

А.П. ІЛЬІНСЬКА, Л.М. НИЦЕНКО

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, Київ, МСП-1, 01601, Україна

БУДОВА ЗАРОДКА ВИДІВ РОДИНИ *BRASSICACEAE* ФЛОРИ УКРАЇНИ

Ключові слова: Brassicaceae, зародок, морфологія, систематика, флора України

Особливості будови зародка відіграють важливу роль у систематиці *Brassicaceae* Burnett. Пріоритет дослідження й використання ознак зародка для впорядкування родини належить О.П. Декандоллю (A.P. De Candolle). Він розробив морфологічну класифікацію зародків і застосував її для побудови власної системи. Усе ж першим, хто звернув увагу на відмінність положення корінця в зародку під час проростання насінин, був Й. Гертнер (J. Gaertner). А В. Ейтон (W.T. Aiton) уперше використав цю ознаку для опису родів та видів [2, 8, 12, 16–19, 21, 23–28, 32–36 та ін.].

У кожній насініні представників *Brassicaceae* є один великий зародок, диференційований на корінець і дві сім'ядолі. Характерна особливість зародків видів цієї родини — вміст міозину, клітини з яким наявні в усіх або в окремих його тканинах [18, 19, 32, 36, 37].

Зародок може бути зігнутих (більшість видів) або майже прямим, як у видів роду *Leavenworthia* Torr. [11, 13, 16, 17]. У різних представників родини спостерігаються неоднакове розташування корінця щодо сім'ядоль і відмінна будова та конфігурація останніх. О.П. Декандоль розрізняв два типи зародків: краєкорінцеві (accumbentibus; корінець прилягає до краю обох сім'ядоль) і спинкокорінцеві (incumbentibus; корінець лежить зверху на сім'ядолях і торкається дорзальної поверхні однієї з них) [18, 19]. У межах другого типу автор виокремив чотири підтипи (залежно від форми сім'ядоль) і на основі розробленої класифікації розділив родину на п'ять підродин (subordo): *Pleurorhizeae* DC., *Notorhizeae* DC., *Orthoploceae* DC., *Spirolobeae* DC., *Diplecolobeae* DC.

Типи зародків, описані О.П. Декандолем, використовували й інші автори як характерні таксономічні ознаки родів або надродових таксонів (триб і підтриб), незалежно від того, приймали вони систему О.П. Декандоля чи ні [1–3, 8, 10, 11, 13, 28, 32–36, 38, 39 та ін.]. У результаті подальших широких досліджень значно збагатився обсяг даних щодо будови зародка [1–4, 8, 10, 20, 23, 24–28, 32 та ін.]. Також з'ясовано, що його ознакам (зокрема, розташуванню корінця стосовно сім'ядоль і конфігурації останніх) властива певна морфологічна пластичність, яка припускає неоднозначне трактування їх філогенетичного значення [1, 6, 13, 14]. Крім того, пізніше було встановлено, що будова зародка може варіювати в межах триб, родів або навіть видів, а отже, сформо-

ваний ще О.П. Декандром «авторитет» морфологічних особливостей зародка як стійких діагностичних та цінних філогенетичних ознак, на думку цих авторів, дещо похитнувся [1, 6, 13, 14, 29—31, 38 та ін.].

Мета нашої роботи — дослідити зародки у видів родини *Brassicaceae* флори України, зважаючи на морфологічну пластичність і неоднозначне трактування систематичного та філогенетичного значення їхніх ознак.

Матеріал і методика дослідження

Будова зародка вивчена у 226 видів *Brassicaceae* флори України. Для 119 із них такі дані отримані вперше. Насінини кожного виду досліджені в рослин із трьох різних місцезнаходжень. Їх відбирали із гербаризованих рослин (*KW*) або зібраних у природі, зволожували в чашках Петрі на фільтрувальному папері, а потім виділяли зародки, знімаючи насінну шкірку.

Фотографії виконані за допомогою мікроскопа Prima Star цифровою камерою Canon Cam PS за однакового збільшення.

Результати дослідження та їх обговорення

Узагальнені результати дослідження наведені в таблиці. Як бачимо, для представників *Brassicaceae* флори України характерні спинкокорінцеві, краєкорінцеві та прямокорінцеві зародки. Останні мають лише види роду *Leavenworthia* [11, 13, 16, 17] (рис. 1), описаного 1837 р., тобто вже після видання праць О.П. Декандоля. Можливо, тому прямокорінцеві зародки як окремий, третій, їх тип у класифікації автора відсутні.

Для території України дуже ймовірним є трапляння адвентивного виду *Leavenworthia torulosa* A. Gray. Вперше у Європі його зразки (*sub Cardamine dentata* Schult. var. *uniflora* (Stern. et Hop.) Kotov) зібрав М.І. Котов по р. Оскол у Курській обл. (Росія) неподалік від кордону з Україною [8, 9].

Значній частині досліджених видів *Brassicaceae* властиві спинкокорінцеві зародки з рівними сім'ядолями (рис. 2, *1a*, *1б*). До таких належать види 20 родів (таблиця). В окремих із них спостерігаються незначні відмінності. Так, у *Hesperis matronalis* L. корінець інколи може розміщуватися під кутом до середньої жилки сім'ядольного листка. Для *Neslia paniculata* (L.) Desv. характерні товсті, овальні, з випуклою адаксиальною і майже рівною абаксиальною поверхнями сім'ядолі. Тільки в нижній частині однієї з них є невелика борозенка, в якій розміщується корінець. Попри ці відмінності, О.П. Декандоль відніс їх до рівних (*planae*) [18]. Видовжені й також незначно виїмчасті лише в нижній частині сім'ядольні листки спостерігаються в *Sobolewsia sibirica* (Willd.) P.W. Ball.

Спинкокорінцеві зародки із складеними (кондулікатними) сім'ядолями мають види частини родів, які більшою чи меншою мірою споріднені з *Brassica* L. (таблиця). Більшість авторів об'єднують їх у трибу *Brassicaceae*. Сім'ядолі в таких зарод-



Рис. 1. Прямий зародок із рівними сім'ядолями, *Leavenworthia* sp. (за Gray, 1848)

ках широкі, зверху виїмчасті, вздовж складені, майже повністю охоплюють корінець, розміщений у борозенці, яка утворена внаслідок їх складання (рис. 2, *1в, 1г*). Аналіз наведених літературних даних засвідчив, що сім'ядолі видів інших родів — *Diploaxis* DC., *Kibera* Adans., *Myagrum* L., *Isatis* L., *Goldbachia* DC., *Conringia* Heist. ex Fabr. (*C. orientalis* (L.) C. Presl та *C. austriaca* (Jacq.) Sweet) одні автори визначали як кондуплікатні, інші — як рівні. За нашими відомостями, у видів *Diploaxis* вони видовжені, на верхівці тупуваті або ледве виїмчасті й не стільки складені вздовж, скільки жолобчасті. Подібні сім'ядолі властиві також дослідженому нами виду *Kibera gallica* (Willd.) V.I. Dorof., іншим видам цього роду [5] і *Myagrum perfoliatum* L. В останнього вони овальні, на верхівці заокруглені й глибокожолобчасті. Такі самі за формою сім'ядольні листки мають види *Isatis*. Отже, сім'ядолі цих представників родини *Brassicaceae* не відповідають кондуплікатним. Ми виділяємо їх в окрему групу жолобчастих (таблиця; рис. 2, *1д*). У *Goldbachia laevigata* (M. Vieb.) DC. спостерігається досить довгий і дещо зігнутий на верхівці корінець, потовщені та різною мірою жолобчасті (одна більше, інша — менше) сім'ядолі. Їх ми відносимо до окремої групи різножолобчастих (таблиця, рис. 2, *1е*).

Своєрідну будову зародка мають представники *Subularia* L., *Bunias* L. та *Calepina* Adans. (рис. 2, *1є, 1ж, 1з*). Для *S. aquatica* L. характерні двічі складені сім'ядолі, у видів другого роду вони спіральні закручені (відповідно *biplicatis* та *spiralibus* за О.П. Декандром), а в *C. irregularis* (Asso) Thell. у незрілих насінинах — пласкі, округлі й разом із корінцем утворюють дугоподібний зародок, а в достиглих — кожна сім'ядоля згорнена так, що краї лише однієї із них (нижньої) охоплюють корінець, а друга — згорнена і розташована під корінцем. На таку їх незвичайну форму звернув увагу ще О.П. Декандоль (але визначав як напівдуплікатні), і на цій підставі зближував рід *Calepina* з родом *Crambe* [18, 19]. Деякі сучасні автори не відрізняють їх від кондуплікатних [36]. Зважаючи на рідкісність такої конфігурації сім'ядоль, ми відносимо їх до окремої групи згорнених сім'ядоль.

Неоднакові взаєморозміщення корінця і сім'ядоль та форма останніх спостерігаються в роді *Lepidium* L. Якщо для більшості його видів характерні спинкокорінцеві зародки з рівними сім'ядолями, то в *L. sativum* L. вони розсічені [4] (рис. 2, *1і, 1у*), а в *L. virginicum* L. — торкаються своїми краями корінця, тобто краєкорінцеві (таблиця). Розсічені сім'ядолі — рідкісне явище в родині *Brassicaceae*. Крім *L. sativum*, вони властиві лише видам південноамериканського *Schizopetalum* Sims. [32].

Рис. 2 (кольорова вклейка). Спинкокорінцевий та краєкорінцевий зародки видів *Brassicaceae*: 1 — спинкокорінцевий (*а, б* — сім'ядолі рівні, *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik.; *в* — складені (кондуплікатні), *Brassica napus* L.; *г* — розгорнена сім'ядоля того самого виду; *д* — жолобчасті, *Conringia austriaca* Sweet; *е* — різножолобчасті, *Goldbachia laevigata* DC.; *є* — спіральні закручені, *Bunias orientalis* L.; *ж* — двічі складені, *Subularia aquatica* L.; *з* — згорнені, *Calepina irregularis* Thell.; *и, у* — фрагменти розсічених сім'ядоль *Lepidium sativum* L.; 2 — краєкорінцевий (*а* — сім'ядолі рівні, *Cardamine pratensis* L.; *б* — листкоподібні, *Lunaria rediviva* L.; *в* — фрагмент зародка *Cakile euxina* Pobed. із випуклими сім'ядолями; *г* — краєкорінцевий і кососпинкокорінцевий зародки *Turritis glabra* L.)

Досить мінлива форма сім'ядоль у представників роду *Conringia*. Аналіз літературних даних і результати нашого дослідження показали, що в *C. orientalis* (L.) C. Presl, *C. austriaca* (Jacq.) Sweet та *C. planisiliqua* Fisch. et C.A. Mey. вони більшою чи меншою мірою жолобчасті, отже, відповідають тим, котрі ми відносимо до групи жолобчастих [7]. У зрілих насінинах *C. clavata* Boiss. зародок кососпинкокорінцевий (корінець розташований не вздовж середньої жилки, а по діагоналі сім'ядольного листка), а в недозрілих — майже краєкорінцевий. Ще О.Е. Schulz помітив мінливе розміщення корінця стосовно сім'ядоль у цього виду й тому зближував його із *C. persica* Boiss., зародок якого визначав як краєкорінцевий [34]. Пізніше для останнього виду вказували спинкокорінцевий зародок із рівними сім'ядолями [25, 32, 35].

Результати нашого дослідження засвідчили, що у видів із краєкорінцевими зародками форма сім'ядоль більш одноманітна, ніж у таких із розташуванням корінця на «спинці» однієї з них. Спинкокорінцеві зародки з рівними сім'ядолями властиві представникам 35 родів *Brassicaceae* флори України (таблиця; рис. 2, 2а). У небагатьох видів спостерігаються сім'ядольні листки, які незначно або різко відмінні від рівних. Так, у *Matthiola* W.T. Aiton, *Clausia* Korn.-Trotzky та *Chorispora* R. Вг. ex DC. вони дещо видовжені й ледь потовщені. Представники *Lunaria* L. (єдиний рід триби *Lunarieae* (Hayek) O.E. Schulz) мають досить своєрідний за будовою краєкорінцевий зародок із пласкими, тонкими, великими овальними або майже круглими сім'ядолями, які деякі автори визначали як листкоподібні [16]. Ми відносимо їх до окремої групи — листкоподібних сім'ядоль (таблиця, рис. 2, 2б).

Своєрідна будова зародка характерна (за нашим дослідженням) для *Cakile euxina* Pobed.: корінець розташований між видовженими і потовщеними, й внаслідок цього випуклими, сім'ядолями, а не торкається їхніх країв, як це характерно для краєкорінцевих зародків більшості видів. Сім'ядолі цього виду ми виділяємо в окрему групу випуклих (рис. 2, 2в).

На основі результатів нашого дослідження можна простежити ще одну специфічність будови, головним чином краєкорінцевих зародків *Brassicaceae*, що виразно проявляється у *Nasturtium officinale* W.T. Aiton. В останнього формуються неоднакові за розміром сім'ядолі, через що корінець разом із меншою сім'ядолею розташований на більшій. Такий зародок одні автори визначали як краєкорінцевий, інші — як кососпинкокорінцевий [27, 38]. Різні за розміром сім'ядолі (поряд із однаковими) ми спостерігали також у видів родів *Rorippa* (дуже чітко — в *R. amphibia* (L.) Bess. та *R. palustris* (L.) Bess.), *Barbarea*, *Arabidopsis* (DC.) Heynh., *Armoracia* та ін. Звичайно, причини такого явища можуть бути різні — самозапилення, гібридизаційні процеси (особливо характерні для видів *Rorippa*), щільне розташування насінин у плодах, але привертає увагу той факт, що всі ці види ростуть в умовах достатнього або навіть надмірного зволоження.

Ще одна особливість зародків *Brassicaceae* — зміна орієнтації корінця щодо середньої жилки сім'ядольного листка, яка веде до формування проміжних, кососпинкокорінцевих, зародків. Дуже рідкісні випадки (принаймні серед ви-

дів флори України), коли в насінинах того чи іншого виду розвиваються зародки лише з косим розташуванням корінця. Як підтвердило наше дослідження, значно частіше вони трапляються разом з одним із основних їхніх типів. Так, у багатьох видів *Erysimum* L. такі зародки спостерігаються сукупно зі спинкокорінцевими, а в *Cheiranthus cheiri* L. — поряд із краєкорінцевими (за нашими даними, в одному й тому ж плоді). Хоча для останнього виду в літературі наводять дещо суперечливі відомості [27, 36]. Поєднання в одному плоді косо-спинкокорінцевих і краєкорінцевих зародків характерне також для *Turritis glabra* L., *Arabis alpine* L., видів роду *Barbarea*, окремих представників *Rorippa*, *Nasturtium*, *Armoracia*, *Strigosella* тощо (рис. 2, 2г).

Розташування корінця під кутом до середньої жилки сім'ядоль обумовлене, мабуть, різними чинниками. Досить часто такі зародки спостерігаються у разі дуже щільного розміщення насінин у плоді, яке особливо характерне для видів із виразною схильністю до самозапилення. Тоді насінини мають неправильну форму й чітко

Розподіл представників *Brassicaceae* флори України за будовою зародка та сім'ядоль

Зародок	Сім'ядолі	Таксон
Прямкорінцевий	Рівні	<i>Leavenworthia</i>
Спинкокорінцевий	Рівні	<i>Alliaria</i> , <i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh., <i>Cardaria</i> , <i>Capsella</i> , <i>Conringia</i> (<i>C. clavata</i> Boiss.), <i>Coronopus</i> , <i>Descurainia</i> , <i>Erysimum</i> , <i>Hesperidium</i> , <i>Hesperis</i> , <i>Hymenolobus</i> , <i>Lepidium</i> , <i>Neotorularia</i> , <i>Neslia</i> , <i>Pseudoarabidopsis</i> , <i>Sisymbrium</i> , <i>Sobolewska</i> , <i>Strigosella</i> , <i>Syrenia</i> , <i>Velarum</i>
	Складені	<i>Brassica</i> , <i>Crambe</i> , <i>Erucastrum</i> , <i>Eruca</i> , <i>Hirschfeldia</i> , <i>Raphanus</i> , <i>Rapistrum</i> , <i>Sinapis</i>
	Жолобчасті	<i>Conringia</i> (<i>C. orientalis</i> (L.) Dumort., <i>C. austriaca</i> (Jacq.) Sweet), <i>Diploxixis</i> , <i>Isatis</i> , <i>Kibera</i> , <i>Myagrum</i>
	Різножолобчасті	<i>Goldbachia</i>
	Спірально закручені	<i>Bunias</i>
	Двічі складені	<i>Subularia</i>
	Згорнені	<i>Calepina</i>
	Розсічені	<i>Lepidium sativum</i> L.
Краєкорінцевий	Рівні	<i>Arabis</i> , <i>Arabidopsis</i> (p. p.), <i>Alyssum</i> , <i>Armoracia</i> , <i>Aurinia</i> , <i>Barbarea</i> , <i>Berteroa</i> , <i>Biscutella</i> , <i>Cardamine</i> , <i>Catolobus</i> , <i>Cheiranthus</i> , <i>Chorispora</i> , <i>Clausia</i> , <i>Clypeola</i> , <i>Cochlearia</i> , <i>Dentaria</i> , <i>Draba</i> , <i>Erophila</i> , <i>Euclidium</i> , <i>Hornungia</i> , <i>Iberis</i> , <i>Lepidium virginicum</i> L., <i>Lobularia</i> , <i>Matthiola</i> , <i>Meniocus</i> , <i>Microthlaspi</i> , <i>Nasturtium</i> , <i>Noccaea</i> , <i>Pseudoturritis</i> , <i>Rorippa</i> , <i>Syrenia</i> , <i>Schivereckia</i> , <i>Thlaspi</i> , <i>Teesdalia</i> , <i>Turritis</i>
	Листкоподібні	<i>Lunaria</i>
	Випуклі	<i>Cakile</i>

різнятися за розміром. У дуже невеликій кількості видів (серед досліджених) взаєморозташування корінця й сім'ядоль може змінюватися в процесі онтогенезу зародка. Так, у *Euclidium syriacum* (L.) W.T. Aiton у незрілих насінинах зародок спинкокорінцевий, а в достиглих — кососпинкокорінцевий або краєкорінцевий [25, 27, 36]. Таке явище характерне також, як уже зазначалося, для деяких видів роду *Conringia*.

Отже, зародки представників родини *Brassicaceae* флори України за особливостями взаєморозташування корінця й сім'ядоль належать до трьох типів — спинкокорінцевих, краєкорінцевих і прямокорінцевих. Залежно від конфігурації сім'ядоль у межах перших двох типів ми виділяємо 11 підтипів (рис. 3). Серед досліджених видів найпоширеніший рівносім'ядольний підтип, до якого належать краєкорінцеві зародки 35 родів і спинкокорінцеві — 20. Більша кількість підтипів (вісім) характерна для спинкокорінцевих зародків, порівняно із краєкорінцевими, яких тільки три (рис. 3). *Leavenwothia torulosa* має прямокорінцевий рівносім'ядольний зародок.

Можна припустити, що кількість підтипів зародка *Brassicaceae* може зрости у процесі дослідження представників родини з інших регіонів.

Діагностична та філогенетична цінність ознак зародка. Зазвичай, в межах одного й того ж роду види за будовою зародка дуже подібні між собою. Відхилення від такої закономірності спостерігаються досить рідко. Серед *Brassicaceae* флори України є всього кілька родів, представники яких різняться за особливостями розташування корінця стосовно сім'ядоль. Так, для видів роду *Lepidium* характерний спинкокорінцевий зародок із рівними сім'ядолями. Виняток становлять два з них: *L. sativum* L., сім'ядольні листки якого розсічені, а не суцільні, як в інших видів, та *L. virginicum*, котрий має краєкорінцевий зародок. Зазначимо, що останній природно росте в Північній Америці, а в Україні належить до інвазійних.

Для *Cheiranthus cheiri* L. характерний краєкорінцевий зародок, тоді як видам роду *Erysimum* L., до складу якого його часто відносять, властиві спинкокорінцеві або кососпинкокорінцеві зародки. Більшість видів *Cardamine* мають краєкорінцеві зародки й лише окремі — спинкокорінцеві (у флорі України відсутні). Серед представників роду *Arabidopsis* (DC.) Heynh. (sensu Al-Shehbaz et al. [15, 30, 31 та ін.]) останній спостерігається тільки у *A. thaliana* (L.) Heynh. [39].

Отже, тип зародка та форму сім'ядоль лише для окремих видів можна використовувати як видові діагностичні ознаки. Здебільшого вони належать до стійких родових відмінностей.

Аналіз отриманих даних показав, що спостерігається цікава, на наш погляд, тенденція: зазвичай рівні сім'ядольні листки властиві представникам багатовидових і широкоареальних родів, а для видів монотипних або оліготипних — характерні сім'ядолі іншої конфігурації. Останні часто займають ізольоване систематичне положення в родині — їх відносять до окремих триб або підтриб, наприклад, *Subularia* — до *Subularieae* DC., *Lunaria* — до *Lunarieae* (Hayek) O.E. Schulz, *Calepina* — до *Calepineae* Hagan., *Bunias* — до *Buniadeae* DC. тощо. Відокремлене положення у системі *Brassicaceae* двох останніх родів (у складі однойменних триб) підтверджене результатами молекулярно-біологічних до-

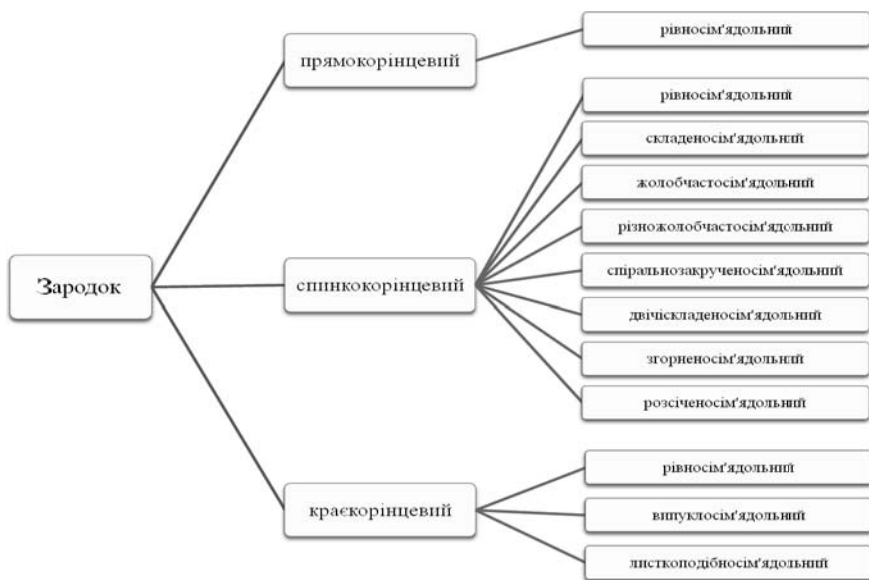


Рис. 3. Класифікація зародків (типи та підтипи) видів *Brassicaceae* флори України

сліджень [22, 29, 38 та ін.]. Зауважимо, що за даними цих досліджень, до триби *Calepineae* віднесено і рід *Goldbachia*, зародок якого подібний до такого *Calepina* тим, що також має різні за формою сім'ядолі. Крім того, на основі цих досліджень від триби *Brassicaceae* відокремлена триба *Conrigieae* D. German et Al-Shehbaz., до якої віднесено *Conringia* та кілька інших родів [22]. Місце у системі родини таких родів, як *Lunaria* та *Subularia* (також мають специфічні за формою сім'ядолі), за результатами аналогічних досліджень визначити ще не вдалося [39]. У класичних системах їх, як уже підкреслювалося, часто відносять до окремих триб. Заслуговує на увагу і той факт, що за результатами молекулярно-біологічних досліджень усі роди (*Nasturtium*, *Rorippa*, *Barbarea*, *Armoracia* та ін.), у представників яких одна з рівних сім'ядоль може бути недорозвиненою, також об'єднують в одну трибу — *Cardamineae*. До цієї ж триби відносять і подібний за екологією рід *Leavenworthia*, види якого мають прямокорінцевий зародок.

Розвиток кососпиннокорінцевих зародків, поряд із крає- або спиннокорінцевими, у плодах із дуже щільним розташуванням неправильних за формою насінин, дає змогу припустити, що коса стосовно середньої жилки сім'ядоль орієнтація корінця може обумовлюватися механічним чинником. У цьому сенсі привертає увагу той факт, що різна конфігурація сім'ядоль спостерігається у видів із дуже твердими й часто нерозкривними плодами, як, наприклад, у родах *Bunias*, *Calepina*, *Myagrum*, *Crambe* тощо.

Ми припускаємо, що анцесторні типи *Brassicaceae* мали саме спиннокорінцевий зародок. На користь цього свідчать зміна в процесі онтогенезу насінини орієнтації корінця щодо сім'ядоль від спиннокорінцевого до краєкорінцевого, як це наявне, наприклад, у *Euclidium syriacum* (L.) W.T. Aiton, а та-

кож більша різноманітність будови сім'ядоль у таких зародках порівняно із краєкорінцевими.

Висновки

У результаті проведеного дослідження встановлено, що зародки 226 видів *Brassicaceae* флори України за орієнтацією корінця стосовно сім'ядоль та особливостями будови останніх належать до трьох типів і 11 підтипів, зокрема: прямокорінцевих, спинкокорінцевих (підтипи: рівно-, складено-, жолобчасто-, різножолобчасто-, спірально-, двічіскладено-, згорнено-, розсіченосім'ядольний) та краєкорінцевих (підтипи: рівно-, листкоподібно- та випуклосім'ядольний).

З'ясовано, що серед представників *Brassicaceae* флори України види найбільшої кількості родів мають рівносім'ядольні краєкорінцеві (35) та рівносім'ядольні спинкокорінцеві (20) зародки. Незначному числу видів, які входять до складу небагатьох родів, притаманні зародки інших типів і підтипів.

Тип зародка та конфігурація сім'ядоль належать, як правило, до діагностичних ознак родів, триб і підтриб. Тільки в деяких родах окремі види можуть відрізнятися від інших за цими особливостями. До таких у флорі України належать *Lepidium virginicum*, *L. sativum*, *Conringia clavata*.

Отримані дані дають підстави припустити, що анцесторні типи *Brassicaceae* мали, мабуть, спинкокорінцеві зародки.

1. Аветисян В.Е. Система семейства *Brassicaceae* // Ботан. журн. — 1983. — **68**, № 10. — С. 1297—1305.
2. Буш Н.А. Сем. *Cruciferae* Juss. // Флора Сибири и Дальн. Востока. — Петроград: 1-я госуд. типография, 1919. — Вып. 3. — С. 177—384.
3. Буш Н.А. Сем. *Cruciferae* Juss. // Флора СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. — **8**. — С. 14—606.
4. Васильченко И.Т. Определитель всходов сорных растений. — Л.: Колос, 1964. — 432 с.
5. Дорофеев В.И. Обзор рода *Kibera* Adans. (*Moricandiinae*, *Brassicaceae*, *Cruciferae*) // Новости сист. высш. раст. — 2003. — **35**. — С. 109—114.
6. Дорофеев В.И. Крестоцветные (*Cruciferae* Juss.) Европейской России и Северного Кавказа: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — СПб., 2004. — 32 с.
7. Льїнська А.П. Таксономічний аналіз роду *Conringia* Heist. ex Fabr. (*Brassicaceae*) // Укр. ботан. журн. — 2009. — **66**, № 2. — С. 149—161.
8. Котов М.И. Родина *Cruciferae* Juss. // Флора УРСР. — К.: Вид-во АН УРСР, 1953. — **5**. — С. 203—429.
9. Котов М.И. Новый американский род и вид *Leavenworthia torulosa* A. Gray (*Brassicaceae*) СССР // Ботан. журн. — 1975. — **60**, № 8. — С. 1187—1188.
10. Котов М.И. Семейство *Brassicaceae* Burnett // Флора европ. части СССР. — Л.: Наука, 1979. — **4**. — С. 30—148.
11. Abrams L., Ferris R.S. Mustard Family // An illustrated flora of the Pacific States: Washington, Oregon, and California / Stanford: Stanford Univ. Press. — 1974. — **2**. — P. 237—321.
12. Aiton W.T. Hortus Kewensis; or, a catalogue of the plants cultivated in the Royal Botanic Garden at Kew. — London, 1812. — 2 ed. — **4**. — 566 p.
13. Al-Shehbaz I.A. et al. *Brassicaceae* Burnett // Flora of North America north of Mexico / Ed. by Flora of North America Editorial Committee. — New York: Oxford Univ. Press, 2010. — Vol. 7. — P. 224—746 (www.eFloras.org).
14. Al-Shehbaz I.A., Beilstein M.A., Kellogg E.A. Systematics and phylogeny of the *Brassicaceae* (*Cruciferae*): an overview // Pl. Syst. Evol. — 2006. — **259**. — P. 89—120.

15. *Al-Shehbaz I.A., O'Kane S.L.J.* Taxonomy and phylogeny of *Arabidopsis* (*Brassicaceae*) // The Arabidopsis Book (ed. C.R. Somerville, E.M. Meyerowitz). Rockville, MD: American Society of Plant Biologists 2002. www.aspb.org/publications/arabidopsis/.
16. *Bentham G., Hooker J.D.* *Cruciferae* // Genera plantarum. — London. — 1862. — **1**. — P. 57—102.
17. *Britton N., Brown A.* An Illustrated flora of the Northern United States, Canada and the British possessions. — New York, 1913. — 2 ed. — **2**. — 748 p.
18. *De Candolle A.P.* Regni vegetabilis Systema naturale. — Parisiis, 1821. — **2**. — 745 p.
19. *De Candolle A.P.* Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. — Parisiis, 1824. — P. 1. — 748 p.
20. *Dudley T.R.* Synopsis of the genus *Aurinia* in Turkey // J. Arnold Arboretum. — 1964. — **45**. — P. 390—400.
21. *Gaertner J.* De fructibus et seminibus plantarum. — Tubingae, 1791. — **2**. — 520 p. + 153 tab.
22. *German D.A., Al-Shehbaz I.A.* Five additional tribes (*Aphragmeae, Biscutelleae, Calepineae, Conringieae,* and *Erysimeae*) in the *Brassicaceae* (*Cruciferae*) // Harvard Pap. Botany. — 2008. — **13**. — P. 165—170.
23. *Hayek A.* Entwurf eines Cruciferens-Systems auf phylogenetischer Grundlage // Beih. Bot. Centr. — 1911. — **27**. — Abt. 1. — H. 2. — S. 127—335.
24. *Hedge I.* *Cruciferae* // Flora Iranica / K.H. Rechinger (ed.). — Graz-Austria, 1968. — № 57. — 372 p.
25. *Hedge I.* *Cruciferae* // Flora of Turkey / Davis P.H. — Edinburgh: University Press, 1965. — **1**. — P. 248—495.
26. *Hegi G.* Illustrierte Flora von Mittel-Europa. — München: J.F. Lehmanns Verlag, 1919. — Bd. IV, Teil 1. — 491 S.
27. *Hegi G.* Illustrierte Flora von Mittel-Europa. — Berlin; Hamburg: Parey, 1986. — 3 Aufl. /Hrsg. u. bearb. von W. Schultze-Motel. — Bd. IV, Teil 1. — 598 s.
28. *Janchen E.* Das System der *Cruciferen* // Österr. Bot. Zeitschr. — 1942. — **91**. — H. 1. — S. 1—28.
29. *Koch M., Al-Shehbaz I.A.* Molecular systematics and evolution // Gupta S. (ed). Biology and breeding of crucifers. — Boca Raton: CRC, 2009. — P. 1—18.
30. *O'Kane S.L., Al-Shehbaz I.A.* A Synopsis of *Arabidopsis* (*Brassicaceae*) // Novon. — 1997. — **7**. — P. 323—327.
31. *O'Kane S.L., Al-Shehbaz I.A.* Phylogenetic position and generic limits of *Arabidopsis* (*Brassicaceae*) based on sequences of nuclear ribosomal DNA // Ann. Missouri Bot. Gard. — 2003. — **90**. — P. 603—612.
32. *Prantl K.* *Cruciferae* // Engler A., Prantl K. Nat. Pflanzenfam. — 1891. — **3**, 2. — S. 145—206.
33. *Schulz O.E.* *Cruciferae — Brassiceae* // Engler A. Pflanzenreich. — Leipzig: Verlag von W. Engelmann, 1919. — **4**, 105 (1). — 290 s.
34. *Schulz O.E.* *Cruciferae — Brassiceae* // Engler A. Pflanzenreich. — Leipzig: Verlag von W. Engelmann, 1923. — **4**, 105 (2). — 100 s.
35. *Schulz O.E.* *Cruciferae — Sisymbrieae* // Engler A. Pflanzenreich. — Leipzig: Verlag von W. Engelmann, 1924. — **4**, 105. — S. 84—94.
36. *Schulz O.E.* *Cruciferae* // Engler A., Harms H. Nat. Pflanzenfam. — Leipzig: Verlag von W. Engelmann, 1936. — 2 Aufl., 17 b. — S. 227—658.
37. *Vaughan J.G., Whitehouse J.M.* Seed structure and the taxonomy of the *Cruciferae* // Bot. J. Linnean Soc. — 1971. — **64**, № 4. — P. 383—409.
38. *Warwick S.I., Mummenhoff K., Sauder C.A., Koch M.A., Al-Shehbaz I.A.* Closing the gaps: phylogenetic relationships in the *Brassicaceae* based on DNA sequence data of nuclear ribosomal ITS region // Pl. Syst. Evol. — 2010. — **285**. — P. 209—232.
39. *Zhou T.Y., Lu L.L., Yang G., Al-Shehbaz I.A.* *Brassicaceae* (*Cruciferae*) // Flora of China (*Brassicaceae* through *Saxifragaceae*) / Zh.G. Wu, P.H. Raven (eds.). — Beijing: Science Press, St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2001. — **8**. — P. 1—193.

Рекомендує до друку
Є.Л. Кордюм

Надійшла 27.12.2010 р.

А.Ф. Ильинская, Л.Н. Ниценко

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

СТРОЕНИЕ ЗАРОДЫША ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *BRASSICACEAE* ФЛОРЫ УКРАИНЫ

Исследовано строение зародыша 226 видов *Brassicaceae* флоры Украины. Зародыши отнесены к трем типам и 11 подтипам, в частности: пряموкорешковым, спиннокорешковым (подтипы: равно-, сложено-, желобчато-, разножелобчато-, спирально-, дваждысложено-, свернуто-, рассеченносемядольный) и краекорешковым (подтипы: равно-, листовидно- и выпуклосемядольный). Подтипы выделены на основании различия зародышей по форме семядоль. Установлено, что среди представителей *Brassicaceae* флоры Украины наибольшее количество видов и родов имеют равносемядольные краекорешковые и равносемядольные спиннокорешковые зародыши (соответственно виды 35 и 20 родов). Обсуждается диагностическое, филогенетическое и эволюционное значение признаков зародыша.

Ключевые слова: Brassicaceae, зародыш, морфология, систематика, флора Украины.

A.P. Ijinska, L.M. Nytsenko

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

EMBRYO STRUCTURE OF THE SPECIES OF *BRASSICACEAE* IN THE FLORA OF UKRAINE

The structure of the embryo of 226 species of *Brassicaceae* in the flora of Ukraine was studied. The embryos are attributed to three types and 11 subtypes. The direct embryos with equal cotyledons of *Leavenworthia* species are considered as the third type. Subtypes are allocated on the basis of the distinction between the embryos in the form of cotyledons. Incumbent embryos are very diverse in their form of cotyledon, which can be plane, conduplicate, sulcate, heterosulcate, spiral, biplicate, involute, and sectional. In accumbent ones they are often plane, and only in some species can be foliaceous or convex. Diagnostic, phylogenetic and evolutionary value of the embryo features as well as the factors causing development of the obliquely incumbent embryo are discussed.

Key words: Brassicaceae, embryo, morphology, systematics, flora of Ukraine.