



## KAPITEL 5 / CHAPTER 5<sup>5</sup> STRUCTURAL ADAPTATIONS OF THE FLOWER AND FRUIT IN THE FAMILY AMARYLLIDACEAE J.ST.-HIL

DOI: 10.30890/2709-2313.2023-21-02-026

### Вступ.

Еволюцію квітки часто пов'язували з відмінностями в синдромах запилення. Останнім часом цю концептуальну структуру критикують на тій підставі, що квіти приваблюють ширший спектр відвідувачів, ніж можна було очікувати від їхніх синдромів, і що квіти часто піддаються дивергенції, не надаючи перевагу одному типу запилювачів над іншим. Тим не менш, більш широкі рамки навколо синдромів запилення можуть бути переглянуті та розширені, щоб більш тонко врахувати основні особливості еволюції квітки, які передбачають спеціалізацію різними запилювачами. Такі еволюційні зміни спеціалізації слід відрізнити від екологічного стану спеціалізації, який ми визначаємо як сучасну спільноту квіткових відвідувачів. У квітках *Amaryllidaceae* наявні септальні нектарники і рясне виділення нектару, у *Haemanthus*, *Narcissus*, *Clivia* квітова трубка до половини і більше заповнена нектаром, а у *Pancratium*, *Hymenocallis*, *Sprekelia* нектар повністю заповнює квіткову трубку і часто виливається стікаючи по тичинкових нитках. Нектарники і тканини нектарників це ефективне пристосування до приваблення запилювачів, не тільки комах, але і птахів. Механізми запилення, що включають перенесення пилку на крилах метелика, відбуваються у кількох родах південноафриканських амарилісових. Представники роду *Allium* приваблюють запилювачів, таких як метелики, бджоли та сонечка. Будова і способи поширення плодів та насінин *Amaryllidaceae* дуже різноманітні. У багатьох представників плід представлений сухою коробочкою, з якої завдяки вітру всипаються легкі та плоскі насінини, або м'якисною коробочкою, навіть ягодоподібною.

### 5.1. Структурні адаптації квітки до запилення у представників родини *Amaryllidaceae* J.St.-Hil.

Еволюційна спеціалізація призвела до появи квіток, які мають

---

<sup>5</sup>Authors: Fishchuk O.



функціонально пов'язані комплекси ознак, які підтримуються шляхом стабілізації відбору. Кожна з цих рис, у свою чергу, пояснює різну кількість відмінностей у відносинах рослина-запилювач. Зокрема, квіткові винагороди є критичним місцем спеціалізації, але квітки слід розглядати як комплекс квіткових ознак, спільно адаптованих до один одного. Оцінку квіткової спеціалізації слід врівноважити розумінням меж спеціалізації (Fenster, 2004).

Чотири докази свідчать про те, що квітки пройшли еволюційну спеціалізацію-відповідь на запилювачів.

1. “Екотипи” інтраспецифічного запилення (Intraspecific pollination “ecotypes”). Це популяції, які відрізняються за ознаками, пов'язаними із запиленням (Grant & Grant 1965, Miller 1981, Armbruster 1985, Pellmyr 1986, Galen 1989, Armbruster et al. 1994, Fishman & Wyatt 1999; Hansen et al. 2000, Johnson, 2020). Наприклад, довжина шпор орхідей *Platanthera ciliaris* відрізняється серед популяцій у Північній Кароліні, що відповідає різниці в довжині язика первинних запилювачів метеликів (Robertson & Wyatt, 1990). Подібну відповідність було виявлено серед близькоспоріднених видів *Disa draconis*, орхідей, які відвідують довгоязикові мухи (Johnson & Steiner 1997), та групи близькоспоріднених видів у *Diascia* (*Scrophulariaceae*), яких відвідували бджоли, що збирають олію, з довгими передніми ніжками (Steiner & Whitehead, 1990).

2. Здатність розрізняти запилювачів (Pollinator discrimination). Запилювачі обираються за характерними морфологічними ознаками квітки, зазвичай вони асоціюються із синдромами запилення, у гібридній популяції, що відокремлюється за F<sub>2</sub>, що представляє собою схрещування між запиленням колібрі *Mimulus cardinalis* та запиленням бджолами *Mimulus lewisii* (Schemske & Bradshaw, 1999). У поколінні F<sub>2</sub> бджоли віддавали перевагу великим квіткам з низьким вмістом антоціанових пігментів, тоді як колібрі віддавали перевагу багатим нектаром квіткам з високим вмістом антоціанів, як це передбачалося за наявними ознаками, що відрізняють два види. Так само Кемпбелл та ін. (1997) та Мелендес-Акерман та Кемпбелл (1998) (Campbell et al., 1997, Meléndez-Askerman and Campbell, 1998) продемонстрували, що у колібрі виробляється спрямована селекція, що сприяє ознакам, пов'язаним із синдромом запилення колібрі у гібридній зоні між червоноквітковим *Ipomopsis aggregata* (синдром колібрі) та білоквітковою *I. tenuituba* (синдром моль). Ці дані демонструють, що за побажанням запилювачі можуть обирати завдяки наявності різних морфологічних ознак квітки.



3. Макроеволюційні дослідження (Macroevolutionary studies). Відображення морфологічних ознак квітки та запилювачів на філогенії рослин свідчить про те, що відносини між квітками та їх запилювачами схильні до паралелізму та зворотного розвитку (реверсії) (Armbruster 1992, 1993, 1996a, 1996b, Manning & Linder 1992, McDade 1992, Goldblatt & Manning 1996, Bruneau 1997, Harpean & Inoue, 1997, Tanaka et al. 1997, Baum et al. 1998, Weller et al. 1998, Johnson & Steiner 1997, Steiner 1998, Butler, Johnson, 2020). Деякі з цих еволюційних змін звужують спектр запилювачів. Інші його розширюють. Треті відображають перехід від однієї функціональної групи запилювачів до іншої. Еволюційна спеціалізація легко спостерігається у *Penstemon* (Thomson et al. 2000). Більшість видів запилюються різноманітними перетинчастокрилими, включаючи *Bombus*, *Osmia*, *Anthophora* та *Pseudomasaris*. Із цього узагальненого стану неодноразово виникало більш спеціалізоване запилення кількома видами дуже схожих колібри. У *Dalechampia* перехід від запилення кількома видами бджіл, що збирають смолу, до запилення різними комахами, що харчуються пилюком, на Мадагаскарі це є яскравим прикладом еволюції узагальнення (Armbruster & Baldwin 1998). Часті переходи між системами запилення демонструють важливість спеціалізації морфологічних ознак квітки для формування різноманітності.

4. Структура взаємодії (Community structure). Кілька досліджень на рівні взаємодії передбачають еволюційну розбіжність або конвергенцію та пов'язану з цим спеціалізацію у запиленні у симпатричних видів рослин (здатність двох видів співіснувати на одній території, таким чином, зона симпатрії - це зона перекривання ареалів двох видів) (Rathcke 1983). Запилення кожного виду рослин невеликою сукупністю наявних запилювачів є ознакою еволюції в контексті взаємодії (Parrish & Bazzaz 1979, Dilley et al. 2000). Інші можливі шляхи спеціалізації в екології запилення можуть включати розбіжності в часі дня, коли розкриваються квіти (Stone et al. 1998), місці розміщення пилюку (Dodson et al. 1969, Nilsson 1987, Armbruster et al. 1994), або навіть у конвергенції морфологічних ознак квітки, що призводить до мімікрії (Schemske 1981, Nilsson 1983). Види з морфологічними ознаками, пов'язаними зі спеціалізацією запилення, часто мають менші фенотипові зміни, ніж види з морфологічними ознаками, пов'язаними з більш широким поняттям запилення, неспеціалізованим (Fenster 1991b, Wolfe & Krstolic 1999). Крім того, наявні, специфічні морфологічні ознаки квітки, які ідеально підходять для збору винагороди



запилювачами, найбільш тісні і менше демонструють фенотипові варіації (Cresswell 1998).

Разом ці популяційні, видові, філогенетичні та дослідження на рівні взаємодії демонструють, що морфологічні ознаки квітки в процесі еволюції реагують на відмінності в запилювачах. Там, де в просторі та часі існує різноманітність ніш запилення (адаптивних зон), природний відбір надав перевагу квіткам, які використовують ту чи іншу нішу, що є частиною різноманіття форм квітки, яке ми бачимо сьогодні.

Розуміння еволюційної морфології квітки вимагає інформації про ідентичність запилювачів, а також про специфічні механізми перенесення пилку. Встановлено, що механізми запилення, що включають перенесення пилку на крилах метелика, відбуваються у кількох родах південноафриканських амарилісових. Детально досліджено запилення крилами метелика у двох підвидах *Scadoxus multiflorus* та оглянуто поширеність цього механізму запилення серед інших амарилісових на півдні Африки. Встановлено, що підвиди *S. multiflorus subsp. katherinae* генетично несумісні між собою і тому повністю залежать від запилювачів для утворення насіння. Цей підвид запилюють виключно великі метелики ластівчин хвіст, переважно самці ластівчиного хвоста *Papilio dardanus cenea*. Квіти *S. multiflorus subsp. багатоквіткові* запилюються метеликами ластівчинними хвостами (*swallowtail butterflies*). Пилок осідає на черевній поверхні крил метеликів, коли вони пурхають над тичинками. Запилення крилами метелика відбувається принаймні у дев'яти видів південноафриканських амарилісових, що може відображати кілька незалежних походження цього механізму. Квітки цих видів червоні або оранжеві з сильною геркогамією і мають форму миски-кисті або відкрито-пензля. Всі чотири запилюються через вентральну поверхню великих крил метелика, причому квітова структура полегшує процес. Ці висновки ілюструють важливість дослідження механізмів перенесення пилку для того, щоб зрозуміти закономірності диверсифікації та конвергенції квітки (Butler, Johnson, 2020).

Під час вивчення біології квітки та запилення пізньозимового виду *Narcissus bulbocodium* L. виявлено, що квітки *N. bulbocodium* залежать від запилювачів (переважно від *Bombus terrestris*) з точки зору досягнення оптимального рівня утворення насінин (середнє відношення ксеногамії до насінини-64%). Квіти фенотипічно інтегровані і тільки розташування стовпчика у короні, має



позитивний і значний вплив на перенесення пилку. Було висунуто гіпотезу, що, включивши стовпчик у віночок, квітка має певний контроль над контактом між приймочкою та запилювачами, що може призвести до “впорядкованої геркогамії” як способу сприяння виходу з квітки та уникнення перешкод. Також вивчали геркогамію, і хоча більшість попередніх досліджень оцінювали еволюційну значимість геркогамії, розглядаючи її зв’язок із швидкістю темпів росту, ми підходимо до цього явища з нового напрямку, оцінюючи зв’язок між повноваженнями геркогамії та точністю процесу запилення. Результати підтверджують існування оптимальної геркогамічної відстані, яка могла б підтримувати максимальні рівні експорту пилку та (перехресного) збору пилку, тому універсальність адаптивного походження геркогамії очевидна (Navarro, 2021).

*L. aestivum* має дуже подібні квіти до *L. vernum*, тому можна припустити, що у цього роду використовується подібний механізм запилення. Однак відвідування запилювачами *L. aestivum* зустрічаються нечасто (Wisdom et al. 2019). Можлива причина цього може бути період цвітіння ранньою весною, коли діяльність запилювачів ще недостатня, переважають запилювачі відкритих місць проживання (Abeli et al. 2013; Gargano et al. 2017), до відсутності нектару як винагороду (Parolo et al. 2011) та відсутність аромату. Недавнє дослідження показало, що *L. aestivum* не продукує жодних летких органічних сполук (Abeli et al. 2016). Таким чином, залучення запилювачів у *L. aestivum* є переважно візуальним і оманливим, оскільки зелені позначки на листочках оцвітини можуть свідчити про наявність нектару, який не є продемонстрованим. Швидше за все, ці зелені мітки можуть відігравати роль у забезпеченні насінин продуктами фотосинтезу, як у *Galanthus nivalis* L. (Aschan and Pfanz 2006).

Вважається, що така загальна система запилення принесе користь ранньо-квітучим видам у місцях зростання, де запилювачів зазвичай мало, як, наприклад, у прибережних лісах, де росте *L. aestivum* (Alonso 2004). Дійсно, вивчення плодів підкреслило, що система запилення *L. aestivum* є досить ефективною, із утворенням плодів майже в 100% випадків (Parolo et al. 2011). Тим не менше, утворення насінин *L. aestivum* часто обмежена винагородою лише пилком (насіння в середньому утворюється лише у 33,8%), особливо у місцевих запилювачів (Heard, 2021, Parolo et al. 2011). В Італії створили дві транслокаційні популяції *L. aestivum* (Abeli et al. 2016), що характеризуються різною щільністю. Через п’ять років після висадки рослин ділянка із великою щільністю





продемонструвала вищий рівень плодоношення та кількість плодів, ніж ділянка із низькою щільністю.

Набір і густина насінин часто позитивно корелюють, оскільки більша кількість особин квіткових рослин на квадратний метр є більш привабливою для запилювачів, отже, більша кількість пилкових зерен доступна для запліднення яйцеклітин (Dauber et al. 2010). Також було досліджено членистоногих, що відвідують квітки та переносять пилок, на південному краю ареалу, у рівнині річки По (Північна Італія), у трьох різних популяціях: велика дика популяція, популяція, що нещодавно була знову введена, та популяція *ex situ* в ботанічному саду, для виявлення потенційних запилювачів *L. aestivum* у Північній Італії шляхом збирання виявлених на ньому членистоногих, що відвідують квітки, та дослідження наявності пилку, що належить *L. aestivum*, на їхньому тілі (Maggi, et al. 2021).

Гіпотеза синдрому запилення дискутується протягом останніх десятиліть. Його критикують як спрощення складних взаємодій: його достовірність змінюється в залежності від родин рослин і залежить від просторово-часової мінливості взаємодії рослина-запилювач, але точні закономірності незрозумілі. Було перевірено передбачуваність синдрому запилення у *Scadoxus cinnabarinus*, на висоті (300-1200 м над р. м.). За допомогою 24-годинних записів камер (загалом 500 годин спостереження) досліджено запилювачів на 21 зразку рослин на трьох висотах на горі Камерун, Західна Африка. Успіх запилення визначено кількісно через пророщені пилкові трубки у зав'язях вибраних рослин. Як і передбачав синдром, найчастіше відвідували рослини метелики. На відміну від інших функціональних груп відвідувачів, вони значно сприяли запиленню рослини. Виявлено зміну складу відвідувачів рослини залежно від висоти, і пропорційно більше таксонів, що не запилюють, відвідує квіти як на високих, так і на низьких висотах (Mertens et al. 2020).

Крім того, бджоли на великій висоті, служили менш ефективними вторинними запилювачами, доповнюючи меншістю кількість відвідувачів метеликів. Незважаючи на те, що синдром психофільного запилення правильно передбачив первинних запилювачів рослин, його передбачуваність була знижена до меж підйому рослини. Цю географічну динаміку систем запилення конкретних рослин слід враховувати в будь-якому аналізі з метою перевірки передбачуваності синдромів запилення. Тим більше, що дані про системи запилення часто походять від однієї популяції (Mertens et al. 2020).



Цвітучи в кінці весни, представники роду *Allium* приваблюють запилювачів, таких як метелики, бджоли та сонечка. Більшість видів *Tulbaghia* пристосовані для запилення міллю і мають тьмяні квіти, які вночі набувають солодкого аромату. *T. violacea* запилюється метеликами та бджолами, оскільки вони пахнуть протягом дня (Van Wyk, 1997, Manning, 2002).

Представники родини *Amaryllidaceae* зазвичай перехресно-запилні рослини, але іноді відбувається і самозапилення. Таке явище зустрічається у пониклих квітках, тичинки перед поникненням квітки знаходяться над гінецеєм і з конусовидних пиляків пилок потрапляє прямо на приймочку. Іноді при відвідуванні квітки запилювачем він витрушує пилок з пиляків на приймочку і тоді також відбувається самозапилення. Багато випадків коли під час нерівномірного росту тичинкових ниток, пиляки багаторазово торкаються до приймочки і запиляють квітку. Деякі комахи та птахи збирають нектар із квіток, літаючи над ними і маханням крил створюють потік повітря, під дією якого пилок потрапляє на приймочку і відбувається самозапилення. Основними запилювачами для амарилісових є метелики, мухи, бджоли, джмелі, птахи та мурахи. Для приваблення запилювачів у амарилісових є ряд адаптацій: дуже яскравий колір оцвітини, плями і полоси на сегментах оцвітини, сильний запах і наявність нектарників чи нектароносних тканин (Fishchuk, 2020, 2021). Корона і привіночок служать прекрасним запрошенням для запилювачів, а зелена пляма на внутрішніх і зовнішніх сегментах оцвітини білоцвіта та підсніжника показує вхід для комах і має сильніший аромат. Більш сильним ароматом володіє також червона бахрома привіночка у деяких нарцисів.

У квітках амарилісових наявні септальні нектарники і рясне виділення нектару, у *Haemanthus*, *Narcissus*, *Clivia* квіткова трубка до половини і більше заповнена нектаром, а у *Pancratium*, *Hymenocallis*, *Sprekelia* нектар повністю заповнює квіткову трубку і часто виливається стікаючи по тичинкових нитках (Fishchuk, 2021). Нектарники і тканини нектарників це ефективне пристосування до приваблення запилювачів, не тільки комах, але і птахів. Септальні нектарники знаходяться у перегородках зав'язі і нижній частині стовпчика або біля основи частин оцвітини. Тканина септальних нектарників зазвичай розташована на дні квіткової трубки на верхівці зав'язі і складається із залозистих тканин, покритих кутикулою (Daumann, 1970, Fishchuk, 2021). При виділенні нектару кутикула розтріскується і нектар витікає через щілину. Невелика кількість нектару виділяється у борознах на внутрішній стороні зеленої плями сегментів оцвітини,



як у підсніжника (*Galanthus nivalis*) і білоцвіта (*Leucojum vernum*), але основна функція плями – вказівник входу для запилювачів (Fishchuk, 2020).

У таких представників родини амарилісових як *Narcissus*, запилення проводять запилювачі не лише тому що їх приваблює нектар, а і тому що вони їдять пилок. Найбільш відвідувані квіти, ті які у яких пилок склеюється у грудочки в'язкими речовинами, як у *Galanthus*. При легкому дотику комахи до квітки, яка повернена донизу, грудочки пилку висипаються їй на спинку і легко транспортуються.

Велике значення при запиленні мають корона і привіночок. Якщо привіночок блюдцевидної форми, як у *Narcissus*, комахи сідають на нього і просовують у трубку голову, а якщо привіночок довгий з відігнутим гофрованим краєм, то комахи сідають на край, який грає роль посадкового майданчика.

В залежності від довжини корони чи привіночка квітки запилюються короткохоботковими чи довгохоботковими комахами. В інших варіантах комахи чи птахи сідають на квітконіс і висмоктують нектар знизу із нагнутих додолу квіток. Якщо суцвіття містить багаточисельні прямостоячі квітки і вони розміщені на міцному квітконосі, запилювачі сідають на суцвіття чи літають над ними, висмоктуючи нектар, як у представників роду гемантус.

Запах квіток також відіграє важливу роль для приваблення запилювачів. Запахні квітки відвідуються переважно вранці та ввечері, коли запах особливо інтенсивний. У деяких представників амарилісових запах посилюється вночі. У квітках з довгими квітковими трубками, таких як кринум та панкратіум зазвичай велика кількість запилювачів у нічні години, зокрема довгохоботкові метелики, приваблені сильним ароматом квіток. Велика кількість представників родини амарилісових запилюються птахами, яких приваблює велика кількість нектару у квітках. Орнітофільною рослиною є *Sprekelia formosissima* (L.) Herb., у якої всі частини квітки виділяють нектар. У нижній частині квітки нектару так багато, що він аж заповнює квіткову трубку і нижня частина тичинок і маточки повністю занурена у нектар. Пташки є запилювачами також у таких родів як *Haemanthus*, *Clivia*, *Crinum*, *Hymenocallis*, *Eucharis*, *Cyrtanthus*.

Розуміння еволюції квіткової морфології вимагає інформації про особистість запилювачів, а також знань про конкретні механізми передачі пилку. Ґрунтуючись на польових спостереженнях та квітковій структурі дослідники (Butler, Johnson, 2020) висунули гіпотезу, що механізми запилення, що включають перенесення пилку на крилах метеликів, зустрічаються у кількох





родах південноафриканських амарилісових, зокрема серед них *Scadoxus multiflorus* (Butler, 2020).

Експериментальні дослідження використання зорових та нюхових сигналів тваринами, які відвідують квітки, можуть пролити світло на еволюцію квіткових сигнальних ознак. Було досліджено (Kieriel, Johnson, 2020) функціональне значення квіткових ознак у *Clivia miniata*. Ця лісова лілія з великими помаранчевими квітками у формі трубки запилюється в основному парусниками і належить до роду, який запилюють птахи. Вони використовували квіти *C. miniata*, що відрізняються за кольором, орієнтацією і запахом та масиви штучних квітів, що відрізняються за кольором, малюнком, орієнтацією, розміром, формою та запахом, щоб оцінити смакові переваги метеликів, які запилюють *C. miniata* (Kieriel, 2014, 2021).

Метелики віддавали перевагу помаранчевому перед жовтим кольором *C. miniata* і віддавали перевагу червоним і помаранчевим модельним квітам перед жовтими. Помаранчеві моделі з центральною жовтою мішенню «напряму нектару» віддавали перевагу звичайним оранжевим моделям. Метелики також віддавали перевагу великим порівняно з маленькими модельними квітами і воліли сідати на звернені вгору квіти. Додавання ароматичних сполук, що виділяються квітами *C. miniata*, збільшило відвідування метеликів модельними та живими квітками. Ці результати визначають важливість певних комбінацій зорових та нюхових сигналів для залучення метеликів з родини Косатцеві (Парусники) та проливають світло на квіткові модифікації, пов'язані із переходом від запилення птахами до запилення метеликами (Kieriel, 2014, 2021).

## 5.2. Структурні адаптації плоду та способи поширення у представників родини *Amaryllidaceae* J.St.-Hil.

Функцією плодів є захист і розсіювання насіння (дисемінація), при цьому захисна функція може обмежуватися лише періодом дозрівання насіння (сухі розкривні плоди) або тривати аж до їхнього проростання (однонасінні та сухі плоди, що розпадаються).

При автохорії поширення діаспор здійснюється без посередників. Істотно відрізняються дві форми автохорії: активне вивільнення насінин завдяки функціонуванню особливих структурних механізмів – автомеханохорія та



мимовільне опадання діаспор під впливом сили тяжіння – барохорія (Schmidt, 1918).

Автомеханохорія властива сухим і соковитим плодам. Морфологія механізмів вивільнення насінин дуже різна, але принцип їхньої дії однотипний: у сухих плодів тиск створюється нерівномірним скороченням різних шарів оплодня при висиханні, у соковитих плодах, навпаки, набухання окремих шарів клітин і різким підвищенням у них осмотичного тиску. Іноді механізм вивільнення насінин міститься у самих насінинах.

Зв'язки між тваринами і плодами (насінинами) рослин відносяться до найдавніших, найрізноманітніших та стійких консервативних зв'язків, що склалися в біоценозах. Про це свідчить, з одного боку, екологічна морфологія багатьох видів плодів і насінин, з іншого – наявність різних груп тварин, переважно і навіть виключно таких що їдять плоди. Істотно відрізняються дві форми зоохорії, пов'язані із поїданням плодів або їхніх частин: 1) ендозоохорія, при якій діаспори проходять через шлунково-кишковий тракт тварини, а потім насінини викидаються із послідом; 2) синзоохорія – активне поширення діаспор в гнізда для поїдання або відкладання кормів про запасу.

Для наземних рослин поряд з тваринами до основних агентів дисемінації відноситься вітер. У порівнянні з тваринами він видається цілком однорідним за характером впливу на діаспори. Насправді вітер мінливий за напрямком та швидкістю, крім горизонтальних постійно виникають вихрові рухи вітру, що зумовлюють поривчастість вітру та вертикальні висхідні потоки повітря. Швидкість вітру різко змінюється залежно від висоти, а в наземному шарі повітря – в залежності від характеру ґрунтового покриву.

Вода, звичайно, не є таким універсальним агентом масової дисемінації наземних рослин, як вітер або тварини, але з точки зору топографії розселення гідрохорія носить більш постійний характер. У поширенні діаспор водою чітко виділяються адаптивна регулярна гідрохорія, пов'язана зі спеціалізацією діаспор та факультативна, або випадкова. При морфологічному різноманітті гідрохорних діаспор характер їх пристосувань одноманітний. Вони характеризуються незмочуваністю і низькою щільністю діаспор і надійним захистом зародка від води, особливо морської (Schmidt, 1918).

Будова і способи поширення плодів та насінин *Amaryllidaceae* дуже різноманітні. У багатьох представників плід представлений сухою коробочкою, з якої завдяки вітру висипаються легкі та плоскі насінини. Саме такі плоди в



*Ungernia*, *Hippeastrum*, *Cyrtanthus*. У багатьох родів коробочка м'ясиста, навіть ягодоподібна. У деяких випадках при дозріванні плоду квітконіс, втрачаючи тургор, падає на ґрунт разом з коробочкою, яка розкривається по швах гнізд, тканини оплодня висихають і скручуються, а насінини розсипаються. Таке відкриття коробочок характерне для *Galanthus* та *Leucojum*. В інших варіантах ягодоподібну коробочку розриває зсередини насіння, яке проростає. При утворенні корінця і першого листочка із розірваної коробочки насінини які проросли випадають на ґрунт та укорінившись розвиваються далі. Таке явище характерне для *Clivia miniáta* та *Hymenocallis caribaea*. У родах *Crinum* та *Amaryllis* оплодень нагадує тонкий папір, який розривається при збільшенні об'єму насінин всередині, але вони мають властивість не проростати у коробочці, а лише у ґрунті, після вивільнення.

Насінини амарилісових досить різноманітні. Вони округлі, кутоподібні з невеликим плівчастим крилом навколо насінини, що допомагає його перенесенню на велику відстань. Особливий інтерес до насінин з елайосомами, характерними для *Galanthus* та *Leucojum*. Це спеціальний придаток який містить насінина, що приваблює мурах, які його поїдають. Мурахи під землею разносять насінини (мірмекохорія), що сприяє їхньому поширенню. Також цікавими для вивчення є насінини *Amaryllis* та *Crinum*. У них сильно розростається ендосперм, який під час дозрівання стає соковитим і зеленіє ззовні. Через тонкий плівчастий оплодень можна побачити великі зелені насінини з маленьким зародком.

Ягодоподібні м'ясисті коробочки *Voophone* та *Haemanthus* разом з насінинами опадають на ґрунт і поїдаються тваринами, які сприяють їхньому поширенню.

У *Agapanthus africanus* запилення відбувається вітром, бджолами та птахами родини Нектаркові, а насінини розсіюються вітром. Бабуїни іноді їдять квіткові суцвіття, коли починають розкриватися перші квіти. Ці рослини пристосовані для того, щоб вижити у вогні у фінбошах і проростати з товстих м'ясистих коренів після того, як вогонь пройде територією (Manning, John 2012).

Коробочка, як правило, одна на багато насінних. У *Crinum* плоди дзьобоподібні зі стійкою трубкою оцвітини, довжина якої має таксономічне значення. *Crinum latifolium* не має стійкої оцвітини. У *Pancratium* і *Zephyranthes* насінини чорні і стиснуті, а форма субтрикулярна. У *Crinum* насінини м'ясисті і кулясті.



Коробочки з м'ясистими насінинами в *Crinum* і сухими насінинами у *Narcissus*, *Pancratium* і *Zephyranthes*, поширюються різними способами. Рідлі (Ridley, 1931) детально вивчив розповсюдження насінин *Crinum asiaticum*, прибережних зон. Він вважає, що ця рослина розповсюджується на скелях островів поетапно. Рідлі пояснює причину таких утворень наступним чином. Ця велика рослина має лусочки, близько 100. Коли насінини дозрівають, через вагу стебла падають на землю вище рівня рослини. Насінини таким чином проростають на більш високому рівні, ніж їхні батьківські рослини. Те ж саме відбувається і в наступні сезони, що призводить до того, що рослини нових поколінь ростуть далі над материнськими рослинами, в результаті чого скелі сповнюються одним і тим же видом рослин. Насінини, що потрапляють у воду, переносяться океанськими течіями на інші острови. Насінини, що потрапляють у рослинність під ними, не проросте. В інших видів *Crinum*, які ростуть вздовж струмків та річок, насінини поширюються за рахунок підвищення рівня води, наприклад, *Crinum amoenum*, *C. ensifolium*, *C. pratense* та *C. viviparum*. Плід або непомітний, або розкривається неправильно або локуліцидно у представників роду *Crinum*. Періоду спокою немає. Кризум має насінини з високим вмістом води. Інший тип, а саме сухі, чорні стиснуті кутові насінини. Панкратіум, Нарцис та Зефірантес частіше розповсюджуються вітром (Dahlgren et al., 1985).

Насінини *Crinum viviparum* неодноразово проростали при вилученні з прісної води через чотири місяці, хоча прісна вода збільшує сприйнятливість до інвазії збудників. При пошкодженні зовнішні частини насінин кризуму швидко виробляють свіжу захисну тканину. Дослідження плавучості та життєздатності насінин *Crinum* у солоній воді, проведені різними авторами, свідчать про те, що вони можуть плавати та зберігати життєздатність більше двох років.

### 5.3. Ареали та екотопи поширення родини *Amaryllidaceae* J.St.-Hil.

Представники родини поширені на всіх континентах, крім Антрактиди. Більшість з них зростає у тропічній і субтропічній зонах і тільки деякі знаходяться у зоні помірного клімату. Найбільша різноманітність родів амарилісових сконцентрована у трьох місцях: Центральна і Південна Америка, тропічна і південна Африка та Середземномор'я. Представники даної родини зростають у різноманітних місцях, але більшість у гірській, від підніжжя гір і до 4-5 тисяч метрів над рівнем моря (таблиця 1). У деяких місцях вони відіграють величезний відсоток у рослинному покриві місцевості. (Duncan, 2016).



Таблиця 1 - Поширення представників родини Amaryllidaceae

Назва Підродини	Триба	Рід	Вид	Ареали поширення	Екотопи
<i>Agapanthoideae</i>	-	<i>Agapanthus</i> L'Hér.	<i>A. africanus</i>	Південна Африка, Західно-Капська провінція (Manning, John 2012)	зустрічається лише на скелястих піщаних схилах від Капського півострова до Свенлендаму, від рівня моря до 1000 метрів, переважно в гірській місцевості в кислому піщаному ґрунті. Вони часто ростуть між скелями і навіть у западинах на пластах гірської породи з піщанику. Рослини не морозостійкі (Manning, John 2012)
			<i>A. praecox</i>	родом з Наталу та мису Доброї Надії у Південній Африці, (Leighton, Frances, 1965) Вид натуралізований в Австралії, Новій Зеландії та на островах Сіллі. Повідомляється, що він натуралізований на Мадейрі, на Канарських островах, в Еритреї, в Ефіопії, на Святій Олені, на острові Норфолк, у Мексиці, в Гондурасі, Коста -Ріці та Трістан -да -Куні. (Lambdon, 2012).	Обриви та прибережні скелі. (Duncan, 2002, Zonneveld, Duncan, 2003) Швидко поширюється по дренажних лініях, але також росте в сухих районах. Щільне скупчення коренів витісняє всю іншу рослинність (Gremmen, Halbertsma, 2009)
<i>Allioideae</i>	<i>Allieae</i>	<i>Allium</i> L.	<i>A. sepa</i>	дикі види трапляються в Центральній Азії. Більшість видів <i>Alliaceae</i> зустрічається між 25 ° і 45 ° широтою на північ і південь, у Північній Америці, Європі, Північній Африці та особливо в більш сухих районах Азії. Решта родів зустрічаються в Південній Америці, особливо в Чилі та Аргентині.	Сухі піщані ґрунти





				Імовірно, <i>Alliaceae</i> розвивалися в адаптації до тривалого посушливого сезону, але деякі види (ймовірно, вторинно) пристосовані до більш вологого клімату, напр. <i>Allium ursinum</i> до лісів у Європі (Rahn, K. 1998)	
			<i>A. giganteum</i>	Азіатський вид цибулі, родом із центральної та Південно -Західної Азії У природі вид зустрічається в Ірані, Афганістані, Туреччині, Туркменістані, Таджикистані та Узбекистані. (Govaerts, 1995, Fritsch et al., 2010, Behçet, 2012, Fritsch, Abbasi, 2013).	Зростає на м'яких схилах в нижньому поясі гір.
			<i>A. montanum</i>	Центральна, частково, Південна та Східна Європа (в Альпах і Піренеях), а також південь Сибіру. У північній кліматичній зоні його осередки зростання знайдені лише на півдні Скандинавії та в Литві. У Східній Європі він трапляється на теренах Угорщини, Румунії, Молдови, України та Болгарії В Україні розсіяні популяції цього виду зосереджені на Правобережжі: у Закарпатті, Карпатах, Прикарпатті, на Поділлі, в Поліссі та Придніпров'ї (Рубановська, Соломаха, 2012).	Зазвичай зростає на передгірських та гірських луках, остепнених лучних схилах, скелястих уступах. Віддає перевагу дерново-карбонатним ґрунтам, тобто таким, що містять багато кальцію. В горах трапляється на висотах до 1500-2400 м (Рубановська, Соломаха, 2012).
			<i>A. sativum</i>	Дикоросла рослина на значній території від Сибіру до Індії до Єгипту до Центральної Європи і простягається по Південній Європі. Батьківщиною є південно-	Переважно зростає на дерново-підзолистих ґрунтах.



				<p>центральна Азія “часниковий півмісяць”, що пролягав від Чорного моря на схід через південно-кавказькі гори Грузії, Вірменії та Азербайджану, за Каспієм у горах Копет-Даг на півночі Персії (Іран) в південній частини Узбекистану і Туркменістану, в горах Гіндукуш через Північний Афганістан і далі через Таджикистан і Киргизстан, Памірські гори і Тянь -Шаньські гори Китаю. Передгір'я різних гірських масивів Гімалаїв, ймовірно, є справжнім місцем народження часнику.</p> <p>Дикий часник походить із районів із суворим континентальним кліматом спекотного та сухого літа з інтенсивним сонячним промінням та тривалою холодною зимою.</p>	
			<i>A. victorialis</i>	поширена в гірських районах Європи та частині Азії (Кавказ та Гімалаї) (Rico, 2013, Chang et al., 2014).	Сухі піщані ґрунти (Hadinec, Lustyk, 2017).
	<i>Tulbagh ieae</i>	<i>Tulbaghi a L.</i>	<i>T. violacea</i>	Південна Африка. Ця посухостійка рослина простягається від Східного Мису, Квазулу-Наталу та Лімпопо до півночі аж до Зімбабве. (Rahn, K. 1998)	Сухі піщані ґрунти (Manning, 2002)
	<i>Leucoc oryneae</i>	<i>Ipheion Raf.</i>	<i>I. uniflorum</i>	Родом з Аргентини та Уругваю, натуралізована у Великобританії, Франції, Австралії, Новій Зеландії (Dimopoulos, 2013) та США (Kral, 2011)	



<i>Amaryllidoideae</i>	<i>Cyrtantheae</i>	<i>Cyrtanthus</i> W.Aiton	<i>C. elatus</i>	Є ендеміком флори Південної Африки, південних прибережних гір від півночі міста Моссел-Бей у Західній Капській провінції до міста Гумандорпа у Східній Капській провінції (Duncan, 2016).	Він трапляється в колоніях на суглинистих, кислих ґрунтах на вологих схилах, що виходять на південь, при повному сонці чи легкій тіні (Duncan, 2016)
	<i>Haemantheae</i>	<i>Clivia</i> Lindl.	<i>C. miniata</i>	Гірських районах Південної Африки, зокрема у Східно-капській, Мпумалангській та Квазулу-Натальській провінціях (Duncan, 2016).	прохолодна прибережна та помірна гірська лісова місцевість, зазвичай зростають великими колоніями на виступах скель і затінених ровах, іноді як епіфіти на гілках дерев (Duncan, 2016).
			<i>C. nobilis</i>	Ендемічний у Олбані на східному мисі <i>C. nobilis</i> має прибережний і внутрішній ареал, від Сурберга на північ від Патерсона на заході, де він росте на 600 м, до річки Бушман у Кентоні-на-морі та вздовж узбережжя до Хоулу в Стіні на південь від Кавової бухти на Дикому узбережжі. Він симпатричний до <i>C. miniata</i> у північній частині ареалу. статус збереження. Вразливий через збір врожаю для торгівлі лікарськими та садівничими рослинами та в результаті знищення середовища проживання, згідно Червоного списку південноафриканських рослин SANBI (Duncan 2008).	Рослини зустрічаються колоніями на первинних і вторинних прибережних дюнах серед низької чагарникової рослинності, також під густим пологом внутрішніх вічнозелених гірських лісів на крутих, кам'янистих схилах, уздовж берегів річок та на узліссях, у кислому, суглинному ґрунті або в підстилці лісу підлога Іноді літофітний, росте на великих валунах з пісковиком (Duncan 2008).
		<i>Scadoxus</i> Raf.	<i>S. multiflorus</i>	Зростає в літніх дощових районах на північному сході Південної Африки (північ Квазулу-Наталь, на сході та півночі Лімпопо та на сході Мпумаланги), у Свазіленді, на	Місце його зростання дуже різноманітне, включаючи злегка затінені ліси, пасовища та чагарники, іноді на сонці, від узбережжя до 2700 м, у піщаних або багатих гумусом ґрунтах, іноді серед валунів або на курганах



				<p>півночі Ботсвани та Намібії, у всіх країнах тропічної Африки на південь від Сахари та на Аравійському півострові (Саудівська Аравія) Аравія та Ємен). Він також зустрічається на віддалених островах, включаючи Сокотру (Ємен, де зустрічається карликова форма), і в Гвінейській затоці (Екваторіальна Гвінея</p> <p>СТАТУС ЗБЕРЕЖЕННЯ: Згідно з Червоним списком рослин Південної Африки SANBI (версія 2015.1) (<a href="http://www.Redlist.sanbi.org">www. Redlist.sanbi.org</a>) (Duncan 2008).</p>	термітів (Duncan 2008).
	<i>Galanth eae</i>	<i>Galanthu s L.</i>	<i>G. nivalis</i>	<p>Північна Європа і широко натуралізується в лісових масивах в регіонах (Rico, 2013). Батьківщина велика територія Європи, від Іспанії на заході, на схід до України. Природно зростає у Албанії, Вірменії, Австрії, Боснії та Герцеговини, Болгарії, Хорватії, Чехії, Франції, Грузії, Німеччини, Греції, Угорщини, Італії, Польщі, Македонії, Молдови, Чорногорії, Румунії, Сербії, Словаччини, Словенії, Іспанії, Швейцарії, Туреччині та Україні. Він вважається натуралізованим у Великобританії, Бельгії, Нідерландах, Норвегії, Швеції та частині Північної Америки (Ньюфаундленд, Нью-Брансвік,</p>	зростає у листяних лісах і чагарниках в Карпатах та західних лісостепових районах.



				Онтаріо, Массачусетс, Алабама, Род-Айленд, Коннектикут, Делавер, Індіана, штат Вашингтон, штат Нью-Йорк, Мічіган, Юта, Нью-Джерсі, Огайо, Пенсільванія, Меріленд, Вірджинія та Північна Кароліна (Flora of North America Editorial Committee, 2002). Занесений до Червоної книги України (2009).	
		<i>Leucojum L.</i>	<i>L. vernum</i>	Середньоєвропейський переважно гірський вид, ареал якого охоплює простір від Південної Англії (північна межа) до Середземного моря (26° пн.ш. - південна межа) і з заходу на схід: від регіону Шампань-Арденни (Східна Франція) до Карпат і Західної України (Мельник, 2010). У Великій Британії та на Піренейському півострові білоцвіт весняний зростає як здичавілий. Диз'юнкція в районі Панонської рівнини розділяє ареал білоцвіту весняного на дві частини - західну, яка охоплює Північні Апенніни, Балкани, Альпи, Судети та прилеглі до них рівнини Центральної Європи (Словенія, Північна Хорватія, Північна Сербія, Північна Італія, Австрія, Швейцарія, Східна Франція, Бельгія, Німеччина, Чехія, Західна Польща), та східну - Карпати та суміжні території Східноєвропейської рівнини і Трансильванського плато (Східна	Білоцвіт весняний відзначається широкою еколого-ценотичною амплітудою місцезростань. В Альпах він зростає на помірно зволжених та достатньо зволжених багатих на кальцій ґрунтах у дубових та букових лісах і на луках (Ellenberg, 1986). На Балканах його місцезростання пристосовані до мезофільних листяних, переважно букових лісів, до чагарникових заростей та вологих луків із багатими на гумус ґрунтами. У Карпатах в межах Польщі білоцвіт весняний зростає в листяних лісах букових та вільхових і зрідка на луках. У рівнинних місцезростаннях у Польщі білоцвіт весняний пристосований переважно до рідколісь союзу заплачних та вологих луків (Zajac, 1997). В Українських Карпатах білоцвіт весняний зростає в листяних (вільхових, букових, дубових, грабових) лісах та на луках. В Закарпатті білоцвіт весняний досягає верхньої межі букових лісів та вільхових криволісь (Шумська, 1992).





				Польща, Східна Словаччина, Західна Україна, Румунія). Білоцвіт весняний культивується у парках та садах багатьох країн Європи та світу, зокрема, у Нідерландах, Данії, Швеції; у Російській Федерації розповсюджений у культурі в Європейській та Азійській частинах до тайги; у США культивується у штаті Флорида	
			<i>L. aestivum</i>	Атлантична Європа, Середня і Південна Європа, Середземномор'я, Балкани, Мала Азія, Іран, Південно-західна Україна - Закарпатська, Херсонська області; Крим (гірські райони), Кавказ - західне узбережжя від Краснодару до Батумі. Західний кордон ареалу проходить в Ірландії, південний - в Північній Італії, Албанії та північній Болгарії.	Росте на вологих луках, часто затоплюваних весняними водами, в долинах річок, на ріллі.
	<i>Narcissus</i>	<i>Narcissus</i> L.	<i>N. poeticus</i>	родом із Центральної та Південної Європи від Іспанії, Франції через Швейцарію, Австрії до Хорватії, Греції та України. Вид натуралізований у Великобританії, Бельгії, Німеччині, Чехії, Азербайджані, Туреччині, Новій Зеландії, Британській Колумбії, штаті Вашингтон, Орегоні, Онтаріо, Квебеку, Ньюфаундленді та більшій частині східної частини США від Луїзіани та Джорджії на північ до Мейну та Вісконсіна (Rahn, K. 1998, Marques, 2017).	Зустрічається на узбіччях доріг, і доріжках, на землях які вже не обробляються та іноді зустрічається на старих полях та низовинах.



			<i>N. pseudonarcissus</i>	Вид родом із Західної Європи від Іспанії та Португалії на схід до Німеччини та на північ до Англії та Уельсу. Його зазвичай вирощують у садах, і популяція стала відомою на Балканах, в Австралії, Новій Зеландії, на Кавказі, на Мадейрі, у Британській Колумбії, Онтаріо, Ньюфаундленді, Новій Шотландії, Орегоні, штаті Вашингтон, більшій частині Сходу США та Фолклендських островах.	Дикорослі рослини ростуть у лісах, на луках та на кам'янистих ґрунтах.
	<i>Hippeastrae</i>	<i>Hippeastrum</i> Herb.	<i>H. evansiae</i>	родом з Болівії. Мексика та Вест -Індія до Аргентини та Болівії, більшість у східній Бразилії та в Андах Перу та Болівії.	Він росте в жарких сухих лісах і надає перевагу сухій теплій зимі.
			<i>H. miniatum</i>	Родом із перуанських Анд.	Зустрічається в ущелинах річок високо в горах і надає перевагу півтіні
			<i>H. papilio</i>	Батьківщина Південна Бразилія	Тропічні дощові ліси Атлантичного узбережжя на півдні Бразилії. Хоча його природне середовище скорочується
			<i>H. striatum</i>	родом з тропічних і субтропічних регіонів Америки від Аргентини на північ до Мексики та Карибського басейну.	Зростає у підліску
			<i>H. vittatum</i>	Зустрічається у Аргентині на північному сході, у Болівії, на півдні Бразилії (Acevedo-Rodríguez, Strong, 2012).	Надають перевагу сухим середовищам існування.
			<i>H. psittacinum</i>	родом з Бразилії (Walderley, 2005)	
			<i>H. correiense</i>	родом з Бразилії (Read, V.M. 2004).	
		<i>Habrant</i>	<i>H.</i>	родом з півдня Південної Америки	Вологі ґрунти



		<i>hus</i> Herb.	<i>tubispathus.</i>	(Бразилія, Аргентина, Парагвай та Уругвай). Він широко культивується як декоративний і, як повідомляється, натуралізований на південному сході США (Техас, Луїзіана, Алабама, Джорджія, Флорида), більшій частині Вест - Індії, а також на Бермудах, у східній Мексиці, в Індії, на острові Пасхи та в центральній частині Чилі ( <i>Mathew, 1987</i> ).	
		<i>Zephyra nthes</i> Herb.	<i>Z. candida</i>	родом з Південної Америки, включаючи Аргентину, Уругвай, Парагвай та Бразилію. Вид широко культивується як декоративний і, як повідомляється, натуралізований у багатьох місцях (Південна Африка, Індійський субконтинент, Зімбабве, Сейшельські острови, центральний та південний Китай, Корея, Нансейшото (острови Рюкю), Бутан, Соломонові острови, Квінсленд, Науру, Тонга, Острови суспільства, Маріанські острови, південний схід США (від Техасу до Північної Кароліни), Малі Антильські острови та Перу). ( <i>Kew World Checklist of Selected Plant Families</i> )	найкраще росте на сонці, або напівтінь і середньо-вологий ґрунт.
			<i>Z. cutrinum</i>	Родом з Мексики, поширена в Алабамі, Багамські острови, Острів Кука, Флорида, Гаваї, Ямайка, Підвітряні острови, Міссісіпі, М'янма, Пуерто-Ріко, Сейшельські острови, Токелау-Манихікі,	Вологі супіщані ґрунти



				Тринідад-Тобаго, Наветряні острови	
			<i>Z. lindleyana</i>	родом з провінцій Анхвей, Хунань, Хупе, Кіансу, Шанхай, Сичуань та Юньнань у Китаї, де росте у скелястому чагарнику, уздовж струмків та доріжок на висотах 200-2700 м (Phillips, Rix, 1989).	Чагарник також натуралізувався на Окінава-Джимі, Японія, і в південно-східних штатах США (Phillips, Rix, 1989).
	<i>Hymenocallideae</i>	<i>Hymenocallis</i> Salisb.	<i>H. speciosa</i>	Південно -східна частини США, Мексика, Центральна Америка, Карибський басейн та північ Південної Америки. Корінний для Вітряних островів на сході Карибського басейну, натуралізований на Кубі та Багамських островах	у вологих районах, таких як болота, струмки та береги моря. Деякі види навіть мають плаваюче насіння. Деякі з мексиканських видів, навпаки, ростуть на трав'янистих схилах у пагорбах та горах.
			<i>H. litoralis</i>	вважається батьківщиною Беліз, у Бразилії, Колумбії, Коста -Ріці, Гондурасі, Мексиці, Нікарагуа, Панамі, Перу та Венесуелі. Вважається натуралізованим в Анголі, архіпелазі Бісмарк, Кабо-Верде, Каролінських островах, Центральноафриканській Республіці, архіпелазі Чагос, Екваторі, Екваторіальній Гвінеї, Фіджі, Французькій Гвіані, Гамбії, островах Гілберта, Гвінеї, Гвінеї-Бісау, Гвінейська затока, Гаваї, Індія, Ява, острови Лайн, Маріанські острови, Маркізькі острови, Маршаллові острови, Маврикій, Науру, Ніуе, Огасавара-шото, Філіппіни, Самоа, Сейшельські	Болотиста місцевість, пляжі, береги морів і океанів (Sarder, 2018, Velayos, 2018)



				острови, Острови суспільства, Шрі-Ланка, Суринам , Тонга, острів Вейк, Заїр та Замбія. (Figueiredo et al., 2011, López Patiño, et al., 2012, Velayos t al., 2014)	
			<i>H. latifolia</i>	Флорида, Мексика та Вест-Індія (Куба, Ямайка, Пуерто-Ріко, Кайманові острови, Багамські острови тощо	пляжах, піщаних дюнах, мангрових болотах та інших водно-болотних угіддях уздовж узбережь
	<i>Eustephieae</i>	<i>Chlidanthus</i> Herb.	<i>C. fragrans</i>	Тропічна Південна Америка, переважно вихідці з Анд (Південне Перу через Болівію до Південного Заходу Аргентини)	гори



**Висновки.**

Пристосування до запилення та запліднення рослин виникають у процесі еволюції в результаті адаптацій квітки до запилювачів. А різні способи дисемінації майже рівноцінні за своєю ефективністю комбінуються у різних варіаціях для покращення ефективності поширення. Протягом еволюції покритонасінних екологічні адаптації діаспор виникали багаторазово на різній морфологічній основі та різноманіття діаспор і способів дисемінації підтримується відбором; воно дозволяє максимально використовувати різноманітних агентів для поширення плодів та насінин. Тільки різноманіття способів дисемінації дозволяє рослинам займати найрізноманітніші ніші існування.