

**МЕТОДИКА УКЛАДАННЯ ОПИСУ МОРФО-АНАТОМІЧНОЇ БУДОВИ
ПЛОДУ ЗА ДАНИМИ СВІТЛОВОЇ МІКРОСКОПІЇ**

А. Одінцова

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

Світлова мікроскопія, поряд із новітніми методами дослідження морфо-анатомічної структури плоду, зберігає своє значення у сучасній карпології як просте й універсальне джерело нових наукових фактів. У цій публікації представлено якомога ширшу інформацію про характеристики частин плоду, які можна вивчати на свіжому або фіксованому матеріалі у процесі мікроскопіювання. Наведено методичні рекомендації щодо підготовки матеріалу для дослідження, використання методів мікротехніки, гістохімії та мікроскопії, послідовності укладання опису, перелік структур, які необхідно описати на досліджуваному матеріалі, тобто вказати наявність і особливості цієї структури. Укладаючи опис будови плоду, пропонуємо подавати відомості у такій послідовності: екзоморфні характеристики плоду, мікоморфологія й анатомія плоду, особливості дезінтеграції плоду. Екзоморфні характеристики плоду охоплюють розміщення, форму, розміри, колір, тип поверхні, опушення частин плоду, їхнє опадання під час дозрівання плоду, а також інші особливості. Розглянуто характеристики плодоніжки, покривів плоду, плодоложа, зав'язі, стовпчика й інших частин плоду. Мікоморфологія плоду охоплює вивчення внутрішньої структури зав'язі, яку можна виявити із застосуванням анатомічних і мікроскопічних методів, на зрізах плоду, представлених на тимчасових або постійних препаратах, а саме: кількість і форму гнізд у зав'язі, особливості перегоронок, центральної колонки, плацент і насінин, вертикальну зональність гінецея. Загальну анатомію частин плоду описують так само, як анатомію стебла і листкових органів, залежно від ідентичності цієї частини до осі (квітколоже) чи філома (плодолисток). Васкулярну анатомію плоду характеризують як частину нодальної структури квітколожа, тобто подають спосіб формування слідів плодолистків і насінних зачатків, кількість, тип і розміщення провідних пучків в оплодні тощо. Структурні особливості дезінтеграції плоду зазначають як диференціацію відокремлюваного шару, механічних тканин, формування борозенок уздовж ліній майбутнього розкривання, розпадання або опадання плоду. Знання детального переліку морфо-анатомічних характеристик плоду дасть можливість виявити ознаки, які вперше підлягають вивченню для обраного об'єкта дослідження та які потенційно можуть бути використані у галузі таксономії, еволюційній морфології та інших галузях ботаніки.

Ключові слова: гінецей, зав'язь, оплодень, мікоморфологія, розкривання плоду

Укладання опису морфо-анатомічної будови плоду є першим кроком у будь-якому карпологічному дослідженні. На підставі опису здійснюють порівняльний аналіз структури плоду у різних видів рослин, вивчення розвитку плоду та його еволюції [14, 47, 50, 61, 62, 64, 66, 68], діагностування близьких видів [34]. Інформацію про зовнішньоморфологічну, мікоморфологічну й анатомічну будову плоду можна використовувати для різних цілей –

створення визначників рослин у стані плодоношення [10], з'ясування морфологічної еволюції досліджуваної групи рослин, вивчення генетичної регуляції морфогенезу плоду та для інших потреб, наприклад, для з'ясування раціону тварин, способів поширення бур'янів, аналізу шляхів рознесення карантинних видів тощо.

У сучасній ботаніці є чимало новітніх методів дослідження органів рослини. Так, методика сканувальної електронної мікроскопії (СЕМ) дає змогу вивчити ультраструктуру поверхні плодів і насінин, особливості епідермальних трихомів і продихів [33, 46, 65]. Методика трансмісійної електронної мікроскопії допомагає виявити функціональний стан протопластів клітин і будову клітинних оболонки, видільні структури в оплодні, клітинні включення, ідіобласти й інше [63]. Використовують також конфокальну [43, 49, 63] та флуоресцентну лазерну мікроскопію [32, 35], які дають змогу вивчати молекулярний склад і компоненти рослинних клітин із великою глибиною поля зору, а також рентгенівську мікротомографію [51]. Проте ці методи мікроскопії в Україні поки що є малодоступними і високовартісними. Натомість, світлова мікроскопія є оптимальною для швидкого отримання даних про мікроморфологічну і тканинну структуру плоду за мінімального обладнання і часу підготовки дослідження [31, 43].

Мета публікації – навести розширений план морфо-анатомічного опису плоду, який можна укласти за допомогою найпростіших методів світлової мікроскопії та ботанічної мікротехніки. У цій публікації ми намагалися, ґрунтуючись на власних дослідженнях [17, 19, 22, 29, 30, 45], представити якомога ширшу інформацію про характеристики частин плоду, на які слід звертати увагу під час мікроскопіювання. Наведений нижче перелік рекомендацій і опис характеристик плоду не може вважатися вичерпним, оскільки величезне різноманіття плодів передбачає наявність великої кількості унікальних ознак і потребує відповідних підходів до їхнього аналізу. Зважаючи на цілі кожного окремого дослідження, опис може бути більш чи менш обмежений. Наведений план дасть змогу оцінити обсяг характеристик плоду, які потенційно можна використовувати надалі у галузі таксономії, в еволюційній морфології та інших галузях ботаніки.

У роботі ми поєднали методичні аспекти вивчення екзоморфології, мікроморфології, анатомії та способу дезінтеграції плоду. Здійснювати дослідження всіх цих аспектів структури плоду вважаємо необхідним для комплексного аналізу організації плоду на рівні органів і тканин. Зокрема, опис морфо-анатомічної будови плоду може бути доповнений вивченням онтоморфогенезу плоду, який становить підґрунтя для з'ясування еволюції плоду [18, 38]. Зазвичай карпологічний аналіз передбачає дослідження не тільки оплодня, але й насінин, але в даній публікації ми обмежилися тільки методикою, присвяченою вивченню зав'язі та покривів плоду.

Укладаючи опис плоду, пропонуємо подавати відомості у такій послідовності: екзоморфні характеристики плоду, мікроморфологічні й анатомічні ознаки, особливості розкривання, розпадання або опадання плоду. Нижче представлено перелік структур, які необхідно описати на досліджуваному матеріалі, тобто вказати наявність, форму, розміри, інші особливості цієї структури, проілюструвати її рисунками і фотографіями. Для вивчення онтоморфогенезу плоду необхідно збирати матеріал на кількох стадіях розвитку, розпочинаючи дослідження зі стадії бутону, а завершувати його на стадії розкритого (або готового до розпадання чи опадання) плоду [18]. При цьому необхідно враховувати мінімум 2-3 стадії процесу плодоношення, від початку формування плоду до дисемінації.

Екзоморфні характеристики плоду

Вивчаючи зовнішню морфологію плоду, доцільно послуговуватися методичними рекомендаціями Кадена [9], Кадена та Смірної [11, 12], які є найбільш детальними і точними. Для стандартизації морфологічних характеристик гінецею та плоду можна скористатись Атласами з описової морфології суцвіття [25], квітки [24] та плоду [1], де

представлено латинські відповідники усіх термінів, а також досі актуальною працею Eames [40]. Ілюстрований довідник з морфології рослин [5] є прикладом україномовної термінології, щоправда, значно коротшим.

Для опису морфологічної будови плоду часто буває достатньо застосовувати стереомікроскоп із мірним окуляром (зі збільшенням у 10–20 разів), штангенциркуль і лінійку. Матеріалами є тотальні препарати свіжозібраних, сухих або зафіксованих плодів. Фіксацію плодів для мікроскопічних досліджень здійснюють, як правило, у 70 % етанолі або у фіксаторі FAA [20]. Кількість матеріалу для карпологічних досліджень залежить від мети дослідження, але за критичних умов передбачено використання мінімального обсягу матеріалу (кількох плодів) для вивчення загальної морфології, якщо не планується проводити морфометричний аналіз даних. За необхідності застосування статистичних методів аналізу даних кількість зразків необхідно збільшити до статистично значущої вибірки (мінімум 30 зразків).

Прийнято укладати опис будь-якої морфологічної структури знизу вгору та ззовні до центру [11, 12], тобто починати укладати опис потрібно від квітконіжки до стовпчика маточки і від покривів плоду до зав'язі. Для кожної частини плоду зазначають елементи опису в такій послідовності: кількість, розміщення, форма, розміри, колір, тип поверхні (блиск, горбкуватість, смугастість), опушення, опадання під час дозрівання плоду, а також особливості, зазначені в табл. 1.

Розміри плоду та його частин слід вимірювати, враховуючи стадію розвитку, на якій здійснюють дослідження. Оскільки плід збільшується в розмірах порівняно з зав'яззю квітки у сотні й тисячі разів, то виміри плоду можуть суттєво відрізнитися залежно від стадії розвитку. Дані, отримані без урахування цього, не будуть достовірними під час порівняння. Щільність опушення плоду і щільність продохів також можуть змінюватися з часом через опадання волосків і збільшення розмірів плоду.

Зовнішні морфологічні характеристики плодів використовують таксономісти як діагностичні ознаки для надвидових таксонів [34] завдяки легкій доступності навіть у польових умовах. Таку ж роль відіграють і відомості про структуру поверхні плодів. Тому особливості опушення всіх частин плоду та рельєфу поверхні ми також долучаємо до екзоморфних характеристик плоду. Поверхня плоду може бути блискучою, матовою, оксамитовою від притиснутих волосків або папіл. Рельєф поверхні частин плоду може бути рівний, ребристий, горбкуватий, крилатий, борозенчастий, ямчастий, сітчастий, комірчастий, шипикуватий, жолобчастий, лускуватий та ін. Зазначають напрям розміщення елементів рельєфу, кількість, рівномірність, варіабельність. Елементи рельєфу можуть поєднуватися, наприклад, ребра можуть бути вкриті шипиками, зморшками і т. п. [11]. Плоди (і їхні окремі частини) бувають голими (без волосків) або опушеними. Епідермальні трихоми бувають прості або залозисті, дуже різноманітні за кількістю клітин, розмірами, формою, напрямком (притиснуті або відстовбурчені) і розміщенням (рівномірно або на певних ділянках плоду) [16]. Деякі особливості екзоморфології плоду представлено на рис. 1.

У представників деяких родин наявні особливі плоди з придатками, наприклад, зернівка в родині *Roasaeae* часто опадає разом із частиною колоска і колосковими лусками, сім'янка в роді *Carex* оточена мішечком (*utricle*), а в інших видів *Suregaseae* – волосками або щетинками з редукованої оцвіттини, сім'янка *Asteraceae* часто має чубок (*pappus*) із волосків, який походить з чашечки, стручок *Brassicaceae* містить такі складові: рамка, дві стулки, несправжня перетинка і стовпчик [1, 14, 16]. Усі ці частини потребують ретельного опису. За наявності супліддя зазначають тип суцвіття, тип плоду, наявність і стан покривів, особливості розміщення і дисемінації окремих плодів. Концепція супліддя не має однозначного визначення [1, 6, 14, 23], тому за наявності сильно конденсованих плодів на рослині доцільно описати структуру суцвіття (колос, початок, кошик, головка) та його стан під час плодоношення.

Морфологічні особливості частин плоду та прилеглих органів

Частина плоду та прилеглі органи	Характеристики, які наводять в описі
Плодоніжка* (квітконіжка при плоді)	Тип суцвіття. Плодоніжка: наявність, положення в просторі, опадання разом з плодом, видовження квітконіжки при плоді.
Покриви плоду*	Плід буває сидячий, занурений у квітколоже або у вісь суцвіття Тип покривів, що зберігаються при плоді (приквіткові листки, підчаша, чашечка, віночок, проста оцвітина), консистенція покривів, участь у дисемінації або привабленні агентів під час зоохорії. Зазначають, чи покрив зростається з оплоднем, огортає плід частково або повністю, змикається над ним або склеюється на верхівці. Плід без покривів називають голим плодом. Покрив плоду з нижньою зав'яззю називають обгорткою плоду, яка зазвичай сформована з приквіткових листків
Плід	Тип плоду за морфогенетичними характеристиками: збірний чи простий плід, зав'язь плоду верхня, напівнижня або нижня, кількість насінин у плоді (багато-, мало-, однонасінний), тип оплодня (сухий, соковитий, кістянкоподібний плід)
Плодоложе і карпофор*	У синкарпному плоді плодоложе об'єднано з зав'яззю, тому окремо не характеризується. Є випадки, пов'язані з розростанням плодоложа, формуванням гіпантія, нектарного диску, шпорки та ін. Стан цих структур на стадії плодоношення необхідно з'ясувати. Карпофор – це видовжене квітколоже, гінофор або андрогінофор у плоді. Карпофором також називають колонку у плоді вислоплідник (Ariaceae). У збірних плодах зазначають форму плодоложа, наявність лусочок, волосків
Ніжка плоду*	Ніжка плоду (англ. <i>stipe</i>) - це нижня частина маточки, звужена і видовжена як стебло (Fabaceae). Її не слід плутати з плодоніжкою і карпофором
Зав'язь плоду (або плодика)	Зазначають форму, розміри, наявність крил, борозенок, шипів чи інших структур, які сформувалися під час періоду плодоношення і яких не було у зав'язі на стадії квітки
Носик плоду*	Носик плоду - це верхня звужена частина зав'язі, яка не містить насінин (Brassicaceae). Її не слід плутати зі стовпчиком
Стовпчик*, стилодій*, стилоподій*	Наявність стовпчика, стилодіїв або їхніх залишків на плоді. Стовпчик ми розглядаємо як середню частину синкарпної маточки (між зав'яззю і приймочкою), сформовану зрослими між собою плодолистками. Стилодії – це верхні частини окремих маточок в апокарпному гінцеї або верхівки плодолистків, на які розділяється стовпчик у гінцеї зі спільною зав'яззю (<i>Malus</i>), або верхні частини плодолистків, на які розділяється зав'язь (<i>Hypericum</i>). Слід вказати, чи набувають стовпчик і стилодії додаткових функцій при плоді, чи опадають (поступово чи раптово). Якщо приймочка сидяча (<i>Papaver</i>), вказати це, оскільки тоді на плоді можуть зберігатися залишки приймочки. Стилоподій – це дві нектароносні подушечки (нектарний диск) на зав'язі Ariaceae, які є основою для стилодіїв
Частини збірного плоду*	Описують плодоложе (див. вище), розміщення плодиків (спіральне, циклічно), кількість плодиків, тип і будову плодика, наявність карпідіофора (ніжки у плодика)
Частини дробного плоду*	Кількість мерикарпіїв, наявність колонки, будова мерикарпії, кількість насінин у мерикарпії. Ці особливості досліджують у зрілому плоді, на стадії його розпадання (Ariaceae, <i>Galium</i> , <i>Acer</i> , <i>Malva</i>)
Частини членистого плоду*	Кількість члеників або напівчлеників, будова членика, кількість насінин у членику, диференціація члеників. Ці особливості досліджують у зрілому плоді, на стадії його розпадання (<i>Raphanus</i> , <i>Coronilla</i>)

Закінчення табл. 1

Частини ценобію*	Форма карпобазиса й еремів. Ереми – це однонасінні половинки плодолистків у гінецеї Boraginaceae, Lamiaceae, <i>Verbena</i> , <i>Callitriche</i> . Карпобазис – це розросле квітколоже під зав'яззю, яке функціонує як нектарний диск під час цвітіння. Ценобій досліджують у зрілому плоді, на стадії розпадання
Частини однонасінного плоду*	Розміщення зав'язі на плодоложі (апикальне, субапикальне), трансформація оцвітини у плоді (fruiting perianthium)

Примітка: * – необов'язкова частина плоду



Рис. 1. Екзоморфологія та розкривання плоду *Hibiscus syriacus* L.: 1 – розкрита квітка; 2 – малоквіткове суцвіття з квітками на різних стадіях розвитку (до цвітіння, після цвітіння); 3 – суцвіття на стадії плодоношення, помітно, що чашечка та підчаша у плодах неопадні, розростаються раніше, ніж зав'язь плоду, основа стовпчика зберігається, на поверхні плоду помітні поздовжні борозенки задовго до розкривання плоду; 4 – молодий плід з розпрепарованою чашечкою і роздільнопелюстковим віночком, який відривається в основі й поступово зсувається догори зав'яззю, що розростається; 5 – нерозкритий зелений плід; 6 – розкритий плід і насінини, помітна тонка центральна колонка між стулками плоду (позначена стрілкою)

Вивчаючи плоди на різних стадіях розвитку, доцільно звертати увагу на пост-антетичні зміни: зміну положення плоду у просторі, опадання частин оцвітини, тичинок,

стовпчика, зміну розмірів і пропорцій зав'язі, кольору, консистенції, розшарування оплодня та ін. Важливо занотовувати послідовність цих змін, їхній час у процесі плодоношення.

За наявності достатнього матеріалу слід звертати увагу на диференціацію плодів на суцвітті, генеративному пагоні, на одній особині, в межах досліджуваного матеріалу (популяції, вибірки). Частина цих явищ може виявитися проявом гетерокарпії [1, 2]. Також можна спостерігати відмінність плодів, сформованих із двостатевих і жіночих квіток (за дводомності й гінодієції), з квіток довгостовпчикових і короткостовпчикових морф (за гетеростилії), з надземних і підземних квіток (за геокарпії), з відкритих і закритих квіток (за клейстогамії) [13].

Мікроморфологія гінецею на стадії квітки і плоду

Мікроморфологію ми визначаємо як тонку структуру поверхонь органів рослини, яку можна виявити лише із застосуванням анатомічних і мікроскопічних методів, тобто на зрізах органа або за допомогою СЕМ. До цієї частини опису плоду належить вивчення внутрішньої структури зав'язі на стадії квітки (anthetic ovary) і плоду (fruiting ovary). Мікроморфологія плоду охоплює складну геометрію адаксіальних поверхонь плодолистків, кількість і форму гнізд у зав'язі, розміщення плацент і насінин. Часто цю частину дослідження здійснюють лише на стадії квітки, оскільки у плоді зав'язь суттєво трансформується, що утруднює інтерпретацію результатів. Матеріалами дослідження є тотальні препарати і зрізи свіжозібраних або зафіксованих плодів. Вивчення мікроморфології зав'язі може потребувати виготовлення постійних препаратів із мікромомних зрізів [20, 31]. Для дослідження можна використовувати стереомікроскоп з мірним окуляром або мікроскоп (збільшення $\times 40$ – 100). Для багатьох структур доцільно провести виміри під мікроскопом. Розміри об'єкта на препаратах вимірюють за допомогою оптичних мірних приладів (окуляр-мікрометр і об'єкт-мікрометр) або цифрового окуляра і програмного застосунку до нього.

У світовій літературі приклади вивчення мікроморфології гінецею наведені у монографічних працях, присвячених будові квітки [40–42, 52, 53], а україномовні відомості з цього питання найкраще викладено у Новікова і Барабаш-Красни [16]. Послідовність опису оплодня, плацент і перегородок плоду наведено у Кадена і Смірної [11]. Дослідження мікроморфології синкарпного гінецею/плоду охоплює характеристику стінок, гнізд, перегородок, центральної колонки, даху й основи зав'язі, тип плацентції, розміщення і кількість насінин на плацентах, наявність абортіваних насінин (табл. 2). Мікроморфологія гінецею важлива для виявлення його вертикальної зональності, а саме зазначення наявності, довжини, частки у зав'язі, наявності плацент у синасцидіатній, симплікатній, гемісимплікатній і асимплікатній зонах [3, 4, 26, 45, 53, 57–59]. Вертикальну зональність визначають за наявністю перегородок у зав'язі, характером вентральних швів та зростанням плодолистків між собою [16]. За наявності септального нектарника у гінецеї деяких однодольних рослин слід вказати його стан у періоді плодоношення. Деякі особливості мікроморфології плоду представлено на рис. 2.

Анатомія оплодня і перегородок плоду

Анатомія оплодня охоплює тканинну організацію стінок плоду, яка може розглядатись у статичному аспекті, на стадії зрілого плоду, або як гістогенез оплодня, тобто диференціація тканин під час розвитку плоду [18]. Для опису анатомічної будови плоду використовують мікроскоп і ті ж препарати, що і для дослідження мікроморфології плоду. Тому описи анатомічної будови часто об'єднують з описами мікроморфології плоду [48, 54, 60]. Анатомію оплодня можна вивчати на тимчасових або постійних препаратах. Якщо препарати зроблено на стадії цвітіння або на ранній стадії розвитку плоду, необхідно повторити дослідження на більш пізній стадії розвитку плоду, оскільки диференціація тканин плоду може тривати до повного його дозрівання. Необхідно вивчати як поперечні зрізи плоду, так і поздовжні, оскільки деякі структури витягнуті вздовж осі плоду.

Таблиця 2

Мікроморфологічні особливості гінецею на стадії квітки і плоду

Частина опису	Характеристики, які наводять в описі
Будова зав'язі на поперечному перерізі в нижній, середній і верхній частині плоду (або на серії зрізів)	Товщина стінки і перегородок плоду, консистенція стінки і перегородок плоду (соковита, м'ясиста, суха, здерев'яніла, плівчата, шкіряста, губчата, коркова, кам'яниста, ослизнена і т. д.), кількість і форма гнізд, наявність рудиментів гнізд, спосіб розміщення насінних зачатків: тип плацентації (маргінальна, ламінальна, центрально-кутова, парієтальна, центрально-колончаста, базальна, апікальна), кількість рядів насінних зачатків, форма плацент (дрібні, розрослі, дволопатеві), обсяг плацент щодо розмірів гнізда (заповнюють все гніздо, займають невелику частину і т. д.), консистенція плацент (здерев'янілі, драглисті, залозисті та ін.), форма рубчиків від насінин на плаценті, наявність і форма центральної колонки, наявність вентрального шва у плодолистків (зімкнутий, розкритий)
Будова зав'язі на поздовжньому перерізі в медіанній площині гнізда (радіальний зріз) і тангентальний зріз	Форма гнізд на поздовжньому перерізі, товщина / відносна товщина основи (дна) зав'язі, товщина / відносна товщина даху зав'язі (у %), вертикальна протяжність плацент, центральної колонки, відкритих вентральних ділянок швів плодолистків, положення насінних зачатків на плаценті (звисяючі, прямостоячі, горизонтально відхилені), наявність абортіваних (недорозвинуваних) насінин
Вертикальна зональність гінецею (вивчається на серії поперечних зрізів зав'язі)	Наявність синасцидіатної/гемісинасцидіатної, симплікатної, гемісимплікатної та асимплікатної зони. Довжина / відносна довжина цих зон (у %).
Особливі структури у зав'язі (за наявності)	Переважаюча зональність вивчають на стадії квітки або молодого плоду Апікальні септи – вертикальні, звисяючі з даху зав'язі короткі перегородки у тангентальній площині гнізд, які відділяють їх від основи стовпчика. Гінобазичний стовпчик, також занурений у дах зав'язі стовпчик – стовпчик, основа якого міститься нижче верхівки зав'язі, ніби вп'ячений у зав'язь. Додаткові медіанні септи – вертикальні перегородки з основи або з верхньої стінки зав'язі у медіанній площині гнізд, які розділяють їх поздовжньо надвоє частково або повністю. Поперечні «несправжні» перегородки у зав'язі. Внутрішній рельєф у гніздах зав'язі (ребра, борозенки, нерівності)

У дослідженні застосовують гістохімічні методи виявлення речовин, які зумовлюють диференціацію клітин оплодня, зокрема, кольорові реакції на лігнін, суберин, олії, кутин, пектини, таніни, крохмаль та інші речовини [20, 31]. За використання тимчасових препаратів найчастіше проводять флороглюцинову реакцію зі соляною кислотою на виявлення здерев'янілих оболонок трахеальних елементів ксилеми та здерев'янілої паренхіми. За використання постійних препаратів для фарбування цих тканин часто застосовують розчин сафраніну. За необхідності проводять вимірювання товщини шарів тканин і розмірів клітин під мікроскопом.

Анатомію плоду традиційно розглядали у двох напрямках досліджень: загальну анатомію стінки плоду [15, 36, 62] та організацію провідної системи, яку вивчали на стадії квітки як метод васкулярної анатомії квітки [28, 44, 69]. Основні досягнення цих напрямів розглянуто в розділі «Гістогенез оплодня» у нашій попередній статті [18]. З огляду на різну історію цих досліджень, вважаємо за необхідне розглядати окремо загальну анатомію оплодня та васкулярну анатомію плоду.

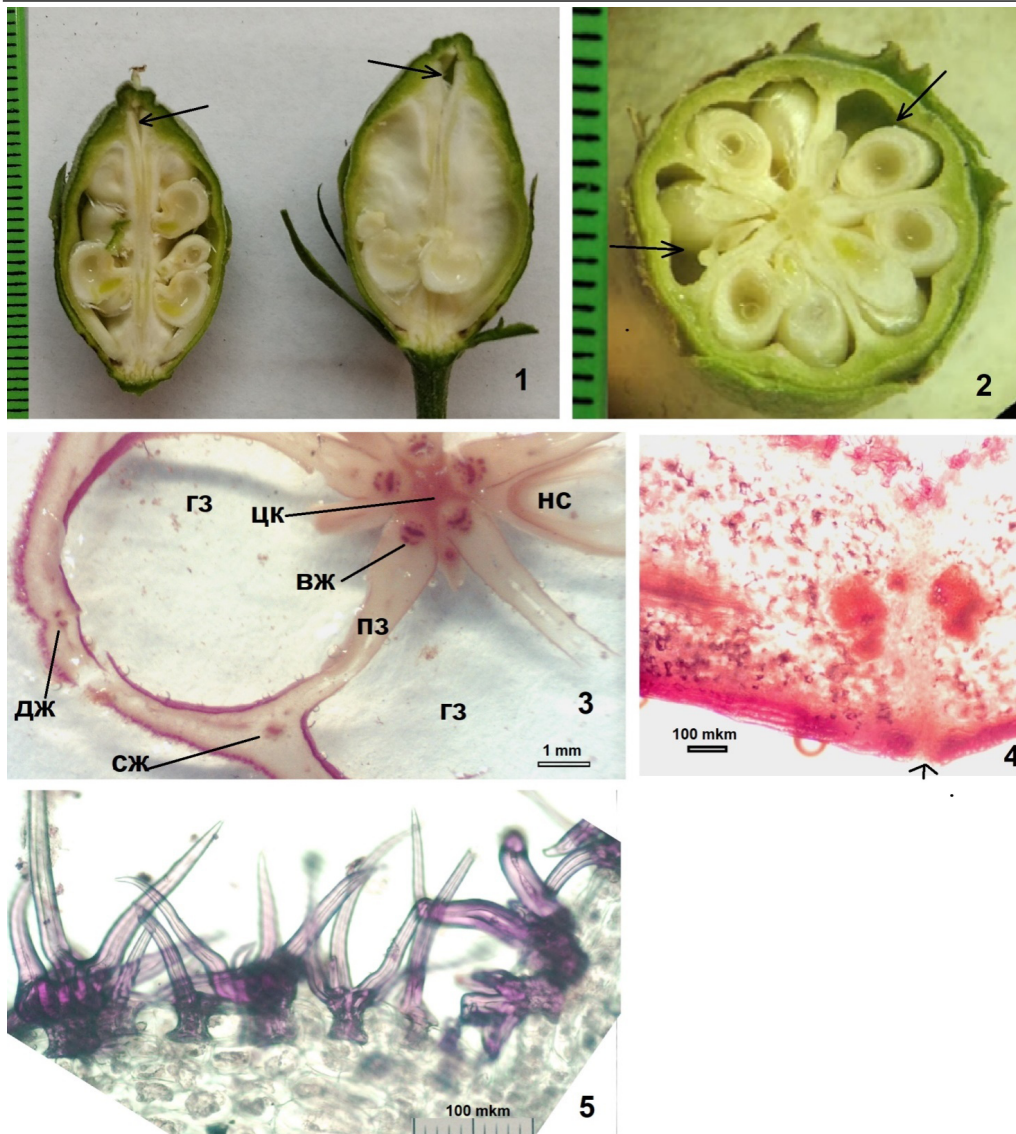


Рис. 2. Мікроморфологія і анатомія плоду *Hibiscus syriacus* L.: 1 – поздовжні розрізи плоду в тангентальній та радіальній площинах, помітно тонкі стінки плоду, насінини кріпляться від основи до верху гнізд, великі, кампілотропні, заповнюють усе гніздо, перегородки плоду розходяться вгору (позначено стрілкою); 2 – поперечний розріз у середній частині плоду, помітно, що три гнізда є більшими, ніж інші два (які позначено стрілками), перегородки плоду тонкі, насінини розміщені дворядно на плацентах, вентральні шви плодолистків зімкнуті, але не злиті між собою; 3 – поперечний зріз оплодня, реакція з флороглюцином, помітно здерев'янілий ендокарпій і внутрішні шари мезокарпійю (вж – складна багатопучкова вентральна жилка, гз – гніздо зав'язі, дж – подвійна дорзальна жилка, нс – насінина, пз – перегородка зав'язі, сж – септальна жилка, цк – центральна колонка); 4 – оплодень у ділянці дорзальної жилки, здерев'янілий ендокарпій знизу, стрілкою позначено майбутню щілину розкривання; 5 – здерев'янілі зірчасті волоски на поверхні екзокарпійю

Загальну анатомію частин плоду описують так само, як анатомію стебла і листових органів, залежно від ідентичності цієї частини до осі (квітколоже) чи філома (плодолисток) [28]. В описі слід охарактеризувати тканинну структуру стінки плоду, перегородок, плацент і центральної колонки (табл. 3), яка може мати осьове походження (тобто являти собою продовження квітколожа). У плодах із верхньою зав'яззю оплодень (стінка плоду) називають також перикарпій, перикарп, натомість у плодах із нижньою зав'яззю стінка плоду вважається зіставленою з тканин плодолистків і зовнішніх тканин, прирослих до зав'язі [21]. Термін перикарп не рекомендують застосовувати в цьому разі, зберігаючи описовий термін «стінка плоду» (fruit wall). Це пов'язано з концепцією плоду-перикарпію як «справжнього» плоду, що складається тільки з плодолистків і насінин. Плід, який містить й інші частини квітки (квітколоже, квіткову трубку, гіпантій та ін.) називають плодом-антокарпієм [67], або «несправжнім» плодом.

Таблиця 3

Анатомічні особливості оплодня й інших частин плоду

Частина плоду	Характеристики, які наводять в описі
Плодоніжка*, карпофор*, осі суцвіття*, що входять до складу діаспори	Тканинна організація в межах анатомо-топографічних зон, які виділяють у стеблі, – покривна зона (епідерма), первинна кора, центральний циліндр. Васкулярна анатомія: тип провідного циліндра (пучковий, суцільний), кількість провідних пучків, їхній тип
Покриви плоду*: приквітка, приквіточка, члени оцвіттини (чашолистки, пелюстки або листочки просто оцвіттини) Плодоложе / гіпантій*	Тканинна організація в межах анатомо-топографічних зон, які виділяють у листку, – верхня епідерма, мезофіл, нижня епідерма. Васкулярна анатомія: нодальна анатомія членів оцвіттини (скільки пучків входить у листочок, скільки лакун вони формують), жилкування Особливості епідерми та основної паренхіми. У гіпантії описують зовнішню і внутрішню епідерму (основні клітини, продихи, трихоми, лігніфікація), кількість шарів паренхіми між ними. Васкулярна анатомія: організація стели, послідовність формування слідів членів оцвіттини, тичинок і плодолистків Товщина (в мікрометрах і в кількості шарів клітин).
Оплодень плоду з верхньою зав'яззю (стінка плоду, перикарпій), ніжка* плоду	Екзокарпій: основні клітини, продихи, трихоми, кількість шарів (якщо клітини діляться у радіальному напрямку), лігніфікація. Мезокарпій: диференціація шарів (однотипний чи має кілька шарів тканин), лігніфікація (наявність шарів здерев'янілої паренхіми у зовнішній, середній чи внутрішній частинах), ідіобласти, вмістилища, кристалоносні шари. Ендокарпій: основні клітини, продихи, трихоми (intralocular trichomes), кількість шарів (якщо клітини діляться у радіальному напрямку), лігніфікація. Васкулярна анатомія: дорзальні пучки плодолистків: прості, подвійні, редуковані, вентральні пучки плодолистків (ці пучки зазвичай розміщені в центральній колонці): парні, медіанні, участь у формуванні слідів насінних зачатків, додаткові (латеральні, дорзо-латеральні пучки плодолистків): наявність, кількість. Вказати, чи наявні сітчасті анастомози між різними пучками, чи є сліпі закінчення пучків. Живлення насінних зачатків (ovules supply) від вентральних пучків (центральньо-осьове) або від пучків у стінці зав'язі (трансспетальне) [44]

Закінчення табл. 3

Оплодень* плоду з нижньою зав'яззю (дані додають до характеристик попереднього пункту)	Наявність чіткої межі між тканиною плодолистків і зовнішніми екстракарпельними тканинами. Васкулярна анатомія: моноциклічне або поліциклічне розміщення провідних пучків у стінці плоду, наявність горизонтальних кільцевих пучків (girdling vascular bundles), кількість і розміщення висхідних пучків (ascending vascular bundles) – стовбурових пучків, які формуються під час об'єднання слідів листочків оцвітини, тичинок і дорзальних пучків плодолистків, що проходять у стінці нижньої зав'язі до квітконіжки. У квітці з нижньою зав'яззю осьового походження (Cactaceae, Myrtaceae) бувають наявні низхідні пучки (recurrent bundles) – пучки верхньої ділянки квітколожа, яка впинається в середину нижньої ділянки під час розвитку (інвагінації) квітколожа [21] Товщина (в мікрометрах, кількість шарів клітин). Епідерма: основні клітини, продихи, трихоми, лігніфікація. Паренхіма: типи тканин, лігніфікація.
Перегородки плоду*	Васкулярна анатомія: наявність провідних пучків, які з'єднують пучки у стінці зав'язі й центральній колонці Епідерма: залозистий характер; паренхіма: тип тканин, лігніфікація.
Плаценти	Васкулярна анатомія: розгалуження пучків у багатонасінних плацентах
Центральна колонка*	Епідерма: основні клітини, трихоми, секреторний характер, лігніфікація. Паренхіма: типи тканин, лігніфікація. Наявність вентральних швів плодолистків, представлених двома рядами епідермальних клітин. Васкулярна анатомія: провідна система (циліндр чи провідні пучки), наявність і кількість вентральних пучків плодолистків (див. вище)

Примітка: * – необов'язкова частина плоду

Є також відмінності у визначеннях ендокарпія в різних дослідників. Так, ендокарпій вважають внутрішньої зоною оплодня, особливо виділяючи його як здерев'янілий шар з одного або багатьох рядів клітин [62]. З іншого боку, ґрунтуючись на концепції гістогенетичних зон оплодня, ендокарпій розглядають тільки як похідне адаксіального епідермісу плодолистків [11, 15]. Ми дотримуємося другого підходу, оскільки він продуктивний у порівняльно-карпологічному аналізі [18].

В анатомічному дослідженні слід звертати увагу на секреторні структури плоду (їхню наявність і стан) – молочники, лізигенні та схізогенні вмістилища, ділянки залозистого епідермісу (у провідниковому тяжі, у септальних і поверхневих нектарниках), а також на кристалоносні зони, ідіобласти, включення крохмалю, облітеровані шари клітин тощо [28].

Під час вивчення загальної анатомії плоду також слід звертати увагу на механічні тканини, адже вони забезпечують захисні функції плоду і механізм його розкривання. До механічних (арматурних) конструкцій плоду належить коленхіма, склеренхіма та провідна система, яка містить трахеальні елементи у ксилемі та волокна у складі флоєми. Упродовж розвитку плоду часто формуються чи підсилюються здерев'яніла паренхіма або паренхіма з потовщеними целюлозними, але не здерев'янілими вторинними оболонками [27, 62].

Васкулярну анатомію плоду характеризують як провідний циліндр, що продовжується у квітколоже з квітконіжки й послідовно продукує сліди членів оцвітини, тичинок і плодолистків [28]. Найскладнішу організацію має провідна система зав'язі, яка зазвичай складається з кількох типів провідних пучків у стінці зав'язі та в центральній

колонці зав'язі, котрі можуть між собою з'єднуватись анастомозами. Провідна система у плоді, порівняно з квіткою, може збагачуватися додатковими дрібними пучками, особливо у соковитих плодах [62]. Приклади вивчення васкулярної анатомії гінецею наведено у численних публікаціях [30, 36, 39, 45, 55, 56, 58], проте подібні дослідження плоду є поодинокими [37, 66]. Приклади анатомічних характеристик плоду наведено на рис. 2.

Структурні особливості дезінтеграції плоду

Дезінтеграцію плоду, або вивільнення насінин ми розглядаємо як кінцевий етап морфогенезу плоду, що ґрунтується на його морфо-анатомічній організації [18]. Явища дезінтеграції плоду вивчають у межах порівняльно-карпологічного дослідження (розкривання і розпадання плоду) [1, 14, 62] або у межах процесу плодоношення і дисемінації в популяційно-екологічних дослідженнях (опадання плодів, обнасінення) [13]. Морфологічні характеристики розкривних і розпадних плодів детально вивчав Каден [7, 8, 11, 12], загальні відомості також подано в Атласі з описової морфології плоду [1], анатомічні механізми розкривання і розпадання плодів у багатьох видів детально описано у Roth [58], однак вони потребують більш детального й оновленого викладу для ще не досліджених об'єктів.

Для опису стадій дезінтеграції плоду використовують стереомікроскоп і такі ж матеріали, що і для дослідження екзоморфології та мікоморфології плоду (рис. 1, 2). Анатомічні особливості дезінтеграції плоду можна спостерігати на зрізах плоду через відокремлювані шари на межі розкривання/опадання частин плоду. Важливо спостерігати за зміною стадії розкривання/розпадання плоду в часі, для виявлення напрямку формування щілин в оплодні та швидкості розкривання. Для цього буває необхідно документувати процес дезінтеграції на живих рослинах. Слід зважати на те, що гістологічний механізм розкривання плоду може формуватися ще на преантегічній стадії, зокрема, розміщення провідних пучків та диференціація механічних тканин, формування борозенок уздовж ліній майбутнього розкривання або розпадання тощо [29, 30]. Для плодів, які розкриваються завдяки тургорному механізмові, необхідно занотувати розміщення ослизених і вакуолізованих тканин [62].

Оскільки характер дезінтеграції плоду пов'язаний із його типом, ми розподілили елементи опису за основними типами плодів (табл. 4).

Таблиця 4

Способи дезінтеграції різних типів плодів

Тип плоду	Характеристики вивільнення насінин
Листянка (однолистянка, біб)	Розкривання плоду: розміщення щілин розкривання, довжина щілин (повне, неповне, апікальне), напрямок розкривання (згори, знизу), швидкість розкривання (раптове, повільне), регулярність розкривання (спосіб розкривання стабільний чи мінливий, нерозкривання плоду), опадання, відхилення, загортання стулок плоду, опадання насінин чи збереження у плоді й експозиція до дії агента дисемінації
Багатолистянка	Характеристики як для листянки, а також опадання листянок, диференціація листянок, роз'єднання частково зрослих між собою плодиків
Коробочка (в т. ч. стручок, піксидій)	Характеристики як для листянки, а також послідовність формування різних типів щілин (напр., дорзальних і вентральних), звернути увагу на особливі випадки розкривання плоду – кришечкою, дірочками, неправильними тріщинами і т. д.

Закінчення табл. 4

Дробний плід (схізокарпій, вислоплідник, калачики, двосім'янка, двокрилатка, ценобій, регма, стеригма)	Розпадання плоду (напрямок, кількість часток плоду (мерикарпій, еремів), наявність залишкових частин плоду (карпофору, карпобазис, колонки та ін.), швидкість розпадання на частки (раптове, повільне), регулярне розпадання (можливість нерозпадання плоду), опадання часток чи збереження деякий час і експозиція. Рубчик від мерикарпію, ерема
Членистий плід (біб, стручок, коробочка)	Розпадання плоду (напрямок, кількість часток плоду (члеників, напівчлеників), наявність залишкових частин плоду (рамки, основи), диференціація члеників (наявність носика), швидкість розпадання на членики (раптове, повільне), регулярне розпадання (можливість нерозпадання плоду)
Ягода	Зміна об'єму плоду під час дозрівання (всихання), зміна кольору і консистенції оплодня (всихання оплодня відбувається на рослині чи після опадання плоду), рубчик від плоду – розміри, форма, наявність валика довкола рубчика, особливості поверхні рубчика. Опадання плоду: неопадання плоду тривалий час (зимівля на рослині), стан насінин і плацент (всихання, ослизнення, здерев'яніння)
Піренарій і кістянка	Характеристики як для ягоди, а також можливість розкривання плоду під час дозрівання. Розшарування оплодня під час дозрівання (<i>Juglans</i>). Форма кісточки Опадання плоду: неопадання плоду тривалий час (зимівля на рослині), стан насінин і плацент (всихання, ослизнення, здерев'яніння)
Багатокістянка, багатогорішок	Характеристики як для піренарія Опадання плоду: всі плодики опадають разом або поокремо
Однонасінний плід (горіх, одногорішок, сім'янка, зернівка, крилатка)	Опадання плоду: неопадання плоду тривалий час (зимівля на рослині), опадає тільки плід або плід разом із прилеглими частинами суцвіття

Приклади чудово ілюстрованих описів морфо-анатомічної будови плоду в різних таксонах можна знайти у багатьох ботанічних публікаціях [35, 47, 50, 64, 66].

Висновки

Світлова мікроскопія є оптимальним методом для швидкого отримання даних про морфологічну і тканинну структуру плоду за мінімального обладнання і часу дослідження. За сукупними результатами власних досліджень ми уклали методіку використання даних світлової мікроскопії для виконання якомога повнішого опису зовнішньої та внутрішньої структури плоду і його дезінтеграції. В описі ми виділяємо такі частини, які відрізняються методами підготовки матеріалу та рівнем збільшення оптичної системи: 1) екзоморфні характеристики плоду (в т. ч. структура поверхні й опушення), 2) мікроморфологія гінецею на стадії квітки і плоду (в т. ч. вертикальна зональність гінецею, плацентація), 3) анатомія оплодня і перегородок плоду (в т. ч. васкулярна анатомія зав'язі та плоду), 4) особливості розкривання, розпадання або опадання плоду. Перелічені частини опису структури плоду рідко подаються у спільному дослідженні, тому що мають різне значення для діагностики видів, таксономії та еволюційної карпології, але знання детального переліку можливих морфо-анатомічних характеристик плоду дасть змогу виявити й оцінити ознаки, які вперше вивчають для обраного об'єкта дослідження.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. *Артюшенко З. Т., Федоров Ал. А.* Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод. Л.: Наука, 1986. 392 с.
2. *Войтенко В. Ф.* Гетерокарпия (гетеродиаспория) у покрытосеменных растений: анализ понятия, классификация, терминология // Бот. журнал. 1989. Т. 74. № 3. С. 281–297.
3. *Дика О. О.* Морфологія та васкулярна анатомія квітки *Galtonia viridiflora* I. Verd. (Huacanthaceae) // Біологічні студії / Studia Biologica. 2014. Т. 8. № 3–4. С. 209–220. doi: 10.30970/sbi.0803.384
4. *Дика О. О.* Порівняльна морфологія гінецею деяких видів підродини Ornithogaloideae (Huacanthaceae) // Біологічні студії / Studia Biologica. 2018. Т. 12. № 1. С. 87–98. doi: 10.30970/sbi.1201.549
5. *Ллюстрований довідник з морфології квіткових рослин / Зиман С. М., Мосякін С. Л., Булах О. В., Царенко О. М., Фельбаба-Клушина Л. М.* Ужгород: Медіум, 2004. 156 с.
6. *Каден Н. Н.* Соплодия и соцветия // Вестн. Моск. ун-та. 1951. Т. 6. С. 89–99.
7. *Каден Н. Н.* Типы продольного вскрывания плодов // Бот. журнал. 1962. Т. 47. № 4. С. 495–505.
8. *Каден Н. Н.* К вопросу о дробных плодах // Бот. журнал. 1964. Т. 49. № 7. С. 966–973.
9. *Каден Н. Н.* Типы плодов растений средней полосы европейской части СССР // Бот. журнал. 1965. Т. 50. № 6. С. 775–787.
10. *Каден Н. Н.* О некоторых задачах и методах карпологии // Составление определителей растений по плодам и семенам: метод. разработки. К.: Наук. думка, 1974. С. 5–10.
11. *Каден Н. Н., Смирнова С. А.* К методике составления карпологических описаний // Составление определителей растений по плодам и семенам: метод. разработки. К.: Наук. думка, 1974а. С. 54–67.
12. *Каден Н. Н., Смирнова С. А.* Метод составления карпологических описаний // Биологические основы семеноведения и семеноводства интродуцентов: Реф. докл. IV Всесоюз. совещ. Новосибирск: Наука. Сибирск. отд., 1974б. С. 136–138.
13. *Левина Р. Е.* Репродуктивная биология семенных растений. М.: Наука, 1981. 96 с.
14. *Левина Р. Е.* Морфология и экология плодов. Л.: Наука, 1987. 160 с.
15. *Меликян А. П.* О некоторых генеральных тенденциях эволюции и специализации плодов // В сб.: Проблемы эволюционной морфологии и биохимии в систематике и филогении растений: докл. республ. семинара. К.: Наук. думка. 1981. С. 117–125.
16. *Новіков А., Барабаиш-Красни Б.* Сучасна систематика рослин. Загальні питання: навч. посіб. Львів: Ліга-Прес, 2015. 686 с.
17. *Одінцова А. В.* Локуліцидне розкривання верхніх і нижніх коробчастих плодів у порядку Myrtales // Біологічні студії / Studia Biologica. 2016. Т. 10. № 3–4. С. 129–140. doi: 10.30970/sbi.1003.504.
18. *Одінцова А. В.* Морфогенез плоду як предмет карпологічних досліджень // Укр. ботан. журнал. 2022. Т. 79. № 3. С. 169–183. doi: 10.15407/ukrbotj79.03.169.
19. *Одінцова А. В., Клімович Н. Б.* Анатомио-морфологічна будова плоду *Epilobium hirsutum* та *E. angustifolium* (Onagraceae) // Укр. ботан. журнал. 2017. Т. 74. № 6. С. 582–593. doi: 10.15407/ukrbotj74.06.582
20. *Паушева З. П.* Практикум по цитологии растений. М.: Агропромиздат, 1988. 271 с.
21. *Первухина Н. В.* Проблемы морфологии и биологии цветка. Л.: Наука, 1970. 168 с.
22. *Скринець Х. І., Одінцова А. В.* Морфогенез плодів *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica* (Iridaceae) // Укр. ботан. журнал. 2020. Т. 77. № 3. С. 210–224. doi: 10.15407/ukrbotj77.03.210.

23. Тихомиров В. Н. О плодах и соплодиях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 3. С. 59–65.
24. Федоров Ал. А., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л.: Наука, 1975. 352 с.
25. Федоров Ал. А., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. Л.: Наука, 1979. 296 с.
26. Фіщук О. С., Одінцова А. В. Морфологія та васкулярна анатомія квітки *Sansevieria suffruticosa* N. E. Br. (Asparagaceae Juss.) // Біологічні студії / Studia Biologica. 2013. Т. 4. № 1. С. 139–148. doi: 10.30970/sbi.0701.260.
27. Эсау К. Анатомия семенных растений. Кн. 1. / пер. с англ.; под ред. А. Л. Тахтаджяна. М.: Мир, 1980. 282 с.
28. Эсау К. Анатомия семенных растений. Кн. 2. / пер. с англ.; под ред. А. Л. Тахтаджяна. М.: Мир, 1980. 400 с.
29. Andreychuk R., Odintsova A. Morphological and anatomical structure of *Campanula latifolia* L. fruits // Біологічні студії / Studia Biologica. 2019. Vol. 13. № 1. P. 95–105. doi: 10.30970/sbi.1301.593
30. Andreychuk R., Odintsova A. Morpho-anatomy of the gynoecium and fruit in three ornamental members of Campanuloideae (Campanulaceae) // Acta Agrobot. 2021. Vol. 74. N 4. Article 7415. P. 1–20. doi: 10.5586/aa.7415.
31. Balanzà V., Ballester P., Colombo M. et al. Genetic and phenotypic analyses of carpel development in *Arabidopsis* // In: J. L. Riechmann, F. Wellmer (eds.), Flower Development: Methods and Protocols, Methods in Molecular Biology. Vol. 1110. Springer Science+Business Media New York. 2014. P. 231–249. doi: 10.1007/978-1-4614-9408-9_11.
32. Baldacci-Cresp F., Spriet C., Twyffels L. et al. A rapid and quantitative safranin-based fluorescent microscopy method to evaluate cell wall lignification // Plant J. 2020. Vol. 102. P. 1074–1089. doi: 10.1111/tpj.14675.
33. Biological Low-Voltage Scanning Electron Microscopy / J. B. Pawley, H. Schatten (eds.) New York: Springer, 2008. 317 p. doi: 10.1007/978-0-387-72972-5
34. Bojňanský V., Fargašová A. Atlas of seeds and fruits of Central and East-European flora the Carpathian Mountains Region. Dordrecht: Springer, 2007. XXXVII+1046 p. doi: 10.1007/978-1-4020-5362-7
35. Casoti R., Manfrona M. P., Oliveira J. M. S. Ovary and fruit morphology and anatomy of *Amphilophium crucigerum* // Rev. Bras. Farmacogn. 2016. Vol. 26. N 1. P. 15–22. doi: 10.1016/j.bjp.2015.08.006
36. Deroin T. Functional impact of the vascular architecture of flowers in Annonaceae and Magnoliaceae, and its bearing on the interpretation of the Magnoliaceous gynoecium // Syst. Geogr. Pl. 1999. Vol. 68. P. 213–224.
37. Deroin T. Notes on the vascular anatomy of the fruit of *Takhtajania* (Winteraceae) and its interpretation // Ann. Mo. Bot. Gard. 2000. Vol. 87. P. 398–406.
38. Dirks-Mulder A., Ahmed I., uit het Broek M. et al. Morphological and molecular characterization of orchid fruit development // Front. Plant Sci. 2019. Vol. 10. Article ID 137. doi: 10.3389/fpls.2019.00137
39. Dyka O. Flower morphology and vascular anatomy in some representatives of Urgineoideae (Hyacinthaceae) // Thaiszia J. Bot. 2018. Vol. 28. N 2. P. 125–143.
40. Eames A. J. Morphology of the angiosperms. New-York, Toronto: McGraw-Hill, 1961. 518 p.
41. Endress P. K. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1994. 511 p.

42. *Endress P. K.* Evolutionary diversification of the flowers in angiosperms // *Am. J. Bot.* 2011. Vol. 98. N 3. P. 370–396. doi:10.3732/ajb.1000299
43. *Enugutti B., Schneitz K.* Microscopic analysis of *Arabidopsis* ovules // In: J. L. Riechmann, F. Wellmer (eds.), *Flower Development: Methods and Protocols, Methods in Molecular Biology*. Vol. 1110. Springer Science+Business Media New York. 2014. P. 253–261. doi: 10.1007/978-1-4614-9408-9_12.
44. *Eyde R. H.* The bases of Angiosperm phylogeny: floral anatomy // *Ann. Mo. Bot. Gard.* 1975. Vol. 62. P. 521–537.
45. *Fishchuk O., Odintsova A.* Flower and fruit micromorphology and anatomy in *Hippeastrum vittatum* (L'Hér.) Herb. (Amaryllidaceae) // *Wulfenia*. 2021. Vol. 28. P. 129–140.
46. *Franks R. G.* Scanning electron microscopy analysis of floral development // In: J. L. Riechmann, F. Wellmer (eds.), *Flower Development: Methods and Protocols, Methods in Molecular Biology*. Vol. 1110. Springer Science+Business Media New York. 2014. P. 263–273. doi: 10.1007/978-1-4614-9408-9_13.
47. *Gagliardi K. B., Souza L. A., Albiro A. L. M.* Comparative fruit development in some Euphorbiaceae and Phyllanthaceae // *Plant Syst. Evol.* 2014. Vol. 300. P. 775–782. doi: 10.1007/s00606-013-0918-3.
48. *Giuliani C, Tani C, Maleci Bini L.* Micromorphology and anatomy of fruits and seeds of bitter melon (*Momordica charantia* L., Cucurbitaceae) // *Acta Soc. Bot. Pol.* 2016. Vol. 85. N 1. Article ID 3490. doi: 10.5586/asbp.3490
49. *Handbook of Biological Confocal Microscopy / J. B. Pawley (ed.).* New York: Springer, 1995. XXIII+632 p. doi: 10.1007/978-1-4757-5348-6
50. *Herrera F., Mitchell J. D., Pel S. K.* et al. Fruit morphology and anatomy of the spondioid Anacardiaceae // *Bot. Rev.* 2018. Vol. 84. N 4. P. 315–393. doi: 10.1007/s12229-018-9201-1
51. *Horbens M., Gao J., Neinhuis C.* Cell differentiation and tissue formation in the unique fruits of devil's claws (Martyniaceae) // *Am. J. Bot.* 2014. Vol. 101. N 6. P. 914–924. doi: 10.3732/ajb.1400006
52. *Leins P., Erbar C.* Flower and fruit: Morphology, ontogeny, phylogeny, function and ecology. Stuttgart: Schweizerbart, 2010. 439 p.
53. *Leinfellner W.* Der Bauplan des synkarpen Gynözeums // *Österreichische botanische Zeitschrift*, 1950. Bd. 97. S. 403–436. doi: 10.1007/BF01763317
54. *Luna M. L., Giudice G. E., Grossi M. A., Gutiérrez D. G.* Development and morphology of the fruit and seed of the hemiparasite genus *Jodina* (Cervantesiaceae) // *Anales Jard. Bot. Madrid* 2017. Vol. 74. N 1. Article e051. P.1–9. doi: 10.3989/ajbm.2444
55. *Novikoff A. V.* Comparative floral morphology and anatomy of *Gagea* s. str. and *Lloydia* // *Acta Agrobot.* 2021. Vol. 74. N 4. Article 7412. P. 1–10. doi: 10.5586/aa.7412.
56. *Novikoff A. V., Kazemirska M. A.* Vascular anatomy and morphology of the flower in *Fritillaria montana* Hoppe (Liliaceae) // *Modern Phytomorphology*. 2012. Vol. 1. P. 27–35. doi:10.5281/zenodo.162716.
57. *Novikoff A. V., Odintsova A.* Some aspects of gynoecium morphology in three bromeliad species // *Wulfenia*. 2008. Vol. 15. P. 13–24.
58. *Odintsova A.* Morphology and vascular anatomy of the flower of *Lagerstroemia indica* L. (Lythraceae) with some phylogenetic implications // *Wulfenia*. 2008. Vol. 15. P. 51–62.
59. *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 Agrobot.* 2013. Vol. 66.

- N 4. P. 55–64. doi: 10.5586/aa.2013.051
60. Oyama S. O., Souza L. A., Muneratto J. C., Albiero A. L. M. Morphological and anatomical features of the flowers and fruits during the development of *Chamissoa altissima* (Jacq.) Kunth (Amaranthaceae) // Braz. Arch. Biol. Techn. 2010. Vol. 53. N 6. P. 1425–1432. doi: 10.1590/S1516-89132010000600019
 61. Paschoalini G. O., Pirani J. R., Demarco D., El Ottra J. H. L. Revisiting pericarp structure, dehiscence and seed dispersal in Galipeae (Zanthoxyloideae, Rutaceae) // Braz. J. Bot. 2022. Vol. 45. N 1. doi: 10.1007/s40415-021-00779-9
 62. Roth I. Fruits of Angiosperms / In: Encyclopedia of plant anatomy. W. Zimmermann, S. Carlquist, P. Ozenda, H.D. Wulff (Eds.). Berlin: G.Borntraeger, 1977. Bd. 10. Teil 1. P. 1–675.
 63. Sánchez-Moreiras A. M., Pacenza M., Araniti F., Bruno L. Confocal and transmission electron microscopy for plant studies / In: Sánchez-Moreiras A., Reigosa M. (eds.) Advances in Plant Ecophysiology Techniques. Cham: Springer, 2018. doi: 10.1007/978-3-319-93233-0_15
 64. Santos-Silva F., Mastroberti A. A., Mariath J. E. A. Capsule structure in three species of *Dyckia* (Bromeliaceae): ontogenetic and taxonomic issues // J. Torrey Bot. Soc. 2015. Vol. 142, № 3. P.249–257. doi: 10.3159/TORREY-D-14-00002.1
 65. Scanning electron microscopy for the life sciences / In: Advances in Microscopy and Microanalysis. Schatten H. (ed.) Cambridge: University Press, 2012. doi: 10.1017/CBO9781139018173
 66. Sousa-Baena M. S., Menezes N. L. Comparative developmental anatomy of ovary and fruit in Brazilian Velloziaceae // Bot. J. Linn. Soc. 2019. Vol. 191. N 2. P. 236–260. doi: 10.1093/botlinnean/boz040
 67. Spjut R. W. A systematic treatment of fruit types // Mem. New York Bot. Garden. 1994. Vol. 70. P. 1–182.
 68. Thadeo M., Hampilos K. E., Stevenson D. W. Anatomy of fleshy fruits in the Monocots // Am. J. Bot. 2015. Vol. 102. N 11. P. 1–23. doi: 10.3732/ajb.1500204
 69. Tieghem van M. Ph. Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur. In: Mém. Prés. Divers Savants Acad. Sci. Sér. 2, 1875. Vol. 21. Paris: Inst. Impérial France, 261 p.

Стаття надійшла до редакції 14.11.22

прийнята до друку 19.04. 23

METHOD FOR DRAFTING A MORPHO-ANATOMICAL DESCRIPTION OF THE FRUIT USING LIGHT MICROSCOPY

A. Odintsova

*Ivan Franko National University of Lviv
4, Hrushevskyyi St., Lviv 79005, Ukraine
e-mail: amorph@ukr.net*

Light microscopy, along with the newest methods of studying the morpho-anatomic structure of the fruit, remains relevant in current carpology as a simple and universal tool for obtaining new scientific data. In this article, we represent the widest information on the characteristics of fruit parts which can be investigated on fresh or fixed material by microscopy procedure. We submitted the guidelines on preparation of the material for study,

using the microtechnique, histochemistry, and microscopy, the consequence of drafting the description, as also, as a list of the examined fruit parts on studied material, *i. e.* occurrence of this part and its features. In the description, we propose to compose the data in that order: exomorphic fruit characteristics, micromorphology and anatomy of the fruit, and mode of fruit disintegration. Exomorphic fruit characteristics comprise localization, form, size, color, surface, pubescence, of the fruit parts, their abscission after anthesis, and other features. The characteristics of the peduncle, fruit coverings, fruiting receptacle, fruiting ovary, style, and the other fruit parts were considered. Micromorphology of the fruit comprises the study of the inner ovary structure, detected by the anatomic and microscopic methods, on the sectioned fruit, presented on the temporary or permanent slides, particularly: the number and form of locules, the structure of septae, central column, placentae, seeds, as also vertical zonality of the gynoecium. The general anatomy of the fruit is described as stem or leaf anatomy, depending on the identity of the fruit part as the axis (receptacle) or phyllome (carpel). The vascular anatomy of the fruit is characterized as a part of the nodal structure of the receptacle, as follows: the formation of carpel and ovule traces, the number, type, and localization of vascular bundles in the fruit parts. The structural traits of fruit disintegration involve differentiation of the separation layers, mechanical tissues, and grooves along the lines of upcoming dehiscence, splitting, or abscission of the fruit. The awareness of the detailed record of morpho-anatomic characteristics of the fruit makes it possible to reveal the features, which are at the first time observed in the object under study, and which potentially can be used for taxonomy, evolutionary morphology, and the other fields of plant science.

Keywords: gynoecium, fruiting ovary, fruit wall, micromorphology, fruit dehiscence