



УДК 581.47; 582.86

ЛОКУЛІЦИДНЕ РОЗКРИВАННЯ ВЕРХНІХ І НИЖНІХ КОРОБЧАСТИХ ПЛОДІВ У ПОРЯДКУ MYRTALES

А. Одінцева

Львівський національний університет імені Івана Франка
вул. М. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна
e-mail: amorpha@ukr.net

У представників порядку Myrtales виявлено особливості розкривання найбільш поширеного типу плоду – локуліцидної коробочки. З'ясовано, що характерними рисами коробчастих плодів у представників родин Lythraceae, Myrtaceae й Onagraceae є потужна центральна колонка, до якої прикріплюються насінини, та гіпантій, який прилягає або приростає до зав'язі. Розкривання плоду забезпечується одночасно двома типами поздовжніх щілин – дорзальних і септифрагальних. Дорзальні щілини формуються уздовж медіанних жилок плодолистків, а септифрагальні – у місцях відокремлення перегородок від центральної колонки зав'язі. Досліджені представники відрізняються за положенням зав'язі: у *Heimia salicifolia* L. (Lythraceae) зав'язь верхня, у *Callistemon macropunctatus* Court. і *Leptospermum scoparium* Forst. (Myrtaceae) – напівнижня, в *Oenothera biennis* L. (Onagraceae) – нижня. У зв'язку з цим виявлено відмінності у локалізації дорзальних щілин розкривання: у родин Lythraceae і Myrtaceae щілини формуються лише у тканинах плодолистків, проте в родині Onagraceae дорзальні щілини формуються в стінці плоду комплексного походження – плодолисткового і гіпантіального. Пропонуються уточнені назви плодів і типів розкривання у досліджених видів – дорзально-септифрагальна коробочка з верхнім (Lythraceae, Myrtaceae) або нижнім (Onagraceae) типом розкривання.

Ключові слова: нижня зав'язь, септифрагальна коробочка, Lythraceae, Myrtaceae, Onagraceae.

ВСТУП

Розкривання плодів є важливою характеристикою сухих багатонасінних плодів – листянки і коробочки. Розкриванням називають закономірне порушення цілісності тканин стінки плоду до його опадання з материнської рослини, що призводить до вивільнення насінин і їхнього подальшого поширення [2, 10, 12]. Класифікації способів розкривання коробчастих плодів базуються на кількох ознаках: 1) розміщення щілин розкривання у стінці плоду (поздовжнє, поперечне, клапанами, отворами, неправильне); 2) довжина поздовжніх щілин розкривання (повне або неповне; зубцями, лопатями або стулками); 3) локалізація щілин при поздовжньому

розкриванні (вентрицидне, локуліцидне, септицидне). Також виділяють септифрагальне розкривання коробочки, яке відбувається завдяки розриву її перегородок, що іноді супроводжує інші способи розкривання багатогніздних коробочок [10, 14]. Додатковими ознаками, за якими характеризують коробчасті плоди, є кількість гнізд у зав'язі, положення зав'язі, тип плацентації, опадання або неопадання ступок, наявність центральної колонки, напрямок формування щілин розкривання, висипання або невисипання насінин із коробочки [1, 2, 12].

Локуліцидне (дорзальне) розкривання коробочки здійснюється вздовж дорзальних жилок плодолистків. Дорзальне розкривання або явище дорзицидії видається більш точним терміном, ніж локуліцидне розкривання, оскільки до розкривання гнізд (локуліцидії) призводять усі інші способи розкривання, а саме, розміщення щілин не в медіанній площині плодолистка (ламінальне розкривання), відокремлення плодолистків у одногнізному гінецеї з центральною колонкою (диз'юнктивне розкривання), а також розкривання плодолистків уздовж вентрального шва.

У порядку Myrtales локуліцидна коробочка наведена для 9 родин (Alzateaceae, Crypteroniaceae, Lythraceae, Melastomataceae, Myrtaceae, Onagraceae, Penaeaceae, Rhynchosalycaceae, Vochysiaceae) з 14 [13, 16, 17, 18], представники яких мають верхню, напівнижню або нижню зав'язь. Нашим завданням було з'ясувати особливості розкривання локуліцидних коробочок у представників трьох родин цього порядку – Lythraceae, Myrtaceae та Onagraceae, які відрізняються за положенням зав'язі.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

Досліджували будову квіток і плодів у таких представників порядку Myrtales: *Heimia salicifolia* L. (Lythraceae), *Callistemon macropunctatus* Court. (Myrtaceae), які були зібрані у Ботанічному саду Львівського національного університету імені Івана Франка; *Leptospermum scoparium* Forst. (Myrtaceae) – зібраний у Ботанічному саду Інституту ботаніки Віденського університету (м. Відень, Австрія); *Oenothera biennis* L. (Onagraceae) – зібрано у природних умовах, м. Львів. Квітки і плоди на різних стадіях розвитку фіксували в 70 % етанолі, зрілі плоди зберігали в сухому вигляді. Морфологічну будову плоду вивчали на тотальних препаратах і відпрепарованих плодах з використанням біокуляра МБС-10 (СРСР).

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕННЯ

Квітки *Heimia salicifolia* (Lythraceae) розміщені на квітконіжках, п'яти-шестичленні, з гіпантієм і підчашшям. Чашечка, підчашшя, віночок і гінецей ізомерні, андроцей диплостемонний (з 10 або 12 тичинок відповідно до мерності оцвітини). Гіпантії тонкий, шкірястий, щільно прилягає до зав'язі ззовні, а зверху формує складчастий край. Чашолистки щільно вкривають зав'язь зверху, а зубці підчашшя кіттикоподібно зігнуті, стирчать назовні та вгору. Чашечка і підчашшя неопадні. Пелюстки прикріплюються по верхньому краю гіпантія, а тичинки – в його нижній частині. Пелюстки і пиляки опадають під час плодоношення, а тичинкові нитки зберігаються і всихають. Зав'язь верхня, сидяча, кулястої форми, багатогніздна. Стовпчик термінальний, довгий, зберігається на початку плодоношення, приймочка головчаста (рис. 1, А). У центрі зав'язі наявна сферична центральна колонка, яка розмішена на циліндричному піднятті, з горбкуватою поверхнею. Перегородки і стінка плоду дуже тонкі. Насінин у плоді близько 100, вони займають весь об'єм гнізд.

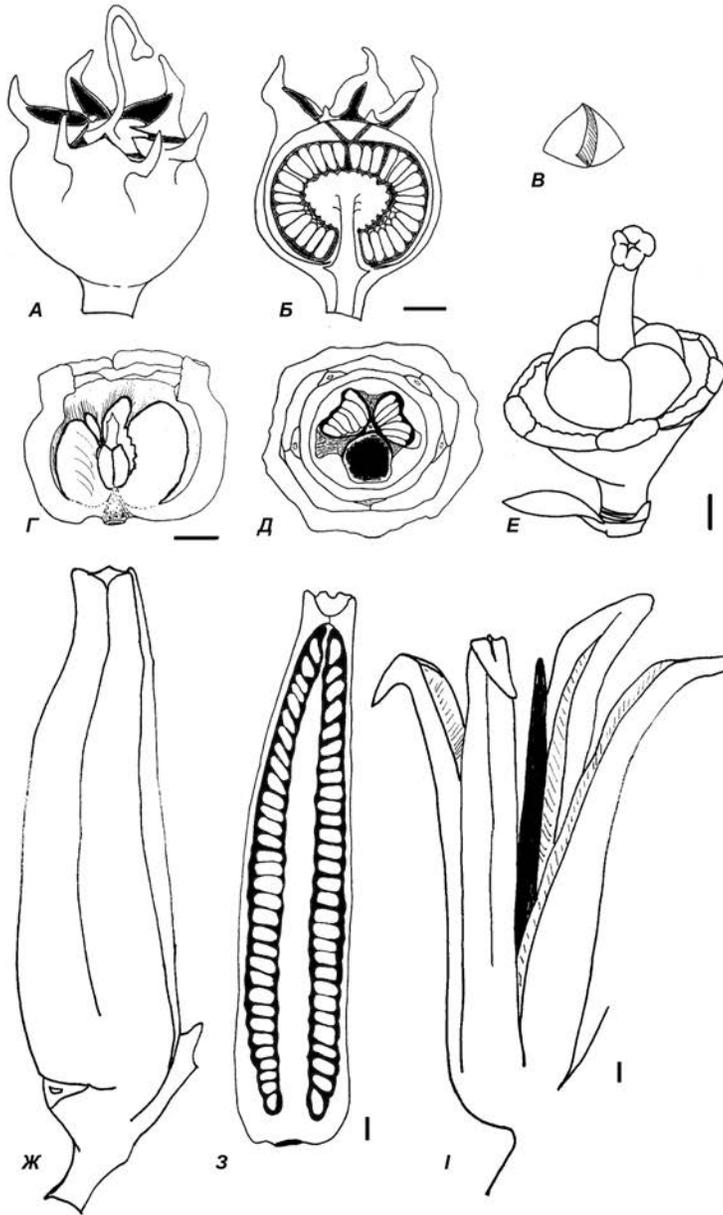


Рис. 1. Загальний вигляд коробчастих плодів у представників порядку Myrtales: *Heimia salicifolia* L. (А – зріла коробочка; Б – поздовжній розріз розкритої коробочки; В – відокремлена стулка, верхня частина), *Callistemon macropunctatus* Court. (Г – поздовжній розріз плоду; Д – розкрита коробочка, вигляд зверху), *Leptospermum scoparium* Forst. (Е – молодий плід), *Oenothera biennis* L. (Ж – зріла коробочка; 3 – поздовжній розріз; І – розкрита коробочка). Лінійка 1 мм

Fig. 1. General view of the capsular fruits in the representatives of Myrtales: *Heimia salicifolia* L. (A – ripe capsule; Б – longitudinal section of the open capsule; В – separated valve), *Callistemon macropunctatus* Court. (Г – longitudinal section; Д – open capsule, view from above), *Leptospermum scoparium* Forst. (E – unripe fruit), *Oenothera biennis* L. (Ж – ripe capsule; 3 – longitudinal section; I – open capsule). Scale bar 1 mm

Плід розкривається поздовжніми щілинами зверху донизу вздовж дорзальних жилок плодолистків. Завдяки щільному обляганню коробочки ззовні та згори гіпантієм і чашолистками, закрита і розкрита коробочки не відрізняють за виглядом. У разі повного розкривання коробочки гіпантії утримує насінини від висипання (рис. 1, Б). Перегородки зав'язі відриваються від центральної колонки згори вниз по всій довжині коробочки. Стулки плоду неопадні, гострі на верхівці, в перерізі Т-подібні, з внутрішнього боку несуть перегородку, що відірвалася від центральної колонки (рис. 1, В).

Для *Callistemon macropunctatus* (Myrtaceae) характерні сидячі квітки, трохи занурені у вісь колосоподібного інтеркалярного суцвіття. Гіпантії трубчастий, удвічі довший, ніж зав'язь, потовщений і сильно здерев'янілий. Чашечка і віночок п'ятичленні, андроцей складений з 60–70 довгих тичинок, розміщених у два ряди по краю гіпантія у п'яти слабо відокремлених групах тичинок (адельфах), гінецей тричленний. Зав'язь опуклотрикутна в перерізі, округла в обрисах, ззовні вкрита довгими прямостоячими волосками (рис. 1, Г). В основі зав'язь трохи приросла до гіпантія. Стовпчик трохи занурений у дах зав'язі, довгий. Стінка і перегородки зав'язі тонкі. Центральна колонка трикутна в перерізі, видовжена, простягається до основи стовпчика (рис. 1, Д). Насінні зачатки розміщені у 12 рядах в кожному гнізді на масивних плацентах. Після відцвітання чашолистки, пелюстки, тичинки і стовпчик опадають. Розкривання коробочки здійснюється вздовж дорзальних жилок плодолистків у сильно опуклій стінці зав'язі, вільній від гіпантія. Стулки плоду не опадають, але сильно розходяться одна від одної в середній частині, тому гнізда зав'язі стають відкритими згори (рис. 1, Д). При цьому перегородки розриваються неправильними щілинами поблизу центральної колонки. Насінини залишаються в коробочці і випадають із неї під час струшування.

У *Leptospermum scoparium* (Myrtaceae) гіпантії широкочашоподібний, довший, ніж зав'язь. Чашолистків і пелюсток по п'ять. Тичинок близько 40, розміщених одним колом, у якому навпроти пелюсток іноді розміщуються пелюсткоподібні стамінодії. Чашолистки, пелюстки і тичинки розміщені по краю гіпантія, опадають після відцвітання квітки. Зав'язь під час цвітіння повністю нижня, п'ятигніздна. Стовпчик трохи занурений у дах зав'язі, опадний. У плоді дах зав'язі сильно опуклюється, так що зав'язь стає напівнижньою. Насінини дрібні, займають невеликий обсяг порожнин гнізд зав'язі, центральна колонка циліндрична, округла в перерізі. Дорзальні щілини формуються у вільній від гіпантія частині зав'язі, яка відповідає даху зав'язі (рис. 1, Е). Перегородки трохи відокремлюються від центральної колонки зав'язі у разі розходження стулків від медіанної площини плодолистків під час дорзального розкривання. Насінини висипаються з коробочки поступово, під час струшування.

Квітки *Oenothera biennis* (Onagraceae) чотиричленні, пентациклічні, сидячі, з циліндричною нижньою зав'яззю і вузькою довгою циліндричною квітковою трубкою, до якої прикріплюються вільні чашолистки, пелюстки і тичинки. Після відцвітання квітки квіткова трубка разом із членами оцвітини й андроцею, а також стовпчик опадають. Коробочка нижня, опуклочотиригранна, лінійна, розміщена відхилено від осі суцвіття, трохи білатерально-симетрична, звужена на верхівці у носик (рис. 1, Ж). Коробочка чотиригніздна, гнізда повністю заповнені насінними зачатками, які розміщені дворядно. Дах зав'язі тонкий, перегородки пластинчасті, тонкі, центральна колонка масивна, чотиригранна в перерізі (рис. 1, З). Під час розкривання

плоду формуються чотири лінійні стулки, які відхиляються назовні, але не опадають (рис. 1, I). До кожної стулки в центрі з внутрішнього боку прикріплена перегородка, яка відривається від центральної колонки зав'язі. Насінини висипаються із гнізд у міру розкривання стулок. Центральна колонка деякий час стирчить у центрі плоду і згодом опадає.

ОБГОВОРЕННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ

Типи поздовжнього розкривання коробчастих плодів. Механізм розкривання – це система гістологічних елементів перикарпію, яка забезпечує розкривання зрілого плоду і найчастіше являє собою розміщені певним чином зони паренхімних і склеренхімних (або коленхімних) клітин [2]. Гістогенез перикарпію є важливою складовою морфогенезу цілого плоду і регулюється генетично. Тому особливості гістогенезу перикарпію, які забезпечують структурну основу для розкривання плоду (розміщення щілин розкривання, гістологічна диференціація відокремлюваних зон, механізм розкривання), є цінними еволюційно-карпологічними характеристиками плоду. Поздовжні щілини розкривання коробочок у дорзальній або септальній площині формуються як відокремлювані шари на пластинці плодолистка упродовж процесу дозрівання плоду, але у деяких коробочках і синкарпних багатолістянках можуть формуватися вентральні щілини розкривання в результаті розщеплення зімкнутих країв плодолистків.

Найбільш точна і повна описово-морфологічна класифікація способів поздовжнього розкривання плодів створена М.М. Каденом [10] і налічує 17 способів поздовжнього розкривання коробчастих плодів. Зокрема, для багатогніздних коробочок вказано такі способи розкривання за участю дорзального: септицидно-дорзальне (рис. 2, А), септицидно-дорзивентральне (*Flindersia*, *Linum*) (рис. 2, Б), септициднолатерально-дорзальне (*Euphorbia*, *Datura*, *Digitalis*, *Cinchona*) (рис. 2, В), дорзальне (*Oxalis*, *Pyrola*, *Veronica*, *Ramischia*) (рис. 2, Г), дорзивентральне (*Lilium*, *Liliaceae*, *Iridaceae*, *Hibiscus*) (рис. 2, Д), дорзилатеральне (*Epilobium*, *Polemonium*, *Moneses*, *Hipopithys*, *Andromeda*, *Chamaedaphne*, *Onagra*, *Catalpa*) (рис. 2, Е) та дорзивентрилатеральне (*Zygophyllum*) (рис. 2, Ж) [10]. Для представників родини *Onagraceae* (*Epilobium*, *Onagra*) М.М. Каден вказує дорзилатеральний спосіб розкривання, який полягає у відокремленні стулок від центральної колонки зав'язі одночасно з розкриванням плоду по дорзальних щілинах, що узгоджується з нашими даними для всіх досліджених видів.

Р.Є. Левіна [12] значно спростила класифікацію способів розкривання коробочок М.М. Кадена [10] для полегшення її використання і виділяла лише три основних способи розкривання (дорзальний, сутуральний (вентральний) та ламінальний (латеральний за М.М. Каденом) і їхні комбінації. Найпоширенішими є два основні способи поздовжнього розкривання коробочок: дорзальний (локуліцидний) і септицидний [1]. У сукупності для апокарпних і синкарпних плодів А.В. Бобров та ін. [2] виділяють чотири способи поздовжнього розкривання плодів: вентральний (сутуральний), дорзальний (локуліцидний), септицидний і ламінальний. Велика кількість типів коробочок за способом розкривання була виділена Р. Сп'ютом [14], проте в цій класифікації поряд із типами, виділеними за розміщенням щілин розкривання (локуліцидна, септицидна, септифрагальна, фісурицидна коробочки), виділяються типи коробочок за довжиною щілин (дентицидна, тобто зубчаста коробочка) та за іншими ознаками, в яких розміщення щілин щодо площин плодолистка не вказано.

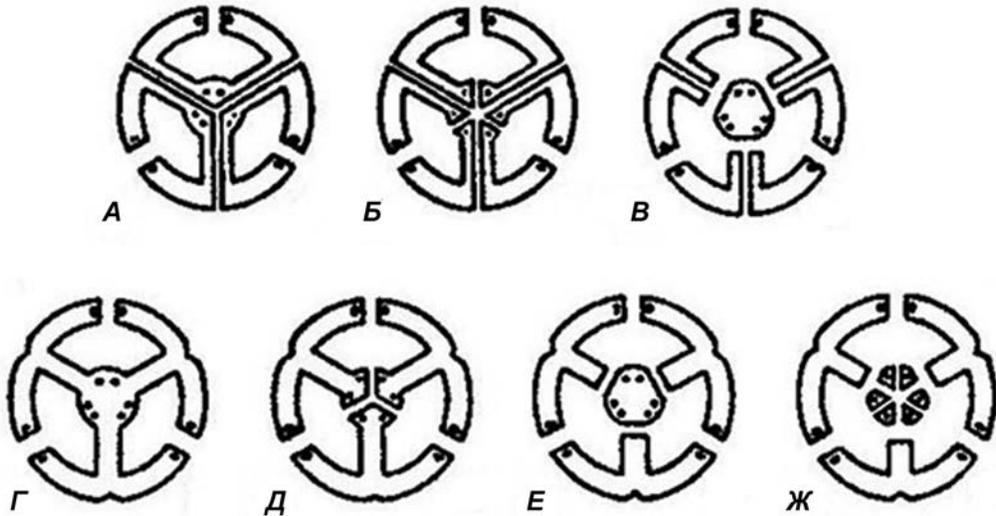


Рис. 2. Способи дорзального розкриття синкарпних плодів за Каденом [10]: А–В розкриття зі септицидією; В, Е, Ж – розкриття зі септифрагією. Пояснення в тексті

Fig. 2. Modes of dorsal capsule dehiscence of syncarpous fruits after Kaden [10]: А–В with septical dehiscence; В, Е, Ж – with septifragal dehiscence. See explanations in text

З роботи М.М. Кадена [10] стає зрозумілим, що способи розкриття часто поєднуються в одному плоді, зокрема, плоди, які в літературі називають локуліцидними коробочками, можуть належати до одного зі семи типів, виділених М.М. Каденом (рис. 2). У цьому зв'язку під час характеристики способу розкриття і в назві плоду бажано використовувати більш точні терміни, які відображують особливості розміщення усіх щілин, які формуються.

На відміну від М.М.Кадена [10], ми пропонуємо використовувати термін септифрагальне розкриття замість латерального у випадках, коли йдеться про розрив перегородок зав'язі, а латеральне розкриття залишаємо для позначення щілин, які пролягають у стінці зав'язі збоку від медіанної площини плодолистків.

У жодній вищезгаданій класифікації способів розкриття плодів у назвах не відображені відмінності між розкриттям верхньої та нижньої коробочки. Фактично, верхні та нижні коробочки з однаково розміщеними щілинами розкриття залучають до одного і того ж способу розкриття. У Р.Є. Левіної [12] зазначено, що нижні коробочки трапляються значно рідше, ніж верхні, а також виявлено зв'язок між типом плацентації і способом розкриття коробочок. Р.Є. Левіна визнавала переважання багатогнізних коробочок із центрально-кутовою плацентацією.

Варто зауважити, що верхні та нижні коробочки належать до різних груп плодів – перикарпіїв (справжніх плодів) і антокарпіїв («несправжніх» плодів, в утворенні яких беруть участь неплодолисткові частини квітки), відповідно. Такий поділ плодів визнавав і Р. Сп'ют [14], проте це не відображено в його класифікації коробочок. Стінка верхнього плоду сформована лише тканинами плодолистків, а стінка нижнього плоду – тканинами плодолистків, інтегрованими ззовні з екстракарпельярними тканинами квіткової трубки або увігнутого квітколожа (гіпантія) [7]. Це означає, що у процесах диференціації відокремлюваного шару у стінці верхньої коробочки

задіяні лише морфогенетичні програми розвитку плодолистка, а під час розкриття нижньої коробочки відокремлюваний шар диференціюється згідно з програмою розвитку як плодолистка, так і інших за походженням структур. Зміна положення зав'язі із верхньої до нижньої має привести до зміни генетичної програми морфогенезу плоду, а саме до закладання щілин розкриття не лише в перикарпії, але і в екстракарпельярних тканинах. Зона перикарпію верхнього плоду, де сформовані дорзальні щілини, гістогенетично відповідає лише дахові плоду з нижньою зав'яззю. Існує думка [11], що в стінці нижньої зав'язі взагалі немає тканин плодолистків, які зберігаються лише в її даху, а вся вона представлена розтягнутим і увігнутим квітколожем нижче основ плодолистків. У цьому випадку не має визнаватися навіть часткова гомологія стінки верхнього і нижнього плоду та, відповідно, їхні способи розкриття не можуть вважатися ідентичними. Тому, на нашу думку, для позначення способів розкриття верхньої та нижньої коробочки доцільно ввести окремі назви.

Особливості коробчастих плодів у порядку Myrtales. За нашими даними, плід *Heimia salicifolia* можна визначити як верхню синкарпну п'яти-шестигнізду багатонасінну коробочку, оточену гіпантієм, що розкривається довершено дорзально-септифрагально (рис. 3, А, Г), що відповідає локуліцидному розкриттю за даними попередників [8]. Плід у *Callistemon macropunctatus* і *Leptospermum scoparium* потрібно визначити як напівнижню (частково нижню) синкарпну три- або п'ятигнізду багатонасінну коробочку з гіпантієм, який повністю або частково вкриває зав'язь. У *Callistemon macropunctatus* щілини розкриття плоду розміщені переважно поздовжньо (рис. 3, Б, Д), а в *Leptospermum scoparium* (рис. 3, Е) щілини розміщені радіально в опуклому даху зав'язі. Коробочка в *Oenothera biennis* є нижньою, синкарпною, чотиригніздною, багатонасінною, звуженою на верхівці (рис. 3, В, Ж). У всіх досліджених видів виявлена потужна центральна колонка, до якої прикріплюються насінини, тонкі перегородки зав'язі, а також довершено дорзально-септифрагальний спосіб розкриття.

Спосіб розкриття коробочки є доволі стабільною ознакою в межах родин порядку Myrtales, як і кількість гнізд у зав'язі, проте в родинях Lythraceae і Onagraceae описані різні способи розкриття плодів, різноманіття яких ще потребує вивчення [8, 14, 17]. У родині Myrtaceae нижні та напівнижні коробчасті плоди часто оточені розрослим гіпантієм (fruiting hypanthium) [19] і відкриваються у верхній частині зав'язі, не зрослій з гіпантієм (рис. 3, Д, Е). Якщо зав'язь зросла з гіпантієм до значного ступеня, то щілини розкриття формуються лише в даху зав'язі. При цьому для роду *Melaleuca* була встановлена залежність ступеня приростання зав'язі до гіпантія від лінійних розмірів квітки [15]. Зокрема, у видів із дрібними квітками і редукованими органами зав'язь була приросла до гіпантія найменшою мірою, що пояснювалося необхідністю збільшити довжину щілин розкриття коробочки до розміру насінин.

У родинях Myrtaceae і Onagraceae з використанням гістогенетичного методу доведено подвійне походження стінки нижньої зав'язі, яка зсередини вважається вистеленою тканинами плодолистків, а ззовні – тканиною гіпантія осьової (рецептакулярної) природи [3, 4]. На підставі цих досліджень можна вважати, що стінка нижньої зав'язі в цих родинях виникає однаково. Однак у представників родини Myrtaceae з напівнижньою або нижньою зав'яззю (*Callistemon*, *Calothamnus*, *Euca-*

lyptus, Melaleuca) щілини розкриття містяться в її даху. З цієї точки зору, нижні та напівнижні коробочки Myrtaceae більше нагадують верхні коробочки представників родини Lythraceae (рис. 3, Г), ніж нижні коробочки в родині Onagraceae, які розкриваються вздовж усієї стінки нижньої зав'язі (рис. 3, Ж).

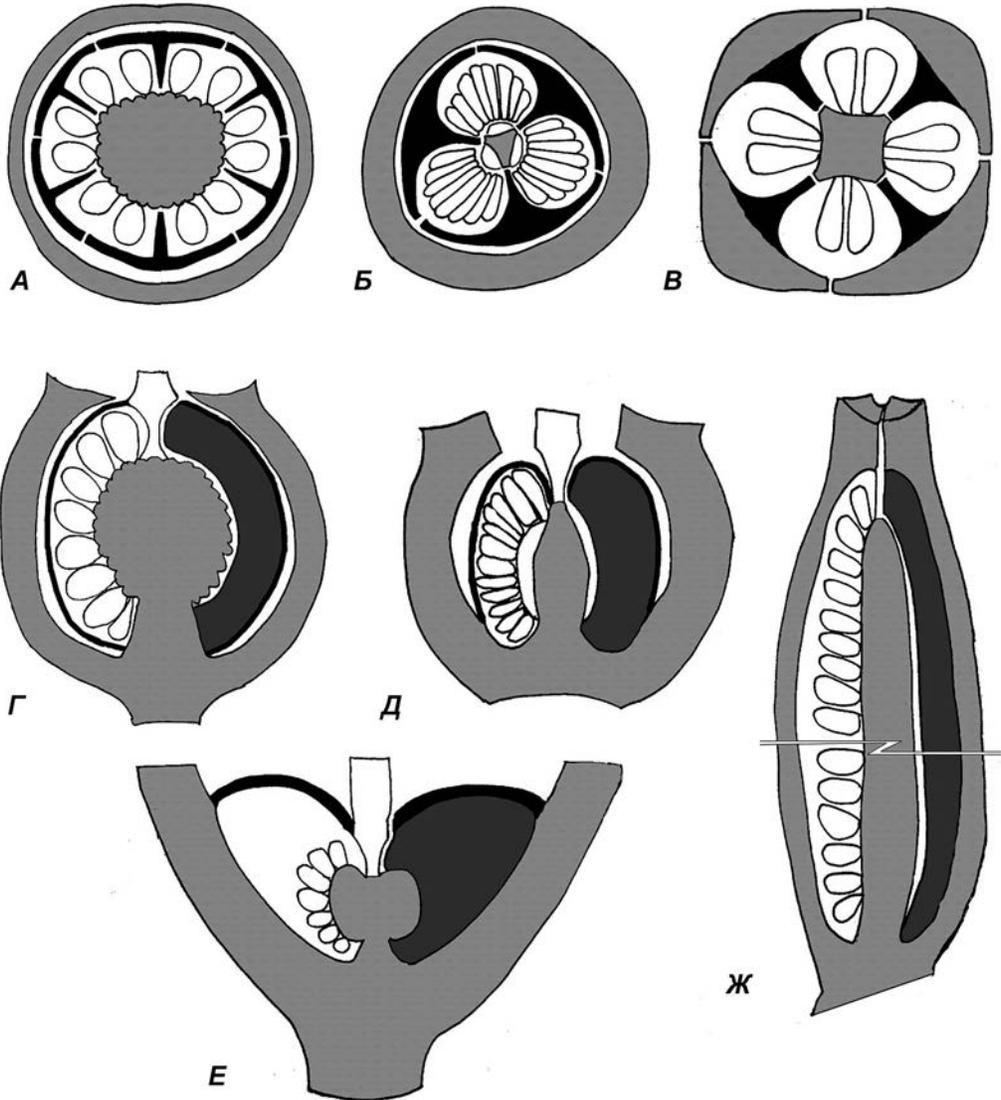


Рис. 3. Схеми дорзально-септифрагального розкриття верхніх і нижніх коробочок у представників порядку Myrtales (A–B – поперечні схеми; Г–Ж – поздовжні схеми): A, Г – *Heimia salicifolia* L.; Б, Д – *Callistemon macropunctatus* Court.; В, Ж – *Oenothera biennis* L.; E – *Leptospermum scoparium* Forst.

Fig. 3. Modes of dorsally-septifragal dehiscence of superior and inferior capsules in Myrtales (A–B – transversal section; Г–Ж – longitudinal section): A, Г – *Heimia salicifolia* L.; Б, Д – *Callistemon macropunctatus* Court.; В, Ж – *Oenothera biennis* L.; E – *Leptospermum scoparium* Forst.

Незважаючи на те, що порядок Myrtales вважається в цілому добре вивченою природною групою рослин за фенотипічними характеристиками [6, 9, 16, 17], у філогенетичному дослідженні порядку за морфологічними даними не було проаналізовано жодної ознаки плоду і насінини. Так, із 77 фенотипічних ознак родин, які належать до цього порядку, були вказані лише положення і кількість гнізд зав'язі, – тобто ознаки гінецею, які є близькими до карпологічних ознак [9]. Тому детальне вивчення карпологічних особливостей представників порядку є актуальним завданням на майбутнє.

За даними попередників, проаналізованими у [17], у представників родин Alzateaceae, Lythraceae, Penaeaceae, Rhynchocalycaceae і Vochysiaceae, які мають локуліцидну коробочку, є верхня зав'язь. У *Duabanga* з родини Lythraceae зав'язь напівнижня, у Melastomataceae, Myrtaceae і Crypteroniaceae – від верхньої до майже повністю нижньої, але в Crypteroniaceae коробочка розкривається апікально. Коробочки в родині Melastomataceae розкриваються апікально або неправильними щілинами [5, 13], а плоди в родині Myrtaceae, за даними нашого дослідження, розкриваються по даху зав'язі. Тільки в родині Onagraceae, що також характеризується локуліцидним типом коробочки, зав'язь повністю нижня [17]. У інших представників порядку Myrtales, які мають повністю нижню зав'язь, наявні інші типи плодів. Зокрема, в родині Oliniaceae – плід нижня кістянка, у Combretaceae – плід однонасінний крилатий або кістянковий, у Vochysiaceae переважає крилатка, в родині Melastomataceae і Myrtaceae для представників із нижньою зав'яззю притаманні ягідні плоди [5, 13, 17–19]. Таким чином, можна стверджувати, що верхні коробочки з дорзальним (локуліцидним) розкриванням є найбільш поширеним типом плодів у порядку Myrtales. Це підтверджує думку Р.Є. Левіної [12] про більше поширення верхніх коробочок порівняно з нижніми.

На нашу думку, для характеристики коробчастого типу плоду важливо вказувати не лише положення зав'язі та внутрішню будову плоду, але і морфогенетичну відповідність зон розміщення щілин розкривання. Так, показано, що нижні плоди в родині Myrtaceae і Onagraceae відрізняються за цією ознакою. Ми пропонуємо називати дорзальне розкривання коробочки по даху зав'язі в родині Myrtaceae (як і розкривання верхніх плодів у родині Lythraceae) верхнім типом розкривання, а розкривання по стінках зав'язі в родині Onagraceae – нижнім типом розкривання. Ця відмінність способу розкривання дає змогу вважати нижні плоди Myrtaceae більш примітивними, ніж у родині Onagraceae. Нижнє дорзальне розкривання ми вважаємо синапоморфією родини Onagraceae (підродини Onagroideae). Воно супроводжується опаданням верхньої частини гіпантія разом із квітковими органами і порушенням цілісності стінки плоду, що зумовлює висипання насінин із гнізд зав'язі.

ВИСНОВКИ

У досліджених представників родин Lythraceae, Myrtaceae та Onagraceae порядку Myrtales виявлено, що коробочки є багатогніздними, з міцною центральною колонкою, розкриваються завдяки формуванню дорзальних і септифрагальних щілин. Враховуючи різницю у генезисі формування дорзальних щілин у верхніх і нижніх плодах, ми вважаємо за доцільне зазначати цю особливість у назві плоду. Для верхньої коробочки *Heimia salicifolia* (Lythraceae) пропонується назва дорзально-

септифрагальна коробочка з верхнім типом розкривання, для нижньої коробочки *Oenothera biennis* (Onagraceae) – дорзально-септифрагальна коробочка з нижнім типом розкривання. У напівнижніх дорзально-септифрагальних коробочках *Callistemon macropunctatus* і *Leptospermum scoparium* (Myrtaceae) розкривання здійснюється за верхнім типом.

ПОДЯКИ

Автор висловлює щирю подяку М.А. Чернецькому, М.І. Скибіцькій та М.І. Лишак за допомогу під час збору матеріалу в ботанічному саду Львівського національного університету імені Івана Франка.

1. *Artjuschenko Z., Theodorov A.I.A. Organographia illustrata plantarum Vascularium. Fructus.* Leninopoli: Nauka, 1986. 392 p. (In Russian).
2. *Bobrov A.V., Melikian A.P., Romanov M.S. Morphogenesis of fruits of Magnoliophyta.* Moscow: Librokom, 2009. 400 p. (In Russian).
3. *Bunniger L.* Untersuchungen über die morphologische Natur des Hypanthiums bei Myrtales- und Thymelaeales-Familien: II. Myrtaceae. III. Vergleich mit den Thymelaeaceae. **Beitr. Biol. Pflanzen**, 1972; 48: 79–156.
4. *Bunniger L., Weberling F.* Untersuchungen über die morphologische Natur des Hypanthiums bei Myrtales-Familien. I. Onagraceae. **Beitr. Biol. Pflanzen**, 1968; 44 (3): 447–477.
5. *Clausing G., Meyer K., Renner S.S.* Correlations among fruit traits and evolution of different fruits within Melastomataceae. **Bot. J. Linn. Soc.**, 2008; 133(3): 303–326.
6. *Dahlgren R., Thorn R.F.* The Order Myrtales: circumscription, variation, and relationships. **Ann. Mo. Bot. Gard**, 1984; 71(3): 633–699.
7. *Eames A.J. Morphology of the Angiosperms /* Translated from English. Moscow: Mir, 1964. 497 p. (In Russian).
8. *Graham S.A., Graham A.* Ovary, Fruit, and Seed Morphology of the Lythraceae. **Int. J. Plant Sci.**, 2014; 175(2): 202–240.
9. *Johnson L.A.S., Briggs B.G.* Myrtales and Myrtaceae – a phylogenetic analysis. **Ann. Mo. Bot. Gard**, 1984; 71(3): 700–756.
10. *Kaden N.N.* The types of longitudinal dehiscence of fruits. **Bot. J.**, 1962; 47 (4): 495–505. (In Russian).
11. *Leins P., Erbar C. Flower and fruit: Morphology, ontogeny, phylogeny, function and ecology.* Stuttgart: Schweizerbart, 2010. 439 p.
12. *Levina R.E. Morphology and ecology of fruits.* Leningrad: Nauka, 1987. 160 p. (In Russian).
13. *Renner S. S.* Phylogeny and classification of the Melastomataceae and Memecylaceae. **Nord. J. Bot.**, 1993; 13(5): 519–540.
14. *Spjut R.W.* A systematic treatment of fruit types. **Mem. New York Bot. Gard**, 1994; 70: 1–182.
15. *Stepanova A.* Über Reversionen morphologischer Blütenmerkmale bei ausgewählten *Melaleuca*-Arten (Myrtaceae). **Wulfenia**, 2002; 9: 19–23.
16. *Stevens P.F. Angiosperm Phylogeny Website.* Version 12, July 2012 [and more or less continuously updated since]. Available from: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>.
17. *Takhtajan A. Flowering Plants.* 2nd ed. Springer Science+Business Media B.V., 2009. 871 p.
18. *Vyshenskaja T.D.* Melastomataceae. In: A. Takhtajan (Ed. princ.). **Anatomia Seminum Comparativa.** Petropoli: Mir i semja, 1996; 5: 206–221. (In Russian).
19. *Wilson P.G.* Myrtaceae. In: K. Kubitzki (Ed.) **The Families and Genera of Vascular Plants.** Berlin; Heidelberg: Springer, 2011; 10: 212–271.

LOCULICIDAL DEHISCENCE OF SUPERIOR AND INFERIOR CAPSULAR FRUITS IN MYRTALES

A. Odintsova

Ivan Franko National University of Lviv, 4, Hrushevskiyi St., Lviv 79005, Ukraine

e-mail: amorpha@ukr.net

In the representatives of the order Myrtales, the patterns of fruit dehiscence of the most common fruit – loculicidal capsule were revealed. The characteristics of capsular fruits in the studied species of Lythraceae, Myrtaceae and Onagraceae families are prominent central column, bearing seeds, and hypanthium adjoined or adnated to the ovary. Fruit dehiscence is provided by means of two kinds of longitudinal splits – dorsal and septifragal. Dorsal splits appear along the dorsal carpellary veins, while septifragal splits appear in the places where septae detach from the central column. Studied species differ in the ovary position: in *Heimia salicifolia* L. (Lythraceae) ovary is superior, in *Callistemon macropunctatus* Court. and *Leptospermum scoparium* Forst. (Myrtaceae) it is partly inferior, and in *Oenothera biennis* L. (Onagraceae) it is inferior. Since some differences were detected in the location of the dorsal dehiscence splits: in Lythraceae and Myrtaceae splits appear in the carpellary tissue only, but in Onagraceae they appear in the ovary wall of the complex origin (which is constructed by carpellary and hypanthial tissues). It was proposed to precise the fruit types and dehiscence types of studied species and to apply them: dorsally-septifragal capsule with superior (Lythraceae, Myrtaceae) or inferior (Onagraceae) dehiscence types.

Keywords: inferior ovary, septifragal capsule, Lythraceae, Myrtaceae, Onagraceae.

ЛОКУЛИЦИДНОЕ ВСКРЫВАНИЕ ВЕРХНИХ И НИЖНИХ КОРОБЧАТЫХ ПЛОДОВ В ПОРЯДКЕ MYRTALES

А. Одинцова

Львовский национальный университет имени Ивана Франко

ул. Грушевского, 4, Львов 79005, Украина

e-mail: amorpha@ukr.net

У представителей порядка Myrtales выявлены особенности вскрывания наиболее распространенного типа плода – локулицидной коробочки. Показано, что характерными чертами коробчатых плодов в семействах Lythraceae, Myrtaceae, Onagraceae являются массивная центральная колонка, к которой крепятся семена, и гипантий, который примыкает или прирастает к завязи. Вскрывание плода обеспечивают два типа продольных щелей – дорзальные и септифрагальные. Дорзальные щели формируются вдоль медианных жилок плодолистиков, а септифрагальные – в местах отделения перегородок от центральной колонки завязи. Исследованные виды отличаются по положению завязи: у *Heimia salicifolia* L. (Lythraceae) завязь верхняя, у *Callistemon macropunctatus* Court. и *Leptospermum scoparium* Forst. (Myrtaceae) – полунижняя, у *Oenothera biennis* L. (Onagraceae) –

нижня. В связи с этим выявлены отличия в локализации дорзальных щелей вскрывания: в семействах Lythraceae и Myrtaceae щели формируются только в тканях плодолистиков, а в семействе Onagraceae щели формируются в стенке плода комплексного происхождения – плодолистикового и гипантиального. Предлагаются уточненные названия типов плодов и их вскрывания у исследованных видов – дорзально-септифрагальная коробочка с верхним (Lythraceae, Myrtaceae) или нижним (Onagraceae) типом вскрывания.

Ключевые слова: нижняя завязь, септифрагальная коробочка, Lythraceae, Myrtaceae, Onagraceae.

Одержано: 17.11.2016