




УДК 581.47: 582.52

ЕВОЛЮЦІЙНА Й ЕКОЛОГІЧНА ІНТЕРПРЕТАЦІЯ СТРУКТУРИ ПЛОДІВ ОДНОДОЛЬНИХ РОСЛИН ФЛОРИ УКРАЇНИ

А. В. Одінцова¹ , О. С. Фіщук² , І. М. Данилик³ 

¹ Львівський національний університет імені Івана Франка
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна

² Волинський національний університет імені Лесі Українки
просп. Волі, 13, Луцьк 43025, Україна

³ Інститут екології Карпат НАН України, вул. Козельницька, 4, Львів 79026, Україна

Odintsova, A., Fishchuk, O., & Danylyk, I. (2022). Evolutionary and ecological estimation of fruit structure in monocotyledonous plants of the flora of Ukraine. *Studia Biologica*, 16(3): 83–100. doi:[10.30970/sbi.1603.688](https://doi.org/10.30970/sbi.1603.688)

Вступ. Однодольні рослини у флорі України охоплюють близько тисячі видів. Для представників цієї групи рослин характерні різноманітні типи плодів і способи дисемінації. В огляді представлено результати еволюційно-морфологічного аналізу плодів однодольних рослин флори України та їхніх структурних адаптацій до рознесення насінин.

Структура гінецею і морфогенетичні типи плодів однодольних. Проаналізовано особливості внутрішньої будови гінецею, зв'язок структури гінецею та плоду, визначено головні проблеми класифікації плодів. Виявлено, що апокарпні плоди однодольних найчастіше олігомерні, складаються з 3–6 однонасінних плодиків. Для представників із нижньою зав'яззю часто характерні коробчасті плоди. Однонасінні плоди характеризуються найбільш редукованим варіантом гінецею й анатомії оплодня і мають обмаль структурних ознак для їхнього аналізу.

Еколого-функціональні характеристики плодів однодольних. Наведено характеристики розкривних і нерозкривних плодів та їхні адаптації до різних агентів поширення: міркео-, ендозоо-, епізоо- анемо-, гідро- й автохорії. Розкривні плоди (листянки та коробочки) розкриваються переважно дорзально, вентралью або дорзо-вентралью. Однонасінні плоди та плодики часто пристосовані до гідро-хорії й анемохорії.



Напрями еволюційних змін плодів однодольних. Найбільше різноманіття плодів ми виявили в невеликих таксонах примітивних однодольних. У межах однодольних спостерігаємо реалізацію таких тенденцій еволюції плодів: неповне злиття плодолистків, формування однонасінних плодів із верхньою зав'яззю та багатонасінних плодів із нижньою зав'яззю. Кожна з цих тенденцій може бути пов'язана з набуванням адаптацій до запилення гінецею на стадії цвітіння.

Висновки. Проведений нами еволюційно-морфологічний та екологічний аналіз плодів однодольних рослин обмежений через дискусійність структурного типу гінецею у деяких представників і брак даних про способи поширення плодів та насінин. Детальні карпологічні й карпоекологічні дослідження однодольних рослин є актуальними для багатьох видів флори України.

Ключові слова: гінецей, плодолисток, нижня зав'язь, оплодень, адаптація, розкривання плоду

ВСТУП

Однодольні рослини (клас *Monocotyledonae* E.Morren ex Mez) є монофілетичною групою у складі покритонасінних рослин, яка налічує в Україні близько 1000 видів, 235 родів і 38 родин (Mosyakin & Fedoronchuk, 1999; Mosyakin, 2013). Для однодольних видів флори України найбільш характерні тричленні коробчасті плоди й однонасінні плоди та плодики (Odintsova *et al.*, 2021). Як було нещодавно обґрунтовано (Odintsova, 2022), карпологічні дослідження необхідно здійснювати у комплексі з вивченням структури квітки. Морфологічну й анатомічну будову квітки однодольних, зокрема, гінецею, розглядали з еволюційно-морфологічних позицій багато вчених (Endress, 1995; Rudall, 2002; Remizowa & Sokoloff, 2003; Rudall *et al.*, 2005; Remizowa *et al.*, 2006; 2010; Igersheim *et al.*, 2008; Shamrov, 2010; Sokoloff, 2016; Sokoloff *et al.*, 2017). Однак дослідження еволюційної карпології та карпоекології однодольних не такі численні (Givnish *et al.*, 2005; Rudall *et al.*, 2005; Thadeo *et al.*, 2015).

Відомості щодо будови і типів плодів, наведені у різних джерелах для різних родин однодольних, дуже відрізняються між собою за повнотою, деталізацією, використаною термінологією та поглядами авторів на класифікацію гінецею і плоду (Kaden, 1965; Takhtajan, 1966, 2009; Levina, 1987; Watson, & Dallwitz, 1992; Spjut, 1994; Kubizki *et al.*, 1998; Kirkbride *et al.*, 2006; Bobrov *et al.*, 2009). Тому без спеціальних досліджень часто буває неможливо порівняти відомості про особливості будови гінецею та плоду в різних таксонах (кількість і характер зростання плодолистків, тип плацентажі, тип гінецею, спосіб розкривання плоду, анатомію оплодня тощо), а це, у свою чергу, перешкоджає використанню карпологічних даних у систематиці й еволюційній морфології. Найбільш дискусійними виявляються дві групи плодів однодольних: однонасінні плоди з редукованою морфо-анатомічною структурою та плоди з початковим ступенем зростання плодолистків, які виявляють проміжну стадію між апокарпними і синкарпними (Odintsova *et al.*, 2021). Метою нашої роботи було проаналізувати різноманітність плодів однодольних рослин флори України в еволюційно-морфологічному й екологічному аспектах.

До морфологічних характеристик плоду ми долучили характеристики гінецею, які важливі для формування плоду, та проаналізували виявлені особливості плодів у зв'язку з формуванням адаптацій до рознесення насінин. Обсяг і систему одно-

дольних рослин флори України ми приймали за Mosyakin (2013), включно з культивованими в Україні таксонами. Назви підкласів і родин однодольних подано за Mosyakin (2013), назви родів і видів подано за POWO (<https://powo.science.kew.org>). Структурний тип гiнецею і плоду аналізували за відомостями з анотованого списку типів плодів однодольних (Odintsova *et al.*, 2021).

СТРУКТУРА ГIНЕЦЕЮ І МОРФОГЕНЕТИЧНІ ТИПИ ПЛОДІВ ОДНОДОЛЬНИХ

Гiнецей у більшості однодольних відповідає тричленному синкарпному типу, з плодолистками, розміщеними навпроти зовнішніх листочків оцвітини (Remizova *et al.*, 2006; 2010; Takhtajan, 2009). Зростання плодолистків між собою може відбуватися різними способами: постгенітально, конгенітально або комбінованим способом (Leinfellner, 1950; Igersheim *et al.*, 2008; Shamrov, 2010, 2014; Sokoloff *et al.*, 2018). Крім тричленного синкарпного гiнецею, в однодольних поширені апокарпні полімерні, олігомерні (з 3–6 плодиків) та мономерні плоди.

Апокарпні полімерні та олігомерні плоди найчастіше трапляються у представників підкласу *Alismatidae* Takht. (Табл. 1), а також у родин *Melanthiaceae* Batsch ex Borkh. та *Arecaceae* Bercht. et J. Presl, де наявні представники з апокарпними, синкарпними та перехідними типами плодів. Плодики в апокарпних плодах однонасінні, зрідка багатонасінні. У деяких представників *Alismatidae* є тільки один однонасінний плодик (*Zannichellia* P. Micheli ex L., *Najas* L., *Lemna* L.). Такий плід, як і гiнецей, часто визначають як однонасінний монокарпій (Leins & Erbar, 2010), але його походження з полімерного апокарпного або синкарпного є дискусійним. Мономерні багатонасінні апокарпні плоди (однолистянки) не були наведені нами серед однодольних рослин України (Odintsova *et al.*, 2021), але однонасінний плід *Zostera marina* L., розглянутий нами як псевдомономерний піренарій, альтернативно розглядають як однолистянку із дорзальним розкриванням (Iurmanov *et al.*, 2021).

Таблиця 1. Апокарпні полімерні й олігомерні плоди однодольних рослин флори України

Table 1. Aprocarpous polymeric and oligomeric fruits in the monocotyledonous plants of the flora of Ukraine

№	Родина і представники	Підклас	Тип плоду
1.	<i>Alismataceae</i>	<i>Alismatidae</i>	Багатогорішок (<i>Alisma</i> , <i>Caldesia</i> , <i>Sagittaria</i>) та гемісинкарпна шестилистянка (<i>Damasonium</i>)
2.	<i>Butomaceae</i> (<i>Butomus</i>)	<i>Alismatidae</i>	Шестилистянка
3.	<i>Hydrocharitaceae</i> (<i>Stratiotes</i>)	<i>Alismatidae</i>	Шестилистянка / ягода
4.	<i>Potamogetonaceae</i> (<i>Potamogeton</i>)	<i>Alismatidae</i>	Чотирикiстянка
5.	<i>Ruppiceae</i> (<i>Ruppia</i>)	<i>Alismatidae</i>	Олігокістянка
6.	<i>Scheuchzeriaceae</i> (<i>Scheuchzeria</i>)	<i>Alismatidae</i>	Трилістянка / гемісинкарпна коробочка
7.	<i>Tofieldiaceae</i> (<i>Tofieldia</i>)	<i>Alismatidae</i>	Трилістянка / коробочка
8.	<i>Zannichelliaceae</i> (<i>Zannichellia</i>)	<i>Alismatidae</i>	Одно-двокістянка
9.	<i>Melanthiaceae</i> (<i>Veratrum</i>)	<i>Liliidae</i>	Гемісинкарпна трилістянка / коробочка
10.	<i>Arecaceae</i> *	<i>Commelinidae</i>	Трикiстянка (<i>Chamaerops</i> , <i>Trachicarpus</i>) і фiнік (<i>Phoenix</i>)

Примітка: * – культурна флора

Comment: * – cultural flora

Апокарпний плід з однонасінними плодиками в *Alismataceae* Vent. і *Potamogetonaceae* Bercht. et J. Presl. традиційно називають багатогорішок (multinucula, polyachene), але наявність в оплодні внутрішнього механічного та зовнішнього паренхімного шарів означає необхідність визначення цього плоду як багатокістянки (multidrupa) (Bobrov *et al.*, 2009; Thadeo *et al.*, 2015). У багатьох однодольних з однонасінними плодиками є асцидіатні (пельтатні) плодолистки, а насінний зачаток медіанний, базальний або апікальний, проте у представників із багатонасінними плодиками плодолистки описують як асцидіатно-кондуплікатні, а плацентажію як маргінальну з дворядним або багаторядним розміщенням насінних зачатків у гнізді (Remizova *et al.*, 2006; 2010; Shamrov, 2010). В окремих представників підкласу *Alismatidae* (родини *Alismataceae*, *Butomaceae* Mirb., *Hydrocharitaceae* Juss.) трапляється особливий тип плацентажії – ламінальна плацентажія, яка знайдена також у базальних покритонасінних, зокрема, в родині *Nymphaeaceae* Salisb. (Eames, 1961; Takhtajan, 2009, Shivaprakash & Wawa, 2022).

Синкарпний тримерний плід часто містить багато насінин і характеризується поєднанням тригніздної (синасцидіатної) та одногніздної (симплікатної) вертикальних зон (Leinfellner, 1950; Shamrov, 2010; 2014; Odintsova & Fishchuk, 2017; Fishchuk & Odintsova, 2020; Skrypec & Odintsova, 2020). Такий гінецей і плід називають вторинно синкарпним (Takhtajan, 1966; 2009) або фрагмокарпним (Bobrov *et al.*, 2009). Одногнізді на всій довжині плоди-паракарпії з паріетальною плацентажією описані в родинях *Araceae* Juss., *Hydrocharitaceae*, *Orchidaceae* Juss., *Commelinaceae* Mirb., *Juncaceae* Juss., *Cyperaceae* Juss. (Kaden, 1965; Takhtajan, 2009). Лізикарпні, як і гемілізикарпні плоди (внизу синкарпні, вгорі лізикарпні), – ягоди і коробочки, серед однодольних рослин флори України не наведено (Bobrov *et al.*, 2009, Shivaprakash & Wawa, 2022).

Синкарпні плоди однодольних рослин часто мають постгенітально зрослі ділянки плодолистіків (Remizova *et al.*, 2006; 2010). У кожній третій родині однодольних із постгенітальним зростанням плодолистіків, у перегородах зав'язі або в її центрі наявні септальні нектарники (Smets *et al.*, 2000). Порожнини септальних нектарників можуть займати значну частину зав'язі. Проте будь-якої залежності між наявністю септального нектарника і типом плоду не було виявлено. Наприклад, представники підродини *Crocoideae* Burnett родини *Iridaceae* Juss. мають септальні нектарники, а представники підродини *Iridoideae* Eaton не мають їх, але тип плоду однаковий – нижня локуліцидна коробочка (Goldblatt *et al.*, 1998; Skrypec & Odintsova, 2020). Аналогічно, в родині *Amaryllidaceae* J.St.-Hil. більшість представників мають септальні нектарники, але у трибі *Galantheae* Parlatoe підродини *Amaryllidoideae* Burnett їх немає, проте переважаючий тип плоду в усій родині – нижня локуліцидна коробочка (Meerow & Snijman, 1998; Fishchuk & Odintsova, 2020).

Серед однодольних рослин переважають квітки з верхньою зав'яззю, з яких формуються, відповідно, верхні плоди (superior fruits). Проте у кількох родинях трапляються квітки з нижньою зав'яззю, з яких формуються, відповідно, нижні плоди (inferior fruits) (**Табл. 2**). Три з них (*Orchidaceae*, *Iridaceae*, *Amaryllidaceae*) належать до найчисленніших родин однодольних світової флори та формують коробчасті плоди.

Нижня зав'язь вважається результатом еволюційного приростання квіткової трубки (тобто зрослих між собою листочків простої оцвітини) до синкарпної зав'язі (Eames, 1961). Унікальний випадок формування нижньої зав'язі у *Stratiotes*

aloides L. (*Hydrocharitaceae*) з майже не зрослими плодолистяками досі дискутується (Izmestieva & Odintsova, 2010; Efremov *et al.*, 2015; Sokoloff, 2016).

Серед однодольних рослин чимало видів характеризуються неповним зростанням плодолистяків. Наприклад, для *Stratiotes aloides* наводять нижню геміпаркарпну ягоду (проміжний тип плоду між апокарпним і паркарпним), для родів *Damasonium* Mill., *Tofieldia* Huds., *Veratrum* L. наводять гемісінкарпну багатолістянку (проміжний тип плоду між лістянкою і коробочкою), а для деяких *Agnesaceae* – гемісінкарпний піренарій (Bobrov *et al.*, 2009). Вентральне приростання плодолистяків до опуклого квітколожа в апокарпних гінецеях відомо також в *Alismataceae*, *Aponogetonaceae* Planch., *Scheuchzeriaceae* F. Rudolphi та інших родин, де воно призводить до “псевдосінкарпії” (Eames, 1961).

Таблиця 2. Плоди з нижньою зав’яззю однодольних рослин флори України
Table 2. Inferior fruits in the monocotyledonous plants of the flora of Ukraine

№	Родина і представники	Підклас	Тип плоду
1.	<i>Hydrocharitaceae</i> (<i>Hydrocharis</i> , <i>Stratiotes</i>)	<i>Alismatidae</i>	Шестилистянка / ягода
2.	<i>Amaryllidaceae</i>	<i>Liliidae</i>	Коробочка
3.	<i>Dioscoreaceae</i> (<i>Tamus</i>)	<i>Liliidae</i>	Ягода
4.	<i>Iridaceae</i>	<i>Liliidae</i>	Коробочка
5.	<i>Orchidaceae</i>	<i>Liliidae</i>	Коробочка
6.	<i>Cannaceae</i> * (<i>Canna</i>)	<i>Commelinidae</i>	Коробочка
7.	<i>Musaceae</i> * (<i>Musa</i>)	<i>Commelinidae</i>	Ягода

Примітка: * – культурна флора

Comment: * – cultural flora

Р. Левіна (Levina, 1987) зазначає можливість певного зростання основ плодолистяків у циклічних багатолістянках, наприклад, у *Butomus* L. Ключовою характеристикою проміжного типу плоду Р. Левіна (Levina, 1987) вважає ступінь зростання плодолистяків і спосіб розкривання плоду. Наприклад, якщо плід розкривається вентралью, то це багатолістянка, якщо розкривається дорзально чи септично, – це коробочка. У цьому разі геміценокарпна багатолістянка залучена нею до апокарпних плодів, а ценокарпна багатолістянка – до ценокарпних плодів. Отже, плоди з проміжним ступенем зростання плодолистяків інтерпретують як апокарпні або синкарпні, залежно від ступеня зростання плодолистяків або від поглядів автора на синкарпію.

У родах *Veratrum* і *Tofieldia* зі зрослими в основі плодолистяками спостерігають базальне приростання плодолистяків до квіткової чаші з утворенням напівнижньої зав’язі. Можна стверджувати, що в однодольних рослин тенденція до епігінії з’явилася дуже рано в історії класу та проявлялася паралельно з тенденцією до злиття плодолистяків (Remizowa *et al.*, 2006; 2010), тож у сучасних таксонах обидві тенденції спостерігають у проміжному стані (неповністю зрослі плодолистки, які трохи приросли до квіткової трубки). У цих випадках, залежно від інтерпретації типу гінецею, плід визначають як септична коробочка або циклічна багатолістянка (*Tofieldia*, *Scheuchzeria* L.), коробочка, ягода або нерозкривна багатолістянка (*Stratiotes aloides*), трилістянка або дробний плід (*Triglochin* Riv. ex L.). Такі відмінності у визначенні типу плоду поширені для однодольних із підкласу *Alismatidae*.

У родинях *Poaceae* Barnhart, *Cyperaceae* та деяких інших описано однонасінні плоди (Табл. 3), походження яких із апокарпного мономерного гінецею або синкарпного олігомерного з одним фертильним плодолистком (т. зв. псевдомономерного гінецею) тривалий час було дискусійним. Тільки в родині *Sparganiaceae* Nanip доведена участь в утворенні маточки трьох плодолистків, два з яких представлені рудиментами (Eckardt, 1937). У представників *Poaceae* та *Typhaceae* Juss. жодних рудиментів стерильних плодолистків немає на всіх стадіях розвитку гінецею. Це дало підстави стверджувати про апокарпію гінецею, і, відповідно, плоду, злакових (Kaden, 1958a,b; 1959), іноді з визнанням похідного характеру апокарпії (“вторинна апокарпія внаслідок повної редукції всіх плодолистків, крім одного”) (Levina, 1987). Таким чином, зернівку розглядають як апокарпний мономерний плід (Kaden, 1965), ценокарпний плід (Takhtajan, 1966, Artyuschenko & Fedorov, 1986; Leins & Erbar, 2010), “апокарпний вторинно мономерний плід” (Levina, 1987), паракарпний псевдомономерний плід (Bobrov *et al.*, 2009). Проте останнім часом більшає аргументів вважати гінецей злаків та інших споріднених родин псевдомономерним (Sokoloff *et al.*, 2017; 2022).

Таблиця 3. Однонасінні плоди однодольних рослин флори України
Table 3. One-seeded fruits in the monocotyledonous plants of the flora of Ukraine

№	Родина і представники	Підклас	Тип плоду
1.	<i>Araceae</i> (<i>Lemna</i> , <i>Spirodela</i> , <i>Wolffia</i>)	<i>Alismatidae</i>	Однонасінні або малонасінні плоди з недиференційованим оплоднем
2.	<i>Hydrocharitaceae</i> (<i>Caulinia</i> , <i>Najas</i>)	<i>Alismatidae</i>	Однонасінний плід з недиференційованим оплоднем
3.	<i>Zosteraceae</i> (<i>Zostera</i>)	<i>Alismatidae</i>	Піренарій (псевдомономерний плід) / листянка
4.	<i>Cyperaceae</i>	<i>Commelinidae</i>	Сім'янка (псевдомономерний плід)
5.	<i>Poaceae</i>	<i>Commelinidae</i>	Зернівка (псевдомономерний плід)
6.	<i>Sparganiaceae</i> (<i>Sparganium</i>)	<i>Commelinidae</i>	Піренарій (псевдомономерний плід)
7.	<i>Typhaceae</i> (<i>Typha</i>)	<i>Commelinidae</i>	Горішок / сім'янка / листянка

Отже, проблеми інтерпретації структури плоду однодольних часто пов'язані з визначенням типу гінецею. Саме тому для класифікації й аналізу типів плодів однодольних доцільно виділяти лише п'ять найменш суперечливих описових типів плодів – збірний плід, коробочка, ягода, схізкарпій, однонасінний плід (Odintsova *et al.*, 2021).

ЕКОЛОГО-ФУНКЦІОНАЛЬНІ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПЛОДІВ ОДНОДОЛЬНИХ

За адаптаціями до агента рознесення виділяють автохорні, анемохорні, гідрохорні, зоохорні й інші типи плодів (Levina, 1957; 1987; Artyuschenko & Fedorov, 1986; van der Pijl, 1982; Leins & Erbar, 2010). Листянкові та коробчасті плоди розкриваються для вивільнення діаспор – насінин. Однонасінні нерозкривні плоди і плодики, незалежно від структури оплодня, а також ягоди, схізкарпії та піренарієві плоди поширюються разом із насінинами всередині. Обидва типи плодів можуть бути успішно реалізовані в найрізноманітніших таксонах однодольних. Багато прикладів адаптацій плодів до різноманітних способів поширення наведено

у монографіях Р. Левіної (Levina, 1957), І. Рот (Roth, 1977), Л. ван дер Пейла (van der Pijl, 1982), П. Ляйнса та К. Ербар (Leins & Erbar, 2010).

Листянкові плоди (оліголистянки з трьох–шести, іноді дев'яти плодиків) зі зрослими в основі плодолистками трапляються в родинях *Alismataceae* (*Damasonium*), *Butomaceae* (*Butomus*), *Scheuchzeriaceae* (*Scheuchzeria*) (Рис. 1А–С) та *Melanthiaceae* (*Veratrum*), а плід-коробочку виявлено щонайменше в 17 родинях однодольних рослин флори України (Odintsova *et al.*, 2021).

Розкривання є важливою характеристикою листянкових і коробчастих плодів (Kaden, 1962). Розкривні плоди однодольних рослин флори України переважно розкриваються вентралью (вентрицидно), дорзально (локуліцидно) або комбіновано дорзо-вентралью. Септицидно розкриваються коробочки у представників родин *Colchicaceae* DC. та *Tofieldiaceae*, а латеральне розкривання плоду (поздовжніми щілинами по боках від дорзальної площини плодолистка) наведено для представників родини *Orchidaceae* (Dirks-Mulder *et al.*, 2019). Серед однодольних рослин загалом не наведено розкривання плоду кришечкою, дірочками, клапанамі, а також формування септифрагальних щілин в оплодні (Odintsova *et al.*, 2021).

Для розкривних плодів характерні різноманітні адаптації до агентів і способів дисемінації, які проявляються переважно у структурі насінини (Artyuschenko & Fedorov, 1986; Artyuschenko, 1990), що виходить за межі нашого огляду. Специфічними способами рознесення насінин, найбільш характерними для представників із коробчастими плодами, є мірмекохорія (*Galanthus* L., *Luzula* DC., *Scilla* L.) (Teryokhin, 1996, Chen *et al.*, 2019), балістохорія (*Iris* Tourn. ex L., *Gladiolus* Tourn. ex L.) (Skrypec & Odintsova, 2020), гідрохорія (*Iris pseudacorus* L.) (Рис. 1G) та анемохорія, поєднана з пилоподібними насінинами у мікотрофних і мікопаразитних рослин із родини *Orchidaceae* (Teryokhin, 1996). Наприклад, коробочки *Orchidaceae* (Рис. 2А,В) містять величезну кількість дрібних насінин, що розглядається як результат адаптивної мікопаразитної еволюції представників родини (Teryokhin, 1977). Максимальне число насінин у плоді *Orchidaceae* наводять від 400 (*Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Goodyera repens* (L.) R. Br.) до 4 млн (*Cattleya* sp.).

Розпадні плоди (схізокарпії) серед однодольних рослин у флорі України наявні тільки у роді *Triglochin* (*Juncaginaceae*). У *Triglochin palustris* L. описаний дробний шестичленний плід із трьома фертильними і трьома стерильними плодолистками (Kaden, 1971), який іноді описують як апокарпний плід із видовженим квітколожем (Odintsova *et al.*, 2021). Побутувала навіть думка, що квітки *Triglochin* та *Scheuchzeria* являють собою суцвіття-псевдантії з однонасінними квітками (Eames, 1964).

Ягодоподібні плоди широко представлені в однодольних флорі України, часто у невеликих за кількістю видів таксонах природної флори (*Araceae*, *Asparagaceae* Juss., *Dioscoreaceae* R. Br., *Hydrocharitaceae*, *Liliaceae* Juss., *Melanthiaceae*, *Ruscaceae* M. Roem.) або у культивованих родів (*Musa* L., *Smilax* L.). Ягоди часто набувають червоного забарвлення, зрідка чорні (*Paris* L.), що свідчить про орнітохорне поширення. Вважається, що плоди з соковитим оплоднем виникають у лісових трав у зв'язку з ендозоохорією, або у рослин вологих оселищ у зв'язку з гідрохорією (Rasmussen *et al.*, 2006; Thadeo *et al.*, 2015).

Соковитих кістянок і піренаріїв, пристосованих до ендозоохорії, серед природної флори однодольних рослин України немає. Відомо, що сухі плоди у представників родин *Poaceae* та *Cyperaceae* також можуть розноситися ендозоохорно зерноїдними водоплавними птахами, не перетравлюючись (Costea *et al.*, 2019).

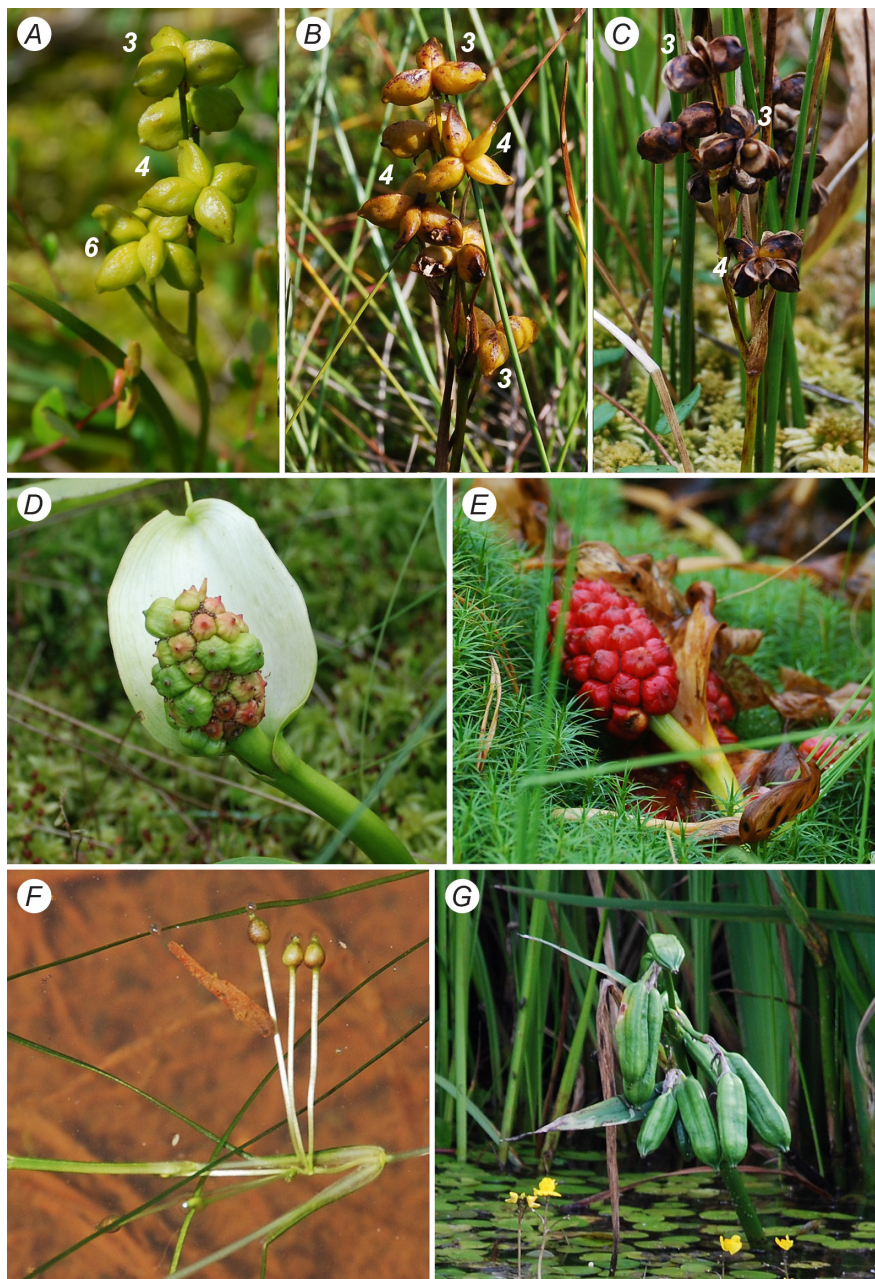


Рис. 1. Плоди *Scheuchzeria palustris* L. на різних стадіях дозрівання (А–С), цифрами вказано кількість плодиків у плоді; супліддя *Calla palustris* L. на різних стадіях дозрівання (D, E); занурений плід *Ruppia maritima* L. із трьох плодиків на довгих ніжках (F) і поникаюче суцвіття *Iris pseudacorus* L. у стані плодоношення (G) (фото І. Данилика)

Fig. 1. Fruits of *Scheuchzeria palustris* L. at different stages of development (A–C), number of carpels in a fruit is indicated; infructescence of *Calla palustris* L. at different stages of development (D, E), submerged fruit of *Ruppia maritima* L. composed of three long-stipitate carpels (F) and pendent fruiting inflorescence of *Iris pseudacorus* L. (G) (author of the photos I. Danylyk)

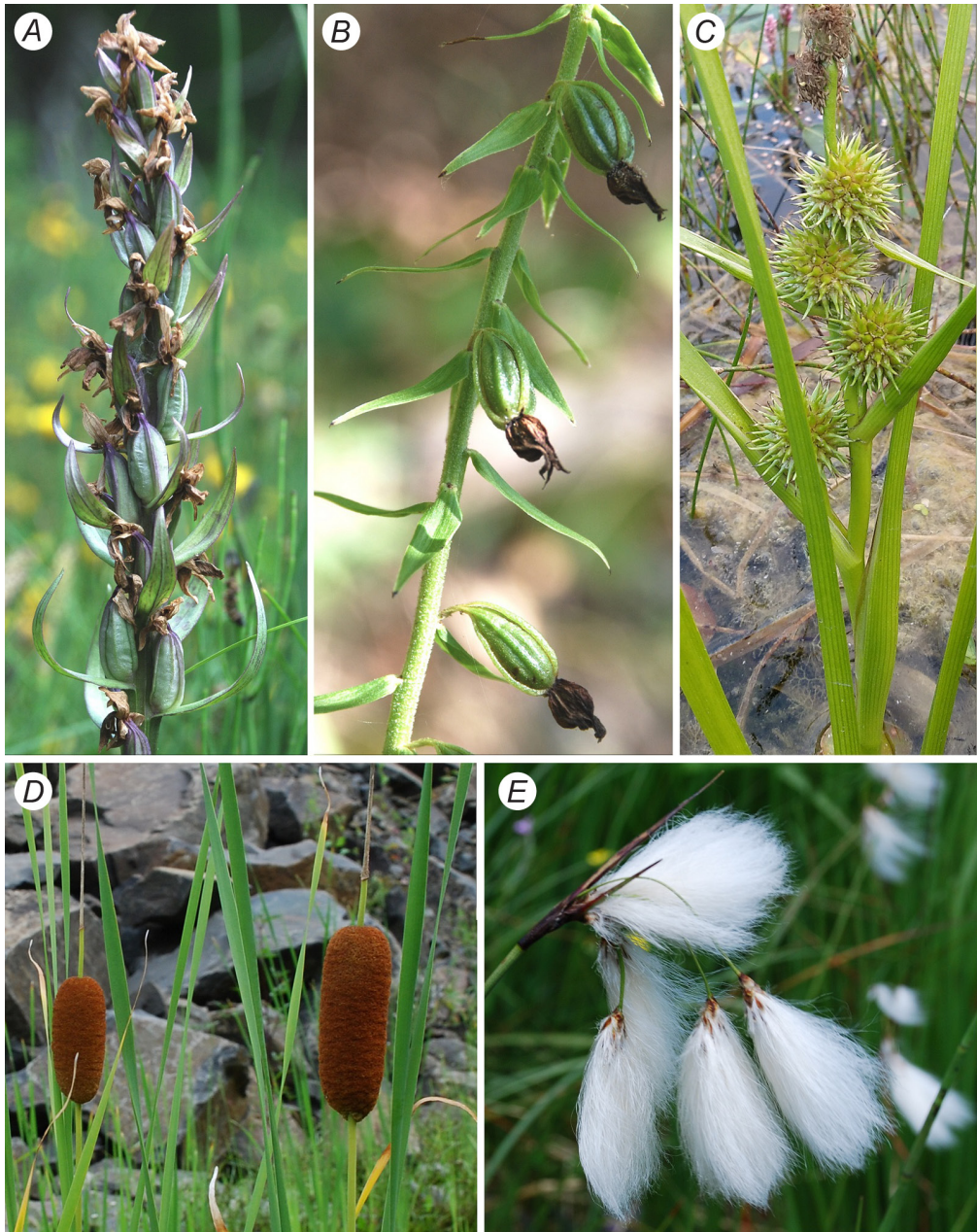


Рис. 2. Суцвіття на стадії плодоношення *Dactylorhiza cordigera* (Fr.) Verm. (прямостоячі плоди) (A), *Epipactis helleborine* (L.) Crantz (пониклі плоди) (B); суцвіття *Sparganium emersum* Rehmman (C), *Typha laxmannii* Lepech. (D) та *Eriophorum angustifolium* Honck. (E) (фото І. Данилика (A, B, D, E) й А. Одінцової (C))

Fig. 2. Fruiting inflorescence of *Dactylorhiza cordigera* (Fr.) Verm. with erect fruits (A), and *Epipactis helleborine* (L.) Crantz with pendent fruits (B); infrutescence of *Sparganium emersum* Rehmman (C), *Typha laxmannii* Lepech. (D), and *Eriophorum angustifolium* Honck. (E) (authors of photos I. Danylyk (A, B, D, E), A. Odintsova (C))

Збірні нерозкривні плоди (багатокістянки, багатогорішки), які пристосовані до гідрохорії, характерні для родин *Alismataceae*, *Potamogetonaceae*, *Ruppiales* Ноган. Однонасінні гідрохорні плоди з недиференційованим або кістянковим оплоднем притаманні для *Araceae* Juss. (*Lemna*), *Hydrocharitaceae* (*Najas*), *Sparganiaceae*, *Zannichelliaceae* Chevall., *Zosteraceae* Dumort., а однонасінні анемохорні (й анемогідрохорні) плоди зі сухим оплоднем – для родин *Cyperaceae*, *Poaceae*, *Typhaceae*. Деякі види роду *Carex* L. мають плоди зі здутим мішечком, завдяки якому вони переносяться вітром і водою (*C. acutiformis* Ehrh., *C. atherodes* Spreng., *C. riparia* Curtis, *C. vesicaria* L.). Інші види осок можуть розноситися мурахами (*C. digitata* L., *C. humilis* Leysser, *C. ornithopoda* Willd., *C. pediformis* C. A. Mey.). Підтверджено, що однодольні бур'яни з родів *Setaria* P.Beauv., *Echinochloa* P. Beauv., *Digitaria* Haller та *Cyperus* L. по берегах меліоративних каналів і водойм можуть розноситися потоками води, не втрачаючи схожості (Levina, 1957).

Пристосування до гідрохорії виражені у вигляді незмочувальної епідерми плодів (*Alisma* L., *Sagittaria* Ruppis ex L., *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla), повітряно-носної тканини під водонепроникною епідермою (*Cladium* P.Brown, *Sparganium* L.), (Levina, 1957). Для *Najas marina* L. and *Ruppia maritima* L. (Рис. 1F) наведено дані щодо можливості рознесення плодів рибами – іхтіохорія (Thorsen et al., 2009). Плоди *Zostera* L., *Najas* L., *Typha* L. часто розтріскуються вздовж вентрального шва, але після опадання, вже на дні водойми (Bobrov et al., 2009, Iurmanov et al., 2021).

У більшості гідрохорних рослин поєднуються тенденції до зменшення числа плодолистків і насінин та редукції структури оплодня, що значно утруднює інтерпретацію типу гінецею і плоду. У деяких водяних однодольних рослин з однонасінними плодиками (*Ruppia maritima*, *R. cirrhosa* (Petagna) Grande, *Althenia filiformis* F. Petit, *Zannichellia palustris* L.) описане явище геокарпії – активного просування плодів у ґрунт на дні водойми завдяки інтеркалярному позитивно-геотропічному росту плодоніжок (Teryokhin, 1996). Соковитий шар оплодня у гідрохорних плодах містить повітряні порожнини та міжклітинники, таким чином слугуючи плавальним засобом, а не засобом для зоохорії, як прийнято пояснювати адаптивні особливості соковитих плодів. У цьому разі механічний внутрішній шар оплодня виконує водонепроникну функцію. Наприклад, плодики у *Potamogeton natans* L. можуть триматися на воді до 9–12 місяців (Teryokhin, 1996). У родах *Potamogeton* L. (*P. cristatus* L.), *Ruppia* L. і *Zannichellia* в ендокарпії після загнивання екзо- та мезокарпію вивільняються жорсткі щетинисті або гребенеподібні гістологічні структури, які сприяють “заякорюванню” плоду в мулі на дні водойми (Teryokhin, 1996).

Епізоохорне поширення плодів характерне для рослин зі сухими плодами, які оточені різноманітними придатками, завдяки чому плоди переносяться на ногах і пір'ї пахів або шерсті ссавців (*Poaceae*, *Cyperaceae*). Епізоохорні плоди водяних рослин з ослизненими покривами (*Najas*, *Potamogeton*) приклеюються до тіла тварини і розносяться таким чином (van der Pijl, 1982).

Крилаті плоди (крилатка, крилатий горіх) не відомі серед однодольних, оскільки вони найбільше характерні для деревних рослин (Levina, 1987), яких серед класу *Monocotyledonae* немає у природній флорі України. Поширені серед однодольних рослин анемохорні плоди мають летючки із волосків (Levina, 1957; van der Pijl, 1982; Leins & Ebar, 2010). Такі представники є серед *Poaceae* (наприклад, у *Calamagrostis* Adans., *Stipa* L.) та у родах *Typha* й *Eriophorum* L. (Рис. 2D,E).

Адаптації плодів до автохорії (барохорії): зчленування в основі діаспори, ламкий колос, гладенький блискучий плід, маленьке точкове місце кріплення діаспори, пониклі суцвіття тощо, відомі у злакових (*Poaceae*) (Levina, 1957). Самозакопування діаспори у ґрунт (автокриптохорія) – поширене у злакових явище. Наприклад, у *Stipa*, *Avena* L., *Helictotrichon* Besser, *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl процес здійснюється за допомогою ості на нижній квітковій лусці, яка має перегин і здатність до скручування на 4–10 обертів (Levina, 1957). У родах *Lolium* L., *Aegilops* L., *Elymus* L. описано опадання колосків із кількома плодами, що забезпечує масовість обнасенення (Levina, 1957).

Явище гетерокарпії слабо досліджене серед однодольних рослин (Voytenko, 1989). Зокрема, приклади амфікарпії (наявність надземних і підземних плодів) описано в окремих представників родин *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Commelinaceae*. Морфологічну різноякісність надземних плодів виявлено у представників родів *Avena*, *Bromus* L., *Lolium*, *Phalaris* L. та інших з родини *Poaceae*. Гетеромерикарпія відома у деяких видів роду *Commelina* Plum. ex L. (Voytenko, 1989). Серед видів флори України гетерокарпію детально вивчали тільки в *Avena fatua* L., *Echinochloa crus-galli* (L.) P. Beauv. та *Setaria glauca* (L.) P. Beauv. (Levina, 1957). Незважаючи на те, що це явище має велике адаптивне значення для насінневого відтворення однодворічних рослин, нових відомостей для однодольних рослин флори України не виявлено.

У представників родин *Araceae*, *Arecaceae*, *Bromeliaceae* Juss., *Musaceae* Juss., *Pandanaceae* R. Br., *Sparganiaceae*, *Typhaceae* та інших однодольних світової флори плоди зібрані у супліддя (Levina, 1987; Bobrov et al., 2009). У флорі України представлені щільне супліддя-початок зі сидячими ягодоподібними плодами (*Calla* L., *Arum* L. з родина *Araceae*) (Рис. 1D,E) та головчасті (або видовжені) супліддя зі сухими плодами (*Sparganium*, *Typha*) (Рис. 2C,D).

За результатами нашого аналізу способів поширення плодів однодольних рослин флори України можемо стверджувати, що розкривні плоди (листянки і коробочки), в яких одиницею поширення є гола насінина, трапляються у 21 родині однодольних. Плоди, які поширюються як цілісна структура, а також частки плодів, які містять насінину, оточену оплоднем, наявні у 24 родинях однодольних. Це родини, представники яких формують ягодоподібні плоди, схізкарпії та однонасінні плоди і плодики. Зважаючи на чисельну перевагу видів у родинях *Poaceae* і *Cyperaceae* з другої групи рослин, можна стверджувати про переважання цієї категорії екологофункціональних типів плодів серед однодольних.

НАПРЯМИ ЕВОЛЮЦІЇ ПЛОДІВ ОДНОДОЛЬНИХ

Різноманітність плодів у представників однодольних рослин флори України виразно репрезентує середній рівень еволюційного рівня спеціалізації плодів, а саме переважання коробчастих плодів, які є базовим типом синкарпних плодів, і однонасінних плодів, які є вершиною еволюції мономерних апокарпних та синкарпних плодів (Bobrov & Romanov, 2019). Найрізноманітнішим є підклас *Alismatidae*, де спостерігаємо всі морфогенетичні типи плодів, позаяк найбільш спеціалізовані типи плодів – плоди з нижньою зав'яззю й однонасінні плоди, зосереджені у кронічних підкласах *Liliidae* J. H. Schaffn. та *Commelinidae* Takht., що відповідає уявленням про філогенію однодольних (Mosyakin, 2013) і про основні напрями еволюції плодів (Roth, 1977; Bobrov & Romanov, 2019). Різноманітність морфогенетичних типів плодів однодольних є меншою, ніж у дводольних покритонасінних, зокрема,

для плодів однодольних України не описано деякі типи плодів і способів розкриття, число плодолистків зазвичай обмежене трьома у синкарпних плодах.

Факторами збереження найбільш примітивних полімерних плодів у підкласі *Alismatidae* є водний спосіб життя, який сприяє вегетативному розмноженню і сповільнює темпи еволюції, анемо- та гідрофілія, пов'язані зі зменшенням числа насінин у зав'язі (Odintsova, 2022). Поява однонасінних плодів у гідрохорних рослин пов'язана із загальною редуцією квіток і втратою здатності до насінневого розмноження у водних умовах. Крім того, гідрофіти проявляють надзвичайну здатність до вегетативного розмноження, тож лише 10 % нащадків з'являються з насінин (Boedeltje *et al.*, 2004). Цікаво, що однонасінні плоди, ймовірно, виникли у зв'язку з гідрофільною еволюцією у підкласі *Alismatidae* (*Lemna*, *Najas*, *Zostera*), та з анемофільною еволюцією у підкласі *Commelinidae* (*Poaceae*, *Typhaceae*, *Cyperaceae*).

Для однодольних рослин наведено багаторазове конвергентне виникнення соковитих плодів разом зі сітчастим жилкуванням листків у таксонах, які перейшли до затінених умов існування, в нижньому ярусі лісу або у воді (Givnish *et al.*, 2005). Водночас більшість таксонів однодольних, які залишилися пристосованими до відкритих умов росту, проявляють ксероморфні риси, мають сухі плоди та паралельне жилкування листків.

У різних підкласах однодольних рослин флори України бачимо реалізацію двох окремих тенденцій: формування багатонасінних плодів із нижньою зав'яззю й однонасінних плодів із верхньою зав'яззю. Тільки у родині *Hydrocharitaceae* ці тенденції реалізуються одночасно.

З'ясування способів поширення плодів і насінин є актуальною задачею через значне порушення фітоценозів України адвентивними високоінвазійними рослинами, з одного боку, та скорочення ареалів рідкісних видів рослин, з іншого боку. Як приклад поодиноких досліджень в інших країнах, у флорі Нової Зеландії виявлено переважання анемохорних видів рослин (79 %), а також 33 % ендозоохорних, 28 % гідрохорних, 26 % епізоохорних та 8 % балістохорних видів, причому поліхорія є звичайним явищем (Thorsen *et al.*, 2009). На жаль, для того, щоби провести аналогічне дослідження рослин у флорі України, бракує необхідної інформації про способи поширення плодів.

ВИСНОВКИ

Відомості щодо морфоанатомічної структури гінецею і плоду однодольних рослин флори України дали можливість встановити морфогенетичні типи плодів і з'ясувати основні напрями їхньої еволюції. Однак структурний тип гінецею у деяких представників викликає дискусії, що перешкоджає однозначному визначенню типу плоду. Еволюційно-карпологічний аналіз плодів є важливим кроком для подальшого вивчення еволюції окремих клад однодольних та їхнього поширення на території України. Водночас карпоекологічний аналіз обмежений недостатньою кількістю даних про структурні адаптації плодів у видів нашої флори, що гальмує можливість прогнозування змін у поширенні видів рослин.

COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS

Conflict of Interest: The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

Human Rights: This article does not contain any studies with human subjects performed by any of the authors.

Animal studies: All institutional, national and institutional guidelines for the care and use of laboratory animals were followed.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Conceptualization, [A.O.; I.D.]; methodology, [A.O.]; formal analysis, [A.O.; O.F.]; investigation, [A.O.; O.F.]; resources, [A.O.; O.F.; I.D.]; data curation, [I.D.]; writing – original draft preparation, [A.O.]; writing – review and editing, [A.O.; I.D.]; visualization, [A.O.; I.D.]; supervision, [I.D.].

All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

REFERENCES

- Artyushenko, Z. T. (1990). *Atlas po opisatel'noj morfologii vysshih rastenij: Semia* [Atlas of comparative morphology of higher plants: The Seed]. Leningrad: Nauka. (In Russian)
[Google Scholar](#)
- Artyushenko, Z. T., & Fedorov, A. A. (1986). *Atlas po opisatel'noj morfologii vysshih rastenij: Plod* [Atlas of comparative morphology of higher plants: The Fruit]. Leningrad: Nauka. (In Russian)
[Google Scholar](#)
- Bobrov, A. V., Melykyan, A. P., & Romanov, M. S. (2009). *Morfogenez plodov Magnoliophyta* [Morphogenesis of fruits of Magnoliophyta]. Moscow: Librokom. (In Russian)
[Google Scholar](#)
- Bobrov, A. V., & Romanov, M. S. (2019). Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms. *Botany Letters*, 166(3), 366–399. doi:10.1080/23818107.2019.1663448
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Boedeltje, G., Bakker, J. P., Ten Brinke, A., Van Groenendael, J. M., & Soesbergen, M. (2004). Dispersal phenology of hydrochorous plants in relation to discharge, seed release time and buoyancy of seeds: the flood pulse concept supported. *Journal of Ecology*, 92(5), 786–796. doi:10.1111/j.0022-0477.2004.00906.x
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Chen, S.-C., Pahlevani, A. H., Malíková, L., Riina, R., Thomson, F. J., & Giladi, I. (2019). Trade-off or coordination? Correlations between ballochorous and myrmecochorous phases of diplochory. *Functional Ecology*, 33(8), 1469–1479. doi:10.1111/1365-2435.13353
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Costea, M., El Miari, H., Laczkó, L., Fekete, R., Molnár, A. V., Lovas-Kiss, Á., & Green, A. J. (2019). The effect of gut passage by waterbirds on the seed coat and pericarp of diaspores lacking “external flesh”: Evidence for widespread adaptation to endozoochory in angiosperms. *PLoS One*, 14(12), e0226551. doi:10.1371/journal.pone.0226551
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Dirks-Mulder, A., Ahmed, I., uit het Broek, M., Krol, L., Menger, N., Snier, J., van Winzum, A., de Wolf, A., van't Wout, M., Zeegers, J. J., Butôt, R., Heijungs, R., van Heuven, B. J., Kruizinga, J., Langelaan, R., Smets, E. F., Star, W., Bemer, M., & Gravendeel, B. (2019). Morphological and molecular characterization of orchid fruit development. *Frontiers in Plant Science*, 10, 137. doi:10.3389/fpls.2019.00137
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Eames, A. J. (1961). *Morphology of the angiosperms*. New-York, Toronto: McGraw-Hill. doi:10.5962/bhl.title.5986
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Eckardt, Th. (1937). Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung des pseudomonomeren Gynoeceums. *Nova Acta Leopoldina*, 5, 3–112.
[Google Scholar](#)

- Efremov, A. N., Filonenko, A. V., & Sviridenko, B. F. (2015). Anatomy and morphology of reproductive organs of *Stratiotes aloides* L. (Hydrocharitaceae). *Inland Water Biology*, 8(4), 334–344. doi:10.1134/S1995082915040057
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Endress, P. K. (1995). Major evolutionary traits of monocot flowers. In: P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler, C. J. Humphries (Eds.). *Monocotyledons: Systematics and Evolution* (pp. 43–79). Kew: Royal Botanic Gardens.
[Google Scholar](#)
- Fishchuk, O. S., & Odintsova, A. V. (2020). Micromorphology and anatomy of the flowers of *Galanthus nivalis* and *Leucojum vernum* (Amaryllidaceae). *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 28(4), 101–106. doi:10.15421/022071
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Givnish, T. J., Pires, J. C., Graham, S. W., McPherson, M. A., Prince, L. M., Patterson, T. B., Rai, H. S., Roalson, E. H., Evans, T. M., Hahn, W. J., Millam, K. C., Meerow, A. W., Molvray, M., Kores, P. J., O'Brien, H. E., Hall, J. C., Kress, W. J., & Sytsma, K. J. (2005). Repeated evolution of net venation and fleshy fruits among monocots in shaded habitats confirms *a priori* predictions: evidence from an *ndhF* phylogeny. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1571), 1481–1490. doi:10.1098/rspb.2005.3067
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Goldblatt, P., Manning, J. C., & Rudall, P. (1998). Iridaceae. In: K. Kubitzki (Ed.). *Flowering Plants. Monocotyledons* (pp. 295–333). Berlin: Springer. doi:10.1007/978-3-662-03533-7_37
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Igersheim, A., Buzgo, M., & Endress, P. K. (2001). Gynoecium diversity and systematics in basal monocots. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 136(1), 1–65. doi:10.1111/j.1095-8339.2001.tb00555.x
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Iurmanov A. A., Romanov M., & Bobrov A. V. (2021). Fruit morphology and histology of *Zostera asiatica* Miki and *Phyllospadix iwatensis* Makino (Zosteraceae) in connection with comparative carpology of higher Alismatales. *Botany Letters*, 168(4), 570–576. doi:10.1080/23818107.2021.1914157
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Izmestieva, S. V., & Odintsova, A. V. (2010). Comparative gynoecium morphology in *Stratiotes aloides* L. and *Hydrocharis morsus-ranae* L. (Hydrocharitaceae). *Studia Biologica*, 4(1), 115–122. doi:10.30970/sbi.0401.079 (In Ukrainian)
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Kaden, N. N. (1958a). Apokarpiya ginetsiya i ploda zlakov po dannym sravnitelnoy morfologii [Apocarpny of gynoecium and fruit of grasses according to data of comparative morphology]. *Nauchnye Doklady Vysshey Shkoly, Biologicheskije Nauki*, 3, 113–123. (In Russian)
- Kaden, N. N. (1958b). Apokarpiya ginetsiya i ploda zlakov po dannym teratologii [Apocarpny of gynoecium and fruit of grasses according to data of teratology]. *Nauchnye Doklady Vysshey Shkoly, Biologicheskije Nauki*, 4, 111–117. (In Russian)
- Kaden, N. N. (1959). Apokarpiya ginetsiya i ploda zlakov po dannym vaskulyarnoy anatomii i ontogenii [Apocarpny of gynoecium and fruit of grasses according to data of vascular anatomy and ontogeny]. *Nauchnye Doklady Vysshey Shkoly, Biologicheskije Nauki*, 3, 147–159. (In Russian)
[Google Scholar](#)
- Kaden, N. N. (1962). Tipy prodolnogo vskryvaniya plodov [The Types of Longitudinal Dehiscence of Fruits]. *Botanicheskii Zhurnal*, 47, 495–505. (In Russian)
[Google Scholar](#)
- Kaden, N. N. (1965). Tipy plodov rasteniy sredney polosy evropeyskoy chasti SSSR [The fruit types of plants inhabiting the middle zone of the European part of the USSR]. *Botanicheskii Zhurnal*, 50(6), 775–787. (In Russian)
[Google Scholar](#)

- Kaden, N. N. (1971). Semeystvo Juncaginaceae Lindl. [Family Juncaginaceae Lindl. – Arrowgrass family]. In: N. N. Kaden (Ed.). Morphology of fruits and seeds of some weed plants of USSR. *Uchenye zapiski Moskovskogo oblastnogo ped instituta. Botanika*, 292(5), Moscow, 30–32, 73. (In Russian)
- Kirkbride, J. H., Gunn C. R., & Dallwitz M. J. (2006). Family guide for fruits and seeds (accessed August 23, 2022). Retrieved from <https://nt.ars-grin.gov/seedsfruits/keys/frsdfam/index.cfm>
[Google Scholar](#)
- Kubitzki, K., Rudall, P. J., & Chase, M. C. (1998). Systematics and Evolution. In: K. Kubitzki (Ed.). *Flowering Plants. Monocotyledons* (pp. 23–33). Berlin: Springer. doi:10.1007/978-3-662-03533-7_3
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Leinfellner, W. (1950). Der Bauplan des synkarpen Gynözeums. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, 97(3–5), 403–436. doi:10.1007/BF01763317
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Leins, P., & Erbar, C. (2010). *Flower and fruit: Morphology, ontogeny, phylogeny, function and ecology*. Stuttgart: Schweizerbart.
[Google Scholar](#)
- Levina, R. E. (1957). Sposoby rasprostraneniya plodov i semyan [Methods of dispersal of fruits and seeds]. Moscow: Nauka. (In Russian)
[Google Scholar](#)
- Levina, R. E. (1987). *Morfologiya i ekologiya plodov* [Morphology and ecology of fruit]. Leningrad: Nauka. (In Russian)
[Google Scholar](#)
- Meerow, A. W., & Snijman, D. A. (1998). Amaryllidaceae. In: K. Kubitzki (Ed.). *Flowering Plants. Monocotyledons* (pp. 83–110). Berlin: Springer. doi:10.1007/978-3-662-03533-7_11
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Mosyakin, S. L. (2013). Families and orders of angiosperms of the flora of Ukraine: a pragmatic classification and placement in the phylogenetic system. *Ukrainian Botanical Journal*, 70(3), 289–307. doi:10.15407/ukrbotj70.03.289 (In Ukrainian)
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Mosyakin, S. L. & Fedoronchuk, M. M. (1999). *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Kiev: M. G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine.
[Google Scholar](#)
- Odintsova, A. V. (2022). Morphogenesis of fruit as a subject matter for the carpological studies. *Ukrainian Botanical Journal*, 79(3), 169–183. doi:10.15407/ukrbotj79.03.169 (In Ukrainian)
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Odintsova, A., & Fishchuk, O. (2017). The flower morphology in three Convallariaceae species with various attractive traits. *Acta Agrobotanica*, 70(1), 1705–1719. doi:10.5586/aa.1705
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Odintsova, A. V., Fishchuk, O. S., Scrypec, K. I., & Danylyk, I. M. (2021). Systematic treatment of morphological fruit types in plants of the class Liliopsida of the flora of Ukraine. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 12(3), 375–382. doi:10.15421/022151
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- POWO (2022). Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Retrieved from <http://www.plantsoftheworldonline.org> (<https://powo.science.kew.org>). Accessed 11 September 2022.
- Rasmussen, F., Frederikson, S., Johansen, B., Jørgenson, L., & Peterson, P. (2006). Fleshy fruits in liliiflorous monocots. *Aliso: A Journal of Systematic and Floristic Botany*, 22(1), 135–147. doi:10.5642/aliso.20062201.11
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Remizova, M., & Sokoloff, D. (2003). Inflorescence and floral morphology in *Tofieldia* (Tofieldiaceae) compared with Araceae, Acoraceae and Alismatales s.str. *Botanische Jahrbücher Für Systematik, Pflanzengeschichte Und Pflanzengeographie*, 124(3), 255–271. doi:10.1127/0006-8152/2003/0124-0255
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)

- Remizowa, M., Sokoloff, D., & Rudall, P. J. (2006). Evolution of the monocot gynoecium: evidence from comparative morphology and development in *Tofieldia*, *Japonolirion*, *Petrosavia* and *Nartheceum*. *Plant Systematics and Evolution*, 258(3–4), 183–209. doi:10.1007/s00606-005-0397-3
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Remizowa, M. V., Sokoloff, D. D., & Rudall, P. J. (2010). Evolutionary history of the monocot flower. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 97(4), 617–645. doi:10.3417/2009142
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Roth, I. (1977). Fruits of Angiosperms. In: W. Zimmermann, S. Carlquist, P. Ozenda, & H. D. Wulff (Hrsg.). *Handbuch der Pflanzenanatomie*. Spec. Teil. Band 10. Teil 1. Berlin, Stuttgart: Gebrüder Borntraeger.
[Google Scholar](#)
- Rudall, P. J. (2002). Homologies of inferior ovaries and septal nectaries in Monocotyledons. *International Journal of Plant Sciences*, 163(2), 261–276. doi:10.1086/338323
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Rudall, P. J., Stuppy, W., Cunniff, J., Kellogg, E. A., & Briggs, B. G. (2005). Evolution of reproductive structures in grasses (Poaceae) inferred by sister-group comparison with their putative closest living relatives, Ectodiocoleaceae. *American Journal of Botany*, 92(9), 1432–1443. doi:10.3732/ajb.92.9.1432
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Shamrov, I. I. (2010). Osobennosti formirovaniya sinkarpnogo ginetseya u nekotorykh odnodolnykh rasteniy [The peculiarities of syncarpous gynoecium formation in some monocotyledonous plants]. *Botanicheskii Zhurnal*, 95(8), 1041–1070. (In Russian)
[Google Scholar](#)
- Shamrov, I. I. (2014). Stroenie i formirovanie ginetseya u *Hemerocallis citrina* (Hemerocallidaceae) [Structure and formation of gynoecium in *Hemerocallis citrina* (Hemerocallidaceae)]. *Botanicheskii Zhurnal*, 99(2), 159–177. doi:10.1134/S1234567814020025 (In Russian)
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Shivaprakash, K. N., & Bawa, K. S. (2022). The evolution of placentation in flowering plants: a possible role for kin selection. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10. doi:10.3389/fevo.2022.784077
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Skrypec, K., & Odintsova, A. (2020). Morphogenesis of fruits in *Gladiolus imbricatus* and *Iris sibirica* (Iridaceae). *Ukrainian Botanical Journal*, 77(3), 210–224. doi:10.15407/ukrbotj77.03.210 (In Ukrainian)
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Smets, E. F., Ronse Decraene L.-P., Caris, P., & Rudall, P. J. (2000). Floral nectaries in monocotyledons: distribution and evolution. In: K. L. Wilson & D. A. Morrison (Eds.). *Monocots: Systematics and Evolution* (pp. 230–240). Melbourne: CSIRO.
[Google Scholar](#)
- Sokoloff, D. D. (2016). Correlations between gynoecium morphology and ovary position in angiosperm flowers: roles of developmental and terminological constraints. *Biology Bulletin Reviews*, 6(1), 84–95. doi:10.1134/s2079086416010060
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Sokoloff, D. D., Nuraliev, M. S., Oskolski, A. A., & Remizowa, M. V. (2017). Gynoecium evolution in angiosperms: monomery, pseudomonomery, and mixomery. *Moscow University Biological Sciences Bulletin*, 72(3), 97–108. doi:10.3103/s0096392517030105
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Sokoloff, D. D., Remizowa, M. V., Timonin, A. C., Oskolski, A. A., & Nuraliev, M. S. (2018). Types of organ fusion in angiosperm flowers (with examples from Chloranthaceae, Araliaceae and monocots). *Biologia Serbica*, 40(1), 16–46.
[Google Scholar](#)

- Sokoloff, D. D., Fomichev, C. I., Rudall, P. J., Macfarlane, T. D., & Remizowa, M. V. (2022). Evolutionary history of the grass gynoecium. *Journal of Experimental Botany*, 73(14), 4637–4661. doi:10.1093/jxb/erac182
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Spjut, R. W. (1994). *A systematic treatment of fruit types*. New York: Botanical Garden. (Accessed: 22 August 2022). Retrieved from http://www.worldbotanical.com/fruit_types.htm#Classification
[Google Scholar](#)
- Takhtajan, A. L. (1966). *Sistema i filogenija tsvetkovykh rastenij* [Systems and phylogeny of Flowering Plants]. Moscow-Leningrad: Nauka. (In Russian)
[Google Scholar](#)
- Takhtajan, A. (2009). *Flowering Plants*. New York: Springer. doi:10.1007/978-1-4020-9609-9
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Teryokhin, E. S. (1977). *Parazitnye tsvetkovye rastenija: evolutsia ontogeneza i obraza zhisni* [Parasitic flowering plants: evolution of ontogenesis and way of life]. Leningrad: Nauka. (In Russian)
[Google Scholar](#)
- Teryokhin, E. S. (1996). *Semya i semennoe razmnozhenie* [Seed and seed reproduction]. St. Petersburg: Mir i semia. (In Russian)
[Google Scholar](#)
- Thadeo, M., Hampilos, K. E., & Stevenson, D. W. (2015). Anatomy of fleshy fruits in the monocots. *American Journal of Botany*, 102(11), 1757–1779. doi:10.3732/ajb.1500204
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Thorsen, M. J., Dickinson, K. J. M., & Seddon, P. J. (2009). Seed dispersal systems in the New Zealand flora. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 11(4), 285–309. doi:10.1016/j.ppees.2009.06.001
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Van der Pijl, L. (1982). *Principles of dispersal in higher plants*. Berlin: Springer-Verlag. doi:10.1007/978-3-642-87925-8
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Voytenko, V. F. (1989). Geterokarpiya (geterodiasporiya) u pokrytosemennykh rasteniy: analiz ponyatiya, klassifikatsiya, terminologiya [Heterocarpy (heterodiaspory) in angiosperms: concept analysis, classification and terminology]. *Botanicheskii Zhurnal*, 74(3), 281–297. (In Russian)
[Google Scholar](#)
- Watson, L., & Dallwitz, M. J. (1992 onwards). *The families of Flowering Plants: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval* (accessed: 22 August 2022). Retrieved from <https://www.delta-intkey.com/angio/index.htm>
[Google Scholar](#)

EVOLUTIONARY AND ECOLOGICAL ESTIMATION OF FRUIT STRUCTURE IN MONOCOTYLEDONOUS PLANTS OF THE FLORA OF UKRAINE

A. Odintsova¹, O. Fishchuk², I. Danylyk³

¹ Ivan Franko National University of Lviv, 4 Hrushevsky St., Lviv 79005, Ukraine

² Lesya Ukrainka Volyn National University, 13 Volya Avenue, Lutsk 43025, Ukraine

³ Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine, 4 Kozelnytska St., Lviv 79026, Ukraine

Background. Monocot plants in the flora of Ukraine embrace about 1000 species. The members of this group have various fruit types and ways of dissemination. In this

review, the results of the evolutionary-morphological analysis of fruits in monocot plants of the flora of Ukraine and their structural adaptations to dispersal are presented.

Gynoecium structure and morphogenetic fruit types in monocots. The features of the inner gynoecium structure and the relation between gynoecium and fruit structure were analyzed, and the main problems of fruit classification were detected. It was revealed that apocarpous fruits are often polymerous or oligomerous, composed of 3–6 one-seeded fruitlets. The species with inferior ovary often develop capsular fruits. One-seeded fruits represent the most reduced variant of the gynoecium structure and fruit wall anatomy, providing few structural traits for analysis.

Ecological and functional features of fruits in monocots. The characteristics of dehiscent and indehiscent fruits, as well as adaptations to various ways of dispersal: myrmeco-, endozoo-, epizoo-, anemo-, hydro- and autochory are presented. Dehiscent fruits (follicle and capsule) reveal ventral, dorsal or double, dorsoventral dehiscence. One-seeded fruits and fruitlets are often adapted to hydrochory or anemochory.

Trends of evolutionary changes of fruits in monocots. The most diverse fruits are found in low-species taxa of early monocots. Within the monocots, we can observe certain evolutionary trends: incomplete carpel fusion, the occurrence of superior one-seeded fruits and inferior many-seeded fruits. Each of these trends may be evoked by adaptations for pollination in gynoecium at the flowering stage.

Conclusions. The present evolutionary morphological and ecological studies of fruits in monocot plants of the flora of Ukraine are impeded by controversial structural types of the gynoecium in some species and a scarcity of data on ways of dispersal of fruits and seeds. The precise carpological and carpoecological investigations of the monocots are desirable for many plants of the flora of Ukraine.

Keywords: gynoecium, carpel, inferior ovary, fruit wall, adaptation, fruit dehiscence