

А.П. ІЛЬІНСЬКА

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01601, Україна

СПЕКТРИ МОРФОЛОГІЧНИХ ОЗНАК *BRASSICACEAE* s. l.: ВЕГЕТАТИВНІ ОРГАНИ РОСЛИН

Ільїнська А.П. Спектри морфологічних ознак Brassicaceae s. l.: Вегетативні органи рослин. — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(1): 8—18.

Досліджені спектри морфологічних ознак вегетативних органів рослин трьох близькоспоріднених родин: *Capparaceae*, *Cleomaceae* та *Brassicaceae* s. str. або *Brassicaceae* s. l. (альтернативна точка зору). В центрі уваги були такі ознаки: життєві форми, різноманітність трихом, орієнтація стебла, філотаксис і тип листка, край листової пластинки, наявність (відсутність) і форма прилистків, наявність (відсутність) гетерофілії, тривалість вегетації. Для кожної родини визначені найпоширеніші, рідкісні та практично відсутні прояви ознак. У родині *Capparaceae* рідкісними або відсутніми проявами ознак є: метаморфізовані пагони та складні листки (перші), залозисті структури та гетерофілія (другі); в *Cleomaceae*, відповідно, деревна життєва форма, вічнозелені листки, розеткові монокарпічні та плагіотропні пагони (перші), прості волоски та гетерофілія (другі); в *Brassicaceae* s. str., рівнозначно, деревна життєва форма, водні трави, виткі та метаморфізовані пагони, залозисті структури, мутовчасте розташування листків, складні й вічнозелені листки, модифіковані прилистки (перші), багатоклітинні прості волоски (другі). Спектри досліджених морфологічних ознак цих трьох родин частково перекриваються, а найпоширеніші (типові) та рідкісні ознаки не є ідентичними.

Отримані дані уможливили розглянути основні модули морфологічної еволюції вегетативних органів рослин у *Brassicaceae* s. l. і припустити, що інтенсифікація росту й розвитку (неотенія), редукційні процеси (абревіації) та зміна попереднього ходу розвитку (девіації) були результатом адаптації анцесторних типів до сезонно-сухих умов існування в тропіках і субтропіках та до континентального клімату помірної зони (*Brassicaceae* s. str.). Виразні ознаки високої спеціалізації сучасних *Brassicaceae* s. str. свідчать про завоювання цією групою споріднених видів не тільки ксерофільних, а й криофільних біотопів.

Ключові слова: *Capparaceae*, *Cleomaceae*, *Brassicaceae*, *життєві форми*, *вегетативні органи*, *опушення*, *гетерофілія*.

Вступ

Еволюційна систематика базується, як відомо, не тільки на визначенні ступеня спорідненості тих чи інших таксонів методами молекулярної філогенетики і кладистики, а й на врахуванні темпів і модусів морфологічної еволюції окремих груп близьких видів, міри дивергенції та рівня їхньої спеціалізації (Тахтаджян, 1966, 1987). Результати бурхливого розвитку молекулярно-біологічних досліджень показали, що морфологічні критерії є ще недостатньо розробленими для того, щоб їх уповні використовувати для визначення основних напрямів структурних перебудов у тих чи інших таксонах. Це констатувалося на Міжнародному симпозіумі «Deep Morphology. Toward a Renaissance of Morphology in Plant Systematics», який відбувся в Австрії в 2001 р. (Deep morphology, 2003). Отже, розширення, поглиблення та модернізація інформації щодо різноманітності тих чи інших структур у межах таксонів різного рангу, з'ясування загальних тенденцій морфологічної еволюції тих чи тих груп

© А.П. ІЛЬІНСЬКА, 2015

споріднених видів із використанням молекулярно-філогенетичних даних є актуальними питаннями сучасної систематики рослин.

Спорідненість родини *Brassicaceae* Burnett саме із *Capparaceae* Juss. s. l., а не із *Papaveraceae* Juss., уперше констатував D. Lindley (Lindley, 1833). Автор розрізняв ці родини за наявністю (макові) або відсутністю (хрестоцвіті, каперцеві, резедові) ендосперму в насінинах. Пізніше було з'ясовано, що названі родини відзначаються також різним складом хімічних речовин (наприклад, Тахтаджян, 1966; Аветисян, 1981, 1983, 1990). Для хрестоцвітих разом із каперцевими характерні мірозинові клітини, тоді як у макових їх немає. І навпаки — види останньої родини мають алкалоїди, відсутні в перших трьох. Серед *Capparaceae* до хрестоцвітих більше наближаються види підродини *Cleomoideae* Burnett, яку ще в 1834 р. описали як окрему родину (*Cleomaceae* Horan.) (Janichen, 1942; Тахтаджян, 1966).

Результати молекулярних досліджень фактично підтвердили висновки систематиків класичного

напряму щодо існування трьох споріднених груп видів (родин). Новим здобутком цих досліджень було те, що родина *Capparaceae* s. l. виявилася парафілетичною, а види підродини *Cleomoideae* (або *Cleomaceae*) — більше спорідненими із хрестоцвітими (сестринська група останніх), порівняно з каперцевими у вузькому розумінні їхнього обсягу (Judd et al., 1994; Rodman et al., 1993, 1996, 1998; APG, 1998; APG II, 2003; Hall et al., 2002, 2004; Hall, 2008; APG III, 2009; Takhtajan, 2009). Загалом за молекулярно-філогенетичними даними, можливими виявилися три варіанти окреслення обсягу родини *Brassicaceae*: (1) одна родина, до складу якої, окрім хрестоцвітих, належать *Capparaceae* і *Cleomaceae*, тобто ці три родини становлять одну голофілетичну групу (*Brassicaceae* s. l.); (2) дві родини — *Capparaceae*, з одного боку, і *Brassicaceae*, об'єднані з *Cleomaceae*, — з другого; (3) три окремі родини — *Capparaceae* s. str., *Brassicaceae* і *Cleomaceae*. Останнім часом вважають найбільш прийнятним третій варіант, який, окрім високого рівня монофілії, відображає також стабільність ознак і безпосередність ідентифікації рослин (Backlund, Bremer, 1998).

Були спроби порівняльного дослідження молекулярно-філогенетичної спорідненості названих родин, з одного боку, й особливостей їхньої морфологічної структури — з другого. З'ясовано, що тільки окремі макроструктурні особливості рослин можна віднести до еволюційних новацій. Апоморфними ознаками виявилися несправжня перетинка в плодах і чотирицильні тичинки (*Brassicaceae*), плоди без перетинки та складні пальчасті листки з прилистками (*Cleomaceae*), соковиті або м'ясисті плоди без перетинки й без рамки (*Capparaceae*), ниркоподібні насінини з тестою, заглибленою між корінцем та сім'ядолями (*Capparaceae* разом із *Cleomaceae*) (Hall et al., 2002; Iltis et al., 2011).

В обсязі *Brassicaceae* s. str. частину ознак (симетрію квітки, число тичинок, тип листка і тип плоду) окремі автори вважають гомоплазійними. Тобто такими, що в різних групах видів цих родин виникли незалежно (Hall et al., 2002; Franzke et al., 2011). Серед інших морфологічних структур хрестоцвітих виділяють також рідкісні ознаки, походження й інтерпретація яких залишаються ще не визначеними. До останніх належать сім'ядолі, які не відмирають у *Chamira circaeoides* (L. f.) Zahlbr. (Південна Африка), гачкуваті колючки листового походження в *Asperuginoides axillaris* (Boiss. et Hohen.) Rauschert

(Південно-Західна Азія), майже роздільні сім'ядолі у видів роду *Schizopetalon* Sims (Чилі), велика кількість (18—24) тичинок у *Megacarpaea polyandra* Benth. (Гімалаї), опадні стовпчики в *Litwinowia tenuissima* (Pall.) Woronow ex Pavlov (Центральна Азія) і *Neslia paniculata* (L.) Desv. (Східно-Середземноморський за походженням) тощо. Ці ознаки властиві окремим видам політипних родів або види розглядають у складі монотипних родів (Al-Shehbaz, 2010, 2012; Franzke et al., 2011).

Отже, доведена результатами молекулярно-філогенетичних досліджень близька філогенетична спорідненість родин *Capparaceae*, *Brassicaceae* і *Cleomaceae* (або *Brassicaceae* s. l.) дає можливість порівняти спектри морфологічних ознак на рівні родин і визначити основні модули морфологічної еволюції родини *Brassicaceae* як у широкому, так і вузькому розумінні її обсягу, що є метою нашої праці. Ця стаття присвячена аналізу спектрів морфологічних ознак вегетативних органів рослин.

Матеріал дослідження

Порівняльний аналіз морфологічних ознак (наведені в таблиці) вегетативних органів рослин родин *Capparaceae*, *Cleomaceae* і *Brassicaceae* виконаний із використанням літературних даних і матеріалів гербарних колекцій, що зберігаються в гербарії Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України (КИ). Розглянуті також особливості екологічної приуроченості й окремі біологічні властивості видів.

Результати досліджень та їх обговорення

Досліджувані родини різняться загальною чисельністю родового та видового складу. До *Capparaceae* s. str. відносять майже 30 родів і приблизно 650 видів, до *Cleomaceae* — приблизно 17 родів і майже 150 видів, а до *Brassicaceae* — майже 340 родів і понад 3800 видів (Al-Shehbaz, 1984; Zhou et al., 2001; Appel, Al-Shehbaz, 2002; Iltis, 2008a, 2008b; Cornejo, Zhang, Tucker, 2008a, 2008b; Cornejo, 2009; Tucker, 2009, 2010; Tucker, Vanderpool, 2010; Al-Shehbaz, 2010, 2012a, 2012b).

Поширення та екологічна приуроченість. Види *Capparaceae* s. str. пов'язані переважно з теплими поясами Старого і Нового Світу, тропічним й субтропічним, але окремі з них розповсюджені значно ширше, наприклад, ареал *Capparis spinosa* L. s. l. охоплює Середземноморську, Ірано-Туранську та Сахаро-Аравійську флористичні області. Каперцеві

Спектри основних морфологічних ознак вегетативних органів рослин *Brassicaceae* s. l. (*Capparaceae*, *Cleomaceae*, *Brassicaceae* s. str.)*

Родини		
<i>Capparaceae</i>	<i>Cleomaceae</i>	<i>Brassicaceae</i>
<i>Життєві форми</i>		
дерева, куші (прямостоячі, виткі, сланкі)	трави наземні (багаторічні, однорічні; часто високі), куші (ліаноподібні, рідко), напівкуші	трави наземні (багаторічні, малорічні, однорічні) і водні або прибережно-водні (рідко), напівкушки, напівкуші, куші (рідко, <i>Heliophila</i> , <i>Foleyola</i> , <i>Crambe</i>), інколи виткі (зрідка, <i>Cremolobus</i>)
<i>Опушення</i>		
прості волоски: відсутні або наявні; одноклітинні, багатоклітинні; залозисті структури [^] однорядні, зірчасті, лускоподібні або відсутні; колючки: відсутні або розвинені (тільки <i>Atamisquea</i>)	прості волоски: відсутні; залозисті структури: розвинені; багатоклітинні, сидячі або на ніжках; колючки: відсутні або розвинені (<i>Hemiscola</i> , <i>Tarenaya</i>)	прості волоски: відсутні або наявні; одноклітинні; нерозгалужені чи по-різному розгалужені залозисті структури: відсутні або розвинені (рідко); залозки, волоски багатоклітинні чи одноклітинні: <i>Bunias</i> , <i>Parrya</i> , <i>Chorispora</i> , <i>Hesperis</i> , <i>Matthiola</i> , <i>Anchonium</i> , <i>Descurainia</i> та ін. колючки: відсутні або розвинені (зрідка, спорадично; <i>Pilotrichum spinosum</i>)
<i>Стебла</i>		
ортотропні, плагіотропні, виткі, чіпкі; інтенсивно розгалужені (рідко)	ортотропні, плагіотропні (рідко); нерозгалужені або різною мірою розгалужені	прямостоячі, гетеротропні, плагіотропні, виткі (<i>Heliophila</i> , <i>Cremolobus</i>); нерозгалужені або різною мірою розгалужені
<i>Розміщення листків</i>		
чергове, супротивне (рідко)	чергове	звичайно чергове, рідко мутовчасте (<i>Dentaria</i>), супротивне (<i>Dentaria</i> , <i>Lunaria</i>) чи близьке до такого (<i>Cardamine</i> , <i>Draba</i>)
<i>Листки</i>		
прості або складні пальчасті (рідко, <i>Crateva</i> , <i>Ritchiea</i> , <i>Thylachium</i> , <i>Maerua</i>); майже відсутні (рідко, <i>Arophyllum</i> , <i>Capparis aphylla</i>); пластинка суцільна; цілокрая	складні пальчасті (3-, 7- або 11-листочкові) або прості (рідко); пластинка суцільна; по краю зубчаста, дрібнопилчаста	прості або складні (рідко): трійчасті (<i>Cardamine</i> , <i>Dentaria</i>) чи пірчасті; пластинка суцільна або різною мірою роздільна чи розсічена, інколи ліроподібна чи двічі пірчатороздільна; цілокрая або із різнозубреним краєм
<i>Прилистки</i>		
наявні (опадаючі) або відсутні; лускоподібні й дрібні (часто), модифіковані (рідко)	наявні (опадаючі) або відсутні; добре розвинені або дрібні, лускоподібні	відсутні або наявні (модифіковані, дуже рідко)
<i>Гетерофілія</i>		
відсутня	відсутня	дуже поширена
<i>Тривалість вегетації</i>		
вічнозелені або сезоннозелені	сезоннозелені або вічнозелені (тільки <i>Peritoma arborea</i>)	постійнозелені, сезоннозелені, вічнозелені (дуже рідко)

* Авторство таксонів частково наведено в тексті, також його можна знайти в електронному довіднику на Інтернет-сторінці: «The International Plant Names Index» [<http://www.ipni.org/index.html>].

ві мають широку екологічну амплітуду і характерні як для гумідних, так і для аридних екотопів; ростуть у лісах (світлих або темних, широколистяних або бамбукових), на узліссях, у чагарникових заростях, долинах річок, на берегах різних водойм, на відкритих незаліснених інсольованих місцях та на опустелених територіях, а також на вапняках, пісках і піщаниках; піднімаються в гори більш як на 2000 м н. р. м. Серед видів *Capparaceae* багато таких, які пристосовані до інсольованих й аридних екотопів (Bentham, Hooker, 1862; Pax, 1891; Heywood, 1964; Kers, 2003; Zhang, Tucker, 2008b; Cornejo, 2009; Tucker, 2010).

Географічний діапазон родини *Cleomaceae* подібний до такого *Capparaceae*. Клеомові, як і каперецеві, розповсюджені в тропіках і субтропіках Африки, Північної та Південної Америки, Азії й Австралії, але мають більші анклавні в теперішніх регіонах із помірним кліматом, порівняно з каперецевими. Їхня екологічна приуроченість так само відзначається різноманітністю, але все ж значна частина видів характерна для сезонно-посушливих екотопів. Види клеомових ростуть у ялівцевих і дубових лісах, на луках, по берегових обривах, у преріях, на пасовищах, на сухих піщаних обмілинах і дюнах, у заростях пустельних чагарників, в опустелених кам'янистих степах, на різних схилах, часто на засоленних місцях або на субстраті вулканічного походження, а також на узбіччях доріг та на інших антропогенно трансформованих територіях; піднімаються в гори до 1200 м н. р. м. (Bentham, Hooker, 1862; Pax, 1891; Rodman et al., 1996; Kers, 2003; Hall, 2008; Zhang, Tucker, 2008a; Tucker, 2009; Tucker, Vanderpool, 2010; Iltis et al., 2011).

Види *Brassicaceae* поширені в усьому світі (окрім Антарктиди), але більшість із них сконцентрована в Голарктиці. В тропіках вони приурочені переважно до гірських регіонів, а в Південній півкулі найбільше пов'язані з Капським, Австралійським та Неотропічним флористичними царствами. Серед них є рослини, поширені майже на всій земній кулі, як, наприклад, *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. Екологічний спектр хрестоцвітих надзвичайно широкий. Ця родина посідає одне з перших місць за чисельністю видів в арктичній флорі; у високогір'ях хрестоцвіті разом із лишайниками сягають межі рослинного покриву (5700 м н. р. м.); так само характерні вони для лісів, степів, напівпустель і пустель, морських берегів, водних і засоленних місцезростань, різноманітних відсло-

нень; видами *Brassicaceae* багаті також антропогенно трансформовані екотопи (De Candolle, 1821; Bentham, Hooker, 1862; Prantl, 1891; Thellung, 1919; Буш, 1939; Арктическая флора СССР, 1975; Аветисян, 1981, 1983, 1990; Al-Shehbaz, 1984, 2010, 2012a, 2012b; Кондратюк и др., 1985; Котов, 1987; Бурда, 1988; Протопопова, 1991; Ball et al., 1993; Zhou et al., 2001; Appel, Al-Shehbaz, 2002; Дорофеев, 2004). Але в усіх хрестоцвітих є спільна екологічна особливість — тяжіння до відкритих місцезростань.

Життєві форми (див. таблицю). Для родини *Capparaceae* характерні деревні життєві форми: невеликі дерева або кущі, ліани або сланкі ліаноподібні рослини (Bentham, Hooker, 1862; Pax, 1891; Zhang, Tucker, 2008b; Cornejo, 2009; Takhtajan, 2009; Tucker, 2010), як, наприклад, *Capparis herbacea* Willd., що росте на Південному березі Криму та Керченському п-ові. В *Cleomaceae*, навпаки, значну частку становлять трав'яні життєві форми, особливо малорічники, доволі поширені напівдеревні, а деревні (наприклад, *Peritoma arborea* (Nutt. ex Torr. et A. Gray) Iltis) є дуже рідкісними (Bentham, Hooker, 1862; Pax, 1891; Zhang, Tucker, 2008a; Tucker, 2009; Tucker, Vanderpool, 2010). Клеомовим великою мірою властивий поступовий перехід від багаторічних трав до напівкущів, з одного боку, і до однорічних видів — з другого, але облігатні однорічники в родині рідкісні (Kers, 2003). Хоча загалом види, які автори різних флористичних видань відносять до однорічників (факультативних чи облігатних), становлять майже 60 % від їхньої загальної чисельності в родині (Bentham, Hooker, 1862; Pax, 1891; Zhang, Tucker, 2008a; Takhtajan, 2009; Tucker, 2009; Tucker, Vanderpool, 2010). Рослини тільки одного виду, *Cleome oxalidea* F. Muell. (Австралія), належать до розеткових (Pax, 1891; Kers, 2003).

Серед видів *Brassicaceae* переважають трави (майже 62 %), доволі поширені напівдеревні рослини (особливо напівкущики) і малорічники, а типові деревні форми є рідкісними (близько 5 % видів) (Аветисян, 1981; Al-Shehbaz, 1984; Appel, Al-Shehbaz, 2002; Hall et al., 2002). Подібне співвідношення між різними життєвими формами хрестоцвітих спостерігається і у флорі України, де багаторічники становлять 51 % (127 видів), напівдеревні форми — 12 % (30), а однорічники — 37% (94 види). На відміну від клеомових, для цієї родини дуже характерні рослини з напіврозетковими чи розетковими монокарпічними пагонами. У флорі України їх майже 84 % (211 видів).

Отже, в *Brassicaceae* s. l. спостерігається чітка еволюційна тенденція розвитку життєвих форм від деревних (*Capparaceae*) до напівдеревних і трав'яних (сестринські *Cleomaceae* і *Brassicaceae*). Перебіг еволюційного процесу шляхом неотенічних перетворень у двох останніх родин подібний, але в клеомових ювенілізація або еволюційне випадання пізніх стадій онтогенетичного розвитку рослин знаходиться на початковому етапі, тоді як у хрестоцвітих неотенія істотна і дуже розмаїта за ступенем прояву — від напівдеревних форм до однорічників та ефемерів (Тахтаджян, 1964). Яскравий прояв неотенії в останній родині обумовлений, можливо, адаптацією її анcestorних типів до континентального клімату. Отже, можна припустити, що хрестоцвіті — це континентальна лінія розвитку каперцевих.

Опушення (див. таблицю). В усіх трьох родин рослини можуть бути голі або опушені. Каперцевим властиві одноклітинні та багатоклітинні покривні (прості) волоски, залозисті трихоми в них практично відсутні. Серед покривних переважають багатоклітинні, зірчасті на ніжці або лускоподібні. Одноклітинні трихоми видовжені й нерозгалужені. Останні має порівняно невелика кількість видів, що зосереджені в неотропіках і належать до кількох родів, зокрема до *Capparidastrum* (DC.) Hutch., *Monilicarpa* Cornejo et Iltis, *Anisocapparis* Cornejo et Iltis, *Cynophalla* J. Presl (Kers, 2003; Cornejo, Iltis, 2008a, 2008b; Zhang, Tucker, 2008b; Cornejo, 2009; Tucker, 2010). У деяких видів прості волоски можуть бути недовговічними і вкривати тільки молоді органи рослини. В *Capparaceae* спостерігається певна кореляція між типом трихом (одно- і багатоклітинними) і положенням видів у молекулярно-філогенетичних кладограмах (Hall, 2008; Tucker, 2009). Види *Capparis* L. s. l. із простими трихомами сформували окрему велику кладу, що слугувало базисом для відновлення забутих родів, які були підпорядковані *Capparis*, або опису нових таксонів родового рангу (Cornejo, Iltis, 2008a, 2008b; Cornejo, 2009). Заслуговує на увагу той факт, що рослини цих видів можуть бути голі або опушені. Колючки (метаморфізовані пагони) характерні тільки для роду *Atamisquea* Miers (Tucker, 2010). У родині *Cleomaceae* прості (покривні) трихоми практично відсутні, а залозисті структури, навпаки, дуже поширені. Останні доволі різноманітні за своєю будовою, але завжди багатоклітинні. Тільки у видів двох родів (*Hemiscola* Raf., *Tarenaya* Raf.) спосте-

рігаються колючки (емергенці) (Bentham, Hooker, 1862; Pax, 1891; Zhang, Tucker, 2008a; Takhtajan, 2009; Tucker, 2009; Tucker, Vanderpool, 2010).

Опушення хрестоцвітих складається лише з одноклітинних трихом. Щоправда, в окремих групах видів воно комбіноване і сформоване простими волосками та залозистими структурами — одноклітинними (*Descurainia* Webb et Berthel.) або багатоклітинними (*Parrya* R. Br., *Chorispora* R. Br. ex DC., *Hesperis* L., *Matthiola* W.T. Aiton, *Anchonium* DC.) волосками чи залозками (*Bunias* L.). Як і в каперцевих, у деяких видів, наприклад у роді *Ptilotrichum* C.A. Mey., частина пагонів може трансформуватися в колючки (Bentham, Hooker, 1862; Dennert, 1885; Prantl, 1891; Thellung, 1919; Буш, 1939; Dvořák, 1973; Theobald et al., 1979; Аветисян, 1981; Ball et al., 1993; Ancev, Goranova, 1998; Appel, Al-Shehbaz, 2002; Rothmaler, 2002; Khalik, 2005; Al-Shehbaz, 2010, 2012).

Прості одноклітинні волоски хрестоцвітих можуть бути нерозгалуженими або дуже по-різному розгалуженими. Нерозгалужені трихоми властиві зазвичай мезофітам, які ростуть у достатньо зволжених екоотопах. У межах одного й того самого виду форма трихом, їх наявність чи відсутність можуть відрізнити сім'ядолі та дорослі листки. *Meniocus linifolius* DC. має голі сім'ядолі та зірчасто опушені дорослі листки. В роді *Alyssum* L. останні в усіх видів вкриті зірчастими волосками, сім'ядолі в підроді *Odontarrhena* (C.A. Mey.) A.P. Iljinsk. (види флори України) вкриті дуже дрібними простими шипуватими волосками, а в підроді *Alyssum* — асиметрично розгалуженими й зірчастими трихомами (Ильинская, 1987). Неопушені сім'ядолі та перші листки характерні для *Diploaxis tenuifolia* (L.) DC. і *D. muralis* (L.) DC. (Васильченко, 1937, 1965). У *Brassicaceae*, подібно до *Capparaceae*, окремі види також можуть мати недовговічне опушення із простих нерозгалужених волосків, яке властиве тільки молодим, ювенільним, структурам рослин (наприклад, види роду *Cardamine* L. або *Sisymbrium volgense* M. Bieb. ex E. Fourn.).

Різні за формою одноклітинні волоски хрестоцвітих одним із перших класифікував F. Dennert (Dennert, 1885). Він виділив три їхні типи: прості (нерозгалужені), дихотомічні та зірчасті. У подальших дослідженнях було виявлено надзвичайно велике розмаїття їхніх форм, що й дотепер важко піддається класифікуванню (Metcalf, Chalk, 1950; Dvořák, 1973; Theobald et al., 1979; Ancev, Goranova,

1998; Khalik, 2005; Takhtajan, 2009). Наприклад, для хрестоцвітих тільки флори Єгипту К. Khalik навів 12 типів трихом, а М. Beilstein, I. Al-Shehbaz і E. Kellogg для всієї родини загалом — усього чотирьох (Khalik, 2005; Beilstein et al., 2006).

Форму трихом широко застосовують у систематиці хрестоцвітих для відокремлення таксонів різного рівня — родового, секційного чи видового (De Candolle, 1821; Hayek, 1911; Буш, 1939; Janchen, 1942; Арктическая флора СССР, 1975; Аветисян, 1981, 1983, 1990; Котов, 1987; Дорофеев, 2004, та ін.). Але тільки К. Prantl використав різноманітність будови трихом для розподілу хрестоцвітих на триби і підтриби (Prantl, 1891). Він, зокрема, зосередив усі види із залозистими структурами у підтрибі *Hesperidinae* Prantl триби *Hesperideae* Prantl, а до триб *Thelipodieae* Prantl і *Sinapeae* Prantl відніс види із простими або відсутніми волосками. Спостерігається певна залежність у *Brassicaceae* між наявністю залозистих структур і розташуванням видів у молекулярних кладограмах. В останніх більшість видів із залозистим опушенням належать до однієї (третьої) лінії розвитку родини (Beilstein et al., 2006; German, Al-Shehbaz, 2010; Al-Shehbaz, 2012 та ін.).

Слід зауважити, що прості та залозисті трихоматичні утворення мають різні функції і не належать до гомологічних структур рослин (Васильев, 1977; Васильев и др., 1978; Эзау, 1980; Evert, 2007). Якщо розвиток покривних трихом є першою захисною реакцією епідермальної тканини рослин на екстремальні (особливо надмірну інсоляцію і високі або низькі температури) умови існування, то формування секреторних структур пов'язують із специфікою обміну речовин тих чи інших груп рослин. У їхніх клітинах накопичуються, як правило, вторинні продукти метаболізму (ефірні олії), як, наприклад, у видів родини *Cleomaceae* (Рах, 1891; Васильев, 1977; Рощина, Рощина, 2012). Види каперцевих також накопичують у клітинах багатощарової епідерми листків велику кількість вторинних продуктів обміну речовин, але у вигляді дуже рясних кристалів оксалату кальцію (Рах, 1891).

Отже, обидві субтропічно-тропічні родини (*Capparaceae* і *Cleomaceae*) об'єднує і відрізняє від *Brassicaceae* інтенсивний процес метаболізму, внаслідок чого накопичується доволі багато вторинних речовин. У видів хрестоцвітих спорадично і в невеликій кількості можуть спостерігатися кристали оксалату кальцію, а залозисті структури, як зазна-

чалось, характерні для небагатьох видів. Зважаючи на особливості поширення досліджуваних родин, можна припустити, що синтез значної кількості вторинних продуктів обміну речовин обумовлений специфікою клімату тропіків. Родину *Brassicaceae* наближає до *Cleomaceae* наявність залозистих структур, а віддаляє — відсутність в останніх простих, незалозистих, трихоматичних утворень. Каперцеві відокремлюються від обох родин браком залозистих трихом, але мають, як і *Brassicaceae*, прості (незалозисті) волоски. Відрізняє ці дві родини і спосіб досягнення розмаїття форм покривних трихом: у родині *Capparaceae* — це розвиток багатоклітинних зірчастих волосків і лусок, а в хрестоцвітих — зміна форми однієї клітини.

З еволюційного погляду заслуговує на увагу те, що в каперцевих прості одноклітинні волоски завжди нерозгалужені, а в хрестоцвітих такі ж одноклітинні трихоми можуть бути або нерозгалуженими, або різним чином розгалуженими. Мабуть, принаймні у частини видів родини *Brassicaceae*, в процесі еволюції змінився комплекс генів, які контролюють розвиток трихом. Унаслідок цього сталися суттєві відхилення на певних етапах їхнього онтогенезу, що можна визначити як медіальну девіацію (Тахтаджян, 1964). Відповідні зміни відбулися, можливо, і в родині *Cleomaceae*, в результаті чого рослини цієї родини взагалі втратили прості волоски.

У *Brassicaceae* s. l., таким чином, еволюційні зміни в структурі трихом спочатку відбувалися шляхом термінальних абревіацій (багатоклітинні волоски стали одноклітинними), а потім — завдяки медіальній девіації (*Brassicaceae* s. str.). Обидва модули таких морфологічних змін можна вважати початковим етапом рудиментації (Тахтаджян, 1964). У процесі історичного розвитку *Brassicaceae* s. l. відбулося також спрощення будови залозистих структур — від багатоклітинних емергенців і залозок (*Cleomaceae*) до одноклітинних залозистих волосків (*Brassicaceae* s. str.).

Стебло (див. таблицю). Спектр різноманітності будови стебел доволі подібний у досліджуваних групах видів. Відмінності стосуються насамперед кількісного співвідношення їхніх типів. У каперцевих і клеомових переважають прямостоячі рослини, тільки обмаль видів мають сланкі стебла, крім того, в перших доволі поширені виткі чи чіпкі рослини, тоді як у других — вони практично відсутні. У хрестоцвітих стебла прямостоячі, також доволі

поширені різні варіанти плагіотропних, сланких і взагалі приземлених, а виткі або такі, що габітуально наближаються до ліан, характерні лише для двох родів — *Heliophila* Burm. f. ex L. і *Cremolobus* DC. (Al-Shehbaz, 2010, 2012).

Загалом у *Brassicaceae* s. l. простежується чітка тенденція зміни орієнтації стебел від прямостоячих до приземлених і плагіотропних, що, вірогідно, є наслідком пристосування анцесторних типів до умов сезонного континентального клімату, особливо до низьких температур, яке найвиразніше проявляється в *Brassicaceae* s. str.

Розміщення листків (див. таблицю). В усіх трьох родинях типовим є спіральне, найпримітивніше, розташування листків. У каперцевих і хрестоцвітних, окрім того, зрідка спостерігається супротивне або мутовчасте розміщення листків. Якщо супротивне відносять до доволі реверсного, то мутовчасте — стійкіше (Takhtajan, 2009). Дуже вірогідно, що мутовчасте розташування листків — наслідок гальмівних процесів у функціонуванні верхівкової меристеми. Саме так можна пояснити той факт, що в деяких хрестоцвітних (*Cardamine*, *Draba* L.) розміщення листків є тільки близьким до мутовчастого.

Листок (див. таблицю). Видам *Capparaceae* властиві здебільшого прості листки, складні пальчасті (трійчасті) поширені в них значно менше, як, наприклад, у роді *Crateva* L. та в окремих видів *Ritchiea* R. Br. ex G. Don, *Thylachium* Lour., *Maerua* Forssk. У деяких посухостійких видів листки майже зовсім відсутні, а функцію фотосинтезу виконують молоді стебла (приміром, *Apothyllum anomalum* F. Müll., *Capparis aphylla* Roth (Bentham, Hooker, 1862; Pax, 1891; Iltis et al., 2011)). У родині *Cleomaceae* переважають складні пальчасті листки, тоді як прості належать до рідкісних і спостерігаються в дуже небагатьох видів, зокрема в *Mithostylis procumbens* (Jacq.) Raf., *Cleome fimbriata* Vicaqu, *C. scaposa* DC. тощо. Принаймні в деяких видів (наприклад, *Cleome monophylla* L.) прості листки збігаються з однорічним великим життєвим циклом розвитку рослин, що є проявом гетеробатмії. В обох родинях, незалежно від типу листка, їхні пластинки завжди суцільні та цілокраї (*Capparaceae*) або з краєм, по-різному вирізьбленим (*Cleomaceae*) (Bentham, Hooker, 1862; Pax, 1891; Zhang, Tucker, 2008a; Tucker, 2009; Tucker, Vanderpool, 2010).

Тип і форма листка у хрестоцвітних дуже різноманітні. Є в них прості листки із суцільними пластинками і складні (пальчасті або майже пальчасті чи

пірчасті), але більшість із них мають прості листки з вирізаним краєм або з різним чином пірчато-розсіченими пластинками. Отже, види *Brassicaceae* відрізняються від двох інших родин розвитком переважно простих листків із вирізаними різною мірою (від пірчато-лопатових до пірчато-розсічених) пластинками.

У досліджуваних родинях можна простежити взаємозв'язок між різними типами листка й особливостями їхнього індивідуального розвитку. Як відомо, в процесі онтогенезу суцільні листкові пластинки розвиваються в результаті рівномірного функціонування апікальної та маргінальної меристем (Васильев и др., 1978; Эзау, 1980; Evert, 2007). Крайова меристема закладається двома поздовжніми валиками обабіч головної жилки і розростається в ширину, формуючи пластинку. Нерівномірність маргінального росту зумовлює утворення різним чином розсічених простих листків. Отже, форма пластинки листка залежить від розподілу ділянок із найінтенсивнішим маргінальним ростом. Формування складних листків обумовлено нерівномірним апікальним і маргінальним ростом. Складні пірчасті листки утворюються за збереженої функції верхівкової меристеми і порушеної — крайової твірної тканини. Якщо одночасно істотно гальмується функціонування апікальної (утворюється короткий рахіс) і крайової меристем, то складний листок матиме форму пальчастого (Васильев и др., 1978; Эзау, 1980; Evert, 2007).

Отже, можна припустити, що пальчато-складні листки клеомових сформувалися в результаті сильного гальмування як апікального, так і маргінального росту листкового зачатка, а пірчато-розсічені листки хрестоцвітних — унаслідок фрагментарного функціонування лише крайової твірної тканини. Такий процес онтогенезу листків цих родин узгоджується, до певної міри, зі ступенем ксерофілізації та рівнем інсолюваності екоотопів клеомових і хрестоцвітних. Прості листки більшості видів каперцевих, певно, формувалися за рівномірно теплого і достатньо вологого клімату. Від простого листка каперцевих (як вихідного типу) в умовах сезонно-посушливого клімату тропіків і субтропіків (гальмування апікальної та маргінальної меристем) виник, мабуть, складнопальчастий листок клеомових, а в посушливо-континентальному кліматі помірної зони (гальмування переважно маргінальної меристеми) — простий, але різною мірою вирізаний листок хрестоцвітних. Характер розсіченості

останніх міг залежати від ступеня посушливості навколишнього середовища; чим більш аридними були місцезростання, тим сильніше гальмувався маргінальний ріст і в результаті цього формувалися листки із розсіченими пластинками. Опосередкованим доказом такого перебігу онтогенетичного розвитку листків може бути утворення суцільних пластинок у проростків багатьох видів *Brassicaceae* (Васильченко, 1965). Взагалі у хрестоцвітих спектр розмаїття форм листків значно ширший, аніж у двох інших родин, що корелює із набагато більшою їхньою екологічною амплітудою.

Дуже ймовірно, що в процесі еволюції листка *Brassicaceae* s. l. відбувалися відхилення від типового перебігу його онтогенезу, які можна віднести до базальної девіації або архіболії у клеомових і медіальної девіації чи мезоболії (частіше) — у хрестоцвітих (Тахтаджян, 1964).

Прилистки (див. таблицю). В родин *Capparaceae* і *Cleomaceae* прилистки належать до нестійких ознак, які можуть бути розвиненими або відсутніми в рослин одного й того виду (Zhang, Tucker, 2008a, 2008b; Cornejo, 2009; Takhtajan, 2009; Tucker, 2009, 2010; Tucker, Vanderpool, 2010). У хрестоцвітих до них деякі автори відносять дуже дрібні залозки, розташовані при основі черешків або квітконіжок у видів із залозистими структурами (Dvořák, 1973; Al-Shehbaz, 2010, 2012). Подібна трансформація інколи спостерігається і в інших родин. Отже, за характером розвитку і таксономічної поширеності цієї ознаки хрестоцвіті доволі чітко відрізняються від обох споріднених родин. Зауважимо, що проблема примітивності листків із прилисками залишається дискусійною, остаточно ще не визначено, які саме листки мали первинні покритонасінні — з прилисками чи без них (Тахтаджян, 1964).

Гетерофілія (див. таблицю). Різностійкість практично не властива видам родин *Capparaceae* і *Cleomaceae*, хоча незначні відмінності за розміром листків у них існують. Для *Brassicaceae*, навпаки, гетерофілія дуже характерна і неоднаково проявляється в різних видів. Розвиток різних за формою листків на одній і тій самій рослині в цій родині найчастіше спостерігається у видів посушливих екотопів або таких із дуже мінливим зволоженням протягом одного й того ж сезону. В хрестоцвітих за особливостями формової різноманітності листків на одній рослині можна виділити три основні та найхарактерніші прояви гетерофілії. Зокрема, це якісна — як наслідок формування різних за формою

листіків (наприклад, *Rorippa amphibia* (L.) Besser), редуційна — поступове спрощення форми листків і зменшення їхнього розміру в апікальному напрямі (*Sisymbrium altissimum* L., *Barbarea arcuata* (Opiz ex J. Presl et C. Presl) Rchb., *Lepidium perfoliatum* L. та багато інших) і кількісна — зменшення розміру листків за незначної зміни їхньої форми (*Alyssum tortuosum* Waldst. et Kit. ex Willd., *Bunias orientalis* L., *Myagrum perfoliatum* L. та багато інших). Явище гетерофілії обумовлено комплексом чинників, серед яких важливу роль відіграє інтенсифікація темпів розвитку рослини, що уможливило пов'язування її (принаймні в деяких випадках) із неотенією.

Тривалість вегетації (див. таблицю). Переважна більшість каперцевих належить до вічнозелених рослин. Листопадні форми спостерігаються нечасто, здебільшого в роді *Crateva*. В родині *Cleomaceae*, навпаки, вічнозелені рослини є рідкісними (тільки *Peritoma arborea* (Nutt. ex Torr. et A. Gray) Iltis), а листопадні — звичайними. Для *Brassicaceae* найхарактерніші листопадні види або такі, що протягом усього року мають зелені листки, тобто є постійнозеленими за класифікацією W. Rothmaler (2002). У флорі України, наприклад, до постійнозелених належать 93 види (37 %). Типові вічнозелені рослини серед хрестоцвітих майже відсутні.

Отже, в процесі еволюції *Brassicaceae* s. l. відбувся перехід від рослин, які постійно вегетують (*Capparaceae*), до таких із сезонною вегетацією (*Cleomaceae*, *Brassicaceae* s. str.), що обумовлено (як в усіх покритонасінних) адаптацією рослин до сезонно-континентального клімату із посушливим чи холодним періодами.

Висновки

Таким чином, для кожної з трьох близькоспоріднених родин — *Capparaceae*, *Cleomaceae* і *Brassicaceae* s. str. (або *Brassicaceae* s. l.) — характерні широкі спектри морфологічних ознак вегетативних органів рослин, які на рівні родин частково перекриваються. Найпоширеніші (типові) та рідкісні ознаки кожної дослідженої родини не є ідентичними. В *Capparaceae* до рідкісних належать метаморфізовані пагони (колючки) й складні листки, а практично відсутні — залозисті структури та гетерофілія. У *Cleomaceae* рідкісні — це деревні рослини, вічнозелені листки, розеткові монокарпічні та плагіотропні пагони, відсутні — прості волоски й гетерофілія. У *Brassicaceae* s. str. рідкісні: деревні рослини, водні трави, майже виткі, а також метаморфізовані (ко-

лючки) пагони, залозисті структури, мутовчасте чи близьке до такого розміщення листків, складні та вічнозелені листки, модифіковані (дуже дрібні залозки) прилистники, а відсутні — багатоклітинні покривні волоски.

Багато морфологічних ознак вегетативних органів *Brassicaceae* s. str. більшою чи меншою мірою властиві видам двох інших споріднених родин. Водночас для них характерні ознаки, які не спостерігаються в решті досліджуваних родин, але вони властиві не всім видам хрестоцвітих. До останніх належать: наявність водних або прибережно-водних трав, різним чином розгалужені одноклітинні покривні волоски, прості листки із вирізаними різною мірою пластинками, а також гетерофілія.

Досліджені спектри морфологічних ознак вегетативних органів рослин дають змогу окреслити вірогідні напрями морфологічної еволюції *Brassicaceae* s. l. Життєві форми еволюціонували від деревних до напівдеревних і трав'яних багаторічних та однорічних; трави — від наземних до прибережно-водних і водних; пагони рослин — від ортотропних до гетеротропних і плагіотропних, з одного боку, і до чіпких, витких чи сланких — з другого; листки — від вічнозелених до сезоннозелених і від складних до простих та від одноманітних на одній рослині до гетероморфних; листкові пластинки — від простих до різною мірою вирізьблених; волоски — від багатоклітинних до нерозгалужених одноклітинних і розгалужених одноклітинних. Основними факторами еволюційних морфологічних змін вегетативних органів рослин були інтенсифікація росту й розвитку (неотенія), редукційні процеси (абревіації), відхилення від минулого перебігу розвитку (девіації), спричинені пристосуванням до сезонносухих умов тропіків і субтропіків (*Cleomaceae*) та континентального клімату помірної зони (*Brassicaceae* s. str.). В останній родині зафіксовано більше ознак високої спеціалізації, що обумовлено освоєнням не тільки ксерофільних, а й кріофільних біотопів.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Аветисян В.Е. Обзор системы сем. *Brassicaceae* флоры Кавказа // Ботан. журн. — 1990. — 75 (7). — С. 1029—1032.
- Аветисян В.Е. Сем. *Brassicaceae* // Жизнь растений / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. — М.: Просвещение, 1981. — Т. 5(2). — С. 67—74.
- Аветисян В.Е. Система семейства *Brassicaceae* // Ботан. журн. — 1983. — 68 (10). — С. 1297—1305.

- Арктическая флора СССР. Вып. 7 (*Papaveraceae* — *Cruciferae*) / Под ред. А.И. Толмачева. — Л.: Наука, 1975. — 180 с.
- Бурда Р.И. Флора юго-востока Украины, трансформация и охрана: Автореф. дисс. ... д-р биол. наук. — К., 1988. — 41 с.
- Буш Н.А. Сем. Крестоцветные — *Cruciferae* Juss. // Флора СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. — Т. 8. — С. 14—606.
- Васильев А.Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. — Л.: Наука, 1977. — 208 с.
- Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Серебрякова Т.И. Ботаника: Анатомия и морфология растений. — М.: Просвещение, 1978. — 480 с.
- Васильченко И.Т. О филогенетическом значении морфологии прорастания у крестоцветных трибы *Brassicaceae* Наук // Сов. ботан. — 1937. — № 3. — С. 43—54.
- Васильченко И.Т. Определитель высших сорных растений. — Л.: Колос, 1965. — 432 с.
- Дорофеев В.И. Крестоцветные (*Cruciferae* Juss.) Европейской России и Северного Кавказа: Автореф. дисс. ... д-р биол. наук. — СПб., 2004. — 32 с.
- Ильинская А.Ф. Род *Alyssum* L. во флоре Украины: Систематика, эволюция, филогения: Дисс. ... канд. биол. наук. — К., 1987. — 349 с.
- Кондратюк Е.Н., Бурда Р.И., Остапко В.М. Конспект флоры юго-востока Украины: сосудистые растения. — Киев: Наук. думка, 1985. — 272 с.
- Котов М.И. Семейство *Brassicaceae* // Определитель высш. раст. Украины. — Киев: Наук. думка, 1987. — С. 109—129.
- Протопопова В.В. Синантропная флора Украины и пути ее развития. — Киев: Наук. думка, 1991. — 201 с.
- Рощина В.В., Рощина В.Д. Выделительная функция высших растений. — М.: Наука, 2012. — 476 с.
- Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. — М.; Л.: Наука, 1964. — 237 с.
- Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. — М.; Л.: Наука, 1966. — 611 с.
- Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. — Л.: Наука, 1987. — 439 с.
- Эзау К. Анатомия семенных растений / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. — М.: Мир, 1980. — Т. 2. — 558 с.
- Al-Shehbaz I.A. A generic and tribal synopsis of the *Brassicaceae* (*Cruciferae*) // Taxon. — 2012. — 61(5). — P.931—954.
- Al-Shehbaz I.A. and co-workers. *Brassicaceae* Burnett // Flora of North America north of Mexico / FNA Edit. Committee. — N.Y. etc.: Oxford Univ. Press, 2010. — Vol. 7. — P. 224—746 [www.eFloras.org.]
- Al-Shehbaz I.A. The tribes of *Cruciferae* (*Brassicaceae*) in the Southeastern United States // J. Arnold Arboretum. — 1984. — 65(3). — P. 343—373.
- Al-Shehbaz I.A. Neotropical *Brassicaceae* // W. Milliken, B. Klitgard, and A. Baracat (2009 onwards). Neotropikey — Interactive key and information resources for flowering plants of the Neotropics, 2012 / <http://www.kew.org/science/tropamerica/neotropikey/families/Brassicaceae.htm>.

- Ančev M., Goranova V. Trichome morphology of eleven genera of the tribe *Alysseae* (*Brassicaceae*) occurring in Bulgaria // Willdenowia. — 2006. — **36**(1). — P. 193–204.
- Angiosperm Phylogeny Group (APG). An ordinal classification for the families of flowering plants // Ann. Missouri Bot. Gard. — 1998. — **85**(4). — P. 531–553.
- Angiosperm Phylogeny Group II (APG II). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II // Bot. J. Linnean Soc. — 2003. — **141**(4). — P. 399–436.
- Angiosperm Phylogeny Group III (APG III). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III // Bot. J. Linnean Soc. — 2009. — **161**(2). — P. 105–121.
- Appel O., Al-Shehbaz I.A. *Cruciferae* // Families and genera of vascular plants / Ed. K. Kubitzki. — Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 2002. — Vol. 5. — P. 75–174.
- Backlund A., Bremer K. To be or not to be. Principles of classification and monotypic plant families // Taxon. — 1998. — **47**(2). — P. 391–400.
- Ball P.W., Heywood V.H., Akeroyd J.R. *Cruciferae* // Flora Europaea. — Ed. 2 / Eds. T.G. Tutin, N.A. Burges, A.O. Chater et al. — Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1993. — Vol. 1. — P. 313–417.
- Beilstein M.A., Al-Shehbaz I.A., Kellogg E.A. *Brassicaceae* phylogeny and trichome evolution // Amer. J. Bot. — 2006. — **93**(4). — P. 607–619.
- Bentham G., Hooker J. D. Genera plantarum. — London: Reeve et Company, 1862. — Vol. 1. — 454 p.
- Cornejo X., Iltis H.H. The reinstatement of *Capparidastrium* (*Capparaceae*) // Harvard Pap. Bot. — 2008b. — **13**(2). — P. 229–236.
- Cornejo X., Iltis H.H. Two new genera of *Capparaceae*: *Sarcotoxicum* and *Mesocapparis* stat. nov., and the reinstatement of *Neocalyptrocalyx* // Harvard Pap. Bot. — 2008a. — **13**(1). — P. 103–116.
- Cornejo X. Neotropical *Capparaceae* // W. Milliken, B. Klitgard, and A. Baracat (2009 onwards). Neotropikey — Interactive key and information resources for flowering plants of the Neotropics, 2009 / <http://www.kew.org/science/tropamerica/neotropikey/families/Capparaceae.htm>.
- De Candolle A.P. Regni vegetabilis Systema naturale. — Parisii, 1821. — Vol. 2. — 745 p.
- Deep morphology: Toward a renaissance of morphology in plant systematics / Eds. T.F. Stuessy, V. Mayer, E. Hörandl. — Liechtenstein: ARG Gantner Verlag, 2003. — 326 p.
- Dennert E. Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Laubstengels der *Cruciferen* // Botan. Hefte. — 1885. — Heft 1. — S. 83–119.
- Dvořák F. The importance of the indumentum for the investigation of evolutionary relationship in the family *Brassicaceae* // Österr. Bot. Z. — 1973. — **121**(3–4). — P. 155–164.
- Evert R.F. Esau's Plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development. — Hoboken: J. Wiley et Sons. — Ed. 3, 2007. — 601 p.
- Franzke A., Lysák M.A., Al-Shehbaz I.A., Koch M.A., Mummehoff K. Cabbage family affairs: The evolutionary history of *Brassicaceae* // Trend Pl. Sci. — 2011. — **16**(2). — P. 108–116.
- German D.A., Al-Shehbaz I.A. Nomenclatural novelties in miscellaneous Asian *Brassicaceae* (*Cruciferae*) // Nord. J. Bot. — 2010. — **28**(6). — P. 646–651.
- Hall J.C. Systematics of *Capparaceae* and *Cleomaceae*: an evaluation of the generic delimitations of *Capparis* and *Cleome* using plastid DNA sequence data // Botany. — 2008. — **86**(7). — P. 682–696.
- Hall J.C., Iltis H.H., Sytsma K.J. Molecular phylogenetics of core *Brassicales*, placement of orphan genera *Emblingia*, *Forchhammeria*, *Tirania* and character evolution // Syst. Bot. — 2004. — **29**(3). — P. 654–669.
- Hall J.C., Sytsma K.J., Iltis H.H. Phylogeny of *Capparaceae* and *Brassicaceae* based on chloroplast sequence data // Amer. J. Bot. — 2002. — **89**(11). — P. 1826–1842.
- Hayek A. Entwurf eines Cruciferens-Systems auf phylogenetischer Grundlage // Beih. Bot. Zentr. — 1911. — **27**(1). — Heft 2. — S. 127–335.
- Heywood V.H. *Capparidaceae* // Flora Europaea. — Ed. 1. — Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1964. — Vol. 1. — P. 259.
- Iltis H.H., Hall J.C., Cochran T.S., Sytsma K.J. Studies in the *Cleomaceae*. I. On the separate recognition of *Capparaceae*, *Cleomaceae*, and *Brassicaceae* // Ann. Missouri Bot. Gard. — 2011. — **98**(1). — P. 28–36.
- Janchen E. Das System der *Cruciferen* // Österr. Bot. Z. — 1942. — **91**(1). — S. 1–28.
- Judd W.S., Sanders R.W., Donoghue M.J. Angiosperm family pairs: preliminary phylogenetic analyses // Harvard Pap. Bot. — 1994. — **1**(5). — P. 1–51.
- Kers L.E. *Capparaceae* // The families and genera of flowering plants / Eds. K. Kubitzki, C. Bayer. — Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 2003. — Vol. 5. — P. 36–56.
- Khalik K.A. Morphological studies on trichomes of *Brassicaceae* in Egypt and taxonomic significance // Acta Bot. Croat. — 2005. — **64**(1). — P. 57–73.
- Lindley J. Nixus Plantarum. — Londini: Apud Ridgway et Filios, 1833. — 50 p.
- Metcalfe C.R., Chalk L. Anatomy of dicotyledons. — Oxford: Clarendon Press, 1950. — Vol. 1. — 724 p.
- Pax F. *Capparidaceae* // Die natürlichen Pflanzenfamilien. / Eds. A. Engler, K. Prantl. — Leipzig: Engelmann, 1891. — **3**(2). — S. 209–236.
- Prantl K. *Cruciferae* // Die natürlichen Pflanzenfamilien / Eds. A. Engler, K. Prantl. — Leipzig: Engelmann, 1891. — **3**(2). — S. 145–206.
- Rodman J.E., Karol K.G., Price R.A., Sytsma K.J. Molecules, morphology and Dahlgren's expanded order *Capparales* // Syst. Bot. — 1996. — **21**(3). — P. 289–307.
- Rodman J.E., Price R.A., Karol K.G., Conti E., Sytsma K.J., Palmer J.D. Nucleotide sequences of the *rbcL* gene indicate monophyly of mustard oil plants // Ann. Missouri Bot. Gard. — 1993. — **80**(3). — P. 686–699.
- Rodman J.E., Soltis P.S., Soltis D.E., Sytsma K.J. Parallel evolution of glucosinolate biosynthesis inferred from congruent nuclear and plastid gene phylogenies // Amer. J. Bot. — 1998. — **85**(7). — P. 997–1006.
- Rothmaler W. Exkursionsflora von Deutschland. — Berlin: Spektrum Akad. Verlag Heidelberg, 2002. — Bd. 4. — 948 s.
- Takhtajan A.L. Flowering plants. — Springer Science + Business Media, 2009. — 906 p.
- Thellung A. *Cruciferae* / G. Hegi. Illustrierte Flora von Mittel-Europa. — München: J.F. Lehmanns Verlag, 1919. — **4**(1). — 491 S.

- Theobald W.L., Krahulik J.L., Rollins R.C.* Trichome description and classification. I. Anatomy of the dicotyledons. — Ed. 2 / Eds. C.R. Metcalfe, L. Chalk. — Oxford; Cambridge: Clarendon Press, 1979. — P. 40—53.
- Tucker G.C.* *Capparaceae* // Flora of North America north of Mexico / FNA Edit. Committee. — N.Y. etc.: Oxford Univ. Press, 2010. — Vol. 7. — P. 194—198.
- Tucker G.C.* Neotropical *Cleomaceae* // W. Milliken, B. Klitgard, and A. Baracat (2009 onwards). Neotropikey — Interactive key and information resources for flowering plants of the Neotropics, 2009 / <http://www.kew.org/science/tropamerica/neotropikey/families/Cleomaceae.htm>.
- Tucker G.C., Vanderpool S.S.* *Cleomaceae* // Flora of North America north of Mexico / FNA Edit. Committee. — N.Y. etc.: Oxford Univ. Press, 2010. — Vol. 7. — P. 199—223.
- Zhang M., Tucker G.C.* *Capparaceae* // Flora of China / Eds. C.Y. Wu, P.H. Raven, D.Y. Hong. — Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Bot. Gard. Press, 2008b. — Vol. 7. — P. 433—450.
- Zhang M., Tucker G.C.* *Cleomaceae* // Flora of China / Eds. C.Y. Wu, P.H. Raven, D.Y. Hong. — Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Bot. Gard. Press, 2008a. — Vol. 7. — P. 429—432.
- Zhou T.Y., Lu L.L., Yang G., Al-Shehbaz I.A.* *Brassicaceae (Cruciferae)* // Flora of China. Vol. 8. (*Brassicaceae* through *Saxifragaceae*) / Eds. Z.Y. Wu, P.H. Raven. — Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Bot. Gard. Press, 2001. — P. 1—193.

Рекомендуе до друку
Р.І. Бурда

Надійшла 28.01.2015 р.

Ильинская А.Ф. Спектры морфологических признаков *Brassicaceae* s. l.: вегетативные органы растений. — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(1): 8—18.

Институт ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины, г. Киев

Исследованы спектры морфологических признаков вегетативных органов растений трех близкородственных семейств: *Capparaceae*, *Cleomaceae* и *Brassicaceae* s. str. или *Brassicaceae* s. l. (альтернативная точка зрения). В центре внимания были следующие признаки: жизненные формы, разнообразие трихом, ориентация стебля, листорасположение и тип листа, край листовой пластинки, наличие (отсутствие) и форма прилистников, наличие (отсутствие) гетерофиллии и продолжительность вегетации. Для каждого семейства определены наиболее распространенные, редкие и практически отсутствующие состояния признаков. В семействе *Capparaceae* редкими или не представленными состояниями признаков являются: метаморфизированные побеги и сложные листья (первые), железистые структуры и гетерофиллия (вторые); в *Cleomaceae*, соответственно: древесная жизненная форма, вечнозеленые листья, розеточные монокарпические и плагитропные побеги (первые), простые волоски и гетерофиллия (вторые); в *Brassicaceae* s. str., адекватно: древесная жизненная форма, водные травы, вьющиеся и метаморфизированные побеги, железистые структуры, мутовчатое листорасположение, сложные и вечнозеленые листья, модифицированные прилистники

(первые), многоклеточные простые волоски (вторые). Спектры исследованных морфологических признаков этих трех семейств частично перекрываются, а наиболее распространенные (типичные) и редкие признаки не являются идентичными.

Полученные данные позволили рассмотреть основные модулы морфологической эволюции вегетативных органов растений в *Brassicaceae* s. l. и предположить, что интенсификация роста и развития (неотения), редукционные процессы (аббревиации) и изменения прежнего хода развития (девиации) были результатом адаптации анцесторных типов к сезонно-сухим условиям существования в тропиках и субтропиках (*Cleomaceae*) и к континентальному климату умеренной зоны (*Brassicaceae* s. str.). Отчетливые признаки высокой специализации современных *Brassicaceae* s. str. свидетельствуют о завоевании этой группой родственных видов не только ксерофильных, но и криофильных биотопов.

Ключевые слова: *Capparaceae*, *Cleomaceae*, *Brassicaceae*, жизненные формы, вегетативные органы, опушение, гетерофиллия.

Ilyinska A.P. Spectra of morphological features of *Brassicaceae* s. l.: vegetative organs. — Ukr. Bot. J. — 2015. — 72(1): 8—18.

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

The spectra of morphological features for vegetative organs of three closely related families, *Capparaceae*, *Cleomaceae* and *Brassicaceae* s. str. or *Brassicaceae* s. l. (alternative view), were investigated. The following characters were considered: life-forms, diversity of trichomes, stem orientation, phyllotaxis and leaf type, edge of leaf blade, presence/absence and form of stipules, presence/absence of heterophylly, and duration of growing season. For each family, the most common (typical), rare, and not represented features were defined. The rare or not represented characters are as follows: for the family *Capparaceae*, metamorphosed shoots and compound leaves (first), glandular structures and heterophylly (second); for *Cleomaceae*, respectively, tree life-form, evergreen leaves, rosette monocarpic and plagiotropic shoots (first), simple trichomes and heterophylly (second); for *Brassicaceae* s. str., accordingly, tree life-form, herbaceous acautics, metamorphosed and convolved shoots, glandular structures, whorled phyllotaxis, evergreen and compound leaves, modified stipules (first), simple multicellular hairs (second).

The spectra of the studied morphological features of these three families partly overlap, and the most common (typical) and rare characters are not identical. The data obtained allow to consider the principal trends of morphological evolution of vegetative organs in the *Brassicaceae* s. l. It is suggested that intensification of the growth and development (neoteny), reduction process (abbreviation) and changes of the development course (deviation) resulted from adaptation of the ancestral types to seasonally dry environment in the tropics and subtropics (*Cleomaceae*) and to continental climate of the temperate zone (*Brassicaceae* s. str.). Distinct features of high specialization in modern *Brassicaceae* s. str. allow colonization of not only xerophilic but also cryophilic habitats.

Key words: *Capparaceae*, *Cleomaceae*, *Brassicaceae*, life forms, vegetative organs, pubescence, heterophylly.