягоди (baccetum) (Schisandraceae). Багатонасінні плодики мають представники 12 родин, а однонасінні плодики мають представники 13 родин. Як правило, в одній родині знайдено або багатонасінні, або однонасінні збірні плоди, однак у трьох родин (Alismataceae, Ranunculaceae, Rosaceae) трапляються представники з багато- і однонасінними плодиками. Деякі представники мають дискусійний тип плоду і не завжди розглядаються як збірні, наприклад *Stratiotes aloides* (альтернативна назва - ягода) та *Tofieldia calyculata* (альтернативна назва - коробочка).

Нижні плоди (inferior fruits). Плоди з нижньою зав'яззю трапляються у представників 43 родин (25% родин) з усіх шести систематичних груп, виділених у флорі України (Таблиця 6.7.2). При цьому, нижня зав'язь характерна для всіх представників родини (принаймні у флорі України) у 29 родин. Із родин, представники яких мають нижню зав'язь, 11 родин належать до класу астериди, 12 родин – до класу розиди, 7 родин – до класу однодольних, 6 родин – до класу каріофіліди, 5 родин до базальних еудікотів і 2 родини – до базальних покритонасінних. Нижню зав'язь можуть мати представники, які формують різноманітні типи синкарпних плодів – коробочку, ягоду, схізкарпій, багатокісточковий піренарій та однонасінний плід. У деяких представників, переважно з нечисельних таксонів, трапляються напівнижні плоди різного типу (*Hedera*, *Adoxa*, *Portulaca*, *Mesembryanthemum* × *vascosilvae*, *Trapa*, *Euonymus*, *Paliurus spina-christi*, *Hamamelis*, *Liquidambar*, *Saxifragaceae* та інші). У деяких родин нижня зав'язь характерна для представників з різними типами плодів (*Onagraceae*, *Caprifoliaceae*, *Rubiaceae*, *Lythraceae* *Araliaceae*).

Нижня зав'язь вважається синапоморфією багатьох еволюційно просунутих клас покритонасінних, проте, вона трапляється і в найменше спеціалізованих групах: базальних покритонасінних, алісмаїд, базальних еудікотів. Це підтверджує гіпотезу про раннє виникнення синкарпного гінцею і нижньої зав'язі серед покритонасінних, із можливістю реверсії її до вторинно верхньої зав'язі. Нижня зав'язь описана майже виключно у представників зі зрослими плодолистками, тому її наявність у гінцеї *Stratiotes aloides* з низьким рівнем зростання плодолистків робить цей вид унікальним і одним з найбільш дискусійним серед усіх представників нашої флори.

Типи однонасінних плодів (one-seeded fruits). Різноманітність однонасінних плодів у рослин флори України дуже значна (Таблиця 6.7.3). В цій категорії виявлено представників 51 родини (30% родин) з усіх шести систематичних груп. Серед однонасінних плодів трапляються два

морфогенетичні типи: (1) апокарпні мономерні плоди (виявлені у 7 родинях) та (2) синкарпні плоди з багатонасінною преантетичною зав'яззю або з псевдомономерним гінцеєм (виявлені у 44 родинях). Однонасінні плоди є кінцевою ланкою еволюції як апокарпних, так і синкарпних плодів; вони формуються внаслідок необоротних еволюційних процесів редукції числа плодолистків та насінних зачатків (Takhtajan, 1959; Roth, 1977). Однонасінні плоди в деяких випадках вдається чітко класифікувати як горіх, сім'янку, кістянку, крилатку, зернівку. Часто однонасінні плоди мають додаткові екстракарпельні частини, які сприяють рознесенню (приквітки, купулу (плюску), гіпантій, неопадну оцвітину, рудименти чашечки, папус, крило). Але часто такий плід має гомогенний оплодень, дуже сильно редукований і не може бути однозначно класифікований за описовим принципом, або його анатомічна структура і морфогенез не вивчені. Іноді морфогенетичний тип однонасінного плоду становить наукову проблему, особливо коли йдеться про псевдомономерні плоди. Ми виявили, що в більшості родин однонасінні плоди формуються з синкарпного багатогніздного або одногніздного гінцею, який може формувати декілька насінних зачатків або один насінний зачаток, з базальною, маргінальною або апікальною плацентою. Так, у представників класу астериди всі однонасінні плоди за походженням є псевдомономерні. У базальних покритонасінних та базальних еудікотів однонасінні плоди за походження є мономерними апокарпіями (монокарпіями), а в решті систематичних групах є обидва варіанти походження однонасінного плоду. Найбільш різноманітні однонасінні плоди серед розид, де вони представлені більше ніж в 20 родинях.

Виявлено переважання у досліджених видів флори України гінцею з синасцидіатною та симплікатною зонами, з різною їхньою часткою у складі зав'язі та з центрально-кутовою і парієтальною плацентацією, наскільки це можна виявити з опублікованих даних. Паракарпні плоди, тобто одногніздні гінцеї з симплікатною зоною і парієтальною плацентацією або переважно з парієтальною плацентацією описані у 19 родинях з усіх систематичних груп.

Таблиця 6.7.1

Різноманітність збірних плодів у рослин флори України

№	Родина і представники	Підклас /клада	Плодики багатонасінні	Плодики однонасінні
Базальні покритонасінні				
1.	Schisandraceae	Nymphaeidae		+
2.	Annonaceae	Magnoliidae	+	
3.	Magnoliaceae	Magnoliidae		+
4.	Calycanthaceae	Magnoliidae		+
Однодольні				
5.	Alismataceae	Alismatidae	+	+
6.	Butomaceae	Alismatidae	+	
7.	Hydrocharitaceae (<i>Stratiotes</i>) (дискусійний варіант)	Alismatidae	+	
8.	Potamogetonaceae	Alismatidae		+
9.	Ruppiaceae	Alismatidae		+
10.	Scheuchzeriaceae	Alismatidae	+	
11.	Tofieldiaceae (дискусійний варіант)	Alismatidae	+	
12.	Zannichelliaceae	Alismatidae		+
13.	Melanthiaceae (<i>Veratrum</i>)	Liliidae	+	
14.	Arecaceae	Commelinidae		+
Базальні еудікоти				
15.	Menispermaceae	Ranunculidae		+
16.	Ranunculaceae	Ranunculidae	+	+
17.	Nelumbonaceae	Ranunculidae		+
18.	Platanaceae	Ranunculidae		+
19.	Crassulaceae	Hamamelidae	+	
20.	Paeoniaceae	Hamamelidae	+	
21.	Saxifragaceae (<i>Astilbe</i>)	Hamamelidae	+	
Розиди (підклас Rosidae)				
22.	Rosaceae (<i>Rosoideae</i> , <i>Amygdaloideae</i>)	фабіди	+	+
Усього родин			12	13

Плоди з нижньою зав'яззю у рослин флори України

№	Родина і представники	Підклас /клада	Тип плоду
Базальні покритонасінні			
1.	Nymphaeaceae (<i>Nymphaea</i>)	Nymphaeidae	ягода
2.	Aristolochiaceae	Magnoliidae	коробочка
Однодольні			
3.	Hydrocharitaceae (<i>Hydrocharis</i> , <i>Stratiotes</i>)	Alismatidae	шестилистянка / ягода
4.	Amaryllidaceae	Liliidae	коробочка
5.	Dioscoreaceae (<i>Tamus</i>)	Liliidae	ягода
6.	Iridaceae	Liliidae	коробочка
7.	Orchidaceae	Liliidae	коробочка
8.	Cannaceae* (<i>Canna</i>)	Commelinidae	коробочка
9.	Musaceae* (<i>Musa</i>)	Commelinidae	ягода
Базальні еудікоти			
10.	Altingiaceae*	Hamamelidae	коробочка напівнижня
11.	Hamamelidaceae*	Hamamelidae	коробочка напівнижня
12.	Grossulariaceae	Hamamelidae	ягода
13.	Saxifragaceae	Hamamelidae	коробочка напівнижня
14.	Haloragaceae	Hamamelidae	схізокарпій
Розиди (підклас Rosidae)			
15.	Rosaceae (<i>Malaea</i>)	фабіди	багатокісточковий піренарій: яблуко
16.	Rhamnaceae (<i>Paliurus spina-christi</i>)	фабіди	багатокісточковий напівнижній піренарій
17.	Cucurbitaceae	фабіди	ягода, гарбузина, коробочка, однонасінний плід
18.	Begoniaceae*	фабіди	коробочка
19.	Celastraceae (<i>Euonymus</i>)	фабіди	коробочка напівнижня
20.	Fagaceae	фабіди	однонасінний плід: жолудь, горіх
21.	Betulaceae	фабіди	однонасінний плід: крилатка, горіх
22.	Juglandaceae	фабіди	однонасінний плід: піренарій, горіх
23.	Myricaceae*	фабіди	однонасінний напів- нижній плід: горіх

24.	Onagraceae	мальвіди	коробочка, піренарій (<i>Circaea</i>)
25.	Myrtaceae*	мальвіди	ягода
26.	Lythraceae (<i>Trapa, Punica*</i>)	мальвіди	однонасінний напів- нижній плід (<i>Trapa</i>); ягодоподібний плід, <i>balausta</i> (<i>Punica</i>)
Каріофіліди (Підклас Caryophyllidae)			
27.	Aizoaceae*	Caryophyllales	коробочка напівнижня
28.	Cactaceae*	Caryophyllales	ягода
29.	Chenopodiaceae (<i>Beta</i>)	Caryophyllales	однонасінний плід
30.	Portulacaceae	Caryophyllales	коробочка напівнижня
31.	Loranthaceae	Santalales	однонасінний плід
32.	Santalaceae	Santalales	однонасінний плід
Астериди			
33.	Hydrangeaceae*	ерікорніди	коробочка
34.	Ericaceae (<i>Arbutus</i> <i>Vaccinium</i>)	ерікорніди	ягода
35.	Cornaceae	ерікорніди	однонасінний плід: піренарій
36.	Plantaginaceae (<i>Hippuris</i>)	ляміїди	однонасінний плід
37.	Rubiaceae	ляміїди	схізокарпій, ягода, однонасінний плід
38.	Campanulaceae	кампануліди	коробочка
39.	Asteraceae	кампануліди	однонасінний плід: сім'янка
40.	Adoxaceae (<i>Adoxa</i> , <i>Sambucus</i> , <i>Viburnum</i>)	кампануліди	однонасінний плід: напівнижній або нижній піренарій
41.	Caprifoliaceae (<i>incl.</i> <i>Dipsacaceae</i> , <i>Linnaeaceae</i> , <i>Valerianaceae</i>)	кампануліди	коробочка, ягода, однонасінний плід: піренарій, сім'янка
42.	Araliaceae	кампануліди	схізокарпій нижній, піренарій напівнижній
43.	Apiaceae	кампануліди	схізокарпій

Примітка: напівжирним шрифтом виділено родини, всі представники яких мають нижню зав'язь; * - культурна флора

Різноманітність однонасінних плодів у рослин флори України

№	Родина і представники	Підклас /клада	моно-карпій	синкарпій / псевдо-монокарпій
Базальні покритонасінні				
1.	Lauraceae	Magnoliidae	кістянка	-
Однодольні				
2.	Araceae (<i>Lemna</i> , <i>Spirodela</i> , <i>Wolffia</i>)	Alismatidae	-	(?) з недиференційованим оплоднем
3.	Hydrocharitaceae (<i>Caulinia</i> , <i>Najas</i>)	Alismatidae	(?) з недиференційованим оплоднем	(?)
4.	Zosteraceae	Alismatidae	-	піренарій
5.	Cyperaceae	Commelinidae	-	сім'янка,
6.	Poaceae	Commelinidae	-	зернівка
7.	Sparganiaceae	Commelinidae	-	піренарій
8.	Typhaceae	Commelinidae	-	сім'янка
Базальні еудікоти				
9.	Ceratophyllaceae	Ranunculidae	горішок	-
Розиди (підклас Rosidae)				
10.	Betulaceae	фабіди	-	горіх
11.	Cannabaceae	фабіди	-	горіх
12.	Celtidaceae	фабіди	-	піренарій
13.	Cucurbitaceae (<i>Sycios</i>)	фабіди	-	ягода?
14.	Elaeagnaceae	фабіди	сім'янка	-
15.	Fabaceae <i>p. p.</i>	фабіди	біб	-
16.	Fagaceae	фабіди	-	горіх, жолудь
17.	Juglandaceae	фабіди	-	піренарій
18.	Moraceae	фабіди	-	сім'янка
19.	Myricaceae	фабіди	-	піренарій
20.	Rhamnaceae	фабіди	-	піренарій
21.	Rosaceae <i>p. p.</i> ,	фабіди	горішок	
22.	Ulmaceae	фабіди	-	крилатий горіх
23.	Urticaceae	фабіди	-	горіх
24.	Anacardiaceae	мальвіди	-	піренарій

25.	Brassicaceae <i>p. p.</i>	мальвіди	-	стручечок
26.	Lythraceae (<i>Trapa</i>)	мальвіди	-	піренарій
27.	Nitrariaceae	мальвіди	-	піренарій
28.	Onagraceae (<i>Circaea alpina</i>)	мальвіди	-	піренарій
29.	Rutaceae (<i>Ptelea</i>)	мальвіди	-	крилатка
30.	Thymelaeaceae	мальвіди	-	піренарій
31.	Tiliaceae	мальвіди	-	горіх
Каріофіліди (Підклас Caryophyllidae)				
32.	Amaranthaceae (<i>A. blitum</i>)	Caryophyllales	-	мішечок
33.	Basellaceae	Caryophyllales	-	горіх
34.	Caryophyllaceae (<i>Scleranthus</i> , <i>Herniaria</i> , <i>Paronychia</i> , <i>Queria</i>),	Caryophyllales	-	горіх / сім'янка
35.	Chenopodiaceae	Caryophyllales	-	сім'янка
36.	Nyctaginaceae	Caryophyllales	сім'янка	
37.	Plumbaginaceae*	Caryophyllales	-	горіх
38.	Polygonaceae	Caryophyllales	-	горіх
39.	Loranthaceae	Santalales	-	піренарій
40.	Santalaceae	Santalales	-	піренарій
Астериди				
41.	Cornaceae	ерікорніди	-	піренарій
42.	Eucommiaceae*	ляміїди	-	крилатка
43.	Oleaceae (<i>Olea</i> *, <i>Fraxinus</i>)	ляміїди	-	піренарій, крилатка
44.	Orobanchaceae (<i>Tozzia</i>)	ляміїди	-	піренарій
45.	Phrymaceae	ляміїди	-	горіх
46.	Plantaginaceae (<i>Hippuris</i> , <i>Globularia</i>)	ляміїди	-	піренарій, горіх
47.	Rubiaceae (<i>Theligonum</i>)	ляміїди	-	піренарій
48.	Lamiaceae (<i>Vitex</i> *)	ляміїди	-	піренарій
49.	Asteraceae	кампануліди	-	сім'янка
50.	Adoxaceae (<i>Viburnum</i>)	кампануліди	-	піренарій
51.	Caprifoliaceae (<i>Linnaea</i> , <i>Valeriana</i> , <i>Dipsacaceae</i>)	кампануліди	-	сім'янка
	Усього родин		7	44

Карпологічний спектр рослин флори України. Аналіз особливостей морфогенезу гінецею і плоду в окремих систематичних групах дозволив класифікувати плоди на сім базових типів та створити карпологічні спектри. Для здійснення інвентаризації плодів у всіх рослин флори України ми вперше уклали загальні зведені карпологічні спектри для родин, родів та видів усієї флори нашої країни. У цих спектрах відмічено абсолютну кількість таксонів, які мають відповідний базовий тип плоду, а також кольором зазначено приналежність до одної з шести систематичних груп рослин (рис. 6.7.1). Розрахунки були зроблені для 171 родини, 1177 родів, і 5376 видів флори України.

Виявилось, що на рівні родини найпоширенішим типом плоду є коробочка, яка трапляється приблизно в половині (51%) всіх родин флори (87 родин) (рис. 6.7.1А). Дещо менше представлені однонасінні плоди (у 50 родин), решта типів плодів представлені у 30 родин і менше. Ягодоподібні плоди займають третє місце за кількістю родин, в яких вони трапляються. Цікаво, родини з ягодами представлені у всіх великих систематичних групах, проте кількість родів і видів, які мають плід ягоду, низька. Це означає, що цей тип плоду виникав неодноразово серед представників різних родин, але не зміг поширитися і стати основним типом плоду у таксонів нашої флори.

На рівні роду і виду спектри є значно відмінними від родинного спектру, але подібними між собою (рис. 6.7.1Б, В), тому далі ми проаналізуємо лише видовий спектр. За даними наших розрахунків, на видовому рівні у рослин флори України переважають однонасінні плоди (більше 36% всіх видів), дещо менше є видів з коробчастими плодами (32%), на третьому місці схізкарпії (12% видів), інші типи плодів поширені менше ніж у 10% видів кожен (таблиця 6.7.4). За внеском представників різних систематичних груп можна зробити висновок, що до частки рослин з однонасінними і коробчастими плодами входять представники всіх

систематичних груп, частка схізокарпіїв зумовлена переважно астеридами, а багатонасінні монокарпії переважно представлені розидами.

Таблиця 6.7.4

Частка базових типів плодів у загальному спектрі видів флори України

Базовий тип плоду	Частка від усіх видів (%)
Збірний плід	8,6
Багатонасінний монокарпій	6,5
Коробочка	32,1
Ягода	2,7
Схізокарпій	12,1
Багатокісточковий піренарій	1,6
Однонасінний плід	36,4
Всі типи плодів	100,0

З іншого боку, ми зобразили, як співвідносяться частки різних типів плодів у всіх систематичних групах в абсолютному і відносному виразі (рис. 6.7.2). Так, серед проаналізованих нами по-окремо восьми таксонів найчисельнішою була клада розид, далі клади однодольних і кампанулід. Можна побачити, що найбільший внесок у частку однонасінних плодів забезпечили кампануліди та однодольні, а у частку збірних плодів – розиди та базальні еудікоти, у частку схізокарпіїв – ляміїди і кампануліди, а у частку багатонасінних монокарпіїв - розиди (рис. 6.7.2 А). У відсотковому виразі ми бачимо найбільшу подібність між спектрами однодольних та каріофілід, а також між спектрами базальних покритонасінних і базальних еудікотів (рис. 6.7.2 Б). Останні дві групи об'єднує висока частка збірних плодів, які формуються з найбільш примітивного апокарпного полімерного гінецея.

У створених нами спектрах можна чітко прослідкувати залежність частки базового типу плоду від загального еволюційного рівня таксону. Це дозволяє припустити перспективність використання методу карпологічних спектрів в дослідженнях еволюції таксонів високого рангу. Карпологічні спектри на рівні родини, роду і виду засвідчують, що обрані нами базові типи плодів оптимально характеризують різноманітність плодів у рослин флори України.

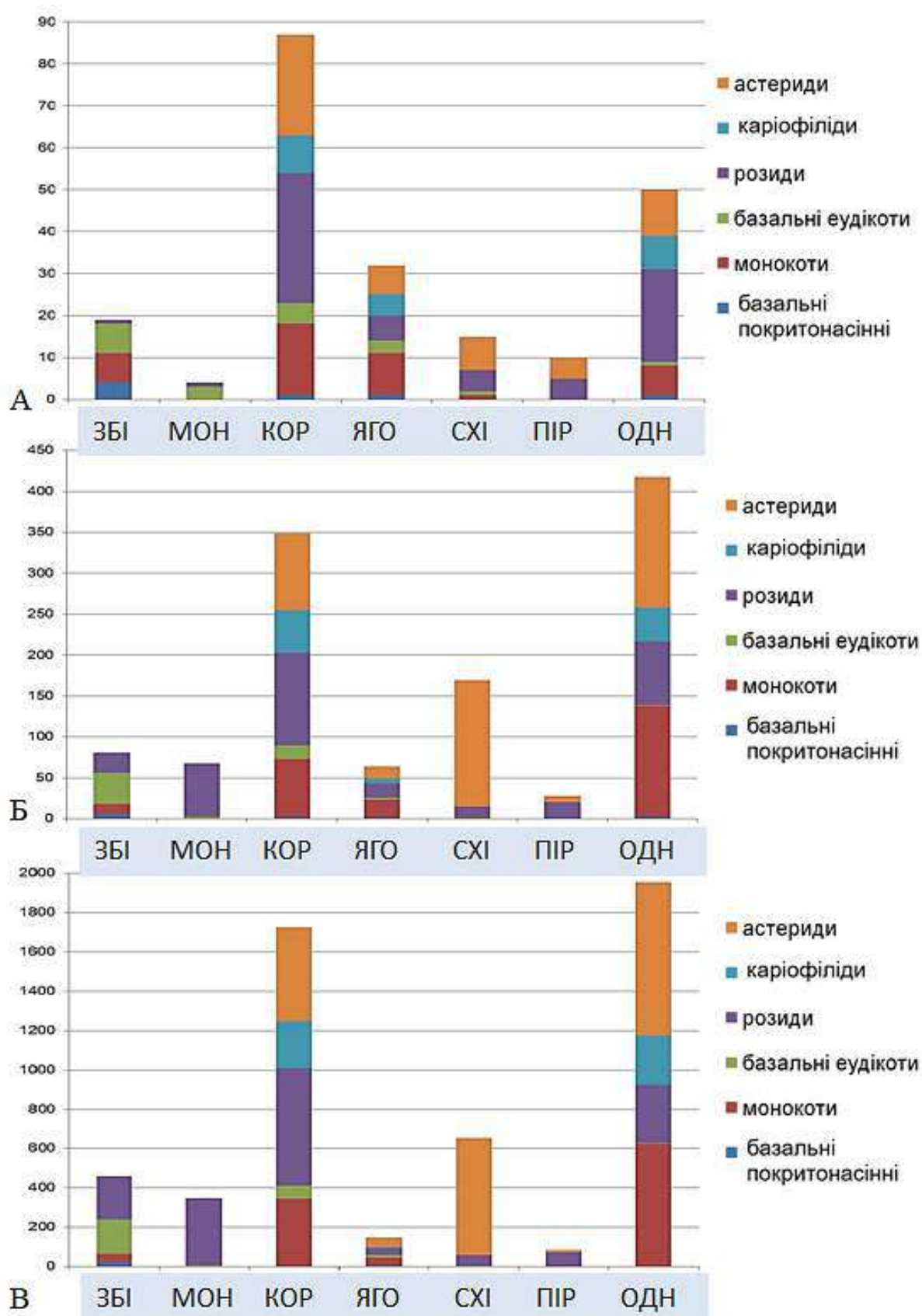
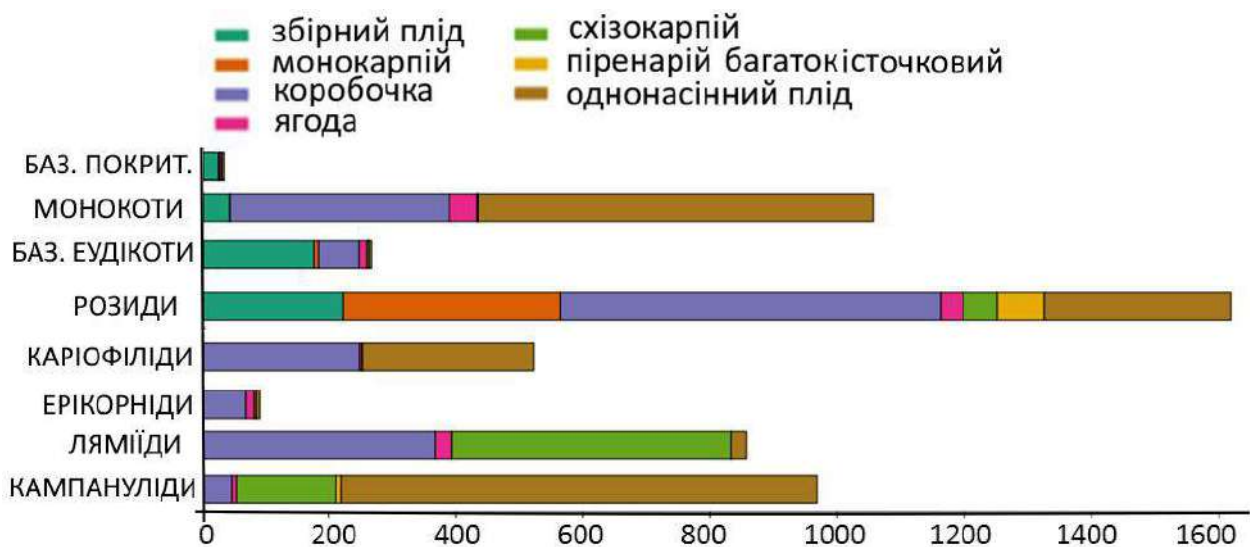
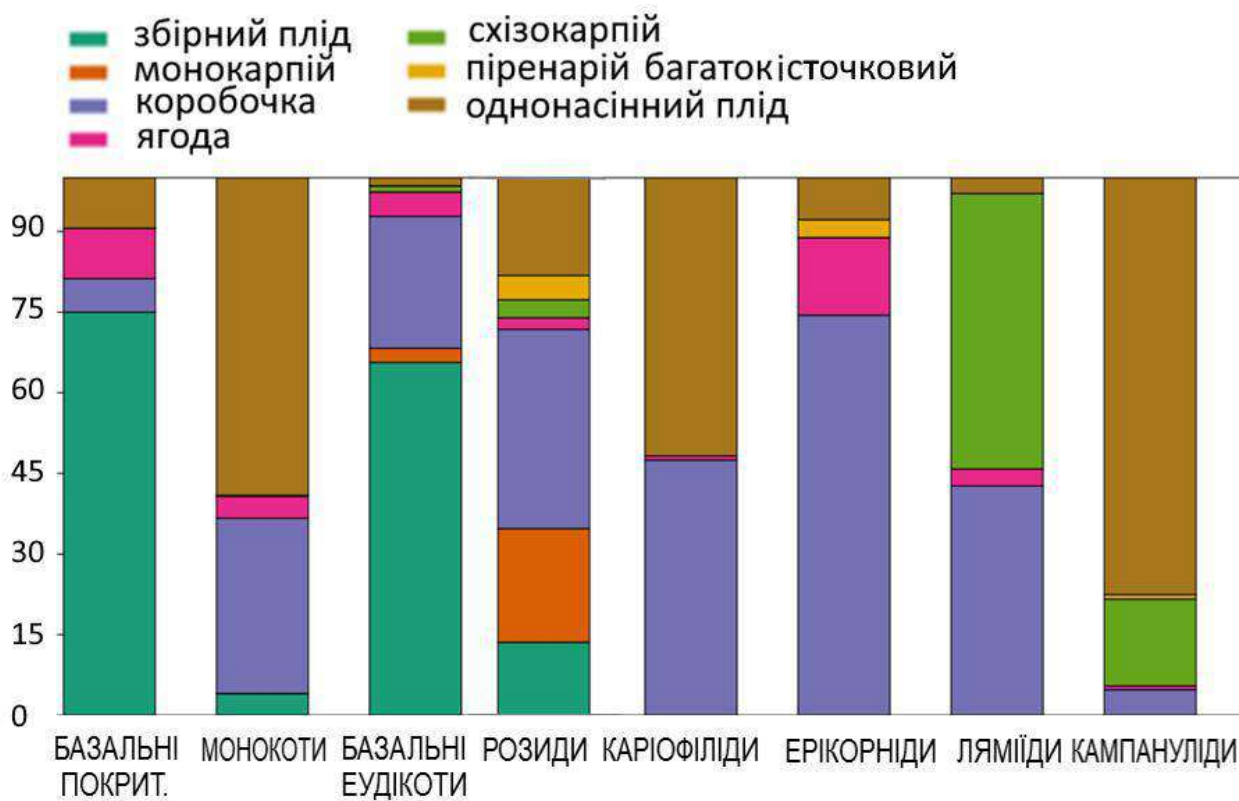


Рис. 6.7.1. Загальні карпологічні спектри для таксонів флори України: А – родини, Б – роди, В – види; ЗБІ – збірний плід, МОН – багатонасінний монокарпій, КОР – коробочка, ЯГО – ягода, СХІ – схізокарпій, ПІР – багатокісточковий піренарій, ОДН – однонасінний плід.



А



Б

Рис. 6.7.2. Представленість базових типів плодів у систематичних групах рослин флори України: А – в абсолютних значеннях кількості видів, Б – у відсотковому виразі. БАЗ. ПОКРИТ. – базальні покритонасінні, БАЗ. ЕУДІКОТИ – базальні еудікоти, МОНОКОТИ – однодольні

Підсумки розділу 6

На підставі проведення морфологічного й таксономічного аналізу плодів у представників флори України, укладено карпологічні спектри для шести систематичних груп: базальні покритонасінні, однодольні, базальні еудікоти, розиди, каріофіліди та астерида. Здійснений аналіз розподілу плодів з нижньою зав'яззю, типів збірних та однонасінних плодів у таксонах флори України. Встановлено, що у базальних таксонах покритонасінних найбільше поширені збірні плоди (базальні покритонасінні та базальні еудікоти), у таксонів середнього рівня спеціалізації – коробчасті плоди (розиди й ерікорніди), а у високо еволюційно просунутих клад – однонасінні плоди і схізокарпії (ляміїди і кампанулідиди). Ця ж особливість проявляється на прикладі субклад астерида – ерікорніди, ляміїди та кампанулідиди, в яких переважають відповідно коробочки, схізокарпії та однонасінні плоди. Це дозволяє припускати, що створена нами модель базових типів плодів має потенціал для застосування у кількісному аналізі плодів в різних групах покритонасінних високого рангу, а метод карпологічних спектрів може бути рекомендований для аналізу флори.

Використані джерела для розділу 6:

Odintsova et al., 2021; Odintsova, 2023; 2024; 2025; Одінцева, 2023; Одінцева, Волкотруб, 2024

РОЗДІЛ 7

КАРПОБІОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ПОКРИТОНАСІННИХ РОСЛИН ФЛОРИ УКРАЇНИ

7.1. Карпобіологічні характеристики представників класів і підкласів покритонасінних

За даними укладених анотованих списків плодів (Додаток Г) та подальшого поділу плодів на сім базових типів (Розділ 6) можна встановити деякі особливості генеративних діаспор рослин флори України. Йдеться про такі характеристики, як (1) однонасінні або багатонасінні діаспори, (2) діаспори розносяться у вигляді голої насінини або насінини, вкритої оплоднем, (3) діаспори з вираженими морфологічними особливостями, які розкладаються як адаптації до певного агента або способу рознесення. Так, збірні плоди за невеликим виключенням забезпечують рознесення однонасінних діаспор: голої насінини (багатолистянка) або насінини в оплодні (багатокістянка або багатогорішок). Коробчасті плоди і багатонасінні монокарпії (листянка, біб) також розкриваються і вивільняють голі насінини (крім членистих плодів, в яких вивільняються насінини, оточені оплоднем). Ягода і багатокісточковий піренарій поширюються у вигляді багатонасінної діаспори, в якій насінини вкриті оплоднем. Схізокарпії та однонасінні плоди являють собою діаспори, в яких насінина поширюється, вкрита оплоднем, за виключенням деяких плодів з особливими характеристиками (*Asclepiadaceae* / *Аросупасеае*).

Базальні покритонасінні

Серед небагатьох представників базальних покритонасінних флори України наявні дуже різні типи плодів та різні способи рознесення діаспор. Це пов'язано з тривалою історією цієї групи таксонів та давнім поширенням її у помірні широти. Представники родин *Schisandraceae*, *Annonaceae*, *Magnoliaceae*, *Calycanthaceae* є деревними рослинами, які мають збірні плоди

(Додаток Г.1). Ці плоди бувають соковиті ягодоподібні (*Schisandra chinensis*, *Asimina triloba*), сухі листянкові з саркотестальними насінинами (*Magnolia*), крилаті багатогорішки на видовженому (*Liriodendron*) або на чашоподібному квітколожі (*Calycanthaceae*). Всі ці види походять з тропічних і субтропічних областей Землі, де соковиті орнітохорні плоди (і насінини у *Magnolia*) дуже поширені, на відміну від регіонів з сезонним помірним кліматом. В цілому, у *Schisandraceae*, *Nymphaeaceae*, *Annonaceae* та *Lauraceae* (тобто в чотирьох з семи родин базальних покритонасінних) оплодень соковитий, що прийнято вважати адаптацією до поширення птахами (ендозоохорно) або гідроохорно (*Nymphaeaceae*).

Серед досліджених видів базальних покритонасінних виявлені різноманітні адаптації до рознесення, що зумовлює різноманіття назв для близьких плодів в межах одної родини (Odintsova, 2024). Зокрема, серед представників *Nymphaeaceae* плід в *Nymphaea* названий Р.Спьютом (Spjut, 1994) гесперидій, а плід в *Nuphar* – цератій. Плід у *Magnolia* визначено як кокцетум (coccetum) (багатобіб), а плід в *Liriodendron* – як багатокрилатка (samaretum). Роди *Nymphaea* і *Nuphar* мають нелігніфікований оплодень, який розривається для вивільнення насінин. З цієї причини визначення плоду як ягоди є спірним, наприклад: "Плід *Nuphar luteum* — це м'ясиста коробочка (або ягода, що розкривається)..." (Hart, Cox, 1995).

Коробчастий плід, притаманний представникам родини *Aristolochiaceae*, розкривається із розшаруванням оплодня (*Aristolochia*) або гігрохазійно неправильними тріщинами (*Asarum*). Плід в *Asarum europaeum* містить великі мірмекохорні насінини з принасінниками (Рис. 6.1.2 В, Г). В *Asarum europaeum* та *Aristolochia clematitis* насінини розносяться за допомогою різних агентів (мурахами або вітром, відповідно) (López-Martínez et al., 2024).

Однодольні

Для плодів однодольних рослин флори України характерні різноманітні адаптації до агентів і способів дисемінації (Одінцова та ін. 2022). Ці адаптації пов'язані з великим морфологічним різноманіттям плодів однодольних, яке

представлено п'ятьма базовими типами та випадками, які являють собою проміжні варіанти (розділ 6, Додаток Г.2). Специфічними способами рознесення насінин, найбільш характерними для представників з коробчастими плодами, є міркеохорія (*Galanthus* L., *Luzula* DC., *Scilla* L.) (Chen et al., 2019), балістохорія (*Iris* Tourn. ex L., *Gladiolus* Tourn. ex L.) (Скрипець, Одінцева, 2020), гідрохорія (*Iris pseudacorus* L.) та анемохорія, поєднана з пилоподібними насінинами у мікотрофних і мікопаразитних рослин з родини Orchidaceae. Так, коробочки Orchidaceae містять величезну кількість дрібних насінин, що розглядається як результат адаптивної мікопаразитної еволюції. Максимальне число насінин у плоді Orchidaceae наводять від 400 (*Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Goodyera repens* (L.) R.Br.) до 4 млн (*Cattleya* sp.) (Терехин, 1977).

Ягодоподібні плоди широко представлені в однодольних флори України, часто у невеликих таксонах природної флори (Araceae, Asparagaceae Juss., Dioscoreaceae R.Br., Hydrocharitaceae, Liliaceae Juss., Melanthiaceae, Ruscaceae M.Roem.) або у культивованих родів (*Musa* L., *Smilax* L.). Ягоди часто набувають червоного забарвлення, зрідка чорні (*Paris* L.), що свідчить про орнітохорне поширення. Вважається, що плоди з соковитим оплоднем виникають у лісових трав в зв'язку з ендозоохорією, або у рослин вологих оселищ у зв'язку з гідрохорією (Rasmussen et al., 2006; Thadeo et al., 2015). Для однодольних рослин в цілому наведено багаторазове конвергентне виникнення соковитих плодів разом з сітчастим жилкуванням листків у таксонах, які перейшли до затінених умов існування, в нижньому ярусі лісу або у воді (Givnish et al., 2005). У той же час, більшість таксонів однодольних, які залишились пристосованими до відкритих умов росту проявляють ксероморфні риси, мають сухі плоди та паралельне жилкування листків.

Соковитих кістянок і піренаріїв, пристосованих до ендозоохорії, серед природної флори однодольних рослин України немає. Відомо, що сухі плоди у представників родин Роасеae та Сурерасеae також можуть розноситися

шляхом ендозоохорії зерноїдними водоплавними птахами, не перетравлюючись (Costea et al., 2019).

Збірні нерозкривні плоди (багатокістянки, багатогорішки), які пристосовані до гідрохорії, характерні для родин Alismataceae, Potamogetonaceae, Ruppiaceae. Однонасінні гідрохорні плоди з недиференційованим або кістянковим оплоднем притаманні для Araceae. (*Lemna*), Hydrocharitaceae (*Najas*), Sparganiaceae, Zannichelliaceae., Zosteraceae, а однонасінні анемохорні (та анемо-гідрохорні) плоди з сухим оплоднем – для родин Cyperaceae, Poaceae, Typhaceae. Пристосування до гідрохорії виражені у вигляді незмочувальної епідерми плодів (*Alisma* L., *Sagittaria* Ruppius ex L., *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla), повітроносної тканини під водонепроникною епідермою (*Cladium* P.Brown, *Sparganium* L.) (Pijl, 1982). Для *Najas marina* L. and *Ruppia maritima* L. наведено дані щодо можливості рознесення плодів рибами (іхтіохорія) (Thorsen et al., 2009).

У деяких водних рослин з однонасінними плодиками (*Ruppia maritima*, *R. cirrhosa* (Petagna) Grande, *Althenia filiformis* F.Petit, *Zannichellia palustris* L.) описане явище геокарпії – активного просування плодів у ґрунт на дні водойми завдяки інтеркалярному позитивно-геотропічному росту плодоніжок. Соковитий шар оплодня у гідрохорних плодах містить повітряні порожнини та міжклітинники, таким чином слугуючи плавальним засобом, а не засобом для зоохорії, як прийнято пояснювати адаптивні особливості соковитих плодів. При цьому, механічний внутрішній шар оплодня виконує водонепроникну функцію. Наприклад, плодики у *Potamogeton natans* L. можуть триматися на воді до 9–12 місяців. У родах *Potamogeton* L. (*P. cristatus* L.), *Ruppia* L. та *Zannichellia* в ендокарпії після загнивання екзо- та мезокарпії звільняються жорсткі щетинисті або гребенеподібні гістологічні структури, які сприяють "заякорюванню" плоду в мулі на дні водойми (Том, 2002с; 2008).

Епізоохорне поширення плодів характерне для рослин з сухими плодами, які оточені різноманітними придатками, завдяки чому плоди

переносяться на ногах і пір'ї птахів або шерсті ссавців (Poaceae, Cyperaceae). Епізоохорні плоди водних рослин з ослизненими покривами (*Najas*, *Potamogeton*) приклеюються до тіла тварини і розносяться таким чином (Pijl, 1982).

Крилаті плоди (крилатка, крилатий горіх) не відомі серед однодольних, оскільки вони найбільше характерні для деревних рослин, яких немає серед однодольних у природній флорі України. Поширені серед однодольних рослин анемохорні плоди мають летючки із волосків (Pijl, 1982; Leins, Ebar, 2010). Такі представники є серед Poaceae (наприклад, у *Calamagrostis* Adans., *Stipa* L.) та у родах *Typha* та *Eriophorum* L. Адаптації плодів до автохорії (барохорії), це зчленування в основі діаспори, ламкий колос, гладенький блискучий плід, маленьке точкове місце кріплення діаспори, пониклі суцвіття, тощо відомі у злакових (Poaceae). Самозакопування діаспори в ґрунт (автокриптохорія) поширене у злакових явище. Наприклад, у *Stipa*, *Avena* L., *Helictotrichon* Besser, *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl, процес здійснюється за допомогою ості на нижній квітковій лусці, яка має перегин і здатність до скручування на 4–10 обертів (Pijl, 1982). В родах *Lolium* L., *Aegilops* L., *Elymus* L. описано опадання колосків з декількома плодами, що забезпечує масовість обнасінення. Явище гетерокарпії слабо досліджене серед однодольних рослин, зокрема приклади амфікарпії (наявність надземних і підземних плодів) описані в окремих представників родин Poaceae, Cyperaceae, Commelinaceae. Не зважаючи на те, що це явище має велике адаптивне значення для насіннєвого відтворення одно-дворічних рослин, нових відомостей для однодольних рослин флори України не виявлено. У флорі України представлені щільне супліддя-початок з сидячими ягодоподібними плодами (*Calla* L., *Arum* L. з родина Araceae) та головчасті (або видовжені) супліддя із сухими плодами (*Sparganium*, *Typha*).

Результати представленого тут аналізу способів рознесення плодів однодольних флори України підтверджують, що розкривні плоди з однонасінними діаспорами у вигляді голої насінини (листянки і коробочки),

характерні для 21 родини. Нерозкриті плоди або однонасінні частки плодів, оточені оплоднем, наявні у 24 родинях. Це представники з ягодоподібними плодами, схізокарпіями та однонасінними плодами і плодиками. Зважаючи на кількісне переважання видів у родинях *Roaceae* і *Cyperaceae* з однонасінними плодами, можна стверджувати переважання цієї категорії карпобіологічних типів плодів серед однодольних. Частка однонасінних діаспор, покритих оплоднем становить близько 63,5%.

Базальні дводольні

Незважаючи на невелике число видів у флорі України, серед базальних еудикотів виявлено шість базових типів плодів (усі, крім багатокісточкового піренарія) (розділ 6.3, Додаток Г.3). Серед цих плодів переважаючими є збірні плоди (53 %), а серед них – збірні горішки і кістянки (*Ranunculaceae*, *Nelumbonaceae*, *Platanaceae*, *Menispermaceae*). Збірні листянкові плоди наявні у 104 видів з родин *Crassulaceae*, *Paeoniaceae*, *Saxifragaceae* (*Astilbe*), *Ranunculaceae*. Однолистянки наявні у *Consolida*, *Cercidiphyllum* та в особливому плоді *Gymnospermium odessanum*, який може бути прирівняний до розкритого монокарпію. Нерозкриті ягодоподібні монокарпії є в *Actaea spicata* та в *Berberidaceae* (4 види).

В цілому, серед базальних еудикотів незначно переважають діаспори у вигляді голої насінини (53%), які наявні у листянкових (104 видів), розкритих монокарпіях (7 видів), і в коробчастих (57 видів) плодах. Діаспори у вигляді насінини в оплодні представлені у 158 видів (або 48%), а саме, плоди багатогорішки і багатокістянки (130 видів), нерозкриті монокарпії (5 видів), члениста коробочка у *Hypochaeris pendulum*, ягоди (9), схізокарпії (3) та однонасінні плоди (10). Багатонасінні діаспори (ягоди, нерозкриті монокарпії) наявні у 14 видів або 4,3 % (роди *Ribes*, *Actaea*, *Berberis*, *Mahonia*). Решта 95,7 % видів мають однонасінні діаспори.

Унікальний тип плоду виявлений у загроженого виду *Gymnospermium odessanum* (DC.) Takht. (*Berberidaceae*). В цього виду плід

початково ягодоподібний, але розривається у ранньому постанатетичному періоді, вивільняючи насінини. Специфічність морфогенезу плоду в споріднених з *Gymnospermium* родах барбарисових (*Caulophyllum*, *Vancouveria*) привертала увагу у зв'язку з дуже рідкісним явищем "вторинної голонасінності", виявленим ще також у Liliaceae (Mondoideae), Violaceae (*Decorsella* A.Chev., *Anchietea* A.St.-Hil.), Dioncophyllaceae (Pijl, 1982). Такий плід, гландіспермідіум (glandispermidium) за Spjut (1994), формується у неспоріднених родин дводольних та однодольних з синкарпним гінецеєм і коробчастим плодом (крім родини Berberidaceae з мономерним гінецеєм). Цей плід є прикладом перенесення функції приваблення агентів дисемінації з плоду на насінини або наслідком швидкого росту насінин, які передчасно розривають оплодень.

Оскільки переважна більшість базальних еудікотів є трав'яними рослинами, їхні однонасінні діаспори часто мають принасінники і розносяться мурахами. Цікаво, що водні представники базальних еудікотів, занурені гідрофіти, *Ceratophyllum* та *Myriophyllum*, мають найбільш спеціалізовані типи плодів – схізокарпії та однонасінні плоди, відповідно. Крилатих плодів серед базальних еудікотів не виявлено, проте крилатими є насінини у *Liquidambar styraciflua* та *Cercidiphyllum japonicum*. Натомість, плоди з летючкою у вигляді волосків наявні у *Platanus*, хоча в цілому, для деревних анемохорних рослин більш характерні крилоподібні пристосування. Соковитими ендозоохорними можна визначити плоди у видів *Menispermum*, Berberidaceae та *Actaea spicata*, а у видів *Paeonia* є саркотестальні орнітохорні насінини. Членистий паракарпний плід характерний для *Hurcoium pendulum*.

Розиди

Способи рознесення плодів і типи діаспор серед розид є різноманітними через велику морфологічну різноманітність типів плодів (Odintsova, 2023). Збірний плід, багатонасінний монокарпій та коробочка є найчисельнішими типами плодів серед розидів флори України (розділ 6.4).

Серед представників зі збірними плодами з родини Rosaceae листянкові плоди мають 19 видів, а горішкові і кістянкові – 201 вид.

Серед багатонасінних плодів Fabaceae більшість є роковними бобами, проте 23 види з родів *Gleditsia*, *Sophora*, *Coronilla*, *Securigera*, *Hedysarum*, *Hippocrepis*, *Ornithopus* мають нерозкривні боби (членисті або м'ясисті), тому кількість видів, які розносяться у вигляді голої насінини становить близько 319. Іншою особливістю розидів є наявність членистих коробочок (стручків) і бобів, які є похідними від розкривних типів плодів, відповідно розкривної коробочки і листянки, проте насінини поширюються, вкриті оплоднем. Так, нерозкривні стручки є в *Raphanus raphanistrum*, *R. sativus*, видів *Cardaria*, *Crambe*., *Rapistrum*, усього у 15 видів Brassicaceae (Додаток Г.4).

Серед розидів є чимало плодів з проміжними характеристиками, зокрема, з плодами, які розкриваються не завжди, неповністю або в залежності від умов. Також є види з 1 або 2 насінинами в зав'язі і види з 1 або 2 плодиками у квітці. Тому частка типів діаспор (збірні або прості, одно- або двонасінні, розкривні або нерозкривні) допускається з певним рівнем невизначеності. Частка однонасінних діаспор, покритих оплоднем становить близько 36%.

Серед розидів є порівняно висока частка плодів, які поширюються як багатонасінні діаспори (6,7%). До багатонасінних ягід і піренаріїв слід додати схізокарпій *Tribulus terrestris* з нерозкривними багатонасінними мерикарпіями. У видів з покритою насіниною, діаспори поширюються барохорно, балістохорно, епізоохорно, анемохорно, ендозоохорно, мірмекохорно. Цікавими є конвергентні адаптації плодів в родинях Fabaceae та Brassicaceae, зокрема наявність як розкривних, так і нерозкривних: членистих, соковитих, здутих та однонасінних бобів і стручків. Не менше потребують уваги паралельні еволюційні ряди плодів в родинях Malvaceae s. l. та Rutaceae, в яких трапляються коробочки, схізокарпії та однонасінні плоди. В родині Rosaceae спостерігаються еволюційні ряди від збірних до однонасінних плодів та від автохорії до ендозоохорії.

Каріофіліди

Серед представників підкласу Caryophyllidae флори України виявлено декілька функціональних типів плодів (Додаток Г.5). Більшість плодів у порядку Caryophyllales мають ксерохастичний тригер для розкривання плоду під час висихання (Odintsova, 2025b). Відомо, що представники Aizoaceae та Molluginaceae розкриваються гігдохастично, а їхні коробочки відкриваються раптово при оводненні, що дуже характерно для рослин посушливих умов існування (Roth, 1977). Багато представників родини Caryophyllaceae мають плоди, які розкриваються не повністю, зберігаючи вмістилище насінин майже незруйнованим, що характерно для балістохорів.

За даними Екофлори... (2002), більшість Caryophyllaceae флори України мають дрібні насінини, які разносяться вітром; другим за частотою способом рознесення діаспор є барохорія, тоді як ендозоохорія, мірмекохорія, епізоохорія та інші способи зустрічаються рідко. У цьому дослідженні балістохорія, очевидно, розглядалася в категорії анемохорії, так само як і тип перекоти-поле (*Gypsophila*, деякі види *Silene*). Балістохорні рослини можуть поширюватися у вигляді голої насінин (Caryophyllaceae) або однонасінних плодів (Polygonaceae).

Однонасінні плоди Caryophyllales здебільшого автохорні та анемохорні, дрібні. Анемохори бувають крилаті, з крилоподібним виростом, який формується приквітками (*Atriplex*, *Ceratostigma*), оцвітиною (*Anredera*) або оплоднем (*Polygonaceae*). Не виявлено анемохорних однонасінних плодів, які мають летючки з волосків. Антокарпії Nuytaginaceae можуть поширюватися різними агентами: тваринами, вітром або водою (Bittrich, Kühn, 1993). Частка однонасінних діаспор, покритих оплоднем становить близько 51,7%.

Птахи разносять ягодоподібні плоди деяких Caryophyllales і Santalales, які мають забарвлені плоди: червоні, чорні, фіолетові, зелені, жовті та білі. У представників Santalales це пов'язано з паразитизмом на гілках дерев (Krasylenko et al., 2019). Серед деревних представників порядку Santalales

немає паразитів із дрібним насінням, тоді як у трав'янистих видів роду *Thesium* плоди розповсюджуються переважно мурахами (García et al., 2024), а в *Arceuthobium oxycedri* вони розсіюються балістично. Види роду *Drosera* мають дрібні пилоподібні насінини (Pijl, 1982).

Астерида

Серед астерид флори України лише коробчасті плоди забезпечують рознесення голої насінини (Додаток Г.6), а також вторинно апокарпний плід – дволистянка в родині Аросупасеае, похідний від коробочки (26,2% видів). Багатонасінні діаспори притаманні для 58 видів або 3% видів. Отже частка однонасінних діаспор, покритих оплоднем становить близько 71% (таблиця 7.1.1). Цікаво, що серед ерікорнід та ламіїд виявлено лише чотири базові типи плодів, проте серед кампанулід – 5 типів, тобто кампануліди виявляють більшу морфологічну різноманітність, порівняно з будовою квітки в цих кладах. Зважаючи на зсув карпологічного спектру в межах групи таксонів ерікорніди-ламіїди-кампануліди від домінування коробчастих плодів, до схізокарпіїв та однонасінних плодів (розділ 6.6), можна передбачити зсув екологічних характеристик плодів від високої частки діаспор у вигляді голої насінини до діаспори типу насінини в оплодні. Частка багатонасінних діаспор (ягода та багатокісточковий піренарій разом) зменшується від 18% (16 видів з 90) до 3% (27 з 855 видів) і 1,5% (15 з 966 видів) в ряду ерікорніди-ламіїди-кампануліди. Діаспори в представників астерид типу голої насінини, як і цілі плоди, переважно характеризуються адаптаціями до абіотичних чинників рознесення або до автохорії.

Отже, за нашими даними вперше було з'ясовано, що переважна більшість видів флори України мають однонасінні діаспори, це близько 96% видів (Табл. 7.1.1), з них 40,7% це голі насінини, і 55% це насінини, вкриті оплоднем. Багатонасінні діаспори характерні лише для 4,3% видів. Карпобіологічні особливості виявлені лише для невеликої кількості видів, при чому, дослідження проведені за межами України.

Типи генеративних діаспор покритонасінних флори України

Тип плоду	Багатонасінні діаспори-плоди	Голі насінини	Однонасінні діаспори в оплодні
Таксон			
Базальні покритонасінні (32)	3,1%	65,6%	31,2%
Однодольні (1055)	4,1%	32,7%	63,2%
Базальні еудікоти (326)	4,3%	52%	43,7%
Розиди (1617)	6,7%	57%	36,3%
Каріофіліди (520)	0,8%	47,5%	51,7%
Астериди (1911)	3%	26,2%	70,8%
Всі покритонасінні (5376 видів)	4,3% (229 видів)	40,7% (2186 видів)	55% (2961 вид)

7.2. Особливості рознесення діаспор у рослин флори України

З'ясування способів поширення плодів і насінин є актуальною задачею сьогодення через значне порушення складу фітоценозів України адвентивними високоінвазійними рослинами, з одного боку, та скорочення ареалів рідкісних видів рослин, з іншого боку. Як приклад досліджень, проведених у цій галузі в інших країнах, у флорі Нової Зеландії виявлено переважання анемохорних видів рослин (79%), а також 33% ендозоохорних, 28% гідрохорних, 26% епізоохорних та 8% балістохорних видів, при чому поліхорія є звичайним явищем (Thorsen et al., 2009). Для флори Чехії встановлено, що переважаючими є діаспори типу цілий плід (48.8% видів) і гола насінина (41.2%), нечисленими варіантами є діаспори типу фрагменту плоду (3.1%) та спори (1.9%), а частка решти типів діаспор не перевищує 1% (Sadlo et al., 2018: Table 3). В обох дослідженнях використано різні джерела інформації як первинний матеріал для укладання переліку типів діаспор: для флори Нової Зеландії використано літературні дані про окремі види флори, споріднені види з таким самим типом діаспор, інформацію з інших територій, будову діаспор тощо. Для флори Чехії використані бази даних LEDA (Kleyer

et al. 2008), CLO-PLA (Klimešova et al. 2017) та інші джерела. На жаль, аналогічні дослідження рослин у флорі України не були проведені, оскільки досі бракує необхідної інформації про способи поширення плодів.

Серед літературних даних щодо способів рознесення плодів у різних типах оселищ виявлено часте використання поділу плодів на два типи, які відрізняються за основним способом рознесення, а саме, сухі і соковиті плоди (dry and fleshy fruit types) (Arbeláez, Parrado-Rosselli, 2005; Ramírez, et al., 2021). Такий підхід не враховує низку особливостей дисемінації, через що він був відхилений у нашому дослідженні. Аргументи щодо недосконалості цього підходу наведені нижче.

1. Спосіб рознесення не однозначно пов'язаний з консистенцією оплодня, його треба встановлювати за спеціальними польовими спостереженнями та анатомічними дослідженнями для кожного виду. Наприклад, зоохорія (зокрема, синзоохорія, дисзоохорія) є основним способом рознесення багатьох рослин з сухими плодами (*Quercus*, *Corylus*) (Fleming, Kress, 2011; Gómez, et al., 2019). Гідроохорія може забезпечуватися адаптаціями плодів, які помітні лише завдяки анатомічним дослідженням (повітряні порожнини в покривах плоду, окорковіння клітин) або безпосереднім спостереженнями (експериментально), а не за консистенцією оплодня (сухий-соковитий).

2. Консистенція оплодня не завжди може бути визначена окомірно, а саме: а) плоди змінюють консистенцію упродовж дозрівання, б) оплодень буває тонкостінний, недиференційований, тобто не відповідає визначенню сухого або соковитого, в) здерев'янілий шар оплодня, який визначає його класифікацію як "кістянкового" та використовується як еволюційно-вагома ознака як у соковитих, так і в сухих плодах, може бути тонким і помітним лише при анатомічних дослідженнях плоду в лабораторії.

Серед особливих адаптацій діаспор до рознесення вирізняється мірмекохорія, яка виявляється за наявністю елайосом. Мірмекохорія виявлена в *Asarum europaeum*, *Galanthus* L., *Luzula* DC., *Scilla*, лісових видів

осок (*Carex digitata*, *C. ornithopoda*), *Buxus sempervirens*, *Gymnospermium odessanum*, *Corydalis cava*, *Theligonum cynocrambe*, в родах *Acalypha*, *Arenaria*, *Cleome*, *Cyclamen*, *Cytisus*, *Datura*, *Euphorbia*, *Iris*, *Knautia*, *Melampyrum*, *Melica*, *Moehringia*, *Montia*, *Ornithogalum*, *Parietaria*, *Pedicularis*, *Penaea*, *Phyteuma*, *Polygala*, *Potentilla*, *Primula*, *Reseda*, *Scabiosa*, *Thesium*, *Valeriana*, *Zygophyllum*, а також в родинях Fumariaceae, Boraginaceae, Asteraceae, Amaryllidaceae, Colchicaceae, Papaveraceae, Ranunculaceae, (Lengyel et al., 2010).

Спеціальні дослідження міркекохорних рослин флори України не проводились, а для рослин Іберійського півострова наведено принаймні 572 міркекохорні види з лісових, чагарникових та антропогенізованих оселищ, серед яких 56,5% мають елайосому на насініні (строфіоль або карункула), а у 36,7% видів елайосома міститься на плоді (Ortega-Olivencia et al., 2021). За іншими оцінками, міркекохорія представлена принаймні в 11 000 видів або у близько 4,5% від усіх видів (загалом n=250 000), у 334 родах або 2,5% від усіх родів (n=13 208) та в 77 родинях або 17% від усіх родини (n=445) покритонасінних рослин (Lengyel et al., 2010). Ці цифри свідчать про те, що розповсюдження діаспор мурахами еволюціонувало багато разів серед покритонасінних і є більш різноманітним явищем, ніж вважалося раніше. Східна та Південна Європа є одним з осередків виникнення міркекохорних видів. Попри велике поширення міркекохорних видів в Європі, дослідження на облігатних міркекохорах *Galanthus nivalis*, *Corydalis cava* та *Asarum europaeum* у Словаччині показали, що найбільш поширені в Європі дрібні види мурах *Temnothorax crassispinus* та *Myrmica ruginodis* майже не чинять позитивного впливу на рознесення насінин, оскільки не можуть переносити важкі діаспори (Prokor et al., 2022), а деякі види діаспор з елайосомою можуть більш ефективно поширюватись молюсками (Türke et al., 2010; 2012).

Крилаті плоди або частки плоду, пристосовані до анемохорії, виявлені у *Liriodendron tulipifera*, *Paliurus spina-christi*, *Ulmus*, *Pterocarya*, *Betula*, *Alnus*, *Acer*, *Ptelea trifoliata*, *Ailanthus altissima*, *Fagopyrum*, *Oxyria*, *Rheum*,

Fagopyrum, *Oxyria*, *Rheum*, *Eucommia ulmoides*, *Fontanesia phillyraeoides*, *Fraxinus*, деяких *Apiaceae* та *Asteraceae*. Крилаті насінини наявні у *Liquidambar styraciflua*, *Cercidiphyllum japonicum*, *Deutzia*, *Philadelphus coronarius*, *Ericaceae*, вузькокрилаті насінини – у *Forsythia*, *Syringa*, *Campanula*, *Weigela*. Плід несправжня крилатка (*pseudosamara*) з крилом, яке формується з приквіток або оцвітини, виявлено у *Carpinus*, *Ostrya*, *Anredera cordifolia*. Виникнення крила як анемохорного апарату характерно для деревних рослин або трав відкритих оселищ. Натомість, летючка з волосків формується переважно у плоді трав'яних рослин (*Knautia*, *Typha*, багатьох *Asteraceae*) та у насінин *Epilobium*, *Asclepiadaceae* (*A. syriaca*, *Cynanchum acutum*, *Periploca graeca* та видів роду *Vincetoxicum*), а також у *Campsis* і *Catalpa*.

Балістохорно поширюються насінини у багатьох видів з коробчастими плодами, які розкриваються вгорі (*Buxus sempervirens*, *Primula*, *Ledum*, *Moneses*, *Pyrola*, *Sesamum indicum*, *Iris*, *Gladiolus*, *Campanulaceae*, *Caryophyllaceae*, *Geraniaceae*, *Myrsinaceae*), з дробними (*Apiaceae*, *Lamiaceae*) та однонасінними плодами (*Polygonaceae*). Наявні також представники з плодами, які розкриваються за механізмом гігрохазії (*Impatiens*) або вистрелювання насінин (*Arceuthobium oxycedri*). Гетерокарпія наведена для однонасінних плодів *Asteraceae* та *Chenopodiaceae*, еремів *Boraginaceae* та члеників плоду *Brassicaceae*.

7.3. Прибережно-водні й водні рослини

Морфологічна будова плодів є відображенням загальної адаптивної стратегії видів до рознесення в умовах водного і надводного середовища. Серед усіх типів оселищ України водні і прибережноводні оселища характеризуються найбільш особливими умовами, адже середовищем існування рослини є вода, що вимагає видозмін основних функцій організму, анатомо-морфологічної організації вегетативних та генеративних органів та

особливих репродуктивних процесів. За даними Б.В.Заверухи (1985), у флорі України налічується близько 90 видів водної рослинності та близько 200 видів прибережно-водної рослинності, усього гідрофітонна флороценооегрупа охоплює 6,6% видів (при оцінці обсягу природної флори у 4523 види). В україно-чехо-словацькій монографії "Макрофіти – индикаторы изменений природной среды" наведено морфо-біологічні особливості 153 видів вищих рослин-макрофітів, поширених в Україні (Гейны и др., 1993), з них до покритонасінних належить 142 види. Вивчення способів дисемінації макрофітів та їхніх структурних адаптації до гідрофітного способу життя є важливим елементом морфолого-біологічного та екологічного напрямів досліджень макрофітів. Даних з морфології, а особливо даних про способи розмноження і рознесення багатьох видів макрофітів досі бракує для здійснення узагальнень і виявлення закономірностей їхньої адаптивної еволюції (Дубина, 1993, 2006).

Для 113 макрофітів флори України ми навели стратегію рознесення за Sádlo et al. (2018) (Додаток Д, табл. Д.1) та уклали спектри типів плодів та стратегій рознесення (табл. 7.3.1, 7.3.2), останній з них порівняли з спектром, укладеним для флори Чехії. Виявилось, що серед макрофітів України немає багатонасінних монокарпіїв та багатокісточкових піренаріїв, частка збірних, ягідних та однонасінних плодів достовірно збільшилась, частка коробчастих плодів вдвічі знизилась, а частка схізокарпіїв достовірно не змінилась, порівняно з загальним карпологічним спектром України (табл. 7.3.1, табл. Д.2). Висока частка збірних плодів зумовлена наявністю багатьох представників алісматид у гідрофітній фракції флори, проте частки коробчастих плодів і ягід зблизились, при переважанні коробочок. Маючи однакову структуру гінецею – синкарпний багатонасінний план будови, ягідноподібні плоди мають більше водних ресурсів для розвитку оплодня та ослизнення насінин, ніж коробочки. Проте коробочки поширені у прибережно-водних рослин та можуть переходити до розкривання шляхом

гігрохазії, яка не вимагає здерев'яніння і дегідратації тканин оплодня, що є утруднено в умовах надлишку оводнення.

Порівнюючи спектри репродуктивних стратегій ми виявили, що у спектрі для макрофітів України домінуючими є стратегії *Sparganium* та *Wolffia* (по 44,2 %), міноними – стратегії *Phragmites* та *Allium* (по 5,3%), решта стратегій не представлені або представлені одним видом (табл. 7.3.2).

У флорі Чехії до водних і прибережноводних угруповань належить по 95 видів (Sadlo et al., 2018) та спостерігався подібний розподіл видів, які населяють водні та прибережноводні оселища (aquatic and wetland habitats) (Sadlo et al., 2018). Обидва типи оселищ у флорі Чехії характеризуються однаковими спектрами, які сильно відрізняються від усіх інших типів оселищ, в яких від 50 до 90% видів проявляють стратегію *Allium* (Sádlo et al., 2018). Так, для цих оселищ показана найвища частка видів зі стратегією *Wolffia* (49 з 95 видів або 52%) та *Sparganium* (35 з 95 видів або 37%), яка є підвищеною порівняно з цілою флорою Чехії. Цікаво, що саме ці дві стратегії характеризуються значною часткою вегетативних діаспор (46,6% та 22,9% відповідно), що узгоджується з уявленнями про збільшення ролі вегетативного розмноження у гідрофітів. Частка видів зі стратегією *Allium* становить 8 видів або 8,4%, види зі стратегіями *Cornus*, *Lycopodium*, *Phragmites* та *Zea* відсутні, зі стратегіями *Epilobium* – 1 вид, *Bidens* – 2 види. Відмінності цього розподілу з флорою України полягає у відносно вищій частці стратегій *Sparganium* та *Phragmites* у нашій флорі.

Подібні дані ми отримали для гідрофітів Шацького НПП зокрема (Одінцова, Гончаренко, 2020). У флорі судинних рослин Шацького НПП налічують 1003 види, з яких 975 видів покритонасінних (Гончаренко, Калінович, 2009). Приналежність видів до водних і прибережно-водних угруповань встановлювали за продромусами рослинності України та Шацького НПП (Прядко, Онищенко, 2012; Соломаха та ін., 2017; Продромус..., 2019).

Таблиця 7.3.1

Базові типи плодів макрофітів флори України

Тип плоду	Кількість видів макрофітів	Частка (%) та зміни відносно усієї флори		Частка у флорі України (%)
Збірний плід	42	29,6	↑ ($p \leq 0,01$)	8,6
Багатонасінний монокарпій	0	0	↓ ($p \leq 0,01$)	6,5
Коробчасті плоди	21	14,8	↓ ($p \leq 0,01$)	32,1
Ягодоподібні плоди	9	6,3	↑ ($p \leq 0,05$)	2,7
Дрібні плоди (схізокарпії)	15	10,6	=	12,1
Багатокісточковий піренарій	0	0	↓ ($p \leq 0,01$)	1,6
Однонасінні плоди	55	38,7	=	36,4
Усього	142	100		100

Примітка. Показники кутового критерію Фішера наведені у таблиці Д.2 (додаток Д)

Таблиця 7.3.2

Стратегії рознесення макрофітів за Sádlo et al. (2018)

Стратегія за Sádlo et al. (2018)	Флора України		Флора Чехії	
	Кількість видів	Частка видів (%)	Кількість видів	Частка видів (%)
I. Allium	6	5,3	8	8,4
II. Bidens	0	0	2	2,1
III. Cornus	0	0	0	0
IV. Epilobium	0	0	1	1,1
V. Lycopodium	0	0	0	0
VI. Phragmites	6	5,3	0	0
VII. Sparganium	50	44,2	35↑	36,8
VIII. Wolffia	50	44,2	49↑	51,6
IX. Zea	1	1	0	0
Усього	113	100	95	100

Примітка. Для флори Чехії наведені дані по водних рослинах співпадають з даними по прибережноводних рослинах (Sádlo et al., 2018: table 7).

Водна і прибережно-водна рослинність у Шацькому НПП належить до класів рослинності Potamogetonetea Klika in Klika et Novak 1941, Lemnetea O. De Bolos et Masclans 1955, Littorelletea Uniflorae Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946, Isoeto-Nanojuncetea Br.-Bl. et Tx. in Br.-Bl. et al. 1952 та Phragmito-Magnocaricetea Klika in Klika et Novak 1941 (Соломаха та ін., 2017; Продромус..., 2019). Багато видів водних і прибережноводних рослин мають надводні квітки і плоди, які можуть розноситися різними агентами. Встановлено 114 видів покритонасінних рослин на території Шацького НПП у складі водних і прибережно-водних угруповань.

Найбільш поширеними плодами у водних і прибережно-водних рослин є однонасінні плоди різного походження і різного морфогенетичного типу (39,5% від кількості водних і прибережно-водних рослин) (Табл. 7.3.3). Велика частка таких плодів пов'язана з переважанням у флорі родин Cyperaceae (роди *Bolboschoenus*, *Carex*, *Cladium*, *Cyperus*, *Eleocharis*, *Pycreus*, *Schenoplectus*) та Poaceae (*Calamagrostis*, *Glyceria*, *Poa*, *Phragmites*, *Phalaroides*). Найбільше видів належить до роду *Carex* (12 видів). Однонасінні плоди характерні й для представників плаваючих гідрофітів (роди *Callitriche*, *Ceratophyllum*, *Elodea*, *Lemna*, *Spirodela*) та прибережно-водних вкорінених рослин з родів *Gnaphalium*, *Rumex*, *Persicaria*, *Sparganium*, *Typha*. Ці плоди позначаються як горіх, сім'янка, зернівка, одnogорішок, кістянка або "мішечок"; іноді походження цих плодів є дискусійним (мономерні апокарпії чи псевдомономерні синкарпії). Переважають в цій групі однодольні рослини.

На другому місці за кількістю видів представники з коробчастими плодами (24 види або 21 % видів). Серед цих видів переважають прибережно-водні рослини, які не повністю втратили зв'язок з наземним середовищем; переважно це представники дводольних покритонасінних (Brassicaceae, Lythraceae, Onagraceae, Droseraceae, Elatinaceae, Caryophyllaceae, Convolvulaceae, Primulaceae, Plantaginaceae, Lentibulariaceae), а також Iridaceae, Juncaceae з однодольних. Серед них є представники

чотирьох родів, які мають плід-коробочку, належать до вільноплаваючих рослин-гідрофітів, це *Aldrovanda vesiculosa*, *Elatine gyrosperma*, *Hottonia palustris*, *Utricularia intermedia*, *U. minor*, *U. vulgaris*.

Збірні плоди – полімерні апокарпії (багатогорішки) мають 23 види або 20,2 % видів. Переважно це представники родин Alismataceae (*Alisma*, *Sagittaria*), Potamogetonaceae (*Potamogeton*), Ranunculaceae (*Batrachium*, *Myosurus*, *Ranunculus*). Найбільше видів належить роду *Potamogeton* (12 видів).

Дробні плоди (схізокарпії) притаманні представникам вищих дводольних з підкласу Asteridae, що належать до родин Apiaceae (*Cicuta*, *Oenanthe*, *Peucedanum*, *Sium*), Lamiaceae (*Lycopus*, *Mentha*, *Scutellaria*, *Stachys*) та інших: Rubiaceae (*Galium*), Boraginaceae (*Myosotis*), Haloragaceae (*Myriophyllum*), разом - 13 видів або 11,4%. Це плоди вислоплідник, ценобій, двосім'янка, які характеризуються розпаданням плоду на 2-4 однонасінні частки. Ця група рослин має малонасінні плоди та однонасінні діаспори, вкриті оплоднем, що наближує їх до групи однонасінних плодів. Найменше видів з родів *Acorus*, *Calla*, *Hydrocharis*, *Nuphar*, *Nymphaea*, *Stratiotes*, *Solanum* мають ягодоподібні плоди і багатонасінні плоди, що не розкриваються (8 видів або 7 %) з родин Nymphaeaceae, Acoraceae, Araceae, Hydrocharitaceae, Solanaceae. Слід зауважити, що *Acorus calamus* не розмножується насіннєвим способом у популяціях з України. Лише один вид водних рослин, *Butomus umbellatus*, характеризується збірним багатонасінним плодом-шестилистянкою (0,9% видів).

Велика частка однонасінних плодів, плодиків та часток дробних плодів у рослин Шацького НПП (разом 71% видів) пояснюється тим, що однонасінні плоди є водночас і діаспорами, які, на відміну від насінини, мають додатковий захист у вигляді оплодня, і часто ще квіткових і позаквіткових структур. Ці пристосування сприяють рознесенню плодів як водою, так і вітром. Значна частка видів з однонасінними діаспорами належить до однодольних рослин. Іншою особливістю водних і прибережно-

водних рослин є частий перехід їх до анемофілії або гідрофілії. Анемофільними або переважно анемофільними є 59 видів гідрофітів Шацького НПП. Запилення за допомогою води (гідрофілія) характерне для родів *Elodea* і *Ceratophyllum*. Багато водних рослин переважно самозапильні (*Elatine*, *Lemna*, *Spirodela* та ін.). Зазначені способи запилення характеризуються низьким значенням показника Р/О (відношення чоловічих і жіночих гаметофітів, що продукуються одною квіткою). Зменшення цього показника досягається як зменшенням числа пилкових зерен, так і зменшенням числа насінин у зав'язі (Faegri, Pijl, 1979; Leins, Erbar, 2010). Таким чином, поява однонасінних плодів і плодиків пов'язана з водним середовищем ще й через зменшення числа насінних зачатків у зав'язі у зв'язку з переходом до анемофілії, гідрофілії або автогамії.

Логічно припустити, що більшість гідрофітів забезпечують рознесення генеративних зачатків за допомогою води і лише невелика їх частка може розноситись рибами або водноболотними птахами (Pijl, 1982). Також вода може забезпечувати рознесення діаспор багатьох мезофітних рослин, які розносяться талим снігом або потоками дощу, наприклад *Lamium album*, *Mercurialis annua*, *Trifolium pratensis*, *Urtica dioica*, *Calystegia sepium*, *Rumex crispus* (Favre-Bac et al., 2017). До категорії гідрохорних рослин належать омбробалісти, які мають зовсім інші пристосування до рознесення, наприклад, раптове розкривання коробчастого плоду шляхом гігрохазії.

Зазначалось, що гідрохорні рослини переважно розмножуються вегетативним способом, і лише 10% нових особин з'являються з насінин (Boedeltje et al. 2004). Цим пояснюється повільні темпи еволюції представників водних і прибережно-водних рослин. Проте, інвазійні водні рослини мають потенціал до швидких адаптивних змін, чим створюють загрозу аборигенними макрофітам та водним біоценозам (Дубина та ін., 2017). Вивчення особливостей рознесення діаспор водних рослин у цьому зв'язку як ніколи актуальне.

Морфологічні типи плодів у рослин водних і прибережно-водних угруповань
Шацького НПП (Одінцова, Гончаренко, 2020)

Тип плоду	Кількість видів	Частка видів	Представники родів (в дужках зазначено кількість видів, якщо більше одного)
Збірні плоди з багатонасінними плодиками	1	0,9 %	<i>Butomus</i>
Збірні плоди з однонасінними плодиками	23	20,2 %	<i>Alisma</i> , <i>Batrachium</i> (5), <i>Myosurus</i> , <i>Potamogeton</i> (12), <i>Ranunculus</i> (3), <i>Sagittaria</i>
Коробчасті плоди	24	21 %	<i>Aldrovanda</i> , <i>Calystegia</i> , <i>Cardamine</i> , <i>Elatine</i> , <i>Epilobium</i> , <i>Iris</i> , <i>Juncus</i> (2), <i>Hottonia</i> , <i>Lythrum</i> , <i>Lysimachia</i> , <i>Naumburgia</i> , <i>Peplis</i> , <i>Radiola linoides</i> , <i>Rorippa</i> , <i>Stellaria</i> (2), <i>Sagina</i> , <i>Veronica</i> (3), <i>Utricularia</i> (3)
Ягодоподібні плоди	8	7 %	<i>Calla</i> , <i>Hydrocharis</i> , <i>Nuphar</i> , <i>Nymphaea</i> (2), <i>Stratiotes</i> , <i>Solanum</i>
Дробні плоди (схізокарпії)	13	11,4 %	<i>Cicuta</i> , <i>Galium</i> , <i>Lycopus</i> , <i>Mentha</i> , <i>Myosotis</i> (2), <i>Myriophyllum</i> (2), <i>Oenanthe</i> , <i>Peucedanum</i> , <i>Scutellaria</i> , <i>Sium</i> , <i>Stachys</i> , <i>Callitriche</i> (3),
Однонасінні плоди	45	39,5 %	<i>Ceratophyllum</i> (2), (<i>Bolboschoenus</i> , <i>Carex</i> (12), <i>Cladium</i> , <i>Cyperus</i> , <i>Eleocharis</i> (4), <i>Pycneus</i> , <i>Schenoplectus</i>); (<i>Calamagrostis</i> , <i>Glyceria</i> (3), <i>Poa</i> , <i>Phragmites</i> , <i>Phalaroides</i>), <i>Gnaphalium</i> , <i>Lemna</i> * (2), <i>Rumex</i> (2), <i>Persicaria</i> , <i>Sparganium</i> (2), <i>Spirodela</i> *, <i>Typha</i> (2) <i>Bidens</i>
Усього	114	100%	Родів 65, родин 32

Примітка: Зірочкою (*) позначені види, які розмножуються лише вегетативним шляхом або переважно вегетативним шляхом. *Acorus calamus* та *Elodea canadensis* виключені як такі, що не утворюють плодів у популяціях в Україні

7.4. Високоінвазійні рослини

Адвентизація флори є одною з найбільших проблем сьогодення у всіх країнах світу. Особливої уваги заслуговують процеси адвентизації природоохоронних територій, які створенні з метою збереження природних флористичних комплексів, проте зазнають втрат видового багатства через поширення високо інвазійних видів (Протопопова та ін., 2002). Згідно з найновішими даними (Arianoutsou et al., 2021), 6250 видів судинних рослин є адвентивними для Європи, а вивчення шляхів їхнього вторинного рознесення по країнах Європи слід ретельно вивчати для запобігання їхньому подальшому поширенню. Першочерговою задачею є інвентаризація та вивчення способів поширення усіх неаборигенних видів рослин для оцінки їхнього впливу на природне біорізноманіття та виявлення їхньої експансії (Зав'ялова, 2017, 2019). За Richardson et al. (2000), види-трансформери – це підгрупа інвазійних рослин, які змінюють характер, стан, форму або природу екосистем на значній території та мають чітко виражений вплив на екосистему.

В Україні адвентивними вважаються 830 видів судинних рослин (Протопопова та ін., 2002). Для багатьох регіонів України виділені особливо небезпечні для природного біорізноманіття види-трансформери і потенційно інвазійні рослини, які можуть становити загрозу у майбутньому. Тому першочерговим завданням є інвентаризація та вивчення способів поширення усіх неаборигенних видів рослин для оцінки їхнього впливу на природне біорізноманіття та виявлення їхньої експансії (Зав'ялова, 2017, 2019). У результаті аналізу цих видів виділено 64 високоактивних інвазійних види (Протопопова, Шевера, 2019), які характеризуються значним різноманіттям походження, часу занесення, періоду адаптації, способами, темпами та напрямками розширення ареалу, ступенем участі у рослинних угрупованнях.

У складі адвентивної фракції флори Буковинського Передкарпаття виокремили 29 видів, які перебувають у стані активного поширення

(Протопопова та ін., 2010). Серед них шість видів-трансформерів, тобто видів, які суттєво впливають на стан рослинного покриву в регіоні: *Acer negundo*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Impatiens parviflora*, *Phalacrologium annuum*, *Rudbeckia laciniata*, *Solidago canadensis* (Протопопова та ін., 2010). На Поліссі було виявлено також шість видів-трансформерів: *Echinocystis lobata*, *Heracleum sosnowskyi*, *Impatiens glandulifera*, *I. parviflora*, *Reynoutria japonica*, *Robinia pseudoacacia* (Protopopova et al., 2015). У лісостеповій зоні України описано 17 видів-трансформерів (Бурда та ін. 2015). В результаті вивчення понад 50 об'єктів ПЗФ України було виявлено 100 найбільш небезпечних інвазійних видів судинних рослин, які розділили на три групи за ступенем впливу на біорізноманіття, це рослини Чорного (17 видів), Сірого (50 видів) та Тривожного списків (33 види), з яких види Чорного списку є найбільш небезпечними (Зав'ялова, 2017).

Виявилось, що серед високо інвазійних видів 35% становлять представники родини Asteraceae, які характеризуються однонасінним плодом-сім'янкою, яка має дрібні розміри і здатна поширюватись автохорно, анемохорно або гідрохорно (Додаток Д, табл. Д.3). У більшості видів-трансформерів (32 види або 71% видів) генеративні діаспори однонасінні, вкриті оплоднем (Одінцова, Гончаренко, 2021). Це сім'янка, крилатий горіх, горіх, мерикарпії дробного плоду, зернівка, кістянка, однонасінний біб (*Amorpha fruticosa*). У 8 видів (18%) діаспорою є гола насінина (*Echinocystis lobata*, *Impatiens parviflora*, *I. glandulifera*, *Lupinus polyphyllus*, *Robinia pseudoacacia*, *Salix fragilis*). Для більшості видів характерні сухі плоди або насінини, лише *Amelanchier spicata*, *Elaeagnus angustifolia*, *Hippophaë rhamnoides*, *Lycium barbarum*, *Opuntia humifusa*, *Partenocissus inserta* та *Rhamnus alaternus* мають соковиті частини плоду і пристосовані за походженням до ендозоохорії, хоча поширюються переважно вегетативно. *Elodea canadensis* розмножується виключно вегетативно. Для більшості видів вказано рознесення людиною (антропохорія) – культивування або транспортними шляхами, а також можливість рознесення декількома

агентами (диплохорія, поліхорія). Порівняно з карпологічним спектром флори України, серед плодів високо інвазійних рослин достовірно збільшена частка однонасінних плодів, ягід та багатокісточкових піренаріїв та зменшена частка коробочок (табл. 7.4.1, табл. Д.4). Оскільки однонасінні і коробчасті плоди є двома найпоширенішими типами плодів у флорі України, то достовірний зсув карпологічного спектру у трансформерів означає помітну перевагу діаспор типу покритої насінини порівняно з голою насіниною для масового поширення агресивних видів у вторинному ареалі.

За розподілом репродуктивних стратегій серед високо інвазійних видів України найбільшу частку мають стратегії *Allium*, *Epilobium* та *Cornus* у порядку зпадання значень (табл. 7.4.2). Оскільки для цілої флори України репродуктивні стратегії не були визначені, ми порівняли ці дані з даними по натуралізованим видам у флорі Чехії (Sadlo et al., 2018). Порівняно з зазначеним джерелом, у трансформерів флори України домінуючою також є стратегія *Allium*, і збільшена частка видів зі стратегією *Epilobium* (32% порівняно з 9%). Стратегія *Allium* є найбільш поширеною у рослин флори Чехії, а також переважає у натуралізованих видів, хоча й характеризується слабо вираженими структурними адаптаціями діаспор до рознесення. Цей факт вказує на те, що морфологічні адаптації для поширення діаспор за допомогою природних векторів можуть бути менш важливими для рослин, ніж вважалося раніше: ["This indicates that morphological adaptations for dispersal by natural vectors might be less important for plants than previously thought"] (Sadlo et al., 2018, p.1). Отже, в результаті нашого дослідження виявлена спільна особливість плодів найбільш агресивних адвентивних видів, це значне переважання однонасінних сухих плодів або мерикарпіїв, пристосованих до рознесення різними агентами, – вітром, водою, тваринами та транспортними засобами. Саме ця особливість діаспор характеризує найбагатшу родину *Asteraceae*, яка водночас налічує найбільше адвентивних видів у флорі України (Протопопова, 1991).

Таблиця 7.4.1

Базові типи плодів високоінвазійних видів флори України

Тип плоду	Кількість високоінвазійних видів	Частка плоду та зміни відносно усієї флори (%)	Частка плоду у спектрі флори України (%)
Збірний плід	0	0 ↓ (p≤0,01)	8,6
Багатонасінний монокарпій	2	4,4 =	6,5
Коробчасті плоди	6	13,3 ↓ (p≤0,01)	32,1
Ягодоподібні плоди	4	8,9 ↑ (p≤0,05)	2,7
Дробні плоди (схізокарпії)	4	8,9 =	12,1
Багатокісточковий піренарій	1	2,2 =	1,6
Однонасінні плоди	28	62,2 ↑ (p≤0,01)	36,4
Усього	45	100	100

Примітка: достовірність змін підтверджена кутовим критерієм Фішера (Табл. Д.4, додаток Д)

Таблиця 7.4.2

Стратегії рознесення високоінвазійних видів флори України за Sádlo et al. (2018)

Стратегія за Sádlo et al. (2018)	Кількість видів	Частка видів	Число і частка натуралізованих видів Чехії за Sádlo et al. (2018)	
I. Allium	16	36,4%	320	69,9%
II. Bidens	2	4,5%	15	3,3%
III. Cornus	7	15,9%	42	9,2%
IV. Epilobium	15	31,8%	43	9,4%
V. Lycopodium	0	0	3	0,6%
VI. Phragmites	1	2,3%	1	0,2%
VII. Sparganium	1	2,3%	9	2%
VIII. Wolffia	1	2,3%	3	0,6%
IX. Zea	2	4,5%	22	4,8%
Усього	45	100 %	458	100%

Підсумки розділу 7

За результати аналізу пристосувальних характеристик плодів, виявлених у рослин флори України, з'ясовані карпобіологічні особливості видів у межах великих систематичних груп, поширення балістохорних, мірмекохорних, крилатих діаспор та діаспор з іншими адаптаціями до рознесення. Вперше було встановлено, що більшість видів нашої флори мають однонасінні діаспори, з них 41 % це голі насінини, які поширюються внаслідок розкривання плоду листянки або коробочки, і 55% це насінини, вкриті оплоднем, які характерні для збірних плодів з однонасінними плодиками, схізокарпних та однонасінних плодів. Для макрофітів флори України виявлено достовірне збільшення частки збірних, ягодоподібних та однонасінних плодів та зменшення частки коробочок. Для 45 високо інвазійних видів доведено достовірне збільшення частки однонасінних плодів та ягід. Для макрофітів та високо інвазійних видів з'ясовані стратегії рознесення.

Використані джерела для розділу 7: Одінцева, Гончаренко, 2020; 2021; Одінцева та ін. 2022; Odintsova, 2023; 2024; 2025

РОЗДІЛ 8

ЕВОЛЮЦІЙНО-МОРФОЛОГІЧНА ІНТЕРПРЕТАЦІЯ ОНТОМОРФОГЕНЕЗУ ПЛОДУ

8.1. Зміни структури гінцею у процесі еволюції квітки-плоду

Еволюція плодів базується на двох аспектах – еволюції морфологічної структури гінцею та анатомічної структури оплодня (Zimmermann, 1959; Roth, 1977; Souza, 2021; 2022). Давно відомо (Zimmermann, 1959), що еволюційні зміни органів рослини відбуваються через зміни її онтогенезу. Такі зміни іноді можна прослідкувати на прикладі зміни структури гінцею від преантетичної до постантетичної стадії морфогенезу, наприклад у *Tilia cordata* Mill. (рис. 3.2.1) або *Quercus robur* L. Гінцею у цих видів є багатогнізним, з 1-2 насінними зачатками у гнізді, але плід завжди містить одну насініну і одне фертильне гніздо. Цей факт дозволяє припустити походження плоду від багатонасінного коробчастого або нерозкритого плоду, характерного для предкових таксонів.

Необхідність охопити морфогенез преантетичного гінцею в еволюційно-карпологічних дослідженнях пояснюється невизначеністю чинників еволюції плоду. Так, вважається, що основні напрямки еволюції плодів пов'язані з забезпеченням належної кількості та захисту насінин, а також з адаптаціями до ефективного рознесення насінин (Roth, 1977). Проте, багато характеристик плодів є характеристиками гінцею, отже, повинні враховуватись також чинники еволюції гінцею і квітки в цілому. У спеціальному дослідженні (Whitney, 2009) було показано, що напрямки еволюції квітки є більш різноманітні, ніж напрямки еволюції плоду і грають більшу роль в еволюційній диверсифікації покритонасінних. Іншими словами, історичні зміни плоду, зумовлені зміною гінцею квітки у зв'язку із впливом природного добору на систему запилення, є більш імовірні, ніж

зміни, викликані тиском природного добору на плід як елемент системи дисемінації.

У більшості випадків нам невідомо, чи фактором еволюції плоду у досліджуваному таксоні є тиск природного добору на гінецей як елемент системи запилення, чи на плід, як на структуру, яка забезпечує насіннєве відтворення і розселення (рис. 8.1.1). Так, перехід від багатонасінних до однонасінних плодів (наприклад, від коробчастого до горіхоподібного) у багатьох родин можна пояснити переходом від ентомофілії до анемофілії (*Amaranthaceae*, *Sapindaceae*) або до гідрофілії (*Hydrocharitaceae*) в результаті збільшення відношення кількості пилових зерен до насінних зачатків (P/O показника), яке є максимальне для анемофільних рослин (Cruden, 1977; Erbar, Langlotz, 2005). Високий показник P/O забезпечується як збільшенням числа пилових зерен, так і зменшенням числа насінних зачатків у зав'язі. Тобто, спосіб запилення може бути основним рушієм еволюції в напрямку від багатонасінного до однонасінного плоду (Одінцова, 2022). Через це серед анемофілів є багато рослин з однонасінними плодами (наприклад, представники родин *Fagaceae*, *Betulaceae*, *Urticaceae*, *Poaceae*, *Cyperaceae*).

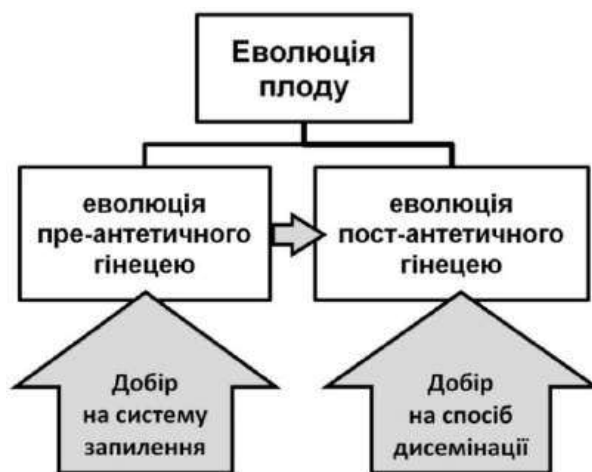


Рис. 8.1.1. Головні чинники еволюції плоду, які діють на двох стадіях його онтоморфогенезу

Ми вважаємо необхідним розглядати в еволюційному контексті й такі характеристики плоду, як стан позаматочкових частин квітки і стовпчика при переході від цвітіння до плодоношення (опадання або збереження, зміна

будови і функцій) та способи вивільнення насінин (розкривання, розпадання або опадання плоду). Ці ознаки є в першу чергу морфогенетичними ознаками, оскільки відображають процес або етап розвитку плоду.

Будова гінецея розглядається як одна з найпрогресивніших адаптацій покритонасінних, що дала можливість відбору найбільш життєпридатних чоловічих гаметофітів після запилення і стала основою для формування плоду (Endress, 2006; 2011a; 2011b; Doyle, Endress, 2011). У зв'язку з важливою роллю гінецея у стабілізації системи запилення та плодоношення, його морфологічні ознаки вважаються найбільш консервативними та активно використовуються в систематиці (Takhtajan, 2009, Endress, Doyle, 2009). Основними морфологічними змінами зав'язі покритонасінних є зростання плодолистків, зменшення кількості плодолистків та насінних зачатків, формування нижньої зав'язі (Takhtajan, 1959; Roth, 1977; Xiang et al., 2024).

Хоча загальні напрями еволюції гінецея отримують багато підтверджень, однак останнім часом все частіше з'являються припущення про можливі реверсії у морфологічній еволюції гінецея. Такими є приклади виникнення верхньої зав'язі із нижньої, вільних плодолистків зі зрослих, багатонасінних плацент з плацент з помірним числом насінних зачатків. Виявляються також численні приклади конвергентного виникнення подібної структури гінецея серед неспоріднених або близьких таксонів (явища паралельної еволюції). Це змушує припустити, що, всупереч загальновизнаній думці, структура гінецея не більш консервативна, ніж інші органи квітки, або наші знання про напрямки і рушійні сили еволюції гінецея ще далекі від досконалості.

Слід зазначити, що не всі морфологічні особливості гінецея використовуються в систематиці, а лише невелика частина найпростіших описових ознак (напр.: число плодолистків та насінних зачатків, тип зав'язі та стовпчика, тип плацентації, тип гінецея та ін.), що пов'язано з великою складністю морфологічного аналізу структури гінецея. Таксономічно важливими ознаками можуть виявитися послідовність формування тих чи

інших структур зав'язі або вертикальна зональність гінецею. Останнім часом все частіше звертаються до концепції вертикальної зональності гінецея за В.Ляйнфельнером (Leinfellner, 1950), яку можна вважати альтернативою широко поширеним поглядам А.Л.Тахтаджяна (Takhtajan, 1959). Ця концепція добре зарекомендувала себе для аналізу внутрішньої структури гінецея дводольних та однодольних покритонасінних, що дозволяє вважати її перспективною для використання у систематиці (Ronse De Craene, 2018; 2021; Ronse Decraene, Smets, 1991; Ronse De Craene et al., 1996; 1997; 1998; 2000; 2003).

На наш погляд, еволюційна динаміка структури гінецею повинна розглядатися не лише на стадії цвітіння, а з позиції еволюції квітки – плоду. Так, явища реверсій у будові гінецею можуть знайти пояснення з урахуванням факторів плодоношення та дисемінації, а зміни типу плоду можуть бути викликані зміною способу і типу запилення. Наприклад, явище вторинної апокарпії у родині *Asclepiadaceae* знаходить пояснення як роз'єднання плодолистків з метою оптимізації дисемінації (Endress et al., 1983; Endress, 1982; 2016) або з метою запобігання запліднення усіх насінних зачатків однотипним батьківським пилком (Wyatt, Lipow, 2007).

8.2. Еволюція гінецею з септальними нектарниками

Як частковий випадок еволюції гінецею покритонасінних ми розглядаємо еволюцію гінецею з септальними нектарниками. Функціонально септальний нектарник не сильно пов'язаний з внутрішньою структурою зав'язі і типом плацент. Він може розміщуватись на різному рівні: під гніздами зав'язі, в їх основі, в середній або верхній частині (Daumann, 1970). Число насінних зачатків, їх розміщення відносно нектарника, тип плацентації та тип зав'язі (верхня, напівнижня або нижня) також бувають різноманітні. Це означає, що структура септального нектарника може змінюватись незалежно від зміни типу плацентації, положення зав'язі. Головною

переумовою для розміщення септального нектарника в певній ділянці зав'язі є наявність там вільних країв плодолистків, тобто гемісинасцидіатної, гемісимплікатної або асимплікатної зони, оскільки секреторна тканина нектарника має епідермальне походження (різновид секреторного епідермісу). Функціональне значення також має розміщення вивідних отворів септального нектарника та об'єм нектару, що продукується, оскільки ці ознаки пов'язані зі способом та механізмом запилення.

Структурно септальний нектарник розміщений дуже близько до найважливіших частин зав'язі – плацент та країв плодолистків, що формують провідниковий тракт (transmitting strand) для росту пилкових трубок. Тому, принаймні в окремих випадках, слід розглядати перехрещення функцій септального нектарника та компітума (спільного провідникового тяжа для всіх плодолистків) в тих зонах гінецея, де епідерміси септального нектарника та провідникових тканин безпосередньо контактують. Обидві гістологічні структури, – септальний нектарник та провідниковий тракт, – формуються як різновиди залозистого епідермісу плодолистків, і, відповідно, можуть бути об'єднані за походженням або функціонально. Наприклад, у нижній зав'язі *Stratiotes aloides* немає септального нектарника, але є розвинута фертильна гемісимплікатна зона гінецея (Ізмест'єва, Одінцова 2010), яка може бути основою для формування обидвох гістологічних структур (рис. 8.2.1 А). Проксимальні ділянки адаксіального епідермісу плодолистків в гінецеях більш високого еволюційного рівня диференціюються у провідникову тканину (рис. 8.2.1 Б, Г), а зовнішній, абаксіальний епідерміс плодолистків перетворюється на секреторний епідерміс септальних нектарників (рис. 8.2.1 В, Г). З іншого боку, розподіл функцій септального нектарника та провідникового тракту призведе до відокремлення цих структур у вертикальних зонах гінецея. Просторове розмежування цих типів залозистого епідермісу може призвести до замикання гнізд зав'язі в зоні розміщення спільної порожнини нектарника (рис 8.2.1 В) або, навпаки, до формування

окремих щілин нектарника, замкнутих від центру, в зоні розміщення спільного тяжу провідникової тканини (рис. 8.2.1 Б, Г).

Виділені нами теоретично два типи септальних нектарників (підроздл 4.4), об'єднаний та роздільний *sensu novo*, неможливо звести один до одного шляхом зміни пропорцій, і вони не можуть поєднуватись в одному гінецеї. Вони лише можуть виглядати однаково на окремих поперечних зрізах маточки. Ми вважаємо їх теоретичними моделями двох принципово різних типів гінецея, поширення яких серед однодольних рослин потребує спеціального дослідження.

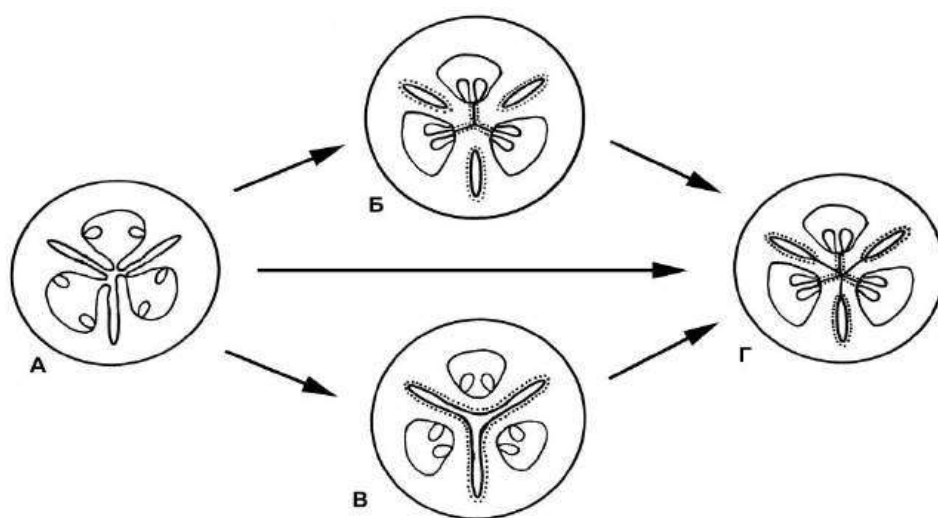


Рис. 8.2.1 Схема диференціації зон гінецея та залозистого епідермісу плодолистків на септальні нектарники та провідниковий тракт. Вихідний гінецей з гемісимплекатною зоною типу *Stratiotes aloides* (А), типовий гінецей з септальними нектарниками в гемісимплекатній зоні (Г), варіанти базальної ділянки септального нектарника з симплекатною зоною і роздільним нектарником (Б) та з гемісинасцидіатною зоною і об'єднаним нектарником (В). Залозистий епідерміс позначений крапками.

Виділення цих двох типів септальних нектарників узгоджується з гіпотезою про неодноразове виникнення синкарпного гінецея серед однодольних рослин. Вихідним слід вважати апокарпний гінецей (або гінецей з базально зрослими плодолистками) з секреторними бічними поверхнями плодолистків як, наприклад, у *Butomus umbellatus* (Daumann, 1970). Об'єднаний *sensu novo* септальний нектарник може сформуватись при

утворенні синкарпного гінцея з апокарпного або постгенітально синкарпного за умови збереження вільних країв плодолистків. Він також може існувати в двох останніх типах гінцея, які ми відносимо до апокарпного структурного типу (Одінцова, 2012). Роздільний септальний нектарник виникає в гінцеї, в якому плодолистки повністю конгенітально зростаються між собою вентральними краями, як у дводольних рослин (еусинкарпний гінцей за Ляйнфельнером (Leinfellner, 1950)). Такий тип гінцея характерний для однодольних середнього та високого еволюційного рівнів, зокрема, для представників порядків Liliales, Asparagales та Cannales (Takhtajan, 2009). Походження роздільного септального нектарника може бути пов'язано із формуванням нижньої зав'язі або підсилення секреторної функції зовнішнього нектарника *sensu* Daumann (1970) в еусинкарпному гінцеї.

Новий погляд на структурно-функціональну організацію септальних нектарників із застосуванням морфогенетичного підходу дозволив встановити два теоретично можливих типи септальних нектарників, які відрізняються за вертикальною зональністю та походженням. Поширення повністю роздільних нектарників потребує підтвердження, а формування базальної зони роздільного нектарника в синасцидіатній або симплікатній зонах еусинкарпного гінцея вже було виявлено у представників порядку Asparagales.

8.3. Гістогенез оплодня як еволюційно-карпологічна ознака

Гістогенетична структура оплодня є одним з визначальних факторів еволюції плодів, поряд зі зміною морфологічної структури зав'язі (Zimmermann, 1959). Найбільш примітивним для покритонасінним типом гістологічної структури оплодня є диференціація тканин подібно до анатомічної структури листка, тобто паренхімний мезофіл з провідними пучками, вкритий адаксіальною та абаксіальною епідермою (Takhtajan, 1959).

Така структура оплодня характерна для преантетичного періоду онтоморфогенезу плоду, натомість після цвітіння у більшості випадків відбувається подальша диференціація тканин мезофілу та епідермісів зав'язі. Зокрема, гістологічна структура оплодня є визначальною для виділення кістянкового плоду від ягодоподібного та різних типів однонасінних плодів між собою (горіх, сім'янка, кістянка). Вивчення диференціації тканин оплодня допомагає виявити конвергентно подібні плоди у неспоріднених таксонах або розділити великий таксон на декілька за відмінностями в розміщенні тканин.

Згідно з запропонованою у цій роботі методикою укладання карпологічного опису (підрозділ 2.3) ми розглядаємо структуру оплодня у двох аспектах – загальна тканинна організація оплодня та організація провідної системи зав'язі, а екзо-, ендо- та мезокарпій розглядаємо як похідні епідермісів та мезофілу плодолистків (Одінцова, 2022). Типи оплодня розрізняються за розміщенням механічних (лігніфікованих) тканин. Вони можуть бути представлені здерев'янілою паренхімою у вигляді волокон або більш-менш ізодіаметричних клітин, а також зрідка паренхімою з потовщеними целюлозними (нездерев'янілими) оболонками. Механічні тканини оплодня виконують функції міцності, захисту та розкривання плоду за гігроскопічним механізмом (деформація тканин з лігніфікованими клітинами, розміщеними у різному напрямку). Найчастіше механічні шари розміщуються у внутрішній зоні мезокарпію або(та) в ендокарпії, формуючи "кісточку" плоду, іноді лігніфікація відбувається в перегородках плоду або довкола кожного гнізда зав'язі. Так, за нашими даними (додаток В), здерев'яніння оплодня відбувається у внутрішній зоні мезокарпію або перегородок, без лігніфікації ендокарпію в представників родин *Onagraceae* та *Campanulaceae*, натомість у родин *Lythraceae* та *Malvaceae* сильно лігніфікується одношаровий ендокарпій, а в коробочках *Resedaceae* та *Cannaceae* лігніфікований шар тканин відсутній, розкривання забезпечується іншими механізмами. У досліджених представників родини *Onagraceae* з

плодом коробочка (*Oenothera* і *Epilobium*) та піренарій (*Circaea*) анатомічна структура оплодня зберігає однакові риси (наявні рафіди та лігніфіковані шари мезокарпію).

Оплодень зі здерев'янілим внутрішнім шаром називають "кістянковим" (drupaceous), він характерний для більшості типів плодів: одно- і багатокістянки, зернівки, піренарію, багатонасінного монокарпію, деяких схізокарпіїв та багатьох коробочок. Лігніфікація оплодня досягає максимуму у стані зрілого плоду, готового до розкривання, розпадання або опадання. Початок лігніфікації тканин оплодня може відбуватися ще в преантетичний період, зокрема, шляхом потовщення целюлозних вторинних оболонок паренхімних клітин, які внаслідок цього припиняють збільшуватись в розмірах. Характер лігніфікації оболонок буває різноманітним, як і кількість лігніфікованих клітинних шарів. Так, було показано, що у видів з лігніфікованим ендокарпієм в родині Iridaceae початок лігніфікації в *Iris sibirica* відбувається пізніше, ніж у *Gladiolus imbricatus* (Скрипець, Одінцова, 2020).

Через відставання росту здерев'янілих ділянок оплодня від паренхімних (або тканин з вторинними потовщеними клітинними оболонками від тканин з тонкими первинними клітинними оболонками) у відповідних місцях поверхні плоду з'являються заглиблення або борозенки. В мономерному плоді це місце вентрального шва і дорзальної жилки, а в синкарпному плоді це зазвичай дорзальні жилки. Так, поздовжні борозенки на зав'язі формуються вздовж ліній розкривання плоду ще на преантетичній стадії плоду у *Lathraea squamaria* (рис. 6.6.2), а заглиблення на місці майбутніх клапанів у видів роду *Campanula* та близьких родів (Andreychuk, Odintsova, 2019; 2021; Andreychuk et al., 2020; Odintsova et al., 2024). Поширення лігніфікації тканин на увесь оплодень характерно для плоду горіх та деяких коробчастих плодів.

Редукція здерев'янілих тканин може призводити до зміни типу плоду від коробчастого до ягодоподібного і нерозкривного. Редукцію здерев'янілих тканин оплодня можна діагностувати за такими ознаками:

- слабкий вміст лігніну (за слабким проявом кольорової реакції);
- тонкі лігніфіковані оболонки;
- тонкий шар здерев'янілої тканини (1-2 шари клітин);
- пізня лігніфікація (у пізній постантетичний період);
- несучільний шар лігніфікованої паренхіми в оплодні

Наявність механічних тканин в зовнішніх шарах оплодня є дуже рідкісним випадком і часто поєднується з нерозкривним типом плоду. Така особливість характерна для плоду амфісарка (*amphisarcum* за Desvaux (1813), який виявлений у видів *Passiflora*, *Capparis*, представників родини Cucurbitaceae (Spjut, 1994) та нещодавно встановлений нами для *Silene baccifera* (Головка та ін., 2024).

Паренхімні тканини оплодня також можуть бути різноманітними, зокрема, за вмістом кристалічних включень, вмістилищ, пігментів, вакуолізацією, деградацією, розміром міжклітинників (пухка паренхіма в оплодні), диференціацією шарів, структурою провідної системи тощо. Так, нами була виявлена повітроносна паренхіма в стінці зав'язі представників родини Amaryllidaceae, в яких формуються плоди коробочки, натомість у представників родини Asparagaceae з ягодоподібним плодом стінка зав'язі була щільна і непотовщена (додаток В).

Провідну систему квітки початково розглядали як найбільш консервативну частину квітки і застосовували до неї принцип "подвійного консерватизму" як обґрунтування її значення для еволюційної систематики. Засновник методу васкулярної анатомії, М.Ф. ВанТігем (Van Tieghem, 1875), використовував провідну систему квітки для виявлення меж між органами та приналежності тих чи інших структур до квітколожа або до апендикулярних (бічних) органів. Із накопиченням великого фактичного матеріалу стало зрозуміло, що не всі ознаки провідної системи квітки можна пояснити з

позиції її консерватизму, а провідна система квітки характеризується певною архітектурою або конструкцією, яка є відображенням не історичних, а актуальних причин (Одінцова, 2008а).

Конструкція провідної системи зумовлена її основними функціями – опорною і транспортною, в першу чергу, водопостачальною. Ш.Карлквіст (Carlquist, 1969) намагався застосувати до вивчення провідної системи квітки функціональний підхід, стверджуючи, що провідні пучки розташовуються в тих органах, де необхідне водопостачання, і де потрібно надати механічної опори. Але це не давало пояснення існуючому різноманіттю будови провідної системи квітки у квітках з однаковою морфологічною будовою. Тому до аналізу будови провідної системи квітки слід залучити її екологічний аспект, дизайн, який майже ніколи не розглядався спеціально. Пристосувальні ознаки провідної системи квітки пов'язані в першу чергу зі способом запилення і дисемінації.

Кількість провідних тканин у зав'язі залежить в першу чергу від розмірів зав'язі і типу плоду. Так, квітки великих розмірів мають більшу кількість провідних пучків у всіх органах, ніж споріднені види з квітками менших розмірів. Види з соковитим плодом характеризуються наявністю численних провідних пучків у зав'язі і квітколожі, великою варіабельністю числа і розміщення провідних пучків, особливо у тих частинах, які залишаються при плоді (зав'язь, гіпантій, чашечка), а види з квітками таких самих розмірів, але з сухим плодом, мають невелику і чітко визначену кількість пучків, розміщених впорядковано.

Дослідження провідної системи зав'язі і плоду в родах *Hypericum*, *Lythrum*, *Oenothera*, *Epilobium* виявило наявність дорзальної та септальних жилок, які не розгалужуються в синкарпній зав'язі. В той же час, у зав'язі *Iris*, *Galanthus*, *Leucojum*, *Campanula*, *Canna* з великими м'ясистими коробочками дорзальні і септальні жилки формують численні відгалуження. Часто плоди з дорзальним розкриванням мають подвійну дорзальну жилку, яка є місцем локалізації дорзальної щілини розкривання плоду.

Отже, розглядаючи гістогенез оплодня, слід врахувати диференціацію екзо-, мезо- та ендокарпію на преантетичній та декількох постантетичних стадіях, що дозволить порівняти види між собою за структурою та часом диференціації тканин. Наявність однакової гістогенетичної диференціації паренхімних, механічних і провідних тканин в оплодні може бути спільною ознакою для різних типів плодів, що мають спільне походження.

8.4. Морфогенез та розкривання коробчастих плодів

Типи розкривних плодів. За нашим визначенням, коробочка (capsule) – це синкарпний багатонасінний переважно сухий плід з різноманітними способами розкривання. Ознаки коробчастого плоду часто використовують як діагностичні на внутрішньородинному рівні, тому адекватність описової термінології є важливою для коректного застосування карпологічних даних у систематиці. На жаль, не у всіх таксонах морфоанатомічна будова і способи розкривання плоду добре вивчені. Тому виникла потреба з'ясувати найбільш інформативні характеристики коробчастих плодів та проаналізувати системи термінів щодо способів розкривання коробчастих плодів на прикладі рослин флори України на підставі власних та літературних даних.

Розрізняють коробочки синкарпні (багатогніздні), паракарпні (одногніздні з парієтальною плацентацією), лізикарпні (з центрально-колончастою плацентацією), або гемісинкарпні (неповністю зрослі плодолистки); вони формуються з верхньої, напівнижньої або нижньої зав'язі; багатонасінні і малонасінні, сухі і соковиті, розкривні і нерозкривні (дрібні і членисті). Коробочки розрізняються між собою за такими описовими ознаками, як форма, розмір, положення в просторі, наявність додаткових покривів і неопадних частин квітки, кількість плодолистків, гнізд і насінин, тип плацентації, положення зав'язі, консистенція оплодня, розміщення механічних тканин в оплодні, спосіб розкривання тощо. Як виключення існують соковиті, однонасінні, нерозкривні або дрібні

(розпадні) плоди та плоди з частково зрослими плодолистками, які також називають коробочками. Коробчасті плоди у представників деяких родин або родів мають набір специфічних ознак, тому для них прийнято використовувати спеціальні назви, наприклад, стручок, маківка, регма, стеригма, піксидій, балауста, та інші (табл. 8.4.1).

Коробочка є вихідним типом для ягодоподібних, піренарієвих, схізокарпних і горіхових плодів, тобто вважається найбільш примітивним типом синкарпного плоду (після синкарпної багатolistянки) (Takhtadjan, 1959; Roth, 1977). Серед коробочок є плоди, які виявляють проміжні характеристики між багатolistянкою і коробочкою та, у свою чергу, між коробочкою і ягодоподібними, піренарієвими, дробними, горіховими плодами або нерозкривними членистими плодами. Це зумовлює необхідність розрізняти тип плоду коробочку у вузькому і широкому значенні, а також пояснює дискусійність визначення типу плоду у деяких таксонах з неповним або постгенітальним зростанням плодолистків, з особливим способом розкривання або структурою оплодня.

З огляду на велике різноманіття як типових коробочок, так і плодів, які лише частково відповідають визначенню цього типу плоду, необхідно систематизувати критерії класифікації коробочок за різними ознаками, чого досі не було зроблено. І.Рот (Roth, 1977) виділяла для розкривних плодів такі особливі типи, як коробочка, піксидій, соковита коробочка, нерозкривний плід з відтермінованим розкриванням, порова коробочка, стручок, коробочки з тургорним розкриванням та розглядала особливі типи розкривання в родинях Fabaceae, Solanaceae, Caryophyllaceae, Acanthaceae, Liliaceae, Scrophulariaceae, тощо (табл. 8.4.1). Проте, ця класифікація не враховувала всіх критеріїв, які були наведені в монографії І.Рот.

Оригінальну класифікацію коробчастих плодів представив Р.Спьют (Sprjut, 1994), який розглядав листянкові і коробчасті плоди як рексокарпії (rhexocarpic fruits) тобто плоди, в яких діаспорою є насінина, яка звільняється під час дисемінації.

Різноманіття назв для синкарпних розкривних плодів*

№	Назва плоду	Представники
1.	синкарпна багатолистянка	Rosaceae р. р., <i>Trochodendron</i> , <i>Butomus umbellatus</i> , <i>Veratrum</i>
2.	коробочка s. str.: · форамініцидна · дентицидна · локуліцидна · септицидна · порицидна · септифрагальна · фісурицидна	найбільш поширений тип (Spjut, 1994): – <i>Anthirrhinum majus</i> , <i>Cuscuta granovii</i> , – Caryophyllaceae, <i>Lythrum salicaria</i> – Juncaceae, Liliaceae, <i>Iris</i> , <i>Impatiens</i> , <i>Pyrola</i> – <i>Gentiana</i> , <i>Ochna</i> – <i>Triodanis perfoliata</i> , <i>Penthorum sedoides</i> , – <i>Rhododendron</i> , <i>Monotropa</i> , <i>Ipomaea</i> – Orchidaceae, <i>Chimamila umbellata</i> , <i>Staphylea pinnata</i>
3.	стручок / стручечок	Brassicaceae (Roth, 1977)
4.	регма	Euphorbiaceae
5.	дробна коробочка	<i>Ruta</i>
6.	члениста коробочка	<i>Hypocotum</i>
7.	концептакул (маківка)	Papaveraceae
8.	стеригма	<i>Geranium</i>
9.	гранатина (балауста)	<i>Punica granatum</i> (Roth, 1977)
10.	цератій	Papaveraceae, <i>Campanula</i> , <i>Cleome</i> , <i>Corydalis</i> , <i>Nuphar</i> , <i>Aristolochia</i> , (Spjut, 1994)
11.	коккарій	Euphorbiaceae, Rutaceae, <i>Hamamelis virginiana</i> (Spjut, 1994)
12.	гландіспермідій	<i>Caulophyllum</i> (Berberidaceae), <i>Ophiopogon</i> (Asparagaceae), <i>Gymnorinorea</i> (Violaceae) (Spjut, 1994)
13.	полоспермацій	<i>Austrobuxus carunculatus</i> (Euphorbiaceae) (Spjut, 1994)

14.	пiксидiй (дзбаночок)	<i>Amaranthus hybridus</i> , <i>Plantago</i> , <i>Anagallis</i> , <i>Portulaca</i> , <i>Hyoscyamus niger</i> , <i>Reseda</i> , <i>Melaleuca</i> , <i>Ecballium elaterium</i> (Spjut, 1994)
15.	Напiвкоробочка (semicapsule)	<i>Datura stramonium</i> (Roth, 1977)
16.	Частково нерозкривна гетерокарпна коробочка	<i>Astus</i> , <i>Baeckea</i> (Myrtaceae) (Rye, Trudgen, 2005; Trudgen, Rye, 2005)
17.	Вибухова гарбузина з базальним розкриванням (explosively dehiscent, squirting pero, splutter capsule)	<i>Ecballium elaterium</i> (Roth, 1977)
18.	Метальна коробочка (lever catapult with throwing mechanism)	<i>Cyclanthera explodens</i> , <i>Lathraea squamaria</i> , <i>Impatiens</i> (Roth, 1977)
19.	Стискаюча катапульта (squieezing catapult)	<i>Dorstenia</i> , <i>Arceuthobium</i> , (Roth, 1977)
20.	Апiкально-поровий тип	<i>Ludwigia alternifolia</i> (Onagraceae)
21.	Розкривна гарбузина (active pero)	<i>Echinocystis lobata</i>
22.	Нерозкривнi плоди, якi розкриваються щiлиною при проростаннi	Багато видiв з сухим або твердим шаром оплодня та однонасiнними плодами або частками плоду <i>Myrica gale</i> , <i>Juglans regia</i> , <i>Betula alba</i> etc. (Roth, 1977), <i>Beta vulgaris</i>

***Примiтка:** Перелiченi назви плодiв не завжди вiдповiдають поглядам автора на класифiкацiю плодiв.

Згідно зі Спьютом, плід коробочка *s. str.* належить до плодів-перикарпіїв, тобто справжніх плодів, в яких немає інших складових, крім насінин і плодолистків. Проте, нижні коробочки (ті, які формуються з нижньої зав'язі) і плоди з покривом є плодами-антокарпіями (несправжніми плодами), тому розглядаються під іншими назвами. Серед коробчастих плодів Р.Спют (Spjut, 1994) виділяв такі типи: локуліцидна, септицидна, дентицидна (зубчаста), порицидна, септифрагальна, фісурицидна та форамініцидна коробочки, стручок, піксидій, полоспермацій, гландіспермідій, коккарій та цератій (табл. 8.4.1). За Р.Спьютом, форамініцидна коробочка – це коробочка з отворами, дентицидна коробочка розкривається зубчиками на верхівці, локуліцидна – дорзальними щілинами на окремі стулки, септицидна – септицидними щілинами на окремі стулки.

Порицидна коробочка розкривається отворами з кільцевою щілиною, септифрагальна – з тангентальним розривом перегородки або відривом перегородки від центральної колонки, при цьому для вивільнення насінин необхідні інші отвори в оплодні, фісурицидна (щілинна) коробочка – з поздовжніми щілинами в оплодні, при тому, що стулки плоду не розділяються вгорі і внизу, а плід залишається цілим. Гландіспермідій це коробчастий плід з недовговічним оплоднем і насіннями, які дозрівають непокритими на квітколожі, а полоспермацій за визначенням Спюта, це коробчастий плід з насінинами, які дозрівають непокриті на центральній колонці після опадання стулок оплодня.

Як зрозуміло з визначень та прикладів розкривних плодів, класифікація плодів за Р.Спьютом містить типи, які нечітко або несуттєво розрізняються між собою, наприклад полоспермацій відрізняється від гландіспермідія за характером руйнування оплодня та місцем прикріплення насінин, а форамініцидна і порицидна коробочки розкриваються порами або апертурами, різниця між якими незрозуміла. Класифікація Р.Спюта не є позбавленою від неточностей, не враховує морфологічний (органографічний) критерій розміщення отворів, сильно звужує одні типи (коробочку) і навпаки

об'єднує неподібні типи плодів. Так, піксидій, за Р.Спьютом, мають такі роди як *Reseda* (вентральні щілини), *Melaleuca* (дорзально-септифрагальні щілини), *Plantago* (поперечно-кільцева щілина) та *Ecballium elaterium* (базальна пора). Типи плодів у Р.Спьюта виділяються лише за одним типом щілин, не враховуючи інші щілини або особливості розкривання (септифрагальна коробочка). Плід в роді *Campanula* визнається як цератій, проте в цьому плоді не відбувається розшарування оплодня, ані відокремлення стулок від рамки, натомість формуються септифрагальні щілини і отвори, вкриті клапаном (як в форамініцидної, порицидної або септифрагальної коробочок).

Деякі представники родини Cucurbitaceae з соковитими плодами мають дуже специфічні способи вивільнення насінин. Так, в *Ecballium elaterium* (огірок-пирскач пружний, squirting cucumber) це вибухове вивільнення вмісту зав'язі через отвір на місці відокремлення плоду від плодоніжки, в результаті чого насінини розносяться реактивним рухом і приклеюються до об'єктів довкола. В *Cyclanthera eximiosa* плід вибухово розривається неправильними щілинами при дотику. В *Echinocystis lobata* повисла гарбузина розривається на верхівці з розшаруванням оплодня, вивільняючи чотири насінини, які поширюються барохорно та ендозоохорно з ґрунту. На нашу думку, такі плоди слід розглядати як коробчасті, похідні від ягодоподібних.

Також ми доповнили список новими типами (табл. 8.4.1), які ще не були виділені в окремі категорії коробочок. Так, частково нерозкривна гетерокарпна коробочка, виявлена в австралійських родах *Astus*, *Baeckeia* (Myrtaceae) має два дорзально розкривних гнізда і одне однонасінне нерозкривне гніздо (Rye, Trudgen, 2005; Trudgen, Rye, 2005). Плід в *Ludwigia alternifolia* (seed-box) (Onagraceae) розкривається апікальною порою на місці рубця від опадного стовпчика (<https://www.gbif.org/uk/occurrence/5063944787>)

Окрім коробочки до розкривних плодів зараховують листянку (follicle) і біб (legumen) (Зиман та ін., 2004). Листянка – це апокарпний плід, для якого характерне розкривання вздовж вентрального шва, а біб характеризується

розкриванням на дві стулки шляхом формвання щілин вздовж вентрального шва і дорзальної жилки, рідше вздовж середини пластинки плодолистка (латерально), кришечкою, або плід нерозкривний. Біб розглядається як спеціалізований варіант однолистянки, який виник в родині Fabaceae. Полімерні або олігомерні листянкові плоди еволюціонують до коробчастого плоду через стадії гемісинкарпної і синкарпної багатолістянки, – найбільш примітивного типу синкарпних плодів (Takhtajan, 1959; Zimmermann, 1959).

Розкривання коробчастих плодів. Найбільш характерною ознакою коробчастих і листянкових плодів є розкривання плоду (fruit dehiscence). Класифікації способів розкривання коробочок ґрунтуються на різних критеріях, які не можна перемішувати між собою, а лише доповнити один одним для найбільш повної характеристики онтоморфогенезу плоду.

Розкривання плоду (fruit dehiscence) це порушення цілісності оплодня, що уможлиблює вивільнення насінин та їхнє розсіювання за допомогою різних агентів (Roth, 1977). Розкривання здійснюється завдяки генетично контрольованим процесам руйнування тканин в строго локалізованих ділянках плоду, яке забезпечується анатомічною диференціацією тканин оплодня та процесами програмованої смерті клітин (Pabon-Mora, 2011, 2014, Ferrándiz, Fourquin, 2014). Розкривання є прикінцевим етапом морфогенезу коробчастих і листянкових плодів (Одінцова, 2022) та їхньою диференціальною ознакою. Структурні адаптації, що забезпечують процес розкривання, формуються раніше, ніж починається руйнування оплодня, на стадії цвітіння і ранніх етапах плодоношення, зокрема, тоді, коли диференціюються провідні пучки та здерев'янілі тканини, які є важливим елементом механізму розкривання плоду.

Розкривання плоду це морфогенетична ознака, тому що характеризує морфо-фізіологічний процес, на який впливають як генетичні детермінанти (активність генів), які визначають морфологічну будову та анатомічну організацію плоду, так і фізіологічні (особливості дозрівання насінин та

оплодня), а також зовнішні, екологічні чинники (успішність запилення, насіннева продуктивність, умови середовища під час плодоношення тощо).

Як і будь-яка інша ознака фенотипу, спосіб розкривання еволюціонує з різною швидкістю в різних таксонах. Наприклад, друга за видовим багатством покритонасінних родина Orchidaceae характеризується однаковим способом розкривання коробочки на шість стулок, плід в родині Brassicaceae – стручок, має унікальну і константну будову в межах цілої родини з невеликими відхиленнями. Проте, в невеликій родині Lythraceae маємо коробочки з різними способами формування отворів – септицидні, локуліцидні та з неправильним розкриванням (Kubitzki, 2007, Graham, Graham, 2014). Інший приклад, це різноманіття плодів в родині Campanulaceae, які можуть бути нерозкривними або з різними типами отворів: тріщинками, щілинами, півмісяцевими клапанами з різною локалізацією в оплодні (Андрейчук, Одінцева, 2020). Чотири способи розкривання плоду (кришечкою, локуліцидно, розшаруванням оплодня або апікальною порою) наведено у представників невеликого роду *Ludwigia* (Onagraceae), який налічує 87 видів (Peng, Tobe, 1987).

Через існування різних класифікацій способів розкривання плодів, іноді використовуються різні назви для позначення одного плоду, що утруднює використання цієї важливої ознаки у працях різних дослідників. Наприклад, плід в роді *Campanula* називають порицидною коробочкою (Roth, 1977, Lammers, 2007, Leins, Erbar, 2010), коробочкою з підковоподібним розкриванням за допомогою клапанів, що відхиляються (Каден, 1965), коробочкою з ламінальним підковоподібним розкриванням, коробочкою з аксикорново-щілинним способом розкривання (Колаковский, 1985) і, нарешті, плодом-цератієм (ceratium) (Spjut, 1994).

Характеристики розкривання плоду. Нижче викладені дев'ять характеристик розкривання плоду як морфогенетичної ознаки, дві з яких (восьму і дев'яту) ми пропонуємо використовувати вперше (Одінцева, 2024).

1. За фізіологічним механізмом розкривання розрізняють ксерохазію та гігрохазію, тобто гігроскопічний і тургорний тригерні механізми розкривання (Roth, 1977). Найбільш поширеною є ксерохазія, яка характеризує типові сухі коробочки, які містять шар здерев'янілої тканини в оплодні і розкриваються завдяки гігроскопічним рухам мертвих клітин при дозріванні. Плоди, які наповнюються соком (оводнюються) при дозріванні, розкриваються завдяки тургорному механізму в живих клітинах, шляхом гігрохазії. Таких плодів небагато, вони трапляються серед рослин вологих оселищ (*Impatiens parviflora*) або посушливих оселищ з коротким дощовим сезоном, під час якого здійснюється дисемінація (Aizoaceae, *Sedum acre*). Механізм ксерохазії або гігрохазії не вивчений для багатьох представників флори України і не вказується в літературі.

2. За розміщенням отворів розкривання є правильне (regular dehiscence) і неправильне (rupturing) довільними щілинами, які неможливо передбачити. Регулярне розкривання – це дуже спеціалізований тип вивільнення насінин, активний спосіб дисемінації, на відміну від ягоди або піренарію, які звільняють насінини тільки після руйнування або коли зародок проростає з плоду.

3. Типи отворів можуть бути різними для плодів з регулярним розкриванням (типових коробочок): щілинами (поздовжні, поперечно-кільцеві, поздовжньо-кільцеві, півмісяцеві), округлими отворами з клапаном, тріщинами, порами, розшаруванням оплодня, руйнуванням паренхіми оплодня та іншими способами формування отворів.

4. Для коробочок, які розкриваються поздовжньо, розроблена найбільш детальна класифікація за розміщенням щілин відносно органографії зав'язі (Beauvisage, 1888). Проте ці типи щілин іноді не вказуються в описах ("коробочка щілинна" або "коробочка розкривається на шість стулок") або використовуються різні назви для одного типу щілини.

У своїй роботі ми рекомендуємо використовувати найбільш точні назви щілин розкривання (в дужках наведені синоніми), а саме: дорзальне

(дорзицидне, локуліцидне, спинне), вентральне (сутуральне, вентрицидне, маргініцидне), септицидне (диз'юнктивне в паракарпних одногнізних плодах, які не мають перегородок), септифрагальне, латеральне (ламінальне), (додаток Е, табл. Е.1)

Ми пропонуємо розрізняти септифрагальне і латеральне розкривання, хоч вони обидва відбуваються у пластинці плодолистка збоку від меданної площини (Одінцова, 2016). Про септифрагальне розкривання йдеться, коли відбувається поздовжній тангентальний розрив перегородок зав'язі або відокремлення перегородок від центральної колонки зав'язі, а латеральне розкривання використовуємо для позначення щілин, які проходять у стінці зав'язі збоку від меданної площини плодолистка.

5. Напрямок формування поздовжніх або поздовжньо-кільцевих щілин може бути висхідним (з низу до верху) (Brassicaceae), низхідним (з верху до низу) (Caryophyllaceae), двобічним (зі середини у двох напрямках) (Orchidaceae). Напрямок розкривання – це морфогенетична ознака, яка потребує спостереження плоду на різних стадіях розкривання.

6. Довжина щілин при поздовжньому низхідному розкриванні також є таксономічно важливою ознакою. Так, виділяють розкривання зубцями (менше $1/5$ довжини плоду), лопатями (до $1/2$ довжини плоду) і стулками (більше $1/2$ довжини плоду). При цьому стулки можуть бути опадні або неопадні (залишаються з'єднаними в основі). Якщо коробочка розкривається не на всю довжину, то анатомічна структура оплодня буде відрізнятись у розкривній і нерозкривній частині.

7. Механізм вивільнення насінин також є морфогенетичною ознакою, яку важко ідентифікувати за гербарним матеріалом плода. Так, виділяють активне і пасивне вивільнення насінин, вибухове розкривання плоду та поступове розкривання (Pijl, 1982). Активне вивільнення відбувається через "вистрелювання" ендокарпію, розшарування оплодня, шляхом ксерогазії або гігрогазії. При пасивному розкриванні насінини опадають поступово, в міру збільшення отворів або часу експозиції. Іноді, за несприятливих зовнішніх

чинників, порушення процесу плодоношення або за генетично детермінованого явища, насінини залишаються у зав'язі, не вивільняються до наступного вегетаційного сезону або до відмирання генеративних пагонів. Наприклад, у *Cymbalaria muralis* базальна насінинка в кожному гнізді залишається у плоді (двопоровий коробочці), який зберігається на плодоніжці, котра росте в напрямку до щілини у субстраті, в яку плід заглиблюється (Speta, 1986; Junghans, 2004; 2008). Верхні декілька насінин у плоді опадають і поширюються барохорно. Таким чином у цього виду наявна гетероспермія, яка пов'язана з різним механізмом рознесення насінин.

За нашими даними, до необхідних критеріїв аналізу способів розкривання плодів потрібно додати (8) гістологічні та (9) морфогенетичні особливості формування отворів.

8. Гістологічні особливості руйнування тканин. Щілина як наскрізне порушення цілісності оплодня формується як наслідок певних гістогенетичних процесів, які відбуваються під генетичним контролем, механізм якого тільки розпочали вивчати. Переважно щілина формується в результаті явищ програмованої смерті клітин в певних зонах оплодня. Формування щілини відбувається через руйнування протопластів клітин або через руйнування серединних пластинок між клітинами відокремлюваного шару. Механізм розкривання – це система гістологічних елементів оплодня, яка забезпечує розкривання зрілого плоду і найчастіше являє собою розміщені певним чином зони паренхімних і склеренхімних (або коленхімних) клітин. Особливості гістогенезу перикарпію, які забезпечують розкривання плоду (розміщення щілин розкривання, гістологічна диференціація відокремлюваних зон, механізм розкривання), є цінними еволюційно-карпологічними характеристиками плоду і відрізняються в залежності від розміщення щілин (рис. 8.4.1).

Вентральне розкривання, яке є найдавнішим з еволюційної точки зору (характерне для листянки), відбувається вздовж країв плодолистка (вентральний шов або сутура), які були постгентіально з'єднані, але не зрослі

між собою. Тобто цей спосіб формування щілини не пов'язаний з руйнуванням тканин, а лише з роз'єднанням постгенітально зклеєних поверхонь плодолистків. Інші способи розкривання зумовлені руйнуванням тканин у цілісному оплодні.

Дорзальне розкривання відбувається вздовж дорзального (медіанного) провідного пучка плодолистка або групи провідних пучків, які формують дорзальну жилку. Адаптацією до цього часто є подвійна (розщеплена) дорзальна жилка у плодах з дорзальним розкриванням, дрібноклітинна паренхіма ззовні і зсередини від дорзальної жилки, так звана меристематична зона, по якій відбувається руйнування оплодня, а також паренхімні клітини, витягнуті вздовж майбутньої щілини (Baum-Leinfellner, 1948; Roth, 1977).

Септицидне розкривання характеризується парними септальними пучками у зав'язі або відсутністю провідних пучків на радіусах перегородок; двома смугами товстостінних лігніфікованих клітин у перегородках, між якими розміщується смуга тонкостінних паренхімних клітин, котрі руйнуються під час розкривання. Якщо перегородки у зав'язі вкорочені або не виражені (гінецей паракарпний, одногніздний), таке розкривання називають диз'юнктивним, воно може здійснюватись між двома провідними пучками.

Септифрагальне розкривання на прикладі досліджених нами представників родин *Campanulaceae* і *Onagraceae* відбувається на межі здерев'янілої і нездерев'янілої паренхіми тобто між шаром товстостінних лігніфікованих клітин і шаром тонкостінних паренхімних клітин перегородки зав'язі (Одінцова, Клімович, 2017; Andreychuk, Odintsova, 2019). Такий спосіб формування щілини вказаний нами вперше.

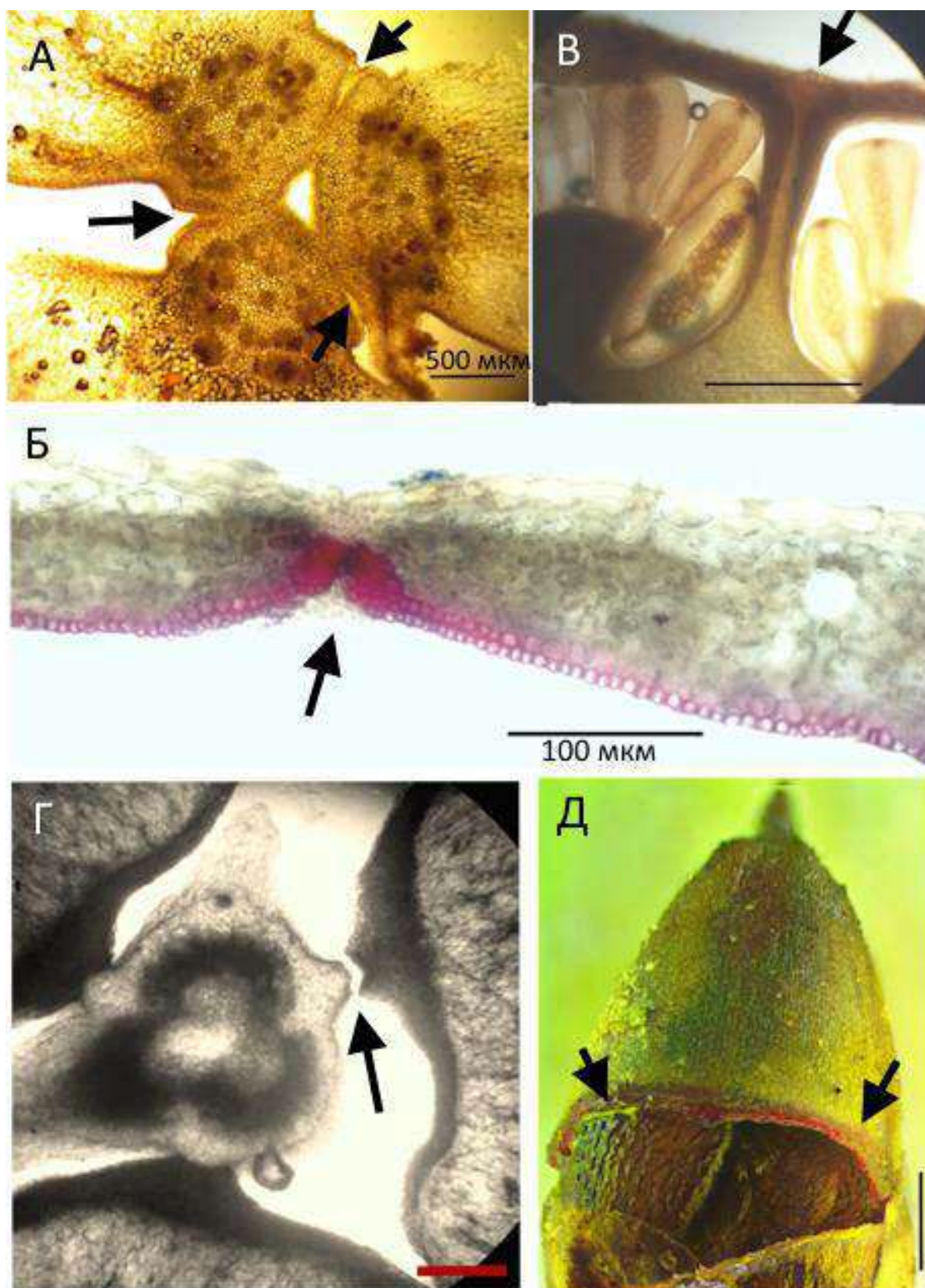


Рис. 8.4.1. Анатомічні особливості щілин розкривання коробчастих плодів: А - вентральне (*Iris pseudacorus*), Б - дорзальне (*Epilobium hirsutum*), В - септицидне (*Verbascum phlomoides*), Г - септифрагальне (*Campanula latifolia*), Д - поперечно-кільцьове (*Plantago major*). Лінійка 1 мм (В, Г,Д)

Поперечно-кільцове розкривання було детально вивчено на прикладі плодів *Portulaca grandiflora*, *Hyoscyamus niger* та видів роду *Plantago*, в яких показаний механізм формування поперечної щілини за рахунок диференціального висихання здерев'янілих та нездерев'янілих тканин, різниці у розмірах, меристематичному характері і товщині оболонок клітин відокремлюваного шару на межі кришечки (lid) і основи (base) плоду (Rethke, 1946; Subramanyam, Raju, 1953; Хомей, 2024).

9. Морфогенетичний критерій розкривання для нижніх коробочок.

У жодній класифікації способів розкривання плодів у назвах не відображені відмінності між розкриванням коробочки з верхньою і нижньою зав'язю. Фактично, верхні і нижні коробочки з однаково розміщеними щілинами розкривання вважають однаковими за способом розкривання. Слід зауважити, що верхні і нижні коробочки належать до різних груп плодів – перикарпіїв (справжніх плодів) і антокарпіїв ("несправжніх" плодів, в утворенні яких беруть участь неплодолисткові частини квітки). Стінка верхнього плоду (superior fruit) сформована лише тканинами плодолистків, а стінка нижнього плоду (inferior fruit) – тканинами плодолистків, інтегрованими ззовні з екстракарпельярними тканинами квіткової трубки або увігнутого квітколожа (гіпантію). Це означає, що у процесах диференціації щілини у стінці верхньої коробочки задіяні лише морфогенетичні програми розвитку плодолистка, а при розкриванні нижньої коробочки відокремлюваний шар диференціюється згідно з програми розвитку як плодолистка, так і інших за походженням структур. Зміна положення зав'язі із верхньої до нижньої повинна призвести до зміни генетичної програми морфогенезу плоду, а саме до закладання щілин розкривання не лише в перикарпії, але і в екстракарпельярних тканинах. Існує думка (Leins, Erbar, 2010), що в стінці нижньої зав'язі взагалі відсутні тканини плодолистків, які зберігаються лише в її даху, а вся зав'язь представлена розтягнутим і увігнутим квітколожем нижче основ плодолистків. В цьому випадку не повинна визнаватися навіть часткова гомологія стінки верхнього і нижнього

плоду і, відповідно, їхні способи розкривання не можуть вважатися ідентичними. Зона перикарпію верхнього плоду, де сформовані дорзальні щілини, гістогенетично відповідає лише даху плоду з нижньою зав'язю. Тому, на нашу думку, для позначення способів розкривання верхньої і нижньої коробочки доцільно ввести окремі назви.

У зв'язку з цим ми встановили ще один критерій для класифікації плодів з нижньою і напівнижньою зав'язю (Одінцова, 2016), а саме формування щілин в надчашолистковій (верхній) або в підчашолистковій (нижній) ділянці зав'язі (Рис. 8.4.2). Для верхньої коробочки пропонується у назві зазначати верхній тип розкривання або надчашолисткове розкривання (*suprasepalous dehiscence*), для нижньої коробочки можливий як верхній, так і нижній тип розкривання або підчашолисткове розкривання (*infrasepalous dehiscence*).

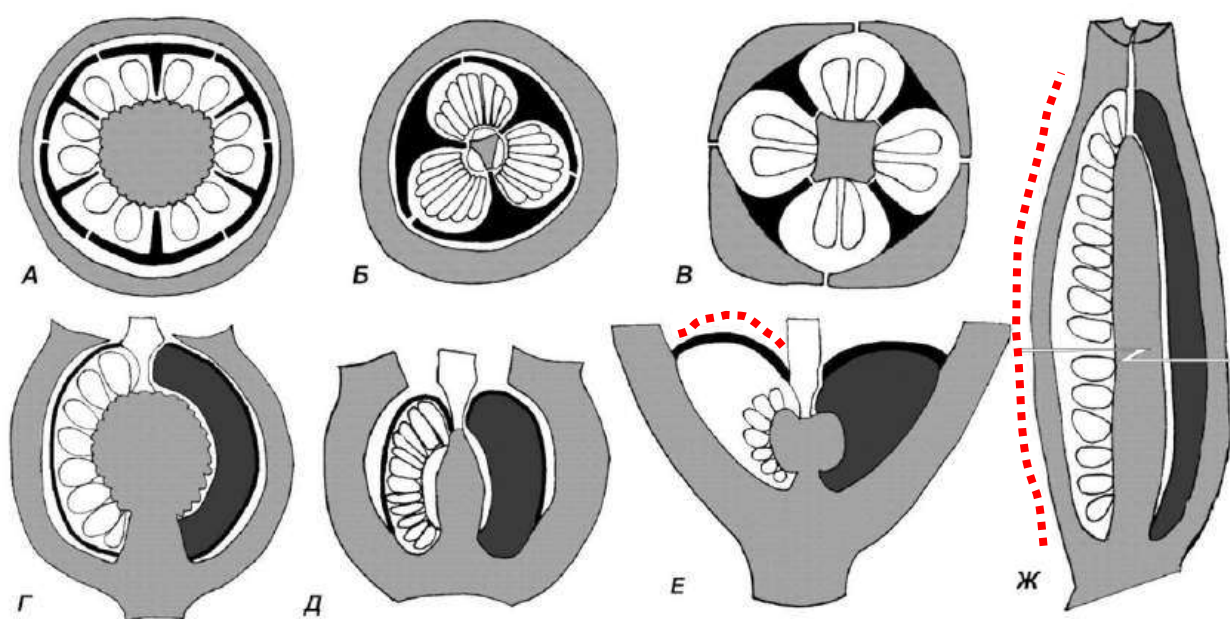


Рис. 8.4.2. Схеми дорзально-септифрагального розкривання верхніх і нижніх коробочок на прикладі представників порядку Myrtales (Одінцова, 2016) (А–В – поперечні схеми; Г–Ж – поздовжні схеми): А, Г – плід верхній з гіпантієм (*Heimia salicifolia* L.); Б, Д – плід напівнижній з гіпантієм (*Callistemon macropunctatus* Court.); В, Ж – плід нижній з підчашолистковим розкриванням (*Oenothera biennis* L.); Е – плід нижній з надчашолистковим розкриванням (*Leptospermum scoparium* Forst), розміщення щілин показано пунктиром.

Надчашолисткове розкривання коробочки вважаємо предковим станом порівняно з підчашолистковим. Воно здійснюється тільки в тканинах плодолистків, як і в верхньому плоді, без залучення тканин стінки нижньої зав'язі (Рис. 8.4.2). В напівнижніх коробочках розкривання здійснюється за верхнім або нижнім типом, залежно від походження плоду з верхньої або нижньої зав'язі. Так, у *Philadelphus coronarius* розкривання плоду починається з верхівки коробочки і продовжується на її нижню підчашолисткову ділянку (додаток В), подібно як на рис. 8.4.2.Е. У плоді *Campanula alpina*, який ми визначили як вторинно верхню коробочку, незважаючи на те, що зав'язь майже повністю вільна від чашечки, півмісяцеві щілини розкривання формуються в невеликій підчашолистковій ділянці зав'язі поблизу квітконіжки.

Розкривання коробчастих плодів флори України. Коробочка характерна для 87 із 171 родин флори України (51% родин), тому очікується значне різноманіття коробчастих плодів у представників нашої флори. Найбільш точна і повна описово-морфологічна (органографічна) класифікація способів поздовжнього розкривання плодів, створена Ж.Бовізажем, нараховує 17 варіантів поздовжнього розкривання коробчастих плодів з урахуванням всіх типів щілин (розділ 1.1). Наприклад, для багатогніздних коробочок можна застосувати такі способи розкривання за участю дорзального: септицидно-дорзальне, септицидно-дорзивентральне (*Linum*), септицидносептифрагально-дорзальне (*Euphorbia*, *Datura*, *Digitalis*), дорзальне (*Oxalis*, *Pyrola*, *Veronica*), дорзивентральне (*Lilium*, *Liliaceae*, *Iridaceae*, *Hibiscus*), септифрагально-дорзальне (*Epilobium*, *Polemonium*, *Moneses*, *Hieropithys*, *Andromeda*, *Chamaedaphne*, *Oenothera*, *Catalpa*) та септифрагально-дорзивентральне (*Zygophyllum*).

Ми з'ясували спосіб розкривання, вказаний в літературі для коробчастих плодів у представників флори України (додаток Г) та уточнили його для деяких досліджених нами видів (розділ 5). Виявилось, що представники більшості родин з коробчастими плодами (60 родин)

розкриваються за рахунок формування дорзальних щілин або дорзальних та інших щілин – вентральних, септицидних або септифрагальних (додаток Е, таблиця Е.1). У представників з вентральним розкриванням воно часто поєднується з іншими типами щілин і притаманне як єдиний спосіб розкривання для небагатьох коробчастих плодів (*Reseda*, *Staphylea*), а також для апокарпних і гемісінкарпних листянок. Септицидні і септифрагальні щілини формуються у представників більше ніж 10 родин кожна, і також часто поєднуються з іншим типом щілин. Поперечно-кільцьове, порицидне та неправильне розкривання можна знайти в окремих представників з 9-10 родин, а найрідше трапляються види з латеральним розкриванням. Нижні коробчасті плоди виявлені у щонайменше 15 родин флори України з багатьох підкласів, починаючи з найбільш примітивних (*Altingiaceae*, *Amaryllidaceae*, *Aristolochiaceae*, *Campanulaceae*, *Cannaceae*, *Caprifoliaceae*, *Cucurbitaceae*, *Hamamelidaceae*, *Hydrangeaceae*, *Iridaceae*, *Onagraceae*, *Orchidaceae*, *Portulacaceae*, *Punicaceae*, *Saxifragaceae*).

Враховуючи, що розкривання плоду є важливою морфогенетичною ознакою, яка інтегрує у собі особливості морфологічної та анатомічної будови оплодня, фізіологічного стану тканин та особливостей процесу плодоношення, необхідно досліджувати цю ознаку за всіма критеріями, згаданими вище, і враховувати, як відбувається диференціація тканин оплодня на преантетичній стадії розвитку плоду. Особливо важливо вказувати послідовність процесів здерев'яніння, розшарування, розкривання оплодня, адже таксони з однаковим розміщенням отворів можуть відрізнятися часом формування щілин та інтенсивністю лігніфікації оплодня.

Важливість процесу розкривання плоду для репродукції рослин підтверджується фактами виявлення вже у морфо-анатомічній будові квітки адаптацій до певного механізму розкривання плоду і початком формування механізму розкривання вже на стадії бутону (*Campanula*, *Lathraea*).

Ми підтверджуємо інформацію, що способи розкривання часто поєднуються в одному плоді, зокрема, плоди, які в літературі називають

локуліцидними коробочками, можуть належати до одного з семи типів, виділених Бовізажем (розділ 1.1). У цьому зв'язку при характеристиці способу розкривання і в назві плоду бажано використовувати більш точні терміни, які відображують особливості розміщення усіх щілин, які формуються. Також слід зважати на те, що щілини розкривання можуть розміщуватись не лише в оплодні, але також у перегородках, в даху зав'язі та у центральній колонці.

8.5. Класифікація схізокарпних плодів

Схізокарпні плоди (схізокарпії, розпадні плоди, дробні плоди) – це прості плоди, сформовані з синкарпного гінецею з багатонасінною верхньою або нижньою зав'яззю, яка ділиться на окремі плодолисткові (або напівплодолисткові) фрагменти (мерикарпії) для рознесення. Частки плоду часто однонасінні, рідше малонасінні, нерозкривні, іноді розкривні по дорзальній жилці або з вентрального боку, повністю замкнені або відкриті з вентрального боку. Такі плоди характерні для представників родин Аріасеае, Ламіасеае, Воразінасеае та багатьох родів європейської флори (*Acer*, *Callitriche*, *Euphorbia*, *Galium*, *Malva*, *Mercurialis*, *Triglochin* тощо).

В україномовній літературі розпадні плоди позначаються окремою категорією як плоди, що поділені перегородками на окремі частинки (Біологічний словник, 1974). У Словнику... (2012) таке визначення мають "роздрібні плоди" і окремо подають плоди схізокарпії – сухі нерозкривні плоди, які розламуються на дві або більше однонасінних частин. Також окремо розглядають роздрібні плоди (схізокарпії) та членисті плоди, а категорія "розпадний плід" (лат. *fructus secedens*) позначає багатонасінний плід, кожна насінина якого після дозрівання опадає, оточена ділянкою оплодня", імовірно, ця категорія охоплює членисті і роздрібні плоди (Зиман та ін., 2004).

Схізокарпні плоди класифікували по-різному, переважно як похідні коробчастих плодів. Р.Спьют виділяв окремий тип схізокарпного гінецею, поряд з апокарпним і синкарпним. Категорію СХІЗОКАРПНІ ПЛОДИ, уведену Б.Дюморт'є (Dumortier, 1835), він визначав так: "Гінецей розділяється на частки, які містять одну насініну, у кількості більше ніж одна, кожна частка сформована одним плодолистком або половиною плодолистка, вони розміщені на квітколожі довкола гінобази або центральної колонки, або плід розвивається з лопатевої зав'язі, яка розпадається на частки при дозріванні; розкривання часток неправильне, або вздовж вентрального шва під час роз'єднання, іноді також вздовж дорзального шва" (Spjut, 1994, p.21). Спьют (1994) поділяв схізокарпії на 13 типів за морфологічними ознаками мерикарпіїв та способом поділу плоду. До схізокарпних перикарпіїв він зараховував дев'ять типів плодів: дробну ягоду (*baccarium*), дробну кістянку (*druparium*), дробну крилатку (*samarium*), дробну сім'янку (*achenarium*), дробну камару (*samarium*), дробну листянку (*follicarium*), дробний кокум (*coccarium*), ценобій (*microbasarium*) та дробний біб (*lomentarium*). До антокарпіїв (несправжніх плодів) Спьют зараховував дробні яблуко, триму, диклезій та жолудь (*romarium*, *trymarium*, *diclesarium*, *glandarium* відповідно). Враховуючи, що класифікація плодів Р.Спьюта є не зовсім точною та не-еволюційною, багато з вищезазначених типів плодів розглядаються дослідниками цих таксонів серед інших категорій плодів, коробчастих або апокарпних, враховуючи не лише екзоморфні адаптації плоду, але також анатомію оплодня та структурний тип гінецею.

Для здійснення еволюційно-карпологічного аналізу дробного плоду слід зважати на те, що поняття мерикарпію виявляється неоднозначним. Першочергово воно позначало половинки плоду *Apiaceae*, але згодом почало вживатись у значенні половинок плодолистка (Spjut, 1994). У вітчизняній традиції збереглось використання терміну "мерикарп" для позначення частки дробного плоду, яка відповідає цілому плодолистку, а для позначення частки, яка відповідає половинці плодолистка (у родин *Boraginaceae*, *Lamiaceae*

тощо) вживають термін "ерем", який був запроваджений вперше Шарлем-Франсуа Мірбелем, як і назва цього типу плоду – ценобій з чотирьох еремів (франц. *Le cénobion de quatre érèmes*) (Mirbel, 1815). В іноземній літературі, залежно від прийнятої автором термінології, для позначення одноплодолисткових часток дробного плоду вживають терміни: *mericarp*, *monocarp*, *xerocarp*, *carpeloid*, *fruitlet*, нім. *der Karpid*, а для позначення половинок плодолистка: *mericarps*, *carpids*, *cocci*, *nutlets*, *semi-carpels*, *semi-mericarp*, *erems*, *eremocarps*, нім. *die Klausen* (Roth, 1977; Takhtajan 1991; Spjut, 1994; Hilger, 1992; 1996; 2014).

Схізокарпні плоди розрізняються за способом прикріплення насінних зачатків, будовою та особливостями розвитку гінецею, способом відокремлення мерикарпіїв. Вони можуть виникати незалежно у різних групах покритонасінних із коробочок, піренаріїв, ягодоподібних плодів або плодів із неповністю зрощеними плодолистками. Схізокарпні плоди характеризуються високим еволюційним рівнем адаптацій, оскільки поєднують у собі переваги синкарпного гінецею та однонасінної діаспори, в якій насінина вкрита оплоднем, котрий забезпечує додатковий захист насінини та додаткові адаптації до агента рознесення. Це підтверджується низькою часткою схізокарпіїв серед більшості клад покритонасінних флори України – базальних покритонасінних, однодольних, базальних дводольних, каріофілід, розид та базальних астерид (від 0 до 3%), а той час як серед астерид в цілому частка схізокарпіїв досягає 31%, при середній частці схізокарпіїв у карпологічному спектрі України у 12% (підрозділ 6.7). Враховуючи велике еволюційне значення схізокарпіїв, їхнє різноманіття та дискусійність їхньої класифікації, бажаним є внесення чіткого визначення цього типу плоду та ефективних для еволюційної морфології критеріїв класифікації.

Застосовуючи новостворену нами концепцію онтоморфогенезу плоду ми вперше виявили два принципово відмінні типи схізокарпних плодів, які відрізняються за часом та способом відокремлення мерикарпіїв (Odintsova,

2025a). **Перший тип схізокарпії (зі септицидією)** – це поділ плоду септицидними щілинами між плодолистками (*Acer*, *Galium*, *Euphorbia*, *Mercurialis*, *Malva*, *Ariaceae*). Такий поділ плоду відповідає септицидному розкриванню коробочки, від якого імовірно походить (рис. 8.5.1). Септицидне розкривання відбувається вздовж паренхімної смужки між двома здерев'янілими шарами оплодня, які повністю або майже повністю оточують гнізда. Схізокарпії першого типу розділяються на пізній постантетичній стадії, під час розпадання плоду внаслідок розриву тканин уздовж перегородок (іноді також за рахунок септифрагальних щілин між перегородками та колонкою). Деякі схізокарпії в центрі мають колонку або карпофор, що складається з центральних провідних пучків або частин плодолистків (*Ariaceae*).

Другий тип схізокарпії (без септицидії) – це роз'єднання плодолистків без септицидії, шляхом непропорційно активного росту вільних частин плодолистків під час раннього періоду морфогенезу квітки (*Tropaeolum*, *Lamiaceae*, *Violaginaceae*). Схізокарпії другого типу формуються під час диференціального росту плодолистків на початку морфогенезу квітки без руйнування тканини (або обмеженого руйнування навколо колонки) і не обов'язково містять здерев'янілі тканини в оплодні або вони не пов'язані з розпаданням плоду (рис. 8.5.1). Дроблення плоду без септицидії відбувається через припинення росту проксимальних ділянок плодолистків у місці їх з'єднання між собою та з квітколожем. Через це дистальні частини плодолистків, які ростуть поокремо, значно перевищують за розмірами об'єднані частини плодолистків. Схізокарпії другого типу дуже нагадують апокарпні плоди, адже плодолистки в постантетичній стадії не об'єднані бічними поверхнями (площа з'єднання плодолистків між собою представлена вузькою смужкою тканин), тому походження такого плоду вимагає вивчення преантетичного періоду онтоморфогенезу та з'ясування родинних зв'язків з близькими таксонами.

Схізокарпії типу ценобіїв Lamiaceae-Boraginaceae розглядаються як схізокарпії другого типу, що розвинулися з дуже своєрідного гінецею з апікальними септами, гінобазичним стовпчиком і роз'єднанням тканини між чотирма еремами та плодоложем (карпобазою). Деякі плоди Аріасеае та ценобіїв Boraginaceae можуть являти собою перехідні стани між цими двома типами, коли спинки плодолистків сильно опуклюються під час преантетичного періоду, але в центрі плодолистки залишаються з'єднаними до половини довжини радіуса зав'язі. Наприклад, серед плодів Аріасеае є варіанти з широкою комісурою (з септицидією) та з вузькою комісурою (розділяються без септицидії) (Liu et al., 2004; Plunkett et al., 2018a).

Поділ схізокарпів на септицидні та несептицидні типи дає можливість оцінити еволюційні шляхи від предкових до схізокарпних плодів. Септицидні схізокарпії походять від коробчастих плодів з септицидним розкриванням, тому мерикарпії можуть бути розкривними (*Euphorbia*). Схізокарпії без септицидії можуть походити від нерозкривних плодів, можливо також від апокарпних плодів або коробочок, в яких змінилися ранні етапи онтоморфогенезу гінецею (*Tropaeolum majus*). У цьому зв'язку можливе припущення про виникнення вторинно апокарпних гінецеїв у зв'язку з оптимізацією процесів розкривання плоду або його рознесення, наприклад гінецеїв типу *Phytolacca acinosa* або *Asclepias syriaca* (Присяжнюк, Одінцова, 2024). Останній тип схізокарпного плоду (дробна дволистянка) є нетиповим оскільки мерикарпії є багатонасінними і розкривними, причому розкривання здійснюється двома щілинами збоку від плаценти, яка відокремлюється від оплодня при формуванні щілини.



Рис. 8.5.1. Приклади схізокарпних плодів: *Euphorbia carpatica* Wol. (А), *Mercurialis perennis* L. (Б, В), *Tropaeolum majus* L. (Г-Е), *Malva sylvestris* L. (Ж, З), вторинно апокарпні плоди *Asclepias syriaca* L. (І, К). Поперечний переріз (А-В, Д-З), загальний вигляд (Г, І, К). Стрілками показано локалізацію щілин відокремлення мерикарпіїв. Лінійка: 1 мм (А, Б, Г-Ж, І, К), 200 мкм (Б, З)

8.6. Напрямки еволюційних змін морфогенезу плоду

На підтвердження важливості вивчення мікроморфології гінецею згідно з концепцією вертикальної зональності, було встановлено, що предкові плодолистки були асцидіатні з 1-2 насінними зачатками, а кондуплікатний плодолисток з'явився пізніше (Taylor, 1991). Це узгоджується з уявленнями про ендозоохорне рознесення плодів у давніх покритонасінних (Pijl, 1982; Frens et al., 2025). Стверджується, що плоди у предкових видів були соковитими і нерозкривними, а зміни способу дисемінації відбувались у п'ять разів частіше, ніж зміни способу запилення, і дозволяли покритонасінним заселяти нові біоми, разом із зростанням складності діаспор та повторюваними переходами між способами дисемінації (Frens et al., 2025).

Згідно з нашим дослідженням, зміни онтоморфогенезу плоду на різних стадії (преантетичній або постантетичній) та на різному структурно-функціональному рівні (морфологія / анатомія / вивільнення насінин) можуть призвести до еволюційних змін типу плоду. Найзначніші зміни онтоморфогенезу плоду, які зумовлюють зміну його типу, наведені нижче:

- зменшення числа насінних зачатків до 1–2 (коробочка – піренарій або схізокарпій – горіх; ягода – однонасінний плід),
- зміна числа плодолистків до одного (збірний плід – монокарпій; синкарпій – псевдомонокарпій),
- зміна характеру зростання плодолистків (збірний плід, багатolistянка – коробочка – схізокарпій або вторинно апокарпний плід),
- зміна в часі та інтенсивності лігніфікації оплодня до повної її втрати разом з втратою механізму розкривання (коробочка – ягода; піренарій – ягода),
- зміна способу вивільнення насінин (відтермінування розкривання плоду) (коробочка – піренарій, ягода або схізокарпій).

Враховуючи, що зміни онтоморфогенезу можуть відбуватись у преантетичному періоді розвитку плоду, ми визначили шість ознак, які найбільше впливають на зміну типу плоду (рис. 8.6.1): I – Кількість плодолистків, II – кількість насінинних зачатків, III – зростання плодолистків, IV – положення зав'язі, V – консистенція оплодня, VI – розкривання плоду.

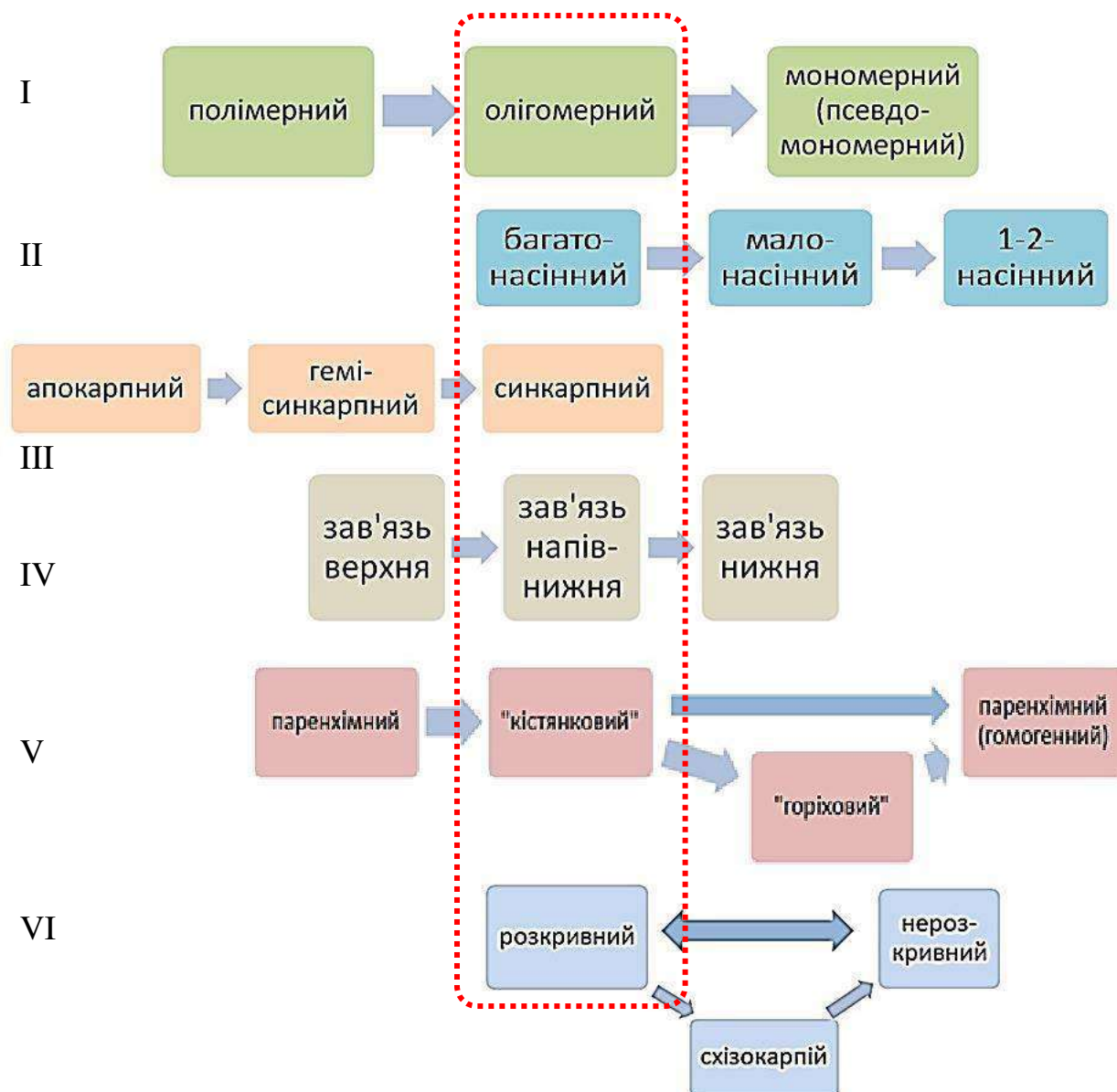


Рис. 8.6.1. Схема характеристик морфогенезу плоду, які змінюються на преантетичній (I–IV) та постантетичній (V–VI) стадіях онтоморфогенезу. Для прикладу обведено пунктиром комплекс ознак плоду-коробочки в *Portulaca oleraceae*.

Ознаки I–IV змінюються на преантетичній стадії, а ознаки V–VI на постантетичній. Наприклад, якщо у ягового плоду зміниться ознака V з паренхімного оплодня на "кістянковий", то плід перетвориться на піренарій, а якщо зміняться ознаки II (зменшиться число насінин до одної), то плід перетвориться на однонасінний піренарій.

Наша схема може допомогти здійснити еволюційно-карпологічний аналіз у певному таксоні, оскільки диференціює можливий еволюційний перехід плоду на шість окремих кроків і дозволяє передбачити, які зміни можуть відбутися з певним типом плоду внаслідок зміни певних ознак.

Для можливості більш детального еволюційно-карпологічного аналізу різноманітності типів плодів у рослин флори України, ми здійснили спробу кодування ознак плоду за морфогенетичними критеріями з урахуванням більшої кількості особливостей (зокрема, розділили плоди з верхньою і нижньою зав'яззю, полімерні та олігомерні збірні плоди). Для цього ми створили двовимірну діаграму характеристик плодів на прикладі однодольних рослин, проаналізували морфологічну різноманітність плодів однодольних у флорі України, виділяючи типи за еволюційним принципом (рис. 8.6.2). Зокрема по вертикальній осі ми виділили 13 еволюційних характеристик плодів, а по горизонтальній осі – шість характеристик оплодня. Так, з рисунку 8.6.2 видно, що найбільша кількість видів однодольних мають високо еволюційно просунутий тип плоду, верхній однонасінний плід та коробчасті плоди на другому місці, причому, кількість видів з верхньою коробочкою дещо вища, ніж з нижньою коробочкою. Решта морфогенетичних типів плодів представлені невеликим числом видів.

Питання рушіїв еволюції плоду захоплює не лише преантетичний період його розвитку, але й особливості біології виду, зокрема спосіб запилення та особливості життєвої форми. Так, виявлено збільшену частку видів з однонасінними плодами та плодиками у водних і прибережно-водних рослин (підрозділ 7.3) та частку однонасінних плодів у високо інвазійних рослин (підрозділ 7.4).

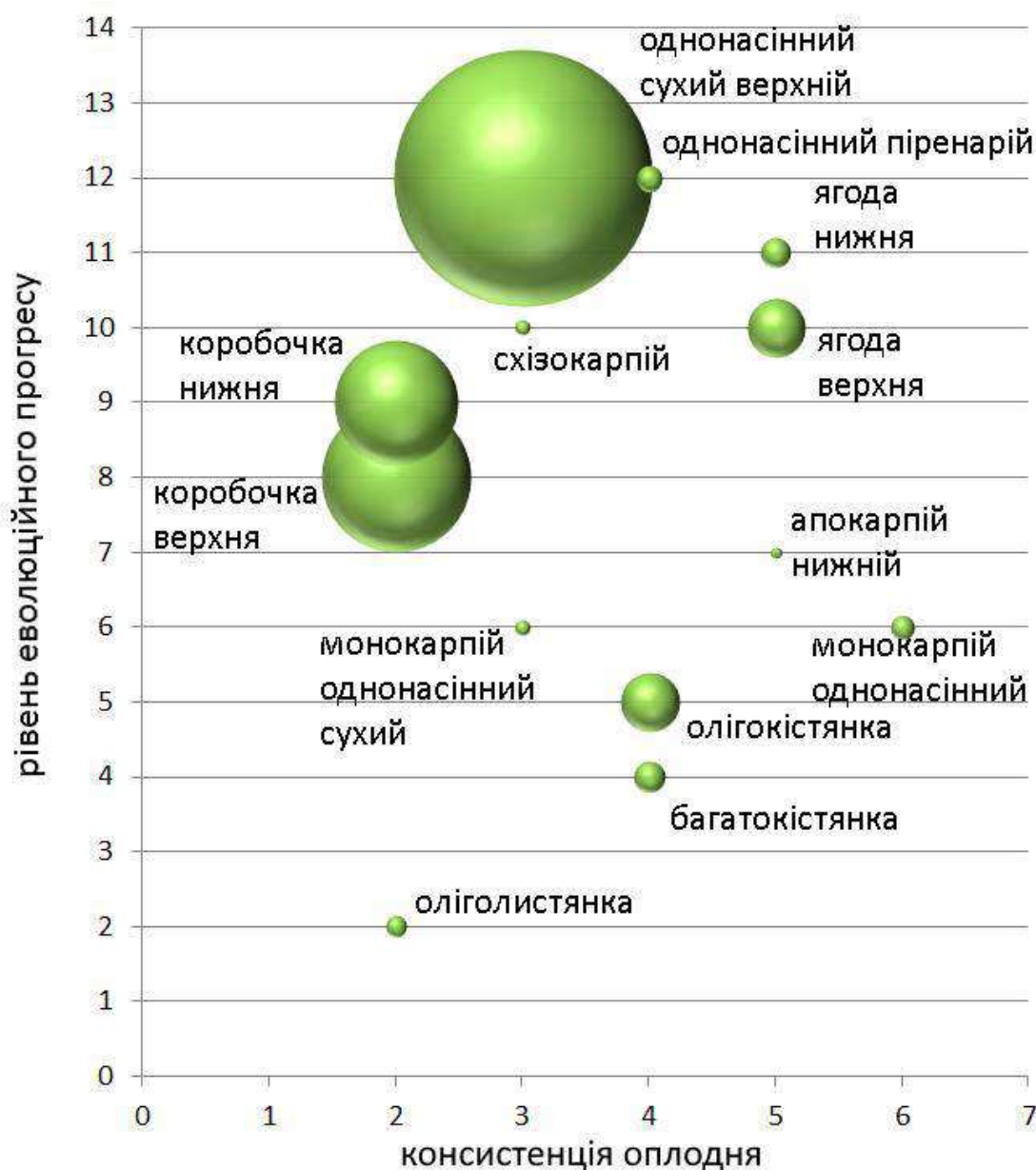


Рис. 8.6.2. Еволюційно-морфологічні типи плодів видів однодольних рослин флори України. Площа бульбашки пропорційна кількості видів у певній категорії. Кодування Х-осі (консистенція оплодня): 1 – повністю здерев'янілий, 2 – сухий розкривний, 3 – сухий нерозкривний, 4 – "кістянковий", 5 – соковитий, 6 – недиференційований. Кодування Y-осі (еволюційний прогрес): 1 – апокарпний полімерний багатонасінний, 2 – апокарпний олігомерний багатонасінний, 3 – монокарпій багатонасінний ($G1O_{\infty}$), 4 – апокарпій полімерний з однонасінними плодиками, 5 – апокарпій олігомерний з однонасінними плодиками, 6 – монокарпій однонасінний ($G1 O1$), 7 – апокарпій нижній олігомерний, 8 – синкарпій верхній багатонасінний, 9 – синкарпій нижній багатонасінний, 10 – синкарпій верхній малонасінний, 11 – синкарпій нижній малонасінний, 12 – синкарпій верхній однонасінний, 13 – синкарпій нижній однонасінний.

Це пояснюється перевагою однонасінних діаспор, які, на відміну від голої насінини, мають додатковий захист та пристосування, які сприяють їх рознесенню як водою або вітром, так і автохорно. З іншого боку, для багатьох водних і прибережно-водних рослин характерний перехід до анемофілії, гідрофілії або до самозапилення, – тобто явищ, які характеризуються низькими значеннями числа насінних зачатків у зав'язі (Leins, Erbar, 2010). Отже, еволюційна зміна типу плоду може бути пов'язана із пристосуванням до умов середовища існування прямо та опосередковано.

Іншим прикладом може бути унікальний в родині Caryophyllaceae ягодоподібний плід *Silene baccifera*, для якого не було ніяких пояснень. Спостереження за особинами *Silene baccifera* в період дисемінації в природних умовах дозволили побачити особливості його біоморфи (полягаючі пагони, розпростерті на кущах *Rubus sp.* та *Cornus sanguinea*, які плодonoсять в той самий період) (Рис. 8.6.3).



Рис. 8.6.3. Особливості біоморфи та дисемінації *Silene baccifera*, як потенційні рушії зміни типу плоду від коробочки до ягодоподібного плоду у зв'язку з орнітохорією. На виносках зрілі плоди *Cornus sanguinea*, *Silene baccifera*, *Rubus sp.*, які одночасно експонуються на рослинах

Чорний колір плодів та їх розміщення поряд з гілками кущів, в місцях харчування дрібних птахів дозволяє припустити зміни плоду від коробочки до ягодоподібного у зв'язку з зміною біоморфи *Silene baccifera* від прямостоячої з балістохорним способом рознесення насінин до лежачої ліани, плоди якої разносяться орнітохорно, разом з соковитими чорними плодами видів кущів, які слугують опорою. Це зумовлює необхідність враховувати антекологічні та біоморфологічні дані в еволюційно-карпологічних дослідженнях.

Враховуючи складність питання щодо еволюції плодів, ми визнаємо існування плодів з дуже особливим набором ознак, які не відповідають чітко жодному базовому типу або проявляють ознаки одночасно двох типів і тому є дискусійними. У таблиці 8.6.1 ми навели найбільш дискусійні плоди покритонасінних флори України, які можуть стати об'єктами спеціальних досліджень і допомогти з'ясувати особливості еволюційних процесів репродуктивних структур в цих групах покритонасінних.

Підсумки розділу 8

У розділі проаналізовано зміни структури гінцею та гістогенезу оплодня, розглянуті можливі шляхи еволюції гнечею з септальними нектарника у відповідності оригінальної концепції вертикальної зональності нектарника. На підставі вивчення будови і розкривання плодів у численних представників (Додаток В) та літературних даних (Додаток Г), запропоновано комплексну класифікацію коробчастих плодів та нову морфогенетичну класифікацію схізокарпних плодів. Обґрунтовано залежність еволюції плоду від чинників, які діють у преантетичному і пост-антетичному періоді, що зумовлює велику складність еволюційно-карпологічних досліджень.

Використані джерела для розділу 8:

Одінцова, 2008а; 2013а; 2016; 2022; 2024; Одінцова, Гончаренко, 2020; Odintsova, 2025а; Присяжнюк, Одінцова, 2024

Найбільш дискусійні плоди покритонасінних флори України

№	Таксон	Альтернативні описи плоду
Особливі способи дисемінації		
1.	<i>Nymphaea, Nuphar</i>	Ягодоподібний плід, що розривається при набряканні слизу, або соковита коробочка. Синкарпна соковита багатолістянка
2.	<i>Gymnospermium odessanum</i>	Мономерна ягода, коробочка або розкривний багатонасінний монокарпій
Гінецей або плід проміжного типу будови		
3.	<i>Stratiotes aloides</i>	Ягодоподібний нижній плід або соковита коробочка з неправильним розкриванням або гемісинкарпна шестилистянка
4.	<i>Trapa natans</i>	Напівнижній піренарій або горіх, з соковим епікарпієм, що згниває (в нижній частині)
5.	<i>Tribulus terrestris</i>	Схізокарпій п'ятигніздний з малонасінних нерозкривних або неправильно розкривних мерикарпіїв
6.	<i>Geranium</i>	Верхня п'ятинасінна коробочка або схізокарпій з опадними мерикарпіями
7.	<i>Euphorbia</i>	Дробна коробочка з дорзально-септифрагальним розкриванням або схізокарпій з розкривними мерикарпіями
Постгенітально зрілі плодолистки		
8.	<i>Tofieldia, Veratrum</i>	Коробочка постгенітально-синкарпна або синкарпна багатолістянка
9.	Аросунасеае	Розпадна дволистянка, схізокарпій з розкривних багатонасінних плодиків
Сильна зміна пропорцій гінецею упродовж онтоморфогенезу		
10.	<i>Ruta, Dictamnus</i>	коробочка або синкарпна багатолістянка
11.	<i>Phytolacca acinosa</i>	Вторинно апокарпна ягода, синкарпна ягода

ВИСНОВКИ

На засадах морфогенетичного підходу з урахуванням досягнень порівняльної та еволюційної морфології квітки та плоду було створено методичну базу для проведення карпологічного дослідження, а саме, укладена методика опису плоду, створена концепція морфогенезу плоду, здійснена інвентаризація та морфологічний аналіз плодів у рослин флори України, впроваджено метод карпологічних спектрів, застосовано нові підходи для екологічного аналізу плодів, а також запропоновано схему еволюції типів плодів.

1. На підставі вивчення будови та розвитку плоду у представників флори України укладена розгорнута методика опису морфоанатомічної будови плоду за даними світлової мікроскопії, яка може застосовуватись для вивчення онтоморфогенезу плоду, його структурних адаптацій і пошуку таксономічно-важливих ознак. У методиці вперше викладений детальний перелік характеристик плоду, важливих для різних видів аналізу, включно з характеристиками гінецею та неопадних частин квітки, із врахуванням екзоморфних ознак, мікоморфології гінецею, в тому числі вертикальної зональності, анатомії зав'язі, в тому числі васкулярної анатомії, особливостей дезінтеграції плоду.

2. Враховуючи досягнення еволюційної морфології квітки і плоду, створена концепція морфогенезу плоду як підґрунтя для вивчення морфоанатомії та еволюції плоду; у концепції розділені поняття онтоморфогенезу та філоморфогенезу, беруться до уваги преантетичні та постантетичні зміни структури гінецею, опадання позаматочкових частин квітки, гістогенез оплодня, включно з провідною системою зав'язі, та спосіб дезінтеграції плоду. Концепція морфогенезу плоду дозволила виявити низку характеристик плоду (анатомічна структура оплодня, особливості його розкривання або розпадання), які починають формуватись на преантетичній

стадії, а також обґрунтовує можливість вивчення характеристик гінецею на стадії плоду.

3. Розширено методику аналізу синкарпного гінецею на підставі концепції вертикальної зональності, в тому числі запроваджений новий підхід для аналізу гінецею з септальними нектарниками, який був застосований для представників родин *Asparagaceae*, *Amaryllidaceae*, *Iridaceae* та дозволив виявити невідомі раніше комбінації вертикальної зональності гінецею та септальних нектарників, зокрема, розміщення нектарників в синасцидіатній та симплікатній зонах зав'язі. Ґрунтуючись на концепції вертикальної зональності, виявлено переважання у досліджених видів флори України гінецею з синасцидіатною та симплікатною зонами та різною їхньою часткою у складі зав'язі.

4. На підставі вивчення структури гінецею на преантетичній або постантетичній стадії у 39 представників флори України виявлено особливості морфоанатомії зав'язі, пов'язані з розкриванням плоду (подвійні дорзальні або септальні жилки плодолистків, відкриті вентральні шви, розміщення плацент, лігніфікація паренхіми оплодня і перегородок), а також анатомічні ознаки плоду, які можуть використовуватись у систематиці цих таксонів (лігніфікація ендокарпію, мезокарпію або екзокарпію, пухка паренхіма в мезокарпії, рудименти щілин розкривання).

5. За результатами аналізу літературних даних та власних досліджень укладено анотовані списки морфологічних типів та характеристик плодів у родинях флори України, згрупованих за філогенетичним принципом на базальні покритонасінні, однодольні, базальні дводольні, розиди, каріофіліди та астериди. З метою проведення кількісної оцінки морфологічної різноманітності плодів запропоновано класифікацію плодів на сім базових типів, як найменш дискусійних та найбільш чітко диференційованих за морфологічними ознаками: збірний плід, багатонасінний монокарпій, коробочка, ягода, багатокісточковий піренарій, схізокарпій та однонасінний

плід, частка яких у карпологічних спектрах для різних систематичних груп рослин відображує рівень еволюційної просунутості цієї групи.

6. Карпологічні спектри виявили переважання збірних плодів у базальних покритонасінних та базальних дводольних, коробчастих плодів у розидів та однонасінних плодів в однодольних, каріофілідів та астеридів. Серед субклад астерид виявлено зсув карпологічних спектрів від коробчастих до схізкарпних і до однонасінних плодів у ряду ерікорніди – ляміїди – кампануліди, що підтверджує потенціал методу карпологічних спектрів як інструмента еволюційної морфології та систематики.

7. Укладений загальний карпологічний спектр для рослин флори України засвідчив переважання видів з однонасінними (36%), коробчастими (32 %) та дробними (12%) плодами. Найменш поширеними у рослин флори України є ягодові плоди (2,7%) та багатокісточкові піренарії (1,6%). Виявилось, що абсолютна більшість видів нашої флори мають однонасінні діаспори у вигляді голої насінини (41% видів) або насінини, вкритої оплоднем (55% видів).

8. Карпологічний аналіз водних і прибережно-водних рослин України засвідчив збільшення частки збірних і ягодоподібних плодів, порівняно з загальним спектром, та переважання стратегій *Sparganium* та *Wolffia*, типових для гідрофітів. Для високоінвазійних видів виявлено значне збільшення частки однонасінних і ягодоподібних плодів та переважання стратегій *Allium* та *Epilobium*, що є підтвердженням, що найбільшу перевагу у рознесенні діаспор в природних умовах України отримують види з переважаючими адаптаціями до анемохорії та автохорії.

9. На підставі вивчення анатомічної структури та морфогенезу плодів з верхньою та нижньою зав'яззю створено комплексну класифікацію способів розкривання коробчастих плодів, яка враховує дев'ять характеристик, серед них механізм розкривання, положення і типи всіх отворів та ознаки, виділені вперше, це анатомічні особливості формування щілин та морфогенетичні особливості розміщення щілин (надчашолисткове

або підчашолисткове розкривання). Укладений перелік способів розкривання коробчастих плодів у рослин флори України виявив переважання коробочок з дорзальним розкриванням.

10. Ґрунтуючись на результатах вивчення особливостей раннього онтоморфогенезу та дезінтеграції дрібних плодів вперше виділено схізокарпні плоди із септицидією (розпадання на мерикарпії завдяки формуванню септицидних щілин в постантетичний період) та без септицидії (розпадання через розділення плодолистків на преантетичній стадії), які розглядаються як наслідки еволюційних перетворень різних вихідних типів плодів.

11. Створена модель еволюції (філоморфогенезу) плодів із врахуванням онтоморфогенетичних змін гінецею, зокрема: редукції кількості плодолистків та насінних зачатків, зміни типу гінецею через зростання плодолистків, зміни положення зав'язі, характеру здерев'яніння тканин оплодня, способу дезінтеграції плоду. Модель дозволяє передбачити можливі напрями еволюційних змін базового типу плоду через зміну його онтоморфогенезу.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Андрейчук Р., Одінцева А. 2020. Сучасний стан карпологічних досліджень у родині *Campanulaceae* Juss. у зв'язку зі систематикою. *Biologicni Studii / Studia Biologica*, 14(2): 95–116. <https://doi.org/10.30970/sbi.1402.616>
2. Андрейчук Р., Одінцева А. 2021а. Особливості морфогенезу плодів у родині *Campanulaceae*. Матер. всеукр. наук. конф. "Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій". (Львів-Шацьк, 9-12 вересня 2021 р.). Львів: СПОЛОМ. С. 26-28.
3. Андрейчук Р. Р., Одінцева А. В. 2021б. Еволюційна інтерпретація структури плодів у родині *Campanulaceae*. Матер. Міжнар. конф. молодих вчених, присвяченої 100-річчю Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України "Актуальні проблеми ботаніки та екології". (Київ, 20-22 жовтня 2021 р.). С.30.
4. Андрейчук Р., Одінцева А. 2022. Особливості розкривання плоду в *Campanula alpina*. Зб. тез доповідей XVIII Міжнар. наук. конф. студ. і аспір. "Молодь і поступ біології". (Львів, 6-7 жовтня 2022 р.). Львів: СПОЛОМ. С. 42-43.
5. Ануфрієва С.В. 2013. Енциклопедія рослин садових та кімнатних. Донецьк: Глорія-Трейд, 224 с.
6. Барна М.М. 2013. Ботаніка. Терміни. Поняття. Персоналії. Навч. посібник. 2-ге вид. допов. і змін. Тернопіль: Терно-Граф, 360 с.
7. Барна М.М. 2014. Практикум з анатомії та морфології рослин. Навчальний посібник. Тернопіль: Терно-граф, 304 с.
8. Біологічний словник. 1974. За ред. За ред.акад. АН УРСР І.Г.Підоплічка, К.М. Ситника, Р.В.Чаговця. Київ: Головна редакція УРЕ АН УРСР, 552 с.
9. Бордзіловський Є.І. 1953. Родина Ломикаменеві – *Saxifragaceae* DC. Флора УРСР. Том V. Київ: Академії наук Української РСР. С. 487-488.

10. Бронсков О. І., Бронскова О.М. 2024. *Tamarix laxa* (Tamaricaceae) – новий вид флори України. Український ботанічний журнал, 81(3): 229–241. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj81.03.229>
11. Бурда Р.І., Пашкевич Н.А., Бойко Г.В., Фіцайло Т.В. 2015. Чужорідні види охоронних флор лісостепу України. Київ: Наукова Думка, 115 с.
12. Визначник рослин України. 1965. Під ред. Д.К. Зерова. 2-е вид. Київ: Урожай, 877 с.
13. Вісюліна О.Д. 1961. Родина Campanulaceae Juss. В кн.: Флора Української СРСР. Т.10. Київ: АН УРСР. С. 401–435.
14. Волгін С.О., Степанова А.В. 2001. Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Myrtus communis* L. та *Myrtus macrophylla* Ehrh. (Myrtaceae). Вісн. Льв. ун-ту. Сер. біол., 27: 61-69.
15. Волкотруб К., Одінцова А. 2021. Морфологічна й анатомічна будова плоду *Philadelphus coronarius* L. (Hydrangeaceae). Зб. тез доповідей XVII Міжнар. наук. конф студ. і аспір. "Молодь і поступ біології" (Львів, 19-21 квітня 2021 р.). Львів, Ромус-поліграф. С. 82-83.
16. Волкотруб К., Одінцова А. 2023. Нові характеристики розкривання плоду у видів роду *Hydrangea* L. . Зб. тез доповідей XIX Міжнар. наук. конф. студ. і аспір. "Молодь і поступ біології" (Львів, 26-28 квітня 2023 р.). Львів: Галич-Прес. С.59-60.
17. Гаврилюк О.С. 2015. Особливості онтогенезу видів роду *Calycanthus* L. в умовах Волинської височини. Інтродукція рослин, 67(3): 64–68. <https://doi.org/10.5281/zenodo.2527002>
18. Гейны С., Гроудова З., Гусак Ш., Дубына Д.В., Отягелова Г., Стойко С.М., Тасенкевич Л.А., Шеляг-Сосонко Ю.Р., Эржабкова О. 1993. Характеристика макрофитов переувлажненных территорий Украины и Чехо-Словакии. В кн.: Макрофиты – индикаторы изменений природной среды. Отв. ред. С.Гейны, К.М.Сытник. Киев: Наукова Думка, С. 72-397.
19. Голенкін М.І. 1941. Курс вищих рослин. Перекл. з рос. Київ: Радянська школа, 540 с.

20. Головка В., Хомей Я., Одінцова А. 2024. Мікроморфологія та анатомія плоду *Silene baccifera* (Caryophyllaceae) . Зб. тез доповідей XX Міжнар. наук. конф. студ. і аспір. "Молодь і поступ біології" (Львів, 18-20 квітня 2024 р.). Львів: СПОЛОМ. С.109-110.
21. Головка В., Одінцова А. 2025. Репродуктивні показники *Silene baccifera* (Caryophyllaceae). Зб. тез доповідей XXI Міжнар. наук. конф. студ. і аспір. "Молодь і поступ біології" (Львів, 28 квітня – 1 травня 2025 р.). Львів: Галич-Прес. С.91-92.
22. Гончаренко І. В. 2004. Будова рослинного організму. Морфологія та анатомія рослин: навчальний посібник для вузів. 2-е вид., перероб. Суми: Університетська книга, 200 с.
23. Гончаренко В. І., Калінович Н. О. 2009. Флора судинних рослин Шацького національного природного парку. Науковий вісник Волинського національного університету імені Лесі Українки. Біологічні науки. 2: 5-17.
24. Григора І.М., Алейніков І.М., Лушпа В.І. 2003. Курс загальної ботаніки: Підручник. Київ: Фітосоціоцентр, 500 с.
25. Гриценко В.В. 2021. Фенологія *Gymnospermium odessanum* (DC.) Takht. у Національному ботанічному саду імені М. М. Гришка НАН України. Journal of Native and Alien Plant Studies. 1: 58–63. <https://doi.org/10.37555/2707-3114.1.2021.247365>
26. Данилик І.М. 2012. Система родини Cyperaceae Juss. флори України. Український Ботанічний Журнал, 69(3): 337–351.
27. Дика О. О. 2011а. Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Barnardia japonica* (Thunb.) Schult. & Schult. (Hyacinthaceae). Науковий вісник Чернівецького університету. Біологія (Біологічні системи), 3(4): 379-383.
28. Дика О. О. 2011б. Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Ledebouria socialis* (Bak.) Jessop. (Hyacinthaceae). Вісник Львівського університету. Сер. біол. 56: 60-64.
29. Дика О.О. 2013. Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Scilla bifolia* L. (Hyacinthaceae). Biologicni Studii / Studia Biologica, 7(1): 123-130.

30. Дика О.О. 2014. Морфологія та васкулярна анатомія квітки *Galtonia viridiflora* I. Verd. (Hyacinthaceae). *Biologicni Studii / Studia Biologica*, 8(3–4): 209–220. <https://doi.org/10.30970/sbi.0803.384>
31. Дика О.О. 2018. Порівняльна морфологія гінецею деяких видів підродини *Ornithogaloideae* (Hyacinthaceae). *Biologicni Studii / Studia Biologica*, 12(1): 87–98. <https://doi.org/10.30970/sbi.1201.549>
32. Дідух А.Я., Мазур Т.П. 2014. Критико-таксономічний аналіз видів роду *Trapa* L. флори України на основі морфології плоду. *Гідроб. журн.*, 50(2): С.50-58.
33. Дремлюга Н. Г. 2009. Історія дослідження систематики роду *Campanula* L. *Український ботанічний журнал*, 66(6): 805-813.
34. Дремлюга, Н. Г. 2013а. Морфологічні особливості плодів видів секції *Rapunculus* (Fourr.) Boiss. роду *Campanula* L. флори України. *Modern Phytomorphology*, 4: 321-324.
35. Дремлюга Н. Г. 2013б. Морфологічні особливості плодів секції *Medium* D. С. роду *Campanula* L. флори України. *Чорноморський ботанічний журнал*, 9(1): 24-29.
36. Дремлюга Н. Г. 2014. Морфологічні особливості чашечки квітки представників підсекції *Involucratae* (Fom.) Fed. роду *Campanula* L. флори України. *Modern Phytomorphology*, 6: 259-262. <https://doi.org/10.5281/zenodo.161411>
37. Дубина Д.В. 2006. Вища водна рослинність. В кн.: *Рослинність України*. Відп. ред. Ю.Р.Шеляг-Сосонко, Київ: Фітосоціоцентр, 412 с.
38. Дубина Д.В., Гейны С., Сытник К.М., Гроудова З. 1993. Макрофиты – индикаторы изменений природной среды. Киев: Наукова думка. 436 с.
39. Дубина Д.В., Дзюба Т.П., Дворецкий Т.В., Золотарьова О.К., Таран Н.Ю., Мосякін А.С., Ємельянова С.М., Казарінова Г.О. 2017. Інвазійні водні макрофіти України. *Український Ботанічний Журнал*. 74(3): 248-262. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj74.03.248>

40. Дудик Н.М. Морфология плодов бобоцветных в связи с эволюцией. Киев: Наукова Думка, 1979. 211 с.
41. Дудик Н.М., Кондратюк Є.М. 1970. Атлас плодів і насіння бобових природної флори УРСР. Київ: Наукова Думка, 215 с.
42. Дудік Н.М. 1973. Визначник інтродукованих бобоцвітних України за плодами та насінням. Київ: Наукова думка, 162 с.
43. Екофлора України. Т. 3. / Федорончук М.М., Дідух Я.П. та ін. / Відпов. ред. Я.П. Дідух. Київ: Фітосоціоцентр, 2002. 496 с.
44. Екофлора України. Т.2. / Дідух Я.П., Бурда Р.І., Зиман С.М. та ін. Відп. ред. Я.П. Дідух. Київ: Фітосоціоцентр, 2004. 480 с.
45. Екофлора України. Т. 5 / Ільїнська А.П., Дідух Я.П., Бурда Р.І., Коротченко І.А. Відпов. ред. Я.П. Дідух. Київ: Фітосоціоцентр, 2007. 584 с.
46. Екофлора України. Т. 6 / Дідух Я.П., Коротченко І.А., Фіцайло Т.Б., Бурда Р.І., Мойсієнко І.І., Пашкевич Н.В., Якушенко Д.М, Шевера М.В. Відпов. ред. Я.П. Дідух. Київ: Фітосоціоцентр, 2010. 422 с.
47. Жигалова С.Л. 2014. Півники болотні (*Iris pseudacorus* L.) у флорі України: хорологія. Матер. III Міжнародного науково-практичного круглого столу "Екологія водно-болотних угідь і торфовищ". Гол. ред. В.В. Коніщук. Київ: Інтерсервіс. С.93-95.
48. Зав'ялова Л.В. 2017. Види інвазійних рослин, небезпечні для природного фіторізноманіття об'єктів природно-заповідного фонду України. Біологічні Системи. 9(1): 87-107.
49. Зав'ялова Л.В. 2019. Огляд методів дослідження адвентивних рослин. GEO & BIO. 18. 64-76. <https://doi.org/10.15407/gb1806>
50. Зав'ялова Л., Кучер О., Шевера М. 2023. Ботанічні словники в системі енциклопедичних знань. The Encyclopedia Herald of Ukraine, 15: 34-44. <http://doi.org/10.37068/evu.15.4>
51. Заверуха Б. В. Сосудистые растения. В кн.: Природа Украинской ССР. Растительный мир. Под ред. Ю.Р. Шеляга-Сосонко. Киев: Наукова Думка, 1985. С.20–46.

52. Зиман С.М., Булах О. В. 2013. Анатомо-морфологічні дослідження судинних рослин в Україні: розвиток і сучасний стан. Український Ботанічний Журнал, 70(1): 54–60. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj70.01.054>
53. Зиман С.М., Мосякін С.Л., Булах О. В., Царенко О.М., Фельбаба-Клушина Л.М. 2004. Ілюстрований довідник з морфології квіткових рослин. Ужгород: Медіум, 156 с.
54. Ізмест'єва С.В., Одінцева А.В. 2010. Порівняльна морфологія гінецея *Stratiotes aloides* L. та *Hydrocharis morsus-ranae* L. (Hydrocharitaceae). Biologicni Studii / Studia Biologica, 4(1): 115–122. <https://doi.org/10.30970/sbi.0401.079>
55. Ільїнська А.П. 2013а, Структурна різноманітність плодів представників родини Brassicaceae флори України. Український Ботанічний Журнал. 70(2): 168–177.
56. Ільїнська А.П. 2013б, Сучасні підходи до класифікації плодів Brassicaceae (на прикладі видів флори України). Український Ботанічний Журнал. 70(4): 467–478.
57. Ільїнська А.П. 2014. Родина Cleomaceae у флорі України. Український Ботанічний Журнал. 71(1): 29–35. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj71.01.029>
58. Ільїнська А.П. 2016. Спектри морфологічних ознак Brassicaceae s. l.: плід, насінини. Український Ботанічний Журнал. 73(3): 219–233.
59. Каден Н.Н. 1965. Типы плодов растений средней полосы европейской части СССР, Ботанический журнал, 50(6): 775-787.
60. Каден Н.Н. 1968. Эволюция плодов розоцветных. Бюлл. МОИП. Отд. биол. 73(2): 127–135.
61. Климчук В.О. 2009. Математичні методи у психології. Навч. посібник для студентів психологічних спеціальностей. Київ: Освіта України. 288 с.
62. Колаковский А. А. 1985. Типы плодов у колокольчиковых (Campanulaceae). Ботанический журнал, 70(1): 3-11.
63. Колаковский А. А. 1986. Карпология колокольчиковых (Campanulaceae) и вопросы таксономии. Ботанический журнал, 71(9): 1155-1166.

64. Колаковский А. А. 1987. Система семейства Campanulaceae Старого Света. Ботанический журнал, 72(12): 1572-1579.
65. Колаковский, А. А. 1990. Новые данные в морфологии цветка и плода колокольчиковых. Сообщения Академии наук Грузинской ССР, 139(2): 381-384.
66. Колаковский, А. А. 1995. Семейство Колокольчиковых. Институт ботаники Академии наук Республики Абхазия. 92 с.
67. Коліщук В.Г., Сорока М.І., Юськевич Т.В. 2011. Ботаніка: Підручник для студ. вищ. навч. закл. Львів: Світ, 507 с.
68. Кордюм Є.Л. 2010. Оцінка таксономічного та філогенетичного значення мікроморфологічних ознак покритонасінних рослин на прикладі даних порівняльно-ембріологічного методу. Український ботанічний журнал, 67(6): 789–801.
69. Кохно М. А., Пархоменко Л.І., Зарубенко А.У., та ін. 2002. Дендрофлора України. Дикорослі й культивовані дерева і куші. Покритонасінні. Частина І. Довідник. За ред. М.А.Кохна. Київ.: Фітосоціоцентр, 448 с.
70. Коул Т.К.Г, Хільгер Х.Г., Стівенс П.Ф., Мосякін С.Л., Одінцева А.В. 2019. Філогенія Покритонасінних – Систематика квіткових рослин (Ukrainian version of: Cole T.C.H., Hilger H.H., Stevens P.F. 2019. Angiosperm Phylogeny Poster – Flowering Plant Systematics, PeerJ Preprints 5:e2320v3. Available from: <https://www.researchgate.net/publication/319351091>
[FILOGENIA POKRITONASINNIH - Sistematika kvitkovih roslin APP Ukrainian](#). [Accessed May 30, 2025].
71. Кузьміна Т. М. 2013. Формування і розвиток насінного зачатка та жіночого гаметофіту в *Canna indica* L. (Cannaceae, Zingiberales). Український ботанічний журнал. 70(6): 813-819.
72. Кучер О. О. 2014. Історичний огляд основних класифікацій видів адвентивних рослин. Biologichni Studii / Studia Biologica. 8(1): 247–254. <https://doi.org/10.30970/sbi.0801.344>.

73. Лакоба, Р. В. 1986. К анатомии аксикорна, как органа колокольчиковых. *Сообщения Академии Наук Грузинской ССР*, 123(1): 141-143.
74. Мирошниченко, Н. Н. 2014. Деякі аспекти репродуктивної біології *Campanula sibirica* L., *C. taurica* Juz. та *C. talievii* Juz. в Криму. *Biologicni Studii / Studia Biologica*, 8(1), 161-170. <https://doi.org/10.30970/sbi.0801.335>.
75. Мисюра В. П., Закорко Н. Г. 2014. Особливості анатомо-морфологічної будови сухих плодів деяких дводольних рослин в онтогенезі. В зб.: *Природничі науки*, 11. Суми: Сумський державний педагогічний університет імені А. С. Макаренка, 58–62. Access mode: <http://repository.sspu.sumy.ua/handle/123456789/3333>
76. Морозюк С.С., Кустовська А.В., Кокіна О.В., Журавель Н.М. 2009. Лабораторні заняття з систематики рослин: Навч. посіб. Тернопіль: Навчальна книга-Богдан, 184 с.
77. Мосякін С.Л. 2013. Родини і порядки квіткових рослин флори України: прагматична класифікація та положення у філогенетичній системі. *Український ботанічний журнал*, 70(3): 289–307. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj70.03.289>
78. Мосякін С.Л., Буюн Л.І. 2006. Сучасні погляди на філогенію та положення родини Orchidaceae Juss. в системі однодольних рослин. *Інтродукція рослин*. 30(2). 3–14. <https://doi.org/10.5281/zenodo.2567105>
79. Мосякін С.Л., Буюн Л.І. 2013. Проблема *Asparagales* sensu APG: сучасні погляди на макросистематику ключової групи однодольних. У зб.: *Фундаментальні і прикладні аспекти сучасної орхідології*. Київ: Книгоноша, 116–126.
80. Неведомська Є. О. Маруненко І. М., Омері І. Д. 2013. Ботаніка: навчальний посібник. Київ: Центр учбової літератури, 218 с.
81. Недуха О.М. 2015. Анатомічна структура підводних органів *Trapa natans* L. у зв'язку з екологією виду. *Modern Phytomorphology*. 8: 153-160.
82. Нечитайло В. А., Кучерява Л. Ф. 2000. Ботаніка. Вищі рослини. Київ: Фітосоціоцентр, 432 с.

83. Новіков А.В. 2008. Морфологія та васкулярна анатомія квітки *Ornithogalum caudatum* Ait. (Hyacinthaceae). *Biologicni Studii / Studia Biologica*. 2(1): 87–94.
84. Новіков А., Барабаш-Красни Б. 2015. Сучасна систематика рослин. Загальні питання: навчальний посібник. Львів: Ліга-Прес, 686 с. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.4745.6164>
85. Одінцова А.В. 2008а. Пристосувальне значення організації провідної системи квітки. Матер. міжнар. конф. молодих учених: "Актуальні проблеми ботаніки та екології" (Кам'янець-Подільський, 13-16 серпня 2008 р.). Київ. С. 178-179.
86. Одінцова А.В. 2008б. Порівняльний аналіз морфології та васкулярної анатомії гінецея в родині *Lythraceae*. *Український ботанічний журнал*. 65(5): 687-695.
87. Одінцова А. В. 2012. До питання про принципи класифікації синкарпних гінецеїв. *Modern Phytomorphology*. 1: 71–75. <https://doi.org/10.5281/zenodo.162739>.
88. Одінцова А. В. 2013а. Два основних типи септальних нектарників однодольних. *Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол.* 61: 41-50.
89. Одінцова А. В. 2013б. Вертикальна зональність септальних нектарників однодольних. *Modern Phytomorphology*. 2013. 4: 317–318. <https://doi.org/10.5281/zenodo.161409>.
90. Одінцова А.В. 2016. Локуліцидне розкривання верхніх і нижніх коробчастих плодів у порядку *Myrtales*. *Biologicni Studii / Studia Biologica*. 10(3–4): 129–140. <https://doi.org/10.30970/sbi.1003.504>
91. Одінцова А. В. 2017. Анатомо-морфологічна будова плоду в *Circaea lutetiana* L. (Onagraceae). "Тернопільські біологічні читання – Ternopil Bioscience – 2017" Матер. Всеукр. науково-практ. конф. з міжнар. участю, присвяч. 20-річчю заснування наук. фах. видання України "Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету ім. В.Гнатюка.

Серія Біологія" (Тернопіль, 20-22 квітня 2017 р.). Тернопіль: Терно-Граф, 73–76.

92. Одінцева А. В. 2018. Анатомічна будова плоду в *Oenothera biennis* . Матер. наук. конф. "Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій". (сmt Шацьк, 13-16 вересня 2018 р.). Львів: СПОЛОМ. С. 85–86.

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

94. Одінцева А.В. 2023а. Методика укладання опису морфо-анатомічної будови плоду за даними світлової мікроскопії. Вісник Львівського університету. Сер. біол. 89: 3–19. <https://doi.org/10.30970/vlubs.2023.89.01>

95. Одінцева А. 2023б. Морфологічні типи плодів однодольних рослин флори України. Матер. всеукр. наук. конф. "Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій" (Львів-Шацьк, 7-10 вересня 2023 р.). Львів: СПОЛОМ. С. 56-59.

96. Одінцева А. 2024. Критерії класифікації способів розкривання коробчастих плодів. Матеріали XV З'їзду Українського ботанічного товариства (Івано-Франківськ, 30 вересня – 4 жовтня 2024 р.). Одеса: Гельветика. С. 139.

97. Одінцева А. В., Фіщук О. С., Данилик І. М. Еволюційна та екологічна інтерпретація структури плодів однодольних рослин флори України. Biologicni Studii / Studia Biologica. 2022. 16(3): 83–100. <https://doi.org/10.30970/sbi.1603.688>

98. Одінцева А. Волкотруб К. 2024 Морфологічні типи плодів у базальних астерид флори України . Матер. всеукр. наук. конф. "Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій" (Львів-Ворохта, 5-8 вересня 2024 р.). Львів: СПОЛОМ. С. 90-93.

99. Одінцова А., Гончаренко В. 2020. Карпологічні особливості рослин водних і прибережно-водних угруповань Шацького НПП . Матер. міжнар. наук. конф. "Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій". (Львів, 10-13 вересня 2020 р.). Львів: СПОЛОМ. С. 71-74.
100. Одінцова А., Гончаренко В. 2021. Карпологічні типи високо інвазійних рослин України. Матер. всеукр. наук. конф. "Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій". (Львів-Шацьк, 9-12 вересня 2021 р.). Львів: СПОЛОМ, С. 93-95.
101. Одінцова А.В. Клімович Н.Б. 2016. Структура перикарпію і особливості розкривання плоду в *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. (Onagraceae) . 36. тез міжнарод. наук. конф. "Актуальні питання досліджень рослинного світу Карпат: ретроспектива та сучасність" (Ужгород, 8-9 грудня 2016 р.). Ужгород, Вид-во УжНУ "Говерла". С. 50-51.
102. Одінцова А. В., Клімович Н. Б. 2017. Анатомо-морфологічна будова плоду *Epilobium hirsutum* та *E. angustifolium* (Onagraceae). Український ботанічний журнал. 74(6): 582–593. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj74.06.582>
103. Одінцова А.В., Савицький О.Л. 2016. Еволюційна та екологічна інтерпретація плоду *Trapa natans*. Матер. IV міжнар. конф. "Рідкісні рослини і гриби України та прилеглих територій: реалізація природоохоронних стратегій" (16-20 травня 2016 р., Київ). Київ: Паливода. С. 108-110.
104. Парпан В.І., Кокар Н.В. 2010. Морфологія рослин: навч. посібник для студ. вищ. навч. закл. Івано-Франківськ: Вид-во Прикарпатського нац. універ. ім. Василя Стефаника, 332 с.
105. Перерва В.В. 2019. Ілюстрований термінологічний словник з ботаніки (генеративні органи рослин). Кривий Ріг: КДПУ, 71 с.
106. Потульницький П.М., Первова Ю.О., Сакало Г.О. 1971. Ботаніка. Анатомія і морфологія рослин. Київ: Вища школа, 356 с.

107. Присяжнюк М., Одінцова А. 2024. Морфо-анатомічні дослідження плоду *Asclepias syriaca* (Аросунасеае) . Зб. тез доповідей XX Міжнар. наук. конф. студ. і аспір. "Молодь і поступ біології" (Львів, 18-20 квітня 2024 р.). Львів: СПОЛОМ. С.119-121.
108. Продромус рослинності України. Відп. ред.: Д.В.Дубина, Т.П.Дзюба. Київ: Наукова Думка, 2019. 784 с.
109. Прокудин Ю.Н., Вовк А.Г., Петрова О.А., Ермоленко Е.Д., Верниченко Ю.В. 1977. Злаки Украины (Анатомо-морфологический, кариосистематический и эколого-фитоценотический обзор). Ред. Шеляг-Сосонко Ю.Р. Киев: Наукова думка, 518 с.
110. Протопопова В. В. 1991. Синантропная флора Украины и пути ее развития. Киев: Наукова думка, 204 с.
111. Протопопова В.В., Мосякін С.Л., Шевера М.В. 2002. Фітоінвазії в Україні як загроза біорізноманіттю: сучасний стан і завдання на майбутнє. Київ, Ін-т ботаніки ім. М.Г.Холодного НАНУ. 28 с.
112. Протопопова В.В., Шевера М.В. Інвазійні види у флорі України. I. Група високо активних видів. GEO & BIO. 2019. 17: 116-135. <https://doi.org/10.15407/gb.2019.17.116>
113. Протопопова В.В., Шевера М.В., Федорончук М.М., Шевчик В.Л. 2014. Види-трансформери у флорі Середнього Придніпров'я. Український ботанічний журнал. 71(5): 563-572. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj71.05.563>.
114. Протопопова В.В., Шевера М.В., Чорней І.І., Токарюк А.І., Буджак В.В., Коржан К.В. 2010. Види-трансформери у флорі Буковинського Передкарпаття. Український ботанічний журнал. 67(6): 852-864.
115. Прядко О. І., Онищенко В. А. 2012. НПП Шацький. Фіторізноманіття заповідників і національних природних парків України. Ч.2. Національні природні парки / Під ред. В.А. Онищенка і Т.Л. Андрієнко. Київ: Фітосоціоцентр. С. 548-557.
116. Родионенко Г.И. 1961. Род ирис – *Iris* L. (Вопросы морфологии, биологии, эволюции и систематики). М.: Изд-во АН СССР, 216 с.

117. Семеренко І., Одінцова А. 2021. Морфолого-анатомічна будова плоду та репродуктивні показники канни індійської (*Canna indica* L.). Зб. тез доповідей XVII Міжнар. наук. конф студ. і аспір. "Молодь і поступ біології", (Львів, 19-21 квітня 2021 р.). Львів, Ромус-поліграф. С. 94-95.
118. Сікура Й. Й. 2014. Морфологічні особливості плодів та насіння квіткових рослин світової флори. Ужгород: TIMPANI, 376 с. (угорською та українською мовою).
119. Сікура Й.Й., Сікура А.Й., Капустян В.В. 2005. Морфологія плодів та насіння квіткових рослин світової флори: наук. вид. Кн. 1 / НАН України, Інститут клітинної біології та генетичної інженерії, МОН РМУ, Київський національний університет ім. Т. Шевченка, Ботанічний сад ім. О. В. Фоміна. Київ: Знання України, 103 с.
120. Сікура Й.Й., Сікура А.Й., Капустян В.В. 2006. Морфологія плодів та насіння квіткових рослин світової флори. Кн. 2. Київ: Знання України, 104 с.
121. Сікура Й.Й., Сікура А.Й., Капустян В.В. 2008. Морфологія плодів та насіння квіткових рослин світової флори. Кн. 4. Київ: Знання України, 79 с.
122. Сікура Й.Й., Сікура А.Й., Капустян В.В., Шиша О.М. 2009а. Морфологія плодів та насіння квіткових рослин світової флори (бобові). Кн. 3. Київ: Знання України, 2009. 72 с.
123. Сікура Й.Й., Сікура А.Й., Капустян В.В., Шиша О.М. 2009б. Морфологія плодів та насіння квіткових рослин світової флори. Кн. 5. Київ: Знання України, 2009. 67 с.
124. Скірка В., Одінцова А. 2022. Показники квітки і плоду очитка їдкового (*Sedum acre* L.) в умовах Опілля . Матер. всеукр. наук. конф. "Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій". (Львів, 8-11 вересня 2022 р.) Львів: СПОЛОМ. С. 126-128.
125. Скрипець Х.І., Одінцова А. В. 2013. Морфологія та васкулярна анатомія гінецея *Gladiolus* × *hybridus* C.Morren hort. (Iridaceae Juss.). Modern Phytomorphology. 3: 241-244.

126. Скрипець Х., Одінцова А. 2014. Анатомічна структура оплодня *Gladiolus imbricatus* L. та *Iris sibirica* L. (Iridaceae Juss.). *Modern Phytomorphology*. 6: 257–258.
127. Скрипець Х.І., Одінцова А. В. 2015. Морфологічна будова плоду і насінини *Iris sibirica* L. та *Gladiolus imbricatus* L. (Iridaceae) у зв'язку із способами дисемінації. Науковий вісник Чернівецького університету. Біологія (Біологічні системи). 7(1): 93–96.
128. Скрипець Х. І. Одінцова А. В. 2020. Морфогенез плодів *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica* (Iridaceae). Український ботанічний журнал. 77(3): 210–224. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.03.210>.
129. Словник української біологічної термінології. Відп. ред. Д. М. Гродзинський, Л. О. Симоненко. Київ: КММ, 2012. 744 с.
130. Слюсар Г.В. 2018. Особливості цвітіння та плодоношення *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill. за умов інтродукції в Правобережному Лісостепу України. Інтродукція рослин. 79(3): 9–16. <https://doi.org/10.5281/zenodo.2277380>
131. Собко В. Г., Гапоненко М. Б. 1996. Голонасінниця одеська — *Gymnospermium odessanum* (DC.) Takht. У зб.: Інтродукція рідкісних і зникаючих рослин флори України. Київ: Наукова думка. С. 122–123.
132. Соломаха І. В., Шевчик В. Л., Соломаха В. А. Огляд вищих одиниць рослинності України за методом Браун-Бланке та їх діагностичні види. Київ: Фітосоціоцентр, 2017. 116 с.
133. Стеблянка М.І., Гончарова К.Д., Закорко Н.Г. 1995. Ботаніка: Анатомія і морфологія рослин. Навчальний посібник. За ред. Стеблянка М.І. Київ: Вища школа, 384 с.
134. Стечкевич О.О. 2024. Теорія та методика формування цифрової компетентності педагога в умовах неформальної освіти. Дис. ... доктора педагогічних наук за спеціальністю 13.00.04 – теорія і методика професійної освіти. Національний університет "Львівська політехніка", Львів, 567 с. (рукопис) <https://lpnu.ua/spetsrady/d-3505224/stechkevych-oleh-orestovych>

135. Терехин Э.С. 1977. Паразитные цветковые растения: эволюция онтогенеза и образа жизни. Л.: Наука, 220 с.
136. Тимченко І.А., Мінарченко В.М., Футорна О.А., Царенко О.М., Двірня Т.С. 2023. Особливості морфології плодів деяких видів роду *Persicaria* Mill. флори України для цілей ідентифікації лікарської рослинної сировини. Матер. IV Науково-практ. конф. з міжнар. участю, до 20-річчя каф. фармакогнозії та ботаніки Національного медичного університету імені О.О. Богомольця (Київ, 20 лютого 2023 року). Т. 2. С. 216-219.
137. Федорончук Н.М. 1983. Систематика, география и филогения родов Триния, Румия и Ледебуриелла. Киев: Наукова думка, 176 с.
138. Федорончук М.М. 2006. Родина Caryophyllaceae Juss. у флорі України: систематика, географія, історія розвитку: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук.: спец. 03.00.05 "Ботаніка". Київ, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, 40 с. (рукопис).
139. Федорончук М.М. 2017. Таксони Rosaceae флори України: положення в новій системі родини, побудованій за даними молекулярно-філогенетичного аналізу. Український Ботанічний Журнал, 74(1): 3–15. <https://doi.org/https://doi.org/10.15407/ukrbotj74.01.003>.
140. Федорончук М.М. 2018а. Конспект системи Fabaceae у флорі України. I. Підродини Caesalpinioideae, Mimosoideae, Faboideae (триби: Sophoreae, Tephrosieae, Robinieae, Desmodieae, Phaseoleae, Psoraleae, Amorpheae, Aeschynomeneae). Український Ботанічний Журнал. 75(3): 238–247. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.03.238>
141. Федорончук М.М. 2018б. Конспект родини Fabaceae у флорі України. III. Підродина Faboideae (триба Fabeae). Український Ботанічний Журнал. 75(5): 421–435. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.05.421>
142. Федорончук М.М. 2019. Конспект родини Fabaceae у флорі України. IV. Підродина Faboideae (триби: Cicereae, Trifolieae, Lupulineae, Crotularieae, Genisteae). Український ботанічний журнал, 76(4): 281–300. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj76.04.281>

143. Федорончук М.М. 2022а. Чекліст флори України. 1: родина Lamiaceae (Lamiales, Angiosperms). Чорноморський Ботанічний Журнал, 18(1), 5–27. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2022-18-1-1>
144. Федорончук М.М. 2022б. Чекліст флори України. 2: родина Fabaceae (Fabales, Angiosperms). Чорноморський Ботанічний Журнал 18(2): 97–138. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2022-18-2-1>
145. Федорончук М.М. 2022в. Чекліст флори України. 3: родини Apiaceae (= Umbelliferae), Araliaceae (Apiales, Angiosperms). Чорноморський Ботанічний Журнал, 18(3): 203–221. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2022-18-3-1>.
146. Федорончук М.М. 2022г. Чекліст флори України. 4: родина Rosaceae (Rosales, Angiosperms). Чорноморський Ботанічний Журнал 18(4): 305–349. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2022-18-4-1>
147. Федорончук М.М. 2023а. Чекліст флори України. 5: родина *Caryophyllaceae* s. l. (incl. *Illecebraceae*) (*Caryophyllales*, Angiosperms). Чорноморський Ботанічний Журнал, 19(1): 5–57. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2023-19-1-1>
148. Федорончук М.М. 2023б. Чекліст флори України. 6: Родини Crassulaceae, Grossulariaceae, Haloragaceae, Saxifragaceae (Saxifragales, Angiosperms) та Convolvulaceae (incl. Cuscutaceae), Solanaceae (Solanales, Angiosperms). Чорноморський ботанічний журнал 19(2): 141–168. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2023-19-2-1>
149. Федорончук М.М. 2023в. Чекліст флори України. 7: родини Caprifoliaceae s. l. (incl. Dipsacaceae, Linnaeaceae, Valerianaceae), Viburnaceae s. l. (incl. Adoxaceae, Sambucaceae) (Dipsacales, Angiosperms) та Lythraceae (incl. Punicaceae, Trapaceae), Onagraceae, Myrtaceae (Myrtales, Angiosperms). Чорноморський ботанічний журнал 19(3): 243–271. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2023-19-3-1>
150. Федорончук М.М. 2023г. Чекліст флори України. 8: Родини Ebenaceae, Primulaceae (Primulales, Angiosperms) та Actinidiaceae і Ericaceae (Ericales,

- Angiosperms). Чорноморський ботанічний журнал. 19(4): 341–357.
<https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2023-19-4-1>
151. Федорончук М.М. 2024а. Чекліст флори України. 9: родини Cistaceae, Malvaceae (incl. Tiliaceae) та Thymelaeaceae (Malvales, Angiosperms). Чорноморський ботанічний журнал, 20(1): 5–18.
<https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2024-20-1-1>
152. Федорончук М.М. 2024б. Чекліст флори України. 10: родини Euphorbiceae, Phyllanthaceae (Euphorbiales, Angiosperms). Чорноморський ботанічний журнал, 20(2): 111–123. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2024-20-2-1>
153. Федорончук М.М. 2024в. Чекліст флори України. 11: родини Geraniaceae (Geraniales) та Linaceae (Linales / Malpighiales), Angiosperms. Чорноморський ботанічний журнал. 20(3): 231–241.
<https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2024-20-3-1>
154. Федорончук М.М. 2024г. Чекліст флори України. 12: родина Boraginaceae (incl. Heliotropiaceae; Hydrophyllaceae) (Boraginales, Angiosperms). Чорноморський ботанічний журнал, 20(4): 361–377.
<https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2024-20-4-1>
155. Федорончук М.М., Антоненко С.І. 2025. Чекліст флори України. 13: родини Plumbaginaceae і Polygonaceae (Polygonales, Angiosperms). Чорноморський ботанічний журнал. 21(1): 5–30.
<https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2025-21-1-1>
156. Федорончук М.М., Мосякін С.Л. 2018. Конспект родини Fabaceae у флорі України. II. Підродина Faboideae (триби: Galegeae, Hedysareae, Loteae, Ciceraceae). Український Ботанічний Журнал, 75(4): 305–321.
<https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.04.305>
157. Фіщук О. 2017. Порівняльна морфологія квітки роду *Sansevieria* Thunb. (Asparagaceae s. L.) та споріднених таксонів: монографія. Луцьк: Вежа-Друк, 232 с.

158. Фіщук О. 2022. Порівняльна морфологія квітки та плоду *Amaryllidaceae* J. St.-Hill. у зв'язку з питаннями систематики: монографія. Луцьк: Вежа-Друк, 484 с.
159. Фіщук О.С., Одінцова А. В. 2013а. Морфологія та васкулярна анатомія квітки *Sansevieria suffruticosa* N. E. Br. (*Asparagaceae* Juss.). *Biologicni Studii / Studia Biologica*. 4(1): 139–148. <https://doi.org/10.30970/sbi.0701.260>.
160. Фіщук О.С., Одінцова А. В. 2013б. Морфологія та васкулярна анатомія квітки *Sansevieria hyacinthoides* (L.) Druce (*Asparagaceae* Juss.). *Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол.* 62: 99-107.
161. Фіщук О. С. Одінцова А. В. 2014а. Морфологія та васкулярна анатомія квіток *Dracaena surculosa* Lindl. і *Sansevieria aethiopica* Thunb. (*Asparagaceae* Juss.). *Вісник Львів. Унів. Сер. біол.* 64: 113-123.
162. Фіщук О. С., Одінцова А. В. 2014б. Вертикальна зональність гінецею у представників родів *Sansevieria* Thunb. та *Dracaena* Vand. ex L. (*Asparagaceae*). *Modern Phytomorphology*. 5: 221-226.
163. Хомей Я. 2024. Мікроморфологія та розкривання плоду *Plantago major* (*Plantaginaceae*). 3б. тез доповідей XX Міжнар. наук. конф. студ. і аспір. "Молодь і поступ біології" (Львів, 18-20 квітня 2024 р.). Львів: СПОЛОМ, 2024. С.130-131.
164. Хом'як І.В. 2018. Вплив інвазій видів-трансформерів на динаміку рослинності перелогів Українського Полісся. *Біоресурси і природокористування*. 10(1-2): 29-35.
165. Царенко О.М., Перегрим М.М. 2013. Рід *Myricaria* Desv. (*Tamaricaceae*) у флорі України. *Український ботанічний журнал*. 70(2): 178–183. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj70.02.178>
166. Царенко О. М., Булах О. В., Дремлюга Н. Г. 2018. Карпологічні особливості видів роду *Cephalaria* (*Dipsacaceae*) флори України. *Чорноморський ботанічний журнал*, 15(3): 229–242. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2019-15-3-2>

167. Царенко О.М., Цимбалюк З.М., Булах О.В., Ниценко Л.М. 2020. Морфологічні особливості квіток, пилкових зерен і плодів *Valeriana tuberosa* (Valerianaceae). Український ботанічний журнал, 77(5): 369–377. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.05.369>
168. Цимбалюк З.М., Царенко О.М., Дремлюга Н.Г., Булах О.В., Ниценко Л.М. 2018. Морфологічні особливості генеративних органів *Linnaea borealis*. Чорноморський ботанічний журнал, 14(1): 32–42. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/18.141/3>.
169. Червона книга України. Рослинний світ. За ред. Я. П. Дідуха. Київ: Глобалконсалтинг, 2009. 900 с.
170. Чувікіна Н.В. 2009. Внесок родини Дудіків-Харченко у наукову роботу та створення колекцій рослин Національного ботанічного саду ім. М.М. Гришка НАН України. Інтродукція рослин, 2: 91-98.
171. Шихалєєва Г.М., Царенко О.М., Цимбалюк З.М., Еннан А.А.-А., Кірюшкіна Г.М. 2018. Морфологічні особливості генеративних органів *Salicornia perennans* (*S. prostrata*) (Chenopodiaceae) з узбережжя Куяльницького лиману. Український ботанічний журнал, 75(5): 470–479. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.05.470>
172. Ackerman, J. D. 1997. Submarine pollination in the marine angiosperm *Zostera marina* (Zosteraceae). I. The influence of floral morphology on fluid flow. American Journal of Botany, 84(8): 1099–1109. <https://doi.org/10.2307/2446153>.
173. Ahn, J., Gao, F., Dong, Y. 2025. Developmental mechanisms of fruit diversification in angiosperms and the evolutionary implications. Plant, Cell & Environment. 48(6): 4585-4598. <https://doi.org/10.1111/pce.15453>
174. Albert, C.H., Thuiller, W., Yoccoz, N.G., Douzet, R., Aubert, S., Lavorel, S. 2010. A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. interspecific variability in plant traits. Functional Ecology, 24(6): 1192-1201. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01727.x>
175. Al-Dabbagh S. T. S., Saeed J. F. 2020. Morphological and anatomical variations of fruits in some taxa of Valerianaceae Batsch family. Iraqi journal of

agricultural sciences, 51 (special issue): 101-115.

<https://doi.org/10.36103/ijas.v51ispecial.887>

176. Aldasoro J.J., Aedo C., Navarro C. 2005. Phylogenetic and phytogeographical relationships in Maloideae (Rosaceae) based on morphological and anatomical characters. *BLUMEA*. 50(1): 3–32. <http://dx.doi.org/10.3767/000651905X623256>

177. Almeida de V.P., Monchak I.T., da Costa Batista J.V. Grazi M., Ramm H., Raman V., Baumgartner S., Holandino C., Manfron J. 2023. Investigations on the morpho-anatomy and histochemistry of the European mistletoe: *Viscum album* L. subsp. *album*. *Scientific Reports*, 13: 4604. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-29799-z>

178. Almeida O. J. G., de Souza L. A., Paoli A. A. S., Davis A. R., Cota-Sanchez J. H. 2018. Pericarp development in fruit of epiphytic cacti: implications for fruit classification and macro-morphology in the *Cactaceae*. *Botany*, 96(9): 621–635. <https://doi.org/10.1139/cjb-2018-0074>

179. Alves, G.G.N., Fonseca, L.H.M., Devecchi, M.F., El Ottra J.H.L., Demarco D., Pirani J.R. 2022. What reproductive traits tell us about the evolution and diversification of the tree-of-heaven family, Simaroubaceae. *Brazilian Journal of Botany*, 45: 367–397 <https://doi.org/10.1007/s40415-021-00768-y>

180. Anderberg A.A. 2004. Primulaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 6. Flowering plants. Dicotyledons: Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales. Ed. K.Kubitzki. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 313-319. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-07257-8>.

181. Anderberg, A.A. Baldwin B.G., Bayer R.G., Breitwieser J., Jeffrey C., Dillon M.O., Eldens P., Funk V., Garcia-Jacas N., Hind D.J.N., Karis P.O., Lack H.W., Nesom G., Nordenstam B., Oberprieler Ch., Panero J.L., Puttock C., Robinson H., Stuessy T.F., Susanna A., Urtubey E., Vogt R., Ward J., Watson L.E. 2007. Compositae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 8. Flowering plants. Eudicots: Asterales. Eds. J.W. Kadereit, C.Jeffrey. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 61-87.

182. Andreychuk R., Odintsova A. 2019: Morphological and anatomical structure of *Campanula latifolia* L. fruits. *Biologicni Studii / Studia Biologica*. 13(1): 95–105. <https://doi.org/10.30970/sbi.1301.593>
183. Andreychuk R., Odintsova A. 2021. Morpho-anatomy of the gynoecium and fruit in three ornamental members of Campanuloideae (Campanulaceae). *Acta Agrobotanica*. Vol. 74(4): Article 7415. 1-20. <https://doi.org/10.5586/aa.7415>.
184. Andreychuk, R. R., Kolomiychuk, V. P., Odintsova, A. V. 2020. Morpho-anatomical structure and development of fruit in *Asyneuma canescens* (Campanulaceae). *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 11(4): 513–519. <https://doi.org/10.15421/022078>
185. APG I (Angiosperm Phylogeny Group). 1998. An ordinal classification for the Families of Flowering Plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 85(4): 531-553. <https://doi.org/10.2307/2992015>
186. APG IV. 2016. The Angiosperm phylogeny group. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181(1): 1–20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
187. Appelhans, M. S., Bayly, M. J., Heslewood, M. M., Groppo, M., Verboom, G. A., Forster, P. I., Kallunki J. A., Duretto M. F. 2021. A new subfamily classification of the *Citrus* family (*Rutaceae*) based on six nuclear and plastid markers. *Taxon*, 70(5): 1035–1061. <https://doi.org/10.1002/tax.12543>
188. Arab R., Majd A., Tajadod G., Rezanejad F., Mirzaei M. 2019. The morphological and anatomical studies of inflorescence, flower, embryo and fruit development in *Maclura pomifera* (*Moraceae*). *Cogent Biology*, 5: 1663698. <https://doi.org/10.1080/23312025.2019.1663698>
189. Arbeláez, M.V., Parrado-Rosselli, A. 2005. Seed dispersal modes of the sandstone plateau vegetation of the middle Caquetá River region, Colombian Amazonia. *Biotropica* 37(1): 64-72. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.03077.x>

190. Arber A. 1942. Studies in flower structure. VII. On the gynoecium of *Reseda*, with a consideration of paracarpy. *Annals of botany, New Series*, 6(21): 43–48.
191. Arber A. 1950. The natural philosophy of plant form. Cambridge: University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139177290>
192. Areces-Berazain F., Ackerman J. D. 2017. Diversification and fruit evolution in eumalvoids (*Malvaceae*). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 184: 401–417. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/box035>
193. Arianoutsou M., Bazos I., Christopoulou A., Kokkoris Y., Zikos A., Zervou S., Delipetrou P., Cardoso A.C., Deriu I., Gervasini E., Tsiamis K. 2021. Alien plants of Europe: introduction pathways, gateways and time trends. *PeerJ*. 9:e11270.: 1-22. <http://doi.org/10.7717/peerj.11270>
194. Armbruster, W. S., Debevec, E. M., Willson, M. F. 2002. Evolution of syncarpy in angiosperms: Theoretical and phylogenetic analyses of the effects of carpel fusion on offspring quantity and quality. *Journal of Evolutionary Biology*. 15(4): 657-672. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00414.x>
195. Arnaud N., Girin T., Sorefan K., Fuentes S., Wood T. A., Lawrenson T., Sablowski R., Østergaard L. 2010. Gibberellins control fruit patterning in *Arabidopsis thaliana*. *Genes & Development*, 24: 2127–2132. <https://doi.org/10.1101/gad.593410>
196. Arrington J.M., Kubitzki, K. 2003. Cistaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. V. Flowering Plants. Eudicots. Ed. Kubitzki, K. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 62–70.
197. Ascherson P., Gürke M. 1889. Hydrocharitaceae. In: Die natürlichen Pflanzenfamilien. T. 2, Abt 1. Eds. H.G.A. Engler, K.A.E. Prantl. Leipzig: Engelmann, pp. 238-258. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.4635>
198. Atkin S. 2004. Verbenaceae In: The families and genera of vascular plants. Vol. 7. Flowering plants. Eudicots: Lamiales (except Acanthaceae including Avicenniaceae). Ed. Kadereit J.W. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 449-468. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-18617-2>

199. Bacci L. F., Michelangeli F. A., Goldenberg R. 2019. Revisiting the classification of *Melastomataceae*: implications for habit and fruit evolution. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 190: 1–24. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boz006>
200. Bachelier J. B., Endress P.K. 2009. Comparative floral morphology and anatomy of Anacardiaceae and Burseraceae (Sapindales), with a special focus on gynoecium structure and evolution, *Botanical Journal of the Linnean Society*, 159(4): 499–571, <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00959.x>
201. Bachelier J. B., Endress P. K., Ronse De Craene L. P. 2011. Comparative floral structure and development of *Nitrariaceae* (Sapindales) and systematic implications. In: *Flowers on the Tree of Life*. Eds. L. Wanntorp and L. P. Ronse De Craene. Cambridge University Press, pp. 181–217. <https://doi.org/10.5167/uzh-57594>
202. Backlund, A., Bittrich, V. (2016). Adoxaceae. In: *The Families and Genera of Vascular Plants*, vol 14. Flowering Plants. Eudicots. Eds. Kadereit, J., Bittrich, V. Springer, Cham. pp. 19-29. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4_2
203. Baillon, H.E. 1861. Revue du groupe des Verbénacées . *Adansonia*. vol. 2, p. 81-165; Planche 8, p. 392 (1862). <https://www.biodiversitylibrary.org/item/10557#page/2/mode/1up>
204. Baillon, H.E. 1874. *Histoire des plantes* (1866–1895), vol. 5 p. 471 f. 463, 464. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.40796>
205. Balaguera-Lopez, H. E., Fischer, G., Magnitskiy, S. 2020. Seed-fruit relationships in fleshy fruit species: Role of hormones. A review. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*, 14(1): 90–103. <https://doi.org/10.17584/rcch.2020v14i1.10921>
206. Balanzà V., Ballester P., Colombo M., Fourquin C., Martínez-Fernández I., Ferrándiz C. 2014. Genetic and phenotypic analyses of carpel development in *Arabidopsis*. In: *Flower Development: Methods and Protocols*, *Methods in Molecular Biology*. Vol. 1110. Eds. J. L. Riechmann, F. Wellmer. Springer

Science+Business Media New York, pp. 231–249. http://doi.org/10.1007/978-1-4614-9408-9_11.

207. Baldacci-Cresp F., Spriet C., Twyffels L., et al. 2020. A rapid and quantitative safranin-based fluorescent microscopy method to evaluate cell wall lignification . The Plant Journal. 102: 1074–1089. <https://doi.org/10.1111/tpj.14675>.

208. Balthazar von M., Endress P.K. 2002. Reproductive structures and systematics of Buxaceae. Botanical Journal of the Linnean Society, 140: 193–228.

209. Balthazar von M., Schoenenberger J. 2009. Floral structure and organization in Platanaceae. International Journal of Plant Sciences. 170(2): 210–225. <https://doi.org/10.1086/595288>.

210. Barboza G.E., Hunziker A.T., Bernardello G., Cocucci A.A., Moscone A.E., Carrizo Garcia C., Fuentes V., Dillon M.O., Bittrich V., Cosa M.T., Subils R., Romanutti A., Arroyo S., Anton A. Solanaceae. 2016. In: The Families and Genera of Vascular Plants, vol 14. Flowering Plants. Eudicots. Eds. Kadereit, J., Bittrich, V. Springer, Cham. pp. 295-358.

211. Barthlott W., Hunt D.R. 1993. Cactaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 2. Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families. Eds. K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 161–196.

212. Basso-Alves J. P., Goldenberg R., Teixeira S. P. 2017. The ontogenetic bases for variation in ovary position in Melastomataceae American Journal of Botany, 104(88): 1142–1156. <https://doi.org/10.3732/ajb.1700114>

213. Basso-Alves, J.P., Ribeiro, C.C., Teixeira, S.P. 2023. Floral development of *Rhamnaceae* and origin of its unique floral features. *Plants*, 12: 247. <https://doi.org/10.3390/plants12020247>.

214. Bateman R. M., Rudall P. J. 2019. Hyper-epigyny is the ultimate constraint on orchid floral morphology and an ideal model for testing the Extended Synthesis. In: Perspectives on Evolutionary and Developmental Biology. Ed. G. Fusco. Padova University Press, pp.203-233.

215. Baum H. 1948. Die Verbreitung der postgenitalen Verwachsung im Gynözeum und ihre Bedeutung für die typologische Betrachtung des coenokarpen Gynözeums. *Österreichische Botanische Zeitschrift* (= *Plant Systematics and Evolution*). 95: 124–128. <https://doi.org/10.1007/BF01255218>
216. Baumann–Bodenheim M. G. 1954. Prinzipien eines Fruchtsystems der Angiospermen. *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft*, 64: 94–112.
217. Baum-Leinfellner H. 1948. Vergleichend morphologische, anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Astragalus-Frucht. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*. 56: 246–261. https://www.zobodat.at/pdf/ANNA_56_0246-0261.pdf
218. Bayer C., Kubitzki K. 2003. Malvaceae. In: *The Families and Genera of Vascular Plants*, vol 5. Flowering Plants Dicotyledons. Eds. Kubitzki, K., Bayer, C. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 225–311. https://doi.org/10.1007/978-3-662-07255-4_28
219. Beaulieu J. M., Donoghue M. J. 2013. Fruit evolution and diversification in campanulid angiosperms. *Evolution*, 67(11): 3132–3144. <https://doi.org/10.1111/evo.12180>
220. Beauvisage, G. E. 1888. Remarques sur la classification des fruits et la déhiscence des capsules. *Bulletin de la Société Botanique de Lyon*, Série II, 6: 120–143. <https://doi.org/10.3406/linly.1888.15280>. https://www.persee.fr/doc/linly_1160-6444_1888_num_6_3_15280
221. Beck C.B., Schmid R., Rothwell G.W. 1982. Stellar morphology and the primary vascular system of seed plants. *The Botanical Review*. 48: 691–815. <https://doi.org/10.1007/BF02860874>
222. Beck G. 1885. Untersuchungen über den Öffnungsmechanismus der Porenkapseln. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien*. 35: 23–24. https://www.zobodat.at/pdf/VZBG_35_0001-0044.pdf

223. Beck G. /von Mannagetta/. 1895. Orobanchaceae. In: Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Eds. Engler A., Prantl K. T. 4, Abt. 3b. Leipzig: Engelmann, pp. 123-132.
224. Behren, von C., Yeakley, J. A. 2020. Hydrochorous seed dispersal in riparian forests altered by urbanization. *Ecosphere*, 11(2): 1–14. e03049. 10.1002/ecs2.3049. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3049>
225. Berg C.C., Corner E.J.H., Jarrett F.M. 2006. *Moraceae* (genera other than *Ficus*). *Flora Malesiana*, Ser. I, Vol.17, Part 1, pp. 1–152.
226. Berlin, G.P., Miksche, J.P. 1976. Botanical microtechnique and cytochemistry. 3rd Ed. Iowa State University Press, Iowa, Ames. 326 pp.
227. Bernardello L. M. 1983. Estudios en Lycium (Solanaceae). III. Estructura y desarrollo de fruto y semilla en Lycium y Grabowskia. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 22: 147-176. <https://botanicaargentina.org.ar/wp-content/uploads/2018/09/147-176008.pdf>
228. Bischoff G.W. 1830. Handbuch der botanischen Terminologie und Systemkunde. Bd. 1. Nürnberg: J. L. Schrag. 261 s. + 21 Tab. <https://archive.org/details/handbuchderbotan01bisc/page/n9/mode/2up>
229. Bittrich V. 1993a. Introduction to Centrospermae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 2. Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families. Eds. K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 13–19.
230. Bittrich V. 1993b. Caryophyllaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 2. Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families. Eds. K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 206–236.
231. Bittrich V., Kühn U. 1993. Nyctaginaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 2. Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families. Eds. K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 473–485.

232. Boedeltje G., Bakker J., Brinke A., van Groenendael J., Soesbergen M. 2004. Dispersal phenology of hydrochorous plants in relation to discharge, seed release time and buoyancy of seeds: The flood pulse concept supported. *Journal of Ecology*. 92: 786-796. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00906.x>
 233. Boedeltje, G., Ozinga, W. A., Prinzing, A. 2008. The trade-off between vegetative and generative reproduction among angiosperms influences regional hydrochorous propagule pressure *Global Ecology and Biogeography*, 17: 50–58. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00365.x>
 234. Boissier E. 1875. *Flora Orientalis. sive, Enumeratio plantarum in Oriente a Graecia et Aegypto ad Indiae fines hucusque observatarum*. Vol. 3. Genevae et Basiliae, 1033 pp. <https://archive.org/details/floraorientalis00boisgoog/page/n7/mode/2up>
 235. Bojňanský, V., Fargašová, A. 2007. *Atlas of seeds and fruits of Central and East-European flora the Carpathian Mountains Region*. Springer, Dordrecht. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5362-7>
 236. Bonifácio, S.K.V., Amorim, A.M., Oliveira, D.M.T. 2023. Floral anatomy points to autogamy as a possible evolutionary path in Elatinaceae (Malpighiales). *Plant Systematics and Evolution*. 309: 34. <https://doi.org/10.1007/s00606-023-01872-0>
 237. Bonzani N. E., Bravi V. S., Barboza G. E. 2011. Morpho-anatomical study of gynoecium and fruit in *Mentha* (Lamiaceae) species from Argentina. *Caldasia*. 33(2): 349-366. https://www.researchgate.net/publication/262517121_Morpho-anatomical_study_of_gynoecium_and_fruit_in_Mentha_Lamiaceae_species_from_Argentina
 238. Borsch, T., Korotkova, N., Raus, T., Lobin, W., Löhne, C. 2009. The petD group II intron as a species level marker: utility for tree inference and species identification in the diverse genus *Campanula* (Campanulaceae). *Willdenowia* 39: 7-33. <https://doi.org/10.3372/wi.39.39101>.
- Brandbyge J. 1993. Polygonaceae. In: *The families and genera of vascular plants*. Vol. 2. Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid

- Families. Eds. K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 531–543.
239. Braune, W., Leman, A., Taubert, H. 1991. Pflanzenanatomisches Praktikum I: Zur Einführung in die Anatomie der Vegetationsorgane der Samenpflanzen, 6 Aufl. Jena: Gustav Fischer. 283 S.
240. Breitwieser I., Heenan P.J.; Nelson W.A., Wilton A.D. 2023. (Eds.) Flora of New Zealand Online. www.nzflora.info. Accessed at 30-01-2025.
241. Briquet J. 1897a. Verbenaceae. In: Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Eds. Engler A., Prantl K. T. 4, Abt. 3a. Leipzig: Engelmann:, pp. 132-182.
242. Briquet J. 1897b. Labiatae. In: Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Eds. Engler A., Prantl K. T. 4, Abt. 3a. Leipzig: Engelmann, pp. 183-380.
243. Brongniart A.T. 1826. Mémoire sur la famille des *Rhamnées*, ou, histoire naturelle et médicale des genres qui composent ce groupe de plantes, Paris, Didot Le Jeune, (tabl. 1, fig. 1) <https://doi.org/10.5962/bhl.title.97298>
244. Brückner C. 2000. Clarification of the carpel number in Papaverales, Capparales and Berberidaceae. The Botanical Review, 66(2): 155–307.
245. Bulakh, O.V., Shevera, M.V., Szkudlarz, P., Bulakh P. Ye., Celka, Z. 2022. Identification of New Taxa of *Portulaca oleracea* L. Aggregate From Poland Based on Seed Coat Micromorphological Characteristics. Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 91(1): Article ID 9118: 1-14. <https://doi.org/10.5586/asbp.9118>
246. Bull-Hereñu, K., dos Santos, P., Toni, J. F. G., El Ottra, J. H. L., Thaowetsuwan, P., Jeiter, J., Ronse De Craene, L. P., Iwamoto, A. 2022. Mechanical forces in floral development. Plants, 11(5): 661. <https://doi.org/10.3390/plants11050661>
247. Burrows, C.J. 1994a. The seeds always know best. New Zealand Journal of Botany, 32: 349–363.
248. Burrows C.J. 1994b. Fruit, seeds, birds, and the forests of Banks Peninsular. New Zealand Natural Sciences, 21: 87–107.

249. Burrows C.J. 1994c. Fruit types and seed dispersal modes of woody plants in Ahuriri Summit Bush, Port Hills, western Banks Peninsula, Canterbury, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 32: 169–181.
250. Carlquist S. 1969. Toward acceptable evolutionary interpretation of floral anatomy. *Phytomorphology*, 19(4): 332-362.
251. Carolin R. C. 1993. Portulacaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 2. Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families. Eds. K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 544–555.
252. Carpenter R.J., Read J., Jaffré T. 2003. Reproductive traits of tropical rain-forest trees in New Caledonia. *Journal of Tropical Ecology*. 19(4): 351-365. <https://doi.org/10.1017/S0266467403003407>
253. Carr S.G.M., Carr D.J. 1961. The functional significance of syncarpy. *Phytomorphology*. 11: 249-256.
254. Casoti R., Manfrona M. P., Oliveira J. M. S. 2016. Ovary and fruit morphology and anatomy of *Amphilophium crucigerum*. *Revista Brasileira de Farmacognosia*, 26(1): 15–22. <https://doi.org/10.1016/j.bjp.2015.08.006>
255. Cave C. 1869. Structure et développement du fruit. *Annales des Sciences Naturelles; Botanique, Série 5. T.10*, pp. 123-190.+Planches I-IV. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/135828#page/129/mode/1up>
256. Chanderbali A. S., Berger B. A., Howarth D. G., Soltis P. S., Soltis D. E. 2016. Evolving ideas on the origin and evolution of flowers: new perspectives in the genomic era. *Genetics*, 202(4): 1255–1265. <https://doi.org/10.1534/genetics.115.182964>
257. Chanderbali A. S., Berger B. A., Howarth D. G., Soltis D. E., Soltis P. S. 2017. Evolution of floral diversity: genomics, genes and gamma. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 372(1713): 20150509. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2015.0509>
258. Chase, M. W. 2004. Monocot relationships: an overview. *American Journal of Botany*. 91(10): 1645–1655. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.10.1645>

259. Chen, J. M., Chen, D., Gituru, W. R., Wang, Q. F., Guo, Y.-H. 2004. Evolution of apocarpy in Alismatidae using phylogenetic evidence from chloroplast *rbcL* gene sequence data. Botanical Bulletin – Academia Sinica Taipei, 45(1): 33–40. <https://doi.org/10.7016/BBAS.200401.0033>
260. Chen, J., Fleming, T.H., Zhang, L., Wang, H., Liu, Y. 2004. Patterns of fruits in a tropical rain forest in Xishuangbanna, SW China. Acta Oecol. 26(2): 157–164. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2004.04.002>
261. Chytrý, M., Řezníčková, M., Novotný, P., Holubová, D., Preislerová, Z., Attorre, F. et al. 2024. FloraVeg.EU – An online database of European vegetation, habitats and flora Applied Vegetation Science, 27(3): e12798. <https://doi.org/10.1111/avsc.12798>
262. Claßen-Bockhoff, R. 2001. Plant morphology: the historic concepts of Wilhelm Troll, Walter Zimmermann and Agnes Arber. Annals of Botany, 88(6): 1153–1172, <https://doi.org/10.1006/anbo.2001.1544>
263. Clausing G., Meyer K., Renner S. S. 2000. Correlations among fruit traits and evolution of different fruits within Melastomataceae. Botanical Journal of the Linnean Society, 133: 303–326. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2000.tb01548.x>
264. Clayton J.W. 2010. Simaroubaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. X. Flowering Plants. Eudicots. Ed. Kubitzki, K. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 408–423.
265. Clifford, H. T., Henderson, R. J. F., Conran, J. G. 1998. Hemerocallidaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 3. Flowering plants: Monocotyledons: Lilianae (except Orchidaceae). Ed. Kubitzki K. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 295–333. https://doi.org/10.1007/978-3-662-03533-7_32
266. Conran, J. G. 1998a. Anthericaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 3. Flowering plants: Monocotyledons: Lilianae (except Orchidaceae). Ed. Kubitzki K. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 114–121. https://doi.org/10.1007/978-3-662-03533-7_13

267. Conran J. G. 1998b. Smilacaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 3. Flowering plants: Monocotyledons: Liliaceae (except Orchidaceae). Ed. Kubitzki K. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 417–422. https://doi.org/10.1007/978-3-662-03533-7_52
268. Conti E., Litt A., Wilson P.G., Graham S.A., Briggs B.G., Johnson L.A.S., Sytsma K.J. 1997. Interfamilial relationships in Myrtales: molecular phylogeny and patterns of morphological evolution. *Systematic Botany*. 22(4): 629-647. <https://doi.org/10.2307/2419432>
269. Cook C.D.K. 1998. Hydrocharitaceae. In: The Families and Genera of Vascular Plants. Vol 4. Flowering Plants. Monocotyledons. Ed. Kubitzki, K. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 243-248. https://doi.org/10.1007/978-3-662-03531-3_24
270. Cosner M. E, Raubeson L. A., Jansen R.K. Chloroplast DNA rearrangements in Campanulaceae: phylogenetic utility of highly rearranged genomes. *BMC Evolutionary Biology*. 2004, 4: 27. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-4-27>.
271. Costea M., Wainess G., Sanders A. 2001. Structure of the pericarp in some *Amaranthus* L. (*Amaranthaceae*) species and its taxonomic significance. *Aliso*, 20(2): 51–60. <https://doi.org/10.5642/aliso.20012002.02>
272. Costea, M., El Miari, H., Laczko, L., Fekete, R., Molnar, A.V., Lovas-Kiss, A., Green, A. J. 2019. The effect of gut passage by waterbirds on the seed coat and pericarp of diaspores lacking “external flesh”: Evidence for widespread adaptation to endozoochory in angiosperms. *PLoS ONE*, 14(12): e0226551. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0226551>
273. Cronquist, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York. 1262 pp.
274. Crowl A.A., Miles N.W., Visger C.J., Hansen K., Ayers T., Haberle R., Cellinese N. 2016. A global perspective on Campanulaceae: Biogeographic, genomic, and floral evolution. *American Journal of Botany*. 103(2): 1–13. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500450>

275. Cruden R. W. 1977. Pollen-Ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*, 31(1): 32–46.
<https://doi.org/10.2307/2407542>
276. Cuénoud Ph. 2003. Introduction to expanded Caryophyllales. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 5. Flowering plants. Dicotyledons: Malvales, Capparales and non-betain Caryophyllales. Eds. K.Kubitzki, C. Bayer. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 1–4.
277. Czapik, R. 2005. Problems of contemporary Polish botanical terminology. *Fragmenta Floristica et Geobotanica Polonica* 12(1): 3–12.
278. Dahlgren, R.M.T. 1980. A revised system of classification of the angiosperms. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 80: 91–124.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1980.tb01661.x>
279. Danylyk, I. M., Olshanskyi, I. G. 2021. Synopsis of the order Juncales (Liliopsida) in Ukraine. *Biosystems Diversity*, 29(4): 354–366.
<https://doi.org/10.15421/012145>
280. Dardick C., Callahan A. M. 2014. Evolution of the fruit endocarp: molecular mechanisms underlying adaptations in seed protection and dispersal strategies. *Frontiers in Plant Science*, 5, Article 284: 1–10.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00284>
281. Darwin C. R. 1859. *The Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. London, Murray, 502 pp. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.82303>.
<https://www.biodiversitylibrary.org/item/122307#page/520/mode/1up>
282. Daumann E. 1970. Das Blütennektarium der Monocotyledonen unter besonderer Berücksichtigung seiner systematischen und phylogenetischen Bedeutung. *Feddes Repertorium*. 80(7–8): 463–590.
<https://doi.org/10.1002/fedr.19700800702>
283. Dayrell, R.L.C., Begemann, L., Ott, T., Poschlod P. 2022. DiasMorph: a dataset of morphological traits and images of Central European diaspores. figshare. Dataset. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.21206507.v5>.

284. Dayrell, R.L.C., Begemann, L., Ott, T., Poschlod P. 2024. *DiasMorph*: a dataset of morphological traits and images of Central European diaspores. *Scientific Data*. 11, 781. <https://doi.org/10.1038/s41597-024-03607-3>.
285. De Candolle A. Monographie des Campanulées. Paris: Veuve Desray, 1830, 384 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.111415>
286. De Candolle A. P. 1839. Prodrômus systematis naturalis regni vegetabilis. Vol. 7 (2), 801 p.
287. De Laet J., Clinckemaillie D., Jansen S., Smets E. 1995. Floral ontogeny in the Plumbaginaceae. *Journal of Plant Research*, 108(3): 289–304. <https://doi.org/10.1007/BF02344355>
288. Dellinger, A.S., Artuso, S., Pamperl, S., Michelangeli, F. A., Penneys, D. S., Fernández-Fernández, D. M., Alvear, M., Almeda F., Scott Armbruster W., Staedler Y., Schönenberger J.. 2019. Modularity increases rate of floral evolution and adaptive success for functionally specialized pollination systems. *Communications Biology*. 2: 453. <https://doi.org/10.1038/s42003-019-0697-7>
289. De Vos O. S. 1981. Ontogeny and vascularisation of the flower of *Oenothera* (Onagraceae). *Acta Bot. Neerl.* 30(3): 219–229.
290. Delaux P.-M., Hetherington A. J., Coudert Y., Delwiche C., Dunand C., Gould S., Kenrick P., Li F.-W., Philippe H., Rensing S. A., Rich M., Strullu-Derrien C., de Vries J. 2019. Reconstructing trait evolution in plant evo-devo studies. *Current Biology*, 29(21): R1110–R1118. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.09.044>
291. Denffer von D., Ziegler H., Ehrendorfer F., Bresinsky A. 1983. Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Begr. von E. Strasburger, F.Noll, H.Schenk, A.F.W.Schimper. 32 Aufl., Jena: Gustav Fischer. 1161 S.
292. Deniz İ., Yildiz K., Çirpici A. 2018. Taxonomical study of seeds and fruit micromorphology of the *Geranium* (Geraniaceae) species in the Thrace region of Turkey (Europe). *Phytologia Balcanica*, 24(1): 35–43.

293. Deroin T. 1999. Functional impact of the vascular architecture of flowers in Annonaceae and Magnoliaceae, and its bearing on the interpretation of the Magnoliaceous gynoecium. *Systematics and Geography of Plants*. 68: 213–224.
294. Deroin T. 2000. Notes on the vascular anatomy of the fruit of *Takhtajania* (Winteraceae) and its interpretation. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 87: 398–406.
295. Desvaux N.A. 1813. Essai sur les differens genres de fruits des plantes phanerogames. *Journal de Botanique, appliquee a l'agriculture, a la pharmacie*. 2: 161-183.
296. Diane N., Hilger H.H., Förther H., Weigend M., Luebert F. 2016. Heliotropiaceae. In: *The Families and Genera of Vascular Plants*, vol 14. Flowering Plants. Eudicots. Eds. Kadereit, J., Bittrich, V. Springer, Cham, pp. 203-212.
297. Ding Y.N., Gao F., Li X.R., Dong Y. 2024. Genetics and molecular regulation of gynoecium patterning and fruit development in *Arabidopsis*. *Seed Biology* 3: e018. <https://doi.org/10.48130/seedbio-0024-0016>
298. Dirks-Mulder A., Ahmed I., uit het Broek M., Krol L., Menger N., Snier J., van Winzum A., de Wolf A., van't Wout M., Zeegers J.J., Butôt R., Heijungs R., van Heuven B. J., Kruizinga J., Langelaan R., Smets E. F., Star W., Bemer M., Gravendeel B. 2019. Morphological and molecular characterization of orchid fruit development. *Front. Plant Sci.* 10, Article ID 137. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00137>
299. Dong L.-N., Wang H., Wortley A. H., Li D.-Z., Lu L. 2015. Fruit and seed morphology in some representative genera of tribe Rhinanthae sensu lato (Orobanchaceae) and related taxa. *Plant Systematics and Evolution*. 301: 479–500. <https://doi.org/10.1007/s00606-014-1087-8>.
300. Dong Y., Østergaard L. 2019. Fruit development and diversification. *Current Biology* 29(16): R775–R789.
301. Douglas G.E. 1957. The inferior ovary. 2. *The Botanical Review*. 23(1):1-46.

302. Doweld A. B. 1998. Carpology, seed anatomy and taxonomic relationships of *Tetracentron* (Tetracentraceae) and *Trochodendron* (Trochodendraceae). *Annals of Botany*, 82: 413–443.
303. Doyle J.A., Endress P.K. 2000. Morphological phylogenetic analysis of basal angiosperms: comparison and combination with molecular data. *International Journal of Plant Sciences*, 161: S121–S153. <https://doi.org/10.1086/317578>
304. Doyle J.A., Endress P.K. 2011. Tracing the early evolutionary diversification of the angiosperm flower. In: *Flowers on the Tree of Life*, Eds. L. Wanntorp, L. P. Ronse De Craene. Cambridge University Press. The Systematics Association. pp. 88-119. <https://doi.org/10.5167/uzh-57590>
305. Dransfield J., Uhl N.W. 1998. Palmae. In: *Flowering Plants: Monocotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants*, vol. 4. Ed. Kubitzki, K. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 306-389. https://doi.org/10.1007/978-3-662-03531-3_35
306. Dressler S., Bayer C. 2004. Actinidiaceae. In: *The families and genera of vascular plants. Vol. 6. Flowering plants. Dicotyledons: Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales*. Ed. K.Kubitzki. Berlin, Heidelberg: Springer. pp. 14-19. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-07257-8>.
307. Drude O. 1898. Umbelliferae (Apiaceae). In: *Die Natürlichen Pflanzenfamilien* Eds. Engler A, Prantl K T.3, Abt, 7-8. Leipzig: Engelmann, pp. 63–250.
308. Du W., Wang X.-F. 2012. Intercarpellary growth of pollen tubes in the extragynoeceal compitum and its contribution to fruit set in an apocarpous species, *Schisandra sphenanthera* (Schisandraceae). *American Journal of Botany*, 99(5): 961-966. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100165>
309. Duchartre M. P. 1848. Observations anatomiques et organogeniques sur la clandestine d'Europe (*Lathraea clandestina* L.). *Memoires presents par divers savants a'Academie des Sciences de L'institut National de France*, 10: 423–538, 8 plates. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/85290#page/453/mode/1up>

310. Dumortier B.C.J. 1835. Essai carpographique présentant une nouvelle classification des fruits. Mem.de l'Academie Royale de Belgique: M. Hayez. 1-136 pp. https://www.persee.fr/doc/marb_0770-8157_1835_num_9_1_2687?q=Garcin%20%D0%90.%20G.%201890.%20Recherches%20sur%20l%E2%80%99histog%C3%A9n%C3%A8se%20des%20%20pericarpes
311. Dvirna, T., Futorna, O., Minarchenko, V., Tymchenko, I. 2021. Morphological features of fruits and seeds of some species of the genus *Crataegus* L. of the flora of Ukraine. *Acta Agrobotanica*, 74, Article 7418. <https://doi.org/10.5586/aa.7418>
312. Dyka O. 2018. Flower morphology and vascular anatomy in some representatives of Urgineoideae (Hyacinthaceae). *Thaiszia J. Bot.* 28(2): 125–143.
313. Eames A.J. 1961. Morphology of the angiosperms. New-York, Toronto: McGraw-Hill, 498 pp. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.5986>
314. Ebeed H., El-helely A. A. 2021. Programmed Cell Death in Plants: insights into developmental and stress-induced cell death. *Current Protein & Peptide Science*, 22(12): 873–889. <https://doi.org/10.2174/1389203722666211109102209>.
315. Eckardt Th. 1937. Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung des pseudomonomeren Gynoeceums. *Nova Acta Leopoldina*, 5: 1–112.
316. Eckardt Th. 1976. Classical Morphological Features of Centrospermous Families. *Plant Systematics and Evolution*, 126(1): 5–25.
317. Eddie W. M. M., Shulkina T., Gaskin J., Haberle R. C., Jansen R. K. (2003). Phylogeny of *Campanulaceae* s. str. Inferred from ITS Sequences of Nuclear Ribosomal DNA. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 90(4): 554–575. <https://doi.org/10.2307/3298542>
318. Eichler A.W. 1875. Bluethendiagramme. Bd 1. Leipzig: Engelmann, 348 pp. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.12323>
319. Eichler A.W. 1878. Bluethendiagramme. Bd 2. Leipzig: Engelmann, 575 pp. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.12323>

320. El Ottra J.H.L., Melo-de-Pinna G.F.A., Demarco D., Pirani J.R., Ronse Decraene L.P. 2022. Gynoecium structure in Sapindales and a case study of *Trichilia pallens* (Meliaceae). *Journal of Plant Research*, 135: 157–190. <https://doi.org/10.1007/s10265-022-01375-y>
321. Eldridge T., Łangowski Ł., Stacey N., Jantzen F., Moubayidin L., Sicard A., Southam P., Kennaway R., Lenhard M., Coen E. S., Østergaard L. 2016. Fruit shape diversity in the *Brassicaceae* is generated by varying patterns of anisotropy. *Development*, 143: 3394–3406. <https://doi.org/10.1242/dev.135327>
322. Encyclopaedia Britannica, Inc.: Fruit: plant reproductive body. <https://www.britannica.com/science/fruit-plant-reproductive-body> [Accessed 30-01-2025]
323. Endress M.E., Bittrich V. 1993. Molluginaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 2. Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families. Eds. K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 419–425.
324. Endress M.E., Meve U., Middleton D.J., Liede-Schumann S. 2018. Apocynaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 15. Flowering plants. Eudicots - Apiales, Gentianales (except Rubiaceae). Eds.: J.W. Kadereit, V. Bittrich. Cham: Springer, pp. 204–412. https://doi.org/10.1007/978-3-319-93605-5_3
325. Endress P.K. 1982. Syncarpy and alternative modes of escaping disadvantages of apocarpy in primitive angiosperms. *Taxon*, 31: 48–52.
326. Endress P.K. 1993a. Cercidiphyllaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 2. Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families. Eds. K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 250–252.
327. Endress P.K. 1993b. Hamamelidaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 2. Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families. Eds. K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 322–330.

328. Endress P. K. 1992. Evolution and Floral Diversity: The Phylogenetic Surroundings of *Arabidopsis* and *Antirrhinum*. *International Journal of Plant Sciences*. 153(3), Part 2: 106-122. <https://doi.org/10.1086/297069>
329. Endress P. K. 1994a. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge, University Press, 511 pp.
330. Endress P. K. 1994b. Floral structure and evolution of primitive angiosperms: Recent advances. *Plant Systematics and Evolution*. 192: 79-97.
331. Endress P. K. 1995a. Floral structure and evolution in Ranunculanae. In: *Systematics and Evolution of the Ranunculiflorae*. Eds. Jensen, U., Kadereit, J. W., Springer, Vienna. [Plant Syst. Evol. Suppl. 9.], pp. 47-61.
332. Endress P. K. 1995b. Major evolutionary traits of monocot flowers. In: *Monocotyledons: Systematics and Evolution*, vol. 1. Eds. P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler, C. J. Humphries, Royal Botanic Gardens, Kew, pp. 43-79.
333. Endress P. K. 1999. Flower morphology and evolutionary biology: with an appreciation of the contribution by Wilhelm Troll on the centennial of his birth. *Systematics and Geography of Plants*, Vol. 68(1/2): 25-32. <https://doi.org/10.2307/3668586>, <https://www.jstor.org/stable/3668586>
334. Endress P. K. 2001a. The flowers in extant basal angiosperms and inferences on ancestral flowers. *International Journal of Plant Sciences*. 162: 1111–1140. <https://doi.org/10.1086/321919>
335. Endress P. K. 2001b. Origins of flower morphology. *Journal of Experimental Zoology*. 291(2): 105–115. <https://doi.org/10.1002/jez.1063>
336. Endress P. K. 2003. Morphology and angiosperm systematics in the molecular era. *The Botanical Review*, 68(4): 545–570. [https://doi.org/10.1663/0006-8101\(2002\)068\[0545:MAASIT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0006-8101(2002)068[0545:MAASIT]2.0.CO;2)
337. Endress P. K. 2004. Structure and relationships of basal relictual angiosperms. *Australian Systematic Botany*. 17: 343–366. <https://doi.org/10.1071/SB04004>
338. Endress P. K. 2005. The role of morphology in angiosperm evolutionary studies. *Nova Acta Leopoldina* 92: 221–238.

339. Endress P. K. 2006. Angiosperm floral evolution: morphological developmental framework. *Advances in Botanical Research*. 44: 1–61. [https://doi.org/10.1016/S0065-2296\(06\)44001-5](https://doi.org/10.1016/S0065-2296(06)44001-5)
340. Endress P. K. 2010a. Evolution of floral biology in basal angiosperms. *Phil. Trans. Royal Soc. B*, 365: 411–421. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0228>
341. Endress P. K. 2010b. Flower structure and trends of evolution in eudicots and their major subclades. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 97: 541–583. <https://doi.org/10.3417/2009139>
342. Endress P. K. 2010c. Synorganisation without organ fusion in the flowers of *Geranium robertianum* (Geraniaceae) and its not so trivial obdiplostemony. *Annals of Botany* 106: 687–695. <https://doi.org/10.1093/aob/mcq171>
343. Endress P. K. 2011a. Changing views of flower evolution and new questions. In: *Flowers on the Tree of Life*. L. Wanntorp, L. P. Ronse De Craene. (Eds.). Cambridge: Cambridge University Press, pp. 120–141. <https://doi.org/10.5167/uzh-5759>
344. Endress P.K. 2011b. Evolutionary diversification of the flowers in angiosperms. *American Journal of Botany*, 98(3): 370–396. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000299>
345. Endress P. K. 2014. Multicarpellate gynoecia in angiosperms: occurrence, development, organization and architectural constraints. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 174: 1–43.
346. Endress P. K. 2016. Development and evolution of extreme synorganization in angiosperm flowers and diversity: a comparison of Apocynaceae and Orchidaceae. *Annals of Botany*. Special Issue: Developmental robustness and species diversity, 117(5): 749–767, <https://doi.org/10.1093/aob/mcv119>
347. Endress P.K. 2019. The morphological relationship between carpels and ovules in angiosperms: pitfalls of morphological interpretation. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 189(3): 201–227. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy083>

348. Endress P.K., Doyle J.A. 2009. Reconstructing the ancestral flower and its initial specializations. *American Journal of Botany*, 96: 22–66. <http://dx.doi.org/10.3732/ajb.0800047>
349. Endress P.K., Doyle J.A. 2015. Ancestral traits and specializations in the flowers of the basal grade of living angiosperms. *Taxon*, 64(6): 1093–1116. <https://doi.org/10.1002/646.1>
350. Endress P. K., Friis E. M. 2006. Rosids – reproductive structures, fossil and extant, and their bearing on deep relationships: Introduction. *Plant Systematics and Evolution*, 260: 83–85. <https://doi.org/10.1007/s00606-006-0438-5>
351. Endress P.K., Igersheim, A. 1997. Gynoecium diversity and systematics of the Laurales. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 125(2): 93–168. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1997.tb02250.x>
352. Endress P.K., Igersheim, A. 1999. Gynoecium diversity and systematics of the basal eudicots. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 130: 305–393. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1999.tb00528.x>
353. Endress P.K., Igersheim, A. 2000. Gynoecium structure and evolution in basal angiosperms. *International Journal of Plant Sciences*, 161(S6): S211–S213. <https://doi.org/10.1086/317572>
354. Endress P. K., Matthews M. L. 2006. First steps towards a floral structural characterization of the major rosid subclades. *Plant Systematics and Evolution*, 260: 223–251. <https://doi.org/10.1007/s00606-006-0444-7>
355. Endress P. K., Matthews M. L. 2012. Progress and problems in the assessment of flower morphology in higher-level systematics. *Plant Systematics and Evolution*, 298: 257–276. <https://doi.org/10.1007/s00606-011-0576-2>
356. Endress P. K., Baas, P., Gregory, M. 2000. Systematic plant morphology and anatomy – 50 years of progress. *Taxon*, 49(3): 401–434. <https://doi.org/10.2307/1224342>
357. Endress P. K., Davis C.C., Matthews M. L. 2013. Advances in the floral structural characterization of the major subclades of *Malpighiales*, one of the

- largest orders of flowering plants. *Annals of Botany*, 111: 969–985.
<https://doi.org/10.1093/aob/mct056>
358. Endress P.K., Jenny M., Fallen M.E. 1983. Convergent elaboration of apocarpous gynoecia in higher advanced angiosperms (*Sapindales*, *Malvales*, *Gentianales*). *Nordic Journal of Botany*, 3: 293–300.
359. Engler A. 1889a. Angiospermae. In: Engler A, Prantl K (hsg.) *Die Natürlichen Pflanzenfamilien* T. 2, Abt, 1. Leipzig: Engelmann: pp. 192-193.
360. Engler A, 1889b. Sparganiaceae. In: Engler A, Prantl K (hsg.) *Die Natürlichen Pflanzenfamilien* T. 2, Abt, 1. Leipzig: Engelmann: pp. 128-183.
361. Engler A, 1889c. Moraceae. In: Engler A, Prantl K (hsg.) *Die Natürlichen Pflanzenfamilien* T. 3, Abt, 1. Leipzig: Engelmann: pp. 66-98.
362. Engler A. 1891. Saxifragaceae In: *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. T. 3, Abt 2a. Eds. H.G.A. Engler, K.A.E. Prantl. Leipzig: Engelmann, pp. 41-93.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.4635>
363. Engler A, 1892. Syllabus der Vorlesungen über specielle und medicinisch-pharmaceutische Botanik. Eine Uebersicht über das gesammte Pflanzensystem mit Berücksichtigung der Medicinal- und Nutzpflanzen. Berlin, Gebrüder Borntraeger, 184 ss. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.69853>
364. Enugutti B., Schneitz K. 2014. Microscopic analysis of *Arabidopsis* ovules. In: *Flower Development: Methods and Protocols*, *Methods in Molecular Biology*. Vol. 1110. Eds. J. L. Riechmann, F. Wellmer, Springer Science+Business Media New York pp. 253–261. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-9408-9_12.
365. Erbar C. 2007. Current opinions in flower development and the evo-devo approach in plant phylogeny. *Plant Systematics and Evolution*, 269(1/2): 107–132.
<http://www.jstor.org/stable/23655915>. <https://doi.org/10.1007/s00606-007-0579-1>.
366. Erbar C., Langlotz M. 2005. Pollen to ovule ratios: standard or variation – a compilation. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, 126(1): 71–132. <https://doi.org/10.1127/0006-8152/2005/0126-0071>

367. Erbar C., Leins P. 1985: Studien zur Organsequenz in Apiaceen-Blüten. Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. 105: 379-400.
368. Erbar C., Leins P. 1988. Blütenentwicklungsgeschichtliche Studien an *Aralia* und *Hedera* (Araliaceae). Flora, 180(5-6): 391–406. [https://doi.org/10.1016/s0367-2530\(17\)30330-4](https://doi.org/10.1016/s0367-2530(17)30330-4)
369. Erbar C., Leins P. 1996. Distribution of the character states "early sympetaly" and "late sympetaly" within the "Sympetalae Tetracyclae" and presumably allied groups. Botanica Acta: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Journal of the German Botanical Society, 109(5): 427–440. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1996.tb00593.x>
370. Erbar C., Leins P., 2004. Callitrichaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 7. Flowering plants. Eudicots: Lamiales (except Acanthaceae including Avicenniaceae). Ed. Kadereit J.W. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 50-56. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-18617-2>
371. Eriksen B., Persson C. 2007. Polygalaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. IX. Flowering Plants. Eudicots. Ed. Kadereit J.W. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 345–363.
372. Esau K. 1977. Anatomy of Seed plants. 2nd ed. Wiley and sons, New York.
373. Eyde R.H. 1967. The peculiar gynoecial vasculature of Cornaceae and its systematic significance. Phytomorphology. 17: 172-182.
374. Eyde R. H. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: floral anatomy. Annals of the Missouri Botanical Garden 62: 521-537
375. Eyde R.H., Tseng C.C. 1969. Flower of *Tetraplasandra gymnocarpa* hypogyny with epigynous ancestry. Science. 166(3904): 506-508. <https://doi.org/10.1126/science.166.3904.506>.
376. Faegri K., Pijl L. van der 1979. Principles of pollination ecology. 3rd ed.. Pergamon, Oxford. 244 p.

377. Fagundes N. F., de Mariath A. J. E. 2010. Morphoanatomy and ontogeny of fruit in Bromeliaceae species. *Acta Botanica Brasilica*, 24(3): 765–779. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062010000300020>
378. Fahn A. 1947. Physico-anatomical investigations in the dispersal apparatus of some fruits. *Palestine Journal of Botany, Jerusalem Series* 4: 36–45.
379. Fahn A. 1982. *Plant anatomy*. 3rd ed. Oxford - New York: Pergamon Press, 544 pp. https://archive.org/details/plantanatomy0000fahn_q5v1_3
380. Fall P.L., Drezner, T.D., Franklin, J. 2007. Dispersal ecology of the lowland rainforest in the Vava'u island group, Kingdom of Tonga . *New Zealand Journal of Botany* 45, 393–417.
381. Famiani, F., Bonghi, C., Chen, Z.-H., Drincovich, M. F., Farinelli, D., Lara, M. V., Proietti, S., Rosati, A., Vizzotto, G., Walker, R. P. 2020. Stone Fruits: Growth and Nitrogen and Organic Acid Metabolism in the Fruits and Seeds – A Review. *Frontiers in Plant Science*, 11: 1–16. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.572601>
382. Fan K.-Y., Bain A., Tzeng H.-Y., Chiang Y.-P., Chou L.-S., Kuo-Huang L.-L. 2019. Comparative anatomy of the fig wall (*Ficus*, *Moraceae*). *Botany*, 97: 417–426. <https://doi.org/10.1139/cjb-2018-0192>
383. Farinati S, Rasori A, Varotto S., Bonghi C. 2017. Rosaceae fruit development, ripening and post-harvest: An epigenetic perspective. *Frontiers in Plant Science*, 8: 1247. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01247>
384. Favre-Bac L., Lamberti-Raverot B., Puijalon S., Ernoult A., Burel F., Guillard L., Mony C. 2017. Plant dispersal traits determine hydrochorous species tolerance to connectivity loss at the landscape scale. *Journal of Vegetation Science*, 28: 605–615. <https://doi.org/10.1111/jvs.12518>
385. Ferrándiz C. 2002. Regulation of fruit dehiscence in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany*, 53(377): 2031–2038. <https://doi.org/10.1093/jxb/erf082>
386. Ferrándiz C., Pelaz S., Yanofsky M. F. 1999. Control of carpel and fruit development in *Arabidopsis*. *Annual Review of Biochemistry*, 68: 321–354. <https://doi.org/10.1146/annurev.biochem.68.1.321>.

387. Ferrándiz C., Fourquin C. 2014. Role of the FUL–SHP network in the evolution of fruit morphology and function. *Journal of Experimental Botany*, 65(16): 4505–4513. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert479>
388. Feuillet C., MacDougal J.M. 2007. Passifloraceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. IX. Flowering Plants. Eudicots. Ed. K. Kubitzki, Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 270–281.
389. Fischer E. 2004a. Balsaminaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 6. Flowering plants. Dicotyledons: Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales. Ed. K.Kubitzki. Berlin, Heidelberg: Springer, 2004. pp. 20-25. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-07257-8>.
390. Fischer E. 2004b. Scrophulariaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 7. Flowering plants. Eudicots: Lamiales (except Acanthaceae including Avicenniaceae). Ed. Kadereit J.W. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 333-432. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-18617-2>
391. Fischer E., Barthlott W., Seine R., Theisen I., 2004b. Lentibulariaceae In: The families and genera of vascular plants. Vol. 7. Flowering plants. Eudicots: Lamiales (except Acanthaceae including Avicenniaceae). Ed. Kadereit J.W. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 276-282. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-18617-2>
392. Fischer E., Theisen I., Lohmann L.G. 2004a. Bignoniaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 7. Flowering plants. Eudicots: Lamiales (except Acanthaceae including Avicenniaceae). Ed. Kadereit J.W. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 9-38. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-18617-2>
393. Fishchuk O. S., Odintsova A. V. 2020. Micromorphology and anatomy of the flowers of *Galanthus nivalis* and *Leucojum vernum* (Amaryllidaceae). *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 11(3): 463-468. <https://doi.org/10.15421/022071>
394. Fishchuk O., Odintsova A. 2021a. Comparative flower micromorphology and anatomy in *Hymenocallis speciosa* and *Narcissus pseudonarcissus* (Amaryllidaceae). *Ukrainian Journal of Ecology*. 11(3): 178-187, https://doi.org/10.15421/2021_161

395. Fishchuk O., Odintsova A. 2021b. Flower and fruit micromorphology and anatomy in *Hippeastrum vittatum* (L'Hér.) Herb. (*Amaryllidaceae*). *Wulfenia*, 28: 129–140.
396. Fleming T. H., Kress W. J. 2011. A brief history of fruits and frugivores. *Acta Oecologica* 37(6): 521–530. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2011.01.016>
397. Focke W.O. 1894. Rosaceae. In: Die Natürlichen Pflanzenfamilien Eds. Engler A, Prantl K. T.3, Abt, 3. Leipzig: Engelmann: pp. 1-61.
398. Forlani S., Mizzotti Ch., Masiero S. 2021. The NAC side of the fruit: tuning of fruit development and maturation. *BMC Plant Biol.*, 21, 238: 1–14. <https://doi.org/10.1186/s12870-021-03029-y>
399. Frens D. de, Bakker F.T., Sauquet H., Stephens R.E., Onstein R. E. 2025. Rampant transitions between dispersal syndromes during angiosperm evolution. bioRxiv. 2025.05.26.656093. <https://doi.org/10.1101/2025.05.26.65609>
400. Gaertner J. 1788. Fructibus et seminibus plantarum Vol. 1, Stutgard: Academia Carolinae, CLXXXII + 384 pp. Tabules I–LXXIX. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.53838>
401. Gaertner J. 1791. Fructibus et seminibus plantarum Vol. 2, Tübingen: G. H. Schramm, LII + 520 pp. Tabules LXXX–CLXXX <https://doi.org/10.5962/bhl.title.53838>
402. Gaertner J. 1805. De Fructibus et Seminibus plantarum. Vol. 3. Tübingen: G. H. Schramm.
403. Gagliardi K. B., Souza L. A., Albiero A. L. M. 2014. Comparative fruit development in some *Euphorbiaceae* and *Phyllanthaceae*. *Plant Systematics and Evolution*, 300: 775–782. <https://doi.org/10.1007/s00606-013-0918-3>.
404. Gao H., Li J., Wang L., Zhang J., He C. 2020. Transcriptomic variation of the flower–fruit transition in *Physalis* and *Solanum*. *Planta*, 252: 1–28. <https://doi.org/10.1007/s00425-020-03434-x>
405. García M.A., Mucina L., Nickrent D. 2024. A tough nutlet to crack: Resolving the phylogeny of *Thesium* (*Thesiaceae*), the largest genus in *Santalales*. *Taxon*, 73: 190–236. <https://doi.org/10.1002/tax.13123>

406. Garcin A. G. 1890. Recherches sur l'histogénèse des pericarpes charnus . Annales des Sciences Naturelles, Sér. 7, Botanique, t.12. Paris: G.Masson. pp. 175-401+illustr. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/138548#page/111/mode/1up>
407. Garcin, M.A.G.1888. Sur le fruit des Solanées. Le Journal de Botanique, T.2: 108–115. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/22160#page/118/mode/1up>
408. Garcin A. G. 1891. Contribution a l'etude des péricarpes charnus. Du noyau des drupes. Histologie et histogenese. Annales de la Société Botanique de Lyon. T. 17. pp. 27-39. <https://doi.org/10.3406/linly.1891.4858>.
[https://www.persee.fr/doc/linly_1160-6436_1891_num_17_1_4858?q= Garcin%20D0%90.%20G.%201890.%20Recherches%20sur%20l%E2%80%99histog%C3%A9n%C3%A8se%20des%20pericarpes%20charnus](https://www.persee.fr/doc/linly_1160-6436_1891_num_17_1_4858?q=Garcin%20D0%90.%20G.%201890.%20Recherches%20sur%20l%E2%80%99histog%C3%A9n%C3%A8se%20des%20pericarpes%20charnus)
409. Gaskin J.F. 2003. Tamaricaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 5. Flowering plants. Dicotyledons: Malvales, Capparales and non-betalain Caryophyllales. Eds. K. Kubitzki, C. Bayer. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 363–368.
410. GBIF: The Global Biodiversity Information Facility: GBIF.org (2025). GBIF Home Page. Available from: <https://www.gbif.org> [Accessed 23 July 2025].
411. Giuliani C, Tani C, Maleci Bini L. 2016. Micromorphology and anatomy of fruits and seeds of bitter melon (*Momordica charantia* L., Cucurbitaceae). Acta Soc. Bot. Pol. 85(1): Article ID 3490. <https://doi.org/10.5586/asbp.3490>
412. Givnish, T. J. Pires, J. C. Graham, S. W., McPherson, M. A., Prince, L.M., Patterson, T. B., Rai, H.S., Roalson E. H., Evans T. M., Hahn W. J., Millam K. C., Meerow A.W., Molvray M., Kores P. J., O'Brien H. E., Hall J. C., Kress W. J., Sytsma K. J. 2005. Repeated evolution of net venation and fleshy fruits among monocots in shaded habitats confirms a priori predictions: Evidence from an *ndhF* phylogeny. Proceedings of the Royal Society of London, Series B, 272: 1481–1490.
413. Gjokić G. 1896. Zur Anatomie der Früchte und des Samens von *Viscum*. Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-

- Naturwissenschaftliche Classe. K.1., Abt. 1. 105: 447–464. Available at: <https://parasiticplants.siu.edu/Viscaceae/Gjokic1896German.pdf>
414. Glimn-Lacy J., Kaufman P.B. 2006. Botany illustrated. 2ed. Springer, 146 p.
415. Godley, E. J. 1971. The Fruit of *Vitex lucens* (Verbenaceae) . New Zealand Journal of Botany, 9(4): 561–568.
416. Godschalk S.K.B. 1983. The morphology of some South African mistletoe fruits. South African Journal of Botany, 2(1): 52–56. [https://doi.org/10.1016/S0022-4618\(16\)30145-0](https://doi.org/10.1016/S0022-4618(16)30145-0)
417. Goebel K. 1901. Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Jena: Fischer, 838 pp. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.20547>.
418. Goetghebeur P. 1998. Cyperaceae. In: Flowering Plants: Monocotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants, vol. 4. Ed. Kubitzki, K. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 141-190. https://doi.org/10.1007/978-3-662-03531-3_15
419. Goldblatt P., Manning J. C., Rudall P. 1998. Iridaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 3. Flowering plants: Monocotyledons: Lilianae (except Orchidaceae). Ed. Kubitzki K. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 295–333. https://doi.org/10.1007/978-3-662-03533-7_37
420. Gómez, J.M., Schupp, E.W. and Jordano, P. 2019. Synzoochory: the ecological and evolutionary relevance of a dual interaction. Biological Reviews, 94(3): 874-902. <https://doi.org/10.1111/brv.12481>
421. Gornall R. J. 2016. Micranthes (Saxifragaceae) and its infraspecific taxa in Europe. New Journal of Botany, 6(1): 50–57. <https://doi.org/10.1080/20423489.2016.1167581>
422. Graham S.A., Graham A. 2014. Ovary, fruit, and seed morphology of the Lythraceae. *International Journal of Plant Sciences*, 175(2): 202–240. <https://doi.org/10.1086/674316>
423. Gray A. 1877. Gray's lesson in botany and vegetable physiology. Ivison, Blackman, Taylor and Co., New York <https://www.biodiversitylibrary.org/item/67085#page/144/mode/1up>

424. Grazi Von G., Urech K. 1981. Einige morphologische Merkmale der Mistelheere (*Viscum album* L.) und deren taxonomische Bedeutung. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen*, 56: 293–306.
425. Green P.S. 2004. Oleaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 7. Flowering plants. Eudicots: Lamiales (except Acanthaceae including Avicenniaceae). Ed. Kadereit J.W. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 296-306. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-18617-2>
426. Greenberg A.K., Donoghue M.J. 2011. Molecular systematics and character evolution in Caryophyllaceae. *Taxon*, 60(6): 1637–1652. <https://doi.org/10.1002/tax.606009>
427. Gritsenko, V.V. 2020. Morphological peculiarities of fruits of the rare species *Iris halophila* Pall, *I. pumila* L. and *I. hungarica* Waldst. et Kit. (Iridaceae Juss.) in the conditions of introduction in the meadow-steppe cultural phytocenosis. *Plant Introduction*, 85/86,: 85–92. <https://doi.org/10.46341/PI2020007>
428. Guédès M. 1979. Morphology of Seed-Plants. Vaduz: Cramer, 326 p.
429. Guşuleac, M. 1938a. Der genetische Standpunkt in der Taxonomie der Früchte. *Buletinul Facultăţii De Ştiinţe Din Cernăuţi* 12: 206–219.
430. Guşuleac, M. 1938b. Zur Präzisierung der Nomenklatur der Früchte and der Prinzipien eines natürlichen Fruchtsystems. *Buletinul Facultăţii De Ştiinţe Din Cernăuţi* 12: 337–355.
431. Güven S., Makbul S., Mertayak F., Coşkuncelebi K. 2021. Anatomical properties of *Epilobium* and *Chamaenerion* from a taxonomical perspective in Turkey. *Protoplasma*, 258: 827–847. <https://doi.org/10.1007/s00709-020-01602-0>
432. Guzicka M., Zieliński J., Tomaszewski D., Gawlak M. 2012. Anatomical study on the developing pericarp of selected *Rosa* species (*Rosaceae*). *Dendrobiology*, 68: 77–87.
433. Hammer, Ø., Harper, D.A.T., P. D. Ryan, 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9 pp.

434. Harley R.M., Atkins S., Budantsev A.L., Cantino P.D., Conn B.J., Grayer R., Harley M.M., de Kok R., Krestovskaja T., Morales R., Paton A.J., Ryding O., Upson T. Labiatae. 2004. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 7. Flowering plants. Eudicots: Lamiales (except Acanthaceae including Avicenniaceae). Ed. Kadereit J.W. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 167-275. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-18617-2>
435. Harms H. 1898. Araliaceae. In: Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Eds. Engler A., Prantl K. T.3, Abt. 7-8. Leipzig: Engelmann: pp. 1–62.
436. Harms H., Reiche C. 1895. Plantaginaceae. In Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Eds. Engler A., Prantl K. T. 4, Abt. 3b. Leipzig: Engelmann: pp. 363-373.
437. Hart, K.H., Cox, P.A. 1995. Dispersal ecology of *Nuphar luteum* (L.) Sibthorp & Smith: abiotic seed dispersal mechanisms. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 119(1): 87–100. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1995.tb00732.x>
438. Harthman V. C., Souza L. A., Lucas E. J. 2018. Characters of the inferior ovary of *Myrteae* (*Myrtaceae*) and their implication in the evolutionary history of the tribe. *Australian Systematic Botany*, 31: 252–261. <https://doi.org/10.1071/SB17059>.
439. Hartl D. 1956. Morphologische Studien am Pistill der Scrophulariaceen . Österreichische Botanische Zeitschrift (= Plant Systematics and Evolution). 103: 185-242. <https://doi.org/10.1007/BF01279234>
440. Hartl D. 1962. Die morphologische Natur und Verbreitung des Apicalseptums. Analyse einer bisher unbekannten Gestaltungsmöglichkeit des Gynoeceums. Beiträge zu Biologie der Pflanzen, 37: 241-330.
441. Hartmann H.E.K. 1993. Aizoaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 2. Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families. Eds. K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 37–69.

442. Hautegeim T. V., Waters A. J., Goodrich J., Nowack M. K. 2015. Only in dying, life: Programmed cell death during plant development. *Trends in Plant Science*, 20(2): 102–113. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2014.10.003>.
443. Haynes, R.R., Holm-Nielsen, L.B., Les, D.H. 1998a. Najadaceae. In: The Families and Genera of Vascular Plants, vol. 4. Flowering Plants. Monocotyledons. Ed. Kubitzki, K. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 301-306. https://doi.org/10.1007/978-3-662-03531-3_34
444. Haynes, R.R., Les, D.H., Holm-Nielsen, L.B. 1998b. Scheuchzeriaceae. In: The Families and Genera of Vascular Plants, vol. 4. Flowering Plants. Monocotyledons. Ed. Kubitzki, K. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 449-451. https://doi.org/10.1007/978-3-662-03531-3_43
445. He, D., Biswas, S.R., Xu, M.-S., Yang, T.-H., You, W.-H., Yan, E.-R. 2021. The importance of intraspecific trait variability in promoting functional niche dimensionality. *Ecography*, 44(3): 380-390. <https://doi.org/10.1111/ecog.05254>
446. Hegelmaier, F. 1864. Monographie der Gattung *Callitriche*. Stuttgart: Ebner & Seubert.
447. Heinricher E. 1892. Biologische Studien am der Gattung *Lathraea*. Sitzungberichte der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, 101, pp. 423–477. https://www.zobodat.at/pdf/SBAWW_101_0423-0477.pdf
448. Herrera F., Mitchell J. D., Pel S. K., Collinson M. E., Daly D. C., Manchester S.R. 2018. Fruit morphology and anatomy of the spondioid Anacardiaceae. *The Botanical Review*. 84(4): 315–393. <https://doi.org/10.1007/s12229-018-9201-1>
449. Herrera-Ubaldo H., de Folter S. 2022. Gynoecium and fruit development in *Arabidopsis*. *Development*, 149(5): dev200120. <https://doi.org/10.1242/dev.200120>
450. Hertel R.J.G. 1959. Contribuições para a fitologia teórica II. Algumas concepções na carpologia. *Humanitas*, Curitiba 4: 1–43.

451. Hilger H.H. 1984. Wachstum und Ausbildungsformen des Gynoeceums von *Rochelia* (Boraginaceae). *Plant Systematics and Evolution*. 146(1/2): 123–139.
452. Hilger H.H. 1992. Morphology of *Heliotropium* (Boraginaceae) dispersal units. *Bot. Acta* 105(5): 387–393. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1992.tb00318.x>
453. Hilger H.H. 2014. Ontogeny, morphology, and systematic significance of glochidiate and winged fruits of Cynoglosseae and Eritrichieae (Boraginaceae). *Plant Diversity and Evolution*. 131(3):167–214. <https://doi.org/10.1127/1869-6155/2014/0131-0080>
454. Hilger H.H. Hoppe, J.R. 1996. Die morphologische Vielfalt der generativen Diasporen – Präsentation eines Lehr- und Lernschemas. *Feddes Repertorium*. 106(5-8): 503-513. <https://doi.org/10.1002/fedr.19961060519>
455. Ho A., Costea M. 2018. Diversity, evolution and taxonomic significance of fruit in *Cuscuta* (dodder, Convolvulaceae); the evolutionary advantages of indehiscence. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 32: 1–17. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.02.001>
456. Hofmann M. 1999. Flower and fruit development in the genus *Phacelia* (Phacelieae, Hydrophyllaceae): characters of systematic value. *Systematics and Geography of Plants*. 68(1/2): 203–212. <https://doi.org/10.2307/3668601>, <https://www.jstor.org/stable/3668601>
457. Hofmann M., Walden G.K., Hilger H.H., Weigend M. Hydrophyllaceae. 2016. In: *The Families and Genera of Vascular Plants*, vol 14. Flowering Plants. Eudicots. Eds. Kadereit, J., Bittrich, V. Springer, Cham. Pages, pp. 221-238.
458. Hofmann U. 1994. Flower Morphology and Ontogeny. In: *Caryophyllales*. Eds. Behnke, HD., Mabry, T.J. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 123-166. https://doi.org/10.1007/978-3-642-78220-6_7
459. Hofmann U., Bittrich V. 2016. Caprifoliaceae (with *Zabelia* incert. sed.). In: *The Families and Genera of Vascular Plants*, vol 14. Flowering Plants. Eudicots. Eds. Kadereit, J., Bittrich, V. Springer, Cham, pp. 117-129. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4_7

460. Hong, D.-Y., Wang, Q. 2015. A new taxonomic system of the Campanulaceae s. str. *Journal of Systematics and Evolution*, 53(3): 203-209. <https://doi.org/10.1111/jse.12132>.
- Horbens M., Gao J., Neinhuis C. 2014. Cell differentiation and tissue formation in the unique fruits of devil's claws (Martyniaceae). *American Journal of Botany*. 101(6): 914–924. <https://doi.org/10.3732/ajb.1400006>
461. Hrabovský M. 2022. Slovenská terminológia kvetu viktórie. *Acta Botanica Universitatis Comenianae*. 60: 11-15.
462. Hrabovský M., Randáková Z., Rendeková A., Mičieta K. 2017. Classification of fruits of vascular plants – news in morphology and slovak nomenclature. *Acta Botanica Universitatis Comenianae*. 52: 71-83.
463. Huber H. 1993. Aristolochiaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 2. Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families. Eds. K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 129–137.
464. Huber H. 1998. Dioscoreaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 3. Flowering plants: Monocotyledons: Lilianae (except Orchidaceae). Ed. Kubitzki K. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 216–172. https://doi.org/10.1007/978-3-662-03533-7_28
465. Hufford L. 2001. Ontogeny and morphology of the fertile flowers of Hydrangea and allied genera of tribe Hydrangeeae (Hydrangeaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 137: 139-187. <https://doi.org/10.1006/boj1.2001.0475>
466. Hufford L. 2004. Hydrangeaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 6. Flowering plants. Dicotyledons: Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales. Ed. K.Kubitzki. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 202-215. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-07257-8>.
467. Huss J. C., Antreich S. J., Felhofer M., Mayer K., Eder M., dos Santos A. C. V. D., Ramer G., Lendl B., Gierlinge N. 2023. Hydrolyzable tannins are

- incorporated into the endocarp during sclerification of the water caltrop *Trapa natans*. *Plant Physiology*. 194(1): 94-105. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiad408>.
468. Hussein S. R., Kawashty S. A., Tantawy M. E., Saleh N. A. M. 2009. Chemosystematic studies of *Nitraria retusa* and selected taxa of *Zygophyllaceae* in Egypt. *Plant Systematics and Evolution*, 277: 251–264. <https://doi.org/10.1007/s00606-008-0108-x>
469. Hutchinson, J. 1964. The families of flowering plants. Vol. 1. Dicotyledons. Vol. 2. Monocotyledons. 2nd ed. Oxford: Clarendon, 792 pp.
470. Ickert-Bond S. M., Pigg K.B., Wen J. 2005. Comparative infructescence morphology in *Liquidambar* (Altingiaceae) and its evolutionary significance. *American Journal of Botany*. 92(8): 1234-1255. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.8.1234>
471. Ickert-Bond S. M., Gerrath J., Wen J. 2014. Gynoecial structure of *Vitales* and implications for the evolution of placentation in the Rosids. *International Journal of Plant Sciences*, 175(9): 998–1032. <https://doi.org/10.1086/678086>.
472. Igersheim, A. Buzgo M., Endress, P.K. 2001. Gynoecium diversity and systematics in basal monocots. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 136(1): 1–65, <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2001.tb00555.x>
473. Igersheim, A., Endress, P.K. 1997. Gynoecium diversity and systematics of the Magnoliales and winteroids. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 124: 213–271. <https://doi.org/10.1111/J.1095-8339.1997.TB01792.X>
474. Igersheim, A., Endress, P.K. 1998. Gynoecium diversity and systematics of the paleoherbs. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 127(4): 289–370. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1998.tb02102.x>
475. Ihlenfeld H.-D. 2004a. Martyniaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 7. Flowering plants. Eudicots: Lamiales (except Acanthaceae including Avicenniaceae). Ed. Kadereit J.W. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 283-288. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-18617-2>
476. Ihlenfeld H.-D. 2004b. Pedaliaceae In: The families and genera of vascular plants. Vol. 7. Flowering plants. Eudicots: Lamiales (except Acanthaceae

- including Avicenniaceae). Ed. Kadereit J.W. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 307-322. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-18617-2>
477. Islam, M., Gottlieb A., Maher M., Scher J., Redford A. J. 2024. Fruit and Seed Family ID, Ed. 2. USDA APHIS PPQ Identification Technology Program. Fort Collins, CO. [Accessed 25-01-2025] https://idtools.org/seed_families
478. Jachuła J., Konarska A., Denisow B. 2018. Micromorphological and histochemical attributes of flowers and floral reward in *Linaria vulgaris* (Plantaginaceae). *Protoplasma*. 255: 1763–1776. <https://doi.org/10.1007/s00709-018-1269-2>
479. Jacobs B., Huysmans S., Smets E. 2010a. Evolution and systematic value of fruit and seed characters in Adoxaceae (Dipsacales). *Taxon* 59: 850–866.
480. Jacobs B., Bell C., Smets E. 2010b. Fruits and seeds of the Valeriana clade (Dipsacales): Diversity and evolution. *International Journal of Plant Sciences*. 171: 421–434. <https://doi.org/10.1086/651243>.
481. Jacobs B., Donoghue M.J., Bouman F., Huysmans S., Smets E. 2008. Evolution and phylogenetic importance of endocarp and seed characters in *Viburnum* (Adoxaceae). *International Journal of Plant Sciences*. 169: 409–431.
482. Jacquin N.J. von 1774. *Florae Austriacae, sive, Plantarum selectarum in Austriae archiducatu sponte crescentium icones, ad vivum coloratae, et descriptionibus, ac synonymis illustratae* (1773-1778). *Fl. Austriac.* vol. 2. p.12, tabula 118. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.457>. Retrieved from: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/9676#page/139/mode/1up>
483. Janson C. 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. *Science* 219(4581): 187-189. <https://doi.org/10.1126/science.219.4581.187>.
484. Janzen D.H. 1983. Physiological ecology of fruits and their seeds: physiological plant ecology. In: *Encyclopedia of plant physiology*. Eds. O.L. Lange P.S. Nobel C.B. Osmond and H. Ziegler. Springer, Berlin. pp. 625-655. https://doi.org/10.1007/978-3-642-68153-0_17

485. Jeiter J., Staedler Y. M., Schönenberger J., Weigend M., Luebert F. 2018. Gynoecium and fruit development in *Heliotropium* Sect. *Heliothamnus* (Heliotropiaceae). *International Journal of Plant Sciences*. 179(4): 275-286. <https://doi.org/10.1086/696219>
486. Jeiter J., Smets E. 2023. Integrating comparative morphology and development into evolutionary research. *Taxon*. 72: 724–732.
487. Jeiter J., Smets E. 2024. Comparative morphology at a crossroads. *American Journal of Botany*. e16392: 1-4. <https://doi.org/10.1002/ajb2.16392>
488. Jeiter J., Smets E. 2025. A guide to collecting samples for flower and fruit developmental studies. *Ecological Solutions and Evidence*, 6: e70047. <https://doi.org/10.1002/2688-8319.70047>
489. Jeon Y.C., Jang T.-S. Hong S.-P. 2020. Nutlet morphology in the tribe Elsholtzieae (Lamiaceae). *Nordic Journal of Botany*. 38(8): <https://doi.org/10.1111/njb.02677>.
490. Jordaan, L. A., Johnson, S. D., Downs, C. T. 2011. The role of avian frugivores in germination of seeds of fleshy-fruited invasive alien plants. *Biological Invasions*, 13: 1917–1930. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-0013-z>
491. Jordano P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *The American Naturalist*. 129(5): 657-667. <https://doi.org/10.1086/284665>
492. Jordano P. 2000. Fruits and frugivory. In: *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. 2nd ed. Ed. M. Fenner. Commonwealth Agricultural Bureau International. Wallingford, England. Pp. 125-165. <https://doi.org/10.1079/9780851994321.0125>.
493. Jordano P., Bascompte J., Olesen J.M. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecol. Lett.* 6(1): 69–81. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00403.x>
494. Juan R., Pastor J., Fernández I. 1996. Estudio de microcaracteres en frutos y semillas de *Antirrhinum* L. (Scrophulariaceae). *Acta Botanica Gallica*, 143(2–3): 181–190. <https://doi.org/10.1080/12538078.1996.10515338>

495. Juan R, Fernandez I, Pastor J. 1997a. Systematic consideration of microcharacters of fruits and seeds in the genus *Verbascum* (Scrophulariaceae). *Annals of Botany* 80: 591-598. <https://doi.org/10.1006/anbo.1997.0472>
496. Juan R, Fernandez I, Pastor J. 1997b. Observaciones de frutos y semillas al MEB y MO de *Chaenorrhinum* (DC.) Reichenb. en el suroeste de España . *Lagascalia* 20(1): 117-128. <https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1188>
497. Juan R., Fernandez I., Pastor J. 1998. Aportacion de la morfologolia y anatomia de frutos y semillas del genero *Digitalis* L. en el suroeste de España . *Lazaroa* 19: 17-28. <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=67889>
498. Juan R., Fernandez I., Pastor J. 1999. Morphological and anatomical studies on *Linaria* species from South-west Spain: Fruits. *Annals of Botany* 84: 21-31. <https://doi.org/10.1006/anbo.1999.0892>
499. Juan R, Pastor J., Fernandez I. 2000. SEM and light microscope observations on fruit and seeds in Scrophulariaceae from Southwest Spain and their systematic signicance. *Annals of Botany* 86: 323-338. <https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1188>
500. Judd W. S., Campbell C. S., Kellogg E. A., Stevens P. F., Donoghue M. J. 2002. *Plant Systematics: A Phylogenetic Approach*, 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 576 pp.
501. Junghans T. 2004. Zur Diasporenausbreitung von *Cymbalaria muralis* (Scrophulariaceae). Braunschweig: 19 p. [available online at: http://digisrv-1.biblio.etc.tu-bs.de:8080/docportal/receive/DocPortal_document_00001637]
502. Junghans T. 2008. Aspects of dispersal in *Cymbalaria muralis* (Scrophulariaceae). *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 127(3): 289-298. <https://doi.org/10.1127/0006-8152/2008/0127-0001> [available online at: http://www.schweizerbart.de/papers/pde/detail/127/52904/Aspects_of_dispersal_in_Cymbalaria_muralis_Scrophulariaceae]

503. Kadereit G. Menyanthaceae. 2007. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 8. Flowering plants. Eudicots: Asterales. Eds. J.W. Kadereit, C.Jeffrey. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 599-604.
504. Kadereit J. W., Körner C., Kost B., Sonnewald U. 2014. Strasburger Lehrbuch der Pflanzenwissenschaften, 37. Auflage, Springer, Berlin Heidelberg? 919 pp. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-54435-4>
505. Kadereit J.W. 1993. Papaveraceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 2. Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families. Eds. K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 494–505.
506. Kadluczka D., Grzebelus E. 2022. Comparative fruit morphology and anatomy of wild relatives of carrot (*Daucus*, Apiaceae). Agriculture. 12: 2104. <https://doi.org/10.3390/agriculture12122104>
507. Kalkman C. 2004. Rosaceae. In: The Families and Genera of Vascular Plants, vol. 6. Flowering Plants. Dicotyledons. Ed. K.Kubitzki, Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 343-386. https://doi.org/10.1007/978-3-662-07257-8_39
508. Kamienski F. 1895. Lentibulariaceae. In: Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Eds. Engler A., Prantl K. T. 4, Abt. 3b. Leipzig: Engelmann: pp. 108-123.
509. Kaplan D.R. 1967. Floral morphology, organogenesis and interpretation of the inferior ovary in *Downingia bacigalupii*. American Journal of Botany. 54(10): 1274–1290. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1967.tb10765.x>
510. Kaplan D.R. 1971. On the value of comparative development in phylogenetic studies. Phytomorphology. 21(2-3): 134-140.
511. Karimi, S., Hemami, M. R., Tarkesh Esfahani, M., Baltzinger, C. 2020. Endozoochorous dispersal by herbivores and omnivores is mediated by germination conditions. BMC Ecology, 20: 49. <https://doi.org/10.1186/s12898-020-00317-3>
512. Karremans A.P., Watteyn C., Scaccabarozi D, Pérez-Escobar O.A., Bogarín D. 2023. Evolution of Seed Dispersal Modes in the Orchidaceae: Has the Vanilla

- Mystery Been Solved? Horticulturae. 9: 1270.
<https://doi.org/10.3390/horticulturae9121270>
513. Kaul R.B. 1968. Floral morphology and phylogeny in the Hydrocharitaceae. *Phytomorphology* 18: 13-35.
514. Kellogg E.A. 2015a. Flower Structure. In: Flowering Plants. Monocots. The Families and Genera of Vascular Plants, vol 13. Ed. K. Kubitzki, Springer, Cham, pp. 39-43. https://doi.org/10.1007/978-3-319-15332-2_3
515. Kellogg E.A. 2015b. Fruit and Seed. In: Flowering Plants. Monocots. The Families and Genera of Vascular Plants, vol. 13. Ed. K. Kubitzki, Springer, Cham, pp. 69-76. https://doi.org/10.1007/978-3-319-15332-2_7
516. Keng H. 1993. Schisandraceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 2. Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families. Eds. K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 589–591.
517. Kessler P.J.A. 1993. Annonaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 2. Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families. Eds. K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 93–128.
518. Kessler P.J.A. 1993. Menispermaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 2. Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families. Eds. K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 402–418.
519. Khafagi A. A. F., El-Ghamery A. A., Ghaly O. N., Ragab O. G. 2018. Fruit and seed morphology of some species of Solanaceae. *Taeckholmia*, 38: 123-140. <https://www.researchgate.net/publication/329415546>
520. Kindermann V. 1911. Zur Frucht- und Samenbiologie der Gattung *Campanula*. *Naturwissenschaftliche Wochenschrift (Naturwiss. Wschr)* 10/26, 47: 742–745. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/17870#page/5/mode/1up>

521. Kirchoff B.K. 2001. Character description in phylogenetic analysis: insights from Agnes Arber's concept of the plant . *Annals of Botany*, 88(6): 1203–1214. <https://doi.org/10.1006/anbo.2001.1437>
522. Kirkbride J.H., Jr., Gunn C.R., Dallwitz M.J. 2000 onwards. Family guide for fruits and seeds: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. Version: 12th April 2021. delta-intkey.com. [Accessed on 25-01-2025].
523. Kirkbride J.H., Jr., Gunn C.R., Weitzman A.L., Dallwitz M.J., and Thiele K.R. 2024. Fruits and Seeds of Legume Genera of the World Version 2. USDA APHIS PPQ Identification Technology Program. Fort Collins, CO. [Accessed 09.01.2025] <https://idtools.org/fabaceae>
524. Kleyer M., Bekker R. M., Knevel I. C., Bakker J. P., Thompson K., Sonnenschein M. P., Poschlod P., van Groenendael J. M., Klimeš L., Klimešova J., Klotz S., Rusch G. M., Hermy M., Adriaens D., Boedeltje G., Bossuyt B., Dannemann A., Endels P., Götzenberger L., Hodgson J. G., Jackel A.-K., Kühn I., Kunzmann D., Ozinga W. A., Römermann C., Stadler M., Schlegelmilch J., Steendam H. J., Tackenberg O., Wilmann B., Cornelissen J. H. C., Eriksson O., Garnier E., Peco B. 2008. The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology*. 96: 1266–1274. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01430.x>
525. Klimešová J., Danihelka J., Chrtěk J., de Bello F., Herben T. 2017: CLO-PLA: a database of clonal and bud bank traits of Central European flora . *Ecology* 98: 1179.
526. Klimešová J., de Bello F. 2009. CLO-PLA: the database of clonal and bud bank traits of Central European flora. *Journal of Vegetation Science* 20: 511-516.
527. Klimešová J., Klimeš L. CLO-PLA3 – database of clonal growth of plants from Central Europe. <http://clopla.butbn.cas.cz/> [Accessed on 25.07.2025]
528. Knapp, S. 2002. Tobacco to tomatoes: a phylogenetic perspective on fruit diversity in the Solanaceae. *J. Exp. Bot. Journal of Experimental Botany* 53(377): 2001-2022. <https://doi.org/10.1093/jxb/erf068>

529. Knoblauch E. 1897. Oleaceae. In: Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Eds. Engler A., Prantl K. T. 4, Abt. 2. Leipzig: Engelmann: pp. 1-16.
530. Köhler E. 2007. Buxaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 9. Flowering Plants. Eudicots. Ed. K. Kubitzki. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 40-47.
531. Kordyum E. L., Kravets H. A. 2021. Evolutionary patterns of the internal structures of generative organs in angiosperm plants. In: *Plant Reproductive Ecology – Recent Advances*. Eds. A. Rustagi, B. Chaudhry, IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.100593>
532. Krasylenko Y., Teixeira-Costa L., Sosnovsky Y. et al. 2024. Persephone's Flower: ecology and development of *Lathraea squamaria* (Orobanchaceae), an unusual root holoparasitic plant. Authorea. Preprint. December 16, <https://doi.org/10.22541/au.173437058.81094111/v1>
533. Krasylenko Y.A., Janošíková K., Kukushkin O.V. 2017. Juniper dwarf mistletoe (*Arceuthobium oxycedri*) in the Crimean Peninsula: novel insights into its morphology, hosts, and distribution. *Botany*, 95: 897–911. <http://dx.doi.org/10.1139/cjb-2016-0289>
534. Krasylenko Yu.A., Gleb R.Yu., Volutsa O.D. 2019. *Loranthus europaeus* (Loranthaceae) in Ukraine: an overview of distribution patterns and hosts. *Ukrainian Botanical Journal*, 76(5): 406–417. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj76.05.406>
535. Kubitzki, K. 1993a. Betulaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. II. Flowering Plants. Dicotyledons. Ed. K. Kubitzki, Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 152-157.
536. Kubitzki, K. 1993b. Calycanthaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 2. Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families. Eds. K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 197–199.
537. Kubitzki, K. 1993c. Platanaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 2. Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and

Caryophyllid Families. Eds. K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 521–522.

538. Kubitzki K. 1993d. Plumbaginaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 2. Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families. Eds. K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 523–530.

539. Kubitzki, K. 1998a. Agapanthaceae. In: The families and genera of vascular plants. III. Flowering plants: Monocotyledons: Liliaceae (except Orchidaceae). Ed. K. Kubitzki, Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 58–60. https://doi.org/10.1007/978-3-662-03533-7_7

540. Kubitzki, K. 1998b. Hostaceae. In: The families and genera of vascular plants. III. Flowering plants: Monocotyledons: Liliaceae (except Orchidaceae). Ed. K. Kubitzki, Springer, Berlin, Heidelberg, pp. –260. https://doi.org/10.1007/978-3-662-03533-7_34

541. Kubitzki, K. 1998c. Typhaceae. In: The Families and Genera of Vascular Plants, vol. 4. Flowering Plants: Monocotyledons. Ed. K. Kubitzki, Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 457–461. https://doi.org/10.1007/978-3-662-03531-3_46

542. Kubitzki, K., Rudall, P. J. 1998. Asparagaceae. In: The families and genera of vascular plants. III. Flowering plants: Monocotyledons: Liliaceae (except Orchidaceae). Ed. K. Kubitzki, Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 125–129. https://doi.org/10.1007/978-3-662-03533-7_15

543. Kubitzki K. 2003a. Droseraceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 5. Flowering plants. Dicotyledons: Malvales, Capparales and non-betalain Caryophyllales. Eds. K. Kubitzki, C. Bayer. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 198–202.

544. Kubitzki K. 2003b. Frankeniaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 5. Flowering plants. Dicotyledons: Malvales, Capparales and non-betalain Caryophyllales. Eds. K. Kubitzki, C. Bayer. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 209–212.

545. Kubitzki K. 2004. Cornaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 6. Flowering plants. Dicotyledons: Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales. Ed. K.Kubitzki. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 82-90. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-07257-8>.
546. Kubitzki K. 2007. Haloragaceae. In: *The families and genera of vascular plants*. Vol. 9. Flowering Plants. Eudicots. Ed.K. Kubitzki. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 184-190.
547. Kubitzki K., Kallunki J.A., Duretto M., Wilson P. G. 2011. Rutaceae. In: The Families and Genera of Vascular Plants, Vol.10. Ed. K. Kubitzki, pp. 276–356. Springer, New York. https://doi.org/10.1007/978-3-642-14397-7_16
548. Kühn U. 1993. Chenopodiaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 2. Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families. Eds. K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 253–280.
549. Kuijt J., Hansen B. 2015a. Fruits, Seeds and Seedlings. In: The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 12. Flowering Plants. Eudicots. Santalales, Balanophorales. Eds. J. Kuijt, B. Hansen. Cham; Heidelberg: Springer. pp. 21–23. https://doi.org/10.1007/978-3-319-09296-6_4.
550. Kuijt J., Hansen B. 2015b. Loranthaceae. In: The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 12. Flowering Plants. Eudicots. Santalales, Balanophorales. Eds. J. Kuijt, B. Hansen. Cham; Heidelberg: Springer, pp. 73–119. https://doi.org/10.1007/978-3-319-09296-6_14
551. Kuijt J., Hansen B. 2015c. Santalaceae. In: The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 12. Flowering Plants. Eudicots. Santalales, Balanophorales. Eds. J. Kuijt, B. Hansen. Cham; Heidelberg: Springer, pp. 143–165. https://doi.org/10.1007/978-3-319-09296-6_19
552. Kuijt J., Hansen B. 2015d. Viscaceae. In: The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 12. Flowering Plants. Eudicots. Santalales, Balanophorales. Eds. J. Kuijt, B. Hansen. Cham; Heidelberg: Springer, pp. 169–185. https://doi.org/10.1007/978-3-319-09296-6_21

553. Kumari, D.S. 1986. Evolution of floral nectary in Lamiaceae. *Proc. Indian Acad. Sci.* 96: 281–288 <https://doi.org/10.1007/BF03053249>
554. Kuriyama H., Fukuda H. 2003. Developmental programmed cell death in plants. *Current opinion in plant biology*, 5(6): 568–573. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(02\)00305-9](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(02)00305-9).
555. Kuzoff R.K., Hufford L., Soltis D.E. 2001. Structural homology and developmental transformations associated with ovary diversification in *Lithophragma* (Saxifragaceae). *American Journal of Botany*. 88(2): 196-205.
556. Kytövuori I. 1972. The Alpinae group of the genus *Epilobium* in northernmost Fennoscandia. A morphological, taxonomical and ecological study. *Ann. Bot. Fennici*. 9: 163–203.
557. Laczkó-Zöld E., Komlósi A., Varga E., Papp N. 2019. Comparative histological evaluation of the fruit of *Ribes nigrum* and *Ribes rubrum*. *Acta Biologica Marisiensis*, 2(2): 5–14. <https://doi.org/10.2478/abmj-2019-0006>
558. Lagomarsino L. P., Antonelli A., Muchhala N., Timmermann A., Mathews S., Davis C. C. 2014. Phylogeny, classification, and fruit evolution of the species-rich Neotropical bellflowers (*Campanulaceae: Lobelioideae*). *American Journal of Botany*, 101(12): 2097–2112. <https://doi.org/10.3732/ajb.1400339>
559. Lammers T.G. 2007. Campanulaceae. The families and genera of vascular plants. Ed. by K. Kubitzki. VIII, Flowering plants - Eudicots : Asterales. Berlin: Springer, pp. 26–56.
560. Latowski K., Toma C., Dąbrowska M., Zviedre E. 2014. Taxonomic features of fruits and seeds of *Nymphaea* and *Nuphar* taxa of the Southern Baltic region. *Limnological Review*. 14(2): 83-91.
561. Latowski, K., Szkudlarz, P., Toma C. 2015. Morfologia, anatomia i taksonomia owoców i nasion: Bibliografia polskich prac karpologicznych z komentarzem / Prace Zakładu Taksonomii Roślin UAM w Poznaniu – Publications of the Department of Plant Taxonomy of the Adam Mickiewicz University in Poznań, 19, Poznań (in Polish and English). <https://www.researchgate.net/publication/283296456>

562. Leinfellner, W. 1941. Über den unterständigen Fruchtknoten und einige Bemerkungen über den Bauplan des verwachsenblättrigen Gynözeums an sich. *Botanisches Archiv*, 42(1): 1–43.
563. Leinfellner, W. 1950. Der Bauplan des synkarpen Gynözeums. *Österreichische botanische Zeitschrift*, 97: 403–436.
<https://doi.org/10.1007/BF01763317>
564. Leinfellner, W. 1956. Zur Morphologie des Gynözeums von *Berberis*. *Österreichische botanische Zeitschrift*, 103(5): 600–612.
565. Leinfellner, W. 1962. Über die Variabilität der Blüten von *Tofieldia calyculata*. III. Zusammenfassende Übersicht der vorgefundenen Abweichungen. *Österreichische botanische Zeitschrift*, 109(4/5): 395–430.
566. Leinfellner, W. 1966. Über die Karpelle verschiedener Magnoliales. III. *Schisandra* (Schisandraceae). *Österreichische botanische Zeitschrift*, 113(5): 563–569.
567. Leinfellner, W. 1967. Über die Karpelle verschiedener Magnoliales. IV. *Magnolia* und *Michelia* (Magnoliaceae). *Österreichische botanische Zeitschrift*, 114(1): 73–83.
568. Leinfellner, W. 1969a. Über die Karpelle verschiedener Magnoliales. VIII. Überblick über alle Familien der Ordnung. *Österreichische botanische Zeitschrift*, 117: 107–127.
569. Leinfellner, W. 1969b. Über peltate Karpelle, deren Schlauchteil aussen vom Ventralspalt unvollkommen aufgeschlitzt ist. *Österreichische botanische Zeitschrift*, 117: 276–283.
570. Leinfellner, W. 1972. Zur Morphologie des Gynözeums der *Polygalaceen*. *Österreichische botanische Zeitschrift*, 120: 51–76.
571. Leins P. 1964. Das zentripetale und zentrifugale Androeceum. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 77: 22–26.
572. Leins P. 1975. Die Beziehungen zwischen multistaminalen und einfachen Androceen. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, 96: 231–237.

573. Leins P., Erbar C. 1985: Zur frühen Entwicklungsgeschichte des Apiaceen-Gynoeceums. Ein Beitrag zur Entmythologisierung des unterständigen Fruchtknotens. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*. 106: 53-60.
574. Leins P., Erbar C. 2000. Blüte und Frucht: Aspekte der Morphologie, Entwicklungsgeschichte, Phylogenie, Funktion, Ökologie. Stuttgart: Schweizerbart, 390 S.
575. Leins P., Erbar C. 2004. Hippuridaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 7. Flowering plants. Eudicots: Lamiales (except Acanthaceae including Avicenniaceae). Ed. Kadereit J.W. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 163-166. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-18617-2>
576. Leins P., Erbar C. 2010. Flower and fruit: Morphology, ontogeny, phylogeny, function and ecology. Stuttgart: Schweizerbart, 439 pp.
577. Lengyel S., Gove A. D., Latimer A. M., Majer J. D., Dunn R. R. 2010. Convergent evolution of seed dispersal by ants, and phylogeny and biogeography in flowering plants: A global survey. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12(1): 43-55. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2009.08.001>
578. Leroy J.F. 1955. Étude sur les *Juglandaceae*. A la recherche d'une conception morphologique de la fleur femelle et du fruit. Thèses Faculté des Sciences, de l'Université de Paris. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., sér. B*, 6, 248 p.+31 plates.
579. Les D. H. 1993. Ceratophyllaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 2. Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families. Eds. K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 246–249.
580. Lestiboudois Th. 1853. Carpographie anatomique. C. R. Acad. Sci. Paris, T. 37: 69–74.
581. Lestiboudois Th. 1854a. Carpographie anatomique. C. R. Acad. Sci. Paris, T. 39: pp. 81–88, 218–255.

582. Lestiboudois Th. 1854b. *Carpographie anatomique*. Ann. Sci. Nat. Bot., Sér. 4. T. 2. pp. 223–243.
583. Lestiboudois Th. 1855. *Carpographie anatomique*. Ann. Sci. Nat. Bot., Sér. 4. T. 3. pp. 47–72, 223–253.
584. Levin, S. A., Muller-Landau, H. C., Nathan, R., Chave, J. 2003. The ecology and evolution of seed dispersal: A theoretical perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34: 575– 604.
585. Lev-Yadun, S. 2006. An anatomist and a gentleman: Professor Abraham Fahn at 90. *Israel Journal of Plant Sciences*, 54(4): i-ii. https://doi.org/10.1560/IJPS_54_4_i
586. Lidén M. 1993. *Fumariaceae*. In: *The families and genera of vascular plants*. Vol. 2. Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families. Eds. K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 310–317.
587. Liljegren S. 2010. Phloroglucinol Stain for Lignin, *Cold Spring Harbor Protocols*, 5(1): 1-3. <https://doi.org/10.1101/pdb.prot4954>
588. Lindley J. 1848. *An introduction to botany*. 4th ed. Vol. 2. London: Longman & Co. 427 pp. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.21458>. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/61747#page/451/mode/1up>
589. Linnaeus, C. 1751. *Philosophia Botanica*. Holmiae, Stockholm: G. Kiesewetter. 362 pp. <https://web.archive.org/web/20081120164947/http://www.botanicallatin.org/philbot/pbcont.html>
590. Liu M., Van Wyk B.-E., Tilney P.M. 2003. The taxonomic value of fruit structure in the subfamily Saniculoideae and related African genera (Apiaceae). *Taxon*, 52: 261–270
591. Liu M., Van Wyk B.-E., Tilney P.M. 2004. Ontogeny of the fruits of two anomalous african woody genera, *Polemanniopsis* and *Steganotaenia* (Apiaceae), and their phylogenetic relationship. *Edinburgh Journal of Botany* 60(3): 249–257. <https://doi.org/10.10m/S0960428603000222>

592. Liveri E., Crowl A.A., Cellinese N. 2019. Past, present, and future of *Campanula* (Campanulaceae) systematics – a review. *Botanika Chronika*. 22: 209–222.
593. Locato V., De Gara L. 2018. Programmed cell death in plants: an overview. *Methods in Molecular Biology*, 1743: 1–8. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-7668-3_1
594. Loconte H. 1993. Berberidaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 2. Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families. Eds. K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 147–151.
595. Loizeau, P.A., Savolainen, V., Andrews, S., Barriera, G., Spichiger, R. 2016. Aquifoliaceae. In: The Families and Genera of Vascular Plants, vol 14. Flowering Plants. Eudicots. Eds. Kadereit, J., Bittrich, V. Springer, Cham. pp 31–36. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4_3
596. López-Martínez A. M., Magallón S., von Balthazar, M., Schönenberger J., Sauquet H., Chartier M. 2024. Angiosperm flowers reached their highest morphological diversity early in their evolutionary history. *New Phytologist*. 241(3): 1348–1360. <https://doi.org/10.1111/nph.19389>
597. Lord J. 1999. Fleshy-fruitedness in the New Zealand flora. *Journal of Biogeography* 26: 1249–1253.
598. Lorts C.M., Briggeman T., Sang T. 2008. Evolution of fruit types and seed dispersal: A phylogenetic and ecological snapshot. *Journal of Systematics and Evolution*, 46(3): 396–404. <https://doi.org/10.3724/SP.J.1002.2008.08039>
599. Lososová Z., Axmanová I., Chytrý M., Midolo G., Abdulhak S., Karger D. N., Renaud J., Van Es J., Vittoz P., Thuiller W. 2023. Seed dispersal distance classes and dispersal modes for the European flora. *Global Ecology and Biogeography*, 32: 1485–1494. <https://doi.org/10.1111/geb.13712>
600. Love A.C. 2003. Evolutionary Morphology, Innovation, and the Synthesis of Evolutionary and Developmental Biology. *Biology & Philosophy*. 18: 309–345 <https://doi.org/10.1023/A:1023940220348>

601. Lü T.F., Gao F., Su T.B., Dong Y. 2025. Developmental genetics of fruit diversity in Brassicaceae. *Current Opinion in Plant Biology* 25:85:102707. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2025.102707>.
602. Luebert F., Cecchi L., Frohlich M.W., Gottschling M., Guilliams C. M., Hasenstab-Lehman, K. E., Hilger H. H., Miller J. S., Mittelbach M., Nazaire, M., Nepi, M., Nocentini D., Ober D., Olmstead R. G., Selvi F., Simpson M. G., Sutore K., Valdas, B., Walden G.K., Weigend M. (Boraginales Working Group). 2016. Familial classification of the Boraginales. *Taxon*, 65(3): 502–522. <http://dx.doi.org/10.12705/653.5>
603. Luna M. L., Giudice G. E. Grossi M. A., Gutiérrez D. G. 2017. Development and morphology of the fruit and seed of the hemiparasite genus *Jodina* (*Cervantesiaceae*). *Anales del Jardin Botanico de Madrid*, 74(1): e051. <https://doi.org/10.3989/ajbm.2444>
604. Mabberley D.J. 2011. Meliaceae. In: *The Families and Genera of Vascular Plants*, Vol.10. Flowering Plants. Eudicots. Ed. K. Kubitzki, Springer, New York. pp. 185–211. https://doi.org/10.1007/978-3-642-14397-7_13
605. Macdonald, A. D., Sattler R. 1973. Floral development of *Myrica gale* and the controversy over floral concepts. *Canadian Journal of Botany*, 51: 1965–1975. <https://doi.org/10.1139/b73-251>.
606. Maddala S., Aluri J.S.R. 2019. Pollination ecology of the species *Mollugo cerviana* (L.) Ser. (Molluginaceae). *Transylvanian Review of Systematical and Ecological Research*, 21(2): 13–22. <https://doi.org/10.2478/trser-2019-0009>
607. Magin N. 1977. Das Gynoeceum der Apiaceae – Modell und Ontogenie. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 90: 53–66.
608. Magnus P. 1889. Najadaceae. In: *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. T. 2, Abt 1. Eds. H.G.A. Engler, K.A.E. Prantl. Leipzig: Engelmann, pp. 214-218. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.4635>
609. Mangla Y., Tandon R., Goel S., Raina S.N. 2013. Structural organization of the gynoecium and pollen tube path in Himalayan sea buckthorn, *Hippophae*

- rhamnoides* (*Elaeagnaceae*). *AoB PLANTS*, 5, plt015; <https://doi.org/10.1093/aobpla/plt015>
610. Mannig W.E. 1978. The classification within the *Juglandaceae*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 65(4): 1058–1087. <https://doi.org/10.2307/2398782>
611. Mansion G., Parolly G., Crowl A.A., Mavrodiev E., Cellinese N., et al. How to handle speciose clades? Mass Taxon-Sampling as a strategy towards illuminating the natural history of *Campanula* (*Campanuloideae*). *PLoS ONE*, 2012: 7(11); 23 p. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0050076>
612. Marcussen Th., Meseguer A. S. 2017. Species-level phylogeny, fruit evolution and diversification history of *Geranium* (*Geraniaceae*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 110: 134–149. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.03.012>.
613. Masullo F.A., Siqueira S.F.H., Barros C. F., Bovini M.G., De Toni K.L.G. 2020. Fruits of neotropical species of the tribe *Malveae* (*Malvoideae* – *Malvaceae*): macro- and micromorphology. *Acta Botanica Brasilica*, 34(2): 1-12. <https://doi.org/10.1590/0102-33062019abb0293>
614. Matthews M.L., Endress P.K. 2005. Comparative floral structure and systematics in *Celastrales* (*Celastraceae*, *Parnassiaceae*, *Lepidobotryaceae*). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 149(2): 129–194. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2005.00445.x>
615. Mayer, V. 2016. Dipsacaceae (inclusive *Triplostegia*). In: The Families and Genera of Vascular Plants, vol 14. Flowering Plants. Eudicots. Eds. Kadereit, J., Bittrich, V. Springer, Cham. pp. 145-163. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4_11
616. McGlone M.S., Richardson S.J. 2022. Sexual systems in the New Zealand angiosperm flora, *New Zealand Journal of Botany*, 61(4): 201-231. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2022.2118613>
617. McLaughlin H. M., Lü T.-F., Natarajan B., Østergaard L., Dong Y. 2025. Conserved roles of ETT and ARF4 in gynoecium development in *Brassicaceae*

- with distinct fruit shapes. *Development*. 152(3): DEV204263.
<https://doi.org/10.1242/dev.204263>
618. Medan D., Schirarend C. 2004. Rhamnaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. V. Flowering Plants. Eudicots. Ed. K. Kubitzki, Berlin, Heidelberg: Springer, pp.320–338.
619. Meerow, A. W., Snijman, D. A. 1998. Amaryllidaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 3. Flowering plants: Monocotyledons: Lilianae (except Orchidaceae). Ed. K. Kubitzki, Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 83–110.
<https://doi.org/10.1007/978-3-662-03533-7>
620. Metcalfe, C.R., Chalk, L. 1957. *Anatomy of the dicotyledons Vol I*. Oxford: Clarendon Press, 806 pp.
621. Mirbel (Brisseau-Mirbel) C.F. de. 1815. *Elémens de physiologie végétale et de botanique*. Paris. Chez Magimel. 924 pp.
<https://www.biodiversitylibrary.org/item/194111#page/77/mode/1up>
622. Mirbel C.F. Brisseau de. 1813. Nouvelle classification des fruits. *Nouveau bulletin des sciences (Société philomathique de Paris)*. 3(71): 313-319.
<https://www.biodiversitylibrary.org/item/99186#page/337/mode/1up>
623. Morales-Briones D.F., Kadereit G., Tefarikis D.T., Moore M.J., Smith S.A., Brockington S.F., Timoneda A., Yim W.C., Cushman J.C., Yang Y. 2021. Disentangling sources of gene tree discordance in phylogenomic data sets: testing ancient hybridizations in *Amaranthaceae* s. l. *Systematic Biology*, 70(2): 219–235.
<http://doi.org/10.1093/sysbio/syaa066>
624. Morozowska M., Woźnicka A., Kujawa M. 2012. Microstructure of fruits and seed of selected species of Hydrangeaceae (Cornales) and its systematic importance. *Acta Sci. Pol., Hortorum Cultus*. 11(4): 17-38.
625. Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. 1999. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Kyiv, M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, xxiii + 345 pp.

626. Mosyakin S.L., Mosyakin A.S. 2021. Lockdown botany 2020: some noteworthy records of alien plants in Kyiv City and Kyiv Region. *Ukrainian Botanical Journal*, 78(2): 96–111. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.02.096>
627. Motley T. J., Wurdack K. J., Delprete P. G. 2005. Molecular systematics of the *Catesbaeae-Chiococceae* complex (*Rubiaceae*): flower and fruit evolution and biogeographic implications. *American Journal of Botany*, 92(2): 316–329. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.2.316>
628. Mourad M. M., Abdel-Hameed U. K., Mariam I. H., Tantawy M. E. 2015. Diversity and evolutionary trends in the floral characters of some taxa of Scrophulariaceae sensu lato. *Adansonia*, ser. 3, 37(1): 149-159. <http://dx.doi.org/10.5252/a2015n1a10>
629. Muehlhausen A., Lenser T., Mummenhoff K., Theissen G. 2013. Evidence that an evolutionary transition from dehiscent to indehiscent fruits in *Lepidium* (*Brassicaceae*) was caused by a change in the control of valve margin identity genes. *Plant Journal*, 73(5): 824–835. <https://doi.org/10.1111/tpj.12079>.
630. Müller-Schneider, P., Lhotská, M. 1971. Zur Terminologie der Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 6(4): 407–417. <https://doi.org/10.1007/BF02852497>
631. Nevo, O., Ayasse, M. 2020. Fruit Scent: Biochemistry, Ecological Function, and Evolution. In: *Co-Evolution of Secondary Metabolites*, Eds. Mérillon, J M., Ramawat, K. G., Springer Nature Switzerland, pp. 1–23. https://doi.org/10.1007/978-3-319-96397-6_33
632. Niedenzu F. 1898. *Myrtaceae*. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Eds. A.Engler, K.Prantl. Teil 3, Abt. 7. Leipzig: Engelman, pp.57-105.
633. Niu Y., Zhou Z., Sha W., Sun H. 2016. Post-floral erection of stalks provides insight into the evolution of fruit orientation and its effects on seed dispersal. *Scientific Reports*, 6(20146): 1-10. <https://doi.org/10.1038/srep20146>.
634. Nooteboom H.P. 1993. *Magnoliaceae*. In: *The families and genera of vascular plants*. Vol. 2. Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid

and Caryophyllid Families. Eds. K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich, Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 391–401.

635. Nordenstam, B. 1998. Colchicaceae. In: The families and genera of vascular plants. III. Flowering plants: Monocotyledons: Liliaceae (except Orchidaceae). Ed. K. Kubitzki, Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 175–185. https://doi.org/10.1007/978-3-662-03533-7_24

636. Novikoff A.V. 2021. Comparative floral morphology and anatomy of *Gagea* s. str. and *Lloydia*. Acta Agrobotanica. 74(4): Article 7412: 1–10. <https://doi.org/10.5586/aa.7412>.

637. Novikoff A.V., Kazemirska M. A. 2012. Vascular anatomy and morphology of the flower in *Fritillaria montana* Hoppe (Liliaceae). Modern Phytomorphology. 1: 27–35. <https://doi.org/10.5281/zenodo.162716>.

638. Novikoff A., Odintsova A. 2008. Some aspects of gynoecium morphology in three bromeliad species. Wulfenia. 15: 13–24.

639. Novikov, A., Sup-Novikova, M. 2021. Modified staining protocol with Safranin O and Astra Blue for the plant histology. Plant Introduction, 89/90: 110–113. <https://doi.org/10.46341/PI2021005>

640. Odintsova A. 2008. Morphology and vascular anatomy of the flower of *Lagerstroemia indica* L. (Lythraceae) with some phylogenetic implications. Wulfenia. 15: 51–62.

641. Odintsova A. 2023. Morphological and taxonomical treatments of fruits in the subclass Rosidae Takht. of the flora of Ukraine. Biologicni Studii / Studia Biologica. 17(2): 123–152. <https://doi.org/10.30970/sbi.1702.715>

642. Odintsova, A. 2024. Morphological fruit types of basal angiosperms in the flora of Ukraine. Plant Introduction, 101/102: 57–65. <https://doi.org/10.46341/PI2024006>.

643. Odintsova A. 2025a. Dwa rodzaje owoców schizokarpicznych zidentyfikowane na podstawie dowodów anatomicznych. III Krajowa Konferencja Anatomii i Histogenezy Roślin "Struktura – Częsteczki – Procesy" (Poznań, 10–11 lutego 2025). Poznań, Polskie Towarzystwo Botaniczne. P. 41.

644. Odintsova A.V. 2025b. Morphological and taxonomic overview of fruits in representatives of subclass Caryophyllidae in the flora of Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 82(1): 60–78. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.01.060>
645. Odintsova A., Fishchuk O. 2017. The flower morphology in three *Convallariaceae* species with various attractive traits. *Acta Agrobotanica*. 70(1): 1705. <https://doi.org/10.5586/aa.1705>
646. Odintsova A., Khomei Y. 2023. Micromorphology and anatomy of fruit in *Iris pseudacorus* L. *Plant Introduction*, 99/100: 12–23. <https://doi.org/10.46341/PI2023004>.
647. Odintsova A., Fishchuk O., Sulborska A. 2013. The gynoecium structure in *Dracaena fragrans* (L.) Ker Gawl., *Sansevieria parva* N.E.Brown and *Sansevieria trifasciata* Prain (Asparagaceae s. l.) with special emphasis on the structure of the septal nectary. *Acta Agrobotanica*. 66(4): 55–64. <https://doi.org/10.5586/aa.2013.051>
648. Odintsova A. V., Fishchuk O. S., Scrypec K. I., Danylyk I. M. 2021. Systematic treatment of morphological fruit types in plants of the class Liliopsida of the flora of Ukraine. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 12(3): 375–382. <http://doi.org/10.15421/022151>
649. Odintsova A., Khomei Y., Andreychuk R. 2024. A reversal to hypogyny in *Campanula alpina*: evidence from morpho-anatomy of the fruiting ovary. *Biologicni Studii / Studia Biologica*. 18(2): 233–250. <https://doi.org/10.30970/sbi.1802.774>.
650. Olmstead, R.G., de Pamphilis, C.W., Wolfe, A.D., Young, N.D., Elisons, W.J. and Reeves, P.A. 2001. Disintegration of the Scrophulariaceae. *American Journal of Botany*. 88(2): 348-361. <https://doi.org/10.2307/2657024>
651. Ortega-Olivencia, A., Rodríguez-Riaño, T., López, J. Valtueña F. J. 2021. Elaiosome-bearing plants from the Iberian Peninsula and the Balearic Islands . *Biodivers Conserv*. 30: 1137–1163 <https://doi.org/10.1007/s10531-021-02137-3>
652. Oxelman B., Kornhall P., Norman E.M. 2004. Buddlejaceae In: The families and genera of vascular plants. Vol. 7. Flowering plants. Eudicots:

- Lamiales (except Acanthaceae including Avicenniaceae). Ed. Kadereit J.W. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 39-44. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-18617-2>
653. Oyama S. O., Souza L. A. 2011. Morphology and anatomy of the developing fruit of *Maclura tinctoria*, Moraceae. *Revista Brasileira de Botanica*, 34(2): 187–195.
654. Oyama S.O., Souza L.A., Muneratto J.C., Albiero A.L.M. 2010. Morphological and anatomical features of the flowers and fruits during the development of *Chamissoa altissima* (Jacq.) Kunth (Amaranthaceae). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 53(6): 1425–1432. <https://doi.org/10.1590/S1516-89132010000600019>
655. Pabón-Mora N., Litt A. 2011. Comparative anatomical and developmental analysis of dry fleshy fruits of *Solanaceae*. *American Journal of Botany*, 98(9): 1415–1436. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100097>
656. Pabón-Mora N, Wong GK, Ambrose BA. 2014. Evolution of fruit development genes in flowering plants. *Front Plant Sci.* Jun 26; 5: 300. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00300>.
657. Padgett, D.J. 2007. A monograph of *Nuphar* (Nymphaeaceae). *Rhodora*, 109(937) 1–95. [https://doi.org/10.3119/0035-4902\(2007\)109\[1:AMONN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3119/0035-4902(2007)109[1:AMONN]2.0.CO;2)
658. Pandey R., Pandey B., Bhargava A. Morphological and anatomical studies in *Nigella sativa* L. (Ranunculaceae). *Journal of Applied Horticulture*, 2024. 26(2): 159-164, <https://doi.org/10.37855/jah.2024.v26i02.30>
659. Paschoalini G. O., Pirani J. R., Demarco D., El Ottra J. H. L. 2022. Revisiting pericarp structure, dehiscence and seed dispersal in *Galipeeae* (*Zanthoxyloideae*, *Rutaceae*). *Brazilian Journal of Botany*, 45(1): <https://doi.org/10.1007/s40415-021-00779-9>
660. Pax F. 1889a. Caryophyllaceae. In: Die natürlichen Pflanzenfamilien. T. 3, Abt 1a. Eds. H.G.A. Engler, K.A.E. Prantl. Leipzig: Engelman, pp. 61–94. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.4635>

661. Pax F. 1889b. Plumbaginaceae. In: Die natürlichen Pflanzenfamilien. T. 4, Abt 1. Eds. H.G.A. Engler, K.A.E. Prantl. Leipzig: Engelmann, pp. 116–125. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.4635>
662. Payer J.-B. 1857. Traité d'organogénie comparée de la fleur. Texte. Paris Masson. 748 pp.
663. Pell, S. K., Mitchell J. D., Lobova T., Miller A. J. 2011. Anacardiaceae. In: The Families and Genera of Vascular Plants, Vol.10. Ed. K. Kubitzki, Springer, New York. pp. 7–50. https://doi.org/10.1007/978-3-642-14397-7_3
664. Peng C.-I., Tobe H. 1987. Capsule wall anatomy in relation to capsular dehiscence in *Ludwigia* Sect. *Microcarpium* (Onagraceae). American Journal of Botany, 74(7): 1102–1110. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1987.tb08721.x>. <https://www.jstor.org/stable/2481415>
665. Pesotskaya, V. V., Chaplygina, A. B., Shupova, T. V., Kratenko, R. I. 2020. Fruit and berry plants of forest belts as a factor of species diversity of ornithofauna during the breeding season and autumn migration period. Biosystems Diversity, 28(3): 290–297. <https://doi.org/10.15421/012038>
666. Peter A. 1891. Convolvulaceae. In: Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Eds. Engler A, Prantl K. T. 4, Abt, 3a. Leipzig: Engelmann: pp. 1-40.
667. Pfitzer E. 1889. Orchidaceae In: Die natürlichen Pflanzenfamilien. T. 2, Abt 6. Eds. H.G.A. Engler, K.A.E. Prantl. Leipzig: Engelmann, pp. 52-218. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.4635>
668. Pijl L. van der. 1982. Principles of dispersal in higher plants. 3rd ed., Berlin, Heidelberg; New York: Springer, 215 pp. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-87925-8>
669. Pladias – Database of the Czech Flora and Vegetation. 2014–2025. www.pladias.cz. Accessed at 30-01-2025
670. Plunkett G.M., Pimenov M.G., Reduron J.-P., Kljuykov E.V., Van Wyk B.-E., Ostroumova T.A., Henwood M.J., Tilney P.M., Spalik K., Watson M.F., Lee B.-Y., Pu F.-D., Webb C.J., Hart J.M., Mitchell A.D., Muckensturm B.G.M. Apiaceae. 2018a. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 15.

- Flowering plants. Eudicots - Apiales, Gentianales (except Rubiaceae). Eds. J.W. Kadereit, V.Bittrich. Cham: Springer, pp. 9-206. https://doi.org/10.1007/978-3-319-93605-5_2
671. Plunkett G.M., Wen J., Lowry II P.P., Mitchell A.D., Henwood M.J., Fiaschi P. Araliaceae. 2018b. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 15. Flowering plants. Eudicots - Apiales, Gentianales (except Rubiaceae). Eds. J.W. Kadereit, V.Bittrich. Cham: Springer, pp. 413-446. https://doi.org/10.1007/978-3-319-93605-5_4
672. Polli A., Souza L.A., Almeida O.J.G. 2016. Structural development of the fruits and seeds in three mistletoe species of *Phoradendron* (*Visceae: Santalaceae*). *Rodriguesia*, 67(3): 649–659. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201667309>
673. POWO 2022. Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet; <http://www.plantsoftheworldonline.org>. (<https://powo.science.kew.org/>). Accessed 21 March 2025.
674. Pradhan Mitra, P., Loqué, D. 2014. Histochemical staining of *Arabidopsis thaliana* secondary cell wall elements. J. Vis. Exp. (87), e51381, <https://doi.org/10.3791/51381>
675. Prantl K. 1891. Cruciferae. In: Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Teil 3, Abt. 2. Leipzig: Engelmann, pp. 145-206.
676. Prokop, P. Fančovičová, J. Hlúšková, Z. 2022. Seed dispersal by ants in three early-flowering plants. Insects. 13, 386. <https://doi.org/10.3390/insects13040386>
677. Protopopova V.V., Shevera M.V., Orlov O.O., Panchenko S.M. 2015. The transformer species of the Ukrainian Polissya. Biodiv. Res. Conserv. 39: 7-18. <http://doi.org/10.1515/biorc-2015-0020>
678. Puri V. 1951. The role of floral anatomy in the solution of morphological problems. The Botanical Review. 17(7): 471-553.
679. Puri V. 1952a. Floral anatomy and inferior ovary. Phytomorphology. 2: 122-129.

680. Puri, V. 1952b. Placentation in angiosperms. *The Botanical Review*. 18: 603–651. <https://doi.org/10.1007/BF02973889>
681. Puri V. 1954. Studies in floral anatomy. VII. On placentation in the Cucurbitaceae. *Phytomorphology*. 4: 278-299.
682. Rahn, K. 1998. Alliaceae. In: *The families and genera of vascular plants*. Vol. 3. Flowering plants: Monocotyledons: Liliaceae (except Orchidaceae). Ed. K. Kubitzki, Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 70–78. https://doi.org/10.1007/978-3-662-03533-7_9
683. Ram M. 1956. Floral morphology and embryology of *Trapa bispinosa* Roxb. with a discussion on the systematic position of the genus. *Phytomorphology*, 6: 312-323.
684. Ramírez, N., Barrios, Y., Briceño, H. 2021. Correlations between morphological fruit types, fruit and seed colors, and functional groups. *Biota Neotropica* 21(4): e20211238. <https://doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2021-1238>
685. Rasmussen, F. N., Frederiksen, S., Johansen, B., Jorgensen, L. B., Petersen, G., Seberg, O. 2006. Fleshy fruits in liliflorous monocots. *Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany*. 22(1): 135–147.
686. Reeves, P.A., Olmstead, R.G. 1998. Evolution of novel morphological and reproductive traits in a clade containing *Antirrhinum majus* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany*. 85(9): 1047–1056. <https://doi.org/10.2307/2446338>
<https://bsapubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.2307/2446338>
687. Refulio-Rodriguez N. F., Olmstead R. G. 2014. Phylogeny of Lamiidae. *American Journal of Botany*, 101(2): 287–299. <https://doi.org/10.3732/ajb.1300394>.
688. Renner S.S. 2014. The relative and absolute frequencies of angiosperm sexual systems: dioecy, monoecy, gynodioecy, and an updated online database. *American Journal of Botany*. 101(10): 1588–1596.
689. Rethke R. V. 1946. The Anatomy of Circumscissile dehiscence. *American Journal of Botany*. 33(8): 677-683. <https://doi.org/10.2307/2437348>
<https://www.jstor.org/stable/2437348>

690. Reutemann, A.G., San Martin, J.A.B., Pozner, R.E. 2024. Structural and histochemical approach to the fruit and seed diversity of Cyperaceae in an evolutionary context. *Plant Reprod.* 37: 147–170. <https://doi.org/10.1007/s00497-023-00465-8>
691. Reyes, E., Nadot, S., von Balthazar, M., Schönenberger J., Sauquet, H. 2018. Testing the impact of morphological rate heterogeneity on ancestral state reconstruction of five floral traits in angiosperms. *Scientific Reports.* 8: 9473. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27750-1>
692. Reyes-Olalde J. I., Aida M., de Folter S. 2023. An evo-devo view of the gynoecium. *Journal of Experimental Botany*, 74(14): 3933–3950, <https://doi.org/10.1093/jxb/erad135>
693. Richard L. C. 1798. Dictionnaire elementaire de botanique. Paris: A.J. Dugour & Durand. 128 p.
694. Richard L.C.M. 1808. Démonstrations botaniques; ou, Analyse du fruit considéré en général. Paris: Gabon, 111 p. https://darwin-online.org.uk/converted/pdf/1808_Richard_fruit_CUL-DAR.LIB.537.pdf
695. Richard L.C.M. 1819. Observations on the structure of fruits and seeds; Translation of: "Démonstrations botaniques, ou, Analyse du fruit considéré en général", illustrated with plates and original notes by John Lindley. London, Harding, Wilkin, Youngman, 100 pp. + 6 Tables. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.50615>.
696. Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M.G., Panetta F.D., West C.J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions . *Diversity and Distribution.* 6(2). pp. 93–107. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>
697. Robles P., Pelaz S. 2005. Flower and fruit development in *Arabidopsis thaliana*. *International Journal of Developmental Biology*, 49: 633–643. <https://doi.org/10.1387/ijdb.052020pr>

698. Rohweder O. 1965. Centrospermen-Studien 2. Entwicklung und morphologische Deutung Gynoeciums bei *Phytolacca*. Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie, 84: 509–526.
699. Rohwer J.G. 1993a. Lauraceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 2. Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families. Eds. K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 366–390.
700. Rohwer J.G. 1993b. Phytolaccaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 2. Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families. Eds. K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 506–515.
701. Ronikier, M., Zalewska-Galosz, J. 2014. Independent evolutionary history between the Balkan ranges and more northerly mountains in *Campanula alpina* s. l. (Campanulaceae): Genetic divergence and morphological segregation of taxa. Taxon, 63(1): 116–131. <http://dx.doi.org/10.12705/631.4>.
702. Ronikier, M., Cieślak, E., Korbecka, G. 2008. High genetic differentiation in the alpine plant *Campanula alpina* Jacq. (Campanulaceae): Evidence for glacial survival in several Carpathian regions and long-term isolation between the Carpathians and the Alps. Molecular Ecology. 17(7): 1763–1775. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03664.x>.
703. Ronse De Craene L. P. 2018. Understanding the role of floral development in the evolution of angiosperm flowers: clarifications from a historical and physico-dynamic perspective. Journal of Plant Research. 131: 367–393. <https://doi.org/10.1007/s10265-018-1021-1>
704. Ronse De Craene L.P. 2021. Gynoecium structure and development in core Caryophyllales: a matter of proportions, Botanical Journal of the Linnean Society, 195(3): 437–466, <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa048>
705. Ronse Decraene L. P., Smets E. F. 1991. Morphological studies in Zygophyllaceae. I. The floral development and vascular anatomy of *Nitraria retusa*. American Journal of Botany, 78(10): 1438–1448.

706. Ronse Decraene L. P., Smets E. F. 1997. Evidence for carpel multiplications in the *Capparaceae*. *Belgian Journal of Botany*, 130(1): 59–67.
707. Ronse Decraene L. P., De Laet J., Smets E. F. 1996. Morphological Studies in *Zygophyllaceae*. II. The floral development and vascular anatomy of *Peganum harmala*. *American Journal of Botany*, 83(2): 201–215.
<https://doi.org/10.2307/2445939>
708. Ronse Decraene L.P., Vanvinckenroye P., Smets E.F. 1997. A study of floral morphological diversity in *Phytolacca* (Phytolaccaceae) based on early floral ontogeny. *International Journal of Plant Sciences*, 158(1): 57–72.
<https://doi.org/10.1086/297414>
709. Ronse Decraene L.P., Roels P., Smets E.F., Backlund A. 1998. The Floral Development and Floral Anatomy of *Chrysosplenium alternifolium*, an unusual member of the Saxifragaceae. *J. Plant Res.* 111: 573–580,
<https://doi.org/10.1007/BF02507793>
710. Ronse Decraene, L. P., Smets, E.; Clinckemaillie, D. 2000. Floral ontogeny and anatomy in *Koelreuteria* with special emphasis on monosymmetry and septal cavities. *Plant Systematic and Evolution*, 223, 91–107.
711. Ronse De Craene, R.L.P., Soltis, P.S., Soltis, D.E. 2003. Evolution of floral structures in basal angiosperms. *International Journal of Plant Sciences*, 164(Suppl. 5):S 329–S 363. <https://doi.org/10.1086/377063>
712. Roquet C., Sáez L., Aldasoro, J. J., Alfonso, S., Alarcón, M., Garcia-Jacas, N. 2008. Natural delineation, molecular phylogeny and floral evolution in *Campanula*. *Systematic Botany*. 33: 203–217.
<https://doi.org/10.1600/036364408783887465>
713. Roquet C., Sanmartín I., Garcia-Jacas N., Sáez L., Susanna A., Wikström N., Aldasoro J.J. 2009. Reconstructing the history of Campanulaceae with a Bayesian approach to molecular dating and dispersal-vicariance analyses. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 52: 575–587.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.05.014>

714. Rosado A., de Souza M.R., Milaneze M.A., de Souza L.A. 2022. *Sapindaceae*: Biologia reprodutiva e sua importância para os insetos na região norte do Paraná, Brasil / São Paulo: Presidente Prudente, 215 p.
715. Rosa-Osman S. M., Rodrigues R., Mendonça M. S., Souza L. A., Piedade M. T. F. 2011. Morphology of flower, fruit and seedling of *Victoria amazonica* (Poepp.) J. C. Sowerby (*Nymphaeaceae*). *Acta Amazonica*, 41(1): 21–28. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672011000100003>
716. Rosas-Reinhold I., Piñeyro-Nelson A., Rosas U., Arias S. 2021. Blurring the Boundaries between a Branch and a Flower: Potential Developmental Venues in *Cactaceae*. *Plants*, 10: 1134. <https://doi.org/10.3390/plants10061134>
717. Roth I. 1977. Fruits of Angiosperms. In: Encyclopedia of Plant Anatomy. Vol. 10, part 1. Eds. W. Zimmermann, S. Carlquist, P. Ozenda, H.D. Wulff. Berlin: Borntraeger, xvi + 675 pp.
718. Roth I. 2012. Stratification of a tropical forest as seen in dispersal types. (reprint of 1987 1st ed.). Springer Science & Business Media, 324 pp. https://books.google.co.uk/books?id=4ULvCAAQBAJ&printsec=frontcover&hl=uk&source=gbs_ge_summary_r&cad=0#v=onepage&q&f=false
719. Rudall P. 1987. Anatomy of flowering plants: an introduction to structure and development. London; Arnold. 80 pp.
720. Rudall P. 2002. Homologies of inferior ovaries and septal nectaries in Monocotyledons. *International Journal of Plant Sciences*. 163(2): 261-276.
721. Rudall P. 2007. Anatomy of flowering plants: an introduction to structure and development. 3rd ed. Cambridge; New York: Cambridge University Press. 145 p.
722. Rudall P. 2020. Anatomy of flowering plants: an introduction to structure and development. 4th ed. Cambridge; New York: Cambridge University Press. 145 p. <https://doi.org/10.1017/9781108782104>
723. Rudall P.J., Bateman R.M. 2002. Roles of synorganisation, zygomorphy and heterotopy in floral evolution: the gynostemium and labellum of orchids and other lilioid monocots. *Biological Reviews*. 77: 403-441.

724. Rudall P.J., Stuppy W., Cunniff J., Kellogg E.A., Briggs B.G. 2005. Evolution of reproductive structures in grasses (Poaceae) inferred by sister-group comparison with their putative closest living relatives, Ecdeiocoleaceae. *American Journal of Botany*, 92(9): 1432-1443. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.9.1432>
725. Rutishauser R. 2020. EvoDevo: Past and future of continuum and process plant morphology. *Philosophies*, 5: 41. <https://doi.org/10.3390/philosophies5040041>
726. Rutishauser R., Grob V., Pfeifer E. 2008. Plants are used to having identity crises. In: *Evolving pathways: key themes in evolutionary developmental biology*. Eds. A. Minelli, G.Fusco. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 194–213. <https://doi.org/10.5167/uzh-11243>.
727. Rye B.L., Trudgen M.E. 2005. A new heterocarpidic fruit type for the Myrtaceae, with dehiscent and indehiscent loculi, in two genera from Western Australia. *Nuytsia*, 15(3): 485–493.
728. Sádlo J., Chytrý M., Pergl J., Pyšek P. 2018. Plant dispersal strategies: a new classification based on the multiple dispersal modes of individual species. *Preslia*. 90: 1–22. <https://doi.org/10.23855/preslia.2018.001>
729. Sajo M. G., Rudall P. J., Prychid C. J. 2004. Floral anatomy of Bromeliaceae, with particular reference to the evolution of epigyny and septal nectaries in commelinid Monocots. *Plant Systematics and Evolution*. 247: 215–231.
730. Salazar-Duque, H., Alzate J. F., Urrea Trujillo A., Ferrandiz C., Pabón-Mora N. 2021. Comparative anatomy and genetic bases of fruit development in selected Rubiaceae (Gentianales). *American Journal of Botany*, 108(10): 1–23. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1785>
731. Sanders, R.W. 2001. The genera of Verbenaceae in the south-eastern United States. *Harvard Pap. Bot.* 5(2): 303–358. https://coresci.org/lantana/Harv_Pap_Bot_2001.pdf
732. Santos-Silva F., Mastroberti A. A., Mariath J. E. A. 2015. Capsule structure in three species of *Dyckia* (*Bromeliaceae*): ontogenetic and taxonomic issues. *Journal*

- of the Torrey Botanical Society, 142(3): 249–257.
<https://doi.org/10.3159/TORREY-D-14-00002.1>
733. Sass J.E. 1951. Botanical microtechnique. 2nd ed. Iowa, Ames: The Iowa State College Press, 228 pp.
734. Sato S. Tabata S., Hirakawa H., Asamizu E., Shirasawa K., Isobe S., Kaneko T., Nakamura Y., Shibata D., Aoki K. et al. (The Tomato Genome Consortium). 2012. The tomato genome sequence provides insights into fleshy fruit evolution. *Nature*, 485: 635–641. <https://doi.org/10.1038/nature11119>
735. Sattler R. 1973. Organogenesis of Flowers: A Photographic Text-Atlas. University of Toronto Press, Toronto and Buffalo. 207 pp.
https://archive.org/details/isbn_0802018645
736. Sattler R. 1978. "Fusion" and "continuity" in floral morphology . Not. Roy. Bot. Gard. Edinburgh. 36. P.397-405.
737. Sattler R., Lacroix C. 1988. Development and evolution of basal cauline placentation: *Basella rubra*. *American Journal of Botany*, 75(6): 918–927.
<https://doi.org/10.2307/2444012>
738. Sattler R., Perlin L. 1982. Floral development of *Bougainvillea spectabilis* Willd., *Boerhaavia diffusa* L. and *Mirabilis jalapa* L. (*Nyctaginaceae*). Botanical Journal of the Linnean Society, 84(3): 161–182. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1982.tb00532.x>
739. Sattler R., Rutishauser R. 2023. Fundamentals of plant morphology and plant evo-devo (Evolutionary Developmental Morphology). *Plants*, 12, 118.
<https://doi.org/10.3390/plants12010118>.
740. Saunders R.M.K. 2000. Monograph of *Schisandra* (Schisandraceae). *Systematic Botany Monographs*, 58: 1–146.
741. Sauquet H., von Balthazar M., Magallón S., Doyle J.A., Endress P.K., Bailes E.J., Barroso de Moraes E., Bull-Hereñu K., Carrive L., Chartier M., Chomicki G., Coiro M., Cornette R., El Ottra J.H.L., Epicoco C., Foster C.S.P., Jabbour F., Haevermans A., Haevermans T., Hernández R., Little S.A., Löfstrand S., Luna, J.A., Massoni J., Nadot S., Pamperl S., Prieu C., Reyes E., Dos Santos P.,

- Schoonderwoerd K. M., Sontag S., Soulebeau A., Staedler Y., Tschan G.F., Wing-Sze Leung A., Schönenberger J. 2017. The ancestral flower of angiosperms and its early diversification. *Nature Communications*. 8: 16047. <https://doi.org/10.1038/ncomms16047>
742. Scandaliaris M., Barboza G. E. 2013. Differentiation of *Argentine* species of *Clinopodium* (Lamiaceae: Nepetoideae) through morphological and anatomical characteristics of its fruits. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*. 7(1): 203-215.
743. Schäferhoff, B., Fleischmann, A., Fischer, E., Albach D. C., Borsch T., Heubl G., Müller K.F. 2010. Towards resolving Lamiales relationships: insights from rapidly evolving chloroplast sequences. *BMC Evol. Biol.* 10: 352. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-352>
744. Scher, J. L., D. S. Walters, and A.J. Redford. 2015. Federal noxious weed disseminules of the U.S., Edition 2.2. California Department of Food and Agriculture, and USDA APHIS PPQ Identification Technology Program. Fort Collins, CO. [Accessed on 09.01.2025] <https://idtools.org/fnwd>
745. Schlatti V. F., Eberwein R. K. 2016. Pflanzen mit invasivem Potenzial in Botanischen Gärten XIII: *Campanula hofmannii* (Campanulaceae). *Carinthia II*, 206: 177–186.
746. Schmid R. 1972. Floral bundle fusion and vascular conservatism. *Taxon*. 21(4): 429-446.
747. Schmid R. 1985. Functional interpretations of the morphology and anatomy of septal nectaries. . *Acta Bot. Neerl.* 34(1): 125–128.
748. Schmid, R., Guédès, M. 1975. On the publication of van Tieghem's "Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur" . *Taxon*, 24(5-6): 659-664. <https://doi.org/10.2307/1220743>.
749. Schneider E.L., Williamson P.S. 1993. Nymphaeaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 2. Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families. Eds. K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 486–493.

750. Schönberger I., Wilton A.D., Boardman K.F., Breitwieser I., de Lange P.J., de Pauw B., Ford K.A., Gibb E.S., Glenny, D., Greer, P.A., Heenan, P.B., Maule, H.G., Novis, P., Prebble, J., Smissen, R., Tawiri, K. 2022. Checklist of the New Zealand flora - seed plants. <https://catalogue.data.govt.nz/dataset/checklist-of-the-new-zealand-flora-seed-plants-2022> Accessed at 30-01-2025
751. Schönenberger J., von Balthazar M. 2006. Reproductive structures and phylogenetic framework of the Rosids – progress and prospects. *Plant Systematics and Evolution*, 260: 87–106.
752. Schönland S. 1894. Campanulaceae. In: *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, Eds. Engler, A., Prantl, K. Teil IV, Abt. 5. Leipzig: Engelmann, pp. 40–70.
753. Schumann K. 1895. Bignoniaceae. In: *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, Eds. Engler, A., Prantl, K. T. 4, Abt. 3b. Leipzig: Engelmann: pp. 189-252.
754. Schumann K. 1897a. Apocynaceae. In: *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, Eds. Engler, A., Prantl, K. T. 4, Abt. 2. Leipzig: Engelmann: pp. 109-189.
755. Schumann K. 1897b. Asclepiadaceae. In: *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, Eds. Engler A., Prantl K. T. 4, Abt. 2. Leipzig: Engelmann: pp. 189-306.
756. Schumann K. 1897c. Rubiaceae. In: *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, Eds. Engler, A., Prantl, K. T. 4, Abt. 4. Leipzig: Engelmann: pp. 1-156.
757. Schürer T., de Carvalho J. D. T., Kuhn S. A. 2024. Two pathways to fleshiness: fruit ontogeny in Bromelioideae species (Bromeliaceae Juss.). *Flora*, 317(6), id 152565, <https://doi.org/10.1016/j.flora.2024.152565>.
758. Schwarzbach A.E. 2004. Plantaginaceae. In: *The families and genera of vascular plants. Vol. 7. Flowering plants. Eudicots: Lamiales (except Acanthaceae including Avicenniaceae)*. Ed. Kadereit J.W. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 327-329. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-18617-2>
759. Seale M., Nakayama N. 2020. From passive to informed: mechanical mechanisms of seed dispersal. *New Phytologist* 225: 653–658. <https://doi.org/10.1111/nph.16110>

760. Seed Identification Guide. 2018. [Accessed on 25-01-2025]. www.seedidguide.idseed.org
761. Sena F. H., Schulz K., Cierjacks A., Falcão H. M., Lustosa B. M., Almeida, J. S. 2021. Goats foster endozoochoric dispersal of exotic species in a seasonally dry tropical forest ecosystem. *Journal of Arid Environments*, 188, 104473, <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2021.104473>
762. Sernander R. 1927. Zur Morphologie und Biologie der Diasporen . *Nova acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis*, vol. extra ord. Kungliga Vetenskaps-Societeten Uppsala: Almqvist & Wiksell, pp.1–104.
763. Sharma, M., Singh, V. 1982. Morphology of the gynoecium in Labiatae. – *Blumea* 28: 61–75.
764. Sheahan M. C. 2007. Zygophyllaceae. In: *The families and genera of vascular plants. Vol. IX. Flowering Plants. Eudicots.* Ed. K. Kubitzki, Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 488-500.
765. Shiga T. 2007. A systematic study of *Nuphar* (Nymphaeaceae) in Japan with special reference to the role of hybridization. Doctoral Dissertation. Kobe University, 167 pp. Available from: https://www.researchgate.net/publication/322300458_A_systematic_study_of_Nuphar_Nymphaeaceae_in_Japan_with_specieal_reference_to_the_role_of_hybridizati on [Accessed Jan 04 2022].
766. Shivaprakash K.N., Bawa K.S. 2022. The evolution of placentation in flowering plants: a possible role for kin selection. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10: 784077. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.784077>
767. Shulkina T.V., Gaskin J.F., Eddie W.M.M. 2003. Morphological studies toward an improved classification of Campanulaceae s. str., *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 90(4): 576–591. <https://doi.org/10.2307/3298543>
768. Simmons S. L. 2007. Staphyleaceae. In: *The families and genera of vascular plants. Vol. IX. Flowering Plants. Eudicots.* Ed. K. Kubitzki, Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 440–445.

769. Simpson, M. G. 1998. Reversal in ovary position from inferior to superior in the Haemodoraceae: Evidence from floral ontogeny. *International Journal of Plant Sciences*, 159(3): 466–479. <http://www.jstor.org/stable/2475232>
770. Simpson M. G. 2019. *Plant systematics*. Elsevier, 3rd ed. 774 pp. <https://doi.org/10.1016/C2009-0-02260-0>
771. Singh G. 2010. *Plant Systematics. An Integrated Approach*. 3rd ed. Science Publishers, Enfield. 702 pp.
772. Sinnott E. W. 1960. *Plant morphogenesis*. New-York; Toronto; London: McGraw Hill, 550 pp.
773. Sinnott-Armstrong M. A., Lee Ch., Clement W. L., Donoghue M. J. 2020. Fruit syndromes in *Viburnum*: correlated evolution of color, nutritional content, and morphology in bird-dispersed fleshy fruits, *BMC Evolutionary Biology*, 20(7): 1–19. <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1546-5>.
774. Skrypchenko N., Slyusar G. 2020. Seed productivity and reproduction features of *Schisandra chinensis* under conditions of the M.M. Gryshko National Botanical Garden. *Plant Introduction*, 87/88: 39–46. <https://doi.org/10.46341/PI2020018>
775. Smets E. F., Ronse Decraene L.-P., Caris P., Rudall P. J. 2000. Floral nectaries in Monocotyledons: distribution and evolution In: *Monocots: systematics and evolution*. Eds. Wilson K.L., Morrison D.A. Melbourne CSIRO, pp. 230–240.
776. Smits A.J.M., van Ruremonde R., van der Velde G. 1989. Seed dispersal of three nymphaeid macrophytes. *Aquatic Botany*, 35(2): 167–180. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(89\)90103-4](https://doi.org/10.1016/0304-3770(89)90103-4)
777. Smyth, G.F., van Wyk, B.E. 1998. Asphodelaceae. In: *The families and genera of vascular plants*. Vol. 3. Flowering plants: Monocotyledons: Lilianae (except Orchidaceae). Ed. K. Kubitzki, Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 130–140. https://doi.org/10.1007/978-3-662-03533-7_16
778. Sokoloff D. D., Remizowa M., Ronse De Craene L. P., Bachelier J. B., Jabbour F. 2024. Jean-Baptiste Payer (1818–1860), prolific botanist and enlightened French citizen: his legacy in flower development and a need for a new,

- global compendium. Botany Letters, 171(4): 433–455.
<https://doi.org/10.1080/23818107.2024.2373433>.
779. Solereder H. 1889. Aristolochiaceae. In: Die natürlichen Pflanzenfamilien. T. 3, Abt 1. Eds. H.G.A. Engler, K.A.E. Prantl. Leipzig: Engelman, pp. 264–273.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.4635>
780. Solomon J. C. 1982. The systematics and evolution of *Epilobium* (Onagraceae) in South America. Ann Missouri Botanical Garden. 69(2): 239–335.
781. Soltis D.E. 2007. Saxifragaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 9. Flowering Plants. Eudicots. Ed.K. Kubitzki. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 418–435.
782. Soltis D.E., Hufford L. 2002. Ovary position in Saxifragaceae: clarifying the homology of epigyny. International Journal of Plant Sciences. 163(2): 277–293.
783. Soltis, P.S. Soltis, D.E. 2004. The origin and diversification of angiosperms. American Journal of Botany, 91(10): 1614–1626.
<https://doi.org/10.3732/ajb.91.10.1614>
784. Soltis, D.E., Fishbein, M., Kuzoff, R.K. 2003. Re-evaluating the evolution of epigyny: data from phylogenetics and floral ontogeny. Intl J. Pl. Sci. 164:S251–S264.
785. Sorenson, A.E., 1986. Seed dispersal by adhesion. Annual Review of Ecology and Systematics 17: 443–463.
786. Soukup, A., Tylová, E. 2019. Essential Methods of Plant Sample Preparation for Light Microscopy. In: Plant Cell Morphogenesis. Methods in Molecular Biology, vol. 1992. Eds. Cvrčková, F., Žárský, V. Humana, New York, NY.
https://doi.org/10.1007/978-1-4939-9469-4_1
787. Sousa-Baena M. S., Menezes N. L. 2019. Comparative developmental anatomy of ovary and fruit in Brazilian Velloziaceae. Botanical Journal of the Linnean Society, 191(2): 236–260. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boz040>
788. Souza L. A. 2021. Structural diversity of fruits: conceptual reflexions and taxonomic implications. Brazilian Journal of Development, Curitiba, 7(7): 69342–69354. <https://doi.org/10.34117/bjdv7n7-218>

789. Souza L. A. 2022. Fruit and seed evolution in angiosperms. International Journal of Science and Technology Research Archive. 03(02): 133–153. <https://doi.org/10.53771/ijstra.2022.3.2.0136>
790. Sperling C.R., Bittrich V. 1993. Basellaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 2. Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families. Eds. K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 143–146.
791. Speta F. 1986. Heterokarpidie, Dehiscenz, Heterospermie und basifixe Samen bei Cymbalaria Hill. (Scrophulariaceae) und systematische Schlubfolgerungen. Phytion 26: 23-57 (Austria).
792. Speta, F. 1998. Hyacinthaceae. In: The families and genera of vascular plants. III. Flowering plants: Monocotyledons: Lilianae (except Orchidaceae). Ed. K. Kubitzki, Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 261–285. https://doi.org/10.1007/978-3-662-03533-7_35
793. Spjut R.W. 1994. A systematic treatment of fruit types. Memoirs of the New York Botanical Garden, 70: 1–182. Available at: http://www.worldbotanical.com/fruit_types.htm
794. Spjut, R.W., Thieret, J.W. 1989. Confusion between multiple and aggregate fruits. The Botanical Review. 55(1):53–72 <https://doi.org/10.1007/BF02868781>
795. Sporne K.P. 1974. The morphology of Angiosperms: The structure and evolution of Flowering Plants. London: Hutchinson Univ. Library, 207 p.
796. Sporne K.R. 1976. Girdling vascular bundles in Dicotyledon flowers . Gardens' Bull., Singapoure. 29:165-173.
797. Sramkó G., Molnár V. A., Tóth J. P., Laczkó L., Kalinka A., Horváth O., Skuza L., Balázs András Lukács, Popiela A. 2016. Molecular phylogenetics, seed morphometrics, chromosome number evolution and systematics of European *Elatine* L. (*Elatinaceae*) species. *PeerJ.*: 1-25. 4:e2800; <https://doi.org/10.7717/peerj.2800>
798. Stafleu F.A. 1969. Joseph Gaertner and his carpologia. Acta Bot. Need. 18(1): 216-223.

799. Stahl B. 2004. Samolaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 6. Flowering plants. Dicotyledons: Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales. Ed. K.Kubitzki. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 387-389. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-07257-8>.
800. Stahl B., Anderberg, A.A. 2004. Myrsinaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 6. Flowering plants. Dicotyledons: Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales. Ed. K.Kubitzki. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 266-281. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-07257-8>.
801. Stauffer F.W., Barfod A., Endress P.K. 2009. Floral structure in *Licuala peltata* (Arecaceae: Coryphoideae) with special reference to the architecture of the unusual labyrinthine nectary. Botanical Journal of the Linnean Society. 161: 66–77.
802. Stepanova A. (2002). Über Reversionen morphologischer Blütenmerkmale bei ausgewählten *Melaleuca*-Arten (Myrtaceae). Wulfenia, 9:19-23.
803. Stevens P.F. 2017. Angiosperm phylogeny website. Version 14. (2001–onwards). Available at: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/> (Accessed 8 July 2025).
804. Stevens P.F., Luteyn J., Oliver E.G.H., Bell T.L., Brown E.A., Crowden R.K., George A.S., Jordan G.J., Ladd P., Lemson K., Mclean C.B., Menadue Y. , Pate J.S., Stace H.M., Weiller C.M. 2004a. Ericaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 6. Flowering plants. Dicotyledons: Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales. Ed. K.Kubitzki. Berlin, Heidelberg: Springer, 2004. P. 145-194. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-07257-8>.
805. Stevens P.F., Dressler S. Weitzman, A.L. 2004b. Theaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 6. Flowering plants. Dicotyledons: Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales. Ed. K.Kubitzki. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 463-471. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-07257-8>.
806. Stone D.E. 1993. Juglandaceae. In: Flowering Plants: Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants, vol. 2. Eds. Kubitzki, K., Rohwer, J.G.,

- Bittrich, V. Springer, Berlin, Heidelberg. pp. 348-359. https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_43
807. Stopp K. 1950. Karpologische Studien. I-II. Abh. Akad. Wiss. Lit. Mainz, math.-naturw. Kl. 17. 163-218.
808. Struwe L., Pringle J.S. 2018. Gentianaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 15. Flowering plants. Eudicots - Apiales, Gentianales (except Rubiaceae). Eds. J.W. Kadereit, V.Bittrich. Cham: Springer, pp. 453-504. https://doi.org/10.1007/978-3-319-93605-5_6
809. Stull, G. W., M. Schori, D. E. Soltis, P. S. Soltis 2018. Character evolution and missing (morphological) data across Asteridae. American Journal of Botany. 105(3): 470–479. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1050>
810. Stuppy, W. 2004: Glossary of seed and fruit morphological terms (online). <https://www.yumpu.com/en/document/read/11616159/glossary-of-seed-and-fruit-morphological-terms-royal-botanic->. [Accessed 27-01-2025].
811. Sturm J. 1830. Deutschlands flora in Abbildungen nach der Natur, bd. 13., p. 3-4, tabelle 38. Retrieved from: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/148238#page/161/mode/1up><https://doi.org/10.5962/bhl.title.77305>
812. Subramanyam K., Raju M.V.S. 1953. Circumscissile dehiscence in some angiosperms. American Journal of Botany, 40: 571-574. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1953.tb06522.x>
813. Sulakshana M., Raju A.J.S. 2018. Floral biology and pollination of carpet weeds, *Glinus lotoides* L. and *Glinus oppositifolius* (L.) Aug. DC. (*Molluginaceae*). *Anales de Biologia*, 40: 103–114. <https://doi.org/10.6018/analesbio.40.12>
814. Sun M., Naeem R., Su J.-X., Cao Z.-Y., Burleigh J.G., Soltis P.S., Soltis D.E., Chen Z.-D. 2016. Phylogeny of the Rosidae: A dense taxon sampling analysis. Journal of Systematics and Evolution, 54(4): 363-391. <https://doi.org/10.1111/jse.12211>.
815. Takhtajan A. 1959. Die evolution der Angiospermen. Jena, Fischer. 344 pp.

816. Takhtajan A. 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). The Botanical Review. 46(3): 225–359.
<https://doi.org/10.1007/BF02861558>
817. Takhtajan A. L. 1991. Evolutionary trends in flowering plants, New York, Columbia University Press. 241 pp.
818. Takhtajan A. L. 1997. Diversity and classification of flowering plants. Columbia University Press, New York, NY. 620 pp.
819. Takhtajan A. 2009. Flowering Plants. 2nd ed. Dordrecht: Springer, 871 pp.
<https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9609-9>
820. Tamme R., Gotzenberger L., Zobel M., Bullock J. M., Hooftman D.A.P., Kaasik A., Pärtel M. 2014. Predicting species' maximum dispersal distances from simple plant traits. Ecology, 95: 505–513.
821. Tamura M. N. 1998a. Calochortaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 3. Flowering plants: Monocotyledons: Lilianae (except Orchidaceae). Ed. K. Kubitzki, Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 164–172.
https://doi.org/10.1007/978-3-662-03533-7_22
822. Tamura M. N. 1998b. Liliaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 3. Flowering plants: Monocotyledons: Lilianae (except Orchidaceae). Ed. K. Kubitzki, Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 343–353.
https://doi.org/10.1007/978-3-662-03533-7_41
823. Tamura M. N. 1998c. Melanthiaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 3. Flowering plants: Monocotyledons: Lilianae (except Orchidaceae). Ed. K. Kubitzki, Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 369–380.
https://doi.org/10.1007/978-3-662-03533-7_44
824. Tamura M. N. 1998d. Trilliaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 3. Flowering plants: Monocotyledons: Lilianae (except Orchidaceae). Ed. K. Kubitzki, Springer, Berlin, Heidelberg, pp. –452.
https://doi.org/10.1007/978-3-662-03533-7_58

825. Tamura M. 2007. Paeoniaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 9. Flowering Plants. Eudicots. Ed. K. Kubitzki. Berlin; Heidelberg: Springer, P. 265-270.
826. Tamura M., Vogel S. 1993. Ranunculaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 2. Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families. Eds. K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 563–583
827. Taubert P. 1894. Legumonosae. In: Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Eds. Engler A, Prantl K. T.3, Abt, 3. Leipzig: Engelmann: pp. 70–384.
828. Taylor D.W. 1991. Angiosperm ovules and carpels: their characters and polarities, distribution in basal clades, and structural evolution. *Postilla* 208: 1-40.
829. Taylor P. 1977. Lentibulariaceae. In: Flora Malesiana. Gen. Ed. C.G.G.J. Van Steenis. Ser. I, 8(2). Djakarta: Noordhoff-Kolff, pp. 275-300. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.40744>.
830. Thadeo M., Hampilos K. E., Stevenson D. W. 2015. Anatomy of fleshy fruits in the Monocots. *American Journal of Botany*, 102(11): 1–23. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500204>
831. Thiede J., Eggli U. 2007. Crassulaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 9. Flowering Plants. Eudicots. Ed.K. Kubitzki. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 83-118.
832. Thiel S., Tschapka M., Heymann E. W., Heer K. 2021. Vertical stratification of seed-dispersing vertebrate communities and their interactions with plants in tropical forests. *Biological Reviews*. 96(2): 454–469. <https://doi.org/10.1111/brv.12664>
833. Thorne R. F., Reveal, J. L. 2007. An Updated Classification of the Class Magnoliopsida ("Angiospermae"). *The Botanical Review*, 73(2): 67–182. <https://www.jstor.org/stable/4354528>
834. Thorsen M. J., Dickinson K. J.M., Seddon P.J. 2009. Seed dispersal systems in the New Zealand flora . *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 11(4): 285-309. 10.1016/j.ppees.2009.06.001

835. Tieghem van P. 1875. Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur . Mém. Prés. Divers Savants Acad. Sci. Inst. Impérial France. Sér.2. Vol. 21. 261 pp.
836. Tippery, N. P., Les, D. H. 2020. Tiny Plants with Enormous Potential: Phylogeny and Evolution of Duckweeds. In: The Duckweed Genomes, Compendium of Plant Genomes. Eds. Cao, X. H., Fourounjian, P., Wang, W. Springer, Nature, Switzerland, pp. 19–38. https://doi.org/10.1007/978-3-030-11045-1_2
837. Toma C. 2001. The development of *Stratiotes aloides* fruit. In: From Gametes to Embryos. 10th International Conference of Plant Embryology. Eds. J. Salaj, B. Obert, T. Salaj, Institute of Scientific and Technical Information for Agriculture Nitra, NOI Publishing, Slovak Republic, p. 57. (Available from: https://www.researchgate.net/publication/337057793_Phenotypic_plasticity_of_Stratiotes_aloides_L_Hydrocharitaceae [Accessed Aug 01 2025]).
838. Toma C. 2002a. Fruitlet development in the genus *Potamogeton* (Potamogetonaceae). Acta biologica Cracoviensia. Ser. botanica. 44: 63-71.
839. Toma C. 2002b. Lid formation in the fruitlets of the genus *Potamogeton*. Nordic Journal of Botany, 22(3): 341-347. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2002.tb01382.x>
840. Toma C. 2002c. Ontogenesis of the *Potamogeton* flower and fruitlet in SEM research. Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 71(2): 93-100. <https://doi.org/10.5586/asbp.2002.009>
841. Toma C. 2008. Studium karpologiczne gatunków z podklasy Alismatidae (rzęd Helobiae) występujących w Polsce [Carpological study of species of Alismatidae subclass (Helobiae ordo) occurring in Poland]. Prace Zakładu Taksonomii Roślin UAM w Poznaniu. 17:1-120 pp. (in Polish, English summary).
842. Toma C. 2013. Reproduction of *Hydrocharis morsus-ranae* taxa in an oxbow lake of the River Vistula. Limnological Review 13, 3: 171-179. <https://doi.org/10.2478/limre-2013-0019>

843. Toma C., Efremov A. N., Josefowska W. 2017. Morphogenetic diagnosis of developmental changes of Sea arrowgrass fruit (*Triglochin maritima* L.). Limnological Review. 17, 1: 47–55. <https://doi.org/10.1515/limre-2017-0005>
844. Toma C., Kukliński M., Dajdok Z. 2021. Changes in physico-mechanical properties of water caltrop fruit (*Trapa natans* L.) during the drying process. The Science of Nature. 108/59: 1-10. <https://doi.org/10.1007/s00114-021-01768-4>
845. Townsend C. C. 1993. Amaranthaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 2. Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families. Eds. K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 70–91.
846. Troll W. 1928a. Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. Berlin, Springer.
847. Troll W. 1928b. Zur Auffassung des parakarpen Gynaeceums und des coenokarpen Gynaeceums überhaupt. Planta, 6: 255-276.
848. Troll W. 1957. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Ein Hilfsbuch für den botanischen Unterricht und das Selbststudium. Teil 2. Die blühende Pflanze, Jena: Fischer, 420 pp.
849. Trudgen M.E., Rye B.L. 2005. Astus, a new Western Australian genus of Myrtaceae with heterocarpidic fruits. Nuytsia 15(3): 495–512.
850. Tsarenko O.M., Bulakh O.V., Kolesnichenko O.V., Hrysiuk S.M. 2020. Carpological features of *Lonicera* L. (Caprifoliaceae Juss.) of the flora of Ukraine. Plant Introduction, 85/86: 109–123 <https://doi.org/10.46341/PI2020012>
851. Tsarenko O.M., Shikhaleyeva G., Minarchenko V., Tymchenko I., Bulakh O.V. 2021. Micromorphological characteristics of fruit surfaces of some usable species of the genus *Valeriana* (Valerianaceae) among Ukrainian flora. Acta Agrobotanica, 74, ArticleID 7414: 1-15.
852. Tucker, A.O., A.J. Redford, J. Scher, and M.D. Trice. 2010. Dried Botanical ID. Delaware State University, USDA APHIS PPQ Identification Technology Program (ITP), Fort Collins, CO. [Accessed on 09.01.2025] https://idtools.org/dried_botanical

853. Türke, M., Andreas, K., Gossner M. M., Kowalski E., Lange, M., Boch, S., Socher, S. A. Müller, J., Prati, D., Fischer, M., Meyhöfer, R., Weisser, Weisser W. W. 2012. Are gastropods, rather than ants, important dispersers of seeds of myrmecochorous forest herbs? *The American Naturalist*. 179/1: 124-131 <https://doi.org/10.5061/dryad.p3p0621d> + supplement
854. Türke, M., Heinze, E., Andreas, K., Svendsen S.M., Gossner M.M., Weisser W.W. 2010. Seed consumption and dispersal of ant-dispersed plants by slugs. *Oecologia*, 163: 681–693. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1612-6>
855. UkrBIN. 2024. UkrBIN, Database on Biodiversity Information. Available from: <https://www.ukrbn.com> [Accessed: June 1, 2025].
856. Ulbrich E. 1928. *Biologie der Früchte und Samen (Karpobiologie)*. Berlin: Springer. 230 pp. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-51829-4>. https://books.google.com.ua/books?id=gXijBgAAQBAJ&printsec=frontcover&hl=uk&source=gbs_ge_summary_r&cad=0#v=onepage&q&f=false
857. Van der Knaap, E., Østergaard, L. 2018. Shaping a fruit: Developmental pathways that impact growth patterns. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 79: 27–36. <http://doi.org/10.1016/j.semcdb.2017.10.028>.
858. Van Heel W.A. 1988. On the development of some gynoecea with septal nectaries. *Blumea. Biodiversity, Evolution and Biogeography of Plants*, 33(2): 477–504.
859. Vanvinckenroye P., Cresens E., Ronse Decraene L. P., Smets E. 1993. A comparative floral developmental study in *Pisonia*, *Bougainvillea* and *Mirabilis* (*Nyctaginaceae*) with special emphasis on the gynoeceum and floral nectaries. *Bulletin du Jardin botanique national de Belgique*, 62(1/4): 69–96. <https://doi.org/10.2307/3668267>
860. Vasile M.-A., Luebert F., Jeiter J., Weigend M. 2021. Fruit evolution in Hydrophyllaceae. *American Journal of Botany*. 108(6): 925–945. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1691>
861. Vasile M.-A., Weigend M. Ziegler A., Jeiter J., 2022. Flower and fruit development of three species of Hydrophyllaeae sheds new light on flower

- evolution in Hydrophyllaceae. *International Journal of Plant Sciences*, 183(5): 331-347. <https://doi.org/10.1086/719907>
862. Veldkamp J. F. 1987. Manual for the description of flowering plants. In: *Manual of herbarium taxonomy and practice*. Ed. De Vogel E.F. pp. 20–73. <https://www.scribd.com/document/707356726/Manual-of-Herbarium-Taxonomy-de-Vogel-Z-lib-org>
863. Velenovský, J. 1910. *Vergleichende morphologie der pflanzen*. T. III. Prag: Řivnáč. 733-1211 pp. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.120968>
864. Vittoz, P., Engler, R. 2007. Seed dispersal distances: A typology based on dispersal modes and plant traits. *Botanica Helvetica*, 117: 109–124. <https://doi.org/10.1007/s00035-007-0797-8>
865. Volgin S.A., Stepanova A. 2006. Morphology and vascular anatomy of the flower of *Angophora intermedia* DC. (Myrtaceae) with special emphasis on the innervation of floral axis. *Wulfenia*. 13: 11–19.
866. Volkens G. 1893. *Chenopodiaceae*. In: *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. T. 3, Abt 1a. Eds. H.G.A. Engler, K.A.E. Prantl. Leipzig: Engelmann, pp. 36–91. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.4635>
867. Wagenitz G. 1999. Botanical Terminology and Homology in Their Historical Context . *Systematics and Geography of Plants*, 68(1/2): 33-37.
868. Wagenitz G. *Globulariaceae*. 2004. In: *The families and genera of vascular plants*. Vol. 7. Flowering plants. Eudicots: Lamiales (except Acanthaceae including Avicenniaceae). Ed. Kadereit J.W. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 159-162. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-18617-2>
869. Wagenitz G. 2008. *Wörterbuch der Botanik: Morphologie, Anatomie, Taxonomie, Evolution*. 2nd ed. Nikol, Hamburg. 552 pp.
870. Wagner W. L., Hoch P. C. 2005. *Onagraceae*, The Evening Primrose Family website. Available from: <http://botany.si.edu/onagraceae/index.cfm> [Accessed 19/11/2016].

871. Wagstaff S.J., Olmstead R.G. 1997. Phylogeny of Labiatae and Verbenaceae inferred from *rbcL* sequences. *Systematic Botany*. 22(1): 165–179. <https://doi.org/10.2307/2419684>
872. Walker J.F., Yang Y., Feng T., Timoneda A., Mikenas J., Hutchison V., Edwards C., Wang N., Ahluwalia S., Olivieri J., Walker-Hale N., Majure L.C., Puente R., Kadereit G., Lauterbach M., Eggli U., Flores-Olvera H., Ochoterena H., Brockington S.F., Moore M.J., Smith S.A. 2018. From cacti to carnivores: Improved phylotranscriptomic sampling and hierarchical homology inference provide further insight into the evolution of Caryophyllales. *American Journal of Botany*, 105(3): 446–462. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1069>
873. Wallnoefer B. 2004. Ebenaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 6. Flowering plants. Dicotyledons: Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales. Ed. K.Kubitzki. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 125-130. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-07257-8>.
874. Wang H., Moore M.J., Soltis P.S., Bell C.D., Brockington S.F., Alexandre R., Davis C. C., Latvis, M., Manchester, S.R., Soltis D. E. 2009. Rosid radiation and the rapid rise of angiosperm-dominated forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(10): 3853–3858. <https://doi.org/10.1073/pnas.0813376106>.
875. Wang Q., Wang X.-Q., Sun H., Yu Y., He X.-J., Hong D.-Y. 2014. Evolution of the platycodonoid group with particular references to biogeography and character evolution. *Journal of Integrative Plant Biology*, 56(10): 995–1008. <https://doi.org/10.1111/jipb.12203>
876. Watson L., Dallwitz M.J. 1992 onwards. The families of flowering plants: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. Version: 31st July 2025. delta-intkey.com. Retrieved from: <https://www.delta-intkey.com/angio/index.htm> Accessed 3 August 2025.
877. Weberling F. 1992. *Morphology of Flowers and Inflorescences*. English translation. Cambridge, University Press, 423 pp.

878. Weberling, F. 1999. Wilhelm Troll, his work and influence. *Systematics and Geography of Plants*, 68(1/2): 9-24. <https://doi.org/10.2307/3668585>
879. Weberling, F., Bittrich, V. 2016. Valerianaceae. In: *Flowering Plants. Eudicots. The Families and Genera of Vascular Plants*, vol 14. Eds. Kadereit, J., Bittrich, V. Springer, Cham, pp. 385-401. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4_35
880. Webster G.L. 2014. Euphorbiaceae. In: *The families and genera of vascular plants. Vol. XI. Flowering Plants. Eudicots*. Ed. K. Kubitzki, Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 51–216. https://doi.org/10.1007/978-3-642-39417-1_10.
881. Wefferling K. M., Hoot S. B., Neves S. S. 2013. Phylogeny and fruit evolution in Menispermaceae. *American Journal of Botany*, 100(5): 883–905. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200556>.
882. Weigend M. 2007. Grossulariaceae. In: *The families and genera of vascular plants. Vol. 9. Flowering Plants. Eudicots*. Ed. K. Kubitzki. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 168-176.
883. Weigend M., Selvi F., Thomas D.C., Hilger H.H. Boraginaceae. 2016. In: *Flowering Plants. Eudicots. The Families and Genera of Vascular Plants*, vol 14. Eds. Kadereit, J., Bittrich, V. Springer, Cham. pp. 41-102.
884. Weigend, M., Luebert, F., Gottschling, M., Couvreur, T. L. P., Hilger, H. H., Miller, J. S. 2013. From capsules to nutlets-phylogenetic relationships in the Boraginales. *Cladistics*, 30(5): 508–518. <https://doi.org/10.1111/cla.12061>.
885. Wettstein R. 1924. *Handbook Der Systematischen Botanik*. 3tte Verl. Leipzig-Wien, Deuticke, 1117 pp.
886. Wettstein R. v. 1895a. Solanaceae. In: *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. Eds. Engler A., Prantl K. T.4, Abt. 3b Leipzig: Engelmann: pp. 4-38.
887. Wettstein R. v. 1895b. Scrophulariaceae. In: *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. Eds. Engler A., Prantl K. T. 4, Abt. 3b. Leipzig: Engelmann: pp. 39-123.
888. Wettstein R.v.1895c. Globulariaceae. In: *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. Eds. Engler A., Prantl K. T. 4, Abt. 3b. Leipzig: Engelmann: pp. 270-273.

889. Whitney K. D. 2009. Comparative evolution of flower and fruit morphology. *Proceedings of the Royal Society B*, 276: 2941–2947. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0483>
890. Wilde D. W. J., Duyfjes B. E. 2012. Revision of *Cyclocodon* Griff. ex Hook.f. & Thomson (Campanulaceae). *Thai Forest Bulletin (Botany)*, 40: 20-25.
891. Wilken D.H. 2004. Polemoniaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 6. Flowering plants. Dicotyledons: Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales. Ed. K.Kubitzki. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 300-312. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-07257-8>.
892. Williamson P.S. Schneider E.L. 1993. Nelumbonaceae. In: The families and genera of vascular plants. Vol. 2. Flowering plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families. Eds. K. Kubitzki, J.G. Rohwer, V. Bittrich Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 470–472.
893. Wilson C. A. 2011. Subgeneric classification in *Iris* re-examined using chloroplast sequence data. *Taxon*. 60(1): 27–35. <https://doi.org/10.1002/tax.601004>
894. Wilson C. L. 1982. Vestigial structures and the flower. *American Journal of Botany*. 69(8): 1356-1365. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1982.tb13383.x>
895. Wilson C.L L., Just T. 1939. The morphology of the flower . *The Botanical Review*, 5(2): 97-131. <https://www.jstor.org/stable/4353202>
896. Wilton A.D.; Schönberger, I.; Boardman, K.F.; Breitwieser, I.; Cochrane, M.; Dawson, M.I.; de Lange, P.J.; de Pauw, B.; Fife, A.J.; Ford, K.A.; Gibb, E.S.; Glenny, D.S.; Heenan, P.B.; Korver, M.A.; Novis, P.M.; Redmond, D.N.; Smissen, R.D.; Tawiri, K. 2016. Checklist of the New Zealand Flora – Seed Plants. Lincoln, Manaaki Whenua-Landcare Research. <http://dx.doi.org/10.7931/P1PP42>. [https://www.researchgate.net/profile/Peter-James-Lange/publication/307564425 Checklist of the New Zealand Flora/links/57c8eeaa08ae28c01d51d236/Checklist-of-the-New-Zealand-Flora.pdf](https://www.researchgate.net/profile/Peter-James-Lange/publication/307564425_Checklist_of_the_New_Zealand_Flora/links/57c8eeaa08ae28c01d51d236/Checklist-of-the-New-Zealand-Flora.pdf) [Accessed at 30-01-2025]
897. Winkler H. 1936. Septizide Kapsel und Spaltfrucht. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen*. 24(2): 191–200.

898. Winkler H. 1939. Versuch eines "natürlichen" Systems der Früchte. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen*. 26(2): 201–220.
899. Winkler H. 1940. Zur Einigung und Weiterführung in der Frage des Fruchtsystems. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen*. 27(1): 92–130.
900. Winkler H. 1941. Altbekannte Fruchtformen in neuer Deutung. *Sammelheft Jahresber. Schles. Ges. vaterl. Cult.*, H. 113 (1940): 13–40.
901. Wojciechowska B. 1958. Systematyka, morfologia i anatomia owoców i nasion rodzaju *Salvia* L. *Monographiae Botanicae*. 6: 3-55.
902. Wojciechowska B. 1961. Morfologiczne i anatomiczne cechy owoców środkowoeuropejskich gatunków rodzaju *Prunella* L. z rodziny Labiatae. *Monographiae Botanicae*. 12: 49-88.
903. Wojciechowska B. 1966. Morfologia i anatomia owoców i nasion z rodziny Labiatae ze szczególnym uwzględnieniem gatunków leczniczych. *Monographiae Botanicae*. 21: 3-244. <https://doi.org/10.5586/mb.1966.001>.
904. Wojewódzka, A.; Baczyński, J.; Banasiak, Ł.; Downie, S.R.; Czarnocka-Cieciura, A.; Gierek, M.; Frankiewicz, K.; Spalik, K. 2019. Evolutionary shifts in fruit dispersal syndromes in Apiaceae tribe Scandiceae. *Plant Systematics and Evolution*. 305: 401–414. <https://doi.org/10.1007/s00606-019-01579-1>
905. Wu, Y., Peng, C., Yu, X., Shen, Y. 2023. Biochemical Changes during Fruit and Seed Development in Nanjing Linden (*Tilia miqueiana* M.). *Forests*, 14(5): 969. <https://doi.org/10.3390/f14050969>
906. Wunderlich R. 1950. Die Agavaceae Hutchinsons im Lichte ihrer Embryologie ihres Gynoeceum – staubblatt- und Blattbaues. *Österr. Bot. Zeitschr.* 97(3-5): 437-502.
907. Wunderlich, R. 1971. Die systematische Stellung von *Theligonum*. *Österreichische Botanische Zeitschrift* (= Plant Systematics and Evolution). 119: 329–394. <https://doi.org/10.1007/BF01377490>
908. Wyatt R., Lipow S. R. 2007. A new explanation for the evolution of pollinia and loss of carpel fusion in *Asclepias* and the Apocynaceae s. l. *Annals of*

the Missouri Botanical Garden. 94(2): 474-484. [https://doi.org/10.3417/0026-6493\(2007\)94\[474:ANEFTE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3417/0026-6493(2007)94[474:ANEFTE]2.0.CO;2)

909. Xiang Y., Huang Ch.-H., Hu Y., Wen J., Li Sh., Yi T., Chen H., Xiang J., Ma H. 2017. Evolution of *Rosaceae* fruit types based on nuclear phylogeny in the context of geological times and genome duplication. *Molecular Biology and Evolution*, 34(2): 262–281. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw242>

910. Xiang Y., Zhang T., Zhao Y., Dong H., Chen H., Hu Y., Huang C.-H., Xiang J., Ma H. 2024. Angiosperm-wide analysis of fruit and ovary evolution aided by a new nuclear phylogeny supports association of the same ovary type with both dry and fleshy fruits. *Journal of Integrative Plant Biology*, 66(2): 228–251. <https://doi.org/10.1111/jipb.13618>

911. Yao G., Jin J.-J., Li H.-T., Yang J.-B., Mandala V.S., Croley M., Mostow R., Douglas N.A., Chase M.W., Christenhusz M.J.M., Soltis D.E., Soltis P.S., Smith S.A., Brockington S.F., Moore M.J., Yi T.-S., Li D.-Z. 2019. Plastid phylogenomic insights into the evolution of *Caryophyllales*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 134: 74–86. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.12.023>

912. Yeo P.F. 1984. Fruit-discharge-type in Geranium (Geraniaceae): its use in classification and its evolutionary implications. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 89(1): 1–36. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1984.tb00998.x>

913. Yeung E. 1998. A beginner's guide to the study of plant structure. P. 125-142, in *Tested studies for laboratory teaching*, Vol. 19 (S. J. Karcher, Ed.). *Proceedings of the 19th Workshop / Conference of the Association for Biology Laboratory Education (ABLE)*, pp. 125-143.

914. Zavialova, L.V., Protopopova, V.V., Kucher, O.O., Ryff, L.E., Shevera, M.V. 2021. Plant invasions in Ukraine. *Environmental & Socio-economic Studies*, Sciendo, 9(4): 1-13. <https://doi.org/10.2478/environ-2021-0020>

915. Zeng L., Zhang N., Zhang Q., Endress P.K., Huang J., Ma H. 2017. Resolution of deep eudicot phylogeny and their temporal diversification using

- nuclear genes from transcriptomic and genomic datasets. *New Phytologist*, 214: 1338–1354. <https://doi.org/10.1111/nph.14503>
916. Zhang L.-B., 2016. Eucommiaceae. In: The Families and Genera of Vascular Plants, vol 14. Flowering Plants. Eudicots. Eds. Kadereit, J., Bittrich, V. Springer, Cham. pp. 193-196.
917. Zhang, C., Zhang, T., Luebert, F., Xiang, Y., Huang, C.-H., Hu, Y., Rees, M., Frohlich, M., Qi, J., Weigend, M., Ma, H. 2020. Asterid phylogenomics / phylotranscriptomics uncover morphological evolutionary histories and support phylogenetic placement for numerous whole genome duplications. *Molecular Biology and Evolution*. 37(11): 3188–3210. <https://doi.org/10.1093/molbev/msaa160>
918. Zheng H.C., Lu A.M., Hu Z.H. 2015. Floral organogenesis and ring meristem in *Phytolacca*. *American Journal of Plant Sciences*, 6(3): 445–455. Article ID: 54218. <https://doi.org/10.4236/ajps.2015.63050>
919. Zhiyun Z., Tzvelev N.N. 1998. Orobanchaceae. *Flora of China*. 18: 229–243.
920. Zhu X.Y., Chase M.W., Qiu Y.L., Kong H.Z., Dilcher D.L., Li J.H., Chen Z.D. 2007. Mitochondrial *matR* sequences help to resolve deep phylogenetic relationships in Rosids. *BMC Evolutionary Biology*, 7: 217. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-217>.
921. Zimmermann W. 1959. *Die Phylogenie der Pflanzen*. Stuttgart. 777 pp.
922. Zohary M. 1950. Evolutionary trends in the fruiting head of Compositae. *Evolution*. 4(2): 103-109. <https://doi.org/10.2307/2405387>.
923. Zohary M., Fahn, A. 1941. Anatomical-carpological observations in some hygrochastic plants of the oriental flora. *Palestine Journal of Botany*, Jerusalem Series, 2: 125-131.
924. Zumajo-Cardona C., Ambrose B. A., Madrigal Y., Pabón-Mora N. 2025. Dehiscent fruits in Brassicaceae and Papaveraceae: convergent morpho-anatomical features with divergent underlying genetic mechanisms. *Annals of Botany*, mcaf079, <https://doi.org/10.1093/aob/mcaf079>

ЛЬВІВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ ІМЕНІ ІВАНА ФРАНКА
МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ БОТАНІКИ ІМЕНІ М.Г.ХОЛОДНОГО
НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

ОДІНЦОВА АНАСТАСІЯ ВАЛЕРІЇВНА

УДК 582.5/.9:581.461.581.471

ДИСЕРТАЦІЯ

**МОРФОГЕНЕЗ ПЛОДІВ РОСЛИН ФЛОРИ УКРАЇНИ:
МЕТОДИЧНІ АСПЕКТИ ТА АНАЛІЗ**

03.00.05 – ботаніка

Подається на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук

ДОДАТКИ

Київ – 2025

Додаток А

РОЗВИТОК КАРПОЛОГІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ
У РАДЯНСЬКИЙ І РАННІЙ ПОСТРАДЯНСЬКИЙ ПЕРІОДИ

Тут розглядаються здобутки вчених, які працювали від 40-х років ХХ століття до кінця першої декади ХХІ століття, доколи в Україні домінували наукові школи радянської доби. Еволюція органів квітки та гаметофітів покритонасінних рослин багато десятиліть були в фокусі уваги Армена Тахтаджяна. Великий вплив на розвиток морфології та еволюційної систематики мала схема еволюції гінецею покритонасінних (Тахтаджян, 1942). Згідно з цією схемою, вихідним типом вважався апокарпний полімерний гінецей, сформований з плікатних (епельтатних) тобто кондуплікатно складених плодолистків. З такого гінецею, на думку А.Тахтаджяна, виник синкарпний гінецей, а згодом паракарпний та лізикарпний з відповідними типами плацентації (Тахтаджян, 1942). Пізніше, А.Тахтаджян (1964) допустив незалежне виникнення паракарпного гінецею безпосередньо з апокарпного і доповнив свою схему еволюції гінецеїв додатковим напрямком (рис. А.1).

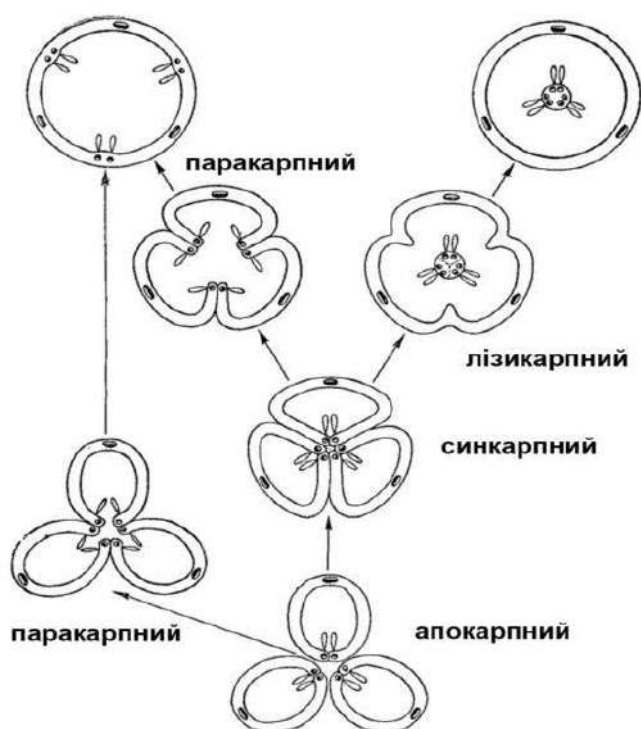


Рис. А.1. Еволюція гінецею покритонасінних (за Тахтаджян, 1964)

Для позначення усіх зрослоплодолисткових гінецеїв А.Тахтаджян, услід за В.Троллем, вживав термін "ценокарпний гінецей". Слід нагадати, що визначення типів гінецею (окрім лізікарпного) і типи плацентації (парієтальна, центрально-кутова, центрально-колончаста) були відомі європейським дослідникам ще з середини ХІХ ст. (див. пункт 1.1.2).

Згодом з'ясувалось, що різноманіття внутрішньої структури гінецею у досліджених видів значно перевищує можливості цієї класифікації, зокрема, виявилось багато прикладів поєднання ознак синкарпного та паракарпного типів будови в одному гінецеї, а лізікарпний тип був лише стадією розвитку деяких синкарпних гінецеїв з перегородками, що лізуються (Волгин, Тихомиров, 1980). Грунтуючись на концепції вертикальної зональності гінецею за В.Ляйнфельнером (див. пункт 1.1.2), С.О.Волгін та В.М.Тихомиров (1980) виділили шість структурних типів моноциклічного гінецею покритонасінних за наявністю синасцидіатної, симплікатної та апокарпної (асимплікатної за В.Ляйнфельнером) зон. Ці типи не були названі, і два з них не були відомі у реально існуючих об'єктів.

Схема еволюції гінецеїв за А.Тахтаджяном широко увійшла в практику дослідження будови квітки покритонасінних (Федоров, Артюшенко, 1975), а також використовувалась у всіх вітчизняних підручниках з ботаніки радянської і пострадянської доби (див. пункт 1.3.3). Ця схема еволюції почала розглядатися як класифікація гінецеїв, яка відповідає еволюційно-морфологічному критерію. Також цю класифікацію використовували як підґрунтя для класифікації плодів, тобто використовували морфогенетичний підхід до класифікації плодів (який раніше часто позначали як "генетичний" підхід). Типи плодів, які відповідають типам гінецею за А.Тахтаджяном, виділяли Микола Каден, Роза Левіна, Олександр Мелікян та їхні послідовники. Ці та інші ботаніки здійснили багато досліджень в галузі карпології, з яких тут будуть процитовані лише найголовніші.

Так, М.Каден (1947) і Р. Левіна (Левина, 1957; 1961) поділяли плоди на апокарпні, синкарпні, паракарпні та лізікарпні, які, у свою чергу,

класифікували за кількістю плодолистків і насінин, положенням зав'язі, способом вивільнення насінин та іншими ознаками. М.Каден, як і Р.Левіна, вважали зернівку злакових (Poaceae) апокарпним, вторинно мономерним плодом. Пізніше дослідники обмежились тільки двома типами плодів: апокарпії (з підтипами горішкові, листянкові та кістянкові), та синкарпії (з підтипами коробчастих, ягодових, піренарієвих та горіхових, при чому схізокарпії розглядались як похідний варіант коробчастих плодів) (Артюшенко, Федоров, 1986; Левина, 1987). М.Каден уточнив основні поняття карпології: плід, мерикарпій, членик, дробний і членистий плід, схізокарпій, покриви плоду, він також оновив класифікацію способів розкривання плодів, з'ясовував напрямки еволюції плодів в деяких родинх покритонасінних та уклав список типів плодів для 116 родин середньої смуги європейської частини СРСР (Каден, 1962, 1964а, 1964б, 1965, 1968).

Р.Левіна (Левина, 1961) створила оригінальну еволюційно-комбінативну класифікацію плодів (рис. А.2), враховуючи не лише тип гінецею, але й положення зав'язі, консистенцію оплодня, кількість плодолистків, кількість насінин та спосіб дезінтеграції (розкривання, розпадання). Проте, М.Каден (1961) стверджував необхідність створення часткових "генетичних" класифікацій для окремих таксонів, в яких плоди об'єднувались би за спільним походженням, а не за подібними адаптаціями, наприклад, як для родини Rosaceae (Каден, 1968). Зокрема, він вважав, що суха і соковита однолистянки за Р.Левіною (№ 4 і 5 на рис А.2) насправді є варіантами одного типу плоду. Заслугою М.Кадена (1964) є також спроба перегляду й уніфікації способів розкривання плодів, в якій автор вважав необхідним зазначати усі типи отворів, які формуються в оплодні під час розкривання плоду, і доповнив класифікацію Ж.Бовізажа (див. пункт 1.1.1). Проте, у радянських довідниках (Артюшенко, Федоров, 1986; Левина, 1987) почала використовувалась дуже спрощена версія цієї класифікації, що зумовило її придатність для навчальних потреб, але загальмувало прогрес у наукових дослідженнях.



Рис. А.2. Схема класифікації та еволюції плодів за Р.Левіною (Левина, 1961), переклад з рос.: Потульницький та ін. (1971): **1–15 – апокарпні плоди:** 1 - суха спіральна багатолистянка; 2 - соковита спіральна багатолистянка; 3 - циклічна багатолистянка; 4 - суха однолистянка; 5 – соковита однолистянка; 6 - біб; 7 - членистий сухий біб; 8 - членистий соковитий біб; 9 - горішковидний біб; 10 – багатогорішок, 11 - суниця; 12 - цинарродій; 13 - багатокістянка; 14 - соковита однокістянка; 15 - суха однокістянка; **16–39 – синкарпні плоди:** 16 - синкарпна багатолистянка; 17- верхня синкарпна коробочка; 18 - коробочка розпадна; 19 - ценобій; 20 - двокрилатка; 21 - верхня синкарпна ягода; 22 - верхня синкарпна кістянка; 23 - гесперидіум; 24 - верхня синкарпна кістянка; 25 - синкарпна ягода; 26 - верхній синкарпний горіх; 27 - верхня крилатка; 28 - нижня синкарпна коробочка; 29 - нижня синкарпна ягода; 30 - нижня синкарпна кістянка; 31 - кістянковидне яблуко; 32 - яблуко; 33 - вислоплідник; 34 - двосімянка; 35 - нижня синкарпна суха кістянка; 36 - нижня синкарпна сім'янка; 37 - нижня крилатка; 38 - нижній синкарпний горіх; 39 - жолудь; **40–50 – паракарпні плоди:** 40 - верхня паракарпна коробочка; 41 - верхня паракарпна ягода; 42 - стручок; 43 - членистий стручок; 44 – горіховидний стручок; 45 - верхня паракарпна суха кістянка; 46 - зернівка; 47 - нижня паракарпна коробочка; 48 - нижня паракарпна ягода; 49 - гарбуз; 50 - паракарпна сім'янка; **51–56 – лізикарпні плоди:** 51 - верхня лізикарпна коробочка; 52 - сім'янка; 53 - верхня лізикарпна кістянка; 54 - верхня лізикарпна сім'янка; 55 - нижня лізикарпна ягода; 56 - нижня лізикарпна сім'янка.

Згодом, історію формування та проблематику термінології стосовно способів розкривання плодів детально дослідив Олександр Доуельд (2004), який виділив етапи штучних та природних класифікацій способів розкривання плодів, та вказав на необхідність створення морфогенетичної класифікації розкривання плодів.

Використовуючи тогочасні досягнення порівняльної та еволюційної морфології, були створені детальні атласи з описової морфології квітки і плоду (Федоров, Артюшенко, 1975; Артюшенко, Федоров, 1986). В них було зібрано чимало фактів з зовнішньої і внутрішньої будови гінецею і плоду. Атласами користувались радянські дослідники і викладачі упродовж багатьох років. При цьому було укладено оригінальну ієрархічну класифікацію плодів (рис. А.3), яка відображала також головні еволюційні зміни плоду (Артюшенко, Федоров, 1986). У цій класифікації єдиний шлях

від апокарпних до синкарпних плодів проходить від багатolistянки до коробочки та від коробочки до інших типів синкарпних плодів: схізокарпіїв, ягоди, піренарію та горіха. Всі типи плодів найменшого рівня, названі за описовим принципом, є, по суті, кінцевими стадіями еволюції плодів.

Найбільш детальну класифікацію плодів у цей період створив учень А.Л.Тахтаджяна Олександр Мелікян (1981), який наслідував класифікацію типів гінецею у виділенні основних типів плодів (рис. А.4). О.Мелікян визнавав головним напрямком еволюції плодів у всіх лініях зменшення числа плодолистків і насінних зачатків до одного, з формуванням мономерних та псевдомономерних однонасінних плодів (Мелікян, 1981). При цьому відбувається координація функцій між оплоднем і насінною шкіркою, так що одне з них виконує функцію захисту, а функцію розселення виконує лише оплодень. Перевагами однонасінних плодів є більш досконала структура, економія пластичних матеріалів, можливість використання різних агентів рознесення. У посмертній роботі О.Мелікяна з його учнями (Бобров и др., 2009) були розвинуті ці погляди і ще більше деталізовано еволюційно-морфогенетичну класифікацію плодів, враховуючи особливості гістогенезу оплодня, та виділено фрагмокарпний (вторинно синкарпний) тип гінецею.

Враховуючи великий інтерес до вивчення структури гінецею і плоду з позицій порівняльно-морфологічного та еволюційно-морфологічного підходу, пріоритетним принципом класифікації плодів у радянську добу можна вважати морфогенетичний принцип, оскільки класифікації плодів базувались на уявленнях про еволюцію структурних типів гінецея, виділених А. Тахтаджяном. Тобто, дослідники застосовували онтогенетичний та еволюційний аспекти морфогенезу одночасно.

На багатозначність поняття "морфогенез" у рослин звернула увагу Р. Левіна (Левина, 1974), яка виявила у працях попередників для індивідуального морфогенезу органів використання термінів "органогенез" та "гістогенез", а для змін органів упродовж еволюції вживання терміну "філоморфогенез" (табл. А.1). Термін "органогенез та гістогенез плоду" за

Р. Левіною (Левина, 1974) співставний з англomовним поняттям "fruit development" у працях сучасних дослідників, оскільки морфологічний розвиток плоду, як правило, супроводжується змінами в його анатомічній структурі. Також Р. Левіна (Левина, 1974, с. 90) допускала використання терміну "онторморфогенез" для характеристики індивідуального розвитку окремих органів і морфологічних структур.

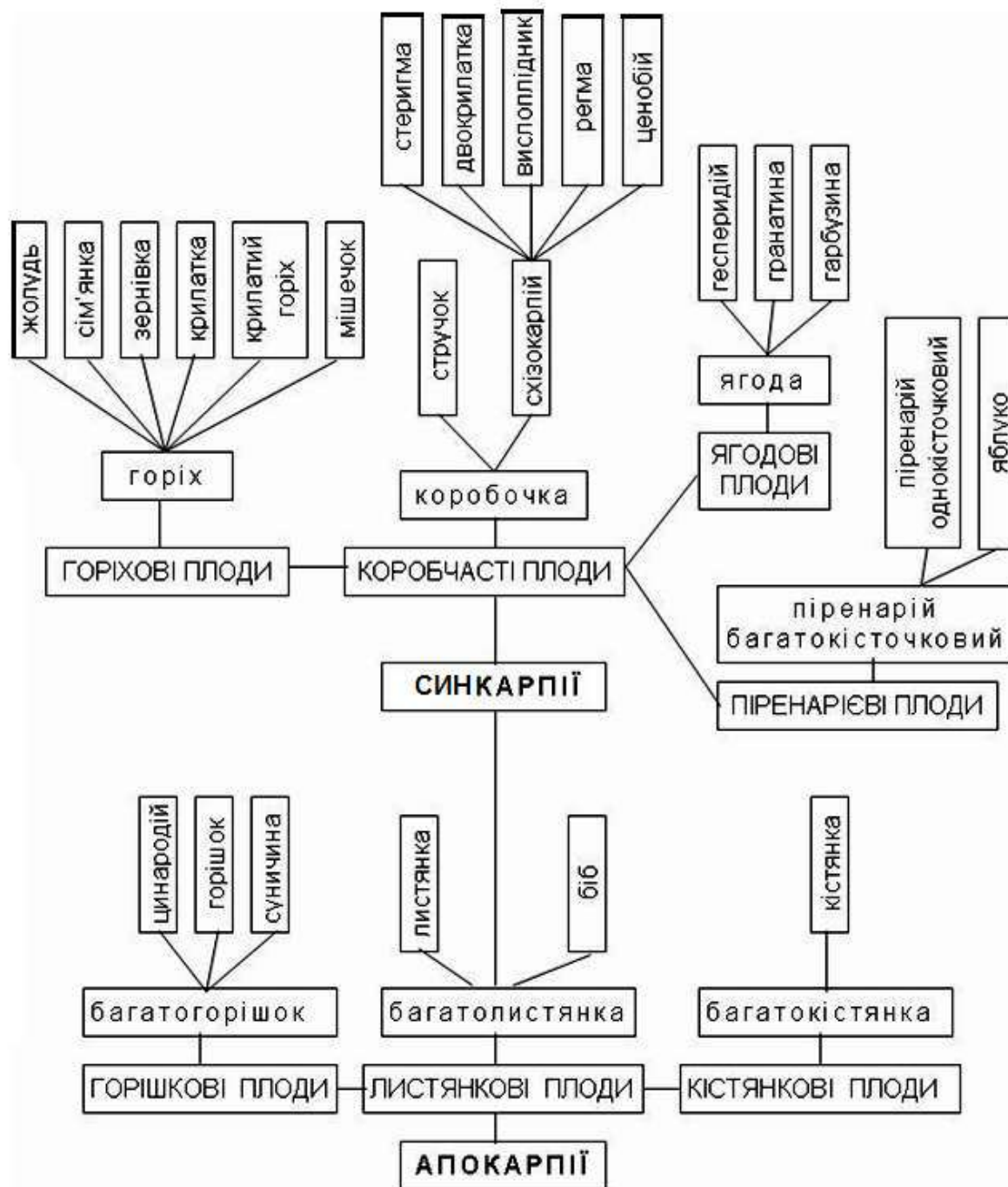


Рис. А.3. Схема класифікації плодів за Артюшенко, Федоров (1986).

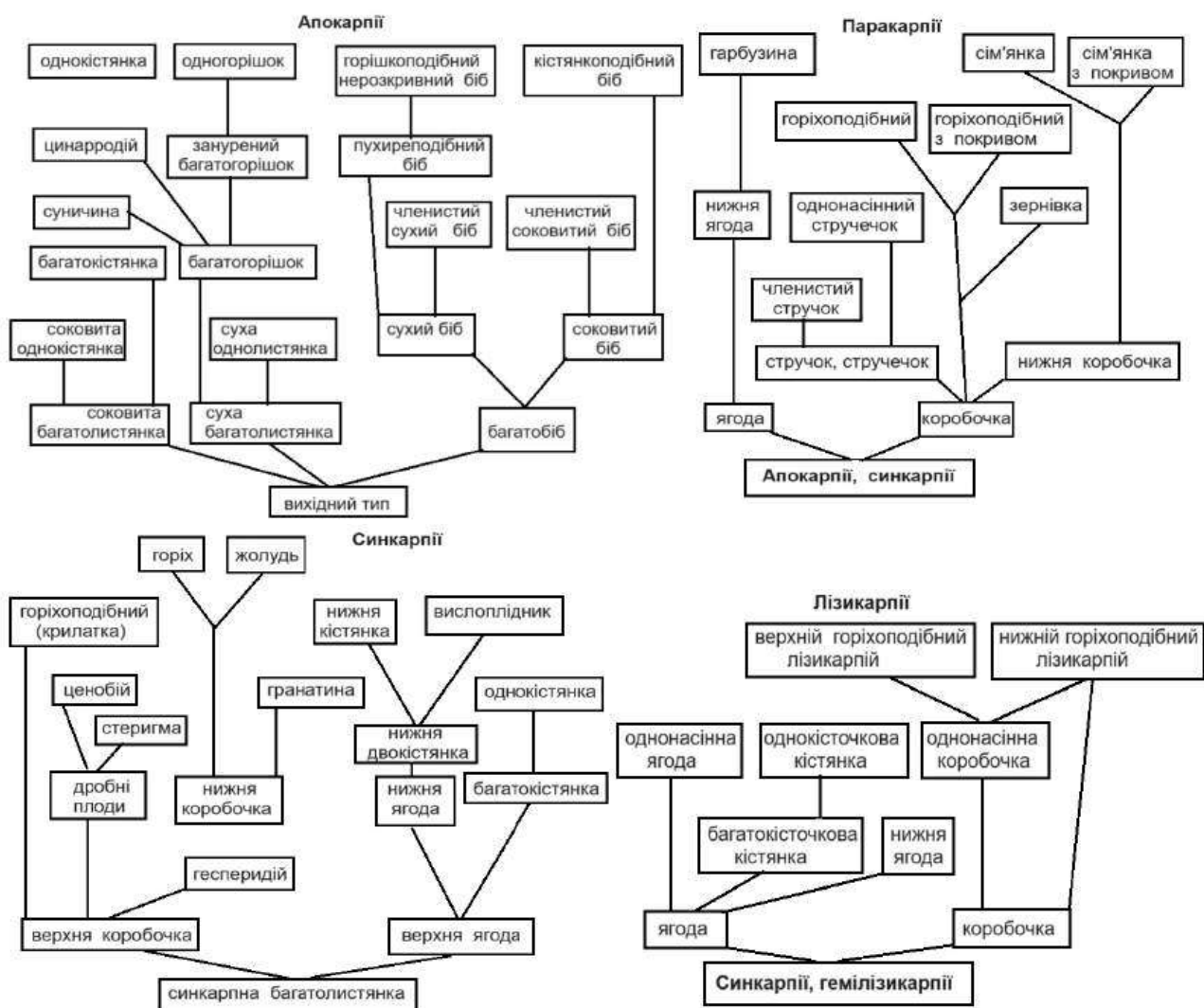


Рис. А.4. Схема класифікації плодів за Мелікяном (1981)

Таблиця А.1.

Прояви морфогенезу рослин на різних рівнях (Левина, 1974)

Рівень розвитку	Структурні й таксономічні рівні			
	органно-тканинний	організмівий	популяційно-видовий	надвидовий
Індивідуальний	Формування органів та окремих структур в онтогенезі особини – органогенез та гістогенез (онторморфогенез)	Морфологічний розвиток (формування) особини – онторморфогенез	-	-
Історичний	Перетворення органів й окремих структур у ході мікроеволюції – філоморфогенез	Еволюція життєвих форм (біоморф) – біоморфогенез		Морфологічна еволюція таксона – морфогенія

Те, що онтогенетичний і філогенетичний розвиток органів рослини тісно пов'язані між собою, а еволюційні зміни органів відбуваються через зміни їх онтогенезу, визнавали й інші ботаніки-еволюціоністи (Takhtajan, 1959; Меликян, 1981). Проте, карпологічні дослідження часто починали зі стадії постантетичного гінцею, не враховуючи більш ранні етапи морфогенезу плоду, що було загально прийнято і для світової практики.

Іншим напрямком карпології було вивчення екології поширення діаспор, де значний внесок привнесла Р.Левіна, вивчаючи способи рознесення плодів і насінин за допомогою абіотичних та біотичних агентів та здійснивши цікаві узагальнення (Левина, 1956, 1957, 1987). Також Р.Левіна (Левина, 1944) створила оригінальну класифікацію варіантів антропохорії (табл. А.2). В останній своїй роботі, виданій посмертно, Р.Левіна (1987) виклала оригінальну класифікацію диплохорії, гетерокарпії та навела багато прикладів будови плодів та способів їх рознесення. П'ять основних способів рознесення діаспор (авто-, анемо-, гідро-, зоо- та антропохорія) описано також в Атласі (Артюшенко, Федоров, 1986). Питання гетерокарпії та її різновидів було детально проаналізовано В.Войтенком (1989).

Використані для Додатку А літературні джерела радянського періоду

Артюшенко З.Т., Федоров Ал.А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод. Л.: Наука, 1986. 392 с.

Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С. Морфогенез плодов Magnoliophyta. М.: Либроком, 2009. 400 с.

Войтенко В.Ф. Гетерокарпия (гетеродиаспория) у покрытосеменных растений: анализ понятия, классификация, терминология // Бот. Журн. 1989. Т.74, № 3. С. 281–297.

Волгин С.А., Тихомиров В.Н. О структурных типах моноциклического синкарпного гинцея покрытосеменных // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1980. Т. 85, вып. 6. С. 63-74.

Доуэльд А.Б. О классификациях типов раскрытия плодов цветковых // Turczaninowia, 2004. Т.7, № 4. С. 68-81.

Порівняльна характеристика типів антропохорії (Левина, 1944)

Характеристики Категорія	Свідома чи несвідома дисемінація	Група рослин	Пристосування	
			морфологічні	фізіологічні
Спейрохорія	несвідома	польові бур'яни	Міцне прикріплення діаспори до материнської рослини, подібність діаспор до діаспор основної культури	Одночасне дозрівання діаспор з дозріванням основної культури
Ергазіохорія	несвідома	бур'яни полів, городів, інших угідь	Легке і довільне відокремлення діаспори від материнської рослини	Висока плодючість, велика тривалість періоду проростання насіння
Агестохорія	свідома і несвідома	Культурні рослини, польові бур'яни, різні дикорослі рослини	немає	немає

Каден Н.Н. Генетическая классификация плодов // Вестник Московского Унив. 1947. Т.12. С.31–42.

Каден Н.Н. О некоторых основных вопросах классификации, типологии и номенклатуры плодов // Бот. журн. 1961. Т. 46, № 4. С. 498–504.

Каден Н. Н. Типы продольного вскрывания плодов // Бот. Журн. 1962. Т. 47, № 4. С. 496–504.

Каден Н.Н. К вопросу о дробных плодах // Бот. Журн. 1964а. Т.49, №7. С.966–973.

Каден Н. Н. Еще о способах вскрывания плодов // Бот. Журн. 1964б. Т. 49, № 12. С. 1776-1779.

Каден Н.Н. Типы плодов растений средней полосы европейской части СССР // Бот. Журн. 1965. Т.50, № 6. С.775-787.

Каден Н.Н. Эволюция плодов розоцветных // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1968. Т. 73, №2. С. 127–135.

Левина Р. Е. К вопросу об антропохории // Советская Ботаника. 1944. №3. С.42-46.

Левина Р. Е. Современное состояние и пути развития карпобиологии // Бот. Журн. 1956. Т.41, № 11. С. 1571-1578.

Левина Р.Е. Способы распространения плодов и семян. М.: Издательство Московского университета. 1957.

Левина Р.Е. О классификации и номенклатуре плодов // Бот. журн. 1961. Т.46, № 4. С.488–495.

Левина Р. Е. О соотношении морфогенеза и филогенеза в процессе эволюции // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т.79, № 1. С.89–99.

Левина Р.Е. Морфология и экология плодов. Л.: Наука. 1987. 160 с.

Меликян А.П. О некоторых общих тенденциях в эволюции и специализации плодов. В сб.: Доклады республиканского семинара: Проблемы эволюционной морфологии и биохимии в систематике и филогении растений. Отв. ред. К.М.Сытник. Киев: Наук. Думка, 1981. С.117-125.

Тахтаджян А.Л. Структурные типы гинецея и плацентация семезачатков // Изв. Армянск. фил. АН СССР. 1942. Т. 3-4 (17-18). С. 91-112.

Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.-Л.: Наука, 1964. 236 с.

Федоров. Ал. А., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л.: Наука, 1975. 352 с.

Додаток Б
СПИСОК ДОСЛІДЖЕНИХ ВИДІВ

Таблиця Б.1

Досліджені види та джерела матеріалу

№	Назва виду	Тип матеріалу*	Місце збору і колектор
	Базальні покритонасінні		
1.	<i>Aristolochia clematitis</i> L.	К	м. Львів, Ботанічний сад Львівського Університету, 2008, С.Пристаєвський
2.	<i>Asarum europaeum</i> L.	К	м. Львів, Винниківський ліс, 04.2008; Голосківський ліс, 19.04.2024, А.Одінцова
3.	<i>Schizandra sinensis</i> (Turcz.) Baill.	П	м. Львів, вул. Олени Пчілки, культивована, 18.06.2024 49°49'54.9"N 24°02'14.6"E А.Одінцова
	Однодольні		
4.	<i>Stratiotes aloides</i> L.	К	Заплави річки Іртиш (Омська область, РФ), А. Єфремов, 2002
5.	<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.	К	Озеро Луки Шацький р-н Волинської області, 26.06.2003 А.Одінцова
6.	<i>Galanthus nivalis</i> L.	К	1) Ботанічний сад імені академіка Олександра Фоміна Київського національного університету імені Тараса Шевченка, 2018, О.Фіщук
7.	<i>Leucojum vernum</i> L.	К	Ботанічний сад імені академіка Олександра Фоміна Київського національного університету імені Тараса Шевченка, 2018, О.Фіщук
8.	<i>Narcissus pseudonarcissus</i> L.	К	Ботанічний сад імені академіка Олександра Фоміна Київського національного університету імені Тараса Шевченка, 2018, О.Фіщук
9.	<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.	К	Ківерцівське лісництво, Волинська обл., 2015. О.Фіщук м. Львів, Голосківський ліс, 04.2019; 19.04 2024 (плоди) А.Одінцова
10.	<i>Majanthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt	К	Ківерцівське лісництво, Волинська обл., 2015. (квітки) О.Фіщук м. Львів, Голосківський ліс, 2019;

			19.04 2024 (плоди) А.Одінцова
11.	<i>Convallaria majalis L.</i>	К	1) Ківерцівське лісництво, Волинська обл. 2015. О.Фіщук 2) Ботанічний сад імені академіка Олександра Фоміна Київського національного університету імені Тараса Шевченка, 2015 (квітки); О.Фіщук
12.	<i>Iris pseudacorus L.</i>	П, Р	с. Івано-Франкове Яворівський р-н Львівської обл., Янівський став і канали, 22.06.2015; 24.06.2023, 30.06.2023 А.Одінцова, Я.Хомей
13.	<i>Canna indica L.</i>	П, Р	м. Львів, вул. Пасічна, 62-В, культивована на прибудинковій ділянці, упродовж літа-осені, 12.09.2018 р. І.Семеренко, А.Одінцова
	Базальні дводольні		
14.	<i>Sedum acre L.</i>	П, Р	с. Любешка, Львівського р-ну Львівської обл., схили гори Полянка, липень, 2021. В.І.Скірка
15.	<i>Buxus sempervirens L.</i>	Р	Шацький біолого-географічний стаціонар Львівського національного університету імені Івана Франка, Волинська обл., 11.09.2021 А.Одінцова
16.	<i>Chrysosplenium alternifolium L.</i>	Р	1) м. Львів, парк "Залізна вода", 16.04.2019, 8.05.2019, Р.Адрейчук 2) Географічний стаціонар Львівського національного університету імені Івана Франка, с. Ворохта Івано-Франківської обл., 48°09'56.8"N 24°32'26.0"E, 29.05.2024 А.Одінцова
	Розиди		
17.	<i>Hypericum perforatum L.</i>	К, Р	1) м.Львів, лука біля Медової печери, 2006; А.Одінцова 2) с. Трибоківці, Жидачівського району, Львівській області, на сінокосі, 2019, М.Задорожна 3) Біолого-географічний стаціонар Львівського національного університету імені Івана Франка, лука біля оз. Пісочне Шацький район

			Волинської обл. 15.09.2018 А.Одінцова
18.	<i>Hypericum maculatum</i> Grantz.	К,	м. Сколе, Львівської обл., на лісовій дорозі до г. Лопата, 06.2006 р. А.Одінцова
19.	<i>Lythrum salicaria</i> L.	К, П, Р	1) м. Львів, парк "Погулянка", біля ставу (07.2000), А.Одінцова 2) с. Страдч Яворівський р-н Львівської обл., заливна лука біля повороту на м.Жовква, 10.07.2008, 13.07.2009; 3.07.2010, А.Одінцова
20.	<i>Trapa natans</i> L.	П	1). На українській частині гирлової ділянки Дунаю, на території Дунайського біосферного заповідника в Одеській області (Ананькін і Делюків Кути) та у заплаві Дніпра, на території Києва (р-н Корчуватого). 2015. О.Савицький; 2). Козівський став, с. Козова, Тернопільська обл. 09.2024. 49°26'51.3"N 25°07'53.2"E В.Мерлавський
21.	<i>Oenothera biennis</i> L.	П, Р	Біолого-географічний стаціонар Львівського національного університету імені Івана Франка, лука біля оз. Пісочне Шацький район Волинської обл. 06-07.2020, А.Залізник, А.Одінцова
22.	<i>Epilobium angustifolium</i> L.	П, Р	1) с. Оброшино Львівської області, ліс на галявині, 3.07.2014, 22.07.2017 Н.Клімович 2) с.Колочава, Хустський р-н Закарпатської області, 13.07.2013, А.Одінцова 3) с.Рава-Руська Львівської області, 5.07.2007, А.Одінцова
23.	<i>Epilobium hirsutum</i> L.	П, Р	1) м. Львові, просп. В.Чорновола, 01.10 2013. А.Одінцова 2) смт Оброшино Львівської області, 14.07.2017. Н.Клімович
24.	<i>Circaea lutetiana</i> L.	К, П	1) с. Кваси, Рахівський р-н, Закарпатська обл., біля біостаціонару Львівського

			Університету; буковий ліс, 2005 А.Одінцова 2) с.Чинадієво, Закарпатська обл., буковий ліс біля водоспаду Скекіт, 15.08.2012, 29.07.2013, А.Одінцова 3) м. Львів, парк "Високий Замок", 8.07.2015; вул. Тернопільська, школа № 80, на газоні, 3.07.2023, А.Одінцова
25.	<i>Circaea alpina L.</i>	К	1) с. Кваси, Рахівський р-н, Закарпатська обл., околиці біостаціонару Львівського Університету; буковий ліс біля Джордживої прилуки, схил г.Шешул, 07.2003, 2005 А.Одінцова 2) хвойний ліс біля оз. Синевир Хустський район Закарпатської області, 18.07.2016 А.Одінцова
26.	<i>Hibiscus syriacus L.</i>	П, Р	м. Львів, вул. Варшавська, культивується, 21.08.2022, 19.10.2022, 49°51'56.8"N 24°00'48.9"E, А.Одінцова
27.	<i>Tilia cordata Mill.</i>	П	с. Добросин, Жовківського району Львівської області, 4.07.2017, Н.Сайко
28.	<i>Reseda lutea L.</i>	П, Р	м. Львів, вул. Клепарівська, насип біля залізничного мосту, 2016. 49°51'15.3"N 24°00'52.8"E, А.Одінцова
29.	<i>Echinocystis lobata (Michx.) Torr. & A.Gray</i>	Р	м.Львів, м.Львів, вул. Драгоманова, 36, 49°49'59.9"N 24°01'45.4"E, парк 700-річчя Львова, 49°51'54.5"N 24°01'09.8"E, 21.08.2021, А.Одінцова
30.	<i>Malva sylvestris L.</i>	Р	м.Львів, пр.В.Чорновола, на газоні, 7.07.2014, 19.08.2016, 49°51'33.3"N 24°01'10.9"E, А.Одінцова
31.	<i>Mercurialis perennis L.</i>	Р	с. Ворохта Івано-Франківської обл., вул. Говерляньська, 17 км до бази Заросляк, смерековий ліс біля дороги, 48°09'56.8"N 24°32'26.0"E, 10.06.2023; 29.05.2024, А.Одінцова
32.	<i>Tropaeolum majus L.</i>	Р	м. Львів, вул. Окуневського N49.85924, E24.01797, А.Одінцова

	Каріофіліди		
33.	<i>Silene baccifera</i> (L.) Durande	К, П	с. Винники, Львівський район, Львівська область, вул. Хмельницького, біля готельного комплексу Emily Resort (N49.8156 E24.1106) 11.09.2023. В.Головка, А.Одінцова
34.	<i>Phytolacca acinosa</i> Roxb.	П	м.Львів, вул. Т.Масарика, на квітнику, 27.08.2013, 49°51'33.7"N 24°00'52.7"E, А.Одінцова
35.	<i>Viscum album</i> L.	П	Львів, вул. Торф'яна, 9, на тополі, 19.11.2023, 49.861598 N, 24.024546E А.Одінцова
36.	<i>Beta vulgaris</i> L.	Р	м.Львів, культивується, комерц. 21.05.2024, А.Одінцова
37.	<i>Portulaca oleracea</i> L.	Р	м.Львів, вулиця Могилянського, 16, сквер, між плитами, 11.09.2023 N49.857808, E24.021875, А.Одінцова
	Астериди		
38.	<i>Deutzia scabra</i> Thunb.	П, Р	м. Львів, вул. Липинського 3/5, 15.06.2020, на квітнику, культивується, 49°51'21.2"N 24°01'03.1"E, А.Одінцова м. Львів, по вул. Драгоманова, Пасічна, Медова Печера, 06-07.2020 К.Волкотруб
39.	<i>Philadelphus coronarius</i> L.	П, Р	м.Львів, вул. Драгоманова, 36, культивується. 49°49'59.9"N 24°01'45.4"E, 18.09.2019, К.Волкотруб, А.Одінцова с. Паланки Яворівський район Львівської області, дачі, 24.06.2018 А.Одінцова
40.	<i>Hydrangea involucrata</i> Siebold	Р	Ботанічний сад Львівського національного університету імені Івана Франка, 09.2020, К.Волкотруб
41.	<i>Hydrangea paniculata</i> 'Tardiva'	Р	Ботанічний сад Львівського національного університету імені Івана Франка, 09.2020, К.Волкотруб
42.	<i>Hydrangea serrata</i> 'Imperatrice Eugenie'	Р	Ботанічний сад Львівського національного університету імені Івана Франка, 09.2020, К.Волкотруб
43.	<i>Hydrangea arborescens</i> 'Grandiflora'	Р	Ботанічний сад Львівського національного університету імені

			Івана Франка, 09.2020, К.Волкотруб
44.	<i>Platycodon grandiflorus</i> (Jacq.) A. DC.	П, Р	Ботанічний сад Львівського національного університету імені Івана Франка, вул. Черемшини, 44, Колекція "Лікарські рослини", 17.07.2018-20.09.2018 Р.Андрейчук
45.	<i>Jasione montana</i> L.	П, Р	1) с. Арламовська Воля мостиського району Львівської обл. 24.06.2018, Р.Андрейчук 2) Біолого-географічний стаціонар Львівського національного університету імені Івана Франка, лука біля оз. Пісочне Шацький район Волинської обл. 15.09.2018, А.Одінцова 3) с. Затишшя Сокальський район Львівської області, на луці, північні околиці 25.08.2017, А. Одінцова
46.	<i>Adenophora liliifolia</i> L.	П, Р	Урочище "Касова гора", біля вершини, с. Бурштин, Галицький район Івано-Франківської обл. 49°13'36.6"N 24°41'39.7"E 2.08.2020 Андрейчук Р. Р. 13.08.2020 Одінцова А. В.
47.	<i>Asyneuma canescens</i> (Waldst. & Kit.) Griseb. & Schenk,	П, Р	Урочище "Савур Могила" (10.06.2019 та 7.07.2019), східні околиці с. Григорівка, Запорізький район Запорізької області 47°70'59.85 N, 35°38'60.16 E, В.Коломійчук
48.	<i>Campanula latifolia</i> L.	П, Р	с. Паланки, Яворівський район Львівської області, дачі, 8.07.2018 р. А.Одінцова
49.	<i>Campanula alpina</i> Jacq.	П, Р	(1) г. Петрос, біля вершини, Разівський район Закарпатської обл., (2022м н.р.м.), 5.07.2018; Р.Андрейчук; (2) г.Пожижевська (1822м н.р.м.) на вершині та улоговина між г.Пожижевська та г. Брескул, с.Ворохта Івано-Франківської обл., 9.08.2023. А.Одінцова
50.	<i>Asclepias syriaca</i> L.	Р	м. Київ, Солом'янський район, уздовж вагонної дільниці Київ-

			Пасажирський (50.442442N, 30.458361 E), М.Присяжнюк
51.	<i>Lathraea squamaria</i> L.	Р	м. Львів, північні околиці, Голосківський ліс, на коренях бука, 19.04.2024, . А.Одінцова с. Ворохта, Івано-Франківської обл., вул. Говерлянська, 15-й км, на узбіччі, смерековий ліс, 19.05.2025 . А.Одінцова
52.	<i>Plantago major</i> L.	Р	1) м. Львів, 07.2023, 49.819100° N, 24.089500° E, Я. Хомей 2) м.Сколе Львівської обл, стежка до с. Кам'янка з пн схилу г.Лопата 7.08.2024 48°59'57.8"N 23°33'30.1"E А.Одінцова
53.	<i>Verbascum phlomoides</i> L.	Р	Ботанічний сад Львівського національного університету імені Івана Франка, вул. Кирила і Мефодія, 4, 2.09.2017, 10.11.2017, А.М.Жагаляк, А.Одінцова

Примітка. Тип матеріалу, що вивчався: К – бутони і квітки, П – недозрілі плоди, Р – розкривання або розпадання плоду.

Додаток В**ОПИСИ ГІНЕЦЕЮ І ПЛОДУ ДОСЛІДЖЕНИХ ВИДІВ*****Aristolochia clematitis* L.**

Квітки з нижньою шестичленною зав'яззю. Зав'язь актиноморфна, шестигніздна, багатонасінна, в перерізі шестикутна, обернуто-вузькоконічна, близько 2 мм в діаметрі. Від самої основи гнізда розділені неповними перегородками, тобто плодолистки епельтатні, їхні вентральні шви відкриті. Насінні зачатки розміщені однорядно в кожному гнізді, від основи до верху гнізд, плацентація парієтальна (рис. В.1).

Під час цвітіння зав'язь паренхімна, нездерев'яніла, вкрита дрібноклітинною епідермою з поодинокими волосками. Товщина перегородок зав'язі близько 100 мкм, стінка зав'язь 150 мкм, 12-13 шарів клітин завтовшки. Клітини стінки зав'язі і перегородок паренхімні, однакового розміру, без включень. Внутрішня епідерма гнізд зав'язі дрібноклітинна. Провідна система складається з 6 великих колатеральних дорзальних пучків плодолистків та 6 вентральних жилок на проксимальних кінцях перегородок, які поєднуються численними анастомозами з дорзальними пучками. Так, від дорзальних пучків до вентральних пучків по перегородках проходять дрібні горизонтальні відгалуження. Вентральні пучки в середній частині зав'язі можуть роздвоюватися. У верхній частині зав'язі, при переході до структури гіностемію, зав'язь звужується, плаценти зникають, вентральні пучки та дрібні анастомози сліпо закінчуються, так що у стовпчик продовжуються лише 6 дорзальних пучків. Канал стовпчика 6-променеий, вистелений провідниковою тканиною.

В анатомічній структурі зав'язі помітні адаптації до септицидного розкривання плоду: непарні доразльні пучки, два ряди пучків на радіусах перегородок, радіальні ряди дрібніших клітин епідерми та паренхіми вздовж перегородок (рис. В.1).

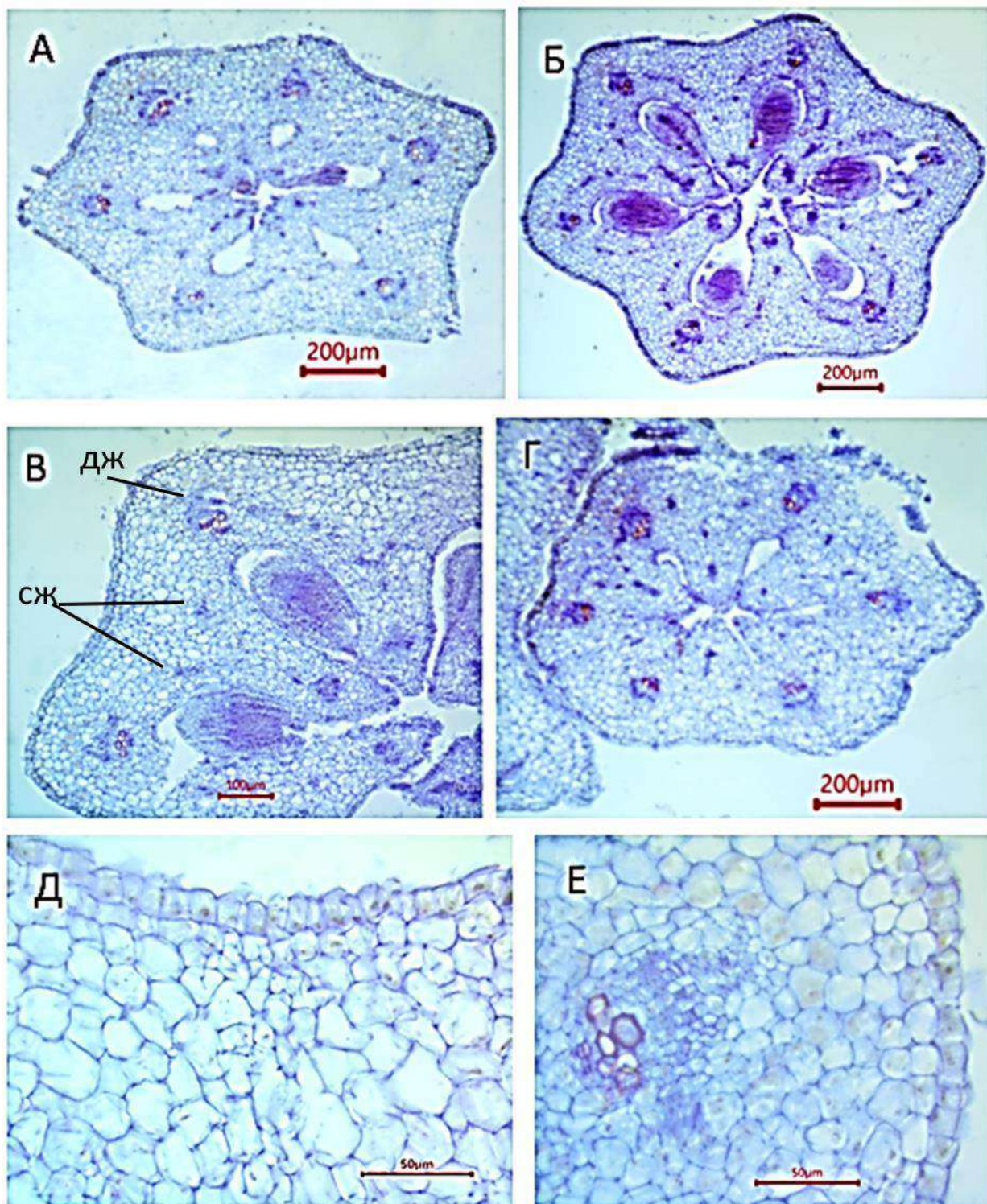


Рис. В.1. *Aristolochia clematitis* L. Висхідна серія зрізів зав'язі (А-Г), радіальні ряди дрібніших клітин епідерми та паренхіми вздовж перегородок зав'язі (Д), цілісний колатеральний дорзальний пучок (Е), фарбування гематоксилін, сафранін

Asarum europaeum L.

Зав'язь 6-гніздна, нижня, сферична, близько 10 мм в діаметрі. В нижній частині розділена конгенітально на гнізда, у верхній половині, перегородки неповні, розділені в центрі щілиною, а вище віддалені одна від одної (рис. В.2). Насінні зачатки розміщені дворядно у гнізді, на центрально-кутових плацентах в багатогнізdnій зоні та на парієтальних плацентах в одногнізdnій зоні, переважно в нижній її половині. Стінка зав'язі паренхімна, близько 400 мкм завтовшки, перегородки тонкі, 100 мкм завтовшки. Зовнішня епідерма зав'язі щільно вкрита довгими простими волосками, внутрішня епідерма щільно-зерниста, з дуже дрібних клітин. Паренхіма стінки зав'язі диференційована на два приблизно однакові за товщиною шари: зовнішній щільний шар з потовщеними целюлозними оболонками та внутрішній повітроносний шар, з великими повітряними порожнинами (рис. В.2). Повітроносна паренхіма також вповнює перегородки. Провідні пучки розміщені на межі між щільною та повітроносною паренхімою. Провідна система складається з 6 дорзальних пучків та пучків, які входять в центральну колонку зав'язі у вигляді суцільного циліндру, що розділяється на 6 пучків, по одному на кінці кожної перегородки. З цих пучків формуються сліди насінних зачатків у двох сусідніх гніздах. Анастомозів між дорзальними і вентральними пучками немає, проте формуються дрібні відгалуження від дорзальних пучків у стінку зав'язі. У верхній частині зав'язі дорзальний пучок радіально ділиться із формуванням подвійної дорзальної жилки плодолистка та зовнішньої частини, яка живить тичинку і листочок оцвітини. Тичинки в основі прирослі до стовпчика, тобто спостерігаємо початкові стадії формування гіностемію (рис. В.2).

За анатомічною структурою зав'язі не виявлено пристосувань до розкривання плоду. Але роздвоєна дорзальна жилка у верхній частині зав'язі може свідчити про минуле дорзальне розкривання коробчастого плоду .

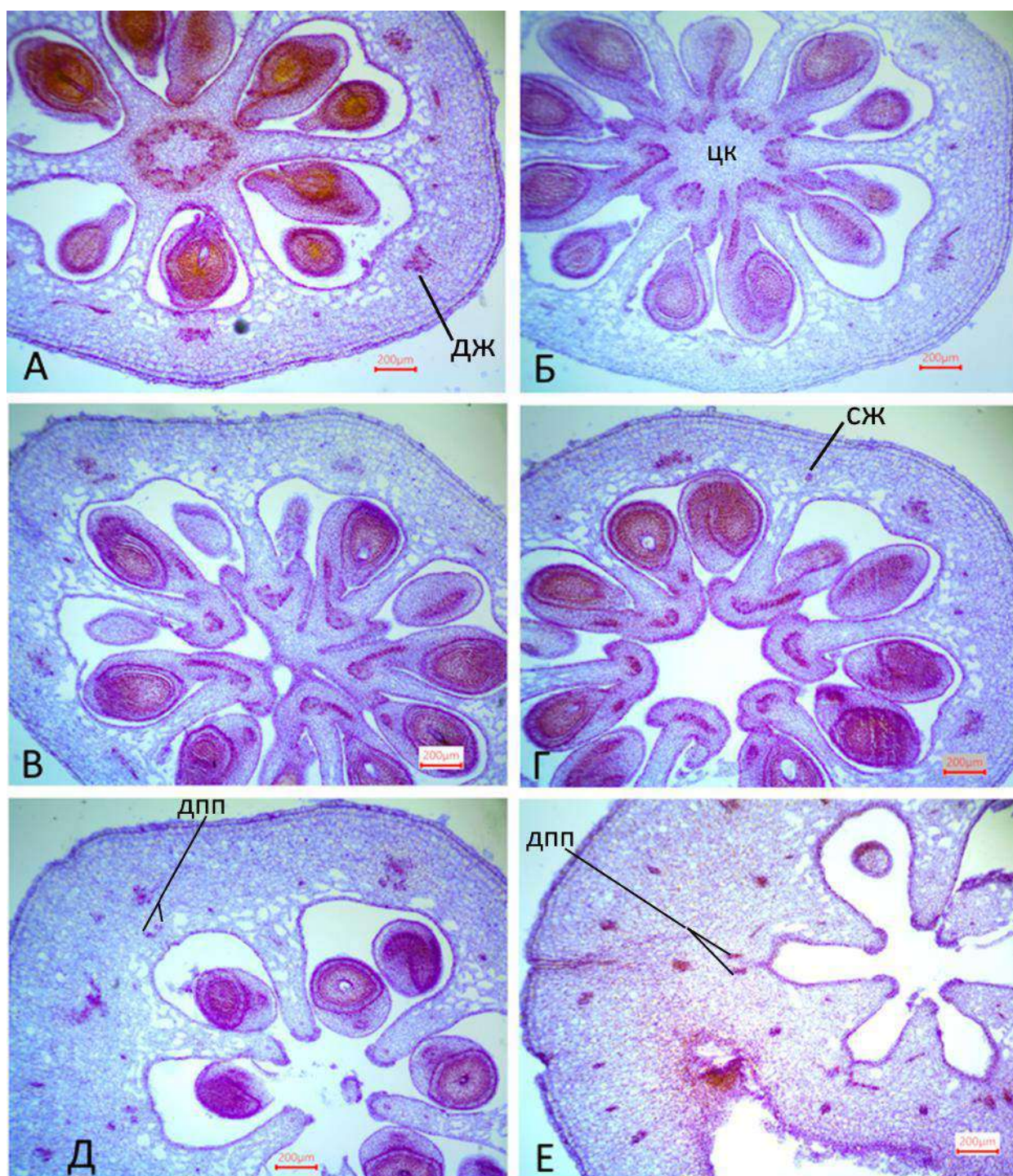


Рис. В.2. Висхідна серія зрізів зав'язі *Asarum europaeum* L. (А-Е), фарбування: гематоксилін та сафрананін

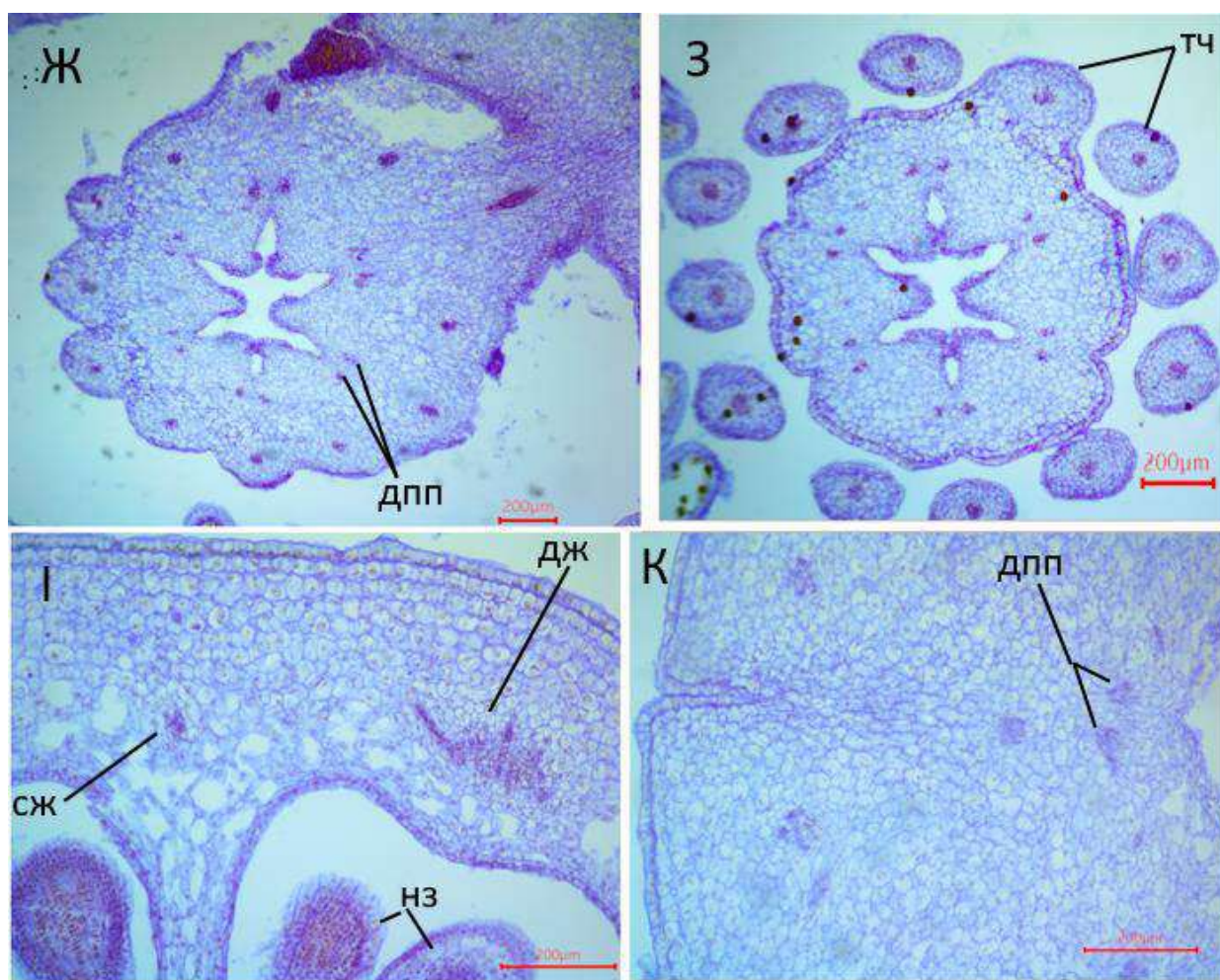


Рис. В.2. Висхідна серія зрізів зав'язі *Asarum europaeum* L. (продовження), (Ж-К), деталі оплодн

Schisandra chinensis (Turcz.) Baill.

Будова квітки, плоду і насінини представників з родини Schisandraceae детально вивчалась (Leinfellner, 1966; Saunders, 2000; Skrypchenko, Slyusar, 2020). Тому нашим завданням було доповнити інформацію і перевірити дані про структуру оплодня в особин *Schisandra chinensis*, вирощених в умовах м.Львова. Плід повислий, полімерний, плодики сферичні, нерозкривні, 1-2 насінні, голі, в одному плоді плодики різного розміру, незалежно від розміщення на плодоложі, багато плодиків недорозвинуті, імовірно через брак запилення. Приймочкова поверхня у плоді коротка, розміщена субапикально (рис. В.3). Оплідень паренхімний, гомогенний, 1,5-2,0 мм завтовшки. Екзокарпій дрібноклітинний, тонкостінний. Зовнішні 2-3 шари мезокарпію мають дещо потовщені вторинні целюлозні оболонки. Близько 1/3 зовнішнього шару мезокарпію сформовано з клітин, які містять забарвлені пластиди, внутрішні 2/3 мезокарпію безбарвні, клітини цієї зони дещо більші, радіально видовжені. Ендокарпій кристалоносний, містить друзи з вузькими голчастими частками кристалів, поодинокі друзи розміщені також у внутрішній зоні мезокарпію (рис. В.3).

За нашими даними, визначення плоду *Schisandra chinensis* як апокарпної полімерної ягоди більше відповідає отриманим результатам, ніж соковитій багатолистянки, оскільки механізму розкривання та щілин розкривання у плодиках не виявлено.

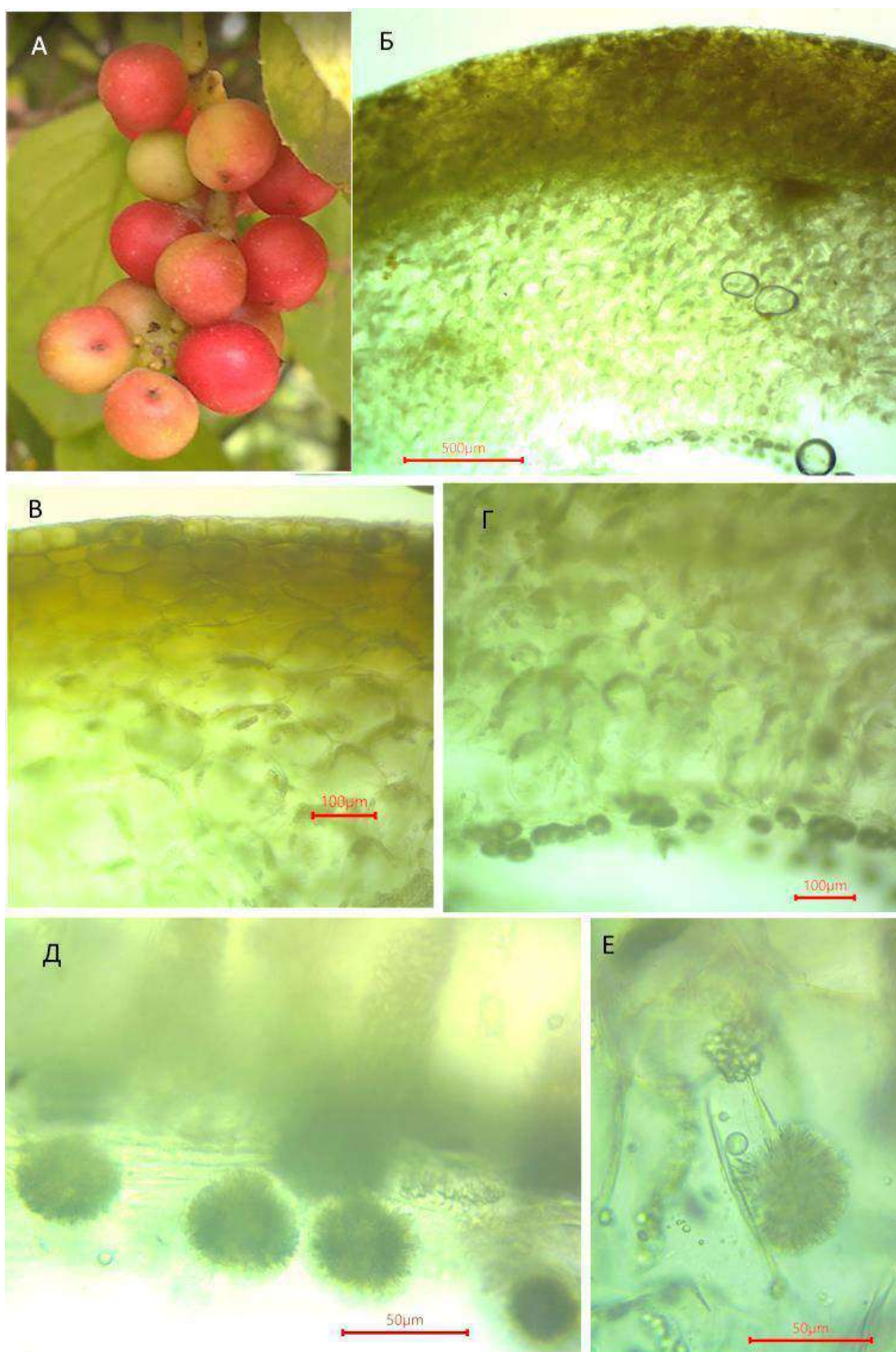


Рис. В.3. Загальний вигляд плоду (А) та анатомічна будова оплодня *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill. (Б-Е): зовнішня частина оплодня (В), внутрішня частина оплодня (Г), друзи в ендокарпії (Д, Е)

Stratiotes aloides L.

Нижня зав'язь *Stratiotes aloides* веретеноподібної форми, в перерізі кутаста. На серії постійних препаратів ми з'ясували, що у нижній частині зав'язь шестигнізна, причому помітне закладання плодолистків двома тричленими колами (рис. В.4 а, б). В центрі зав'язі, у перегородках та у стінці, під зовнішньою епідермою наявна пухка паренхіма, в якій розміщуються поодинокі ідіобласти з забарвленим вмістом (рис. В.5 А-Д).

В основі гнізд перегородки розходяться у центрі (рис. В.4г, рис .В.5 Е) і одразу починають роздвоюватись у радіальних площинах, так що на рівні половини висоти зав'язі краї плодолистків повністю вільні, закручені вліво і щільно стулені між собою в центрі (рис.В.4 д, е, рис В.5. І-Л). Насінні зачатки розміщуються двома рядами в кожному гнізді зав'язі, в багатогніздній зоні – на бічних поверхнях плодолистків (рис. В.4. в), а в основі зони з неповними і роздвоєними перегородками вони прикріплені у дистальній частині перегородки (рис.В.4 г-е, рис. 5 Б-З). Порожнини гнізд поступово звужуються, але плодолистки залишаються щільно замкненими вентрально (рис. В.4 ж-і). Порожнини гнізд заповнені слизом. У більшій частині зав'язі краї плодолистків вільні, причому вище розміщення плацент зав'язь звужується і формує довгу стерильну ділянку (шийку зав'язі), до місця повного відокремлення стилодіїв і формування тичинок, стамінодіїв та листочків оцвітини (рис. В.5 М-Р). На верхівці цієї звуженої ділянки плодолистки відокремлюються від кола стамінодіїв у вигляді двох половинок стилодіїв, вкритих одноклітинними волосками (рис. В.4 к, л).

В основі нижньої зав'язі у жіночій квітці *Stratiotes aloides* наявні 12 провідних пучків, які проходять вздовж усієї зав'язі та формують сліди членів оцвітини, це стовбурові пучки оцвітини. Іннервація гінецея здійснюється від групи провідних пучків центрального сплетіння, яке під гніздами розпадається на шість пучків, які лежать на радіусах гнізд зав'язі (дорзальні пучки плодолистків), та парних пучків на радіусах перегородок (септальні пучки). В центральній колонці зав'язі провідні пучки відсутні.

Сліди насінних зачатків формуються від септальних пучків (рис. В.4 в-е). У розщеплені краї плодолистків вище плацент від септальних пучків відходять по одному відгалуженню, які продовжуються у половинки стилодіїв, де кожен поділяється радіально (рис. В.4 к, л).

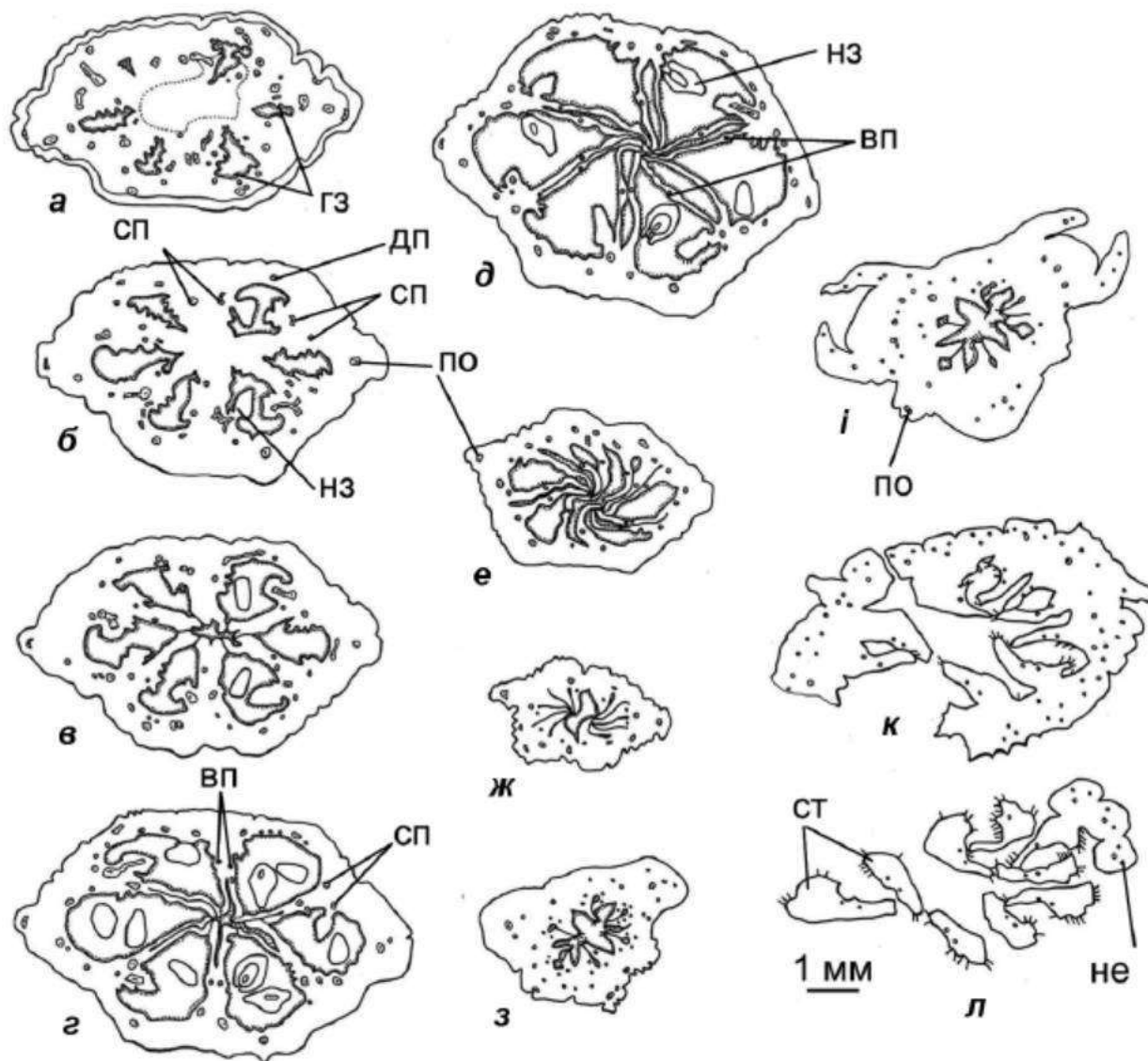


Рис. В.4. Серія поперечних зрізів маточки *Stratiotes aloides* L. (а–л): вп – вентральний пучок плодолистка; гз – гніздо зав’язі; дп – дорзальний пучок плодолистка; не – стамінодій-нектарник; нз – насінний зачаток; по – стовбуровий пучок оцвітини; сп – септальний пучок; ст – стилодій

Базуючись на серії зрізів, ми визначаємо у гінецеї *Stratiotes aloides* наявність синасцидіатної, симплікатної, гемісимплікатної і асимплікатної зон (рис. В.4 а). Плацентація ламінальна дворядна в синасцидіатній, симплікатній і гемісимплікатній зонах. Процентне співвідношення зон подано в таблиці

5.2.1. За висоту зав'язі приймали нижню, розширену її частину від основи до змикання порожнин гнізд. Фертильна ділянка (зона плацент) складає 40% від загальної висоти зав'язі.

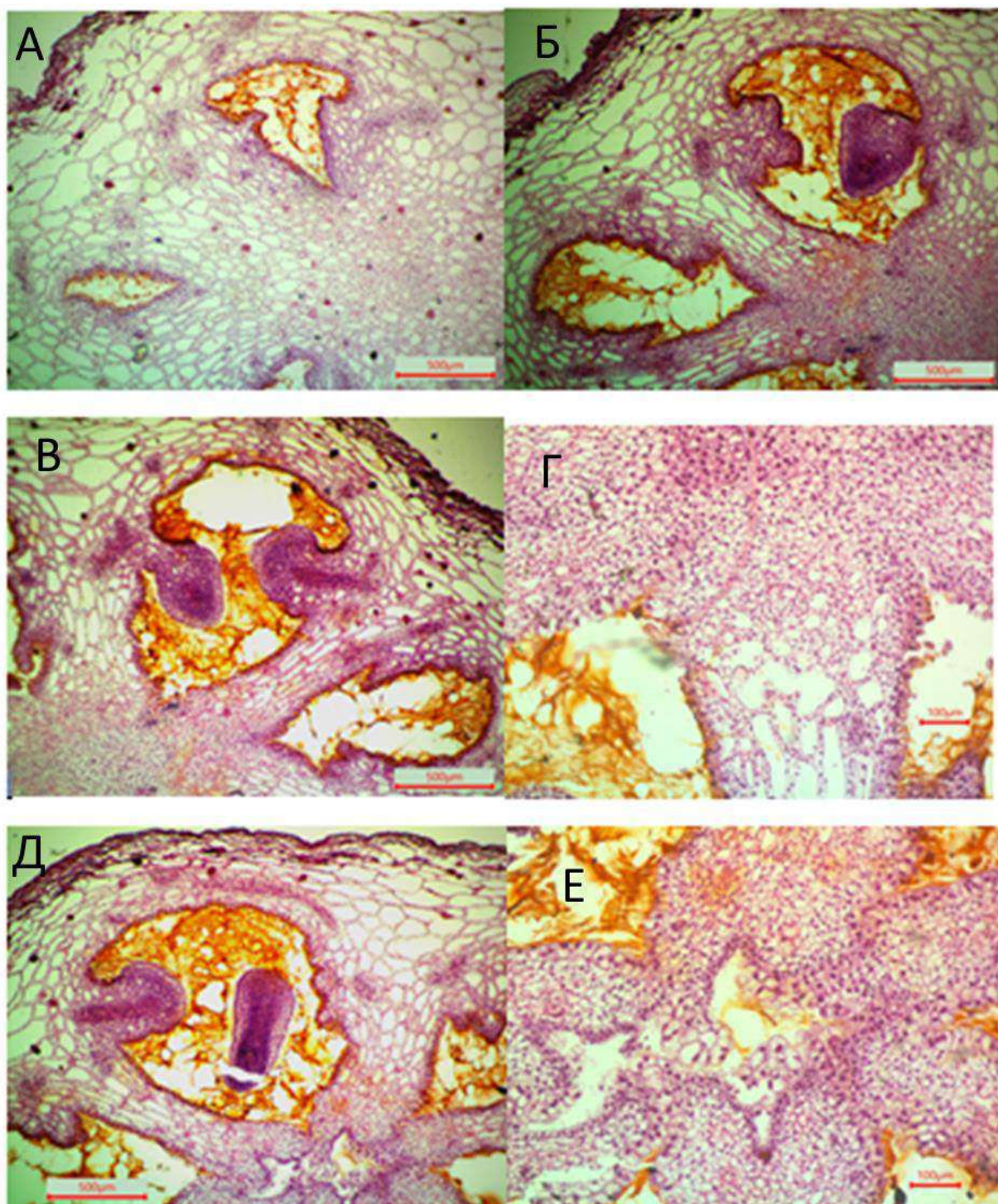


Рис. В.5. Серія поперечних зрізів маточки *Stratiotes aloides* L. (A-E)

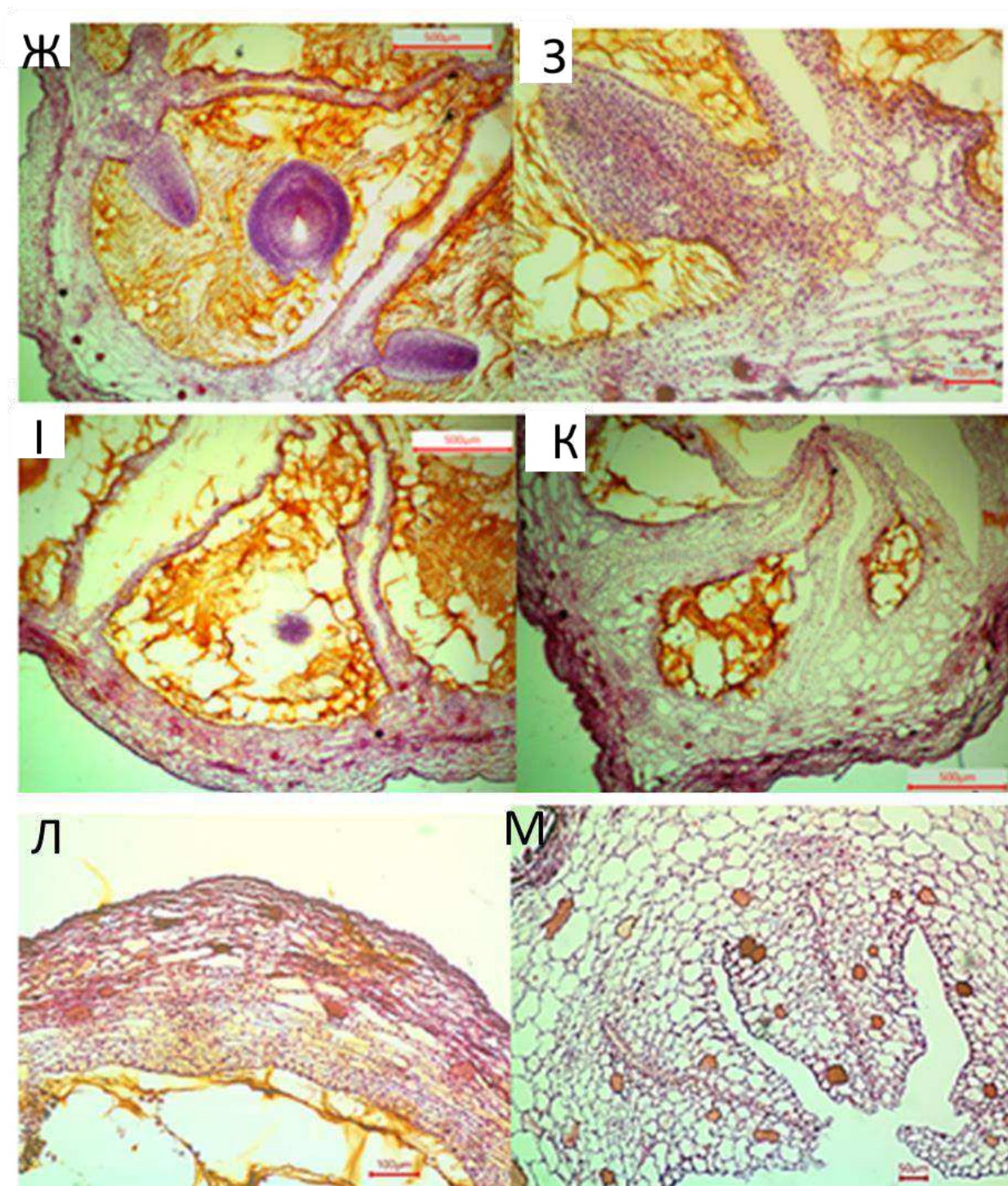


Рис. В.5. Серія поперечних зрізів маточки *Stratiotes aloides* L. (Ж-М),
Продовження.

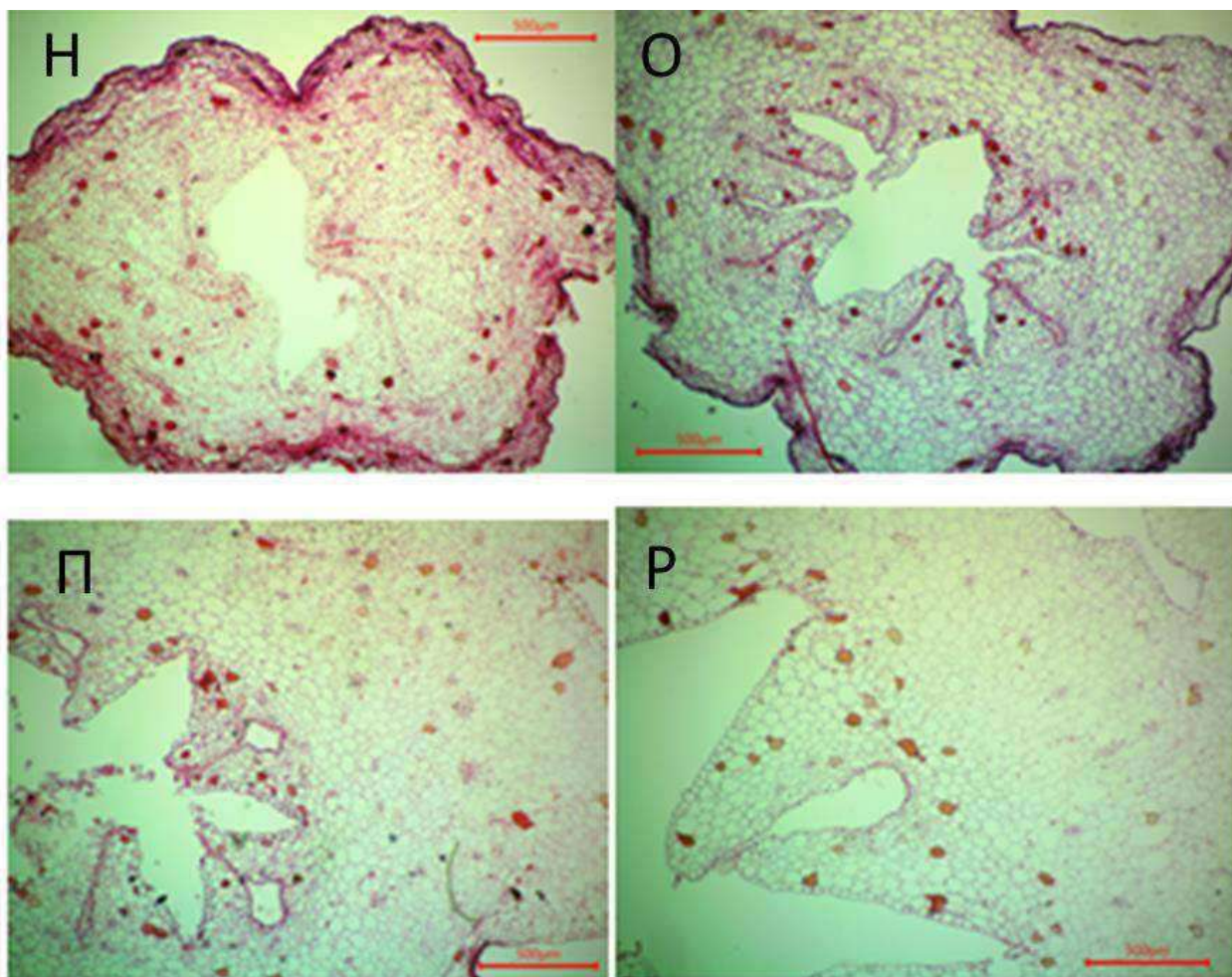


Рис. В.5. Серія поперечних зрізів маточки *Stratiotes aloides* L. (Н-Р) Закінчення.

У будові зав'язі виявлено такі особливості: дорзальні жилки плодолистків цілісні у фертильній частині зав'язі і роздвоюються вище відокремлення стовбурових пучків до андроцею та оцвітини, так що у звуженій частині зав'язі дорзальні жилки подвійні.

Hydrocharis morsus-ranae L.

Нижня зав'язь *Hydrocharis morsus-ranae* в перерізі овальна. Три сусідні гнізда зав'язі сидять глибше, а одне гніздо – дещо вище, ніж два інших (рис. В.6 а, б). Перегородки гнізд зав'язі вузькі, наявна центральна колонка, що їх з'єднує (рис. В.6 в, г, В.7, В.8). Діаметр центральної колонки поступово зменшується, перегородки роз'єднуються (рис. В.6 д, В.8), але залишаються в контакті своїми проксимальними кінцями. Ще вище перегородки починають розщеплюватися в радіальному напрямку (рис. В.6 е, ж). Вище половини висоти зав'язі перегородки роздвоєні менш ніж на половину своєї довжини (рис. В.6 ж, В.7). Плаценти розміщуються ламінально на зовнішніх і латеральних поверхнях гнізд зав'язі, починаючи від її основи (рис. В.6 а-е). Насінні зачатки дрібні, наявні у значно більшій кількості, ніж у *Stratiotes*. Вище зав'язь зменшується в діаметрі, від неї відокремлюються члени оцвітини (рис. В.6 з, В.7), а ще значно вище відокремлюються стамінодії-нектарники (рис. В.6 і, к, В.7). Звужена частина (шийка зав'язі), коротка, у цій частині зав'язі плодолистки відкриті (рис. В.6 і). Стилодії неопушені, при основі залишаються зрослими між собою, вони розділяються на дві половинки лише у верхній частині (рис. В.6 л). Пухка паренхіма виражена менше ніж в *Stratiotes aloides*. Вся внутрішня епідерма порожнини зав'язі (перегородки, стінка) вкрита секреторним епідермісом з витягнутими папілозними клітинами (рис. В.8).

В стінці зав'язі *Hydrocharis morsus-ranae* проходить близько 20 провідних пучків до членів оцвітини, а центральне сплетіння формує шість провідних пучків в центральній колонці зав'язі (злиті вентральні пучки сусідніх плодолистків) (рис. В.6 а-в), дорзальні пучки плодолистків та септальні пучки, які розташовані в стінці зав'язі навпроти її перегородок (рис. В.8). Вентральні пучки входять в перегородки, анастомозують з септальними пучками і забезпечують живлення насінних зачатків (рис. В.6 г-е). В стилодії входять дуже дрібні дорзальні і септальні пучки. Вже на рівні синасцидіатної зони дорзальні жилки подвійні (рис. В.7. Б, В.8 Д).

Ми визначаємо в гінецеї *Hydrocharis morsus-ranae* такі ж структурні зони, як у *Stratiotes aloides*, тільки в іншому співвідношенні (табл. 5.2.1). Фертильна ділянка становить близько 90% від загальної висоти зав'язі.

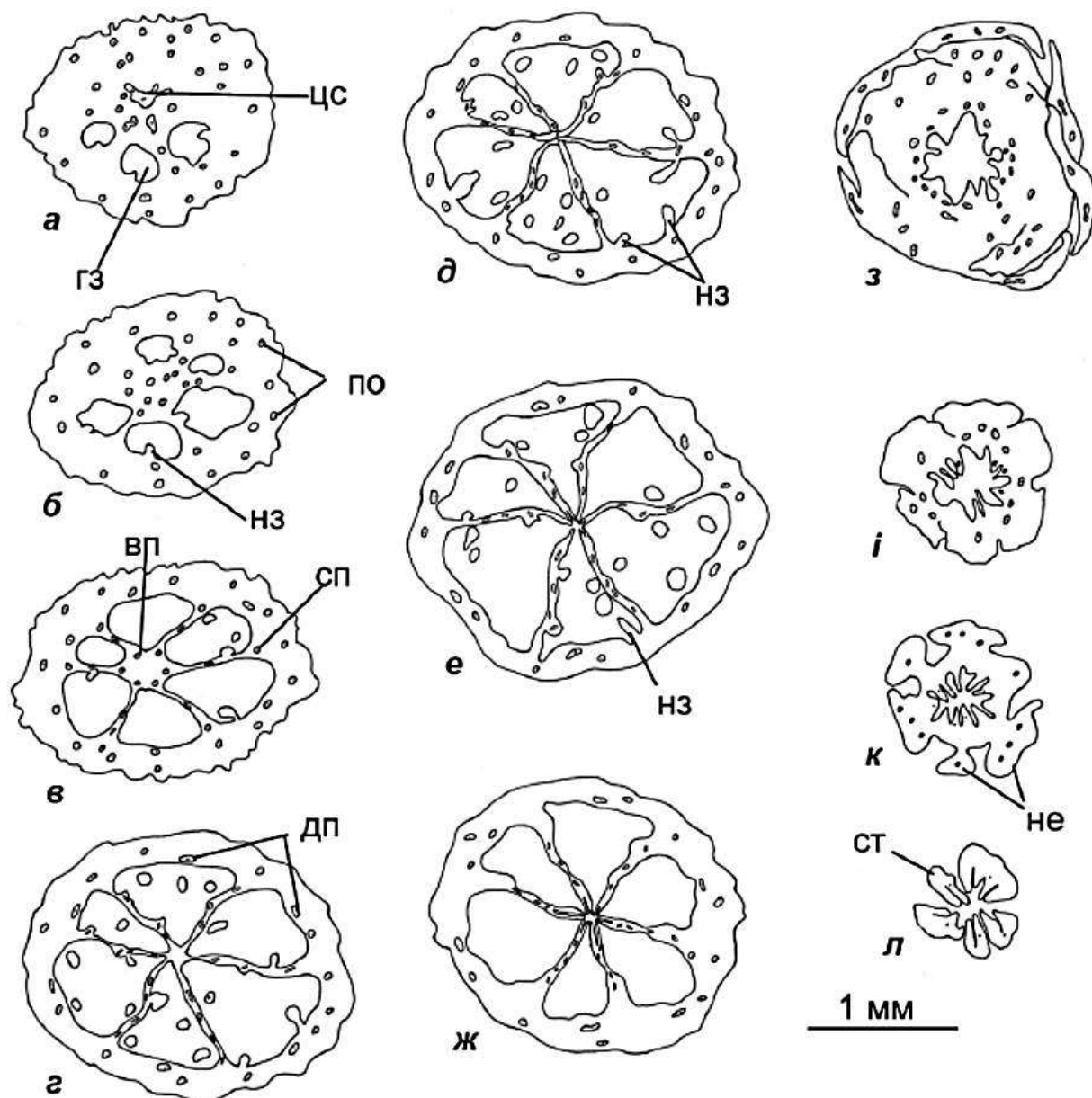


Рис. В.6. Серія поперечних зрізів маточки *Hydrocharis morsus-ranae* L. (а–л): вп – вентральний пучок плодолистка; гз – гніздо зав'язі; дп – дорзальний пучок плодолистка; не – стамінодій-нектарник; нз – насінний зачаток; по – стовбуровий пучок оцвітини; сп – септальний пучок; ст – стилодій; цс – центральне сплетіння;

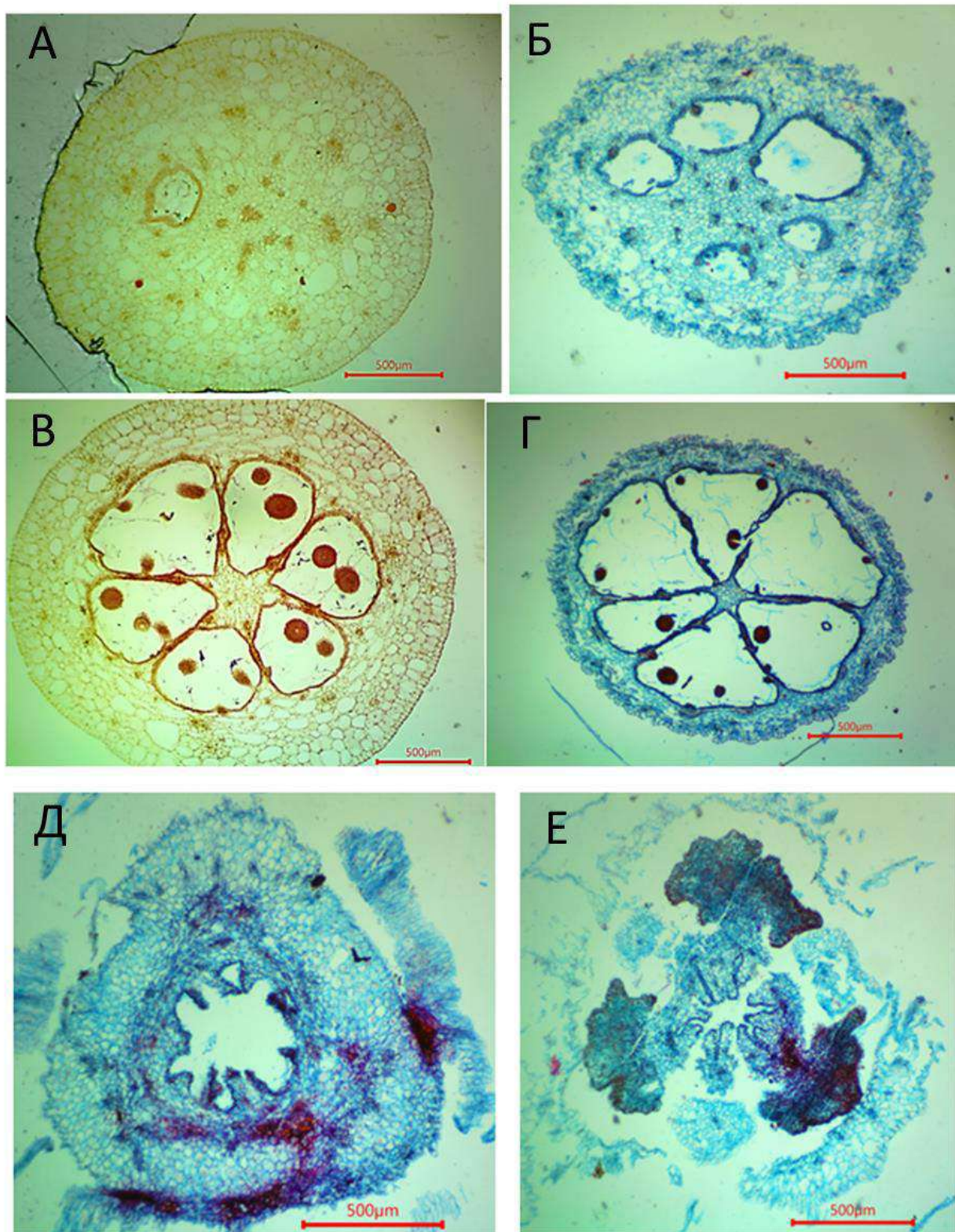


Рис. В.7. Серія поперечних зрізів маточки *Hydrocharis morsus-ranae* L.
(А-Е)

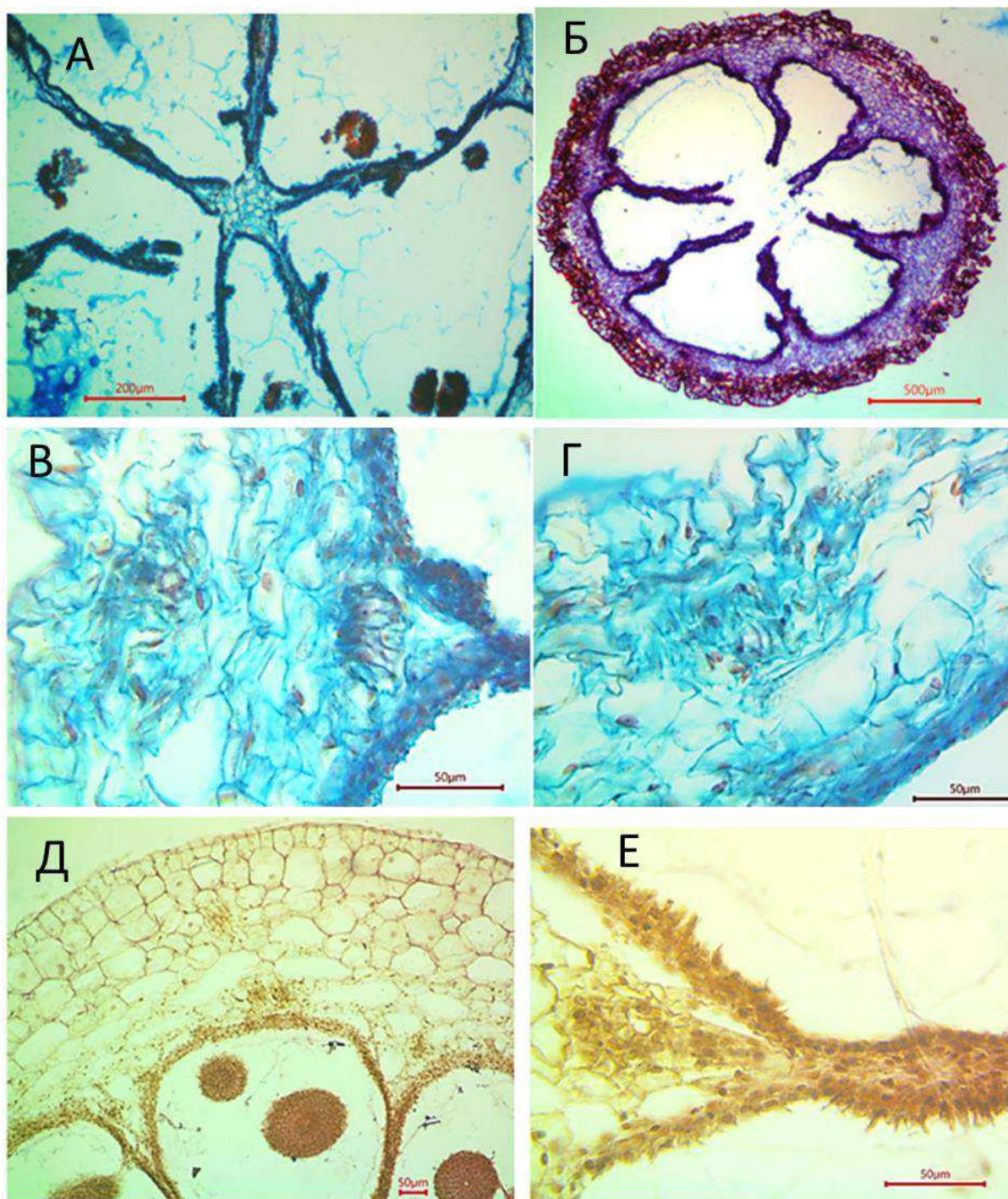


Рис. В.8. Елементи мікроморфології маточки *Hydrocharis morsus-ranae* L. (A-E).

Iris pseudacorus L.

Плоди на досліджуваних стадіях бананоподібні з коротким носиком, тупо-трикутні в перерізі (рис. В.9). Дорзальні борозенки добре виражені. Насінини розміщені від основи до верхівки гнізд однорядно, по черзі на одному з країв кожного плодолистка; багато насінин недорозвинені, іноді одне гніздо повністю стерильне (рис. В.9). Відокремлення квіткової трубки від зав'язі відбувається нижче основи стовпчика, в тканинах носика, де квіткова трубка та стовпчик ще нероздільні.

На поперечних зрізах, оброблених сафраніном, помітно коротку стерильну синасцидіатну зону та фертильну симплікатну зону з трипроменевою щілиною між кінцями перегородок в центрі зав'язі (рис. В.10). Ця щілина вистелена секреторним епідермісом і формує провідниковий тяж до насінних зачатків під час запилення. Іноді біля основи цієї зони перегородки не торкаються одна одної і утворюється невелика порожнина. У верхній частині зав'язі з проксимальних частин гнізд утворюються канали стовпчика, покриті секреторним епідермісом. У носіку цей канал має трипроменеву форму, вище він стає лабіринтовим, а ще вище краї плодолистків відокремлюються, тому канал стає шестипроменевим. Так формується гемісимплікатна зона, яка продовжується у стовпчик.

Провідна система зав'язі плоду містить шість стовбурових пучків на радіусах листочків оцвітини у стінці плоду та сплетіння дрібних пучків у центрі зав'язі, які вище формують вентральні пучки плодолистків і живлять насінні зачатки (рис. В.11). Три дорзальні жилки на радіусах зовнішніх листочка оцвітини (серединній площині плодолистка) подвійні. Інші три стовбурові пучки, септальні жилки, розташовані на радіусах перегородок. Між септальними жилками та вентральними пучками утворюються невеликі анастомози, особливо в нижній частині плоду. Дорзальні жилки дають дрібні гілочки до стінки зав'язі. У носіку дорзальна жилка радіально розгалужується на три пучки: слід листочка оцвітини, слід тичинки та дорзальний пучок плодолистка, який входить у стовпчик. Септальна жилка в

носику тангенціально поділяється на три пучки: два бічні пучки більші за центральний і утворюють тонкі гілки до центру. Вентральні пучки в носіку зливаються в кожному кінці перегородки. Оплодень паренхімний. Екзокарпій однорядний, складається з полігональних ізодіаметричних клітин з потовщеними целюлозними стінками та товстою кутикулою на зовнішній стінці, з продихами. Ендокарпій на досліджуваній стадії розвитку плоду однорядний, місцями дворядний, складається з прозенхімних клітин, витягнутих тангенціально, зі скошеними кінцями. Клітини ендокарпію на стадії зеленого плоду мають рівномірно потовщені нездерев'янілі стінки та є живими. Мезокарпій складається з 27–38 клітинних шарів (у серединній площині плодолистка поблизу дорсальної жилки). Клітини мезокарпію майже однакові за розмірами, але зовнішні клітини трохи дрібніші. Хлоренхіма з'являється у зовнішній зоні мезокарпа у вигляді суцільного шару, внутрішня зона оплодня безбарвна. У мезокарпії спостерігалася спорадична наявність кристалічних стилоїдів, а також велика кількість секреторних каналів, розташованих поодинокі або групами (рис. В.12). Вони з'являються у зовнішній та внутрішній зонах мезокарпію, у перегородках, в основі плода та в носіку.

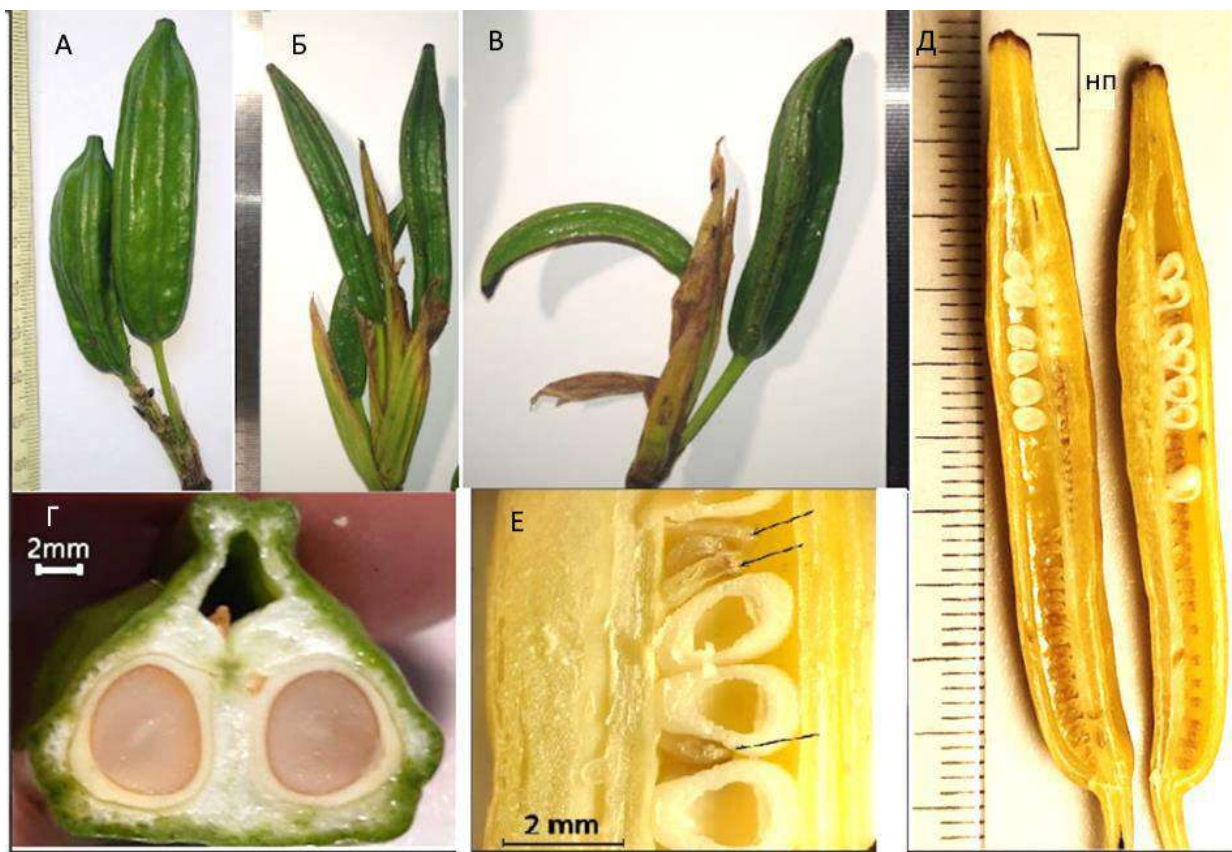


Рис. В.9. Екзоморфологія та внутрішня будова плоду *Iris pseudacorus* L. (А–В), недостиглі плоди різної форми (Д), поперечно розрізаний плід з одним стерильним гніздом та двома фертильними гніздами з однорядним розташуванням насінин (Г), фрагмент поздовжньо розрізаного плоду з насінням, що розвивається, та несформованими насінними зачатками (стрілки); (Е), нп, носик плоду (А–Г, свіжий матеріал, Д,Е, фіксований матеріал)

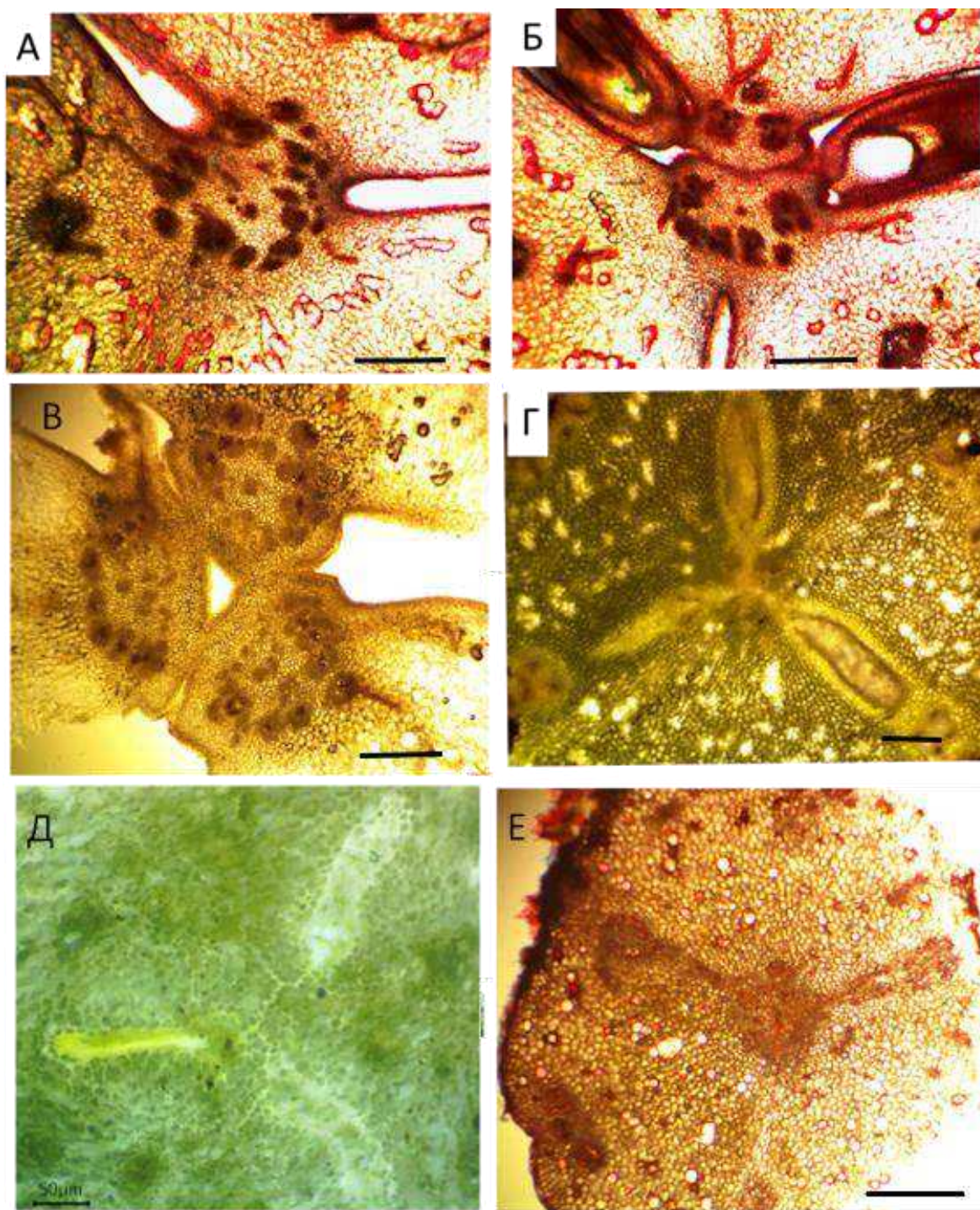


Рис В.10. Мікроморфологія та анатомія плоду *Iris pseudacorus* L. на поперечних зрізах: синасцидіатна зона зав'язі (А), перехід від синасцидіатної до симплікатної зони (Б), симплікатна зона з проміжком у центрі між неповними перегородками (В), дах нижньої зав'язі (Г-Е), гемісимплікатна зона (Д), носик плоду (Е): А, Б, Е, фарбування сафраніном, решта зрізів – нативний матеріал. Лінійка 500 мкм (А-В), 100 мкм (Е), 50 мкм (Г, Д)

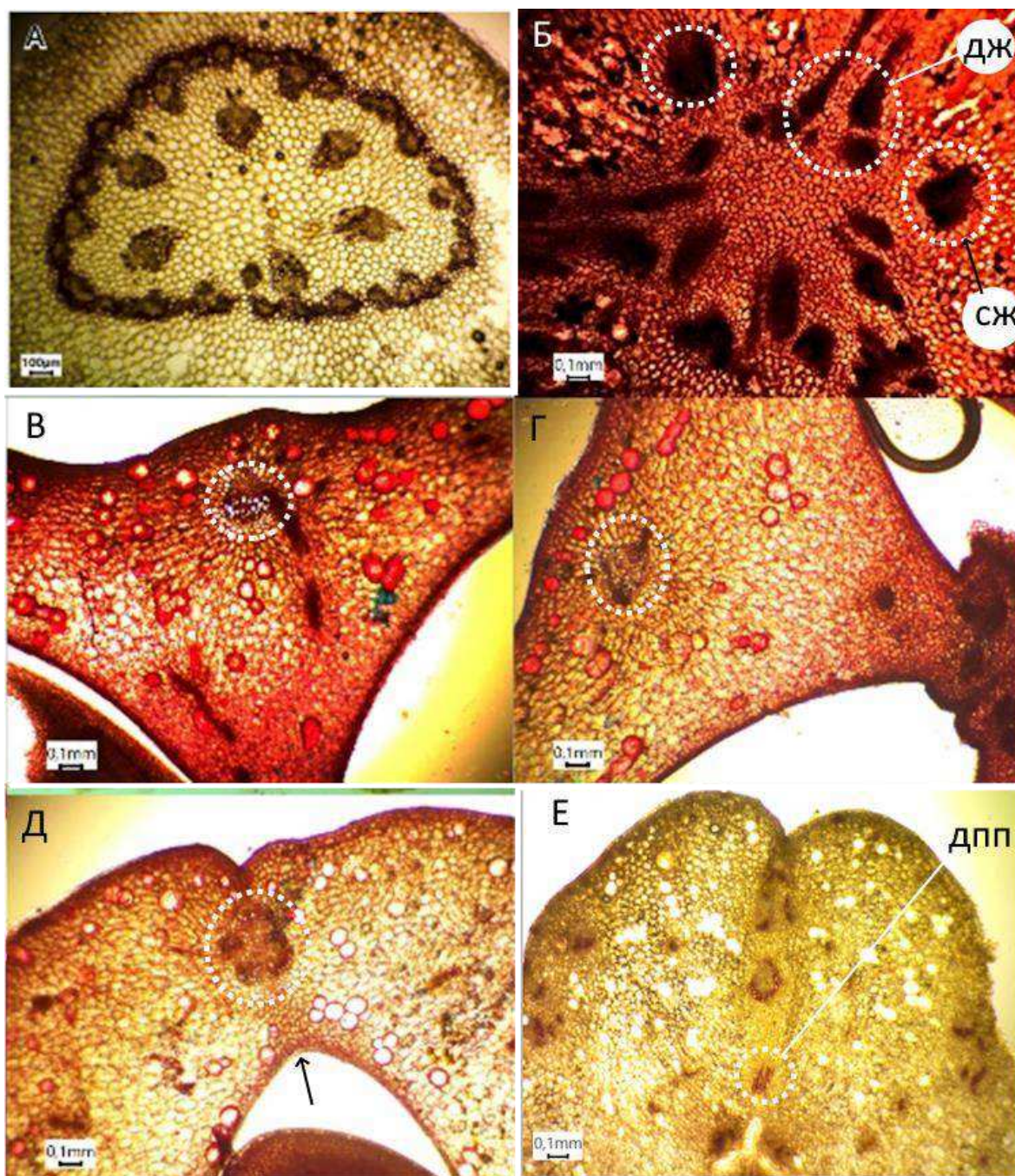


Рис. В.11. Провідна система плоду *Iris pseudacorus* L. на поперечних зрізах: основа зав'язі (А), формування дорзальних і септальних жилок у квітколожі (Б), септальна жилка (В, Г), дорзальна жилка (Д-Е), фарбування флороглюцинолом-хлоридною кислотою (А, Е), сафраніном (Б-Д). Дрібноклітинна паренхіма позначена стрілкою (Д); подвійна дорзальна жилка обведена (Б, Д), у носіку плоду (Е) вона розділена на дорзальний пучок плодолистка (дпп), слід тичинки і слід чашолистка

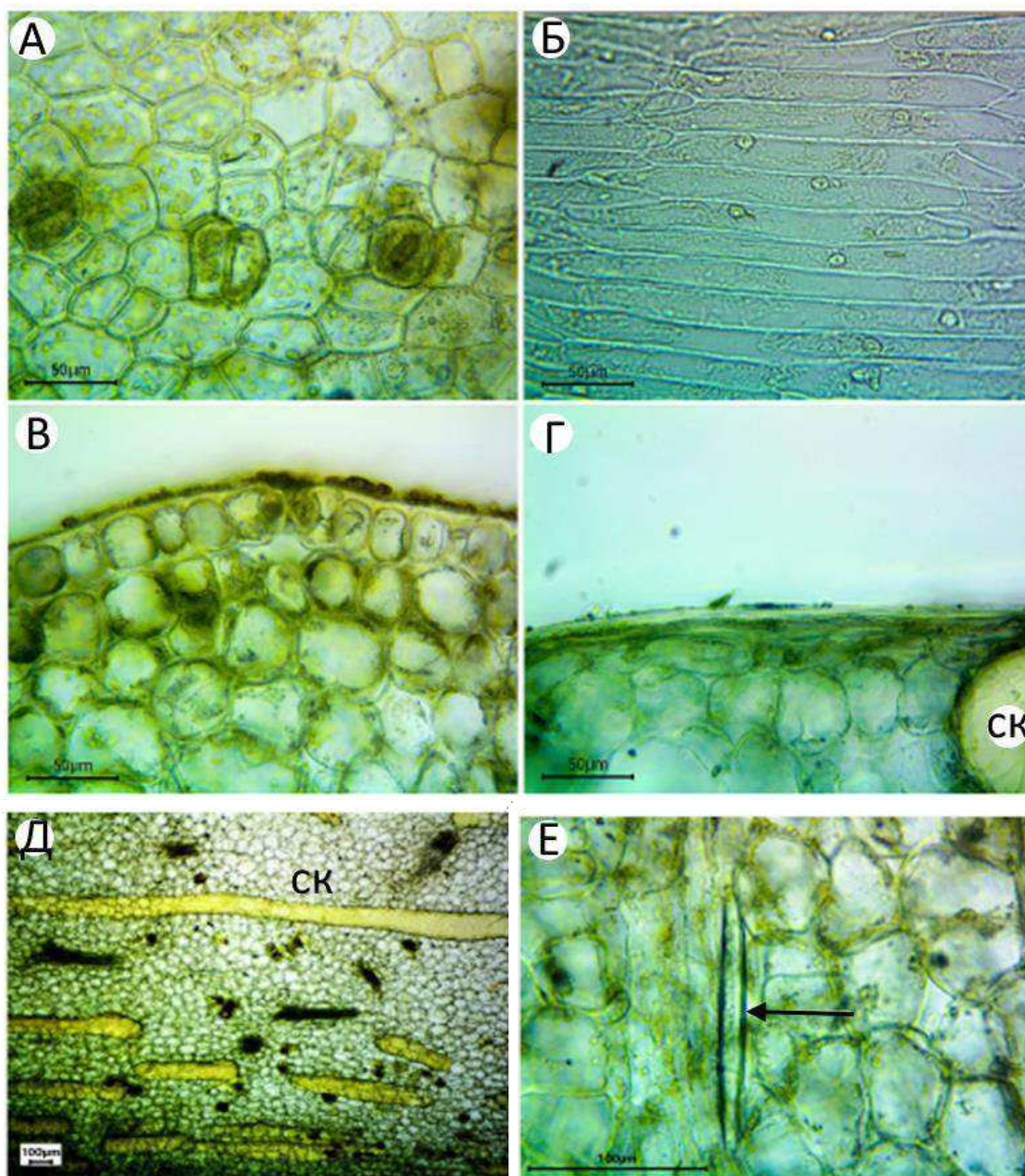


Рис. В.12 Анатомія плоду *Iris pseudacorus* L.: екзокарпій з продихами (А, В), ендокарпій (Б, Г); А, Б, парадермальні зрізи, В, Г, поперечні зрізи плоду, секреторні канали на тангенціальному зрізі (Д), кристалічне включення стилоїду (стрілка) у мезокарпії (Е), ск – секреторний канал

Родина *Amaryllidaceae*

У досліджених представників *Galanthus nivalis* L., *Leucojum vernum* L. та *Narcissus pseudonarcissus* L. зав'язь нижня, тригніздна, багатонасінна (Fishchuk, Odintsova, 2020; 2021a). Стінка нижньої зав'язі багатошарова, зеленого кольору, тобто виконує функцію фотосинтезу, про що свідчить наявність продихів у зовнішній епідермі зав'язі (рис. В.13-15). У преантетичній зав'язі в *Galanthus nivalis* та *Leucojum vernum* не виявлено септальних нектарників, через що її структура відповідає еусинкарпному типу гінецею з фертильними синасцидіатною та симплікатною зонами, з продовженням симплікатної зони у стовпчику.

У *Galanthus nivalis* насінні зачатки розміщені дворядно, по 6-7 пар у гнізді (рис. В.13). У медіанній площині плодолистка не виявлено дорзальних борозенок і дрібних клітин, які б свідчили про наявність гістологічного механізму розкривання плоду. Мезокарпій, дах та перегородки зав'язі виповнені губчатою тканиною з ланцюжків клітин, розділених великими міжклітинними порожнинами (рис. В.13). В зовнішніх шарах мезокарпію наявні ідіобласти з пучками рафід. У стінці зав'язі проходить більше 10 провідних пучків, серед яких є пучки на радіусах перегородок (септальна жилка) та в медіанній площині гнізд (дорзальна жилка), а також вентральні пучки у центральній колонці зав'язі та на проксимальному кінці перегородки, які живлять насінні зачатки. Септальні жилки не цілісні, складаються з трьох пучків (септальний пучок зав'язі, слід тичинки та слід листочка оцвітини), дорзальні пучки подвійні від свого утворення в квітколожі, не зливаються зі стовбуровими пучками тичинки і листочка оцвітини, які простягаються ззовні від дорзального (рис. В.13). Дорзальні пучки анастомозують з септальними пучками зав'язі. На відміну від попереднього виду, у *Leucojum vernum* септальні жилки у зав'язі цілісні, а дорзальна жилка складається з подвійного дорзального пучка плодолистка та зовнішнього стовбурового пучка, спільного для сліду тичинки і листочка оцвітини. вздовж дорзальної жилки помітна дрібноклітинна паренхіма (рис. В.14).

Анатомія оплодня і особливості плоду (в постантетичний період) в *Galanthus nivalis* та *Leucojum vernum* вивчала О.Фіщук (2022), яка з'ясувала відсутність борозенок на зовнішній поверхні оплодня, паренхімний мезокарпій, який містить більше ніж 20 шарів клітин, малу кількість насінин (5-7), подвійні дорзальні жилки та збереження оцвітини і стовпчика тривалий час на плоді до його розкривання і навіть після розкривання у *Galanthus nivalis*.

У *Narcissus pseudonarcissus* L. зональність гінецея є зміненою через наявність ліліюїдних септальних нектарників. У зав'язі наявні синасцидіатна, симплікатна та гемісимплікатна зона, яка є найдовшою. Насінні зачатки розміщені дворядно у синасцидіатній та симплікатній зоні, по 7-8 пар у гнізді (Fishchuk, Odintsova, 2021a). Септальний нектарник з'являється у верхній частині гнізд зав'язі у вигляді невеликих порожнин на кінцях неповних перегородок, у гемісимплікатній зоні (рис. В.15). Порожнини нектарника короткі у радіальному напрямку, розкриваються в основі квіткової трубки, звідки починається асимплікатна зона, яка формує стовпчик і приймочку.

Стінка зав'язі містить 15-20 шарів клітин, виповнена пухкою паренхімою, як і перегородки та центральна колонка (рис. В.15). В зовнішніх шарах мезокарпію наявні ідіобласти з пучками рафід. В екзокарпії є продихи. Провідна система стінки зав'язі багатопучкова, є виражені дорзальні та септальні жилки, а також вентральні пучки у центральній колонці (рис. В.15). Септальні нектарники живляться від дрібних відгалужень від вентральних пучків, дорзальні жилки подвійні, у верхній частині зав'язі вони відокремлюються від стовбурових пучків оцвітини та тичинок. На радіусах дорзальних жилок у верхній частині зав'язі з внутрішнього боку помітні борозенки і дрібноклітинна паренхіма, що свідчить про наявність анатомічного механізму розкривання.

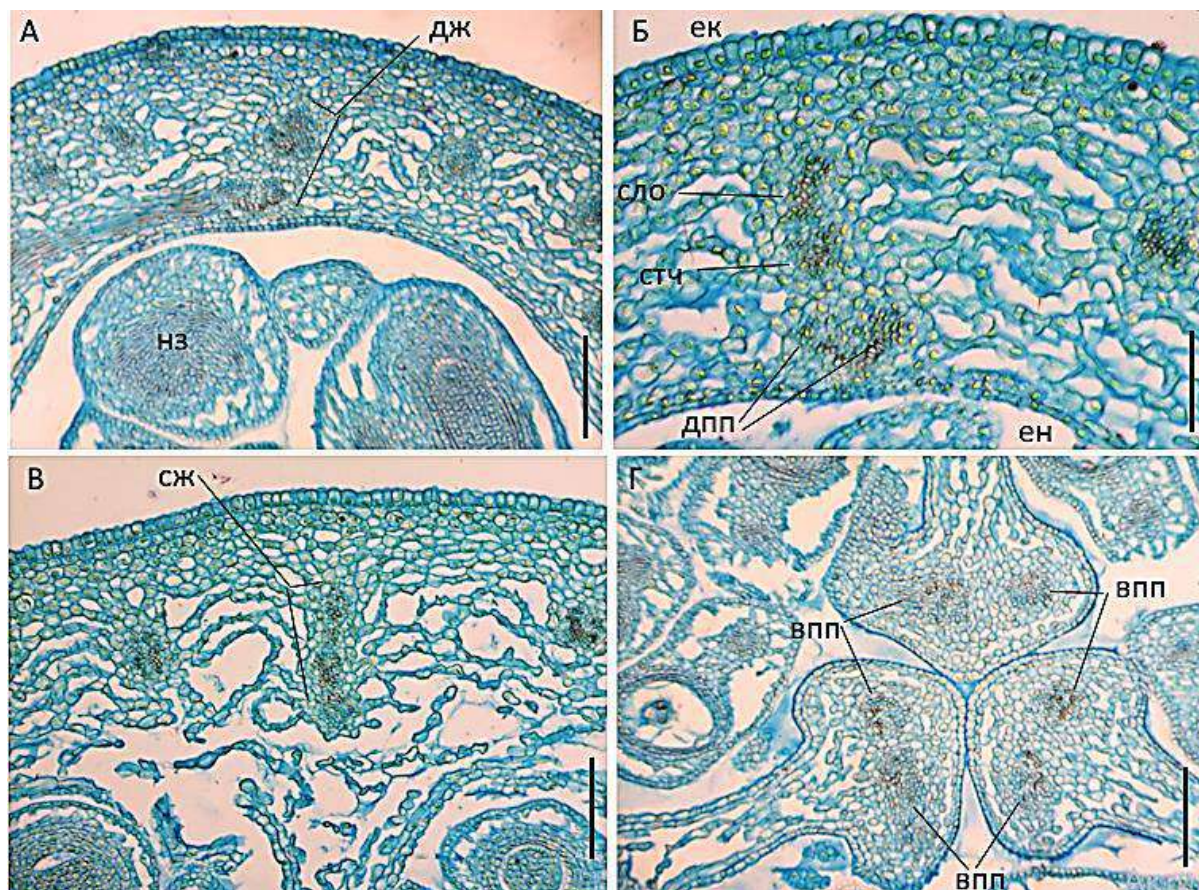


Рис. В.13. Анатомічна будова зав'язі *Galanthus nivalis* L.: дорзальна жилка в середній (А) і верхній (Б) частині зав'язі, септальна жилка (В), вентральні пучки плодолистків на кінцях неповних перегородок (Г), дпп – дорзальний пучок плодолистка (подвійний), стч – слід тичинки, сло – слід листочка оцвітини. Лінійка 100 мкм

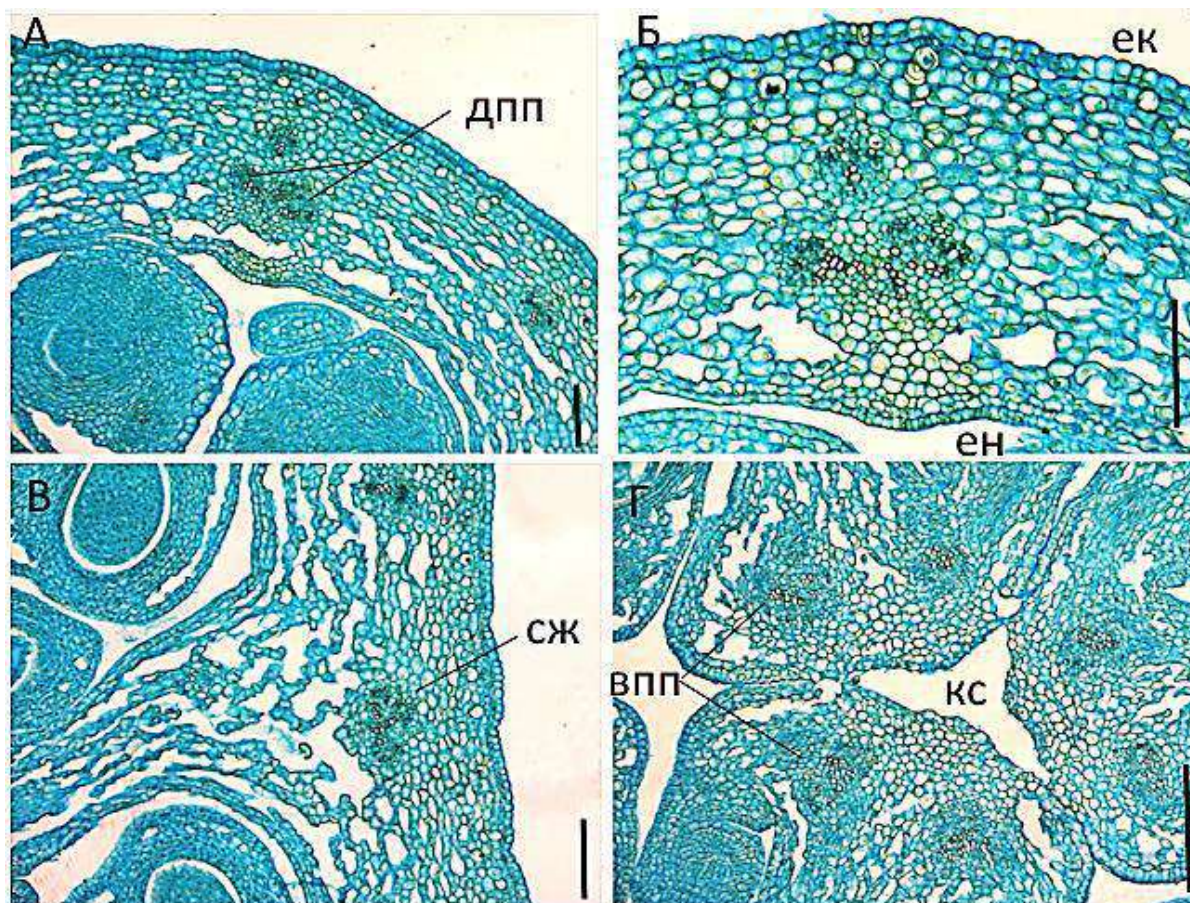


Рис. В.14. Анатомічна будова зав'язі *Leucojum vernum* L.: комплексна дорзальна жилка в середній частині зав'язі (А, Б), цілісна септальна жилка (В), вентральні пучки плодолистків на кінцях неповних перегородок (Г), на Б помітно подвійний дорзальний пучок плодолистка (дпп), дрібноклітинну паренхіму, міжклітинники в мезокарпії, кс – канал стовпчика. Лінійка 100 мкм

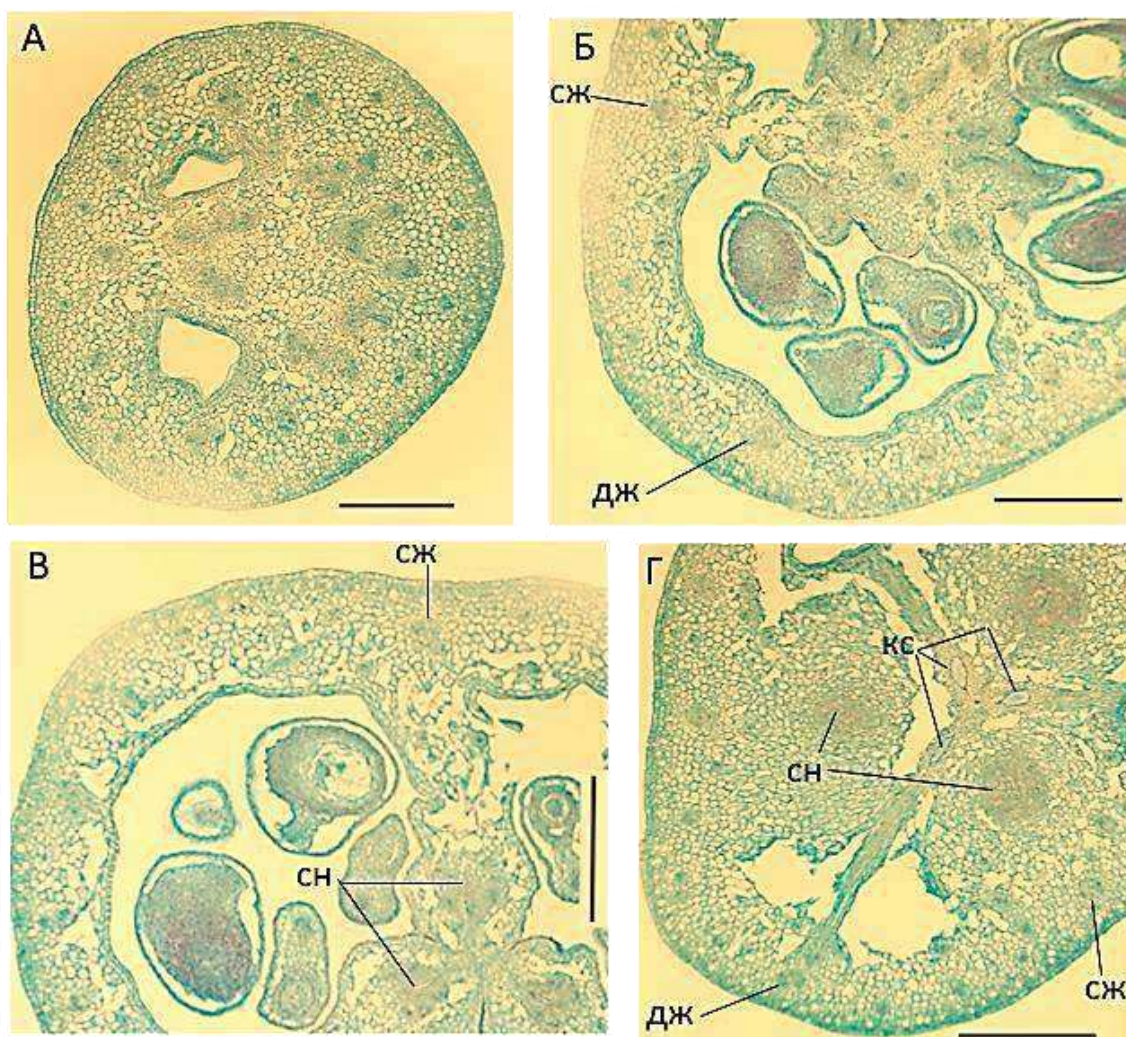


Рис. В.15. Поперечні перерізи зав'язі *Narcissus pseudonarcissus* L.: синасцидіатна зона (А, Б), гемісимплікатна зона з септальними нектарниками (В, Г), дах зав'язі (Г): кс – канали стовпчика. Лінійка 500 мкм

Родина *Asparagaceae*

Зав'язь у *Polygonatum multiflorum*, еліптична, стовпчик термінальний (рис. В.16). Зав'язь тригніздна, з двома насінними зачатками в кожному гнізді, розташованими однорядно. Основа і дах зав'язі дещо потовщені. У верхній частині зав'язі гнізда зливаються з утворенням трилопатевого каналу, який продовжується в стовпчик. Гінецей містить три вертикальні зони: синасцидіатну стерильну, гемісимплікатну фертильну та асимплікатну стерильну, яка утворює дах зав'язі та продовжується в стовпчик (Fishchuk, Odintsova, 2020). Плацентація парієтальна. Септальні нектарники *Polygonatum multiflorum* розташовані в перегородках синасцидіатної зони як три окремі вузькі порожнини та продовжуються у гемісимплікатній зоні до основи стовпчика у вигляді трьох нелабіринтних порожнин, об'єднаних постгенітально епідермісамм у центрі зав'язі (рис. В.16). До складу септального нектарника входить тіло нектарника (внутрішній нектарник sensu Daumann (1970) та нектарні щілини, через які нектар вивільнятися назовні (зовнішній нектарник sensu Daumann (1970)). Уздовж зав'язі по її зовнішній стінці розміщені неглибокі борозенки, по яких стікає нектар. На верхівці зав'язі борозенки зливаються з нектарними щілинами. Стінка зав'язі паренхімна, гомогенна, щільна (без міжклітинників), містить 10-12 шарів клітин мезофілу (рис. В.16). Клітини внутрішнього епідермісу дрібніші, ніж клітини зовнішнього епідермісу, ізодіаметричні. В зовнішніх шарах мезофілу наявні поодинокі пучки рафід. В мезофілі стінки та даху зав'язі помітні клітинні поділи, переважно у субепідермальних шарах, які розташовуються як у поперечній площині (радіально і тангентально), так і поздовжньо. У стінці зав'язі проходить три цілісні дорзальні пучки плодолистків, а в центральній колонці – три пари вентральних жилок, з яких виникають сліди насінних зачатків (рис. В.16). На верхівці перегородок вентральні пучки сліпо закінчуються. Септальний нектарник не має окремого живлення, але вентральні пучки проходять безпосередньої біля його проксимального краю. Бічні відгалуження від дорзальних від септальних пучків не виявлені.

Зав'язь *Maianthemum bifolium* сферична, приплюснута з полюсів, двогніздна (рис. В.17). У гінцеї виявлено чотири вертикальні зони: синасцидіатна, фертильна симплікатна з двома насінними зачатками в кожному гнізді, стерильна гемісимплікатна та асимплікатна, яка займає верхню частину гнізд та формує стовпчик і приймочку завдяки щільному постгенітальному з'єднанню плодолистків (Fishchuk, Odintsova, 2020). Із зав'язі у стовпчик входять два вузькі канали. Септальний нектарник розміщений у симплікатній та асимплікатній зоні зав'язі у вигляді двох глибоких борозенок (нектарних щілин) в її перегородках, відкритих назовні. Мезофіл 3-4 шаровий, пучки рафід наявні у перегородках зав'язі, які є товстшими, ніж її стінки. Клітинні поділи помітні у субепідермальних шарах мезофілу та в паренхімі перегородки (рис. В.17).

У *Convallaria majalis* зав'язь яйцеподібна, поступово звужується у стовпчик (рис. В.18), тригніздна, з шістьма насінними зачатками в гнізді, розміщеними дворядно. Канал стовпчика в даху зав'язі трипроменевий. У зав'язі є дві вертикальні зони: синасцидіатна та симплікатна, яка продовжується до приймочки (асимплікатна зона). Гемісимплікатна зона відсутня. Плацентація центрально-кутова і паріетальна, відповідно. Септальні нектарники відсутні, а плодолистки залишаються конгенітально зрослими до приймочки (Fishchuk, Odintsova, 2020). Стінка зав'язі у бутоні містить 5-6 шарів клітин мезофілу, вкрита внутрішнім та зовнішнім епідермісом, який містить продихи (рис. В.18). Подібно до *Polygonatum multiflorum*, у зовнішньому шарі стінки зав'язі наявні пучки рафід. В мезофілі стінки та даху зав'язі помітні клітинні поділи, які зосереджені у субепідермальних шарах, і розташовуються тангентально (паралельно до поверхні). Також наявні клітинні поділи в ендокарпії, особливо на пізніших стадіях розвитку гінцея, де помітно багатошаровий ендокарпій у вигляді камбієподібної зони (рис. В.18). На цій стадії розвитку мезофіл досягає 15 і більше шарів клітин.

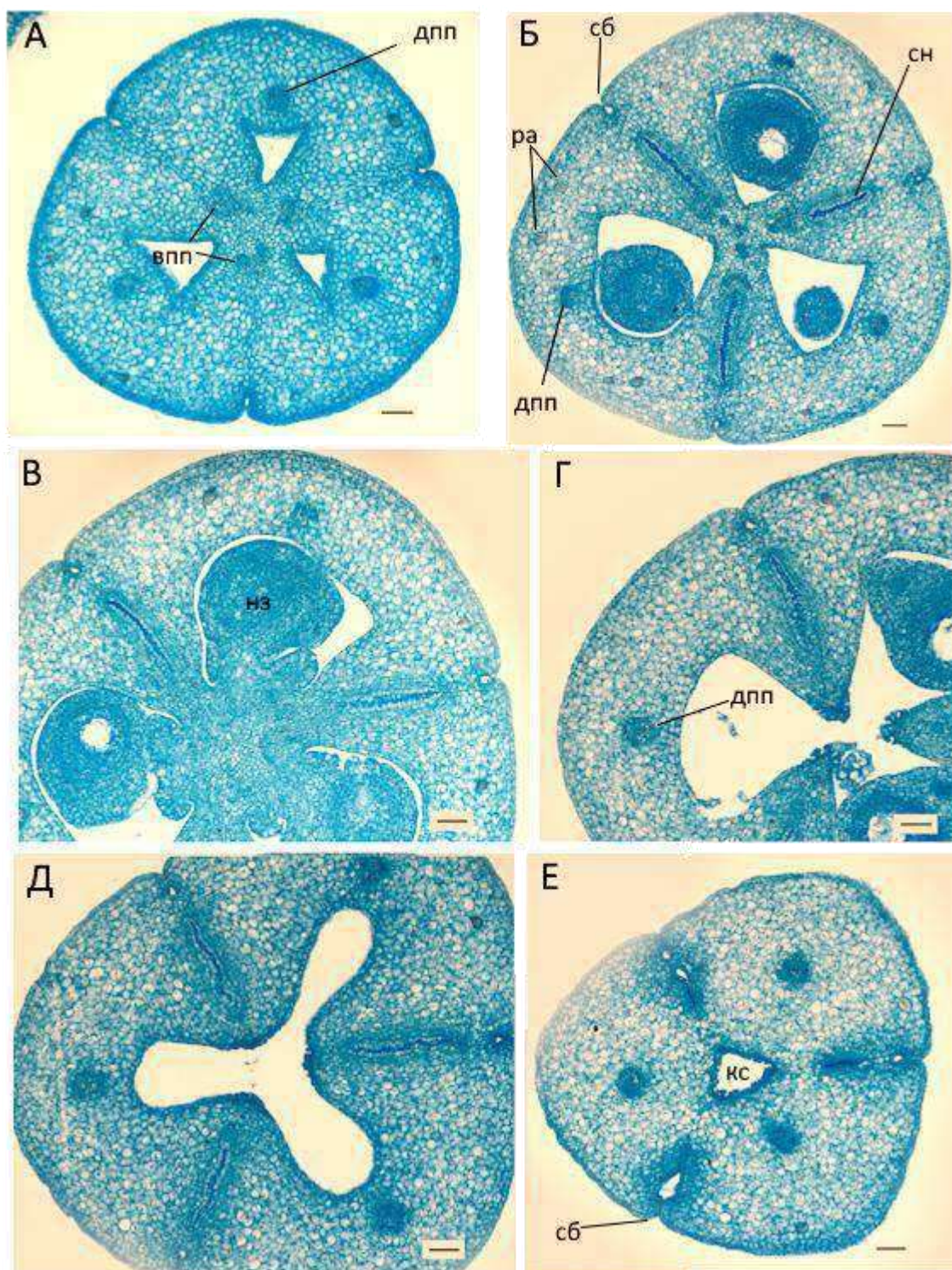


Рис. В.16. Поперечні перерізи зав'язі *Polygonatum multiflorum* (L.) All., на рівні синусидатної (А-Б), гемісимплекатної зони (В-Д) та асимплекатної зони (Е) (дах зав'язі): ра- пучки рафід, сб – септальна борозенка, Лінійка 100 мкм

Провідна система зав'язі подібна на провідну систему у *Polygonatum multiflorum* та *Maianthemum bifolium*, тобто складається з трьох цілісних дорзальних пучків плодолистків та трьох пар вентральних пучків у центральній колонці (рис. В.16-18).

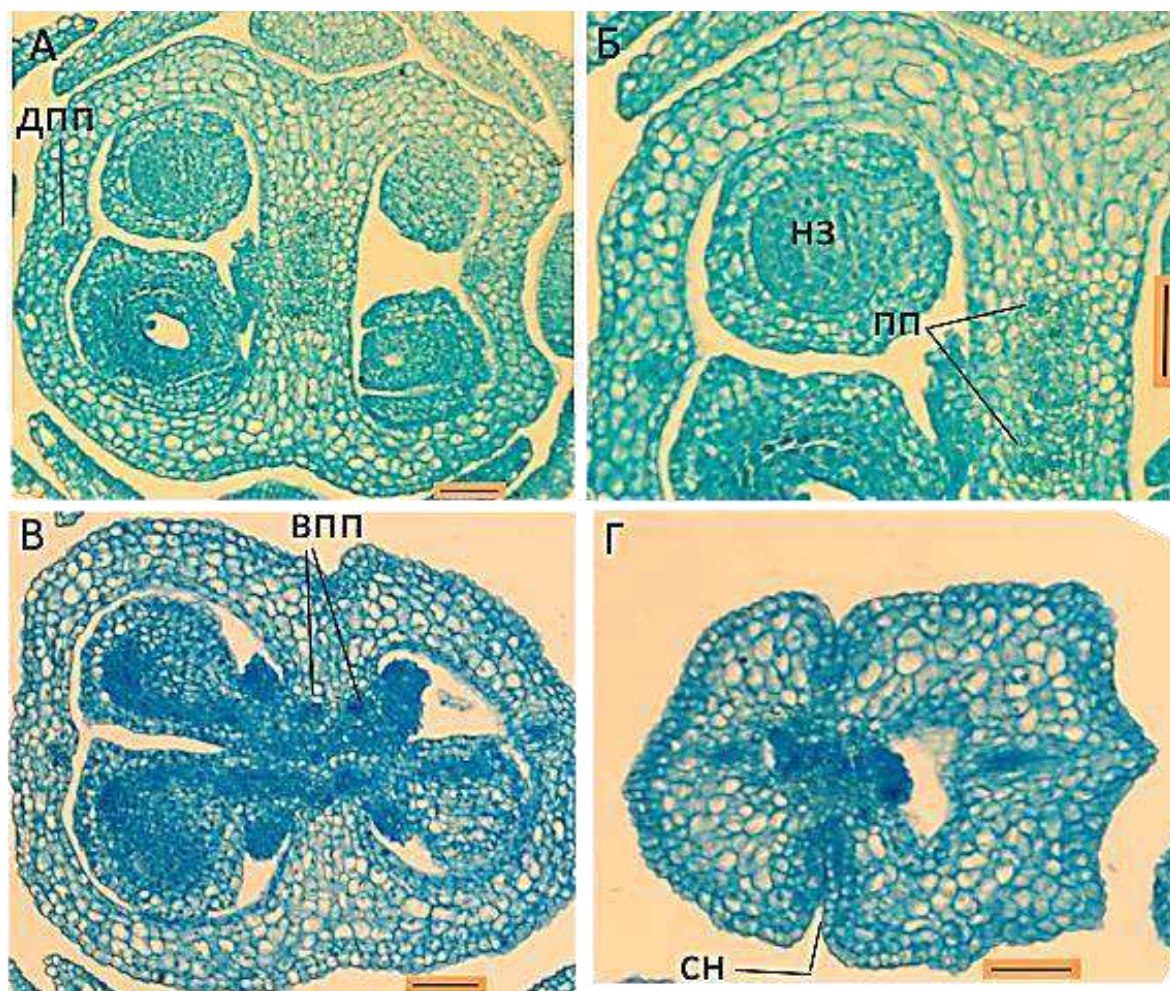


Рис. В.17. Поперечні перерізи зав'язі *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt: синасцидіатна (А, Б), симплікатна (В), асимплікатна зони (Г), СН - рудиментарна нектарна щілина. Лінійка 100 мкм

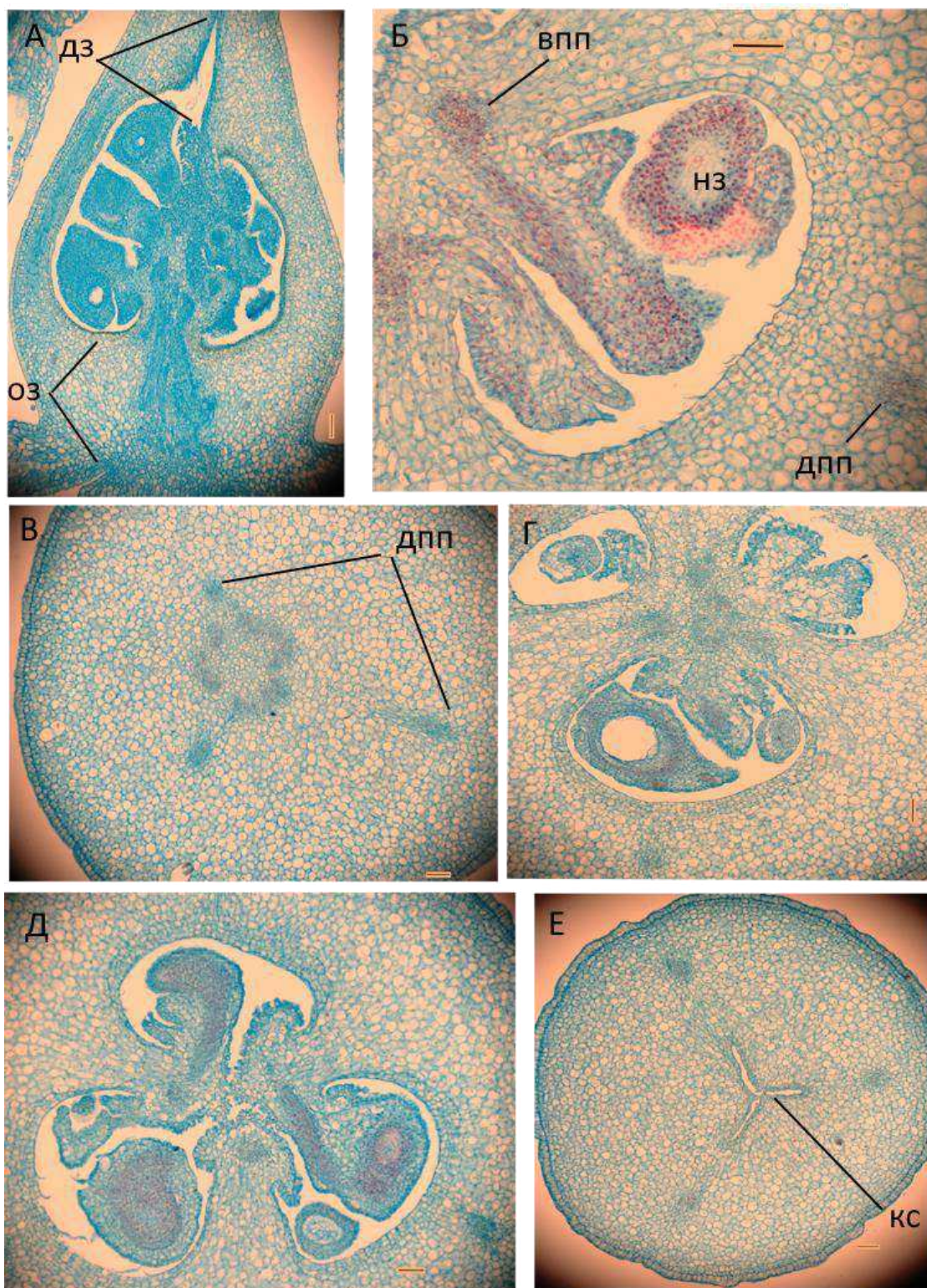


Рис. В.18. *Convallaria majalis* L.: Поздовжній зріз зав'язі (А), поперечні зрізи зав'язі: в основі (В), синасцидіатній (Г), симплікатній (Б, Д, Е) зоні, дах зав'язі (Е): дз – дах зав'язі, оз – основа зав'язі. Лінійка 100 мкм.

Canna indica L.

Квітки асиметричні, сидячі, трубчасті. Віночок після відцвітання віночок опадає, а чашолистки залишаються при плоді (рис. В.19). Зав'язь сферична, з великими циліндричними заокругленими горбками, які в 2-3 рази перевищують товщину оплодня. В міру дозрівання плоди сильно і нерівномірно опуклюються навколо насінин. Кількість насінних зачатків *Canna indica* становить 12-18, в середньому 15 у зав'язі, а кількість насінин 3-6, в середньому 4. Насінини розміщені по 1-3 у кожному гнізді зав'язі, сферичної форми форми, бурі, розміром 0,6-1,0 см. Низьке значення показника насінневої продуктивності *Canna indica* свідчить про незадовільний рівень автономного насінневого розмноження цього виду в умовах м. Львова (Семеренко, Одінцева, 2021). Зав'язь після дозрівання тривалий час залишається зеленою з сильно опуклими горбками з червоно-зеленим забарвленням (рис. В.19). На останньому етапі дозрівання зовнішній шар оплодня з горбочками злущується, залишається плівчастий внутрішній шар з провідними пучками, який потім розкривається дорзальними щілинами починаючи з середньої частини. Оплодень є багатошаровий, паренхімний. Екзокарпій і горбки сформовані зі сплосчених живих приблизно ізодіаметричних або багатограних клітин з целюлозними потовщеними оболонками (рис. В.21). Мезокарпій оплодня паренхімний, містить близько 9 шарів клітин, нездерев'янілий, в ньому розміщені численні висхідні провідні пучки, які поєднані горизонтальними анастомозами. Провідні пучки округлі в перерізі, оточені шаром склеренхіми, розміщені кількома шарами. Дорзальні пучки плодолистків подвійні (рис. В.20). Ендокарпій сформований папілами зі стріатною поверхнею (рис. В.21) Після проведення реакції на здерев'яніння з флороглюцином помітно, що здерев'янілими елементами оплодня є тільки провідні пучки, суцільного шару здерев'янілої тканини на поперечних і поздовжніх зрізах не виявлено.

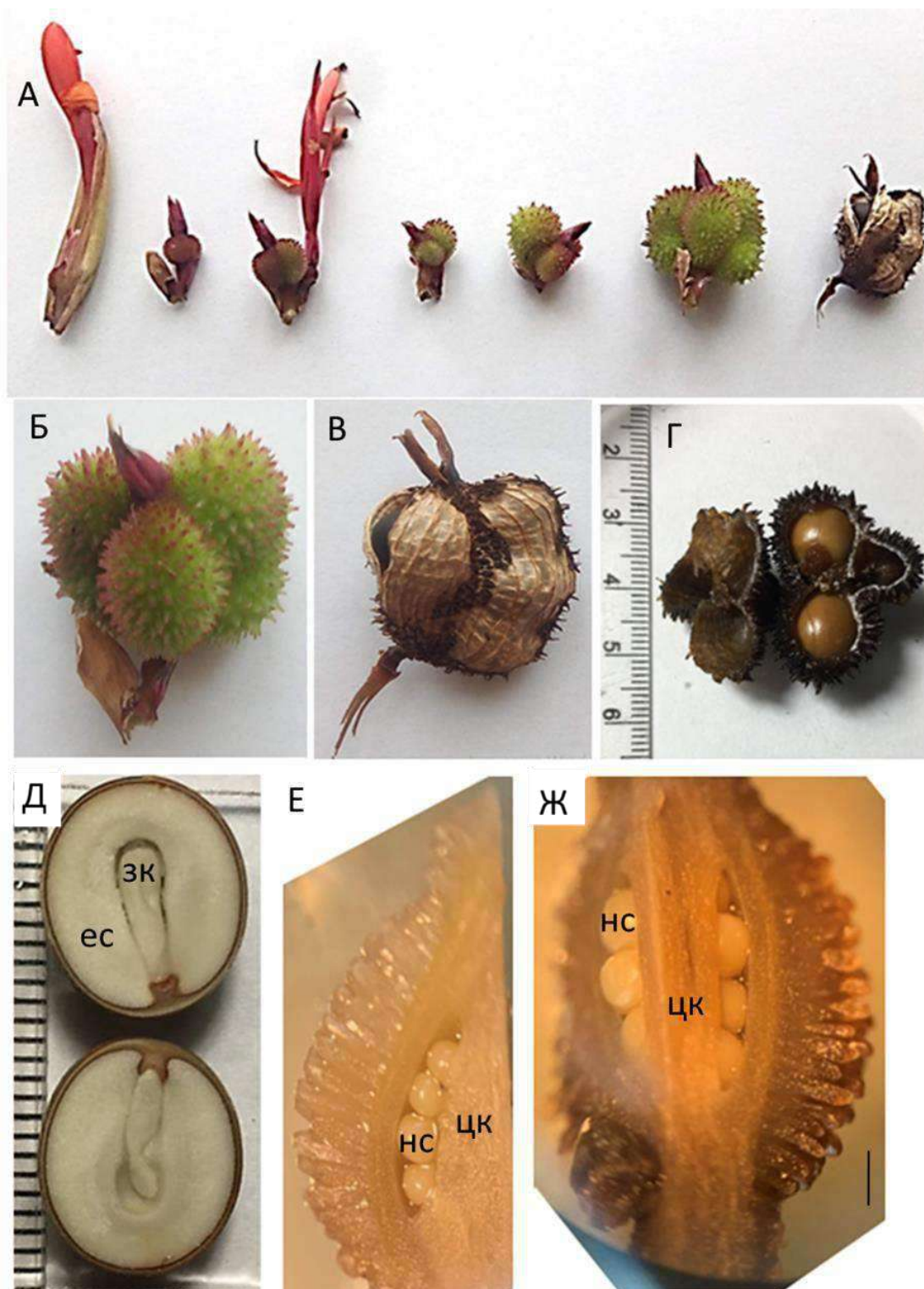


Рис В.19. Плоди *Canna indica* L. на різних стадіях розвитку (А), нехозрілий плід (Б), плід з дорзальними щілинами та відшарованим оплоднем (В), поперечний розріз плоду (Г), поздовжній розріз насінини (Д), поздовжній розріз антетичної та постантетичної зав'язі (Е, Ж); свіжий (А-В) та фіксований матеріал (Г-Ж): цк – центральна колонка, ес – ендосперм, нс – насінина, зк -зародок

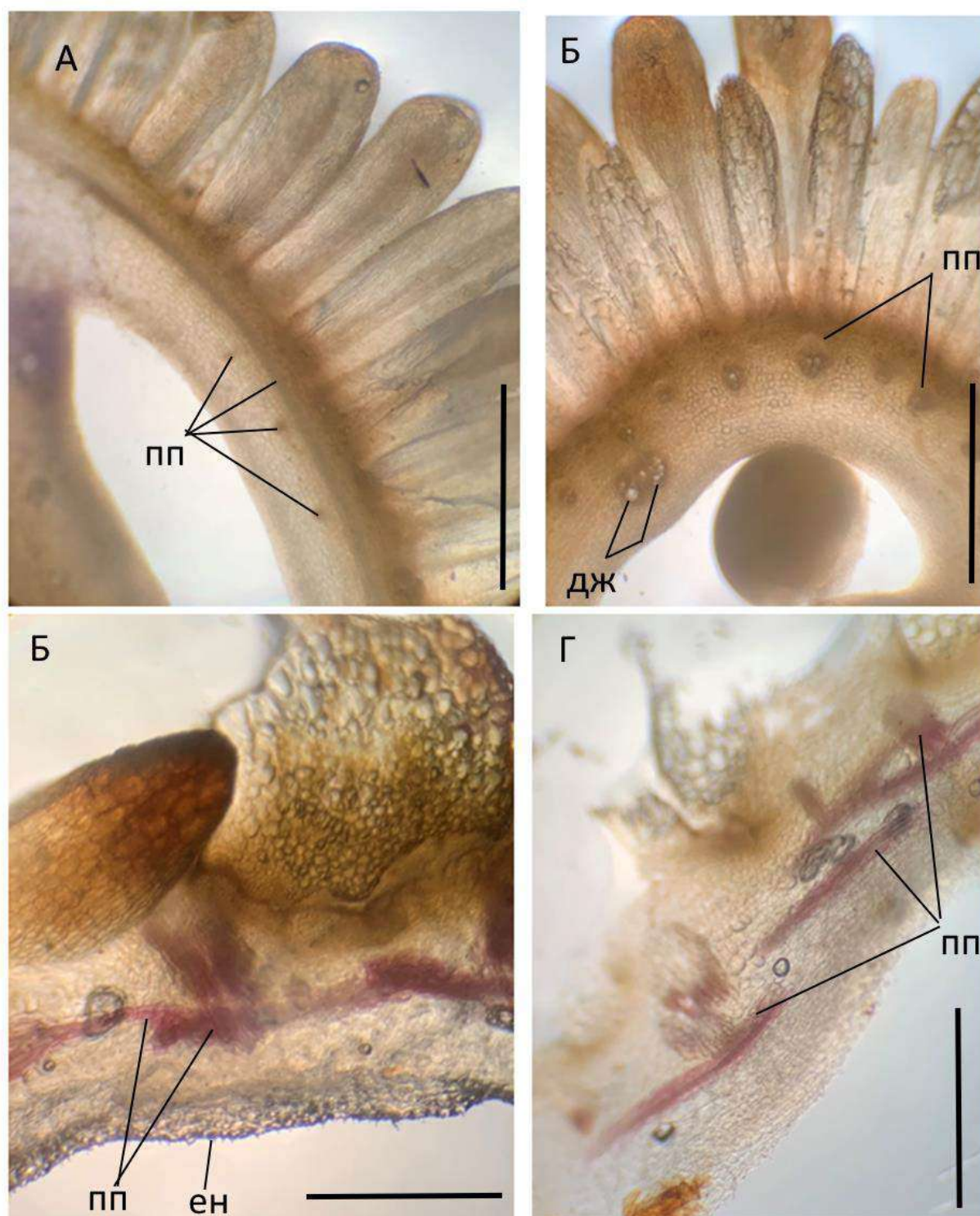


Рис. В.20. Анатомічна будова оплодня *Canna indica* L. (А-Г): поздовжній зріз (А), поперечні зрізи (Б-Г), фіксований матеріал, В, Г – реакція з флороглюцином та хлоридною кислотою. Лінійка: 1 мм (А, Б), 500 мкм (В,Г)

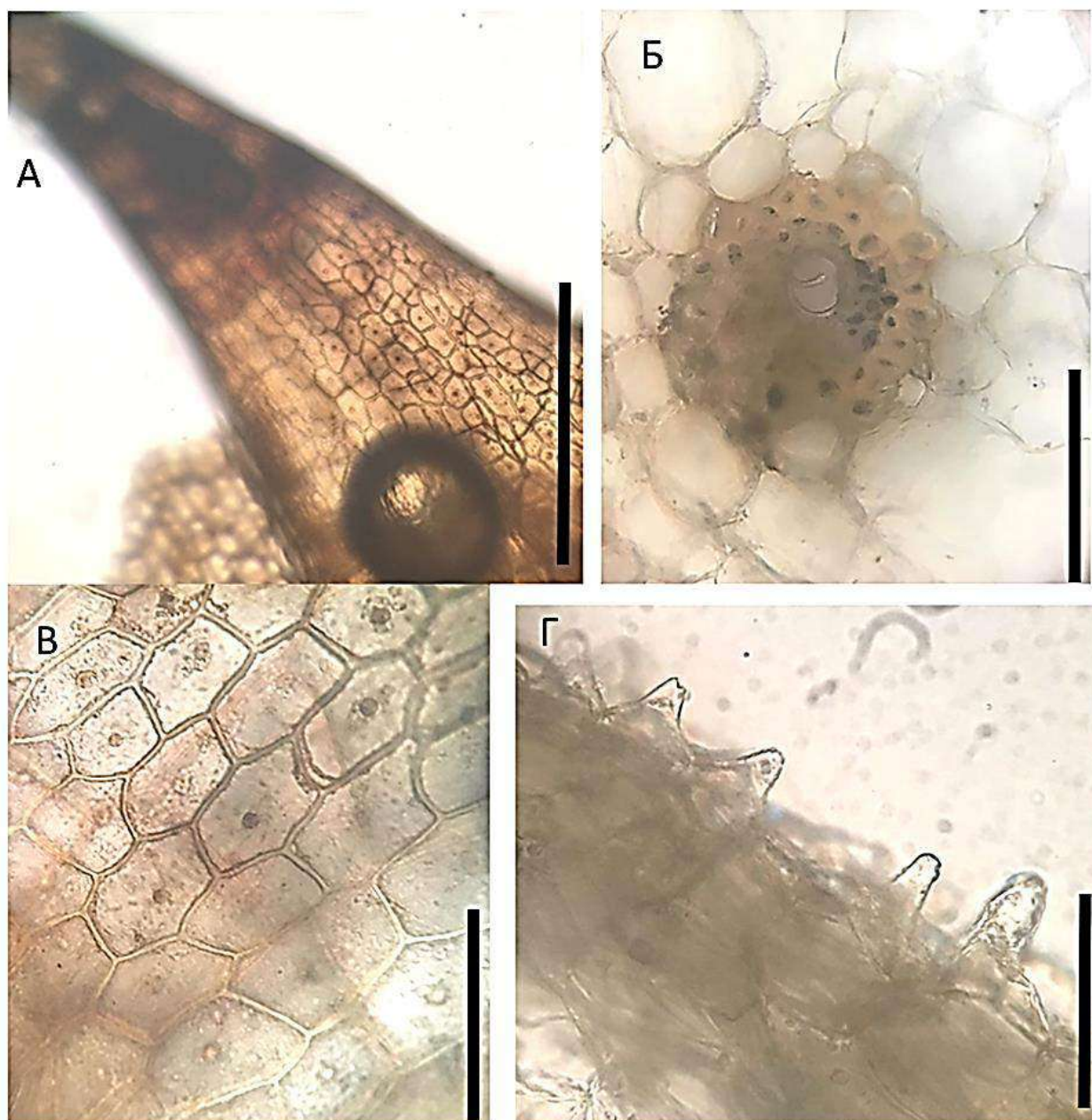


Рис В.21. Деталі анатомічної будови оплодня *Canna indica* L. (А-Г): анатомічна будова горбочка (А), провідний пучок оплодня (Б), клітини екзокарпію (В), папілозні клітини ендокарпію (Г). Лінійка: 100 мкм (А), 20 мкм (Б-Г).

Sedum acre L.

Квітки 5-членні, чашолистки довгасто-яйцевидні, до основи вільні, 2-3 мм завдовжки, продовжені в короткий виріст, залишаються у плоді, плодолистків 5, з коротким прямим носиком, 3,5-4,0 мм завдовжки. Насінні зачатки розміщені дворядно у плодолистку (Скірка, Одінцова, 2022). Плід – п'ятилистянка, блідо-зеленого забарвлення, зірчастої форми, плодики ланцетоподібні, відхиляються горизонтально від центру. Оплідень сухий, тонкий, майже прозорий, за реакцією з флороглюцином, здерев'янілі елементи містяться лише у складі дорзального і двох вентральних пучків (рис. В.22). Стилодії дещо відхилені. Насінини овальні, світло-бурі, гладенькі, менше 1 мм завдовжки. Кількість насінних зачатків від 7 до 13 в одній маточці, середнє значення – 11 ($n=20$). Кількість насінин у плодику від 2 до 4, в середньому 3 ($n=20$).

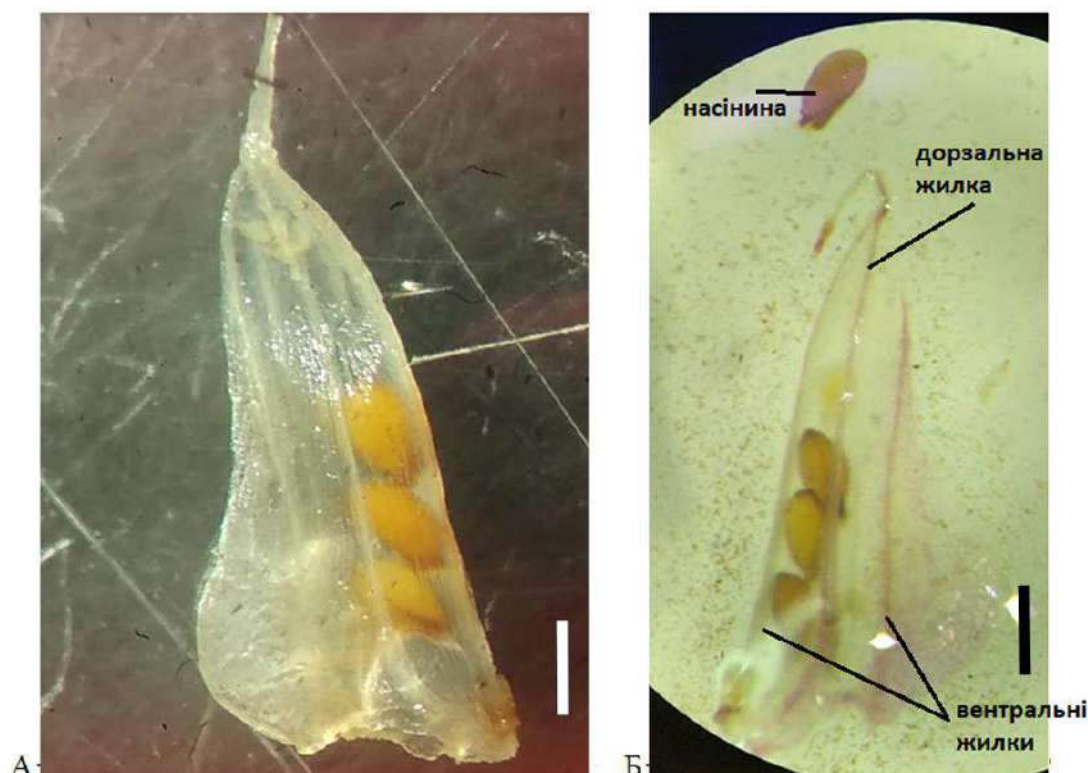


Рис. В.22. Відпрепарований плодик *Sedum acre* L., фіксований матеріал (А), флороглюцинол та хлоридна кислота (Б). Лінійка 1 мм

Hypericum perforatum L.

Маточка складається із трьох-чотирьох плодолистків з вільними стилодіями. Зав'язь в обрисах яйцеподібна, в перерізі опукло-трикутна або опукло-чотирикутна. Довжина стилодіїв дорівнює $\frac{1}{2}$ висоти маточки. Гінецей має синасцидіатну зону з багатонасінною центрально-кутовою плацентацією, плаценти сильно опуклі, багаторядні (рис. В.23, 24). Гнізда зав'язі неоднакові, одне менше. Симплікатна зона несе паріетальні плаценти, четвертий плодолистик може бути стерильним. У верхній частині симплікатної зони плодолистки стають більш опуклими, а перегородки вкорочуються, плаценти представлені вузьким гребінчастими виростами з обох боків перегородки, вище плаценти зникають. Ще вище перегородки потовщуються і щільно змикаються в центрі, вище плодолистки відокремлюються один від одного, їх гнізда зменшуються і зникають, в центрі кожного стилодія формується потужний стовбур провідникової тканини (рис. В.24).

У квітколоже із квітконіжки входить суцільний провідний циліндр, від якого відходять колатеральні сліди чашолистків, ще вище циліндр поділиться на п'ять частин, з кожної з яких формується багатопучковий слід пелюстки, а ще вище, сліди трьох груп тичинок. Провідний циліндр квітколожа у вигляді трьох окремих частин формує провідні пучки, які входять в стінку зав'язі, один із них розташований у медіанній частині кожного плодолистика – дорзальний провідний пучок, а по два пучки розмішені на радіусах перегородки і можуть анастомозувати з пучками у центральній колонці (латеральні пучки плодолистків) (рис. В.24). Решта провідного циліндру залишається в центрі і розпадається на невизначену кількість провідних пучків, які входять в плаценти і відгалужують сліди насінних зачатків. У проксимальних кінцях перегородок зав'язі зберігається до верху гнізда один спільний пучок.

Стінка зав'язі і перегородки паренхімні, гомогенні, клітини розміщені правильними тангентальними рядами, у 5-7 рядів у стінці та у 9-12 рядів у

перегородках зав'язі (рис. В.24). В стінці зав'язі під зовнішньою епідермою наявні численні сферичні залозки, зовнішній епідерміс великоклітинний, палісадний, нерівний; внутрішній епідерміс дрібноклітинний, з потовщеними оболонками. У паренхімі зав'язі наявні численні клітини з темним вмістом, яких більше у зовнішніх шарах, в тому числі в зовнішній епідермі, особливо у верхній частині зав'язі (рис. В.24).

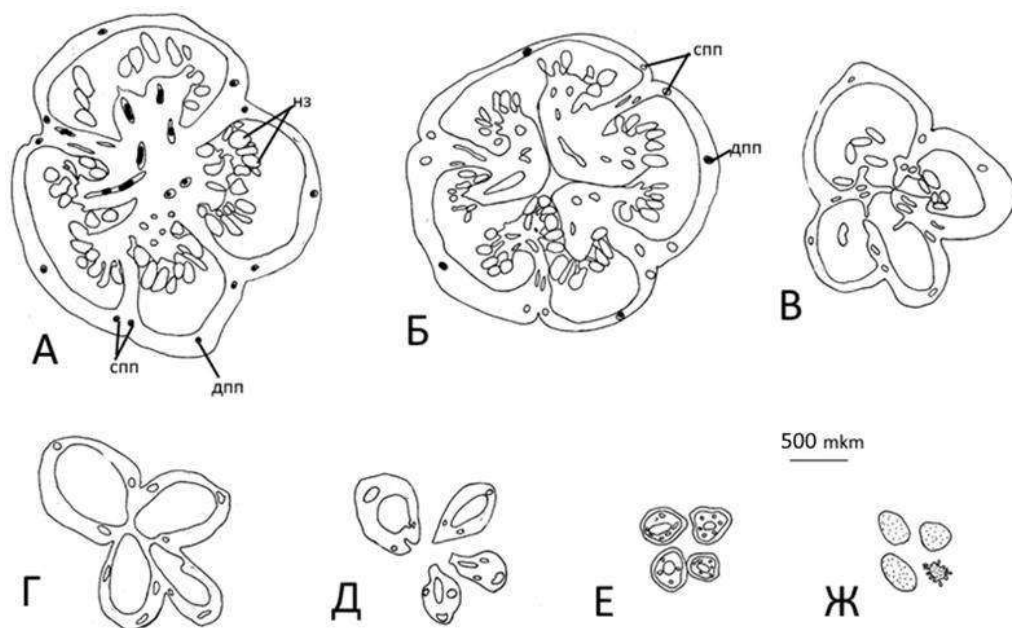


Рис. В.23. *Hypericum perforatum* L.: Серія поперечних зрізів маточки (А-Ж).

***Hypericum maculatum* Grantz.**

Зав'язь подібної зовнішньої будови та зональності як в *Hypericum perforatum*. Гнізда зав'язі майже однакові. Плаценти розміщуються у синасцидіатній та симплікатній зоні (рис. В.25, 26). Провідна система в загальних рисах побудована так само, як у квітки *Hypericum perforatum*. У стінку зав'язі з квітколожа входить дорзальний і два латеральних пучка плодолистка. Решта провідного циліндру залишається в центрі і складається із двох частин, які вище змикаються у коло (рис. В.26). Вище провідний циліндр розпадається на невизначену кількість пучків, які входять в плаценти і відгалужують сліди насінних зачатків. Провідні пучки зі стінки зав'язі входять у стилодії, на кінці перегородки залишається один пучок. Стінка зав'язі містить 5-6 рядів клітин, перегородка зав'язі – 8-10 рядів клітин (рис. В.27). Оболонки внутрішнього епідермісу потовщуються.

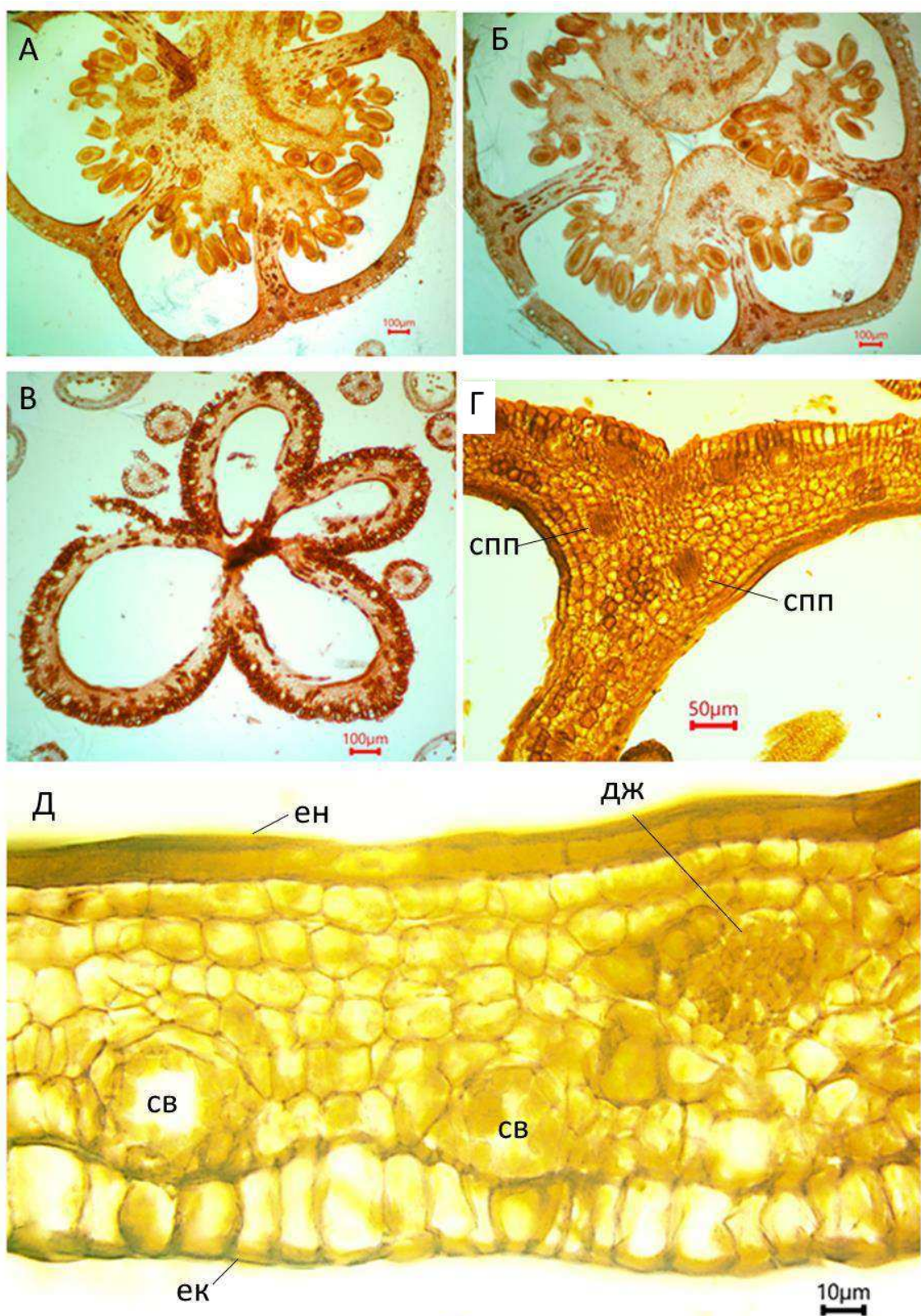


Рис. В.24. *Hypericum perforatum* L.: Поперечні зрізи зав'язі у синасцидіатній (А) та симплікатній фертильній (Б) та стерильній зоні (В), перегородка зав'язі (Г), фрагмент стінки зав'язі (Д): спп – септальний пучок, св – схізогенне вмістилище

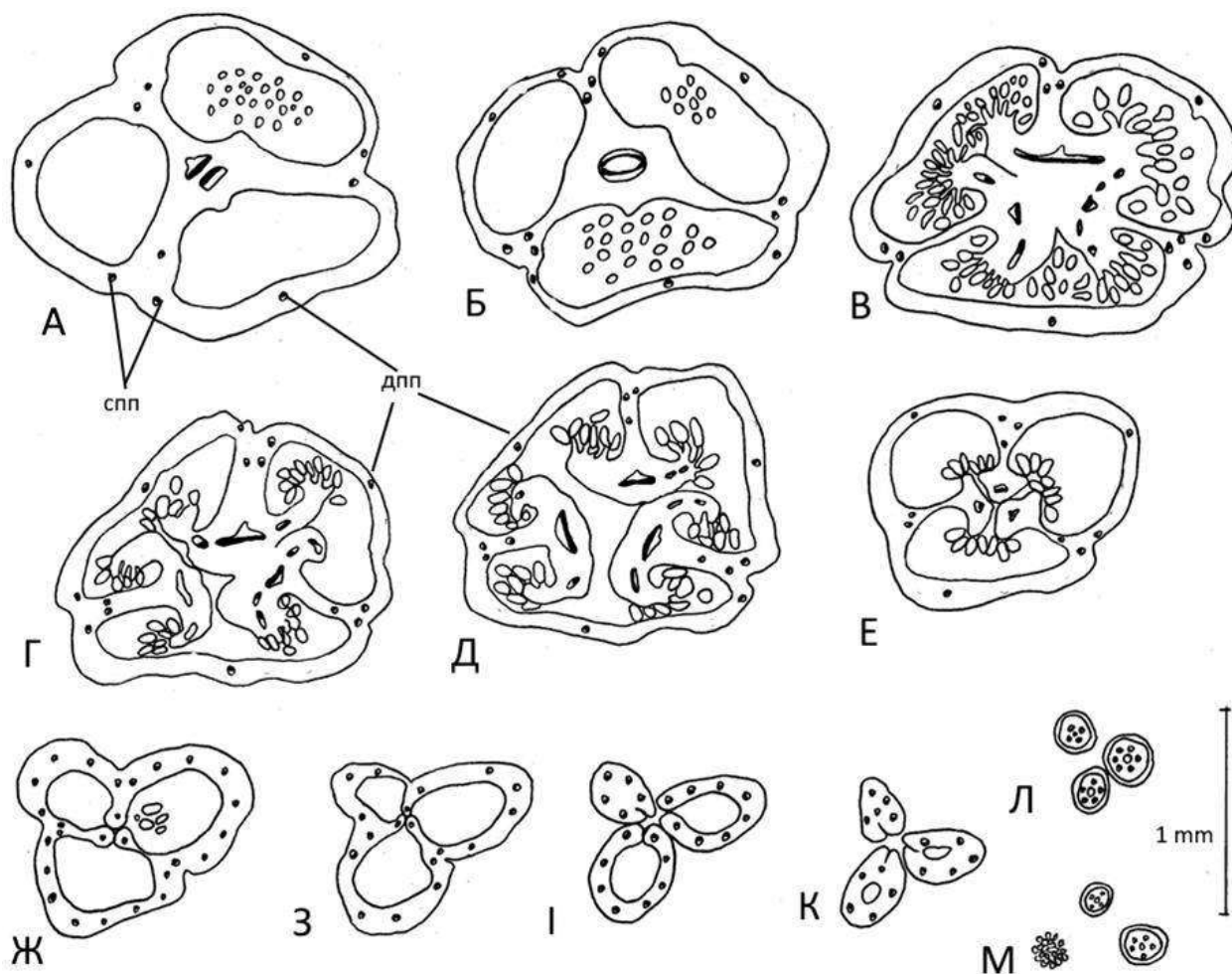


Рис. В.25. *Hypericum maculatum* Grantz. Серія поперечних зрізів маточки (А-М).

Розкривання плоду здійснюється по вентральних швах плодолистків та дещо по септицидних щілинах у верхній частині зав'язі (рис. В.27). Адаптацією до розкривання можна вважати парні септальні жилки, цілісні дорзальні жилки, правильне розміщення шарів паренхімних клітин в оплодні, наявність двох рядів провідних пучків у перегородках, початок потовщення ендокарпію.

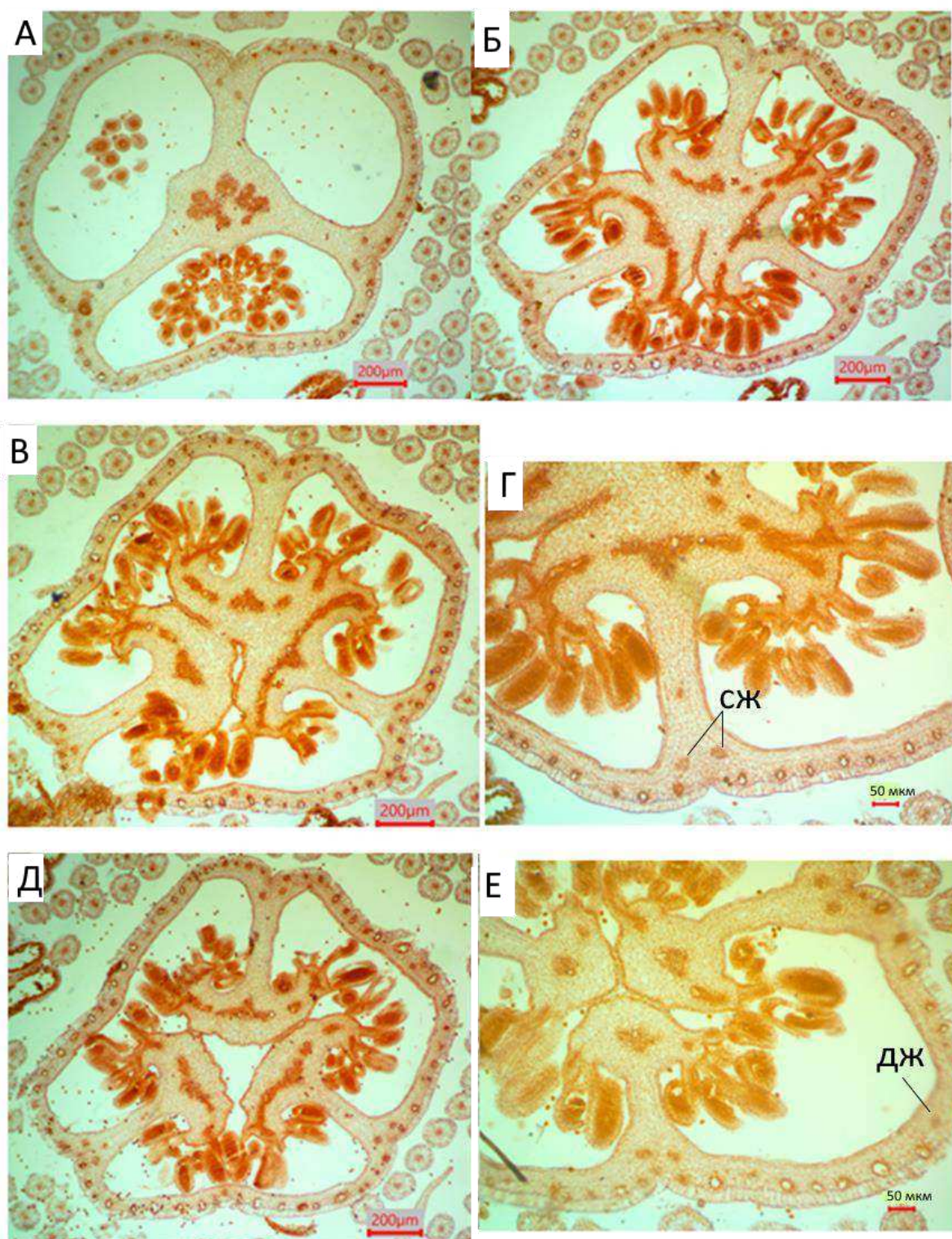


Рис. В.26. *Hypericum maculatum* Grantz. Поперечні зрізи маточки в синасцидіатній (А-Г) та симплікатній (Д-Е) зоні, зрізи В, Г являють перехід між зонами.

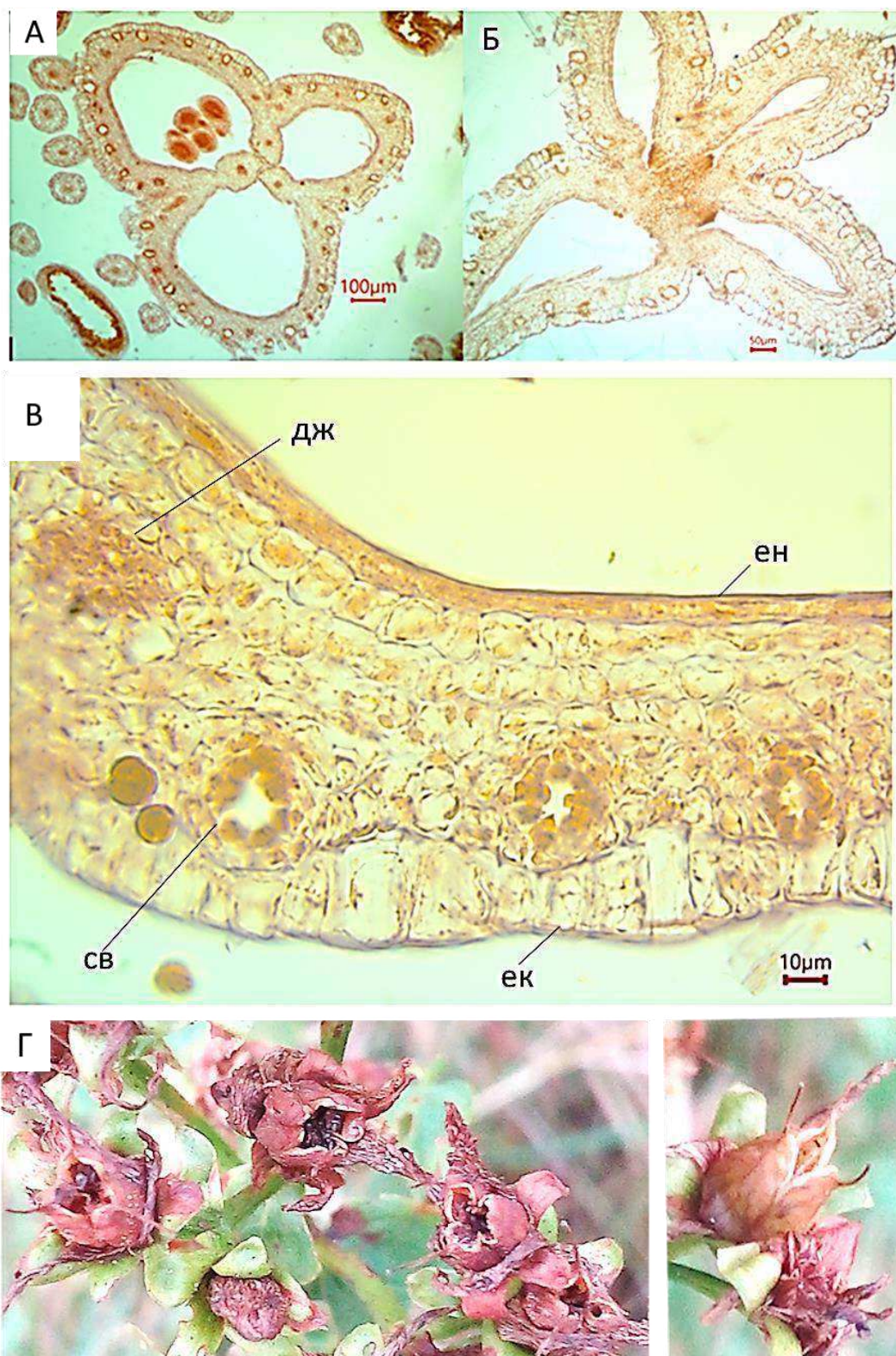


Рис. В.27. *Hypericum maculatum* Grantz.: верхня частина зав'язі (А, Б), фрагмент станіки зав'язі (В); *Hypericum perforatum* L. розкриті плоди (Г): св – схізогенне вмістилище

Lythrum salicaria L.

Зав'язь у довгостовпчиковій квітці верхня, веретеноподібна, звужена біля основи у коротку ніжку (гінофор), стовпчик прямий, термінальний. Гнізда зав'язі трансверзальні, дещо відмінні за розмірами, розміщені на радіусах пелюсток. Насінні зачатки розміщені на масивних центрально-кутових плацентах у 2-4 рядах в синасцидіатній зоні, яка простягається до верху гнізд (рис. В.28, В.29). Вище плацент перегородки роз'єднуються в центрі, на кінці вкриті, як і плаценти, залозистою епідермою. В основі стовпчика неповні перегородки злипаються у центрі, розділяючи гнізда зав'язі, вище залозиста провідникова тканина утворює циліндричний тяж. Стінка зав'язі тонка, чітко 4-5 шарова, паренхімна. Один-два зовнішні шари клітин мають потовщені тангентальні целюлозні оболонки, внутрішній шар (ендокарпій) дрібноклітинний. Перегородки 6-7 клітинні завтовшки. В паренхімі перегородок зав'язі наявні численні ідіобласти з друзами оксалату кальцію, також поодинокі друзи є в стінці зав'язі (рис. В.29). Насінних зачатків у зав'язі довгостовпчикової квітки 76-127, насінин 47-77 (n=50). Провідний циліндр квітколожа вище місця утворення пучків квіткової трубки від окремих замкнутих лакун формує цілісні дорзальні пучки плодолистків і ще вище цілісні септальні пучки гінецея, які за положенням відповідають об'єднаним латеральним пучкам сусідніх плодолистків (рис. В.29). В центральну колонку зав'язі входять група пучків різного розміру. Деякі з цих пучків закінчуються сліпо, інші послідовно розпадаються на сліди насінних зачатків. Відокремлені вентральні пучки плодолистків, таким чином, не виражені. Дорзальні пучки плодолистків і септальні пучки гінецея не розгалужуються і входять у стовпчик (Одінцова, 2008б). У плоді відбувається сплюснення і висихання зовнішніх шарів оплодня та здерев'яніння тангентаціальних оболонок клітин ендокарпію та епідерми перегородок, від стінки зав'язі до центральної колонки, яка залишається паренхімною. Потовщення оболонок U-подібні і дуже масивні, так що товщина ендокарпію дорівнює половині товщині оплодня (рис. В.30).

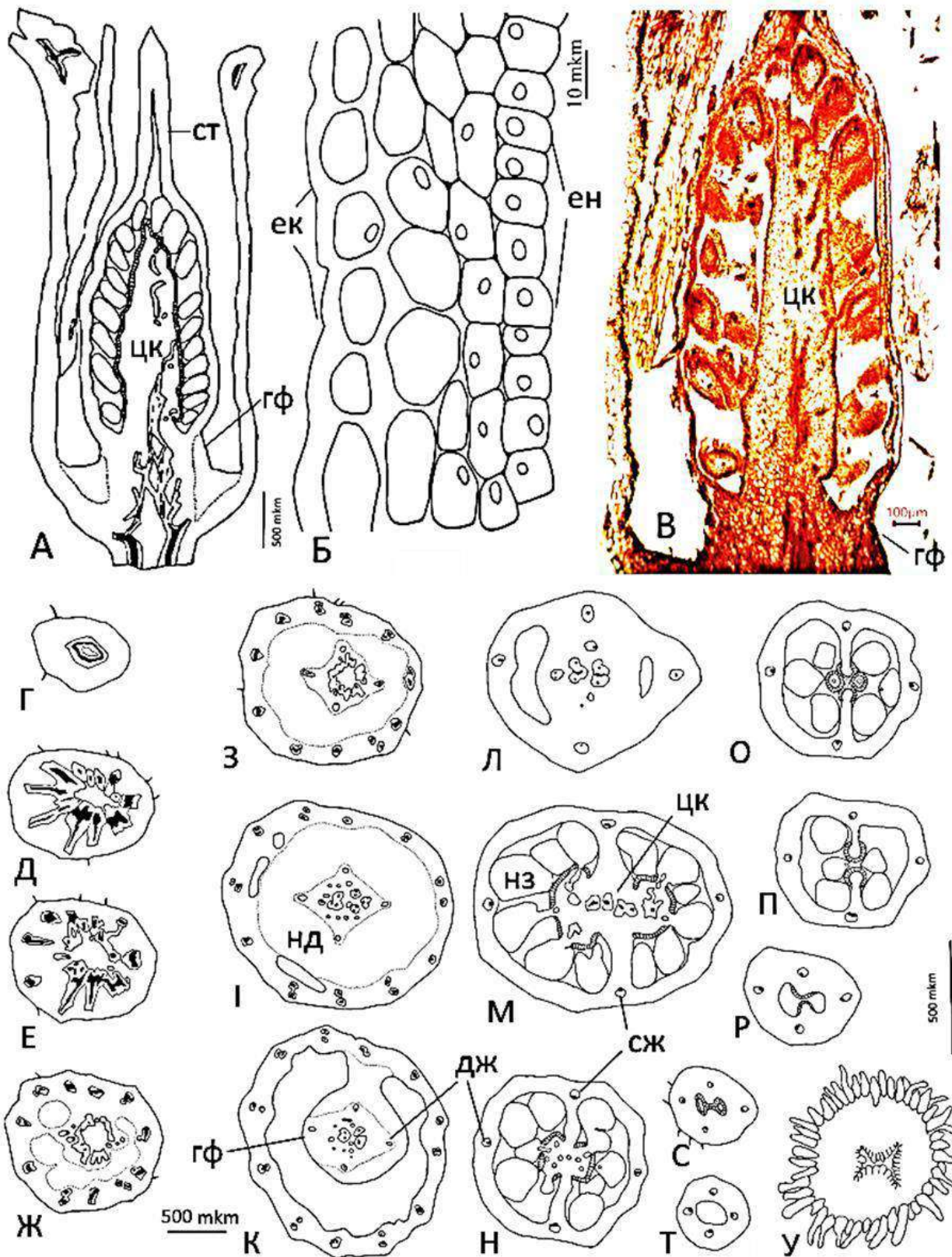


Рис. В.28. *Lythrum salicaria* L.: Поздовжній розріз квітки (А, В), фрагмент стінки зав'язі (Б), серія поперечних зрізів квітки (Г-К) і маточки (Л-У). цк — центральна колонка, гф — гінофор, нд — нектрний диск, ст — стовпчик

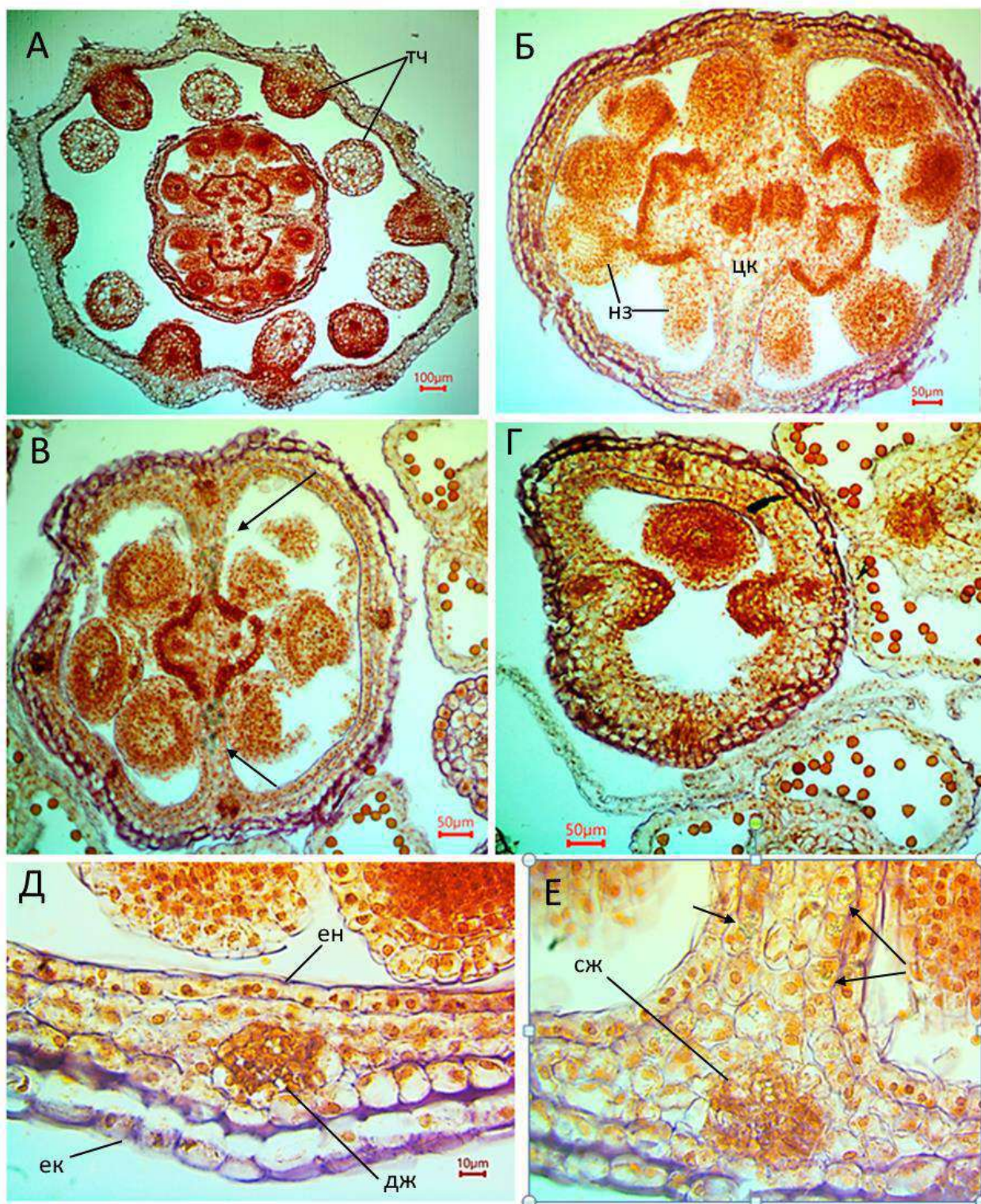


Рис. В.29. *Lythrum salicaria* L.: Поперечні зрізи зав'язі в синасцидіатній зоні (А-В), симплікатній зоні (Г), фрагменти оплодня в ділянці дорзальної жилки (Д) і септальної жилки (Е), стрілками позначені скупчення друз в перегородках зав'язі

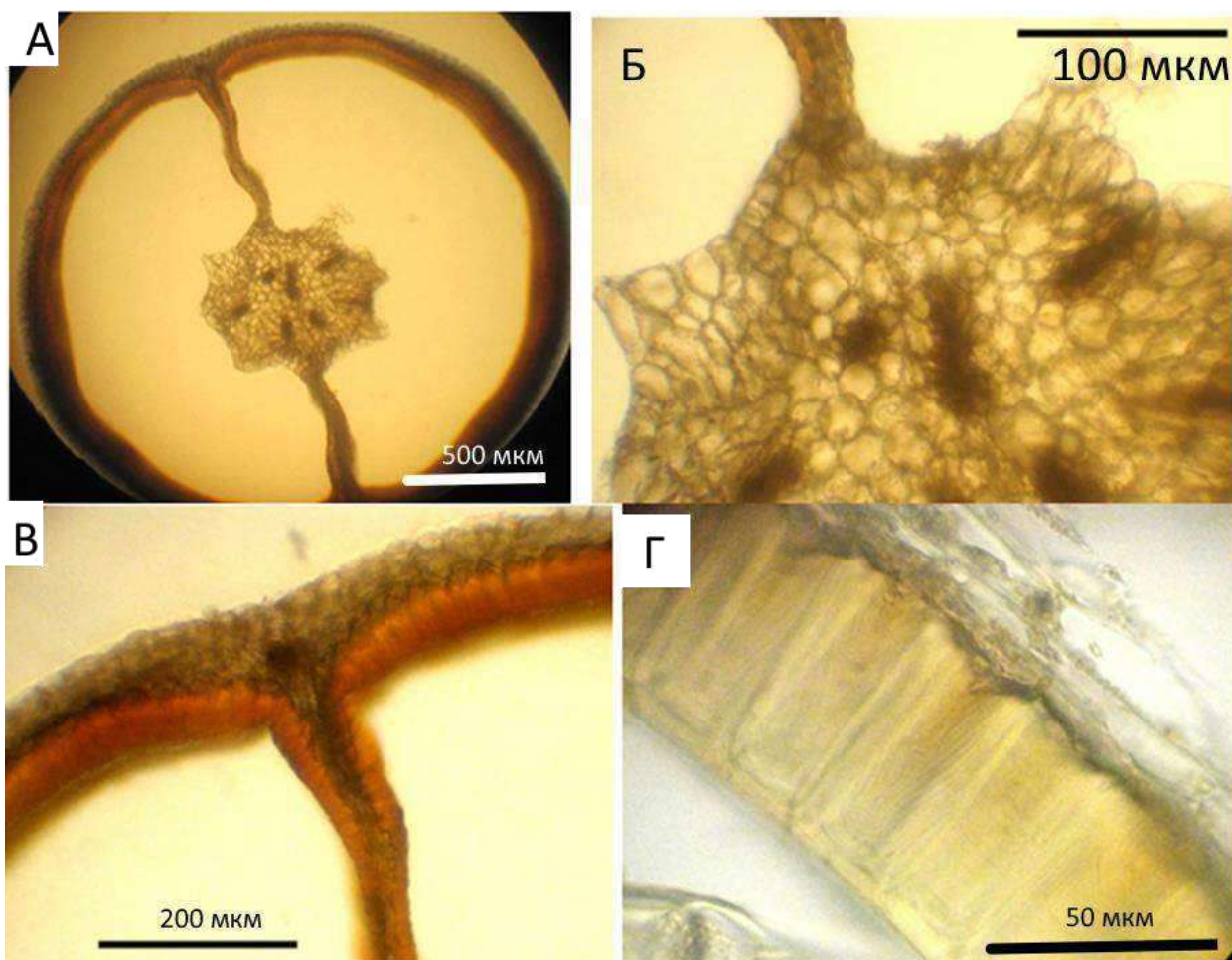


Рис. В.30. Анатомічна будова плоду *Lythrum salicaria* L.: поперечний переріз зрілого плоду (А), центральна колонка (Б), фрагмент оплодня з перегородкою (В) та клітинна будова оплодня (Г), ек – екзокарпій, ен – ендокарпій,

Trapa natans L.

Квітки поодинокі чотиричленні, з двогніздною напівнижньою зав'яззю та одним повислим насінним зачатком у гнізді. Пелюстки і тичинки прикріплюються в середній частині зав'язі. По середині надчашолисткової ділянки зав'язі наявний нектарний диск (coronary disc) у вигляді валика звивистої форми (рис. В.31). Стовпчик конічний, поступово звужується із верхівки зав'язі. Перегородка зав'язі тонка, у верхній частині зав'язі роз'єднюється по середині. У плоді розвивається лише одна насінина з двох, а перегородка лізується. Як показали гістологічні дослідження оплодня (Одінцова, Савицький, 2016), недовговічний зелений шар оплодня в нижній (підчашолистковій) половині плоду складається з екзокарпію, 4-10 зовнішніх шарів дрібних паренхімних клітин, що мають потовщені оболонки, та з 25-30 шарів аеренхіми з великими сферичними міжклітинниками. Ця частина зав'язі щільно вкрита довгими простими багатоклітинними гострими волосками (рис. В.31). У внутрішньому шарі оплодня розміщені одним колом вісім провідних пучків, по одному на радіусах чашолистків і пелюсток, та дрібні відгалуження. В перегородці зав'язі проходить два провідних пучка з її основи, які залишаються на кінцях вище її розділення (рис. В.31). Ці пучки живлять насінні зачатки. В основі чашолистків вісім стовбурових пучків розділяються на слід чашолистка або пелюстки і слід відповідної тичинки, а в стінці верхньої зав'язі лишається коло дуже дрібних пучків. Досередини від кола провідних пучків оплодень дрібноклітинний паренхімний. Усі внутрішні шари стінки плоду від провідних пучків до середини дерев'яніють, формуючи "кісточку" видоспецифічної форми.

У плоді зовнішня паренхіма оплодня згниває, основи чашолистків зберігаються у вигляді 2-4 масивних "рогів" із щетинистими "гарпунчиками" на кінцях, які є здерев'янілими залишками пластинки чашолистків. У надчашолистковій частині зав'язі її поверхня стає ребристою або з невеликими горбками, нектарний валик зберігається у вигляді коронки або шийки, в центрі якої, на місці основи стовпчика, з'являється отвір, прикритий

війками. Через цей отвір згодом проростає корінець зародка. Виявлено, що соковитий зовнішній шар оплодня є продовженням епідерми та паренхіми первинної кори квітконіжки (квіткової трубки) до основ чашолистків.

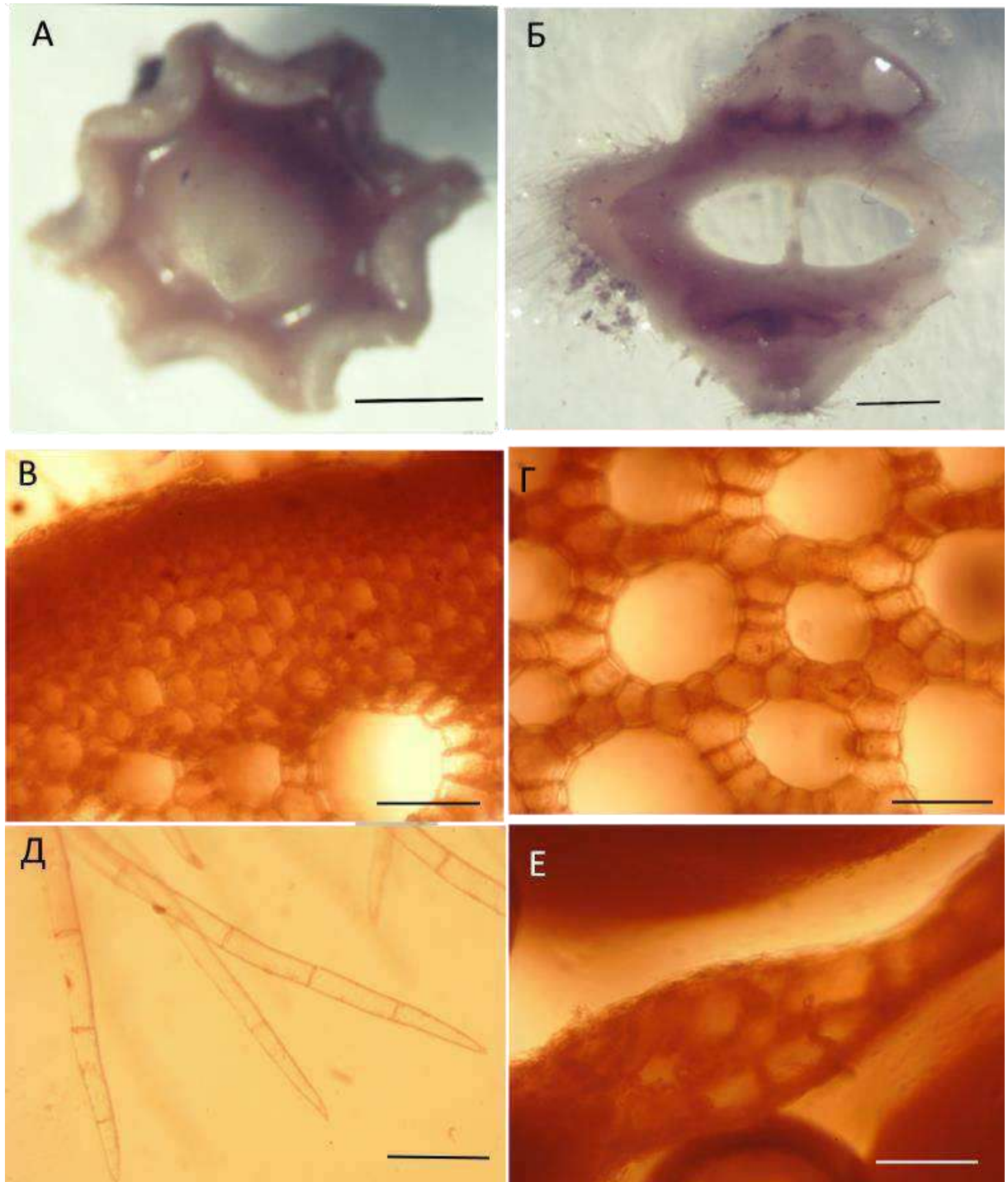


Рис. В.31. *Trapa natans* L.: Загальний вигляд нектарного диску зверху (А), поперечний переріз зав'язі в середній частині (Б), зовнішні шари оплодня (В), аеренхіма в оплодні (Г), багатоклітинні волоски на зовнішній епідермі нижньої зав'язі (Д), перегородка зав'язі молодого плоду (Е). Лінійка 1 мм (А, Б), 100 мкм (В-Е)

Oenothera biennis

Квітки чотиричленні, пентациклічні, сидячі, з чотиригранною нижньою зав'яззю і вузькою довгою циліндричною квітковою трубкою, до якої прикріплюються вільні чашолистки, пелюстки і тичинки. Після відцвітання квіткова трубка разом з членами оцвітини і андроцею, а також стовпчик опадають. Коробочка лінійна, розміщена відхилено від осі суцвіття, дещо білатерально-симетрична, звужена на верхівці у носик (рис. В.32). Коробочка чотиригніздна, гнізда повністю заповнені насінними зачатками, які розміщені дворядно (рис. В.33). Більша частина зав'язі сформована симплікатною зоною. Дах зав'язі тонкий, перегородки пластинчасті, тонкі, центральна колонка масивна, чотиригранна в перерізі. Екзокарпій плоду сформований з багатокутних від ізодіаметричних до сплюснених основних клітин з потовщеними целюлозними зовнішніми стінками (рис. В.34). Серед них наявні численні аномоцитні продихи і трихоми двох типів: прості і залозисті. Прості трихоми одноклітинні, довгі, загострені, загорнуті догори, з потовщеною багатоклітинною основою або короткі, серпоподібні, загострені. Залозисті трихоми щільно вкривають плід, серед них є короткі відстовбурчені волоски з тупою верхівкою і дрібні зігнуті булавоподібні (рис. В.33). Мезокарпій багат шаровий, із більше ніж 30 шарів клітин, зовнішні 2–4 шари мезокарпію мають потовщені у кутах нездерев'янілі оболонки, містять хлоропласти. Середні шари мезокарпію крупноклітинні, з тонкими оболонками; тут наявні численні видовжені ідіобласти з рафідами (рис. В.34). Внутрішні 3-5 шарів мезокарпію залишаються дрібноклітинними і лігніфікуються. Клітини ендокарпію дрібні, нездерев'янілі (Одінцова, 2018). Перегородки плоду зберігають однакову товщину від стінки плоду до центральної колонки; їхні субепідермальні шари клітин мають здерев'янілі оболонки, як і клітини внутрішніх шарів мезокарпію, в той час як епідермальні клітини не дерев'яніють, як і клітини ендокарпію. Клітини центральної колонки зберігають целюлозні оболонки. В основі зав'язі із квітконіжки в стінку зав'язі входять 8 провідних пучків, а в центральну

колонку не входять. Провідна система зав'язі сформована 4 дорзальними жилками, які є стрічкоподібні, але не подвійні, та 4 великими септальними жилками, які відділяють досередини, у перегородки зав'язі дрібні відгалуження, які живлять насінні зачатки.

Під час розкривання плоду формуються чотири лінійні Т-подібні в перерізі стулки, які відхиляються назовні, але не опадають. Щілини розкривання проходять в медіанних площинах плодолитсків, по гранях коробочки. До кожної стулки в центрі з внутрішнього боку прикріплена перегородка, яка відривається від центральної колонки зав'язі. Насінини висипаються з гнізд в міру розкривання стулок. Центральна колонка деякий час стирчить в центрі плоду і згодом опадає (Одінцова, 2016). Таким чином, розкривання плоду відбувається за рахунок формування дорзальних і септифрагальних щілин; центральна колонка не цілісна, а сформована об'єднаними проксимальними частинами перегородок з плацентами.

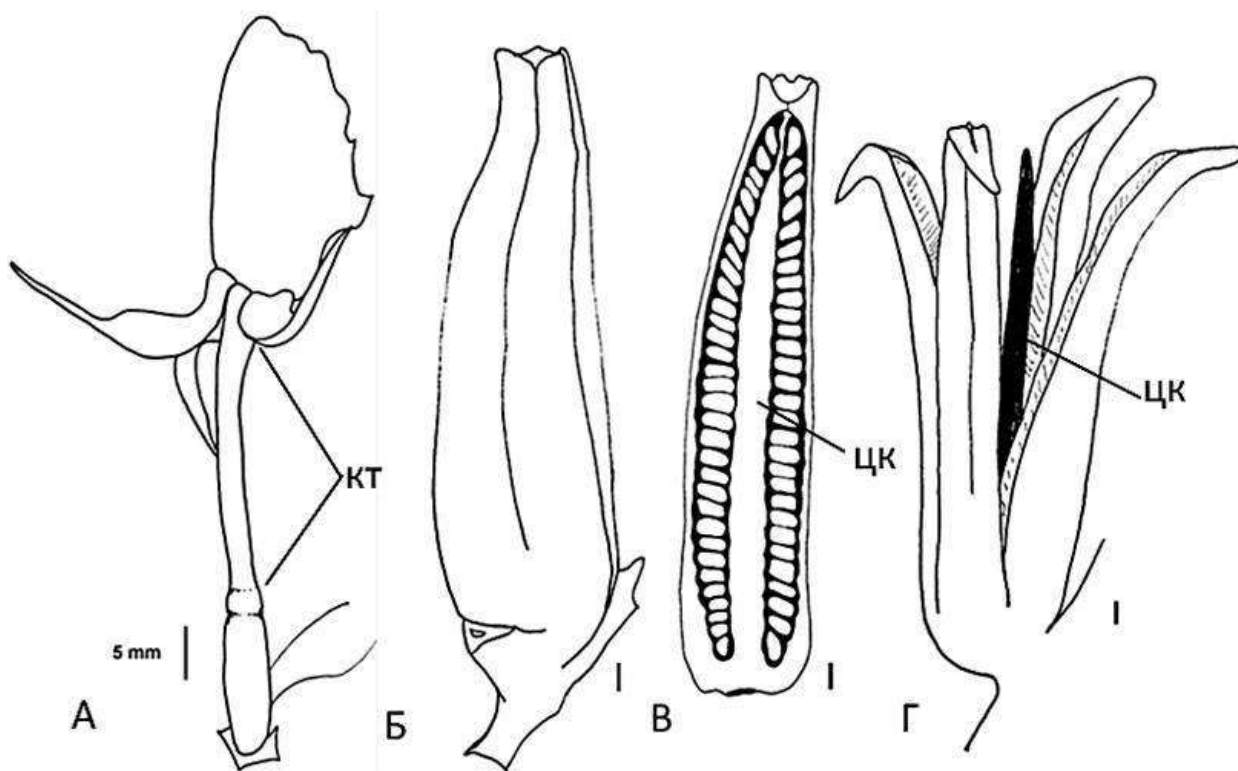


Рис. В.32. Загальний вигляд квітки (А) і плодів *Oenothera biennis* L.: зріла коробочка (Б), поздовжній розріз плоду (В), розкрита коробочка (Г), кт – квіткова трубка, цк – центральна колонка. Лінійка 1 мм.

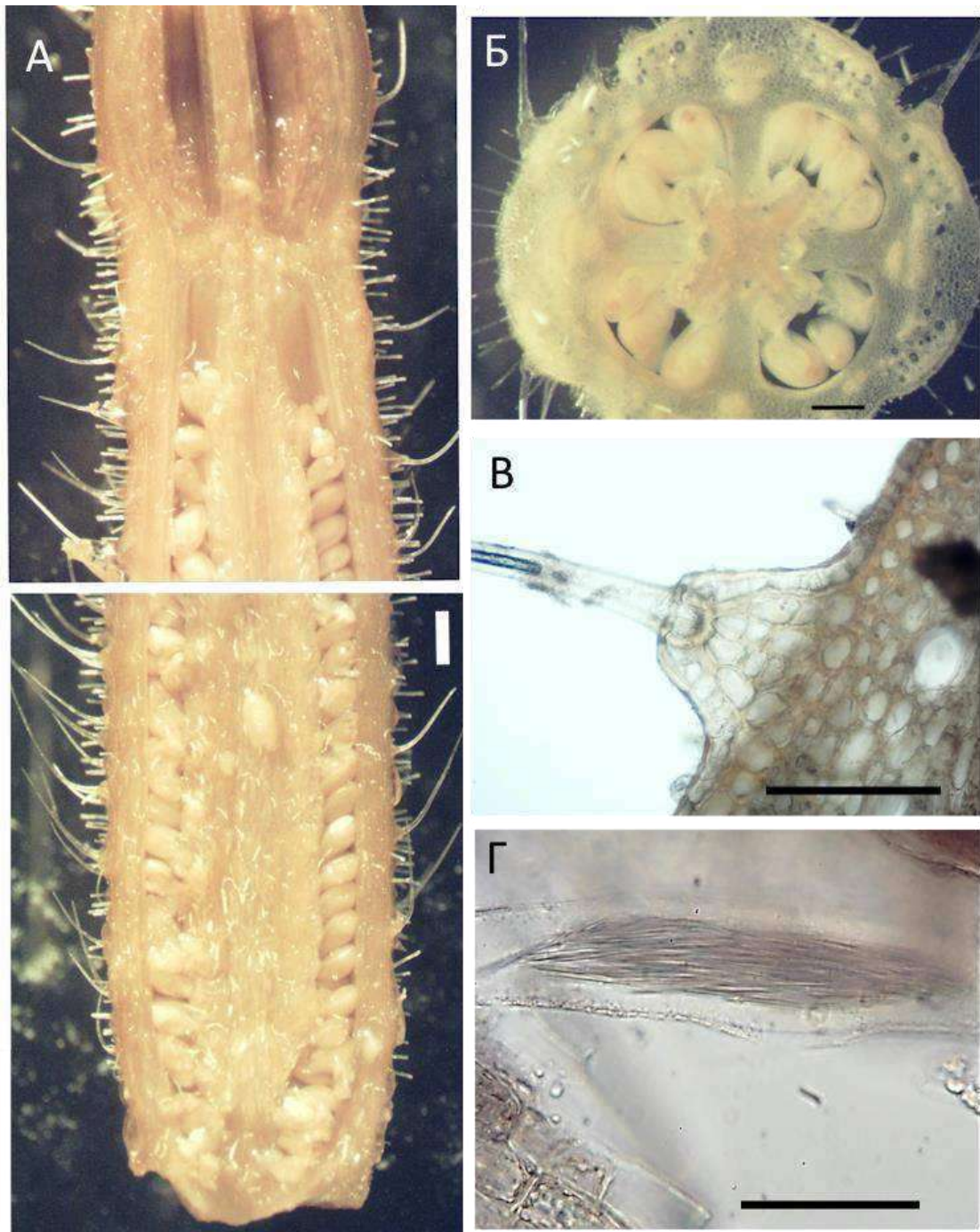


Рис. В.33. Поздовжній (А) і поперечний (Б) розріз молодого плоду *Oenothera biennis* L., епідермальний трихом з постаментом (В), пучок рафід (Г). Лінійка 1 мм (А, Б), 100 мкм (В, Г)

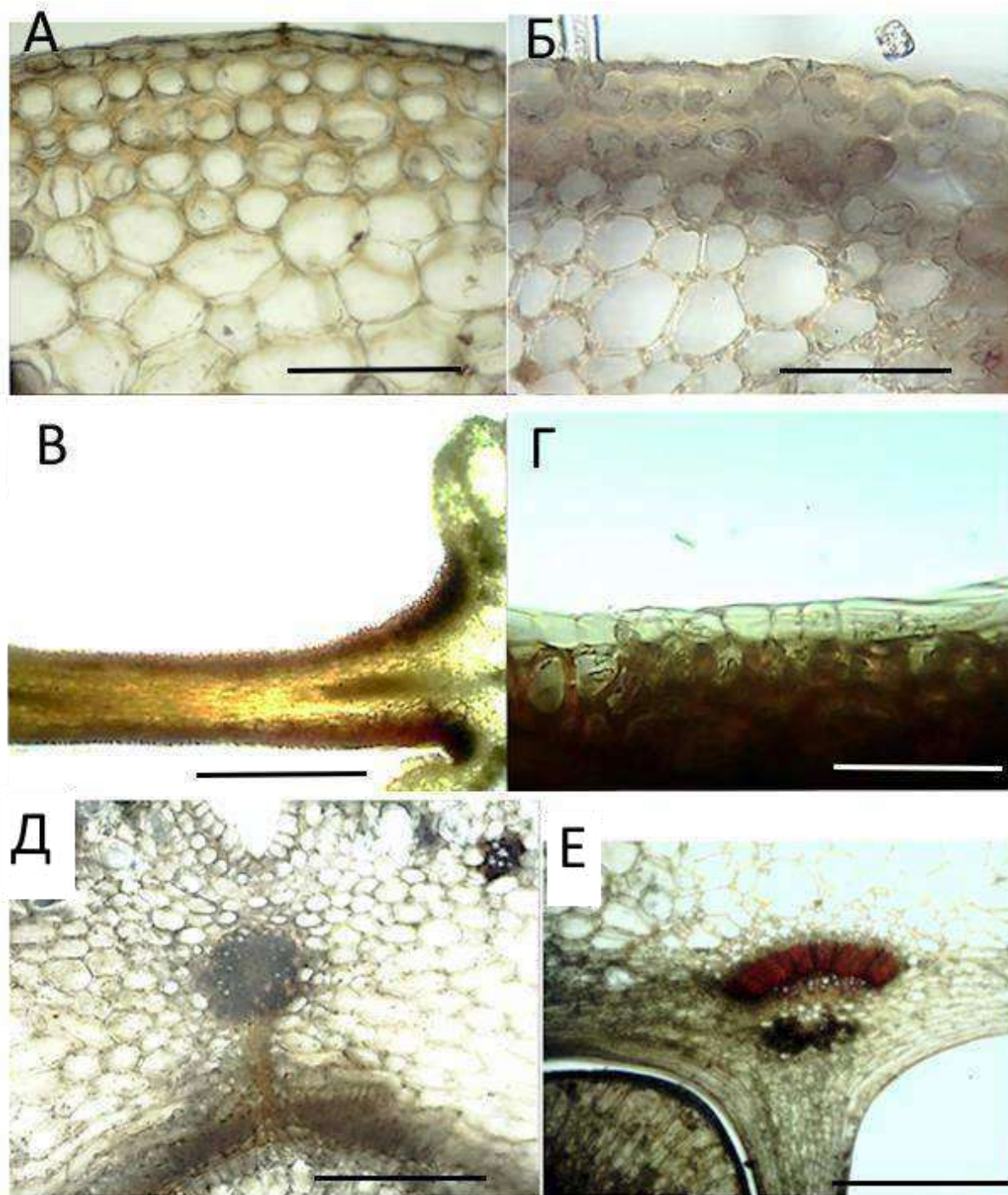


Рис. В.34. Анатомія плодів *Oenothera biennis* L. екзокарпій та зовнішні шари мезокарпію з коленхімою (А, Б), нездерев'янілидий ендокарпій та здерев'янілі внутрішні шари перегородки плоду (В) та мезокарпію (Г), дорзальна жилка і дорзальна щілина (Д), септальна жилка (Е). Лінійка 50 мкм (А, Б, Г), 100 мкм (В, Д, Е)

***Epilobium angustifolium* L.**

Довжина зав'язі у квітці 0,7-2,0 см, упродовж розвитку плоду довжина зав'язі збільшується в 9-10 разів, до 7-12 см завдовжки (рис. В.35). Коробочка лінійна, тупочотиригранна, близько 2 мм завширшки, повстисто опушена, багатонасінна (120-140 насінин). Гнізда коробочки в перерізі трикутні або трапецієподібні, розміщені між ребрами, центральна колонка чотирикутна, перегородки тонкі (рис. В.36). Насінини розміщені від основи до верху коробочки, вгорі залишається стерильний носик, до 7 мм завдовжки.

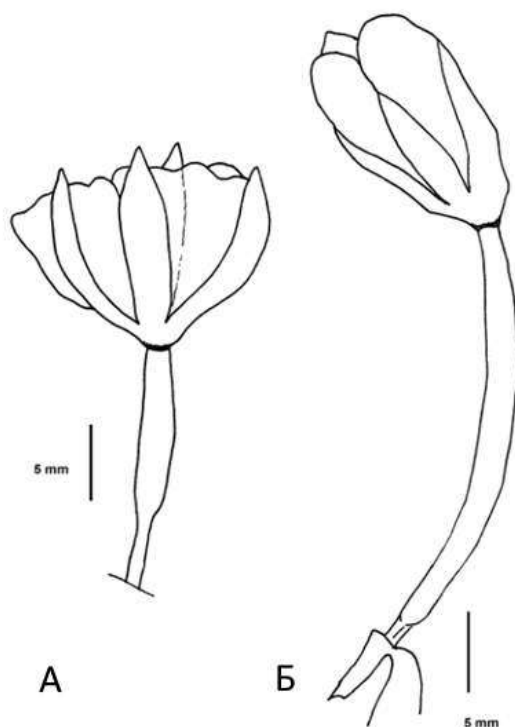


Рис. В.35. Загальний вигляд квітки *Epilobium angustifolium* L. (А) та *Epilobium hirsutum* L. (Б)

На поперечних зрізах квітки помітно, що у зав'язі наявні синасцидіатна та симплікатна зони, межу між якими важко встановити через злипання перегородок (Одінцова, Клімович, 2016). У носику центральна колонка збільшується, а гнізда зменшуються у радіальній площині до щілиноподібних, перегородки вкорочуються (рис. В.36). Це зона апікальних септ. Екзокарпій одношаровий, нездерев'янілий, представлений зовнішньою епідермою зав'язі, складеною дрібними клітинами, з продихами. Коробочка щільно опушена загостреними простими одноклітинними серпоподібними волосками, спрямованими догори. Поверхня волосків горбкувата. Мезокарпій у стулках плоду 9-12-шаровий, у ребрах удвічі ширший.

Мезокарпій диференційований на три зони. Зовнішня зона мезокарпію найбільш виражена в ребрах, її клітини ізодіаметричні, мають потовщені нездерев'янілі оболонки. Середня зона мезокарпію в ребрах представлена основною паренхімою, а в гранях коробочки хлоренхімою, в якій розміщуються ідіобласти з пучками рафід та провідні пучки. Механічна тканина зі здерев'янілими оболонками клітин формує внутрішню зону мезокарпію завтовшки у 1-3 шари (рис. В.36). Механічний шар диференціюється під внутрішнім епідермісом гнізд та в дистальній частині перегородок, де він є найбільш потужний. В проксимальній частині перегородок клітини мезокарпію сплющуються, не дерев'яніють, а перегородки витончуються. Межа між зовнішньою та внутрішньою ділянками перегородок дуже чітка, по ній формується септифрагальна щілина розкривання. Ендокарпій одношаровий, дрібноклітинний, нездерев'янілий. Вздовж зав'язі розміщуються вісім стовбурових провідних пучків: в ребрах коробочки розміщені чотири потужні пучки – септальні жилки, а на радіусах гнізд розміщені дрібні дорзальні жилки. Сліди насінних зачатків формуються з відгалужень септальних жилок, які входять у центральну колонку по перегородках зав'язі (рис. В.36). Таким чином, іннервація насінних зачатків транс-септальна. Крім септальної жилки в паренхімі ребра коробочки наявні три дрібних пучка: два пучка у стінці зав'язі, по одному в прилеглих гранях, та один пучок в середній частині її перегородці. Під час дозрівання плоду від зав'язі відокремлюється верхня частина даху разом з чашечкою, віночком, тичниками та стовпчиком. Розкривання коробочки здійснюється зверху вниз. Під час дозрівання плоду внутрішня частина перегородок витончується, а зовнішня – потовщується і гістологічно диференціюється так само, як оплодень. Щілини розкривання плоду формуються вздовж дорзальної жилки, поседині граней, в результаті цього від центральної колонки відокремлюються Т-подібні стулки з дистальними частинами септ. Глибокі дорзальні борозенки помітні ще на стадії квітки. Насінини відокремлюються від центральної колонки під час

розходження стулок і залишаються з'єднаними між собою завдяки переплетенню пучків довгих волосків (Одінцова, Клімович, 2017).

Epilobium hirsutum L.

Довжина зав'язі під час цвітіння переважно є в межах 2,0-4,0 см, ширина – близько 2 мм (рис. В.35). Коробочки лінійні, чотиригранні, 3,5-7,0 см завдовжки, 2 мм завширшки по грані. Зрілі коробочки лише у 1,5 рази відрізняються за розмірами від зав'язей у стані цвітіння (Одінцова, Клімович, 2017). Гнізда коробочки в перерізі чотирикутні, розміщені на радіусах граней коробочки, дорзальні борозенки не виражені. Перегородки зав'язі звужуються до центру, центральна колонка чотирикутна в перерізі. Гнізда зав'язі відокремлені між собою повністю, плаценти займають близько 80% висоти гнізд від основи гнізд. Насінні зачатки розміщені дворядно, у кількості близько 50 в кожному гнізді. У плоді насінини зсуваються одна відносно одної і розміщуються черепитчасто або одна над одною. Верхня частина зав'язі, близько 7 мм завдовжки, не містить насінні зачатки і формує носик. На верхівці коробочки від опадаючого гіпантія зберігається чотирилопатева подушечка з трикутними, дещо роздвоєними назовні лопатями. В її центрі розміщується рубець від стовпчика.

Оплодень сформований аналогічно до *Epilobium angustifolium*. Екзокарпій одношаровий, з потовщені целюлозними зовнішніми стінками, на ребрах коробочки в перерізі вони є ізодіаметричні, вкриті горбкуватою кутикулою, на гранях – клітини прямокутні, ледь опуклі (рис. В.36). Коробочка розсіяно опушена відстоячими одноклітинними залозистими волосками різної довжини, до 0,2 мм завдовжки. Залозисті волоски в цього виду на верхівці тупі, з гладенькою поверхнею і округлою порою на верхівці, через яку здійснюється секреція флавоноїдів (Strgulc Krajšek et al., 2006, 2011). Мезокарпій 7-9-клітинний, диференційований на три зони, зовнішня зона мезокарпію в ребрах виражена більше ніж в *Epilobium angustifolium*. Внутрішня зона здерев'янілої паренхіми найбільш потужна в місцях

контакту перегородки і стінки плоду, досягає 5 шарів клітин завтовшки. Ендокарпій нездерев'янілий, дрібноклітинний. Септальні жилки у ребрах плоду дуже потужні, від них по перегородках формуються сліди насінних зачатків (рис. В.36). Дорзальні жилки стрічкоподібні, з подвійною ксилемою. Щілини розкривання формуються вздовж дорзальної жилки зверху вниз, розділяючи дорзальну жилку навпіл. У плоді, що досягнув своєї остаточної довжини, але ще не побурів, щілини розкривання вже сформовані з внутрішнього боку перикарпію.

Розкривання плоду пов'язане з диференціацією перегородок зав'язі на потовщену дистальну частину, що відокремлюється разом із стулкою, та тоненьку проксимальну частину, яка залишається разом із центральною колонкою. Таким чином, при відокремленні ступок плоду і вигинанні їх назовні, вони разом із дистальними частинами перегородок відриваються від проксимальної ділянок перегородок, а центральна колонка стирчить в центрі плоду. Насінини при цьому відриваються від центральної колонки і вільно лежать на поверхні ступки, з'єднані між собою пучками довгих волосків, що формуються на халазі. У закритому плоді чубки всіх насінин розміщуються в зовнішній частині гнізд, дещо переплітаються між собою, а їхні верхівки врастають у носик. Тому при розходженні ступок плоду всі насінини кожного гнізда відхиляються разом із стулкою і відриваються від центральної колонки.

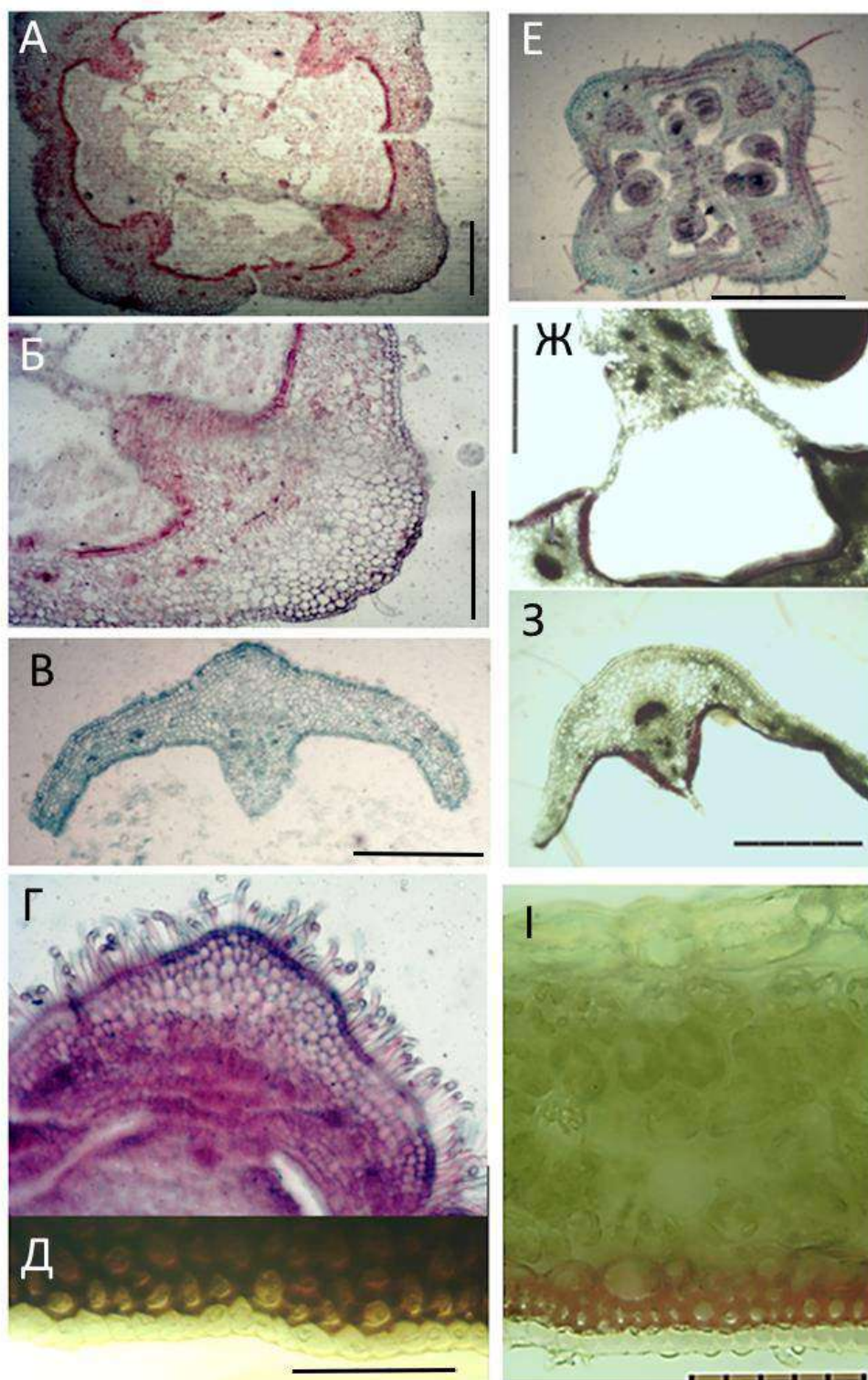


Рис. В.36. Анатомічна будова плоду *Epilobium angustifolium* (А-Д) та *Epilobium hirsutum* (Е-К): поперечний переріз молодого плоду (А, Е), фрагмент оплодня і перегородки плоду (Б Ж), стулка плоду (В, Г, З), нездерев'янілий ендокарпій та здерев'янілі внутрішні шари мезокарпію (Д, І). Лінійка 300 мкм (А), 500 мкм (Б-Г, Ж, З), 1 мм (Е), 50 мкм (Д, І)

Circaea lutetiana L.

Квітки димерні тетрациклічні. Нижня зав'язь обернутояйцеподібна, двогніздна, близько 1 мм завдовжки (рис. В. 37). Стовпчик термінальний. Приймочка дволопатева. На даху завязі наявний округлий нектарний диск, який оточує основу стовпчика. Зав'язь двогніздна, гнізда сильно відрізняються за розмірами (рис. В. 38). В кожному гнізді розміщується один звисаючий медіанний насінний зачаток, який заповнює всю порожнину гнізда. Вище прикріплення насінного зачатку перегородка між гніздами розділяється, шляхом утворення шва (сутури), виповненого секреторною тканиною, а ще вище секреторна тканина формує центральний канал, який продовжується у стовпчик. Гнізда зав'язі весь час залишаються розділеними. У верхній частині зав'язі вони розділені за рахунок апікальних септ. Вище гнізд завязь різко звужується і формується довга циліндрична "шийка плоду", яка завдовжки дорівнює зав'язі (рис. В. 39). На верхівці шийка розширюється, з неї відокремлюються приблизно на однаковому рівні чашолистки, пелюстки і тичинки, при чому тичинки в основі дещо зростлі з чашолистками. Ще вище відокремлюється основа стовпчика від нектарного диску. Отже, гінецей синкарпний, димерний, містить розвинуту синасцидіатну зону, на верхівці з медіанним насінним зачатком та стерильну симплікатну зону, яка продовжується у стовпчик до приймочки. Апокарпна зона представлена лопатями приймочки. У верхній частині завязі у симплікатній зоні наявні апікальні септи, які зумовлюють існування верхньої багатогніздної зони завязі.

У квітконіжці проходить центральний циліндр із зовнішньою і внутрішньою флоемою і вузькою серцевиною (рис. В. 37, 38). В основі квітки циліндр розпадається на дві нерівні частини, менша – дордальна жилка, а більша дещо вище розпадається на три окремих провідних пучки у стінці нижньої зав'язі (дорзальну та дві септальні жилки). Більша частина провідного циліндру завжди утворена з боку меншого гнізда. Дещо нижче рівня кріплення насінних зачатків від двох септальних жилок

відокремлюються горизонтальні пучки, які проходять в напрямку один до одного, у центрі перегородки зав'язі вони розгалужуються на три пучки, по одному пучку в кожен насінний зачаток і третій пучок залишається на кінці неповної перегородки зав'язі і сліпо закінчується. У шийці зав'язі проходить 4 жилки, які вгорі відокремлюють в горизонтальному напрямку 12-15 пучків, навколо стовбура провідникової тканини, які інervують нектарний диск. На верху шийки 4 жилки розпадаються на два пучка кожна – слід чашолистка або пелюстки і тичинки, від септальних жилок крім слід пелюстки формуються бічні пучки сусідніх чашолистків (рис. В.38).

Клітини зовнішньої епідерми зав'язі палісадні, з потовщеними целюлозними оболонками. Великі гачкуваті трихоми мають широку основу, залозисті трихоми дрібні, тупо закінчені, з апікальною порою. Клітини внутрішньої епідерми, яка вистеляє гнізда, сплюснені (рис. В. 39). Мезофіл гомогенний, щільний, хлорофілоносний; внутрішній субепідермальний шар складається з дрібних палісадних клітин зі щільним вмістом. У паренхімі стінки зав'язі наявні числені ідіобласти з пучками рафід (рис. В.40,41). Після відцвітання шийка зав'язі, тичинки і стовпчик опадають. Зав'язь збільшується в розмірах до 2 мм завдовжки, 1,5 мм в діаметрі. Після дозрівання плід не розкривається, але при дотику опадає разом з плодоніжкою, особливо легко плід причіпляється до шорстких об'єктів завдяки гачкуватим волоскам. Оплідень шкірястий, спочатку зелений, згодом буріє, складається з 8–10 шарів клітин. Екзокарпій одношаровий, на ньому розміщуються поодинокі продихи, а також одноклітинні волоски двох типів: гачкуваті щетинки і втричі дрібніші прямі залозисті волоски (рис. В. 40). Мезокарпій більшою частиною паренхімний, сформований у найтоншому місці з 8–10 шарів клітин. Зовнішні шари мезокарпію представлені хлоренхімою, а згодом крохмалоносною паренхімою, середні – паренхімою, в якій розміщені провідні пучки – дві дорзальні жилки і дві септальні жилки, від яких відходять сліди насінних зачатків. Внутрішній шар мезокарпію дрібноклітинний, з лігніфікованими оболонками клітин (рис. В.

41). Ендокарпій одношаровий, не лігніфікований, сплюснений (Одінцова, 2017).

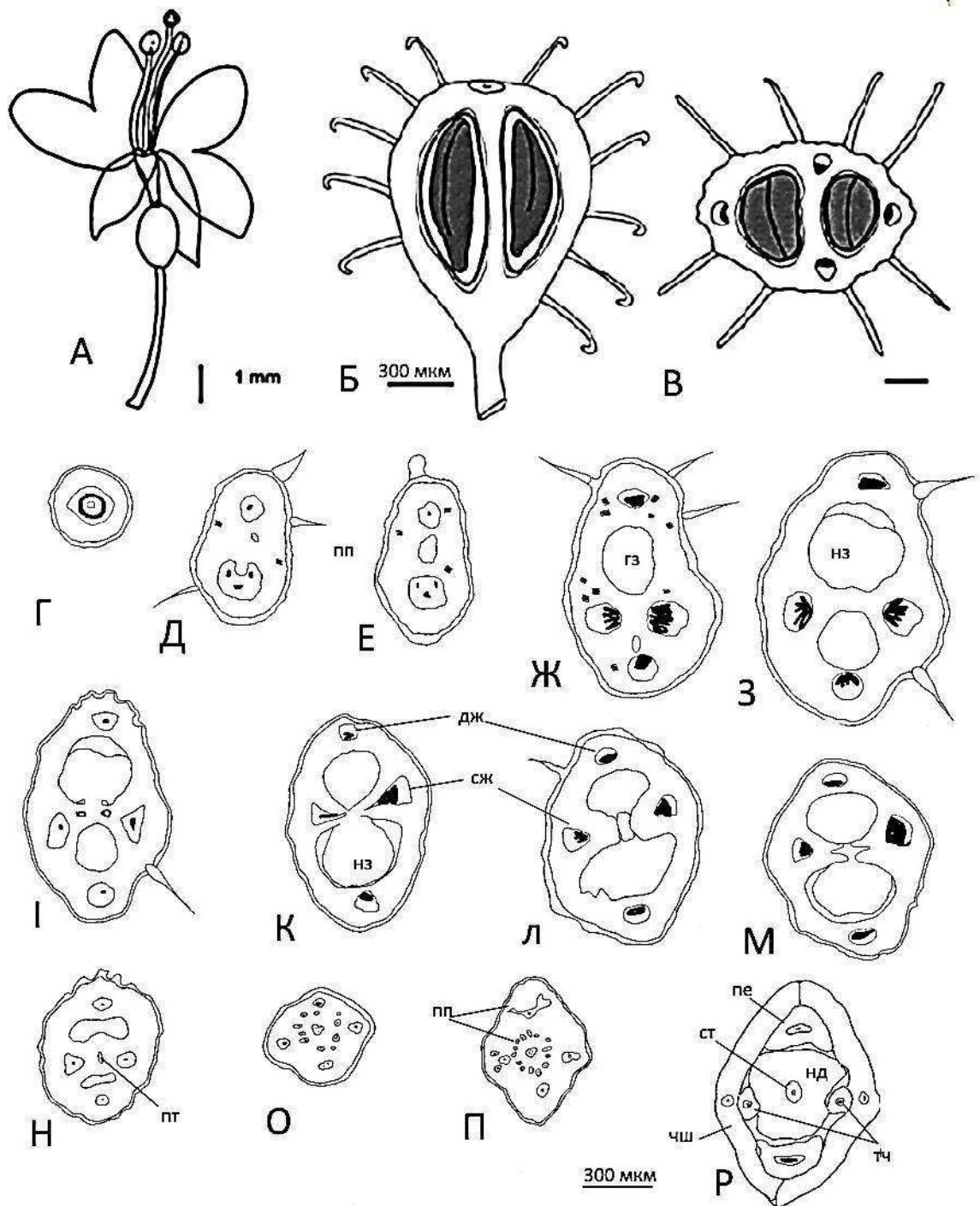


Рис. В.37. *Circaea lutetiana* L.: Загальний вигляд квітки (А, В) схема поздовжнього і поперечного розрізів плоду (В, Г) (Б). Серія поперечних зрізів квітки (В): септальні жилка, дорзальні жижи, сточпчик, шийка зав'язі, насінний зачаток, провідникова тканина, нектарний диск, тичника, пелюстка, чашолисток, гніздо зав'язі

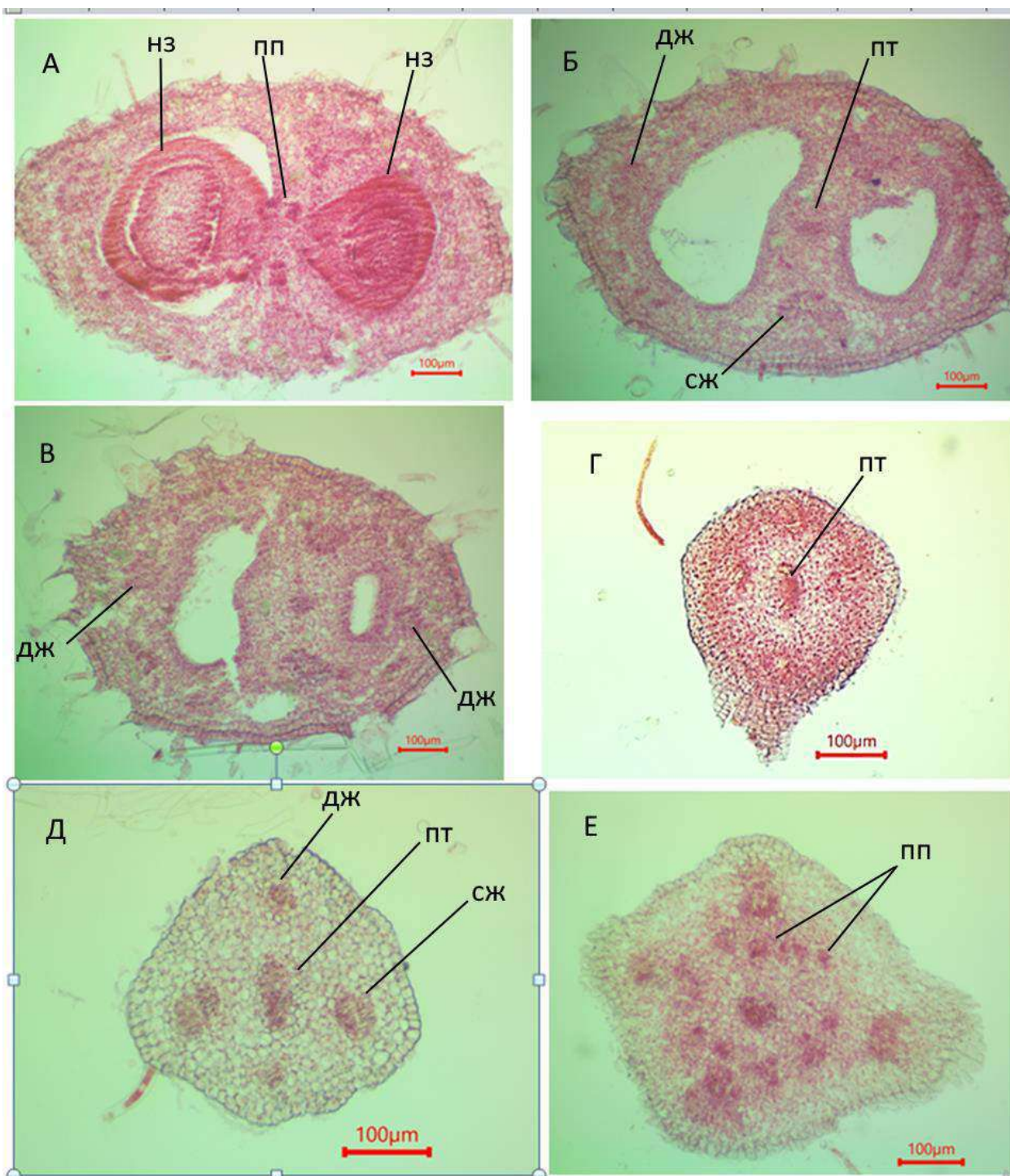


Рис. В.38. *Circaea lutetiana* L.: Серія поперечних зрізів зав'язі (А-В) і шийки зав'язі (Г-Е). сж -септальні жилка, дж - дорзальні жилки, нз-насінний зачаток, пт-провідникова тканина, пп – провідний пучок

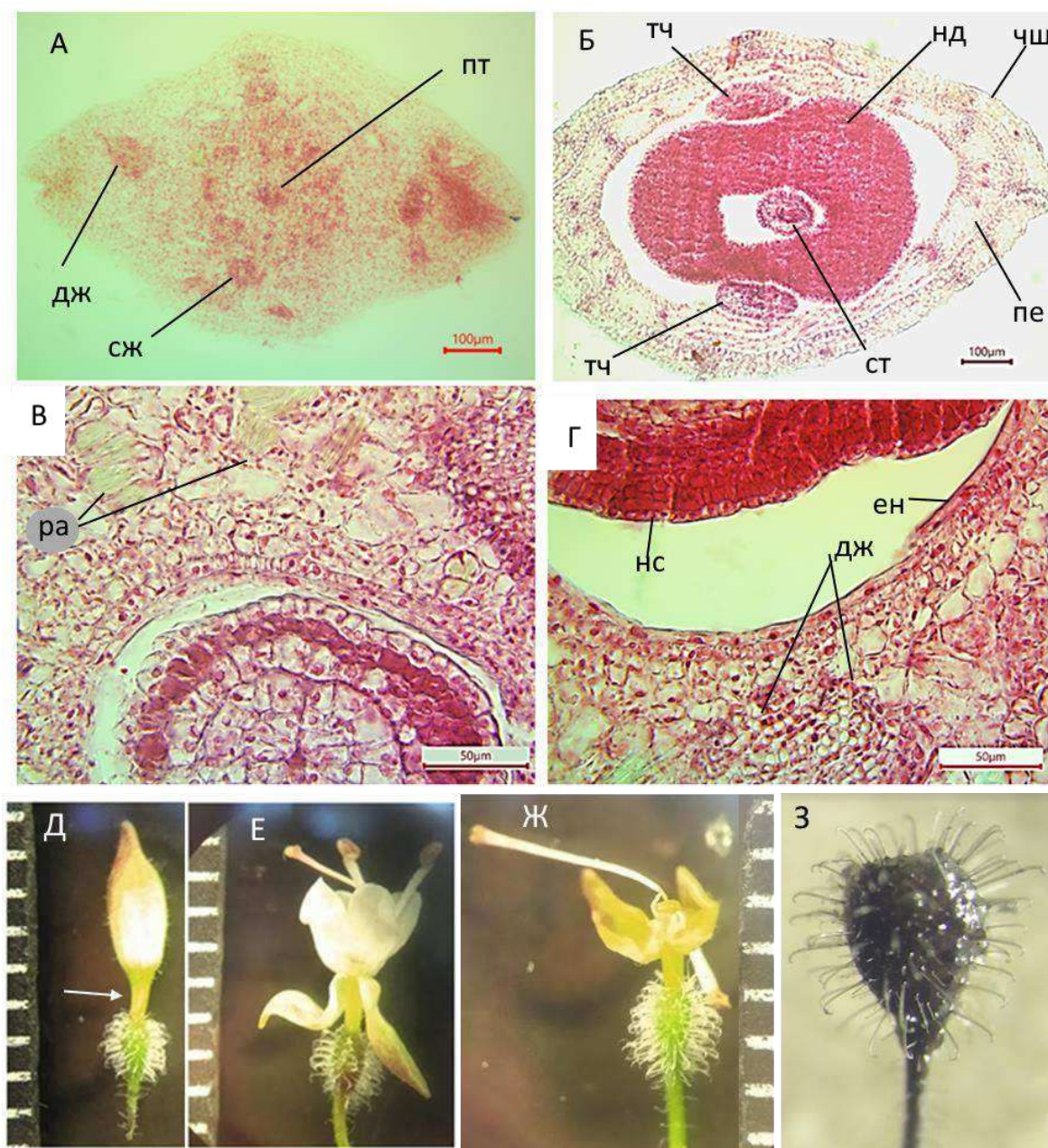


Рис. В.39. *Circaea lutetiana* L.: Елементи булони квітки (А-Б), внутрішні шари стінки зав'язі (В, Г), стадії розвитку квітки і плоду (Д-З): ра – пучки рафід, ен –ендокарпій, нс – насінина, дж-дорзальна жилка, пт – провідникова тканина, ст-стовпчик, нд-нектарний диск, тч-тичинка, пелюстка, чш-чашолисток, пе-пелюстка. Стрілкою показана шийка зав'язі (Д)

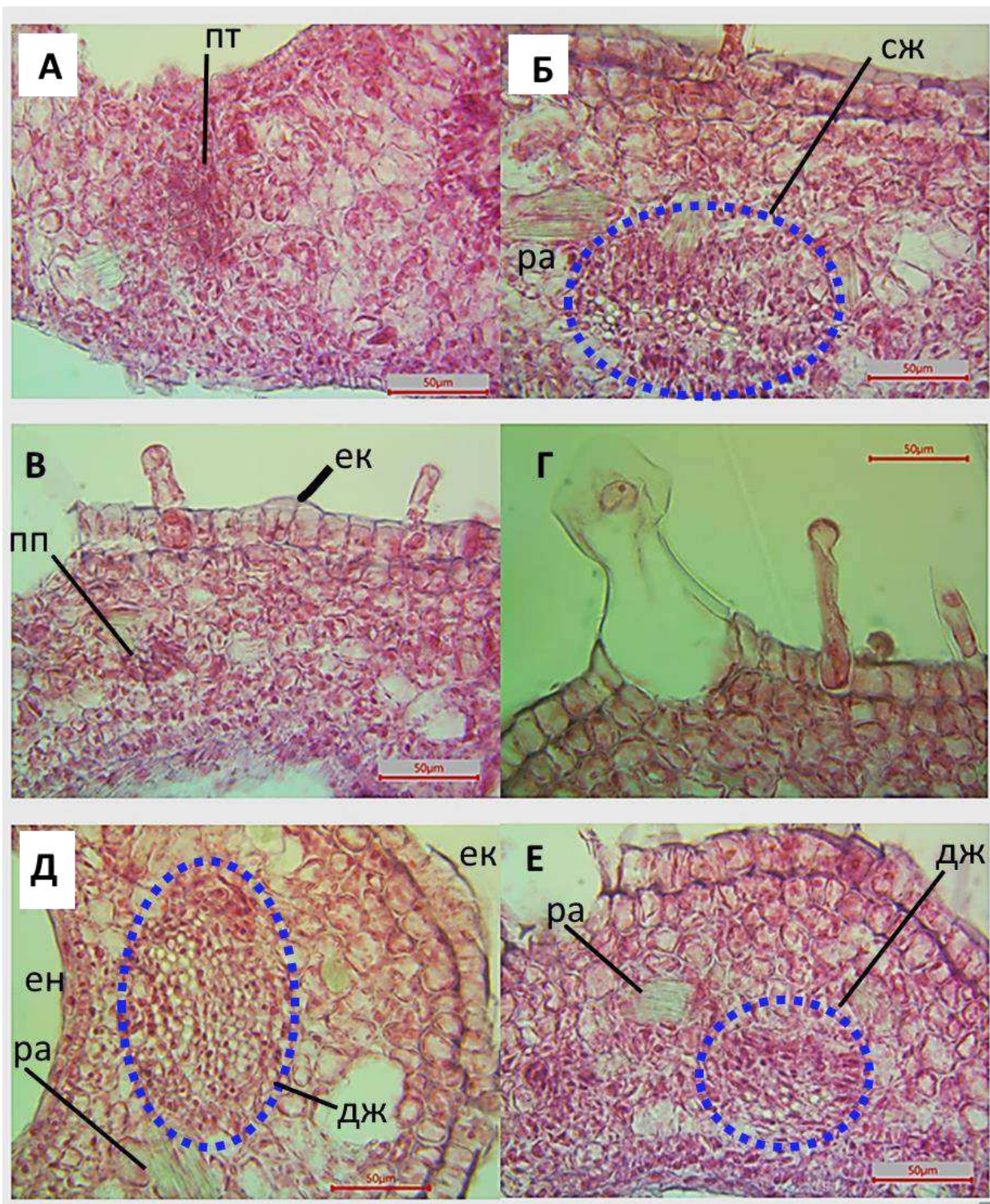


Рис. В.40. *Circaea lutetiana* L.: Анатомічна будова зав'язі: провідникова тканина (А), септальна жилка (Б), епідермальні трихоми (В, Г), дорзальна жилка (Д, Е)

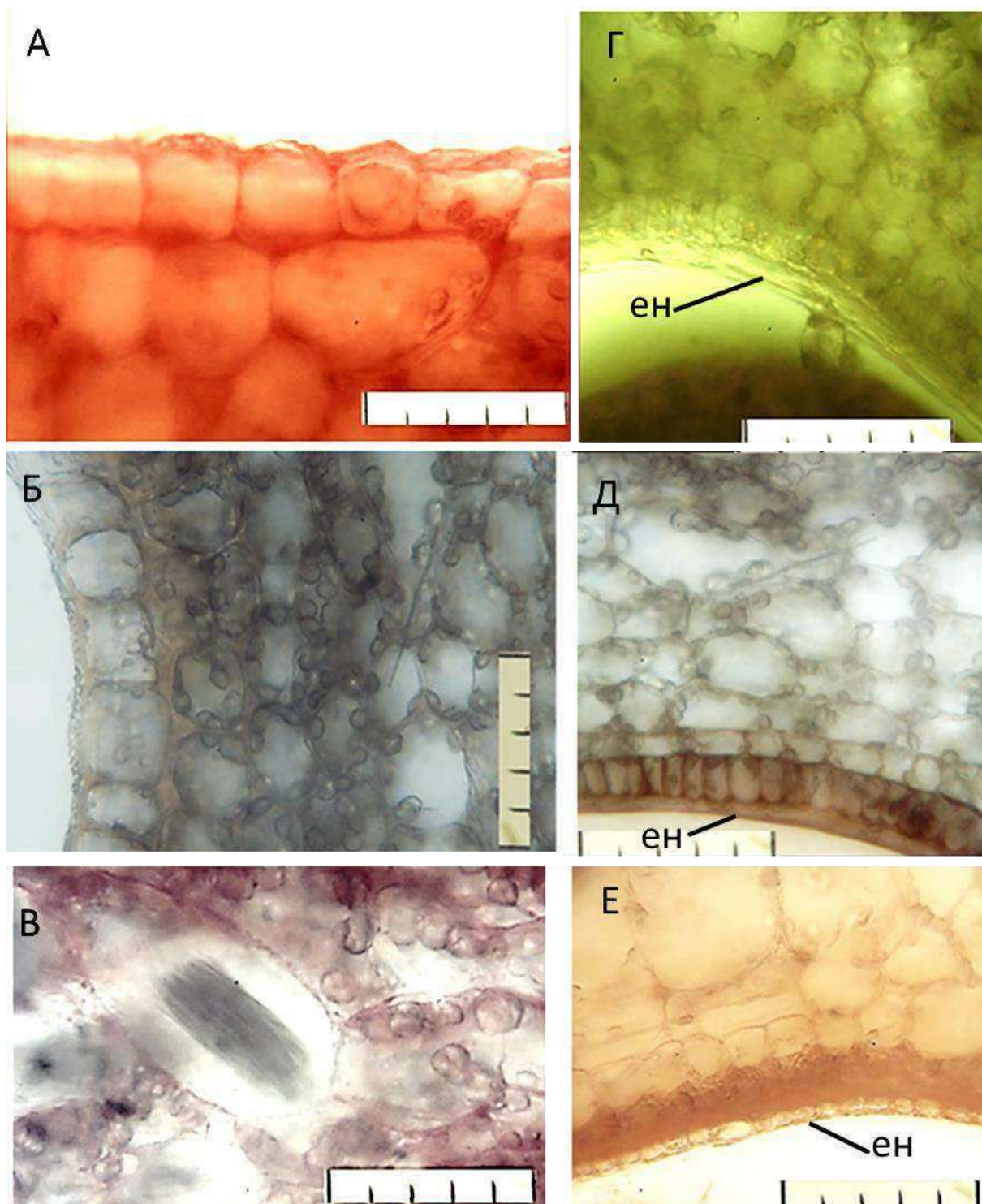


Рис. В.41. *Circaea lutetiana* L.: Анатомічна будова плоду: екзокарпій (А, Б), рафіди (В), стадії формування здерев'янілого внутрішнього шару мезокарпію, ен – нездерев'янілий ендокарпій (Г-Е). Лінійка 50 мкм

Circaea alpina L.

У *Circaea alpina* квітки дрібніші, зав'язь в бутоні вузькоеліптична, майже гола, гачкуваті трихоми розвиваються лише після цвітіння, плід

одногніздний, асиметричний, шийка зав'язі коротка, приймочка головчаста (рис. В.42). Анатомічна будова стінки зав'язі простіша, ніж у *Circaea lutetiana*: мезокарпій 5-6 шаровий, містить пучки рафід (рис. В.43). Провідна система така сама, як в *Circaea lutetiana*, тобто містить дві дорзальні і дві септальні жилки, а також декілька дрібних відгалужень. Насінина кріпиться до стінки зав'язі в медіанному положенні; у неї входить два провідних пучка від обох септальних жилок, розміщених поблизу плаценти. Рудимент другого гнізда наявний на рівні плаценти у вигляді невеликої порожнини, яка формує центральний тяж провідникової тканини (Рис. В.43).

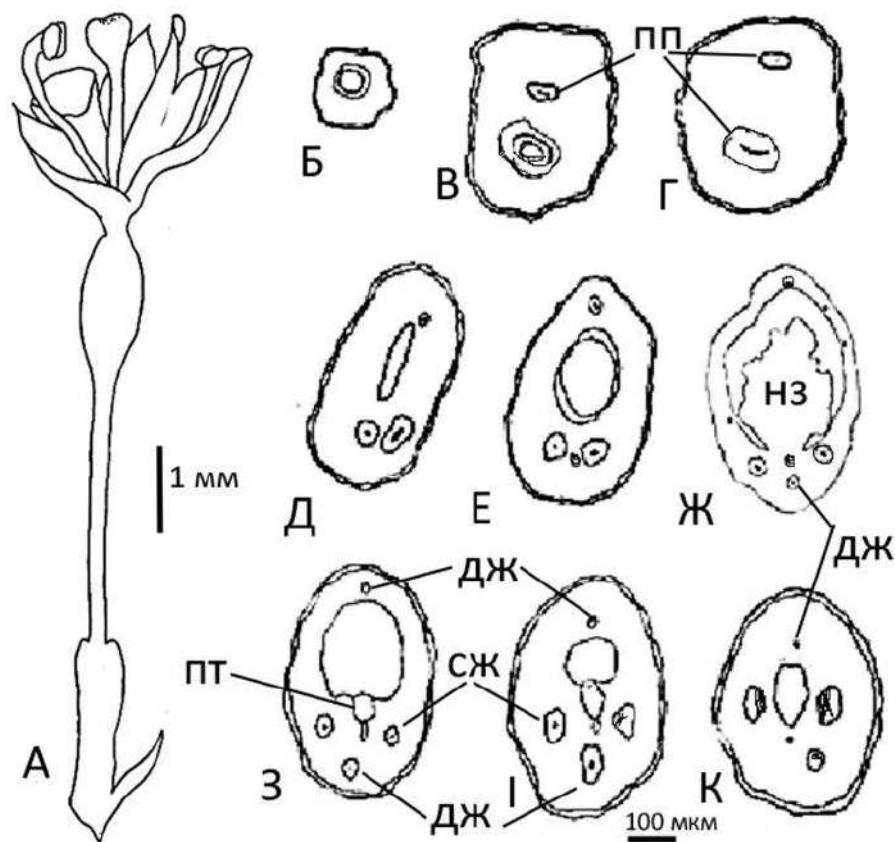


Рис. В.42. *Circaea alpina* L.: загальний вигляд (А) та серія поперечних зрізів квітки, фрагмент стінки зав'язі, септальні жилки, дорзальні жилки, насінний зачаток, провідникова тканина, гніздо зав'язі

Рис. В.43. Поперечні зрізи зав'язі *Circaea alpina* L.: основа зав'язі (А, Б), гніздо із насінинним зачатком (В, Г), зона апікальних септ (Д), шийка зав'язі (Е), фрагмент оплодня (Ж, З) →

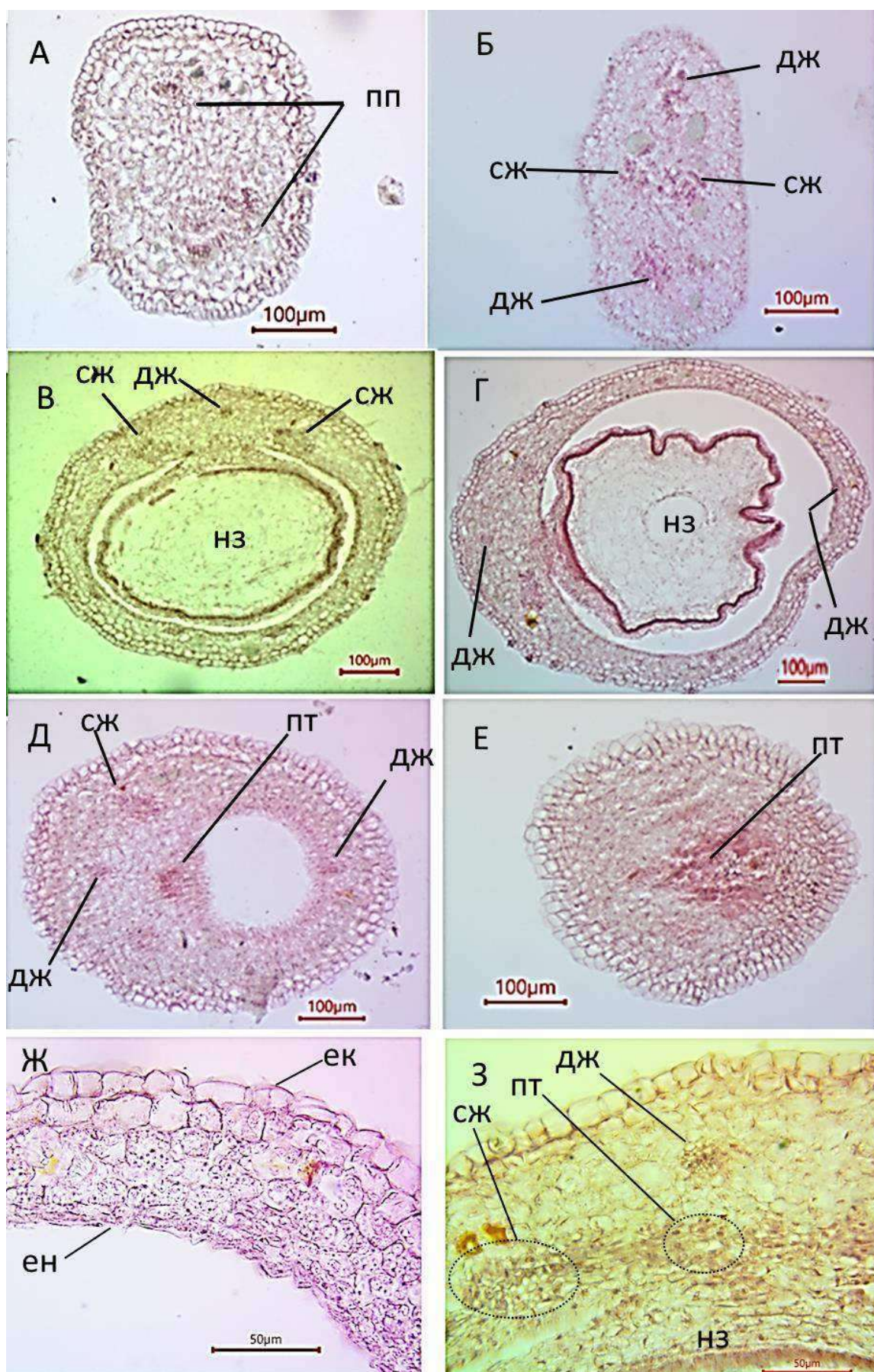


Рис. В.43. Пояснення на попередній сторінці

***Hibiscus syriacus* L.**

Квітки розміщені у малоквіткових суцвіттях на різних стадіях розвитку, містять чашечку, підчашу, віночок, андроцей у вигляді тичинкової трубки довкола маточки та п'ятигнізду маточку з верхньою зав'яззю (рис. В.44). Чашечка по половини зрослочашолисткова, з трикутними долями, листочки підчаші лінійні, чашечка та підчаша у плодах неопадні, розростаються раніше, ніж зав'язь плоду. Після відцвітання пелюстки відриваються в основі, зкручуються довкола маточки і поступово зсуваються догори зав'язі як єдине ціле через її ріст (рис. В.44). Віночок опадає разом з тичинковою трубкою. Основа стовпчика зберігається на верхівці зав'язі. На поверхні зеленого плоду помітні поздовжні дорзальні борозенки задовго до розкривання плоду. Поверхня щільно вкрита зірчастими волосками з 8 хвилястими променями. Зрілий плід до 3,0 см завдовжки, до 1,4 см в діаметрі, видовжено-яйцеподібний, звужений в основі, спочатку зелений, згодом буріє (рис. В.44).

Розкривання плоду відбувається зверху вниз по дорзальних борозенках, стулки відхиляються назовні, але залишаються з'єднаними. В центрі плоду між стулками помітна тонка суха центральна колонка, яка згодом руйнується, іноді вона не відокремлена від одної зі стулочок. Насінини ниркоподібні, кампілотропні, сплюснені, до 5 мм завдовжки, з гребенем із довгих волосків, кріпляться від основи до верху гнізд, заповнюють все гніздо, розміщені дворядно, близько 20 насінин формується у плоді (рис. В.44). На розрізах плоду помітно тонкі стінку плоду та перегородки, які розходяться вгору. На поперечному розрізі в середній частині плоду помітно, що три гнізда є більшими, ніж інші два, що свідчить про спіральний філотаксис плодолистків (рис. В.44). Більша частина зав'язі сформована симплікатною зоною з зімкнутими вентральними швами, лише в основі зав'язі гнізда конгенітально роздільні і формують синасцидіатну зону. Оплодень складається з 15-20 шарів клітин, перегородки – з 10 шарів.



Рис. В.44. Розвиток плоду *Hibiscus syriacus* L.: розкрита квітка (А); суцвіття на різних стадіях (Б-В), молодий плід (Г) з розпрепарованою чашечкою, нерозкритий зелений плід (Д); розкритий плід і насінини (Е), помітна тонка центральна колонка між стулками плоду (позначена стрілкою), поздовжній розрізи плоду в тангентальній та радіальній площинах (Ж), поперечний розріз в середній частині плоду (З):

За результатом реакції з флороглюцином та хлоридною кислотою помітно здерев'янілий ендокарпій та внутрішній субепідермальний шар мезокарпію, а також здерев'янілі зірчасті волоски на поверхні екзокарпію (рис. В.45). Основні клітини екзокарпію нездерев'янілі, ізодіаметричні, з дещо потовщеними оболонками. Здерев'янілі внутрішні шари оплодня продовжуються на зовнішні частини перегородок зав'язі. Мезокарпій паренхімний, щільний, зелений, з великими вмістилищами, перегородки безхлорофільні. Провідна система стінки зав'язі складається з подвійних дорзальних жилок та цілісних септальних жилок, які анастомозують між собою дрібними відгалуженнями (Рис. В.45).

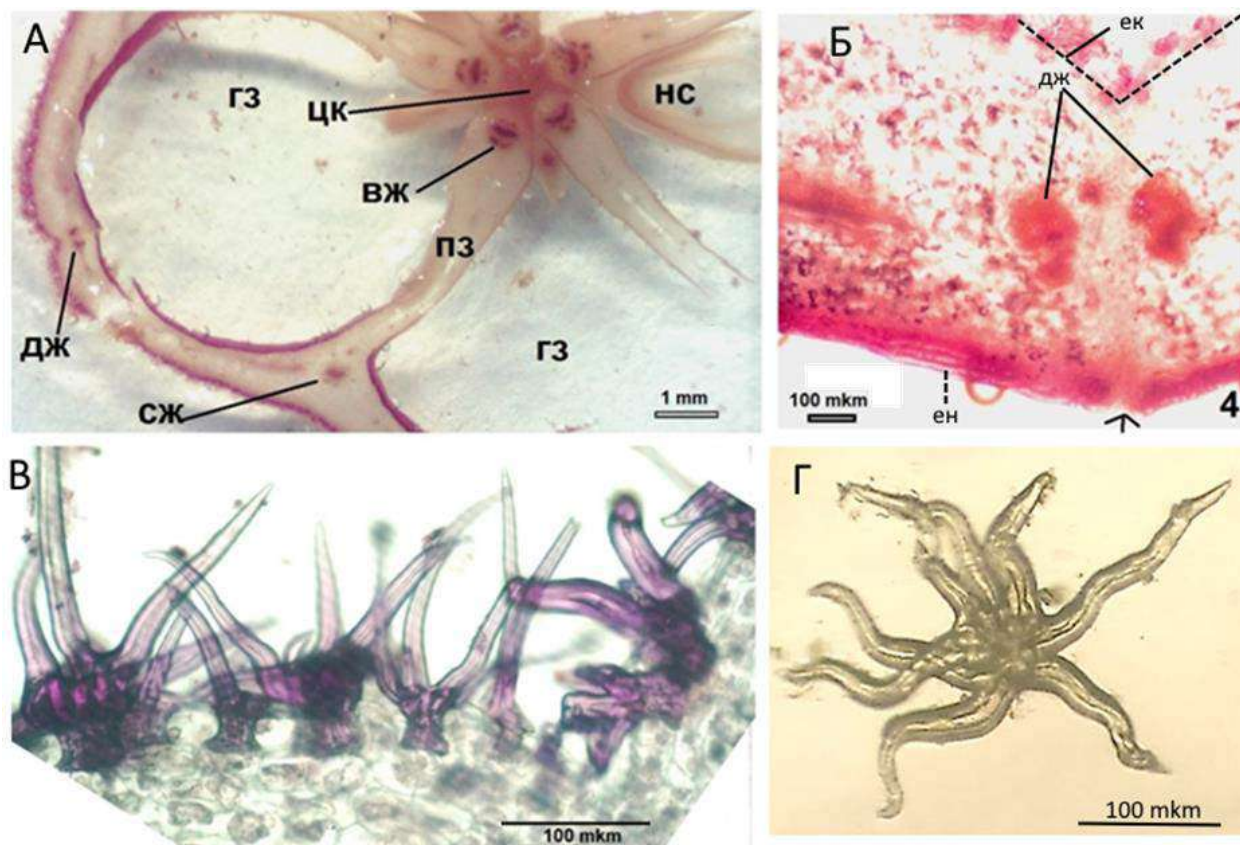


Рис. В.45. Мікроморфологія та анатомія плоду *Hibiscus syriacus* L.: поперечний зріз оплодня, реакція з флороглюцином (3), здерев'янілий ендокарпій та внутрішні шари мезокарпію, оплодень в ділянці дорзальної жилки (4), ендокарпій знизу, стрілкою позначено майбутню щілину розкривання; здерев'янілі зірчасті волоски на поверхні екзокарпію (5): вж – вентральна жилка, гз – гніздо зав'язі, дж – подвійна дорзальна жилка, нс – насінина, пз – перегородка зав'язі, сж – септальна жилка, цк – центральна колонка; вж – складна багатопучкова вентральна жилка, гз – гніздо зав'язі, дж – подвійна дорзальна жилка, нс – насінина, пз – перегородка зав'язі, сж – септальна жилка, цк – центральна колонка)

У центральній колонці розміщуються по одній складній жилці напроти кожної перегородки, які входять в ці перегородки і живлять насінні зачатки (рис. В.45).

Tilia cordata Mill.

Квітки актиноморфні, п'ятичленні, з подвійною оцвітиною. Тичинок до 30, у 5 пучках. Маточка з опушеною зав'яззю, з довгим прямостоячим стовпчиком (рис. В.46). На початку плодоношення оцвітина, андроцей та стовпчик опадають. Зав'язь розростається, і темніє із зеленого забарвлення до темно-бурого; також змінюється консистенція із паренхімної на тверду. Плід сферичної або обернено-яйцеподібної форми, з дещо відтянутим носиком, щільно опушений розгалуженими простими волосками (рис. В.46). У суцвітті 7-10 квіток, з яких більша частина дає плоди, які разом з приквітковим листком формують одиницю рознесення пропелерового типу. На поперечному перерізі молодого плоду помітно, що зав'язь є п'ятигнізда. В кожному гнізді містить один медіанний насінний зачаток. Плацентація центрально-кутова. Перегородки прямі, однакової товщини. У процесі розвитку плоду розвивається тільки одна насінина, і відповідно збільшується одне гніздо, яке займає всю частину зав'язі, і інші насінини притискаються до стінки зав'язі (рис. В.46). На поздовжньому і поперечному перерізі плоду помітно, що у плоді міститься одна розвинена насінина, іноді 2 насінини, а також 4-5 абортіваних насінин, які притиснуті до стінки зав'язі. Насінина займає весь простір всередині зав'язі і щільно прилягає до її стінки.

На ранніх стадіях розвитку плоду оплодень паренхімний, складається із 16 шарів клітин. На постійних препаратах можна побачити, що у квітконіжці в первинній корі та в стінці плоду розміщуються сферичні вмістилища (рис. В.47). Екзокарпій щільно вкритий зірчастими і простими волосками, ендокарпій дрібноклітинний, плоский. Мезокарпій у зовнішній половині гомогенний паренхімний, містить окремі провідні пучки та вмістилища. Внутрішній товстий шар оплодня здерев'янілий, дуже твердий.



Рис. В.46. Зовнішній вигляд суцвіття *Tilia cordata* Mill. у стані плодоношення (А), маточка з сильно опушеною зав'яззю (Б), Поздовжній (В) та поперечний (Г) зрізи незрілого плоду. На В і Г помітний двошаровий оплодень (зелений зовнішній шар та твердий світлий внутрішній шар), а також єдина насінина, яка займає весь простір у плоді, та рудименти решти насінин.

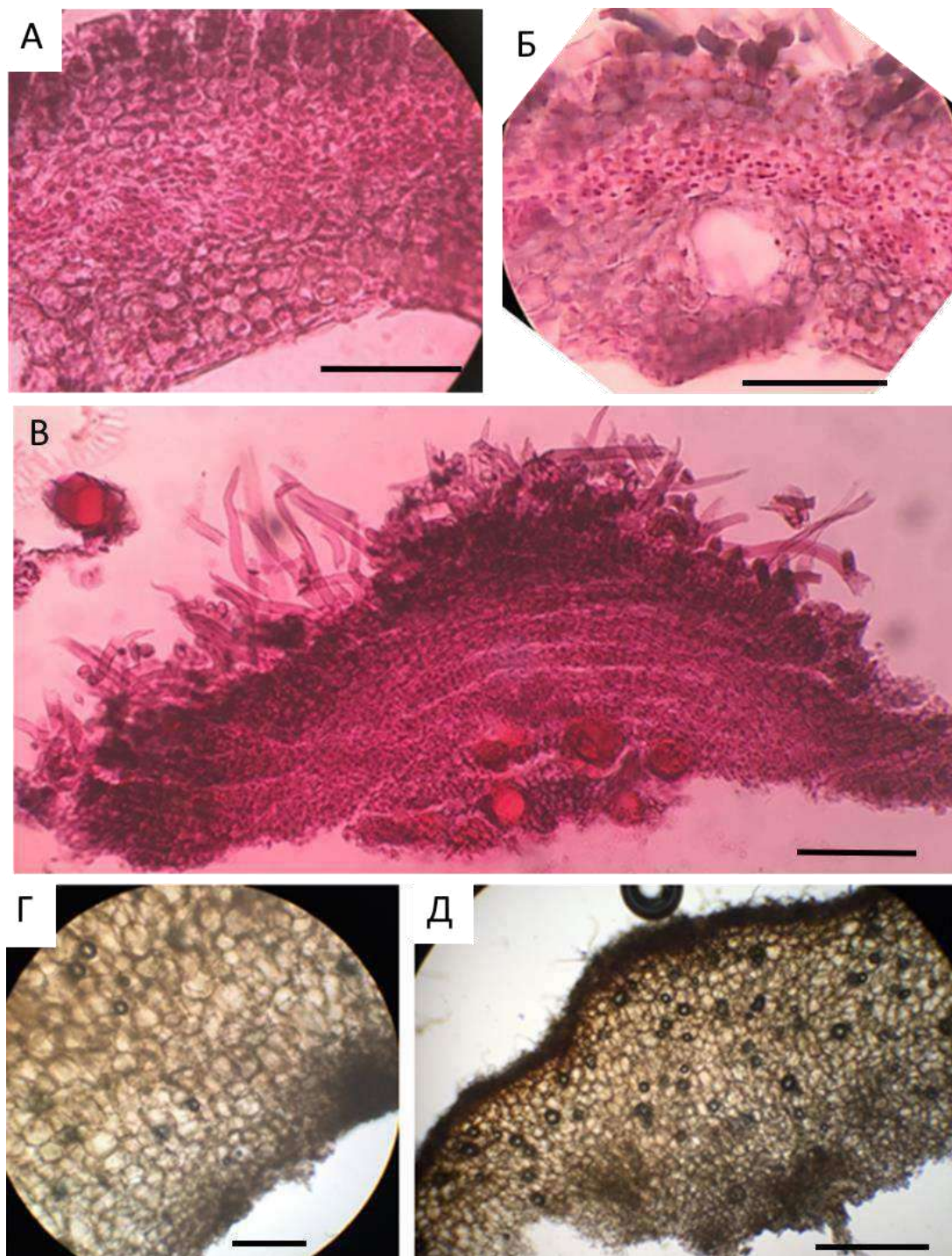


Рис. В.47. Анатомічна структура стінки плоду *Tilia cordata* Mill: фрагмент оплодня молодого плоду (А), зовнішній шар оплодня (Б), фарбування гематоксиліном і сафрананом, фрагмент оплодня, фіксований матеріал. Лінійка 100 мкм

***Reseda lutea* L.**

Квітки шестичленні, чашолистки і нектарний диск залишаються при плоді. Тичинок багато. Тичинки і пелюстки опадають під час розвитку плоду. Квітка після відцвітання складається з трьох іноді чотирьох зрослих плодолистиків, містить видовжену зав'язь і три вертикальні короткі стилодії, які по довжині трошки менші зав'язі (рис. В.48). Приймочки точкові, розміщені на кінцях стилодіїв. Під час розвитку плоду зав'язь видовжується і збільшується в розмірах, а стилодії займають горизонтальне положення і згладжуються, так що розміщуються на верху зав'язі у вигляді кільцевого валика з трьома сидячими приймочками, між якими простягається трипроменевий шов (замкнені вентральні щілини плодолистків). У зрілому плоді поверхня нерівно-горбкувата (рис. В.48). Довжина плоду в середньому 1,0 см, діаметр 0,5 см. Плід має три ребра, які чергуються із лопатями приймочки. У зрілому плоді верхівки плодолистків представлені точковими приймочками, а плід зверху має трипроменеву замкнуту щілину. В ребрах перикарпій утворює плацентарні вирости до середини, на яких розміщуються видовжені папілозні клітини провідникової тканини.

На поперечному перерізі видно, що насінини розміщуються в ребрах плоду однорядно, відповідно до кількості плодолистків трьома рядами. В середньому кількість насінин у одному плоді 17 ($n=20$). Зрілі насінини чорні, блискучі, кріпляться до плаценти на короткій ніжці. В місці прикріплення фунікулюса насінина має кільце волосків. При дозріванні краї плодолистків розходяться і на верхівці плоду з'являється трикутний отвір по вентральних швах плодолистків.

Оплодень тонкий, шкірястий з горбкуватою поверхнею, зеленого кольору, товщина приблизно 150 мкм. Екзокарпій складається з великих клітин з потовщеною кутикулою, ззовні опуклих, з продихами (рис. В.49). Мезокарпій паренхімний, складається із близько 7 шарів клітин. Зовнішні три шари мезокарпію містять хлоропласти. В мезокарпії розміщуються провідні пучки, по одному в кожному ребрі і в кожній грані. Отже є шість

провідних пучків, які утворюють відгалуження, які зливаються між собою і формують сіточку (рис. В.49).

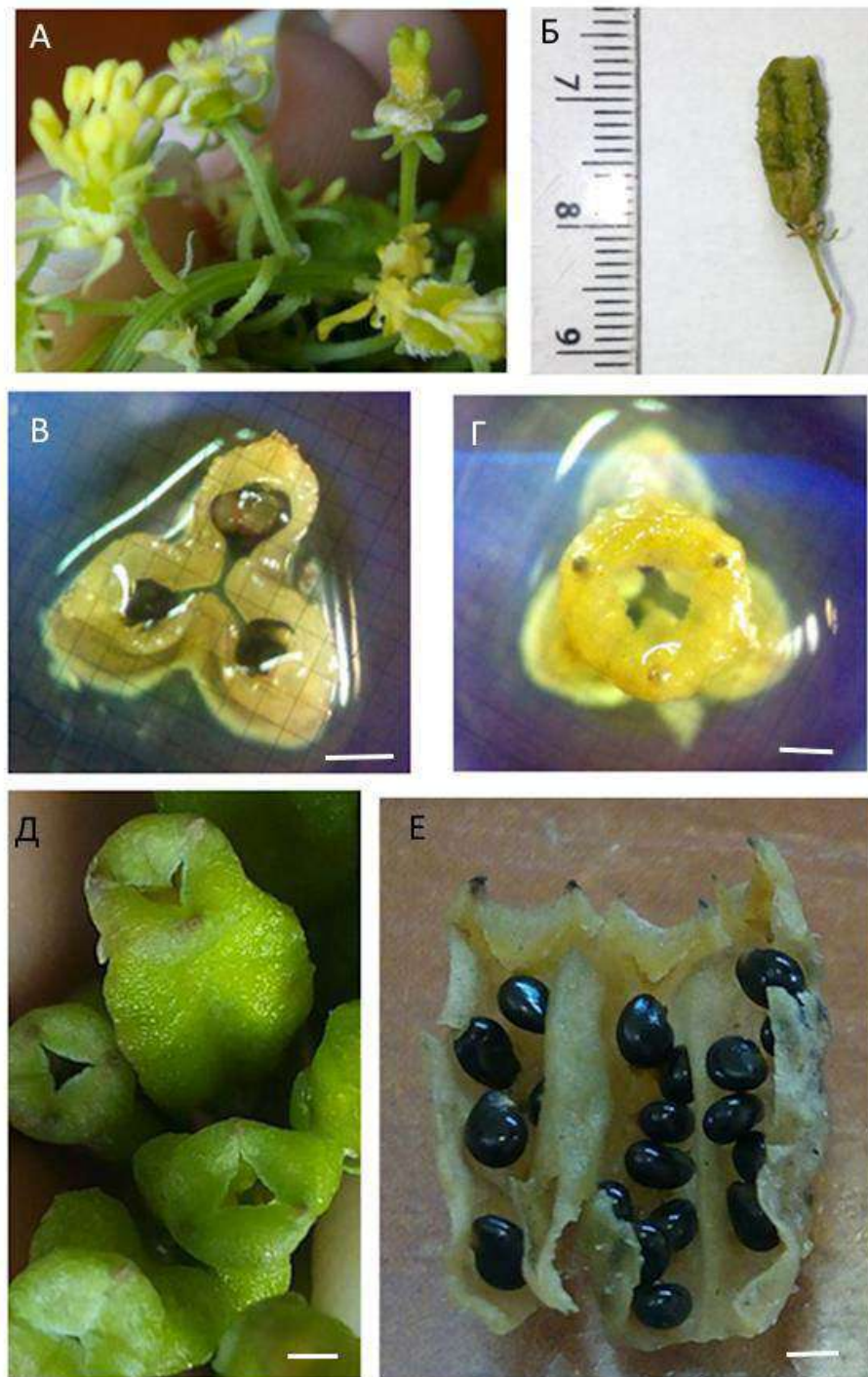


Рис. В.48. Морфологічна будова плоду *Reseda lutea* L.: зовнішній вигляд квітки (А) і плоду (Б), поперечний переріз зав'язі (В) та карінальні приймочки, вигляд зверху (Г), розкрита коробочка (Д), розпрепарована коробочка з насінинами (Е). Лінійка 1 мм

Внутрішні шари мезокарпію складаються із сплюснених клітин з дещо потовщеними оболонками, але не здерев'янілими. Ендокарпій представлений дрібними безбарвними клітинами, які утворюють папіли зі смугастою поверхнею. Всі шари перикарпію, крім елементів провідних пучків, не здерев'янілі (рис. В.49).

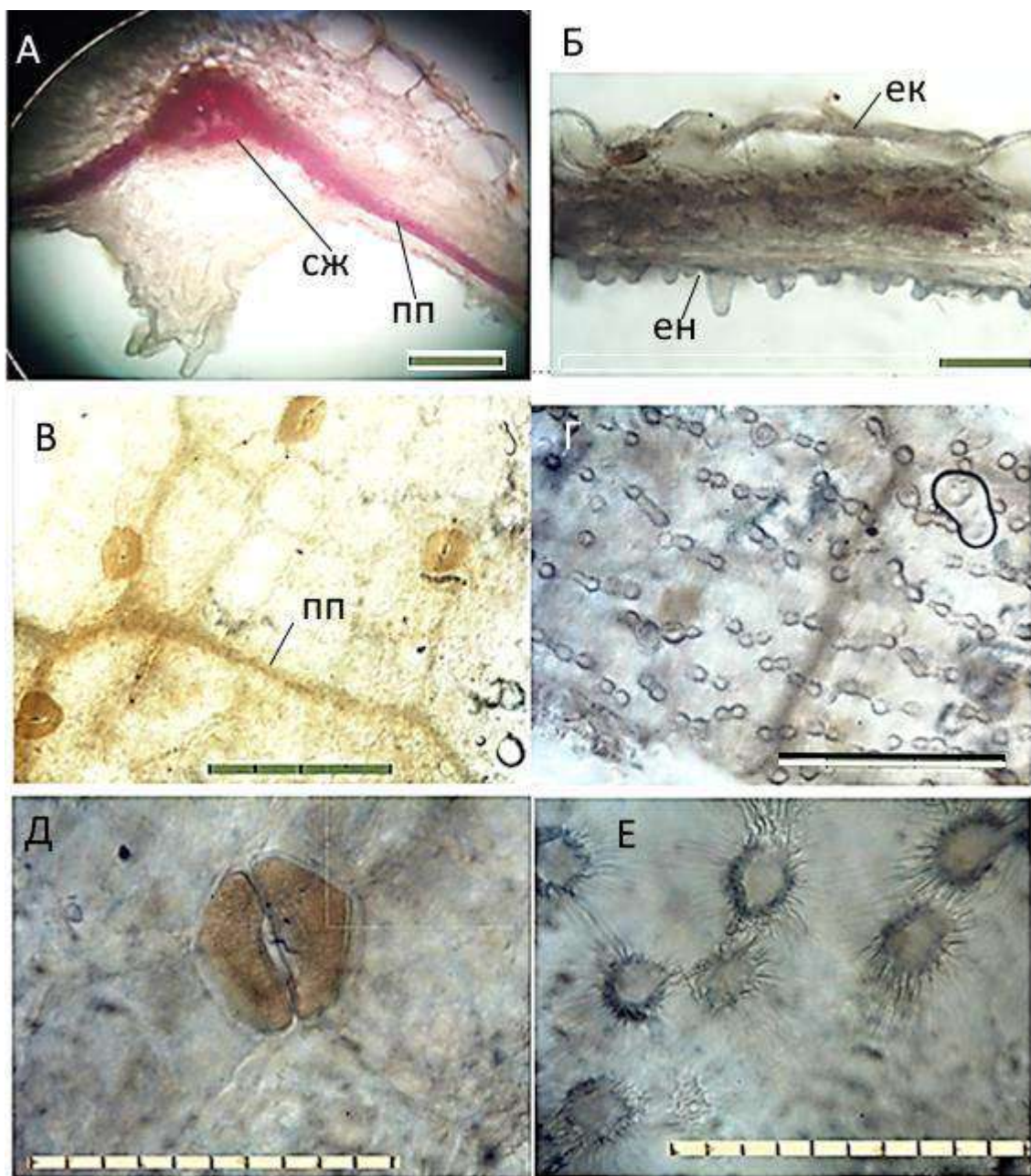


Рис. В.49. Анатомічна будова плоду *Reseda lutea* L.: поперечний переріз оплодня в ділянці плаценти (А) та збоку (Б), парадермальний зріз екзокарпію з продихами, проглядаються провідні пучки в мезокарпії (В), ендокарпій з папілами (Г), продих в екзокарпії (Д), ендокарпій з папілами (Е) збільшено. Лінійка 100 мкм (А, б), 50 мкм (В ,Г), 10 мкм (Д, Е). Фарбування флороглюцин і хлоридна кислота (А)

***Silene baccifera* (L.) Durande**

Зав'язь куляста, з трьома білими стилодіями, у квітці світло-зелена, у плоді зелена, згодом чорніє, 5-7 мм в діаметрі. Чашечка зрослолиста, здута, спочатку огортає зав'язь, а згодом відхиляється вниз, так що плід відкрито експонується на короткому гінофорі (рис. В.50). Зав'язь тригніздна, з тонкими перегородками, які згодом лізуються. Внизу зав'язь має синасцидіатну, вище – симплікатну зону (рис. В.51). Насінні зачатки розміщені на центральній колонці та на кінцях перегородок симплікатної зони, двоярно в кожному гнізді, у кількості від 28 до 37, у середньому 34 ($n=20$) (Головка, Одінцова, 2025). Плацента куляста, горбкувата (рис. В.50). Плід – тричленний верхній багатонасінний, одногніздний, але зберігає залишки септ по всій внутрішній поверхні оплодня у вигляді невеликих потовщень. Також на внутрішній поверхні оплодня на радіусах серединних площин плодолистків помітні борозенки (залишки дорзальних щілин розкривання коробчастого плоду, характерного для представників роду *Silene*). Насінин в середньому – 10 у плоді (1-37), займають всю порожнину зав'язі. Анатомічну будову оплодня вивчали на поперечних зрізах на стадії зеленого плоду. Оплодень тонкий, паренхімний, близько 500 мкм завтовшки (Головка та ін., 2024). Мезокарпій щільний, гомогенний, з 9-11 шарів клітин, містить поодинокі призматичні кристали і друзи оксалату кальцію, у зовнішніх 4-5 шарах наявні хлоропласти (рис. В.51). У мезокарпії розміщені 6 більших провідних пучків, по одному на радіусах гнізд і перегородок (дорзальні пучки плодолистків і септальні жилки), а також багато їхніх дрібних відгалужень (рис. В.51, 52). Пучки сітчасто галузяться. Насінні зачатки живляться від провідних пучків, які входять в центральну колонку з квітколожа. Клітини екзокарпію товстостінні, палісадні, під час розвитку плоду їхні оболонки дерев'яніють. Також дерев'яніють декілька зовнішніх шарів мезокарпію. Найбільше здерев'янілої паренхіми є у верхній частині плоду (рис. В.51). Ендокарпій палісадний, тонкостінний, його клітини більші,

ніж клітини екзокарпію, мають здерев'янілі зовнішні і внутрішні стінки (рис. В.52).

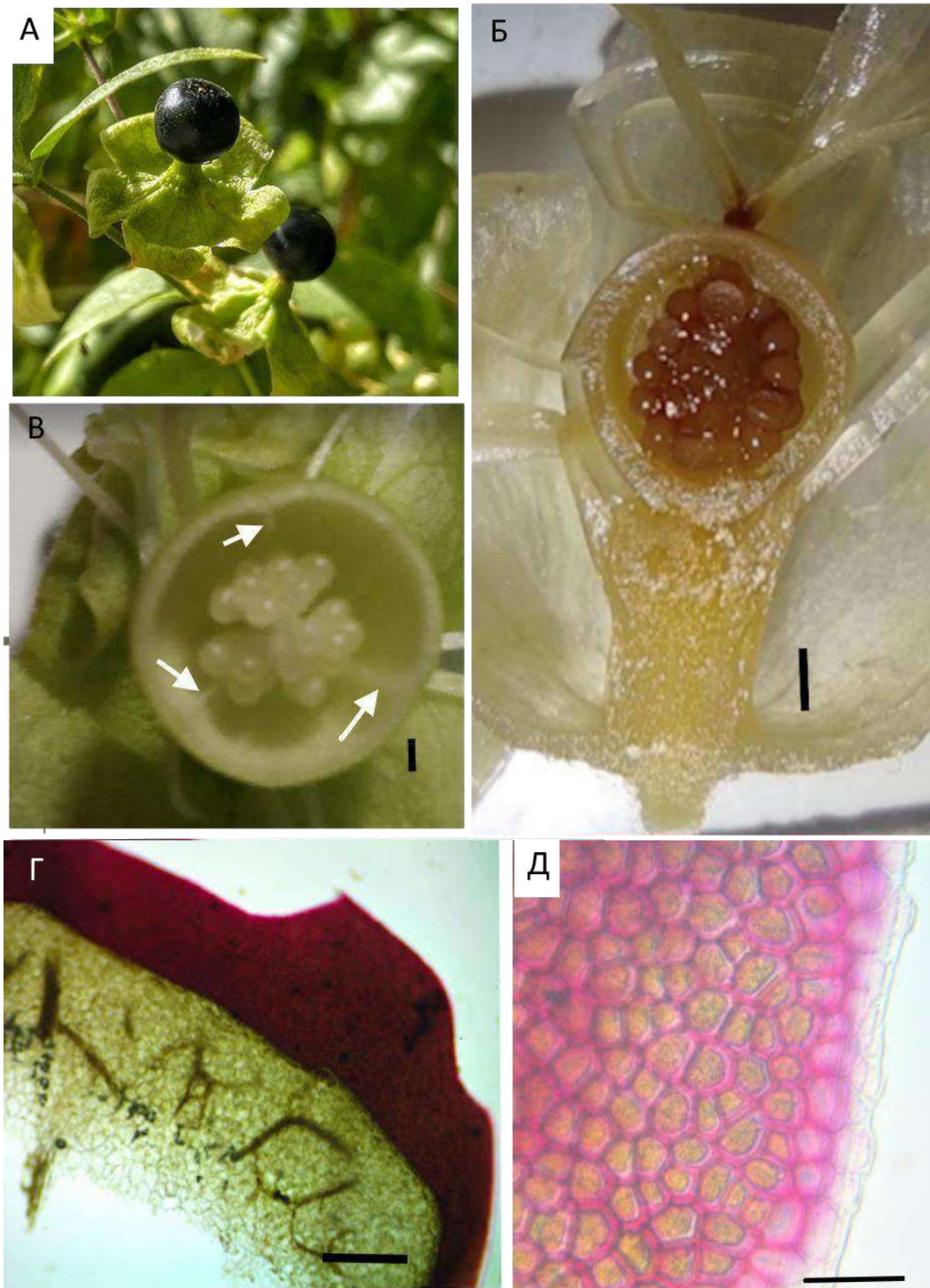


Рис. В.50. *Silene baccifera* (L.) Durande: загальний вигляд зрілого плоду (А), поздовжній (Б) і поперечний переріз зав'язі (В), фрагмент оплодня зрілого плоду, реакція з флороглюцином та хлоридною кислотою (Г), здерев'янілий екзокарпій (Д). Лінійка 1 мм (А-В), 200 мкм (Г), 50 мкм (Д). Рудименти перегородок зав'язі позначені стрілками

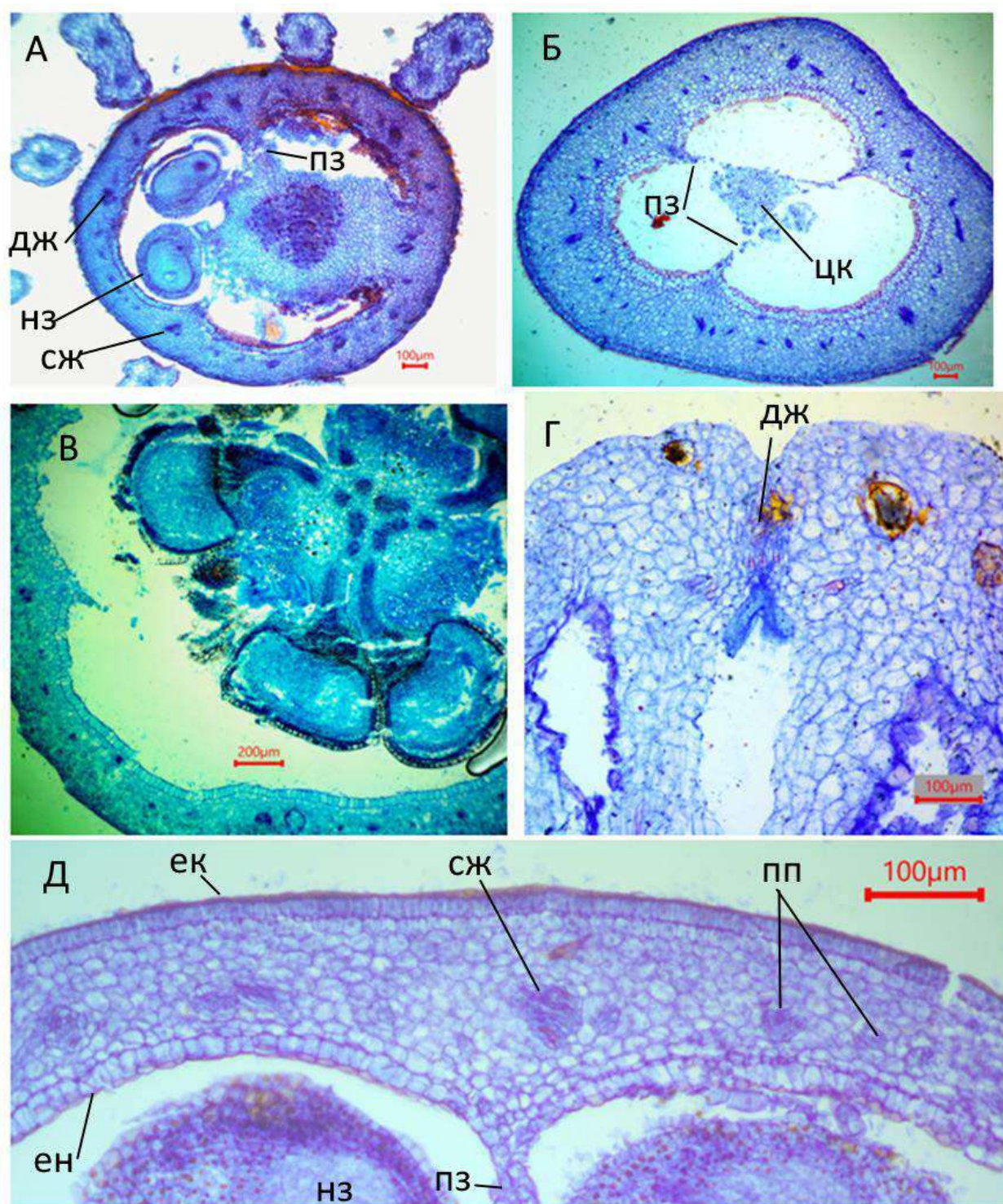


Рис. В.51. *Silene baccifera* (L.) Durande: поперечний переріз зав'язі квітки (А) і молодого плоду (Б, В), поздовжній переріз зав'язі квітки (Г), стінка зав'язі в ділянці септальної жилки (Д); се – септи, цк – центральна колонка, на – насінини, дж – дорзальна жилка

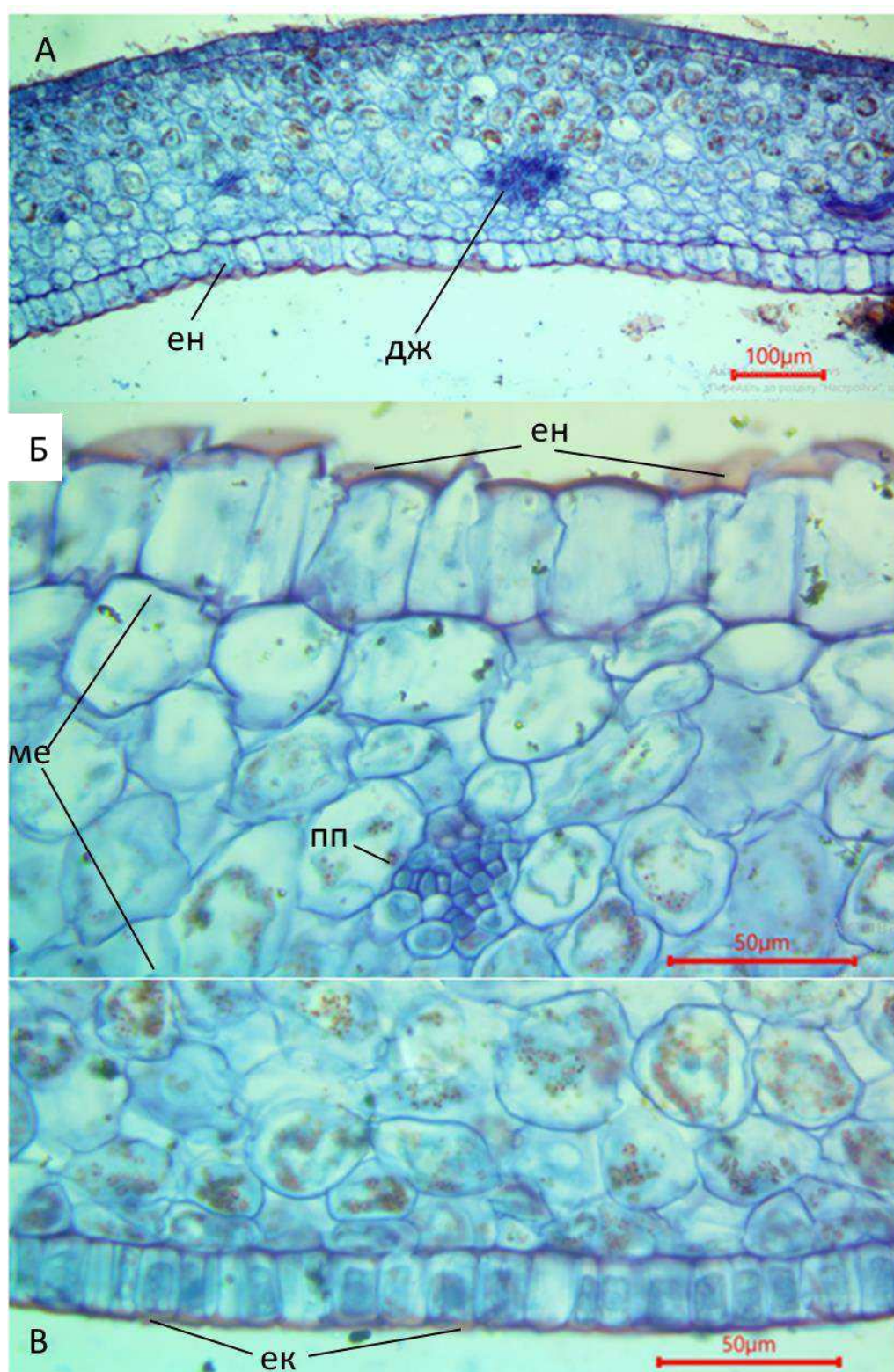


Рис. В.52. *Silene baccifera* (L.) Durande: Анатомічна структура оплодня (А-В); дж – дорзальна жилка, ен – ендокарпій, ек - екзокарпій, ме – мезокарпій

Viscum album L.

Квітки роздільностатеві, жіночі квітки з чотирма листочками оцвітини та двочленною нижньою зав'яззю, приймочка сидяча, двороздільна (рис. В.53). Плоди однонасінні, ягодоподібні, сферичні, білі. Насінина ортотропна, заповнює всю центральну частину зав'язі, структурно не виражена (насінної шкірки немає, в зав'язі з базального горбка диференціюється лише нуцелус). Оплідень напівпрозорий, містить розгалужені провідні пучки в зовнішньому шарі, під яким розміщений товстий вісциновий шар. Внутрішній шар оплодня тонкий, білуватий, огортає насінину, яка невіддільна від оплодня. Крізь оплодень просвічується зелений ендосперм, який майже повністю оточує зародок, який також зелений. Центральна частина плоду, звільнена від вісцинового шару, "кісточка плоду", сплюснена, оберненояйцеподібна, звужена в основі (Рис. В.53). На зрізі, обробленому флороглюцином та хлоридною кислотою, довкола ендосперму виявляється тонкий здерев'янілий ендокарпій. Він складається з довгих волокон, розміщених неупорядковано декількома шарами. Кінчик зародка дещо стирчить зверху ендосперму. Зовнішня оболонка клітин поверхневого шару ендосперму також проявляє позитивну реакцію на лігнін, хоча це може бути свідченням кутинізації оболонок.

Таком чином, анатомічна структура плоду подібна на описану раніше (Терехин, 1977) структуру плоду в *Arcethobium oxicedri* (*Santalaceae*) (Рис. В.53). Виявлення здерев'янілого ендокарпію свідчить про те, що плід не можна вважати ягодою, а ягодоподібним нижнім однонасінним піренарієм.

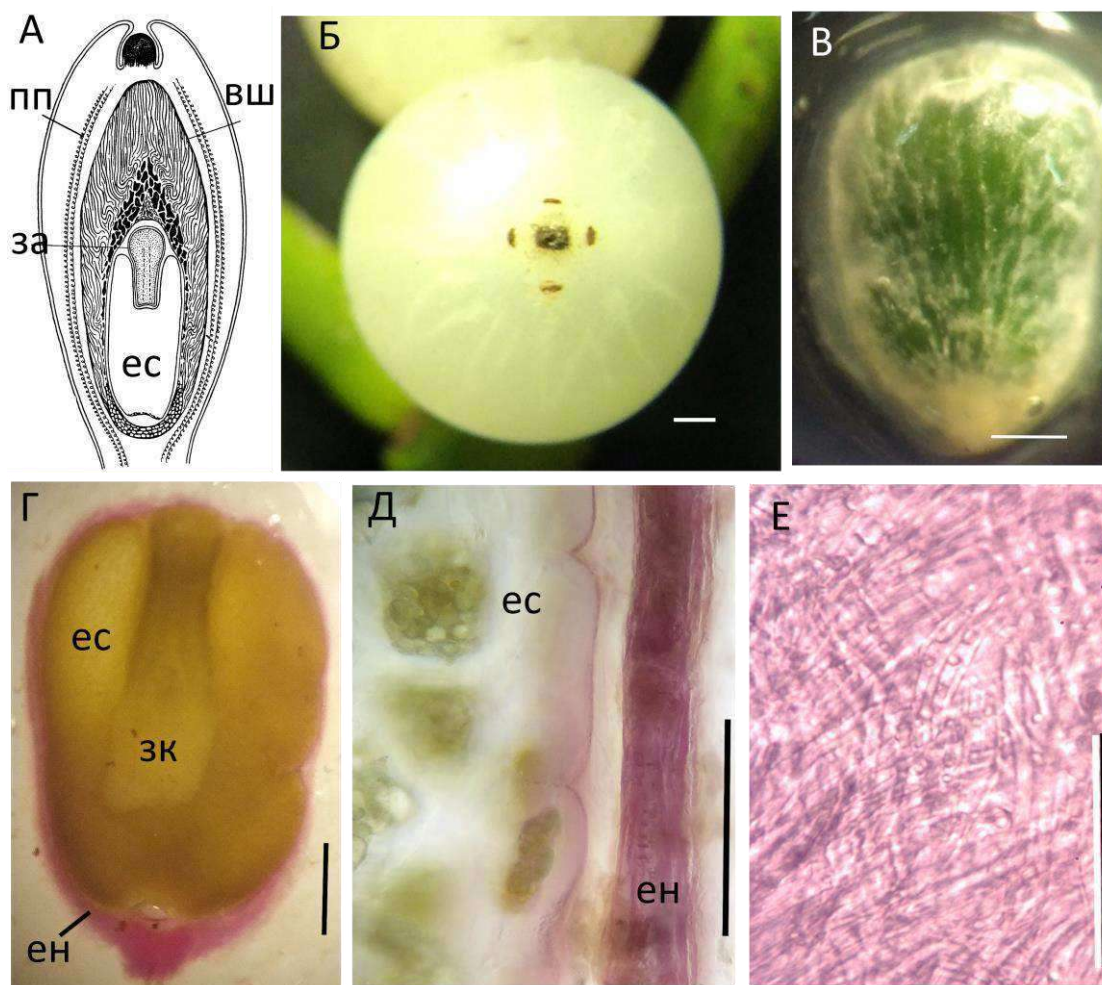


Рис. В.53. Схема будови плоду в *Arcethobium oxicedri* (*Santalaceae*) (Терехин, 1977: с.151) (А); загальний вигляд плоду *Viscum album* зверху, помітні чотири рубці від листочків оцвітини та залишки приймочки на верхівці нижньої зав'язі (Б), центральна частина плоду, звільнена від вісцинового шару, огорнута тонким білуватим ендокарпом, через який проглядається зелений ендосперм (В'), поздовжній розріз плоду, оброблений флороглюцином та хлоридною кислотою (Г), лігніфіковані шари ендокарпію, збільшено (Д), волокниста структура ендокарпію (Е). вш – вісциновий шар, зк - зародок, ес- ендосперм, ен – ендокарпій, пп – провідні пучки. Лінійка 1 мм (Б-Г), 100 мкм (Д), 50 мкм (Е)

***Philadelphus coronarius* L.**

Плоди вивчали у постантетичному періоді. Коробочка тетрамерна, прямостояча, напівнижня, зелена, поверхня коробочки гола. Нижня, підчашолисткова частина зав'язі обернутоконічна, надчашолисткова частина півкуляста. Стовпчик термінальний, прямий, на верхівці розділяється на чотири лопаті, чашечка не опадає на стадії зеленого плоду, її листочки майже вільні (рис. В.54). Гнізда розміщені напроти пелюсток. В нижній частині зав'язі є синасцидіатна зона, вище – симплікатна з неповними перегородками, які торкаються в центрі. Планцентація центрально-кутова в нижній частині коробочки і парієтальна у верхній (рис. В.55). З внутрішнього боку гнізда вздовж дорзальної жилки стінка плоду формує ребро. У гніздах багато насінин світло-бурого кольору, сплосчених, овальної форми з загостреними кінцями. Кількість насінин в середньому 164 ($n=50$), коливається від 125 до 215 (Волкотруб, Одінцова, 2021). Оплоднень паренхімний хлорофілоносний ззовні та здерев'янілий у внутрішньому шарі на $1/3$ товщини оплодня. У паренхімному шарі проходять доразльні та септальні жилки. Здерев'янілий внутрішній шар повністю оточує кожне гніздо зав'язі, переходячи з оплодня на перегородки і центральну колонку. При дозрівання плід змінює консистенцію від м'ясистого до дерев'янистого. На початку плодоношення оцвітина і андроцей опадають, пізніше стовпчик та чашолистки буріють та опадають під час розкривання плоду (рис. В.54). Стовпчик розщеплюється на 4 частинки і опадає, залишається тільки його основа. Під час розкривання плоду здерев'янілий шар розривається вздовж дорзальних жилок раніше, ніж зовнішній паренхімний шар. Розкривання плоду починається з його верхівки дорзальними щілинами, які досягають до рівня чашолистків і продовжуються дещо нижче у підчашолистковій частині зав'язі. При розкривання плоду стулки відхиляються назовні, тобто відбувається розкривання плоду вздовж вентральних швів. В цей час розпочинається септицидне розкривання, при якому стулки плоду діляться на дві половинки, як правило, до рівня прикріплення чашолистків. Згодом,

після обнасіннення, відбувається розшарування оплодня, так що зовнішній шар оплодня опадає, оголяючи здерев'янілі шари, плід зменшується в діаметрі і стає світло-бурым (рис. В.54). Отже, спосіб розкривання плоду дорзивентрисептицидний, супроводжується розшаруванням оплодня і опаданням чашолистків.

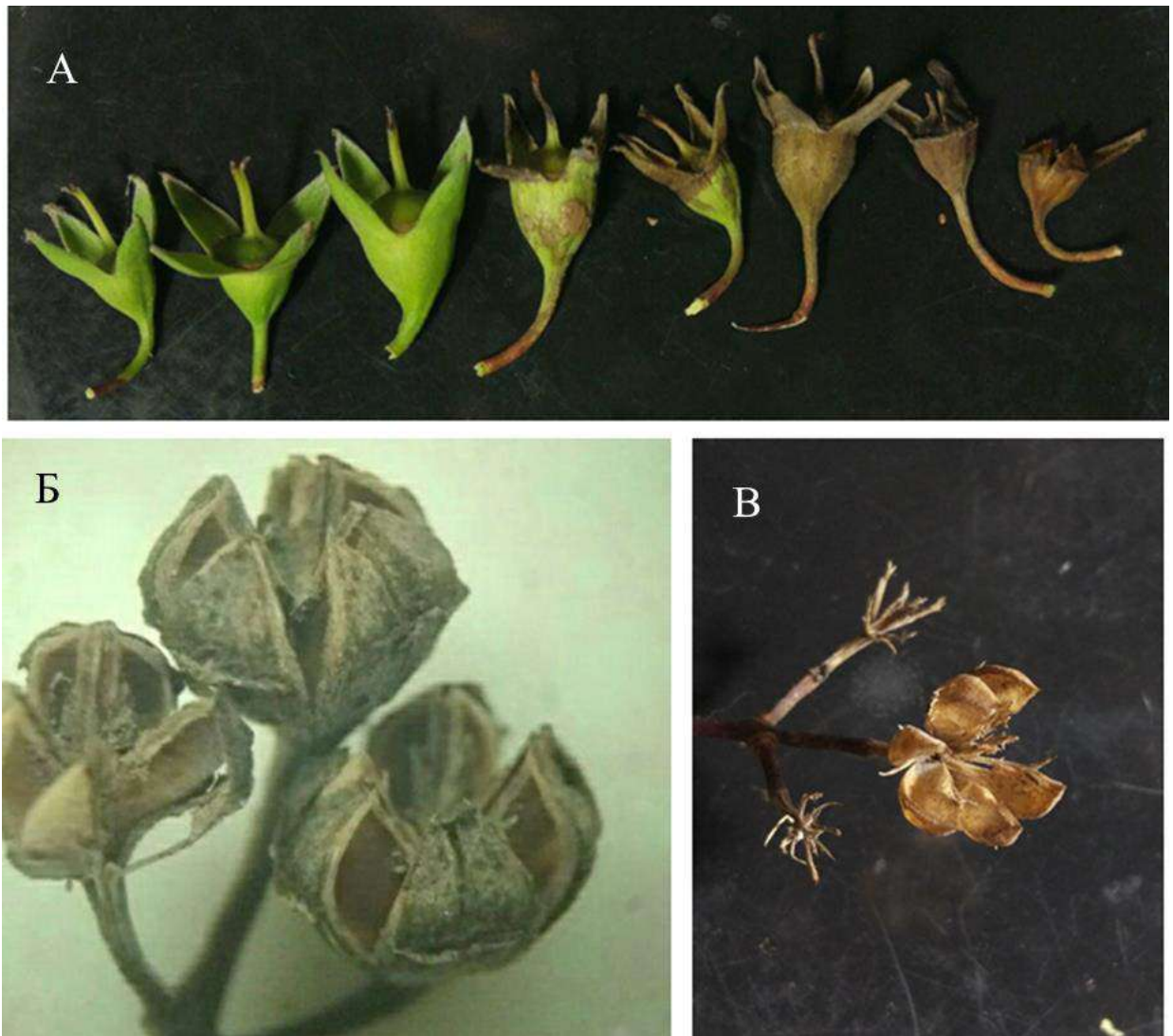


Рис. В.54. *Philadelphus coronarius* L.: стадії дозрівання плоду (А), розкритий плід після обнасіннення (Б) та після розшарування оплодня (В)

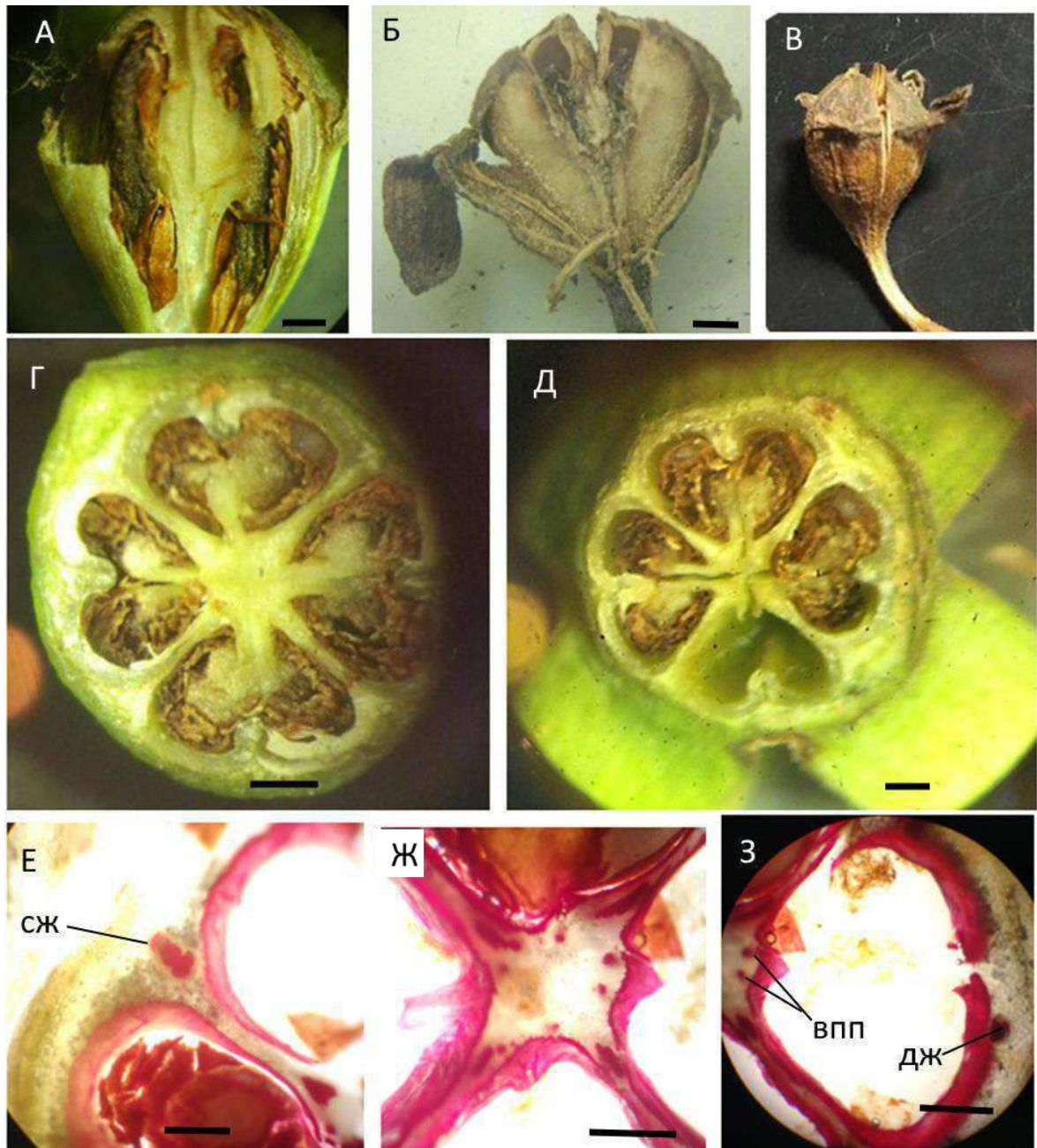


Рис. В.55. *Philadelphus coronarius* L.: поздовжній розріз недозрілого плоду (А), і сухого плоду (Б), загальний втигляд плоду під час розкривання (В), поперечний розріз плоду в синасцидіатній (Г) і симплікатній зоні (Д), поперечний переріз зав'язі молодого плоду (Е-З), реакція з флороглюцином і хлоридною кислотою. Лінійка 1 мм (А-Д), 500 мкм (Е-З)

***Deutzia scabra* Thunb.**

Суцвіття зібрані на стадії цвітіння та плодоношення. Чашолистки, стінка зав'язі, квітконіжка сильно опушені волосками зірчастої форми, оболонки яких лігніфікуються (рис. В.56). Зав'язь повністю нижня, 3-5-гніздна, найчастіше чотиригніздна. Чашечка короткотрубчаста, з трикутними лопатями. На даху зав'язі наявний помаранчевий нектрний валик (рис. В.56). Він всихається та дерев'яніє разом з плодом. У гніздах добре видно центральну колонку та насінні зачатки. В нижній частині зав'язі є синасцидіатна зона, вище – симплікатна з неповними перегородками, які торкаються в центрі. Плацентація паріетальна. Насінина багато, дрібних, сплюснених. Спочатку плід зелений, м'ясистий з часом змінюється до коричневого і стає дерев'янистим. На початку плодоношення оцвіттина, андроцей та лопаті чашечки опадають, на верху зав'язі залишається трубка чашечки і нектарний диск у вигляді двох концентричних валиків. Стилодії під час здерев'яніння плоду висихають і обламуються в середній частині, їхні нижні частини не опадають. Внутрішній шар оплодня сформований здерев'янілою тканиною, яка повністю оточує гнізда, переходить на перегородки і центральну колонку, так само, як у *Philadelphus coronarius*. У зеленому плоді хлоропласти містяться у клітинах всієї паренхіми оплодня, перегородок і плацент. У дозрілих плодах реакцію з флороглюцином дають також епідерміси плацент та вентральних швів плодолистків (рис. В.57).

Розкривання плоду відбувається знизу вздовж перегородок, які розщеплюються по серединній паренхімі між ними, тобто септицидно. Біля основи зав'язі формуються 4 щілини, які доходять до верхньої частини плоду, утворюючи стулки, які злегка відхиляються назовні. При цьому внутрішні кінці перегородок відокремлюються від центральної колонки, тобто формуються також септифрагальні щілини (рис. В.56).

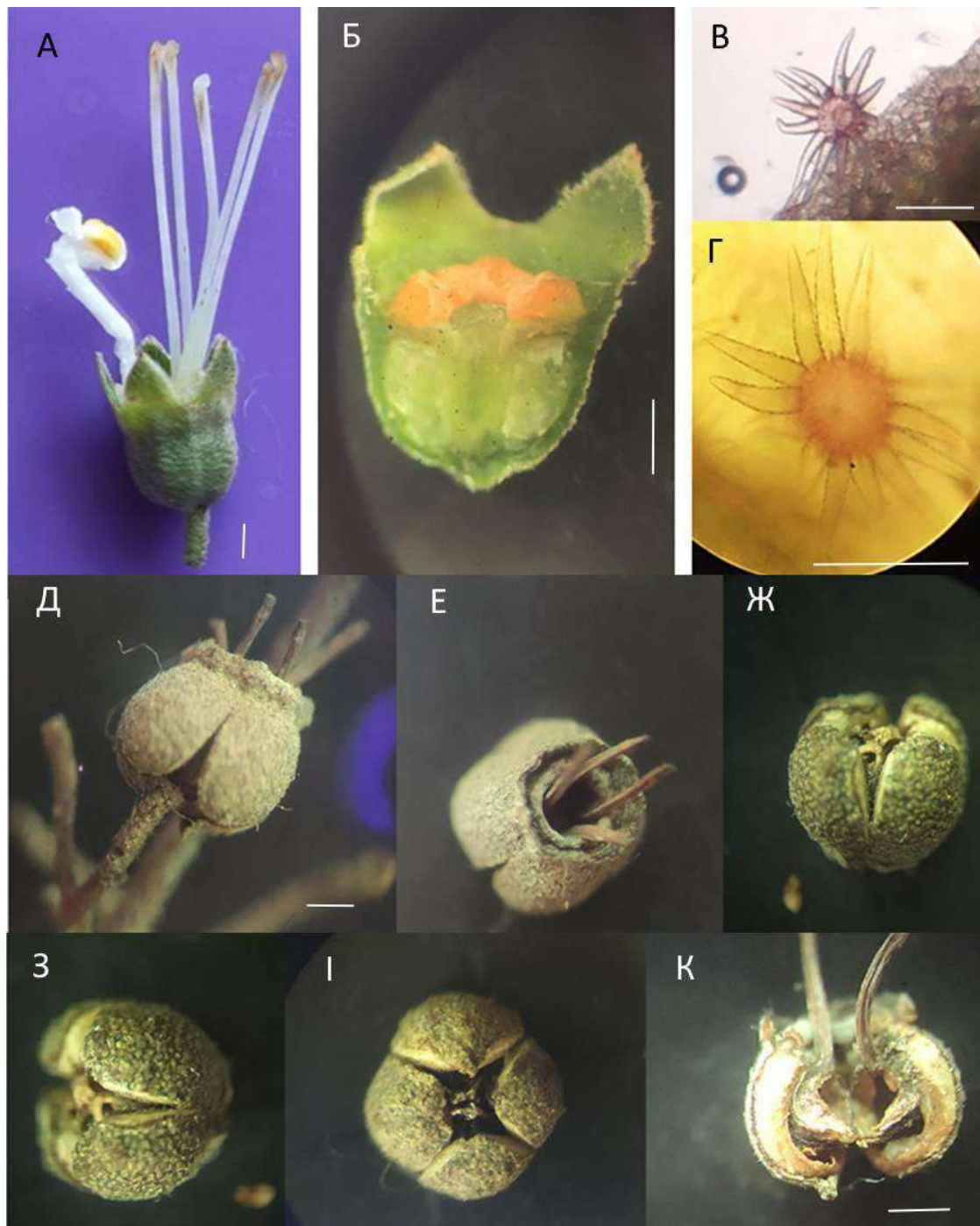


Рис. В.56. *Deutzia scabra* Thunb.: молодий плід (А, Б), зірчасті трихоми на поверхні оплодня (В, Г), розкритий плід збоку (Д, Ж, З, К), зверху (Е) і знизу (І). Лінійка 1 мм (А-Б, Д-К), 50 мкм (В, Г)

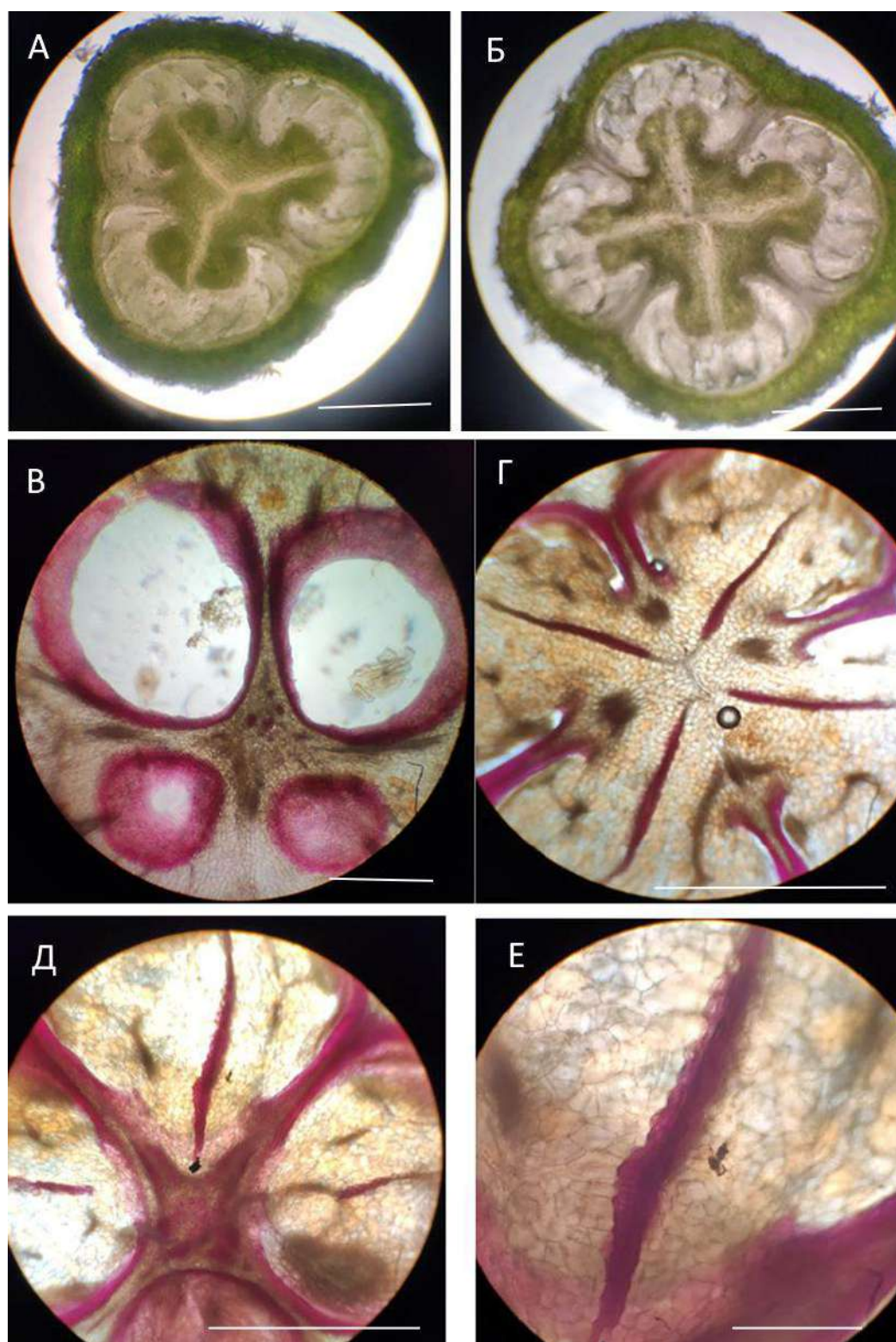


Рис. В.57. *Deutzia scabra* Thunb.: Поперечні перерізи зав'язі, свіжий матеріал (А, Б), фіксований матеріал (В-Е), флороглюцин та хлоридна кислота. Лінійка 1 мм (А, Б), 500 мкм (В, Г), 200 мкм (Д), 100 мкм (Е)

Види роду *Hydrangea Gronov. ex L.*

Досліджували розкривання плоду у чотирьох таксонів роду *Hydrangea* з колекції ботанічного саду Львівського національного університету імені Івана Франка спільно з К.Волкотруб (Волкотруб, Одінцева, 2023). Під час періоду плодоношення у видів роду *Hydrangea* фертильні квітки змінюють свій колір, часто вони червоніють, а потім буріють. Побуріння плоду відбувається з верхівки. Пелюстки і тичинки опадають після цвітіння, а чашолистки і стилодії зберігаються у плоді. Чашолистки маленькі, широко трикутні, формують вузьку кайму довкола зав'язі. Зав'язь сферична або еліптична, стилодії вільні, не довші зав'язі, на верхівці з розширеною приймочкою (рис. В.58). Зав'язь з 2–4 гніздами, масивними плацентами і центральною колонкою. Розкривається плід у верхній частині короткими щілинами, які проходять між стилодіями (септицидно) та вздовж стилодіїв (вентрально). Переважно розкриті плоди з трьома стилодіями (тобто сформовані трьома плодолистками) мають на верхівці трипроменеву щілину розкривання, яка простягається по внутрішньому боці кожного стилодія до центру зав'язі. Плоди з двома стилодіями розкриваються щілиною, яка проходить на верхівці зав'язі у площині, перпендикулярній до площини стилодіїв. Септицидні щілини розкривання проходять вище чашолистоків, у надчашолистковій частині зав'язі (рис. В.58). У *Hydrangea involucrata* зав'язь 2-членна, щільно опушена, зав'язь повністю нижня, стилодії відхиляються назовні; насінин у зав'язі від 46 до 83, в середньому 67. Розкривання плоду переважно між стилодіями. У *Hydrangea paniculata* 'Tardiva' маточка 2–3 членна, зав'язь напівнижня, гола, гладенька у нижній і верхній частинах; стилодії прямі, короткі, насінин в зав'язі в середньому 58 (від 48 до 73). У *Hydrangea serrata* 'Imperatrice Eugenie' маточка 2-3-4-членна, зав'язь напівнижня (ребриста у нижній частині, стилодії потовщені на кінці. Плід розкриванється переважно вздовж стилодії, до самої приймочки. Насінин у зав'язі від 41 до 79, в середньому 55. У *Hydrangea arborescens* 'Grandiflora' маточка 2-3-членна, зав'язь майже повністю нижня. Розкривається плід між

стилодіями, які відхиляються назовні і вниз; насінин у зав'язі 45-67, в середньому 54. У *Hydrangea arborescens* 'Grandiflora' септицидно-вентральний.



Рис. В.58. Зовнішній вигляд репродуктивних органів *Hydrangea involucrata* Siebold (А-В), *Hydrangea paniculata* Siebold 'Tardiva' (Г), *Hydrangea serrata* (Thunb.) Ser. 'Imperatrice Eugenie' (Д), *Hydrangea arborescens* L. 'Grandiflora' (Е).

Родина Campanulaceae

Дослідили морфо-анатомічну структуру та розкривання плоду *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC., *Jasione montana* L., *Adenophora liliifolia* L., *Asyneuma canescens* (Waldst. & Kit.) Griseb. & Schenk, *Campanula latifolia* L. та *Campanula alpina* Jacq. У досліджених видів переважає нижня 2-3-членна зав'язь, чашечка неопадна, п'ятичленна. Віночок і тичинки опадають в процесі дозрівання плоду. У *Platycodon grandiflorus* зав'язь 5-гніздна, напівнижня. Квітки і плоди прямостоячі у *Platycodon grandiflorus*, *Jasione*

montana та *Asyneuma canescens* (Andreychuk et al., 2020; Andreychuk, Odintsova, 2021; Андрейчук, Одінцова, 2021a). У *Adenophora liliifolia*, *Campanula latifolia* та *Campanula alpina* плоди повислі. У зав'язі всіх видів виявлено синасцидіатну та симплікатну зони, плацента лопатева, розміщена в обох зонах (вузькою основою на межі двох зон) або сферична, базальна, розміщена лише в синасцидіатній зоні (*Jasione montana*). У всіх видів виявили відсутність здерев'янілих шарів в оплодні, крім *Platycodon grandiflorus*, в якого здерев'янілими є внутрішні шари мезокарпію та паренхіма перегородок. Лігніфікована паренхіма виражена лише в перегородках плоду у вигляді вузького тяжу - аксикорна. Ендокарпій нездерев'янілий у всіх досліджених видів. Стовпчик термінальний, прямостоячий, з лопатевою приймочкою, яка становить асимплікатну зону. Плоди у *Platycodon grandiflorus*, *Jasione montana* розкриваються дорзальними щілинами в надчашолистковій частині зав'язі на стулки, які відокремлюються від центральної колонки септифрагальними щілинами (рис. В.59) і відхиляються назовні. У *Jasione montana* стулки лише дещо розсуваються, оскільки дах зав'язі плоский.

Відповідно до розташування отворів розкривання, є відмінності у розміщенні аксикорнів у видів роду *Campanula* та *Asyneuma canescens*. В *A. canescens* (отвір у верхній частині плоду) аксикорн займає лише невелику верхню частину перегородки зав'язі. Можна узагальнити, що при розкриванні коробочки вгорі стінки плоду представників роду *Campanula* та близьких родів (*Asyneuma canescens*) аксикорни короткі і розміщені тільки зверху, а при базальному розкриванні коробочки (*C. latifolia*) аксикорни простягаються через всю зав'язь (Andreychuk, Odintsova, 2019; Andreychuk et al., 2020). При цьому, формування отворів у плодів досліджених представників відбувається за однаковим принципом: аксикорн розриває ділянку плоду в місці заглиблення і утворює півмісяцеву щілину, нижній край якої орієнтований до квітконіжки, клапан з часом відхиляється назовні і закручується при підсиханні тканин (рис. В.59).

Порівнюючи наші дані про розкривання плодів видів роду *Campanula* і *Asyneuma canescens*, ми прийшли до висновку про принципову подібність формування півмісяцевої щілини, а згодом і овального отвору за допомогою клапану (стадія 1 в *Asyneuma canescens*) у цих таксонах. Відмінності полягають у розміщенні отвору вгорі або внизу коробочки та у розмірах щілини, і відповідно, отвору, який може бути широким або вузьким. Специфічна форма, морфогенез отвору і наявність аксикорну свідчать про спільне походження такого типу отворів у колі родів, близьких до роду *Campanula*. Особливістю розкривання плоду в *Asyneuma canescens* є формування поздовжніх щілин на радіусах перегородок після розкривання півмісяцевою щілиною (стадія 2). Для *Asyneuma canescens* ми пропонуємо визначити спосіб розкривання як двостадійне, септифрагально-підковоподібне та поздовжньо-ламінальне розкривання (Andreychuk et al., 2020).

***Campanula alpina* Jacq.** Квітки та плоди повислі, частки чашечки ланцетні, спрямовані вздовж віночка, опушені, залишаються в плоді. Придатки чашечки язичкові, відхилені, 1–2 мм завдовжки, 1 мм завширшки, опушені по краях (рис. В.60). Під час дозрівання плоду віночок, тичинки та стовпчик скручуються, висихають і довго залишаються в плоді. Зав'язь у період перед цвітінням та цвітінням непомітна ззовні під частками чашечки. Частки чашечки розташовані під прямим кутом до основи сплющеної зав'язі. З внутрішньої сторони віночка зав'язь значною мірою вільна від чашечки, покрита розширеними тичинових ниток. Перед цвітінням та під час цвітіння верхня зав'язь напівсферична, з прямостоячим апікальним стовпчиком. Після цвітіння зав'язь стає більшою, кулястою або овальною. Тільки базальна частина зав'язі зростається з чашечкою, яка утворює спочатку злегка опуклу, а потім сплющену основу зав'язі (Odintsova et al., 2024). Поверхня коробочки в підчашолистковій частині (яка зростається з чашечкою) ребриста, опушена на ребрах, з помітними розгалуженими жилками та плоскими заглибленнями між жилками, що передвіщають майбутнє розкривання плоду. Поверхня

коробочки в надчашолистковій частині (вище рівня прикріплення чашечки) гладенька, гола.

На поперечному розрізі коробочка округла, тонкостінна, 3–4-гніздна, з тонкими перегородками. Серед плодів, зібраних на г. Пожижевській, було 11 плодів з чотирма гніздами, 16 плодів з трьома гніздами та один плід з п'ятьма гніздами (загалом 28 плодів). У центрі плоду є циліндрична центральна колонка, розділена вентральними щілинами плодолистків у верхній частині гнізд над плацентою. Перегородки в цій частині зав'язі залишаються з'єднаними, утворюючи тяж провідникової тканини. У кожному гнізді у верхній частині знаходиться дволопатева широкоюйцеподібна плацента. Вона прикріплюється до пластинки плодолистка вузькою ніжкою. Плацента несе численні насінини (близько 60) багатьма рядами, в одному плоді в середньому є 177 насінин ($n=10$), від 168 до 189 (популяція г.Петрос) (Odintsova et al., 2024). Стінка плоду та перегородки у зеленому плоді паренхімні (рис. В.61). Екзокарпій складається з нездерев'янілого шару клітин з одноклітинними трихомами у ребрах. Мезокарпій має 10–12 шарів клітин, нездерев'янілих. Ендокарпій нездерев'янілий, одношаровий. У поперечному розрізі зав'язі плоду видно три (або чотири залежно від кількості гнізд) аксікорни, прикріплені до центральної колонки. Аксікорни складаються з здерев'янілих паренхімних клітин і простягаються від самої основи зав'язі до верхнього краю плаценти (рис. В.61). Епідермальні клітини, що покривають аксікорни, не здерев'яніли. Провідна система нижньої частини зав'язі складається з 3–5 висхідних судинних пучків, які розгалужуються на два-три пучки кожен і дають початок слідам чашолистка, пелюсток та тичинки. Пучки розташовуються в стінці зав'язі між перегородками. Центральний циліндр входить у колонку зав'язі, розпадається на 3 (або 4) пучки, що входять у плаценти, де з них утворюються сліди насінних зачатків. Заглиблення майбутніх отворів злегка виражені на плоскій горизонтальній поверхні нижньої частини зав'язі між жилками вже на стадії квітки. Півмісяцева щілина утворюється по центру і

ближче до плодоніжки у кожному заглибленні (Андрейчук, Одінцова, 2022). Розкривання повислого плоду здійснюється завдяки вигинанню аксикорнів назовні при їх підсиханні. В розкритому плоді в горизонтальній основі зав'язі згори видно отвори, крізь які помітні зігнуті аксикорни, що приєднані до загорнутих фрагментів оплодня.

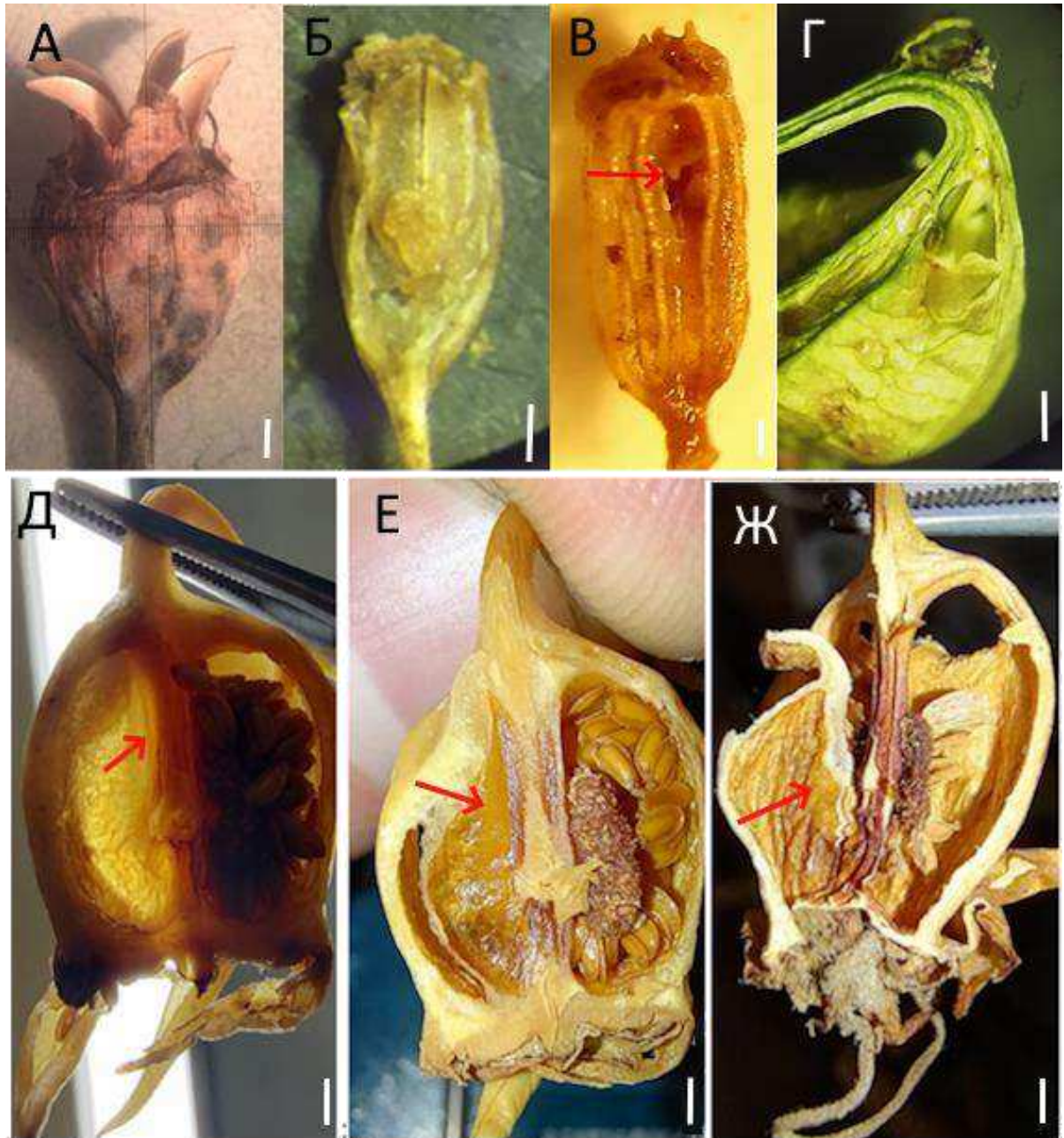


Рис. В.59 Розкривання плоду у *Platycodon grandiflorus* (А), *Jasione montana* (Б), *Asyneuma canescens* (В), пониклий плід *Adenophora liliifolia* (Г) і *Campanula latifolia* до (Д-Е) і після розкривання (Ж). Стрілкою показаний аксикорн. Лінійка 1 мм

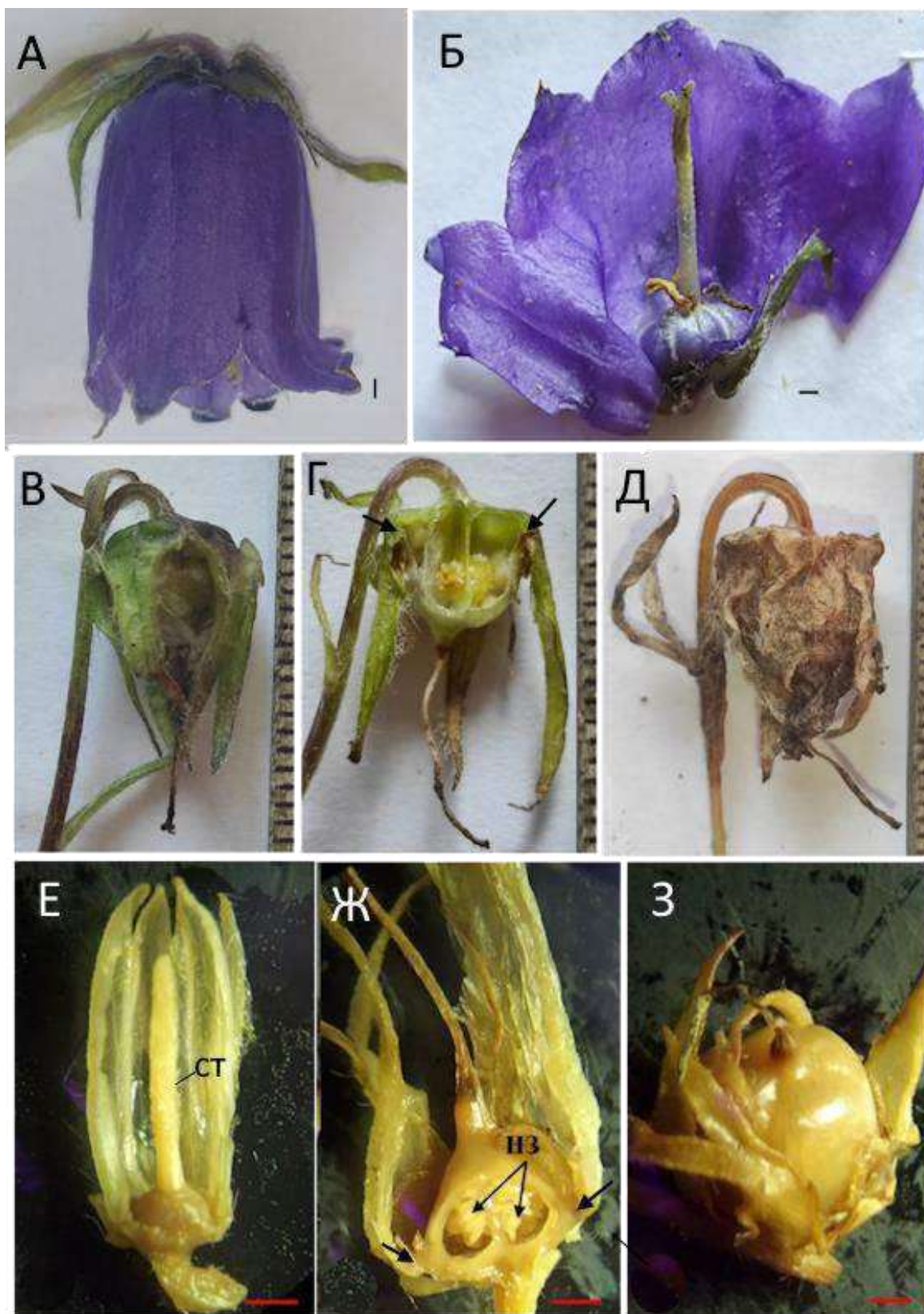


Рис. В.60. *Campanula alpina*: загальний вигляд квітки (А), квітка з розпрепарованою оцвітиною (Б), плоди на різних стадіях розвитку (В-Д), поздовжній розріз бутону і квітки з напівнижньою зав'яззю (Е, Ж), недозрілий плід (З). Стрілками позначено рівень приростання чашечки до зав'язі. Лінійка 1 мм

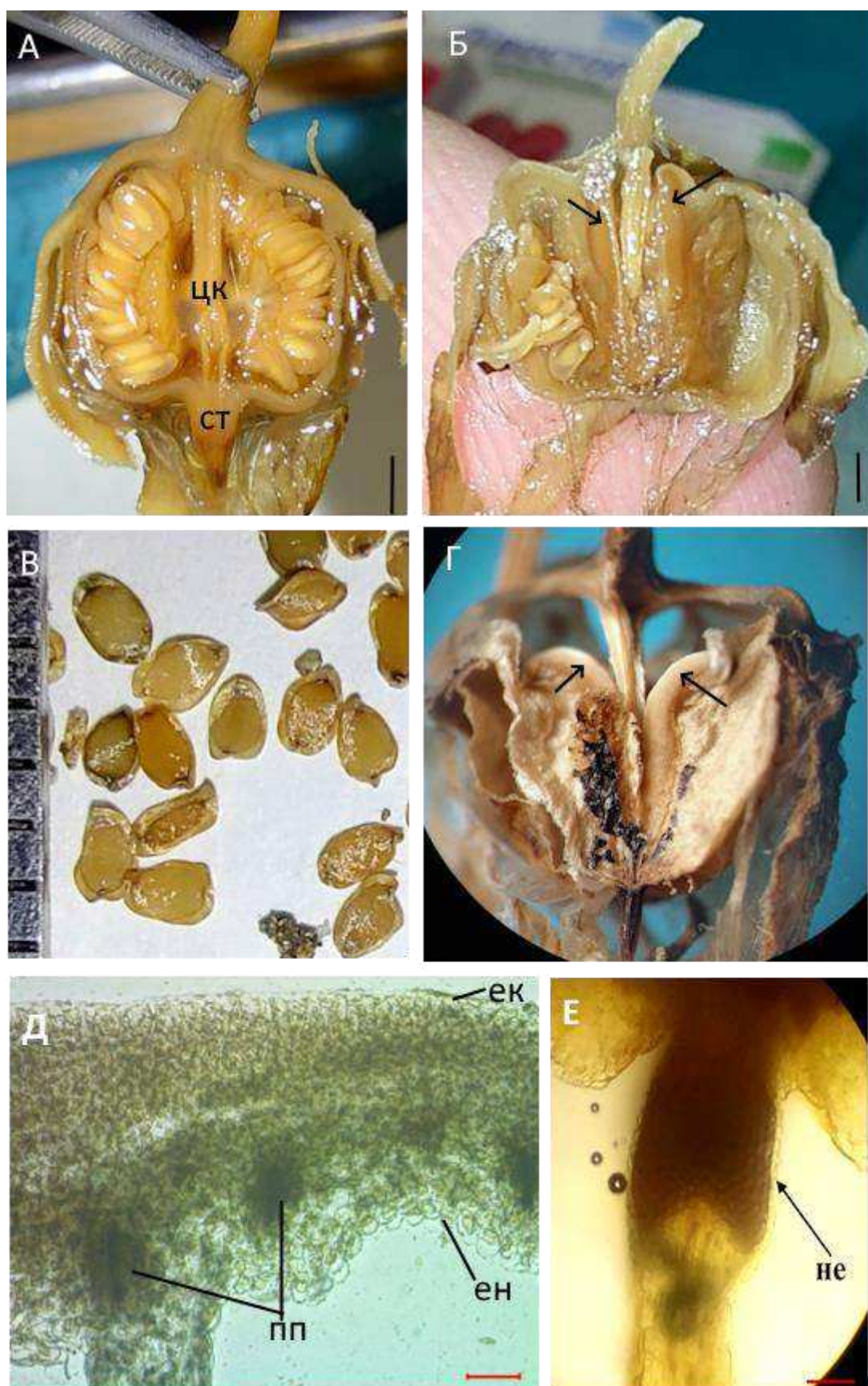


Рис. В.61. *Samolus alpina*: Поздовжній розріз плоду на різних стадіях розкривання (А, Б, Г). насінини (В), анатомічна будова оплодня (Д) та перегородки (Е). не - нездерев'янілий ендокарпій. Стрілками позначені аксикорни. Лінійка 1 мм (А-Г), 100 мкм (Д, Е)

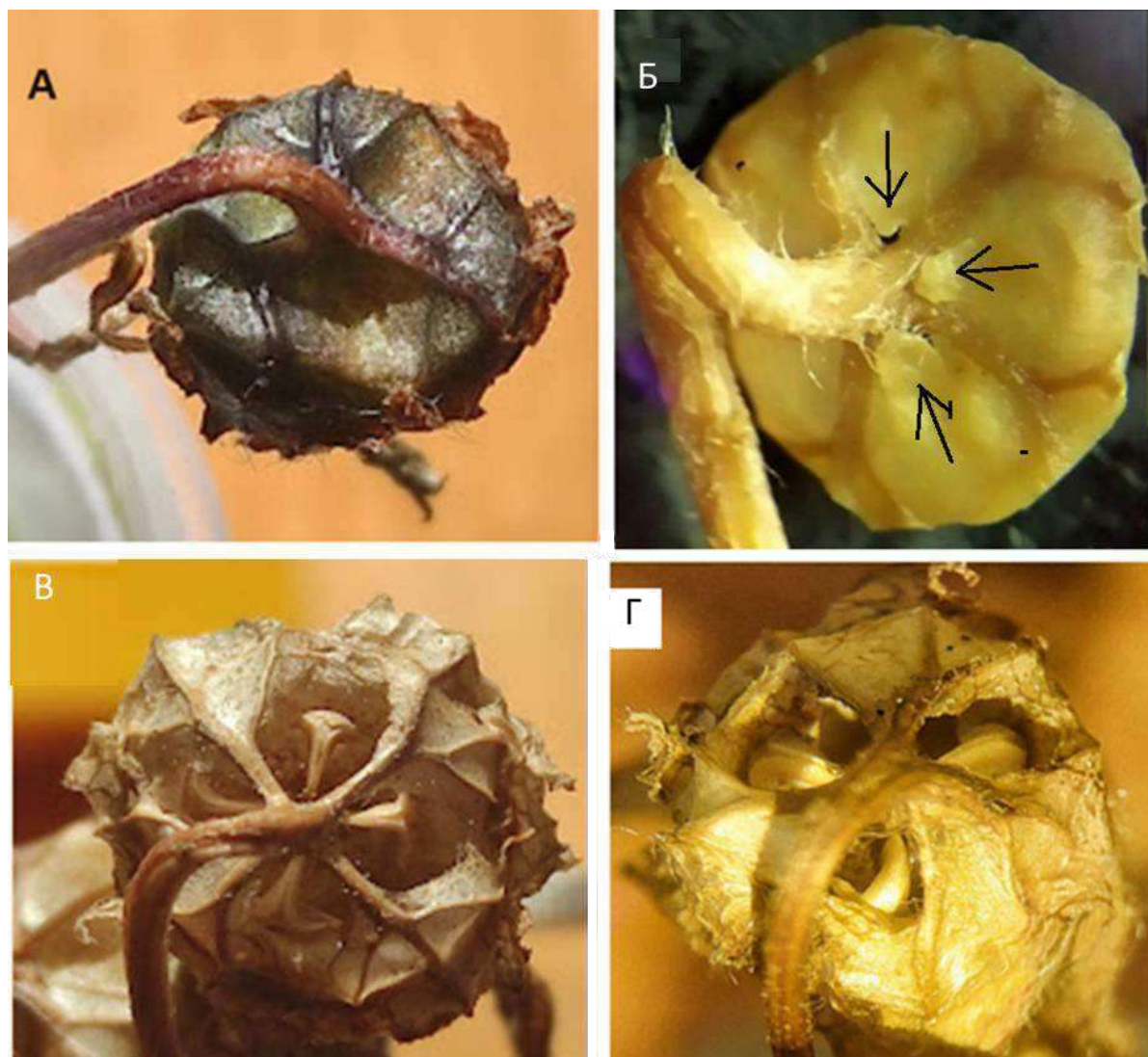


Рис. В.62. *Samolus alpina*: плід перед розкриванням (А, Б) та після розкривання (В, Г), вигляд зверху; тригніздний (А, Г) та чотиригніздний плід (Б, В).

В результаті вигинання аксикорнів септа руйнується септифрагальною щілиною між аксикорном та центральною колонкою. Дзьобик аксикорна, який прикріплений до стінки зав'язі, притягує фрагмент стінки зав'язі всередину зав'язі (рис. В.62). У розкритій коробочці зверху видно отвори в горизонтальній основі зав'язі та вигнуті аксикорни, прикріплені до зім'ятого фрагмента стінки зав'язі. На поверхні аксикорна, звільненого від центрального стовпчика, видно поздовжню борозенку (Odintsova et al., 2024).

Додаток Г

АНОТОВАНИЙ СПИСОК ТИПІВ ПЛОДІВ У РОСЛИН ФЛОРИ УКРАЇНИ

Родини розглядаються за алфавітом в межах класів, підкласів і клад, в обсягах, прийнятих С.Л.Мосякіним (2013). В дужках зазначено кількість родів / видів у флорі України або назви видів, якщо їх лише 1–3. Якщо не вказано, кількість родів/видів подана за чеклістом флори України (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999). Зірочкою (*) відмічені родини і види, поширені в Україні лише в культурі або здичавілі. Типи плодів наведені лише для таксонів, представлених у флорі України. Подані всі альтернативні дані щодо типу плоду, які вживались щодо кожного таксону, якщо такі наявні. Для кожної родини ми навели лише основні літературні джерела, оскільки обсяг даних для деяких таксонів істотно більший, ніж доцільно вмістити в одній загальній праці. Бібліографічний опис цитованих джерел наведено у СПИСКУ ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ.

Г.1. БАЗАЛЬНІ ПОКРИТОНАСІННІ

Клас *Magnoliopsida*

Підклас *Nymphaeidae*

***Nymphaeaceae* Salisb.** (2/3) – плід – багатонасінна полімерна губчаста ягода, плодолистків багато; плацентація ламінальна (Schneider, Williamson, 1993). У *Nymphaea* зав'язь частково нижня (пелюстки і тичинки приростають до стінки зав'язі на різних рівнях); плодолистки вільні вище синкарпної зав'язі, утворюючи довгі придатки, що оточують приймочковий диск; квіткова вісь виступає між плодолисками. Плоди *Nymphaea* неправильно розриваються під водою через тиск збільшених насінин та об'єм слизу. Насінини зі слизистим арілузом.

У *Nuphar* зав'язь верхня, звужена у верхній частині і несе увігнутий лопатевий приймочковий диск, плодолистків 5–30, зрослих між собою. Плід яйцеподібної форми, розкривається нерівномірно (або поздовжніми щілинами від основи до верхівки), вивільняючи аеренхімні білі плаваючі пакетики з насінинами та заповнені слизом. Насінини без арілусів, розносяться водою після згнивання аеренхіми (Smits et al., 1989; Hart, Cox, 1995; Padgett, 2007; Shiga 2007). При дозріванні плоди *Nuphar* залишаються на поверхні водойми, а плоди *Nymphaea* тонуть одразу після цвітіння (Latowski et al., 2014).

За даними Spjut (1994, с. 84), плід у *Nymphaea* — це гесперидій, "простий нерозкривний плід з осьовими плацентами та оплоднем, який всередині є м'ясистим, а зовні має шкірясту кору". Плід у *Nuphar* це цератій — "плід... схожий на ягоду, але відрізняється від неї розривом зовнішнього міцного шару оплодня; внутрішня оболонка кожної часточки відділяється і плаває на воді, як мішечок, що містить насінини" (Spjut, 1994: с. 57). Цератій — це коробчастий плід з неопадними плацентами, який розкривається шляхом розшарування оплодня. Іноді плід у *Nymphaeaceae* розглядається як ценокарпна ягодоподібна соковита багатolistянка, насінини поширюються водою або ендозоохорно (Екофлора., 2004).

У *Nymphaeaceae* плодолистки об'єднуються без утворення внутрішнього компітуму шляхом деформації асцидіатних плодолистків, вентральні шви плодолистків розміщені апікально, а квіткова вісь продовжується між плодолистками (Endress, 1982; 2001). Приймочка сидяча, в центрі приймочки є виріст, утворений видовженою верхівкою квітколожа; насінні зачатки численні (до 400 у плодолистку у *Nymphaea*) (Igersheim, Endress, 1998).

***Schisandraceae Blume** (*Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill.) — Плід збірний, складається з численних кулястих 1–5-насінних плодиків, розташованих спірально на подовженому квітколожі (торусі) (Keng, 1993). Плід визначають як бакцетум (baccetum) — апокарпна ягода (Spjut, 1994) або

збірна багатolistянка (Skrypchenko, Slyusar, 2020). Плодолистки асцидіатні, насінних зачатків 2–5, маргінальних, іноді розділених між собою несправжніми перегородками (Leinfellner, 1966; 1969a; Igersheim, Endress, 1997), плодолистки на короткій ніжці (Endress, 2001a). Квітколоже подовжується після цвітіння, в результаті чого утворюються плоди, схожі на суцвіття китицю, з невеликими окремими плодолитками, червоними в період зрілості, широко розділеними на торусі, які містять 1–2(–3) насінин (Saunders, 2000). Плодолистків у квітці 14–40, однак на рис. 37 F у Saunders (2000) деякі плодолистки недорозвинені. В умовах Києва *Schisandra chinensis* утворює у плоді від 13 до 34 червоних фертильних плодиків з 1–2 насінинами всередині (Skrypchenko, Slyusar, 2020); насінних зачатків по два у плодолистку (Слюсар, 2018). Для *Schisandra sphenanthera* показано значення базального виросту приймочкового гребеня для перерозподілу росту пилкових трубок від одного плодолистка до іншого (Du, Wang, 2012).

Підклас Magnoliidae

***Annonaceae Juss.** (*Asimina triloba* (L.) Dun.) – плід – апокарпна полімерна ягода, що складається з 3–15 плодолистків; насінні зачатки численні, дворядно розміщені; плоди розносяться птахами або кажанами (Kessler, 1993a). Плід — baccetum, з м'ясистим нерозкритим оплоднем, саркокарпієм (Spjut, 1994). Плодолистки плікатні (кондупліканті) (Leinfellner, 1969a; Igersheim, Endress, 1997).

Aristolochiaceae Juss. (2/2) – плід синкарпна шестигранна коробочка, септицидна або неправильно розривна; плацентація центрально-кутова (Huber, 1993). Плід у *Asarum europaeum* L. напівнижній, м'ясистий, нерівномірно розривається при дозріванні (Solereder, 1889). У *Aristolochia clematitis* L. коробочка повністю нижня, суха, розривається септицидно-вентрально. Spjut (1994) позначив плід у видів *Aristolochia* як цератій або септицидну коробочку. Зав'язь має синасцидіатну та симплікатну зони в *Asarum*, і майже повністю симплікатна в *Aristolochia* (Igersheim, Endress,

1998). У *Aristolochia* тичинки приросли до стовпчика, утворюючи гіностемій. Насінних зачатків 2–10 у плодолистку, плацентація частково центрально-кутова в *Asarum*; насінних зачатків більше 12 у плодолистку, плацентація паріетальна в *Aristolochia* (Igersheim, Endress, 1998).

Насінини поширюються мурахами в *Asarum* і вітром в *Aristolochia* (Екофлора., 2004). Дослідження розповсюдження насіння *Asarum europaeum* та інших весняних геофітів у лісах з переважанням бука в Центральній Європі показали, що слимаки *Arion rufus* L. (рудий слимак) і *Limax cinereoniger* Wolf (попелясто-сірий слимак) є звичайними споживачами елайосом або цілого насіння рослин, які поширюються мурахами (Türke et al., 2010). Наземні черевоногі молюски, як правило, можуть діяти як розповсюджувачі насіння мірмекохорних рослин і навіть замінити мірмекохорію, особливо там, де мурахи відсутні або зустрічаються рідко (Türke et al., 2012). Було також виявлено, що швидкість видалення діаспор у *Asarum europaeum* низька, ймовірно, через малий розмір мурах порівняно з великими діаспорами. Відносини між мурашками та рослинами в цьому випадку не є взаємно-позитивними, а радше нейтральними або дещо негативними, оскільки рослини не отримують жодних переваг від взаємодії з мурахами (Prokop et al., 2022).

***Calycanthaceae Lindl. (2/5)** (*Calycanthus* L., 3 види; *Chimonanthus* Lindl., 2 види) – плід нерозкритий, сухий, плодолистки від кількох до багатьох, вільні, спіральні розташовані, однонасінні, вкладені в чашоподібне квітколоже (псевдокарпій); насінина базальна (Kubitzki, 1993b). У *Calycanthus* сім'янок у плоді 15-35; у *Chimonanthus* 5–15. В умовах Північної України види *Calycanthus* мають плоди з 3–13 плодиками/насінинами всередині (Гаврилюк, 2015). Насінини токсичні для ссавців, тому вони проростають після розпаду покривів плоду в опалих плодах. Spjut (1994) позначив плід як *rometum* – апокарпний плід з плодиків, огорнутих гіпантієм (як у *Rosa*). Плодолистки численні (до 35), вільні, спіральні розташовані, зав'язь плікатна; насінних зачатків два, але тільки один з них (нижній)

розвивається в насініну (Endress, Igersheim, 1997). За даними Leinfellner (1969a), плодолистки латентно-пельтатні, насінні зачатки маргінальні, розміщені в основі плікатної зони. Стерильні плодолистки (карпелодії) розташовані на верхньому краї квіткової чаші і неопадні у плодах, утворюючи дерев'янисту корону навколо отвору квіткової чаші.

***Lauraceae Juss. (3/3)** (*Lindera* Thunb., *Cinnamomum* Schaeff., *Laurus* L.)

– плід однонасінна ягода або кістянка зі слабозвиненим ендокарпієм; плодолисток один, однонасінний, насінний зачаток звисаючий; плодоложе та плодоніжка збільшені та утворюють купулу біля основи плоду (Rohwer, 1993a). Плоди разносять плодоїдні птахи. У *Laurus nobilis* L. ендокарпій здерев'янілий, зі "звивистими стінками" (Roth, 1977). Для *Cinnamomum litseifolium* Thwaites Spjut (1994) використав назву плоду – жолудь через купулу, здерев'янілу квіткову чашечку; а для *C. macrocarpum* Hook. fil. він використовує назву amphisarcom, – ягодоподібний нерозкривний плід із сухим шкірястим екзокарпієм. Плодолисток один, зав'язь асцидіатна (маніфестатно-пельтатна); насінний зачаток один, медіанний, звисаючий (Leinfellner, 1969a; Endress, Igersheim, 1997).

***Magnoliaceae Juss. (2/17)** – плоди апокарпні, сухі, здерев'янілі; плодолистки численні, вільні, розташовані спіралью на подовженому квітколожі; насінні зачатки по два у плодолистку; фертильні плодики розкриваються дорзально (у *Magnolia*) або нерозкривні опадні крилатки (samaroids) (крилатий багатогорішок) у *Liriodendron*. У *Magnolia* насінини по 1–2 у плодолистку, звисають із плоду на судинах фунікулюсів; насінна шкірка з арилоїдом (Nooteboom, 1993). Плодолистки плікатні з короткою асцидіатною зоною, яка приросла до квітколожа, насінні зачатки латеральні (Leinfellner, 1967; 1969a; Igersheim, Endress, 1997). За Spjut (1994: с. 61), плід у *Magnolia* — це кокцетум (coccetum): "збірний плід із розкривними плодиками, які розкриваються вздовж спинного та черевного швів" [a multiple fruit with dehiscent fruitlets opening along the dorsal and ventral sutures]. Для *M. tripetala*, натомість, Spjut (1994: с. 76) прийняв назву багатوليстянка

(follicetum): "збірний плід з апокарпіїв, які розкриваються лише вздовж одного шва, дорзального або вентрального" [a multiple fruit of dehiscent apocarps that open only along one suture, dorsally or ventrally]. Для *Liriodendron Spjut* (1994: с.108) визнав назву самаретум, багатокрилатка (samaretum), "збірний плід з крилатих нерозкривних апокарпіїв, крило кожного апокарпія перевищує довжину насінини" [a multiple fruit of winged indehiscent apocarps, the wing of each apocarp exceeding the length of the seed]. Німецькі ботаніки мають традицію називати плоди *Magnolia* бобоподібими (нім. die Hülse; die Hülsenfrucht). У цього типу збірного плоду плодики є бобами, вони розкриваються як за вентральним, так і дорзальним швами (Leins, Erbar, 2010; Kadereit et al., 2014).

Г.2. ОДНОДОЛЬНІ

Клас Liliopsida

Підклас Alismatidae

Acoraceae Martynov (*Acorus calamus* L.) – ягода синкарпна верхня тричленна, малонасінна, з тонким шкірястим оплоднем, червона, з покривом із листочків оцвітини (Takhtajan, 2009). В природніх популяціях плоди не дозрівають, а залишаються зеленими, зі стерильними насінинами всередині. Для роду *Acorus* характерний конгенітально синкарпний гінецей з синасцидіатною зоною, що є неочікуваним явищем, оскільки цей рід визнаний сестринською кладою до решти однодольних (Endress, 1995b; Chen et al., 2004a; Igersheim et al., 2001).

Alismataceae Vent. (4/9) – багатогорішок з покривалом: ациклічний (*Sagittaria*) або циклічний (*Alisma*) (Каден, 1965); багатогорішок з дрібних плодиків, іноді зі здерев'янілим внутрішнім шаром оплодня (*Caldesia*) (Takhtajan, 2009); багатогорішок (achenetum) (Spjut, 1994); горішковий плід (achene) (Takhtajan, 2009); багатогорішок (multinucula) (*Sagittaria*), багатокістянка (*Caldesia*). Плід у *Damasonium* – синкарпна (гемісинкарпна)

багатолистянка з вентральним розкиванням (basally dehiscent follicles) (Takhtajan, 2009). У роді *Damasonium* спостерігається перехід від ламінальної плацентації до базальної та від кількох насінних зачатків до одного (Eames, 1961; Igersheim et al., 2001); плід камаретум (camaretum) – полімерний апокарпний плід із сухих багатонасінних нерозкривних плодиків, в яких насінини не заповнюють весь простір зав'язі (Spjut, 1994).

Araceae Juss. (incl. Lemnaceae, 6/13) – плоди верхні ягодоподібні однонасінні (Takhtajan, 2009; Stevens, 2017). У *Calla* плід ягода паракарпна, тричленна, гола, соковита, з червоним оплоднем, у суплідді (Каден, 1965). У *Pistia* – коробочка суха нерозкривна; мономерний малонасінний плід з тонким напівпрозорим оплоднем (Takhtajan, 2009). У Lemnaceae – коробочка паракарпна (?), верхня, тричленна (?), з оболонкою, розламується [знаки питання подані як в авторському тексті] (Каден, 1965); мономерний плід – мішечок (utricle) з 1–6-насінинами (Takhtajan, 2009); мішечкоподібний нерозкривний однонасінний (*Lemna minor*, *L. trisulca*) або 1–6-насінні (*L. gibba*) плід з м'яким, плівчастим оплоднем та дзьобиком на місці опадного стовпчика. У *Spirodela* плоди 1–2-насінні, іноді червонуваті, 1–2 мм завдовжки, з крилоподібним виступом; мономерний горішкоподібний плід (achenial fruit) з 1–7 насінинами (Stevens, 2017); мішечок (utricle), одогніздний однонасінний плід з тонким розкривним оплоднем, сформований більше, ніж одним плодолистком, з якого вивільняються насінини (Spjut, 1994). Більшість Lemnaceae мають однонасінні плоди (Tippery, Les, 2020).

Butomaceae Mirb. (*Butomus umbellatus* L.) – багатолистянка (шестилистянка) верхня, гемісінкарпна, з 6–9 плодиків, які розкриваються вентралью, з покривалом (Каден, 1965); олігомерна циклічна багатолистянка з ламінальною плацентацією (Igersheim et al., 2001; Takhtajan, 2009).

Hydrocharitaceae Juss. (incl. Najadaceae, 6/7) – коробочка нижня, соковита, що руйнується: синкарпна, шестичленна (*Hydrocharis*, *Stratiotes*); паракарпна тричленна (*Elodea*) (Каден, 1965); нижній одогніздний,

ягодоподібний нерозкривний плід або який розкривається при набряканні слизу, плодолистки з'єднані між собою, але мають вільні краї (Igersheim et al., 2001); нижня шестичленна геміпаракарпна ягода (*Stratiotes*).

У *Hydrocharis* плід визначено як нижню гексамерну геміпаракарпну ягоду, яка неправильно розривається при набряканні слизу, насінин від 15 до 60 у плоді, максимум 74 (Томас, 2013). У *Stratiotes aloides* плід ягодоподібний, з неспражніми перегородками, містить в середньому 13 насінин (Cook, 1998; Томас, 2001). Плід *Stratiotes aloides* також визначено як нижню гексамерну гемісинкарпну багатолістянку з одногніздною зав'яззю, неповними перегородками, ламінально-дифузною плацентацією, "Fruit fleshy, capsular/dehiscence irregular/indehiscent. The fruit may be follicular or achenial, or in *Hydrocharis* opening because of the mucilage developing inside it" (Stevens, 2017). Плоди дозрівають під водою, огорнуті приквіткою, у *Elodea* 3-21 насінних зачатків у зав'язі, у *Vallisneria* - багато (Ascherson, Gürke, 1889).

У *Najadaceae* плід – одnogорішок з оболонкою (плід апокарний, одночленний, нерозкривний) (Каден, 1965); плід сім'янка (achene) (Spjut, 1994). Плодолисток *Najas* один; плід горіх (Eames, 1961; Singh, 2010), насінина базальна (Haynes et al., 1998a). Плід мономерний або псевдомонимерний, верхній, однонасінний, нерозкривний, з тонким прозорим оплоднем, щільно прилягаючим до базальної насінини, розкривається при гнитті (dehiscing by decay) (Takhtajan, 2009). Оплодень в *Najas* складається з двох шарів клітин, які швидко згнивають, насінина з твердою шкіркою (Magnus, 1889).

Juncaginaceae Rich. (*Triglochin*, 2 spp.) – плід дробний синкарпний, верхній, шестичленний, голий (Каден, 1965); багатолістянка з вільних або дещо зрослих в основі однонасінних нерозкривних плодиків, плід розпадається знизу догори на три частини, які деякий час залишаються з'єднаними вгорі центальною колонкою. Плід схізокарпний/кістянковий/сім'янковий/ (з гачками або крилами) (Stevens, 2017). Плід схізокарпій, розпадається на три однонасінні нерозкривні частки,

без колонки (*samarium*) або з колонкою (*polachenarium*), сформованою з тьох стерильних плодолистків (Spjut, 1994). У *Triglochin palustre* частки плоду мають довге вістря, плід багатогорішок (*achene*) з 3 або 6 плодиків, іноді дещо зрослих, але згодом розділяються (Takhtajan, 2009). Плід дробна кістянка, плодики мають здерев'янілий ендокарпій, ледве з'єднані між собою, від'єднуються від центральної колонки при дозріванні (Thadeo et al., 2015); Плід *Triglochin maritima* L. визначили як шестичленна суха нерозкривна частково синкарпна сім'янка (Toma et al. 2017). Гінецей також вважають апокарпним (Igersheim et al., 2001), з ледь з'єднаними плодолистками.

Potamogetonaceae Rchb. (*Potamogeton*, 25 spp.) – чотиригорішок з покривалом (плід апокарпний, верхній, чотиричленний, нерозкривний) (Каден, 1965); багатокістянка з 1–4 плодиків (Toma, 2002c); багатогорішок (*achenetum*) (Spjut, 1994); плід кістянкоподібний (Thadeo et al., 2015). Кісточка формується з ендокарпію та внутрішньої зони мезокарпію (Toma, 2002a). Плодики розкриваються стулкою зі спинного боку внаслідок тиску зародка, що проростає. Щілини розкривання з'являються відцентрово в оплодні збоку від медіанної площини плодолистка у вигляді рядочків дрібних клітин з пектинізовими оболонками (Toma, 2002a, 2002b).

Ruppiaceae Horan. (*Ruppia*, 2 spp.) – багатокістянка олігомерна, плодики однонасінні, асиметричні, звисають на довгих і тонких ніжках (Takhtajan, 2009; Spjut, 1994).

Scheuchzeriaceae F.Rudolphi (*Scheuchzeria palustris* L.) – трилистянка гемісинкарпна, розкривається дорзивентрально (Каден, 1965); олігомерна циклічна трилистянка, плодолистки дещо зрослі в основі, 1–2 насінні, довго залишаються відкритими (Takhtajan, 2009); багатолистянка (Spjut, 1994); суха вздута багатолистянка (трилистянка) з вентральним розкриванням (Haynes et al., 1998b).

Tofieldiaceae Takht. (*Tofieldia calyculata* (L.) Wahlenb.) – коробочка верхня синкарпна тричленна, з покривалом, розкривається септицидно-

вентрально (Каден, 1965); перехідний тип між багатolistянкою і септицидною коробочкою або коробочка тричленна, септицидна, або трилистянка (Takhtajan, 2009). Плодолистків 3–5, пельтатних, на ніжках, в основі зрослі, з об'єднаним трипроменевим септальним (інфралокулярним) нектарником, постгенітально об'єднані у фертильній частині, плаценти маргінальні (Eames, 1961; Leinfellner, 1969b). Вентральний шов розкривається ззовні до середини плодолистка. Виявлені численні випадки квіток з 2, 4, 5, 6 плодолистками, іноді декілька з них є недорозвинутими і стерильними, або в яких два плодолистки частково зрослись між собою у спільну зав'язь (Leinfellner, 1962).

Zannicheliaceae Chevall. (*Zannichelia palustris* L.) [Potamogetonaceae sensu APG IV, 2016] – плід кістянкоподібний, з одного-декількох плодиків, нерозкривних, однонасінних, на ніжках (Takhtajan, 2009); багатогорішок (achenetum) (Spjut, 1994).

Zosteraceae Dumort. (*Zostera*, 2 spp.) – паракарпний псевдомономерний піренарій, який формується з двочленного псевдомономерного гінцею (Cronquist, 1981); дрібний мономерний однонасінний плід з тонким перетинчастим розкривним оплоднем (Takhtajan, 2009), вкритий покривалом, руйнується при дозріванні, вивільняючи насінину (Ackerman, 1997); самара, "нерозкривна листянка" – апокарпний мономерний нерозкривний плід з недиференційованим оплоднем, має м'який екзокарпій та твердий волокнистий ендокарпій (Spjut, 1994); сім'янка / листянка (Stevens, 2017).

Підклас Liliidae

Agapanthaceae* F.Voigt (*Agapanthus* spp.) [Amaryllidaceae sensu APG IV, 2016] – коробочка верхня тричленна багатонасінна локуліцидна (Kubitzki, 1998a).

Agavaceae Dumort. (3/10) [Asparagaceae sensu APG IV, 2016] – коробочка верхня синкарпна тричленна, з покривалом, розкривається дорзівентрально (*Anthericum*) (Каден, 1965); коробочка багатонасінна

локуліцидна, розкривається апікально (Conran, 1998a). У *Hosta* – коробочка верхня, тригніздна, багатонасінна, повисла, локуліцидна, розкривається зверху донизу трьома стулками (Kubitzki, 1998b). У *Yucca* – коробочка верхня, локуліцидна або септицидна (Takhtajan, 2009).

Alliaceae Batsch ex. Borkh. (*Allium*, *Nectaroscordum*, 2/47) [Amaryllidaceae sensu APG IV, 2016] – коробочка з покривалом, шкіряста, верхня, тригніздна, малонасінна, дорзивентальна (Каден, 1965), тобто локуліцидна (Rahn, 1998).

Amaryllidaceae J.St.-Hil. (7/61) – коробочка нижня, суха або м'ясиста, тригніздна, локуліцидна або соковита ягодоподібна нерозкривна (Meerow, Snijman, 1998).

Asparagaceae Juss. (*Asparagus*, 8 spp.) – ягода тричленна верхня гола, одно-малонасінна (Каден, 1965; Kubitzki, Rudall, 1998).

Asphodelaceae Juss. (*Asphodeline*, *Eremurus*, 2/6) [Xanthorrhoeaceae sensu Stevens (2017)] – коробочка верхня одно-малонасінна товстостінна локуліцидна (Smyth, van Wyk, 1998).

Colchicaceae DC. (*Colchicum*, *Bulbocodium*, 2/5) – коробочка верхня синкарпна тричленна, з покривалом, розкривається септицидно-вентрально (Каден, 1965); коробочка багатонасінна, частково або повністю синкарпна, розкривається септицидно (Nordenstam, 1998).

Dioscoreaceae R. Br. (*Tamus communis* L.) – ягода нижня тригніздна, 1–6 насінна, червона, плацентація центрально-кутова; це винятковий тип плоду в родині (Huber, 1998).

Hemerocallidaceae* R. Br. (*Hemerocallis*, 3 spp.) [Asphodelaceae sensu APG IV, 2016] – коробочка верхня, суха, шкіряста, тригніздна, з 9–12 насінинами в кожному гнізді, локуліцидна (Clifford et al., 1998).

Hyacinthaceae Batsch ex. Borkh. [Asparagaceae sensu APG IV, 2016] (7/28) – коробочка верхня тричленна локуліцидна, суха або соковита, прямостояча або повисла, розкривається довершено або апікально (Speta, 1998).

Iridaceae Juss. (4/34) – коробочка синкарпна, нижня, тричленна, багатонасінна, шкіряста, розкривається дорзивентрально (Каден, 1965), розкривається стулками або поздовжніми щілинами (Родионенко, 1961), коробочка локуліцидна (Spjut, 1994; Goldblatt et al., 1998).

Liliaceae Juss. (7/52) – коробочка синкарпна, верхня, тричленна, гола (більшість родів) або з покривалом (*Gagea*), розкривається дорзивентрально (Каден, 1965); тригнізна локуліцидна коробочка (Spjut, 1994; Tamura, 1998b). У *Streptopus* ягода синкарпна верхня, тригнізна багатонасінна (Tamura, 1998a).

Melanthiaceae Batsch ex. Borkh. (2/4) – трилистянка гемісинкарпна з покривалом, розкривається септицидно-вентрально (*Veratrum*) (Каден, 1965); багатонасінна локуліцидна коробочка (Takhtajan, 2009); коробочка синкарпна, вентрицидна, трилопатева, з дещо зрослих плодолистків, напівнижня, багатонасінна (Tamura, 1998c); коробочка напівнижня септицидна / вентрицидна (Stevens, 2017). У *Paris* – ягода верхня, чотиричленна, з покривалом (Каден, 1965; Tamura, 1998d).

Orchidaceae Juss. (29/92) – коробочка паракарпна (іноді синкарпна) нижня, тричленна, багатонасінна, розкривається латерально на шість стулок, з яких три широкі "спинні" і три вузькі "плацентарні", іноді буває навпаки, стулки відділяються зверху вниз або в середній частині, вивільняючи насінини (Pfitzer, 1889); коробочка одногнізна, розкривається при висиханні на три або шість стулок, в останньому випадку три стулки ширші, "фертильні", несуть плаценти, а три інші, вузькі, "стерильні" (Roth, 1977); фісурицидна коробочка (розкривається поздовжніми щілинами) (Spjut, 1994).

Ruscaceae Spreng. (incl. Convallariaceae) (4/11) [Asparagaceae sensu APG IV, 2016] – ягода верхня тричленна (*Convallaria*, *Polygonatum*) або двочленна (*Majanthemum*), гола (Каден, 1965), одногнізна, малонасінна (*Ruscus*), часто червона або помаранчева (Takhtajan, 2009).

Smilacaceae* Vent. (*Smilax*, spp.) – ягода верхня тричленна, одногнізна 1–2(6) насінна (Conran, 1998b; Takhtajan, 2009).

Підклас Commelinidae

Arecaceae* Juss. (*Chamaerops*, *Trachycarpus*, *Phoenix*) – у вказаних родах плоди апокарпні верхні, тричленні, з однонасінними плодиками, із здерев'янілою оцвітиною при основі (Eames, 1961); кістянка суха або м'ясиста, переважно однонасінна (Takhtajan, 2009); кістянка корифоїдного типу, з рано дерев'яніючим мезокарпієм складної багат шарової структури, плоди апокарпні, рідко 2–3 членні (*Chamaerops humilis*), частіше мономерні (*Trachycarpus*) (Dransfield, Uhl, 1998). У *Phoenix* плід фінік – апокарпний верхній моно-олігомерний однонасінний соковитий плід, з шаром кам'янистих клітин під гіподермою і з півчастим ендокарпієм. Фінік – плід ягодоподібний, однонасінний з таніновмісним мезокарпієм (Roth, 1977); збірний ягодоподібний плід (baccetum) (Spjut, 1994).

Cannaceae* Juss. (*Canna*, 3 spp.) – коробочка нижня, тригнізна, багатонасінна, горбкувата, локуліцидна, розкривається стулками або зубцями, або нерозкривна (capsule opening by collapse of the pericarp) (Takhtajan, 2009); карцерула (нерозкривна коробочка), фісурицидна (щілинна) коробочка (*Canna indica*) (Spjut, 1994).

Commelinaceae* Mirb. (*Commelina communis* L., *Tradescantia virginiana* L.) – коробочка геміпаракарпна, верхня, двочленна, з покривалом, розкривається дорзивентрально (Каден, 1965); коробочка тригнізна, іноді одно-двогнізна, локуліцидна (Takhtajan, 2009; Spjut, 1994).

Cyperaceae Juss. (19/153 за Данилик, 2012) – кістянка паракарпна, верхня, дво-тричленна, суха: гола або з покривалом, сформованим із оцвітини у вигляді щетинок (більшість родів), з оболонкою у вигляді мішечка, який формується з профіла або криючого листка (*Carex*) (Каден, 1965). Плодолистків 3, рідше 2, плід сім'янка або горішок, рідко кістянковий (achene s. l. (nutlet), rarely drupaceous), овальний або обернено-овальний, тригранний, або лінзоподібний, огорнутий покривом у вигляді мішечка (*Carex*) (Goetghebeur, 1998). Сім'янка або горіх, в залежності від ступеня здерев'яніння оплодня (Reutemann, et al., 2024). У деяких лісових видів осок

базальна частина мішечка стає соковитою і функціонує як елайосома, приваблюючи мурах-дисемінаторів (Pijl, 1982), інші плоди зі здутим мішечком переносяться вітром і водою. Плід сім'янка або рідко кістянкоподібний (Fruits achene-like or rarely drupaceous) (Takhtajan, 2009); сім'янка з оцвітиною у вигляді щетинок (cypsela) (*Elaeocharis*) або без придатків (achene), або плід-псевдантецій (pseudanthecium) – плід у покриві з позаквіткових структур (*Carex*) (Spjut, 1994).

Juncaceae Juss. (3/40 за Danylyk, Olshanskyi, 2021) – коробочка синкарпна, верхня, тричленна, з покривалом, розкривається дорзивентрально (*Juncus*) або паракарпна, розкривається дорзально (*Luzula*) (Каден, 1965); коробочка локуліцидна (Spjut, 1994), багатонасінна (*Juncus*) або тринасінна (*Luzula*) (Takhtajan, 2009).

Musaceae* Juss. (*Musa, spp.*) – ягода нижня, тричленна багатонасінна, видовжена, з шкірястим екзокарпієм; плід виявляє негативну геотропічну реакцію при дозріванні (загинається вгору) (Roth, 1977); "шкірка" плоду легко знімається завдяки шару пухкої паренхіми в оплодні (Esau, 1977).

Poaceae (R.Br.) Barnh. (108/444) – зернівка (caryopsis) – плід апокарпний, верхній, одночленний; зернівка буває лептодермальна з оболонкою (більшість родів), з покривалом (*Zea*), гола (*Eragrostis, Secale cereale, Triticum aestivum, T. durum*) (Каден, 1965); плід сформований з трьох- або двох-членної зав'язі (Прокудин и др., 1977; Kellogg, 2015a); плід має тонкий оплодень з паренхімними зовнішніми шарами, які висихають при дозріванні, та двома внутрішніми механічними шарами: субепідермальним шаром поперечних клітин та несущим епідермальним шаром з трубчатих клітин (Esau, 1977). Для зернівки характерні різноманітні придатки. У *Crypsis, Heleochloa* зернівка листянокоподібна (Каден, 1965); у *Crypsis* плід мішечкоподібний, з вільним перетинчастим оплоднем (Takhtajan, 2009). Плід псевдомономерний, з 2–3 плодолистків, зав'язь верхня одногніздна однонасінна (Rudall et al., 2005). Зернівка має плівчастий або шкірястий оплодень, який щільно прилягає до насінної шкірки, часто з поздовжньою

борозенкою, іноді з прирослими квітковими лусками, іноді мішечкоподібний, анатомічна структура оплодня сильно відрізняється в різних ділянках плоду (Kellogg, 2015b). Spjut (1994) виділяє для родини Poaceae крім зернівки, ще десять типів плодів, більшість з яких являють собою різновиди антецію (діаспора у вигляді зернівки разом з прилеглими частинами суцвіття); ценокарпний (паракарпний) верхній димерний однонасінний (псевдомономерний) нерозкритий горіхоподібний плід, склеренхіма, часто атипова, розміщена у всіх зонах оплодня. Морфологічна різноманітність надземних плодів виявлена у представників родів *Avena*, *Bromus* L., *Lolium*, *Phalaris* L. та інших з родини *Poaceae*. У видів флори України гетерокарпія детально вивчалась лише в *Avena fatua* L., *Echinochloa crus-galli* (L.) P.Beauv. та *Setaria glauca* (L.) P.Beauv.

Pontederiaceae Kunth (*Monochoria korsakowii* Regel & Maack) – коробочка верхня тричленна, багатонасінна, локуліцидна (Takhtajan, 2009); плід розкривається щілинами (fissuricidal capsule) (Spjut, 1994).

Sparganiaceae Hanin (*Sparganium*, 6 spp.) [Typhaceae sensu APG IV, 2016] – одногорішок з покривалом (плід апокарпний, верхній) (Каден, 1965); псевдомономерна суха кістянка верхній синкарпний (псевдомономерний) однокісточковий піренарій; плід одногніздний, іноді з 2–3 стерильними гніздами, однонасінний, рідко 2–3 насінний, насінини повислі (Kubitzki, 1998c); вторинно мономерний плід (Eckardt 1937); плід псевдомономерний, з 1–3 насінинами, пірамідальний, нерозкритий, кістянкоподібний, з часом стає горіхоподібним, з губчастим, рідко м'ясистим екзокарпієм та твердим ендокарпієм (Engler, 1889b). Spjut (1994) класифікує плід в *Sparganium* як achenosum – супліддя з сухих нерозкритих однонасінних плодиків, з тонким оплоднем, щільно прилеглим до насінини. Плід з 1–2 плодолистків, мономерний або синкарпний (псевдомономерний), двогніздний, з одним фертильним і одним стерильним гніздом, сидячий, однонасінний, кістянкоподібний або горішкоподібний (drupaceous or nucular), з міцним

екзокарпієм, губчастим мезокарпієм та кам'янистим ендокарпієм (Takhtajan, 2009).

Typhaceae Juss. (*Typha*, 10 spp.) – одногорішок з покривалом (плід апокарпний, верхній, одночленний) (Каден, 1965); дрібний, сухий однонасінний плід, що відривається разом з плодоніжкою з кільцем волосків, які формують літальний апарат; одногорішок у суплідді, плід апокарпний, вторинно мономерний (Eckardt, 1937); плід дрібний сухий веретеноподібний, псевдомономерний (майже мономерний) однонасінний, нерозривний або розкривається поздовжньою щілиною при повному дозріванні (Kubitzki, 1998c). За Spjut (1994), плід в *Typha* належить до сім'янки (cypsela) за наявністю позаматочкових структур у вигляді пучка волосків; зав'язь з одною звисаючою насіниною, на ніжці, яка видовжується після цвітіння, з кільцем волосків, оплодень плівчастий, двошаровий (ендокарпій з потовщеними оболонками), розкривається після опадання плоду у воду; плід мономерний, листянковий (проте маленький і горішкоподібний до розкривання (a follicle but tiny and achene-like before dehiscence), на довгій ніжці, оплодень двошаровий, внутрішній шар сформований з товстостінних клітин (Takhtajan, 2009).

Г.3. БАЗАЛЬНІ ЕУДІКОТИ

Клас Rosopsida: Базальні дводольні / Підклас RANUNCULIDAE

Berberidaceae Juss. (3/5) – плід мономерний малонасінний: ягода, мішечок або листянка. Плодолисток один, насінних зачатків від одного до багатьох, плацентація маргінальна або базальна (Loconte, 1993). Описані також аномальні конгенітально-синкарпні гінецеї у *Berberis vulgris*, але у типовому гінецеї плацента медіанна, плодолисток високо пельтатний (Leinfellner, 1956; Endress, 1995a).

У **Mahonia aquifolium* (Pursh) Nutt. (= *Berberis aquifolium* Pursh) плід ягодоподібний, з 1–18 насінинами всередині, у *Berberis* L. з 1–15 насінинами.

У *Gymnospermium odessanum* (DC.) Takht. плід тонкостінний, часто на пониклій плодоніжці, з 1–5 насінинами, з принасінниками, які частково експонуються назовні, плацентація базальна, поширення насінин міркекохорне. Такий плід називають коробочкою (Собко, Гапоненко, 1996; Гриценко, 2021; <https://redbook-ua.org/item/gymnospermium-odessanum/>), але ми дотримуємось такого визначення, що коробчастий плід є синкарпний або гемісинкарпний, тобто сформований з декількох плодолистків. Spjut (1994) назвав такий тип плоду з передчасним розкриванням й опаданням тонкого оплодня – гландіспермідіум (*glandispermidium*), коробчастий плід з короткоіснуючим оплоднем та збільшеними насінинами.

Насінини часто є арилатні (або з саркотестою, або елайосоною), забарвлені, часто орнітохорні, дозрівають голими на плодоложі або опадають після дозрівання. Для того, щоб не виділяти окремий тип плоду тільки для *Gymnospermium odessanum*, ми зараховуємо його до базового типу плоду багатонасінного монокарпію, як інших *Berberidaceae*.

Buxaceae* Dumort. (*Buxus sempervirens* L.) – суха локуліцидна коробочка, верхня, з вільними неопадними розведеними стилодіями, розкривається на дволопатевої стулки, ендокарпій хрящуватий, огортає насінини та сприяє раптовому розкриванню плоду; плодолистків 3, рідко 2-4, плацентація центрально-кутова, насінних зачатків по 2 у гнізді (Köhler, 2007). Проте, за іншими даними, у гнізді по 2 звисаючих насінних зачатка, прикріплених внизу симплікатної зони, одразу над синасцидіатною зоною (Balthazar, Endress, 2002). На зав'язі між стилодіями формуються три нектарники, можливо, аналоги септальним нектарникам однодольних рослин (Daumann, 1970). Насінини з карункулою, поширюються мурахами та іншими агентами: краплинами дощу (на дальні відстані) або балістохорно, при раптовому розкриванні плоду (на близькі відстані).

Ceratophyllaceae Gray (*Ceratophyllum*, 4 види) – одногорішок голий (*achene*), зав'язь верхня, одногніздна, стовпчик (стилодій) неопадний, міцний, шилоподібний, насінний зачаток один, звисаючий, плацентація апікально-

вентральна (Les, 1993). Плодолисток високо асцидіатний, так що вентральний шов з'являється лише у стилодії, насінний зачаток ортотропний, мікропіле скероване донизу (Endress, 1994b). Плодик еліптичний, гладенький або з двома-трьома виростами, шипиками, крилатий або безкрилий. Поширюються птахами на далекі відстані, а водою лише на середній або короткій відстані. При проростанні плід розділяється на дві стулки. Розміри і рельєфність плоду використовується в таксономії роду.

Menispermaceae* Juss. (1/2; *Menispermum canadense* L., *M. dahuricum* DC.) Кохно та ін., 2002; Mosyakin, 2013) – збірна кістянка. Насінних зачатків 2 у плодику, вентральних, з них лише один розвивається у насініну, плодолистків три, вільних. Квітки роздільностатеві. Ендокарпій (кісточка) з дорзальним ребром, гребінчастий виріст ендокарпу (condyle) від ниркоподібного до пластинчастого, має діагностичну цінність для родів. Плоди червоні або чорні, поширюються птахами (Kessler, 1993b).

Nelumbonaceae* A.Rich. (*Nelumbo nucifera* Gaertn.) – занурений багатогорішок; плодолистків 3-20, вільних, занурених кожен окремо в обернутоконічне квітколоже, сформоване з губчастою паренхіми, плодики сферичні або еліптичні, з приймочкою і коротким стовпчиком, насінний зачаток один, апікально-вентральний, звисаючий. Насінна шкірка зростається з оплоднем і дерев'яніє, плодоложе збільшується при плоді, висихає і дерев'яніє (Williamsom, Schneider, 1993). Дозрілий плід опадає з плодоніжки і плаває у воді з плодовими порожнинами догори. Плодики відокремлюються від плодоложа і також можуть плавати тривалий час.

Papaveraceae Juss. (9/36, incl. Нуресоасеае, 1/1 та Fumariaceae, 3/15) – переважно верхня паракарпна (одногніздна) суха розкривна коробочка, з сидячою приймочкою (*Eschscholzia*, *Papaver*, *Roemeria*) або з вільними/зрослими стилодіями; плодолистків 2 (*Chelidonium*, *Eschscholzia*, *Glaucium*, Нуресоасеае та Fumariaceae) або до 20 (решта родів), багатонасінних (Kadereit, 1993). Іноді плід нерозкривний або членистий. Плаценти сусідніх плодолистків зростаються між собою і випинаються до

центру зав'язі. У представників з сидячою приймочкою (або з коротким стовпчиком) приймочка лопатева, з комісуральними лопатями (розміщені над плацентами, тобто між плодолистками), в інших випадках приймочкові лопаті карінальні (між плацентами).

У Fumariaceae стовпчик опадний, насінин небагато, з елайосоною, поширюються мураками, тоді коробочка розкривається вибухово. Плодолистків 2, плід коробочка або члениста коробочка (lomentum) (Lidén, 1993). Для більшості Papaveraceae і Fumariaceae Спют наводить різновид коробчастого плоду цератій, особливістю якого є розшарування опадня при розкриванні або відокремлення рамки і плацент від центральної колонки і стулок (Spjut, 1994).

А. Коробочка верхня розкривна – (Papaveraceae s.str. та *Corydalis*, *Dicentra spectabilis* (L.) Lem. з Fumariaceae.

Коробочка лінійна (*Chelidonium*, *Glaucium*, *Eschscholzia*, *Roemeria*), овальна або сферична в решти родів. Насінини численні, часто є арилус, строфіоль або карункула (*Chelidonium*). Розкривання коробочки акропетальне, базипетальне або латеральне, повне або неповне у різному ступені; стулки опадні (*Chelidonium*), або закручуються, іноді розкривання вибухове (*Eschscholzia*), розкривання ксерогазійне, стовпчик неопадний, залишається разом з рамкою, плаценти інтрузивні (Kadereit, 1993; Brückner, 2000). У *Papaver* (більшість видів) коробочка розкривається базипетальними півкруглими отворами або стулками під приймочкою, залишається рамка з плацентами та приймочкою, іноді коробочка нерозкривна (*P. somniferum*). У *Roemeria* коробочка розкривається базипетальними стулками від 1/2 до 2/3 довжини. У *Roemeria* та *Glaucium* коробочка розкривається невеликою або дуже вузькою щілиною, насінини залишаються у плоді поки він не зігніє. У *Glaucium* порожнина зав'язі заповнена губчастою тканиною плаценти.

Б. Коробочка члениста – для *Hypocistis pendulum* L. наводять членистий плід – bilomentum, який можна перекласти як члениста стручкоподібна коробочка (Lidén, 1993; Spjut, 1994; Brückner, 2000). Насінин небагато.

В. Горіх – однонасінний нерозкривний плід з твердим оплоднем, з двома апікальними порами у *Fumaria* (6 spp), розноситься мірмекохорно (Lidén, 1993; Brückner, 2000).

Platanaceae* T.Lestib. (*Platanus* L. – 3 види) – плід можна описати як збірний багатогорішок у кулястому суплідді: плодолистків 3–8 у 2–3 колах, вільних, з неповністю зрослими угорі краями, зав'язь верхня, насінних зачатків 1(2) у плодолистку, підвішаних, стилодій довгий. Плодики голі, оточені довгими волосками (Kubitzki, 1993c). Квітки з рудиментарною оцвітиною, одностатеві, зібрані у кулясте суцвіття / супліддя (Balthazar, Schoenenberger, 2009).

Ranunculaceae Juss. (25/179) – плоди апокарпні (за виключенням роду *Nigella*), верхні; плодики одно-багатонасінні, розкривні або нерозкривні, сидячі або нанижках. В багатонасінних плодолистках плацентація маргінальна, якщо насінний зачаток один в зав'язі, то, як правило, медіанний; плодолистки пельтатні, плацентація U-подібна за походженням (Tamura, Vogel, 1993). Ягодоподібні плоди формуються в багатьох лініях родини світової флори з листянковими або горішковими представниками.

А. Багатогорішок ациклічний, непокритий або з покривом (*Hepatica nobilis* Schreb.) – більшість родів і видів (14/124): *Adonis*, *Anemone*, *Atragene*, *Batrachium*, *Buschia*, *Callianthemum*, *Ceratocephala*, *Clematis*, *Ficaria*, *Hepatica*, *Myosurus*, *Pulsatilla*, *Ranunculus*, *Thalictrum*. Насінина часто звисаюча. Іноді насінних зачатків 2, тоді лише один з них фертильний. Горішки з довгим або коротким неопадним стилодієм, ("achene with a beak"), іноді ниткоподібним (*Clematis*, *Pulsatilla*) (Tamura, Vogel, 1993). У *Myosurus minimus* L. квітколоже у плоді сильно видовжується (як мишачий хвіст), горішки численні.

Б. Багатолистянка непокрита або з покривом із оцвітини, розкривається вентрально – у 9 родах (49 видів):

1. Спіральна, полімерна гола, плодиків декілька або багато (більше 10) (5 видів) – *Caltha*, *Trollius*.

2. Ізомерна або олігомерна циклічна (3-5-членна, переважно трилистянка або п'ятилистянка) з покривом (напр. *Aconitum nemorosum*) або гола (напр. *Aquilegia vulgaris*) (38 видів з родів *Aconitum*, *Aquilegia*, *Cimicifuga*, *Delphinium*, *Helleborus*, *Isopyrum*). Часто плодолистки в основі дещо зрослі.

3. Синкарпна олігомерна листянка, розкривається вентрально у верхній частині у *Nigella* (6 видів): "Follicles 2–10, partly to almost completely united to form a capsule" (Tamura, Vogel, 1993). Синкарпний гінецей формується в унікальний спосіб, без компітума, тобто плодолистки структурно зростаються між собою, але функціонують під час проростання пилових трубок як в апокарпному гінецеї, незалежно, нівелюючи головну перевагу синкарпії, компітум (Endress, 1982; Leins, Erbar, 2010). У *Nigella sativa* плодолистків буває різна кількість (2)3–6(17), насінин 20–60 у плоді (Pandey et al., 2024).

В. Багатонасінний монокарпій (6 видів) – однолистянка суха, гола, розкривається вентрально (*Consolida*, 5 видів) або соковита нерозкривна, чорного кольору, ягодоподібна (*Actaea spicata* L.) (мономерна апокарпна багатонасінна ягода: "fruit baccate single" (Tamura, Vogel, 1993).

Базальні справжні еудікоти, суперрозиди.

Порядок Saxifragales

Altingiaceae* Horan. (*Liquidambar styraciflua* L.). - димерна коробочка, нижня, багатонасінна, здерев'яніла, насінних зачатків 20-30 у гнізді, проте насінин у плоді декілька, крилатих. Квітки голі, одностатеві, зібрані у кулясте суцвіття /супліддя (Endress, 1993b). Плоди щільно розміщені у суплідді, тонкостінні, мають внутрішній палісадний механічний шар оплодня і паренхімні зовнішні шари; спосіб розкривання плоду не вказаний (Ickert-Bond et al., 2005). Коробочка септицидна (Watson, Dallwitz, 1992 onwards).

Cercidiphyllaceae* Engl. (*Cercidiphyllum japonicum* Sieb. et Zucc. ex J.J.Hoffm. & J.H.Schult.bis, за Кохно та ін., 2002) – листянка, тонкостінна,

суха, розкривається вздовж вентрального шва, а також по дорзальній жилці апікально на 1/4 довжини. Насінини дрібні, з довгим халазальним крилом, в якому провідний пучок формує петлю (Endress, Igersheim, 1999). Плодолисток один, плікатний (кондуплікатний), квітки одностатеві, голі. Насінних зачатків 15-30, розміщені дворядно вздовж вентрального шва (Leinfellner, 1969a; Endress, 1993a).

Crassulaceae J.St.-Hil. (10/48 за Федорончук, 2023б) – ізомерна багатолистянка, квітки часто (3-4)5–6(7-12)-мерні, плодики з вентральним розкриванням, багатонасінні; плодолистки вільні або дещо зрослі в основі, мають нектарну дорзальну лусочку, іноді на ніжках (Thiede, Eggli, 2007). Є думка, яка ґрунтується на молекулярних даних, що апокарпія в цій родині є вторинною (Soltis et al., 2003). Плоди найчастіше розкриваються повністю і ксерохазією, але гігрохазія наявна зрідка (напр. в *Sedum acre*). Іноді розкривання плоду зворотнє. Листянки переважно багатонасінні. Листянки прямостоячі (ортокарпічні) або радіально відхилені, кіфокарпічні (kyphocarpic), що полегшує рознесення насінин краплинами дощу (Thiede, Eggli, 2007).

Grossulariaceae DC. (*Ribes* L., 9 видів за Федорончук, 2023б) – нижня димерна соковита ягода з паріетальними інтрузивними плацентами, увінчана неопадною оцвітиною, вкрита волосками або щетинками і восковим шаром; насінин багато, вкритих ослизненою тестюю (міксотестюю) і твердим внутрішнім шаром насінної шкірки (Weigend, 2007).

Haloragaceae R.Br. (*Myriophyllum* Ponted. ex L., 3 види за Федорончук, 2023б) – нижній схізокарпій, розпадається септицидно на 4 (рідко 2) одонасінних фрагменти; плодолистків 4, рідко 2, стилодії вільні, в основі мають потовщення, зав'язь 4-гніздна, але перегородки зав'язі наявні тільки внизу або редуковані, насінних зачатків 1-2 в гнізді, але якщо їх 2, то один абортуються на ранніх стадіях розвитку (Kubitzki, 2007). Екзокарпій рельєфний, шипикуватий або крилатий. Мерикарпії ("кісточки", pyrenes) поширюються водою, рибами або льодоходом.

Hamamelidaceae* R.Br. (2/3, *Hamamelis* L., *Parrotia* C.A. Mey.).

коробочка синкарпна димерна, розкривається раптово через вигинання товстого кісткоподібного ендокарпу і з силою викидаючи дуже тверді чорні насінини на відстань у декілька метрів. Екзокарпій шкірястий. Форма плоду і насінини дуже одноманітна в родині. Насінний зачаток один у кожному гнізді, звисаючий; стилодії вільні (Endress, 1993b). Зав'язь напівнижня у *Hamamelis* L. і на 1/4 нижня у *Parrotia*. Розміщення щілин розкривання коробочки не наведене, але на ілюстрації поперечного зрізу через плід видно, що розкривання є дорзовентральне (http://www.plantillustrations.org/ILLUSTRATIONS_FULL_SIZE_/70579.jpg?x=33&y=39).

Paeoniaceae Raf. (1/6) – багатolistянка ациклічна, плодиків 2–8(15), товстостінних, з короткими стилодіями; насінини саркотестальні, часто червоні або чорні, орнітохорні (Tamura, 2007).

Saxifragaceae Juss. (6/24, за Федорончук, 2023б) – коробочка або багатolistянка, суха, розкривається вздовж вентральних швів плодолистків, напівнижня або нижня. Плодолистків 2(3), принаймні частково зрослих між собою, стилодії вільні, плацентація центрально-кутова або паріетальна, насінні зачатки численні (Soltis, 2007). Положення зав'язі в родині дуже мінливе, навіть в роді *Saxifraga* є всі варіанти, це неодноразово обговорювалось у зв'язку з вторинною епігінією або зміною пропорцій зав'язі вище і нижче приростання гіпантію (Kuzoff et al. 2001; Soltis, Hufford 2002). Верхня або майже верхня зав'язь в родині вважається вторинно верхнею або несправжньо-верхнею (pseudosuperior), яка розвивається в онтогенезі так само, як нижня зав'язь (Soltis, 2007). Коробочка *Chrysosplenium* розкривається зверху, так що насінини вимиваються краплинами дощу (erect capsule, which functions as a splash-cup). У *Chrysosplenium* плацентація паріетальна, зав'язь одногніздна, помітна гемісимплікатна зона (Ronse De Craene et al., 1998: fig. 34). А.Енгле́р (Engler, 1891) характеризував плоди у всіх Saxifragaceae як коробчасті, що пропонується також зробити в нашій роботі, оскільки немає чіткої межі між

коробчастими і листянковими плодами, а плодолистки є принаймні частково зрослими і з нижньою зав'язю, що не характерно для апокарпних плодів. Так, коробочка синкарпна або гемісинкарпна (**Heuchera sanguinea* Engelm.), напівнижня або нижня, розкривається вентрально вище рівня відокремлення плодолистків (*Chrysosplenium*), або між стилодіями (*Saxifraga* р.р., *Micranthes*) (Gornall, 2016). Плодолистки майже вільні у **Astilbe chinensis* (Maxim.) Franch., Sav., **Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch. та у видів *Saxifraga*.

Г.4. РОЗИДИ (Клас Rosopsida підклас Rosidae)

Vitaceae* Juss. (3/13) – ягода верхня (uva), синкарпна, димерна, непокрита, м'ясиста (Каден, 1965); насінин 1–4 (Takhtajan, 2009). Насінні зачатки по два у плодолистку, розташовані біля основи зав'язі в симплікатній зоні (Ickert-Bond et al., 2014).

1. Група порядків фабіди (fabid sub-clade)

Zygophyllaceae R. Br. (*Zygophyllum fabago* L.) – синкарпна верхня п'ятичленна коробочка, гола, розкривається дорзівентральнолатерально, з колонкою, яка поділяється на 5 тяжів, сформованих з вентральних пучків плодолистків; стулки коробочки відокремлюються і опадають (Каден, 1965). Плід — локуліцидна коробочка (Sheahan, 2007) з 4–5 гніздами (Hussein et al., 2009).

1.1. Клада з азотфіксацією (Nitrogen-fixing clade)

Betulaceae Gray (6/21) – нижній синкарпний димерний плід (Каден, 1965). Зав'язь двогніздна, з однонасінними гніздами; обидва насінні зачатки формуються на передніх перегородках, поруч із приквіткою (Eichler, 1878). Насінні зачатки центрально-кутові, повислі (Kubitzki, 1993a).

Серед плодів Betulaceae виділяються:

А. Крилатка – сухий крилатий плід (*Betula* L., *Alnus* Mill., в т.ч. *Duschekia* Opiz) (Каден, 1965). Він також має назву *achenosonum*, як у *Humulus* (Spjut, 1994). Плід дрібний, сплюснений, крилатий з боків, без обгортки з приквіткових листків (Takhtajan, 2009).

Б. У *Corylus* L. (Каден, 1965) горіх з плюскою (купулою). Його також називають діклезіум – однонасінний плід, вкритий неопадною і збільшеною оцвітиною (Spjut, 1994), або великий горіх, огорнутий листкоподібною обгорткою зі зрослих приквіток і приквіточок (Takhtajan, 2009).

В. Несправжня крилатка (*Pseudosamara*) – крилатий плід-антокарпій у *Carpinus* L. та *Ostrya* Scop. (Spjut, 1994). Цей плід описують як невеликий горіх, в пазусі великого трилопатевого або крупнозубчастого приквіткового листка (*Carpinus*) або огорнутий у трубчасту чи здуту обгортку (*Ostrya*) (Takhtajan, 2009).

Begoniaceae* C. Agardh (*Begonia* L., принаймні 7 культивованих видів) (Ануфрієва, 2013) – нижня локуліцидна коробочка; гінецей з (2)–3–(6) плодолистків, насінні зачатки численні (Eichler, 1878; Takhtajan, 2009). Плацентація парістальна (Ickert-Bond et al., 2014).

Cannabaceae Martinov (2/4) – верхня димерня паракарпня суха кістянка, огорнута простою оцвітиною (Каден, 1965). У *Humulus* плід називають складний горішок (*achenosonum*) – супліддя з нерозкривни плодів, вкритих лусками і розміщених у вигляді шишки (Spjut, 1994). У *Humulus* L. плід розглядають як сім'янку, а у *Cannabis* L. – як горішок (Екофлора..., 2004).

Celtidaceae* Endl. [*Cannabaceae sensu* APG IV (2016)] (*Celtis* L., 4 spp.) – кістянка, одно-двогніздна, непокрита (Екофлора..., 2004). Плід більш-менш кулястий, кістянковий, з сильно здерев'янілим ендокарпом, який має товстостінні клітини (Takhtajan, 2009). Гінецей димерний однонасінний (Eichler, 1878).

Cucurbitaceae Juss. (12/17) – нижній паракарпний тримерний м'ясистий плід гарбузина (перо) або ягода (*Bryonia* L.) (Каден, 1965); плоди

ягодоподібні (Екофлора., 2010), рідше суха або м'ясиста коробочка (Takhtajan, 2009). Гарбузину розглядають як твердостінну ягоду із затверділим зовнішнім шаром оплодня. У *Ecballium elaterium* (L.) A. Rich. плід – це піксидій (pyxidium) – коробчастий плід, що розкривається однією порою або кришечкою (Spjut, 1994). Плід в *Echinocystis lobata** (Michx.) Torr., A. Gray можна розглядати як м'ясисту коробочку з чотирма насінинами, що розкриваються з чотирма короткими клапанами (рис. 1 А, В). Зав'язь у *Cucurbita** L. 2–5-членна, у *Ecballium*, *Bryonia*, *Cucumis** L. тричленна; і двочленна в *Echinocystis lobata*, з плацентарними виростами довкола насінин, рясно оточеними провідними пучками. У *Sicyos angulatus** L. зав'язь одногніздна однонасінна, насінина повисла, з 3–5 приймочками, що являють собою верхівки плодолистків (Eichler, 1878). Плацентація у всіх видів паріетальна, у *Ecballium* та *Sicyos* зав'язь вкрита шипиками, в які входить провідний пучок, який підтверджує, що це є емергенці, а не епідермальні трихоми (Puri, 1954).

Elaeagnaceae Juss. (3/4) – сфалерокарпій (sphalerocarpium) (Каден, 1965), сформований з одного плодолистка, який оточений трубчастим гіпантієм, однонасінний (у *Hippophae* L. та *Shepherdia** Nutt. насінини дві, розміщені на базальній плаценті на одному з країв плодолистка). Стінка плоду стає тонкою і перетинчастою, в той час як гіпантій стає соковитим і забарвленим (Mangla et al., 2013). В *Elaeagnus** L. гіпантій стає більш-менш соковитим, з більш-менш лігніфікованою внутрішньою зоною, яка нагадує кісточку (putamen). Таким чином, сфалерокарпій розглядається як однонасінний монокарпій, огорнутий соковитим гіпантієм, який імітує нижню зав'язь. Це нагадує плід амальтею в роді *Alchemilla* (Каден, 1965). Spjut (1994) називав такий плід псевдокістянка (pseudodrupe): "антокарпій з оплоднем, огорнутим соковитим екзокарпієм". Плід горішок, огорнутий неопадною основою борошнистої або соковитої трубчастої чашечки (Takhtajan, 2009).

Fabaceae Lindl. (69/379–430) (Федорончук, 2018а, 2018б; Федорончук, Мосякін, 2018) – біб (pod, legume), верхній багатонасінний монокарпій (Каден, 1965; Roth, 1977; Pijl, 1982). Плодолистки пельтатні (Leinfellner, 1969b). За Каден (1965), біб може бути:

- двостулковий, з дорзивентральним розкриванням, вкритий (більшість родів і видів Fabaceae), або непокритий, голий (*Ononis* L.);
- поперечно-септований, покритий, з дорзи-вентральним розкриванням (*Faba* Mill., *Phaseolus* L.);
- нерозкривний, голий (*Gleditsia* L.);
- листянковий, огорнутий, з вентральним розкриванням (багато видів *Trifolium* Tourn. ex L., крім перелічених нижче); вентральне розкривання повільне, часто неповне або повністю загальмоване (Roth, 1977);
- огорнутий, розкривається поперечною щілиною (*Trifolium alpestre* L., *T. borysthenticum* Grum., *T. incarnatum** L., *T. pratense* L., *T. rubens* L.);
- мішечкоподібний, огорнутий, неправильно розривається (*Trifolium arvense* L., *T. campestre* Schreb., *T. dubium* Sibth., *T. aureum* Pollich);
- членистий біб (loment), покритий (*Coronilla* L., *Securigera* DC., *Hedysarum* L., *Hippocrepis* L., *Ornithopus* L.);
- горішкоподібний, нерозкривний, покритий (*Amorpha* L., *Glycyrrhiza echinata* L., *Medicago lupulina* L., *Melilotus* L., *Onobrychis* Mill.), або огорнутий (*Anthyllis* L.) (Каден, 1965). *Trigonella coerulea* (L.) Ser. та *T. spicata* Sibth., Smith. мають 1-мало-насінний нерозкривний біб, а інші види *Trigonella* L. та *Medicago* L. мають ледве розкривний (hardly dehiscent) або спірально скручений біб (helicoid pod) (Roth, 1977);
- несправжньо-двогніздний, покритий біб (*Astragalus* L., *Oxytropis* DC.), з поздовжньою несправжньо перегородкою різного походження: з вентральних країв або з дорзального ребра плодолистка (Baum-Leinfellner, 1948; Roth, 1977). Плід розкривається вентрально (*A. dasyanthus* Pall., *O. pilosa* (L.) DC.), дорзи-вентрально (*A. albicaulis* DC., *A. arenarius* L., *A. contortuplicatus* L.),

неповністю дорзи-вентрально (інші види *Astragalus* та *Oxytropis*), дорзально (*A. testiculatus* Pall.) або нерозкритий (*A. glycyphyllos* L.);

- намистоподібний, м'ясистий (*Sophora* L.) (Визначник..., 1965).

Fagaceae Dumort. (3/18) – однонасінний синкарпний нижній нерозкритий плід з купулою (плюскою) (Каден, 1965). Зав'язь нижня тричленна (рідше з 6-12 плодолистків), з двома звисаючими насінними зачатками у кожному гнізді (Eichler, 1878). У *Quercus* L. плід має назву жолудь (glans); в *Castanea** Mill. і *Fagus* L. – плід тримозум (Spjut, 1994) або однонасінний горіх, огорнутий купулою (Takhtajan, 2009). У *Castanea** купула охоплює один або декілька плодів; у *Fagus* купула розкривна, чотирилопатева, містить (1)2–4 плоди; тоді як у *Quercus* купула відкрита, цілісна, містить лише один плід (Takhtajan, 2009).

Juglandaceae* DC. ex Perleb (3/10) – нижній однонасінний синкарпний плід. У *Juglans* L. плід — нижня синкарпна суха кістянка або псевдокістянка (Spjut, 1994). Його також описують як великий кістяноподібний горіх з оболонкою (Stone, 1993); приквітка і чашечка зрослі із зав'яззю до її верхівки і формують додаткову оболонку (husk); оболонка не розкривається або частково розкривається (Manning, 1978). У *Carya* Nutt. оболонка розшаровується, складається лише з приквітки (involucre) (Manning, 1978). Такий плід визначається як трима – антокарпний плід з активним (що розщеплюється) гіпантієм (Spjut, 1994). У *Pterocarya* Kunth плід — крилатий горішок із двома крилами приквіткового походження, прикріпленими до плоду (Manning, 1978). За Spjut (1994), це несправжня крилатка (pseudosamara) — крилатий плід-антокарпій, крила якого утворені зрослими частинами плоду, оцвітиною або приквітками. Гінецей складається з двох об'єднаних плодолистків, нижня зав'язь, двогніздна внизу та одnogніздна зверху, насінний зачаток один, прямостоячий (Leroy, 1955). Плацентація видозмінена центрально-кутова (Manning, 1978).

Moraceae Gaudich. (4/5) – плоди одоннасинні, дрібні, зібрані у супліддя-ценосому різної форми (Engler, 1889c). Spjut (1994) розрізняв у родині різні типи плодів:

(a) несправжня кістянка (pseudodrupe), антокарпій з недиференційованим затверділим оплоднем, оточеним соковитим або хрящуватим екзокарпієм;

(b) сорозис (sorus) - *Maclura* Nutt., *Morus* L.;

(c) сіконій (syconium) - *Ficus* L.;

(d) тримозум (trymosum) (*Broussonetia* L'Hér. ex Vent.) – супліддя (infructescence) огорнуте приквітковими листками, які розгортаються при дозріванні для вивільнення окремих плодів.

Плід у *Moraceae* складний, кістянка або горішок, з'єднані у ягодоподібне супліддя або занурені у соковиту вісь (*Ficus*); у *Morus* – несправжня кістянка (Екофлора., 2004). Плід сім'янка або кістянкоподібний (розкритий або нерозкритий), вільний або прирослий до оцвітини, часто формує кістянкоподібну цілісну структуру з неопадною оцвітиною або з соковитим ложом суцвіття (Berg et al., 2006). Плід кістянкоподібний, іноді з розкритим екзокарпієм, зав'язь одногніздна або рідше двогніздна (Takhtajan, 2009). У *Morus* плід верхня сім'янка, огорнута соковитою оцвітиною; у *Broussonetia* – розкривна кістянка, ендокарпій вибухово викидається з плоду (the endocarp body is ejected from the fruit) (Berg et al., 2006). У *Maclura* справжній плід це кістянка, огорнута соковитим перигонієм, зав'язь мономерна з неопадним стовпчиком, насінини апікальна (Arab et al., 2019).

Myricaceae Rich. ex Kunth. (*Myrica gale* L.) – несправжня кістянка (pseudodrupe) (Spjut, 1994). Плодолистків 2–3, насіниний зачаток базальний, стінка зав'язі утворюється в результаті інтеркалярного росту над і під прикріпленими брактеолями (Macdonald, Sattler, 1973). У *Myrica gale* зав'язь на момент цвітіння є верхньою і стає нижньою завдяки інтеркалярному росту після запилення (Spjut, 1994). Зав'язь більш-менш нижня, одногніздна, з

одним базальним прямостоячим насінним зачатком. Плід кістянка або майже горішок, іноді огорнутий неопадними зрослими приквітками (Takhtajan, 2009).

Polygalaceae Hoffmanns., Link (*Polygala* L., 15 spp.) – синкарпна, верхня, димерна коробочка з неопадною чашечкою, дорзівентрально розкривається (Каден, 1965). Зазвичай це локуліцидна коробочка, однак у *Polygala vulgaris* L. плід розглядався як однонасінний мішечок, який розкривається після падіння на землю (Spjut, 1994). У *Polygala* зав'язь складається лише з синасцидіатної зони; насінний зачаток апікальний і медіанний, а плацентація центрально-кутова (Leinfellner, 1972). Коробочка перетинчаста або плід псевдомономерний; насінний зачаток один у гнізді, звисає з даху зав'язі, де перегородка і стінка сходяться; плацентація (з огляду на васкулярну анатомію) є парієтальною (Eriksen, Persson, 2007).

Rhamnaceae Juss. (5/13) – кістянка синкарпна, верхня, 2–3-членна, непокрита (*Rhamnus* L., *Frangula* Mill., *Ziziphus** Mill.) (Каден, 1965). У *Ceanothus** L. плід коккарій (coccarium) – схізокарпій, що розділяється на три однонасінні розкривні плодики (Spjut, 1994). З іншого боку, Medan, Schirarend (2004) розглядали його як вибухову, напівнижню, 3–4-гнізду коробочку з однонасінними гніздами. У *Paliurus spina-christi* Mill., як видно з table 43 vol. 1 у Гертнера (Gaertner, 1788) та рис. 1 табл. 1 у Brongniart (1826), плід напівнижній 2–3-насінний піренарій, з 2–3 гніздами; насінина базальна і прямостояча; крило прикріплюється вище середньої висоти зав'язі. Плід у *P. spina-christi* – яблуко, дископодібне, вдавнено-кулясте, оточене широким горизонтальним крилом із хвилястою поверхнею (Bojňanský, Fargašová, 2007). Положення зав'язі у Rhamnaceae змінюється через активність інтеркалярної меристеми, яка утворює гінеціальний або перигінний гіпантій (Basso-Alves et al., 2023).

Rosaceae Juss. (54/371 + близько 120 культивованих видів) (Федорончук, 2017; 2022г) – плоди різноманітні: збірні плоди (багатогорішок, цинародій, багатокістянка, п'ятилистянка), однонасінні

плоди (амальтея та кістянка; амальтея може бути також димерною) або нижній багатонасінний піренарій (яблуко) (Каден, 1965; 1968). Схоже, що еволюція плодів Rosaceae відбувалася від сухих збірних плодів (тобто багатолистнки і багатогорішка) до кістянки і яблука, і незалежно також до багатокістянки (Xiang et al., 2017). Далі ми використовуємо класифікацію Кадена (1965) з доповненнями інших авторів:

А. Багатогорішок (Achenetum, achenecetum, multi-nucula) може бути:

(а) ациклічний покритий (*Comarum* L., *Geum* L., *Potentilla* L., *Dryas* L.),

(б) циклічний покритий, малогорішок (раусінукула) (e.g., *Filipendula* Mill.). У *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. зав'язь складається з 5–9 плодолистків, а в *F. vulgaris* Moench. з 10–12 і більше плодолистків (Eichler, 1878). У *Holodiscus** (K. Koch) Maxim. плід - покритий п'ятигорішок (Каден, 1968). Плацентація базально (суб-базальна) у *Potentilla* (Eames, 1961).

Б. суничина (fragum) – ациклічний покритий багатогорішок на соковитому конічному плодоложі у *Fragaria* L. та *Potentilla indica** (Andrews) Th. Wolf, (Каден, 1968).

В. Цинародій (*Cynarrhodium*) – ациклічний багатогорішок, огорнутий соковитим гіпантієм у *Rosa* L.

Г. Амальтея (amaltaea) – дво- або одnogорішок, огорнутий гіпантієм:

(а) димерний у *Agrimonia* L., *Sanguisorba* L. (incl. *Poterium* L.);

(б) мономерний у *Alchemilla* L. (Каден, 1965).

За Eichler (1878), в *Agrimonia*, *Alchemilla* (incl. *Aphanes* L.), *Aremonia* Neck. ex Nestl., *Poterium*, *Sanguisorba* є 1–2(3) плодолистків. Плід в *Aphanes* та *Alchemilla* має переважно один плодолисток і розглядається нами як однонасінний плід.

Д. Багатокістянка (Drupetum, multi-drupe) буває ациклічна, покрита (*Rubus* L.) або олігомерна. Зокрема, у *Kerria* DC. плід - п'ятикістянка (Каден, 1968), плодики однонасінні (Eichler, 1878). У *Rhodotypos scandens* (Thunb.) Makino плід - покрита чотирикістянка (Каден, 1968) або плодиків 2–4, двонасінних (Eichler, 1878).

Е. Кістянка (однокістянка) (Drupe, uni-drupe) характерна для триби Amygdaleae DC.; вона буває соковита, гола (*Prunus* L., incl. *Cerasus* Mill. та *Padus* Mill.) або суха (*Prunus amygdalus* Batsch). У *Prinsepia** Royle кістянка покрита (Каден, 1968), насінних зачатків два, зазвичай один з них недорозвинутий (Eichler, 1878).

Ж. Багатолистянка типово пентамерна (penta-follicle, іноді tetra-follicle), циклічна, покрита, багатонасінна. Вона розкривається вентралью (більшість видів *Spiraea* L.), або дорзи-вентралью (*Physocarpus** (Cambess.) Raf., *Sorbaria** (Ser. ex DC.) A. Braun, *Spiraea chamaedryfolia* L., *S. salicifolia* L.) (Каден, 1968). У *Physocarpus*, *Spiraea*, та *Sibiraea** Maxim. плодолистки в основі зрослі та прирослі до гіпантію (Eames, 1961; Каден, 1968). У *Physocarpus* плодолистки на коротких ніжках, насінних зачатків 2–4, насінини нечисленні (Kalkman, 2004). В *Exochorda** Lindl. плід – гемісинкарпна пенталистянка з 1–2-насінними плодиками (Каден, 1968). В *Aruncus* Schaeff. плід – покрита трилистянка. У *Neillia** D. Don, плід – покрита одно-, дволистянка (Каден, 1968).

3. Яблуко (Pome) в трибі Maleae, :

1. Гемісинкарпне пентамерне (*Amelanchier* Medik., *Cydonia** Mill., *Malus* Mill., *Pyrus* L.) або олігомерне (e.g., *Sorbus* L.). У *Sorbus*, зав'язь частково приросла до гіпантію але в більшості інших родів триби повністю приросла (Eames, 1961). У *Cydonia*, *Malus*, та *Pyrus* "горішки" (кісточки) шкірясті, хрящуваті або пергаментні (Каден, 1968);

2. Псевдоапокарпне олігомерне (*Cotoneaster* Medik., *Mespilus* L., *Crataegus* L., крім *Crataegus curvisepala* Lindm. (= *C. rhipidophylla* var. *rhipidophylla*), та *C. monogyna*). Оскільки тканина плодолистків повністю здерев'яніла, плід слід розглядати як багатогорішок, занурений у соковитий гіпантій зі слабо зрослими плодолистками (weakly united carpels); апокарпія гінецея може бути вторинною (Каден, 1968);

3. Мономерне яблуко (*Crataegus curvisepala* (= *C. rhipidophylla* var. *rhipidophylla*), *C. monogyna* Jacq. (Каден, 1965), та у видів, які визнають у

флорі України *C. fallacina* Klok. (= *C. × kyrtostyla* nothovar. *kyrtostyla*) та *C. pseudokyrtostyla* Klok. (= *C. rhipidophylla* var. *rhipidophylla*) (Dvirna et al., 2021).

А.Ейхлер (Eichler, 1878) встановив, що 5 плодолистків є типовим варіантом гінецею для *Mespilus* L., *Cydonia** Mill., та *Pyrus* (іноді 4 плодолистка); *Cotoneaster* та *Amelanchier* мають 3–5 плодолистків, *Sorbus* має 2–3(4) плодолистка, а *Crataegus* має 1–5 плодолистків. Плодолистки часто двонасінні, іноді багатонасінні (*Cydonia*, *Chaenomeles* Lindl.) (Aldasoro et al., 2005), або однонасінні (*Amelanchier*) (Eichler, 1878).

Ulmaceae Mirb. (2/7) – крилатка (samara) в *Ulmus* L., однонасінний верхній синкарпний димерний і покритий плід з крилом (Каден, 1965); одно- або двогніздний (Spjut, 1994). У *Zelkova* Spach, гніздо одне, насінний зачаток один, повислий; плід сухий, зазвичай більш-менш здавлений крилаткоподібний (samaroid) або рідше напівкістянковий (subdrupaceous) (Takhtajan, 2009).

Urticaceae Juss. (2/11) – паракарпна, верхня, димерна кістянка, плід сухий і огорнутий (Каден, 1965). Сім'янка (або горішок) верхня, однонасінна, одногніздний (Екофлора., 2004). Плід горіхоподібний (Takhtajan, 2009). Гінецей псевдомономерний з одним базальним насінним зачатком (Eichler, 1878).

1.2 Клада COM (COM-clade)

Celastraceae R.Br. (*Celastrus scandens** L. та 10 видів *Euonymus* L. природної та культурної флори України) – синкарпна верхня, чотиричленна, покрита коробочка, розкривається дорзивентрально (Каден, 1965). В *Euonymus latifolius* (L.) Mill. зав'язь на 4/5 нижня, повністю синасцидіатна, з апікальними септами; плацента апікально-латеральна; насінних зачатків два в кожному гнізді, звисають (Matthews, Endress, 2005).

Elatinaceae Dumort. (*Elatine* L., 5 spp.) – верхня синкарпна покрита коробочка з септицидно-латеральним розкриванням (Каден, 1965; Sramkó et al., 2016):

(a) тетрамерна (*E. alsinastrum* L., *E. hungarica* Moesz, *E. hydropiper* L.);

(b) тримерна (*E. ambigua* Wight, *E. triandra* Schkuhr).

Коробочка септицидна (Spjut, 1994; Takhtajan, 2009). Гінецей синкарпний 2–5-гніздна з численними насінними зачатками на центрально-кутових плацентах (Takhtajan, 2009; Bonifácio, et al., 2023).

Euphorbiaceae Juss. (5/71) – регма (regma) (синкарпний, верхній, непокритий схізокарпій із септицидно-дорзальним і віконцевим розкриванням) (Каден, 1965):

(a) тримерний (*Acalypha australis** L., *Ricinus communis** L., *Chrozophora* Neck. ex Juss. і *Euphorbia* L.);

(b) димерний (*Mercurialis* L.).

Для *Euphorbia* було наведено септицидно-латерально-дорзальне розкривання, коли перегородки відокремлюються від колонки (Каден, 1965). Spjut (1994) позначив плоди Euphorbiaceae як cossarium (див. Rhamnaceae). Плід часто називають коробчастим схізокарпієм (а capsular schizocarp) із плодолистків (кокків), що еластично відходять від стійкої колумели; гнізда однонасінні (Takhtajan, 2009). Плід — коробочка (схізокарпій), яка раптово розкривається, розпадаючись на три однонасінні сегменти (кокки), центральна колонка залишається в центрі після розсіювання насінин (Webster, 2014). Плід — схізокарпій з розкривними мерикарпіями. Розрив тканин і відпадання стулок відбуваються між плодолистками на радіусах перегородок і вздовж дорзальної лінії, а також від центральної колонки (Gagliardi et al., 2014). Ми розглядаємо цей плід як коробчастий оскільки насінини поширюються голі, без оплодня.

Hypericaceae Juss. (*Hypericum* L., 15 spp.) – верхня тримерна геміпаракарпна покрита коробочка з септицидно-латеральним розкриванням

(Каден, 1965). Коробочка шкіряста, розщеплюється на 3–5 стулок (Екофлора., 2010).

Linaceae DC. ex Perleb (2/22 за Федорончук, 2024в) – верхня синкарпна покрита коробочка з септицидно-дорзивентральним розкриванням:

(а) пентамерна несправжньодесятигніздна (*Linum* L.);

(б) тетрамерна несправжньовосьмигніздна (*Radiola* Hill) (Каден, 1965).

Oxalidaceae R. Br. (2/7) – верхня синкарпна пентамерна покрита коробочка з дорзальним розкриванням (Каден, 1965).

Parnassiaceae Martinov [Celastraceae *sensu* APG IV (2016)] (*Parnassia palustris* L.) – верхня паракарпна покрита коробочка з неповним дорзальним розкриванням (Каден, 1965). Зав'язь синасцидіатна в онові і симплікатна на вищих рівнях, з неповними перегородками та без апікальних септ; плацентація парієтальна, опукло-дифузна вздовж більшої частини зав'язі і центрально-кутова в основі зав'язі; насінні зачатки численні (Matthews, Endress, 2005).

Passifloraceae* Juss. ex Roussel (*Passiflora** L., Мосякін (2013) наводить цю родину без вказівки на кількість видів) – амфісарка (amphisarcum), нерозкривний багатонасінний плід з лігніфіованим зовнішнім шаром оплодня і соковитим внутрішнім шаром (Sprjut, 1994). Плід не розкривається або розкривається неправильними тріщинами, ягодоподібний, на короткому гінофорі; соковита або тонкостінна ягода (Feuillet, MacDougal, 2007).

Phyllanthaceae Martinov (*Andrachne telephioides* L., *Flueggea suffruticosa** (Pall.) Baillon) – тримерна (2–6-мерна) верхня коробочка. Септицидна коробочка з двонасінними гніздами (Takhtajan, 2009). Плід розкривається вибухово (Gagliardi et al., 2014; Webster, 2014).

Salicaceae Mirb. (2/43) – верхня димерна паракарпна гола коробочка з дорзальним розкриванням (Каден, 1965). Гінець сформований з двох зрослих плодолистків (рідше з 3–4 плодолистків у деяких видів *Populus* L.).

Зав'язь одногнізна, сидяча або на короткому або довгому гінофорі; насінні зачатки численні рідко лише один у зав'язі (деякі види *Salix* L.). Коробочка розкривається 2–4 стулками (Takhtajan, 2009).

Violaceae Batsch (*Viola* L., близько 40 видів і декілька гібридогенних) (Екофлора..., 2010) – верхня тримерна паракарпна покрита коробочка з дорзальним розкриванням (Каден, 1965). Плацентація парістальна, зав'язь одногнізна з 1-багатьма насінними зачатками; коробочка локуліцидна, стулчаста (Takhtajan, 2009).

2. Група порядків Мальвіди (Malvid sub-clade)

Aceraceae Juss. (*Acer* L., 18 spp.) [Sapindaceae sensu APG IV (2016)] – плід двокрилатка (disamara), схізокарпний верхній димерний непокритий, з колонкою (Каден, 1965). Spjut (1994) назвав цей плід samarium – схізокарпним плодом з кількох нерозкривних крилатих мерикарпіїв (крилаток).

Anacardiaceae R. Br. (4/9) – синкарпна, верхня, суха кістянка. У *Cotinus coggygia* плід сім'янка з чубком (cypsela) (Spjut, 1994). Гінецей складається з трьох об'єднаних плодолистків, але два плодолистки представлені лише своїми стилодіями; зав'язь одногнізна, з одним насінним зачатком, плід зазвичай кістянка, псевдомономерний (Bachelier, Endress, 2009; Takhtajan, 2009). У *Cotinus* Mill., *Pistacia* L., *Rhus* L., *Toxicodendron** Mill. плід — одногнізда кістянка з одним апікальним і висячим або базальним і прямостоячим насінним зачатком в кожному плодолистку (Pell et al., 2010).

Brassicaceae Burnett (71/246) (Екофлора..., 2007) – стручок (silique, siliqua) та стручечок (silicle, silicula) – верхній паракарпний димерний плід, несправжньо-двогніздний, непокритий (в *Alyssum calycinum* L. плід покритий) (Каден, 1965). Порівняно з цератієм стручок має несправжню перетинку, яка розміщена між плацентами. У стручка довжина плоду перевищує ширину в 4 (Spjut, 1994) або 3 рази (Brückner, 2000). Розкривання

плоду переважно акропетальне, рідше базипетальне; стулки опадні (Brückner, 2000). Еволюція плоду Brassicaceae йшла від стулчастого стручка до горіхоподібного нерозкривного або членистого (biloment) плоду (Brückner, 2000). Трапляються явища гетерокарпії та гетероартрокарпії (неоднаковість члеників). Карпофор наявний у *Barbarea* R. Br., *Brassica* L., *Diplotaxis* DC., *Lunaria* L., *Pseudoarabidopsis toxophylla* (M. Bieb.) Al-Shehbaz, O'Kane, R.A. Price, та *Rorippa* Scop. У деяких Brassicaceae дистальна звужена частина зав'язі формує носик (Ільїнська, 2013). У *Cardamine* L. описаний вибуховий тургорний механізм розкривання (Roth, 1977). Морфологічна різноманітність плодів Brassicaceae флори України була детально вивчена (Ільїнська та ін., 2007; Ільїнська 2013а; 2013b; 2016).

Подаємо класифікацію плодів за Каденом (1965):

А. Стручок (Silique):

- (а) двостулковий з вікончастим розкриванням (більшість родів),
- (b) з вікончасто-членистим розкриванням (*Chorispora* R. Br. ex DC.),
- (с) членистий стручок (bilomentum) (*Raphanus raphanistrum* L.);
- (d) нерозкривний стручок (*Raphanus sativus* L.) (Каден, 1965).

Б. Стручечок (Silicle):

- (а) вікончасто розкривний, з двома варіантами пропорцій:

(1) широкоперетинчастий (latiseptate form) (*Alyssum* L., *Armoracia* G. Gaertn., B. Mey., Scherb., *Berteroa* DC., *Camelina* Crantz, *Draba* L., *Erophila* DC., *Lunaria* L., *Meniocus* Desv., *Rorippa amphibia* (L.) Besser, *R. austriaca* (Crantz) Besser, *R. brachycarpa* (C.A. Mey.) Hayek, *Schivereckia* Andr. ex DC.);

(2) вузькоперетинчастий (angustiseptate form) (*Capsella* Medik., *Hymenolobus* Nutt. ex Torr., A. Gray, *Lepidium* L., *Subularia* L., *Thlaspi* L.);

- (b) нерозкривний (*Cardaria* Desv.);

- (с) членистий (*Crambe* L., *Rapistrum* Crantz);

(d) горіхоподібний (e.g.: *Bunias* L., *Euclidium* R.Br., *Isatis* L., *Neslia* Desv.) (Каден, 1965). Однонасінний нерозкривний стручечок наявний у *Crambe*, *Rapistrum*, *Calepina* Adans., *Myagrum* L., *Clypeola* L., *Goldbachia* DC.,

Sobolewsia M.Bieb., *Coronopus* Zinn. (Визначник, 1965; Ільїнська 2013b). У *Cakile* Mill. плід має два однонасінні членики, часто нижній членник стерильний (Визначник, 1965). У *Biscutella laevigata* L. плід однонасінний (Eichler, 1878).

Capparaceae Juss. (*Capparis spinosa* var. *herbacea* (Willd.) Fici) – верхня паракарпна тримерна м'ясиста коробочка, розкривається неправильно. У *Capparis* L. плід амфісарка (amphisarcum) – багатонасінний хрящуватий нерозкривний плід, а в *C. spinosa* плід мішечок – маленький пухирчастий або грушеподібний тонкостінний плід, сформований більше ніж з одного плодолистка, одногніздний, часто роздутий, однонасінний, розкривний або нерозкривний (Spjut, 1994). Плід полімерний нерозкривний, ягода або амфісарка, з постгенітально-зрослими плацентами (Brückner, 2000). Плід коробочка, довгаста, ягодоподібна (Екофлора., 2007). Плодолистків 10–12, на довгому гінофорі, плід ягодоподібний (Eichler, 1878). Вважається, що число плодолистків у Capparaceae вторинно збільшилось порівняно з вихідним двочленним станом (Ronse Decraene, Smets, 1997).

Cistaceae Juss. (3/20) (Екофлора., 2010) – верхня паракарпна тримерна огонута коробочка, з дорзальним розкриванням (*Helianthemum* Mill.) (Каден, 1965). Зав'язь у Cistaceae 3–5-членна; плацентація парієтальна з неповними перегородками; плід локуліцидно розкривний (Eichler, 1878). У *Cistus* L. плодолистків 5–(6–12); у *Fumana* (Dunal) Spach (incl. *Fumanopsis* Pomel) насінин 6–9. Плаценти глибоко інтрузивні і тому здаються центрально-кутовими; чашолистки неопадні (Arrington, Kubitzki, 2003).

Cleomaceae Bercht., J. Presl (*Cleome* L., 3 spp.) – типовий цератій (ceratium) у *Cleome viscosa* L.: "коробчастий плід, який розкривається шляхом відокремлення або руйнування оплодня, зазвичай з неопадними рамкою, стовпчиком, парієтальними плацентами, які часто є твердими ("capsular fruit that opens by separation or break in the pericarp layers, usually the inner parts – replum, styles, parietal placentas – persistent and often setaceous, skeletal or partitional...") (Spjut, 1994). Плід видовжений, непокритий, багатонасінний

стручок з двома опадними стулками і насінинами, які кріпляться до рамки, яка апікально роздвоюється після опадання стулок (Brückner, 2000). Плід одногніздна багатонасінна стручкоподібна коробочка (Екофлора..., 2007; Ільїнська, 2014). Карпофор 4–8 см завдовжки, коробочка видовжена, розкривна у *Cleome houtteana** Schltdl.; проте в інших видів карпофор дуже короткий, коробочка нерозкривна. Плодолистків два, латеральних (Eichler, 1878).

Geraniaceae Juss. (3/32 за Федорончук, 2024в) – стеригма (sterigma) (синкарпний пентамерний верхній плід з покривом із чашечки); плацентація центрально-кутова; насінних зачатків по два у гнізді, але лише один розвивається у насініну (Leins, Erbar, 2010). В основі зав'язі є синасцидіатна зона, але більша частина зав'язі і стовпчика симплікатна, насінні зачатки розміщені один над одним (Endress, 2010c). Spjut (1994) назвав цей плід полашенарій (polachenarium, синонім ctemocarpium) – схізокарпний плід з частками, які залишаються прикріпленими до карпофору або колонки, розкривними або нерозкривними. Плід в *Geranium* розглядається як схізокарпій з п'яти однонасінних мерикарпіїв з довгим розтрумом (rostrum, awn), які відокремлюються від колонки (Deniz et al., 2018). Плід має неопадну колонку і п'ять стулок, які відокремлюються в акропетальному напрямку, насінини розносяться переважно без оплоддя, тому ми визначаємо цей плід як коробчастий. Плід Geraniaceae може розкриватися по-різному:

(a) півмісяцевими щілинами на неопадних стулках плоду (*Geranium collinum* Stephan, *G. linearilobum* DC, *G. palustre* L., *G. pratense* L., *G. sanguineum* L., *G. sibiricum* L., *G. silvaticum* L.);

(b) поперечно-кільцевою щілиною з опадними стулками (*Erodium* L'Her., *Pelargonium* L'Her. ex Aiton та інші види *Geranium* L.) (Каден, 1965).

У роді *Geranium* були описані три механізми викидання насінини у Yeo (1984) і перевизначені у Marcussen, Meseguer (2017):

(a) викидання насінин зі стулок "ballistic expulsion" або "seed-ejection type" (підрид *Geranium*);

(b) викидання монокарпів "forcible discharge" (підрид *Robertium*) або "carpel-projection type" (рострум і стулки поокремо відокремлюються від колонки), цей механізм розкладається разом з "inoperative type" (плід, який не розщеплюється) (sect. *Divaricata*);

(c) монокарпи з розтрумом відокремлюються від колонки (підрид *Erodioeae*) або "Erodium-type".

Hippocastanaceae* A. Rich. (*Aesculus* L., 7 spp.) [Sapindaceae sensu APG IV (2016)] – синкарпна верхня тримерна непокрита коробочка, дорзивентрально розкривається (Каден, 1965). Зав'язь складається із синасцидіатної та симплікатної зон (El Ottra et al., 2022).

Lythraceae J. St.-Hil. [*incl.* Lythraceae s. str., Punicaceae Bercht., J. Presl, Trapaceae Dumort.] (7/27) (Федорончук, 2023в) – плоди синкарпні, різняться у трьох колишніх родин, які були об'єднані у складі Lythraceae s. l.:

- У Lythraceae s. str. – верхня, димерна коробочка, вкрита гіпантієм, розкривається:

- а) недовершено септицидно-латерально (*Lythrum* L.);

- (б) недовершено дорзи-латерально (*Middendorfia* Trautv.);

- (c) неправильно розривається (*Peplis* L.) (Каден, 1965).

Зав'язь на гінофорі, двогніздна, з центрально-кутовими сферичною плацентою (Одінцова, 2008) коробочка септицидна (Graham, Graham, 2014).

- У *Punica* L. – плід нерівномірно розкривається коробочка з соковитим насінням і стійкою чашечкою; зав'язь нижня, з двома або, можливо, трьома концентричними завитками плодолистків; вісь плацентації, але внаслідок інвагінації вмістилища після приєднання плодолистків плаценти зовнішніх плодолистків зсуваються до стінки яєчника і таким чином стають пристінковими (Roth, 1977). Інші назви плодів *Punica* — гранатина (*balausta*) (Sprjut, 1994), або нижня багатонасінна нерозкривна ягода, увінчана неопадними чашолистками (Graham, Graham, 2014).

- У *Trapa* L. – напівнижня двошарова кістянка (Каден, 1965). Зав'язь двогніздна, насінні зачатки по одному в гнізді, звисають; плід

кістяноподібний, однонасінний, з 2–4 ріжками (Graham, Graham, 2014). Плід називається псевдокістянка або яблуко (Spjut, 1994). Внутрішні шари оплодня твердіші ніж внутрішні, представлені здерев'янілими волокнами (Toma et al., 2021).

Malvaceae Juss. (13/44) – плоди верхні, різноманітні, поділ плодів поданий за (Каден, 1965). Arces-Berazain, Ackerman (2017) вважають вихідним типом плоду для Malvaceae пентамерну коробочку.

А. Коробочка синкарпна пентамерна огорнута, з дорзи-вентральним розкриванням (*Gossypium** L., *Hibiscus** L.); локуліцидна коробочка (Spjut, 1994; Bayer, Kubitzki, 2003).

Б. Багатолистянка – циклічний синкарпний покритий плід, з доверщеним дорзи-вентральним розкриванням (*Abutilon* Mill.). В *Abutilon* плід збірна камера (samarium) (Spjut, 1994). Схізокарпій з багатонасінними мерикарпіями (до 8 насінин в кожному) в *Abutilon* частково розкривний і функціонує як коробчастий (Arces-Berazain, Ackerman, 2017). В *Abutilon* 8–14 мерикарпіїв, частково розкривних, вкриті чашечкою, насінин по 4–9 (Bayer, Kubitzki, 2003; Masullo et al., 2020).

В. Калачик (*Dieresilis*) – схізокарпій полімерний, огорнутий (*Malva* L. та близькі роди). У плоді *Malva* плід камарій (samarium) з відкритими мерикарпіями (оплодень не повністю вкриває насінину) (Spjut, 1994). Плід розглядається як збірний, сформований з бвгвтьох або принаймні з 5 сухих часток, розміщених колом (Екофлора., 2010). Розкривні мерикарпії характерні для триби Malveae J. Presl, в тому числі *Alcea* L., *Althaea* L., *Kitaibelia** Willd., *Lavatera* L., *Malope** L., *Malvella* Jaub., Spach., та *Sida* L. (Arces-Berazain, Ackerman, 2017; Masullo et al., 2020). У *Sida*, мерикарпіїв 7–12, частково розкривних, огорнутих чашечкою. однонасінних; розкривання мерикарпіїв незначне, не дає можливості насінині вивільнитися з плоду; тобто мерикарпії функціонують як діаспори (Masullo et al., 2020). У видів *Lavatera* L. (тепер *Malva thuringiaca* (L.) Vis. та *M. trimestris* (L.) Salisb.),

мерикарпії неповністю огортають насінину з боків (Bayer, Kubitzki, 2003), згори покриті розширеною у вигляді диска основою стовпчика.

Г. Схізокарпій з численних мерикарпіїв, розміщених неправильно-спіралью у вигляді головки (*Kitaibelia vinifolia** Willd та *Malope trifida** Cav.); розкритих або нерозкритих (Bayer, Kubitzki, 2003); або плід розглядається як багатогорішок (achenarium) (*Malope*) (Spjut, 1994).

Meliaceae* Juss. (*Melia azeradach* L.) – тонкостінна кістянка з 1-кількома однонасінними кісточками (Baillon, 1874). Кістянка 3–8-гніздна; ендокарпій (кісточка) товста, тверда, заглиблена в основі і на верхівці, гнізда (2)-насінні (Mabberley, 2010). Зав'язь 5-гніздна (іноді 6-гніздна), насінинних зачатків по 2 у гнізді, центрально-кутових (Eichler, 1878).

Myrtaceae* Juss. (*Myrtus communis* L.) – нижня тригніздна ягода, насінні зачатки численні, плацентація центрально-кутова (Eichler, 1878). Зав'язь одногніздна, плацентація парієтальна, але центрально-кутова в основі (Волгін, Степанова, 2001; Harthman et al., 2018).

Nitrariaceae Lindl. (*Nitraria schoberi* L.) – верхня синкарпна тримерна покрита кістянка (Каден, 1965; Hussein et al., 2009). У *Nitraria* L. плід однонасінний, з одним фертильним гніздом, 3-(6) членний (Takhtajan, 2009). Насінина повисла (Ronse Decraene, Smets, 1991). На межі синасцидіатної і симплікатної зон, один край кожного плодолистка несе латеральну плаценту з єдиним апікальним насінним зачатком; інші гнізда лишаються порожніми на час цвітіння (Bachelier et al., 2011).

Onagraceae Juss. (6/38) (Федорончук, 2023в) – плоди синкарпні нижні. Гінецей чотиригніздний, з синасцидіатною та симплікатною зонами (De Vos, 1981).

- Тетрамерна коробочка, розкривається дорзилатерально (Каден, 1965), тобто, за нашою класифікацією, дорзально-септифрагально (Одінцова, 2016; Одінцова, Клімович, 2017) – більшість родів;

- Двочленна суха кістянка (Каден 1965) – у *Circaea* L. У *C. lutetiana* L. гнізда однонасінні, оточені тонким здерев'янілим субепідермальним шаром

клітин (Fig. 1 C), а в *C. alpina* L. плід одногніздний, позаяк в *C. × intermedia* Ehrh. лише одне гніздо з двох фертильне.

Peganaceae Tiegh. ex Takht. [Nitrariaceae *sensu* APG IV (2016)] (*Peganum harmala* L.) – тримерна покрита коробочка з дорзи-вентральним розкриванням (Каден, 1965). Зав'язь тригніздна, плід коробочка (Hussein et al., 2009), локуліцідна коробочка (Takhtajan, 2009). Плацентація вважається центрально-кутовою, але на fig. 38 у Ronse Decraene et al. (1996) вона виглядає паріетальною. Гінецей синкарпний, зав'язь на короткому і міцному гінофорі, куляста, тригніздна, сильно дорзально-опукла, з апікальними септами і зануреними стовпчиком. Плаценти центрально-кутові латеральні, парні з бл. 10 насінними зачатками у кожному гнізді (Bachelier et al., 2011).

Resedaceae Martinov (*Reseda* L., 4 spp.) – верхня паракарпна тримерна покрита коробочка, неповністю-диз'юнктивно розкривна (Каден, 1965). Плід піксидій (pyxidium) – коробчастий плід, що розкривається на верхівці (Sprjut, 1994). За нашими сласними спостереженнями, коробочка розкривається апікально вздовж вентральних швів плодолистків, розміщених на неопадних стилодіях. Плацентація паріетальна, зав'язь одногніздна, з трипроменевою щілиною розкривання на верхівці (Arber, 1942).

Rutaceae Juss. (7/13) – плід синкарпний або гемісинкарпний, верхній, однак упродовж розвитку гінецей спостерігаються апокарпні і синкарпні патерни. Зав'язь складається із синасцидіатної та симплікатної зон (El Ottra et al., 2022). Родина дуже різноманітна за будовою гінецею і плоду (Appelhans et al., 2021; Paschoalini et al., 2022):

А. П'ятилистянка гемісинкарпна верхня покрита, вентрально розкривна (*Dictamnus* L.) (Каден, 1965). Гінецей синкарпний, на короткому гінофорі, з гінобазичним (анакростильним) стовпчиком; зав'язь 5-лопатева; насінних зачатків 3(4) у гнізді. Плід коробчастий, розпадається на 5 мерикарпіїв, які залишаються з'єднаними в основі; ендокарпій вибухово розкидає насіння при розкриванні плоду; насінин 3 на один мерикарпій (Kubitzki et al., 2011). Для нашого карпологічного аналізу ми розглядаємо цей погано вивчений плід як

коробчастий (не збірний, не схізокарпний), оскільки плодолистки є зрослими, насінини поширюються голими, без оплодня.

Б. Коробочка (*Haplophyllum* A. Juss., *Ruta* L.) – плід складається з 4–5 плодолистків, які роз’єднуються при дозріванні, з локуліцидним розкриванням (Takhtajan, 2009; Kubitzki et al., 2011). Плід коробочка, яка розкривається з внутрішнього боку апікальних лопатей; насінин небагато у гнізді; гінецей синкарпний, з гінобазичним стовпчиком, зав’язь лопатева, у *Haplophyllum* A.Juss. плід іноді нерозкривний, на короткому гінофорі (Kubitzki et al., 2011).

В. Гесперидій (Hesperidium) – ягодоподібний плід у видів роду *Citrus** L. та *Poncirus trifoliata** (L.) Raf. (Takhtajan, 2009). Плід саркокарпій, зазвичай великий або дуже великий; оплодень диференційований на тонкий екзокарпій, мезокарпій, який поділений на зовнішній шкірястий шар, флаведо (flavedo) та губчастий внутрішній шар, альbedo (albedo), та ендокарпій з соковитими мішечками, пульпою. Гнізд (2)5–15(18), насінних зачатків (2)4–8 (Kubitzki et al., 2011).

Г. Крилатка з 1–2 насінинами у *Ptelea trifoliata** L. – сухий крилатий плід; гінецей з 2–5 об’єднаних двонасінних плодолистків (Takhtajan, 2009). Плід майже кулястий, 2(3)-гніздна крилатка з широким дорзальним крилом у кожному плодолистку. Насінини по одній у гнізлі; плодолистків 2(3); зав’язь стиснута перпендикулярно до перегородки, зазвичай вузьокрилата (Kubitzki et al., 2011).

Д. Піренарій з 5 кісточками (*Phellodendron amurense** Rupr.) – плід 5-кутна кістянка, з 5 стиснутими хрящуватими кісточками; гінецей повністю синкарпний з коротким гінофором; насінний зачаток один у гнізді (Kubitzki et al., 2011).

Sapindaceae Juss.* (*Koelreuteria paniculata* Laxm.) – синкарпна верхня тримерна локуліцидна тонкостінна. Плацентація паріетальна; два насінних зачатки у гнізді, але лише один розвивається у насінину (Ronse Decraene et al.,

2000). Зав'язь складається із синасцидіатної та симплікатної зон (El Ottra et al., 2022).

Simaroubaceae* DC. (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle) – плід розпадна крилатка (samarium), як в *Acer* (Spjut, 1994). Плід верхній схізокарпій, сформований з 1–5 крилатих мерикарпіїв з видовженими перетинчастими крилами, сухий, плодолистків 2–5, плацентація центрально-кутова (Clayton, 2010). Плід розвивається з частково зрослих плодолистків, крилаткоподібний (winged samaroid), сформований з дивно скручених часток (peculiarly twisted samarids) (Alves et al., 2022). Гінецей майже апокарпний; зав'язь містить коротку синасцидіатну зону (гінофор, основа зав'язі), симплікатна зона відсутня, але молоді плодолисткі постгенітально з'єднані у центрі зав'язі (El Ottra et al., 2022). Частки плоду розділяються між собою на ранніх стадіях розвитку (El Ottra et al., 2022). Насінний зачаток один у гнізді, плід крилаткоподібний (Eichler, 1878).

Staphyleaceae Martinov (*Staphylea* L., 3 spp.) – *Staphylea* має пухиреподібний плід ("bladder-fruit"), адаптований до польоту (Roth, 1977), тобто передбачається, що плід розноситься разом з наїнинами всередині. Плід тонкостінна, здута коробочка, розкривна або нерозкривна, або багатolistянка, яка розкривається вздовж вентрального шва; зав'язь аерхня або частково нижня, з 2–3(4) плодолистків, майже аільних або з'єднаних, плацентація центрально-кутова, насінин небагато, у двох рядах вздовж вентрального шва (Simmons, 2007). Плід – багатolistянка або пухирчаста коробочка, що розкривається на верхівці, іноді з апікальними лопатями, з 6–12 насінними зачатками у гнізді (Takhtajan, 2009).

Tetradiclidaceae Takht. [Nitrariaceae *sensu* APG IV (2016)] (*Tetradiclis tenella* (Ehrend.) Litv., *Tribulus terrestris* L.) – плоди двох типів:

А. У *Tetradiclis* Steven ex M. Bieb. плід верхній синкарпний три-тетрамерний, непокритий, коробчастий, з септицидно-латеральним розкриванням (Каден, 1965). Takhtajan (2009) зауважив унікальну структуру гінецею, плацентацію та розкривання плоду в *Tetradiclis*. Він зазначав, що

плід спочатку соковитий, згодом сухий, розкривається спочатку локуліцидно, згодом – через пошкодження тканин навколо насінин (Takhtajan, 2009). Зав'язь з довгими апікальними септами; плаценти латеральні, базальні і прямостоячі, несуть 3 (іноді менше) насінних зачатків (Bachelier et al., 2011).

Б. У *Tribulus* L., плід пентамерний синкарпний верхній непокритий схізокарпій (Каден, 1965). Плід також називають камарій (samarium) – схізокарп, глибоко лопатевий плід з нерозкривними або неправильно розкривними мерикарпіями, які містять одну або більше насінин (Spjut, 1994). У зав'язі є неопадна центральна колонка, зав'язь сидяча, вкрита довгими прямими волосками, 5-лопатева, 5-гніздна, з 3–10 насінними зачатками у гнізді. Плід розпадається на нерозкривні шипикуваті мерикарпії з 1-5 насінинами у кожному, колонки немає (Sheahan, 2007). Зав'язь 5-гніздна, плід схізокарпій (Hussein et al., 2009). Плід *Tribulus* поділений косопоперечними перегородками на 3–5 однонасінних компартментів (Takhtajan, 2009).

Thymelaeaceae Juss. (2/6) (Екофлора., 2010) – паракарпна псевдомономерна кістянка, соковита (*Daphne* L.) або суха (*Thymelaea* Mill.) (Каден, 1965). Плід кістянковий, зазвичай огорнутий неопадною трубкою чашечки; плодолистків два, з одним повислим насінним зачатком у гнізді (Takhtajan, 2009). Одногніздна кістянка (*Daphne*) або грушеподібна сім'янка з носиком (*Thymelaea*) (Екофлора., 2010). Eichler (1878) розглядав гінецей Thymelaeaceae як мономерний однонасінний.

Tiliaceae Juss. [Malvaceae *sensu* APG IV (2016)] (*Tilia* L., 16 spp.) – карцерула (carcerulus): верхній синкарпний пентамерний голий нерозкривний плід (Каден, 1965), несправжня крилатка (pseudosamara) (Spjut, 1994), або 1–2-гніздний горішок, який походить від коробочки (Екофлора., 2010).

Tropaeolaceae* Juss. ex DC. (*Tropaeolum* L., 2 spp.) – верхній тричленний схізокарпій, з замкнутими однонасінними мерикарпіями, без колонки (Каден, 1965). Spjut (1994) вважав цей плід дрібною ягодою (baccarium) – яка сформована з соковитих однонасінних часток.

Xanthoceraceae* Buerki, Callm. & Lowry [Sapindaceae sensu APG IV (2016)] (*Xanthoceras sorbifolium* Bunge) – верхня тригнізна коробочка з 6–8 насінним зачаткам у гнізді (Rosado et al., 2022). Коробочка дорзовентральна (Watson, Dallwitz, 1992 onwards).

Г.5. КАРІОФІЛІДИ (Підклас Caryophyllidae Takht.)

Порядок Caryophyllales Juss. ex Bercht. & J.Presl

***Aizoaceae Martinov** (*Mesembryanthemum* × *vascosilvae* (Gideon F.Sm., E.Laguna, F.Verloove, P.P.Ferrer) Sáez, Aymerich [= *M. cordifolium* L.f. × *M. haeckelianum* A.Berger; *Aptenia* × *vascosilvae* Gideon F.Sm., E.Laguna, F.Verloove, P.P.Ferrer]) (Mosyakin, Mosyakin, 2021) – локуліцидна гігрохастична коробочка, як у більшості *Mesembryanthemoideae* Ihlenfeldt, Schwantes, Straka; коробочка п'ятигнізна у *Mesembryanthemum* L. і чотиригнізна у *Aptenia* N.E.Br. (= *Mesembryanthemum*) (Hartmann, 1993; Spjut, 1994). Іноді у споріднених видів *Mesembryanthemum* із дорзальних ребер плодолистків виростають несправжні перегородки; плід позначається як локуліцидна схізокарпна коробочка, яка розпадається на кілька фрагментів, що утворені шляхом розщеплення несправжніх перегородок, тому кожен фрагмент плоду складається з двох половинок сусідніх плодолистків (Roth, 1977). Зав'язь нижня, з плодолистками, частково заглибленими в чашоподібне квітколоже; центральна колонка складається з конічної осі квітки, вкритої асцидіатними частинами плодолистків (Roth, 1977). У *Aizoaceae* (як і в *Cactaceae*) конічна квіткова вісь сильно заглиблюється в центрі під час розвитку квітки (інвагінація) та спричиняє зсув плаценти з конічної осі в базальне та базально-ламінарне положення. Іншим результатом інвагінації квітколожа є зміщення від верхньої зав'язі до нижньої або напівнижньої (Leins, Erbar, 2010). Верхня частина плоду (незроста в квітколожі) при зволоженні розкривається стулками (Eichler, 1878).

Amaranthaceae Juss. (3/20) – лізикарпний мішечок, дво-три-членний, огорнутий (Каден, 1965). Зав'язь верхня, одногніздна, з 2–3 приймчками на верхівці, насінний зачаток здебільшого один, іноді два або більше, плацентація базальна; плід позначається як суха тонкостінна коробочка з нерегулярним розкриванням (Townsend, 1993). Плід має дві приквіточки та одну приквітку (Eichler, 1878).

A. Плід у більшості видів *Amaranthus* L. має назву "криночкоподібний мішечок" (pyxidium-like utricle); розкривання плоду нерегулярне або поперечнокільцеве (Каден, 1965; Costea et al., 2001; Oyama et al., 2010). Spjut (1994) визначив плід у більшості видів *Amaranthus* як піксидій (pyxidium), тоді як у *A. viridis* L. як мішечок (utricle) – невеликий плід, схожий на пухирець, з одним насінням, тонкою стінкою плоду, що розкривається або не розкривається (Spjut, 1994:121). У *Celosia* L. плід розкривається поперечнокільцевою щілиною і містить дві або кілька насінин (Townsend, 1993). У *Celosia cristata* L. (= *C. argentea* L.) зав'язь тричленна, насінні зачатки численні на базально-центральному плаценті (Eichler, 1878). У *Gomphrena globosa* L. зав'язь двочленна (Eichler, 1878). У *Gomphrena* L. насінний зачаток один базальний (Takhtajan, 2009).

B. Плід нерозкривний або розкривається нерегулярно – у *A. blitum* L.

***Basellaceae Raf.** (*Anredera cordifolia* (Ten.) Steenis) – нерозкривний тонкостінний горішок, оточений двома неопадними крилатими чашолистками, іноді їх вважають крилатими неопадними приквітками (Sperling, Bittrich, 1993; Takhtajan, 2009). Плід діклезій – сухий або м'ясистий однонасінний плід, вкритий або огорнутий неопадною оцвітиною (Spjut, 1994). Плодолистків три, зав'язь верхня, одногніздна; насінний зачаток один, базальний (Eichler, 1878). Вважається, що насінний зачаток у *Basella rubra* L. (= *B. alba* L.) має осьове походження (Sattler, Lacroix, 1988) або, альтернативно, плодолисткове походження (Sperling, Bittrich, 1993).

***Cactaceae Juss.** (*Opuntia humifusa* Raf.) – нижня одногніздна багатонасінна масивна ягода, сформована з трьох або більше плодолистків.

Насінини оточені м'ясистою пульпою; зовнішній шар оплодня називається перикарпель (pericarpel), це тканина стебла, яка огортає зав'язь. Плаценти формуються окремо від перегородок зав'язі і чергуються з ними (плацентація гіпантіальна) (Barthlott, Hunt, 1993). Перикарпель не має відповідників в інших таксонах *Caryophyllales*, він є свідченням осевого походження нижньої зав'язі в цій родині (Rosas-Reinhold et al., 2021). Плід аркосаркум (arcosarcum) – нерозкритий плід з недиференційованим оплоднем, оброслим соковимим екзокарпієм, який походить від квіткової осі, синонім нижньої ягоди (Spjut, 1994). Паценти базально-ламінальні, сплюснені і широкі, див. родину Aizoaceae (Leins, Erbar, 2010).

Caryophyllaceae Juss. (приймаємо 46/209 таксонів зі списку у 49/231 за Федорончук 5 (2023a), виключаючи 18 підвидів і таксони, які потребують підтвердження) – коробочка (переважно локуліцидна або / і септицидна), ягода, сухий горіх або сім'янка (Рах, 1889a; Bittrich, 1993b). Зав'язь верхня (дещо нижня у *Paronychia* Mill.), іноді на короткому гінофорі (антофорі) (Рах, 1889a; Bittrich, 1993b). За Eichler (1878), гінецей ізомерний 5-мерний (іноді 4-мерний) з протичашолистковими плодолистками в *Arenaria* Ruppius ex L., та інших *Alsineae* DC., в *Cerastium* Tourn. ex L., *Coronaria* Guett. (= *Silene* L.), *Lychnis* Tourn. ex L. (= *Silene* L.), *Melandrium* Roehl. (= *Silene* L.), *Silene p. p.*, *Viscaria* Bernh. Плодолистки протипелюсткові у *Agrostemma* L. та *Spergula* Dill. ex L. з 5-мерним гінецеєм, а в *Sagina* L., *Spergella* Rchb. (= *Sagina*) з 4-мерним гінецеєм. Гінецей тримерний у *Alsine* Gaertn. (= *Minuartia* Loefl.), *Arenaria*, *Corrigiola* L., *Cucubalus* L. (= *Silene* L.), *Heliosperma* (Rchb.) Rchb., *Holosteum umbellatum* L., *Moehringia* L., *Silene* (більшість видів), *Spergularia* (Pers.) J.Presl, C.Presl, та *Stellaria* L. Димерний гінецей у *Dianthus* L., *Gypsophila* L., *Herniaria* Tourn. ex L., *Moehringia muscosa* L., *Paronychia*, *Saponaria* L., *Scleranthus annuus* L., *S. perennis* L., *Vaccaria* Wolf (= *Gypsophila*). У тримерному гінецеї непарний плодолисток задній; а в димерному гінецеї плодолистки завжди медіанні (Eichler, 1878). Зав'язь має перегородки під час розквітку квітки у більшості видів (Bittrich, 1993b), але

стає одногніздною на час цвітіння (іноді базально багатогніздною), з центрально-колончастою плацентацією (лише в *Paronychieae* (Juss.) Dumort. центральна колонка коротка, насінний зачаток часто один базальний) (Eichler, 1878). Під час розвитку квітки перегородки лізуються починаючи зверху до основи, іноді вони зберігаються у нижній частині зав'язі (Bittrich, 1993b). У зав'язі є синасцидіанта та симплікатна зони, насінні зачатки розміщені в обох зонах, але в *Paronychieae* плацента є тільки в синасцидіатній зоні (Bittrich, 1993b). Насінні зачатки в *Sileneae* DC. численні, в *Alsineae* їх лише два у плодолистку; насінні зачатки розміщені двоядно (Eichler, 1878; Bittrich, 1993b).

А. Плід коробочка у більшості родів. Коробочка розкривається зубчиками неповністю, не більше ніж на 1/5 довжини (Spjut, 1994), щілини розкривання розміщені у різних комбінаціях дорзального і септицидного варіантів. Класифікація за Каденом (1965), змінено:

1. Синкарпна тримерна покрита коробочка з дорзи-латеральни розкриванням – *Alsine*,

2. Гемісинкарпна огорнута коробочка:

1) пентамерна, розкривається недовершено диз'юнктивно – *Viscaria*.

2) тримерна, розкривається недовершено диз'юнктивно-дорзально – *Silene*.

3) димерна, розкривається недовершено диз'юнктивно-дорзально – *Vaccaria*.

3. Лізікарпна коробочка:

1) пентамерна, покрита:

а) розкривається недовершено диз'юнктивно-дорзально – *Cerastium*, *Dichodon* (Bartl. ex Rchb.) Rchb. (except *D. viscidum* (M.Bieb.) Holub [*Cerastium dubium* (Bastard) Guepin], *Myosoton* Moench. (= *Stellaria*).

б) розкривається диз'юнктивно – *Sagina nodosa* (L.) Fenzl., *Spergula* (except *Spergula arvensis* L. subsp. *linicola* (Boreau) Janch.).

в) нерозкривна або розламується – *Spergula arvensis* L. subsp. *linicola* (Boreau) Janch.

2) пентамерна, огорнута:

а) розкривається недовершено диз'юнктивно – *Agrostemma*, *Coronaria*, *Lychnis*.

б) розкривається недовершено диз'юнктивно-дорзально – *Melandrium*.

3) тетрамерна, покрита, розкривається диз'юнктивно – *Sagina procumbens* L.

4) тримерна, покрита:

а) розкривається диз'юнктивно – *Minuartia*, *Spergularia*.

б) розкривається диз'юнктивно-дорзально – *Moehringia*, *Stellaria*.

в) розкривається недовершено диз'юнктивно-дорзально – *Arenaria*, *Dichodon viscidum* (M.Bieb.) Holub [*Cerastium dubium* (Bastard) Guepin], *Holosteum* Dill. ex L.

5) тримерна, огорнута, розкривається недовершено диз'юнктивно-дорзально – *Elisanthe* (Fenzl ex Endl.) Rchb. (= *Silene*).

6) димерна, огорнута, розкривається недовершено диз'юнктивно-дорзально – *Dianthus*, *Gypsophila*, *Saponaria*.

В. Ягода тримерна у *Cucubalus baccifer* L. [= *Silene baccifera* (L.) Durande] (Bittrich, 1993b). За Каденом (1965), *C. baccifer* має лізикарпну тримерну покриту коробочку, яка нерозкривна або розламується. Морфологічно, плід у *C. baccifer* нагадує коробочку у *Silene* (він тримерний, з центрально-колончастою плацентацією, на гінофорі), однак, він має м'ясистий оплодень і не розкривається. На зрізах плоду у нижній частині плоду можна побачити залишки перегородок (Fig. 2 А, В).

С. Горіх, сім'янка або мішечок (achene or utricle) – лізикарпний димерний плід, огорнутий, нерозкривний, трапляється у 10 видів з родів *Herniaria*, *Scleranthus* L., *Paronychia cephalotes* (M.Bieb.) Besser, та *Queria hispanica* L.

Chenopodiaceae Vent. [*Amaranthaceae* Juss. sensu APG IV (2016)] (20/124) – плід верхній лізикарпний мішечок (Каден, 1965). Горіх, мішечок або сім'янка, іноді розкривний, оплодень тонкий, перетинчастий. Плід вкритий неопадними приквітками (вони розростаються і видозміюються при плоді), часто плоди зібнані у супліддя і розносяться разом (Kühn, 1993). Spjut (1994: 29) вважав плід у *Chenopodium* L. справжньою сім'янкою – однонасінний нерозкривний плід з оплоднем, прирослим до насінини. В *Atriplex* L. та *Salsola* L. плід діклезій – сухий або м'ясистий сім'янокоподібний або мішечкоподібний плід, покритий сухими розрослими листочками простої оцвітини (Spjut, 1994). Зав'язь одногніздна однонасінна, з базальним насінним зачатком (Eichler, 1878).

За Каден (1965), плоди бувають.

A. Тетрамерні, покриті приквітками – *Spinacia*.

B. Димерні:

1. Плід піксидій покритий листочками простої оцвітини, розкривається поперечною щілиною наведений для *Beta* L. У *Beta* зав'язь майже повністю нижня (Eichler, 1878; Volkens, 1893); плід розкривається кришечкою, яка відокремлюється від основи плоду через натиск проростаючого зародка (Volkens, 1893). Плід у *Beta vulgaris* L. позначений Spjut (1994: 53) як катоклезій (catoclesium), складне зібрання з нерозкривних плодів, оточених листками, приквітками і зрослими частками оцвітини. Як було зазначено раніше (Volkens, 1893), плід у *B. vulgaris* розноситься як цілісна діспора; він розкривається під час проростання зародка. Тому ми вважаємо плід *Beta vulgaris* однонасінним базовим типом.

2. Плід нерозкривний сухий:

1) огорнутий листочками простої оцвітини – більшість родів (*Chenopodium*, *Kochia* Roth (= *Bassia* All.), *Salsola*, *Suaeda* Forssk. ex J.F.Gmel., etc.);

2) покритий – *Corispermum* L.;

3) огорнутий брактеями – *Atriplex*, *Ceratocarpus* L.,

Krascheninnikovia Gueldenst.;

4) напівнижній, огорнутий в гіпантій – *Halocnnetum* M. Bieb., *Salicornia* L.

Гетероморфні плоди і насінини широко поширені в родині, вони наведені для *Atriplex*, *Chenopodium*, *Suaeda*, *Salsola*, *Salicornia* та інших родів (Kühn, 1993).

Droseraceae Salisb. (2/5) – паракарпна верхня 3–5-мерна, покрита коробочка з дорзальним розкриванням (Каден, 1965). Плід локуліцидна коробочка (Spjut, 1994; Kubitzki, 2003a). Плацентація парієтальна, насінини численні (Eichler, 1878). *Aldrovanda vesiculosa* L. має 5-мерну зав'язь, з 1–4-насінними плацентами (Eichler, 1878); насінини вивільняються під водою після (Kubitzki, 2003a).

Frankeniaceae Desv. (*Frankenia hirsuta* L., *F. pulverulenta* L.) – паракарпна верхня 3-мерна, огорнута коробочка з дорзальним розкриванням (Каден 1965). Плід локуліцидна коробочка (Spjut, 1994; Kubitzki, 2003b). Плацентація парієтальна, насінини численні (Eichler, 1878).

Molluginaceae Bartl. (*Glinus lotoides* L., *Mollugo cerviana* (L.) Ser.) – коробочка верхня синкарпна огорнута, з дорзи-вентральним розкриванням (Каден, 1965). Плід локуліцидна коробочка, плацентація центрально-кутова (Endress, Bittrich, 1993). Spjut (1994) називав коробочку у *Molluginaceae* септифрагальною – тобто такою, що розкривається неповністю вздовж дорзальних жилок і по перегородках близько неопадної центральної колонки. У *Mollugo cerviana* зав'язь 3-гніздна з 3 сидячими приймочками, насінні зачатки численні, розміщені двома рядами в гнізді. Плід локуліцидна тристулкова коробочка з неопадними тичинками і приймочками, огорнутий листочкам простої оцвітини (Maddala, Aluri, 2019). У *Glinus lotoides* зав'язь 5-гніздна з 5 сидячими приймочками, містить 200 (182–242) насінних зачатків, розміщених дворядно. Плід локуліцидна п'ятистулкова коробочка з неопадними тичинками і приймочками, огорнутий листочкам простої оцвітини. В обох видів коробочка розкривається при змочуванні, насінини

анемохорні, омброхорні і гідрохорні (Endress, Bittrich, 1993; Sulakshana, Raju, 2018; Maddala, Aluri, 2019).

Montiaceae Raf. (*Montia fontana* L.) – лізикарпна верхня 3-мерна покрита коробочка з диз'юнктивним розкриванням (Каден, 1965). Плацентація центрально-колончаста або базальна; коробочка раптово розкривається трьома стулками, що загортаються всередину, з силою викидаючи насінини (Carolin, 1993). Зав'язь тригніздна, з єдиною насниною у гнізді, прикріпленою до осі; тристулкова коробочка (Eichler, 1878).

***Nyctaginaceae Juss.** (2/3; **Myrabilis* L., 2 spp., *Oxybaphus nyctagynus* (Michx.) Sweet) – сім'янка або тонкостінний горішок, огорнутий в розрослу основу оцвітини (anthocarp) (Bittrich, Kühn, 1993). Антокарп вважається нижньою частиною віночкоподібної чашечки (Vanvinckenroye et al., 1993). Плід типовий діклезій як у *Basellaceae*, за Spjut (1994). Гінецей мономерний, насінний зачаток один, базальний, плід сім'янокоподібний, покритий нижньою частиною віночка, "induvium" (anthocarpium) (Eichler, 1878). Деякі дослідники вважають насінину осбьовою за походженням (Sattler, Perlin, 1982) або, з іншої точки зору, плодолистковою за походженням (Vanvinckenroye et al., 1993).

***Phytolaccaceae R.Br.** (*Phytolacca acinosa* Roxb., *Ph. americana* L.) – ягода збірна або синкарпна, залежно від ступеня зростання плодолистків. Плодолистки більш-менш зрілі між собою, стилодії вільні, зав'язь верхня, насінний зачаток один у плодолистку, плід нерозкривний (Rohwer, 1993b). Апокарпія вважається вторинною у *Phytolacca* Tourn. ex L., (secondary "apocarp" або "pseudoapocarp") (Rohweder, 1965; Eckardt, 1976; Hofmann, 1994). Spjut (1994) називав плід у *Phytolacca* збірна ягода, баккарій (baccarium) – ягода, яка походить зі схізокарпного гінецею, з соковитими плодиками. У *Ph. acinosa*, плодики майже вільні, 8-9, з неопадними стилодіями, а в *Ph. americana* плодиків 10; в обох видів плодолистки зрослися латерально під час раннього періоду розвитку квітки (Ronse Decraene et al., 1997). На ранній стадії розвитку квітки немає різниці між

апокарпними і синкарпними представниками роду, проте пізніше перегородки ростуть з різною швидкістю у різних видів, формуючи більшу чи меншу зрослу діляку між плодолистками, істинної апокарпії у роді не виявлено (Zheng et al., 2015). За Endress (2011b; 2019), гінецей у *Phytolacca* з опуклими зав'язями помилково інтерпретували як апокарпний, але в реальності це синкарпний гінецей з спільним тяжем провідникової тканини до всіх насінних зачатків. Насінний зачаток у *Phytolacca* формується незалежно від тканини плодолистка на апексі квітки, тому плацентація визначається як центрально-кутова; синасцидіатна зона коротка, порівняно з симплікатною і асимплікатною (Ronse De Craene, 2021). Збільшення розміру квіткового апексу під час бутонізації може сприяти просторовому відокремленню плодолистків і зменшенню їх зростання між собою до майже повного їх відокремлення.

***Plumbaginaceae* Juss.** (4/18; incl. *Armeriaceae* Horan. та *Limoniaceae* Ser. (Федорончук, Антоненко, 2025). Плід – суха плівчата однонасінна сім'янка, огорнута в неопадну чашечку, розноситься вітром, або коробочка з поперечнокільцевим розкриванням (Kubitzki, 1993d). Плід лізикарпний, верхній, п'ятичленний, псевдомономерний (Каден, 1965). Згідно зі Spjut (1994), плід є діклезієм. Зав'язь одногніздна, однонасінна, з п'ятьма стилодіями, розміщеними напроти чашолистків; гінецей завжди п'ятичленний, насінний зачаток базальний, на довгому фунікулюсі, загорнутому навколо нуцелуса (Eichler, 1875); такий тип назвали цирцинотропним насінним зачатком (Kubitzki, 1993d; De Laet et al., 1995). Насінний зачаток формується на апексі квітки (без зв'язку з краями плодолистків) (De Laet et al., 1995), таким чином, гінецей розглядався як акарпелятний у сенсі Sattler and Perlin (1982) і Sattler and Lacroix (1988). В основі стовпчика формується потужний obturator, який простягається вниз у зав'язі завдяки меристематичній активності внутрішнього епідермісу (Roth, 1977; De Laet et al., 1995).

А. Нерозкривна сім'янка у **Ceratostigma plumbaginoides* Bunge і більшості видів *Limonium* Mill.

В. Однонасінна коробочка, яка розкривається верхівковою кришечкою у *Goniolimon* Boiss. або базальною кільцевою щілиною в *Armeria elongata* (Hoffm.) W.D.J.Koch 1 (Pax, 1889b).

Polygonaceae Juss. (11/111) (Федорончук, Антоненко, 2025) – лізикарпний верхній горіх, огорнутий простою оцвітиною (Каден, 1965). Плід сім'янка, трикутна в перерізі, крилата у *Fagopyrum*, *Oxyria*, *Rheum*; проста оцвітина неопадна і збільшена при плоді для полегшення дисемінації у *Fallopia* та *Polygoneae* (Brandbyge, 1993). За Spjut (1994), плід діклезій. Зав'язь одногніздна, однонасінна, з 2–3 плодолистків, насінина базальна. Плід сім'янка, крила плоду сформовані зав'яззю (Eichler, 1878). Класифікація подана за Каденом (1965):

А. Плід тримерний, покритий простою оцвітиною – *Fagopyrum* Mill.

В. Плід тримерний, огорнутий – *Atraphaxis frutescens* (L.) K.Koch, *Bistorta officinalis* Delarbre, *Bistorta vivipara* (L.) Delarbre, *Fallopia convolvulus* (L.) Á.Loeve, *Fallopia dumetorum* (L.) Holub, *Koenigia alpina* (All.) T.M.Schust., Reveal, *Polygonum arenarium* Waldst., Kit., *P. aviculare* L., *P. neglectum* Besser (= *Polygonum aviculare* subsp. *neglectum* (Besser) Arcang.), *P. patulum* M.Bieb., *P. salsugineum* M.Bieb., *Rumex* L., *Rheum* L.

С. Плід димерний, огорнутий – решта видів: *Atraphaxis replicata* Lam., *Oxyria digyna* (L.) Hill, *Persicaria* Mill. (*P. orientalis* (L.) Spach, *P. lapathifolia* (L.) Delarbre, *P. amphibia* (L.) Delarbre, *P. diospirifolia* (Cham., Schltdl.) Funez, Hassemer etc.).

Portulacaceae Juss. (*Portulaca oleracea* L., **P. grandiflora* Hook.) – лізикарпна тричленна напів-нижня одногніздна багатонасінна коробочка, огорнута в чашечку, з поперечно-кільцевим розкриванням (Каден, 1965). Плацентація центральна-колончаста або базальна (Carolin, 1993). Плід піксидій (Roth, 1977; Spjut, 1994). Eichler (1878) виявив, що зав'язь 4-5-плодолисткова у *P. oleracea* та полімерна (з 8 плодолистків) у *P. grandiflora*.

Roth (1977) описала анатомію розкривання плоду у *P. oleracea*. Вона встановила, що базальна частина коробочки (заглиблена у гіпантій) є твердою і здерев'янілою, а кришечка плоду відносно тонка. Зона розкривання проходить вздовж лінії механічної слабкості у вигляді тонкостінної паренхіми. Кришечка відокремлюється від основи плоду через тиск насінин, що збільшуються в розмірах (Roth, 1977). За нашими власними спостереженнями, квітки *P. oleracea* часто клейстогамні, вкриті згорнутою оцвітиною, розкриваються поперечною щілиною. Основи чашолистків лежать на лінії розкривання коробочки.

Tamaricaceae Link (2/8, включно з новим видом для флори України *Tamarix laxa* Willd. (Царенко, Перегрим, 2013, Бронсков, Бронскова, 2024) – паракарпна верхня 3–4-гніздна покрита коробочка з дорзальним розкриванням (Каден, 1965). Плід локуліцідна коробочка (Eichler, 1878; Sprjut, 1994; Gaskin, 2003). Плодолистків (2)3–4(5), зав'язь одногніздна, іноді майже багатогніздна; плацентація парієтальна, базальна або парієтально-базальна; чашечка неопадна (Gaskin, 2003). У *Myricaria* Desv. плодолистків 3; у *Tamarix* L., може бути також 4, 2 або 5 плодолистків, насінні зачатки численні, розміщені базально на парієтальних плацентах, у *Tamarix* плаценти зрослися разом на дні зав'язі (Eichler, 1878).

Порядок Santalales R.Br. ex Bercht. & J.Presl

Loranthaceae Juss. (*Loranthus europaeus* Jacq.) – нижня однонасінна ягода, увінчана редукованою чашечкою у вигляді коронки (Kuijt, Hansen, 2015a, 2015b). Зав'язь нижня, тримерна, суцільна (без порожнини), з 1-6 зародковими мішками всередині (Eichler, 1878). Плодолистків 3–4; зав'язь одногніздна з 4–12 насінними зачатками, зануреними в тканину дна зав'язі (Takhtajan, 2009). Плаценти немає, археспоріальні клітини розвиваються в субепідермальному шарі дна зав'язі (Eames, 1961). Вісциновий шар розміщений ззовні від провідних пучків стінки плоду (Терехин, 1977). Плоди забарвлені, поширюються птахами (Krasylenko et al., 2019).

Santalaceae R.Br. (3/11) – плід нижній однонасінний (Kuijt, Hansen, 2015a, 2015c). Зав'язь нижня, двочленна, суцільна (без порожнини всередині), з одним ортотропним насінним зачатком (Eichler, 1878). Гінецей вважається лізікарпним з центрально-колончастою або редукованою плацентою (Терехин, 1977).

А. Нижня суха паракарпна (псевдомономерна) кістянка – *Thesium* L. (Каден, 1965). Плід маленький, горішкоподібний, з виразними жилками, неопадними пелюстками, без чашечки, насінний зачаток звисає на кінчику зкрученого фунікулюса (Kuijt, Hansen, 2015c). У багатьох видів *Thesium* з квітконіжки або в основі зав'язі формується елайосома, пристосована до мірмекохорії; іноді плід - горіхоподібна сім'янка або м'ясиста кістянка (*T. sect. Kunkeliella*, *T. triflorum* L.f., *T. radicans* Nohen ex A.DC) (García et al., 2024). Гінецей з (2)3(5) плодолистків, зав'язь від верхньої до нижньої, повністю одногізна або з базальними перегородками, з прямою або спіралью зкрученою центрально-колончастою плацентою, яка несе 1–4, рідше 4–5 добре розвинутих насінних зачатків (Eames, 1961).

В. Нижня паракарпна (псевдомономерна) ягода (басса) – *Arceutobium oxycedri* (DC) M. Bieb. та *Viscum* L. (Каден, 1965; Spjut, 1994). Плодолистків 3–4, плід 1–2 насінна ягода (Takhtajan, 2009). Оскільки оплодень в *Visceae* складається не лише з тканини плодолистків (зав'язь нижня), це не справжня ягода, а швидше яблукоподібний плід (pomaceous fruit), піренарій з декількома кісточками, або, альтернативно, пропонується називати такий плід вісцидій (viscidio) через наявність вісцинового шару, який ексклюзивно характеризує цей таксон (Polli et al., 2016). Насінина не має насінної шкірки довкола ендосперму, а вісциновий шар розміщується до середини від провідних пучків оплодня (Терехин, 1977).

В *Arceutobium* M. Bieb плацента редукована до масивного центрального горбочка, який містить 2 або більше атегмічних насінних зачатків (без інтегументів) з недиференційованим нуцелусом (Eames, 1961). У плоді *Arceuthobium* є два листочки оцвітини; плід тут розкривається дуже

специфічно вибухово, при чому дрібні кулеподібні насінини можуть викидатися з плоду на відстань 20 м і більше. В природі плоди *Arceuthobium* загинаються при дозріванні і насінини викидаються вгору fruit recurves when mature and the seed is expelled upwards through its base (Kuijt, Hansen, 2015d). В *Arceuthobium oxycedri* проксимальна частина плоду світло-зелена, а дистальна частина темно-зелена; насінини розносяться балістохорно або орнітохорно (Krasylenko et al., 2017).

У *Viscum album* L. плаценти немає, археспоріальні клітини розвиваються в субепідермальному шарі на дні зав'язі (Eames, 1961). Плід 1(2)-насінна ягода, переважно білого кольору з зеленим ендоспермом; насінини оточена масивним шаром вісцину (Kuijt, Hansen, 2015d; Almeida et al., 2023).

Г.6. АСТЕРИДИ

Підклас Asteridae Takht.

Група порядків базальні астериди (ерікорніди)

Порядок Cornales Link

Cornaceae Bercht. & J.Presl (3/7 або *Cornus* L. 7 видів) – нижня синкарпна кістянка (піренарій) з двогніздною кісточкою, у гнізді по одному звисаючому насінному зачатку / насінині, оплодень соковитий, синій, білий або червоний, кісточка (ендокарп) здерев'яніла або хрящувата (crustaceous), при проростанні розкривається щілиною на дві стулки, що є характерною ознакою родини (Kubitzki, 2004). У зав'язі *Cornus* вперше виявлено транс-септальну іннервацію насінних зачатків (Eyde, 1967). Ми зараховуємо цей плід до базового типу однонасінних плодів, оскільки кількість насінин у плоді невелика (1–3), змінна, а також всі насінини переносяться у складі одної кісточки.

Hydrangeaceae* Dumort. (3/6) – коробочка нижня або напівнижня, суха, багатонасінна, септицидна або локуліцидна (Hufford, 2004). Гінецей з

(2)3–5(-12) плодолистків, синкарпний, зав'язь нижня або напівнижня. Плацентація парієтальна або центрально-кутова (Hufford, 2004). У зав'язі є синасцидіатна (багатогніздна) і симплікатна зони (одногніздна з неповними перегородками), більшість насінних зачатків розміщені в симплікатній зоні (Hufford, 2001). Стилодії вільні (*Deutzia*, *Hydrangea*) або зростаються в нижній частині (*Philadelphus*), зростання буває постгенітальне або конгенітальне (Hufford, 2001). У *Deutzia scabra* Thunb. плід розкривається подвійно: септицидно, але на відміну від більшості родів, акропетально, стулки відхиляються назовні, так що насінини висипаються із плоду. Також у *Deutzia* плід розкривається вгорі між стилодіями, зав'язь 3-5-гніздна, насінини з крилом (Hufford, 2004). Плід у роді *Hydrangea* – багатонасінна коробочка, що розкривається на верхівці між стилодіями (Hufford, 2004; Morozowska et al., 2012), зав'язь є повністю нижня або напівнижня, з 2–4 гніздами, масивними плацентами і центральною колонкою; розкривання також здійснюється по вентральному шву на внутрішній поверхні стилодіїв (Волкотруб, Одінцова, 2023). У *Philadelphus coronarius* L. коробочка напівнижня, з неопадними чашолистками, чотиригніздна, плацентація центрально-кутова внизу і парієтальна зверху. Насінини дрібні, з халазальним крилом. За нашими даними, розкривання плоду базипетальне дорзи-вентральне, а коли щілини досягають до рівня чашолистків, відбувається і септицидне розкривання, при якому стулки розщеплюються вздовж перегородок (Волкотруб, Одінцова, 2021).

Порядок Ericales Bercht. & J.Presl

Actinidiaceae* Engl. & Gilg. (*Actinidia*, 3 види за Федорончук (2023 8) – ягода верхня, плодолистків 3–5 або багато, стилодії вільні неопадні. Ягода сильно опушена, з масивними плацентами, центрально-кутовими або приблизно центрально-кутовими (?) (nearly axile placentas); насінних зачатків багато, насінини оточені слизовою солодкою їстівною пульпою. У плоді *Actinidia* може бути більше 40 гнізд і 1500 насінин (Dressler, Bayer, 2004).

Balsaminaceae A.Rich. (*Impatiens*, 4 види) – коробочка верхня, синкарпна, 5-гніздна, багатонасінна, з вибуховим розкриванням локуліцидними щілинами (Fischer, 2004a) або підковоподібно знизу вгору (Каден, 1965). Зав'язь лінійна або веретеноподібна, стовпчик короткий, при розкриванні плоду стулки зкручуються і плацента викидається назовні, розкидуючи насінини. Зрілий плід м'ясистий (паренхімний), розкривається шляхом гігрохазії (Roth, 1977), викидаючи насінини балістохорно на декілька метрів. Тригером є навіть легкий дотик до стінки плоду, що дало назву рослини "розрив-трава", "touch-me-not" або "busy lizzy" (Fischer, 2004a).

Ebenaceae* Gürke (*Diospyros* – 3 види за Федорончук, 2023 8) – соковита ягода, верхня, 2-8 гніздна, з 1-2 насінними у гнізді, покрита неопадною збільшеною чашечкою (Wallnoefer, 2004).

Ericaceae Juss. (incl. *Empetraceae* Hook., Lindl., *Monotropaceae* Nutt., *Pyrolaceae* Lindl., *Vacciniaceae* DC. ex Perleb), 16/27 за Федорончук, 2023г) – коробочка, ягода, кістянка, зав'язь від верхньої до нижньої (у трибі *Vaccinieae*), плодолистків переважно 4-5, плацентація центрально-кутова до паріетальної з інтрузивними плацентами, рідко апікальна або базальна, насінних зачатків від одного до багатьох сотень у гнізді, насінини дрібні, стовпчик термінальний (Stevens et al., 2004a). Тип плоду, форма коробочки та спосіб її розкривання використовується в систематиці родини. Насінини з коробчастих плодів поширюються вітром, вони дрібні, часто з крилом, ягодоподібні і піренарієві плоди поширюються ендозоохорно. Плоди і насінини видів *Vaccinium* sectio *Oxycoccus* є плавучі, гідрохорія вважається опційним способом їхнього поширення (Stevens et al., 2004a).

А. Коробочка верхня, з покривом із чашечки, розкривається септицидно, локуліцидно або септифрагально – більшість родів. У *Orthilia secunda* (L.) House, *Moneses uniflora* (L.) A.Gray, *Chimaphila umbellata* (L.) W.Barton та 5 видів *Pyrola* (підродина *Monotropoideae* Arnott) коробочка локуліцидна (розкривається дорзально), у *Pyrola* та *Orthilia* з павутинистими краями, плацентація центрально-кутова, насінини дуже дрібні і численні (dust

diaspores) (Pijl, 1982), як і в *Moneses uniflora* та *Monotropa hypopitys*. У *Monotropa hypopitys* L. коробочка синкарпна верхня, чотири-п'ятичленна, з оболонкою, розкривається дорзилатерально (Каден, 1965), плацентація центрально-кутова (Stevens et al., 2004a). Коробочка 5-членна, розкривається дорзилатерально у *Andromeda polifolia* L., *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench (Каден, 1965). Коробочка 5-членна, видовжена, розкривається септицидно у *Rhododendron* (підродина Rhododendroideae (Juss.) Sweet), у *Rhododendron tomentosum* Harmaja (= *Ledum palustre* L.) - септицидно-латерально за Каденом (1965). У *Kalmia* (= *Loiseleuria*) *procumbens* L. коробочка 2-5-гніздна, з короткими локуліцидними щілинами. Коробочка 4-членна, розкривається септифрагально або септицидно-латерально за Каденом (1965) у *Calluna vulgaris* (L.) Hull. У *Erica spiculifolia* Salisb. (= *Bruckenthalia spiculifolia* (Salisb.) Rchb.) коробочка локуліцидна, або нерозкривна, з кістянковим оплоднем. У *Ledum*, *Moneses*, *Pyrola* коробочка з карпотропічним вигинанням плодоніжки, явище зміни положення квітки з пониклого на прямостояче у коробочки, адаптація до балістохорії (Stevens et al., 2004a).

Б. Ягода верхня або нижня, з неопадною чашечкою, чашечка часто забарвлена – *Arbutus*, *Vaccinium*. В *Arbutus* (підродина Arbutoideae (Meisner) Niedenzu) зав'язь верхня, плацента апікальна, плід соковитий, насінних зачатків 1(2) у гнізді, насінин у плоді декілька. У *Vaccinium* зав'язь нижня, 4-гніздна (*Oxycoccus*, *Vaccinium vitis-idaea*) або 5-гніздна (*Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*), іноді гнізда поділені несправжніми поздовжніми перегородками навпіл (несправжньо-10-гніздна), багатонасінна, з дрібними численними насінинами.

В. Багатокісточковий верхній піренарій – *Empetrum*, *Arctous*, *Arctostaphylos*. Кісточки 1(2)-насінні, в *Empetrum* є 3-6 кісточок, з одним базальним насінним зачатком у гнізді. В *Arctostaphylos* та *Arctous* (підродина Arbutoideae (Meisner) Niedenzu) зав'язь верхня, кісточок (тобто плодолистків) 5-10.

Polemoniaceae Juss. (2/5) – верхня, 2-3-гніздна, локуліцидна коробочка, іноді з вибуховим розкриванням (*Phlox* L.). Насінні зачатки розміщені дворядно у гнізді (Wilken, 2004). Розкривання коробочки у *Polemonium caeruleum* L. дорзилатеральне (Каден, 1965).

Primulaceae Batsch ex Borkh. (incl. Myrsinaceae R.Br.) (13/34 за Федорончук, 2023г) – коробочка лізикарпна верхня, переважно сферична, з покривом із оцвітини та різними способами розкривання: септицидно (диз'юнктивно) у *Glaux*, дорзально (*Hottonia*) або кришечкою (Каден, 1965). До Myrsinaceae зачисляли роди *Cyclamen* *Glaux* *Anagallis* *Lysimachia* *Naumburgia* *Asterolinon* *Trientalis* *Centunculus*. Гінецей синкарпний, 5-членний, одногніздний, з центрально-колончастою плацентацією, зав'язь верхня. Насінні зачатки занурені в тканину плаценти, розміщені одним або кількома рядами. Плоди коробчасті, кулясті, з різними способами розкривання (Stahl, Anderberg, 2004). Переважно плоди розкриваються апікальними зубчиками, або розтріскуються неправильними щілинами але в *Anagallis* і *Centunculus* плід розкривається поперечно-кільцевою щілиною. Коробочка в *Trientalis* та деяких видів *Lysimachia* розкривається опадними стулками, залишаючи насінини відкрито на плаценті. Проте за Каденом (1965), коробочка в *Trientalis europaea* L. 7-членна, з покривом, з поперечним кільцевим розкриванням, у *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Rehb.) коробочка 6-членна шестичленна, з оболонкою, розкривається диз'юнктивно, та диз'юнктивно-дорзально видів *Lysimachia*. Насінини Myrsinaceae розносяться балістохорно, при раптовому розкриванні коробочки (Stahl, Anderberg, 2004). В *Cyclamen* плодоніжка спірально скручується і наближує плід до поверхні ґрунту, суха коробочка розкривається апікальними зубчиками і насінини експонуються, приваблюючи комах їстівною насінною шкіркою.

Для Primulaceae s. str. (*Androsace* *Hottonia* *Primula* *Soldanella*) характерні подібні ознаки гінецею і плоду, як для Myrsinaceae, з деякими особливостями (Anderberg, 2004): центрально-колончаста плацента на ніжці, в основі зав'язі наявні залишки перегородок, насінини не занурені в тканину

плаценти, коробочка буває яйцеподібна, еліптична або цидіндрична, переважно розкривається апікальними зубчиками, іноді також з відділенням маленької кришечки в основі стовпчика та розтріскуванням урночки (*Soldanella*). У *Primula matthioli* (L.) V.A.Richt. та *P. veris* плід розкривається недовершено диз'юнктивно-дорзально, у *Primula farinosa* L. - недовершено диз'юнктивно та диз'юнктивно в *Androsace elongata* L., *A. kozo-poljanskii* Ovcz., *A. septentrionalis* L. (Каден, 1965). Насінини поширюються балістохорно, мірмекохорно (деякі *Primula*), гідрохорно (деякі *Primula*, *Hottonia*). У *Samolus valerandi* L., який розглядали у складі родини Samolaceae, зав'язь напівнижня, багатонасінна, з колончастою плацентою, плід куляста локуліцидна коробочка, розкривається на 5 однакових стулок (зубчиків), з неопадною чашечкою, як видно з рис. 118 D (Stahl, 2004).

Theaceae* Mirb. ex Ker Gawl. (*Thea sinensis* L.) – верхня, локуліцидна багатонасінна здерев'яніла суха коробочка з центральною колонкою, огорнута чашечкою, плодолистків (3-)5(-10) (Stevens et al., 2004b).

Група порядків ляміїди

Аросунасеае Juss. (incl. Asclepiadaceae Borkh.) (7/24) – дволистянка, плоди верхні, багатонасінні, сухі, розкриваються вентрально (Endress et al., 2018). Плодолистки вільні або постгенітально злиплені до пост-антетичної стадії, приймочка цілісна. Після цвітіння плодолистки роз'єднуються і дозрівають поокремо, іноді тільки один плодолисток збільшується і дає фертильні насінини. Плодолистки медіанні, іноді у *Vinca minor* трансверзальні, плацентація маргінальна (Eichler, 1875). Гінецей вважається апокарпним, проте було доведено вторинність апокарпії в цій родині (Endress et al., 1983, Armbruster et al. 2002). До Аросунасеае s. str. належать **Nerium oleander* L., *Trachomitum* (=Аросунум L.) (3 види), *Vinca* (3 види), а до родини Asclepiadaceae, включеної до Аросунасеае, належать *Asclepias syriaca* L., *Cynanchum acutum* L., *Periploca graeca* L., та 14 видів роду *Vincetoxicum*.

В *Aposynum* L. зав'язь частково нижня, у *Vinca* майже верхня (Schumann, 1897a: 179). У *Vinca* зав'язь апокарпна, насінин 6-8 у гнізді, листянки тонкі; в *Nerium* зав'язь постгенітально синкарпна, насінини численні, плід "подвійна-листянка" (double-follicle).

У *Asclepiadaceae* формується комплексна структура – гіностегій як результати постгенітального злиття плодолистків і тичинок. Гіностегій бере участь у складному механізмі запилення квітки-пастки (квітка-лещата) у поєднанні з полініями та прилипальцями, які формуються з тканин плодолистків (Leins, Erbar, 2010; Endress, 1994a; 2016). В *Asclepiadaceae* зав'язь верхня, насінні зачатки прикріплюються до вентральної стрічкоподібної плаценти (Schumann, 1897b), листянки здуті, веретеноподібні або буловоподібні, часто вкриті шипиками, крилаті або ребристі, розкриваються вентрально з відокремленням стрічкоподібної плаценти; насінини сплюснені, з пучком волосків. Плід в *Aposynaceae* – *Asclepiadaceae* розглядається як апокарпна дволистянка або як дробна дволистянка. Проте від дробного плоду він відрізняється розкривними багатонасінними плодиками. Якщо розглядати гінецей як постгенітально синкарпний, то плід можна вважати коробчастим.

****Bignoniaceae* Juss.** (2/6) – коробочка верхня двогніздна, лінійна, з неопадною чашечкою, багатонасінна, розкривається двома опадними стулками, залишаючи в центрі тонку перегородку з насінинами (Fischer et al., 2004a). В трибі *Tecomeae*, до якої належать роди *Campsis* Lour. і *Catalpa* Scop., які культивують на території України, коробочка шкіряста або здерев'яніла, розкривається дорзально і септифрагально (перегородка відділяється від стулок); спосіб розкривання коробочки використовується в таксономії родини (Schumann, 1895). Плодолистки медіанні, насінні зачатки розміщені багаторядно в кожному гнізді, але в центрі перегородки залишають порожню смугу. Насінини плоскі, крилаті, крило формується зі злиплених волосків (Eichler, 1875).

Boraginaceae Juss. (incl. Cordiaceae R.Br. ex Dumort., Ehretiaceae Mart., Heliotropiaceae Schrad., Hydrophyllaceae R.Br.) (32/100 за Федорончук, 2024г) – схізкарпій або коробочка, плоди верхні, синкарпні, двочленні. Плодолистки медіанні, містять по два насінні зачатки в кожному гнізді, стовпчик гінобазичний, але у *Heliotropium* (8 видів), *Argusia sibirica* (L.) Dandy (*Heliotropium sibiricum* (L.) J.I.M.Melo) та *!*Phacelia tanacetifolia* Benth. (Hydrophyllaceae) стовпчик термінальний (Eichler, 1875). Анатомічна структура оплодня характеризується U-подібними потовщеннями оболонок клітин ендокарпію, відсутністю слизових клітин та кристалів (Roth, 1977).

А. Схізокарпний плід мікробазарій (microbasarium) – плід, який формується зі схізкарпного гінецею зі спільним стовпчиком і розпадається на половинки плодолистків (мерикарпії) при дозріванні (Sprjut, 1994). Такий плід було прийнято називати ценобій з чотирьох еремів – несправжньочотиригніздний, верхній плід з покривом (Mirbel, 1815). Гнізда зав'язі у бутоні розділяються на дві половинки завдяки апікальним та базальним несправжнім перегородкам і нерівномірному росту (вип'ячуванню) стінок, так що зав'язь у квітці є розділена на чотири окремі частки (нім. die Klausen) (Eichler, 1875), які також називають ереми, півмерикарпії або "горішки" (nutlets, mericarpids, eremocarps). Внутрішня структура гінецею сильно деформована за рахунок апікальних септ, розміщених в симплікатній зоні, через що вона імітує синасцидіатну зону, плацентажія визначена як паріетальна (Hartl, 1962; Hilger 1992). Структура і розвиток гінецею і плоду Boraginaceae s. str. було дуже детально вивчено, зі встановленням таксономічно вагомих ознак на рівні внутрішньородинних груп і родів (Hilger, 2014). Ереми кріпляться безпосередньо до конічного постаменту в центрі квітки – гінобази, яку визначають або як центральну частину гінецею (Hilger, 2014) або квітколоже. Нижня частина гінобази під мерикарпіями формує нектарний диск, а середня частина гінобази між еремами називається колонкою (columella). Після опадання еремів на гінобазі залишаються рубці ареоли (areole), а на еремі залишаються рубці цикатрікси

(cicatrix) (Hilger, 2014; Weigend et al., 2016). Ереми поширюються епізоохорно, анемохорна або гідрохорно, іноді разом з чашечкою (Weigend et al., 2016), іноді (в трибі Anchuseae) в ділянці цикартікса з оплодня утворюється елайосома, яка сприяє поширенню мурахами (Roth, 1977; Hilger, 2014). Класифікація схізкарпних плодів подана за Каден (1965), доповнено:

1. Схізкарпій тетраеремний – більшість родів Boraginaceae s. str. Ереми опадні, під час дозрівання вкриті розрослою чашечкою (Weigend et al., 2016). Трапляється гетерокарпія на рівні виду, особини та в межах плоду (гетеромерикарпія). Іноді у плоді зберігаються лише 1-2 фертильні ереми – багаторічні види *Buglossoides* (немає у флорі України) (Weigend et al., 2016).

2. Схізкарпій диеремний – з двох опадних двонасінних диеремів (two carpids, double nutlets) тобто часток, які відповідають цілому плодолисту, – *Cerinth minor* L. (Hilger 1992; Weigend et al., 2016).

3. Схізкарпій псевдомономерний, з 1-2 неопадних еремів, зав'язь несправжньодвогніздна – *Rochelia retorta* (Pall.) Lipsky (Weigend et al., 2016). У видів роду *Rochelia* закладається лише один абаксіальний плодолисток, більша частина його зав'язі сформована синасцидіатною зоною, на відміну від більшості Boraginaceae s. str. (Hilger, 1984).

4. Схізкарпій розпадний на два мерикарпії *Heliotropium sibiricum* (L.) J.I.M.Melo (= *Argusia sibirica* (L.) Dandy, *Tournefortia sibirica* L.) (Каден, 1965). У видів роду *Heliotropium* L. (8 видів у флорі України) описано два типи діаспор (Hilger, 1992): найбільш поширений тип – це 4 ереми, сухі або м'ясисті, з лігніфікованим ендокарпієм, в якому чітко видно дорзальний шов (Diane et al., 2016). У частини видів, на відміну від Boraginaceae s. str., в центрі зав'язі наявна порожнина, а після дисемінації у плоді не зберігається колонка (Jeiter et al., 2018), гнізда зав'язі розділяються між собою переважно базальними несправжніми перегородками; ереми розділяються септицидно вздовж несправжньої перегородки, в той час як у Boraginaceae s. str. вони формуються вже повністю відокремленими (Hilger 1992; Jeiter et al., 2018). Трапляється також формування двох гетерокарпних диеремів,

"synmericarpids" з двома насінинами, тобто кожна частка плоду складається з половинок двох плодолистків, що є унікальною ознакою для Boraginaceae (Hilger 1992).

Б. Локуліцідна коробочка – *!*Phacelia tanacetifolia* Benth. (Spjut, 1994). Зав'язь одногніздна, з інтрузивними паріетальними плацентами, в основі зав'язі є рудиментарний нектарник (Hofmann, 1999; Vasile et al., 2021; 2022). Після розкривання коробочки стовпчик зберігається на одній із її стулок, насінин 1-4, вони заповнюють всю порожнину зав'язі. Плаценти розділяють зав'язь на гнізда, ендокарпій здерев'янілий (Hofmann et al., 2016).

***Convolvulaceae* Juss.** [incl. *Cuscutaceae* Dumort.] (4/27 за Федорончук, 2023б) – суха коробочка, синкарпний, верхній, двочленний, багатонасінний плід, огорнутий чашечкою і двома приквіточками. Плодолистки медіанні, зав'язь двогніздна (*Ipomoea* L. 3-5-гніздна, у *Calystegia* зав'язь одногніздна або неповністю двогніздна), оточена 5-лопатеvim нектарним диском, стовпчик термінальний; насінин 1-2 у кожному гнізді (Eichler, 1875). У плоді є крилаті чашечка або приквіточки, які огортають чашечку і збільшуються при плоді (*Calystegia*) (Peter, 1891). Коробочка розкривається на 2 або 4 стулки, чотиринасінна. У *Cuscuta* коробочка 2-гніздна через з'днання в центрі зав'язі розрослих плацент, 1-4-насінна, іноді м'ясиста; стилодії термінальні, вони бувають зрілі тільки в основі. За Каден (1965), розкривання коробочки у *Convolvulus* і більшості видів *Cuscuta* – латеральне і поперечно-кільцьове (кришечкою), у *Calystegia* розкривання плоду підковоподібне зверху вниз, у *Cuscuta australis* R.Br., *C. campestris* Yunc., *C. gronovii* Willd., Schult., *C. suaveolens* Ser. коробочка неправильно розламується. У 14 видів *Cuscuta* виявлено 4 типи плодів: (1) розкривні поперечною кільцьовою щілиною (with circumscissile dehiscence through a lid) з виразним відокремлюваним шаром в основі коробочки; (2) нерозкривні плоди; (3 А) неправильно розкривні плоди через потоншений ендокарпій в основі плоду і (3 Б) неправильно розкривні плоди, які розкриваються поздовжніми базальними щілинами через взаємний тиск щільно розміщених

плодів у суцвітті (Ho, Costea, 2018). Також у видів з нерозкритими плодами виражена міжстовпчикова апертура (interstylar aperture), потовщення з отвором довкола стилодіїв, значення якого для рознесення або проростання незрозуміле.

***Eucommiaceae** Engl.** (*Eucommia ulmoides* Oliv.) – верхня суха крилатка (Zhang, 2016). Зав'язь сплюснена, двочленна, одногніздна, на ніжці, з двома повислими насінними зачатками, з яких один абортуюється. Приймочка роздвоєна, сидяча. Плід видовжено-еліптичний (сплюснений і вузький), з тонким перетиччастим крилом довкола насінини, однонасінний.

***Gentianaceae* Juss.** (6/32) – верхня двочленна септицидна суха коробочка з неопадною чашечкою (Struwe, Pringle, 2018). Плодолистки медіанні, злиті постгенітально, зав'язь одногніздна (паракарпна), іноді на ніжці (*Gentiana*, *Gentianopsis*, *Swertia*), плаценти переважно парієтальні, інтрузивні, широкі, розділені на дві половини, які відповідають краям сусідніх плодолистків, стовпчик цілісний, неопадний або дуже короткий. Коробочка розкривається двома стулками зверху до низу, насінини численні, дрібні, поширюються вітром або краплинами дощу.

***Lamiaceae* Martinov** (incl. *Vitaceae* Juss.) (37/156 за Федорончук (2022a), з додаванням **Vitex agnus-castus* L. та **Clerodendrum bungei* Steud.) – ценобій з 4 еремів або 4-гніздна кістянка; плід верхній, синкарпний, несправжньочотиригніздний, огорнутий чашечкою. Незважаючи на зовнішню подібність гінецею з гінобазичним стовпчиком, нектарним диском і схізкарпного плоду в родинях *Boraginaceae*, *Verbenaceae* та *Lamiaceae*, за молекулярними даними доведене їхнє незалежне походження в цих таксонах (Wagstaff, Olmstead, 1997). Анатомічна структура оплодня характеризується наявністю слизових клітин в екзокарпії, кристалів оксаату кальцію в мезокарпії, лігніфікованим внутрішнім шаром мезокарпії та нелігніфікованим тонким ендокарпієм (Roth, 1977).

А. Ценобій з гінобазичним стовпчиком і нектарним диском під зав'яззю – більшість родів (Briquet, 1897b; Wojciechowska, 1966; Sharma,

Singh, 1982; Kumari, 1986). Плацентація парієтальна (Hartl, 1962) або інтерпретується як проміжна між центрально-кутовою і парієтальною (Sharman, Singh, 1982).

У **Clerodendrum* зав'язь злегка 4-роздільна, стовпчик майже термінальний, плацентація парієтальна, плід кістянковий з 4 кісточками (Baillon, 1861; Briquet, 1897a; Harley et al., 2004), має 4-однонасінні або 2 двонасінні частки. У *Clerodendrum bungei* частки плоду чорні, огорнуті червоною чашечкою (<https://www.inaturalist.org/observations/242239173>). Будова плоду широко використовується в таксономії родини та окремих родів (Briquet, 1897b; Wojciechowska, 1958; 1961; 1966; Wagstaff, Olmstead, 1997; Harley et al., 2004; Bonzani et al., 2011; Scandaliaris, Barboza, 2013; Jeon et al., 2020).

Б. Піренарій однокісточковий – У **Vitex agnus-castus* L. плід кістянковий, з 4-гніздною твердою кісточкою з 1-4 насінинами, зав'язь цілісна, стовпчик термінальний (Baillon, 1861; Briquet, 1897a; Harley et al., 2004). Кісточка з ребристою нерівною поверхнею, в центрі кісточки є порожнина, насінні зачатки кріпляться до кінців перегородок (плацентація парієтальна), плоди часто 1-насінні (Godley, 1971). Ми класифікуємо цей плід як однонасінний, однокісточковий, хоча типова кількість насінних зачатків і структура гінецею відповідають 4-насінному плоду *Lamiaceae* і *Verbenaceae*, до якої раніше зараховували рід *Vitex* L.

***Lentibulariaceae* Rich.** (2/8) – коробочка верхня двочленна одногніздна (лізикарпна), округла, з покривом, насінини численні і дуже дрібні (Fischer et al., 2004b). Плодолистки медіанні, плацентація центрально-колончаста (Eichler, 1875), плацента м'ясиста, велика, чашечка і короткий стовпчик неопадні (Kamiński, 1895). В *Utricularia* стулки дорзи-вентральні (тобто розкривання диз'юнктивне), рідше латеральні (Taylor, 1977), або є 4 стулки, або коробочка розламується, або нерозкривна (Kamiński, 1895; Fischer et al., 2004b). У *Pinguicula* вказуються стулки бічні, розкривання гігроскопічне (Fischer et al., 2004b) або вказано розкривання диз'юнктивне (Каден, 1965),

що не узгоджується між собою, оскільки якщо плодолистки медіанні, то при диз'юнктивному розкриванні стулки повинні бути дорзи-вентральні, якщо стулки латеральні, то розкривання дорзальне.

***Linderniaceae* Borsch, et al.** (*Lindernia procumbens* (Krock.) Borbás) – коробочка верхня гемілізікарпна двочленна, з оболонкою, розкривається диз'юнктивно (Каден, 1965), тобто септицидно (Fischer, 2004b).

***Martyniaceae* Horan.** (*Proboscidae louisiana* (Mill.) Thell.) – коробочка подовгаста, верхня паракарпна, двочленна, з Т-подібними масивними паріетальними плацентами, розкривається недовершено локуліцидно (Ihlenfeld, 2004a). Плодолистки медіанні, гніздо зав'язі поділено розрослими плацентами на 4 компартменти і стерильну центральну порожнину. Структура плоду унікальна в цій родині, використовується для демаркації родів – верхня стерильна частина коробочки витягнута і зкручена у носик (beak), який розділяється при розкриванні плоду на два ріжкоподібних придатки ("horns" or "claws"). Ендокарпій здерев'янілий, а мезокарпій (екзокарпій) соковитий, злущується двома фрагментами під час дозрівання плоду, відкриваючи щетинисті ребра або гребені або на поверхні ендокарпію, які сприяють епізоохорному рознесенню плодів (Ihlenfeld, 2004a). У *Proboscidae* коробочка багатонасінна, носик плоду довший ніж вмістилище насінин, коробочка розкривається майже на всю довжину.

***Mazaceae* Reveal** (*Dodartia orientalis* L.) – коробочка верхня синкарпна двочленна, з покривом, нерозкривна (Каден, 1965), локуліцидна або майже нерозкривна (subindehiscent), багатонасінна (Fischer, 2004b).

***Oleaceae* Hoffmanns., Link** (10/35, з них лише *Ligustrum vulgare*, та 8 видів *Fraxinus* з природної флори України) – плоди синкарпні верхні двочленні, неогорнуті: коробочка, ягода або однонасінний плід; насінин переважно 2 в гнізді, стовпчик термінальний (Green, 2004). Плодолистки переважно медіанні, зав'язь поділена на гнізда, плацента центрально-кутова, розміщена в середній частині зав'язі, насінних зачатків переважно 2 у гнізді,

але розвивається лише один (Eichler, 1875). Поширення плодів анемохорне або орнітохорне (Knoblauch, 1897).

А. Коробочка суха двогніздна видовжена, малонасінна (у **Syringa* 1-2, у **Forsythia* 2 і більше (4-10) насінин у гнізді), розкривається дорзивентрально (локуліцидно), насінини вузькокрилаті – **Forsythia*, **Syringa* (Knoblauch, 1897).

Б. Ягода 1-4 насінна, двогніздна, сферична, чорного кольору – *Ligustrum vulgare* та види роду **Jasminum*; в останнього роду плід поділений на два "мерикарпії" (didymous berry), проте часто розвивається лише один з них (Green, 2004).

В. Однонасінний плід, насінина повисла – решта родів. В *Chionanthus* L., *Olea* L., *Osmanthus* Lour. та *Phillyrea* L. плід однонасінний піренарій (кістянка) з твердою кісточкою, насінних зачатків по 2 у гнізді, повислі. В *Fontanesia phillyraeoides* Labill. плід – еліптична 1-2-насінна крилатка, у *Fraxinus* – однонасінна крилатка.

Orobanchaceae Vent. (incl. *Pedicularidaceae* Juss., *Rhinanthaceae* Vent.) (11/104) – коробочка верхня двочленна, огорнута неопадною чашечкою, іноді повністю вкрита нею (*Rhinanthus*, *Tozzia*) або однонасінний нерозкривний плід (Wettstein, 1895b; Fischer, 2004b). Плодолистки медіанні, стовпчик термінальний; у *Lathraea squamaria* є абаксіальний нектарний диск в основі зав'язі (Eichler, 1875; Beck, 1895). Гінецей конгенітально синкарпний, плодолистки зрослі між собою на всій довжині до приймочки, у зав'язі є коротка синасцидіатна зона з центрально-кутовими плацентами та симплікатна зона з масивними дволопатовими паріетальними плацентами (Fischer, 2004b). Насінні зачатки численні, у *Melampyrum* і *Tozzia* є лише 2 насінні зачатки у гнізді (Wettstein, 1895b). Насінини поширюються анемохорно, автохорно, балістохорно. Трапляється мірмекохорія та гігрохазійне розкривання плоду (*Lathraea squamaria*). Структура гінецею і плоду *Orobanchaceae* детально вивчалась і застосовувалась для таксономії та

еволюції в межах родини Scrophulariaceae s. l. (Hartl, 1956; Juan et al., 2000; Fischer, 2004b; Mourad et al., 2015).

А. Коробочка двогніздна, покрита або огорнута чашечкою, розкривається дорзивентрально або недовершено-дорзивентрально – більшість родів (Fischer, 2004b). У *Lathraea squamaria* та видів *Orobanche* коробочка одногніздна, соковита, розкривається дорзально, плацентація паріетальна (Duchartre, 1848; Heinricher, 1892; Каден, 1965; Krasnylenko et al., 2024). Більшість представників мають численні (більше 100) пилоподібні дрібні (менше 1 мм завдовжки) насінини (dust-like seeds), що характерно в цілому для паразитних рослин. У родах *Euphrasia*, *Cymbaria*, та *Odontites* насінин багато (10-100), середнього розміру (2-3 мм), а представники родів *Pedicularis*, *Melampyrum* та *Rhinanthus* мають найбільші насінини (більше 3 mm), декілька у плоді (Dong et al., 2015), у *Melampyrum* 1-4 у плоді (Fischer, 2004b). В *Lathraea squamaria*, *Orobanche* L., *Phelypaea* Tourn. ex L., *Bartsia alpina* L. *Euphrasia* L. *Pedicularis* L., *Rhinanthus* L. насінини дрібні численні, в *Cymbaria borysthena* Pall. ex Schltl. (= *Cymbochasma borysthena*) насінин у плоді небагато, у *Odontites* Ludw. їх є 2-20. Будова насінини і плоду використовуються для діагностики родів (Wettstein, 1895b; Zhiyun, Tzvelev, 1998; Dong et al., 2015).

Б. Однонасінний плід кістянка, огорнута чашечкою, з якою разом поширюється – *Tozzia alpina* L. (= *T. carpathica* Woł.). В зав'язі по 2 насінні зачатки в кожному гнізді, але 3 з них дегенерують (Fischer, 2004b).

Paulowniaceae*! Nakai (*Paulownia tomentosa* (Thunb.) Steud.) – коробочка верхня синкарпна двочленна, з покривом, локуліцидна (Fischer, 2004b).

Pedaliaceae* R.Br. (*Sesamum indicum* L.) – верхня синкарпна двочленна багатонасінна коробочка з лігніфікованим ендокарпієм та невеликим носиком (Ihlenfeld, 2004b). Коробочка прямостояча, розкривається недовершено дорзально; насінини поширюються анемобалістохорно, чашечка неопадна. Структура плоду використовується у виділенні родів.

Гнізда поділені несправжніми перегородками, плацентація центрально-кутова, насінні зачатки розміщені дворядко у кожному гнізді. Верхня стерильна паракарпна частина зав'язі формує невеликий носик. На відміну від більшості родів родини *Pedaliaceae*, у *Sesamum indicum* майже немає шипикуватих виростів на поверхні оплодня.

***Phrymaceae** Schauer** (*!*Erythranthe guttata* (DC.) G.L.Nesom = *Mimulus guttatus* DC.- може бути ще *M. luteus*) – коробочка верхня синкарпна двочленна, з покривом, розкривається дорзально (Каден, 1965), чашечка розростається у плоді (Fischer, 2004b).

***Plantaginaceae* Juss.** (incl. *Plantaginaceae* s. str., *Callitrichaceae* Link, *Globulariaceae* DC., *Hippuridaceae* Vest, *Veronicaceae* Cassel; incl. *Antirrhinaceae* Pers., *Linariaceae* Bercht., J.Presl) – плоди верхні двочленні, синкарпні, з покривом (Eichler, 1875). Структура гінецею і плоду *Plantaginaceae* детально вивчалась і застосовувалась для таксономії та еволюції в межах родини *Scrophulariaceae* s. l. (Hartl, 1956; Juan et al., 2000; Fischer, 2004b; Mourad et al., 2015).

А. Коробочка суха, з двох медіанних плодолистків, плацентація центрально-кутова, розкривається різними способами.

1. У *Plantaginaceae* s. str. коробочка розкривається поперечно-кільцевою щілиною, а також між перегородками і центральною колонкою (плацентою) (Schwarzbach, 2004) Плід піксидій, 1-малонасінний, огорнутий в чашечку та віночок, який відривається в основі і опадає разом з сильно опуклою кришечкою (Harms, Reiche, 1895). У *Plantago* коробочка синкарпна верхня двочленна, вкрита чашечкою і віночком, розкривається кільцевою та септифрагальними щілинами (Каден, 1965). Насінин від 2 до декількох, опадають під час розкривання плоду одночасно з плацентою (перегородкою) і кришечкою.

2. Коробочка з дорзальним розкриванням – *Veronicaceae* Cassel.; (Fischer, 2004b)

3. Коробочка з септицидним розкриванням – *Digitalis* L. (Wettstein, 1895b; Juan et al., 1998).

4. Коробочка з розкриванням 2-3 дірочками на верхівці – представники триби Antirrhinaceae Pers., у *Linaria vulgaris* в основі зав'язі є однобічний нектарний диск з боку шпорки (Juan et al., 1996; 1997b; 1999; Jachula et al., 2018).

Б. Схізокарпій, який розпадається на 4 кістянокоподібні ереми, стилодії вільні, пірчасті, зав'язь верхня (Hegelmaier, 1864; Erbar, Leins, 2004) – *Callitriche* 5 sp.). Оплідень тонкостінний, з лігніфікованими внутрішніми ширами мезокарпію та ендокарпієм, які формують кісточку, соковита частина оплодня швидко згниває. Зав'язь сформована двома зрослими трансверзальними плодолистками, квітка без оцвітини, подібно на зав'язь *Lamiaceae* поділена несправжніми дорзальними перегородками на 4 однонасінні гнізда з повислими насінними зачатками, розпадається на 4 частки при дозріванні плоду (Eichler, 1878, Fig. 162 с. 398).

В. Однонасінний плід, похідний від синкарпного димерного гінцею, виявлений у *Globularia trichosantha* Fisch. et C.A.Mey. та *Hippuris vulgaris* L. Це дуже неподібні між собою види, які раніше розглядались у складі родин Globulariaceae та Hippuridaceae відповідно. У *Globularia trichosantha* зав'язь верхня, з одним повислим насінним зачатком, плід тонкостінний горішок, дещо загострений на верхівці, вкритий неопадною чашечкою (Wettstein, 1895c). Гінцею вважається псевдомонотерним, з двох медіанних плодолистків, з яких задній є фертильним, проте з двома лопатями приймочки, з яких передня лопать довша (Eichler, 1875, Fig. 124 В; Eckhardt, 1937). В сучасних зведеннях іноді навіть не вказують на тип гінцею (Wagenitz, 2004).

У *Hippuris vulgaris* зав'язь одногніздна, сформована з двох медіанних плодолистків, з яких лише передній розвинутий. Зав'язь огорнута цілісним покривом з прирослої оцвітини, з одним повислим насінним зачатком, стовпчик цілісний (Eichler, 1878, Fig. 193 с.466). Зав'язь вважається

нижньою, але тип гінецею не визначений: мономерний або псевдомономерний (monocarpellate or pseudomonomerous) (Leins, Erbar, 2004). Плід дрібна кістянка, з соковим зовнішнім шаром і чашоподібною склеренхімною зоною всередині.

Rubiaceae Juss. (incl. *Theligonaceae* Dumort.) (7/111) – плоди нижні, синкарпні, двочленні: розпадний плід, ягода, або кістянка (Schumann, 1897c). Плодолистки медіанні, зав'язь нижня, двогніздна, містить по одному насінному зачатку у гнізді (Eichler, 1875; Salazar-Duque et al., 2021).

А. Нижній сухий схізокарпій – більшість родів. Плід у *Galium aparine* L. визначено як різновид схізокарпних плодів, що може бути перекладено як дрібна сім'янка, двосім'янка (achenarium) (Spjut, 1994).

Б. Нижня однонасінна кістянка з гінобазичним стовпчиком з потовщеною плодоніжкою, яка слугує елайосомою – *Theligonum cynocrambe* L. У цього виду встановлену унікальну ознаку – гінобазичний стовпчик у поєднанні з нижньою псевдомономерною зав'яззю, про що свідчить трубчаста оцвітина в основі стовпчика, який пересувається на бічну поверхню зав'язі упродовж розвитку квітки (Eichler, 1878; Wunderlich, 1971). Насінина базальна, зсунута на бік стовпчика. рис. за (Eichler, 1878: 94)

В. Плід ягодоподібний, насінини зрослі з м'якоттю оплодня – *Rubia* (*Rubia tatarica* (Trevir.) F.Schmidt, *Rubia tinctorum* L.) (Schumann, 1897c).

Scrophulariaceae Juss. (incl. *Limosellaceae* J. Agardh, *Buddlejaceae* K. Wilh.) (4/36). Родина *Scrophulariaceae* в сучасному розумінні у флорі України охоплює роди *Scrophularia* L. (12 видів), *Verbascum* L. (incl. *Celsia* L.) 22 види, *Limosella aquatica* L. та **Buddleja davidii* Franch. (Мосякін, 2013). Плід – коробочка верхня двочленна, суха, багатонасінна, з неопадною чашечкою, розкривається стулками (Fischer, 2004b). Зав'язь двогніздна, плацента центрально-кутова (Eichler, 1875), подушкоподібна, залишається у плоді після відокремлення стулок (Wettstein, 1895b). У *Verbascum* коробочка синкарпна, розкривається септицидно-дорзилатерально (дорзально-септифрагально – А.О.) (Каден, 1965), тобто на 4 стулки (Wettstein, 1895b). У

Scrophularia коробочка гемілізікарпна септицидна (септицидно-септифрагальна за Fischer, 2004b), у *Limosella* - гемілізікарпна (тобто перегородки наявні тільки в основі зав'язі), розкривається недовершено диз'юнктивно (Каден, 1965) або нерозкривна (Wettstein, 1895b). Коробочка у *Buddleja* L. септицидна (Oxelman et al., 2004). У зав'язі *Scrophulariaceae* s. l. наявні синасцидіатна і симплікатна зони у різному співвідношенні (Hartl, 1956; Fischer, 2004b), в останній зоні іноді наявні апікальні септи (Hartl, 1962). Опушення і форма коробочки *Verbascum* детально вивчена у 10 видів з Іспанії у зв'язку з ідентифікацією таксонів; виявлений багаточисловий здерев'янілий ендокарпій (Juan et al., 1997a).

Структура гінецею і плоду детально вивчалась і застосовувалась для таксономії та еволюції *Scrophulariaceae* s. l. (Hartl, 1956; Juan et al., 2000; Fischer, 2004b; Mourad et al., 2015).

***Solanaceae* Juss.** (13/33 за Федорончук, 2023б) – плоди синкарпні або гемілізікарпні, верхні, двочленні (у *Nicandra* 4-5-членні, з неправильною формою плацент), багатонасінні, огорнуті в чашечку – коробочка, ягода. Зав'язь двогніздна, інколи 4-гніздна (*Datura*) через формування несправжніх перегородок (Eichler, 1875; Barboza et al., 2016). Плацентація центрально-кутова (Eichler, 1875; Pabón-Mora, Litt, 2011). Морфологічні та анатомічні ознаки плодів широко використовуються в таксоноії родини на різних рівнях (Garcin, 1888; Wettstein, 1895a; Pabón-Mora, Litt, 2011; Barboza et al., 2016; Khafagi et al., 2018).

А. Коробочка двогніздна, багатонасінна, з інтрузивними плацентами – більшість родів. Коробочка розкривається септицидно-дорзально (*Datura*), септицидно-латерально, гемілізікарпна (*Nicotiana*), або розкривається кришечкою (*Hyoscyamus*, *Scopolia*) (Каден, 1965). У *Petunia* розкривання септицидне до 1/4-1/2 висоти коробочки, якщо утворюються дорзальні щілини, то вони не є довшими ніж 1/10 висоти коробочки, здерев'янілий шар формується у верхній частині плоду в середній зоні оплодня, в нижній частині плоду – у внутрішній зоні оплодня (Pabón-Mora, Litt, 2011). У

Nicotiana коробочка розкривається до 1/4 висоти септицидно-дорзально (septicidal and loculicidal dehiscence), лігніфікація найбільша у верхній половині плоду. У трибі Datureae під родини Solanoideae м'ясиста на початках коробочка дерев'яніє знизу вгору, шар склеренхіми не суцільний, вона є лише поблизу шипів, диференціюється зі середини мезокарпії назовні та має іншу структуру, ніж коробочки у під родинах Petunioideae та Nicotianoideae, що свідчить про її походження з ягоди (Pabón-Mora, Litt, 2011). У плоді *Datura* чашечка опадає по кільцевій щілині, залишаючи короткий обідок довкола основи зав'язі (Barboza et al., 2016).

Б. Ягода, багатонасінна або малонасінна, забарвлена (червона або чорна), іноді чашечка вздута в розросла (*Alkekengi*, *Nicandra*, *Physalis*), плаценти розростаються і заповнюють всю порожнину гнізд зав'язі – у більшості представників під родини Solanoideae: *Atropa*, *Capsicum*, *Solanum*, багатонасінні види *Lycium* L., в тому числі *!*Lycium barbarum* L. У деяких видів *Lycium* (відсутні у флорі України), плід двокісточковий піренарій (Bernardello, 1983; Knapp, 2002; Pabón-Mora, Litt, 2011). Плід *!*Nicandra physalodes* (L.) Gaertn. часом описують коробочка, яка як розламується неправильними щілинами (Каден, 1965), але частіше визначають як ягоду з тонким напівпрозорим, майже сухим оплоднем, що легко розривається (Barboza et al., 2016).

Verbenaceae J.St.-Hil. (2/6) – верхній синкарпний двочленний сухий дробний плід, покритий чашечкою, ценобій з 4 еремів, схізокарпій з 4 однонасінних часток, які мають різноманітний сітчастий рельєф (Sanders, 2001; Atkin, 2004). Стовпчик термінальний, зав'язь цілісна. Плецентація субапикальна, похідна від центрально-кутової, насінні зачатки прикріплюються до несправжніх перегородок; в центрі зав'язі є продовження каналу стовпчика (Sanders, 2001). У **Aloysia citrodora* Paláu (= *Aloysia triphylla**) є лише один абаксіальний плодолисток, з якого формується 2 ереми (Atkin, 2004).

Група порядків кампануліди

***Apiaceae* Lindl.** (74/155 за Федорончук (2022в) – вислоплідник (*cremocarpium*), нижній двочленний схізокарпій (Plunkett et al., 2018a). Мерикарпії однонасінні, сухі, насінини звисаючі, між мерикарпіями є колонка, проста або роздвоєна, сформована з вентральних провідних пучків, іноді колонки немає (*Eryngium* L., *Sanicula* L.). Зав'язь повністю нижня, двогніздна, з двома насінними зачатками, з яких один завжди дегенерує, плацентація центрально-кутова, стилодії вільні, кріпляться до опуклих нектарників – стилоподіїв (Erbar, Leins, 1985; Leins, Erbar, 1985). Кожен мерикарпій має здерев'янілий ендокарпій, схізогенні секреторні канали (*vittae*, *ssecretory ducts*) з дорзального і вентрального боку, провідні пучки. На вентральному боці мерикарпіїв є комісура (*commissura*) – місце їх з'єднання. Поверхня мерикарпіїв часто з 5 ребрами (*ribs*), борозенками (*valeculae*) або з крилами, іноді мерикарпій з носиком (*Scandix*, *Anthriscus*). Морфологічна та анатомічна будова мерикарпіїв активно використовується в таксономії родини (Drude, 1898; Liu et al., 2003; Plunkett et al., 2018a; Wojewydzka et al., 2019; Kadluczka, Grzebelus, 2022).

***Araliaceae* Juss.** (incl. *Hydrocotylaceae* Bercht., J.Presl) (*Hedera helix* L., *Hedera taurica* Carriere, *Hydrocotyle vulgaris* L.) (2/3 за Федорончук (2022в) – плід нижній піренарій або схізокарпій; плоди з однонасінними гніздами, плацентація апікальна (насінина звисаюча) (Plunkett et al., 2018b). Плоди поширюються ендозоохорно птахами або барохорно.

А. Нижній 5-кісточковий піренарій, соковитий, чорного кольору; зав'язь 5-гніздна, стовпчик цілісний – *Hedera* (Plunkett et al., 2018b). Насінних зачатків закладається два у гнізді, проте один швидко дегенерує, вони кріпляться до країв перегородки зав'язі (Erbar, Leins, 1988). Зав'язь у квітках напівнижня, після цвітіння підчашолисткова частина зав'язі сильно збільшується, так що плід є повністю нижній, з дещо опуклим дахом (Harms, 1898). Ця нижня частина зав'язі є синасцидіатною зоною, яка є стерильна, проте збільшена за рахунок зонального росту (Erbar, Leins, 1988).

Б. Нижній двогніздний сухий схізкарпій без колонки, стилодії вільні—*Hydrocotyle vulgaris* L. (Plunkett et al., 2018b).

***Aquifoliaceae** Bercht. & J.Presl** (*Ilex aquifolium* L.) – піренарій 4-6-кісточковий, верхній, огорнутий неопадною чашечкою, з однонасінними кісточками; зав'язь багатогніздна, сферична, ізомерна до віночка, насінні зачатки апікальні-центрально-кутові, один в гнізді, стовпчик термінальний (Loizeau et al., 2016). Плоди червоного кольору, поширюються орнітохорно.

***Asteraceae* Bercht. & J.Presl** (133/695) – сім'янка суха, нижня, однонасінна, часто з придатками, сформованими з редукованої чашечки; плід нерозкривний, але зазначається розкривання двома стулками при проростанні (Anderberg et al., 2007). Інколи плід позначається як ципсела (сурсела) (Spjut, 1994); Часто плід має папус (летючку), інколи крила на оплодні, гачки або елейосому. Оплодень завжди містить лігніфіковані шари у мезокарпії або ендокарпії, часто також схізогенні секреторні канали. Характерною особливістю є гетерокарпія, коли у суцвітті формується 2-3 типи морфологічно відмінних типів плодів. Будова плоду і насінини широко використовується у таксономії родини. Гінецей 2-членний, псевдомономерний, одногніздний, однонасінний; насінний зачаток базальний, плодолистки медіанні (Eichler, 1875). Поширення відбувається найчастіше вітром, іноді ссавцями, мурахами та іншими агентами. Діаспорою є гола сім'янка, вкрита лусками або щетинками, або головчасте суцвіття, вкрите обгорткою (Zohary, 1950). Синаптоспермія є типовим явищем.

***Campanulaceae* Juss.** (6/42) – коробочка нижня або напівнижня, суха, багатонасінна, розкривається підковоподібними отворами на стінках плоду (на радіусах перегородок) або дорзальними щілинами (Lammers, 2007). Кількість плодолистків 2-5, чашечка неопадна, плацентація центрально-кутова і парієтальна, плаценти збільшені. Насінини часто вузько-крилаті, поширюються балістохорно. Розміщення підковоподібних отворів в основі чи вище середини висоти коробочки використовується у таксономії роду *Campanula* L. (De Candolle, 1830). Коробочка п'ятигніздна (*Campanula p.p.*),

3-4-гніздна (*Adenophora*, види *Campanula*, *Phyteuma canescens*), або двогніздна (*Phyteuma nigrum*, *Ph. spicatum*). У *Jasione* коробочка двогніздна, розкривається недовершено дорзивентрально, поперечною щілиною, яка проходить в даху зав'язі.

***Caprifoliaceae* Juss.** (incl. *Dipsacaceae* Juss., *Linnaeaceae* Backlund, *Valerianaceae* Batsch) 14/64 за Федорончук, (2023в) – плоди синкарпні нижні сухі або соковиті: коробочка, ягода, піренарій, сім'янка. Плодолистків 2-5, всі фертильні або лише частина з них фертильні, зав'язь звужена під чашечкою, стовпчик цілісний (Hofmann, Bittrich, 2016). У квітках представників з усіма фертильними плодолистками, з яких формується плід ягода або коробочка, є багато насінних зачатків, розміщені двома рядами у верхній частині синасцидіатної зони і більшою частиною у симплікатній зоні, часто кілька насінних зачатків розміщені на кінці вільної перегородки вгорі гнізда. У представників, які мають фертильні і стерильні гнізда зав'язі, у фертильних гніздах насінний зачаток один в гнізді, звисаючий з верху синасцидіатної зони, в центрально-кутовому положенні, а стерильні гнізда можуть містити два ряди стерильних насінних зачатків. Види з соковитими плодами поширюються орнітохорно, з коробчастими плодами – вітром.

А. Коробочка нижня двогніздна багатонасінна, здерев'яніла, вузько-циліндрична або веретеноподібна, зі звуженим апікальним носиком (*slender beak*), розкривається септицидно двома стулками – (*Diervilla sessilifolia* Buckley та *Weigela florida* (Bunge) A.DC.) Насінини численні, дрібні, іноді вузькокрилаті (*Weigela*). Стулки коробочки вгорі залишаються з'єднаними у *Diervilla*, а у *Weigela* вони вгорі відхиляються назовні, від неопадної центральної колонки із носиком плоду.

Б. Ягода нижня тричленна (часом 2 або 4-5-членна), білого, червоного, синнього або чорного кольору, насінних зачатків (2)3–8 у гнізді, насінин від одної до кількох у гнізді – *Lonicera* (7). У *Lonicera tatarica* L. Spjut (1994) наводив складний плід двоягоду (*bibacca*) у складі двох злослих ягодоподібних плодів, розміщених навпроти один одного.

В. Піренарій нижній багатокісточковий, білого кольору з 2-4 кісточками – *Symphoricarpos albus* (L.) S.F.Blake. Зав'язь містить два трансверзальних однонасінних фертильних гнізда і два медіанних стерильних гнізда з парними насінними зачатками.

Г. Однонасінна суха сім'янка, нижня, 2-3-членна, псевдомонотерна:

1. Плід з одним фертильним однонасінним гніздом і двома стерильними – *Linnaea borealis* L. Плід маленький, вкритий двома парами брактеолей, рідко містить 2 насінини.

2. Плід однонасінний одногніздний, повністю огорнутий розростом і здерев'янілою зовнішньою чашечкою (epicalyx) і чашечкою на верхівці – представники родини Dipsacaceae (8/25), включеної до Caprifoliaceae (Mayer, 2016). Гінецей вважається двочленным, але іноді наявна трилопатева приймочка, що може свідчити про тричленність гінецею. Наявність придатків з оцвітини характеризує цей плід як ципселу (cypsela) за Spjut (1994). У *Knautia* зовнішня чашечка формує соковитий придаток – елейосому. Чашолистки часто модифіковані у щетинки, волоски, лусочки. У *Cephalaria*, *Dipsacus*, *Knautia* чашечка трубчаста, опадна. Зовнішня чашечка походить з двох пар зрослих між собою брактей, має поздовжні ребра і зубчики на верхівці. Вона найбільше забезпечує захист і пристосування до рознесення. На верхівці, над зав'яззю, зовнішня чашечка часто розділяється на діафрагму (покрив довкола звуженої трубочки чашечки) і корону – широкий плівчастий виріст, ділянка між ним і діафрагмою називається епідіафрагма. Особливості будови чашечки та зовнішньої чашечки використовуються в таксономії родини. Плоди поширюються вітром або епізоохорно. У *Knautia* експериментально підтверджено мірмекохорію. Міцні і жорсткі щетинки на приквіткових листках і лусках з обгортки головчастого суцвіття у *Dipsacus* забезпечують рознесення шляхом катапультування плодів. Для *Succisa pratensis* та деяких видів *Cephalaria* наведена гідрохорія. Деякі прості діаспори без морфологічних придатків поширюються барохорно (напр. у *Cephalaria*, *Dipsacus*, *Succisa* та *Succisella*).

3. Плід однонасінний, з неопадною розрослою чашечкою, яка представлена папусом або кільцевим валиком з 5 щетинками (Weberling, Bittrich, 2016) – представники родини Valerianaceae (під *Valeriana* із 25 видами), включеної до Caprifoliaceae. Плід формується з 3-членної зав'язі, в якій одне гніздо фертильне, містить одну звисаючу насінину, а два інших гнізда рудиментарні, стерильні, проте зберігаються у плоді (Al-Dabbagh, Saeed, 2020). Плоди поширюються вітром, водою, епізоохорно, іноді міркекохорно (за наявності елайосоми); наявний ди-триморфізм плодів (Jacobs et al., 2010b).

Menyanthaceae Dumort. (*Menyanthes trifoliata* L., *Nymphoides peltata* (S. G. Gmel.) O. Kuntze) – коробочка з правильним або неправильним розкриванням або нерозкривна. Зав'язь верхня, 2-членна, одногніздна, внизу з 5 залозками, насінні зачатки численні, розміщені на двох парієтальних, часто інтрузивних плацентах. Пладолистки медіанні або дещо косо-медіанні (Eichler, 1875). Наявна дистилія. Чашечка неопадна, насінини плавучі, поширюються водою (Kadereit, 2007). У *Nymphoides peltata* коробочка дещо зросла з чашечкою, дозріває під водою після згнивання плодоніжки і руйнується неправильними щілинами або нерозкривна, тоді насінини вивільняються після згнивання оплодня. З У *Menyanthes trifoliata* коробочка розкривається локуліцидно. Було показано, що насінини *Menyanthes trifoliata* охоче поїдають північний олень, вівсянка, крижень, різні види риб та, ймовірно, качок.

Viburnaceae Raf. (incl. *Adoxaceae* E.Mey., *Sambucaceae* Batsch ex Borkh.,) (3/7 за Федорончук, (2023в) – нижній або напів-нижній піренарій (синкарпна кістянка) з одною або кількома кісточками, чашечка неопадна, плодолистків 2-5, стилодії короткі або відсутні (Backlund, Bittrich, 2016). Насінний зачаток один в кожному гнізді, іноді є ще 1-2 стерильні насінні зачатки, стилодії вільні. Плоди *Sambucus* і *Viburnum* поширюються орнітохорно, плоди *Adoxa moschatellina* поширюються слимаками з ґрунту,

куди вони потрапляють після видовження генеративного пагона. Ми виділяємо в родині два базових типи плодів:

А. Піренарій багатокісточковий – в *Sambucus* та *Adoxa moschatellina* L.; в останнього виду піренарій напівнижній, зелений; з верхівкової квітки головчастого суцвіття формується чотиричленний плід, а з бічних квіток – п'ятичленний; плодолистки розміщені напроти пелюсток, гінецей ізомерний до віночка (Backlund, Bittrich, 2016). У *Sambucus* зав'язь 3-(5) гніздна, нижня, плід чорний або червоний.

Б. Піренарій однонасінний – *Viburnum*, зав'язь тричленна, однонасінна, з одним насінним зачатком в гнізді і одною плоскою кісточкою. Гінецей псевдомономерний, два інші гнізда редуковані і стерильні, стовпчик один, вкорочений. Плід переважно червоний. Форма та ультраструктура кісточки використовується в таксономії роду *Viburnum* і родини *Viburnaceae* в цілому (Jacobs et al., 2008; 2010a).

Додаток Д
КАРПОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ОКРЕМИХ ГРУП РОСЛИН
ФЛОРИ УКРАЇНИ

Таблиця Д.1.

Базові типи плодів та екологічні стратегії макрофітів України

Назва виду	Базовий тип плоду	Стратегія рознесення за Sádlo et al. (2018)
1. <i>Acorus calamus</i> L.	ягода (не утворюється)	<i>Zea</i>
2. <i>Aldrovanda vesiculosa</i> L.	коробочка	<i>Wolffia</i>
3. <i>Alisma gramineum</i> Ley	збірний	<i>Sparganium</i>
4. <i>Alisma lanceolatum</i> With.	збірний	<i>Sparganium</i>
5. <i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	збірний	<i>Sparganium</i>
6. <i>Alopecurus aequalis</i> Sobolewski	однонасінний	<i>Sparganium</i>
7. <i>Batrachium aquatile</i> (L.)Dumort. = (= <i>Ranunculus aquatilis</i> L.)	збірний	<i>Wolffia</i>
8. <i>Batrachium baudoti</i> (Godr.) F.Schultz (= <i>Ranunculus baudoti</i> Godr.)	збірний	<i>Wolffia</i>
9. <i>Batrachium circinatum</i> (Sibth.) Spach. (= <i>Ranunculus circinatum</i> Sibth.)	збірний	<i>Wolffia</i>
10. <i>Batrachium fluitans</i> (Lam.) Wimm. (= <i>Ranunculus fluitans</i> Lam.)	збірний	<i>Wolffia</i>
11. <i>Batrachium rioni</i> (Lagger) Nym. <i>Ranunculus rionii</i> Lagg.	збірний	<i>Wolffia</i>
12. <i>Batrachium trichophyllum</i> (Chaix) Bosch (= <i>Ranunculus trichophyllus</i> Chaix.)	збірний	<i>Wolffia</i>
13. <i>Beckmannia eruciformis</i> (L.) Host.	однонасінний	<i>Allium</i>
14. <i>Berula erecta</i> (Huds.) Cov. (= <i>Siella erecta</i> (Huds) M.Pimen)	схізокарпій	<i>Sparganium</i>

15. <i>Bolboschoenus maritimus</i> (L.) Palla	однонасінний	Sparganium
16. <i>Butomus umbellatus</i> L.	збірний	Sparganium
17. <i>Calla palustris</i> L.	ягода	Sparganium
18. <i>Callitriche cophocarpa</i> Sendther	схізокарпій	Sparganium
19. <i>Callitriche hamulata</i> Kutz. ex Koch	схізокарпій	Sparganium
20. <i>Callitriche hermaphrodica</i> L.	схізокарпій	Wolffia
21. <i>Callitriche stagnalis</i> Scop.	схізокарпій	Sparganium
22. <i>Callitriche verna</i> L.	схізокарпій	-
23. <i>Carex acuta</i> L.	однонасінний	Sparganium
24. <i>Carex acutiformis</i> Ehrh.	однонасінний	Sparganium
25. <i>Carex melanostachya</i> Bieb. ex Willd.	однонасінний	Allium
26. <i>Carex paniculata</i> L.	однонасінний	Sparganium
27. <i>Carex pseudocyperus</i> L.	однонасінний	Sparganium
28. <i>Carex riparia</i> Curt.	однонасінний	Sparganium
29. <i>Carex rostrata</i> Stokes	однонасінний	Sparganium
30. <i>Carex vesicaria</i> L.	однонасінний	Sparganium
31. <i>Carex vulpina</i> L.	однонасінний	Allium
32. <i>Catabrosa aquatica</i> (L.) Beauv.	однонасінний	Sparganium
33. <i>Ceratophyllum demersum</i> L.	однонасінний	Wolffia
34. <i>Ceratophyllum platyacanthum</i> Cham. et Schlecht	однонасінний	-
35. <i>Ceratophyllum submersum</i> L.	однонасінний	Wolffia
36. <i>Ceratophyllum tanaiticum</i> Sapjeg.	однонасінний	-
37. <i>Cicuta virosa</i> L.	схізокарпій	Sparganium
38. <i>Cladium mariscus</i> (L.) Pohl.	однонасінний	Sparganium
39. <i>Comarum palustre</i> L.	збірний	Allium
40. <i>Cyperus difformis</i> L.	однонасінний	-
41. <i>Cyperus ferax</i> Rich. (= <i>Torulinium ferax</i> (Rich.) Urb.)	однонасінний	-
42. <i>Damasonium alisma</i> Mill.	збірний	-

43. <i>Elatine alsinastrum</i> L.	коробочка	Sparganium
44. <i>Elatine ambigua</i> Wight	коробочка	-
45. <i>Elatine hungarica</i> Moesz	коробочка	-
46. <i>Elatine hydropiper</i> L.	коробочка	Sparganium
47. <i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem. et Schult.	збірний	Sparganium
48. <i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. et Schult.	збірний	Sparganium
49. <i>Elodea canadensis</i> Michx.	ягода	Wolffia
50. <i>Glyceria arundinacea</i> Kunth	однонасінний	-
51. <i>Glyceria fluitans</i> (L.) R. Br.	однонасінний	Sparganium
52. <i>Glyceria maxima</i> (C. Hartm.) Holmb.	однонасінний	Sparganium
53. <i>Glyceria plicata</i> (Fries) Fries	однонасінний	-
54. <i>Hippurus vulgaris</i> L.	однонасінний	Sparganium
55. <i>Hottonia palustris</i> L.	коробочка	Wolffia
56. <i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.	ягода	Wolffia
57. <i>Iris pseudacorus</i> L.	коробочка	Sparganium
58. <i>Juncus bulbosus</i> L.	коробочка	Sparganium
59. <i>Lemna gibba</i> L.	однонасінний	Wolffia
60. <i>Lemna minor</i> L.	однонасінний	Wolffia
61. <i>Lemna trisulca</i> L.	однонасінний	Wolffia
62. <i>Ludwigia palustris</i> (L.) Ell.	коробочка	Sparganium
63. <i>Lysimachia thyrsiflora</i> L. (=Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichenb.)	коробочка	Sparganium
64. <i>Lysimachia vulgaris</i> L.	коробочка	Allium
65. <i>Lythrum salicaria</i> L.	коробочка	Sparganium
66. <i>Mentha aquatica</i> L.	схізокарпій	Sparganium
67. <i>Menyanthes trifoliata</i> L.	коробочка	Sparganium
68. <i>Monochoria korsakowii</i> Rgl. et Maak.	коробочка	-
69. <i>Myriophyllum alterniflorum</i> DC	схізокарпій	Wolffia
70. <i>Myriophyllum spicatum</i> L.	схізокарпій	Wolffia
71. <i>Myriophyllum verticillatum</i> L.	схізокарпій	Wolffia

72. <i>Najas marina</i> L.	однонасінний	Wolffia
73. <i>Najas minor</i> All. (=Caulinia minor (All) Coss. et Gerra.)	однонасінний	Wolffia
74. <i>Nasturtium officinale</i> R.Br.	коробочка	Sparganium
75. <i>Nelumbo nucifera</i> Gaertn.	збірний	-
76. <i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith,	ягода	Wolffia
77. <i>Nymphaea alba</i> L.	ягода	Wolffia
78. <i>Nymphaea candida</i> J. et C. Presl,	ягода	Wolffia
79. <i>Nymphoides peltata</i> (S.G.Gmel.) O.Kuntze	коробочка	Wolffia
80. <i>Oenanthe aquatica</i> (L.) Poir. (=Phellandrium aquatica L.)	схізокарпій	Sparganium
81. <i>Persicaria amphibia</i> (L.) S.F. Gray (=Polygonum amphibium L.)	однонасінний	Sparganium
82. <i>Phalaris arundinacea</i> L. (=Phalaroides arundinacea (L.) Rauschert.)	однонасінний	Sparganium
83. <i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	однонасінний	Phragmites
84. <i>Peucedanum palustre</i> (L.) Moench (=Calestania palustris (L.) K.-Pol.)	схізокарпій	Sparganium
85. <i>Potamogeton acutifolius</i> Link	збірний	Wolffia
86. <i>Potamogeton alpinus</i> Balb.	збірний	Wolffia
87. <i>Potamogeton compressus</i> L.	збірний	Wolffia
88. <i>Potamogeton crispus</i> L.	збірний	Wolffia
89. <i>Potamogeton friesii</i> Rupr.	збірний	Wolffia
90. <i>Potamogeton gramineus</i> L.	збірний	Wolffia
91. <i>Potamogeton lucens</i> L.	збірний	Wolffia
92. <i>Potamogeton natans</i> L.	збірний	Wolffia
93. <i>Potamogeton nodosus</i> Poir.	збірний	Wolffia
94. <i>Potamogeton obtusifolius</i> Mert. et Koch	збірний	Wolffia
95. <i>Potamogeton pectinatus</i> L.	збірний	-
96. <i>Potamogeton perfoliatus</i> L.	збірний	Wolffia

97. <i>Potamogeton praelongus</i> Wulf.	збірний	Wolffia
98. <i>Potamogeton pusillus</i> L.	збірний	Wolffia
99. <i>Potamogeton rutilus</i> Wolfg.	збірний	Wolffia
100. <i>Potamogeton sarmaticus</i> Maemets	збірний	-
101. <i>Potamogeton trichoides</i> Cham. et Schlecht.	збірний	Wolffia
102. <i>Ranunculus lingua</i> L.	збірний	Sparganium
103. <i>Rorippa amphibia</i> (L.) Bess.	коробочка	Sparganium
104. <i>Rumex hydrolapathum</i> Huds.	однонасінний	Sparganium
105. <i>Ruppia cirrhosa</i> (Petagna) Grande R. <i>spiralis</i> L. ex Dumort.	збірний	-
106. <i>Ruppia maritima</i> L.	збірний	-
107. <i>Sagittaria latifolia</i> Willd.	збірний	Sparganium
108. <i>Sagittaria platyphylla</i> (Engelm.) J.G.Smith.	збірний	-
109. <i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	збірний	Sparganium
110. <i>Sagittaria trifolia</i> L.	збірний	-
111. <i>Schoenoplectus lacustris</i> (L.) Pala (<i>Scirpus</i> <i>lacustris</i> L.)	однонасінний	Sparganium
112. <i>Schoenoplectus littoralis</i> (Schrad.) Pala	однонасінний	-
113. <i>Schoenoplectus tabernaemontani</i> (C.C.Gmel.) Palla	однонасінний	Sparganium
114. <i>Schoenoplectus triqueter</i> (L.)Palla	однонасінний	Sparganium
115. <i>Sium latifolium</i> L.	схізокарпій	Allium
116. <i>Sium sisarum</i> L.	схізокарпій	-
117. <i>Sparganium emersum</i> Rehm	однонасінний	Sparganium
118. <i>Sparganium erectum</i> L.	однонасінний	Sparganium
119. <i>Sparganium minimum</i> Wallir.	однонасінний	-
120. <i>Spirodela polyrrhiza</i> (L.) Schleid.	однонасінний	Wolffia
121. <i>Stratiotes aloides</i> L.	ягода	Wolffia
122. <i>Trapa natans</i> L. s. l.	однонасінний	Wolffia

123. <i>Typha angustifolia</i> L.	однонасінний	Phragmites
124. <i>Typha australis</i> Schum. et Thonn.	однонасінний	-
125. <i>Typha caspica</i> Pobed.	однонасінний	-
126. <i>Typha grossheimii</i> Pobed.	однонасінний	-
127. <i>Typha latifolia</i> L.	однонасінний	Phragmites
128. <i>Typha laxmannii</i> Lepech.	однонасінний	Phragmites
129. <i>Typha minima</i> Funk	однонасінний	Phragmites
130. <i>Typha shuttleworthii</i> Koch et Sond.	однонасінний	Phragmites
131. <i>Utricularia bremii</i> licher	коробочка	Wolffia
132. <i>Utricularia intermedia</i> Hayne	коробочка	Wolffia
133. <i>Utricularia minor</i> L.	коробочка	Wolffia
134. <i>Utricularia vulgaris</i> L.	коробочка	Wolffia
135. <i>Vallisneria spiralis</i> L.	ягода	-
136. <i>Wolffia arrhiza</i> (L.) Horkel ex Wimm.	однонасінний	Wolffia
137. <i>Zannichellia major</i> Boenn. ex Reichenb.	збірний	-
138. <i>Zannichellia palustris</i> L.	збірний	Wolffia
139. <i>Zannichellia pedunculata</i> Keichenb.	збірний	-
140. <i>Zizania latifolia</i> (Uriseb.) Stapf.	однонасінний	-
141. <i>Zostera marina</i> L.	однонасінний	-
142. <i>Zostera nana</i> Roth.	однонасінний	-

Розрахунки кутового критерію Фішера для макрофітів флори України

Показник	Група рослин		Прийняття гіпотези
	макрофіти (142)	вся флора (5376)	
Збірний плід			
Частка видів (%)	29,6	9,6	Гіпотеза Н1 (достовірно відрізняється)
Кутове перетворення	1,151	0,630	
Емпіричне значення критерію	0,521*11,76 = 6.127		
Рівень значущості критерію	$\varphi^*_{емп} > \varphi_{табл}$ p≤0,01		
Коробочка			
Частка видів (%)	14,8	32,1	Гіпотеза Н1 (достовірно відрізняється)
Кутове перетворення	0,790	1,205	
Емпіричне значення критерію	0,415*11,76 = 4,88		
Рівень значущості критерію	$\varphi^*_{емп} > \varphi_{табл}$ p=0,001		
Ягода			
Частка видів (%)	6,3	2,7	Гіпотеза Н1 (достовірно відрізняється)
Кутове перетворення	0,507	0,330	
Емпіричне значення критерію	0,177*11,76= 2,08		
Рівень значущості критерію	$\varphi^*_{емп} > \varphi_{табл}$ p=0,01		
Схізокарпій			
Частка видів (%)	10,6	12,1	Гіпотеза Н0 (достовірно не відрізняється)
Кутове перетворення	0,663	0,711	
Емпіричне значення критерію	0,048*11,76= 0,56		
Рівень значущості критерію	$\varphi^*_{емп} = \varphi_{табл}$ при p>0,1		
Однонасінний плід			
Частка видів (%)	38,7	32,4	Гіпотеза Н1 (достовірно відрізняється)
Кутове перетворення	1,343	1,211	
Емпіричне значення критерію	0,132*11,76= 1,55		
Рівень значущості критерію	$\varphi^*_{емп} > \varphi_{табл}$ p>0,06		

Примітка. Емпіричне значення кутового перетворення Фішера для процентних часток та табличне значення при різних значеннях p подано за Климчук (2009, с.123, с.271).

Карпологічні та карпобіологічні типи високо інвазійних видів України

Назва виду	Базовий тип плоду	Стратегія за Sádlo et al. (2018), основний спосіб рознесення зачатків	Літературні джерела
1. <i>Acer negundo</i>	схізокарпій	Epilobium, анемохор	Протопопова та ін., 2010, 2014 Хом'як, 2018 Zavialova et al., 2021
2. <i>Ailanthus altissima</i>	одно- насінний	Epilobium, анемохор	Zavialova et al., 2021
3. <i>Amaranthus retroflexus</i>	коробочка	Allium	Zavialova et al., 2021
4. <i>Ambrosia artemisiifolia</i>	одно- насінний	Allium автохор, анемохор, антропохор	Протопопова та ін., 2010, 2014 Хом'як, 2018 Zavialova et al., 2021
5. <i>Amelanchier spicata</i>	піренарій	Cornus, ендозоохор (птахами, ведмедями, дрібними ссавцями), кореневищами	Protopopova et al., 2015
6. <i>Amorpha fruticosa</i>	одно- насінний	Allium автохор, гідрохор, антропохор, також кореневими паростками	Протопопова та ін., 2014 Zavialova et al., 2021
7. <i>Anisantha tectorum</i>	одно- насінний	Allium анемохор	Хом'як, 2018 Zavialova et al., 2021
8. <i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) J. Presl et C. Presl	одно- насінний	Allium	Протопопова та ін., 2014
9. <i>Asclepias syriaca</i>	коробочка	Epilobium	Zavialova et al., 2021
10. <i>Bidens frondosa</i>	одно- насінний	Bidens гідрохор, епізоохор, антропохор,	Протопопова та ін., 2014 Zavialova et al., 2021
11. <i>Bupleurum fruticosum</i>	схізокарпій	Allium (інші види), автохор, антропохор	Zavialova et al., 2021
12. <i>Centaurea</i>	одно-	Allium	Zavialova et al.,

<i>diffusa</i>	насінний	анемохор	2021
13. <i>Echinocystis lobata</i>	коробочка	Allium автохор, антропохор	Protopopova et al., 2015 Хом'як, 2018 Zavialova et al., 2021
14. <i>Elaeagnus angustifolia</i>	одно-насінний	Cornus, орнітохор, гідрохор, також є кореневі паростки	Хом'як, 2018 Zavialova et al., 2021
15. <i>Elodea canadensis</i>	ягода, лише вегетативно	Wolffia, гідрохор, антропохор, епізоохор (птахами)	Zavialova et al., 2021
16. <i>Erigeron canadensis</i> (= <i>Conyza canadensis</i>)	одно-насінний	Epilobium, анемохор, гідрохор, антропохор,	Протопопова та ін., 2014 Хом'як, 2018; Zavialova et al., 2021
17. <i>Erigeron annuus</i> (L.) Desf (= <i>Phalacroloma annuum</i>)	одно-насінний	Epilobium, анемохор, антропохор	Протопопова та ін., 2010 Хом'як, 2018
18. <i>Erigeron strigosus</i> var. <i>septentrionalis</i> (Fernald, Wiegand) Fernald (= <i>Phalacroloma septentrionale</i>)	одно-насінний	Epilobium, анемохор, антропохор	Бурда та ін., 2015
19. <i>Fraxinus ornus</i>	одно-насінний	Epilobium, анемохор	Zavialova et al., 2021
20. <i>Fraxinus pennsylvanica</i>	одно-насінний	Epilobium, анемохор, гідрохор, антропохор	Zavialova et al., 2021
21. <i>Grindelia squarrosa</i>	одно-насінний	- Epilobium, епізоохор, гідрохор, антропохор	Хом'як, 2018 Zavialova et al., 2021
22. <i>Helianthus tuberosus</i>	одно-насінний	Zea, переважно вегетативні зачатки (ділянки бульб) синзоохор (гризунами)	Zavialova et al., 2021
23. <i>Heracleum mantegazzianum</i>	схізокарпій	Allium автохор, анемохор, гідрохор	Protopopova et al., 2015 Zavialova et al., 2021
24. <i>Heracleum sosnowskyi</i>	схізокарпій	Allium (інші види), автохор, анемохор, гідрохор	Protopopova et al., 2015 Хом'як, 2018 Zavialova et al., 2021

25. <i>Hippophaë rhamnoides</i> L.	одно-насінний	Cornus	Хом'як, 2018
26. <i>Impatiens glandulifera</i>	коробочка	Allium, гідрохор, автохор, антропохор, мірмекохор	Protopopova et al., 2015 Zavialova et al., 2021
27. <i>Impatiens parviflora</i>	коробочка	Allium, автохор, гідрохор	Протопопова та ін., 2010, 2014 Protopopova et al., 2015 Хом'як, 2018 Zavialova et al., 2021
28. <i>Jacobaea maritima</i> (L.) Pelser, Meijden, (= <i>Senecio cineraria</i>)	одно-насінний	Epilobium (інші види), анемохор, антропохор	Zavialova et al., 2021
29. <i>Lupinus polyphyllus</i>	біб	Allium, автохор, антропохор, партикуляція каудекса	Zavialova et al., 2021
30. <i>Lycium barbarum</i>	ягода	Cornus	Zavialova et al., 2021
31. <i>Opuntia humifusa</i> .	ягода	Zea (інші види)	Zavialova et al., 2021
32. <i>Partenocissus inserta</i>	ягода	Cornus	Zavialova et al., 2021
33. <i>Quercus rubra</i> L.	одно-насінний	Cornus	Protopopova et al., 2015
34. <i>Reynoutria japonica</i>	одно-насінний	Sparganium, автохор	Protopopova et al., 2015 Zavialova et al., 2021
35. <i>Rhamnus alaternus</i>	одно-насінний	Cornus (інші види), ендозоохор	Zavialova et al., 2021
36. <i>Robinia pseudoacacia</i>	біб	Allium, автохор, анемохор, антропохор, також активно кореневими паростками	Протопопова та ін., 2014 Protopopova et al., 2015 Хом'як, 2018 Zavialova et al., 2021
37. <i>Rudbeckia laciniata</i>	одно-насінний	Allium, анемохор, антропохор	Протопопова та ін., 2010 Хом'як, 2018 Zavialova et al., 2021
38. <i>Salix fragilis</i>	коробочка	Phragmites (<i>Salix alba</i>)	Хом'як, 2018

(= <i>Salix euxina</i> ; <i>S.alba</i> x <i>S. euxina</i>)		та <i>S. euxina</i>), анемохор	Zavialova et al., 2021
39. <i>Solidago canadensis</i>	одно- насінний	Epilobium, насінням або вегетативно, кореневищем , анемохор. антропохор	Протопопова та ін., 2010, 2014 Хом'як, 2018
40. <i>Symphyotrichium lanceolatum</i> (Willd.) Nesom.	одно- насінний	Epilobium (інші види)	Protopopova et al., 2015
41. <i>Symphyotrichium novae-angliae</i> (L.) Nesom	одно- насінний	Epilobium (інші види)	Protopopova et al., 2015
42. <i>Symphyotrichum x salignum</i> (<i>Symphyotrichum lanceolatum</i> (Willd.) Nesom. x <i>Symphyotrichum novi-belgii</i> (L.) G.L.NESOM)	одно- насінний	Epilobium (інші види)	Zavialova et al., 2021
43. <i>Tripleurospermum inodorum</i> (L.) Sch. Bip. (= <i>Matricaria perforata</i> Mérat)	одно- насінний	Allium (інші види)	Zavialova et al., 2021
44. <i>Ulmus pumila</i> L.	одно- насінний	Epilobium (інші види)	Zavialova et al., 2021
45. <i>Xanthium albinum</i> (Widder) H. Scholz	одно- насінний	Bidens	Протопопова та ін., 2014 Хом'як, 2018 Zavialova et al., 2021

Таблиця Д.4.

Розрахунки кутового критерію Фішера для високо інвазійних видів

Показник	Група рослин		Прийняття гіпотези
	інвазійні види (45)	вся флора (5376)	
Багатонасінний монокарпій			
Частка видів (%)	4,4	6,5	Гіпотеза Н0) (достовірно не відрізняється)
Кутове перетворення	0,423	0,516	
Емпіричне значення критерію	0,093*11,76 = 1,094		
Рівень значущості критерію	$\varphi^*_{емп.} \leq \varphi_{табл.}$ при $p>0,1$		
Коробочка			
Частка видів (%)	13,3	32,1	Гіпотеза Н1 (достовірно відрізняється)
Кутове перетворення	0,747	1,205	
Емпіричне значення критерію	0,415*11,76 = 4,88		
Рівень значущості критерію	$\varphi^*_{емп.} > \varphi_{табл.}$ $p=0,001$		
Ягода			
Частка видів (%)	8,9	2,7	Гіпотеза Н1 (достовірно відрізняється)
Кутове перетворення	0,606	0,330	
Емпіричне значення критерію	0,276*11,76= 3,245		
Рівень значущості критерію	$\varphi^*_{емп.} > \varphi_{табл.}$ $p=0,01$		
Схізокарпій			
Частка видів (%)	8,9	12,1	Гіпотеза Н0 (достовірно не відрізняється)
Кутове перетворення	0,606	0,711	
Емпіричне значення критерію	0,105*11,76 = 1,23		
Рівень значущості критерію	$\varphi^*_{емп.} \leq \varphi_{табл.}$ при $p>0,1$		
Багатокісточковий піренарій			
Частка видів (%)	2,2	1,6	Гіпотеза Н0 (достовірно не відрізняється)
Кутове перетворення	0,298	0,254	
Емпіричне значення критерію	0,044*11,76 = 0,517		
Рівень значущості критерію	$\varphi^*_{емп.} \leq \varphi_{табл.}$ при $p>0,1$		
Однонасінний плід			
Частка видів (%)	62,2	36,4	Гіпотеза Н1 (достовірно відрізняється)
Кутове перетворення	1,817	1,295	
Емпіричне значення критерію	0,522*11,76= 6,139		
Рівень значущості критерію	$\varphi^*_{емп.} > \varphi_{табл.}$ $p>0,01$		
Однонасінна діаспора з оплоднем			
Частка видів (%)	71	55	Гіпотеза Н1 (достовірно відрізняється)
Кутове перетворення	2,004	1,671	
Емпіричне значення критерію	0,333*11,76= 3,93		
Рівень значущості критерію	$\varphi^*_{емп.} > \varphi_{табл.}$ $p>0,01$		

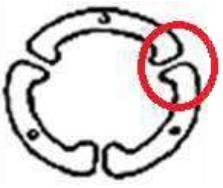
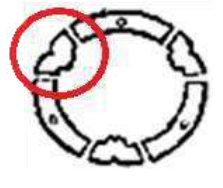
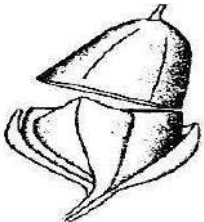
Примітка. Емпіричне значення кутового перетворення Фішера для процентних часток та табличне значення при різних значеннях p подано за Климчук (2009, с.123, с.271)

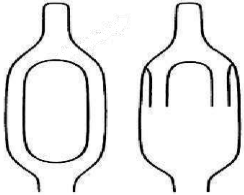
Додаток Е
СПОСОБИ РОЗКРИВАННЯ КОРОБЧАСТИХ ПЛОДІВ

Таблиця Е.1

Способи розкривання синкарпних плодів у рослин флори України

Тип щілин	Родина, представники
Дорзальне (локуліцидне) розкривання 	Aizoaceae, Alliaceae (дв), <u>Amaryllidaceae</u> (дв), Asphodelaceae (дв), Begoniaceae, Bignoniaceae (д-сф), Boraginaceae (<i>Phacelia</i>), Бухасеae (д-сф), Cannaceae, <u>Campanulaceae</u> (<i>Jasione</i>) (дв), Caryophyllaceae (ди), Celastraceae (дв), Cistaceae, Commelinaceae (дв), Droseraceae, Ericaceae, Euphorbiaceae (д-сц-сф), Frankeniaceae, Hamamelidaceae (дв), Hemerocallidaceae, Hyacinthaceae, Hippocastanaceae (дв), <u>Hydrangeaceae</u> (<i>Philadelphus</i>) (дв), <u>Iridaceae</u> (дв), Juncaceae (дв), Liliaceae (дв), Linaceae (дв-сц), Lythraceae (<i>Middendorfia</i>), Malvaceae (дв), Martyniaceae (<i>Proboscidea</i>), Mazaceae, Menyanthaceae (<i>Menyanthes</i>), Molluginaceae (дв), Ericaceae, (<i>Moneses</i>, <i>Hypopytis</i>, <i>Andromeda</i>, <i>Chamaedaphne</i>, (сф), Oleaceae (дв), <u>Onagraceae</u> (д-сф), Orobanchaceae, Oxalidaceae, Parnassiaceae, Paulowniaceae, Pedaliaceae, Peganaceae, Phrymaceae, Plantaginaceae (<i>Veronica</i>, <i>Digitalis</i>: сц-сф), Polemoniaceae (сф), Polygalaceae (дв), Pontederiaceae, Primulaceae (ди), Pyrolaceae, Rutaceae, Salicaceae, Sapindaceae, Scrophulariaceae (<i>Verbascum</i>, д-сц-сф), Solanaceae (<i>Datura</i> сц-сф), Tamaricaceae, Tetradiclidaceae, Theaceae, Violaceae, Xanthoceraceae (дв), Zygophyllaceae (д-в-сф)
Вентральне розкривання 	Hypericaceae (+сц), Melanthiaceae (<i>Veratrum</i>), <u>Saxifragaceae</u> (<i>Chrysosplenium</i>), Ranunculaceae (<i>Nigella</i>), Resedaceae, Staphyleaceae, Tofieldiaceae (<i>Tofieldia</i>)

Септицидне розкривання 	<u>Altingiaceae</u>, <u>Aristolochiaceae</u>, <u>Caprifoliaceae</u> (<i>Diervilla</i> та <i>Weigela</i>), <u>Colchicaceae</u>, <u>Elatinaceae</u> (сф), <u>Ericaceae</u> (<i>Calluna</i>, <i>Rhododendron</i>, сф), <u>Hydrangeaceae</u> (<i>Deutchia</i>) (сф), <u>Hypericaceae</u> (<i>Hypericum</i>), <u>Lythraceae</u> (<i>Lythrum</i>) (сц-сф), <u>Saxifragaceae</u> (<i>Saxifraga</i>), <u>Scrophulariaceae</u> (<i>Scrophularia</i>, сц-сф), <u>Solanaceae</u> (сф)
Диз'юнктивне розкривання 	<u>Caryophyllaceae</u> (іноді д), <u>Gentianaceae</u>, <u>Lentibulariaceae</u> (<i>Pinguicula</i>), <u>Linderniaceae</u>, <u>Montia</u>, <u>Primulaceae</u>, <u>Papaveraceae</u> (<i>Eschscholtzia</i>), <u>Saxifragaceae</u> (<i>Saxifraga</i>) <u>Scrophulariaceae</u> (<i>Limosella</i>)
Латеральне розкривання 	<u>Aprocynaceae</u> (incl. <u>Asclepiadaceae</u>), <u>Orchidaceae</u>
Септифрагальне розкривання 	<u>Aprocynaceae</u>, <u>Asclepiadaceae</u>, <u>Campanulaceae</u> (<i>Campanula</i>, <i>Adenophora</i>, <i>Phyteuma</i>, <i>Trachelium</i>) (по) , <u>Caryophyllaceae</u>, <u>Convolvulaceae</u> (<i>Cuscuta</i>), <u>Elatinaceae</u> (+сц), <u>Ericaceae</u> (<i>Calluna</i>, <i>Rhododendron</i>, сц), (<i>Moneses</i>, <i>Hyppocyttis</i>, <i>Andromeda</i>, <i>Chamaedaphne</i>, +д), <u>Plantaginaceae</u> (<i>Plantago</i>) (+пк), <u>Polemoniaceae</u> (д), <u>Scrophulariaceae</u> (сц), <u>Solanaceae</u> (сц), <u>Tetradiclidaceae</u> (<i>Tetradiclis</i>), <u>Catalpa</u>(сф))
Поперечно-кільцове 	<u>Amaranthaceae</u>, <u>Chenopodiaceae</u> (<i>Beta</i>), <u>Convolvulaceae</u> (<i>Cuscuta</i>), <u>Plantaginaceae</u> (<i>Plantago</i>) (сф), <u>Portulacaceae</u>, <u>Primulaceae</u> (<i>Anagallis</i>, <i>Centunculus</i>, <i>Trientalis</i>), <u>Solanaceae</u> (<i>Hyoscyamus</i>, <i>Scopolia</i>)

Порицидне та клапанне розкривання 	Brassicaceae, <u>Campanulaceae</u> (<i>Campanula</i>, <i>Adenophora</i>, <i>Phyteuma</i>, <i>Trachelium</i>) (д-сф), Cleomaceae, Convolvulaceae (<i>Calystegia</i>) Geraniaceae, Papaveraceae (<i>Papaver</i>), Plantaginaceae (<i>Antirrhinum</i>, <i>Chaenorrhinum</i>, <i>Linaria</i>) (сф),
Неправильне розкривання	<u>Aristolochiaceae</u> (<i>Asarum</i>), Capparaceae, Caryophyllaceae (<i>Spergula linicola</i>, <i>S. maxima</i>), Convolvulaceae (<i>Cuscuta</i> p.p.), <u>Hydrocharitaceae</u> (<i>Stratiotes</i>), Lentibulariaceae (<i>Utricularia</i>), Lythraceae (<i>Peplis</i>, <i>Punica</i>), Menyanthaceae (<i>Nymphoides</i>), Solanaceae (<i>Nicandra</i>)
Інші способи розкривання	• <u>Cucurbitaceae</u> – апікальними зубцями (<i>Echinocystis lobata</i>), базальною порою (<i>Ecballium elaterium</i>); • Нуресоасеае (<i>Nurесоит</i>) – члениста стручкоподібна коробочка розламується поперечно на членики; • Papaveraceae (<i>Roemeria</i>, <i>Glaucium</i>) – невеликою, дуже вузькою щілиною;

Примітка. Дані подані за джерелами, вказаними у Додатку Г та за власними даними з додатку В. В дужках наведені інші типи щілин в оплодні у вказаній родині, якщо розкривання відбувається за участі декількох типів отворів: в – вентральне, д – дорзальне, ди – диз’юнктивне, пк – поперечно-кільцьове, по – порицидне, сц – септицидне, сф – септифрагальне. Родини з нижніми і напівнижніми плодами підкреслені.

Додаток Ж

СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ ТА ВІДОМОСТІ
ПРО АПРОБАЦІЮ РЕЗУЛЬТАТІВ ДИСЕРТАЦІЇСтатті у виданнях, які входять до міжнародних наукометричних базданих Scopus і Web of Science

1. Novikoff A., **Odintsova A.** Some aspects of gynoeceum morphology in three bromeliad species. *Wulfenia*. 2008. Vol. 15. P. 13–24. https://www.zobodat.at/pdf/Wulfenia_15_0013-0024.pdf (Авторський внесок 30%: розвиток методології, аналіз результатів дослідження)
2. **Odintsova A.**, Fishchuk O., Sulborska A. The gynoeceum structure in *Dracaena fragrans* (L.) Ker Gawl., *Sansevieria parva* N.E.Brown and *Sansevieria trifasciata* Prain (Asparagaceae s. l.) with special emphasis on the structure of the septal nectary. *Acta Agrobotanica*. 2013. Vol. 66 (4). P. 55–64. <https://doi:10.5586/aa.2013.051> (Авторський внесок 30%: розвиток методології, виготовлення схем, аналіз результатів дослідження)
3. **Odintsova A.**, Fishchuk O. The flower morphology in three *Convallariaceae* species with various attractive traits. *Acta Agrobotanica*. 2017. Vol. 70 (1). Article ID 1705. <https://doi.org/10.5586/aa.1705> (Авторський внесок: 40%, збір частини матеріалу, розробка методики, мікроскопічний аналіз, аналіз результатів дослідження)
4. Andreychuk R., **Odintsova A.** Morphological and anatomical structure of *Campanula latifolia* L. fruits. *Biologicni Studii / Studia Biologica*. 2019. Vol. 13 (1). P. 95–105. <https://doi.org/10.30970/sbi.1301.593> (Авторський внесок: 50%, збір матеріалу, розробка методики, аналіз результатів дослідження)
5. Andreychuk R. R., Kolomiychuk V. P., **Odintsova A. V.** Morpho-anatomical structure and development of fruit in *Asyneuma canescens* (Campanulaceae). *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2020. Vol. 11(4). P. 513–519. <https://doi:10.15421/022078> (Авторський внесок: 30%, розробка методики, аналіз результатів дослідження)

6. Андрейчук Р., **Одінцова А.** Сучасний стан карпологічних досліджень у родині *Campanulaceae* Juss. у зв'язку зі систематикою. *Biologicni Studii / Studia Biologica*. 2020. Т. 14(2). С. 95–116. <https://doi.org/10.30970/sbi.1402.616> (Авторський внесок: 40%, розробка концепції, збір та аналіз літератури)
7. Fishchuk O. S., **Odintsova A. V.** Micromorphology and anatomy of the flowers of *Galanthus nivalis* and *Leucojum vernum* (Amaryllidaceae). *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2020. Vol. 11(3). P. 463–468. <https://doi:10.15421/022071> (Авторський внесок: 30%, розробка методики, аналіз результатів дослідження)
8. Andreychuk R., **Odintsova A.** Morpho-anatomy of the gynoecium and fruit in three ornamental members of Campanuloideae (Campanulaceae). *Acta Agrobotanica*. 2021. Vol. 74(4). Article ID 7415. <https://doi.org/10.5586/aa.7415>. (Q2) (Авторський внесок: 30%, збір частини матеріалу, розробка концепції, аналіз результатів дослідження, загальне редагування статті)
9. **Odintsova A. V.**, Fishchuk O. S., Scrypec K. I., Danylyk I. M. Systematic treatment of morphological fruit types in plants of the class Liliopsida of the flora of Ukraine. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2021. Vol. 12(3). P. 375–382. <http://doi.org/10.15421/022151> (Авторський внесок: 70%, збір та аналіз частини літературних джерел, розробка концепції, виготовлення рисунків, аналіз результатів дослідження)
10. **Одінцова А. В.** Морфогенез плоду як предмет карпологічних досліджень. *Український Ботанічний Журнал*. 2022. Т. 79(3). С.169–183. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj79.03.169>
11. **Одінцова А. В.**, Фіщук О. С., Данилик І. М. Еволюційна та екологічна інтерпретація структури плодів однодольних рослин флори України. *Biologicni Studii / Studia Biologica*. 2022. Т. 16(3). С. 83–100. <https://doi.org/10.30970/sbi.1603.688> (Авторський внесок: 70%, збір та аналіз літератури, розробка концепції, аналіз результатів дослідження)

12. **Odintsova A.** Morphological and taxonomical treatments of fruits in the subclass Rosidae Takht. of the flora of Ukraine. *Biologicni Studii / Studia Biologica*. 2023. Vol. 17(2). P.123-152. <https://doi.org/10.30970/sbi.1702.715>
13. **Odintsova A.**, Khomei Y., Andreychuk R. A reversal to hypogyny in *Campanula alpina*: evidence from morpho-anatomy of the fruiting ovary. *Biologicni Studii / Studia Biologica*. 2024. Vol. 18(2). P. 233–250. <https://doi.org/10.30970/sbi.1802.774> (Авторський внесок: 50%, збір частини матеріалу, розробка концепції, мікроскопічний аналіз зразків, виготовлення частини рисунків, аналіз результатів)
14. **Odintsova A.V.** Morphological and taxonomic overview of fruits in representatives of subclass Caryophyllidae in the flora of Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*. 2025. Vol. 82(1). P. 60–78. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.01.060> (Q3)

Статті у наукових фахових виданнях, затверджених МОН України

15. **Одінцова А.В.** Порівняльний аналіз морфології та васкулярної анатомії гінецея в родині Lythraceae. *Український Ботанічний Журнал*. 2008. Т. 65(5). С.687-695. https://www.botany.kiev.ua/content_ubj_08.htm#u5_8
16. Ізмест'єва С.В., **Одінцова А.В.** Порівняльна морфологія гінецея *Stratiotes aloides* L. та *Hydrocharis morsus-ranae* L. (Hydrocharitaceae). *Biologicni Studii / Studia Biologica*. 2010. Т. 4(1). С. 115–122. <https://doi.org/10.30970/sbi.0401.079>. (Авторський внесок: 60%, збір матеріалу, розробка методики, виготовлення частини препаратів і рисунків, аналіз результатів дослідження, написання статті)
17. **Одінцова А. В.** Два основних типи септальних нектарників однодольних. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 2013. Вип. 61. С. 41-50. <http://publications.lnu.edu.ua/bulletins/index.php/biology/article/view/8296/8252>
18. **Одінцова А. В.** Локуліцидне розкривання верхніх і нижніх коробчастих плодів у порядку Myrtales. *Biologicni Studii / Studia Biologica*. 2016. Т. 10(3–4). С. 129–140. <https://doi.org/10.30970/sbi.1003.504>

19. **Одінцова А. В.**, Клімович Н. Б. Анатомо-морфологічна будова плоду *Epilobium hirsutum* та *E. angustifolium* (Onagraceae). Український Ботанічний Журнал. 2017. Т. 74 (6). С. 582–593. <https://doi:10.15407/ukrbotj74.06.582> (Авторський внесок: 50% – збір частини матеріалу, концептуалізація, розробка методики, мікроскопічний аналіз, виготовлення рисунків, аналіз результатів дослідження).
20. **Одінцова А. В.** Методика укладання опису морфо-анатомічної будови плоду за даними світлової мікроскопії. Вісник Львівського університету. Серія біологічна. 2023. Вип. 89. С. 3–19. <https://doi.org/10.30970/vlubs.2023.89.01>
21. **Odintsova A.**, Khomei Y. Micromorphology and anatomy of fruit in *Iris pseudacorus* L. Plant Introduction, 2023. Vol. 99/100. P. 12–23. <https://doi.org/10.46341/PI2023004>. (Авторський внесок: 60% – збір матеріалу, розробка концепції, виготовлення рисунків, аналіз результатів дослідження)
22. **Odintsova A.** Morphological fruit types of basal angiosperms in the flora of Ukraine. Plant Introduction. 2024. Vol. 101/102. P. 57–65. <https://doi.org/10.46341/PI2024006>

Публікації, що засвідчують апробацію матеріалів дисертації

23. **Одінцова А.В.** Пристосувальне значення організації провідної системи квітки. Матер. міжнар. конф. молодих учених: “Актуальні проблеми ботаніки та екології” (Кам’янець-Подільський, 13-16 серпня 2008 р.). Київ, 2008. С. 178-179.
24. **Одінцова А.В.**, Савицький О.Л. Еволюційна та екологічна інтерпретація плоду *Trapa natans*. Матер. IV міжнар. конф. "Рідкісні рослини і гриби України та прилеглих територій: реалізація природоохоронних стратегій" (16-20 травня 2016 р., Київ). Київ: Паливода А.В., 2016. С. 108-110.
25. **Одінцова А.В.** Клімович Н.Б. Структура перикарпію і особливості розкривання плоду в *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. (Onagraceae). Зб. тез міжнарод. наук. конф. "Актуальні питання досліджень рослинного світу Карпат: ретроспектива та сучасність" (Ужгород, 8-9 грудня 2016 р.). Ужгород, Вид-во УжНУ "Говерла", 2016. С. 50-51.

26. **Одінцова А. В.** Анатомо-морфологічна будова плоду в *Circaea lutetiana* L. (Onagraceae). "Тернопільські біологічні читання – Ternopil Bioscience – 2017" Матер. Всеукр. науково-практ. конф. з міжнар. участю, присвяч. 20-річчю заснування наук. фах. видання України "Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету ім. В.Гнатюка. Серія Біологія" (Тернопіль, 20-22 квітня 2017 р.). Тернопіль: Терно-Граф, 2017. С. 73–76.
27. **Одінцова А. В.** Анатомічна будова плоду в *Oenothera biennis*. Матер. наук. конф. "Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій" (сmt Шацьк, 13-16 вересня 2018 р.). Львів: СПОЛОМ, 2018. С. 85–86.
28. **Одінцова А., Гончаренко В.** Карпологічні особливості рослин водних і прибережно-водних угруповань Шацького НПП. Матер. міжнар. наук. конф. "Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій". (Львів, 10-13 вересня 2020 р.). Львів: СПОЛОМ, 2020. С. 71-74.
29. Андрейчук Р., **Одінцова А.** Особливості морфогенезу плодів у родині *Sampanulaceae*. Матер. всеукр. наук. конф. "Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій". (Львів-Шацьк, 9-12 вересня 2021 р.). Львів: СПОЛОМ, 2021. С. 26-28.
30. Андрейчук Р. Р., **Одінцова А. В.** Еволюційна інтерпретація структури плодів у родині *Sampanulaceae*. Актуальні проблеми ботаніки та екології. Матер. Міжнар. конф. молодих вчених, присвяченої 100-річчю Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (Київ, 20-22 жовтня 2021 р.). С.30.
31. Волкотруб К., **Одінцова А.** Морфологічна й анатомічна будова плоду *Philadelphus coronarius* L. (Hydrangeaceae). Зб. тез доповідей XVII Міжнар. наук. конф студ. і аспір. "Молодь і поступ біології", (Львів, 19-21 квітня 2021 р.). Львів, Ромус-поліграф, 2021. С. 82-83.

32. Семеренко І., **Одінцова А.** Морфолого-анатомічна будова плоду та репродуктивні показники канни індійської (*Canna indica* L.). Зб. тез доповідей XVII Міжнар. наук. конф студ. і аспір. "Молодь і поступ біології", (Львів, 19-21 квітня 2021 р.). Львів, Ромус-поліграф, 2021. С. 94-95.
33. **Одінцова А.**, Гончаренко В. Карпологічні типи високо інвазійних рослин України. Матер. всеукр. наук. конф. "Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій". (Львів-Шацьк, 9-12 вересня 2021 р.). Львів: СПОЛОМ, 2021. С. 93-95.
34. Скірка В., **Одінцова А.** Показники квітки і плоду очитка їдкового (*Sedum acre* L.) в умовах Опілля. Матер. всеукр. наук. конф. "Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій". (Львів, 8-11 вересня 2022 р.). Львів: СПОЛОМ, 2022. С. 126-128.
35. Андрейчук Р., **Одінцова А.** Особливості розкривання плоду в *Campanula alpina*. Зб. тез доповідей XVIII Міжнар. наук. конф. студ. і аспір. "Молодь і поступ біології" (Львів, 6-7 жовтня 2022 р.). Львів: СПОЛОМ, 2022. С. 42-43.
36. Волкотруб К., **Одінцова А.** Нові характеристики розкривання плоду у видів роду *Hydrangea* L. Зб. тез доповідей XIX Міжнар. наук. конф. студ. і аспір. "Молодь і поступ біології" (Львів, 26-28 квітня 2023 р.). Львів: Галич-Прес, 2023. С.59-60.
37. **Одінцова А.** Морфологічні типи плодів однодольних рослин флори України. Матер. всеукр. наук. конф. "Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій" (Львів-Шацьк, 7-10 вересня 2023 р.). Львів: СПОЛОМ, 2023. С. 56-59.
38. Головка В., Хомей Я., **Одінцова А.** Мікроморфологія та анатомія плоду *Silene baccifera* (Caryophyllaceae). Зб. тез доповідей XX Міжнар. наук. конф.

студ. і аспір. "Молодь і поступ біології" (Львів, 18-20 квітня 2024 р.). Львів: СПОЛОМ, 2024. С.109-110.

39. Присяжнюк М., **Одінцова А.** Морфо-анатомічні дослідження плоду *Asclepias syriaca* (Аросунасеae). 3б. тез доповідей XX Міжнар. наук. конф. студ. і аспір. "Молодь і поступ біології" (Львів, 18-20 квітня 2024 р.). Львів: СПОЛОМ, 2024. С.119-121.

40. **Одінцова А.** Волкотруб К. Морфологічні типи плодів у базальних астерид флори України. Матер. всеукр. наук. конф. "Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій" (Львів-Ворохта, 5-8 вересня 2024 р.). Львів: СПОЛОМ, 2024. С. 90-93.

41. **Одінцова А.** Критерії класифікації способів розкривання коробчастих плодів. Матеріали XV З'їзду Українського ботанічного товариства (Івано-Франківськ, 30 вересня - 4 жовтня 2024 р.). Одеса: Гельветика, 2024. С. 139.

42. **Odintsova A.** Dwa rodzaje owoców schizokarpicznych zidentyfikowane na podstawie dowodów anatomicznych. III Krajowa Konferencja Anatomii i Histogenezy Roślin "Struktura – Częsteczki – Procesy" (Poznań, 10–11 lutego 2025). Poznań, Polskie Towarzystwo Botaniczne. 2025. P. 41.

Праці, які додатково розкривають зміст дисертації

43. **Одінцова А. В.** До питання про принципи класифікації синкарпних гінецеїв. Modern Phytomorphology. 2012. Т. 1. С. 71–75. DOI: [10.5281/zenodo.162739](https://doi.org/10.5281/zenodo.162739).

44. Скрипець Х.І., **Одінцова А. В.** Морфологія та васкулярна анатомія гінецея *Gladiolus × hybridus* C.Morren hort. (Iridaceae Juss.). Modern Phytomorphology. 2013. Т. 3. С. 241–244. DOI: [10.5281/zenodo.162026](https://doi.org/10.5281/zenodo.162026).

45. **Одінцова А. В.** Вертикальна зональність септальних нектарників однодольних. Modern Phytomorphology. 2013. Т. 4. С. 317–318. DOI: [10.5281/zenodo.161409](https://doi.org/10.5281/zenodo.161409).

Конференції, на яких були представлені результати дослідження:

Міжнародна конференція студентів і аспірантів "Молодь і поступ біології" (Львів, 2008, 2018, 2021–2024) (усні доповіді),

Міжнародна конференція молодих учених "Актуальні проблеми ботаніки та екології" (Кам'янець-Подільський, 2008, Київ, 2021) (усні доповіді),

IV міжнародна конференція "Рідкісні рослини і гриби України та прилеглих територій: реалізація природоохоронних стратегій" (Київ, 2016) (усна доповідь),

Міжнародна наукова конференція "Актуальні питання досліджень рослинного світу Карпат: ретроспектива та сучасність" (Ужгород, 2016) (усна доповідь),

Всеукраїнська науково-практична конференція з міжнародною участю, присвячена 20-річчю заснування видання "Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету ім. В.Гнатюка. Серія Біологія" "Тернопільські біологічні читання – Ternopil Bioscience–2017" (Тернопіль, 2017) (усна доповідь),

Всеукраїнська наукова конференція "Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій" (Шацьк–Львів, 2018, 2020–2024) (усні доповіді),

XV З'їзд Українського ботанічного товариства (Івано-Франківськ, 2024) (усна доповідь),

3rd National Conference on Plant Anatomy and Histogenesis "Structure - Molecules - Processes" (Poznań, 10-11 February, 2025) (усна доповідь).

Наукові семінари кафедри ботаніки та звітні конференції біологічного факультету Львівського національного університету імені Івана Франка (щорічно) (усні доповіді).

Наукові семінари відділу систематики і флористики судинних рослин Інституту ботаніки імені М.Г.Холодного НАН України (2019, 2025) (усні доповіді).