

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ БОТАНІКИ ІМЕНІ М.Г.ХОЛОДНОГО

ОДІНЦОВА АНАСТАСІЯ ВАЛЕРІЇВНА



УДК 582.5/.9:581.461.581.471

МОРФОГЕНЕЗ ПЛОДІВ РОСЛИН ФЛОРИ УКРАЇНИ:
МЕТОДИЧНІ АСПЕКТИ ТА АНАЛІЗ

03.00.05 – ботаніка

Реферат

дисертації на здобуття наукового ступеня доктора наук

Київ – 2025

Дисертацією є рукопис

Робота виконана у Львівському національному університеті імені Івана Франка,
Міністерство освіти і науки України

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук, старший науковий співробітник

Гайдаржи Марина Миколаївна

Київський національний університет

імені Тараса Шевченка МОН України,

директор Ботанічного саду ім. акад. О.В.Фоміна

доктор біологічних наук, старший науковий співробітник

Цимбалюк Зоя Миколаївна

Інститут ботаніки імені М.Г.Холодного НАН України,

завідувач Лабораторії мікроморфології та палеопалінології

доктор біологічних наук, старший науковий співробітник

Кобів Юрій Йосифович

Інститут екології Карпат НАН України,

провідний науковий співробітник

відділу популяційної екології

Захист відбудеться “17” листопада 2025 р. об 11:00 годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д26.211.01 Інституту ботаніки ім. М.Г.Холодного НАН України за адресою: вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01601.

З дисертацією можна ознайомитись на офіційному сайті Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України https://www.botany.kiev.ua/spec_advice.htm та у бібліотеці Інституту ботаніки імені М.Г.Холодного НАН України за адресою: вул. Велика Житомирська, 28, м. Київ, 01025.

Реферат розісланий “13” жовтня 2025 р.

Вчений секретар

спеціалізованої вченої ради,

кандидат біологічних наук



Світлана НИПОРКО

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

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 насінною, 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 гiнецею вивчається переважно без зв'язку з особливостями будови плоду. Це гальмує прогрес у розумінні рушіїв еволюції як плоду, так і гiнецею. 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 гiнецею 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, мікоморфологію, 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 анований 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.Скрипеч (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, збирала 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" "Тернопільські біологічні читання – Ternopil Bioscience–2017" (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 займає 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.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

ПІДХОДИ ДО КЛАСИФІКАЦІЇ ПЛОДІВ ТА ЇХНЄ ЗАСТОСУВАННЯ У СИСТЕМАТИЦІ ТА ЕКОЛОГІЇ

У розділі поданий огляд існуючих класифікацій плодів, починаючи від праць засновника карпології як окремої галузі ботаніки, Йозефа Гертнера (Gaertner, 1788; 1791; 1805), виділено чотири напрямки класифікацій плодів та галузі застосування карпологічних даних. Зокрема, розглянуто становлення карпології як науки, яке супроводжувалось створенням перших описових класифікацій плодів та появою інших підходів у класифікації плодів: анатомічного, карпобіологічного та морфогенетичного. Розглядаються класифікації плодів Дж. Ліндлі (Lindley, 1848), внесок французьких вчених у розвиток карпології (Richard, 1798, 1808, 1819, Desvaux, 1813, Mirbel, 1813; 1815, Dumortier, 1835, Lestiboudois, 1853, 1854, 1855, Cave, 1869, Beauvisage, 1888, Garcin, 1890, 1891) та у вивчення розвитку гінецея та структури провідної системи квітки (Payer, 1857, van Tieghem, 1875).

Морфогенетичний принцип у дослідженні квітки і плоду отримав розвиток з роботами В.Тролля (Troll, 1928), В.Циммерманна (Zimmermann, 1959) та А.Тахтаджяна (Takhtajan, 1959) (Додаток А), які звертали увагу на зв'язок структури та еволюції гінецею та плоду. В цей час створювались "генетичні" класифікації плодів (напр. Guşuleac, 1938) та поглиблювались погляди на структуру синкарпного гінецею (Leinfellner, 1941; 1950), походження нижньої зав'язі (Puri, 1952; Douglas, 1957), будову провідної системи квітки (Puri, 1951; Eyde, 1967, 1975; Carlquist, 1969; Kaplan, 1971; Schmid, 1972), що знайшло відображення у відомих монографіях з морфології та анатомії рослин (Eames, 1961, Esau, 1977, Fahn, 1982). Анатомічні дані в аналізі структури плодів активно використовувала І.Рот (Roth, 1977), яка також запропонувала схему основних напрямків еволюції плодів.

Типи та особливості дисемінації покритонасінних детально розглянув Л. ван дер Пейл (Pijl, 1982), який запропонував класифікацію типів діаспор та їхніх адаптацій до рознесення як альтернативний підхід до морфологічного аналізу плодів і насінин. Цей підхід є важливим кроком розвитку карпобіології. Згодом, морфологічні адаптації як критерії класифікації плодів використав Р.Спьют (Sprjut, 1994), який створив оригінальну карпологічну класифікацію плодів та здійснив пошук авторства всіх існуючих назв типів плодів.

Розглянуто проблеми використання карпологічних даних у таксономії, в аналізі рослинного покриву, у навчальній та довідниковій літературі. Зокрема, в Україні найбільші монографічні дослідження плодів у зв'язку з систематикою були здійснені для представників родин Fabaceae (Дудик, Кондратюк, 1970; Дудик, 1973; Дудик, 1979), Аріасеae (Федорончук, 1983), Caryophyllaceae (Федорончук, 2006), Brassicaceae (Ільїнська, 2013а, 2013б, 2016), Amaryllidaceae (Фіщук, 2022) та роду *Campanula* (Дремлюга, 2009; 2013а, 2013б, 2014). Створені атласи морфологічної будови плодів і насінин для ідентифікації рослин (Сікура та ін., 2005, 2006, 2008, 2009а, 2009б, Сікура, 2014).

З метою виявлення принципів викладання інформації з морфології і класифікації плодів розглянуто подання понятійного апарату з карпоботаніки у 14 підручниках з ботаніки, виданих в Україні у 1941–2015 роках, в іноземних університетських підручниках з ботаніки, а також у деяких довідникових джерелах. Виявлено, що в українських навчальних і довідникових виданнях з ботаніки для закладів вищої освіти переважає класифікація гінецеїв за А.Тахтаджяном (Додаток А); плоди класифікують за двома критеріями: (1) морфолого-екологічним (описовим, морфологічним) за декількома ознаками (консистенція оплодня, кількість насінин, розкривання/розпадання) та (2) (морфо)генетичним, за типами гінецею. Встановлено, що численні класифікації плодів, створені за різними принципами, мають використання у різних галузях ботаніки, а саме, описові класифікації корисні для таксономічних досліджень, морфогенетичні класифікації – для еволюційної морфології, карпоботанічні – для аналізу зв'язків організмів у фітоценозах та географії рослин, карпоботанічні класифікації – для довідникових видань і підручників.

Виявлено проблеми визначення критеріїв класифікації плодів та використання карпоботанічних даних, а саме, брак анатомічних критеріїв для класифікації плодів, чітких визначень типів плодів та морфогенетичного підходу у карпоботаніці, зокрема, часто у дослідженні плоду не враховують структуру гінецею (плацентацію, вертикальну зональність, провідну систему, положення зав'язі). Це продемонстровано на прикладі вивчення плодів у представників родини *Samranulaceae*, в якій коробочка є найпоширенішим і найбільш різноманітним типом плоду, але використання виключно морфології та особливостей розкривання коробочок для систематики родини, без врахування анатомічних даних і структури гінецею, не призвело до створення системи, яка б узгоджувалась з іншими джерелами даних (Андрейчук, Одінцова, 2020).

У підсумку встановлено, що будова плоду все ще вивчається переважно окремо від будови гінецею, проте морфогенетичний підхід дозволяє поєднати ці структури та здійснити узагальнення щодо еволюції плоду, а також переглянути підходи до класифікації плодів на засадах, прийнятих у світовій практиці. В такому напрямку пропонується створити нові методичні засоби для аналізу будови плодів та здійснити інвентаризацію типів плодів у рослин флори України.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

Матеріали дослідження. Для дослідження використовували матеріали рослин щонайменше на одній стадії розвитку: (1) квітки до цвітіння, (2) недозрілі плоди до розкривання/розпадання та (3) плоди під час розкривання/розпадання. Досліджено будову гінецею на преантетичній стадії у 16 видів, будову плоду у 23 видів та розкривання/розпадання плоду більше ніж у 30 видів флори України. Усього досліджено представників 53 видів з 46 родів та 29 родин, які належать до базальних покритонасінних, однодольних та справжніх дводольних (Додаток Б. Список досліджених видів). Досліджені представники мають переважно коробчасті плоди і нижню зав'язь (24 види) або верхню зав'язь (9 видів). 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 схізкарпними плодами і характеризується великим різноманіттям способів розкривання та положення зав'язі. Матеріал вивчали у свіжому або сухому вигляді, фіксували у 70% етанолі, або у фіксаторі FAA.

Методики виготовлення препаратів. Морфологічну будову плоду вивчали на тотальних препаратах і цілих плодах. Мікроморфологію та анатомію квітки досліджували на постійних препаратах зав'язі, а будову плоду – на тимчасових препаратах. Постійні препарати квітки виготовляли згідно зі стандартною методикою з використанням н-бутилацетату та ізопропанолу для просочення парафіном і зневоднення (Berlin, Miksche, 1976). Зрізи виготовляли на ротаційному мікромомі МПС-2 з товщиною 20–25 мкм і фарбували астраблау або гематоксиліном за Майєром і сафраніном, який використовувався як барвник для виявлення здерев'янілих тканин (Sass, 1951; Braune et al., 1991; Novikov, Sup-Novikova, 2021). Поперечні і поздовжні зрізи для тимчасових препаратів виготовляли лезом для безпечної бритви, вивчали в краплі води або в розчині флороглюцину з соляною кислотою (кольорова реакція Віснера для виявлення лігніну) (Sass, 1951; Braune et al., 1991; Liljegren, 2010). Мікроскопічне дослідження препаратів здійснювали з використанням світлового мікроскопу та стереомікроскопу. Рисунки зрізів виготовлені за допомогою рисувального апарата РА-1. Фотографії зрізів виготовляли за допомогою цифрового окуляру AmScope MD35 та програмного забезпечення AmScope 3.7, або цифрової камери Sigeta TourView (U3CMOS10000KPA) та програмного забезпечення TourTek TourView.

Укладання карпологічного опису. Для уніфікації карпологічного дослідження ми розробили комплексну розгорнуту методику укладання опису будови плоду за даними світлової мікроскопії. Ця методика охоплює: (1) екзоморфні характеристики плоду (в тому числі, опушення, рельєф, стан екстракарпельних частин), (2) мікроморфологію зав'язі (в тому числі вертикальну зональність гінецею, плацентацію), (3) анатомію оплодня і перегородок плоду (в тому числі, васкулярну анатомію зав'язі), (4) структурні особливості дезінтеграції плоду (розкривання/розпадання/опадання плоду). Для вивчення морфогенезу плоду методика передбачає послідовний розгляд всіх зазначених аспектів щонайменше у двох періодах розвитку – преантетичному (до цвітіння) і постантетичному (після цвітіння). Опис може бути також і обмежений, зважаючи на цілі окремого дослідження. Виділені в описі характеристики плоду мають різне значення для діагностики видів, таксономії, еволюційної та екологічної карпології, але наведений широкий перелік характеристик плоду дозволить виявити та оцінити ознаки, які вперше вивчаються для обраного об'єкта дослідження. Укладені часткові описи морфоанатомічної будови гінецею і плоду досліджених видів подано в Додатку В.

Прийняті базові типи плодів для рослин флори України. Для можливості кількісної оцінки частки різних плодів у рослин флори України створено класифікацію плодів з найменшою кількістю типів – базові типи плодів, які можна легко розмежувати за морфологічними ознаками з мінімальною кількістю виключень. Ці типи відображують тип гінецею (апокарпний

полімерний, мономерний чи синкарпний), кількість насінин (однонасінні, багатонасінні), спосіб дезінтеграції (розкривні, розпадні, нерозкривні) та особливості консистенції оплодня (ягода, піренарій). Базові типи плодів ми розглядаємо як найменш дискусійні типи, які можна діагностувати без спеціального анатомічного дослідження. Було встановлено сім базових типів плодів (Рис. 1), які описані нижче.

Збірний плід (aggregate fruit) – це полімерний або олігомерний плід, який формується з апокарпного гінцею з багатьох або декількох плодолистків. Елемент збірного плоду (плодик), може бути багато-, мало-, однонасінним, розкривним або нерозкривним, з різною консистенцією оплодня. До збірних плодів належать багатolistянка (multi-follicle, follicetum), багатогорішок (achenecetum, cynarrhodium, multinucula, nuculanum, polyachene), багатокістянка (multi-drupe, drupetum), апокарпна ягода.

Багатонасінний монокарпій (multi-seeded monocarp) – простий апокарпний зазвичай розкривний плід, який формується з мономерного гінцею. Це листянокоподібний плід (follicle) або біб (pod, legumen).

Коробчастий плід, коробочка (capsule) – синкарпний, багатонасінний (інколи малонасінний або однонасінний), розкривний, 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), піксидій, регма, стеригма та інші різновиди коробочок. Важливою ознакою коробчастого плоду є дисемінація шляхом вивільнення голих насінин (не вкритих оплоднем).

Ягодоподібний плід, ягода (berry) – синкарпний нерозкривний плід з повністю нездерев'янілим соковитим оплоднем. Ягода може бути полімерна або олігомерна, багато-, малонасінна, верхня або нижня. Апокарпні полімерні ягоди ми зараховуємо до збірного типу плоду, мономерні апокарпні ягоди – до багатонасінного монокарпію.

Схізокарпій, розпадний плід, дробний плід (schizocarp) – синкарпний багатогніздний малонасінний нерозкривний плід (з 1–2 насінинами у гнізді), переважно сухий, поздовжньо розпадається на замкнені однонасінні фрагменти (мерикарпії), що відповідають окремому плодолистку, або ереми, що відповідають половині плодолистка. 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, синкарпна кістянка; нерозкривний плід з соковитим або сухим зовнішнім шаром оплодня та здерев'янілим внутрішнім шаром, містить декілька або багато насінин. Зокрема, це плід яблуко (pome), характерний для представників триби Maleae родини Rosaceae. У флорі України багатонасінні піренарієві плоди містять декілька (3–5) кісточок, іноді з'єднаних в центрі (*Malus domestica* (Borkh.) Borkh., *Cydonia oblonga* Mill.).

Однонасінний плід (one-seeded fruit) – одногніздний нерозкривний плід з різною консистенцією оплодня, який сформований з мономерного або псевдомономерного гінцею і містить тільки одну насінину (рідко дві). Це найбільш проблематичний для інтерпретації тип плоду, який є результатом редукції числа плодолистків і насінних зачатків в апокарпному або синкарпному гінцеї (Рис. 1). До цієї категорії належать: сім'янка (achene), одnogорішок (nucula), горіх (nut), зернівка (caryopsis), мішечок (utricle), крилатка (samara), однокістянка (drupe), однонасінний піренарій.

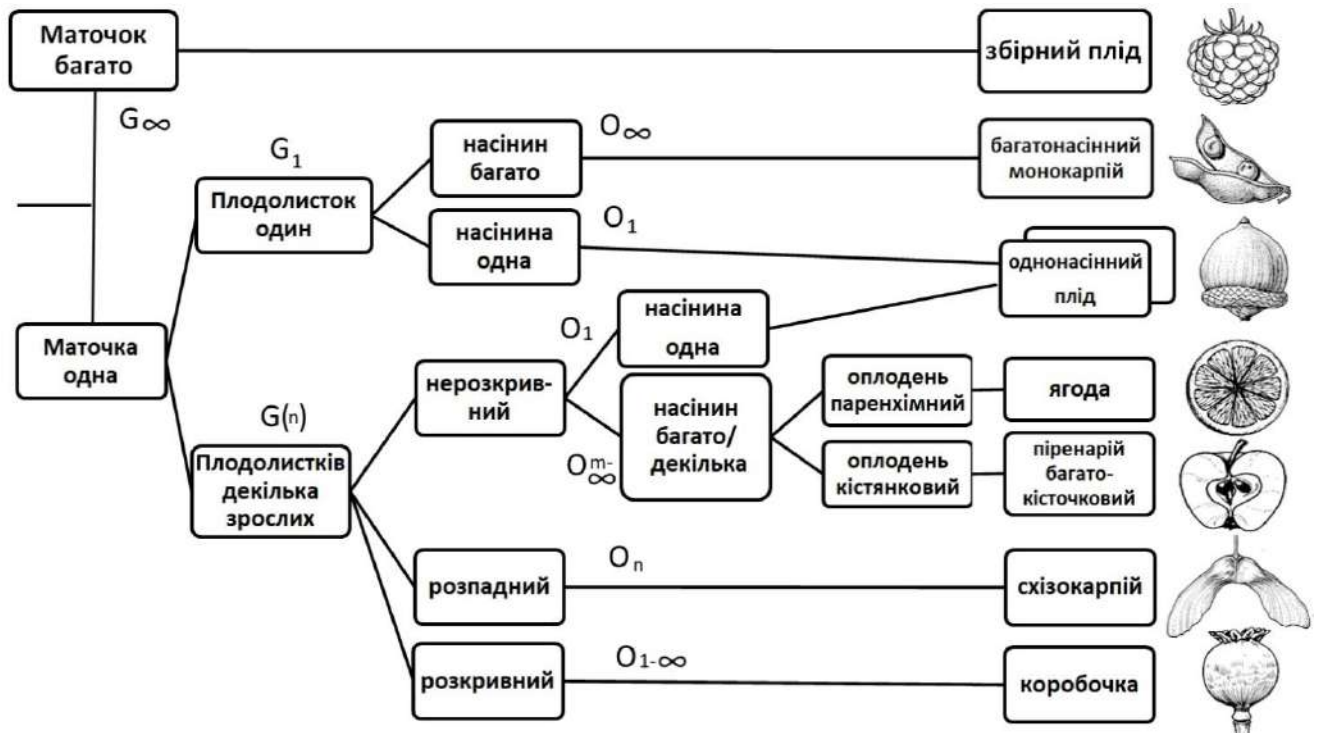


Рис. 1. Схема визначення базових типів плодів, прийнятих в цій роботі

Методи аналізу карпологічних даних. Для інвентаризації типів плодів, представлених у рослин флори України, ми проаналізували літературні дані, 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). Проведено таксономічний, морфологічний та екологічний аналіз даних анотованого списку плодів. На підставі класифікації плодів на вищенаведені базові типи, створено карпологічні спектри на рівні родини, роду та виду для окремих систематичних груп і для всієї флори.

Анотовані списки плодів і таксономічний аналіз. Різноманіття плодів проаналізували у складі шести великих систематичних груп покритонасінних рослин флори України, виділених за даними молекулярної систематики (APG IV, 2016) та прагматичного підходу (Мосякін, 2013), а саме: базальні покритонасінні, однодольні, базальні дводольні, розиди, каріюфіліди та астериди. Обсяг родин, родів та видів покритонасінних рослин флори України визначали за працями Mosyakin, Fedoronchuk (1999), Екофлора... (2002, 2004, 2007, 2010), Кохно та ін. (2002), Мосякін (2013), Федорончук (2017, 2018а, 2018б, 2019, 2022–2024), Федорончук, Антоненко (2025) та іншими таксономічними джерелами.

В укладеному анотованому списку для всіх родин покритонасінних флори України вказано назви типу плоду за різними джерелами, 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, тип плацентації, вертикальна зональність зав'язі, тощо. Список ґрунтується в першу чергу на вивченні монографічних праць, карпологічних зведень та оригінальних статей; усього вивчено близько 400 літературних джерел, фотоматеріали і рисунки з міжнародних баз даних з вивчення біорізноманіття та сайтів електронних бібліотек.

Морфологічний аналіз. Морфологічні ознаки гінецею і плоду проаналізували у великих систематичних групах рослин України, зокрема, з'ясували поширення різних типів апокарпних полімерних плодів з багатонасінними і однонасінними плодиками, плодів з нижньою зав'яззю, однонасінних плодів різного походження (мономерних та псевдомномерних), різних типів плацентації.

Екологічний аналіз. В межах класів і підкласів покритонасінних з'ясували загальні характеристики і типи генеративних діаспор для рослин флори України (гола насінина/насінина в оплодні, одно-/багатонасінні діаспори); підсумували літературні дані про структурні адаптації рослин до зоо-, анемо-, авто-, мірмекохорії. Для того, щоб з'ясувати, як тип оселища може впливати на морфологічний тип плоду та виявити особливості рознесення видів у вторинному ареалі, проаналізували розподіл базових типів плодів та екологічних стратегій за Sádlo et al. (2018) для 142 макрофітів флори України (Дубина, 1993, 2006) та 45 видів з високою інвазійною здатністю (Додаток Д). Карпологічні спектри макрофітів та високо інвазійних рослин порівняли з карпологічними спектром України та аналогічними даними для флори Чехії (Sádlo et al., 2018).

Еволюційно-морфологічний аналіз. Аналіз напрямків морфологічної еволюції плоду проводили згідно з уявленнями про зміни ознак, які виникають на різних етапах розвитку плоду. На прикладі представників флори України ми виявили ознаки, зміна яких зумовлює зміну типу плоду. Укладено схему еволюції типів плодів з урахуванням зміни маркерних ознак, які виникають на стадії квітки або плоду. Оновили підходи до аналізу способів розкривання коробчастих плодів та типів схізокарпних плодів з урахуванням морфогенетичного підходу.

Статистичний аналіз. Статистичну обробку застосували для виявлення достовірної різниці у частках базових типів плодів у карпологічних спектрах макрофітів та високо інвазійних рослин у порівнянні з загальним спектром флори України. Для цього 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). Емпіричне значення кутового критерія Фішера (ϕ^*_{emn}) обраховували для кожного базового типу плоду. Для візуалізації карпологічних спектрів використали програму PAST 5.1 (<https://www.nhm.uio.no/english/research/resources/past/>) (Hammer et al., 2001).

КОНЦЕПЦІЯ МОРФОГЕНЕЗУ ПЛОДУ ЯК ОСНОВА КАРПОЛОГІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ

На підставі визначення плоду як кінцевої стадії розвитку квітки ми обґрунтували новий погляд на поняття морфогенезу плоду, який повинен охоплювати не лише період після запліднення, але й будову і розвиток гінецею (разом з прилеглими частинами квітки) як структурної основи плоду. Морфогенез плоду в аспекті індивідуального розвитку ми пропонуємо позначати як "онторморфогенез", а в еволюційному аспекті – як "філоморфогенез". Запропонована нами концепція передбачає виділення преантетичного і постантетичного періодів онтоморфогенезу плоду, межею між якими є період цвітіння. В онтоморфогенезі плоду виділено чотири складові, які відрізняються за часом прояву, рівнями організації та методами дослідження (Рис. 2): (1) зміна 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 механізмів 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.



Рис. 2. Складові онтоморфогенезу плоду та особливості їхнього прояву згідно з авторською концепцією. ПСК – програмована смерть клітин

ПРИНЦИПИ КЛАСИФІКАЦІЇ ТА АНАЛІЗУ СТРУКТУРИ ГІНЕЦЕЯ

Синкарпний гінецей мають більше 80% видів покритонасінних рослин (Endress, 1982; Leins, Erbar, 2010), які належать до базальних покритонасінних, однодольних і справжніх дводольних. Для аналізу будови синкарпного гінецея

найбільш детально опрацьована концепція вертикальної зональності плодолистка і синкарпного гінецея В.Ляйнфельнера (Leinfellner, 1941; 1950), яка має перевагу порівняно з концепцією структурних типів гінецею за А.Тахтаджяном (Takhtajan, 1959; 1991) у тому, що враховує закономірну зміну структури гінецею вздовж вертикальної осі. Згідно з цією концепцією, є два типи синкарпного гінецея, еусинкарпний та гемісинкарпний; в еусинкарпному гінецеї можуть бути виділені чотири вертикальні зони (іноді менше), з низу до верху: синасцидіатна (багатогніздна), симплікатна (одногніздна), гемісимплікатна (одногніздна з розщепленими радіально перегородками) та асимплікатна (вільні частини плодолистків). Ці зони формуються внаслідок конгенітального злиття плодолистків між собою і мають відповідні типи плацентації. У нашій роботі запропоновані уточнення цього підходу, враховуючи різноманітні особливі випадки. Так, деякі гінецеї мають спільну маточку із постгенітально зрослих плодолистків, які відокремлюються у плоді (*Gentianaceae* та *Asclepiadaceae*). У деяких представників плодолистки зрослися лише в нижній частині зав'язі, так що виникають плоди проміжного типу з синкарпною та апокарпною ділянками (*Tofieldia*, *Scheuchzeria*, *Spiraea*). Гемісимплікатна зона характеризує особливий тип зростання плодолистків і найбільше поширена серед однодольних рослин, де в ній формується септальний нектарник. Одногніздний однонасінний гінецей, який сформований з декількох зрослих плодолистків, названий псевдомонотерним (Eckardt, 1937), являє собою сильно редукований похідний варіант синкарпного гінецея, в якому проблематично встановити вихідний тип плацентації та збережені вертикальні зони. У зв'язку з наявністю перелічених нетипових варіантів синкарпії, важливими кроками для здійснення аналізу структури синкарпного гінецею ми вважаємо вивчення серії поперечних зрізів маточки на ранніх стадіях розвитку, з'ясування способу зростання плодолистків (постгенітальне або конгенітальне) за наявністю вільних (незрослих) країв плодолистків та бічних поверхонь плодолистків, визначення наявності та довжини вертикальних зон, розміщення плацент у зав'язі.

Підходи до аналізу структури септальних нектарників. У третини родин однодольних є представники з септальними нектарниками, розміщеними у перегородках зав'язі. Структура септального нектарника раніше розглядалась без зв'язку з вертикальною зональністю гінецею. Ми вперше застосували концепцію **вертикальної зональності септального нектарника** для аналізу його структури. Зокрема, було виявлено продовження порожнин септальних нектарників нижче гнізд зав'язі (гіпокарпна зона) та 12 можливих варіантів вертикальної зональності гінецею з септальними нектарниками (Novikoff, Odintsova, 2008). В окремих таксонах виявлено потовщені основу і дах зав'язі, в яких продовжуються нектарники, значно збільшуючи площу секреторної поверхні, а замість трубчастих вивідних каналів нектарників формуються секреторні нектарні щілини, що також збільшує площу секреції (Odintsova et al., 2013). У структурі типового септального нектарника запропоновано виділяти зони роздільного нектарника (виділена нами вперше), об'єднаного нектарника та зовнішнього нектарника (нектарна щілина) (Рис. 3) (Одінцова, 2013). Зона об'єднаного нектарника характерна для гемісинасцидіатної та гемісимплікатної зони гінецею,

нектарна щілина формується в асимплікатній зоні. Також висунуто припущення про можливість існування повністю роздільного септального нектарника, в якому немає спільних епідермісів між трьома нектарними порожнинами на всій висоті зав'язі. Вертикальну зональність септальних нектарників ми поєднали з вертикальною зональністю гінецею, передбачаючи чимало можливих комбінацій, деякі з яких були виявлені в природі. Так, вперше були описані приклади розташування зони роздільного септального нектарника в синасцидіатній та симплікатній зонах гінецея, що змушує припустити значно більшу, ніж прийнято було думати, різноманітність будови гінецея однодольних.

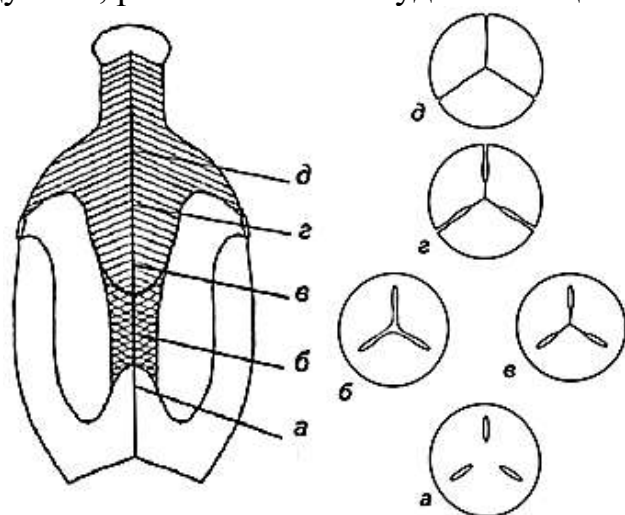


Рис. 3. Схема вертикальної зональності септальних нектарників об'єднаного типу з зонами роздільного (а), об'єднаного (б), об'єднаного "ліліюїдного" (в) та зовнішнього (г) нектарників. Постгенітально злиті поверхні заштриховані.

ОСОБЛИВОСТІ МОРФОГЕНЕЗУ ПЛОДІВ В ОКРЕМИХ ПРЕДСТАВНИКІВ ФЛОРИ УКРАЇНИ

Грунтуючись на описах морфоанатомічної будови гінецею та плоду, наведених у додатку В для 40 представників великих систематичних груп покритонасінних флори України, ми виявили закономірності, пов'язані з будовою плоду та його розкриванням. Зокрема, виявлені нами дані щодо будови гінецею *Stratiotes aloides* L. та *Hydrocharis morsus-ranae* L. (Hydrocharitaceae) дозволяють визначити його як синкарпний з невисоким ступенем зростання плодолистків. Так, в обох видів у зав'язі наявні синасцидіатна і симплікатна зони та зона з частково зрослими плодолистками (гемісимплікатна), яка у *Stratiotes aloides* займає більше 90 % висоти зав'язі. У *Hydrocharis morsus-ranae* ця зона займає 27% висоти. Усі три зони несуть плаценти (Рис. 4). У *Stratiotes aloides*, а також у *Circaea lutetiana* L. (Onagraceae) з повністю нижньою зав'яззю виявлено видовжену і звужену ділянку даху зав'язі, "шийку плоду", яка опадає під час плодоношення, об'єднуючи оцвітину й андроцей (Рис. 4 Е, 5 Б, Д–Ж). Наявність "шийки" може означати еволюційне приростання квіткової трубки до стовпчика, що було названо гіпер-епігінією (hyper-epigyny) (Bateman, Rudall, 2019).

У представників флори України виявлено важливі для таксономії ознаки морфогенезу гінецею. Так, різна вертикальна зональність гінецею через наявність або відсутність септальних нектарників виявлена в родинях Asparagaceae (*Convallaria majalis* L. та *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt без нектарників, *Polygonatum multiflorum* (L.) All. з септальними нектарниками у синасцидіатній та

гемісимплектичній зоні), Iridaceae (*Iris pseudacorus* L. без нектарників, *Gladiolus hybridus* C. Morren hort. з септальними нектарниками) та Amaryllidaceae (*Galanthus nivalis* L., *Leucojum vernalis* L. без нектарників, *Narcissus pseudonarcissus* L. з септальними нектарниками). Виявлені коробчасті плоди, які не мають здерев'янілих шарів тканин в оплодні (*Asarum europaeum* L., *Canna indica* L., *Reseda lutea* L., *Adenophora liliifolia* L., *Asyneuma canescens* (Waldst. & Kit.) Griseb. & Schenk, *Campanula latifolia* L., *C. alpina* Jacq., *Jasione montana* L.). Виявлена пухка паренхіма в оплодні на преантетичній стадії у *Asarum europaeum*, *Stratiotes aloides*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Galanthus nivalis*, *Leucojum vernalis*, *Narcissus pseudonarcissus*.

У представників сестринських родин Lythraceae та Onagraceae виявлено різний характер здерев'яніння оплодня та живлення насінних зачатків: у *Lythrum salicaria* L. ендокарпій здерев'янілий, живлення насінних зачатків забезпечується від вентральних пучків плодолистків у центральній колонії зав'язі, а в представників родини Onagraceae здерев'янілий лише внутрішній шар мезокарпію, насінні зачатки живляться від септальних жилок у стінці зав'язі, тобто транс-септально. Анатомічна структура оплодня у видів Onagraceae з коробчастими плодами (*Epilobium hirsutum* L., *E. angustifolium* L., *Oenothera biennis* L.) і *Circaea lutetiana* з плодом-піренарієм є тотожною. У *Circaea lutetiana* виявлено медіанний насінний зачаток в синасцидіатній зоні у кожному гнізді зав'язі, а у *C. alpina* L. є лише одне таке гніздо, але дві дорзальні жилки плодолистків (Рис. 5). Це означає, що псевдомономерний гінецей *C. alpina* має збережене гніздо з центрально-кутовою плацентою, яка розміщується на стінці зав'язі через редукцію другого гнізда. У ягодоподібному плоді *Silene baccifera* (L.) Durande виявлено лігніфікований екзокарпій, що дозволяє визначити цей плід як амфісарку, а не справжню ягоду, на відміну від коробчастих плодів, характерних для більшості Caryophyllaceae. У плоді *Viscum album* L. виявлено лігніфікований ендокарпій, що означає правомірність визначення плоду як ягодоподібного однонасінного піренарію. Виявлено подвійні дорзальні жилки (представники родин Amaryllidaceae, Iridaceae, Onagraceae, *Hibiscus syriacus* L.) або септальні жилки (*Aristolochia clematitis* L., види *Hypericum*) у зав'язі, які розглядаються як адаптації до формування дорзальних або септицидних щілин розкривання, відповідно. Встановлено існування коробочки з вентральним розкриванням вздовж вільних неопадних стилодіїв (*Reseda lutea*, *Chrysosplenium alternifolium* L., види *Hypericum* та *Hydrangea*). У видів з коробчастими плодами вже на стадії бутону і розкритої квітці спостерігаються борозенки у місцях локалізації майбутніх дорзальних щілин розкривання (*Lathraea squamaria* L., *Oenothera biennis*) або заглиблення на місці округлих отворів (*Adenophora liliifolia*, *Asyneuma canescens*, *Campanula latifolia*). Із застосуванням морфогенетичного підходу виявлено реверсію положення зав'язі в *Campanula alpina* від нижньої до майже верхньої із збереженням способу розкривання за допомогою підковоподібних та септифрагальних щілин.

Отже, на підставі вивчення морфолого-анатомічної структури гінецею та плоду у модельних представників покритонасінних можна стверджувати доцільність спільного дослідження двох стадій онтоморфогенезу плоду –

преантетичної та постантетичної. Так, було показано численні приклади зв'язку будови провідної системи та анатомії стінки зав'язі із способом розкривання плоду. Це означає, що особливості будови гінецею на стадії квітки мають велике 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.

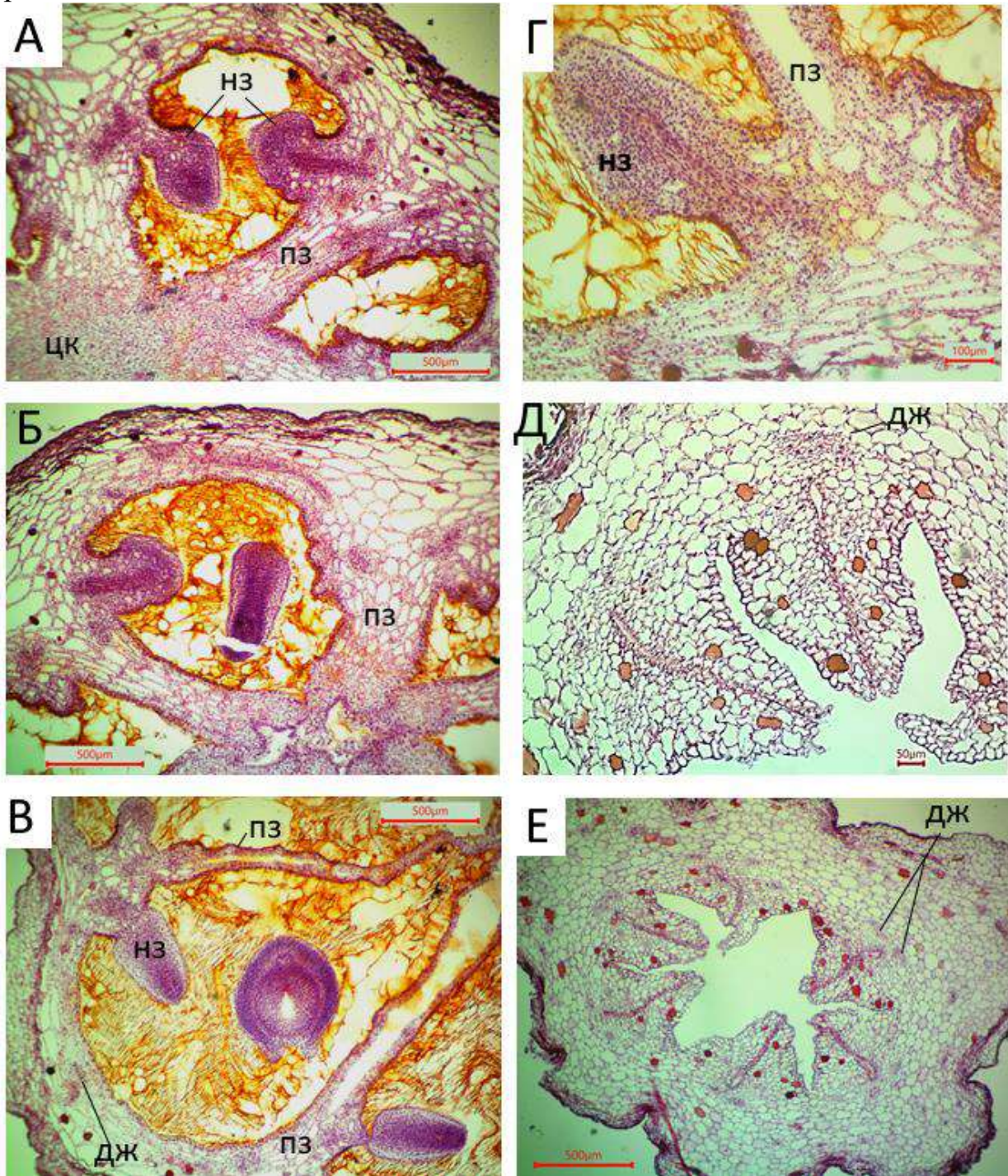


Рис. 4. Серія поперечних зрізів маточки *Stratiotes aloides* L.: синасцидіатна (А), симплікатна (Б), гемісимплікатна (В–Е) зони, "шийка плоду" (Д, Е): дж – дорзальна жилка, нз – насінний зачаток, пз – перегородка зав'язі, цк – центральна колонка

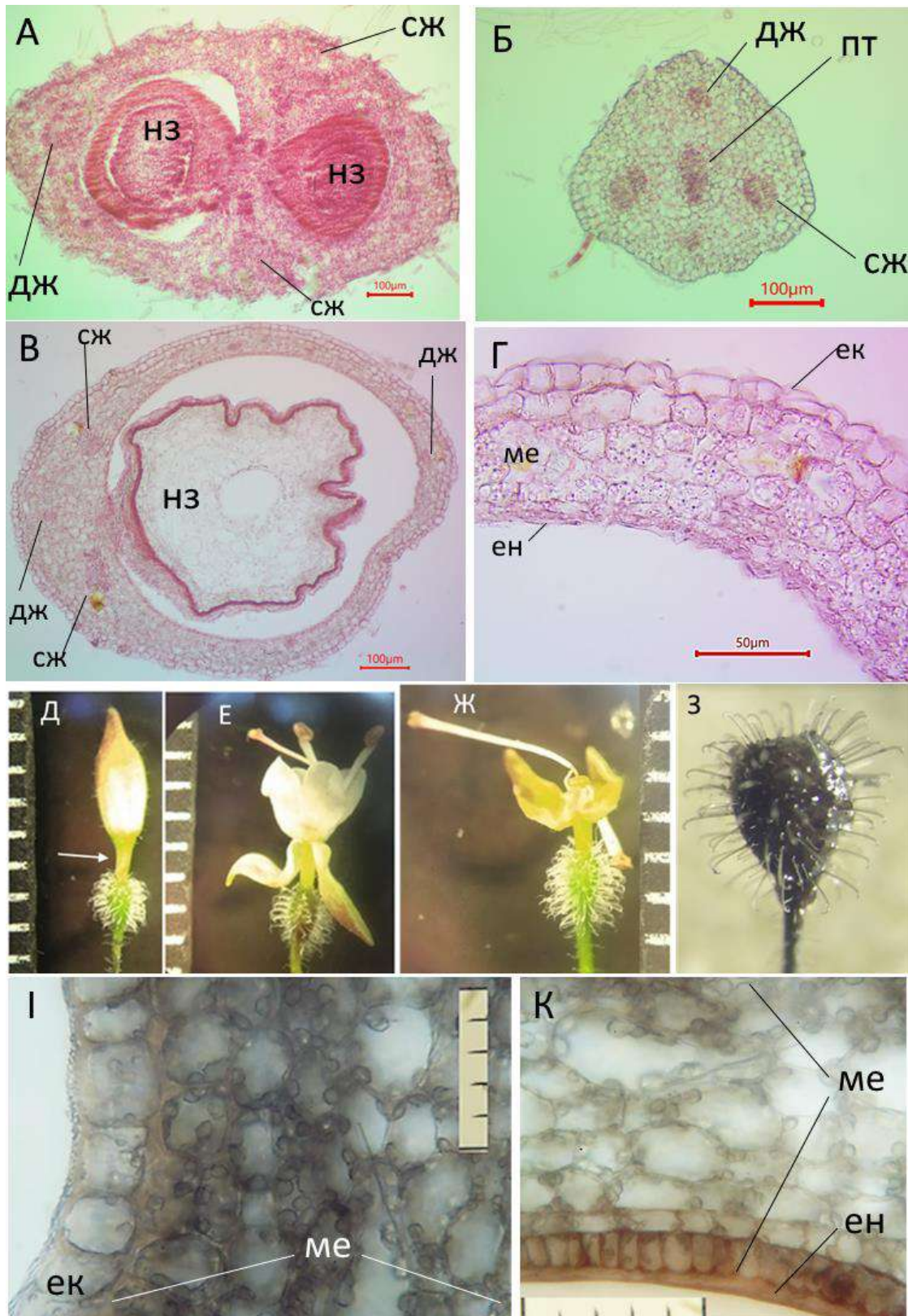


Рис. 5. Поперечні зрізи двогніздної зав'язі (А) та шийки зав'язі (Б) *Circaea lutetiana* L., поперечні зрізи псевдомономерної зав'язі (В) та фрагменту оплодня (Г) *C. alpina* L., стадії розвитку квітки і плоду *C. lutetiana* (Д–З), зовнішні (І) та внутрішні (К) шари оплодня *C. lutetiana*. Стрілкою показана шийка зав'язі (Д), ек – екзокарпій, ен – ендокарпій, ме – мезокарпій, нз – насінний зачаток, дж – дорзальна жилка, пт – провідникова тканина, сж – септальна жилка. Лінійка 50 мкм (І, К).

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 (монокоти), базальні еудікоти, розиди, каріофіліди та астериди, а також у підкладах астерид: ерікорніди, ляміїди та кампанулїди. Проведена кількісна оцінка всіх типів плодів у родин, родах і видах перелічених систематичних груп, створені карпологічні спектри за розподілом базових типів плодів (Рис. 6). Карпологічні спектри на рівні родин, родів та видів переважно зберігали подібний розподіл типів плодів у систематичних групах, крім однодольних та астерид, де на рівні родини переважають коробчасті плоди, а на рівні родів і видів – однонасінні плоди. Спектри для родів і видів були дуже подібними між собою у всіх систематичних групах. Встановлено, що у базальних покритонасінних та базальних еудікотів найбільше поширені збірні плоди, у таксонів середнього рівня спеціалізації, розиди та ерікорніди, переважають коробчасті плоди, а у еволюційно просунутій кладі астериди й серед однодольних, – однонасінні плоди. Ця ж особливість, зсув від найбільш примітивного до просунутого типу плоду із збільшенням загального еволюційного рівня таксону, проявляється на прикладі субклад астерид – ерікорніди, ляміїди та кампанулїди, в яких переважають відповідно коробочки, схізкарпії та однонасінні плоди (Рис. 7). Це дозволяє припустити, що створена нами модель базових типів плодів відображує еволюційно-морфологічні характеристики плодів у таксонах високого рангу, а метод карпологічних спектрів може бути рекомендований як елемент аналізу флори.

Розглянуті морфогенетичні характеристики плодів рослин флори України, які не відображені у карпологічних спектрах, а саме, типи збірних плодів, поширення нижніх плодів, типи однонасінних плодів. Так, у флорі України виявлено 22 родини (13% родин) з представниками, які мають **збірні плоди** у систематичних групах базальні покритонасінні, базальні еудікоти, розиди та однодольні, при чому багатонасінні плодики є у представників 12 родин, а однонасінні плодики мають представники 13 родин. Як правило, в одній родині знайдено один тип збірних плодів, однак у родин *Alismataceae*, *Ranunculaceae* та *Rosaceae* трапляються представники з багато- і однонасінними плодиками. Збірні плоди формуються з апокарпного полімерного гінецею, який характерний для таксонів низького рівня еволюційної просунутості, тому частка збірних плодів у певній систематичній групі може вважатися маркером її еволюційної спеціалізації.

Плоди з нижньою зав'яззю трапляються у представників 43 родин (25% родин) з усіх систематичних груп, причому нижня зав'язь характерна для всіх представників 29 родин флори України. Із родин, представники яких мають нижню зав'язь, 11 належать до кладі астериди, 12 – до кладі розиди, 7 – до кладі однодольних, 6 – до кладі каріофіліди, 5 – до базальних еудікотів і 2 родини – до базальних покритонасінних. Нижня зав'язь виявлена у різноманітних синкарпних плодів – коробочка, ягода, схізкарпій, багатокісточковий піренарій та

однонасінний плід. Нижня зав'язь вважається синапоморфією еволюційно просунутих клад 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 у більш спеціалізованих кладах.

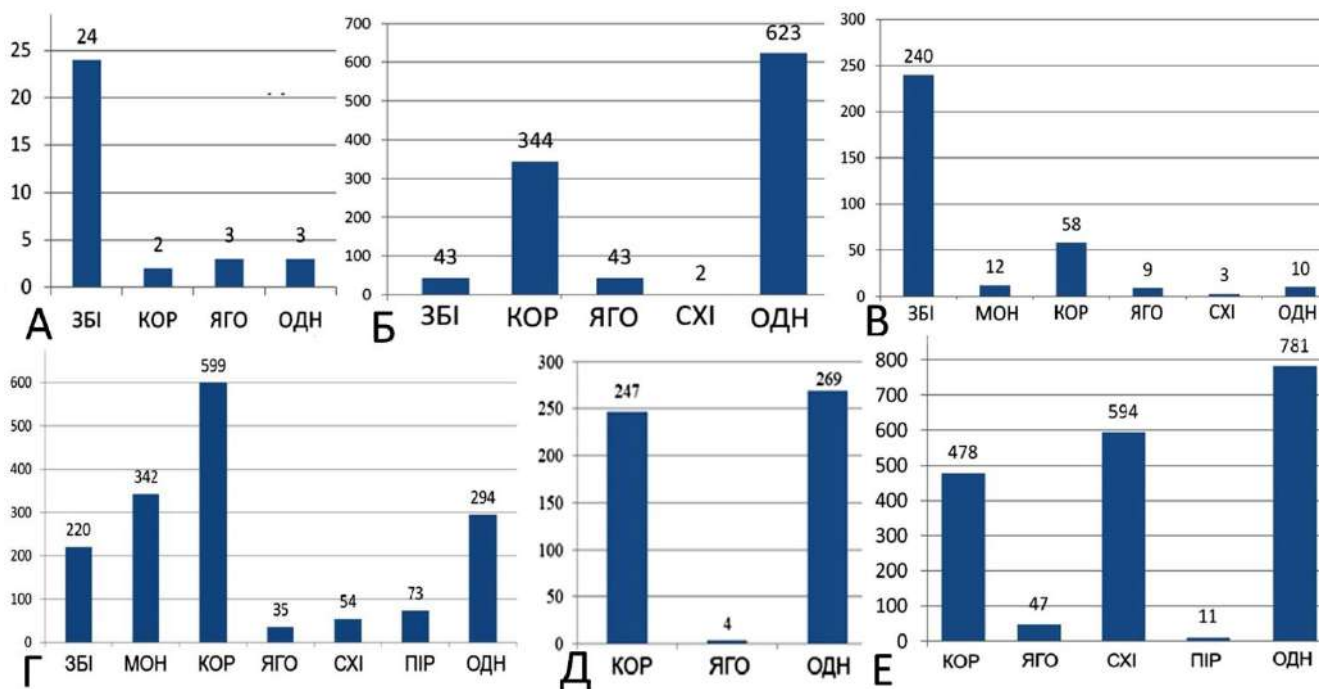


Рис. 6. Розподіл типів плодів у видів флори України: базальні покритонасінні (А), однодольні (Б), базальні еудікоти (В), розиди (Г), каріофіліди (Д) та астериди (Е). Тут і далі: ЗБІ – збірний плід, МОН – багатонасінний монокарпій, КОР – коробочка, ЯГО – ягода, СХІ – схізокарпій, ПІР – багатокісточковий піренарій, ОДН – однонасінний плід.

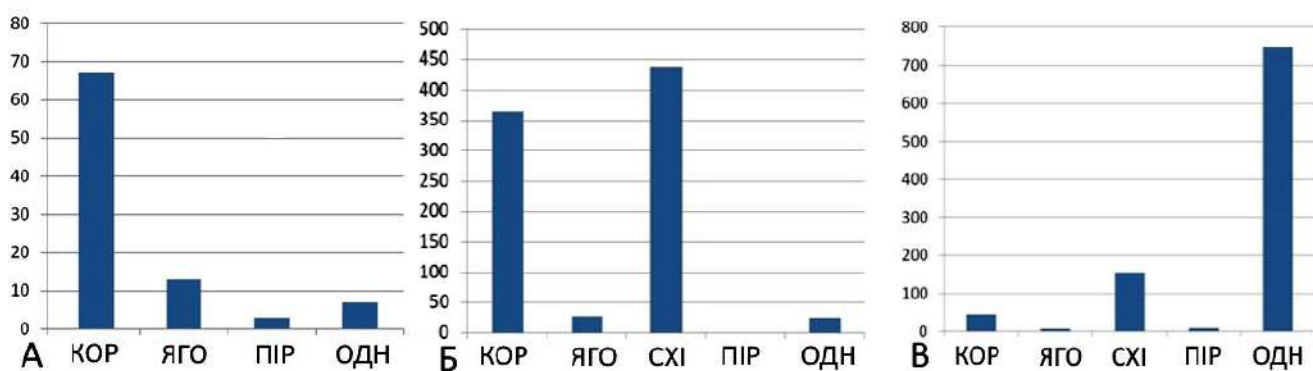


Рис. 7. Розподіл типів плодів у видах субклад астерид флори України: А – базальні астериди (ерікорніди), Б – ляміїди, В – кампанулід.

Однонасінні плоди виявлено у представників 51 родини (30% родин) з усіх шести систематичних груп. Серед однонасінних плодів трапляються два морфогенетичні типи: (1) апокарпні мономерні плоди (у 7 родин) та (2) синкарпні плоди з кількома насінними зачатками в зав'язі або з

псевдомономерним гінецеєм (у 44 родин). Однонасінні плоди є кінцевою ланкою еволюції як апокарпних, так і синкарпних плодів; вони формуються внаслідок необоротних еволюційних процесів редукції числа плодолистків та насінних зачатків. Так, у представників клади 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 однонасінного плоду. Найбільш різноманітні однонасінні плоди серед розид, де вони представлені більше ніж в 20 родин.

Карпологічний спектр рослин флори України. 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. Розрахунки були зроблені для 171 родини, 1177 родів, і 5376 видів флори України. 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. Виявилось, що на рівні родини найпоширенішим типом плоду є коробочка, яка трапляється приблизно в половині всіх родин флори. Дещо менше представлено 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 ягдовими плодами 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. За даними наших розрахунків, на видовому рівні у рослин флори України переважають однонасінні плоди (більше 36%), дещо менше є видів з коробчастими плодами (32%), на третьому місці схізокарпії (12% видів), а інші типи плодів поширені менше ніж у 10% видів кожен (Рис. 8). 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 (Рис. 8 і 9). На рис. 9 зображено, як співвідносяться частки різних типів плодів у всіх систематичних групах в абсолютному виразі. Серед проаналізованих нами восьми систематичних груп найчисельнішою є класа розид, дещо менше видів налічують класи однодольних і кампанулід. Виявилось, 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.

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 морфологічну різноманітність плодів у рослин флори України.

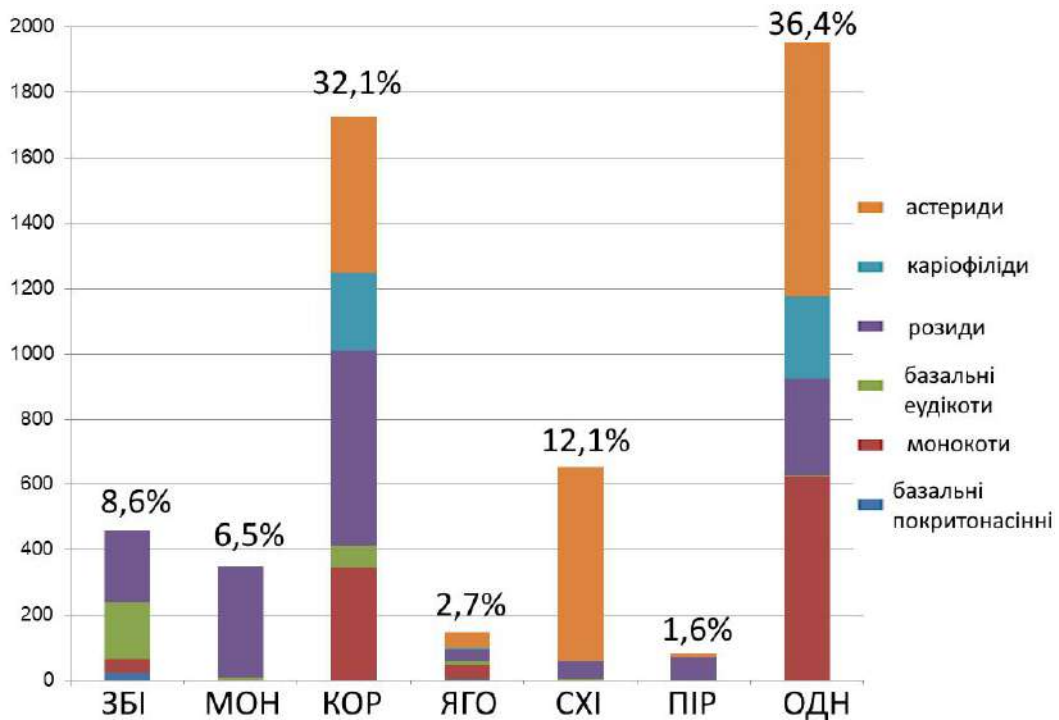


Рис. 8. Загальний карпологічний спектр для видів флори України: ЗБІ – збірний плід, МОН – багатонасінний монокарпій, КОР – коробочка, ЯГО – ягода, СХІ – схізкарпій, ПІР – багатокісточковий піренарій, ОДН – однонасінний плід

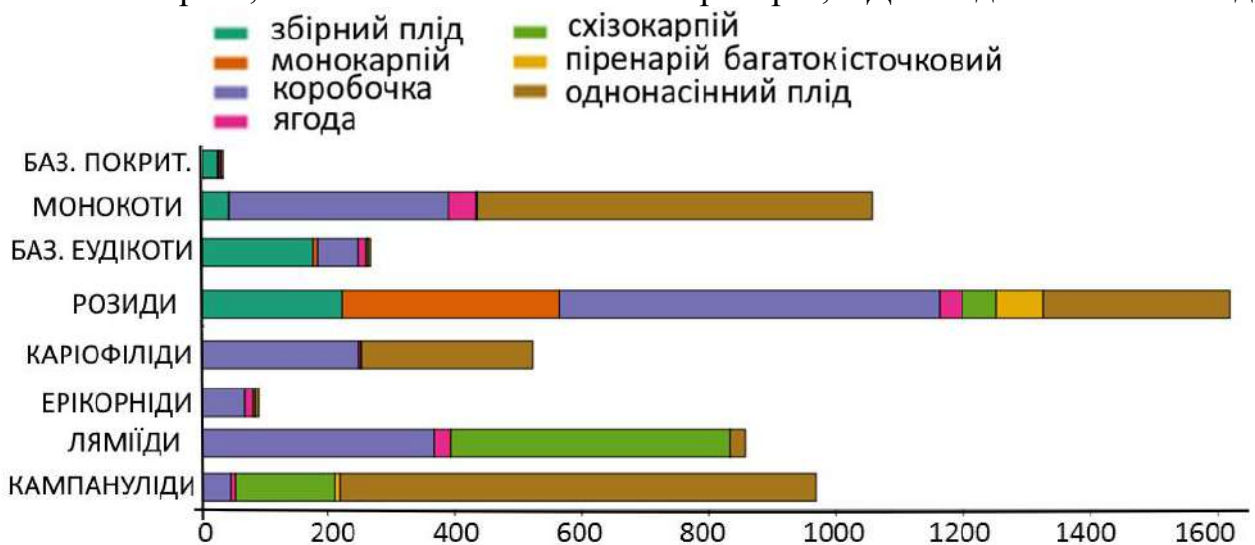


Рис. 9. Представленість базових типів плодів за кількістю видів у систематичних групах рослин флори України: БАЗ. ПОКРИТ. – базальні покритонасінні, БАЗ. ЕУДІКОТИ – базальні еудікоти

КАРПОБІОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ПОКРИТОНАСІННИХ ФЛОРИ УКРАЇНИ

Карпобіологічні характеристики представників класів і підкласів покритонасінних. За даними анотованих списків плодів (Додаток Г) та подальшого поділу плодів на сім базових типів можна встановити деякі особливості генеративних діаспор у рослин флори України. Зокрема, можна виділити категорії: (1) однонасінні або багатонасінні діаспори, (2) діаспори у

вигляді голої насінини або насінини, вкритої оплоднем та (3) діаспори з вираженими морфологічними особливостями, які розкладаються як адаптації до певного агента або способу рознесення. Вперше було з'ясовано, що переважна більшість видів флори України мають однонасінні діаспори, це близько 96% видів (Табл. 1), з них 40,7% це голі насінини, і 55% це насінини, вкриті оплоднем. Багатонасінні діаспори характерні лише для 4,3% видів. При цьому, частка типів діаспор є різною у рівних систематичних групах, зокрема, частка діаспор у вигляді голої насінини найвище серед базальних покритонасінних, частка однонасінних діаспор в оплодні найвища серед астерид, а частка багатонасінних діаспор – серед розид.

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. Серед особливих адаптацій діаспор до рознесення за даними анотованих списків наведено представників з мірмекохорними діаспорами, які відрізняються наявністю елайосом. Крилаті плоди або частки плоду, пристосовані до анемохорії, виявлені більше ніж у 20 родах, крилаті насінини – більше ніж у 9 родах, несправжня крилатка з крилом, яке формується з приквіток або оцвітини, характерна для *Carpinus*, *Ostrya*, *Anredera cordifolia* (Ten.) Steenis. Летючка з волосків формується переважно у плоді трав'яних рослин (*Knautia*, *Typha*, багатьох *Asteraceae*) та у насінин *Epilobium* та *Asclepiadaceae*. Балістохорно поширюються насінини у багатьох видів з коробчастими плодами, які розкриваються вгорі (представники *Ericaceae*, *Iridaceae*, *Campanulaceae*, *Caryophyllaceae*, *Geraniaceae*, *Myrsinaceae*), з дробними (*Apiaceae*, *Lamiaceae*) та однонасінними плодами (*Polygonaceae*).

Прибережноводні й водні рослини. Морфологічна будова плодів є відображенням загальної адаптивної стратегії видів до рознесення в умовах водного і надводного середовища. Для видів покритонасінних макрофітів флори України, як і флори Чехії, виявлено домінування видів зі стратегіями *Sparganium* та *Wolffia* (по 44 %), які відзначаються переважно гідрохорним рознесенням та високою часткою вегетативних діаспор. У карпологічному спектрі макрофітів України немає багатонасінних монокарпіїв та багатокісточкових піренаріїв, частка збірних та ядових плодів достовірно збільшена, частка коробчастих плодів вдвічі знижена порівняно з загальним карпологічним спектром України (Табл. 2). Висока частка збірних плодів пояснюється великою участю в довколоводних угрупованнях представників родин *Alismataceae*, *Potamogetonaceae*, *Ranunculaceae* з апокарпним гінцеєм.

Високоінвазійні рослини. Адвентизація флори є одною з найбільших проблем сьогодення у всіх країнах світу (Протопопова та ін., 2002). Для багатьох регіонів України виділені особливо небезпечні для природного біорізноманіття види-трансформери і потенційно інвазійні види, які можуть становити загрозу у майбутньому. Тому першочерговим завданням є інвентаризація та вивчення способів поширення неаборигенних видів рослин для оцінки їхнього впливу на природне біорізноманіття та швидкості їхньої експансії (Зав'ялова, 2017, 2019).

Таблиця 1

Частка типів генеративних діаспор покритонасінних флори України

Тип діаспори Таксон	Багатонасінна діаспора-цілий плід	Гола насінина	Однонасінна діаспора в оплодні
Базальні покритонасінні	3,1%	65,6% *	31,2%
Однодольні	4,1%	32,7%	63,2% *
Базальні еудікоти	4,3%	52% *	43,7%
Розиди	6,7%	57% *	36,3%
Каріофіліди	0,8%	47,5%	51,7% *
Астериди	3%	26,2%	70,8% *
Всі покритонасінні	4,3%	40,7%	55%

Примітка: зірочкою позначено максимальне значення для таксону

Таблиця 2

Базові типи плодів макрофітів флори України

Тип плоду	Кількість видів мактофітів	Частка (%) та зміни відносно усієї флори	Частка типу плоду 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
Дробні 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: достовірність змін підтверджена кутовим критерієм Фішера

Таблиця 3

Базові типи плодів високоінвазійних видів флори України

Тип плоду	Кількість високоін- вазійних видів	Частка плоду та зміни відносно усієї флори (%)	Частка типу плоду у спектрі флори України (%)
Збірний плід	0	0 ↓ ($p \leq 0,01$)	8,6
Багатонасінний монокарпій	2	4,4 =	6,5
Коробчасті плоди	6	13,3 ↓ ($p \leq 0,01$)	32,1
Ягодоподібні плоди	4	8,9 ↑ ($p \leq 0,05$)	2,7
Дробні плоди (схізокарпії)	4	8,9 =	12,1
Багатокісточковий піренарій	1	2,2 =	1,6
Однонасінні плоди	28	62,2 ↑ ($p \leq 0,01$)	36,4
Усього	45	100	100

Примітка: достовірність змін підтверджена кутовим критерієм Фішера

Виявилось, що серед 45 високоінвазійних видів рослин флори України, наведених у Додатку Д, немає представників зі збірними плодами, а частка однонасінних плодів на 70% вища, ніж у загальному спектрі (Табл. 3). Достовірно збільшена частка ягодоподібних плодів і зменшена частка коробчастих плодів, що може означати переваги ендозоохорного рознесення для швидкого розселення видів. У більшості високоінвазійних видів (71%) генеративні діаспори однонасінні, вкриті оплоднем. Зсув карпологічного спектру означає помітну перевагу діаспор типу покритої насінини порівняно з голою насіниною для масового поширення агресивних видів у вторинному ареалі. За розподілом репродуктивних стратегій серед високоінвазійних видів України найбільшу частку мають види зі стратегіями *Allium* та *Epilobium*, які характерні для більшості багаторічних трав, зокрема представників родин *Asteraceae* та *Poaceae*. Особливістю найбільш агресивних адвентивних видів є значне переважання однонасінних сухих діаспор, пристосованих до рознесення різними агентами: вітром, водою, тваринами та транспортними засобами.

ЕВОЛЮЦІЙНО-МОРФОЛОГІЧНА ІНТЕРПРЕТАЦІЯ ОНТОМОРФОГЕНЕЗУ ПЛОДУ

Зміни структури гінецею у процесі еволюції квітки-плоду. Еволюція плодів зазвичай розглядається у двох аспектах – еволюції морфологічної структури гінецея та анатомічної структури оплодня (Zimmermann, 1959; Roth, 1977; Souza, 2021; 2022). Необхідність охопити морфогенез преантетичного гінецею в еволюційно-карпологічних дослідженнях пояснюється невизначеністю чинників еволюції плоду. Так, вважається, що основні напрямки еволюції плодів пов'язані з забезпеченням належної кількості та захистом насінин, а також з адаптаціями до ефективного рознесення насінин (Roth, 1977). Проте, багато характеристик плодів є характеристиками гінецею, отже, повинні враховуватись також чинники еволюції гінецею і квітки в цілому. 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. 10). Так, перехід від багатонасінних до однонасінних плодів (наприклад, від коробчастого до горіхоподібного) у багатьох родинках можна пояснити переходом від ентомофілії до анемофілії (*Amaranthaceae*, *Fagaceae*, *Betulaceae*, *Sapindaceae*) або до гідрофілії (*Hydrocharitaceae*) в результаті зменшення кількості насінних зачатків у зав'язі. 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 в першу чергу є морфогенетичними ознаками, оскільки відображають процес або етап розвитку плоду.

Останнім часом все частіше з'являються повідомлення 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. Це змушує припустити, що, всупереч загальновизнаній думці, структура гiнецея не більш консервативна, ніж інші органи квітки, або наші знання про напрямки і рушійні сили еволюції гiнецея ще далекі від досконалості. На наш погляд, еволюційна динаміка структури гiнецею повинна розглядатися не лише на стадії цвітіння, а з позиції еволюції квітки – плоду. Явища реверсій у будові гiнецею можуть знайти пояснення з урахуванням факторів плодоношення та дисемінації, а зміни типу плоду можуть бути викликані зміною способу і типу запилення.

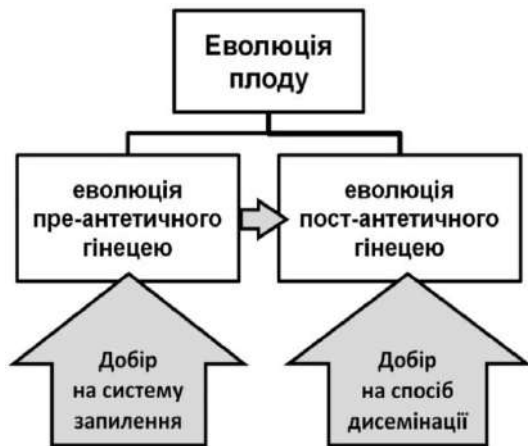


Рис. 10. Головні чинники еволюції плоду, які діють на двох стадіях його онтоморфогенезу

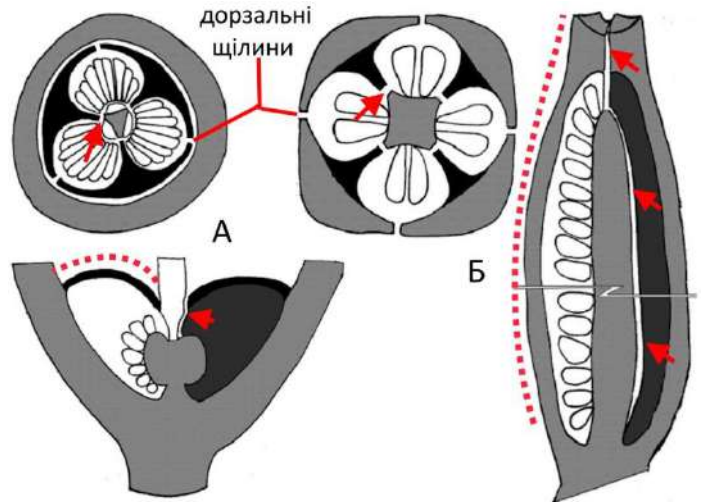


Рис. 11. Схеми будови нижніх коробочок з надчашолистковим (А) та підчашолистковим (Б) розкриванням (дорзальні щілини показані пунктиром, септифрагальні щілини – стрілкою)

Еволюція гiнецею з септальними нектарниками. Функціонально септальний нектарник не сильно пов'язаний з внутрішньою структурою зав'язі і плацентами. Він може розміщуватись під гніздами зав'язі, в їх основі, в середній або верхній частині (Daumann, 1970; Smets et al., 2000; Rudall, 2002). Це означає, що структура септального нектарника може змінюватись незалежно від зміни типу плацентації і положення зав'язі. Септальний нектарник та провідниковий тракт формуються як різновиди залозистого епідермісу плодолистків, і, відповідно, можуть бути об'єднані за походженням або функціонально. Новий погляд на організацію септальних нектарників із застосуванням морфогенетичного підходу дозволив передбачити два теоретично можливих типи септальних нектарників, об'єднаний та роздільний, які відрізняються за вертикальною зональністю та походженням. Виділення цих двох типів септальних нектарників узгоджується з гіпотезою про неодноразове виникнення синкарпного гiнецея серед однодольних рослин.

Гістогенез оплодня як еволюційно-карпологічна ознака. Гістогенетична структура оплодня є одним з визначальних факторів еволюції плодів, поряд зі зміною морфологічної структури зав'язі. У більшості видів після цвітіння відбувається подальша диференціація тканин мезофілу та епідермісів зав'язі. Вивчення цієї диференціації допомагає виявити конвергентно подібні плоди у

неспоріднених таксонах або розділити великий таксон на декілька за відмінностями у розміщенні тканин. Згідно з запропонованою у цій роботі методикою ми розглядаємо структуру оплодня у двох аспектах: (1) загальна тканинна організація оплодня та (2) організація провідної системи зав'язі. Екзо-, енто- та мезокарпій пропонується розглядати як похідні епідермісів та мезофілу плодолистків. За розміщенням механічних (лігніфікованих) тканин можна розрізняти типи оплодня. 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, в екзокарпії, в різних шарах мезокарпію. Отже, розглядаючи гістогенез оплодня, слід врахувати диференціацію екзо-, мезо- та ендокарпію на преантетичній та декількох постантетичних стадіях, що дозволить порівняти види між собою за особливостями та часом диференціації тканин. Наявність однакової гістогенетичної диференціації паренхімних, механічних і провідних тканин в оплодні може бути спільною ознакою різних типів плодів, що мають спільне походження (напр.: коробочка і піренарій у родині *Onagraceae*).

Морфогенез та розкривання коробчастих плодів. Серед усіх типів плодів найбільш детально нами були вивчені розкривні плоди – коробочки. Проаналізовано різноманіття назв, які будь-коли використовувались для позначення типів розкривних плодів, та запропоновано нові назви. За результатами аналізу сукупності літературних та власних даних викладено дев'ять характеристик розкривання плоду як морфогенетичної ознаки, останні дві з яких ми пропонуємо використовувати вперше: (1) За фізіологічним механізмом розкривання розрізняють ксерохазію та гігрохазію, тобто гігроскопічний і тургорний тригерні механізми розкривання (Roth, 1977). (2) За розміщенням отворів розкривання є правильне і неправильне розкривання довільними щілинами. (3) За типом отворів: щілини (поздовжні, поперечно-кільцеві, поздовжньо-кільцеві, півмісяцеві), округлі отвори з клапаном, тріщини, пори, розшаруванням оплодня, руйнуванням паренхіми оплодня та інше. (4) За розміщенням щілин відносно органографії зав'язі для поздовжнього розкривання (Beauvisage, 1888). (5) За напрямком формування поздовжніх або поздовжньо-кільцевих щілин: висхідний, низхідний, двобічний. (6) За довжиною щілин при поздовжньому розкриванні: зубцями, лопатями або стулками. (7) За механізмом вивільнення насінин: активне і пасивне вивільнення, вибухове та поступове розкривання плоду (Pijl, 1982). (8) За гістологічними особливостями руйнування тканин для різних типів щілин: вентральне (розходження вентральних швів), дорзальне (вздовж подвійної дорзальної жилки та дрібноклітинної паренхіми), септицидне (між двома смугами лігніфікованих клітин), септифрагальне та поперечно-кільцеве розкривання (між лігніфікованою і паренхімною тканинами) (Рис. 12). Для септифрагального розкривання вперше нами вказаний такий спосіб формування щілини на прикладі представників родин *Onagraceae* і *Campanulaceae* (Одінцова, Клімович, 2017; Andreychuk, Odintsova, 2019). (9) За морфогенетичним критерієм для позначення способу розкривання верхньої, напівнижньої і нижньої коробочки доцільно ввести окремі варіанти: надчашолисткове або підчашолисткове розкривання плоду. Це зумовлено тим, 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 сформована лише тканинами плодолистків, а стінка нижнього плоду – тканинами плодолистків, інтегрованими з тканинами квіткової трубки або увігнутого квітколожа. Тому щілини, які проходять в стінці нижньої зав'язі, морфогенетично не тотожні щілинам, які виникають в оплодні верхнього плоду або у даху зав'язі напівнижнього плоду (Рис. 11).

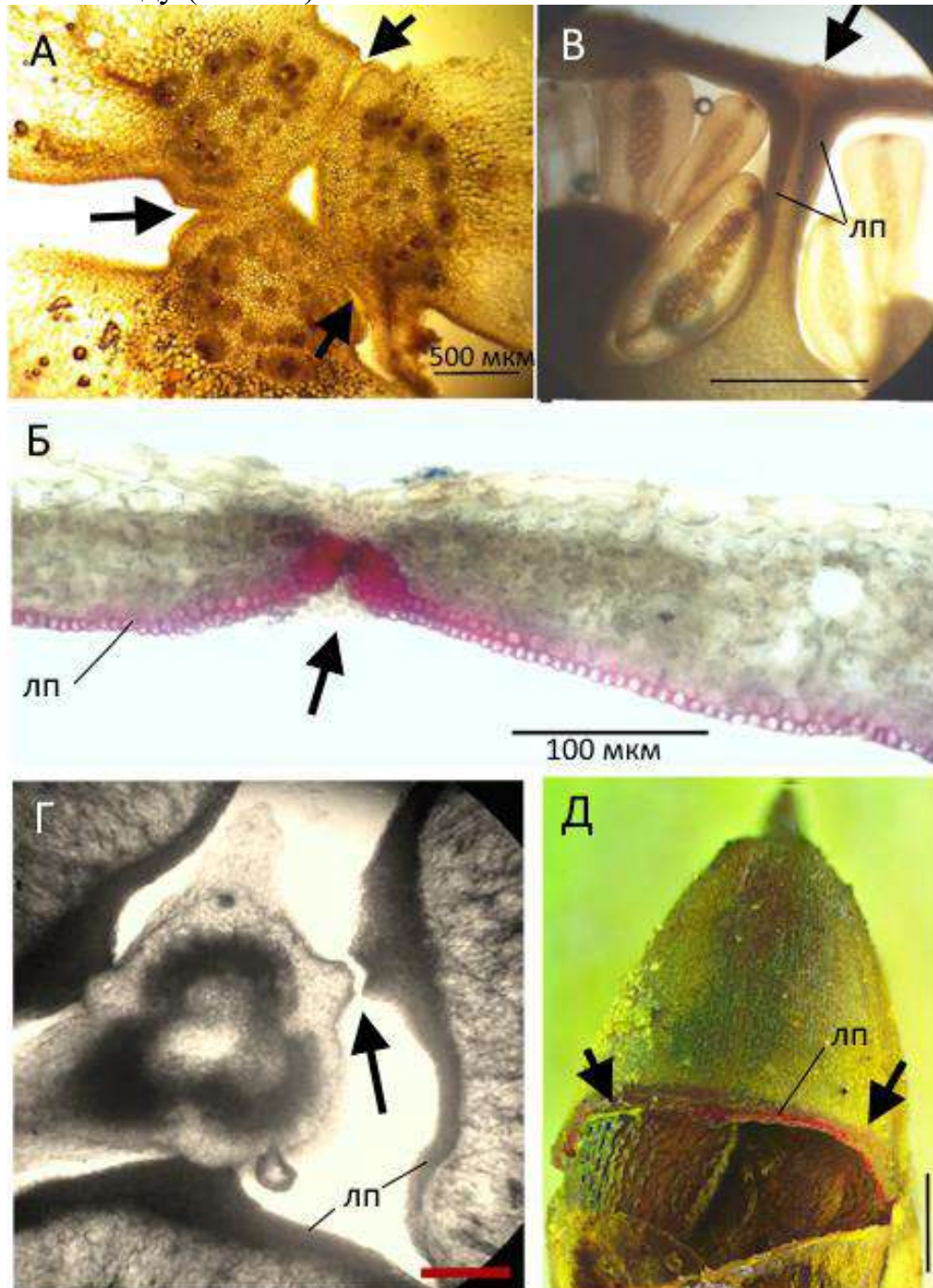


Рис. 12. Анатомічні особливості щілин розкривання коробчастих плодів: вентральна в *Iris pseudacorus* L. (А), дорзальна в *Epilobium hirsutum* L. (Б), септицидна у *Verbascum phlomoides* L. (В), септифрагальна у *Campanula latifolia* L. (Г), поперечно-кільцева у *Plantago major* L. (Д): лп – лігніфікована паренхіма. Лінійка 1 мм (В, Г, Д)

Проаналізовано характер розкривання коробчастих плодів у представників флори України за даними анотованих списків типів плодів (Додаток Г). Виявилось, що коробочка характерна для представників 87 родин (51%), при чому нижні коробчасті плоди виявлені у 15 родин; представники більшості родин з коробчастими плодами (60 родин) розкриваються за рахунок дорзальних щілин або дорзальних та інших щілин – вентральних, септицидних або септифрагальних (Додаток Е). Септицидні і септифрагальні щілини формуються у представників більше ніж 10 родин кожна, і 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 (2 родини). Щілини розкривання можуть розміщуватись не лише в оплодні, але також у перегородках, в даху зав'язі та у центральній колонці.

Класифікація схізокарпних плодів. Розглядаючи літературні та власні дані щодо будови і розвитку розпадних плодів, ми встановили два принципово різні варіанти дроблення плоду. **Перший тип схізокарпії** (зі септицидією) – це поділ плоду септицидними щілинами між плодолистками (*Acer*, *Mercurialis*, *Euphorbia*, *Galium*). Такий поділ плоду відповідає септицидному розкриванню коробочки, від якого імовірно походить. 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 шляхом непропорційно активного росту вільних частин плодолистків під час раннього періоду морфогенезу квітки (*Malva*, *Tropaeolum*). Такі плоди можуть розділятися на пів-мерикарпії або ереми, які з'єднані лише з карпобазою (Lamiaceae, Boraginaceae). Схізокарпії другого типу утворюються під час диференціального росту плодолистка на початку морфогенезу квітки без руйнування тканини (або обмеженого руйнування навколо колонки) і не обов'язково містять здерев'янілі тканини в оплодні. 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, і можуть призвести до вторинної апокарпії, наприклад у Asclepiadaceae або Phytolaccaceae. З'ясування походження такого плоду вимагає вивчення преантетичного періоду онтоморфогенезу та родинних зв'язків. У родинях Ariaceae та Boraginaceae можливі проміжні випадки схізокарпії між першим і другим типом, з широкою зоною контакту плодолистків, яка займає половину радіуса плоду.

Напрямки еволюційних змін морфогенезу плоду. Зміни онтоморфогенезу плоду на різній стадії та на різному структурно-функціональному рівні (морфологія / анатомія / вивільнення насінин) можуть призвести до еволюційних

змін плодів. Найзначніші зміни онтоморфогенезу плоду, які зумовлюють зміну його типу:

- зменшення числа насінних зачатків до 1–2 (коробочка – піренарій – схізкарпій – горіх; ягода – однонасінний плід),
- зміна числа плодолистків до одного (олігомерний апокарпій – монокарпій, синкарпій – псевдомонокарпій),
- зміна характеру зростання плодолистків (листянка – коробочка – дробна листянка),
- зміна в часі та інтенсивності лігніфікації оплодня до повної її втрати разом з втратою механізму розкривання (коробочка – ягода),
- зміна способу вивільнення насінин (відтермінування розкривання плоду) (коробочка – піренарій – схізкарпій).

Враховуючи, що зміни онтоморфогенезу можуть відбуватись у преантетичному періоді розвитку плоду, ми визначили шість ознак, які найбільше впливають на зміну типу плоду (Рис. 13): I – кількість плодолистків, II – кількість насінних зачатків, III – зростання плодолистків, IV – положення зав'язі, V – консистенція оплодня, VI – розкривання плоду. Ознаки I–IV змінюються на преантетичній стадії, а ознаки V–VI на постантетичній. Наша схема може допомогти здійснити еволюційно-карпологічний аналіз в обраному таксоні, оскільки диференціює можливу еволюційну трансформацію плоду на шість окремих кроків і дозволяє передбачити, які зміни можуть відбутися з певним типом плоду внаслідок зміни певних ознак.

Питання рушіїв еволюції плоду захоплює не лише преантетичний період його розвитку, але й особливості біології виду, зокрема спосіб запилення та особливості життєвої форми. Еволюційна зміна типу плоду може бути пов'язана із пристосуванням до умов зовнішнього середовища прямо або опосередковано, що продемонстровано на прикладі водних рослин, які переважно переходять до самозапилення або до гідрофілії, тобто способів запилення, які зумовлюють зменшення числа насінних зачатків у зав'язі. Інший приклад являє *Silene baccifera* з особливою біоморфою, не властивою представникам родини Caryophyllaceae, а саме полягаючі пагони, розпростерті на кущах. Ця особливість може зумовити зміну плоду від коробочки до соковитого чорного плоду, пристосованого до орнітохорії, та супроводжуватися одночасним періодом плодоношення з видами кущів, які також поширюються орнітохорно (*Cornus sanguinea* L. та *Rubus* sp.).

Враховуючи складність питання 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. Наприкінці ми навели список найбільш дискусійних плодів у представників флори України, які можуть стати об'єктами спеціальних досліджень і допомогти з'ясувати особливості еволюції репродуктивних структур в цих таксонах. Це плоди з особливим способом дисемінації, проміжним типом будови гінецею, постгенітально зрослими плодолистками, сильною зміною пропорцій гінецею упродовж онтоморфогенезу.

Таким чином обґрунтовано залежність еволюції плоду від чинників, які діють у преантетичному і постантетичному періоді, що зумовлює велику складність еволюційно-карпологічних досліджень.

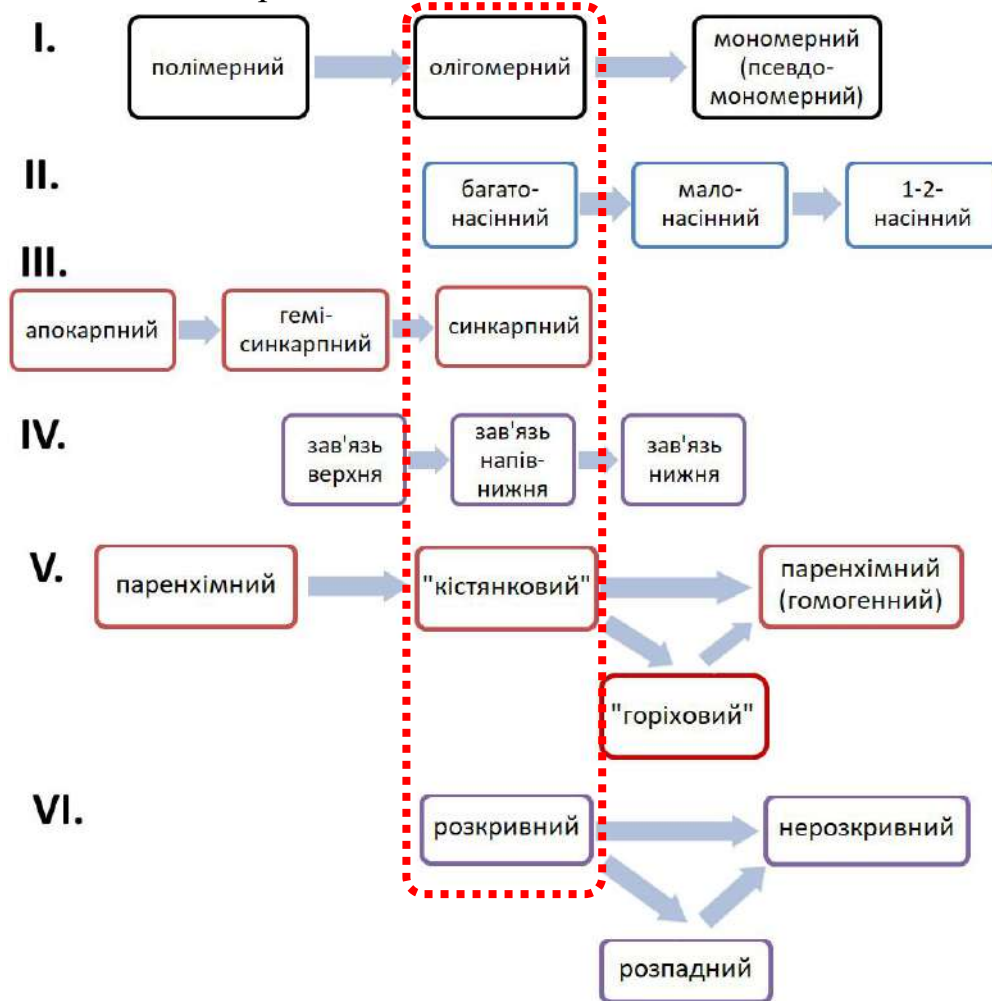


Рис. 13. Схема еволюції комплексу ознак, які визначаються на преантетичній (I–IV) та постантетичній (V–VI) стадіях морфогенезу плоду. Рамкою обведено приклад характеристики плоду-коробочки *Portulaca oleraceae* L.

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, мікроморфології 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 морфо-анатомії 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 ановані списки морфологічних типів та характеристик плодів у родинах 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 схізокарпних 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 ягідні 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 *Eriobium*, 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 дробних 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 ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті у виданнях, які входять до міжнародних наукометричних баз даних

Scopus i 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.org/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.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 vernalis* (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. *Biologichni 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. *Biologichni 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). *Biologichni 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. *Biologichni 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. Plant Introduction. 2024. 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*. Рідкісні рослини і гриби України та прилеглих територій: реалізація природоохоронних стратегій. Матер. IV міжнар. конф. (16–20 травня 2016 р., Київ). 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" (сmt 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* (Arosynaceae). 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., Одінцева 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. Одінцева А. В. Вертикальна зональність септальних нектарників однодольних. Modern Phytomorphology. 2013. Т. 4. С. 317–318. <https://doi.org/10.5281/zenodo.161409>.

АНОТАЦІЯ

Одінцева 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, розглянуті принципи морфологічного аналізу гінецею на підставі концепції вертикальної зональності, визначені проблеми використання карпологічних даних у таксономії та екологічному аналізі флори, а також особливості подання класифікації плодів у навчальній та довідниковій літературі. На підставі аналізу літературних даних сформульовані уявлення про необхідність цілісного підходу до вивчення квітки і плоду.

Для стандартизації досліджень морфогенезу плоду укладена розгорнута методика опису морфоанатомічної будови плоду за даними світлової мікроскопії, яка охоплює комплекс даних з екзоморфології, мікоморфології, анатомії та дезінтеграції плоду. У цій методиці вперше запропоновано зазначати характеристики гінецею, зокрема вертикальну зональність, 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 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. 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.

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. У дослідженні використовувались сухі або зафіксовані плоди на різних стадіях розвитку, з яких виготовляли постійні або тимчасові препарати зрізів. Дослідження проводили із застосуванням гістохімічних методів виявлення лігніну в клітинних оболонках (реакція з флороглюцином та хлоридною кислотою, фарбування сафраніном). У досліджених видів виявлено особливості, пов'язані з розкриванням плоду, а саме, подвійні дорзальні жилки плодолистків, відкриті вентральні шви, лігніфікація різних шарів оплодня і перегородок зав'язі, а також анатомічні ознаки плоду, які можуть використовуватись у систематиці цих таксонів (лігніфікація ендокарпію, мезокарпію або екзокарпію, пухка паренхіма в мезокарпії).

За результатами аналізу літературних даних та власних досліджень укладено анотований список морфологічних типів плодів у 171 родині флори України, які згруповані за філогенетичним принципом у базальні покритонасінні, однодольні, базальні дводольні, розиди, каріофіліди та астериди. Для проведення аналізу морфологічної різноманітності плодів запропоновано виділяти сім базових типів плодів, як найменш дискусійних та найбільш чітко диференційованих за морфологічними ознаками, а саме збірний плід, багатонасінний монокарпій, коробочка, ягода, схізокарпій, багатокісточковий піренарій та однонасінний плід. Ці базові типи 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 типи плодів у кожній групі, які відображають її еволюційний рівень. 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 всієї флори України виявлено переважання видів з однонасінними (36%) та коробчастими (32%) плодами на видовому рівні. Найменш поширеними у рослин флори України є ягідні плоди та багатокісточкові піренарії. 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.

На підставі вивчення особливостей онтоморфогенезу створено комплексну класифікацію способів розкривання коробчастих 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, а саме надчашолисткове або підчашолисткове розкривання у плодів з нижньою та напівнижньою зав'яззю. Вперше укладено перелік способів розкривання коробчастих плодів у рослин флори України. Для схізкарпних плодів вперше виділено два типи за особливостями раннього онтоморфогенезу та дезінтеграції: із септицидією та без септицидії.

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 гінецею 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 дисемінації.

Ключові слова: морфогенез, морфологія, анатомія, квітка, гінецей, 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. Special attention is given to the morphological analysis of the gynoecium, grounded in the concept of vertical zonality of the carpel. 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 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 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. 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.

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 and temporary specimens were prepared for the study. Histochemical techniques were employed to detect lignin in cell walls, including the phloroglucinol–hydrochloric acid reaction and safranin staining. 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).

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. 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 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, 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 septicidity; a type without septicidity. A list of dehiscence modes for capsular fruits in plants of the flora of Ukraine has been compiled.

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.