

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ  
ЛЬВІВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ ІМЕНІ ІВАНА ФРАНКА

Кваліфікаційна наукова  
праця на правах рукопису

АНДРЕЙЧУК РОКСОЛАНА РУСЛАНІВНА

УДК: 581.47, 582.992

**ДИСЕРТАЦІЯ**  
**МОРФОГЕНЕЗ ПЛОДІВ SAMRANULACEAE JUSS. ФЛОРИ УКРАЇНИ**

091 Біологія

09 Біологія

Подається на здобуття наукового ступеня доктора філософії

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело

\_\_\_\_\_ Р. Р. Андрейчук

Науковий керівник: Одінцова Анастасія Валеріївна, кандидат біологічних наук, доцент

Львів - 2023

## АНОТАЦІЯ

**Андрейчук Р. Р. Морфогенез плодів *Sampanulaceae* Juss. флори України.** –

Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття ступеня доктора філософії за спеціальністю 091 «Біологія» (09 – Біологія). – Львівський національний університет імені Івана Франка, Львів, 2023.

Дисертаційна робота присвячена вивченню особливостей розвитку плодів у модельних представників родини *Sampanulaceae* природної і культурної флори України. Досліджено основні етапи онтоморфогенезу плоду, який ми розглядаємо як зміну морфолого-анатомічної структури оплодня та інших частин плоду, починаючи від стадії бутонізації, цвітіння і плодоношення до дисемінації. Вивчено розвиток морфолого-анатомічної структури та розкривання плоду у 18 видів з підродин *Sampanuloideae* (17 видів) та *Lobelioideae* (1 вид), в тому числі 11 видів з роду *Sampanula*. Результати підсумовано у вигляді еволюційно-морфологічної моделі розвитку плодів в родині *Sampanulaceae*.

Карпологічні особливості в родині *Sampanulaceae* традиційно використовувались як діагностичні ознаки на різному таксономічному рівні. Однак, молекулярно-філогенетичні дані не завжди дають підтримку існуючій системі родини, яка базується на фенотипічних, в тому числі карпологічних, ознаках. Тому ми поставили за мету вивчити будову плоду на основних стадіях його розвитку у представників родини *Sampanulaceae* флори України, з'ясувати мікроморфологічні та анатомічні адаптації до розкривання плоду, та встановити можливі еволюційні зв'язки між різними типами плодів. У нашому дослідженні для кожного із досліджених видів ми описали особливості загальної морфології та мікроморфології гiнецею обраних представників на трьох основних стадіях його розвитку – перед цвітінням (бутон), цвітіння (стадія розкритої квітки) та під час плодоношення; з'ясували особливості провідної системи плоду та характер розміщення механічних тканин, які забезпечують процес розкривання плоду, та встановили характеристики плоду, які формуються на різних стадіях його онтоморфогенезу. В результаті, були запропоновані можливі еволюційно-морфологічні

шляхи розвитку плодів в підродині *Campanuloideae* родини *Campanulaceae*. За даними дослідження уточнено класифікацію плодів дзвоникових України за морфогенетичними й гістогенетичними ознаками та за характером розкривання, вперше виявлено деякі особливості зовнішньої морфології, мікрморфології та анатомії плоду. З'ясовано значення отриманих даних для систематики родини.

Дослідження проведено з використанням методів описової морфології та анатомії, порівняльно-морфологічного підходу, ботанічної мікротехніки, світлової мікроскопії і цифрової мікрофотографії. Застосовані концепції морфогенезу плоду, вертикальної зональності гінецея, васкулярної анатомії квітки та гістогенетичної зональності оплодня.

Плоди в представників родини *Campanulaceae* флори України – це коробочки з нижньою (більшість видів), напівнижньою (*Platycodon grandiflorus*, *Lobelia erinus*, *Campanula sibirica*) або з майже верхньою зав'яззю (*Campanula alpina*). Положення зав'язі у *Campanula sibirica* та *C. alpina*, відмінне від нижнього, виявлено вперше. За кількістю плодолистків та кількістю гнізд зав'язі виявлено представників, для яких характерно від трьох до п'яти плодолистків (види з родів *Adenophora*, *Asyneuma*, *Campanula*, *Platycodon*), та види, які мають димерний гінецей (*Jasione montana*, *Phyteuma spicatum*, *Ph. tetramerum*, *Lobelia erinus*). За кількістю насінин плоди переважно багатонасінні, містять від декількох або декількох десятків (*Jasione montana*, *Asyneuma*, *Phyteuma*), до більше ніж 200 насінин (види роду *Campanula*). Тип плацентації, характерний для більшості представників, – центрально-кутова, де плаценти розташовані в синасцидіатній зоні; трапляється також комбінована плацентація (центрально-кутова внизу та парієтальна у верхній частині, з інтрузивними плацентами).

За структурою провідної системи виділили три типи плодів: з п'ятьма висхідними провідними пучками у стінці зав'язі (*Jasione montana*); десятьма провідними пучками на радіусах гнізд і перегородок (*Platycodon grandiflorus*), та з сімома-десятьма основними провідними пучками, які розгалужуються у стінці зав'язі (*Adenophora*, *Asyneuma*, *Campanula*, *Phyteuma*, *Lobelia*). Провідні пучки стінки зав'язі є інтегрованими провідними пучками чашечки, віночка, тичинок та плодолистків; сліди цих частин

квітки формуються лише на рівні даху зав'язі. У всіх досліджених видів насінні зачатки і насінини, відповідно, отримують водопостачання з центральної колонки зав'язі, де розміщений провідний циліндр квітколожа або вентральні пучки плодолистків, які з нього формуються.

Анатомічна структура оплодня складається з трьох гістогенетичних зон: зовнішній епідермальний шар – екзокарпій, середній шар – мезокарпій і внутрішній епідермальний шар – ендокарпій. Розташування механічних тканин в оплодні встановлено за допомогою гістохімічних реакцій на виявлення лігніну. Екзокарпій в оплодні досліджених представників родини є одношаровим і може бути покритий одноклітинними простими волосками (*Jasione montana*, *Adenophora liliifolia*, *Asyneuma canescens*, *Campanula alpina*, *C. bononiensis*, *C. rapunculoides*, *C. sibirica*, *C. trachelium*). Ендокарпій у всіх досліджених об'єктів представлений одним шаром з дрібних клітин. У мезокарпії більшості досліджених видів міститься від 10 до 20 шарів клітин, у деяких видів в мезокарпії є менше 10 шарів клітин, з потовщеннями в ребрах, де проходять провідні пучки (*Jasione montana*, *Campanula patula*, *C. rapunculus*, *C. sibirica*, *Phyteuma tetramerum*, *Lobelia erinus*), а в *C. latifolia* виявлено більше, ніж 20 шарів клітин мезокарпію. У всіх досліджених видів, за виключенням *Platycodon grandiflorus*, екзо-, мезо- та ендокарпій нелігніфіковані, мезокарпій паренхімний, гомогенний. Перегородки плоду зазвичай тонкі, паренхімні, із чітко локалізованими ділянками здерев'янілої паренхіми, вкриті нездерев'янілим епідермісом. У *Platycodon grandiflorus* виявлено суцільний шар здерев'янілої паренхіми у внутрішній зоні мезокарпію та в перегородках, особливо у верхній частині зав'язі. Лінійні ділянки здерев'янілої паренхіми в перегородках зав'язі у роді *Campanula* та споріднених родах, відомі під назвою аксикорнів, по-різному локалізовані у різних видів і вважаються адаптацією до специфічного способу розкривання плоду півмісяцевими клапанами.

Особливості здерев'яніння оплодня і перегородок визначають процес розкривання коробчастого плоду та є основою для морфогенетичної класифікації плодів. На основі цього ми виділили новий гістогенетичний тип коробочки – *Campanula*-тип, який

характеризується нездерев'янілим екзо-, мезо- і ендокарпієм та відсутністю механічних шарів у стінці плоду, проте здерев'яніла тканина міститься в перегородках, що є адаптацією до розкривання плоду. Коробочки *Campanula*-типу характерні для досліджених представників родів *Adenophora*, *Asyneuma*, *Campanula*, *Phyteuma*, *Jasione*, *Lobelia*.

З'ясовано, що на стадії бутону визначаються такі ознаки плоду, як кількість плодолистків і насінних зачатків, положення зав'язі, внутрішня структура гiнецею, тип плацентації, структура провідної системи, а також відбувається початок диференціації тканин оплодня, що забезпечує специфічне розкривання плоду. Так, на стадії бутону можна помітити невеликі заглиблення в оплодні на місцях майбутніх отворів у представників роду *Campanula* та близьких родів *Adenophora*, *Asyneuma* та *Phyteuma*. Це відбувається завдяки потовщенню і подальшому накопиченню лігніну в оболонках паренхімних клітин у перегородках зав'язі, в певних місцях плоду. Згодом це пригнічує їхній ріст і, відповідно, припиняє збільшення розмірів плоду в цих місцях.

Стадія цвітіння є короткотривалою в часі і розглядається нами як перехідна між бутонізацією і плодоношенням. Після відцвітання у всіх досліджених видів відбувається поступове всихання й опадання віночка, тичинок, стовпчика, іноді чашолистків (*Platycodon grandiflorus*, *Adenophora liliifolia*, *Asyneuma canescens*), та лігніфікація оплодня і перегородок плоду. При цьому змінюється тип зав'язі з нижньої до напівнижньої за рахунок опуклення даху зав'язі в *Platycodon grandiflorus*, *Campanula sibirica*, *Lobelia erinus*. Поникання плоду за рахунок карпотропічних вигинів квітконіжки спостерігається в *Campanula bononiensis*, *C. latifolia*, *C. rotundifolia*, *C. sibirica*, *C. trachelium*.

На стадії плодоношення відбувається формування насінин, ріст і розвиток оплодня, максимальна лігніфікація тканин плоду і його розкривання. Розкривання плоду у прямостоячих плодах *Platycodon grandiflorus*, *Jasione montana* та *Lobelia erinus* здійснюється у надчашолистковій ділянці плоду вздовж вентральних швів плодолистків і дорзальних жилок, тобто дорзо-вентрально. У представників триби *Campanuleae* при

розкриванні плоду формуються округлі або овальні отвори в підчашолистковій ділянці оплодня за рахунок півмісяцевих щілин на радіусах перегородок плоду, які виникають на межі кінчика аксикорну і оплодня. При цьому формуються також септифрагальні щілини на межі здерев'янілого аксикорну, що зкручується, та паренхіми центральної колонки або перегородки зав'язі. Встановлено чотири типи розкривання плодів: *I mun* – плоди розкриваються отворами, які виникають при основі плоду, аксикорни простягаються від основи плоду до плацент або дещо вище, плоди пониклі (секція *Medium* роду *Campanula*: *C. latifolia*, *C. bononiensis*, *C. trachelium*, *C. rapunculoides*, *C. rotundifolia* і *Adenophora liliifolia*); *II mun* – отвори виникають при основі плоду, аксикорни простягаються від основи плоду і майже до даху зав'язі, характеризуються напівнижнім (*Campanula sibirica*) і майже верхнім положенням зав'язі (*Campanula alpina*); *III mun* – отвори виникають при основі плоду, аксикорни простягаються від основи плоду до даху зав'язі, плоди щільно скупчені на осі суцвіття (*Campanula glomerata*, *Phyteuma spicatum*, *Ph. tetramerum*); *IV mun* – отвори виникають у верхній або в середній частині плоду, аксикорни короткі, від середини висоти плоду і вище з косо-горизонтальним спрямуванням, плоди прямостоячі (секція *Rapunculus* роду *Campanula*: *C. persicifolia*, *C. rapunculus*, *C. patula* та *Asyneuma canescens*).

Дослідження морфогенезу плодів *Campanulaceae* флори України в процесі індивідуального розвитку дало можливість запропонувати еволюційний шлях розвитку плодів як зміну способу розкривання плоду від надчашолисткового (*Platycodon grandiflorus* і *Jasione montana*) до підчашолисткового, що пов'язано зі зміною характеру здерев'яніння мезокарпію та перегородок плоду до утворення вузьких і коротких аксикорнів (секція *Rapunculus* роду *Campanula*), та з формуванням пониклих плодів (секція *Medium* роду *Campanula*). Ці дані частково узгоджуються з молекулярно-філогенетичними даними щодо поділу підродини *Campanuloideae* на триби.

Ключові слова: морфологія, анатомія, онтоморфогенез, квітка, плід, розвиток, насінина, епідерміс, лігніфікація, плодоношення, адаптація, філогенія, еволюція, діагностичні ознаки.

## ANNOTATION

***Andreychuk R. R. Fruit morphogenesis of Campanulaceae Juss. of the flora of Ukraine.*** – Qualifying scientific work as manuscript.

Thesis for a degree of Doctor of Philosophy, 091 «Biology» (09 – Biology). – Ivan Franko National University of Lviv, Lviv, 2023.

This dissertation is dedicated to the study of the peculiarities of fruit development in model representatives of the Campanulaceae family of the natural and cultural flora of Ukraine. The main stages of fruit ontomorphogenesis were investigated, considering the morpho-anatomical structure changes of the ovary and other parts of the fruit beginning from bud initiation, flowering, and fruiting to dissemination. The development of the morpho-anatomical structure and dehiscence of fruits in 18 species of two subfamilies, Campanuloideae (17 species), and Lobelioideae (1 species), including 11 species from the genus *Campanula*, was examined. The results were summarized in the form of an evolutionary-morphological model of fruit development in the Campanulaceae family.

Carpological features in the Campanulaceae family have traditionally been used as diagnostic characteristics at various taxonomic levels. However, molecular phylogenetic data do not always support the existing family system based on phenotypic, including carpological, features. Therefore, the aim of the present work was to study the fruit structure at the main stages of its development in representatives of the Campanulaceae family in the flora of Ukraine, elucidate micromorphological and anatomical adaptations related with fruit dehiscence, and establish possible evolutionary connections between different fruit types. For each studied species, the general morphology and micromorphology of the gynoecium were described at three main stages of its development—pre-anthesis (bud), anthesis (fully open flower stage), and during fruiting. The features of the fruit vascular system and the arrangement of mechanical tissues responsible for fruit dehiscence were investigated, and characteristics of the fruit occurred at different stages of its ontomorphogenesis were established. As a result, possible evolutionary-morphological pathways of fruit development in the Campanuloideae subfamily of the Campanulaceae family were proposed. The study refined for the first time the

classification of bellflower fruits in Ukraine based on morphogenetic and histogenetic features and the mode of dehiscence, revealing some external morphology, micromorphology, and anatomy of the fruit. The significance of the obtained data for the family's taxonomy was clarified.

The research was conducted using methods of descriptive morphology and anatomy, comparative-morphological approach, botanical microtechnique, light microscopy, and digital microphotography. Concepts of fruit morphogenesis, vertical zonation of the gynoecium, vascular anatomy of the flower, and histogenetic zonation of the ovary were applied.

The fruits in representatives of the Campanulaceae family in the flora of Ukraine are capsules with an inferior (most species), semi-inferior (*Platycodon grandiflorus*, *Lobelia erinus*, *Campanula sibirica*), or almost superior ovary (*Campanula alpina*). The position of the ovary in *Campanula sibirica* and *C. alpina*, different from the inferior one, was first identified. Based on the number of carpels (and the number of locules of the ovary), representatives with three to five carpels (species from the genera *Adenophora*, *Asyneuma*, *Campanula*, *Platycodon*) and species with a dimerous gynoecium (*Jasione montana*, *Phyteuma spicatum*, *Ph. tetramerum*, *Lobelia erinus*) were found. In terms of seed number, the fruits are mostly multi-seeded, containing from a few tens (*Jasione montana*, *Asyneuma*, *Phyteuma*) to more than 200 seeds (*Campanula* species). The type of placentation characteristic of most representatives is axile, where placentas are located in the synascidiate zone; combined placentation (axile at the bottom and parietal at the top, with intrusive placentas) also occurs.

Three types of fruits were distinguished based on the structure of the vascular system: with five ascending vascular bundles in the ovary wall (*Jasione montana*), with ten vascular bundles on the locule and septa radii (*Platycodon grandiflorus*), and with seven to ten main vascular bundles branching in the ovary wall (*Adenophora*, *Asyneuma*, *Campanula*, *Phyteuma*, *Lobelia*). The vascular bundles of the ovary wall are integrated with the vascular bundles of the calyx, corolla, stamens, and carpels; traces of these flower parts are formed only at the level of the ovary roof. In all studied species, ovules and seeds receive water supply from the central



column of the ovary, where the vascular cylinder of the flower axis or ventral bundles of carpels branched from the vascular cylinder are located.

The anatomical structure of the fruit wall consists of three histogenetic zones: the outer epidermal layer (exocarp), the middle layer (mesocarp), and the inner epidermal layer (endocarp). The arrangement of mechanical tissues in the ovary was determined using histochemical reactions to detect lignin. The exocarp in the studied representatives of the family is single-layered and in some species may be covered with simple one-celled hairs (*Jasione montana*, *Adenophora liliifolia*, *Asyneuma canescens*, *Campanula alpina*, *C. bononiensis*, *C. rapunculoides*, *C. sibirica*, *C. trachelium*). The endocarp in all studied objects is represented by a single layer of small cells. In the mesocarp of most studied species, there are 10 to 20 layers of cells; in some species, the mesocarp has fewer than 10 layers, with thickening in the ribs where the vascular bundles pass (*Jasione montana*, *Campanula patula*, *C. rapunculus*, *C. sibirica*, *Phyteuma tetramerum*, *Lobelia erinus*), while in *C. latifolia*, more than 20 layers of mesocarp cells were found. In all studied species, except for *Platycodon grandiflorus*, the exo-, meso-, and endocarp are non-lignified, the mesocarp is parenchymatous and homogeneous. The septas of the fruit are usually thin, parenchymatous, with clearly localized areas of lignified parenchyma, covered with non-lignified epidermis. In *Platycodon grandiflorus*, a continuous layer of lignified parenchyma was found in the inner zone of the mesocarp and in the septas of the ovary, especially in the upper part of the ovary. Linear strands of lignified parenchyma in the septas of the ovary in the genus *Campanula* and related genera, known as axicorns, are differently localized in different species and are considered to be adaptations for the specific mode of fruit dehiscence with crescent-shaped valves.

The features of lignification of the fruit wall and septas determine the process of capsule dehiscence and form the basis for the morphogenetic classification of fruits. Based on this, a new histogenetic type of capsule, the *Campanula*-type, was identified, characterized by non-lignified exo-, meso-, and endocarp and the absence of mechanical layers in the fruit wall, but with lignified tissue in the septas, which is an adaptation for fruit dehiscence. *Campanula*-type

capsules are characteristic of the studied representatives of the genera *Adenophora*, *Asyneuma*, *Campanula*, *Phyteuma*, *Jasione*, *Lobelia*.

It was clarified that at the bud stage, fruit characteristics such as the number of carpels and seed primordia, the position of the ovary, the internal structure of the gynoecium, the type of placentation, the structure of the vascular system, and the initiation of ovary tissue differentiation that ensures specific fruit dehiscence are determined. At the bud stage, small depressions in the ovary wall can be observed at the sites of future openings in representatives of the genus *Campanula* and closely related genera *Adenophora*, *Asyneuma*, and *Phyteuma*. This occurs due to the thickening and subsequent lignin accumulation in the parenchyma cell walls in the septas of the ovary at certain locations.

The flowering stage is short and is considered a transitional stage between pre-anthetic development and fruiting. After flowering, there is a gradual wilting and shedding of the corolla, stamens, style, and sometimes the calyx (*Platycodon grandiflorus*, *Adenophora liliifolia*, *Asyneuma canescens*), lignification of the ovary wall and septas of the fruit. During the fruiting period, the type of ovary changes from inferior to semi-inferior due to the swelling of the ovary roof in *Platycodon grandiflorus*, *Campanula sibirica*, *Lobelia erinus*. The drooping of the fruit due to carpotropic bends of the pedicel axis is observed in *Campanula bononiensis*, *C. latifolia*, *C. rotundifolia*, *C. sibirica*, *C. trachelium*.

At the fruiting stage, seed formation, growth and development of the ovary, maximum lignification of the fruit tissues, and fruit dehiscence occur. Fruit dehiscence in upright fruits such as *Platycodon grandiflorus*, *Jasione montana*, and *Lobelia erinus* occurs in the supra-sepalous region of the fruit along the ventral sutures of the carpels and dorsal veins, i.e., dorso-ventrally. In representatives of the tribe Campanuleae, round or oval openings are formed during fruit dehiscence in the supra-sepalous region of the ovary, due to crescent-shaped fissures on the radii of the septas of the fruit, which occur at the junction of the tip of the axicorn and the ovary wall. Septifragal fissures are also formed at the junction of the lignified axicorn, which twists, and the parenchyma of the central column or septas of the ovary. Four types of fruit dehiscence were identified: Type I – fruits open with openings that occur at the base of

the fruit, axicorns extend from the base of the fruit to the placenta or somewhat higher, and the fruits are pendent (section Medium of the genus *Campanula*: *C. latifolia*, *C. bononiensis*, *C. trachelium*, *C. rapunculoides*, *C. rotundifolia*, and *Adenophora liliifolia*); Type II – openings occur at the base of the fruit, axicorns extend from the base of the fruit to the roof of the ovary, and the fruits are characterized by semi-inferior (*Campanula sibirica*) and almost superior ovary (*Campanula alpina*); Type III – openings occur at the base of the fruit, axicorns extend from the base of the fruit to the roof of the ovary, and the fruits are densely clustered on the inflorescence axis (*Campanula glomerata*, *Phyteuma spicatum*, *Ph. tetramerum*); Type IV – openings occur at the upper part or in the middle height of the fruit, axicorns are short, from the middle of the fruit height and higher, with oblique-horizontal direction, and the fruits are erect (section Rapunculus of the genus *Campanula*: *C. persicifolia*, *C. rapunculus*, *C. patula*, and *Asyneuma canescens*).

Research on the morphogenesis of fruits in the Campanulaceae family of the Ukrainian flora during individual development has provided the opportunity to propose an evolutionary pathway for the changing of fruits in the Campanuloideae subfamily, involving a change in the mode of fruit dehiscence from supra-sepalous (*Platycodon grandiflorus* and *Jasione montana*) to infra-sepalous. This is associated with a change in the patterns of lignification of the mesocarp and septas of the fruit to the formation of narrow and short axicorns (section Rapunculus of the genus *Campanula*) and the development of pendent fruits (section Medium of the genus *Campanula*). These findings partially align with molecular phylogenetic data regarding the subdivision of the Campanuloideae subfamily into tribes.

Keywords: morphology, anatomy, ontomorphogenesis, flower, fruit, development, seed, epidermis, lignification, fruiting, adaptation, phylogeny, evolution, diagnostic features.

## ПЕРЕЛІК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

### *Наукові праці, в яких опубліковані основні наукові результати дисертації:*

1. Andreychuk R., Odintsova A. Morphological and anatomical structure of *Campanula latifolia* L. fruits. *Studia Biologica*. 2019. 13(1). P. 95–105. (Scopus). <https://doi.org/10.30970/sbi.1301.593>
2. Андрейчук Р., Одінцева А. Сучасний стан карпологічних досліджень в родині Campanulaceae Juss. у зв'язку зі систематикою. *Studia Biologica*. 2020. 14(2). С. 95–116. (Scopus). <https://doi.org/10.30970/sbi.1402.616>
3. Andreychuk R. R., Kolomiychuk V. P., Odintsova A. V. Morpho-anatomical structure and development of fruit in *Asyneuma canescens* (Campanulaceae). *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2020. 11(4), P. 513–519. (Scopus, Q4). <https://doi.org/10.15421/022078>
4. Andreychuk R., Odintsova A. Morpho-anatomy of the gynoecium and fruit in three ornamental members of Campanuloideae (Campanulaceae). *Acta Agrobotanica*. 2021. 74. Article ID: 7415. P. 1–20. (Scopus, Web of Science, Q2). <https://doi.org/10.5586/aa.7415>

### *Наукові праці, які засвідчують апробацію матеріалів дисертації:*

5. Андрейчук Р., Одінцева А. Особливості розкривання плоду в *Campanula persicifolia* // XIV Міжнародна наукова конференція студентів та аспірантів "Молодь і поступ біології" : зб. тез, Львів, 10–12 квітня 2018 р. – Львів, 2018. – С. 106–107.
6. Andreychuk R. Anatomical fruit structure and dehiscence in *Campanula patula* L. // Міжнародна конференція молодих учених "Актуальні проблеми ботаніки та екології": матеріали, Кирилівка, 2–5 вересня, 2018 р. – Київ, 2018. – С. 29.
7. Андрейчук Р., Кукурудз О. Морфологічна будова і розкривання плоду *Jasione montana* L. // XV Міжнародна наукова конференція студентів та аспірантів "Молодь і поступ біології" : зб. тез, Львів, 9–11 квітня 2019 р. – Львів, 2019. – С. 167–168.
8. Андрейчук Р. Р. Анатомічна будова і розкривання плоду *Campanula rapunculoides* L. // III (XIV) Міжнародна наукова конференція молодих учених "Наукові основи

- збереження біотичної різноманітності": матеріали, Львів, 15-16 жовтня 2019 року. – Львів: Простір-М, 2019. – С. 20-21.
9. Андрейчук Р. Анатомічна структура та розкривання плоду *Campanula rapunculus* L. // XVII Міжнародна наукова конференція студентів та аспірантів "Молодь і поступ біології" : зб. тез, Львів, 19–21 квітня 2021 р. – Львів, 2021. – С. 78.
10. Андрейчук Р. Морфолого-анатомічна структура плоду *Phyteuma spicatum* L. (Campanulaceae) // XVII Міжнародна наукова конференція студентів та молодих вчених "Шевченківська весна: досягнення біологічної науки / BioScience Advances": зб. тез, Київ, 10-13 травня 2021 р. – Київ: СПОЛОМ, 2021. – 188-191.
11. Андрейчук Р. Р., Одінцева А. В. Особливості морфогенезу плодів в родині Campanulaceae // Всеукраїнська наукова конференція "Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій": матеріали, Львів – смт Шацьк, 9-12 вересня 2021 року. – Львів: СПОЛОМ, 2021. – С. 26-28.
12. Андрейчук Р. Р., Одінцева А. В. Еволюційна інтерпретація структури плодів у родині Campanulaceae // Міжнародна конференція молодих учених "Актуальні проблеми ботаніки та екології": матеріали, Київ, 20–22 жовтня 2021 р. - Київ: LAT & K, 2021. – С. 30.
13. Андрейчук Р., Одінцева А. Особливості розкривання плоду в *Campanula alpina* // XVIII Міжнародна наукова конференція студентів і аспірантів "Молодь і поступ біології" : зб. тез, Львів, 6–7 жовтня 2022 р. – Львів, 2022. – С. 42-43.

## ЗМІСТ

<b>ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ</b> .....	16
<b>ВСТУП</b> .....	18
<b>РОЗДІЛ 1. КАРПОЛОГІЧНІ ДОСЛІДЖЕННЯ В РОДИНІ SAMRANULACEAE</b> .....	23
<b>1.1. Система та філогенія родини Samranulaceae</b> .....	23
<b>1.1.1 Системи родини Samranulaceae XIX-XX століття.</b> .....	23
<b>1.1.2 Молекулярні й інтегровані дані щодо систематики та філогенії родини Samranulaceae.</b> .....	31
<b>1.1.3 Система та філогенія роду <i>Samranula</i>.</b> .....	37
<b>1.2. Карпологічні дослідження в родині Samranulaceae.</b> .....	41
<b>РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ</b> .....	53
<b>2.1. Матеріали дослідження.</b> .....	53
<b>2.2. Методики дослідження.</b> .....	57
<b>2.3. Використані карпологічні терміни.</b> .....	58
<b>РОЗДІЛ 3. ХАРАКТЕРИСТИКИ ПЛОДІВ ТА ЇХ РОЗВИТОК У ПРЕДСТАВНИКІВ РОДИНИ SAMRANULACEAE</b> .....	63
Підродина Samranuloideae Burnett.....	63
Триба Cyanantheae.....	63
Триба Wahlenbergiae.....	66
Триба Samranuleae.....	77
Підродина Lobelioideae Burnett.....	143
<b>РОЗДІЛ 4. ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ РОЗВИТКУ ПЛОДІВ У РОДИНІ SAMRANULACEAE</b> .....	168
<b>4.1. Розвиток морфологічної структури гiнецею</b> .....	168
<b>4.1.1. Структурний тип гiнецею</b> .....	168
<b>4.1.2. Плацентація і будова насінини</b> .....	173

4.1.3.	Пост-антетичні морфологічні зміни квітки .....	178
4.2.	Анатомічна структура оплодня та перегородок плоду .....	184
4.2.1.	Гістогенез оплодня і перегородок плоду .....	184
4.2.2.	Провідна система плоду .....	194
4.3.	Розкривання плоду .....	197
4.3.1.	Класифікації способів розкривання коробчастих плодів .....	197
4.3.2.	Розкривання плодів у представників <i>Campanulaceae</i> .....	201
4.4.	Характеристика етапів морфогенезу коробчастих плодів у представників <i>Campanulaceae</i> .....	209
<b>РОЗДІЛ 5. ЕВОЛЮЦІЙНО-МОРФОЛОГІЧНА ІНТЕРПРЕТАЦІЯ МОРФОГЕНЕЗУ ПЛОДІВ У РОДИНІ CAMPANULACEAE</b> .....		215
5.1.	Напрямки еволюції плоду в родині <i>Campanulaceae</i> .....	215
5.2.	Використання карпологічних ознак у таксономії та еволюційній систематиці ..	223
<b>ВИСНОВКИ</b> .....		233
<b>СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ</b> .....		236
<b>ДОДАТОК А</b> .....		262
<b>ДОДАТОК Б</b> .....		266

## ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ

акс – аксикорн  
вж – вентральна жилка  
вмщ – відкрита медіанна щілина  
вп – висхідний пучок  
вш – вентральний шов  
вщ – вентральна щілина  
гз – гніздо зав'язі  
дж – дорзальна жилка  
дщ – дорзальна щілина  
з – заглиблення  
лт – лінгіфікований тяж  
кпп – кільцевий провідний пучок  
на – носик аксикорна  
не – нездерев'янілий ендокарпій  
нз – насінний зачаток  
о – отвір  
ов – одноклітинний волосок  
п – перегородка  
пл – плацента  
пп – провідний пучок  
пщ – підковоподібна щілина  
слт – слід тичинки  
слч – слід чашолистка  
снз – слід насінного зачатку  
ст – стовпчик  
стл – стулка



сщ – септифрагальна щілина

цкз – центральна колонка зав'язі

цц – центральний циліндр

щ – щілина

## ВСТУП

**Актуальність теми.** Сучасна систематика покритонасінних активно застосовує молекулярні дані, які базуються на вивченні ділянок геному за допомогою методів кладистичного аналізу. Внаслідок застосування цих методів змінилися уявлення про систему деяких таксонів (Chase et al., 2016). Водночас виявлено, що особливості гiнецею і плоду можуть мати велике значення для систематики великих родин (Кравцова, 2007; Бобров и др., 2009; Геворкян, 2010; Филоненко, 2011; Яценко, 2011; Ільїнська, 2013; Котельникова, 2013; Bobrov & Romanov, 2019). В родині *Campanulaceae* описано більше 80 родів та приблизно 2300 видів (Тахтаджян, 1981; Lammers, 2007). За сучасними даними (Lammers, 2007; Hong & Wang, 2015) родина *Campanulaceae* охоплює п'ять підродин: *Cyphioideae* Schönland, *Lobelioideae* Burnett, *Cyphocarpoideae* Gustafsson, *Nemacladoideae* M. H. G. Gustafsson та *Campanuloideae* Burnett. Остання підродина є найбільш різноманітна та найкраще вивчена в карпологічному відношенні (de Candolle, 1830; de Candolle, 1838; Schönland, 1894; Колаковский, 1985, 1995; Жинкина, 2010). У всіх трибах підродини *Campanuloideae* спостерігаємо велику різноманітність гiнецею та плоду за консистенцією, способом розкриванням, кількістю плодолистків, положенням зав'язі, кількістю насінин. Ця різноманітність є результатом складних та багатоступінчастих історичних змін гiнецею і плоду упродовж історії розвитку таксону, що пояснює неоднозначне використання карпологічних ознак у систематиці підродини (Schönland, 1894; Вісюліна, 1961; Федоров, 1957, 1978; Тахтаджян, 1987; Колаковский, 1995; Takhtajan, 2009).

Рід *Campanula* є найчисельнішим родом у родині (300 видів), він вважається поліфілетичним за низкою молекулярно-філогенетичних досліджень (Roquet et al., 2008, 2009; Haberle et al., 2009; Liveri et al., 2020a; Xu & Hong, 2020). У флорі України наведено 6 родів і 42 види з підродини *Campanuloideae* і один вид з підродини *Lobelioideae* (Mosyakin & Fedoronchuk, 1999). Система роду *Campanula* значним чином ґрунтується на карпологічних ознаках (Дремлюга, 2013а, 2013б, 2014). Плоди в інших родах з флори

України – *Adenophora* Fisch., *Asyneuma* Griseb. et Schenk, *Jasione* L., *Legousia* Durande, *Phyteuma* L. та *Lobelia* L., детально не вивчались.

Незважаючи на те, що на сьогодні встановлені основні морфологічні типи плодів в родині Campanulaceae (Колаковский, 1986, 1995; Lammers, 2007), дані про внутрішню структуру гiнецею і анатомію оплодня практично повністю відсутні. Тому вивчення особливостей морфо-анатомічної структури і розвитку плодів в родині Campanulaceae ми вважаємо актуальною задачею.

**Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами.** Робота виконана на кафедрі ботаніки Львівського національного університету імені Івана Франка згідно з індивідуальним планом роботи здобувача ступеня доктора філософії у 2017-2021 роках, в межах науково-дослідної теми працівників кафедри ботаніки «Морфологічні та популяційні аспекти репродукції покритонасінних рослин», номер державної реєстрації 0117U001403.

**Мета роботи** – з'ясувати особливості анатомо-морфологічної будови, розвитку і способу розкривання плодів у представників родини Campanulaceae флори України та встановити напрямки їх еволюції.

Для досягнення мети були поставлені такі **завдання**:

- вивчити анатомо-морфологічну будову квітки і плоду на різних стадіях розвитку (бутон, цвітіння, плодоношення, розкривання) у модельних представників родини Campanulaceae за допомогою світлової мікроскопії;
- з'ясувати особливості розкривання плоду у модельних видів та зв'язок розкривання з розміщенням механічних тканин;
- здійснити аналіз підходів щодо класифікації плодів Campanulaceae, уточнити типи плодів досліджених видів за морфогенетичними й гістогенетичними ознаками та за характером розкривання;
- виявити закономірності розвитку плодів дзвоникових та способів їхнього розкривання в історичному аспекті, з'ясувати значення отриманих даних для систематики.

**Об’єкт дослідження** – модельні представники всіх родів *Campanulaceae* та секцій роду *Campanula* природної флори України, разом з видами, представленими в культурі.

**Предмет дослідження** – розвиток анатомо-морфологічної структури плодів в індивідуальному та еволюційному аспекті.

**Основні методи дослідження** – описова морфологія та анатомія, морфометричний, порівняльно-морфологічний, ботанічна мікротехніка (виготовлення тимчасових і постійних препаратів плодів із застосуванням гістохімічних реакцій), світлова мікроскопія, цифрова фотографія.

### **Наукова новизна отриманих результатів.**

Вперше вивчено морфогенез плодів у 18 видів з семи родів родини *Campanulaceae* флори України, укладені описи морфологічних змін гiнецею від бутону до плоду, з’ясована анатомічна структура оплодня і перегородок зав’язі, висвітлено етапи розкривання плоду, анатомічні засади формування всіх типів щілин, які формуються в оплодні; виділено новий гістогенетичний тип коробочки, *Campanula*-тип, з’ясовано карпологічні ознаки, які є перспективними для використання в систематиці родини, та ознаки, використання яких не узгоджується з сучасними поглядами на систему родини. Запропоновані основні напрямки еволюції плодів в родині *Campanulaceae*, що визначаються зміною морфологічної структури гiнецею та гістологічною диференціацією оплодня і перегородок плоду. Отримані дані вперше дозволяють проаналізувати морфогенез квітки-плоду як єдиної структури, відповідальної за насіннєве розмноження рослини.

**Практичне значення отриманих результатів.** Результати дисертаційної роботи використовуються у викладанні курсів «Ботаніка», «Студентська наукова робота», «Проблемні аспекти сучасної ботаніки», «Філогенія та еволюція рослин» для студентів першого та другого рівнів вищої освіти біологічного факультету Львівського національного університету імені Івана Франка. Отримані дані про анатомо-морфологічну будову плоду доповнюють низку ознак, які є інформативними у таксономічному аналізі родини *Campanulaceae*. Їх можна використовувати для

порівняльного аналізу плодів в інших родинях дводольних, у ревізії системи родини *Campanulaceae*.

**Особистий внесок здобувача.** У ході виконання роботи авторкою було здійснено аналіз літературних джерел, зібрано більшу частину матеріалу. Проведено дослідження матеріалу на постійних і тимчасових препаратах, складено морфо-анатомічні описи плодів, опрацьовано гербарні зразки досліджуваних видів. Результати досліджень відображені у публікаціях та дисертації. Аналіз результатів здійснено за участі наукового керівника.

**Апробація результатів дисертації.** Результати роботи були представлені на наукових семінарах кафедри ботаніки ЛНУ імені Івана Франка, звітних конференціях працівників біологічного факультету за 2017-2020 роки та на наукових конференціях: міжнародна наукова конференція студентів та аспірантів «Молодь і поступ біології» (Львів, 2018, 2019, 2021, 2022 рр.), міжнародна конференція молодих учених «Актуальні проблеми ботаніки та екології» (с. Кирилівка, 2018 р.), міжнародна наукова конференція молодих учених «Наукові основи збереження біотичної різноманітності» (Львів, 2019 рік), міжнародна наукова конференція студентів та молодих вчених «Шевченківська весна: досягнення біологічної науки / Bioscience advances» (Київ, 2021 р.), всеукраїнська наукова конференція «Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій» (Львів – смт Шацьк, 2021 р.), міжнародна конференція молодих учених «Актуальні проблеми ботаніки та екології» (Київ, 2021 р.).

**Публікації.** Результати дисертації опубліковані у 13 наукових працях (з них 4 – одноосібні), зокрема, чотири статті у виданнях, що індексуються у базах Scopus та Web of Science, та дев'ять тез доповідей на конференціях. Матеріали, які опубліковані у співавторстві, мають внесок здобувача не менше 50 %. Права співавторства не порушені.

**Структура і обсяг роботи.** Дисертація містить вступ, перелік умовних позначень, 5 розділів, висновки, список використаних джерел, два додатки. Загальний обсяг дисертації становить 284 сторінки, з яких основного змісту – 217 сторінок, рисунків 70,

таблиць 10. Список використаних джерел нараховує 238 джерел, з них іноземними мовами 126 джерел.

# РОЗДІЛ 1. КАРПОЛОГІЧНІ ДОСЛІДЖЕННЯ В РОДИНІ CAMRANULACEAE

## 1.1. Система та філогенія родини Campanulaceae

### 1.1.1. Системи родини Campanulaceae XIX-XX століття

Родина Campanulaceae Juss. належить до порядку Asterales Link підкласу Asteridae Takht. (Мосякін, 2013), який становить найвищу кронову кладу Справжніх дводольних (Chase et al., 2016). Крім родини Campanulaceae до порядку Asterales входять родини: Rouseaceae DC., Pentaphragmataceae J. Agardh, nom. cons., Stylidiaceae R.Br., nom. cons., Alseuosmiaceae Airy Shaw, Phellinaceae Takht., Argophyllaceae Takht., Menyanthaceae Dumort., nom. cons., Goodeniaceae R.Br., nom. cons., Calyceraceae R.Br. ex Rich., nom. cons., Asteraceae Bercht. & J. Presl, nom. cons. (= Compositae Giseke, nom. cons.).

Уявлення про родину Campanulaceae як природну групу рослин сформувалось з праці А. Л. де Жусієу (Jussieu, 1789), який розглядав у її складі 11 родів. Комплексне поєднання класичних методів систематики з даними молекулярно-генетичних досліджень дало можливість на початку XXI століття об'єднати родину Campanulaceae з кількома близькими таксонами, які раніше розглядались в ранзі родин (Lammers, 2007; Takhtajan, 2009; Stevens, 2017). В такому широкому розумінні монофілетична родина Campanulaceae s. l. в ранзі підродин охоплює Campanulaceae s. str., Lobeliaceae Juss. ex. Bonpl., Cyphiaceae A. DC., Cyphocarpaceae Reveal et Hoogl. та Nemacladaceae Nutt., з яких підродина Campanuloideae Burnett є найбільшою за кількістю родів.

На сьогодні в родині Campanulaceae s. l. виділяють 84 роди та близько 2400 видів, які трапляються на всіх континентах та кількох архіпелагах (Lammers, 2007; Stevens, 2017). Це переважно трав'яні багаторічні рослини, у вегетативних органах яких містяться членисті молочники (Lammers, 2007). Квітки формують суцвіття перехідного типу – цимозно-рацемозні (Балобанова & Викторов, 2008, Балобанова, 2009), закриті

суцвіття за Федоровим & Артюшенком (1979). Квітки тетрациклічні, двостатеві, з особливим способом вторинної презентації пилку і можливим самозапиленням (Erbar & Leins, 1989; Anderson et al., 2000; Leins & Erbar, 2005; Leins & Erbar, 2006; Leins & Erbar, 2010; Vranken et al., 2014). Чашечка із зрослих чашолистків, приросла до зав'язі, рідше вільна. Чашолистків (3–)5(–10), стулчастих, іноді з відігнутими придатками між ними. Віночок зрослопелюстковий із (4–)5(–10) лопатями, радіально- або білатерально-симетричний, найчастіше синього або фіолетового кольору. Тичинок 5, вони розміщені при основі трубки віночка, навпроти чашолистків. Гінецей синкарпний, 2–5(–10)-гніздний з центрально-кутовою плацентацією, рідше одногніздний з паріетальною, базальною чи апікальною плацентацією. Зав'язь нижня, рідше верхня або напівнижня, часто з кільцевим нектарником на даху зав'язі (Карташова & Савченко, 1965; Leins & Erbar, 2003; Erbar, 2014; Lammers, 2007; Ronse De Craene, 2010). Пилкові зерна з різними типами апертур: порові, з борознами або змішані (Золала и др., 2011). Плоди – 3–5-гніздні, рідше 2- або 6–9-гніздні, багатонасінні, різноманітної будови, зазвичай сухі, коробчасті, рідше ягодоподібні (Колаковський, 1995; Lammers, 2007; Takhtajan, 2009). Наявність у родині представників як зі соковитими, так і зі сухими плодами, та велике різноманіття коробчастих плодів стали підставою для створення перших систем родини, які базувалися на карпологічних даних.

У флорі України наведено 6 родів і 42 види родини Campanulaceae Juss. (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999). Це роди: *Adenophora* Fisch. (2 види), *Asyneuma* Griseb. et Schenk (1 вид), *Campanula* L. (31 вид), *Jasione* L. (1 вид), *Legousia* Durande (3 види), та *Phyteuma* L. (4 види). Також культурна флора представлена родами *Lobelia* L. та *Platycodon* A. DC., які вирощуються як декоративно-квітучі рослини (Машковська, 2015). Серед представників родини є лікарські рослини, зокрема *Campanula glomerata* володіє знеболюючою, протизапальною та заспокійливою дією при лихоманці, ломоті і кашлі (Гродзінський, 1992). А *Platycodon grandiflorus* багатий на амінокислоти, вітаміни і мікроелементи, у зв'язку із чим використовується як харчова рослина і також лікарська,



помічна при захворюваннях дихальних шляхів, має антиоксидантну, протизапальну, гіпоглікемічну дію (Ji et al., 2020).

Історія карпологічних досліджень в родині *Campanulaceae* тісно пов'язана зі систематикою родини. Майже завжди в діагнозах таксономічних груп були представлені карпологічні дані (de Candolle, 1830; de Candolle, 1838; Schönland, 1894; Федоров, 1978; Колаковский, 1995; Wang et al., 2014; Hong & Wang, 2015; Stevens, 2017). У монографії А. de Candolle «*Monographie des Campanulées*» (de Candolle, 1830), яка стала підґрунтям для подальших досліджень, подано характеристику двох способів розкривання коробчастих плодів в родині *Campanulaceae s. str.*, а саме: «розкривання плоду локуліцидне, за допомогою звичайних клапанів» і «розкривання плоду збоку, розривом трубки чашечки в міжпучкових ділянках, або у верхній частині плоду, розривом даху зав'язі» (de Candolle, 1830). А. de Candolle вперше зауважив, що у видів роду *Campanula* L., які мають пониклі коробочки, плоди відкриваються отворами, що розташовані при основі плоду, а у видів з прямостоячими коробочками отвори розташовані у верхній частині плоду, тому насінини можуть висипатись тільки при струшуванні плоду. Цю особливість плодів і надалі розглядають як адаптацію до балістохорії (Левина, 1957; Roth, 1977; Pijl, 1982; Leins & Erbar, 2010). На основі цих даних було прийнято поділ родини на дві підтриби (*sous-tribu*) без назв (de Candolle, 1830). Перша підтриба охоплювала 11 родів і характеризувалася плодом-коробочкою, який відкривається зверху. Друга підтриба охоплювала 10 родів і характеризувалася плодом, що відкривається латерально.

Aug. Pyramo de Candolle (de Candolle, 1838) змінив таксономічний ранг згаданих вище підтриб на ранг триби та виокремив рід *Merciera* A. DC. у нову монотипну трибу *Merciereae*, використовуючи такі карпологічні діагнози для характеристики представників триб:

**Tribus I. Wahlenbergieae Endl.** – насінних зачатків багато, коробочка прямостояча, розкривається між лопатями чашечки. Квітковіжки прямостоячі після

цвітіння. Триба об'єднує 13 родів, більшість із яких представляють рослини Південної півкулі.

**Tribus II. Campanuleae G.** – насінних зачатків багато, коробочка розкривається латерально. Більшість представників ростуть в Північній півкулі. Триба охоплює 10 родів.

**Tribus III. Merciereae A. DC.** – зав'язь одногніздна з неповними перетинчастими тоненькими перегородками та чотирма насінними зачатками, розміщеними в нижній її частині. Види роду *Merciera* ростуть в Південній Африці (Cupido & Hedderson, 2007).

У роботі Aug. Pyramo de Candolle (de Candolle, 1838) зазначалось, що коробочка у представників родини *Campanulaceae* розкривається стулками, які несуть із внутрішнього боку по центру перегородку зав'язі; рідше у коробочці виникають тріщини або пори.

S. Schönland (Schönland, 1894) на підставі даних про будову квітки і тичинки зокрема (пиляки/тичинкові нитки вільні чи зрощені) запровадив поділ родини *Campanulaceae* на три підродини (*Campanuloideae* Schönland, *Cyphioideae* Schönland, *Lobelioideae* Schönland), включивши до її складу представників родин *Lobeliaceae* Juss. та *Cyphiaceae* A. DC. у ранзі підродин. Додатково тут були представлені роди *Sphenoclea* Gaertn. і *Pentaphragma* Wall. ex G. Don, які тепер розглядаються за межами родини *Campanulaceae* (Lammers, 2007; Stevens, 2017). У системі S. Schönland (Schönland, 1894) підродина *Campanuloideae* охоплювала три підтриби (*Campanulinae* Schönland, *Wahlenberginae* Schönland, *Platycodinae* Schönland), яким згодом був наданий ранг триби (Lammers, 2007). Критеріями для диференціації останніх були карпологічні дані, зокрема, тип плоду, спосіб його розкривання, положення зав'язі, а також розташування плодолистків, чашолистків та тичинок.

Ан. А. Федоров, який опрацьовував родину *Campanulaceae* для флори СРСР (Федоров, 1957), виділив в межах родини дві підродини: *Campanuloideae* із вісьмома трибами та *Sphenocleoideae* (рід *Sphenoclea*) (табл. 1.1.1.1). Водночас зауважувалося, що представників монотипної підродини *Sphenocleoideae* варто розглядати в межах окремої

родини. Ан. А. Федоров для таксономічної диференціації підродин і триб використав переважно карпологічні діагнози та дані про будову квітки:

**Subfamilia I. Campanuloideae Schönland** – зав'язь 2-3-5-гніздна, рідше багатогніздна. Плід – коробочка, яка розтріскується стулками або порами при основі, біля верхівки або ж єдиним верхівковим отвором, рідше, – розколюється на стулки згори донизу.

**Tribus 1. Campanuleae Rchb.** – зав'язь 3-, рідше 5-гніздна. Коробочка відкривається порами або невеликими стулками з боків, біля верхівки або при основі, рідше майже посередині (*Adenophora* Fisch., *Astrocodon* Fed., *Brachycodon* Fed., *Campanula*, *Popoviocodonia* Fed., *Symphyandra* A. DC.).

**Tribus 2. Peracarpeae Fed.** – зав'язь 3-гніздна. Коробочка грушеподібна, звисаюча (поникла), з тонкими і майже прозорими перегородками, не розкривається або відкривається трьома невеликими стулками, розташованими біля плодоніжки (*Peracarpa* Hook. f. et Thoms.).

**Tribus 3. Ostrowskieae Fed.** – зав'язь 7-, рідше 5-9-гніздна. Коробочка кубкоподібна, тонкостінна («бумажистая»), відкривається 14-ма, рідше 10–18-ма великими отворами (*Ostrowskia* Regel).

**Tribus 4. Michauxieae Fed.** – зав'язь 8-10-членна. Коробочка поникла, ребристо-борозенчаста, відкривається стулками при основі (*Michauxia* L'Hér.).

**Tribus 5. Phyteumateae Fed.** – зав'язь 2–3-гніздна. Коробочка призматична, циліндрична або майже куляста, зазвичай звужена біля верхівки, відкривається круглими або щілиноподібними отворами біля верхівки, при основі або з боків посередині стінок. Триба охоплює роди, представники яких дуже мало схожі між собою загалом, але поєднані ознаками, які зближують їх між собою почергово, групами (*Asyneuma* Griseb. et Schenk, *Cryptocodon* Fed., *Cylindrocarpa* Rgl., *Legousia* Durande, *Phyteuma* L., *Sergia* Fed.).

**Tribus 6. Wahlenbergieae Endl.** – зав'язь 3-5-гніздна. Коробочка відкривається з верхівки стулками, які утворюють один отвір. Триба охоплює, поряд з іншими,

представників із напівнижньою зав'яззю й апікальним розкриванням коробочки на стулки (*Codonopsis* Wall., *Platycodon* A. DC.).

**Tribus 7. Edrajantheae Fed.** – зав'язь 2-3-гніздна. Коробочка розтріскується згори донизу на нерівні стулки, стаючи лійчастою (*Edraianthus* A. DC.).

**Tribus 8. Jasioneae Fed.** – зав'язь 2-гніздна. Коробочка куляста або яйцеподібна, сплюснута з боків, відкривається на верхівці двома широкими і короткими стулками (*Jasione* L.).

**Subfamilia II. Sphenocleioideae (Mart.) Fed.** – зав'язь 2-гніздна. Плід – коробочка, яка відкривається кришечкою. Коробочка перетинчаста, донизу короткоконічна, зверху плоска, 2-гніздна, багатонасінна.

Пізніше, Федоров (1978) виокремлює в під родині *Campanuloideae* три триби на підставі будови квітки.

**Триба Campanuleae Reichenb.** характеризується такими ознаками – віночок дзвоникоподібний, воронкоподібний, трубчасто-дзвониковий, іноді майже колесоподібний, 5-роздільний, як і чашечка; зав'язь 3-, іноді 5-гніздна; тичинки і пиляки зазвичай вільні; стовпчик з 3-5-роздільними приймочками, іноді розвинутий диск (нектарний); коробочка відкривається порами або клапанами при основі або біля верхівки плоду. Це однорічники або багаторічники з черговими листками, іноді з прикореневими розетками.

**Триба Phyteumateae An. Fed.** з такими ознаками – віночок розділений майже до основи на вільні або з'єднані верхівками вузькі лінійні або ланцетні лопаті, рідше майже колесоподібний, з більш широкими лопатями; зав'язь 2-3-гніздна; стовпчик з 2-3 приймочками; тичинки вільні або щільно прилягають один до одного; коробочка розкривається біля верхівки округлими або щілоподібними порами. Багаторічники або однорічники з черговими листками.

**Триба Jasioneae An. Fed.** з такими ознаками: квітки в щільних кулеподібних суцвіттях; віночок майже до основи розділений на вузькі частки, 5-членний, так само як і чашечка; чашечка без додатків; зав'язь 2-гніздна; стовпчик з 2-3-роздільною

приймочкою; пиляки зростаються основами в трубку; коробочка майже кулеподібна, відкривається на верхівці двома широкими і короткими стулками. Багаторічні або монокарпічні трави з черговими листками (Федоров, 1978).

Федоров (1978) визнає окрему родину *Lobeliaceae* Juss., представники якої, за сучасними даними (Lammers, 2007; Takhtajan, 2009; Stevens, 2017) (табл. 1.1.1.1), входять до складу родини *Campanulaceae*, як підродина.

О. Д. Вісюліна (1961) в опрацюванні родини *Campanulaceae* s. str. для флори УРСР використала поділ родини на дві підродини, які відповідають двом трибам підродини *Campanuloideae* за S. Schönland (Schönland, 1894). Наприклад, у представників підродини *Campanuloideae* вона як діагностичну ознаку запропонувала наявність плоду-коробочки, що розкривається отворами, розміщеними при його основі або з боків. Представники ж із підродини *Wahlenbergioideae* характеризуються коробочкою, що розкривається клапанами, розміщеними на її верхівці.

У тлумаченні А. Тахтаджяна (1987) родина *Campanulaceae* s. str. не містила підродин, а поділялась на сім триб, які лише частково відповідали трибам, запропонованим Ан. А. Федоровим (1957). Автор також визнавав окремі родини *Lobeliaceae*, *Cyphiaceae*, *Cyphocarpaceae* Reveal et Hoogl., *Nemacladaceae*.

Оригінальну систему родини *Campanulaceae* представив А. О. Колаковський на підставі виключно карпологічних даних. Ця система розглянута в пункті 1.2.

Таблиця 1.1.1.1

## Системи родини Campanulaceae XX-XXI ст.

Ан. А. Федоров (1957)	Ан. А. Федоров (1978)	А. Л. Тахтаджян (1987)	А. О. Колаковський* (1995)	T. G. Lammers (2007)	A. Takhtajan ** (2009)	P. Stevens (2017)
<p><b>Підродина</b> Campanuloideae (8 триб)</p> <p><b>Підродина</b> Sphenocleioideae</p> <p><b>Родина</b> <b>Lobeliaceae</b></p>	<p><b>Триба</b> Campanuleae <b>Триба</b> Phyteumateae <b>Триба</b> Jasioneae</p> <p><b>Родина</b> <b>Lobeliaceae</b></p>	<p><b>Триба</b> Campanuleae <b>Триба</b> Michauxieae <b>Триба</b> Phyteumateae <b>Триба</b> Peracarpeae</p> <p><b>Триба</b> Wahlenbergieae</p> <p><b>Триба</b> Cyanantheae <b>Триба</b> Platycodoneae</p> <p><b>Родина</b> Cyphiaceae</p> <p><b>Родина</b> <b>Сурфосарпсее</b> <b>Родина</b> <b>Nemacladaceae</b> <b>Родина</b> <b>Lobeliaceae</b></p>	<p><b>Підродина</b> Campanuloideae (9 триб) <b>Підродина</b> Prismatocarpoideae <b>Підродина</b> Wahlenbergioideae (11 триб)</p> <p><b>Підродина</b> Canarinoideae (2 триби)</p>	<p><b>Підродина</b> Campanuloideae</p> <p><b>Підродина</b> Cyphioideae <b>Підродина</b> Cyphocarpoideae <b>Підродина</b> Nemacladoideae <b>Підродина</b> Lobelioideae</p>	<p><b>Підродина</b> Campanuloideae (13 триб)</p> <p><b>Підродина</b> Cyanantheoideae (3 триби) <b>Підродина</b> Canarinoideae <b>Підродина</b> Ostrowskioideae <b>Підродина</b> Cyphioideae <b>Підродина</b> Cyphocarpoideae <b>Підродина</b> Nemacladoideae <b>Підродина</b> Lobelioideae (2 триби)</p>	<p><b>Підродина</b> Campanuloideae <b>Триба</b> Campanuleae</p> <p><b>Триба</b> Wahlenbergieae <b>Триба</b> Cyanantheae</p> <p><b>Підродина</b> Cyphioideae <b>Підродина</b> Cyphocarpoideae <b>Підродина</b> Nemacladoideae <b>Підродина</b> Lobelioideae</p>

Примітки: \* Перелік триб за А. О. Колаковським (1995) поданий нижче у тексті. \*\* Перелік триб підродин Campanuloideae та Cyanantheoideae за А. Takhtajan (2009) подано в табл. 1.1.2.1

### 1.1.2. Молекулярні й інтегровані дані щодо систематики та філогенії родини *Campanulaceae*

Монографічне опрацювання родини *Campanulaceae* у XXI столітті, викладене у багатотомному виданні під редакцією К. Kubitzki, здійснив Т. G. Lammers (Lammers, 2007), який об'єднав з родиною *Campanulaceae* близькі родини та запропонував поділ родини на п'ять підродин: *Cyphioideae* (A. DC.) Walp. (1 рід/65 видів), *Campanuloideae* Burnett (50/1050), *Cyphocarpoideae* Miers (1/3), *Lobelioideae* Burnett (29/1200) та *Nemacladoideae* Lammers (1-2/25), серед яких підродина *Campanuloideae* є найбільшою за кількістю родів, а *Lobelioideae* – найбільша за кількістю видів. Т. G. Lammers зазначив, що більш детальну систему родини *Campanulaceae* до рівня триб важко сформувати через недостатність даних (Lammers, 2007).

А. Takhtajan (2009) в останньому варіанті своєї системи покритонасінних, у родині *Campanulaceae*, окрім п'яти згаданих вище підродин, розглядав ще три підродини, які були виокремлені зі складу підродини *Campanuloideae*: *Cyananthoideae*, *Canarinoideae* та *Ostrowskioideae*. Підродина *Campanuloideae* в цій системі налічувала вже 13 триб (табл. 1.1.2.1), підродина *Cyananthoideae* – три триби (*Cyanantheae*, *Codonopsidae*, *Platycodoneae*), які за молекулярними даними (Haberle et al., 2009, Roquet et al., 2008, 2009, Borsch et al., 2009, Шулькіна, 2015) відносяться до безрангової групи *Platycodonoids*, а підродина *Lobelioideae* – дві триби (*Lobelieae* Presl. та *Delisseae* Rchb.). Також до безрангової групи *Platycodonoids* зараховуємо представників підродин *Canarinoideae* та *Ostrowskioideae* (Wang et al., 2014). Інші підродини в значенні А. Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009) (*Nemacladoideae*, *Cyphocarpoideae*, *Cyphioideae*, *Lobelioideae*) вважаємо такими, що містять недостатньо даних для віднесення їх до певних груп та такими, що потребують більш детального вивчення в молекулярному аспекті.

Молекулярно-філогенетичні дослідження (Borsch et al., 2009) підтвердили монофілію безрангових груп *Cyphioids*, *Lobelioids* і *Campanuloids* як основних клад у

родині Campanulaceae s. l., що відповідають підродинам Cyphioideae, Lobelioideae і Campanuloideae в останніх системах родини (Lammers, 2007; Takhtajan, 2009).

Недавнє дослідження підродини Lobelioideae (Kagame et al., 2021) доводить південноафриканське походження підродини, трав'янистість і азіатське походження гігантських лобеліюїдів, конвергентну еволюцію гігантських розеткових лобеліюїдів і багаторазове космополітне та незалежне виникнення лобеліюїдів в Африці, басейні Тихого океану і на Гавайських островах. Рід *Lobelia* L. є поліфілетичними і його таксономія потребує подальшої переоцінки з використанням як морфологічних, так і молекулярних даних (Kagame et al., 2021).

Загалом, родина Campanulaceae і, зокрема, представники роду *Campanula* активно залучаються в такі молекулярно-філогенетичні дослідження (Lakušić et al., 2013; Wahlsteen & Tyler, 2019). Поєднання таких досліджень разом із морфологічними даними дозволяє відновлювати види на таксономічному рівні, як це було продемонстровано на прикладі *Campanula cichoracea* Sm. Вид *C. cichoracea* добре відрізняється від *Campanula lingulata* s.str., наприклад, наявністю додатків чашечки, які по краю є з волосками і на молекулярному рівні теж є відмінності (Škondrić et al., 2014).

У подальших дослідженнях найбільше уваги було зосереджено на підродині Campanuloideae. Наприклад, у працях Т. Shulkina та співавторів (Eddie et al., 2003; Shulkina et al., 2003) до опрацювання брали як молекулярні, так і морфологічні дані, внаслідок чого було підтверджено поділ підродини Campanuloideae (у цитованих публікаціях в ранзі родини Campanulaceae s. str.) на три безрангові групи: Campanuloids, Wahlenbergioids і Platycodonoids. Аналогічні результати отримано в інших роботах з аналізу молекулярних даних (Haberle et al., 2009; Roquet et al., 2008, 2009). Водночас у групі Campanuloids було запропоновано 7 менших клад: Platycodon-клада, Wahlenbergia-клада, Jasionе-клада, Musschia-клада, Phyteuma-клада, *Campanula rotundifolia*-клада, Azorina-клада – на підставі вивчення хлоропластної ДНК (гени *petD*) (Borsch et al., 2009). Взагалі підродина Campanuloideae вважається поліфілетичною (Morin, 2020).



Молекулярно-філогенетичні дані підтверджують, що представники роду *Asyneuma* належать до Rapunculaceae-клади роду *Campanula* (Eddie et al., 2003; Roquet et al., 2008, 2009; Haberle et al., 2009; Zhuo et al., 2011), а також морфологічно різноманітні роди *Adenophora*, *Heterocodon* Nutt., *Homocodon* D. Y. Hong, *Githopsis* Nutt., *Legousia*, *Phyteuma*, *Petromarula* Vent. ex R. Hedw., *Physoplexis* (Endl.) Schur, *Trachelium* L., *Triodanis* Raf. і деякі види роду *Campanula*, наприклад *Campanula persicifolia* L. За іншими даними (Borsch et al., 2009), представники роду *Asyneuma* (*Asyneuma canescens*, *Asyneuma campanuloides*) належать до *Phyteuma*-клади разом з родами *Phyteuma*, *Physoplexis*, *Petromarula*, *Legousia* та деякі види роду *Campanula*. Хемотаксономічне дослідження 25 корейських видів Campanulaceae з 8 родів показало, що *Asyneuma* і *Peracarpa* Hook. f. et Thoms. є найбільш подібними за складом молекул-маркерів, які використовуються у фармакопеї (Kim et al., 2017). Рід *Asyneuma* вважається поліфілетичною групою видів (Stefanovich & Lakušić, 2009; Mansion et al., 2012; Yoo et al., 2018).

Оскільки у праці А. Takhtajan (2009) узято до уваги багато нових досліджень із філогенії Campanulaceae та виділено найбільшу кількість триб, ми зробили порівняння наявних молекулярно-філогенетичних інтерпретацій (Eddie et al., 2003; Borsch et al., 2009; Haberle et al., 2009; Roquet et al., 2008, 2009; Zhuo et al., 2011; Wang et al., 2014;) із цією системою. Виявилось, що жодна з підродин Campanulaceae s. str. у системі А. Takhtajan (2009) не відповідає однозначно монофілетичній групі Campanuloids, Wahlenbergioids або Platycodonoids відповідно. Так, підродина Campanuloideae об'єднує представників усіх трьох клад, а підродини Cyananthoideae, Canarinoideae та Ostrowskioidae формують спільну кладу Platycodonoids разом із представником триби Echinocodoneae з підродини Campanuloideae (табл. 1.1.2.1).

Найновіші молекулярно-філогенетичні дослідження внутрішньородинних зв'язків у підродині Campanuloideae (Wang et al., 2014; Hong & Wang, 2015) на підставі вивчення хлоропластної ДНК (гени *atpB*, *matK*, *rbcL* та *petD*) у 90 таксонів із 36 родів показали, що три монофілетичні клади з високою підтримкою корелюють із даними палеоботаніки,

кариології та морфології. На підставі цього пропонується визнати у підродині *Campanuloideae* триби *Cyanantheae* Meisner, *Wahlenbergieae* Endl. та *Campanuleae* Dumortier, які відповідають трьом безранговим групам, виділеним раніше: *Platycodonoids*, *Wahlenbergioids* і *Campanuloids* відповідно (Wang et al., 2014; Stevens, 2017).

Таблиця 1.1.2.1

**Систематика і філогенія родини Campanulaceae s. str. у контексті молекулярно-філогенетичних даних**

Система А. Takhtajan (2009)		Роботи, які підтверджують приналежність представників до групи	Група спорідненості / триба за Hong & Wang, 2015
Підродина Campanuloideae	Триба Azorineae	Borsch et al., 2009; Eddie et al., 2003; Haberle et al., 2009; Roquet et al., 2008	Campanuloids / Триба Campanuleae
	Триба Campanuleae	Borsch et al., 2009; Eddie et al., 2003; Haberle et al., 2009; Roquet et al., 2008; Roquet et al., 2009; Zhuo et al., 2011	
	Триба Michauxieae	Borsch et al., 2009; Eddie et al., 2003; Haberle et al., 2009; Roquet et al., 2009; Zhuo et al., 2011	
	Триба Musschieae	Eddie et al., 2003; Haberle et al., 2009	
	Триба Edraiantheae	Borsch et al., 2009; Eddie et al., 2003; Haberle et al., 2009; Roquet et al., 2008; Roquet et al., 2009; Zhuo et al., 2011	
	Триба Peracarpeae	Zhuo et al., 2011	
	Триба Phyteumateae	Borsch et al., 2009; Eddie et al., 2003; Haberle et al., 2009; Roquet et al., 2008; Roquet et al., 2009; Zhuo et al., 2011	
	Триба Jasioneae	Haberle et al., 2009; Roquet et al., 2009	Wahlenbergioids / Триба Wahlenbergieae
	Триба Merciereae	Haberle et al., 2009; Roquet et al., 2009; Zhuo et al., 2011	
	Триба Prismaticarpeae	Haberle et al., 2009; Roquet et al., 2009; Zhuo et al., 2011	
	Триба Siphocodoneae	Haberle et al., 2009; Zhuo et al., 2011; Eddie et al., 2010	
	Триба Wahlenbergieae	Borsch et al., 2009; Haberle et al., 2009; Roquet et al., 2009; Zhuo et al., 2011	
Триба Echinocodoneae	Hong & Wang, 2015; Wang et al., 2014	Platycodonoids / Триба Cyanantheae	
Підродина Cyananthoideae	Триба Codonopsidae		Borsch et al., 2009; Eddie et al., 2003; Haberle et al., 2009; Roquet et al., 2009; Wang et al., 2014; Zhuo et al., 2011
Триба Cyanantheae	Borsch et al., 2009; Eddie et al., 2003; Haberle et al., 2009; Roquet et al., 2009; Wang et al., 2014; Zhuo et al., 2011		
	Триба Platycodoneae	Borsch et al., 2009; Eddie et al., 2003; Haberle et al., 2009; Roquet et al., 2009; Wang et al., 2014; Zhuo et al., 2011	
Підродина Canarinoideae		Borsch et al., 2009; Eddie et al., 2003; Haberle et al., 2009; Roquet et al., 2009; Wang et al., 2014; Zhuo et al., 2011	
Підродина Ostrowskioideae		Wang et al., 2014	

Підродина *Lobelioideae*, якій було приділено значно менше уваги дослідників, на відміну від підродини *Campanuloideae*, характеризується більш константними ознаками будови квітки у її представників, а саме, 5-членною переважно зигоморфною оцвітиною та димерним гінецеєм (Lammers, 2007). Т. G. Lammers (2007) зазначає такі карпологічні ознаки в діагнозах триб у складі цієї підродини: триба *Delisseae* – плід ягодоподібний, триба *Lobeliae* – плід розкривний. Аналогічно, як і для підродини *Campanuloideae*, результати дослідження послідовностей кількох генів у рослин цієї групи (*rbcL*, *trnL-trnF*, *ndhF*) не підтвердили існуючу систему триб підродини *Lobelioideae*, але підкріпили вісім монофілетичних клад (Antonelli, 2008). Виявлено, що ягодоподібні плоди виникали у представників підродини незалежно щонайменше п'ять разів від коробчастих плодів. Це нівелює вагу ознак структури оплодня у систематиці підродини. Зміна типу плоду, на думку вчених (Antonelli, 2008; Givnish et al., 2009), відбувалась у зв'язку зі змною умов оселищ і життєвої форми рослин. Аналогічних висновків дійшли під час вивчення найчисленнішої монофілетичної групи родів *Lobelioideae* "CBS clade": *Centropogon* C. Presl, *Burmeistera* Triana та *Siphocampylus* Pohl, підкреслюючи надзвичайну лабільність типу плоду в цих родах (Lagomarsino et al., 2014).

Підродина *Lobelioideae* є добре вивченою групою у філогенетичному плані (Antonelli, 2009). Результат дослідження вчених свідчить про те, що представники цієї групи зі Східної Африки, Гавайських островів, а також Південної Америки, Французької Полінезії та Південно-Східної Азії утворюють сильно підтриману монофілетичну групу, а предкові реконструкції за життєвою формою та поширенням вказують на їхнє походження від одного деревного предка, який, ймовірно, був обмежений Африкою.

Інші підродини в родині *Campanulaceae* (*Nemacladoideae*, *Cyphocarpoideae* та *Cyphoideae*) характеризуються невеликою кількістю таксонів і водночас є недостатньо вивченими у філогенетичному та карпологічному сенсі.

Сучасні філогенетичні дослідження іноді обмежуються вивченням ендемічних представників родини *Campanulaceae*, наприклад на території острова Крит (Cellinese et al., 2009). Встановлено, що ендемічні види Криту не утворюють монофілетичної групи,

а розкидані по всій кампанулоїдній кладі. Також з'ясовано, що більшість критських видів були присутні на островах під час їх ізоляції і, ймовірно, через те, що вони не пристосовані до поширення насінин шляхом анемо- чи зоохорії, то, відповідно, ці види не поширились на далеку відстань, а кількість видів дещо зменшилась через вплив людини (Cellinese et al., 2009).

Зазначені вище поділ родини *Campanulaceae* на п'ять підродин (Lammers, 2007) і поділ підродини *Campanuloideae* на три триби (Hong & Wang, 2015) є загальноприйнятими на сьогоднішній день. Цей поділ був використаний у системі родини, що представлена в науковій базі *Angiosperm Phylogeny Website* (Stevens, 2017).

### 1.1.3. Система та філогенія роду *Campanula*

Рід *Campanula* L. в систематичному відношенні – один із найбільших і складних родів квіткових рослин. Ареал роду *Campanula* охоплює помірні та субтропічні області переважно північної півкулі. Варіабельність морфологічних ознак та існування різних поглядів на їх діагностичну значущість ускладнювали таксономію роду (Linnaeus, 1753; de Candolle, 1838; Boissier, 1875; Федоров, 1978). Вже давно існували різні погляди на значущість ознак, які використовували для побудови системи цього роду. А. de Candolle (1830) на перше місце ставив ознаку наявності придатків чашечки, після чого розділив рід *Campanula* на дві секції: *Medium* DC. (чашечка з придатками), *Eucodon* DC. (без придатків). Проте ця ознака виявилася не досить стабільною і не корелювала з іншими ознаками у представників виділених ним секцій.

Система Boissier (1875) базувалась на особливостях розкривання коробочки. Згідно з Boissier, рід *Campanula* складався з двох секцій *Medium* (коробочка розкривається біля основи) та *Rapunculus* (Fourg.) Boiss. (коробочка розкривається біля верхівки або посередині). У складі секції *Medium* автор виділив підсекції *Quinqueloculares* Boiss. (зав'язь п'ятигнізна) і *Triloculares* Boiss. (зав'язь тригнізна).

В роботі О. Д. Вісюліної (1961) для роду *Campanula* наведені ці ж дві секції: *Medium* DC. (коробочки розкриваються дірочками або отворами при основі) та секція *Rapunculus* (Fourr.) Boiss. (коробочки розкриваються дірочками або боковими клапанами, які знаходяться на верхівці коробочки, рідше приблизно в середній її частині). Такий же поділ роду *Campanula* на секції зберігається у системі Федорова (1978): секція *Campanula* – коробочка відкривається порами або клапанами при основі, секція *Rapunculus* (Fourr.) Boiss. – коробочка відкривається порами або клапанами біля верхівки.

Згідно з філогенетичним аналізом родини, проведеним на підставі молекулярно-генетичних досліджень (Roquet et al., 2008), рід *Campanula* не є монофілетичним і складається з двох клад, одна з яких (*Campanula* s. str.) відповідає секції *Campanula*, а друга клада (*Rapunculus*) відповідає секції *Rapunculus*. Інші молекулярно-філогенетичні дослідження підтвердили ці результати (Mansion et al., 2012; Liveri et al., 2019).

Традиційно, карпологічні ознаки використовуються в систематиці роду *Campanula* на теренах України. Н. Г. Дремлюга (Дремлюга, 2013а, 2013б) вивчала плоди в роді *Campanula* та доповнила їхню морфологічну характеристику в межах секцій і підсекцій. Виявилось, що розташування отворів розкривання коробочки відповідає системі, яка наведена за молекулярними даними. Тобто, до секції *Campanula* належать ті види, у яких отвори розкривання плоду розташовані в нижній частині плоду, а у представників секції *Rapunculus* – у верхній частині плоду чи посередині.

Дремлюга Н. Г. (Дремлюга, 2013в) створила конспект роду *Campanula* у флорі України, який представлений 29 видами, що відносяться до 3 секцій, 7 підсекцій та 14 рядів. Секції *Campanula* та *Rapunculus* у конспекті зберігаються, проте виділена ще одна монотипна секція *Rotula* (*Campanula carpatica* Jacq.) на підставі особливостей життєвої форми, морфології листків, ознак пилкових зерен та насінин.

Пилкові зерна в родині *Campanulaceae* добре вивчені, а саме ультраструктура поверхні (Золала и др., 2011; Дремлюга & Жигалова, 2017). Паліноморфологічні дослідження дозволяють встановити спільні та відмінні ознаки між видами і, навіть, в

межах роду виділяти види в окремі ряди (*Campanula kladniana*) (Дремлюга & Жигалова, 2017).

Цінною є робота, в якій представлено критичний аналіз сучасного стану вивчення роду *Campanula* з боку систематики та морфології (Дремлюга, 2009). На підставі даних Дремлюги (Дремлюга, 2013а, 2013б), видно, що дзвоники досить відмінні за розташуванням отворів коробочки, тому, ймовірно, будуть виявлені різні особливості розкривання плодів навіть в межах одного роду.

Тому, на сьогодні важливим завданням систематики роду *Campanula* є узгодження даних, отриманих з морфологічного аналізу, з молекулярними даними.

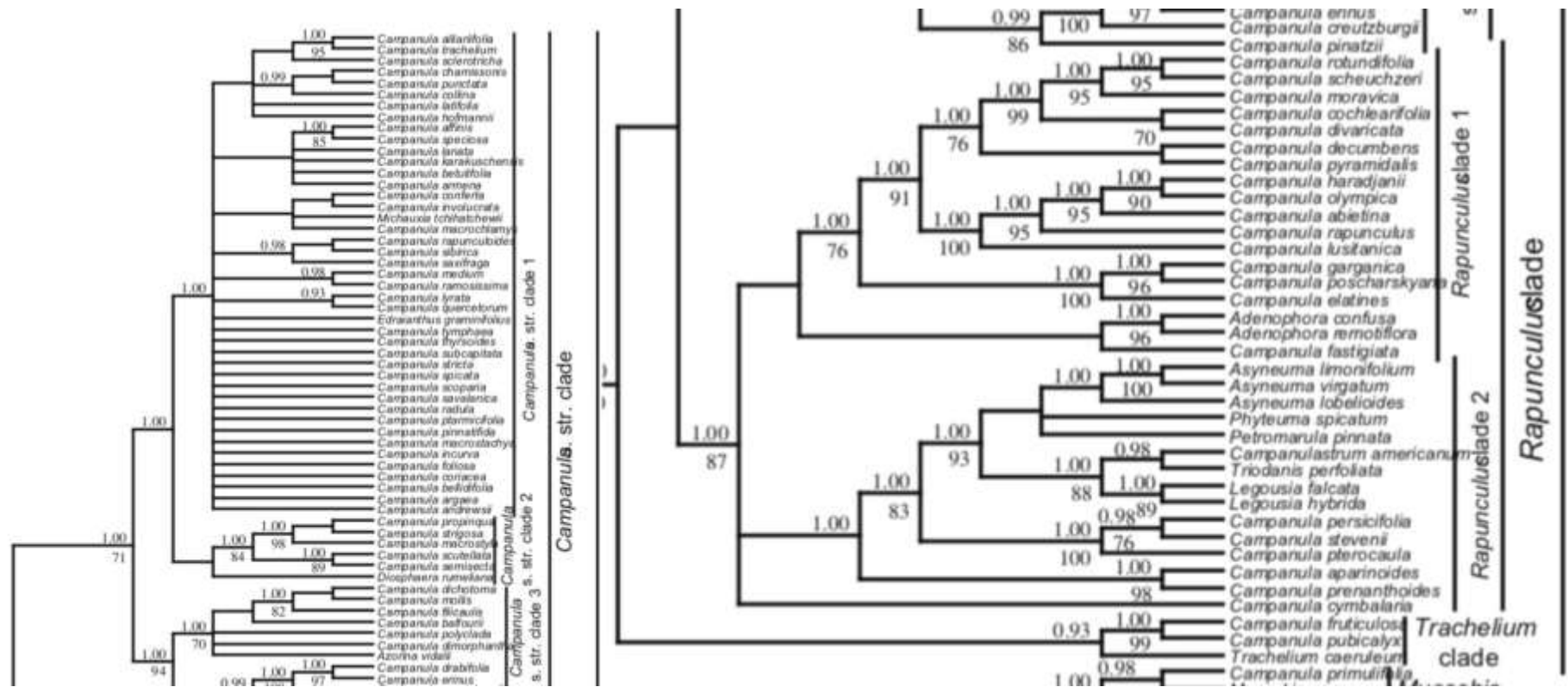


Рис. 1.1.3.1 Кладограма триби Campanuleae за даними Roquet et al. (2009), яка демонструє поліфілетичність роду *Campanula* (*Campanula* s. str.-клада та *Rapunculus*-клада) на основі Байєсівського аналізу комбінованої матриці (гени *rbcl*, *trnL-F*)



## 1.2. Карпологічні дослідження в родині *Campanulaceae*

Питання про значення ознак плоду для родини *Campanulaceae* було детально проаналізовано А. О. Колаковським (1985, 1986, 1990, 1995). А. О. Колаковський (Колаковский, 1995) здійснив великий внесок у систематику, географію та морфологію родини *Campanulaceae* s. str. А. О. Колаковський вважав, що всі системи, які були створені раніше, знаходились на рівні недостатньої вивченості карпології основних таксонів, при якому використовувались лише обмежена кількість поверхневих ознак, так званих способів розкривання плоду. У роботі А. О. Колаковського “Семейство Колокольчиковых” відзначено необхідність застосування карпологічного методу у систематиці родини. На підставі своїх досліджень А. О. Колаковський виділив чотири підродини в межах *Campanulaceae* (табл. 1.2.1):

**Subfamilia Prismaticarpoideae Kolak.** – коробочки несправжньо-кришечкового карпологічного типу, а саме: після опадання диска (“несправжньої кришечки”) разом із зубцями чашечки, віночком, тичинками і стовпчиком коробочки розтріскуються поздовжньо на лінійні частки.

**Subfamilia Canarinoideae Kolak.** – плоди соковиті, ягодоподібні, самостійно не розкриваються (м’ясиста коробочка). У *Canarina canariensis* (L.) Vatke в центрі зав’язі виявлено сферичну порожнину (Колаковский, 1990).

**Subfamilia Wahlenbergioideae (Endl.) Kolak.** – коробочки різних карпологічних типів, розкриваються без попереднього опадання диска (кришечки). Підродина включає дві безрангові групи: типові валенбергієві та гетерокарпні – умовно валенбергієві. До першої групи належать роди, представники яких схожі за будовою коробочок до типу *Wahlenbergia-Codonopsis*; до другої групи – роди, представники яких мають дуже різні у карпологічному сенсі плоди.

**Subfamilia Campanuloideae** – коробочки розкриваються за допомогою спеціалізованого органа – аксикорна (Колаковский, 1995).

Усього в родині *Campanulaceae* s. str., лише за карпологічними даними, виділено 22 триби, які об’єднували 49 родів.

Так, підродина Prismaticarpoideae Kolak. містить 1 рід, підродина Canarinoideae Kolak. – 2 роди, підродина Wahlenbergioideae (Endl.) Kolak. – 18 родів, підродина Campanuloideae охоплює 28 родів.

Таблиця 1.2.1

**Родина Campanulaceae Juss. sensu (Колаковський, 1995)**

<b>Subfamilia 1. Prismaticarpoideae Kolak.: <i>Prismatocarpus</i> L'Hér.</b>
<b>Subfamilia 2. Canarinoideae Kolak.</b>
<b>Tribus Canarinieae Kolak.: <i>Canarina</i> L.</b>
<b>Tribus Campanumoeae Kolak.: *<i>Campanumoea</i> Blume</b>
<b>Subfamilia 3. Wahlenbergioideae (Endl.) Kolak.</b>
<b>Група типових валенбергієвих</b>
<b>Tribus Wahlenbergieae Endl.: <i>Codonopsis</i> Wall., <i>Cyananthus</i> Wall., <i>Echinocodon</i> Hong, <i>Heterochenia</i> A. DC., *<i>Leptocodon</i> Hook. f. et Thoms., <i>Microcodon</i> A. DC., <i>Platycodon</i> A. DC., <i>Wahlenbergia</i> Schrad. ex Roth.</b>
<b>Група гетерокарпних умовно Валенбергієвих</b>
<b>Tribus Annaeae Kolak. Descr. emend.: *<i>Annaea</i> Kolak.</b>
<b>Tribus Azorineae Kolak.: <i>Azorina</i> Feer</b>
<b>Tribus Echinocodonieae Kolak.: *<i>Echinocodonia</i> Kolak.</b>
<b>Tribus Gadellieae Kolak.: *<i>Gadellia</i> Schulk.</b>
<b>Tribus Jasionae Fed: <i>Jasione</i> L.</b>
<b>Tribus Muehlbergelleae Kolak.: <i>Muehlbergella</i> Feer</b>
<b>Tribus Musschieae Kolak.: <i>Musschia</i> Dumort.</b>
<b>Tribus Ostrowskieae Fed.: <i>Ostrowskia</i> Regel</b>
<b>Tribus Pseudocampanuleae Kolak.: *<i>Pseudocampanula</i> Kolak.</b>
<b>Tribus Theodorovieae Kolak.: <i>Theodorovia</i> Kolak.</b>
<b>Subfamilia 4. Campanuloideae</b>

<b>Tribus Campanuleae:</b> <i>Adenophora</i> Fisch., * <i>Astrocodon</i> Fed., <i>Campanula</i> L., * <i>Hemisphaera</i> Kolak., <i>Heterocodon</i> Nutt., <i>Megalogyx</i> (Damboldt) Kolak., * <i>Roucella</i> Dumort., * <i>Sicyodon</i> Feer, * <i>Symphyandra</i> A. DC., <i>Trachelium</i> L.
<b>Tribus Edraiantheae Fed.:</b> <i>Edraianthus</i> A. DC.
<b>Tribus Michauxieae Fed.:</b> <i>Michauxia</i> L'Hér.
<b>Tribus Mzymtelleae Kolak.:</b> * <i>Mzymtella</i> Kolak.
<b>Tribus Neocodoneae Kolak.:</b> <i>Asyneuma</i> Griseb. et Schenk., * <i>Brachycodonia</i> Fed., <i>Cylindrocarpa</i> Regel, <i>Favratia</i> Feer, <i>Legousia</i> Durande, * <i>Neocodon</i> Kolak. et Serd., <i>Popoviocodonia</i> Fed.
<b>Tribus Peracarpeae Fed.:</b> <i>Peracarpa</i> Hook. f. et. Thoms.
<b>Tribus Phyteumatae Fed. p. p.:</b> <i>Petromarula</i> Hedwig f., <i>Physoplexis</i> (Endl.) Schur, <i>Phyteuma</i> L.
<b>Tribus Sachokielleae Kolak.:</b> <i>Sachokiella</i> Kolak.
<b>Tribus Sergieae Kolak.:</b> <i>Cryptocodon</i> Fed., * <i>Hyssaria</i> Kolak., <i>Sergia</i> Fed.

Примітка: у цій системі і далі по тексту назви таксонів подано згідно з оригіналом, серед них зазначено зірочкою (\*) назви 15 родів, які вважаються таксономічними синонімами та на сьогодні не прийняті (POWO, 2023; WCSP, 2020).

Система родини Campanulaceae s. str. за А. О. Колаковським (Колаковский, 1995) суттєво відрізняється від попередніх систем, хоч у всіх них застосовували карпологічні ознаки. Велика кількість нових триб і підродин у системі А. О. Колаковського пояснюється значним поглибленням знань про структуру плоду, яке здійснив дослідник, уточнюючи наявні терміни та застосовуючи детальні характеристики способу розкривання плодів. Класифікація плодів А. О. Колаковського в родині Campanulaceae заслуговує на найпильнішу увагу.

Система А. О. Колаковського (Колаковский, 1995) охоплює лише представників, поширених у Старому світі, й не містить інформації про ендемічні північно-американські роди *Githopsis* Nutt. та *Triodanis* Raf., а також про південно-африканський рід *Merciera*, хоча плоди у представників цих родів на той час уже були описані.

У роботі А. О. Колаковського (Колаковский, 1995) викладені факти щодо особливостей морфологічної будови та розкривання плодів у представників родини *Campanulaceae* s. str. А. О. Колаковський встановив встановлює 43 типи плодів (кожен тип плоду відповідає назві роду, в якому він був виділений), які об'єднав у 18 груп. В основі карпологічної класифікації А. О. Колаковського лежить вивчення плодів за ознакою наявності чи відсутності спеціалізованого органа – аксикорна. Вчений поділив карпологічні типи на безаксикорнові та аксикорнові (рис. 1.2.2). А. О. Колаковський встановив для роду *Campanula* та деяких інших родів дзвоникових новий тип плоду – аксикорнова коробочка.

Аксикорн або осьовий ріжок (*axicornu*) визначається ним як «спеціалізований орган у деяких родів родини *Campanulaceae*, прикріплений зазвичай до осьової колонки, рідше відсунутий до зовнішньої стінки коробочки, який активно вигинається як ріг і забезпечує дисемінацію завдяки утворенню отворів на стулках коробочки, а також іноді на диску» (Колаковский, 1995). Вважається, що аксикорн з'явився на певному етапі еволюції плоду-коробочки у представників дзвоникових. Аксикорни можуть розміщуватись апікально (*Campanula*, *\*Hemisphaera*, *Phyteuma*), медіально (*Trachelium*) чи базально (*\*Symphyandra*, *Adenophora*). Аксикорн може мати вузький, шилоподібний носик (*\*Sicyodon*), або й сам аксикорн може бути тонким, в основі з невеликим носиком (*Peracarpa*) (рис. 1.2.2; 13). Аксикорн буває звужений при основі, від'єднується від осьової колонки та зливається з грубосітчастим оплоднем (*\*Astrocodon*). У *Campanula paradoxa* Kolak. виявлено, що аксикорн складається зі склеренхімних клітин із товстими стінками, округлої або овальної форми, з більш або менш тупуватими обрисами (Лакоба, 1986).

Серед безаксикорнових плодів А. О. Колаковський виділяв дві групи: автономно-нерозкривні й автономно-розкривні плоди (рис. 1.2.2).

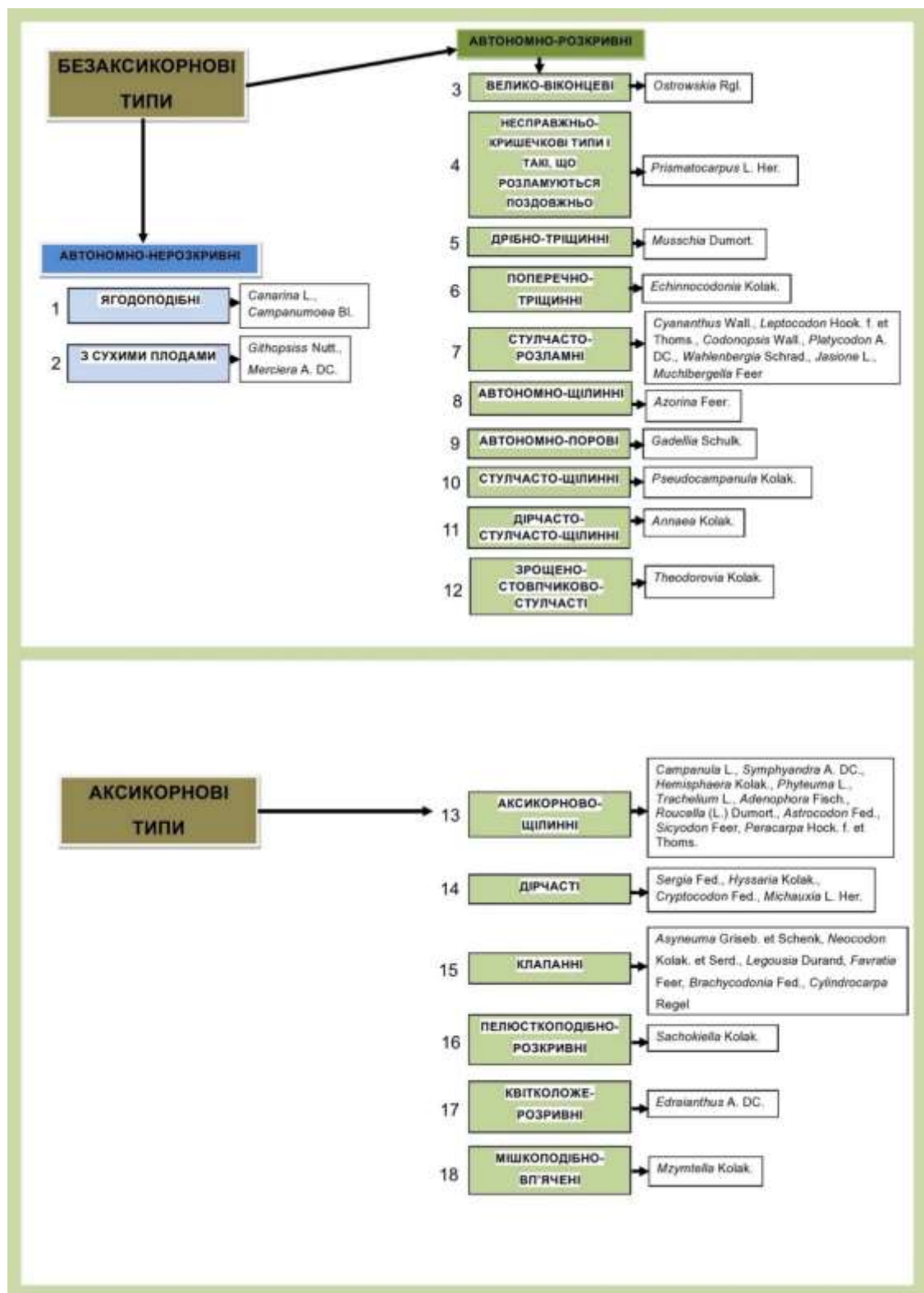


Рис. 1.2.2. Класифікація плодів в родині Campanulaceae s. str. за А. О. Колаковським (1995). Назви родів та автори подані згідно з оригіналом

**Автономно-нерозкривні плоди** – це плоди, які руйнуються пасивно, без утворення спеціальних отворів. До цієї групи належать **ягодоподібні** та **сухі** плоди (рис. 1.2.2; 1, 2). У ягодоподібних плодів наявний м'ясистий оплодень, який із часом згниває (роди *Canarina* та \**Campanuloea*). Сухі плоди властиві родам *Githopsis* і *Merciera* та характеризуються утворенням «несправжніх» отворів унаслідок природної мацерації плоду. **Автономно-розкривні плоди** характеризуються наявністю спеціальних отворів, таких як щілини, тріщинки, віконця, пори.

Для характеристики всіх типів отворів розкривання плодів, які трапляються у родині, А. О. Колаковський (Колаковский, 1995) пропонує спеціальну термінологію. Нижче наводимо визначення цих термінів і характеристики типів плодів, які мають відповідні отвори, згідно з ориганілом.

**Віконце** (*fenestra*) – овальний чи округлий отвір у верхній частині коробочки, який формується в кутах сходження товстих скелетних жилок і до моменту дозрівання насінин закритий тонкостінною тканиною. Розрізняють два типи віконця:

**а) Велике віконце** (*fenestra typica*) характеризується утворенням вертикальної тріщини й подальшим равликopodobним закрученням усередину ділянок тканини віконця. Описане для роду *Ostrowskia*, представники якого мають у верхній частині плоду кілька таких отворів, що є наслідком попередньо сформованих тріщин (рис. 1.2.2; 3).

**б) Дрібне віконце** (*fenestella*) – ймовірно, це рудиментарний отвір у верхній частині коробочки в єдиного представника роду \**Annaea* – *Annaea hieracioides* Kolak. (тепер розглядається як таксономічний синонім до *Campanula hieracioides* Kolak. (WCSP, 2020). У представників цього виду коробочка спочатку розкривається внизу трьома щілинами у розвилках жилок, а пізніше, на останніх стадіях розкривання, виникають кілька перфорованих круглих отворів у верхній частині коробочки, а також три отвори на диску. Такий плід А. О. Колаковський називає дірчасто-стулчато щілинним (рис. 1.2.2; 11), хоча власне дірочкою автор називає інший тип отвору (див. нижче).

**Дірочка** (*foramen*) – отвір із рівним або рваним краєм у стінці коробочки, зазвичай у середній її частині, який утворюються трохи вкороченими носиками

аксикорнів, що припіднімаються. Плоди у представників роду *\*Hyssaria* характеризуються дірочками із рваними краями, у представників роду *Michauxia* – овальними дірочками з рівними краями, у представників родів *Cryptocodon* та *Sergia* – великими дірочками (рис. 1.2.2; 14).

**Клапан або клапанна пора** (*porus membranaceus*) – отвір у стінці коробочки, розміщений зазвичай при основі зубців чашечки. Він утворений відривом невеликої ділянки тканини носиком аксикорна або всією його поверхнею. Іноді у плоді може формуватися клапанна дірочка, як у представників роду *\*Brachycodonia* (рис. 1.2.2; 15). Розрізняють два типи клапанів:

**а) Драбинчастий клапан** (*porus membranaceus scaliformis*) – у верхній частині коробочки відбувається вп'ячування тонкої стінки коробочки у вигляді напівсферичних «мішечків». До їхніх основ прикріплені носики дуже дрібних аксикорнів, які відкривають намічені раніше отвори. Цей тип клапана характерний для представників родів *Asyneuma*, *\*Neocodon* та *Favrata* (рис. 1.2.2; 15).

**б) Плоский клапан** (*porus membranaceus platyphyllus*) – видовжений, зазвичай клиноподібний отвір у верхній частині коробочки, часто із розірваними краями. Він утворюється у процесі серпоподібного вигинання назовні всієї поверхні плоского аксикорна, який зростається зі стінкою плоду. Цей тип клапана характерний для представників родів *Legousia* та *Cylindrocarpa* (рис. 1.2.2; 15).

**Пора** (*porus*) – округлий дрібний отвір у стінці плоду, розташований вздовж лінії її зростання з перегородкою зав'язі. Пори утворюються автономно, розсуванням країв поперечної тріщини з розширенням отвору на невеликій ділянці; одночасно відбувається вузькоклиноподібне розривання перегородки зав'язі. Цей специфічний тип отворів трапляється у представників роду *Gadellia*, в коробочках яких шляхом появи поперечних тріщин формуються 1–3 пори (рис. 1.2.2; 9).

**Тріщинка** (*rimula*) – дрібний, зазвичай лінійно-овальний отвір у стінках коробочки, який формується між скелетними жилками. Тріщинки розташовуються рядами поперечно і беруть участь у розкриванні **дрібно-тріщинного** типу плоду, для якого характерним є формування на поверхні коробочки багатьох поперечних тріщин (представники роду *Musschia*, рис. 1.2.2; 5).

**Поперечно-тріщинний** тип плоду характеризується формуванням широкої поперечної тріщини у місці з'єднання кожної перегородки і стінки плоду в *\*Echinocodonia primulifolia* (Brot.) Kolak. (номенклатурний синонім до *Echinocodon primulifolius* (Brot.) Kolak. (рис. 1.2.2; 6).

**Щілина** (*fissura*) – це зазвичай півмісяцевий отвір, який утворюється за допомогою розсування тканин, найчастіше, на ділянках між розгалуженнями скелетних жилок у стінці коробочки. Утворення щілин є найпоширенішим способом розкривання коробочок. У дзвоникових розрізняють три типи щілин, які виникають у нижній частині коробочки:

**а) Аксикорнова щілина** (*fissura axicornuta*) утворюється за допомогою аксикорна. Характерна для плодів представників родів *Campanula*, *\*Symphyandra*, *\*Hemisphaera*, *Phyteuma*, *Trachelium*, *Adenophora*, *\*Roucella*, *\*Astrocodon*, *\*Sicyodon* та *Peracarpa* (рис. 1.2.2; 13).

**б) Стулкова безаксикорнова щілина** (*fissura valvata*) утворюється за допомогою вигинання кінців стулок назовні. Характерна для коробочок із твердими стінками у представників родів *\*Pseudocampanula* (рис. 1.2.2; 10) і *\*Annaea* (рис. 1.2.2; 11) (на перших стадіях розкривання).

**в) Автономна щілина** (*fissura autonomna*) утворюється внаслідок розсування тканин завдяки розташованій між ними смужці паренхіми, що легко руйнується. У цьому разі одна стулка щілини вигинається догори завдяки наявності тонкої смужки механічної тканини. Цей тип щілини характерний тільки для плодів єдиного представника роду *Azorina* – *Azorina vidalii* (Wats.) Feer., ендемічного виду Азорських островів (Menezes, 2013) (рис. 1.2.2; 8).

Крім зазначених типів плодів за способом їхнього розкривання, в родині *Campanulaceae* s. str. трапляються й інші (див. рис. 1.2.2).

До **несправжньо-кришечкового типу плоду, що розламується поздовжньо**, належить плід у *Prismatocarpus paniculatus* L'Hér. (рис. 1.2.2; 4), який розламується поздовжніми тріщинами на окремі сегменти після опадання «несправжньої» кришечки – верхнього фрагменту даху зав'язі.



**Стулчасто-розламний** тип плоду (рис. 1.2.2; 7) характеризується формуванням стулок, які можуть розходитися лише у верхній частині коробочки (роди *\*Leptocodon*, *Platycodon*, *Wahlenbergia*, *Jasione*), досягати її середини (рід *Cyananthus*), або ж основи (роди *Codonopsis*, *Muehlbergella*).

**Зрощено-стовпчико-стулчастий** тип плоду властивий для єдиного представника роду *Theodorovia* – *Th. karakuschensis* (Grossh.) Kolak. (рис. 1.2.2; 12) і характеризується утворенням трьох стулок, які містять замкнені малонасінні гнізда зав'язі. Стулки вгорі з'єднані між собою основою стовпчика, який розщеплюється до половини довжини на три тонкі смужки. Стулки спочатку зрошені з чашечкою, а потім випадають із неї, залишаючи тільки скелетні жилки. У сучасних джерелах (Lammers, 2007) плід в цього виду розглядається як схізокапрій.

**Пелюсткоподібно-розкривний** тип плоду (рід *Sachokiella*) характеризується розкриванням за допомогою довгих тонких аксикорнів із невеликим носиком, який розриває основу дуже тонких скелетних жилок, після чого розсуваються 5 сегментів оплодня, що, піднімаючись догори, нагадують пелюстки квітки (рис. 1.2.2; 16).

У **квітколоже-розривного** типу плоду (рід *Edraianthus*) апікальні аксикорни, що мають зрслі основи та вільні носици, пересуваються по стінках конічної чашечки і після розриву дуже тонкої осьової колонки повністю розривають тонкостінний диск (рис. 1.2.2; 17).

**Мішечкоподібно-вп'ячений** тип плоду має у нижній його частині вдавнені стінки (рід *\*Mzyntella*, рис. 1.2.2; 18), а його розкривання подібне до розкривання щілинами за допомогою аксикорнів.

У роботі А. О. Колаковського (Колаковский, 1986, 1995) подано напівсхематичні рисунки загального вигляду, поперечних та поздовжніх перерізів плодів, де зображено розміщення здерев'янілих тканин та аксикорнів (табл. I-V в Колаковский, 1995). Проте, на рисунках не показані форма та розміщення отворів, а також відсутні дані з анатомії гістогенезу тканин, тобто не з'ясовані анатомічні особливості плодів. Це робить оригінальну й детальну класифікацію плодів, розроблену дослідником, дуже складною для сприйняття.

Якщо розглядати розкривання плоду як прикінцевий етап його морфогенезу, то можна вважати працю А. О. Колаковського як таку, що присвячена особливостям морфогенезу плодів, не зважаючи на те, що вивчено лише структуру зрілих плодів.

Серед досліджених А. О. Колаковським видів є такі представники роду *Campanula*: *Campanula excisa* Schleich. ex Murith, *Campanula odontosepala* Boiss., *Campanula paradoxa* Kolak., *Campanula pyramidalis* L. – це види, які не трапляються у флорі України (Колаковский, 1995, табл. 3, рис. 3-6; Donald et al., 2019), як і *Asyneuma campanuloides* (M.Bieb. ex Sims) Bornm. (Колаковский, 1995, табл. 5, рис. 4) та *Legousia falcata* (Ten.) Fritsch ex Janch. (Колаковский, 1995, табл. 5, рис. 5). Єдині види з флори України, які згадуються у роботі це – *Campanula latifolia* L., *Jasione montana* L. та *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC. (Колаковский, 1995, табл. 1, рис. 4-5) та *Phyteuma spicatum* L. Для цих видів подані стулчасто-розламний, аксикорново-щілинний та клапанний типи плодів (табл. 1.2.2). Для уточнення типу плоду та способу розкривання у представників флори України необхідно провести спеціальні дослідження.

**Таблиця 1.2.3**

**Морфологічні типи коробочок у представників *Campanulaceae* s.str.  
флори України за А. О. Колаковським (1995)**

Назва виду	Тип плоду	Спосіб розкривання
<i>Platycodon grandiflorus</i> (Jacq.) A. DC.	Безаксикорновий	Автономно-розкривний тип, а саме стулчасто-розламний
<i>Jasione montana</i> L.	Безаксикорновий	Автономно-розкривний тип, а саме стулчасто-розламний
<i>Adenophora</i> Fisch. ( <i>A. stenanthina</i> (Ledeb.) Kitag.)	Аксикорновий	Аксикорново-щілинний
<i>Asyneuma canescens</i> (Waldst. & Kit.) Griseb. & Schenk	Аксикорновий	Клапанний
<i>Campanula</i> L. ( <i>C. latifolia</i> L.)	Аксикорновий	Аксикорново-щілинний
<i>Phyteuma</i> L. ( <i>P. spicatum</i> L.)	Аксикорновий	Аксикорново-щілинний
<i>Legousia</i> Durande ( <i>L. falcata</i> (Ten.) Fr.)	Аксикорновий	Клапанний

Карпологічні дослідження представників родини *Campanulaceae* s. l., проведені А. О. Колаковським, до сьогодні залишаються найбільш ґрунтовними. Не вдаючись до тонких анатомічних досліджень, А. О. Колаковський зауважив, що велику роль у розкриванні плодів відіграє розміщення здерев'янілих структур-аксикорнів. Опрацювавши різноманітний у таксономічному відношенні матеріал, вчений виявив найменші відмінності між способами розкривання плодів у різних родах і виділив багато нових варіантів будови та розкривання коробчастих плодів у родині. Це дослідження лягло в основу його карпологічної системи родини *Campanulaceae*. «Штучності» системі А. О. Колаковського надає відсутність порівняльно-морфологічної й еволюційної інтерпретації описаних ознак, що є важливим кроком для встановлення філогенезу родини. Ознаки гінецею, які традиційно розглядаються як характеристики гінецею, а не плоду, також лишилися поза увагою вченого, а саме, положення зав'язі, кількість гнізд, розміщення плацент. Однак, зазначені характеристики гінецею становлять суттєву частину плоду та визначають особливості його розкривання. Але навіть комплексна інформація про морфогенез гінецею-плоду не може бути єдиним джерелом даних для систематики у ХХІ столітті. Тому погляди

сучасних учених на систему родини *Campanulaceae* значно відхиляються від поглядів А. О. Колаковського.

Класифікація плодів у підродині *Campanuloideae* А. О. Колаковського хоч і лишається найбільш деталізованим дослідженням плодів у родині *Campanulaceae*, є штучною у своїй основі та не дає змоги описати тенденції еволюції плодів. Даних стосовно детального карпологічного аналізу представників інших підродин немає. Нез'ясованим лишається походження верхніх і напівнижніх плодів у підродинах *Cyphioideae*, *Cyphocarpoideae*, *Lobelioideae* і *Nemacladoideae*, де вони можуть бути результатом реверсії від нижніх плодів або вихідним станом; немає пояснень великої різноманітності способів розкривання коробчастих плодів, яку виявив А. О. Колаковський. Також незрозуміло, які ознаки плоду можна вважати надійними критеріями для розмежування родів, а які варто розглядати як варіації основних типів. Велика кількість таксонів у родині *Campanulaceae*, що не визнаються в міжнародних таксономічних базах, і спроби виділення таксонів лише на підставі карпологічних ознак свідчать про недостатній рівень інтерпретації карпологічної інформації систематиками.

Використання ознак плоду в систематиці *Campanulaceae* було скомпрометоване залученням тільки зовнішньоморфологічних ознак плоду та значним "подрібненням" таксонів на підставі лише карпологічних даних. Ситуація може бути виправлена розширенням кола питань, залучених до еволюційно-карпологічного дослідження у родині.

## РОЗДІЛ 2

### МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

#### 2.1. Матеріали дослідження

Нами було вивчено 18 видів з 7 родів родини *Campanulaceae* флори України, які належать до двох підродин: *Campanuloideae* Burnett та *Lobelioideae* Burnett. та трьох триб підродини *Campanuloideae* (Yoo et al., 2018) (таблиця 2.1.1). Серед них 11 представників роду *Campanula* та 2 представники роду *Phyteuma*, які класифікували на секції за О. Д. Вісюліною (1961).

Матеріалом були свіжі, зафіксовані та загербаризовані квітки, суцвіття та плоди на різних стадіях розвитку. Більша частина матеріалу була зібрана в місцях природного виростання, а також в культивованих умовах (Додаток Б, табл. Б1). Встановлення *таксономічної приналежності* досліджених особин перевірялась за визначниками (Клоков, 1950; Барбарич та ін., 1965; Прокудин и др., 1987).

Зібраний свіжий матеріал фіксували в 70% етанолі, а сухий матеріал зберігали при кімнатних умовах. Також було проаналізовано гербарні зразки представників родини *Campanulaceae*, які наявні у колекції гербарію Львівського національного університету імені Івана Франка (LW) (Додаток Б, табл. Б2).

Порівняльний аналіз розвитку плодів в родині *Campanulaceae* здійснювали в межах трьох триб: *Cyanantheae*, *Wahlenbergieae* та *Campanuleae*. У трибі *Cyanantheae* ми вивчали морфогенез плоду *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC., який поширений у східній Азії, а також є представником культурної флори України (Машковська, 2015). *Platycodon grandiflorus* –багаторічні трав'янисті рослини з бульбоподібними коренями. Квітки великі, поодинокі, з голубим, фіолетовим чи білим віночком. Рослина з щитовидними листками, часто супротивними, сидячими або короткочерешковими. В північно-східному Китаї, Кореї і Японії майже всі частини рослини використовують з медичними цілями, а також в їжу (Lammers, 2007; Ji et al., 2020).

Таблиця 2.1.1

Список досліджених видів родини *Campanulaceae*

Підродина <i>Campanuloideae</i> Burnett	
<b>Триба <i>Cyanantheae</i></b>	
1.	<i>Platycodon grandiflorus</i> (Jacq.) A. DC.
<b>Триба <i>Wahlenbergieae</i></b>	
2.	<i>Jasione montana</i> L.
<b>Триба <i>Campanuleae</i></b>	
3.	<i>Adenophora liliifolia</i> (L.) A. DC.
4.	<i>Asyneuma canescens</i> (Waldst. & Kit.) Griseb. & Schenk
Секція <i>Medium</i> D. C. роду <i>Campanula</i>	
5.	<i>Campanula sibirica</i> L.
6.	<i>Campanula alpina</i> Jacq.
7.	<i>Campanula latifolia</i> L.
8.	<i>Campanula trachelium</i> L.
9.	<i>Campanula rapunculoides</i> L.
10.	<i>Campanula bononiensis</i> L.
11.	<i>Campanula glomerata</i> L.
12.	<i>Campanula rotundifolia</i> L.
Секція <i>Rapunculus</i> (Fourr.) Boiss. роду <i>Campanula</i>	
13.	<i>Campanula rapunculus</i> L.
14.	<i>Campanula persicifolia</i> L.
15.	<i>Campanula patula</i> L.
Секція <i>Spicata</i> R. Schulz роду <i>Phyteuma</i>	
16.	<i>Phyteuma spicatum</i> L.
Секція <i>Tetramera</i> (R. Schulz) Fedorov роду <i>Phyteuma</i>	
17.	<i>Phyteuma tetramerum</i> Schur
<b>Підродина <i>Lobelioideae</i> Burnett</b>	
18.	<i>Lobelia erinus</i> L.

Триба *Wahlenbergieae* у флорі України також представлена одним видом – *Jasione montana* L. Це дворічна рослина, яка трапляється у багатьох регіонах України, рідше в степовій частині, найчастіше на піщаних місцях, у соснових лісах (Вісюліна, 1961; Федоров, 1978; Mosyakin & Fedoronchuk, 1999). Характеризується квітками, які зібрані у густі головчасті суцвіття. Віночок розсічений майже до основи на п'ять частин, синій чи голубий. Листки лінійно-ланцетні, загострені, сидячі.

Триба *Campanuleae* у флорі України представлена ширше. Рід *Adenophora* Fisch. у флорі України охоплює два види: *Adenophora liliifolia* (L.) A. DC. та *Adenophora taurica* (Sukaczew) Juz. Представники роду – трав'янисті багаторічні рослини, з черговими листками. Квітки п'ятичленні, з дзвоникоподібним віночком, зібрані у гроноподібне або волотеподібне суцвіття. Представники роду трапляються на узліссях, луках та між чагарниками в лісових та лісостепових районах (Вісюліна, 1961; Федоров, 1978; Mosyakin & Fedoronchuk, 1999). *Adenophora liliifolia* – рідкісна багаторічна трав'яниста рослина, регіонально-рідкісний вид у 13 областях (Андрієнко & Перегрим, 2012). Види роду *Adenophora* поширені у Кримських горах, а *Adenophora taurica* ще й занесена до Червоної книги України (Ена, 2012; Червона книга України, 2021).

*Asyneuma* Griseb. et Schenk – рід однорічних та багаторічних трав'янистих рослин, з черговими листками. Квітки з глибокороздільним віночком, зібрані колосоподібними або розгалуженими суцвіттями. Єдиний представник роду в Україні – *Asyneuma canescens* (Waldst. & Kit.) Griseb. & Schenk (Вісюліна, 1961; Федоров, 1978; Mosyakin & Fedoronchuk, 1999), який трапляється по кам'янистих місцях, в південних районах Лісостепу, в Степу, в Кримському Лісостепу та в північній частині Південного Криму (Вісюліна, 1961; Ена, 2012).

Рід *Campanula* L. нараховує 31 вид у флорі України (Mosyakin & Fedoronchuk, 1999). Представники роду – трав'янисті багаторічні та дворічні рослини, з суцільними, зазвичай черговими листками. Квітки поодинокі або в галузистих суцвіттях, чашечка п'ятироздільна, іноді з придатками між її частками. Віночок дзвоникovidний, п'ятилопатекий (Вісюліна, 1961; Федоров, 1978). На території Гірського Криму росте ендемічний вид – *Campanula talievii* Juz. (Дремлюга & Зиман,

2010). До Червоної книги України входять два види – *Campanula carpatica* Jacq. та *Campanula kladniana* (Schur) Witasek (Червона книга України, 2021).

Рід *Legousia* Durande в Україні нараховує три види (Mosyakin & Fedoronchuk, 1999): *Legousia hybrida* (L.) Delarbre, *Legousia pentagonia* (L.) Thell. та *Legousia perfoliata* (L.) Britton, який за сучасними даними (WCSP, 2020) є синонімом *Triodanis perfoliata* (L.) Nieuwl. Представники роду – однорічні рослини, з черговими листками. Квітки з широкодзвоникоподібним або майже колесоподібним віночком, зібрані несправжнім зонтиком. *Legousia hybrida* – трапляється на півдні України (Ена, 2012).

Рід *Phyteuma* L. у флорі України нараховує п'ять видів (Mosyakin & Fedoronchuk, 1999) *Phyteuma orbiculare* L., *Phyteuma spicatum* L., *Phyteuma tetramerum* Schur, *Phyteuma vagneri* A. Kern. та *Phyteuma nigrum* F. W. Schmidt. Це трав'янисті багаторічні рослини, з черговими листками. Квітки дрібні, зібрані головкою або густим колосом, з глибокоп'ятироздільним або чотирироздільним віночком. В Україні представники роду зустрічаються переважно на луках, узліссях, між чагарниками, а також у верхньому лісовому поясі та субальпійському поясі Карпат (Вісюліна, 1961; Федоров, 1978; Mosyakin & Fedoronchuk, 1999; Sales, & Hedge, 2001).

Також ми дослідили ще одного представника культурної флори України – *Lobelia erinus* з підродини Lobelioideae. *Lobelia erinus* – багаторічна трав'яниста рослина з овальними листками. Квітки з двогубим, синім або фіолетовим віночком, де верхня губа дволопатева, а нижня трилопатева або тризубчаста (Вісюліна, 1961; Федоров, 1978).



## 2.2. Методики дослідження

Для вивчення морфогенезу плоду в лабораторних умовах аналізували квітки і плоди на різних стадіях розвитку, від стадії бутону до стадії повного руйнування оплодня, згідно з методикою, викладеною Одінцовою А. В. (Одінцева, 2023). Для кожного виду розвиток плоду вивчався як мінімум на трьох стадіях з п'яти:

- 1) пре-антетична стадія (бутон)
- 2) антезис (розкрита квітка)
- 3) пост-антетична стадія (розвиток плоду)
- 4) розкривання плоду
- 5) стан після обнасінення.

Морфологічну будову квітки та плоду вивчали на тотальних препаратах поперечних і поздовжніх зрізів плодів, виготовлених за допомогою леза. Використовували бінокулярний мікроскоп МБС-10, виміри робили за допомогою вимірювального окуляра та об'єкт-мікрометра ОМО ГОСТ 7513-55.

Анатомічну структуру плоду вивчали за допомогою поперечних та поздовжніх зрізів на тимчасових препаратах, підготовлених у воді на предметному скельці. На тимчасових препаратах проводили реакції на здерев'яніння тканин за допомогою спиртового розчину флороглюцину та 10 % соляної кислоти, також проводили реакцію Меуле за допомогою 1 % розчину перманганату калію, 10 % соляної кислоти та концентрованого розчину аміаку (Прокопів та ін., 2013). Зрізи розглядали при збільшеннях окуляру  $\times 4$  та  $\times 10$  під світловим мікроскопом XS-2610.

Для виготовлення фотозображень зрізів використовували цифровий окуляр AmScore MD та програмне забезпечення AmScore 3.7.

Для досліджених видів виготовляли схематичні рисунки поперечних і поздовжніх зрізів сформованого плоду, де відмічали розміщення плацент, провідних і механічних тканин, щілин розкривання.

Морфологічну будову квітки характеризували за Ал. А. Федоровим та З. Т. Артюшенком (Федоров & Артюшенко, 1975). Вертикальну зональність гінецею квітки встановлювали за Leinfellner (1950).

На стадії бутону і розкритої квітки ми вивчали такі ознаки: положення квітки в просторі, кількість, форма і напрямленість чашолистків, кількість плодолистків, тип плацентації, положення зав'язі, вертикальні зони зав'язі, розміщення провідних пучків, анатомічна структура оплодня, кількість насінних зачатків.

На пост-антетичній стадії фіксували ознаки: форма, розмір, наявність чашолистків або придатків чашечки, орієнтація плоду у просторі, зміна положення зав'язі, карпотропічні вигини плодоніжок, забарвлення плоду, структура поверхні плоду, опадання частин квітки (віночок, тичинки, стовпчик), структура поверхні плоду, наявність додаткових пристосувань насінин, анатомічна структура оплодня і перегородок зав'язі, опуклення даху зав'язі, збільшення числа провідних пучків у нектарному диску.

На стадії розкривання плоду з'ясовували ознаки: порядок формування щілин в оплодні, довжина, положення та форма щілин, локалізація та форма здерев'янілого тяжу.

Для деяких видів, за наявністю матеріалу, вивчено характер руйнування оплодня після дисемінації.

Морфологічні описи плодів проводились за методикою укладання опису морфо-анатомічної будови плоду Одінцової А. В. (2023) та за методикою створення карпологічних описів Н. Кадена і С. Смирновой (1974) з використанням описової термінології (Артюшенко & Федоров, 1986). Структуру оплодня вивчали за I. Roth (1977), згідно з якою в оплодні виділяли гістологічні зони екзо-, мезо- та ендокарпій, які відповідають зовнішній епідермі, мезофілу та внутрішній епідермі стінки зав'язі, незалежно від походження тканин з плодолистків або екстракарпельярних структур.

### **2.3. Використані карпологічні терміни**

В характеристиках плодів представників родини *Campanulaceae*, наведених в літературі, використано різні описові терміни, які потребують уточнення та уніфікації (Каден, 1965; Roth, 1977; Pijl, 1982; Артюшенко & Федоров, 1986; Spjut, 1994; Колаковский, 1995; Lammers, 2007; Жинкина, 2010; Leins & Erbar, 2010). Нижче

подано використані нами терміни з поясненнями, що дасть розуміння їх використання в наступних розділах роботи.

**Аксикорн** – тяж здерев'янілої паренхіми в мезокарпії і особливо в перегородках зав'язі, який диференціювався на ранніх етапах розвитку плоду і добре відрізняється від паренхімних прилеглих тканин. На поздовжніх зрізах здерев'яніла паренхіма має вигляд вертикальної смуги, що простягається від основи плоду до середини або до верхівки, а нижній край аксикорна спричиняє формування підковоподібного отвору у стінці зав'язі (Andreychuk, 2019).

**Вентральні жилки** – парні провідні пучки, які розміщуються в центральній колонці зав'язі і живлять насінні зачатки. Вентральні жилки, як правило, формуються з центрального циліндра квітколожа.

**Гінецей** – сукупність плодолистків, в яких містяться насінні зачатки (Одинцова, 2013).

**Гніздо зав'язі** – порожнина, вистелена внутрішньою поверхнею плодолистків. У гніздах зав'язі містяться насінні зачатки (Одинцова & Шевченко, 2017).

**Дах зав'язі** – частина зав'язі, що оточує гніздо зверху (Одинцова & Шевченко, 2017).

**Дно зав'язі** – нижня частина зав'язі, яка прилягає до квітконіжки (Одинцова & Шевченко, 2017).

**Дорзальна жилка** – група провідних пучків або один провідний пучок, який проходить у серединній площині плодолистка і, як правило, входить у стовпчик.

**Екзокарпій** – гістогенетична зона, яка відповідає зовнішній епідермі стінки плоду (Меликян & Девятов, 2001; Одинцова & Шевченко, 2017).

**Ендокарпій** – гістогенетична зона перикарпію, яка відповідає внутрішній епідермі стінки плоду (Меликян & Девятов, 2001; Одинцова & Шевченко, 2017).

**Зав'язь** – нижня розширена частина маточки, яка містить одне або кілька гнізд (Меликян & Девятов, 2001; Одинцова & Шевченко, 2017).

**Зав'язь верхня** – зав'язь, розташована на квітколожі, а інші частини квітки прикріплені при її основі (Зиман та ін, 2004).

**Зав'язь напівнижня** – зав'язь, що занурена в увігнуте квітколоже лише нижньою частиною й частково зростається з ним або з іншими частинами квітки, які прикріплені навколо середньої частини зав'язі (Зиман та ін, 2004).

**Зав'язь нижня** – зав'язь занурена в увігнуте квітколоже й зростається з ним або з іншими частинами квітки, які прикріплюються на верхівці зав'язі (Зиман та ін, 2004).

**Клапан** – фрагмент оплодня, обмежений півмісяцевою щілиною розкривання, який при підсиханні плоду загортається назовні.

**Коробочка** – синкарпний, паракарпний або лізикарпний розкривний верхній або нижній, як правило, багатонасінний сухий плід, який характеризується наявністю механізму розкривання та розміщенням механічних шарів в ендокарпії, ендокарпії й у внутрішніх шарах мезокарпю, лише у внутрішніх шарах мезокарпю, у зовнішніх шарах мезокарпю, або механічних шарів немає (Одінцова & Шевченко, 2017). Коробочка відкривається посередині гнізда (локуліцидно) або на рівні перегородок (септицидно), іноді ці способи можуть поєднуватись (Ronse De Craene, 2010).

**Мезокарпій** – гістогенетична зона перикарпю, яка відповідає мезофілові плодолистка, розміщеного між двома епідермісами (Меликян & Девятов, 2001; Одінцова & Шевченко, 2017).

**Носик аксикорна** – нижня або верхня звужена частина аксикорна (на поздовжньому перерізі плоду), яка прикріплена до стінки плоду. Носик аксикорна помітний в сухих плодах після загортання клапана.

**Оплодень (перикарпій, стінка плоду)** – стінка зав'язі, яка упродовж процесу плодоношення певним чином диференціюється. У нижніх плодах оплодень вважається комплексною структурою, яка містить зовні тканини квітколожа або оцвітини, прирослі до зав'язі (Одінцова & Шевченко, 2017).

**Перегородка** – частина плоду, яка розділяє гнізда зав'язі (Одінцова & Шевченко, 2017).

**Плацента** – частина внутрішньої поверхні зав'язі, на якій формуються насінні зачатки (Одінцова & Шевченко, 2017).

**Плацентажія** – спосіб розміщення насінних зачатків у зав'язі і, відповідно, насінин у плоді (Зиман та ін, 2004; Одінцова & Шевченко, 2017).

**Плодолисток** – листковий орган квітки, що формує своєю згорнутою пластинкою замкнуте вмістилище, де розвиваються насінні зачатки (Одінцова & Шевченко, 2017).

**Ребра** – виступаючі поздовжні ділянки в оплодні, в яких проходять основні провідні пучки.

**Септальна жилка** – група провідних пучків або один провідний пучок, який знаходиться на радіусі перегородки зав'язі.

**Симплекатна зона (СПЛ)** – зона, в якій плодолистки мають незмікнутий вентральний шов, з'єднуються між собою краями або бічними поверхнями, формуючи в зав'язі на цьому рівні тільки одне загальне гніздо. Симплекатна зона розташована вище синасцидіатної зони (Новіков & Барабаш-Красни, 2015; Одінцова & Шевченко, 2017).

**Синасцидіатна зона (СА)** – зона, яка складається із з'єднаних асцидіатних зон плодолистків (в цьому місці зав'язь містить певне число гнізд). У синкарпному гінцеї синасцидіатна зона розташована в його нижній частині (Новіков & Барабаш-Красни, 2015; Одінцова & Шевченко, 2017).

**Стінка зав'язі** – частина плодолистка, що оточує гніздо ззовні. (Одінцова & Шевченко, 2017).

**Стовпчик** – середня, звужена частина зрослоплодолисткової маточки, яка з'єднує зав'язь із приймочкою (Одінцова & Шевченко, 2017).

**Стулка плоду** – фрагмент оплодня, який відокремлюється повністю або частково поздовжніми щілинами від інших таких самих фрагментів під час підсихання плоду і відхиляється назовні, відкриваючи гнізда з насінинами.

**Центральна колонка** – центральна частина багатогніздної зав'язі, яка сформована зрослими краями всіх плодолистків і верхівкою квітколожа (Одінцова & Шевченко, 2017).

**Щілина** – півмісяцевий або прямий отвір, який формується у процесі розсування тканин оплодня або перегородок плоду і розвивається між скелетними

жилками (Колаковский, 1995). Щілина за положенням буває вентральна, дорзальна та півмісяцева аксикорнова.

**РОЗДІЛ 3.**  
**ХАРАКТЕРИСТИКИ ПЛОДІВ ТА ЇХ РОЗВИТОК У ПРЕДСТАВНИКІВ**  
**РОДИНИ CAMRANULACEAE**

Підродина Campanuloideae Burnett

Триба Cyanantheae

***Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC. – широкодзвоник великоквітковий**

**Морфологічна будова квітки і плоду**

Квітка *Platycodon grandiflorus* завдовжки 4 см, в діаметрі 2-3 см, прямостояча. Чашолистків п'ять (іноді шість), ланцетні, видовжені, направлені вгору, завдовжки 5-6 мм, завширшки 2-3 мм. Віночок широкодзвоникоподібний, зрослопелюстковий, п'ятироздільний з трикутними частками (рис. 3.1 А). Тичинкові нитки при основі розширені та опушені. Стовпчик довгий з п'ятилопатевою приймочкою. Квітки в нашому матеріалі мали лише одне коло віночка, в той час як за даними А. W. Eichler (1875) в монографії вказано два кола віночка. Зав'язь під час цвітіння напівнижня, завдовжки і завширшки 1 см. У зав'язі можна виділити дві ділянки: верхня зона – розміщені між місцем приєднання чашолистків та основи стовпчика, має форму п'ятигранної піраміди (рис. 3.1 Б, В). Нижня зона розташована між місцем приєднання чашолистків та основи зав'язі (плодоніжка). В пре-антетичній квітці стовпчик короткий і лопаті приймочки прямостоячі та зімкнуті разом (рис. 3.1 Б), під час цвітіння вони видовжені та ниткоподібні, з п'ятьма лопатями (рис. 3.1 В).

Зрілий плід у *Platycodon grandiflorus* – напівнижня, п'ятигніздна (іноді шестигніздна), багатонасінна, оберненояйцеподібна, суха коробочка (рис. 3.1 Г, Є). Довжина зрілого плоду 1,5-1,7 см, діаметр 1-1,5 см. Коробочка прямостояча. Забарвлення плоду – від світло-жовтого до темно-коричневого, залежить від стадії його розвитку. Сухий дозрілий плід – темно-коричневого кольору, плямистий. Поверхня плоду гладенька, на ній добре виражені десять нерозгалужених ребер. В міру дозрівання плоду віночок всихається та скручується і через деякий час опадає. З часом також опадають тичинки, стовпчик та чашолистки.

Внутрішня структура зав'язі вивчена на стадії недозрілого плоду і відрізняється у верхній та нижній зонах. Верхня зона (вище чашолистків) на поперечних перерізах п'ятикутна, перегородки клиноподібні, звужені в центрі (рис. 3.1 Й, 3.4 А-В). В нижній зоні (нижче чашолистків) коробочка округла, тонкостінна в перерізі, гнізда відокремлені довгими і тонкими перегородками (рис. 3.1 К, 3.4 Г-Є).

На середньому рівні в нижній зоні плоду є невеликі плаценти (рис. 3.1 И, Л; 3.4 Є). Лопаті плацент розділені надвоє та відхиляються догори і донизу. В центрі плоду наявна центральна колонка (рис. 3.1 І), яка має округлу форму на поперечних перерізах (рис. 3.1 І, І'). Центральна колонка цілісна, простягається з основи плоду до місця плацент, вище цього місця перегородки відокремлюються в центрі одна від одної (рис. 3.1 І').

Середня кількість насінин у плоді становить 128 (n=10), від 75 до 160 (табл. 4.4.1, с. 211) Насінини яйцеподібні, блискучі, гладенькі, сплюснені, з крилом з одного боку, від світло-коричневого до темно-коричневого забарвлення (рис. 3.1 Е). Насінини 2-2,5 мм завдовжки, 1-1,5 мм завширшки.

### **Анатомічна будова плоду**

Зелений недозрілий плід має соковиту консистенцію, екзокарпій складається із одного шару клітин, нездерев'янілий. Мезокарпій в середній та нижній частині плоду складається із 18-20 шарів клітин, потовщений в ребрах, під час цвітіння та після цвітіння нездерев'янілий (табл. 4.4.3, с. 213). У плоді максимального розміру, але все ще зеленому та соковитому, реакція з флороглюцином на здерев'яніння тканин показала, що кілька шарів внутрішньої частини мезокарпію, які рівномірно вистеляють всю поверхню гнізд, дерев'яніють (рис. 3.2 В-Е, 3.4). Здерев'яніння виникає на перегородках. Лише в місцях дорзальних жилок у верхній зоні зав'язі здерев'яніння перерване (рис. 3.3 А). В нижній ділянці плоду, кількість шарів здерев'янілої тканини один-два (рис. 3.2 В, Г) але у верхній зоні збільшується до восьми-дев'яти шарів (рис. 3.3 Б). Найбільш інтенсивна лігніфікація (виявляти за інтенсивністю кольору) виникає в проксимальних ділянках перегородок, де здерев'янілі ділянки сусідніх перегородок з'єднані (рис. 3.2 Д, Е). Здерев'янілі



клітини мають ізодіаметричну округлу форму на поперечних зрізах і дуже товсті стінки. Ендокарпій представлений одним шаром клітин, нездерев'янілий (рис. 3.3 Б).

Провідна система нижньої зав'язі *Platycodon grandiflorus* представлена десятима висхідними провідними пучками у стінці зав'язі, які проходять в ребрах. П'ять провідних пучків, що в стінці зав'язі, – це септальні жилки на радіусах перегородок, інші п'ять провідних пучків – дорзальні жилки (рис. 3.2 Є, Ж, 3.4). Септальні жилки входять у частки чашечки і розгалужуються на сліди чашолистків і сліди тичинок (рис. 3.2 З). Дорзальні жилки діляться на сліди пелюсток та дорзальні пучки плодолистків. У верхній ділянці зав'язі є численні відгалуження від септальних і дорзальних жилок в перегородках (рис. 3.2 Д). В центральну колонку зав'язі з квітконіжки входить суцільний провідний циліндр, який розділяється на п'ять провідних пучків на радіусах перегородок (рис. 3.2 А-В) і забезпечує живлення плацент з насінними зачатками. У верхній частині зав'язі ці провідні пучки входять у стовпчик так само як дорзальні пучки плодолистків (рис. 3.4 А).

### **Розкривання плоду**

Розкривання плоду *Platycodon grandiflorus* відбувається поздовжньо після опадання стовпчика. Спочатку, верхня зона плоду поступово розпадається на п'ять стулок вздовж медіанних площин плодолистків від основи стовпчика до місця прикріплення чашолистків (рис. 3.1 Д). В процесі висихання плоду стулки відокремлюються одна від одної, формуючи отвори для висипання насінин під час струшування (рис. 3.1 Ж, З).

Дорзальні жилки плодолистка розділяються на дві половинки під час розкривання плоду. У сухому, але ще закритому, плоді перегородки вже відокремлені в центрі плоду вздовж вентральних швів дозволяючи стулкам відхилятися від центру (рис. 3.2 В, Д, Е). Під час висихання плоду стулки від'єднуються одна від одної до рівня плацент (рис. 3.1 Ї). Нижче рівня плацент центральна колонка залишається цілісною. У повністю сухому та відкритому плоді зовнішня паренхімна тканина стулок відшаровується від здерев'янілої тканини (рис. 3.1 Ж).

Таким чином, плід *Platycodon grandiflorus* розкривається шляхом відокремлення перегородок одна від одної в центрі плоду вздовж вентральних швів до рівня плацент, а також поздовжньо на п'ять стулок, які відхиляються назовні у надчашолистковій зоні плоду до місця приєднання чашолистків.

Триба Wahlenbergiaceae

### ***Jasione montana* L. – агалик-трава гірська**

#### **Морфологічна будова квітки і плоду**

Квітки *Jasione montana* зібрані в кошикоподібній псевдантій (рис. 3.5 А), оточене обгорткою з верхівкових листків. Суцвіття складається з 41-143, в середньому 87 квіток (n=50), залежно від порядку галуження пагона. Порядок зацвітання квіток у суцвітті центропетальний. Квітки з нижньою зав'яззю, з довгими квітконіжками, спіральсно розташовані на спільному квітколожі. Нижня зав'язь яйцеподібна, 1,0-2,0 мм завдовжки та 1 мм в діаметрі, зелена. Чашолистки довгі, шилоподібні, 2 мм завдовжки. Віночок розсічений до основи, з лінійними частками. Тичинки зрощені довкола стовпчика, формують трубку. Стовпчик довгий, циліндричний, з дволопатевою приймочкою (рис. 3.5 Б).

Плід *Jasione montana* – нижня, двогніздна, суха коробочка, 2,5-3,0 мм завдовжки і 1,5-2,0 мм в діаметрі (рис. 3.5 В). Коробочка орієнтована в просторі вертикально. Колір плоду від жовтого до світло-коричневого. Поверхня плоду гладенька, з вираженими п'ятьма жилками. Стінки плоду тонкі, прозорі, крізь них помітні насінини. Дах зав'язі тонкий і рівний (рис. 3.5 Є). Дах зав'язі і стовпчик складають верхню частину зав'язі. Чашолистки при плоді залишаються, направлені вгору. Після цвітіння частки віночка, тичинки і стовпчик поступово висихають, скручуються та опадають. На місці стовпчика залишається рубець, в цьому місці і починається розкривання плоду (рис. 3.5 З).

У зав'язі плоду є одна перегородка, яка поділяє зав'язь на два гнізда (рис. 3.6 А). В місцях приєднання до стінки плоду перегородка тонка, але досить щільна. При основі зав'язі є тонка центральна колонка з сферичною плацентою із насінними

зачатками (рис. 3.5 Є; 3.6 А-Г). Перегородка вище плаценти роз'єднана поздовжньо в центрі вздовж вентральних швів плодолистків (рис. 3.5 Ж, 3.6 Д).

Середня кількість насінин у плоді становить 37 (n=20), від 6 до 46 (табл. 4.4.1, с. 211). Насінини дрібні, еліптичні або яйцеподібні, блискучі, від світло-коричневого до темно-коричневого кольору, 0,5–0,6 мм завдовжки, 0,2–0,3 мм завширшки (рис. 3.5 Е). Кількість насінин у коробочках з бічних суцвіть на 25% менша, ніж у коробочках з верхівкових суцвіть.

### **Анатомічна будова плоду**

Екзокарпій складається із одного шару клітин, є нездерев'янілим, іноді вкритий простими одноклітинними волосками. Мезокарпій складається із шести-семи шарів клітин, нездерев'янілий (табл. 4.4.3, с. 213). Ендокарпій представлений одним шаром клітин, нездерев'янілий. Перегородка має п'ять-сім шарів клітин, у сухому плоді дещо потовщена і здерев'яніла в проксимальних ділянках над плацентою (рис. 3.6 Г, Д, Є). Здерев'янілі клітини мають ізодіаметричну форму на поперечних перерізах і в чотири-п'ять разів довші на поздовжньому зрізі. Однак, епідерміс, який вкриває перегородку – нездерев'янілий (рис. 3.6 Ж). У сухому плоді верхня частина перегородки складається із здерев'янілої паренхіми в проксимальних ділянках і двох епідермальних шарів в дистальних ділянках, тоді як нездерев'яніла паренхіма перегородки відсутня. Основа стовпчика також здерев'яніла у плоді (рис. 3.6 З).

Стінка плоду *Jasione montana* містить п'ять нерозгалужених висхідних провідних пучки на радіусах часток чашечки і жоден з них не розміщений в площині перегородки (рис. 3.6 Г, Д). Сліди пелюсток, тичинок і дорзальні провідні пучки плодолистків сформовані в даху зав'язі з висхідних пучків (рис. 3.6 З). Провідна тканина з квітконіжки входить в центральну колонку і плаценту, де формуються сліди насінних зачатків (рис. 3.6 В).

### **Розкривання плоду**

До моменту висипання насінин перегородка вище плацент розділяється вертикально на дві половинки, вздовж вентральних швів плодолистків (рис. 3.5 Ж, З).

Одночасно, у верхній частині плоду, формується поперечна щілина вздовж медіанної площини плодолистків (перпендикулярно до перегородки), починаючи з місця де розташована основа стовпчика (рис. 3.5 Г, Д, 3.6 Е). Щілина розкривання плоду розміщена горизонтально через увесь дах зав'язі. При підсиханні коробочки щілина розкривання в даху зав'язі розширюється, відокремлюючи половинки перегородки одна від одної. Таким чином, плід *Jasione montana* розкривається поздовжньо шляхом відокремлення половинок перегородки вище рівня плаценти вздовж вентральних швів.

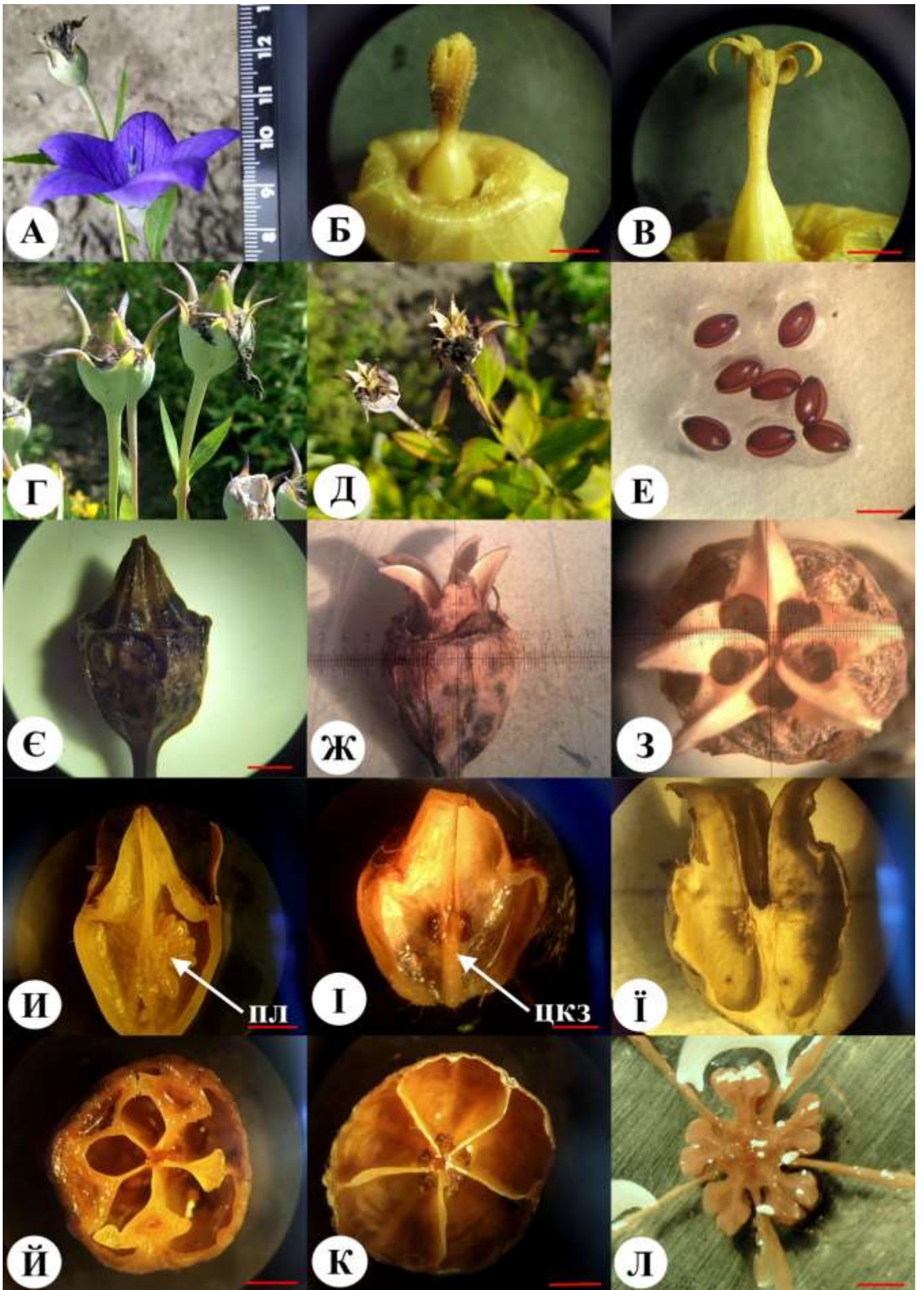


Рис. 3.1

←Рис. 3.1 Екзоморфологія квітки і плоду *Platycodon grandiflorus*: загальна морфологія (А-З), і постійні препарати (И-Л): загальний вигляд квітки під час цвітіння та після (А), приймочка, стовпчик і верхня частина зав'язі у бутоні (Б) і у відкритій квітці (В), плід перед (Г) та після (Д) дисемінації, насінини з вузьким крилом (Е), сухий плід після опадання чашолистків (Є), відкритий плід, помітна світла поверхня стулок плоду після роз'єднання (Ж), вигляд зверху на відкритий плід (З), поздовжній зріз через молодий плід, пл – плацента (И), плід зі з'єднаними стулками, цкз – центральна колонка зав'язі (І) і відкритий плід з віддаленими стулками (Ї), поперечний зріз на рівні приєднання чашолистків (Й), поперечний зріз вище рівня плацент (К), плацента на поперечному зрізі (Л). Лінійка: 0,5 см (А, Б, Є, И, І, Й, К), 2 мм (Е, Л)



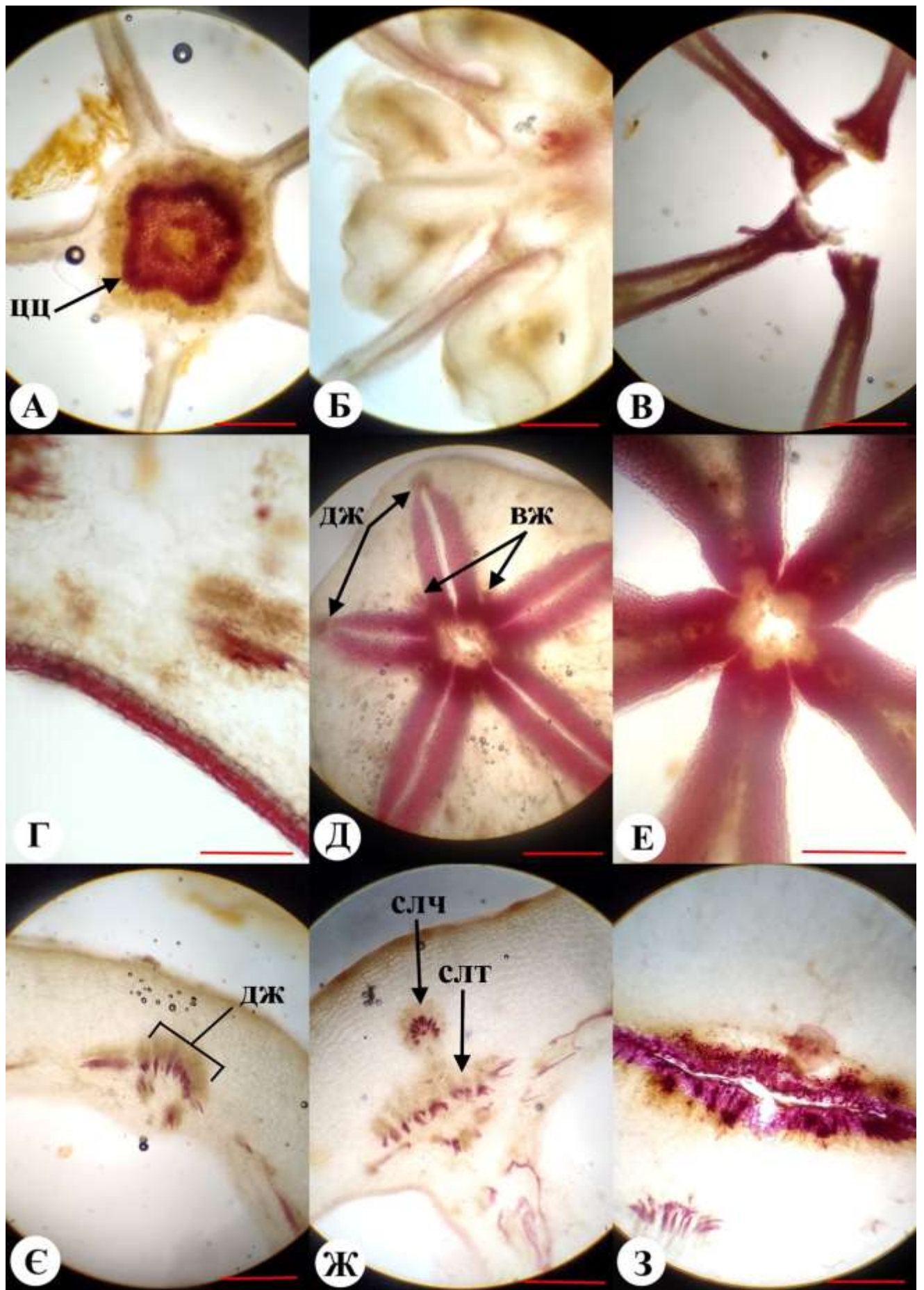


Рис. 3.2





←Рис. 3.2 Мікроморфологія і анатомія плоду *Platycodon grandiflorus* на поперечних зрізах (фіксований матеріал, реакція з флороглюцином): центральна колонка з кільцем провідних тканин, цц – центральний циліндр (А), місце приєднання плацент і слабка лігніфікація перегородки помітні (Б), центральна частина плоду вище плацент (В), стінка плоду в нижній частині зав'язі, тонкий шар лігніфікованої паренхіми в мезокарпії (Г), переріз у верхній частині плоду, вж – вентральна жилка, дж – дорзальна жилка (Д), верхня частина зав'язі з тонким шаром лігніфікованої паренхіми в мезокарпії, перегородки від'єднані одна від одної (Е), провідні пучки в стінці зав'язі на ранньому етапі після цвітіння (Є-З), дж – дорзальна жилка (Є), септальна жилка, слт – слід тичинки, слч – слід чашолистка (Ж), слід чашолистка (З). Лінійка: 1 мм

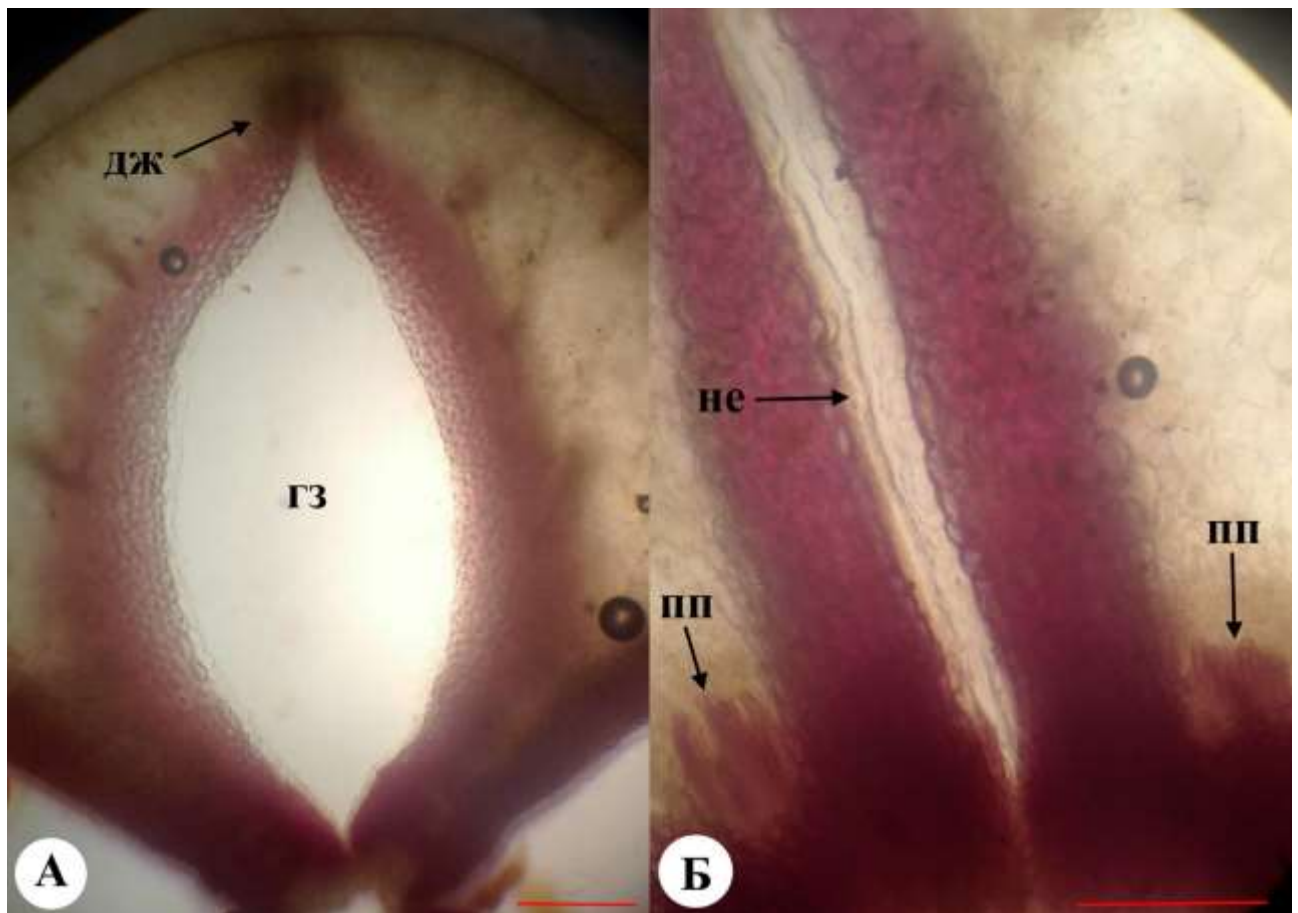


Рис. 3.3 Здерев'яніла паренхіма у верхній частині плоду *Platycodon grandiflorus* після реакції з флороглюцином: нижній рівень, гз – гнездо зав'язі, дж – дорзальна жилка (А), вищий рівень, не - нездереж'яний ендокарпій, пп – провідний пучок (Б). Лінійка: 0,5 мм

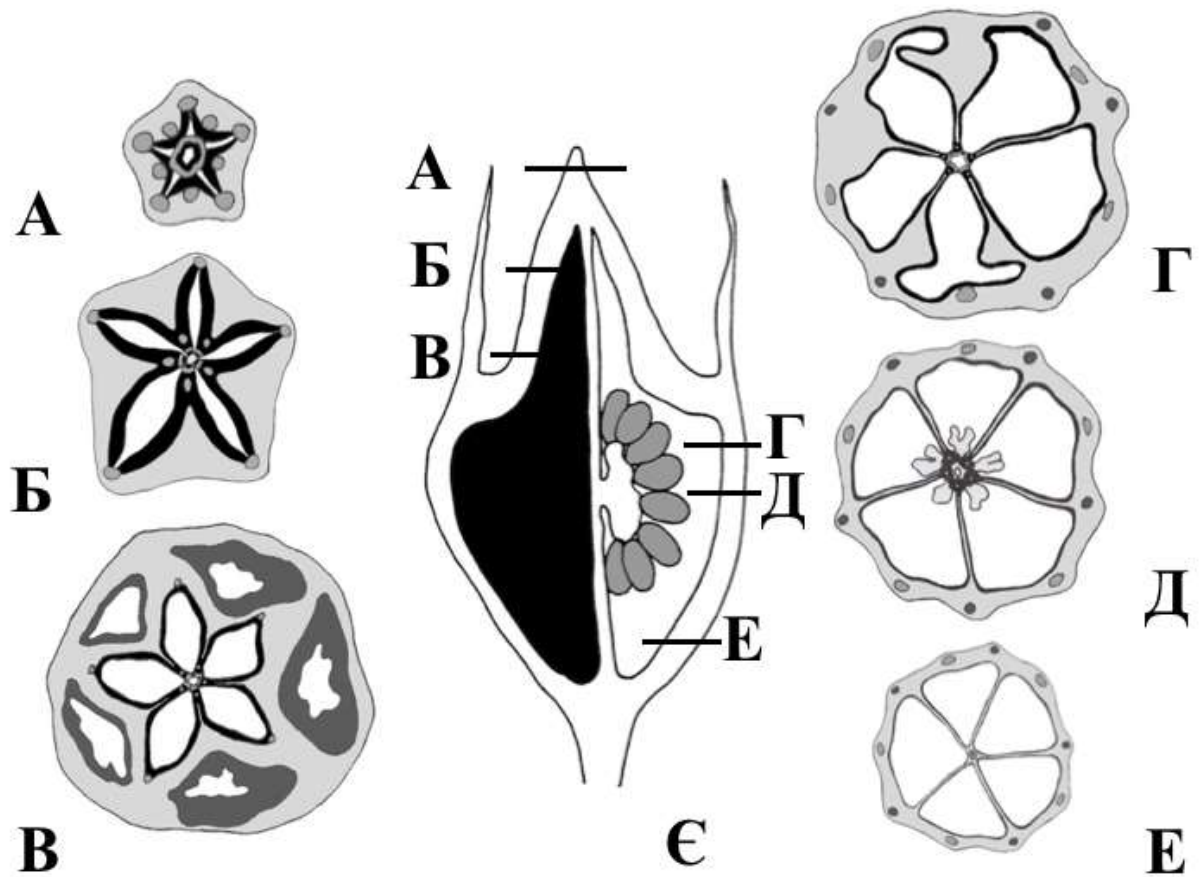


Рис. 3.4 Серія поперечних зрізів плоду *Platycodon grandiflorus* на різних рівнях (А-Е) і поздовжній зріз (Є), де зрізи на певних рівнях А-Е позначені; ліва частина Є зроблена у площині перегородки, права частина – у площині гнізда, головні провідні пучки позначені, здерев'янілий шар стінки плоду позначено чорним

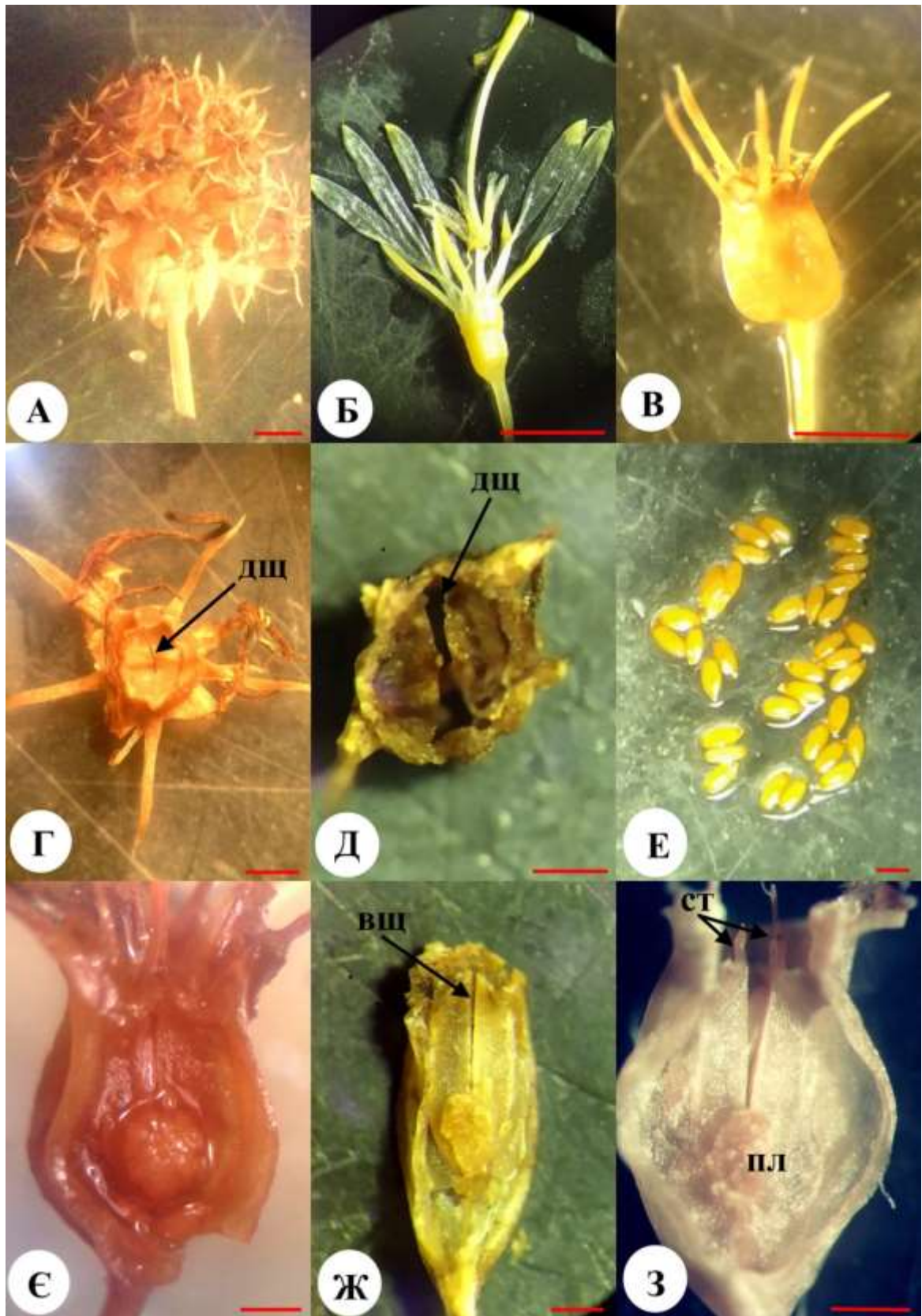


Рис. 3.5 Екзоморфологія квітки і плоду *Jasione montana*: суцвіття псевдантій на стадії плодоношення (А), зовнішній вигляд квітки (Б), зовнішній вигляд плоду (В), вигляд зверху на суху коробочку на початку розкривання, дщ – дорзальна щілина (Г), розкривання плоду в процесі, дщ – дорзальна щілина (Д), насінини (Е), поздовжній



зріз молодого плоду (Є), сухий плід, вщ – вентральна щілина (Ж) і відкритий плід, ст – стовпчик, пл – плацента (З). Лінійка: 3 мм (А-В,), 1 мм (Г, Д, Є-З), 0,5 мм (Е)

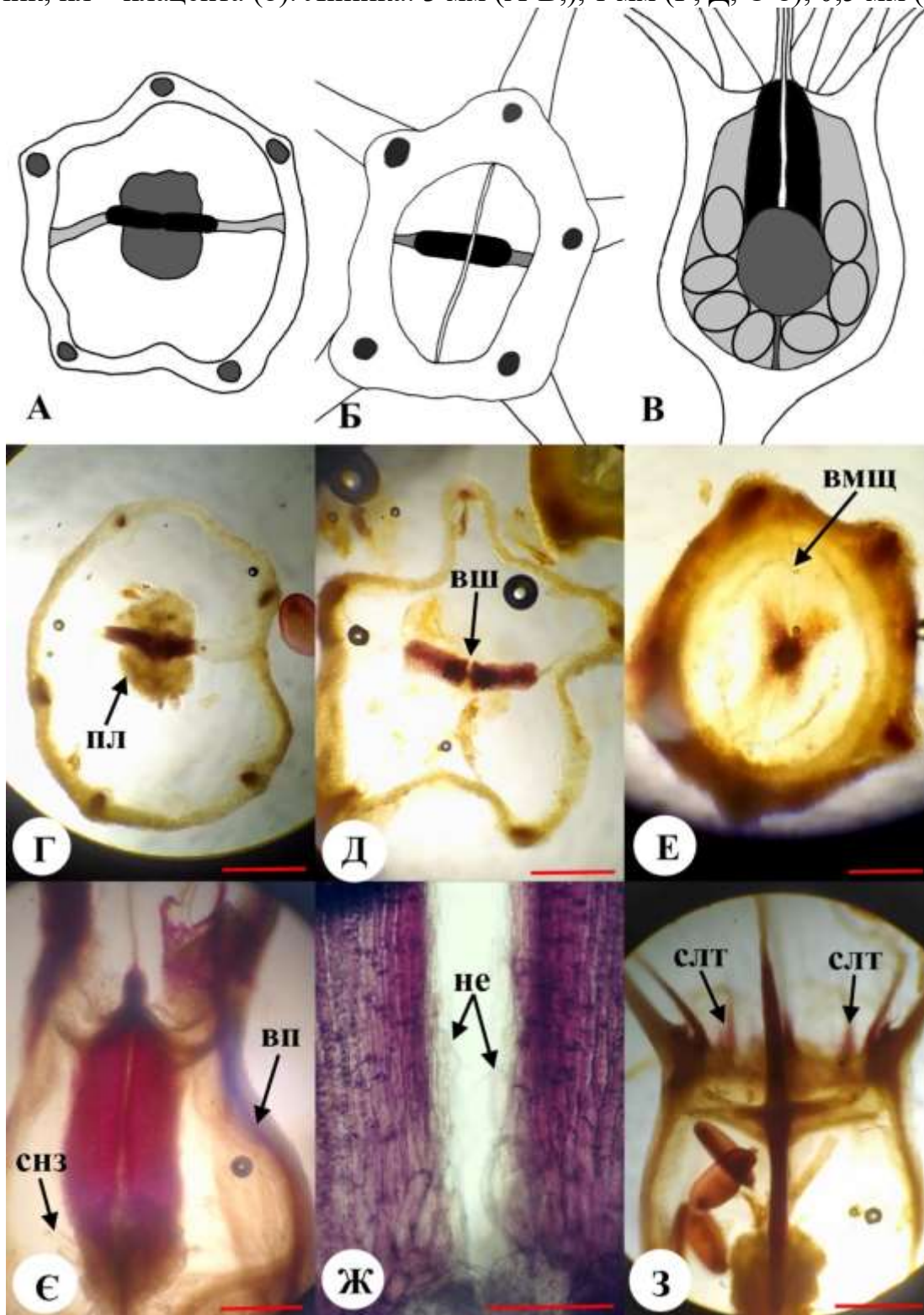


Рис. 3.6 Мікроморфологія і анатомія плоду *Jasione montana*: схематичні рисунки поперечних зрізів плоду на рівні плаценти (А) і вище плаценти (Б), поздовжній зріз, що показує здерев'янілий шар стінки плоду – позначено чорним (В), реакція з флороглюцином на поперечному перерізі плоду в місці плаценти, пл – плацента (Г), вище плаценти, вщ – вентральна щілина (Д) та на рівні даху зав'язі, вмщ – відкрита медіанна щілина (Е), реакція з флороглюцином на поздовжньому зрізі плоду в

площині перегородки, вп – висхідний пучок, снз – слід насінного зачатку (Є); перегородки крупним планом у відкритому плоді, не – нездерев'янілий ендокарпій (Ж); тангенціальний зріз в площині плодолистка, слт – слід тичинки (З). Лінійка: 0,5 мм (Г-Є, З), 0,2 мм (Ж)

Триба Campanuleae

### *Adenophora liliifolia* L. – аденофора лілієлиста

#### Морфологічна будова квітки і плоду

Квітка *Adenophora liliifolia* завдовжки 1,5 см, в діаметрі 1 см, поникла під час цвітіння (рис. 3.7 А). Чашолистків п'ять-шість, по краю зазубрені, завдовжки 3 мм, завширшки 1-2 мм, направлені донизу до етапу цвітіння, під час цвітіння направлені вгору, після цвітіння знову донизу (рис. 3.7 Г-Е). Віночок дзвоникоподібний, зрослопелюстковий, п'ятироздільний. Тичинкові нитки при основі дещо розширені та опушені. Зав'язь нижня, 2,5-3 мм завдовжки і 1-2 мм в діаметрі. Стовпчик довгий, виступає з віночка на 0,5-1 см, з трилопатевою приймочкою.

Зрілий сухий плід у *Adenophora liliifolia* – нижня, три-чотиригніздна, багатонасінна, суха коробочка. Довжина зрілого плоду – 0,7-0,9 см, діаметр – 0,4-0,7 см. Коробочка поникла, в обрисах обернено-яйцеподібна (рис. 3.7 Б). Забарвлення плоду – від світло-зеленого до темно-зеленого. Поверхня плоду з вираженими шістьма-сімома ребрами, які іноді розгалужені. В міру дозрівання плоду віночок всихається та скручується і через деякий час опадає (рис. 3.7 В). З часом також опадають тичинки, стовпчик та чашолистки. На стадії бутону при основі плоду помітні невеликі ромбоподібні заглиблення між жилками у кількості відповідній кількості гнізд зав'язі (рис. 3.7 Г). Заглиблення сформовані на радіусах перегоронок, де провідні пучки, які проходять в ребрах, віддалені один від одного. Заглиблення стають глибшими під час цвітіння і згодом є локусами отворів розкривання плоду (рис. 3.7 Д, Е, 3.8 А, В).

На поперечних перерізах коробочка округла у верхній частині плоду і має три-чотири лопаті при основі через сильно вкорочені перегородки (рис. 3.8 Г, Д). В середній частині плоду є плаценти з лопатями, які відхиляються догори і донизу.

Плаценти розділені поздовжньо і мають хвилясті краї (рис. 3.8 А). В центральній частині плоду є центральна колонка, ромбоподібна на поперечних перерізах (рис. 3.8 Г). Центральна колонка цілісна і продовжується від основи плоду до основи плацент. Вище, перегородки тонкостінні, незавершені від плацент до даху зав'язі (рис. 3.8 Д, 3.9 Б).

Середня кількість насінин у плоді становить 130 (n=10), від 105 до 153 (табл. 4.4.1, с. 211). Насінини овальні, світло-коричневі, дещо сплюснені, блискучі, гладенькі, 1,5 мм завдовжки, 1 мм завширшки, з крилом з одного боку, від світло-коричневого до темно-коричневого забарвлення (рис. 3.8 Е).

### **Анатомічна будова плоду**

Екзокарпій на стадії плоду складається із одного шару клітин, які, як і одноклітинні шипуваті волоски, є нездерев'янілими. Мезокарпій складається із 10-16 шарів клітин, дещо потовщений в ребрах, нездерев'янілий (табл. 4.4.3, с. 213). Ендокарпій представлений одним шаром клітин, нездерев'янілий. В нижній частині плоду, від основи до середнього рівня плацент, в перегородках є тяжі товстостінної тканини. Ці тяжі приєднані до центральної колонки по всій довжині (рис. 3.8 Б, 3, 3.9 Е). На поперечних перерізах тяжі мають трапецієподібну або овальну форму. Реакція на здерев'яніння тканин показує, що ці тяжі складаються із клітин з здерев'янілими клітинними оболонками (рис. 3.8 И). Далі ми позначаємо ці тяжі як аксикорни.

Стінка плоду *Adenophora liliifolia* містить три-чотири висхідних провідних пучків на радіусах гнізд, які розділяються на 10-12 головних провідних пучків, які проходять в ребрах і розгалужуються на багато дрібних пучків (рис. 3.8 Є, Ж, 3.9 А-Д). В даху зав'язі, від висхідних провідних пучків формуються сліди чашолистків, пелюсток, тичинок і дорзальні жилки плодолистків. В центральній колонці, при основі плоду, є трикутний або ромбоподібний провідний циліндр (рис. 3.8 Є). Вище, він розділяється на три-чотири провідних пучки на радіусах перегородок. Ці провідні пучки забезпечують живлення плаценти з насінними зачатками (рис. 3.8 Ж).

## Розкривання плоду

Розкривання плоду відбувається через утворення підковоподібних отворів по нижньому краю кожного заглиблення при основі плоду. Аксикорн своїм «носиком», приєднаним до стінки плоду, розриває ділянку оплодня в місці заглиблення по його нижньому краю, формуючи півмісяцеву щілину, вкриту клапаном. На поперечних зрізах аксикорни мають валикоподібну форму. На поздовжньому перерізі аксикорни видовжені і їхні носики спрямовані до основи плоду вниз. Клапан має 2 мм завдовжки і 1,5 мм завширшки. Оскільки плід пониклий, то отвір розкривання знаходиться вище плацент відносно поверхні землі (рис. 3.7 В, Є, Ж). Пізніше, фрагмент стінки плоду, обмежений щілиною, відхиляється назовні, дозволяючи насінинам висипатись під час струшування. Коли щілина розкривання сформована, перегородка відокремлюється від центральної колонки вздовж нижнього краю лігніфікованого тяжу в акропетальному напрямку. Коли клапан загорнутий, помітні аксикорни на його внутрішній поверхні (рис. 3.7 Є).

### *Asyneuma canescens* (Waldst. & Kit.) Griseb. & Schenk – азинеума сіривата

## Морфологічна будова квітки і плоду

Квітка *Asyneuma canescens* завдовжки 10-12 мм, в діаметрі 1,5-2,0 мм (рис. 3.10, 3.11), прямостояча. Чашолистки завдовжки 3 мм, нижня зав'язь теж 3 мм. Чашолистки направлені вгору, ланцетні. Кількість чашолисток може бути від п'яти до семи, вони щільно притиснуті до віночка. Пелюсток п'ять, зрілі лише в основі, лінійні, кожна пелюстка завдовжки 7 мм. Стовпчик довгий, дещо виступає з віночка, з трилопатевою приймочкою.

Плід *Asyneuma canescens* – нижня, тригніздна, суха коробочка, завдовжки – 5-7 мм та в діаметрі – 3-3,5 мм, в обрисах видовжено-циліндрична, ребриста, прямостояча. Поверхня плоду та чашолисток вкрита волосками (рис. 3.11, 3.12 Б, 3.15). Плідоніжка дуже коротка, близько 1-2 мм завдовжки і 1-2 мм в діаметрі. При плоді деякий час зберігається віночок разом з тичинками і стовпчиком (рис. 3.10 Б). Пізніше, в міру висихання плоду, він скручується та опадає. У дозрілому сухому плоді

чашолистків також немає (рис. 3.12 А). Упродовж підсихання плоду після обнасінення згниває паренхіма оплодня і залишаються помітними скелетні жилки і здерев'янілі елементи (рис. 3.10 В).

У верхній частині плоду, в міжпучкових ділянках, в місцях, де буде формуватись щілина розкривання плоду, розташовані три (іноді два) заглиблення видовженої форми (рис. 3.11). Ці заглиблення можна помітити вже на стадії бутону (рис. 3.11 А). Згодом, заглиблення стають ще глибшими зверху і більш помітними (рис. 3.12 А).

Ми дослідили внутрішню структуру зрілої коробочки *Asyneuma canescens* на стадії формування отворів (рис. 3.12, 3.13). На поздовжньому зрізі помітно, що вище середини висоти зав'язі розташовані плаценти, лопаті яких відхиляються догори і донизу, до них кріпляться насінини (рис. 3.12 Б, 3.18 Е). В центрі плоду наявна центральна колонка, яка внизу має трикутну форму на поперечних перерізах. Центральна колонка цілісна, продовжується знизу до верху плоду (рис. 3.12 Б). Дах зав'язі плоский, непотовщений (рис. 3.12 Б). На поперечних зрізах помітно, що коробочка в перерізі округла, тонкостінна, містить три гнізда, розділених тонкими перегородками. У верхній частині плоду перегородки зав'язі короткі, а коробочка має глибокі борозенки в місцях зростання плодолистків (рис. 3.13, 3.14).

Коробочка містить від п'яти до десяти насінин (табл. 4.4.1, с. 211). Насінини завдовжки 1-1,5 мм та завширшки 1 мм, овальні, дещо видовжені, світло-коричневі, дещо сплюснуті, з одного боку потоншені, формуючи вузьке крило (рис. 3.13).

### **Анатомічна будова плоду**

Екзокарпій складається із одного шару клітин, нездерев'янілий. На поперечних перерізах видно, що екзокарпій щільно вкритий дрібними волосками-шипиками з нездерев'янілою оболонкою (рис. 3.15). Волоски є одноклітинними. Мезокарпій складається із 7-15 шарів клітин (табл. 4.4.3, с. 213), потовщений в ребрах, нездерев'янілий, на стадії квітки та ранніх стадіях розвитку плоду диференційований на зовнішню фотосинтезуючу паренхіму та внутрішню основну паренхіму (рис. 3.15). Ендокарпій нездерев'янілий, представлений одним шаром клітин (рис. 3.15).



Провідна система плоду *Asyneuma canescens* представлена 9-12 висхідними провідними пучками у стінці зав'язі, які проходять в ребрах, та кільцем провідних тканин в центральній колонці (рис. 3.13, 3.14 А, 3.18 А-Д), яке вище розпадається на три або більше провідних пучків навпроти перегородок, інколи є три більших та кілька менших пучків (рис. 3.14 Б). Найчастіше на середині висоти зав'язі в стінці проходить десять провідних пучків в ребрах (рис. 3.13 А, Г, 3.15) та небагато дрібних відгалужень. Навпроти перегородок провідних пучків немає, тому у частці кожного з трьох плодолистків розміщується три або чотири пучки (рис. 3.13). На рівні даху зав'язі висхідні пучки формують горизонтальні відгалуження – кільцевий провідний пучок (рис. 3.13 Е), від якого вище формуються сліди чашолистків, пелюсток і тичинок. У стовпчик входить шість провідних пучків – три дорзальні пучки плодолистків і три провідних пучки з центральної колонки зав'язі (рис. 3.13 Г, 3.13 Е).

У верхній частині плоду вище плаценти в проксимальних ділянках перегородок помітні три слабко розвинуті аксикорни, які кріпляться до центральної колонки (рис. 3.13 Г, 3.18 А-В). На поперечних зрізах аксикорни мають округлу форму, а своїми носиками аксикорни направлені до стінки плоду вниз під кутом. На поздовжньому перерізі аксикорн має язикоподібну вигнуту форму (рис. 3.16, 3.17 Б, 3.18 Е). Клітини епідерми, яка вкриває аксикорни, дрібні, нездерев'янілі.

### **Розкривання плоду**

Розкривання плоду в *Asyneuma canescens* здійснюється у дві стадії. Спочатку, на стадії бутону, у верхній його частині жилки більше віддаляються одна від одної, формуючи таким чином заглиблення овальної форми (рис. 3.11, 3.12 А). Перша стадія розкривання плоду подібна на розкривання плоду в *Adenophora liliifolia* з утворенням клапану (рис. 3.16 А). При загортанні клапану назовні на ньому знизу помітний носик аксикорна, тому нижній край клапану виглядає загостреним (рис. 3.16 В, 3.17 А). Оскільки заглиблення на стінці плоду є вузьким, створюється враження, що й отвір є тріщиною або порою, або клиноподібною щілиною, проте форма отвору є вузько-овальною, а щілина є півмісяцева, а не трикутна (рис. 3.16 А, В). Розміри клапану

(щілини) у дозрілому сухому плоді 1,5-1,7 мм завдовжки і 1-1,5 мм завширшки. Згодом заглиблення ще більше вдавлюється, а нижній край відхиляється назовні, що створює отвір для висипання насінин при струшуванні. Клапан є дуже вузьким, не перевищує розмір насінини, що утруднює дисемінацію. При формуванні отвору перегородки плоду відокремлюються від центральної колонки та розриваються по нижньому краю аксикорнів по косій лінії (рис. 3.17 Б).

Друга стадія розкривання плоду продовжується формуванням поздовжньої щілини від нижньої точки півмісяцевої щілини майже до основи плоду (рис. 3.16 В, 3.17 А). Ця щілина уможлиблює полегшене висипання насінин. На пізніх етапах морфогенезу плоду перегородки плоду руйнуються, і паренхіма стінки плоду поступово згниває до повного знищення (рис. 3.16 Г). У повністю сухому плоді після обнасінення залишається центральна колонка, поздовжні жилки та аксикорни, які тримають клапани.

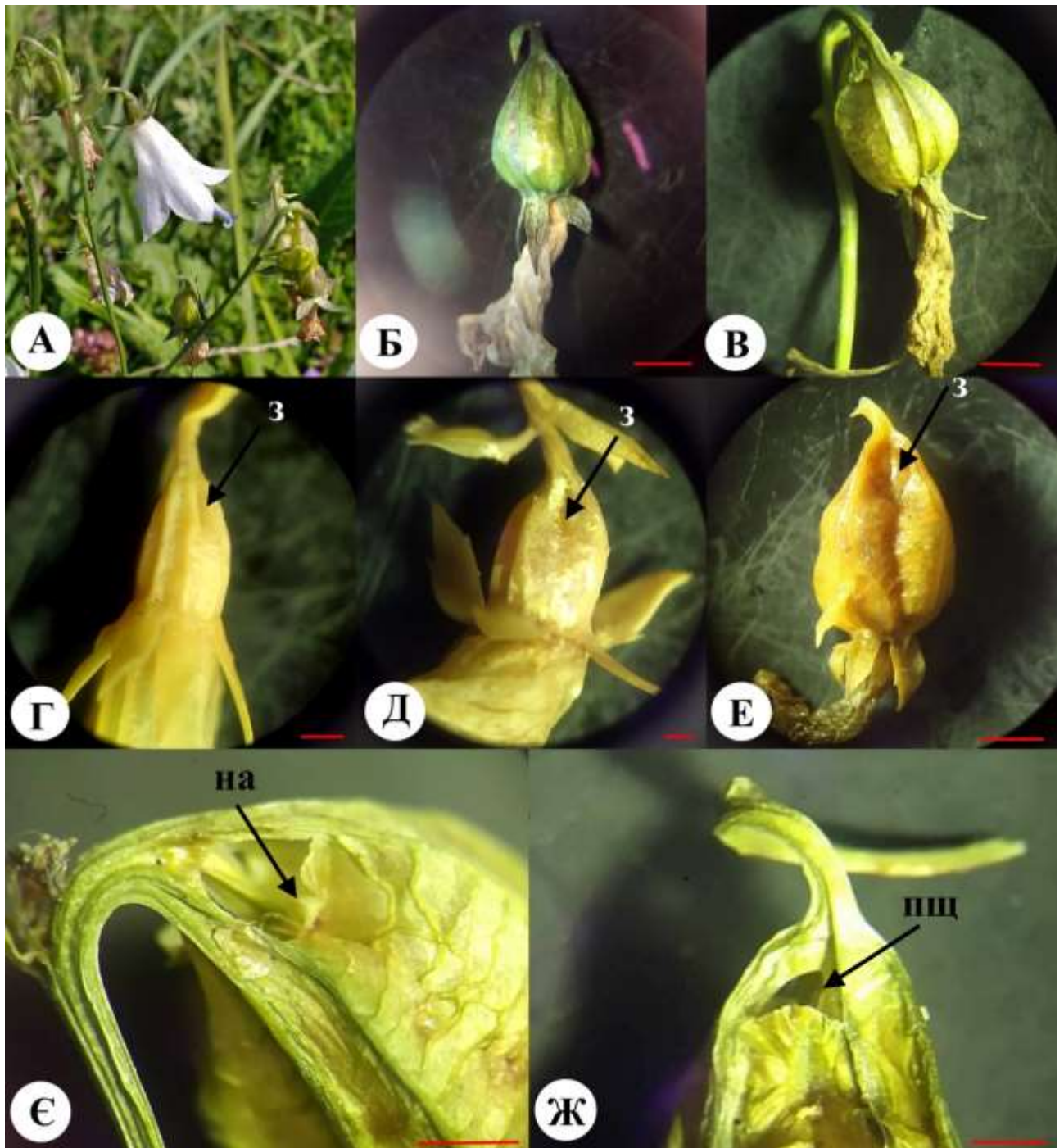


Рис. 3.7 Екзоморфологія квітки і плоду *Adenophora liliifolia*: фрагмент суцвіття під час цвітіння та плодоношення (А), плід перед початком розкриття (Б) і на стадії розкриття (Б'), природня орієнтація плоду: зав'язь перед етапом цвітіння, з – заглиблення (Г), під час цвітіння, з – заглиблення (Д) та під час плодоношення, з – заглиблення (Е), сухий плід з відкритим клапаном при його основі, на – носик аксикорна, пщ – підковоподібна щілина (Є, Ж). Лінійка: 0,5 см (Б, Б', Е), 2 мм (Є, Ж), 1 мм (Г, Д)

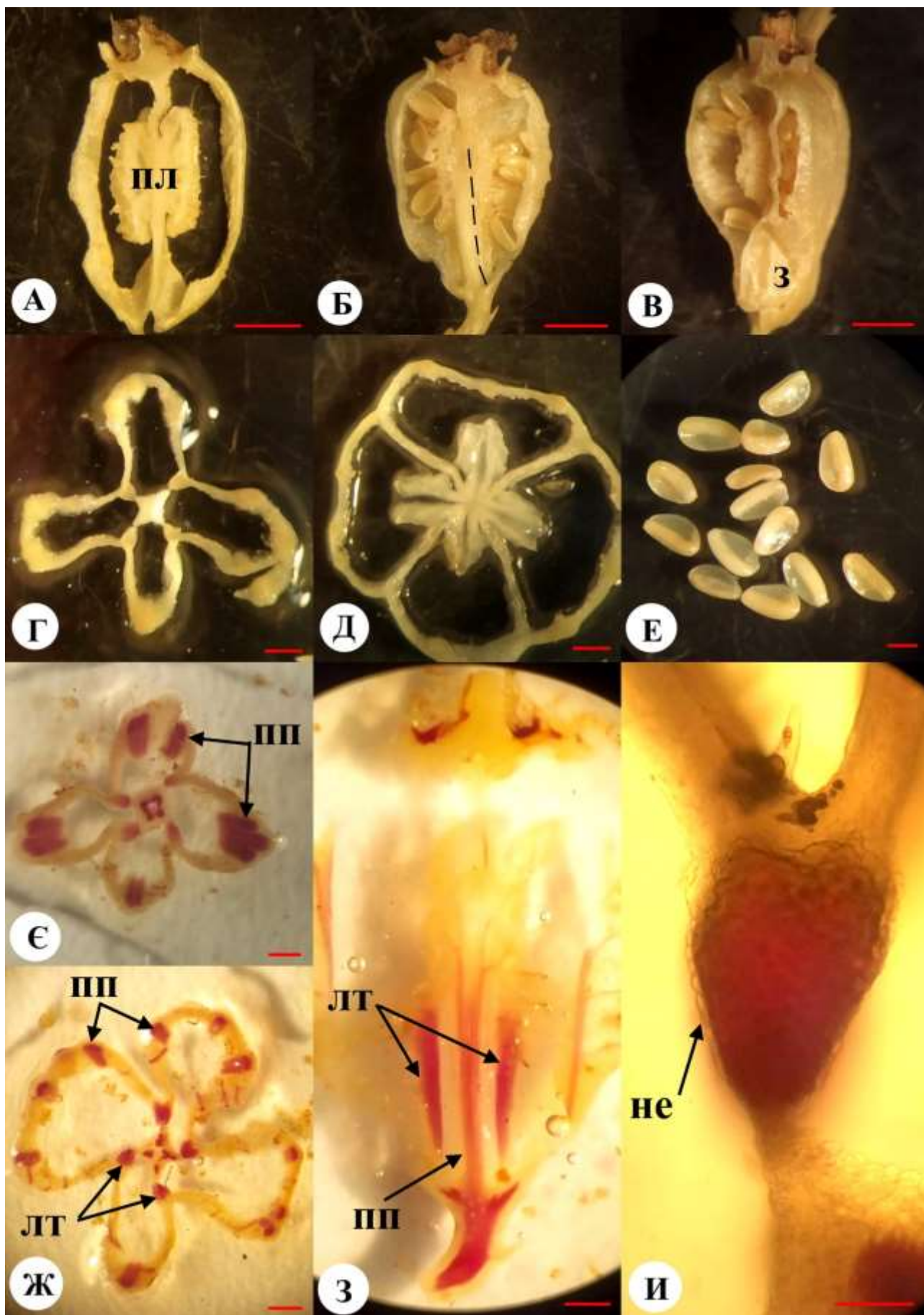


Рис. 3.8



←Рис. 3.8 Мікроморфологія і анатомія плоду *Adenophora liliifolia*: поздовжній зріз на тотальних препаратах (А-В): тангенціальний зріз, пл – плацента, з – заглиблення (А, В), і радіальний зріз (Б), лігніфікований тяж позначений пунктирною лінією на Б, поперечний зріз на рівні заглиблення (Г) і плацент (Д), насінини (Е). Реакція на здерев'яніння тканин з флороглюцином: на поперечному зрізі плоду, лт – лігніфікований тяж, пп – провідний пучок (Є, Ж) та поздовжньому зрізі плоду, лт – лігніфікований тяж, пп – провідний пучок (З), лігніфікований тяж в перегородці плоду крупним планом, не – нездерев'янілий ендокарпій (И). Лінійка: 0,5 см (А-В), 0,1 см (Г-З), 0,2 мм (И)

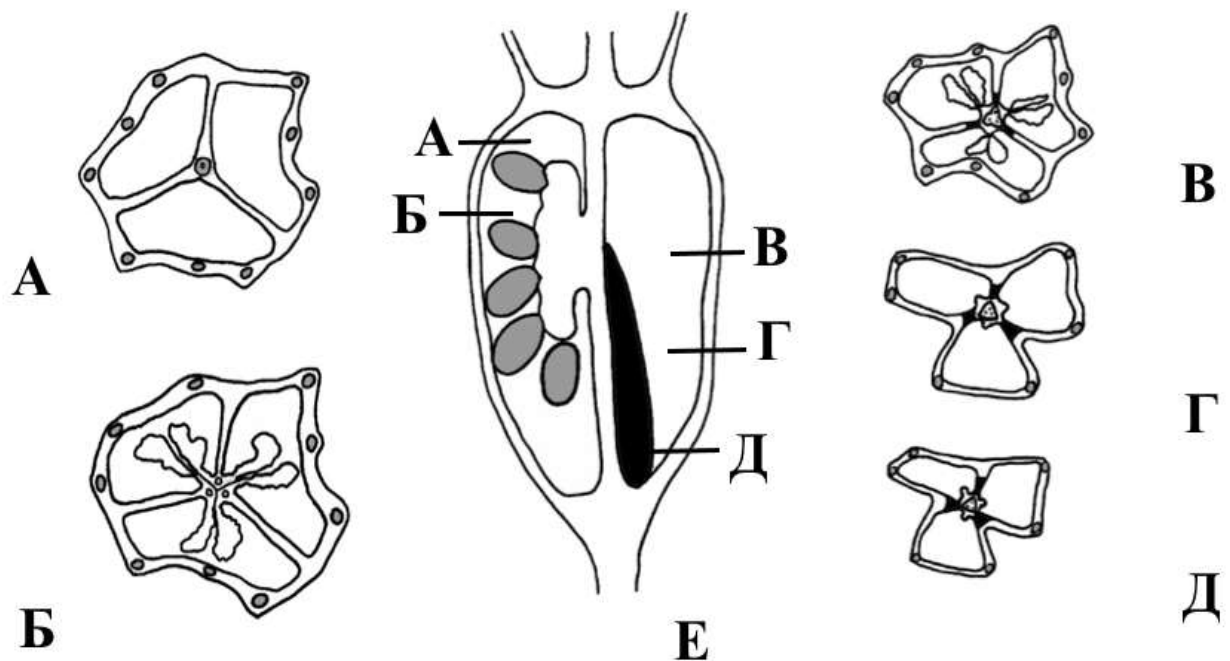


Рис. 3.9 Серія поперечних зрізів плоду *Adenophora liliifolia* на різних рівнях (А-Д) з провідними пучками; поздовжній зріз (Е), на якому зрізи А-Д відповідають поперечним зрізам; ліва частина Е зроблена в площині гнізда, права частина в площині перегородки. Здерев'янілий тяж позначено чорним

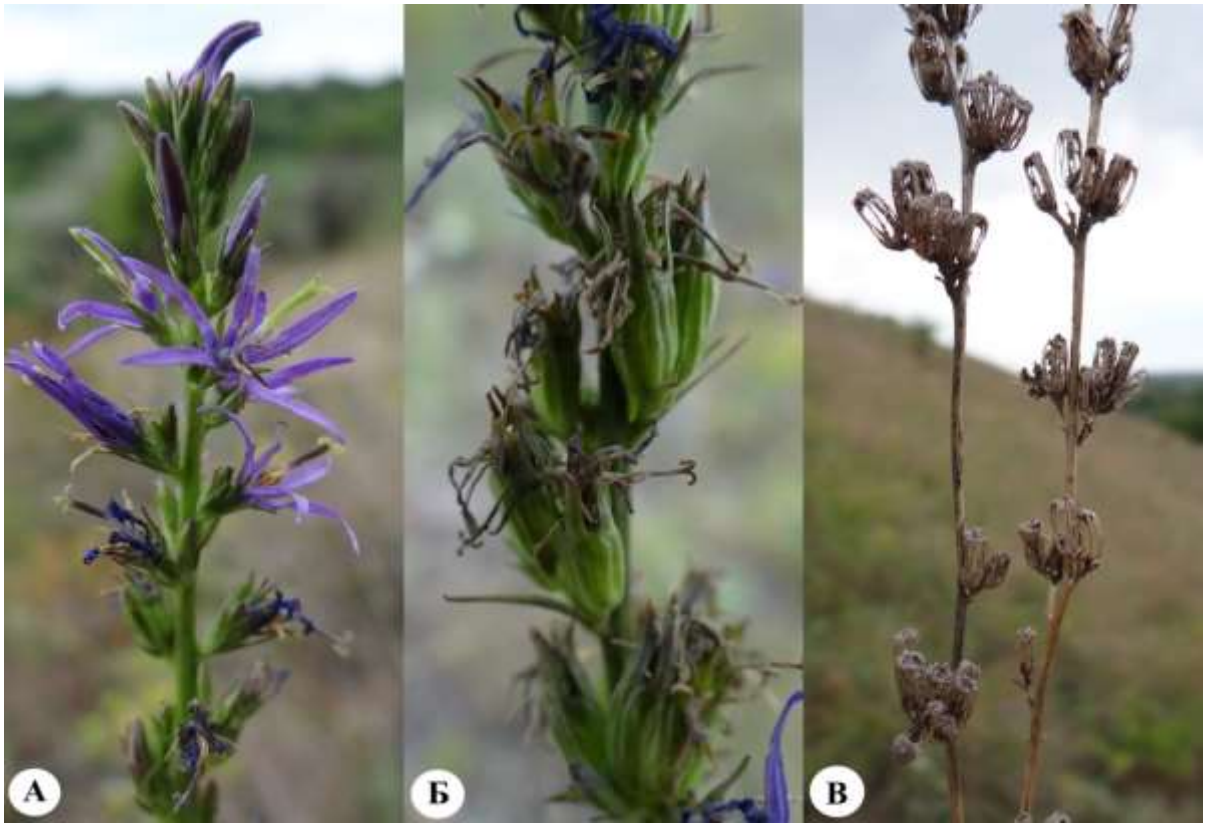


Рис. 3.10 Загальний вигляд суцвіття *Asyneuma canescens* на різних стадіях розвитку: цвітіння (А), плодоношення (Б), після обнасінення (В)



Рис. 3.11 Фіксовані квітки *Asyneuma canescens* на різних стадіях розвитку: зовнішній вигляд бутону, з – заглиблення (А), розкрита квітка, з – заглиблення (Б), квітка після відцвітання, з – заглиблення (В). Лінійка: 1 мм

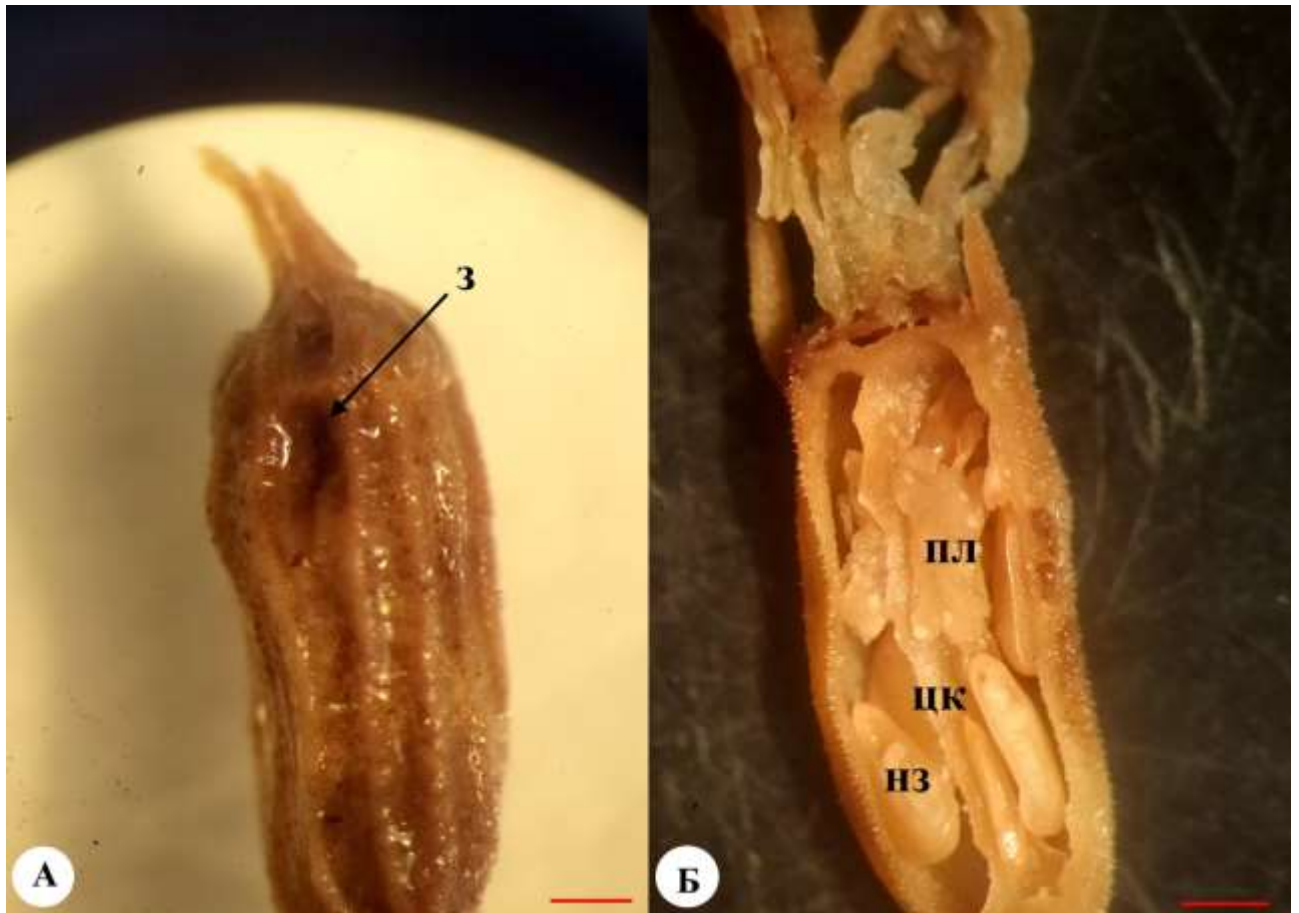


Рис. 3.12 Морфологічна будова плоду *Asyneuma canescens*: загальний вигляд плоду, з – заглиблення (А), внутрішня будова плоду, нз – насінний зачаток, пл – плацента, цк – центральна колонка (Б). Лінійка: 1 мм



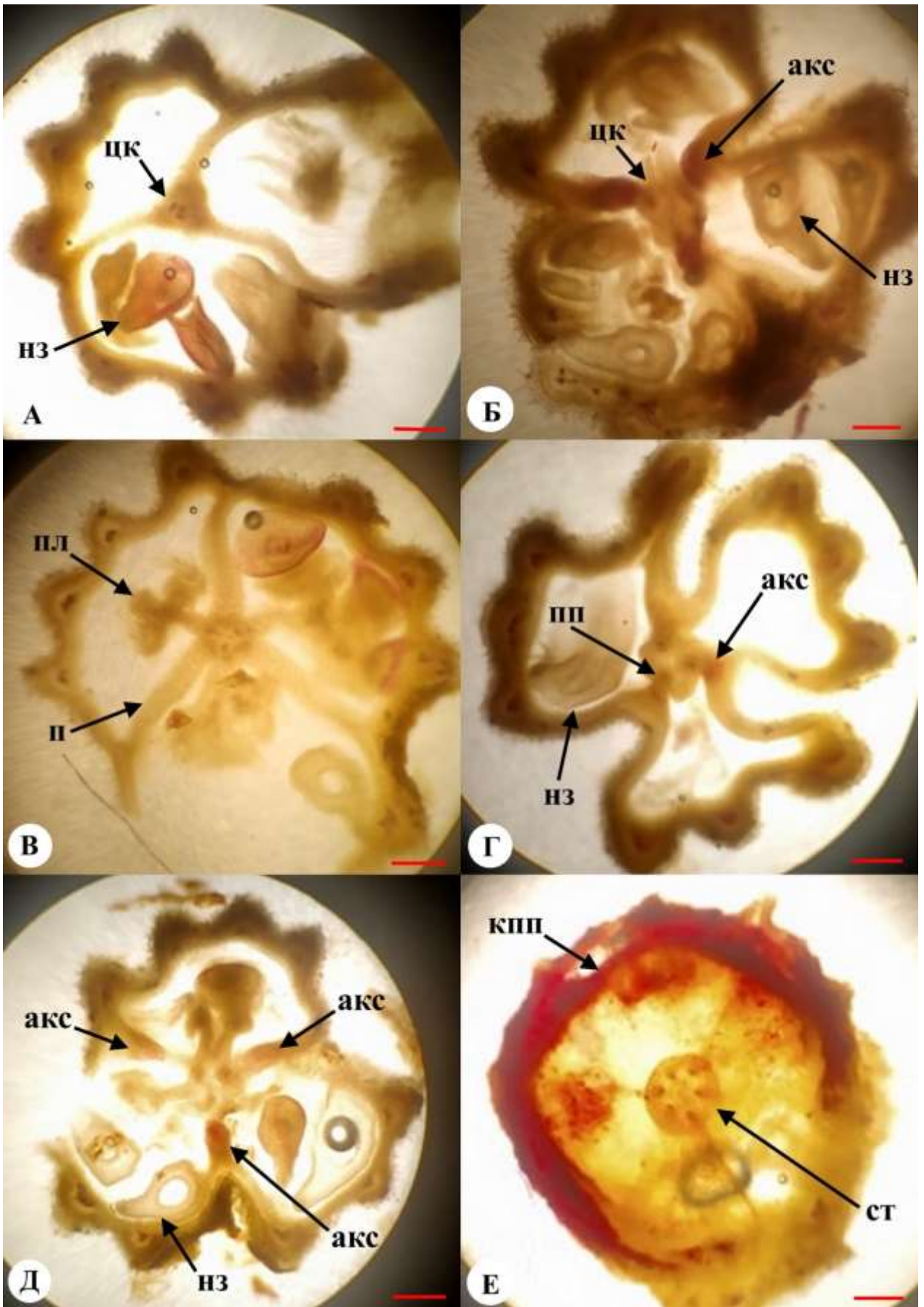




Рис. 3.13 Висхідна серія зрізів плоду *Asyneuma canescens*, акс – аксикорн, кпп – кільцевий провідний пучок, нз – насінний зачаток, п – перегородка, пп – провідний пучок, пл – плацента, ст – стовпчик, цк – центральна колонка (А-Е). Лінійка: 1 мм

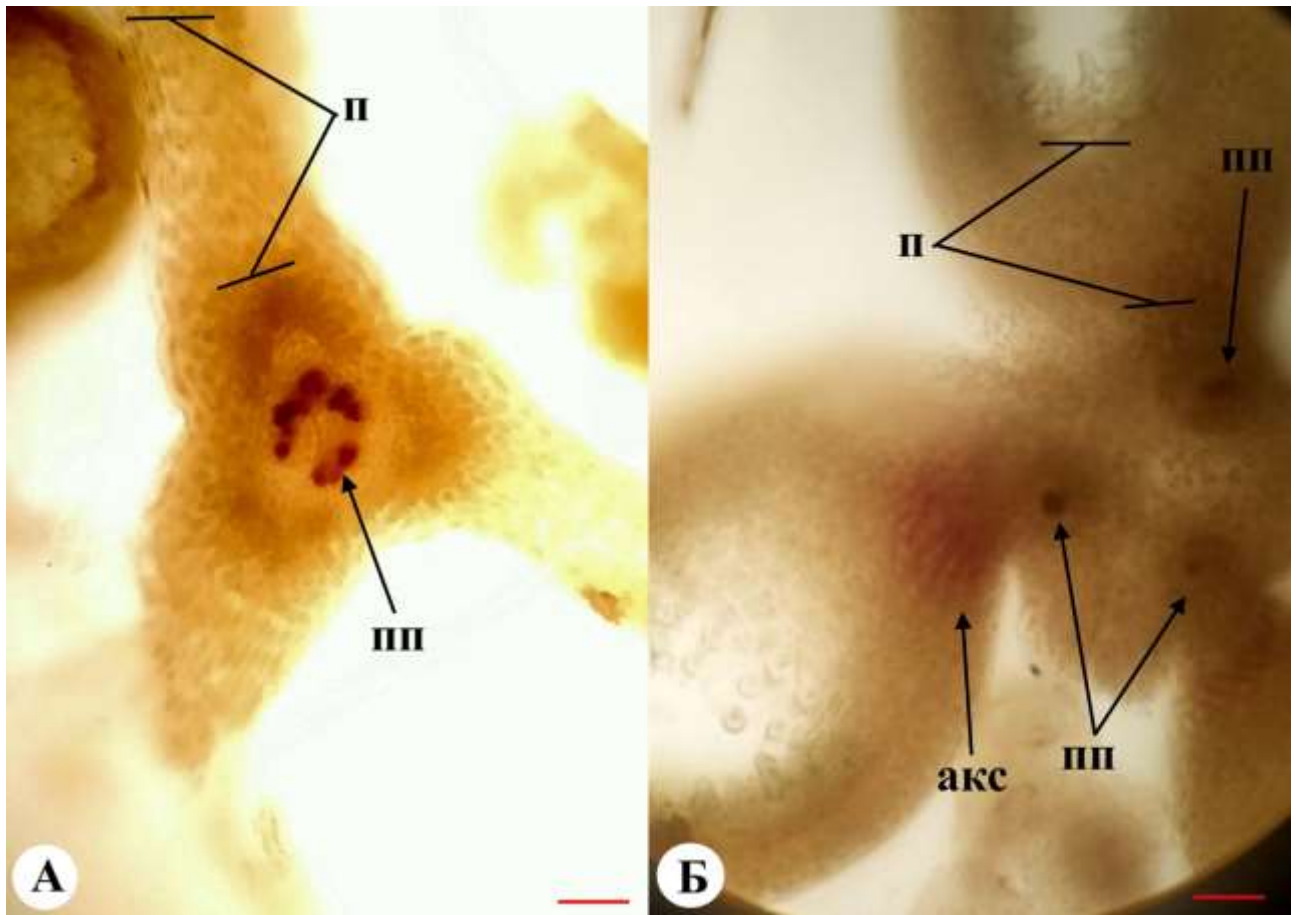


Рис. 3.14 Центральна колонка з перегородками плоду *Asyneuma canescens*: зріз в нижній частині плоду, п – перегородка, пп – провідний пучок (А), зріз у верхній частині плоду на рівні аксикорнів, акс – аксикорн, п – перегородка, пп – провідний пучок (Б), помітна значно більша довжина перегородки на зрізі А, порівняно зі зрізом на Б. Лінійка: 0,1 мм

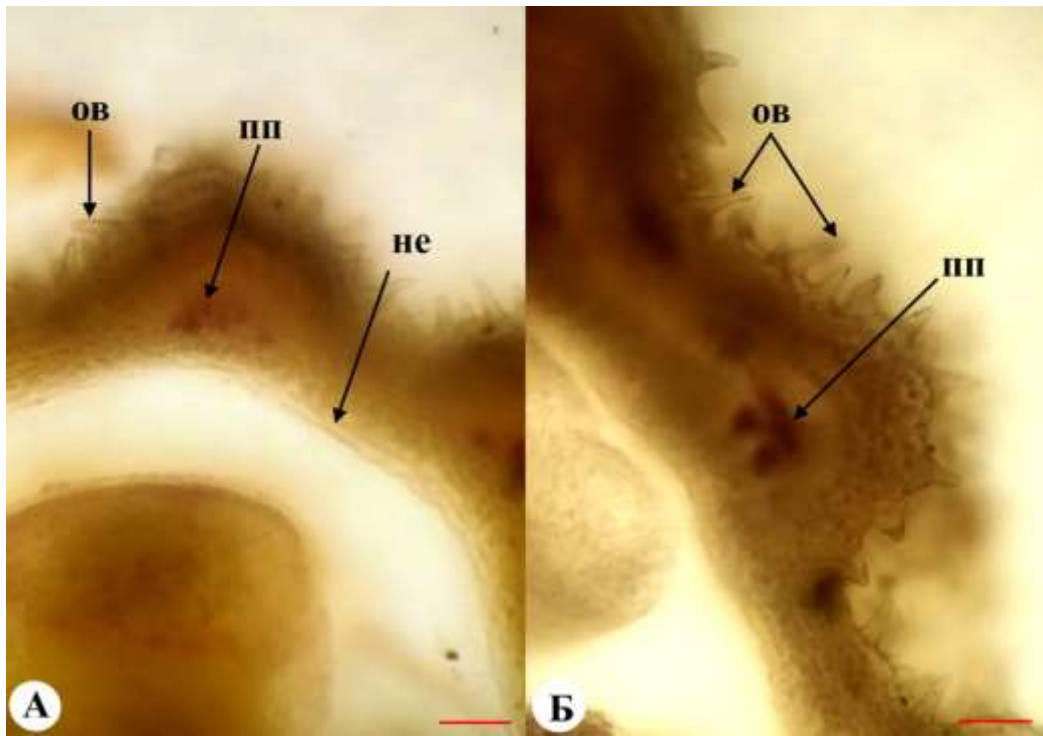


Рис. 3.15 Фрагменти стінки плоду *Asyneuma canescens*, не – нездерев'янілий ендокарпій, об – одноклітинний волосок, пп – провідний пучок (А, Б). Лінійка: 0,1 мм



Рис. 3.16 Стадії розкривання плоду *Asyneuma canescens*: плід на стадії розкривання півмісяцевою щілиною (стадія 1), на – носик аксикорна (А), поздовжній розріз розкритого плоду, на – носик аксикорна, пл – плацента (Б), розкривання поздовжньою щілиною (стадія 2), на – носик аксикорна (В), руйнування оплодня після обнасінення плоду, зберігаються поздовжні жилки та аксикорни, на – носик аксикорна (Г). Лінійка: 1 мм

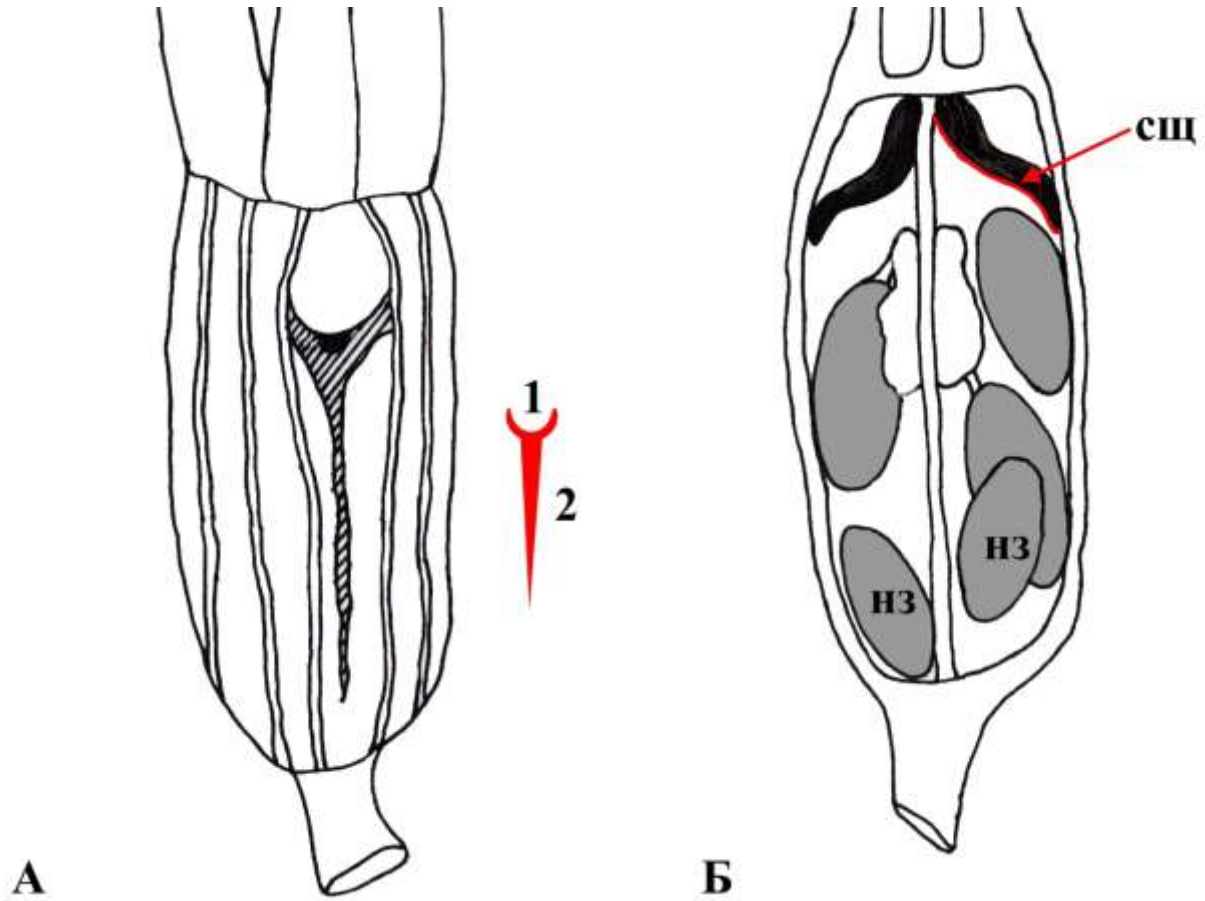


Рис. 3.17 Схематичне зображення плоду (А) та поздовжнього перерізу плоду (Б) *Asyneura canescens*. На рисунку А – отвір заштриховано, на рисунку Б – аксикорни позначені чорним, нз – насінні зачатки сірим, сщ – септифрагальна щілина. На рисунку А цифрами 1 та 2 зображені стадії розкриття плоду

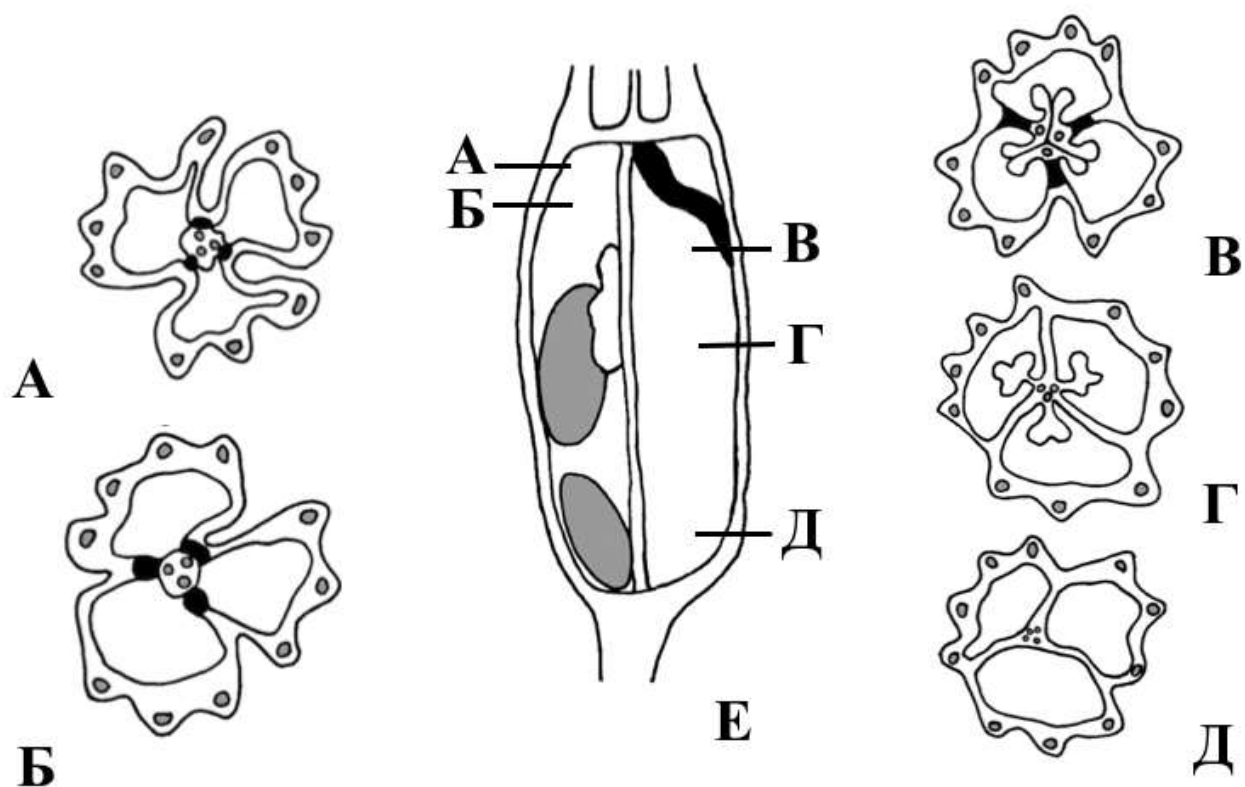


Рис. 3.18 Серія поперечних зрізів плоду *Asyneura canescens* на різних рівнях (А- Д) з провідними пучками; поздовжній зріз (Е), на якому зрізи А-Д відповідають поперечним зрізам; права частина Е зроблена в площині перегородки, ліва частина в площині гнізда. Здерев'янілий тяж (аксикорн) позначено чорним

**Рід *Campanula* L. секція *Medium* D. C.  
*Campanula sibirica* L. – дзвоники сибірські**

**Морфологічна будова квітки і плоду**

Квітка *Campanula sibirica* завдовжки до 2,5 см, в діаметрі 1 см, поникла (рис. 3.19 А). Чашечка завдовжки 4-5 мм, завширшки 4 мм, з довгими волосками на ребрах (рис. 3.19 Г). Чашолистки ланцетні, направлені вгору, завдовжки 5 мм, завширшки 1-2 мм, з волосками по краях (рис. 3.19 А, Б, 3.20 Е). Є придатки між чашолистками, направлені донизу, теж з волосками по краях (рис. 3.19 В). Тичинкові нитки при основі розширені та опушені. На стадії цвітіння зав'язь нижня.

В міру дозрівання плоду дах зав'язі куполоподібно опуклюється (рис. 3.19 Б). Зрілий плід у *Campanula sibirica* – напівнижня, тригніздна, багатонасінна, оберненояйцеподібна, ребриста, суха коробочка (рис. 3.19 Г, Д). Довжина зрілого плоду 5-7 мм, діаметр 3-6 мм (від плодоніжки до чашолистків). Коробочка поникла. Забарвлення плоду – від світло-коричневого до темно-коричневого. Поверхня плоду гола, але з волосками на ребрах. В стінці плоду вип'ячені чотири-шість провідних пучків на радіусах чашолистків і пелюсток, вище вони розгалужені. Між жилками помітні три отвори розкривання, які розміщені у нижній частині плоду (рис. 3.19 Г, Д). Віночок разом з тичинками та стовпчиком скручуються, всихаються, але залишаються при плоді довший час (рис. 3.19 Д). Чашолистки при плоді зберігаються, направлені вгору. Придатки також зберігаються, направлені донизу.

На поперечних зрізах помітно, що коробочка в перерізі округла (рис. 3.19 Ж, 3.21 А-Е). Гнізда розділені тонкими перегородками, які в місці приєднання аксикорнів вкорочені (рис. 3.19 З). В кожному гнізді зав'язі, у верхній частині, наявна дволопатева плацента (рис. 3.19 Є, Ж). Плаценти вкорочені і не досягають основи плоду. Центральна колонка цілісна, продовжується знизу до верху плоду, на поперечних перерізах має трикутну форму (рис. 3.21 Д, Е).

Середня кількість насінин у плоді становить 204 (n=10), від 189 до 213 (табл. 4.4.1, с. 211). Насінини овальні, блискучі, гладенькі, розташовані багаторядно в кожному гнізді. Насінини 1 мм завдовжки, 0,6-0,7 мм завширшки (рис. 3.19 Е).

## Анатомічна будова плоду

Екзокарпій складається із одного шару клітин, які нездерев'янілі, з одноклітинними видовженими волосками. Мезокарпій складається із дев'яти-десяти шарів клітин, потовщений в ребрах, нездерев'янілий (табл. 4.4.3, с. 213). Ендокарпій представлений одним шаром клітин, нездерев'янілий (рис. 3.20 Д).

Провідна система плоду *Campanula sibirica* представлена 9-12 основними висхідними провідними пучками у стінці зав'язі, які над чашолистками формують багато дрібних відгалужень, та провідними пучками в центральній колонці, яких у верхній частині плоду (над чашолистками) є три септальні, розташовані навпроти кожної перегородки, а нижче, в місцях приєднання плацент, їх шість, а ще нижче, нижче рівня плацент, вони об'єднані у центральний циліндр (рис. 3.20, А-В, 3.21 А-Е).

На поперечних перерізах плоду помітні три аксикорни, які кріпляться до центральної колонки (рис. 3.20 Б-Д, 3.21 В-Е). Аксикорни знаходяться на рівні верхівок плацент і досягають основи плоду (рис. 3.20 Г, 3.21 Є). На поперечних зрізах аксикорни мають округлу форму, а при основі – форму трапеції, а своїми носиками аксикорни направлені вертикально до основи плоду. Здерев'яніла тканина аксикорнів не продовжується на стінку зав'язі. Клітини епідерми, яка вкриває аксикорни, дрібні, нездерев'янілі.

## Розкривання плоду

Заглиблення, які передують формуванню отворів коробочки, 1 мм завдовжки, 1 мм завширшки, ромбоподібної форми, розміщені у нижній частині коробочки, в міжпучкових ділянках оплодня (рис. 3.19 В-Д).

Дослідження плоду на поперечних і поздовжніх перерізах дозволило встановити, що отвори формуються на радіусах перегородок зав'язі, так само як в *Adenophora liliifolia* та *Asyneuma canescens* на першій стадії.

## *Campanula alpina* Jacq. – дзвоники альпійські

### Морфологічна будова квітки і плоду

Квітка *Campanula alpina* завдовжки до 2,0 см, в діаметрі 1 см, поникла (рис. 3.22 Б). Чашолистків п'ять-шість, ланцетні, направлені вгору, завдовжки 2 см, завширшки 2-3 мм, з волосками. Є придатки між чашолистками, направлені донизу, 6-7 мм завдовжки, 1 мм завширшки, з волосками (рис. 3.22 Є). Тичинкові нитки при основі розширені та опушені. Зав'язь майже верхня ще в бутоні (рис. 3.22 А).

Зрілий плід у *Campanula alpina* – майже верхня, тригніздна (іноді чотиригніздна), багатонасінна, куляста, суха коробочка (рис. 3.22 В-Г, 3.25). Довжина зрілого плоду до 2 см (з чашолистками і віночком), 1 см (лише плід без чашолистків), діаметр 1 см. Коробочка поникла (рис. 3.22 Є, 3.25). Забарвлення плоду – від світло-жовтого до світло-коричневого. Поверхня плоду в нижній частині гола, але з волосками на ребрах і з трьома вертикальними заглибленнями (які поділяють гнізда). Віночок разом з тичинками та стовпчиком скручуються, всихаються і довший час залишаються при плоді. Чашолистків п'ять-шість, довгі, ланцетні, при плоді зберігаються, направлені вгору. Придатки також зберігаються, направлені донизу.

На поперечних зрізах помітно, що коробочка в перерізі округла (рис. 3.24 А-Е). Гнізда розділені тонкими перегородками. В кожному гнізді зав'язі, у верхній частині, наявна дволопатева плацента. Плаценти вкорочені і не досягають основи плоду (рис. 3.22 Д, 3.24 В-Д). У верхній частині плоду перегородки розділені вентральними швами плодолистків, донизу плоду центральна колонка є цілісною і на поперечних перерізах має округлу форму (рис. 3.23 Г).

Середня кількість насінин у плоді становить 177 (n=10), від 168 до 189 (табл. 4.4.1, с. 211). Насінини овальні, блискучі, гладенькі, сплюснені, розташовані багаторядно в кожному гнізді (рис. 3.22 В, 3). Насінини 2 мм завдовжки, 1,5-1,7 мм завширшки.

## **Анатомічна будова плоду**

Екзокарпій складається із одного шару клітин, які нездерев'янілі, з одноклітинними видовженими волосками в ребрах. Мезокарпій складається із 10-12 шарів клітин, потовщений в ребрах, нездерев'янілий (табл. 4.4.3, с. 213). Ендокарпій представлений одним шаром клітин, нездерев'янілий (рис. 3.23 Е).

Провідна система плоду *Sampanula alpina* представлена багатьма дрібними провідними пучками у стінці зав'язі, та провідними пучками в центральній колонці, яких у верхній частині плоду є три (чотири) (розташовані навпроти кожної перегородки), нижче вони роздвоюються або організовані у кільце провідних тканин (рис. 3.23 А-Г).

На поперечних перерізах плоду помітні три або чотири аксикорни, які кріпляться до центральної колонки (рис. 3.23 В-Г, Е). Аксикорни знаходяться на рівні верхівок плацент і досягають основи плоду (рис. 3.22 Е, 3.23 Д, 3.24 Є). На поперечних зрізах аксикорни мають округлу форму, а своїми носиками аксикорни направлені вертикально до основи плоду. Здерев'яніла тканина аксикорнів не продовжується на стінку зав'язі. Клітини епідерми, яка вкриває аксикорни, дрібні, нездерев'янілі.

## **Розкривання плоду**

Заглиблення, які передують формуванню отворів коробочки в інших досліджених видів, слабо виражені. Щілина розкривання формується по нижньому краю заглиблення, має півмісяцеву форму (рис. 3.22 Ж). Розкривання плоду здійснюється так само як в попередніх видів з триби *Sampanuleae* з тою різницею, що отвори розміщені на горизонтальній стінці зав'язі, яка розташована в основі плоду (рис. 3.22 Ж).



## *Campanula latifolia* L. – дзвоники широколисті

### Морфологічна будова квітки і плоду

Квітка *Campanula latifolia* завдовжки до 2,5 см, в діаметрі 1-1,5 см, майже поникла. Чашечка завдовжки 5-7 мм, завширшки 5-6 мм. Чашолистки ланцетні, направлені горизонтально, або трохи вгору, завдовжки 5 мм, завширшки 2-3 мм.

Зрілий плід у *Campanula latifolia* – нижня, тригнізна, багатонасінна, суха коробочка (Рис. 3.26 А, Б, Е). Довжина зрілого плоду 1,2-1,6 см, діаметр 0,8-1 см. Коробочка поникла. У міру досягання плід змінює колір із зеленого на світло-коричневий. Поверхня плоду гола. В стінці плоду вип'ячені п'ять-шість провідних пучків на радіусах чашолистків і пелюсток, вище вони іноді розгалужені. Між жилками помітні три отвори розкривання, які розміщені у нижній частині плоду (Рис. 3.26, Б, Г, Д). Віночок разом з тичинками та стовпчиком скручуються, всихаються, але залишаються при плоді довший час (Рис. 3.26 Б). Чашолистки при плоді зберігаються, направлені вгору або горизонтально.

На поперечних зрізах помітно, що коробочка в перерізі округла або чотири-п'яти-кутна (Рис. 3.28 А-Е). Гнізда розділені тонкими перегородками, які в місці приєднання аксикорнів вкорочені (Рис. 3.28 Г-Е). В кожному гнізді зав'язі, у середній частині, наявна дволопатева плацента (Рис. 3.28 В, Є). Плаценти вкорочені і не досягають основи плоду. Центральна колонка цілісна, продовжується знизу до верху плоду (Рис. 3.26 В). Вище цього рівня помітні вентральні шви плодолистків, які розділяють центральну колонку на три частини (Рис. 3.28 А). Центральна колонка на поперечних перерізах має округлу форму (Рис. 3.27 А, В).

Середня кількість насінин у плоді становить 288 (n=10), від 267 до 297 (табл. 4.4.1, с. 211). Насінини овальні, блискучі, гладенькі, світло-коричневі, розташовані багаторядно в кожному гнізді. Насінини 1,5-1,7 мм завдовжки, 0,7-1,0 мм завширшки.

## **Анатомічна будова плоду**

Екзокарпій складається із одного шару клітин, які нездерев'янілі. Мезокарпій складається із 25-30 шарів клітин, нездерев'янілий (табл. 4.4.3, с. 213). Ендокарпій представлений одним шаром клітин, нездерев'янілий (рис. 27, Д).

Провідна система плоду *Campanula latifolia* представлена великою кількістю провідних пучків, які розташовані у центральній колонці, де вони організовані кільцем (рис. 4, А). Також наявні провідні пучки у стінці зав'язі. В нижній частині плоду – п'ять, вони є великими, на середині висоти коробочки їх є – 10-14 (Рис. 3.27 А-Г, 3.28 А-Е). Окрім основних провідних пучків є багато дрібних в нектарному диску (Рис. 3.27 Е).

На поперечних перерізах плоду помітні три або чотири аксикорни, які кріпляться до центральної колонки (Рис. 3.27 А-В). Аксикорни знаходяться на рівні верхівок плацент і досягають основи плоду (Рис. 3.28 Є). На поперечних зрізах аксикорни мають округлу форму, а своїми носиками аксикорни направлені вертикально до основи плоду. Здерев'яніла тканина аксикорнів в нижній його частині трохи продовжується на стінку зав'язі. Клітини епідерми, яка вкриває аксикорни, дрібні, нездерев'янілі.

## **Розкривання плоду**

Заглиблення, які передують формуванню отворів коробочки, 4-5 мм завдовжки, 4-6 мм завширшки, ромбоподібної форми (Рис. 3.26 Б, Г, Д). Дослідження плоду на поперечних і поздовжніх перерізах дозволило встановити, що отвори формуються на радіусах перегородок зав'язі, так само як в *Adenophora liliifolia* та *Asyneuma canescens* на першій стадії.

## ***Campanula trachelium* L. – дзвоники кропиволисті**

### **Морфологічна будова квітки і плоду**

Квітка *Campanula trachelium* завдовжки до 3 см, в діаметрі 1-1,5 см, поникла (рис. 3.29 А). Чашечка завдовжки 1,5 см (разом з чашолистками), завширшки до 1 см.

Чашолистки ланцетні, направлені вгору, завдовжки 1 см, завширшки 0,5 см (в нижній частині). Чашечка сильно опушена, чашолистки менше опушені (рис. 3.29 Б). Тичинки стрічкоподібні. Тичинкові нитки при основі розширені та опушені.

Зрілий плід у *Campanula trachelium* – нижня, тригніздна, багатонасінна, куляста, суха коробочка (рис. 3.29 В-Г). Довжина зрілого плоду – 1 см, діаметр – 1 см. Коробочка поникла. Забарвлення плоду – від світло-коричневого до темно-коричневого. Поверхня плоду та чашолисток опушена, з вираженими розгалуженими жилками (рис. 3.29 Г). Між жилками помітні три отвори розкривання при основі плоду (рис. 3.29 В-Г). В міру дозрівання плоду віночок всихається та скручується і через деякий час опадає. З часом також опадають тичинки та стовпчик. Чашолистки при плоді зберігаються, направлені вгору.

На поперечних зрізах помітно, що коробочка в перерізі округла, перегородки видовжені, а нижче коробочка має трикутну форму через вкорочені перегородки, тонкостінна, перегородки тонкі (рис. 3.31 А-Е). На поздовжньому зрізі помітно, що центральну або верхню частину кожного гнізда займають роздвоєні опуклі плаценти, які кріпляться до центральної колонки. Лопаті плацент відхиляються догори і донизу (рис. 3.29 Є, 3.30 Г, 3.31 Є). Центральна колонка цілісна, продовжується знизу до верху плоду, на поперечних перерізах має округлу або трикутну форму (рис. 3.29 Д, Ж, 3.30 А-В).

Середня кількість насінин у плоді становить 276 (n=10), від 261 до 297 (табл. 4.4.1, с. 211). Насінини овальні, світло-коричневі, блискучі, гладенькі, 1 мм завдовжки, 0,7-0,8 мм завширшки, розташовані багаторядно в кожному гнізді (рис. 3.29 З).

### **Анатомічна будова плоду**

Екзокарпій складається із одного шару клітин, нездерев'янілий, з клітинами у формі шипів. Мезокарпій складається із 16-19 шарів клітин, потовщений в ребрах, нездерев'янілий (табл. 4.4.3, с. 213). Ендокарпій представлений одним шаром клітин, нездерев'янілий.

Провідна система плоду *Campanula trachelium* представлена вісьмома-десятьма провідними пучками у стінці зав'язі, які проходять в ребрах (одному гнізду відповідає від двох до чотирьох провідних пучки), та провідними пучками в центральній колонці, яких у верхній частині плоду є три, нижче рівня плацент вони об'єднані у центральний циліндр (рис. 3.31 А-Е).

На середній висоті плоду помітні три аксикорни, які кріпляться до центральної колонки (рис. 3.29 Е, Ж, 3.30 А, В). Частина аксикорна, яка кріпиться до центральної колонки, знаходиться на рівні місця кріплення плацент (рис. 3.31 Є). На поперечних зрізах аксикорни мають валикоподібну або трапецієподібну форму (рис. 3.31 Г-Е). На поздовжньому перерізі аксикорни видовжені і їхні носики спрямовані до стінки плоду вниз. Здерев'яніла тканина аксикорнів не продовжується на стінку зав'язі. Клітини епідерми, яка вкриває аксикорни, дрібні, нездерев'янілі.

### **Розкривання плоду**

Заглиблення, які передують формуванню отворів коробочки 2 мм завдовжки, 2,5 мм завширшки овальної форми, розміщені при основі плоду, в міжпучкових ділянках оплодня. Розкривання плоду здійснюється так само як і в *Campanula latifolia*.

## ***Campanula rapunculoides* L. – дзвоники ріпчастоподібні**

### **Морфологічна будова квітки і плоду**

Квітка *Campanula rapunculoides* завдовжки до 1,5 см, в діаметрі 1 см, поникла (рис. 3.32 А). Чашечка завдовжки 2-3 мм, завширшки 2-3 мм. Чашолистки ланцетні, направлені донизу, завдовжки 7 мм, завширшки 2 мм. Тичинкові нитки при основі розширені та опушені.

Зрілий плід у *Campanula rapunculoides* – нижня, тригніздна, багатонасінна, куляста, суха коробочка (рис. 3.32 Б-Г). Довжина зрілого плоду 1 см, діаметр 7-8 мм. Коробочка поникла. Забарвлення плоду – від зеленого до темно-коричневого. Плід і чашолистки з зовнішньої сторони щільно вкриті дрібними короткими волосками (рис. 3.32 В). Поверхня плоду з вираженими вісьмома-дев'ятьма ребрами, які іноді

розгалужені (рис. 3.32 Г). Між жилками помітні три отвори розкривання при основі плоду, які, завдяки пониканню коробочки, розміщені зверху відносно поверхні ґрунту (рис. 3.32 Г-Д). Віночок разом з тичинками скручуються, всихаються та опадають. Чашолистки при плоді зберігаються, направлені донизу.

На поздовжньому зрізі помітно, що велику частину зав'язі займають (нероздвоєні) плаценти, які кріпляться у середній або верхній частині зав'язі до центральної колонки, лопаті плацент відхиляються догори і донизу (рис. 3.32 Е, 3.33 Б). Центральна колонка цілісна, продовжується знизу до верху плоду, на поперечних перерізах має трикутну форму (рис. 3.32 Е-Ж, 3.33 В). На поперечних зрізах помітно, що коробочка в перерізі у верхній частині плоду округла через рівномірно видовжені перегородки, а нижче має трикутну форму через дещо вкорочені перегородки, гнізда розділені тонкими перегородками, в перерізі округлі (рис. 3.34 А-Е). У верхній частині плоду перегородки нез'єднані (рис. 3.33 А).

Середня кількість насінин у плоді становить 132 (n=10), від 117 до 138 (табл. 4.4.1, с. 211). Насінини овальні, блискучі, гладенькі, розташовані багаторядно в кожному гнізді. Насінини 1,2-1,5 мм завдовжки, 0,7-0,8 мм завширшки, дещо сплюснені та мають по периметру одне суцільне крило (рис. 3.32 З).

### **Анатомічна будова плоду**

Екзокарпій складається із одного шару клітин, які нездерев'янілі, а також з одноклітинних простих волосків (рис. 3.33 Д). Мезокарпій складається із 10-12 шарів клітин, потовщений в ребрах, нездерев'янілий (табл. 4.4.3, с. 213). Ендокарпій представлений одним шаром клітин, нездерев'янілий (рис. 3.33 Е).

Провідна система плоду *Campanula rapunculoides* представлена вісьмома-десятьма провідними пучками у стінці зав'язі, які проходять в ребрах (одному гнізду відповідає від трьох до чотирьох провідних пучки), та провідними пучками в центральній колонці, яких у верхній частині плоду є три, а нижче вони об'єднані у центральний циліндр (рис. 3.34 А-Е).

У нижній частині плоду помітні три поздовжні аксикорни (рис. 3.32 Е, 3.33 Г). Частина аксикорна, яка кріпиться до центральної колонки, знаходиться на рівні місця

кріплення плацент (рис. 3.34 Є). На поперечних зрізах аксикорни мають трапецієподібну форму (рис. 3.33 В). На поздовжньому перерізі аксикорни видовжені і їхні носики спрямовані до стінки плоду вниз. Здерев'яніла тканина аксикорнів не продовжується на стінку зав'язі. Клітини епідерми, яка вкриває аксикорни, дрібні, нездерев'янілі.

### **Розкривання плоду**

Заглиблення, які передують формуванню отворів коробочки, 3 мм завдовжки, 2 мм завширшки, овальної форми, розміщені в нижній частині коробочки, в міжпучкових ділянках оплодня. Розкривання плоду здійснюється так само як і в *Campanula latifolia*.

## ***Campanula bononiensis* L. – дзвоники болонські**

### **Морфологічна будова квітки і плоду**

Квітка *Campanula bononiensis* завдовжки 1,3 см, в діаметрі до 1 см, поникла (рис. 3.35 А). Чашечка завдовжки 2 мм, завширшки 1-2 мм. Чашолистки ланцетні, направлені горизонтально, завдовжки 2-3 см, завширшки 1-2 мм. По краю чашолисток є дрібні волоски. Тичинки стрічкоподібні. Тичинкові нитки при основі розширені та опушені.

Зрілий плід у *Campanula bononiensis* – нижня, тригніздна (іноді гнізд чотири), багатонасінна, конічна, ребриста, суха коробочка (рис. 3.35 Г-Д). Довжина зрілого плоду – 4-6 мм, діаметр – 6 мм. Коробочка поникла. Забарвлення плоду – від світло-зеленого до темно-коричневого. Поверхня плоду та чашолисток гладенька, з вираженими 6-8-ма ребрами, які завжди розгалужені (рис. 3.35 Г). Між жилками помітні три або чотири отвори розкривання при основі плоду (рис. 3.35 Г). Чашолистки трохи опушені, спрямовані донизу, при плоді зберігаються. В міру дозрівання плоду віночок всихається разом із тичинками та стовпчиком, скручується і через деякий час опадає.

На поперечних зрізах помітно, що коробочка в перерізі округла через рівномірно видовжені перегородки, а внизу має трикутну форму через вкорочені перегородки (рис. 3.35 Є-Ж, 3.37 Г, Е). На поздовжньому зрізі помітно, що центральну частину кожного гнізда займають роздвоєні плаценти, які кріпляться на середній висоті зав'язі до центральної колонки або трохи вище (рис. 3.35 В, 3.36 А, 3.37 Б-Д). Лопаті плацент відхиляються догори і донизу. Центральна колонка цілісна, продовжується знизу до верху плоду, на поперечних перерізах має округлу або трикутну форму (рис. 3.35 Є-Ж, 3.36 Г).

Середня кількість насінин у плоді становить 102 (n=10), від 87 до 117 (табл. 4.4.1, с. 211). Насінини овальні, дещо сплюснені, світло-коричневі, блискучі, гладенькі, мають по периметру одне суцільне крило, 1,1-1,2 мм завдовжки, 0,5-0,6 мм завширшки, розташовані багаторядно в кожному гнізді (рис. 3.35 З).

### **Анатомічна будова плоду**

Екзокарпій складається із одного шару клітин, нездерев'янілий, є поодинокі короткі одноклітинні волоски. Мезокарпій складається із 16-18 шарів клітин, потовщений в ребрах, нездерев'янілий (табл. 4.4.3, с. 214). Ендокарпій представлений одним шаром клітин, нездерев'янілий (рис. 3.36 В).

Провідна система плоду *Campanula bononiensis* представлена шістьма провідними пучками в нижній частині плоду, які вище розділені на 17-18 провідних пучків у стінці зав'язі, які проходять в ребрах (одному гнізду відповідає від п'ять-шість провідних пучки), та провідними пучками в центральній колонці, яких у верхній частині плоду є три, а нижче рівня плацент вони об'єднані у центральний циліндр (рис. 3.35 Є-Ж, 3.36 А-Б).

В нижній частині плоду помітні три аксикорни, які кріпляться до центральної колонки на рівні плацент (рис. 3.35 Д-Е). На поперечних зрізах аксикорни мають валикоподібну (нижче плацент) та трапецієподібну форму (при основі плоду) (рис. 3.37 Г-Е). На поздовжньому перерізі аксикорни видовжені і їхні носики спрямовані до стінки плоду вниз (рис. 3.37 Є). Здерев'яніла тканина аксикорнів не продовжується на стінку зав'язі. Клітини епідерми, яка вкриває аксикорни, дрібні, нездерев'янілі.

## Розкривання плоду

Заглиблення, які передують формуванню отворів коробочки 2 мм завдовжки, 3 мм завширшки ромбоподібної форми, розміщені при основі плоду, в міжпучкових ділянках оплодня (рис. 3.35 Б). Розкривання плоду здійснюється так само як і в *Campanula latifolia*.

### *Campanula glomerata* L. – дзвоники купчасті

#### Морфологічна будова квітки і плоду

Квітки *Campanula glomerata* зібрані у щільне суцвіття і мають вертикальну орієнтацію, квітконіжки короткі (рис. 3.38 А). Квітка завдовжки до 2,5 см, в діаметрі 1-1,5 см (рис. 3.38 Б). Чашечка завдовжки до 4 мм, в діаметрі 3-4 мм. Чашолистки ланцетні, направлені вгору, завдовжки 1-1,2 см, завширшки 1-2 мм, з волосками по краях. Тичинкові нитки при основі розширені та опушені.

Зрілий плід у *Campanula glomerata* – нижня, тригніздна, багатонасінна, оберненояйцеподібна, суха коробочка (рис. 3.38 В, Д). Довжина зрілого плоду 1-1,5 см, діаметр 4-6 см. Коробочка орієнтована в просторі вертикально, або трохи похилена. Забарвлення плоду – від світло-коричневого до темно-коричневого. Поверхня плоду гола. Віночок разом з тичинками та стовпчиком скручуються, всихаються і довший час залишаються при плоді. Чашолистки при плоді зберігаються, направлені вгору (рис. 3.38 Д).

На поперечних зрізах помітно, що коробочка в перерізі п'яти-дев'ятикутна. Гнізда розділені тонкими перегородками (рис. 3.38 Є) В кожному гнізді зав'язі, у верхній частині, наявна дволопатева плацента (рис. 3.39 Б, 3.40 Б). Плаценти вкорочені і не досягають основи плоду (рис. 3.40 Д). Центральна колонка цілісна, продовжується знизу до верху плоду, на поперечних перерізах має округлу форму (рис. 3.38 Г, 3.39 А).

Середня кількість насінин у плоді становить 54 (n=10), від 51 до 57 (табл. 4.4.1, с. 211). Насінини овальні, блискучі, гладенькі, сплюснені, розташовані багаторядно в кожному гнізді (рис. 3.38 З). Насінини 1 мм завдовжки, 0,7 мм завширшки.



## **Анатомічна будова плоду**

Екзокарпій складається із одного шару клітин, які нездерев'янілі. Мезокарпій складається із 13-14 шарів клітин, потовщений в ребрах, нездерев'янілий (табл. 4.4.3, с. 214). Ендокарпій представлений одним шаром клітин, нездерев'янілий (рис. 3.39 Г).

Провідна система плоду *Campanula glomerata* представлена вісьмома-дев'ятьма провідними пучками у стінці зав'язі та кільцем провідних пучків в центральній колонці (рис. 3.40 А-Г).

На поперечних перерізах плоду помітні три аксикорни, які кріпляться до центральної колонки на рівні верхівок плацент (рис. 3.38 Е-Ж). Аксикорни досягають основи плоду (рис. 3.40 Д). На поперечних зрізах аксикорни мають округлу форму, а своїми носиками аксикорни направлені вертикально до основи плоду (рис. 3.39 А-Г). Здерев'яніла тканина аксикорнів не продовжується на стінку зав'язі. Клітини епідерми, яка вкриває аксикорни, дрібні, нездерев'янілі.

## **Розкривання плоду**

Заглиблення, які передують формуванню отворів коробочки, розміщені у нижній частині коробочки, в міжпучкових ділянках оплодня (рис. 3.38 В). Заглиблення 2 мм завдовжки і 2 мм завширшки. Розкривання плоду здійснюється так само як і в *Campanula latifolia*.

## ***Campanula rotundifolia* L. – дзвоники круглолисті**

### **Морфологічна будова квітки і плоду**

Квітка *Campanula rotundifolia* завдовжки до 1,8 см, в діаметрі 1 см, поникла (рис. 3.41 А). Чашечка завдовжки до 2 мм, в діаметрі 3 мм. Чашолистки ланцетні, направлені вгору, завдовжки 5 мм, завширшки 1 мм. Тичинкові нитки при основі розширені та опушені. Стовпчик довгий з трилопатевою (іноді чотирилопатевою) приймочкою.

Зрілий плід у *Campanula rotundifolia* – нижня, тригніздна, багатонасінна, оберненояйцеподібна, суха коробочка (рис. 3.41 Б-В). Довжина зрілого плоду 1 см (з чашолистками), діаметр 0,5-0,6 см. Коробочка поникла. Забарвлення плоду – від світло-коричневого до темно-коричневого. Поверхня плоду гола. Чашолистки довгі, ланцетні, при плоді зберігаються, направлені вгору. Віночок разом з тичинками та стовпчиком скручуються, всихаються і довший час залишаються при плоді.

На поперечних зрізах помітно, що коробочка в перерізі округла. Гнізда розділені тонкими перегородками (рис. 3.43 А-Г). В кожному гнізді зав'язі, в середній частині, наявна дволопатева плацента (рис. 3.41 Е-Є, 3.42 Б-В, 3.43 Б). Плаценти вкорочені і не досягають основи та верхівки плоду (рис. 3.43 Д). Центральна колонка цілісна, продовжується знизу до верху плоду, на поперечних перерізах має трикутну форму (рис. 3.41 Ж).

Середня кількість насінин у плоді становить 264 (n=10), від 237 до 276 (табл. 4.4.1, с. 211). Насінини овальні, блискучі, гладкі, розташовані багаторядно в кожному гнізді (рис. 3.41 З). Насінини 1 мм завдовжки, 0,4-0,5 мм завширшки.

### **Анатомічна будова плоду**

Екзокарпій складається із одного шару клітин, які нездерев'янілі. Мезокарпій складається із 10-12 шарів клітин, потовщений в ребрах, нездерев'янілий (табл. 4.4.3, с. 214). Ендокарпій представлений одним шаром клітин, нездерев'янілий.

Провідна система плоду *Campanula rotundifolia* представлена 9-11 провідними пучками у стінці зав'язі та трьома провідними пучками в центральній колонці (навпроти перегородок), які нижче об'єднані у кільце провідних тканин (рис. 3.42 А, Д).

На поздовжніх перерізах плоду помітні три поздовжні аксикорни, які кріпляться до центральної колонки на рівні плацент. Аксикорни займають лише нижню частину плоду (рис. 3.41 Ж, 3.42 Е). На поперечних зрізах аксикорни мають округлу форму, а своїми носиками аксикорни направлені до основи плоду (рис. 3.42 Г, 3.43 В-Г). Здерев'яніла тканина аксикорнів не продовжується на стінку зав'язі. Клітини епідерми, яка вкриває аксикорни, дрібні, нездерев'янілі.

### **Розкривання плоду**

Заглиблення на зовнішніх покриттях коробочки ледь помітні на стадії бутону (рис. 3.41 В-Д). Розкривання плоду здійснюється так само як і в *Campanula latifolia*.

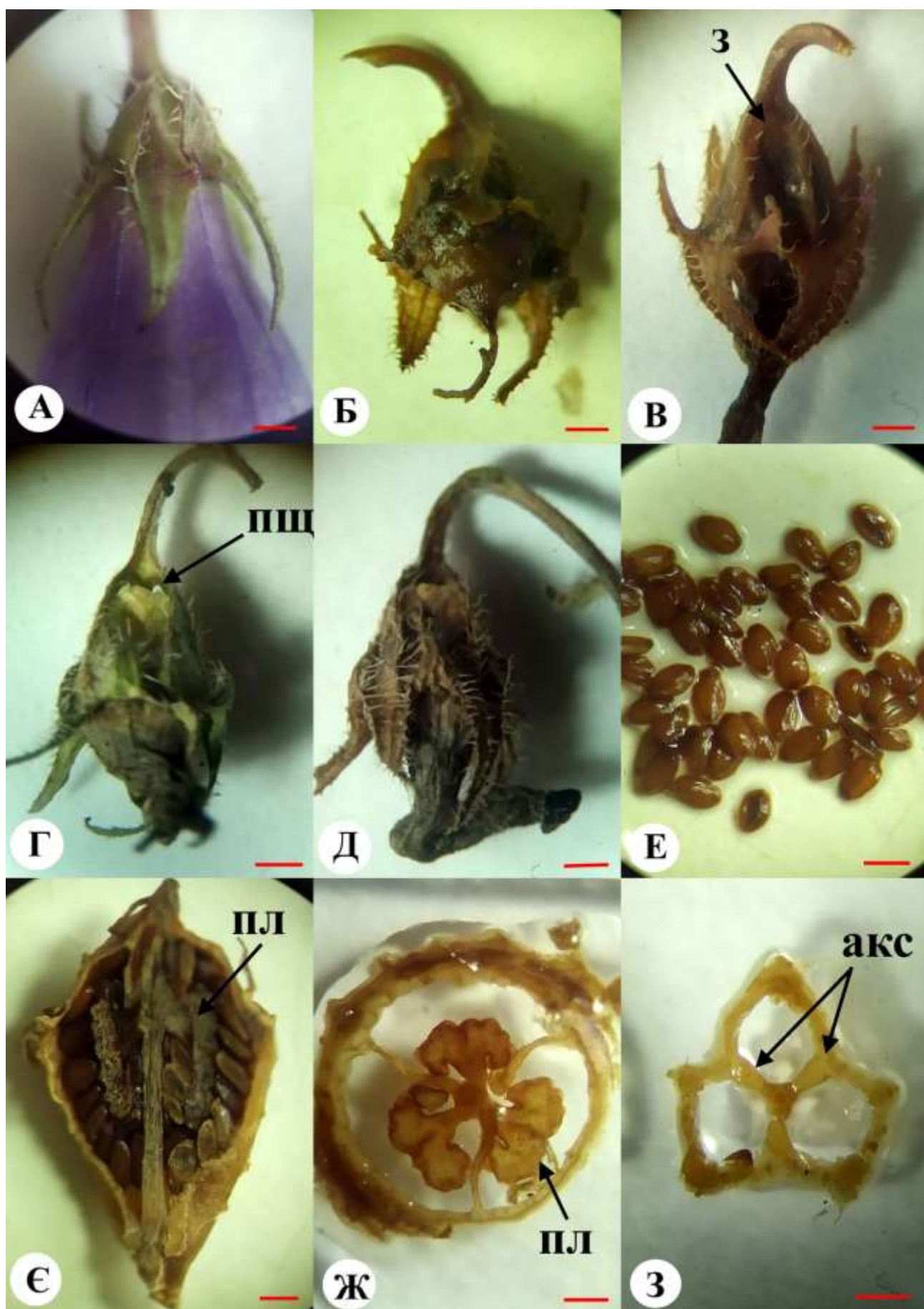


Рис. 3.19

←Рис. 3.19 Екзоморфологія квітки і плоду *Campanula sibirica*, природна орієнтація квітки і плоду (А-Д): чашечка з відігнутими придатками (А), опуклення даху зав'язі у ще закритому плоді (Б), молодий ще закритий плід, з – заглиблення (В), початок розкривання, пщ – підковоподібна щілина (Г), сухий розкритий плід (Д), насінини (Е). Внутрішня будова плоду: поздовжній переріз плоду, пл – плацента (Є), поперечний переріз плоду на рівні прикріплення чашолистків, віночка і тичинок, пл – плацента (Ж), поперечний переріз плоду при його основі, акс – аксикорн (З). Лінійка: 2 мм (А-Д), 1 мм (Е-З)

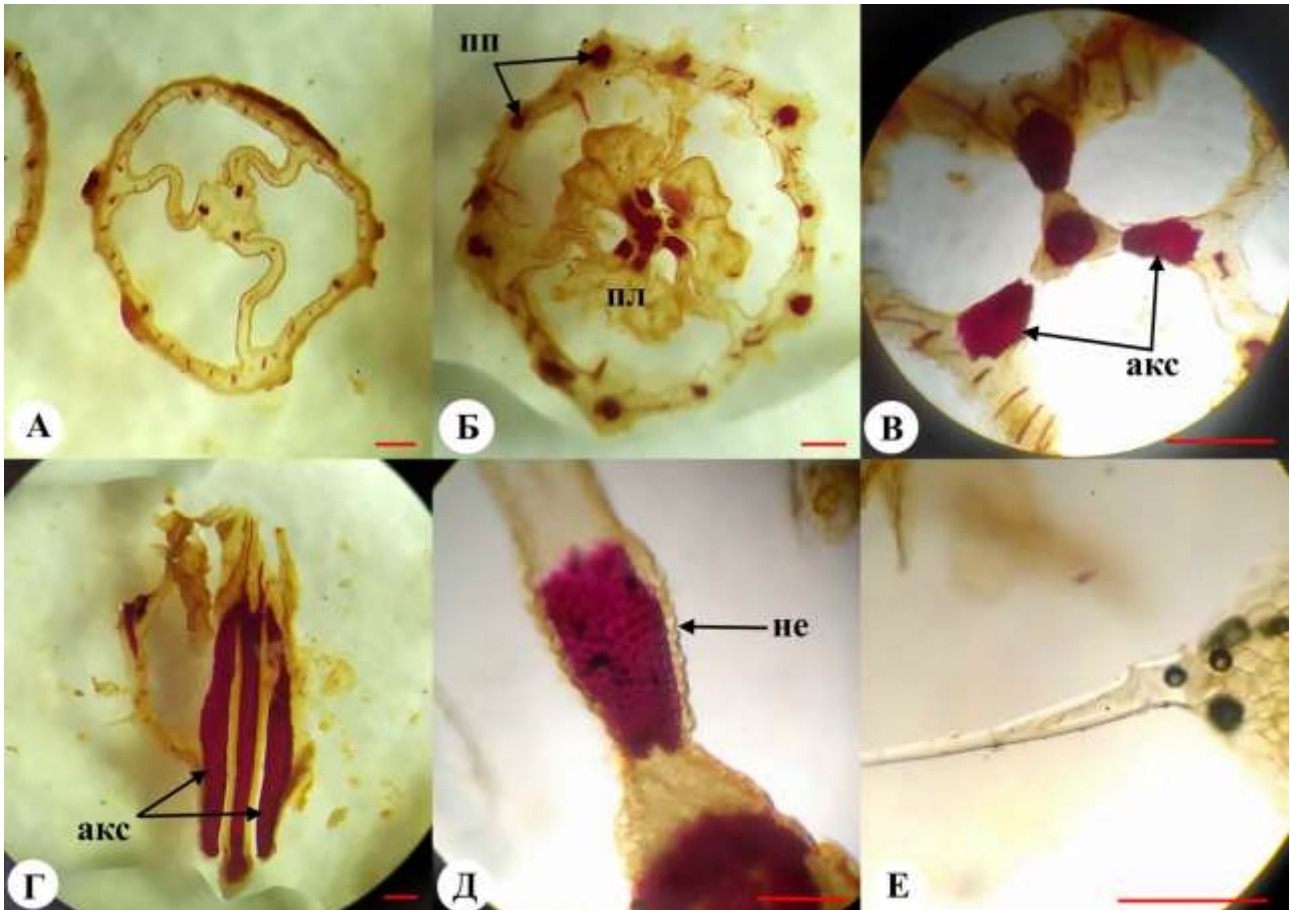


Рис. 3.20. Мікроморфологія і анатомія плоду *Campanula sibirica*: поперечний переріз плоду у верхній частині – над чашолистками (А), поперечний переріз плоду на рівні дещо нижче від місця прикріплення чашолистків, віночка і тичинок, пл – плацента, пп – провідний пучок (Б), поперечний переріз плоду при його основі, акс – аксикорн (В), поздовжній переріз плоду з видовженими аксикорнами (акс) (Г), аксикорн приєднаний до центральної колонки, не – нездерев'янілий ендокарпій (Д), видовжений одноклітинний волосок з поверхні плоду (Е). Лінійка: 1 мм (А-Г), 0,5 мм (Д, Е)

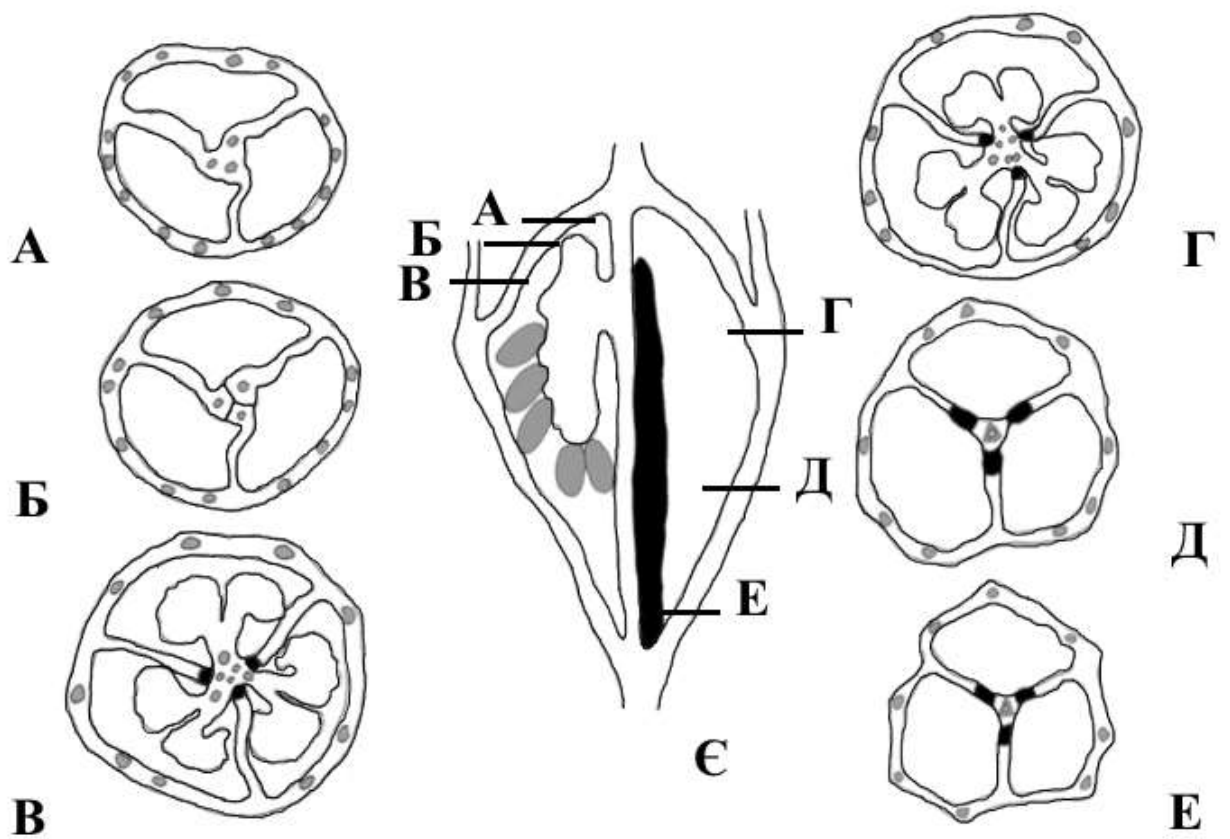


Рис. 3.21 Серія поперечних зрізів плоду *Campanula sibirica* на різних рівнях (А- Е) з провідними пучками; поздовжній зріз (Є), на якому зрізи А-Е відповідають поперечним зрізам; права частина Є зроблена в площині перегородки, ліва частина в площині гнізда. Здерев'янілий тяж позначено чорним



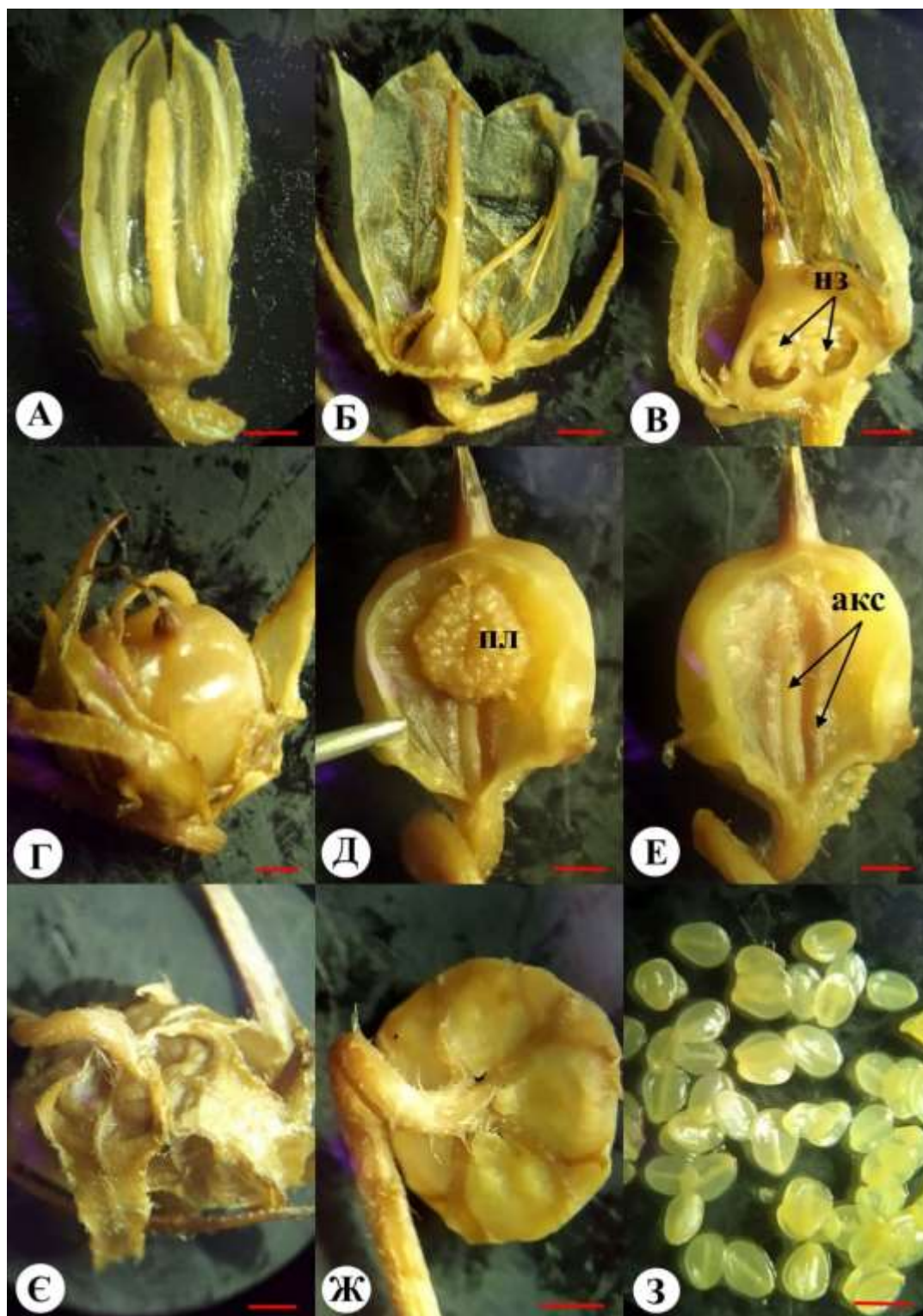


Рис. 3.22 Екзоморфологія квітки і плоду *Campanula alpina*: розкритий бутон (А), розкрита квітка з випуклим дахом (Б), зав'язь у поздовжньому перерізі, нз – насінний зачаток (В), молодий плід (Г), молодий розкритий плід, пл – плацента (Д), молодий розкритий плід, помітні два поздовжні аксикорни (акс) (Е), чашечка з відігнутими придатками, вигляд знизу (Є), початок розкривання плоду, помітні невеликі півмісяцеві щілини (Ж), насінини (З). Лінійка: 2 мм

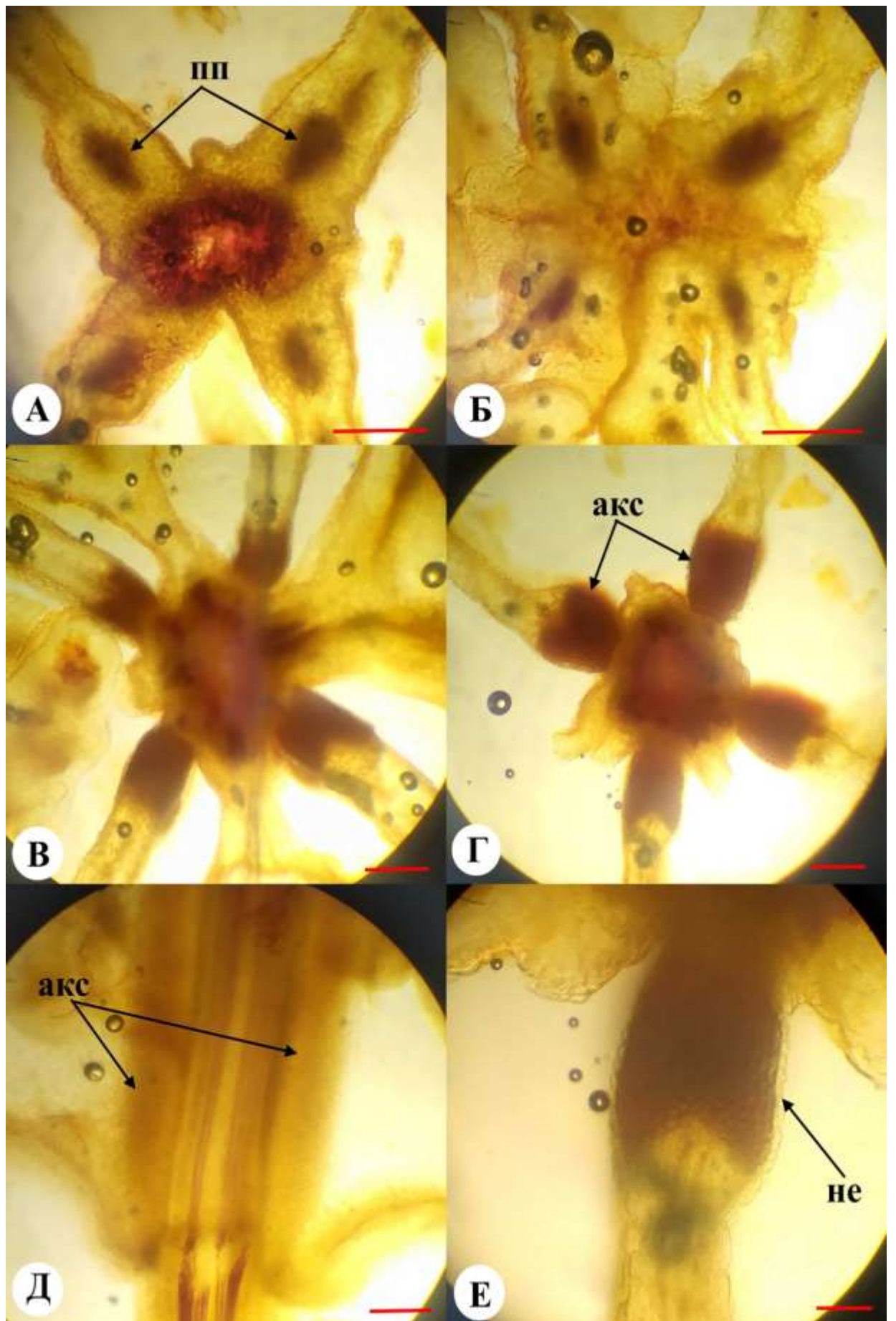


Рис. 3.23



←Рис. 3.23 Мікроморфологія і анатомія плоду *Campanula alpina*: поперечний переріз плоду у верхній частині, помітні чотири провідні пучки (пп) в місці з'єднання перегородок (А), розходження перегородок трохи нижче від верхівки плоду (Б), поперечний переріз плоду в середній частині плоду (тобто в місці приєднання плацент) (В), аксикорни (акс) на поперечному перерізі в нижній частині плоду (Г), аксикорни (акс) на поздовжньому перерізі (Д), аксикорн з помітним нездерев'янілим ендокарпієм (не) (Е). Лінійка: 1 мм (Д), 0,3 мм (А-Г), 0,1 мм (Е)

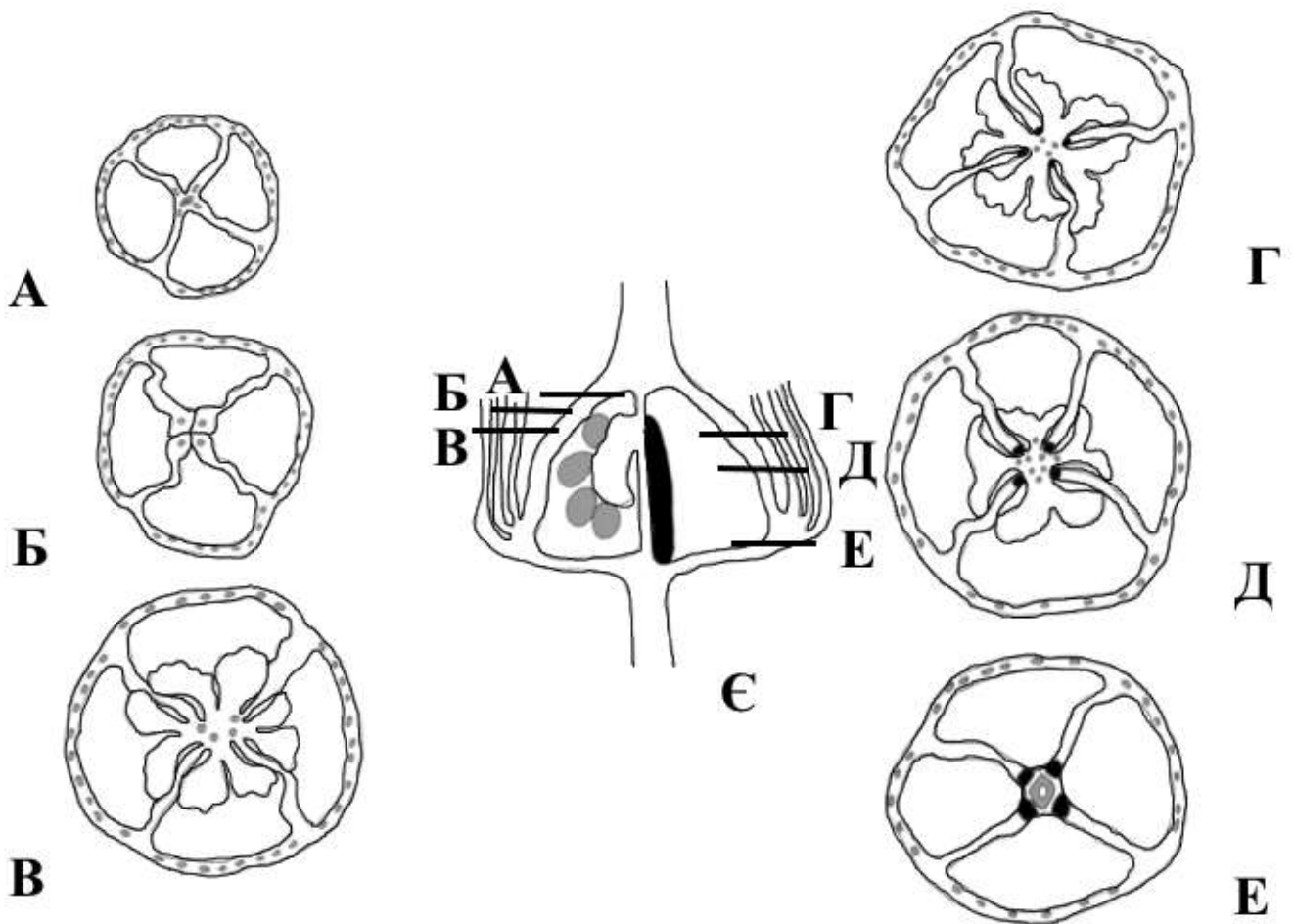


Рис. 3.24 Серія поперечних зрізів плоду *Campanula alpina* на різних рівнях (А- Е) з провідними пучками; поздовжній зріз (Є), на якому зрізи А-Е відповідають поперечним зрізам; права частина Є зроблена в площині перегородки, ліва частина в площині гнізда. Здерев'янілий тяж позначено чорним



Рис. 3.25 Сухі плоди *Saxanula alpina* після обнасінення (UkrBiN, 2017 ([https://ukrbin.com/show\\_image.php?imageid=126339](https://ukrbin.com/show_image.php?imageid=126339)))

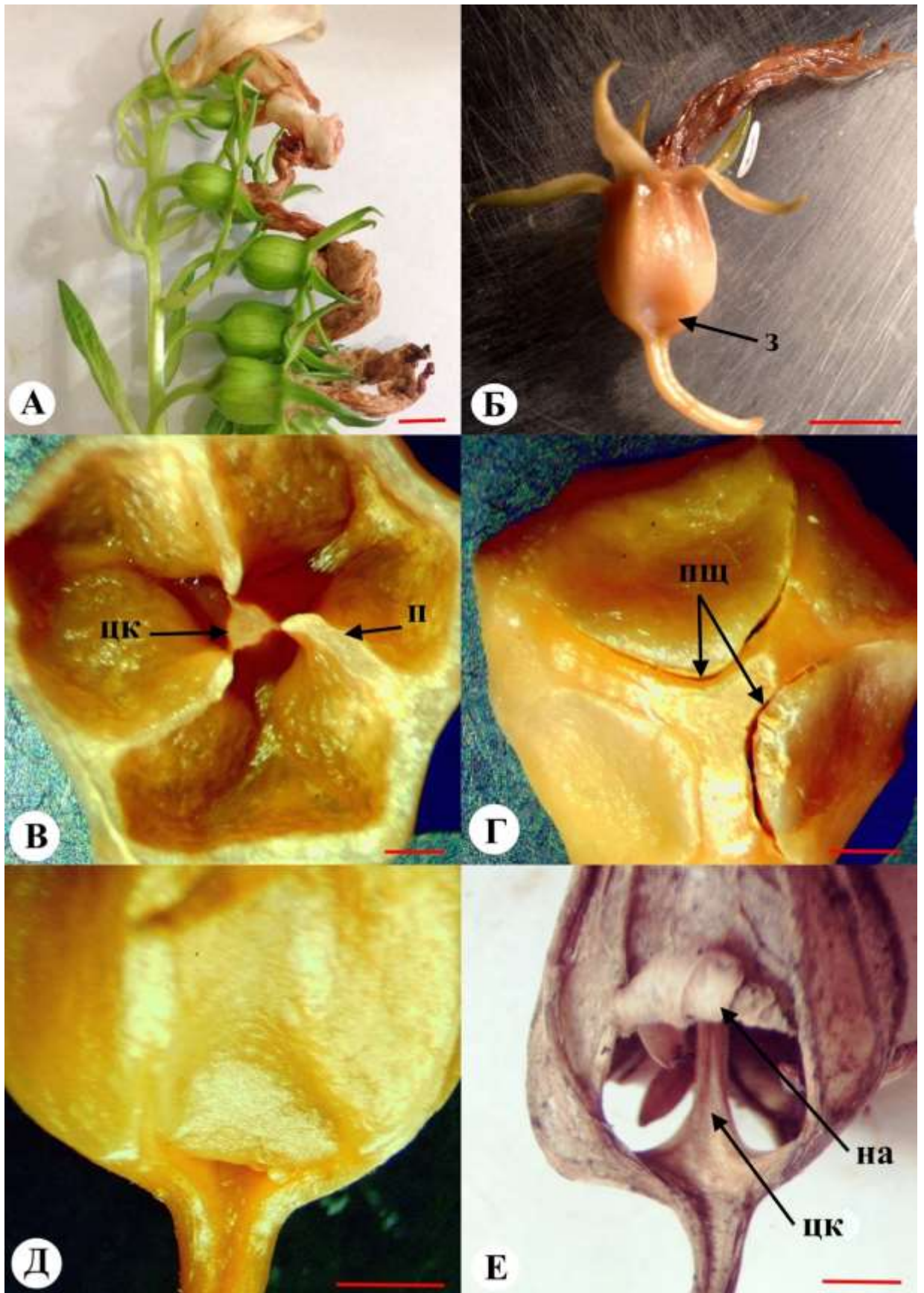


Рис. 3.26

←Рис. 3.26 Екзоморфологія квітки і плоду *Campanula latifolia*: суцвіття на стадії плодоношення (А), молодий плід, при основі якого помітне невелике заглиблення (з – заглиблення) в місці майбутнього отвору (Б), внутрішня будова плоду, п –



перегородка, цк – центральна колонка (В), вигляд знизу на відкритий плід, помітні три підковоподібні щілини (пщ) (Г), початок розкривання плоду (Д), сухий плід із загорнутими клапанами та відокремленою від центральної колонки (цк) перегородкою, на – носик аксикорна (Е). Лінійка: 1 см (А, Б), 2 мм (Д, Е), 3 мм (В, Г)

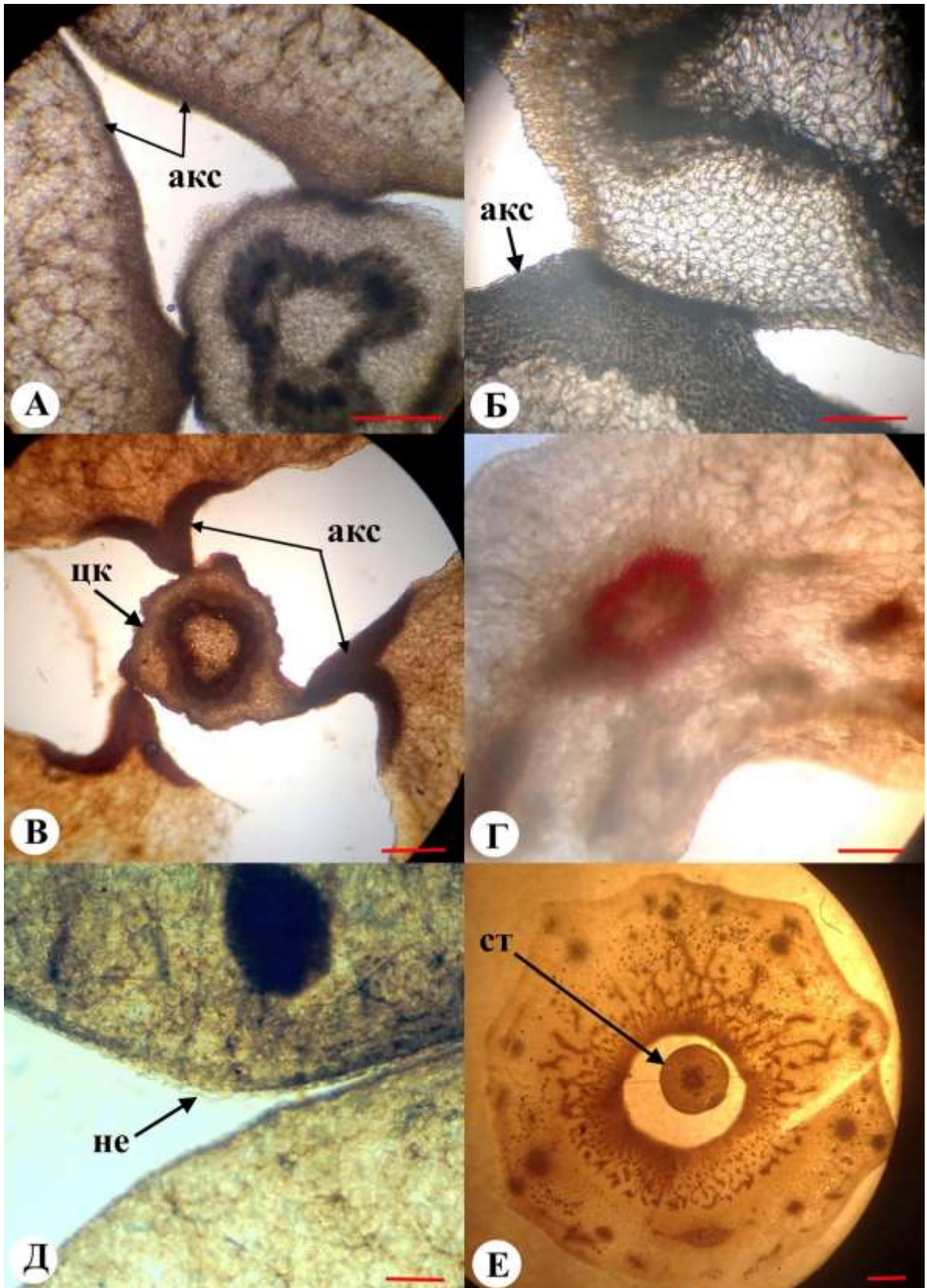


Рис. 3.27

←Рис. 3.27 Мікроморфологія та анатомія плоду *Campanula latifolia*: центральна колонка з приєднаними перегородками в нижній частині плоду, помітні видовжені аксикорни (акс) (А), коротка перегородка, сформована зі здерев'янілої паренхіми, акс – аксикорн (Б), центральна колонка з приєднаними перегородками на середній висоті плоду, акс – аксикорн, цк – центральна колонка (В), великий провідний пучок концентричної будови (Г), внутрішня поверхня стінки плоду поблизу перегородок, не – нездерев'янілий ендокарпій (Д), дах зав'язі й основа стовпчика (ст), помітні численні провідні пучки нектарного диску (Е). Лінійка: 1 мм (А, В, Е), 0,5 мм (Б, Г, Д)

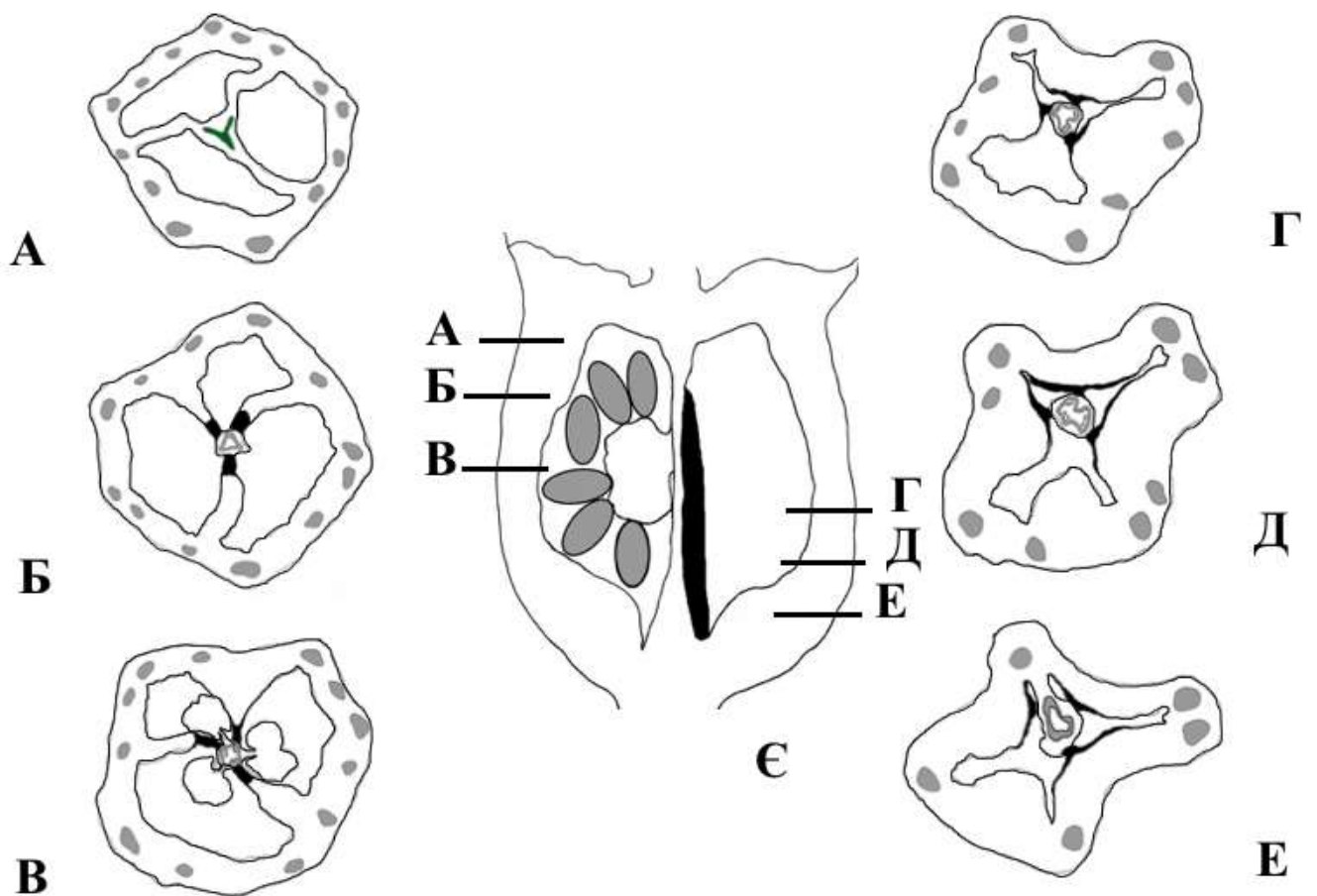


Рис. 3.28 Серія поперечних зрізів плоду *Campanula latifolia* на різних рівнях (А- Е) з провідними пучками; поздовжній зріз (Є), на якому зрізи А-Е відповідають поперечним зрізам; права частина Є зроблена в площині перегородки, ліва частина в площині гнізда. Здерев'янілий тяж позначено чорним



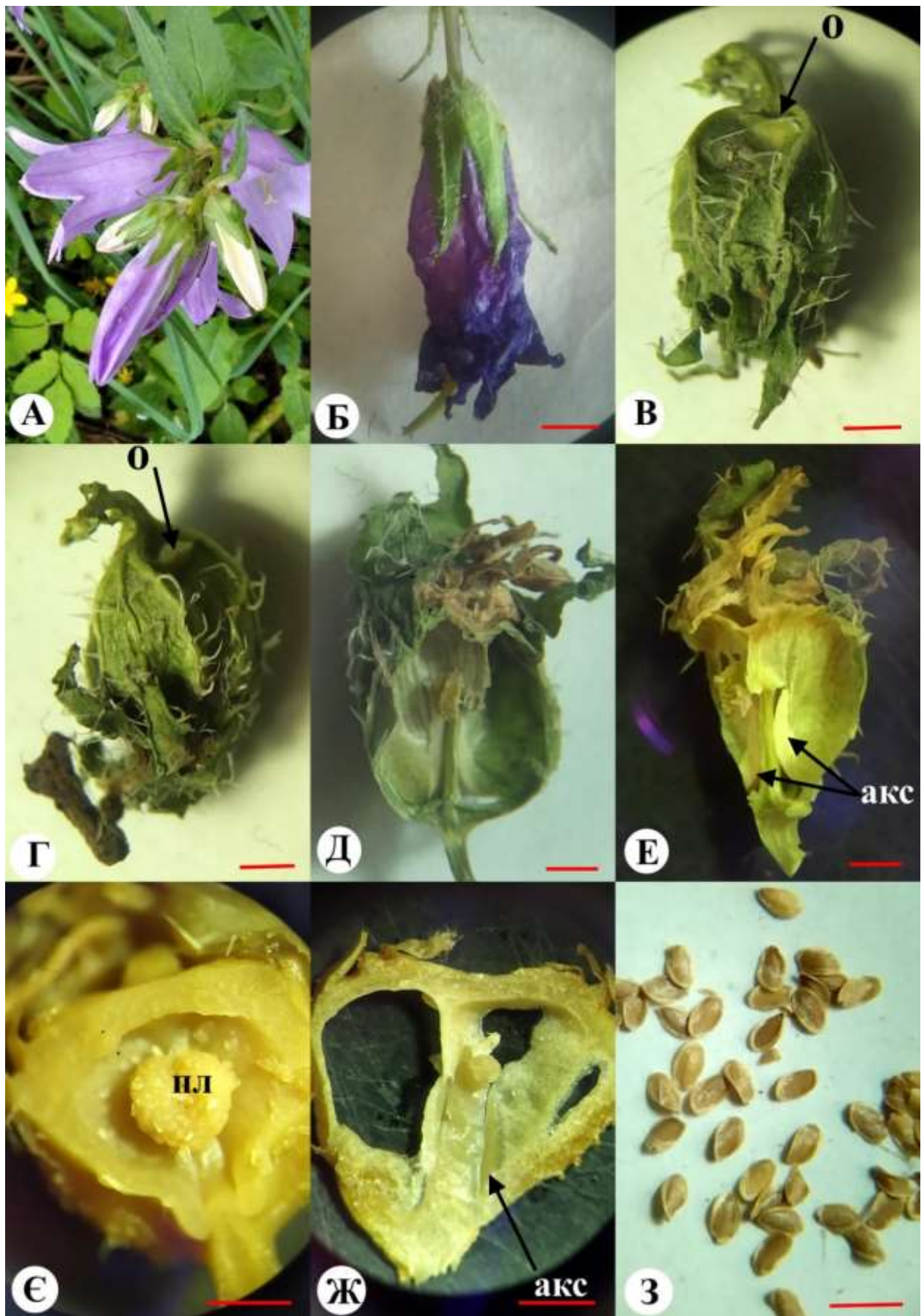


Рис. 3.29

←Рис. 3.29 Екзоморфологія квітки і плоду *Campanula trachelium*, природна орієнтація квітки і плоду (Б-Г): бутони і квітки в природі (А), квітка з опушеною чашечкою (Б), початок розкривання плоду, о – отвір (В), відкритий плід, о – отвір (Г), внутрішня будова плоду, помітні два аксикорни приєднані до центральної колонки (Д), поздовжній переріз сухого плоду з видовженими аксикорнами (акс) (Е), зовнішній вигляд плаценти (пл) (Є), аксикорни (акс) на поздовжньому перерізі плоду (Ж), насінини (З). Лінійка: 5 мм (Б), 3 мм (В-Е, Ж), 2 мм (Є, З)

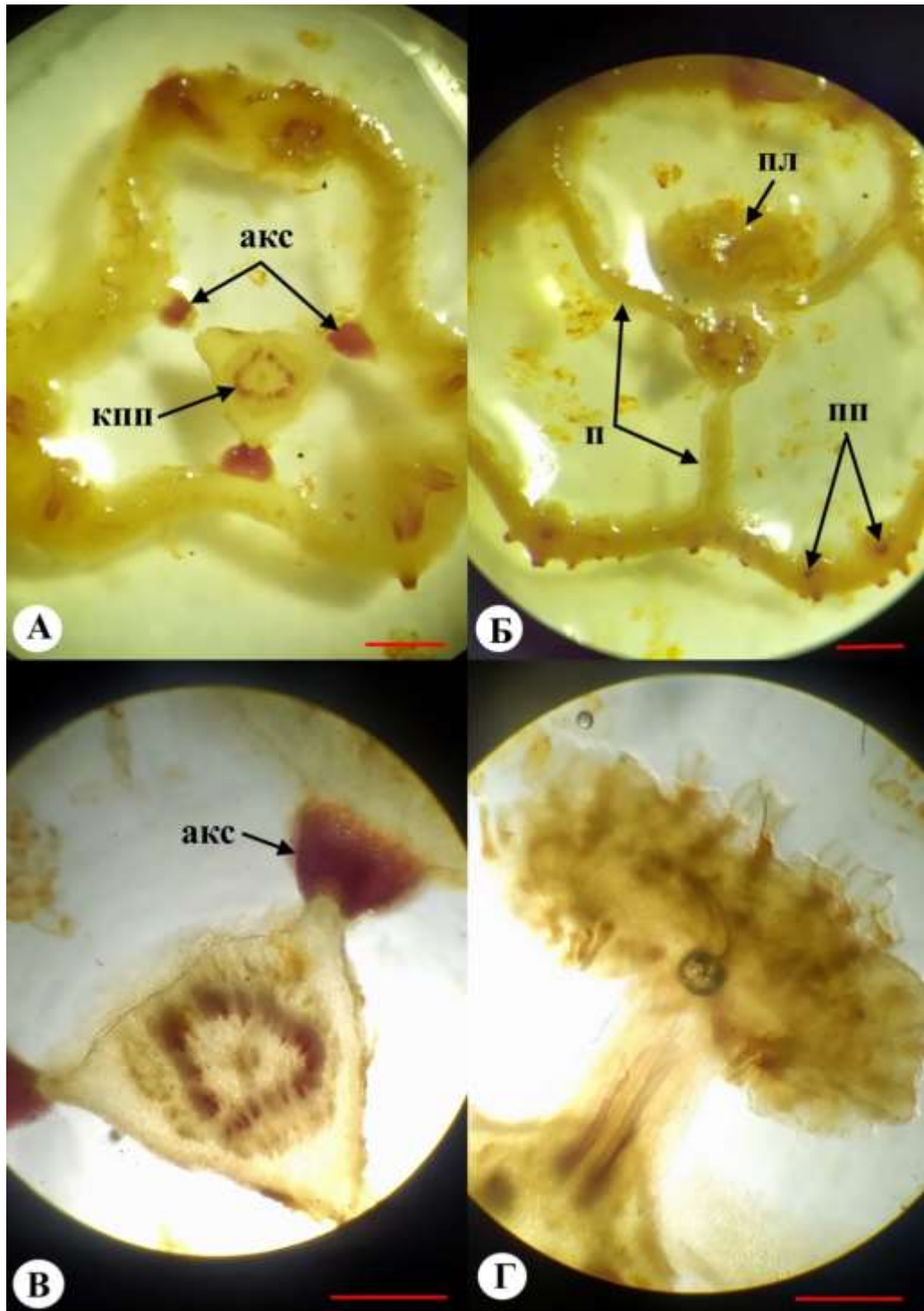


Рис. 3.30

←Рис. 3.30 Мікроморфологія та анатомія плоду *Campanula trachelium*: поперечний переріз плоду у нижній його частині, помітні три аксикорни (акс) та кільце провідних пучків (кпп) (А), поперечний переріз плоду у верхній його частині, помітні видовжені перегородки (п), плацента (пл) і основні провідні пучки (пп) (Б), аксикорни (акс) приєднані до центрального циліндру (В), плацента (Г). Лінійка: 1 мм (А, Б), 0,5 мм (В, Г)

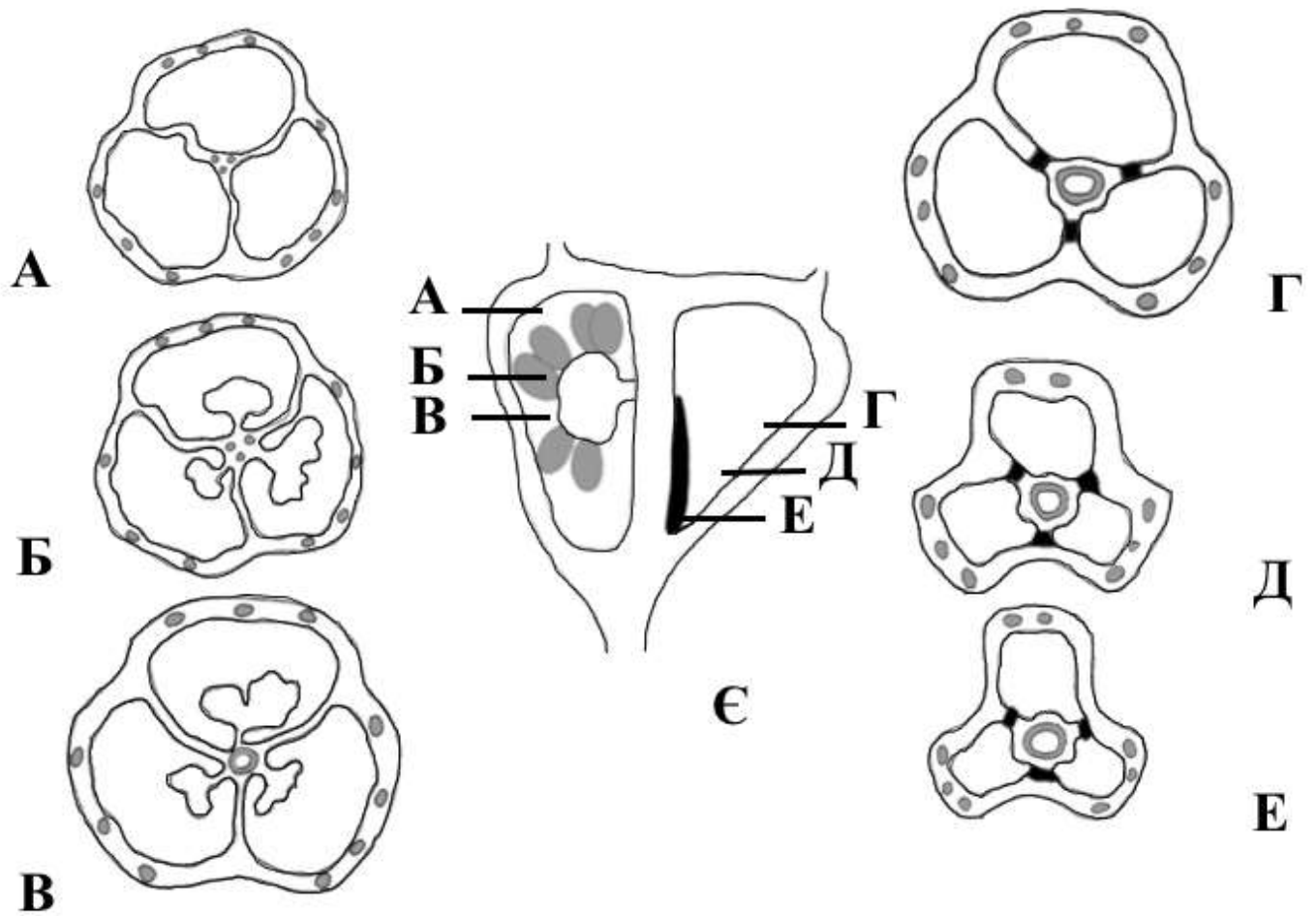


Рис. 3.31 Серія поперечних зрізів плоду *Campanula trachelium* на різних рівнях (А-Е) з провідними пучками; поздовжній зріз (Є), на якому зрізи А-Е відповідають поперечним зрізам; права частина Є зроблена в площині перегородки, ліва частина в площині гнізда. Здерев'янілий тяж позначено чорним



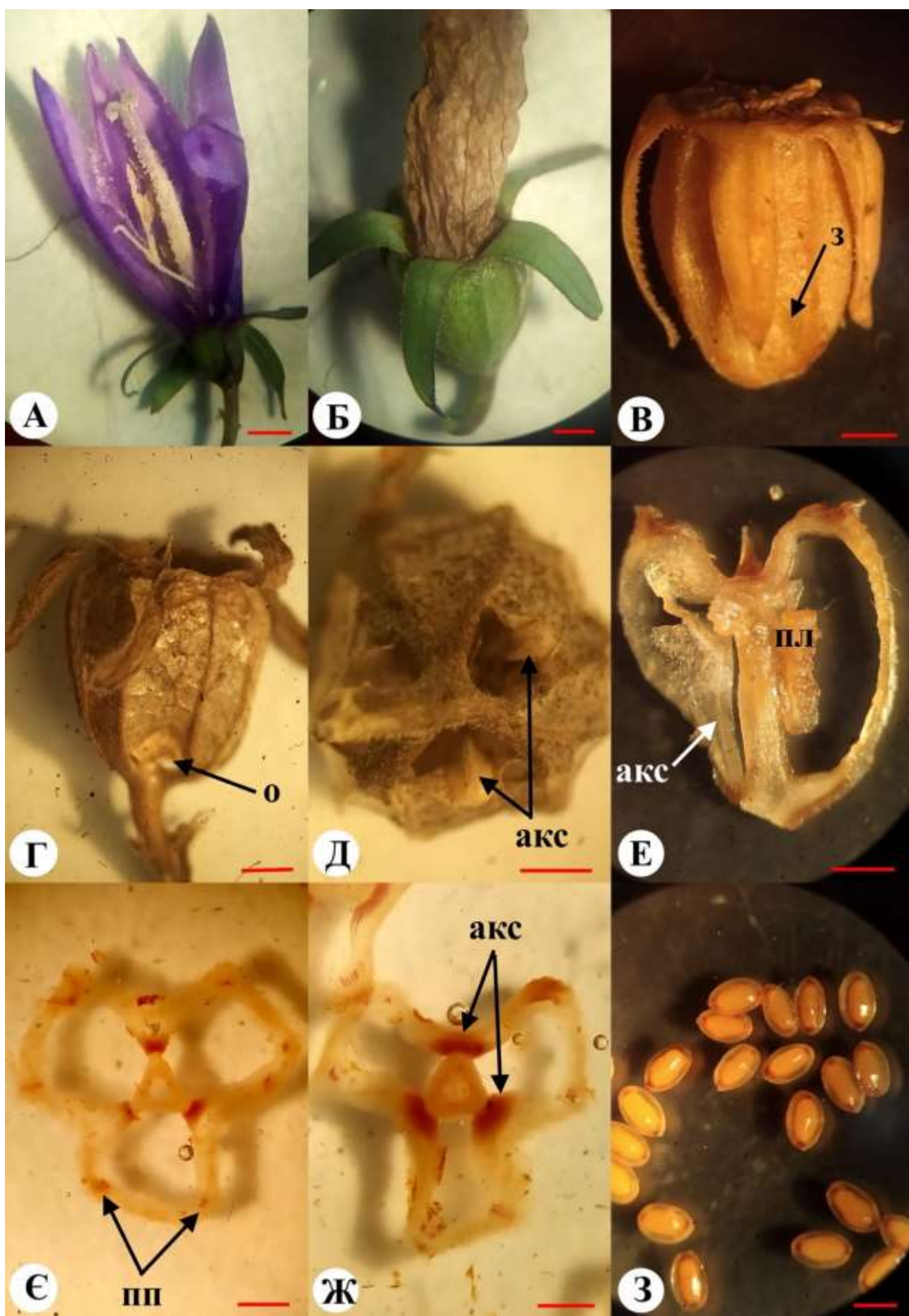


Рис. 3.32

←Рис. 3.32 Екзоморфологія квітки і плоду *Campanula rapunculoides*: розкрита квітка (А), плід на ранній стадії розвитку (Б), молодий плід з невеликим заглибленням (з) при основі плоду (В), сухий відкритий плід з отвором (о) при його основі (Г), вигляд знизу на відкритий плід знизу, помітні аксикорни (акс) закручені назовні (Д), поздовжній переріз плоду, з поздовжнім аксикорном (акс) і плацентою (пл) (Е), поперечний переріз плоду в майже нижній його частині, помітні основні провідні пучки (пп) (Є), поперечний переріз плоду при його основі, акс – аксикорн (Ж), насінини (З). Лінійка: 2 мм (А-Е), 1 мм (Є-З)

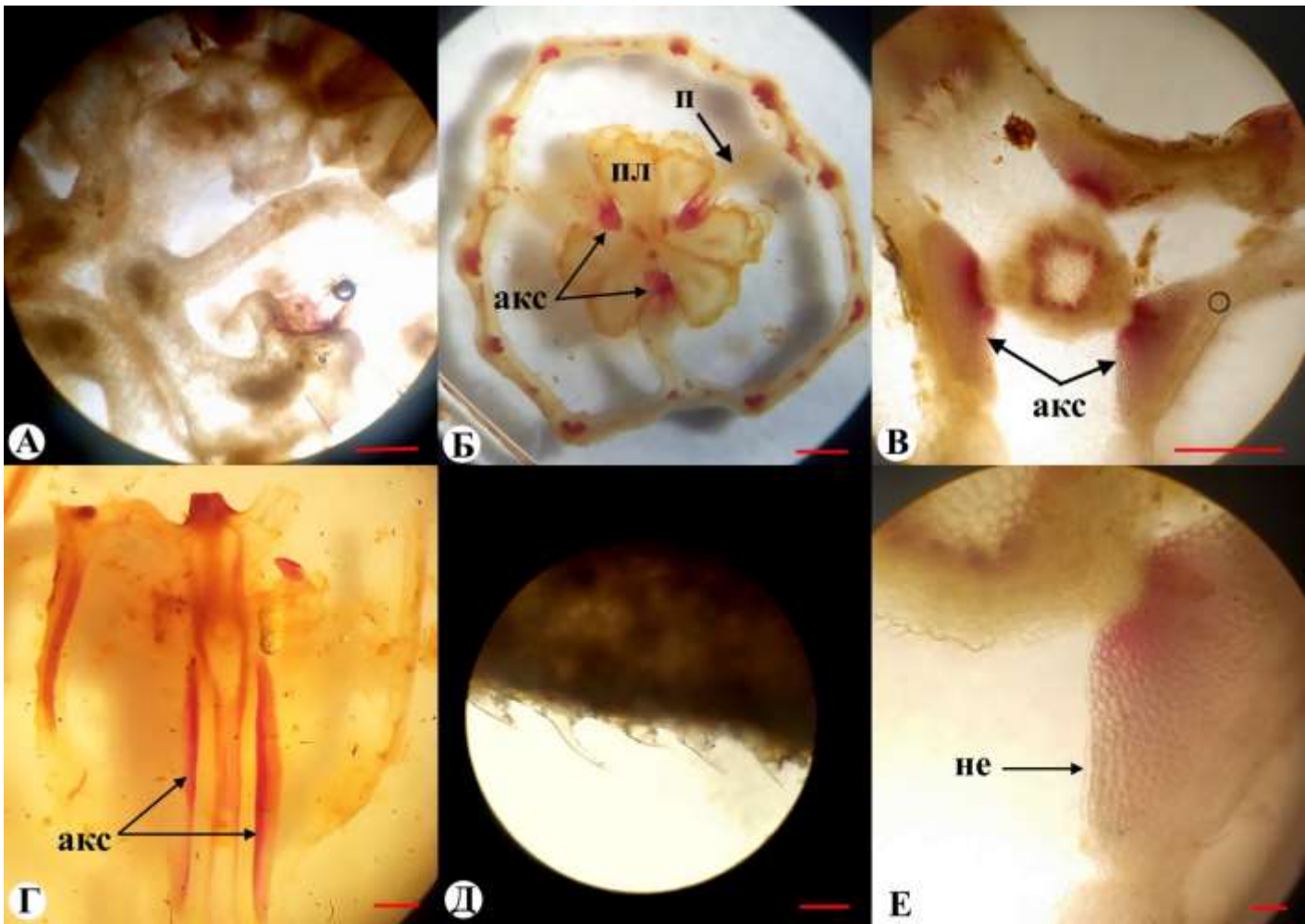


Рис. 3.33 Мікроморфологія та анатомія плоду *Campanula rapunculoides*: розходження перегородок у верхній частині плоду (А), поперечний переріз плоду на рівні плацент (пл), помітні три аксикорни (акс), п – перегородка (Б), поперечний переріз плоду при його основі, акс – аксикорн (В), поздовжній переріз плоду з видовженими аксикорнами (акс) (Г), одноклітинні волоски на поверхні плоду (Д), нездерев'янілий екзокарпій (не) (Е). Лінійка: 1 мм (Б-Г), 0,5 мм (А), 0,1 мм (Д, Е)

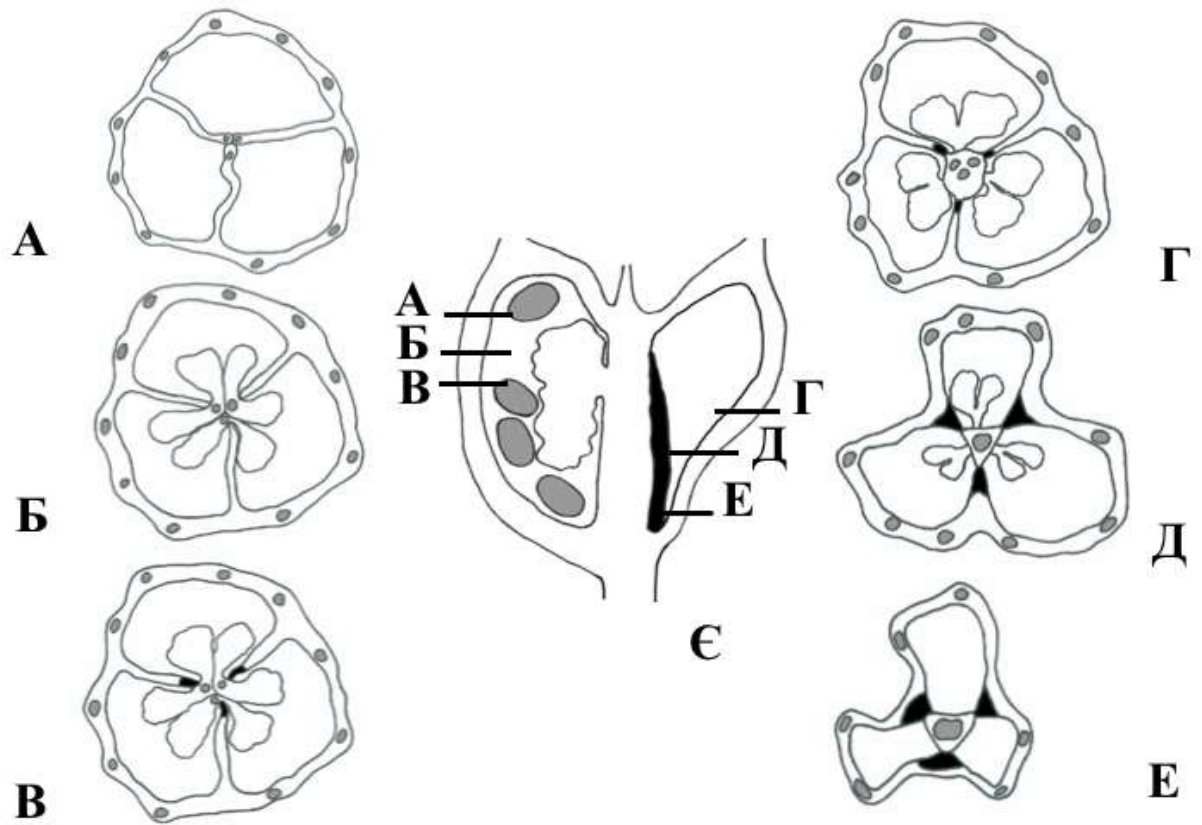


Рис. 3.34 Серія поперечних зрізів плоду *Campanula rapunculoides* на різних рівнях (А-Е) з провідними пучками; поздовжній зріз (Е), на якому зрізи А-Е відповідають поперечним зрізам; права частина Е зроблена в площині перегородки, ліва частина в площині гнізда. Здерев'янілий тяж позначено чорним



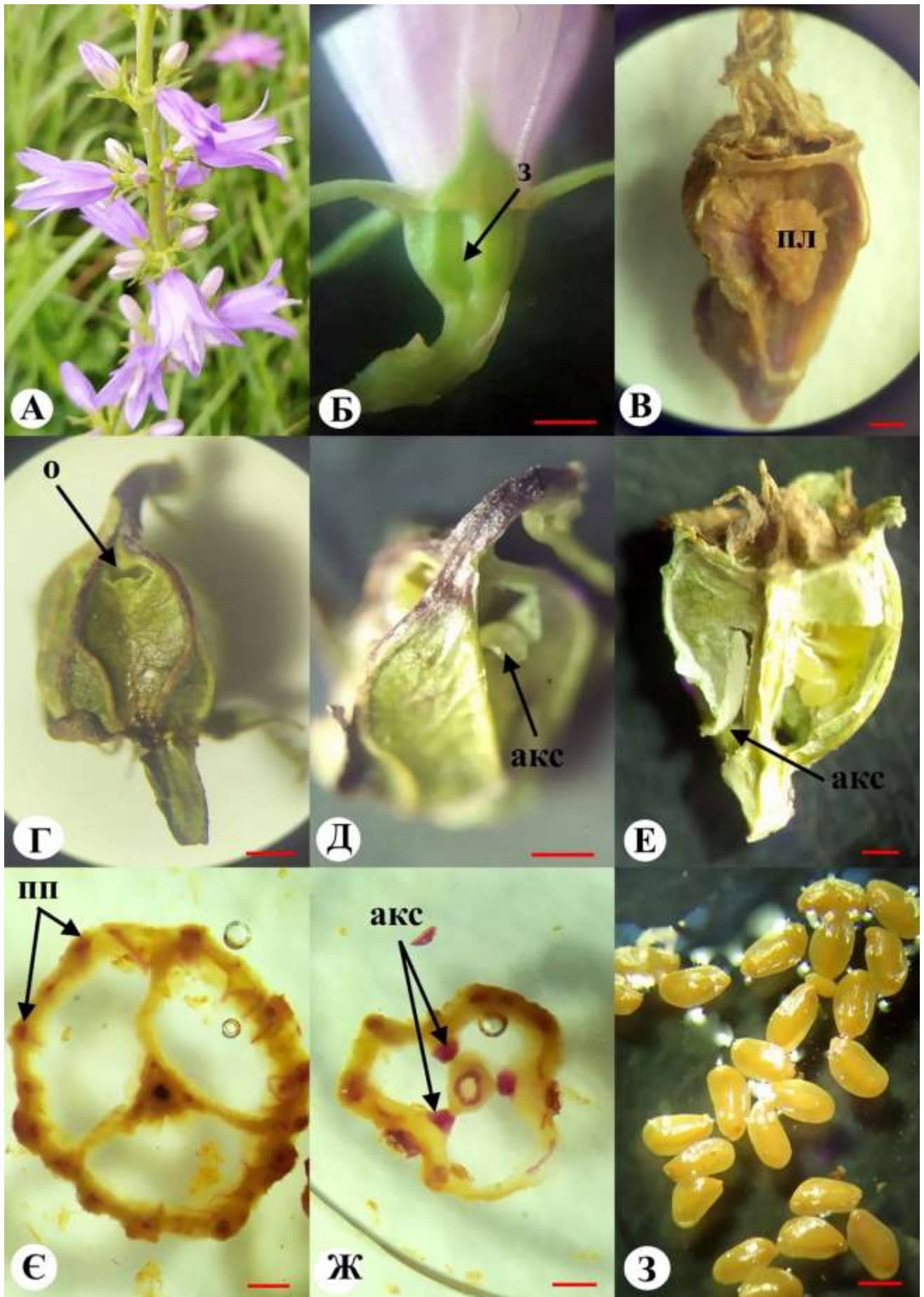


Рис. 3.35

←Рис. 3.35 Екзоморфологія квітки і плоду *Campanula bononiensis*, природна орієнтація плоду (Г, Д): суцвіття (А), плід на ранніх стадіях розвитку, помітне невелике заглиблення (з) в місці майбутнього отвору розкривання (Б), зовнішній вигляд плаценти (пл) (В), початок розкривання плоду, о – отвір (Г), вигляд знизу на відкритий плід, акс – аксикорн (Д), поздовжній переріз плоду, помітний поздовжній аксикорн (акс – аксикорн), який від’єднується від центральної колонки (Е), поперечний переріз плоду у верхній його частині, помітні основні провідні пучки (пп) (Є), поперечний переріз плоду при його основі, помітні три аксикорни (акс) (Ж), насінини (З). Лінійка: 2 мм (Г, Д), 1 мм (Б, В, Е-З)

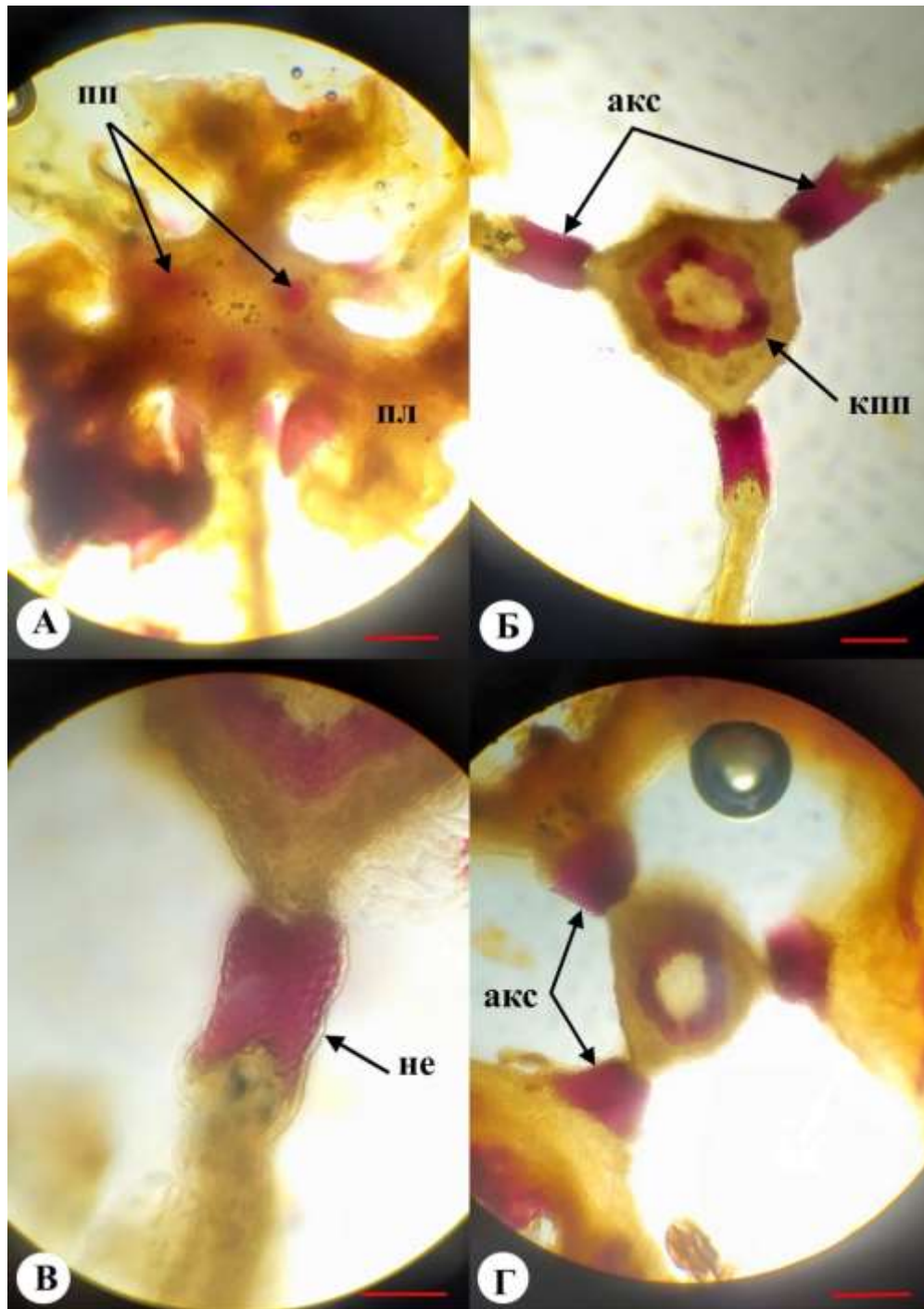


Рис. 3.36



←Рис. 3.36 Мікроморфологія та анатомія плоду *Campanula bononiensis*: поперечний переріз плоду у верхній його частині, помітні плаценти (пл) і провідні пучки (пп) в центральному циліндрі (А), поперечний переріз плоду на рівні нижче плацент, помітні три аксикорни (акс) та кільце провідних пучків (кпп) у центральному циліндрі (Б), аксикорн приєднаний до центральної колонки, не – нездерев'янілий ендокарпій (В), поперечний переріз плоду при його основі з аксикорнами (акс) на вкорочених перегородках (Г). Лінійка: 0,5 мм (Г), 0,2 мм (А, Б), 0,1 (В)

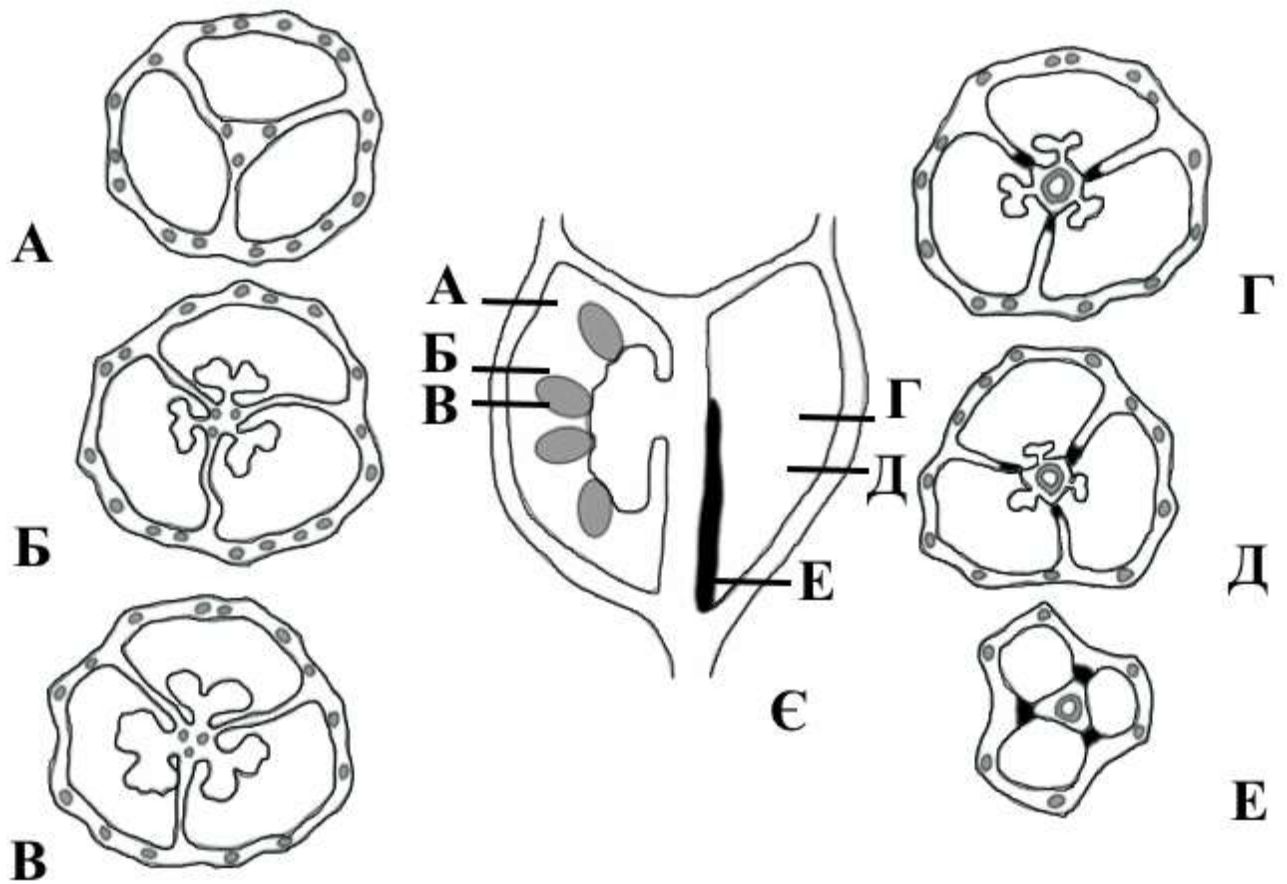


Рис. 3.37 Серія поперечних зрізів плоду *Campanula bononiensis* на різних рівнях (А-Е) з провідними пучками; поздовжній зріз (Є), на якому зрізи А-Е відповідають поперечним зрізам; права частина Є зроблена в площині перегородки, ліва частина в площині гнізда. Здерев'янілий тяж позначено чорним

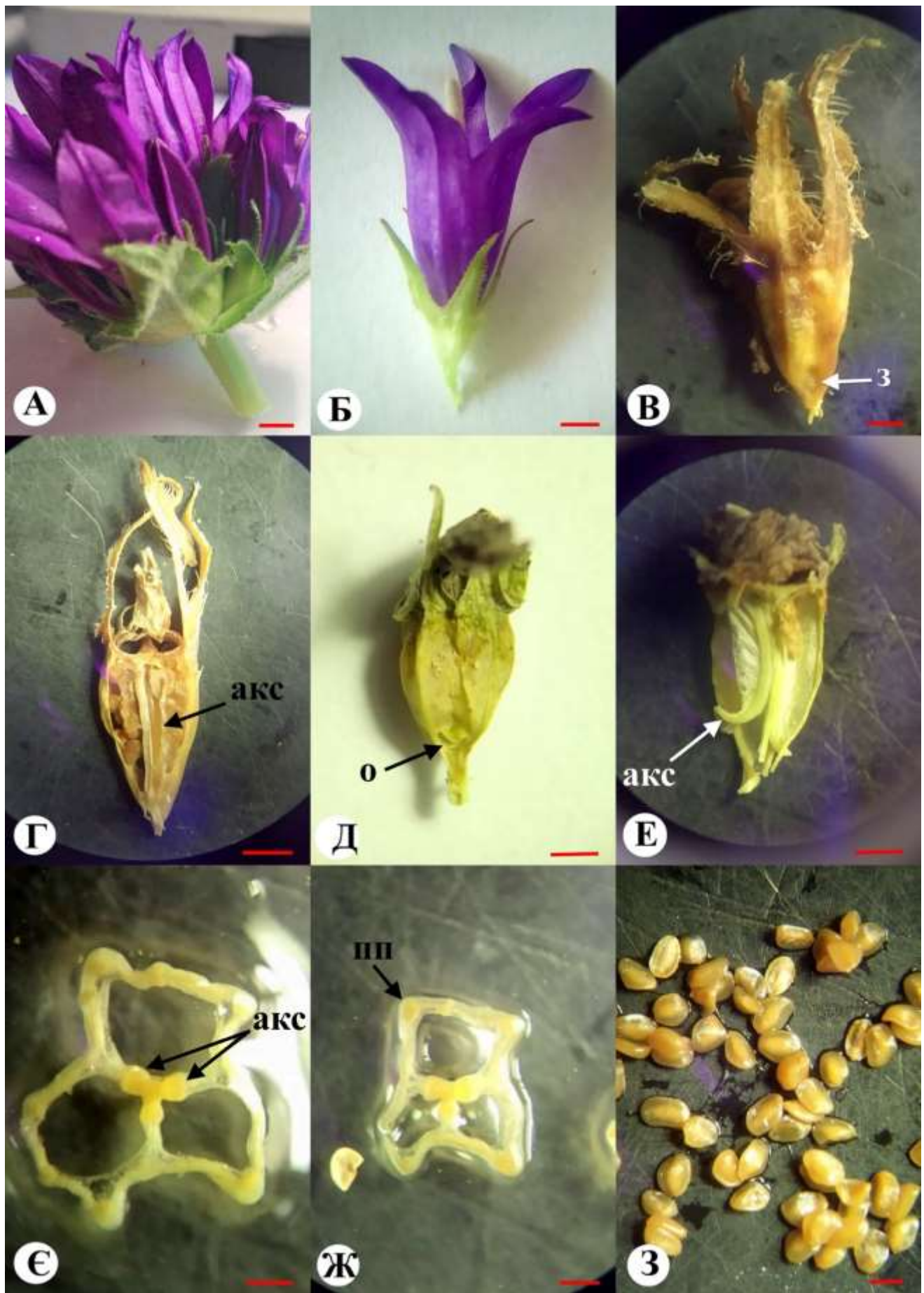


Рис. 3.38

←Рис. 3.38 Екзоморфологія квітки і плоду *Campanula glomerata*, природна орієнтація квітки і плоду (А-Е): зовнішній вигляд суцвіття (А), зовнішній вигляд квітки (Б), плід на ранній стадій розвитку, помітне невелике заглиблення (з) в місці майбутнього отвору розкривання (В), поздовжній переріз плоду, помітний поздовжній аксикорн (акс) (Г), початок розкривання плоду в нижній частині, о – отвір (Д), поздовжній переріз сухого плоду, в якому аксикорн (акс) відокремлений від центральної колонки (Е), поперечний переріз плоду у верхній його частині, помітні три аксикорни (акс) (Є), поперечний переріз плоду при його основі, пп – провідний пучок (Ж), насінини (З). Лінійка: 3 мм (А-Д), 1 мм (Є-З).

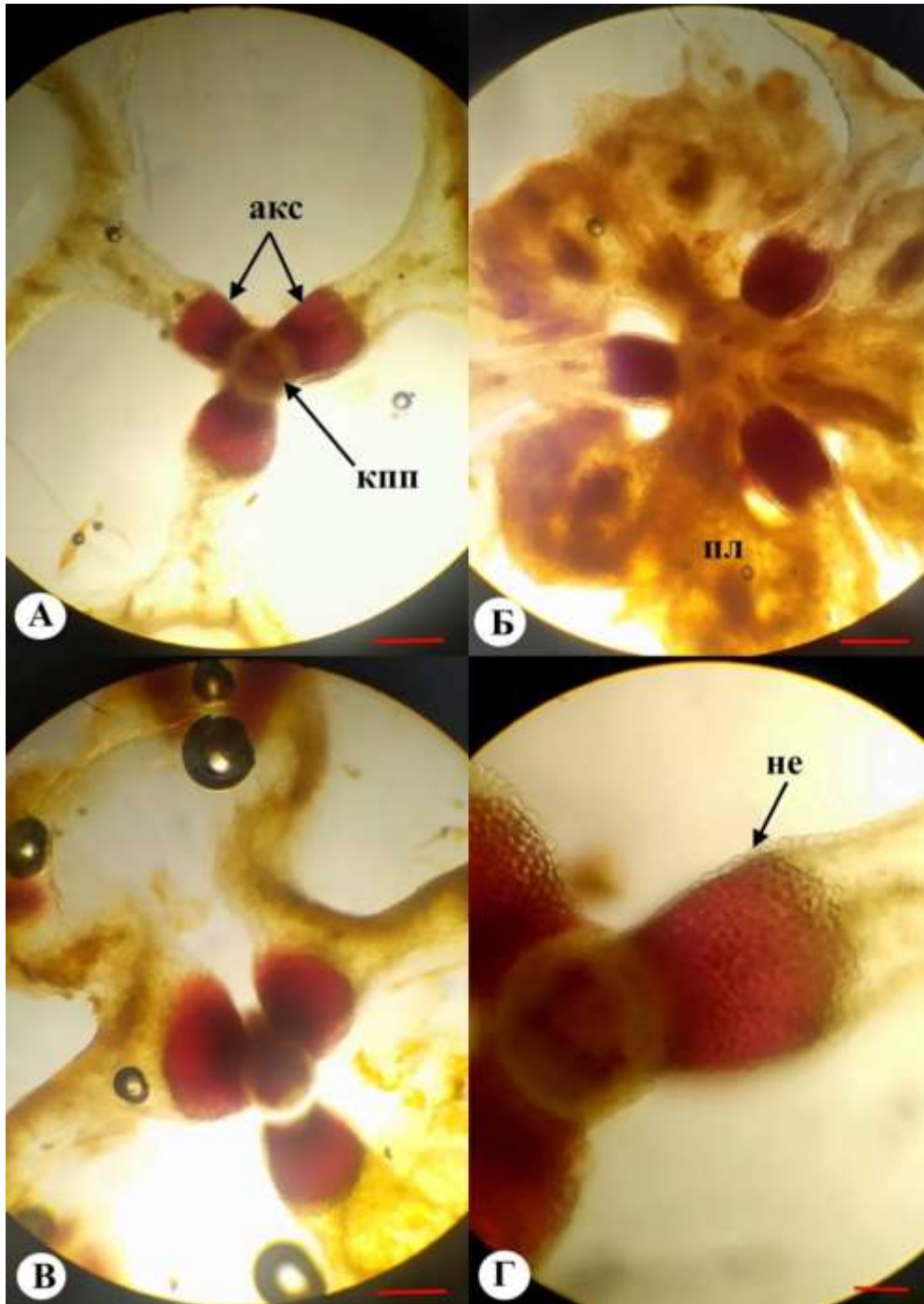


Рис. 3.39



←Рис. 3.39 Мікроморфологія та анатомія плоду *Campanula glomerata*: поперечний переріз плоду у верхній його частині, помітні три аксикорни (акс) і кільцевий провідний пучок (кпп) в центральній колонці (А), поперечний переріз плоду на рівні плацент (пл) (Б), поперечний переріз плоду в нижній його частині (В), аксикорни ближче, також помітний нездерев'янілий ендокарпій (не) (Г). Лінійка: 0,5 мм (А-В), 0,2 мм (Г)

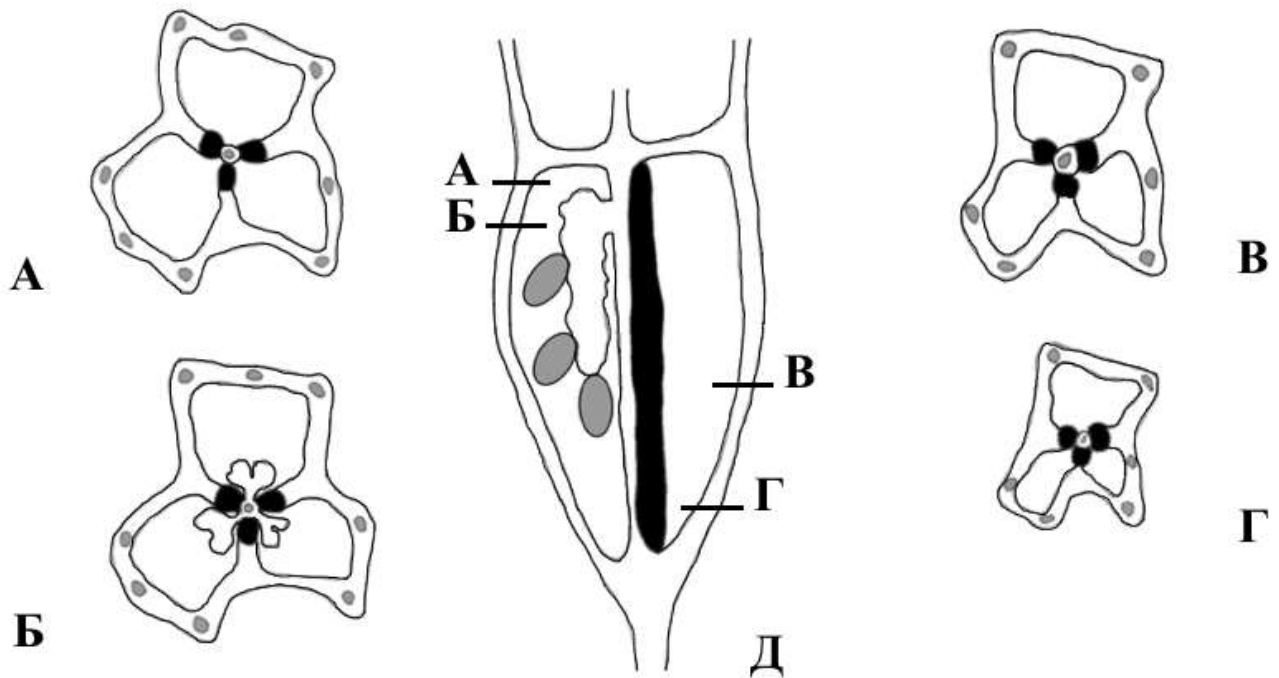


Рис. 3.40 Серія поперечних зрізів плоду *Campanula glomerata* на різних рівнях (А-Г) з провідними пучками; поздовжній зріз (Д), на якому зрізи А-Г відповідають поперечним зрізам; права частина Д зроблена в площині перегородки, ліва частина в площині гнізда. Здерев'янілий тяж позначено чорним

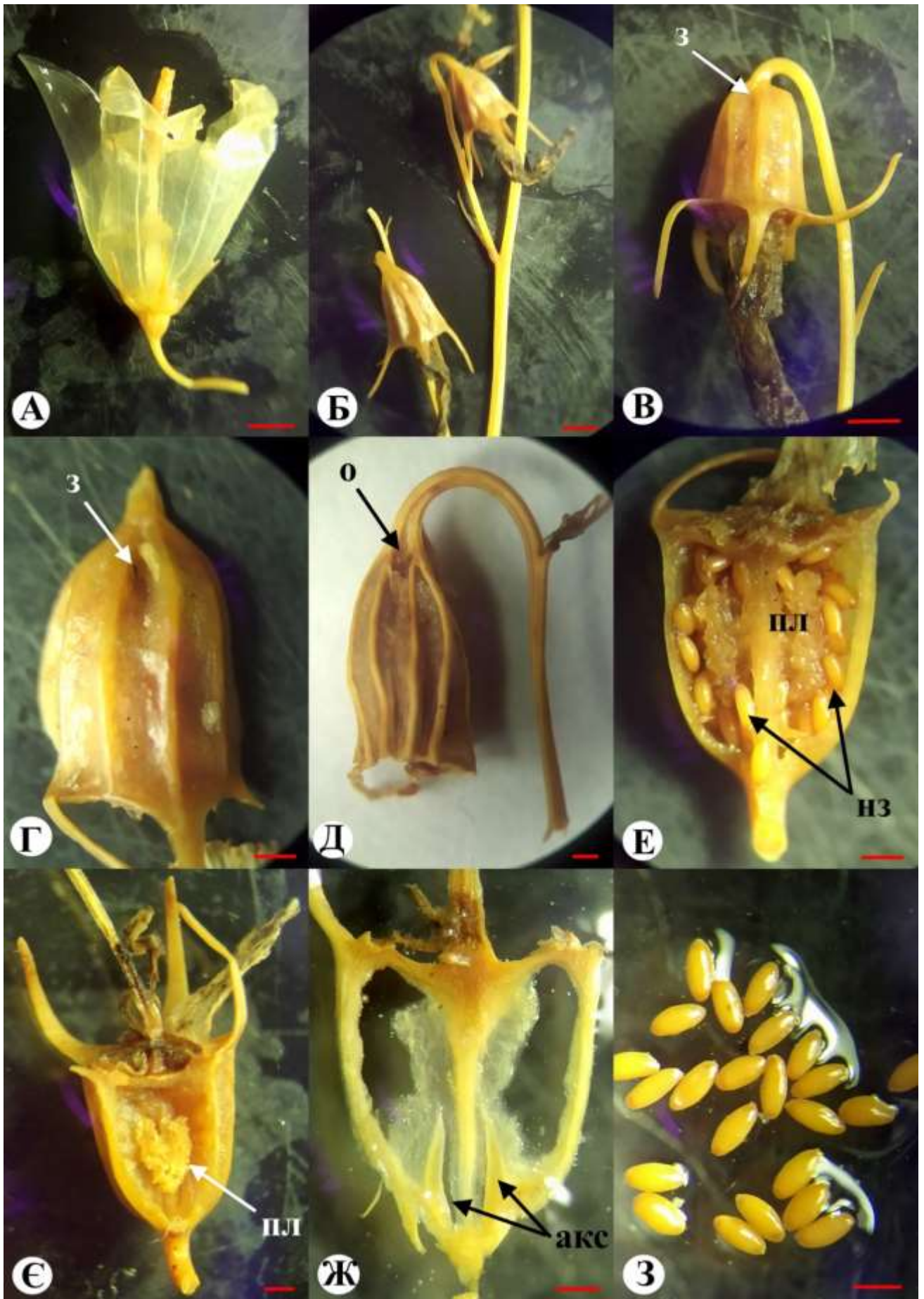


Рис. 3.41

←Рис. 3.41 Екзоморфологія квітки і плоду *Campanula rotundifolia*, природна орієнтація плоду (Б-Д): зовнішній вигляд квітки (А), зовнішній вигляд плодів (Б), плід на ранній стадії розвитку, помітне невелике заглиблення (з) в місці майбутнього отвору розкривання при основі (В), поверхня плоду з помітним заглибленням (з) між ребрами (Г), сухий плід з відкритим отвором (о) (Д), поздовжній переріз плоду, помітні плаценти (пл) і насінні зачатки (нз) (Е), плаценти (пл) у структурі плоду (Є), поздовжній переріз плоду, помітні аксикорни (акс) (Ж), насінини (З). Лінійка: 3 мм (А-В), 1 мм (Г-З)



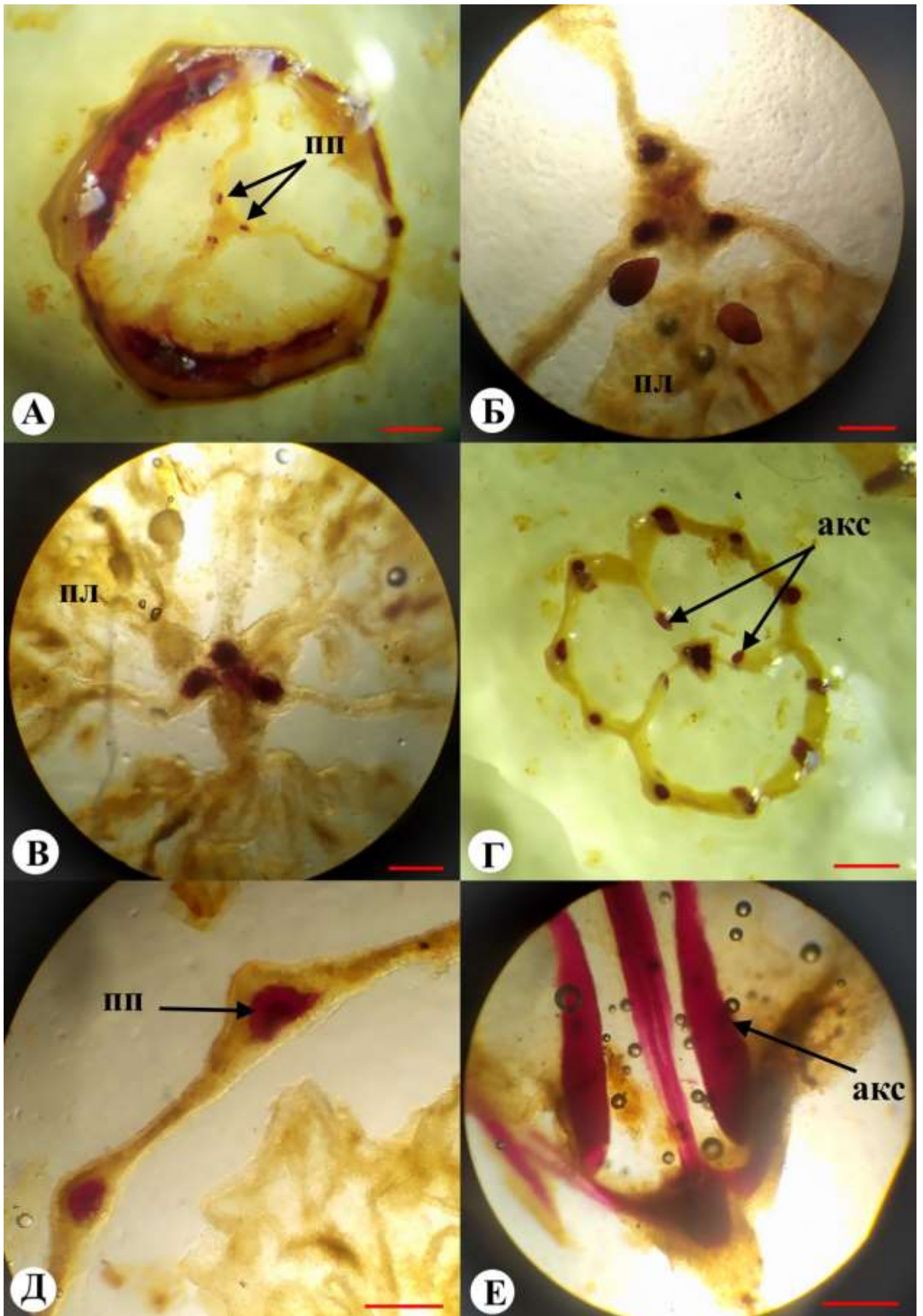


Рис. 3.42

←Рис. 3.42 Мікроморфологія та анатомія плоду *Campanula rotundifolia*: поперечний переріз плоду у верхній його частині, помітні три провідні пучки (пп) в центральній колонці (А), провідні пучки у верхній частині плоду і плацента (пл) (Б), поперечний переріз плоду на рівні плацент (пл) (В), поперечний переріз плоду при його основі, помітні невеликі аксикорни (акс) (Г), стінка плоду з провідними пучками (пп) (Д), поздовжній переріз плоду, помітні поздовжні аксикорни (акс) (Е). Лінійка: 1 мм (А, Г, Е), 0,5 мм (Б, В), 0,2 мм (Д)

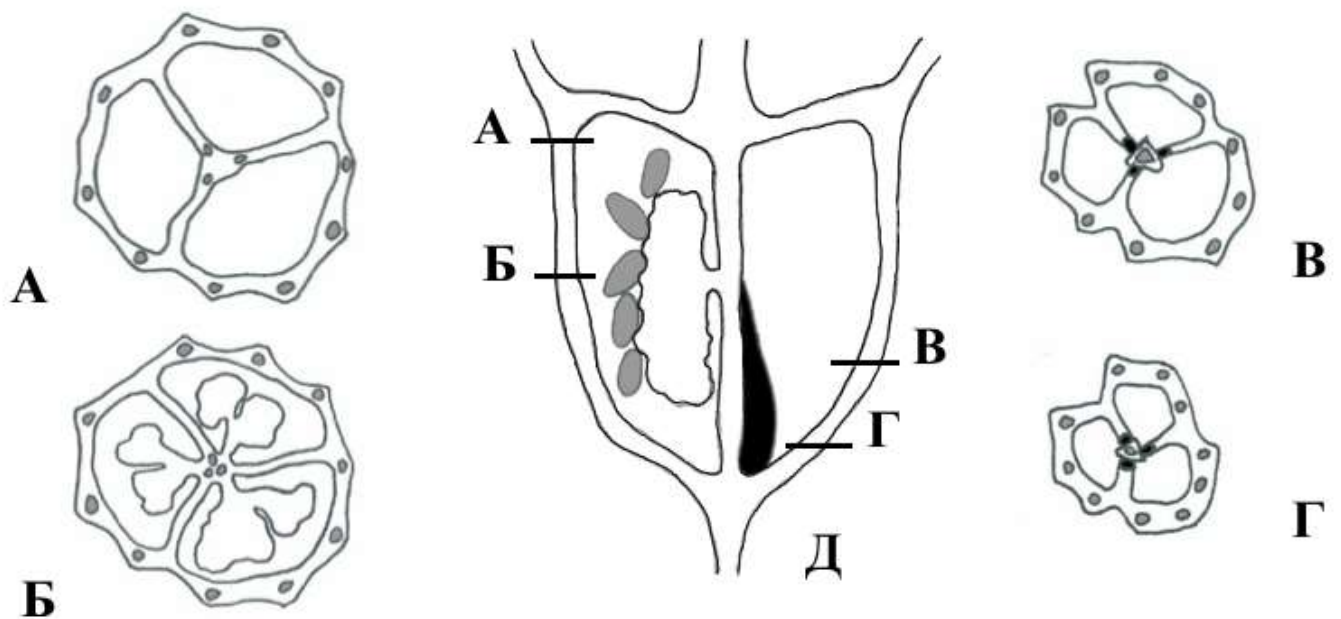


Рис. 3.43 Серія поперечних зрізів плоду *Campanula rotundifolia* на різних рівнях (А-Г) з провідними пучками; поздовжній зріз (Д), на якому зрізи А-Г відповідають поперечним зрізам; права частина Д зроблена в площині перегородки, ліва частина в площині гнізда. Здерев'янілий тяж позначено чорним

Рід *Campanula* L. секція *Rapunculus* (Fourr.) Boiss.

*Campanula rapunculus* L. – дзвоники ріпчасті

**Морфологічна будова квітки і плоду**

Квітка *Campanula rapunculus* завдовжки до 3-3,5 см, в діаметрі до 1 см, прямостояча (рис. 3.44 А). Чашечка завдовжки 5 мм, завширшки 3 мм. Чашолистки довгі, вузьколанцетні, направлені донизу, завдовжки 1,5 см, завширшки 1 мм. Тичинкові нитки при основі розширені та опушені.

Зрілий плід у *Campanula rapunculus* – нижня, тригніздна, багатонасінна, видовжено-оберненояйцеподібна, ребриста, суха коробочка (рис. 3.44 Б-Е). Довжина зрілого плоду 0,7-1,2 см, діаметр 0,6 см. Коробочка прямостояча. Забарвлення плоду – від світло-коричневого до коричневого. Поверхня плоду гола. Стінка плоду дуже тонка, в ній сильно вип'ячені десять провідних пучків на радіусах чашолистків і пелюсток. Між жилками помітні три отвори розкривання, які розміщені у верхній частині плоду (рис. 3.44 Д-Е). Віночок разом з тичинками та стовпчиком скручуються, всихаються та опадають. Чашолистки при плоді зберігаються, направлені вгору.

На поперечних зрізах помітно, що коробочка в перерізі трикутна (рис. 3.45 А-Б). Гнізда розділені тонкими перегородками, які в місці приєднання аксикорнів вкорочені (рис. 3.44 А, 3.46 Б-Г). В кожному гнізді зав'язі, у верхній частині, наявна дволопатева плацента, яка займає майже всю порожнину гнізд і має закручені лопаті (рис. 3.44 Є, 3.45 А, В). Плаценти видовжені і звисають донизу, але не досягають основи плоду (рис. 3.46 Є). Центральна колонка цілісна, продовжується знизу до верху плоду, на поперечних перерізах має трикутну форму (рис. 3.44 Ж, 3.45 Б, Г).

Середня кількість насінин у плоді становить 213 (n=10), від 192 до 234 (табл. 4.4.1, с. 211). Насінини овальні, блискучі, гладкі, розташовані багаторядно в кожному гнізді (рис. 3.44 З). Насінини 0,8 мм завдовжки, 0,2-0,3 мм завширшки.

## **Анатомічна будова плоду**

Екзокарпій складається із одного шару клітин, які нездерев'янілі. Мезокарпій складається із восьми-дев'яти шарів клітин, потовщений в ребрах, нездерев'янілий (табл. 4.4.3, с. 214). Ендокарпій представлений одним шаром клітин, нездерев'янілий.

Провідна система плоду *Campanula rapunculus* представлена дев'ятьма провідними пучками у стінці зав'язі, які проходять в ребрах, одному гнізду відповідає три провідних пучки. В центральній колонці у верхній частині плоду є три провідні пучки розташовані навпроти кожного аксикорну, а нижче вони об'єднані у центральний циліндр (рис. 3.45 Д-Е, 3.46 А-Е).

У верхній частині плоду помітні три горизонтальні аксикорни, які кріпляться до центральної колонки (рис. 3.44 Ж, 3.46 Є). Аксикорни знаходяться на рівні місця кріплення плацент. На поперечних зрізах аксикорни мають форму трапеції, а своїми носиками аксикорни направлені горизонтально до стінки плоду (рис. 3.46 Б-Г). Здерев'яніла тканина аксикорнів не продовжується на стінку зав'язі. Клітини епідерми, яка вкриває аксикорни, дрібні, нездерев'янілі.

## **Розкривання плоду**

Заглиблення, які передують формуванню отворів коробочки, 2-2,5 мм завдовжки, до 1 мм завширшки, овальної форми, розміщені у верхній частині коробочки, в міжпучкових ділянках оплодня (рис. 3.44 Б-Г). Розкривання плоду здійснюється так само як і в *Campanula latifolia*, але з приміткою, що отвори розкривання знаходяться у верхній частині плоду в підчашолисточковій зоні.

## ***Campanula persicifolia* L. – дзвоники персиколисті**

### **Морфологічна будова квітки і плоду**

Квітка *Campanula persicifolia* завдовжки 2,5 см, в діаметрі 1 см, прямостояча (рис. 3.47 А). Чашечка завдовжки 0,6 мм, завширшки 0,4 мм. Чашолистки ланцетні, направлені вгору, завдовжки 1 см, завширшки 2-3 мм. Тичинки стрічкоподібні. Тичинкові нитки при основі розширені та опушені.

Зрілий плід у *Campanula persicifolia* – нижня, три-п'ятигніздна, багатонасінна, видовжено-оберненояйцеподібна, зморшкувата, суха коробочка (якщо п'ять гнізд – тоді зверху є три, а знизу їх є п'ять) (рис. 3.47 Б, Д, Є). Довжина зрілого плоду – 1,2-1,5 см, діаметр – 0,6-0,9 см. Коробочка прямостояча. Забарвлення плоду – від світло-коричневого до темно-коричневого. Поверхня плоду та чашолистків гладка, з вираженими шістьма-сімома ребрами, які іноді розгалужені (рис. 3.47 Д). Між жилками помітні три отвори розкривання на середній висоті плоду (рис. 3.47 Б, Д-Е). Чашолистки при плоді довший час зберігаються. В міру дозрівання плоду віночок всихається та скручується і через деякий час опадає. З часом також опадають тичинки, стовпчик та чашолистки.

На поздовжньому зрізі помітно, що майже всю порожнину кожного гнізда займають роздвоєні плаценти, які в нижній частині плоду не роздвоєні. Плаценти кріпляться на середній висоті зав'язі або трохи вище до центральної колонки (рис. 3.47 В, 3.48 А, В, 3.49 Е). Лопаті плацент відхиляються догори і донизу. Центральна колонка цілісна, продовжується знизу до верху плоду, на поперечних перерізах має округлу форму (рис. 3.48 Д).

На поперечних зрізах помітно, що коробочка в перерізі округла через рівномірно видовжені перегородки, а нижче має трикутну форму через вкорочені перегородки, тонкостінна, гнізда розділені тонкими перегородками (рис. 3.49 А-Д). У верхній частині плоду перегородки розділені вентральними швами плодолистків (рис. 3.48 А-Б).

Насінин багато, мають овальну форму, світло-коричневі, блискучі, гладенькі, 0,5-1 мм завдовжки, 0,5-0,8 мм завширшки, розташовані багаторядно в кожному гнізді (табл. 4.4.1, с. 211) (рис. 3.47 З).

### **Анатомічна будова плоду**

Екзокарпій складається із одного шару клітин, нездерев'янілі. Мезокарпій складається із 10-14 шарів клітин, потовщений в ребрах, нездерев'янілий (табл. 4.4.3, с. 214). Ендокарпій представлений одним шаром клітин, нездерев'янілий.



Провідна система плоду *Campanula persicifolia* представлена 12-18 провідними пучками у стінці зав'язі, які проходять в ребрах, при чому одному гнізду відповідає від чотирьох до шести провідних пучки. В центральній колонці у верхній частині плоду є три провідні пучки, а нижче, на рівні плацент, шість провідних пучки – три навпроти перегородок і три навпроти плацент, ще нижче вони об'єднані у центральний циліндр (рис. 3.49 А-Д). В стінці плоду є багато дрібних відгалужень провідних пучків, які добре помітні у сухому плоді як сітчасте розгалуження (рис. 3.47 Ж).

На середній висоті плоду від середини рівня плацент і майже до верхівок плацент (іноді трохи вище) помітні три аксикорни, які кріпляться до центральної колонки і орієнтовані косо вниз (рис. 3.49 Е). Частина аксикорна, яка кріпиться до центральної колонки знаходиться на рівні місця кріплення плацент. На поперечних зрізах аксикорни мають валикоподібну або трапецієподібну форму, а їхні носики спрямовані до стінки плоду вниз (рис. 3.47 Г, 3.48 Г, Е). Здерев'яніла тканина аксикорнів не продовжується на стінку зав'язі. Клітини епідерми, яка вкриває аксикорни, дрібні, нездерев'янілі.

### **Розкривання плоду**

Заглиблення, які передують формуванню отворів коробочки, розміщені посередині висоти коробочки, іноді вище, в міжпучкових ділянках оплодня, 2-3 мм завдовжки, 1,5-2,5 мм завширшки овальної форми. Розкривання плоду здійснюється так само як і *Campanula rapunculus*.

## ***Campanula patula* L. – дзвоники розлогі**

### **Морфологічна будова квітки і плоду**

Квітка *Campanula patula* завдовжки до 2 см, в діаметрі 0,8 см, прямостояча (рис. 3.50 А). Чашечка завдовжки 3-4 мм, завширшки 2-3 мм. Чашолистки ланцетні, направлені донизу, завдовжки 4-5 мм, завширшки 1-2 мм. Тичинкові нитки при основі розширені та опушені.

Зрілий плід у *Campanula patula* – нижня, тригнізна (іноді чотиригнізна), багатонасінна, ребриста, видовжено-обренойцеподібна, суха коробочка (рис. 3.50 Б-Г). Довжина зрілого плоду 0,7-0,9 см, діаметр 0,4 см. Коробочка прямостояча. Забарвлення плоду – від світло-зеленого до світло-коричневого. Поверхня плоду гола, з вираженими 9-11-ма ребрами, які іноді розгалужені. Між жилками помітні три отвори розкривання, які розміщені у верхній частині плоду (іноді чотири у чотиригнізній зав'язі) (рис. 3.50 В-Г). Віночок разом з тичинками та стовпчиком скручуються, всихаються та опадають. Чашолистки неопадні, направлені вгору.

На поперечних зрізах помітно, що коробочка в перерізі трикутна, гнізда розділені тонкими перегородками, в перерізі овальні (рис. 3.51 А-В). На поздовжньому зрізі помітно, що велику частину зав'язі займають роздвоєні видовжені плаценти, які кріпляться у верхній та середній частині зав'язі до центральної колонки, лопаті плацент закручені і відхиляються донизу, до них кріпляться насінини (рис. 3.50 Є-Ж, 3.51 Б, 3.52 Є). Центральна колонка цілісна, продовжується знизу до верху плоду, на поперечних перерізах має трикутну форму (рис. 3.52 Б-В). У деяких плодів, у верхній частині плоду, перегородки були розділені вентральними швами плодолистків

Середня кількість насінин у плоді становить 375 (n=10), від 327 до 417 (табл. 4.4.1, с. 211). Насінини овальні, блискучі, гладкі, розташовані багаторядно в кожному гнізді (рис. 3.50 З). Насінини 0,5 мм завдовжки, 0,4 мм завширшки.

### **Анатомічна будова плоду**

Екзокарпій складається із одного шару клітин, які нездерев'янілі. Мезокарпій складається із шести-восьми шарів клітин, потовщений в ребрах, нездерев'янілий (табл. 4.4.3, с. 214). Ендокарпій представлений одним шаром клітин, нездерев'янілий.

Провідна система плоду *Campanula patula* представлена 10-11 провідними пучками у стінці зав'язі, які проходять в ребрах (одному гнізду відповідає від двох до чотирьох провідних пучки), та провідними пучками в центральній колонці, яких у верхній частині плоду є три, які розташовані навпроти кожного аксикорну, або іноді

є шість (з них три розташовані навпроти аксикорнів і три навпроти місця приєднання плацент), а нижче вони об'єднані у центральний циліндр (рис. 3.51 Д, 3.52 А-Е).

У верхній частині плоду помітні три аксикорни, які кріпляться до центральної колонки на рівні місця кріплення плацент і орієнтовані косо вниз. На поперечних зрізах аксикорни мають валикоподібну форму (рис. 3.51 Г). На поздовжньому перерізі аксикорни видовжені і їхні носики спрямовані до стінки плоду вниз (рис. 3.50 Д-Е, 3.51 Е, 3.52 Є). Здерев'яніла тканина аксикорнів не продовжується на стінку зав'язі. Клітини епідерми, яка вкриває аксикорни, дрібні, нездерев'янілі.

### **Розкривання плоду**

Заглиблення, які передують формуванню отворів коробочки, 1,5 мм завдовжки, 1,2 мм завширшки, овальної форми, розміщені у верхній частині коробочки, в міжпучкових ділянках оплодня (рис. 3.50 Б). Розкривання плоду здійснюється так само як і *Sampanula rapunculus*.

### **Рід *Phyteuma* L. секція *Spicata* R. Schulz *Phyteuma spicatum* L. – фітеума колосиста**

### **Морфологічна будова квітки і плоду**

Суцвіття *Phyteuma spicatum* видовжене, колосоподібне, завдовжки 6-11 см (рис. 3.53 А). Квітка завдовжки 1-1,5 см, в діаметрі до 1 см. У верхній частині суцвіття квітки – прямостоячі, в середній і нижній частині – похилені. Оцвітина п'ятичленна. Чашечка завдовжки 0,3-0,4 см, завширшки 0,3-0,4 см. Чашолистки ланцетні, направлені горизонтально, завдовжки 0,4-0,5 см, завширшки до 0,1 см. Тичинкові нитки при основі розширені.

Зрілий плід у *Phyteuma spicatum* – нижня, двогніздна, багатонасінна, овально-сплощена, ребриста, суха коробочка (рис. 3.53 Б-В). Довжина зрілого плоду 0,7-0,8 см, діаметр 0,3\*0,5 см. Коробочки прямостоячі або дещо похилені, сидячі. Забарвлення плоду – від світло-зеленого до світло-коричневого. Поверхня плоду гладенька, з вираженими шістьма-дев'ятьма ребрами, які іноді розгалужені. Між

жилками помітні два заглиблення, які розташовані навпроти один одного, і проходять через цілий плід (рис. 3.53 Б-В). Віночок разом з тичинками та стовпчиком скручуються, всихаються та опадають. Чашолистки неопадні, загинаються донизу або горизонтальні, 0,5-0,6 см завдовжки і до 0,1 см завширшки.

На поздовжньому зрізі помітно, що половину зав'язі займають роздвоєні плаценти, які кріпляться в середній частині зав'язі до центральної колонки, лопаті плацент відхиляються доверху і донизу, до них кріпляться насінини (рис. 3.53 Г, Ж, 3.54 Г, 3.55 Д). Центральна колонка цілісна, продовжується знизу до верху плоду, на поперечних перерізах має округлу форму (рис. 3.55 А-Г).

На поперечних зрізах помітно, що одне гніздо зав'язі є меншим за інше (рис. 3.53 Є-Ж). Гнізда розділені вкороченими перегородками, в перерізі овальні.

У одному гнізді менше насінин, ніж в іншому. В середньому в меншому гнізді від 14 до 20, в більшому гнізді від 19 до 27 насінин (n=10). В одній коробочці в середньому від 33 до 47 насінин (табл. 4.4.1, с. 211). Насінини овальні, блискучі, гладенькі, розташовані багаторядно в кожному гнізді (рис. 3.53 З). Насінини 1,0-1,2 мм завдовжки, 0,7 мм завширшки, дещо сплюснені та мають крило з одного боку.

### **Анатомічна будова плоду**

Екзокарпій складається із одного шару клітин, які нездерев'янілі. Мезокарпій складається із 10-12 шарів клітин, потовщений в ребрах, нездерев'янілий (табл. 4.4.3, с. 214). Ендокарпій представлений одним шаром клітин, нездерев'янілий (рис. 3.54 В).

Провідна система плоду *Phyteuma spicatum* представлена шістьма-дев'ятьма провідними пучками у стінці зав'язі, які проходять в ребрах (з боку одного гнізда розміщується один провідний пучок, з боку другого – шість провідних пучків), та провідними пучками в центральній колонці. В основі плоду провідні пучки об'єднані у центральний циліндр, який доверху розділяється на два провідних пучки (рис. 3.55 А-Г).

На поздовжніх перерізах плоду помітні два поздовжні аксикорни, які кріпляться до центральної колонки (рис. 3.53, Д-Е, 3.54 А-Б). На поперечних зрізах

аксикорни мають трапецієподібну форму (рис. 3.54 Г). На поздовжньому перерізі аксикорни видовжені і їхні носики спрямовані до стінки плоду вниз. Здерев'яніла тканина аксикорнів не продовжується на стінку зав'язі. Клітини епідерми, яка вкриває аксикорни, дрібні, нездерев'янілі.

### **Розкривання плоду**

Два заглиблення помітні з зовнішньої сторони плоду – видовжені і розміщені один навпроти одного, в міжпучкових ділянках оплодня. Розкривання плоду здійснюється так само як і в представників роду *Campanula*.

### **Секція *Tetramera* (R. Schulz) Fedorov**

#### ***Phyteuma tetramerum* Schur – фітеума чотирироздільна**

### **Морфологічна будова квітки і плоду**

Суцвіття *Phyteuma tetramerum* видовжене, колосоподібне, завдовжки 3-6 см (рис. 3.56 А). Квітка завдовжки 1-1,3 см, в діаметрі до 1 см. У верхній частині суцвіття квітки – прямостоячі, в середній і нижній частині – похилені. Оцвітина чотиричленна. Чашечка завдовжки 0,2-0,3 см, завширшки 0,2-0,3 см. Чашолистки ланцетні, направлені горизонтально, завдовжки 0,5-0,6 см, завширшки до 0,1 см. Тичинкові нитки при основі розширені.

Зрілий плід у *Phyteuma tetramerum* – нижня, двогніздна, багатонасінна, ребриста, овально-сплюснена, суха коробочка (рис. 3.56 В-Г). Довжина зрілого плоду 0,4-0,5 см, діаметр 0,4\*0,6 см. Коробочки прямостоячі або дещо похилені, сидячі. Забарвлення плоду – світло-коричневе. Поверхня плоду гладенька, з вираженими сімома-дев'ятьма ребрами. Між жилками помітні два заглиблення, які розташовані навпроти один одного, і проходять через цілий плід (рис. 3.56 Г). Віночок разом з тичинками та стовпчиком скручуються, всихаються та опадають. Чашолистки неопадні, загинаються донизу або горизонтальні, 0,5-0,6 см завдовжки і до 0,1 см завширшки.

На поздовжньому зрізі помітно, що половину зав'язі займають роздвоєні плаценти, які кріпляться в середній частині зав'язі до центральної колонки, лопаті плацент відхиляються доверху і донизу, до них кріпляться насінини (рис. 3.57 Б-В). Центральна колонка цілісна, продовжується знизу до верху плоду, на поперечних перерізах має округлу форму (рис. 3.58).

Гнізда зав'язі *Phyteuma tetramerum* (рис. 3.58 А-Г) мають такі ж ознаки як у *Phyteuma spicatum*.

У одному гнізді менше насінин, ніж в іншому. В середньому в меншому гнізді від 9 до 11, в більшому гнізді від 12 до 13 насінин ( $n=10$ ). Тобто від 21 до 24 насінин в плоді. Насінини овальні, блискучі, гладкі, розташовані багаторядно в кожному гнізді (табл. 4.4.1, с. 211) (рис. 3.56 З). Насінини 1,0-1,2 мм завдовжки, 0,7-0,8 мм завширшки, дещо сплюснені та мають крило з одного боку.

### **Анатомічна будова плоду**

Екзокарпій складається із одного шару клітин, які нездерев'янілі. Мезокарпій складається із семи-дев'яти шарів клітин, потовщений в ребрах, нездерев'янілий (табл. 4.4.3, с. 214). Ендокарпій представлений одним шаром клітин, нездерев'янілий (рис. 3.57 Г).

Провідна система плоду *Phyteuma tetramerum* представлена шістьма-дев'ятьма провідними пучками у стінці зав'язі, які проходять в ребрах (з боку одного гнізда розміщується один провідний пучок, з боку другого – шість провідних пучки), та провідними пучками в центральній колонці, яких у верхній частині плоду є два, а нижче вони об'єднані у центральний циліндр (рис. 3.57 В, 3.58 А-Г).

На поздовжніх перерізах плоду помітні два поздовжні аксикорни, які кріпляться до центральної колонки (рис. 3.56 Є-Ж, 3.57 А-Б). На поперечних зрізах аксикорни мають трапецієподібну форму (рис. 3.57 В-Г). На поздовжньому перерізі аксикорни видовжені і їхні носики спрямовані до стінки плоду вниз. Здерев'яніла тканина аксикорнів не продовжується на стінку зав'язі. Клітини епідерми, яка вкриває аксикорни, дрібні, нездерев'янілі.

## Розкривання плоду

Особливості розкривання плоду *Phyteuma tetramerum* є таким ж як у *Phyteuma spicatum*, а відмінності полягають у тому, що плід *Phyteuma tetramerum* формується з чотиричленої квітки.

Підродина Lobelioideae Burnett

### *Lobelia erinus* L. – лобелія довгочерешкова

## Морфологічна будова квітки і плоду

Квітка *L. erinus* завдовжки до 1,5 см, прямостояча, слабо зигоморфна (рис. 3.59 А). Нижня зав'язь оберненоконічна, завдовжки 2-3 мм, в діаметрі 2-3 мм. Чашолистки довгі, 5-7 мм завдовжки, ланцетні, направлені вгору, завдовжки 3 мм, завширшки до 1 мм. Пелюсток п'ять, з них три більші і дві менші. Віночок зрослопелюстковий, п'ятироздільний. Тичинок п'ять, утворюють трубку довкола стовпчика. Маточка з дволопатевою приймочкою, яка щільно закрита трубкою з пиляків. Тичинкові нитки утворюють трубку і від середини до основи вільні, а зверху притиснуті до стовпчика і пиляки зрілі (рис. 3.59 А-Б). Дах зав'язі в квітці плоский, а в молодому плоді дещо опуклюється.

Зрілий плід у *L. erinus* – напівнижня, двогніздна, багатонасінна, видовжено-конічна, суха коробочка (рис. 3.59 В-Г). Довжина зрілого плоду 4-6 мм (без чашолистіків), діаметр 2-3 мм. Коробочка прямостояча. Забарвлення плоду – світло-коричневе. Поверхня плоду гола. Віночок разом з тичинками та стовпчиком скручуються, всихаються і залишаються при плоді. Чашолистки при плоді зберігаються, направлені вгору.

На поперечних зрізах помітно, що коробочка в перерізі округла (рис. 3.61 Б-Е). Гнізда розділені тонкою перегородкою. В кожному гнізді зав'язі наявна округла на поперечних перерізах, нероздвоєна плацента (рис. 3.59 Д, 3.60 В-Д). Плаценти розміщені вздовж усього гнізда. Центральна колонка невиражена (рис. 3.61 Б-Е).



Середня кількість насінин у плоді становить 136 (n=10), від 114 до 154 (табл. 4.4.1, с. 211). Насінини овальні, блискучі, гладенькі, розташовані багаторядно в кожному гнізді (рис. 3.59 З). Насінини 0,5 мм завдовжки, 0,2-0,3 мм завширшки.

### **Анатомічна будова плоду**

Екзокарпій складається із одного шару клітин, є нездерев'янілим. Мезокарпій складається із чотирьох-шести шарів клітин, нездерев'янілий, потовщений в ребрах (табл. 4.4.3, с. 214). Ендокарпій представлений одним шаром клітин, нездерев'янілий.

Стінка плоду *L. erinus* містить десять висхідних провідних пучків іноді розгалужених, два з них іноді розміщені в площині перегородки. Сліди пелюсток, тичинок і дорзальні провідні пучки плодолистків сформовані від горизонтальних відгалужень у верхній частині зав'язі. Провідна тканина з квітконіжки входить в центральну колонку і плаценту, де формуються сліди насінних зачатків. В плацентах є два-три провідних тяжі, які досягають до основи плоду (рис. 3.61 А-Е).

На поперечних перерізах вздовж зав'язі плоду помітні тяжі здерев'янілої паренхіми в перегородці плоду (рис. 3.60 А-Д). На поперечних перерізах вони мають гачкоподібну форму. Здерев'яніла тканина не продовжується на стінку зав'язі. Здерев'яніла паренхіма в перегородці плоду має три-п'ять шарів клітин. Епідерміс, який вкриває цю ділянку – нездерев'янілий.

В кожній перегородці плоду розміщуються два стрічкоподібних поздовжніх тяжі здерев'янілої паренхіми в субепідермальному положенні, розділені прошарком нездерев'янілої паренхіми. Ці тяжі простягаються від стовпчика зав'язі майже до її центру, дещо віддаляючись один від одного в плаценті. У верхній частині зав'язі (вище чашолистків) ці тяжі вкорочуються у радіальному напрямку і зливаються між собою в кожній перегородці, формуючи V-подібний тяж.

### **Розкривання плоду**

До моменту висипання насінин перегородка вище плацент розділяється вертикально на дві половинки, вздовж вентральних швів плодолистків (рис. 3.59 Е-

Ж). Одночасно формується дорзальна щілина в надчашолистковій ділянці зав'язі, починаючи з основи стовпчика до основ чашолистків. При підсиханні коробочки щілина розкривання в даху зав'язі розширюється, віддаляючи половинки перегородки одна від одної (рис. 3.61 Є-Ж). Таким чином, плід *L. erinus* розкривається поздовжньо шляхом розділення перегородки вище рівня плаценти вздовж вентральних швів та формування дорзальної щілини.

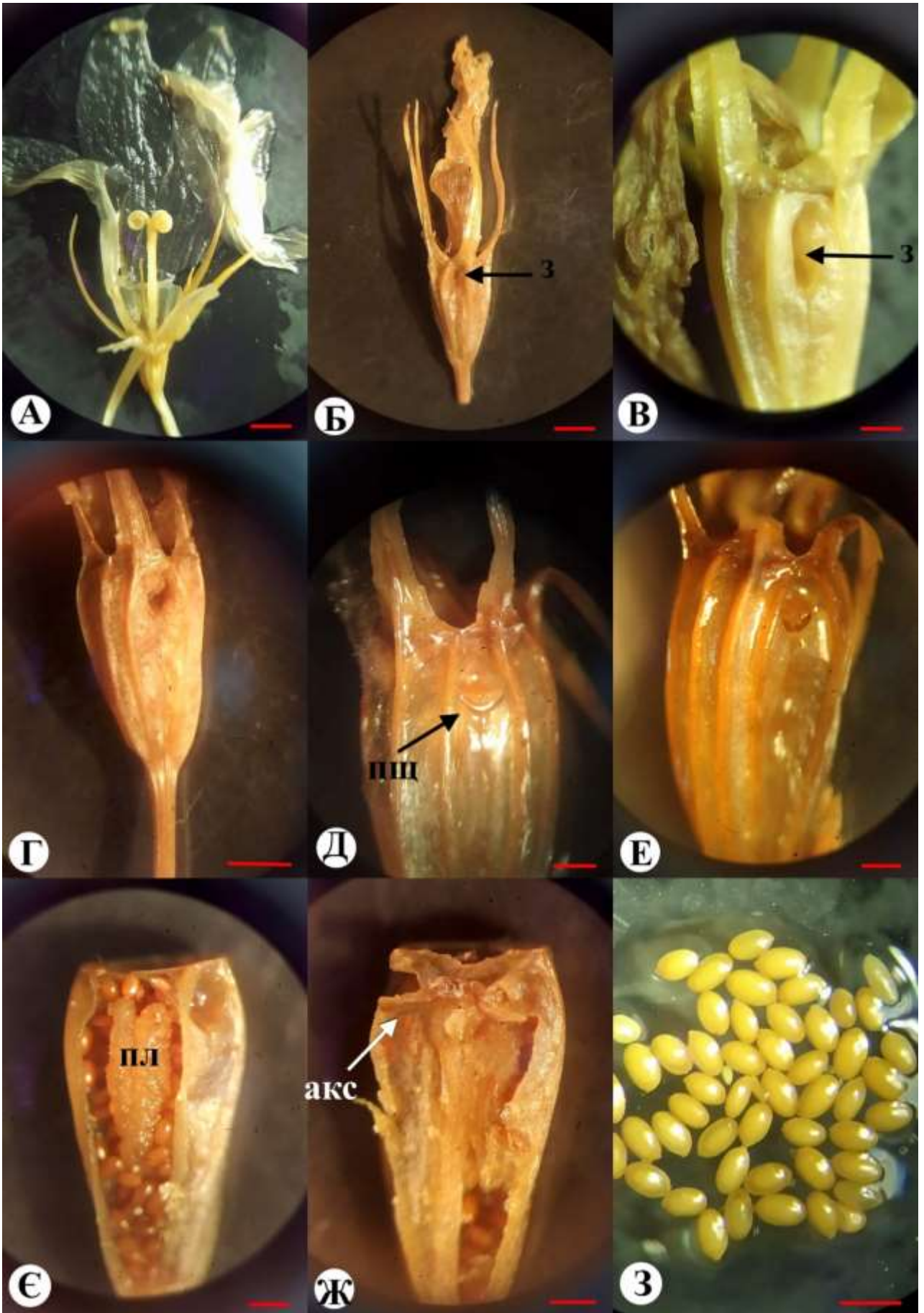


Рис. 3.44

←Рис. 3.44 Екзоморфологія квітки і плоду *Campanula rapunculus*, природна орієнтація квітки і плоду (А-Ж): квітка з розпрепарованим віночком (А), плід на ранній стадії розвитку, помітне невелике заглиблення (з) у верхній його частині на місці майбутнього отвору розкривання (Б), плід, у якому заглиблення (з) стає помітнішим (В), зовнішній вигляд плоду (Г), формування щілини розкривання плоду, пщ – підковоподібна щілина (Д), плід з відкритим клапаном, готовий до дисемінації (Е), плаценти (пл) у структурі плоду (Є), поздовжній переріз плоду, помітний горизонтальний аксикорн (акс) (Ж), насінини (З). Лінійка: 3 мм (А, Б, Г), 2 мм (Є, Ж), 1 мм (В, Д, Е, З)

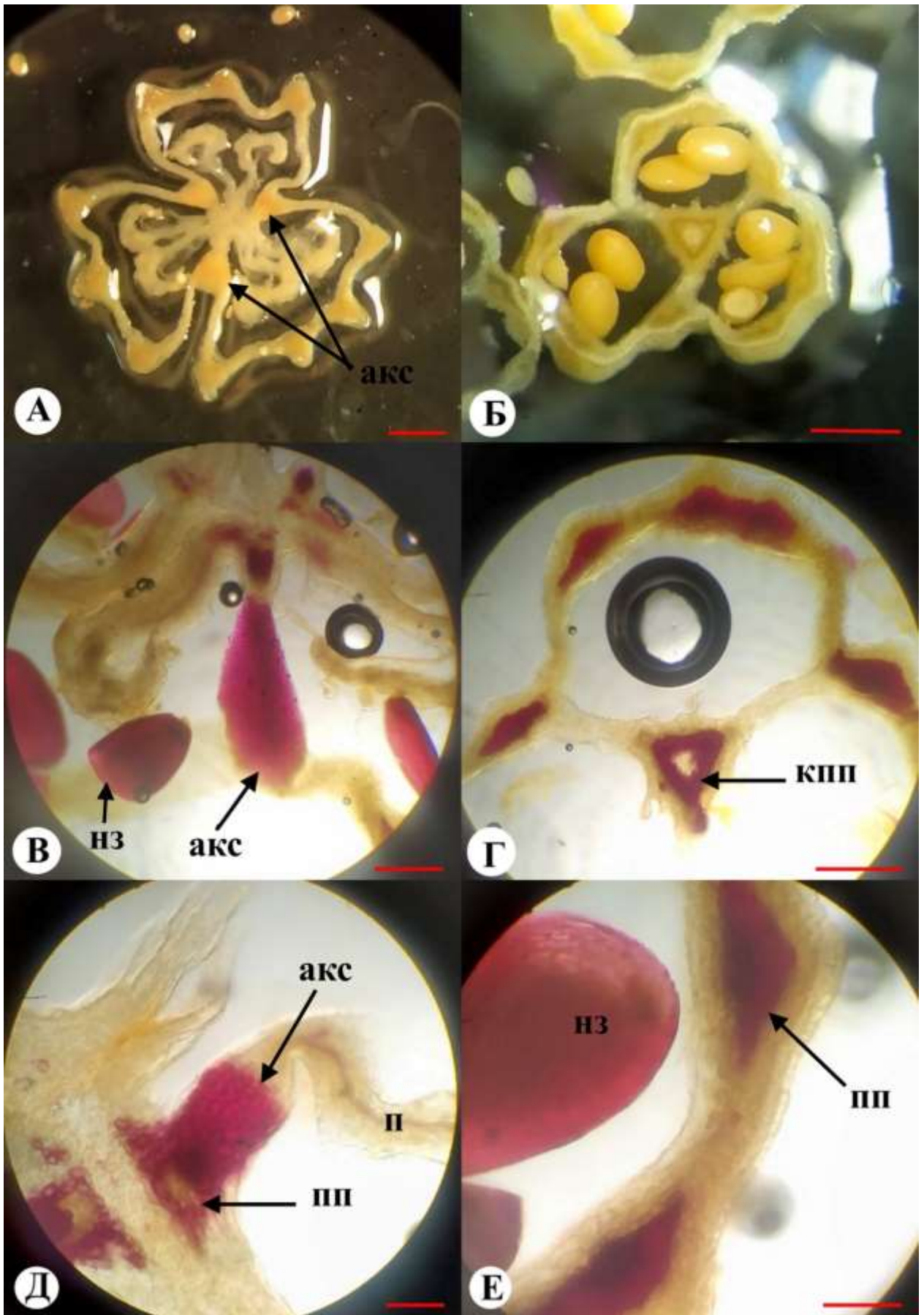


Рис. 3.45



←Рис. 3.45 Мікроморфологія та анатомія плоду *Sampanula rapunculus*: поперечний переріз плоду у верхній його частині, помітні три аксикорни (акс) на вкорочених перегородках (А), поперечний переріз плоду у нижній його частині (Б). Реакція на здерев'яніння тканин з флороглюцином: аксикорн (акс) на радіусі перегородки, нз – насінний зачаток (В), поперечний переріз плоду при його основі, помітне кільце провідних пучків (кпп) (Г), аксикорн (акс) і провідний пучок (пп) на радіусі перегородки (п) (Д), стінка плоду з провідними пучками (пп), нз – насінний зачаток (Е). Лінійка: 1 мм (А, Б), 0,5 мм (В, Г), 0,2 мм (Е), 0,1 мм (Д)

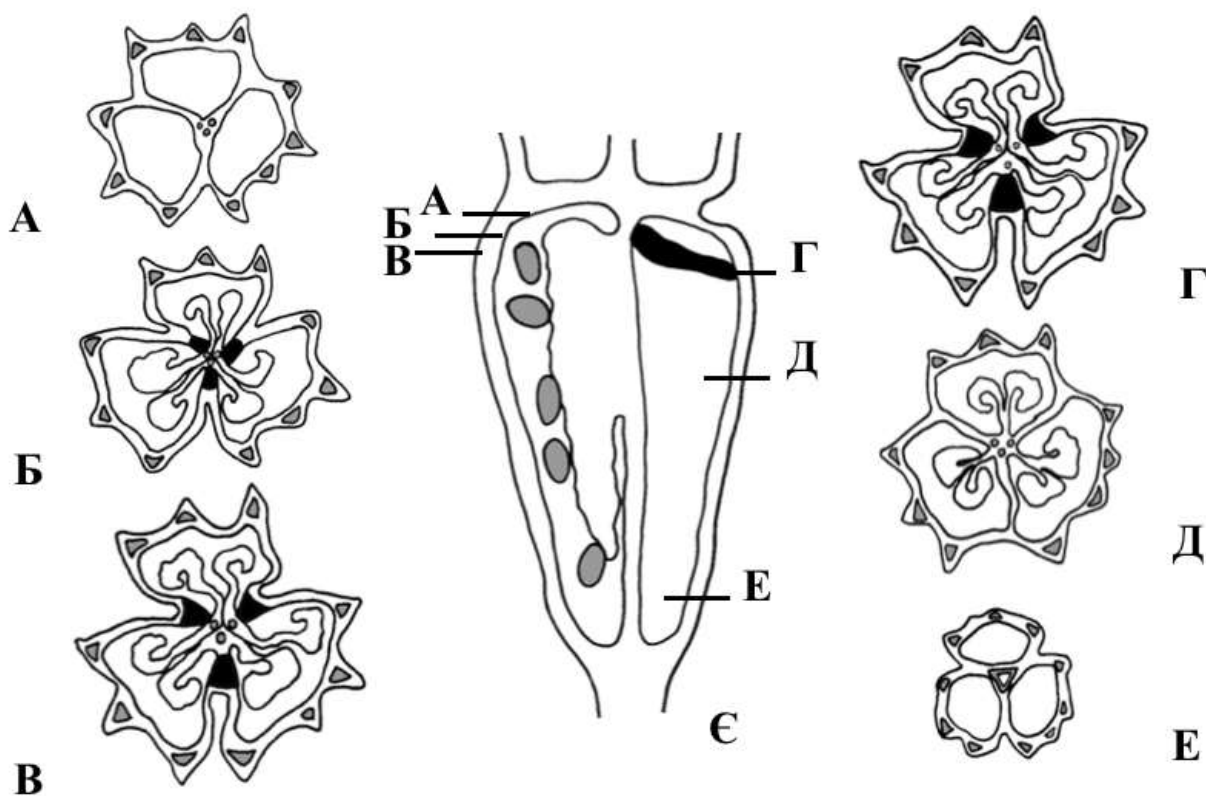


Рис. 3.46 Серія поперечних зрізів плоду *Sampanula rapunculus* на різних рівнях (А-Е) з провідними пучками; поздовжній зріз (Є), на якому зрізи А-Е відповідають поперечним зрізам; права частина Є зроблена в площині перегородки, ліва частина в площині гнізда. Здерев'янілий тяж позначено чорним

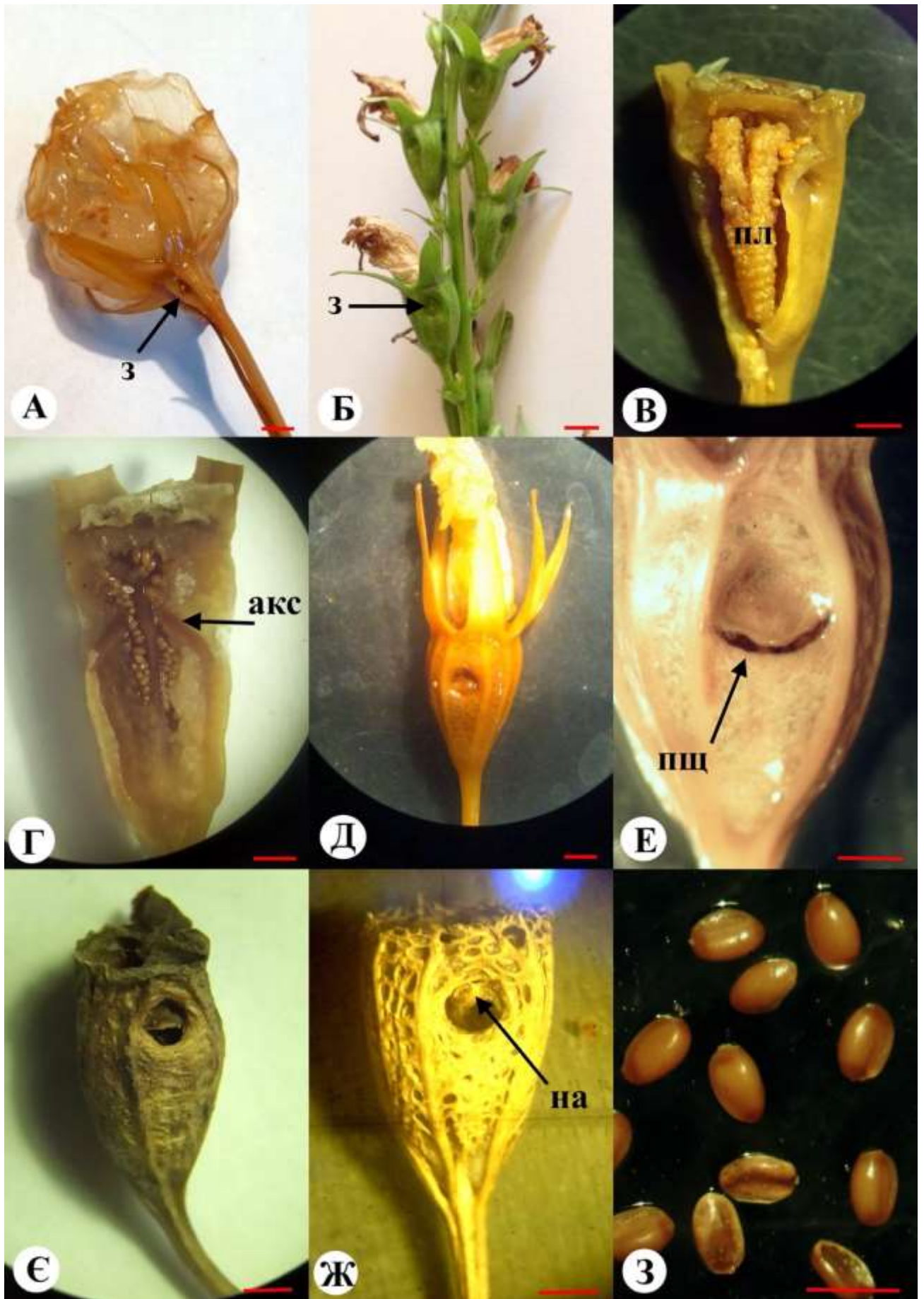


Рис. 3.47



←Рис. 3.47 Екзоморфологія квітки і плоду *Campanula persicifolia*, природна орієнтація плоду (Б-Ж): квітка з помітними невеликими заглибленнями (з) на чашечці (А), плоди на ранній стадії розвитку, з – заглиблення (Б), плаценти (пл) у структурі плоду (В), поздовжній переріз плоду, на якому помітні косі аксикорни (акс) (Г), плід на стадії формування клапану розкривання (Д), плід на стадії формування щілини розкривання, пщ – підковоподібна щілина (Е), сухий плід з загорнутим доверху клапаном (Є), сухий плід з вираженою сіткою провідних пучків, на – носик аксикорна (Ж), насінини (З). Лінійка: 2 мм (А-Д, Є, Ж), 1 мм (Е, З)

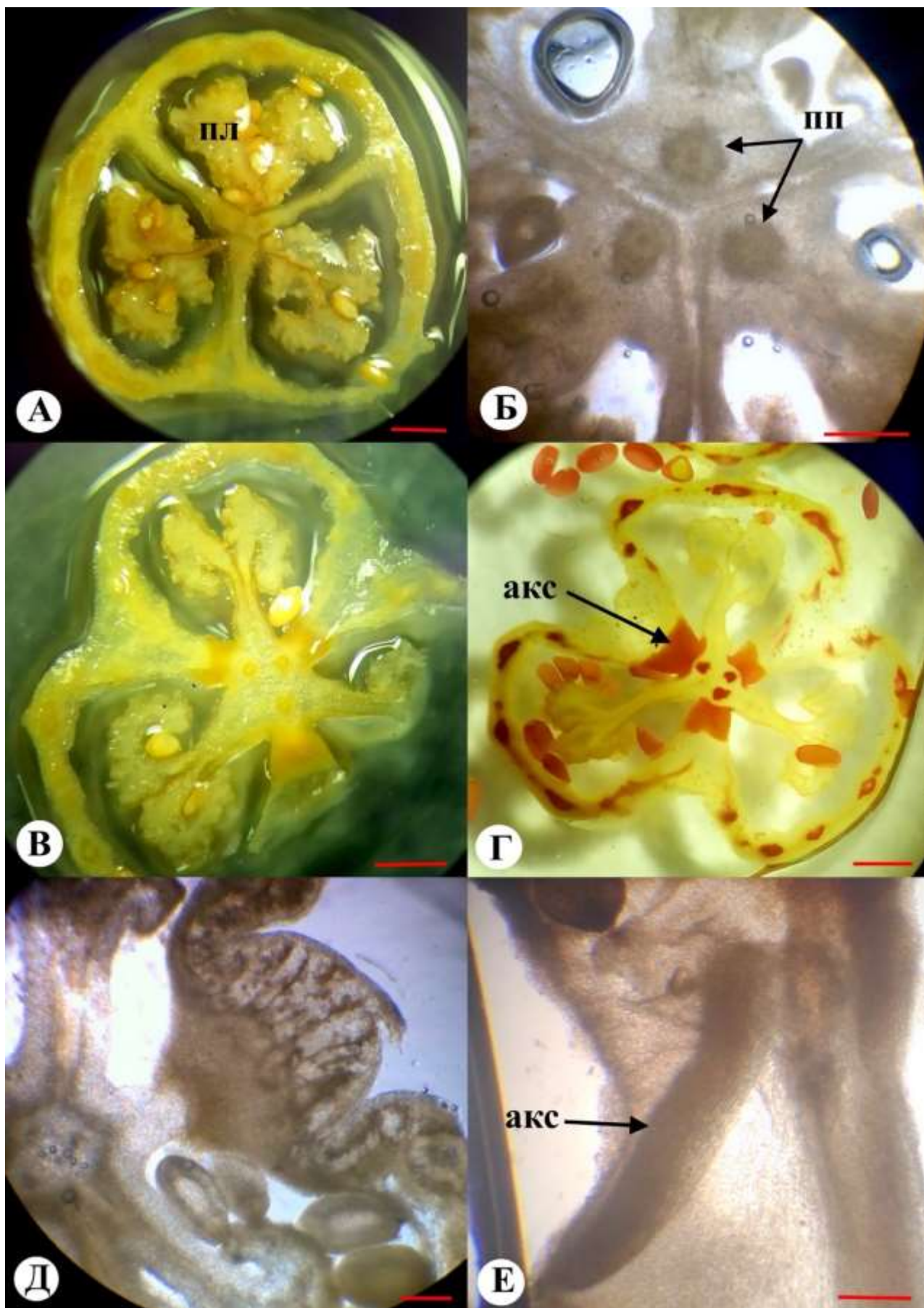


Рис. 3.48

←Рис. 3.48 Мікроморфологія та анатомія плоду *Campanula persicifolia*: поперечний переріз плоду у верхній його частині, помітні незавершені перегородки і плаценти (пл) (А), незавершені перегородки з провідними пучками (пп) в місці приєднання (Б), поперечний переріз плоду в середній його частині (В), реакція на здерев'яніння тканин з флороглюцином, помітні три аксикорни (акс) (Г), аксикорн на вкороченій перегородці (Д), поздовжній переріз плоду, помітний косий аксикорн (акс) (Е). Лінійка: 1 мм (А, В, Г), 0,5 мм (Е), 0,3 мм (Д), 0,2 мм (Б)

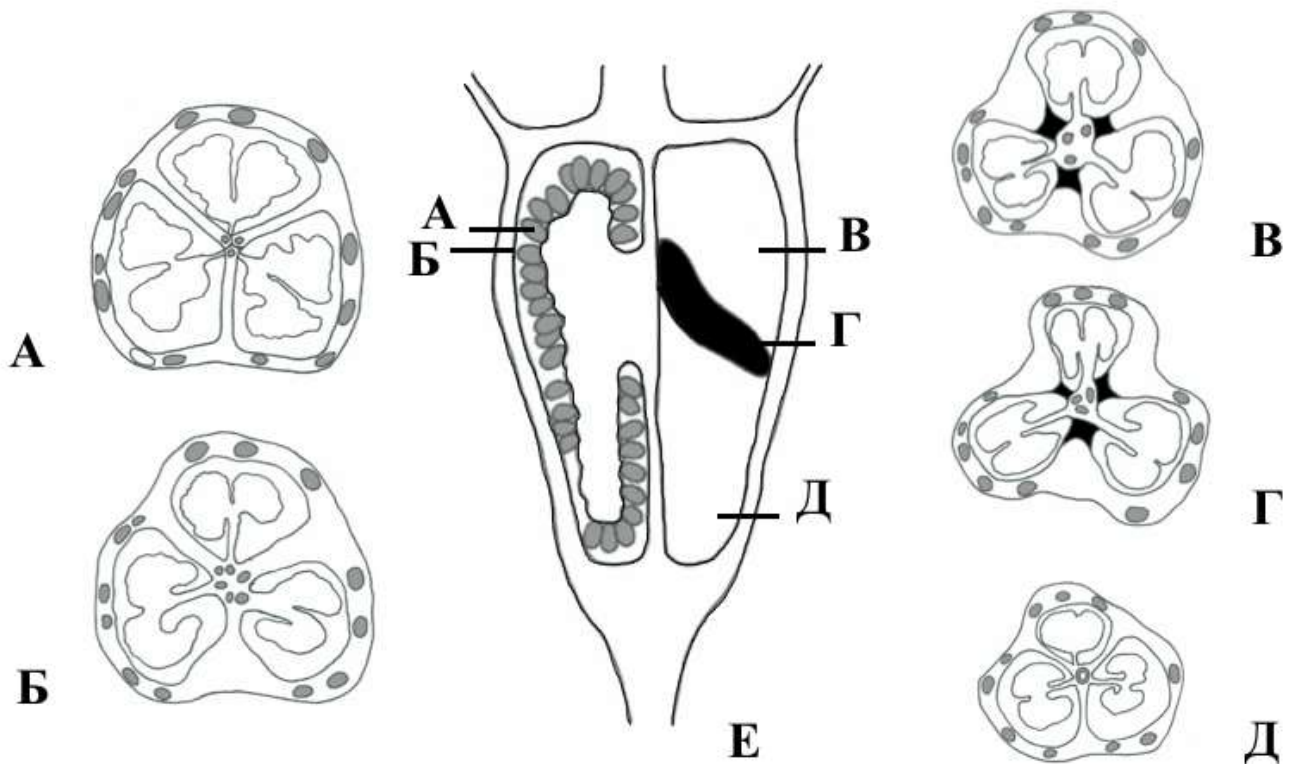


Рис. 3.49 Серія поперечних зрізів плоду *Campanula persicifolia* на різних рівнях (А-Д) з провідними пучками; поздовжній зріз (Е), на якому зрізи А-Д відповідають поперечним зрізам; права частина Е зроблена в площині перегородки, ліва частина в площині гнізда. Здерев'янілий тяж позначено чорним



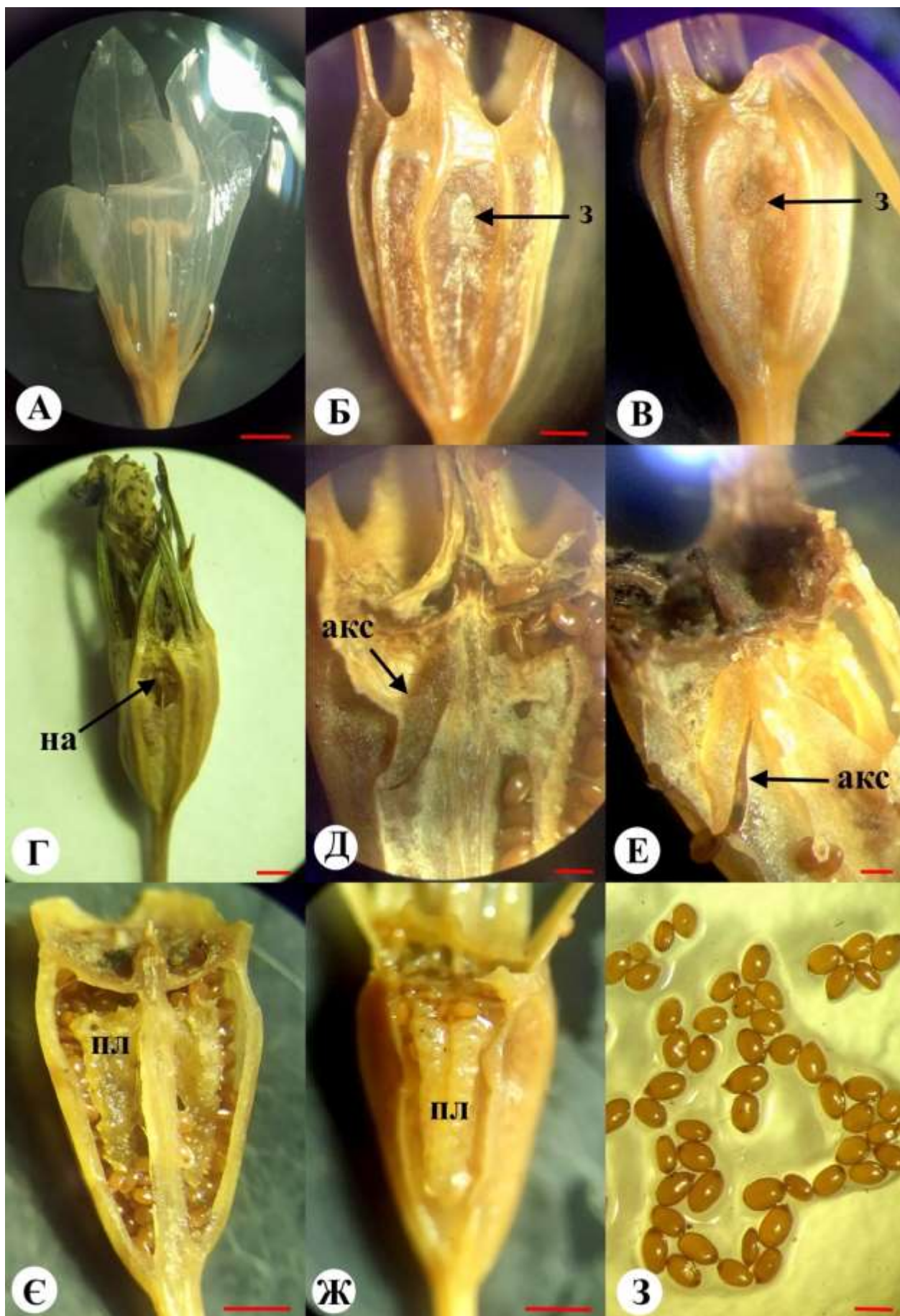


Рис. 3.50

←Рис. 3.50 Екзоморфологія квітки і плоду *Campanula patula*, природна орієнтація плоду (Б-Ж): зовнішній вигляд квітки (А), плід на ранній стадії розвитку, помітне невелике заглиблення (з) у верхній його частині в міжпучкових ділянках (Б), плід, у якому заглиблення (з) стає помітнішим (В), сухий плід з загорнутим догори клапаном, на – носик аксикорна (Г), поздовжній переріз плоду, помітний косий аксикорн (акс) (Д), поздовжній переріз плоду, помітний косий аксикорн (акс), який від'єднався від перегородки (Е), плаценти (пл) у структурі плоду (Є), зовнішній вигляд плацент (пл) (Ж), насінини (З). Лінійка: 3 мм (А), 2 мм (Б-Г, Є, Ж), 0,5 мм (Д, Е, З)

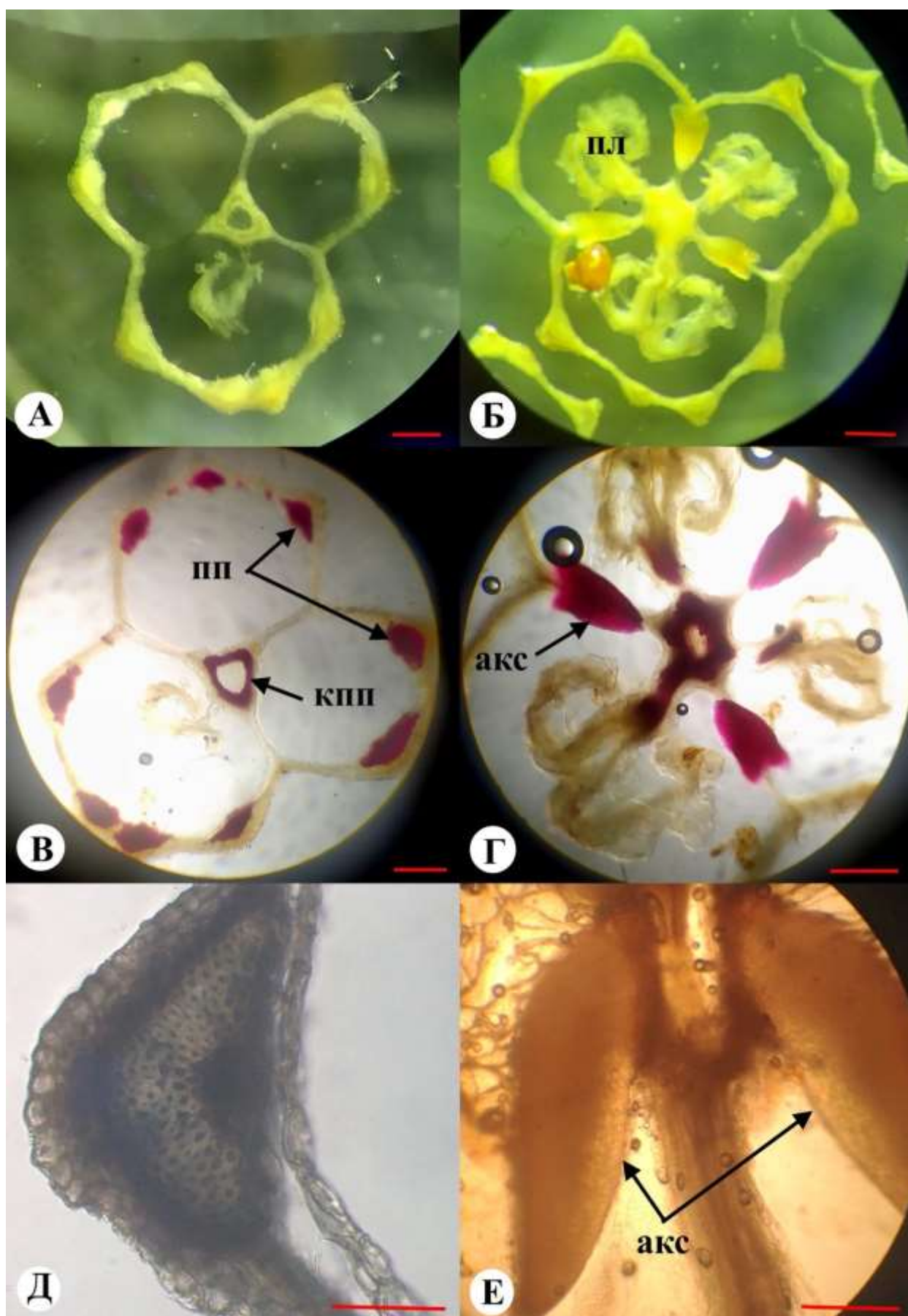


Рис. 3.51



←Рис. 3.51 Мікроморфологія та анатомія плоду *Campanula patula*: поперечний переріз плоду у верхній його частині (А), поперечний переріз плоду на рівні плацент (пл) (Б), реакція на здерев'яніння тканин з флороглюцином, поперечний переріз плоду у верхній його частині, помітні основні провідні пучки (пп) і кільцевий провідний пучок (кпп) (В), реакція на здерев'яніння тканин з флороглюцином, поперечний переріз плоду на рівні плацент та аксикорнів (акс) (Г), провідний пучок в стінці плоду (Д), аксикорни (акс) на поздовжньому перерізі (Е). Лінійка: 0,5 мм (А-Г, Е), 0,1 мм (Д)

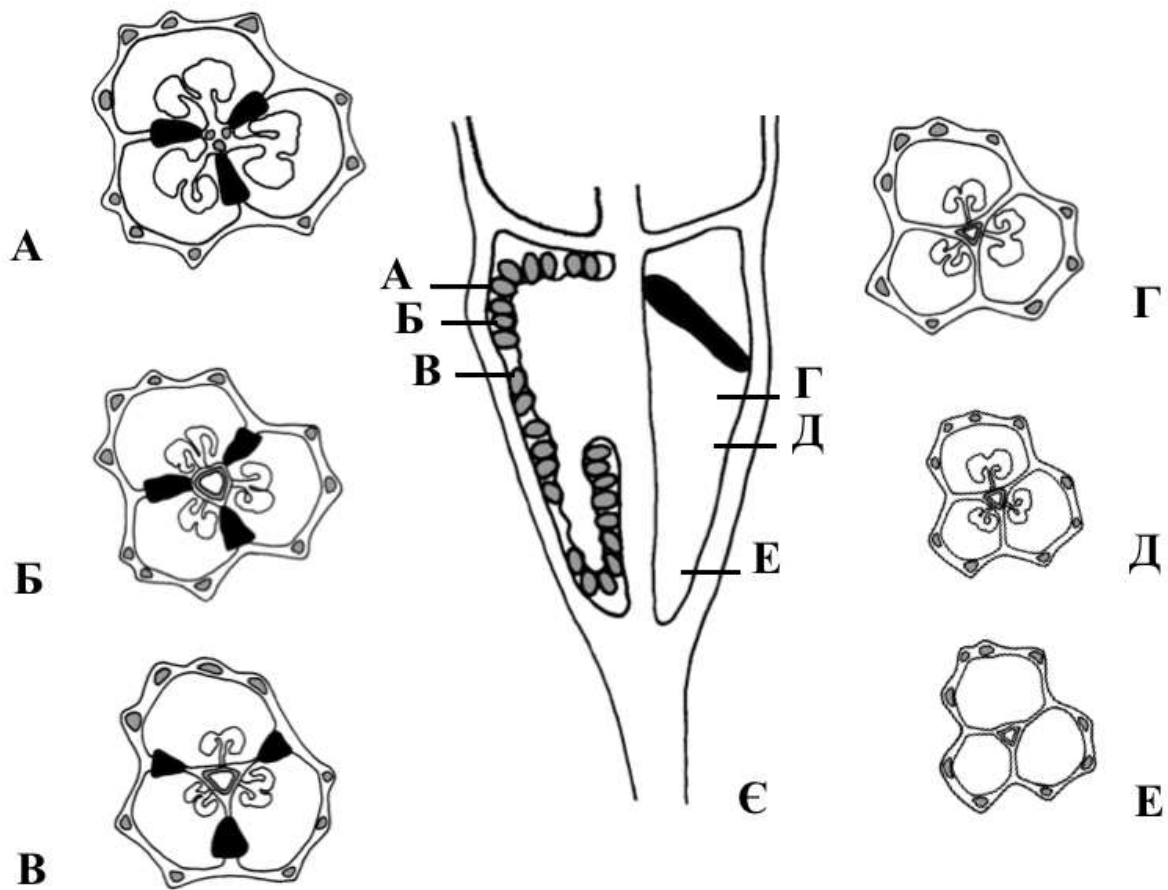


Рис. 3.52 Серія поперечних зрізів плоду *Campanula patula* на різних рівнях (А-Е) з провідними пучками; поздовжній зріз (Є), на якому зрізи А-Е відповідають поперечним зрізам; права частина Є зроблена в площині перегородки, ліва частина в площині гнізда. Здерев'янілий тяж позначено чорним



←Рис. 3.53 Екзоморфологія квітки і плоду *Phyteuma spicatum*, природна орієнтація плоду (А-Е): плоди щільно скупчені на осі (А), закритий плід, помітне невелике заглиблення (з) в міжпучкових ділянках (Б), формування невеликої щілини (щ) розкривання в нижній частині плоду (В), зовнішній вигляд дволопатевої плаценти (пл) (Г), поздовжній переріз плоду, помітний поздовжній аксикорн (акс) (Д), поздовжній переріз плоду, помітний аксикорн (акс), який від'єднався від перегородки (Е), поперечний переріз плоду у верхній його частині (Є), поперечний переріз плоду посередині висоти зав'язі, на рівні плацент (пл) (Ж), насінини (З). Лінійка: 5 мм (А), 1 мм (Б-З)

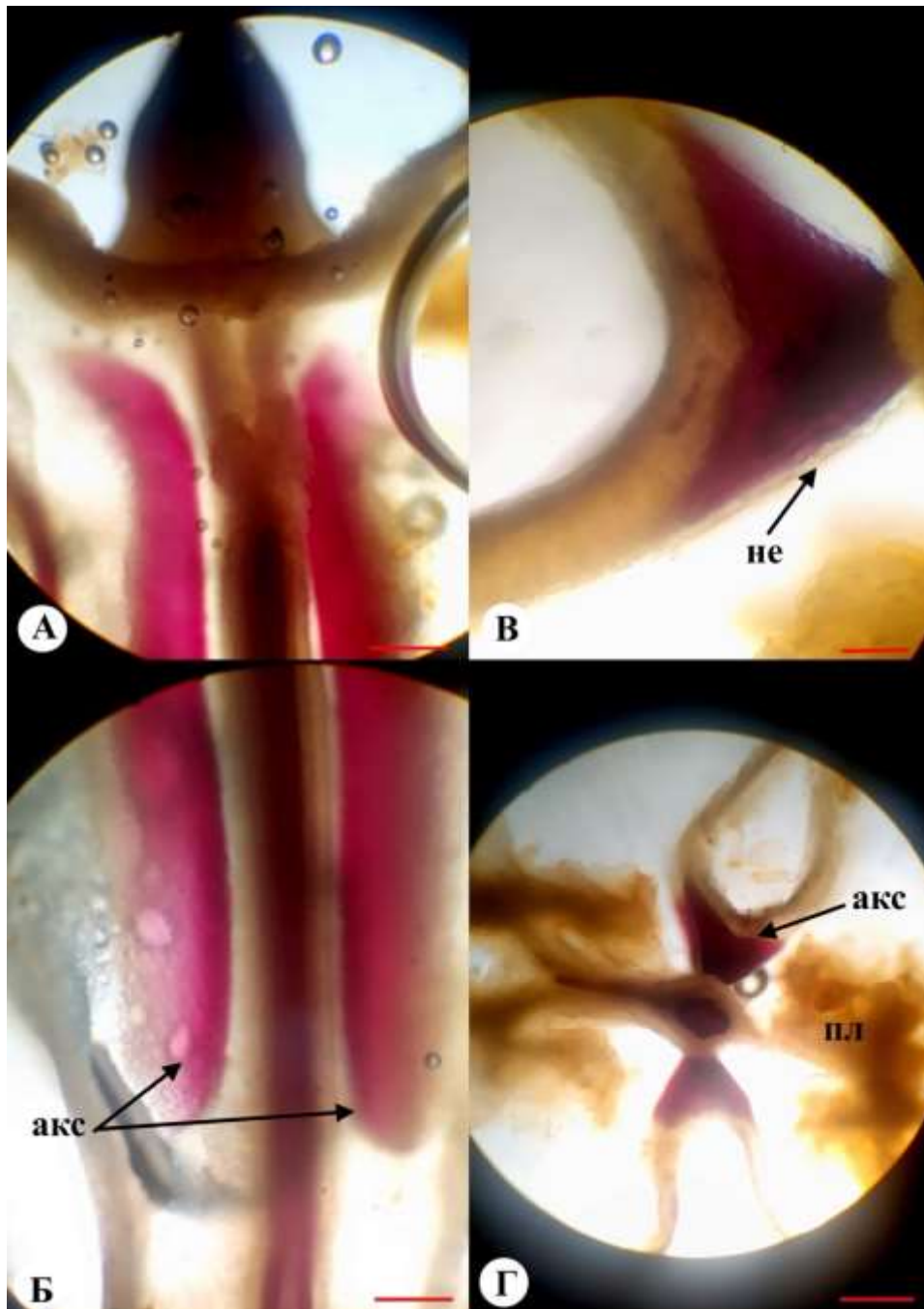


Рис. 3.54

←Рис. 3.54 Мікроморфологія та анатомія плоду *Phyteuma spicatum*, реакція на здерев'яніння тканин з флороглюцином: поздовжні перерізи плоду, помітні поздовжні аксикорни (акс) (А-Б); аксикорн на вкороченій перегородці, помітний нездерев'янілий ендокарпій (не) (В), поперечний переріз плоду в середній його частині, на рівні плацент (пл) та аксикорнів (акс) (Г). Лінійка: 0,5 мм (А, Б, Г), 0,2 мм (В)

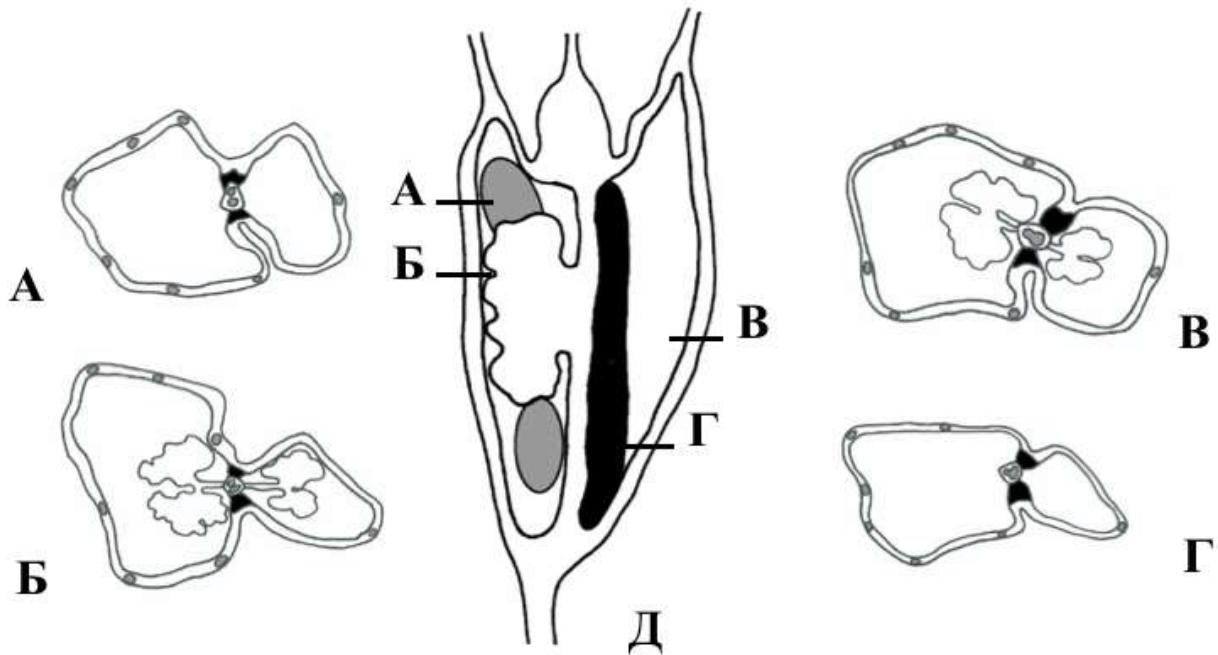


Рис. 3.55 Серія поперечних зрізів плоду *Phyteuma spicatum* на різних рівнях (А-Г) з провідними пучками; поздовжній зріз (Д), на якому зрізи А-Г відповідають поперечним зрізам; права частина Д зроблена в площині перегородки, ліва частина в площині гнізда. Здерев'янілий тяж позначено чорним



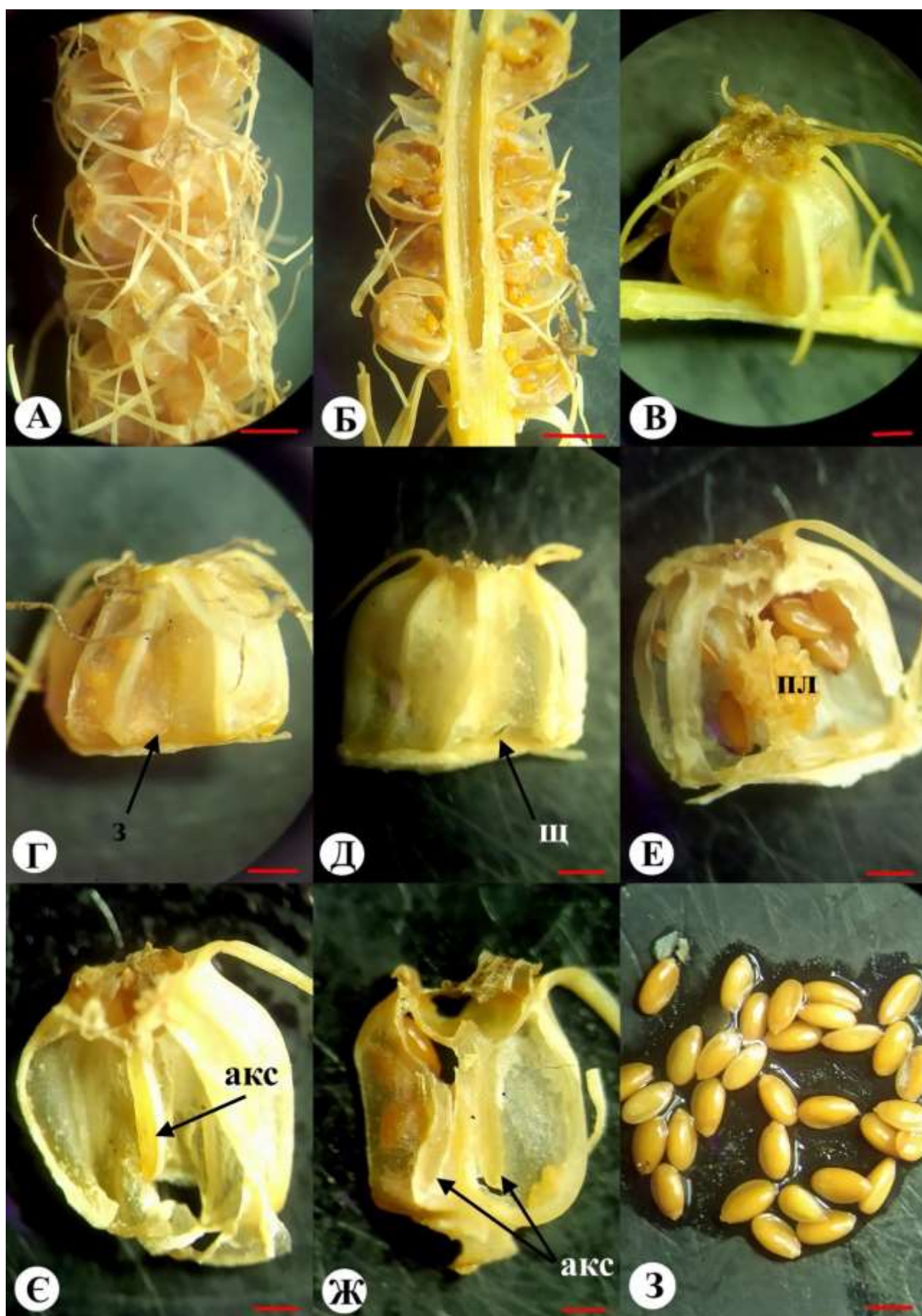


Рис. 3.56

←Рис. 3.56 Екзоморфологія квітки і плоду *Phyteuma tetramerum*, природна орієнтація плоду (А-Ж): плоди щільно скупчені на осі (А), поздовжній зріз осі з плодами (Б), плід на ранній стадії розвитку на осі (В), плід з помітним заглибленням (з) в міжпучкових ділянках оплодня (Г), початок розкривання плоду невеликою щілиною (щ) в нижній його частині (Д), внутрішня будова плоду, помітні невеликі плаценти (пл) (Е), поздовжній аксикорн (акс) в структурі плоду (Є), два поздовжні аксикорни (акс) в структурі плоду (Ж), насінини (З). Лінійка: 3 мм (А, Б), 1 мм (В-З)

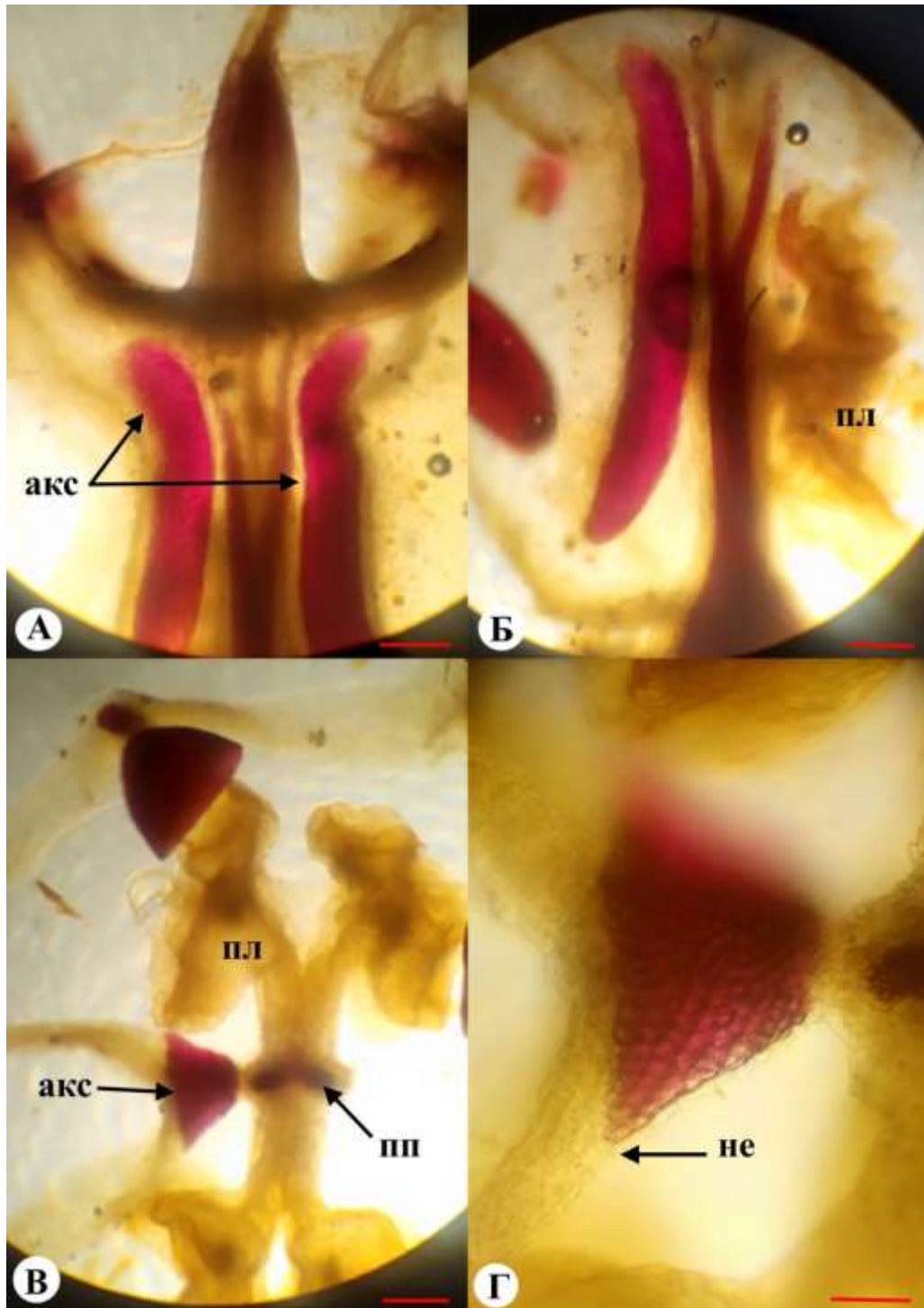


Рис. 3.57



←Рис. 3.57 Мікроморфологія та анатомія плоду *Phyteuma tetramerum*, реакція на здерев'яніння тканин з флороглюцином: аксикорни (акс) на поздовжньому зрізі (А), поздовжній зріз плоду, ліва частина в площині перегородки, права – в площині гнізда, з помітною плацентою (пл) (Б), поперечний переріз плоду у середній його частині, помітні роздвоєні плаценти (пл), аксикорн (акс) і провідні пучки (пп) в центральному циліндрі (В), аксикорн на поперечному зрізі, помітний нездерев'янілий ендокарпій (не) (Г). Лінійка: 0,5 мм (А-В), 0,2 мм (Г)

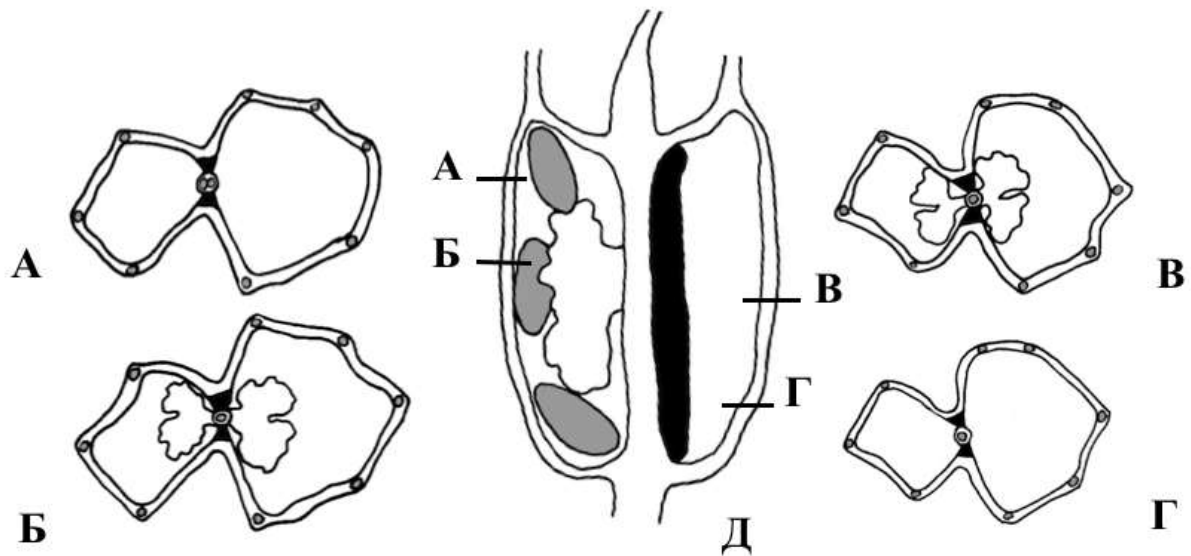


Рис. 3.58 Серія поперечних зрізів плоду *Phyteuma tetramerum* на різних рівнях (А-Г) з провідними пучками; поздовжній зріз (Д), на якому зрізи А-Г відповідають поперечним зрізам; права частина Д зроблена в площині перегородки, ліва частина в площині гнізда. Здерев'янілий тяж позначено чорним

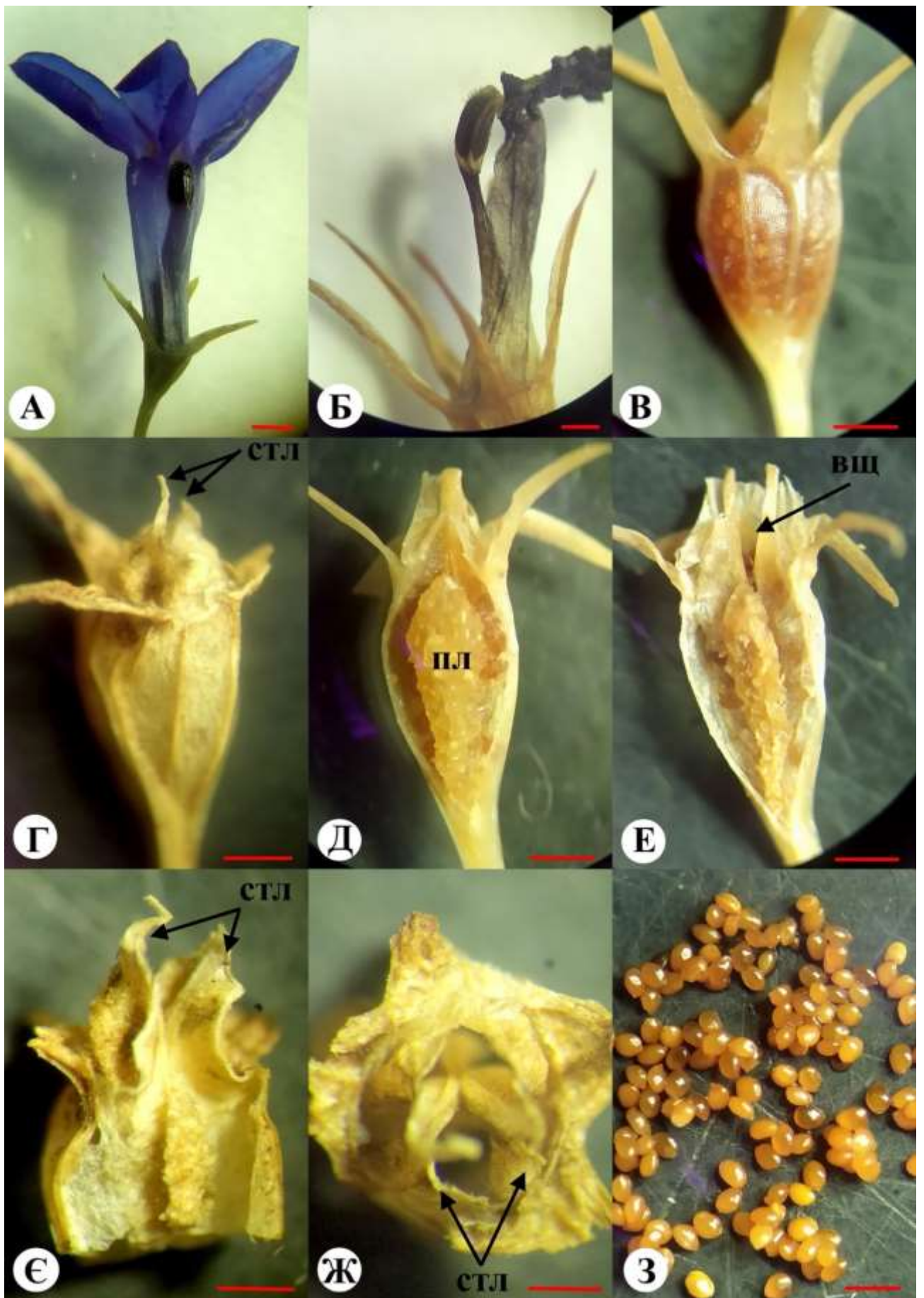


Рис. 3.59

←Рис. 3.59 Екзоморфологія квітки і плоду *L. erinus*, природна орієнтація квітки і плоду (А-Є): зовнішній вигляд квітки (А), сухий віночок та тичинкова трубка на ранній стадії формування плоду (Б), зовнішній вигляд молодого плоду, через тонкі стінки помітні насінні зачатки (В), сухий плід, відкритий стулками (стл) у надчашолистковій ділянці (Г), внутрішня будова плоду, помітні плаценти (пл) та вентральна щілина (вщ) розкривання (Д, Е), верхівка плоду з роз'єднаними стулками (стл) (Є), вигляд зверху, стл – стулка (Ж), насінини (З). Лінійка: 2 мм (А, В-Е), 1 мм (Б, Є-З)



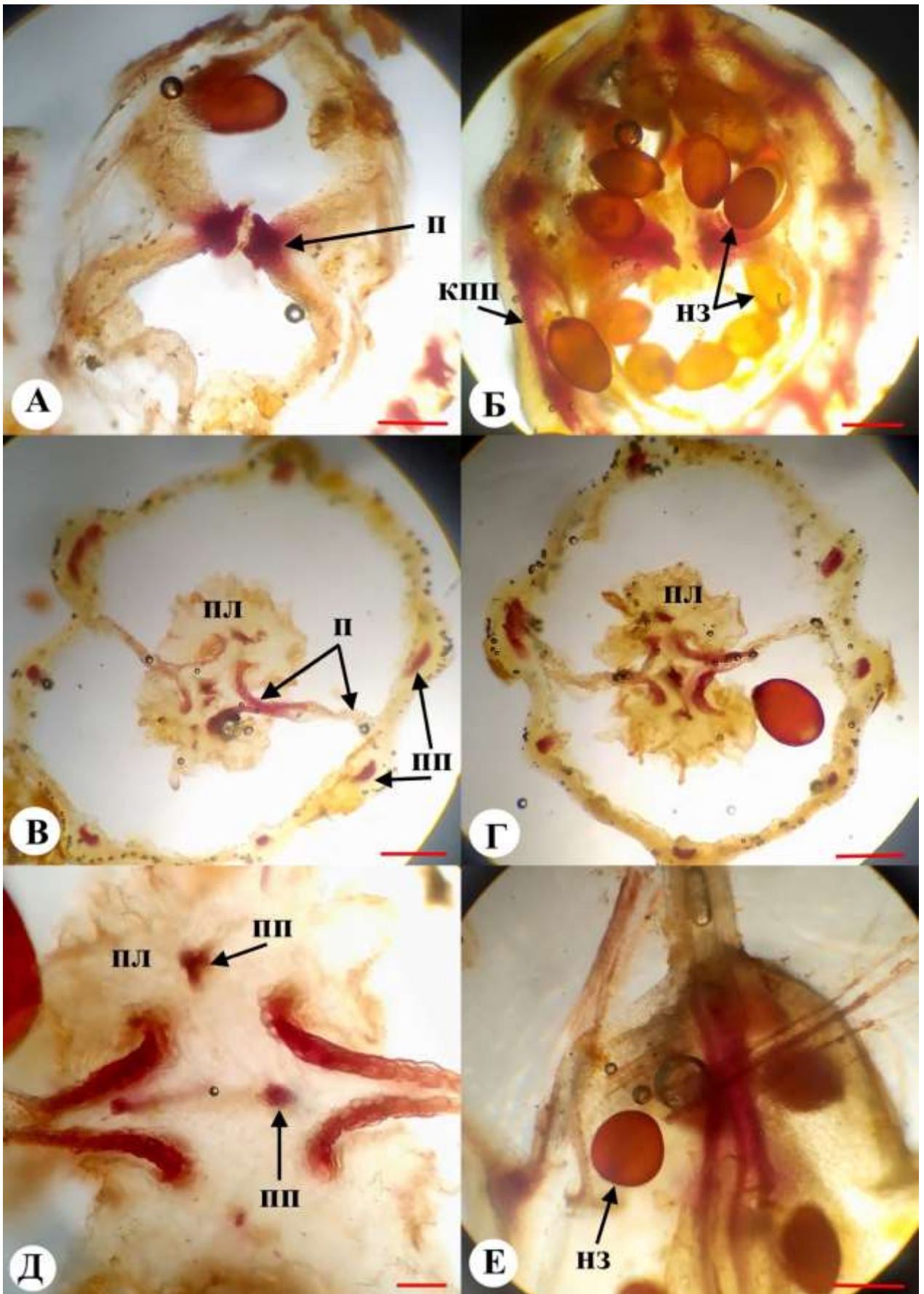


Рис. 3.60

←Рис. 3.60 Мікроморфологія та анатомія плоду *L. erinus*, реакція на здерев'яніння тканин з флороглюцином: поперечний переріз плоду у надчашолистковій ділянці, помітне здерев'яніння перегородки (п) (А), поперечний переріз плоду у ділянці приєднання чашолистків та віночка, кпп – кільцевий провідний пучок, нз – насінний зачаток (Б); поперечний переріз плоду у середній його частині, помітне здерев'яніння в місці перегородки (п), пл – плацента, пп – провідний пучок (В), поперечний переріз плоду при його основі, пл – плацента (Г), гачкоподібні здерев'янілі тяжі на поперечному перерізі з плацентами (пл), пп – провідний пучок (Д), поздовжній зріз плоду, нз – насінний зачаток (Е). Лінійка: 0,5 мм (А-Г, Е), 0,1 мм (Д)

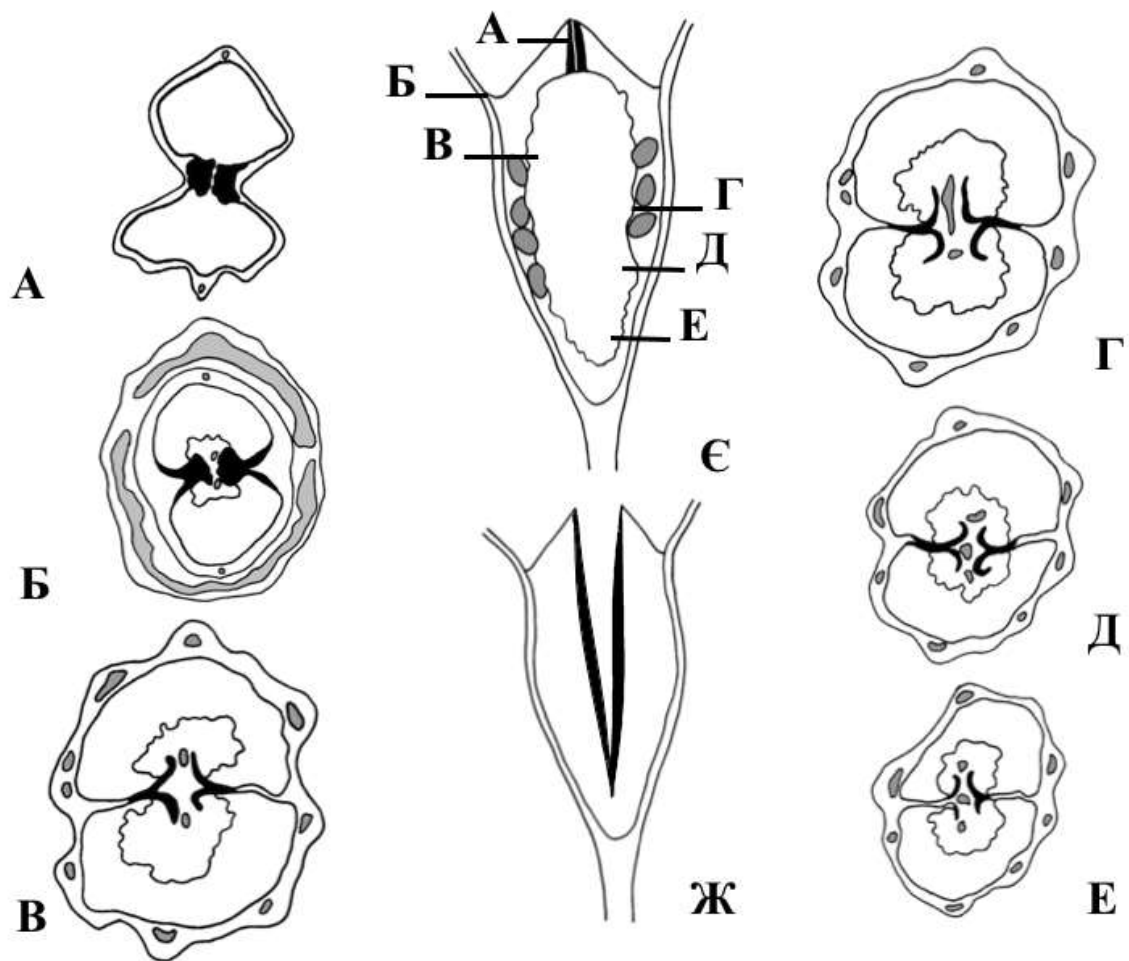


Рис. 3.61 Серія поперечних зрізів плоду *L. erinus* на різних рівнях (А-Е) з провідними пучками; поздовжні зрізи закритого (Є) і відкритого (Ж) плодів. На Є зрізи А-Е відповідають поперечним зрізам. Здерев'янілий тяж позначено чорним

**РОЗДІЛ 4.**  
**ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ РОЗВИТКУ ПЛОДІВ**  
**У РОДИНІ CAMPANULACEAE**

**4.1. Розвиток морфологічної структури гінцею**

**4.1.1. Структурний тип гінцею**

Морфологічна будова, типи та спосіб розкривання плодів надають важливу інформацію для систематики та філогенії різних таксонів. Тому вивчення морфогенезу та дисемінації плоду є актуальною проблемою багатьох сучасних досліджень (Souza et al., 2008; Бобров и др., 2009; Herrera et al., 2018; Khafagi et al., 2018; Souza et al., 2022).

Плід, як унікальна структура покритонасінних, та його характеристики є джерелом важливої інформації для систематики груп квіткових рослин. Частина ознак плоду закладається ще в гінцеї і тому роль у формуванні плоду належить саме цій структурі.

Недавня праця по морфології квітки представників родини *Convolvulariaceae* (Odintsova & Fishchuk, 2017) доводить актуальність такого дослідження, яке було проведено з метою ідентифікації ознак, які можуть впливати на розуміння еволюції квітки, а також ознак, які можуть бути важливими для запилення комахами чи самозапилення.

“Морфогенез плодів *Magnoliophyta*” (Бобров и др., 2009) – це перша праця, в якій найкраще подано морфогенез та еволюція плодів згідно з гістогенетичним підходом. Тут подано схему еволюції основних типів плодів, у відповідності до змін анатомічної структури оплодня. Ця робота доводить можливість використання карпології як джерела філогенетичної інформації. Проте, для вивчення морфогенезу плоду необхідним є вивчати всі його стадії. Оскільки, плід це, по суті, трансформований гінцей, тому, варто почати саме з його ознак.



Важливою ознакою гінецею є його тип. Різноманітність типів і підтипів гінецею залежить від кількості та розташування плодолистиків. Розрізняють монокарпний, апокарпний (вільні плодолистки) і ценокарпний (зрілі плодолистки) гінецей. Де ценокарпний гінецей може бути синкарпним (плодолистки зростаються латеральними поверхнями) або паракарпним (плодолистки зростаються краями), чи лізікарпним (те саме, тільки відрізняється центральною плацентацією).

Синкарпному гінецею було приділено значну увагу вчених (Волгин & Тихомиров, 1980), які на основі зміни онтогенезу синкарпного гінецею виокремили кілька структурних типів: синкарпний гінецей, який виникає за рахунок конгенітального зростання асцидіатних частин плодолистка (за Leinfellner, 1950) наявна синасцидіатна і асимплікатна або апокарпна зони), синкарпний гінецей з синасцидіатною, симплікатною і апокарпною зонами, синкарпний гінецей з симплікатною і асимплікатною зонами, синкарпний гінецей з синасцидіатною і симплікатною зонами, синкарпний гінецей лише з синасцидіатною зоною, синкарпний гінецей лише з симплікатною зоною (Волгин & Тихомиров, 1980). Для Однодольних, за концепцією вертикальних зон гінецею Leinfellner (1950), є необхідним звертати увагу на розташування септальних нектарників (Одинцова и др., 2014). А для Дводольних значну роль відіграє гемісимплікатна зона, значення якої не оцінено належним чином через те, що ця зона невелика (Leinfellner, 1950). Проте, Одинцова А. В. (2012) зазначає: “наявність або відсутність цієї зони (гемісимплікатної) є відображенням певного способу морфогенезу синкарпного гінецея і може виявитися важливою систематичною ознакою”.

Плід у більшості представників родини *Campanulaceae* – коробочка, яка є ценокарпним плодом, склеренхіма якого часто розташована в мезо- чи ендокарпії і забезпечує процес розкриття плоду. Також, в праці Leins (Leins & Erbar, 2010) ценокарпний плід характерний для представників роду *Campanula*.

А. Л. Тахтаджян (1964) для представників родини *Campanulaceae* зазначав спочатку псевдосинкарпний гінецей із несправжніми перегородками, а згодом ценокарпний (паракарпний) гінецей, який унаслідок зростання інтрузивних плацент стає вторинно-синкарпним (Тахтаджян, 1966, 1987). Із паракарпним типом гінецею

узгоджується парієтальна плацентація, за якої плаценти можуть бути вп'ячені всередину гнізд зав'язі та розрослі (Тахтаджян, 1964). Проте, за Р. Є. Левіною (1987), плацентація у представників родини *Samranulaceae* є центрально-кутовою. Це краще узгоджується з визначенням плоду в родині *Samranulaceae* як синкарпної коробочки за М. М. Каденом (1965), який у свою чергу, розрізняв синкарпний і паракарпний типи гінецею за А. Л. Тахтаджяном (1964). Протиріччя між визначенням гінецею (і, відповідно, плоду) у представників родини *Samranulaceae* як паракарпного або синкарпного знімається, якщо взяти до уваги закономірну й поширену комбінацію вертикальних зон гінецею (Leinfellner, 1950), за якої синкарпний в нижній частині гінецей (багатогніздний, із центрально-кутовою плацентацією) стає вище паракарпним (одногогніздним, із парієтальною плацентацією).

Встановлено, що концепція вертикальної зональності гінецею в карпології і морфогенетичне вивчення гінецею на стадіях цвітіння і плодоношення дозволяє краще розуміти еволюцію гінецею та використовувати ці дані в систематиці (Одинцова, 2013). Варто зазначити, що спеціальні дослідження вертикальної зональності гінецею для родини *Samranulaceae* не проводилися, що робить їх актуальними в цьому контексті.

А. В. Бобров і співавтори (Бобров и др., 2009) залучають плоди в родині *Samranulaceae* до фрагмокарпного морфогенетичного типу, який відповідає вторинно синкарпному типу за А. Л. Тахтаджяном (1966). Наприклад, для більшості представників родини наведено нижню паракарпну або фрагмокарпну коробочку, яка розкривається поздовжніми пороподібними щілинами (наприклад, представники роду *Ostrowskia*). Для рослин із роду *Merciera* вказано псевдомономерні однонасінні нерозкривні коробочки, які формуються із димерної неповністю двогніздної зав'язі. Псевдомономерний однонасінний нерозкривний нижній горіх, який виникає з нижньої тримерної коробочки, вказано для представників роду *Peracarpa* (Бобров и др., 2009). Також у представників родини трапляються напівнижні паракарпні або фрагмокарпні коробочки, які розкриваються апікальними локуліцидними стулками (роди *Codonopsis*, *Leptocodon*, *Platycodon*, *Wahlenbergia*) (Бобров и др., 2009). Для окремих представників роду *Codonopsis* вказано напівнижню або верхню зав'язі

(Lammers, 2007). Окремим представникам родини властиві верхні плоди: паракарпні та фрагмокарпні ягоди (роди *Campanuloea* (Бобров и др., 2009), *Cyclocodon* Griff. ex Hook. f. et Thoms. (Wang et al., 2014)) і верхні паракарпні та фрагмокарпні коробочки, які розкриваються локуліцидними апікальними стулками (роди *Cyananthus* (Тахтаджян, 1966; Lammers, 2007; Бобров и др., 2009), *Codonopsis*, *Wahlenbergia*, *Prismatocarpus* – (Бобров и др., 2009) – дані для останнього роду, ймовірно, помилкові). Перехідні стани від нижньої до майже верхньої зав'язі спостерігають у представників підродин *Nemacladoideae*, *Lobelioideae* та *Cyphioideae* (Lammers, 2007; Stevens, 2017). На прикладі *Downingia bacigalupii* Weiler (підродина *Lobelioideae*) підтверджується апендикулярне походження нижньої зав'язі, тобто обростання верхньої зав'язі зрослолистковою чашечкою і віночком (Karlan, 1967).

Гінецей, характерний для представників родини *Campanulaceae*, складається із 2-10, зазвичай 3 плодолистків (Lammers, 2007). Серед досліджених нами видів дзвоникових переважають 2-, 3-, 5-членний гінецей (табл. 4.4.1), відповідно ми виокремлюємо три типи гінецею для досліджених представників родини *Campanulaceae* у флорі України. П'ятичленний гінецей характерний для *Platycodon grandiflorus* (іноді у цього виду гінецей може бути 6-членним). Тричленний гінецей серед вивчених видів переважає і характерний для *Adenophora liliifolia*, *Asyneuma canescens*, *Campanula sibirica*, *C. alpina*, *C. latifolia*, *C. trachelium*, *C. rapunculoides*, *C. bononiensis*, *C. glomerata*, *C. rotundifolia*, *C. rapunculus*, *C. persicifolia*, *C. patula*. У кількох видів спостерігалась мінливість цієї ознаки – гінецей був 3- або 4-членним (*Adenophora liliifolia*, *Campanula alpina*, *C. patula*), або як у *Campanula persicifolia* – гінецей був 5-членним, таким чином, що зверху спостерігали три гнізда, а знизу п'ять. Двочленний гінецей характерний для *Jasione montana*, *Phyteuma spicatum*, *Ph. tetramerum*.

Гінецей, характерний для представників родини *Lobeliaceae*, описують як синкарпний, що складається із 2 плодолистків, іноді зав'язь одногніздна (що означає те, що гінецей паракарпний) (Lammers, 2007).

Три вивчені види (*Platycodon grandiflorus*, *Jasione montana*, і *Adenophora liliifolia*) відрізняються мерністю гінецею, положенням зав'язі і орієнтацією в

просторі. Пентамерний (або ізомерний в широкому сенсі) гінецей знайдений у *Platycodon grandiflorus*, наявний у кожній із триб підродини Campanuloideae (Lammers, 2007) і є предковою формою згідно з точки зору еволюційної морфології, в той час як олігомерний гінецей, складений із 2-3 карпел, вважається похідним станом. Димерний гінецей виникає в *Jasione montana*, де він відповідає загальному рівню редукції квіток в конденсованому псевдантії (Sales, et al., 2004; Lammers, 2007). Інші ознаки, пов'язані із цим зменшенням, включають невеликий розмір квіток і розсічений віночок. Тримерний гінецей *Adenophora liliifolia* типовий для споріднених із *Campanula* родів і всіх представників підродини Campanuloideae (Lammers, 2007).

У трьох видів (*Platycodon grandiflorus*, *Jasione montana*, і *Adenophora liliifolia*) (Andreychuk & Odintsova, 2021) ми виявили наступні дві вертикальні зони, присутні всередині зав'язі відповідно до даних Leinfellner (1950): синасцидіатна та симплікатна. У першій зоні був суцільний центральний циліндр і гнізда повністю розділені тонкими перегородками. А. Тахтаджян (Takhtajan, 2009) вважав, що родина Campanulaceae характеризується паракарпним гінецеєм з товстими, розширеними плацентами, що утворюють несправжні перегородки та псевдоосьову плацентацію. Таким чином, зав'язь поділяється на псевдогнізда, а одногніздний паракарпний гінецей веде до розвитку багатогніздного паракарпного гінецею.

Ми виявили наявність двох зон у всіх досліджених видів, які чітко діагностуються за наявністю епідермісів вентрального шва (в симплікатній зоні), це синасцидіатна зона і симплікатна зона, вентральний шов проходить приблизно в середній частині зав'язі у *Platycodon grandiflorus*, *Jasione montana*, у верхній частині зав'язі у *Adenophora liliifolia*, *Asyneuma canescens*, *Campanula sibirica*, *C. alpina*, *C. latifolia*, *C. rapunculoides*, *C. rapunculus*, *C. persicifolia*, *C. trachelium*, *C. bononiensis*, *C. glomerata*, *C. rotundifolia*, *C. patula*, *Phytoma spicatum*, *Ph. tetramerum*.

Оскільки мерність гінецею та вертикальна зональність (наявність синасцидіатної і симплікатної зон) не змінюються від цвітіння до плодоношення, то встановлений тип гінецею відповідає і морфогенетичному типу плоду. Ми визначаємо коробочку у досліджених видів як синкарпну в широкому розумінні, 2-5-гніздну, з синасцидіатною та симплікатною зонами у зав'язі.

#### 4.1.2. Плацентація і будова насінини

Для представників родини Campanulaceae характерна парієтальна плацентація, а плаценти можуть бути вп'ячені всередину гнізд зав'язі та розширені (Тахтаджян, 1964). За Р. Е. Левіною (1987) тип плацентації характерний для Дзвоникових – центрально-кутова. Обидва типи плацентації (центрально-кутова і парієтальна), а також базальна (*Unigenes* E. Wimm.) й апікальна (*Rhigiophyllum* Hochst.), наведені для різних представників родини (Lammers, 2007).

Для представників підродини Lobelioideae з двогніздною зав'яззю вказано центрально-кутову плацентацією, з одногніздною – парієтальну плацентацію (Жинкина, 2010).

Розміщення плацент у більшості досліджених нами видів (рис. 4.4.1) локалізовано в середній частині зав'язі або дещо вище середини її висоти – *Platycodon grandiflorus*, *Adenophora liliifolia*, *Campanula latifolia*, *C. rotundifolia*, *Phyteuma spicatum*, *Ph. tetramerum*. Також сюди належать *Asyneuma canescens*, *Campanula trachelium*, *C. rapunculoides*, *C. bononiensis*, *C. rapunculus*, *C. persicifolia*. В *Campanula patula* плаценти кріпляться трохи вище середини висоти зав'язі, а в *Jasione montana* плаценти розміщуються трохи нижче середини висоти зав'язі. Плаценти розміщені у верхній третині зав'язі у *Campanula sibirica*, *C. alpina*, *C. glomerata* (секція *Medium*). У *Lobelia erinus* плаценти прикріплюються вздовж всієї центральної колонки.

За формою плацент ми виокремлюємо два типи плацентації:

- 1) лопаті плацент невиражені або трохи розширені – *Platycodon grandiflorus*, *Jasione montana*, *Adenophora liliifolia*, *Asyneuma canescens*, *Campanula sibirica*, *C. alpina*, *C. latifolia*, *C. trachelium*, *C. rapunculoides*, *C. bononiensis*, *C. glomerata*, *C. rotundifolia*, *Phyteuma spicatum*, *Ph. tetramerum*;
- 2) лопаті плацент сильно розширені у вертикальному і горизонтальному напрямках – *Campanula rapunculus*, *C. persicifolia*, *C. patula*, *Lobelia erinus*.

Збільшення розмірів лопатей плацент, які відгинаються вгору і вниз (представники секції *Rapunculus*) від невеликого місця кріплення до стінки зав'язі, може свідчити про вторинне збільшення числа насінних зачатків.

Серед досліджених видів паріетальні плаценти (які розташовуються в симплікатній зоні) характерні для *Adenophora liliifolia*. Плаценти у *Platycodon grandiflorus* – центрально-кутові внизу і паріетальні зверху, тоді як сферична плацента у *Jasione montana* має центрально-кутове походження, так як і плацента в *Lobelia erinus*. Гінецеї, в яких плацента в синкарпному гінецеї знизу центрально-кутова, а зверху паріетальна, зустрічаються широко у покритонасінних і характеризуються частим поєднанням синасцидіальної та симплікатної зон в зав'язі (Шамров, 2012; Leins & Erbar, 2010; Takhtajan, 2009). Також спостерігаємо поєднання паріетальної і центрально-кутової плацентації у *Asyneuma canescens*, *Campanula rapunculoides*, *C. rapunculus*, *C. persicifolia*. Для більшості досліджених представників роду *Campanula* (*C. sibirica*, *C. alpina*, *C. latifolia*, *C. trachelium*, *C. bononiensis*, *C. glomerata*, *C. rotundifolia*, *C. patula*) та *Phyteuma* (*Ph. spicatum*, *Ph. tetramerum*) характерна лише центрально-кутова плацентація.

Плаценти у *Platycodon grandiflorus* та *Jasione montana* розміщені на межі синасцидіатної та симплікатної зон, що видно з базальних закінчень вентральних щілин під час розкривання плодів. В синасцидіатній зоні не було вентральних швів плодолистиків і щілини розкривання були завершені тут (Andreychuk & Odintsova, 2021).

Дані про особливості плацентації мають визначальне значення для таксономії. Так, дослідження плацентації в родині Lecythydaceae (Mori et al., 2015) показало, що в роді *Eschweilera*, який містить три класи, можна виокремити *Eschweilera tetrapetala*-класу лише через наявність більше ніж одного ряду насінних зачатків в кожному гнізді зав'язі при осьовій плацентації (Mori et al., 2015).

Ознаки насінин є не менш важливими і також використовуються в таксономічних дослідженнях. Таке дослідження було проведено на прикладі насінин роду *Iris*, де було детально вивчено ультраструктуру, а такі ознаки як форма насінин, наявність крила, розмір насінин і рельєф були взяті для створення ключа для визначення видів (Futorna et al., 2018).

Плід коробочка характеризується найбільшою різноманітністю насінин, оскільки цей тип плоду трапляється серед представників багатьох родин, родів і видів.



Насінини коробчастих плодів відрізняються за розмірами, формою, структурою поверхні, яка може мати різного роду придатки для поширення насінин (Артюшенко, 1990). Залежно від кількості насінин коробочка може бути багатонасінна, малонасінна, двонасінна чи однонасінна (Артюшенко & Федоров, 1986). У представників родини *Campanulaceae* зав'язь зазвичай з багатьма насінними зачатками в кожному гнізді, лише у *Merciera* зав'язь одногніздна або неповністю 2-гніздна з 4 базальними насінними зачатками (Lammers, 2007; Бобров и др., 2009). Насінини численні, зазвичай дрібні. Насінини округлі, овальні або видовжені, іноді човникоподібні (*Heterocodon*), серцеподібно-вигнуті, з вузькими кінцями (*Peracarpa*, *Hyssaria*). Вузькоокруглені насінини характерні для представників роду *Asyneuma* (Alçitère, 2008), а однобічно широкоокруглені – *Symphandra*. Насінини зазвичай безкрилі, рідше (*Codonopsis*, *Campanula*) по краю з крилом або з невеликим потовщенням в ділянці рубчика. Поверхня гладенька, блискуча, матова або точкова, дрібно-горбкувата або з сітчастою чи смугастою скульптурою, від світло-коричневого до темно-коричневого кольору (Yoo & Lee, 1995). Рубчик слабо виражений (Жинкина, 2010). Досліджено, що насінини і ендосперм у представників родини багаті на білки і жири (Коробова & Жинкина, 1987).

У представників підроду *Lobelioideae* – зав'язь зазвичай з багатьма насінними зачатками. Насінини численні, від дрібних до пилеподібних, зазвичай еліпсоїдні і латерально трохи стиснуті, рідше видовжені, округлі, лінзоподібні, 3-гранні або неправильно 4-гранні, веретеноподібні, рідше стиснуті або крилаті, часто коричневі, рідше темно-коричневі або світлі до блідо-жовтих. Поверхня насінин рівна або з поперечними хвилястими зморшками або бородавками, або гладенька і блискуча, дрібноямчаста, тонкостінна, з папілами, рідше шорстка. Рубчик майже непомітний (Жинкина, 2010).

В межах роду *Campanula* види відрізняються за умовами, які необхідні для проростання насінин. Встановлено, що важливою умовою проростання насінин є освітлення, оскільки насінини є світлочутливими. Так, наприклад, при стабільному освітленні добре проростають насінини у *C. persicifolia* і *C. latifolia*, а насінини *C. trachelium* і *C. cervicaria* можуть проростати навіть в темноті. Пророщування насінин

*C. latifolia* в лабораторних умовах не є дуже ефективним, але може змінитись, якщо застосовувати експрес-методи з використанням гіберелової кислоти і прирощування при освітленні. Для *C. persicifolia* і *C. trachelium* також є ефективним зберігання насінин протягом довгого часу у рідкому азоті (Викторов, 1997; Викторов, 2000; Комир & Алехин, 2011).

Такі морфологічні ознаки насінин, як розміри, форма і ультраструктура поверхні в межах роду *Campanula* активно вивчалися у зв'язку з систематикою роду (Дремлюга & Футорна, 2017), і деякі з досліджених ознак виявились діагностичними на рівні підсекцій (розміри і ультраструктура поверхні) або рядів (форма і ультраструктура поверхні).

V. Vojňanský & A. Fargašová (2007) у своїй роботі навели детальну морфологічну характеристику насінин представників родини Campanulaceae. Більшість з представників цієї родини мають еліпсоїні (*Platycodon grandiflorus*, *Jasione montana*, *Adenophora liliifolia*, *Asyneuma canescens*, *Campanula rapunculoides*, *C. rotundifolia*, *C. patula*, *Lobelia erinus*) за формою насінини, а насінини *Campanula sibirica*, *C. latifolia*, *Phyteuma spicatum* і *Ph. tetramerum* можуть бути оберненояйцеподібні або еліпсоїдні, насінини *C. alpina* бувають яйцевидні, еліпсоїдні або неправильні, насінини *C. trachelium* мають від яйцевидної до еліпсоїдної форму, насінини *C. bononiensis* бувають оберненояйцеподібні, еліпсоїдної або неправильної форми, насінини *C. glomerata* довгасто-еліпсоподібної або неправильної форми, насінини *Campanula rapunculus* – подовжені або широкоеліпсоподібні, також широкоеліпсоподібні насінини в *C. persicifolia*. Зазвичай насінини злегка стиснуті, часто є крилатими (*Platycodon grandiflorus*, *Adenophora liliifolia*, *Campanula sibirica*, *C. alpina*, *C. latifolia*, *C. trachelium*, *C. rapunculoides*, *C. bononiensis*, *C. patula*, *Phyteuma spicatum*, *Ph. tetramerum*), поверхня гладенька або з поздовжніми борознами (*Jasione montana*, *Adenophora liliifolia*, *Campanula sibirica*, *C. alpina*, *C. latifolia*, *C. trachelium*, *C. rapunculoides*, *C. bononiensis*, *C. glomerata*, *C. rotundifolia*, *Phyteuma spicatum*, *Ph. tetramerum*) та мають коричневе забарвлення (Vojňanský & Fargašová, 2007). Таким чином, морфологія насінин гомогенна і немає достатньо диференціальних ознак.

C. N. Cupido, W. M. M. Eddie and L. R. Tiedt (2011) дослідили морфологію насінної шкірки 50-ти південноафриканських видів *Campanulaceae* з метою використання даних для діагностики родів чи для підтримки клад. Вчені, C. N. Cupido та інші, з'ясували, що насінини з певними ознаками оболонки трапляються у всіх основних кладах *Wahlenbergioids*, насінини з іншими ознаками переважають в деревних багаторічних видів, інші насінини трапляються у видів із певним типом екоотопу. Проте було зроблено висновок, що морфологія насінної шкірки південноафриканських *Wahlenbergioids* має обмежене використання як діагностична ознака для опису родів або як синапоморфія для підтримки клад (Cupido et al., 2011).

Морфологія насінин вивчена для таксонів секції *Quinqueloculares* роду *Campanula*, з яких деякі є ендемічними для Греції (Liveri et al., 2020b). Розмір, форма і колір насінин не суттєво відрізняються у видів, але відмінними є особливості оболонки насінин, яка у 70% досліджених таксонів Греції має вузькосмугастий візерунок. Загалом, вчені стверджують, що морфологічні особливості насінної шкірки можуть бути важливими мікроморфологічними ознаками в систематиці і таксономії видів (Shetler & Morin, 1986; Liveri et al., 2020b).

Специфічною і високо адаптивною ознакою дзвоникових до запилення і захисту насінних зачатків є наявність в представників деяких родів (деякі *Campanula*, *Jasione*, *Phyteuma*, *Edraianthus*) квіток, розташованих в цимозних, рацемозних або колосоподібних суцвіттях (Eddie et al., 2003; Aleksić et al., 2018). Такі типи суцвіть характеризуються скупченими або дуже зближеними квітками, які дуже часто є сидячими і з приквітками, а це забезпечує, в першу чергу, запилення, а в подальшому максимальний захист насінних зачатків і ефективну дисемінацію.

Вивчені нами види ми поділили два типи плодів за кількістю насінин (табл. 4.4.1). *I mun* – плоди з великою кількістю дрібних насінин, в середньому від 102 до 375: *Platycodon grandiflorus*, *Adenophora liliifolia*, *Campanula sibirica*, *C. alpina*, *C. latifolia*, *C. trachelium*, *C. rapunculoides*, *C. bononiensis*, *C. rotundifolia*, *C. rapunculus*, *C. persicifolia*, *C. patula*, *Lobelia erinus*. *II mun* – плоди з меншою кількістю насінин, менше 100 (в середньому від 5 до 54): *Jasione montana*, *Asyneuma canescens*, *Campanula glomerata*, *Phyteuma spicatum*, *Ph. tetramerum*.

У другій групі є представники триби *Wahlenbergieae* та триби *Campanuleae* з найбільш конденсованими суцвіттями і дрібними квітками. *Jasione montana*, *Asyneuma canescens*, *Phyteuma spicatum* та *Ph. tetramerum* мають сильно розсічені лінійні лопаті віночка, що також пов'язано з загальною редукцією квіток. Квітки *Jasione montana* – найдрібніші серед досліджених, отже, можемо розглядати зменшення числа насінин.

У всіх досліджених видів не спостерігались недорозвинуті (абортовані) насінини в зав'язі, тобто припускаємо, що кількість насінин наближена до кількості насінних зачатків в зав'язі.

Отже, досліджені плоди представників родини *Campanulaceae* характеризуються синкарпним типом гінецею з різним типом плацентації (центральна-кутова, парієтальна, комбінована) і більшість з них є багатонасінними (насінин більше 100 штук).

#### 4.1.3. Пост-антетичні морфологічні зміни плоду

Значна увага при карпологічних дослідженнях повинна приділятися тим змінам, які відбуваються під час формування плоду (Одінцова, 2023). За А. В. Одінцовою (2023) це може бути зміна положення плоду у просторі, опадання частин оцвіттини, тичинок, стовпчика, зміна розмірів і пропорцій зав'язі, кольору, консистенції, розшарування оплодня.

Важливою ознакою гінецею є положення зав'язі: коробочка у представників родини *Campanulaceae* може формуватись із верхньої, напівнижньої чи нижньої зав'язі. Положення зав'язі у родині за Н. Н. Каденом (1965) може бути нижнім або напівнижнім. За А. Л. Тахтаджяном (1966) для родини *Campanulaceae* характерна нижня зав'язь, а також іноді може бути напівнижня (рід *Wahlenbergia*), або верхня (рід *Cyananthus*). Р. Е. Левина у своїй роботі (1987) наводить для представників родини *Campanulaceae*, які поширені у тропічній та субтропічній флорі, наявність плоду ягода з нижньою зав'яззю (рід *Canarina*).

За Т. G. Lammers (2007), у родині *Campanulaceae* є рід, представники якого мають плід з верхньою зав'яззю (*Cyananthus* – єдиний рід підродини *Campanuloideae* з такою ознакою). У деяких представників цієї підродини є інші варіанти типу зав'язі: *Codonopsis* – зав'язь іноді лише напівнижня (Wang et al. (2014) вказали для цього роду нижню коробочку або ягоду), *Wahlenbergia* – зав'язь рідко верхня, *Triodanis* – зав'язь нижня, а для роду *Cyclocodon* вказана верхня ягода. Підродина *Nemacladoideae* характеризується напівнижньою зав'яззю (рідко зав'язь майже верхня). Родам *Pseudonemacladus*, *Nemacladus*, *Parishella* характерна напівнижня зав'язь. Підродина *Lobelioideae* – нижня зав'язь (рідко майже верхня зав'язь – *Lobelia*). *Unigenes*, *Diastatea* – зав'язь майже верхня. Підродина *Cyphocarpoideae* – зав'язь нижня. Підродина *Cyphioideae* – зав'язь нижня (рідко майже верхня) (Lammers, 2007).

Р. F. Yeо (1993) зазначає як один із основних діагнозів для представників триби *Platycodoneae* нижню зав'язь.

В трибі *Cyanantheae*, напівнижні плоди сформовані у *Campanumoea* Blume, *Codonopsis* Wall., *Cyananthus* Wall., і *Cyclocodon* Griff. ex Hook. f. et Thoms. (Wilde & Duyfjes, 2012). В трибі *Wahlenbergieae*, вони характерні для *Wahlenbergia* Schrad. ex Roth (Lammers, 2007). Нижня зав'язь загалом вважається похідною ознакою, однак були виявлені окремі випадки переходу від нижньої зав'язі в напівнижню чи верхню (Rudall, 2002; Soltis & Hufford, 2002; Basso-Alves et al., 2017). У зв'язку з цим різні варіанти положення зав'язі у підродині *Campanuloideae* вимагають перегляду і пояснення.

У досліджених нами видів зав'язь переважно нижня (табл. 4.4.2). Лише у *Platycodon grandiflorus*, *Campanula sibirica* зав'язь напівнижня, а у *C. alpina* зав'язь майже верхня.

Для представників родини *Lobeliaceae* вказано зав'язь нижню, рідше напівнижню або верхню (Жинкина, 2010; Каден, 1971). Так, за нашими даними, у *Lobelia erinus* – зав'язь напівнижня (табл. 4.4.2).

В результаті вивчення морфогенезу плоду виявили ще одну ознаку, яка змінюється в пост-антетичному періоді – опуклення даху зав'язі. Такий процес

означає онтогенетичний перехід від нижньої зав'язі до напівнижньої. Дах зав'язі опуклюється у *Platycodon grandiflorus*, *Campanula sibirica*, *C. alpina*, *Lobelia erinus*.

Важливою функцією плодів є дисемінація, яка може відбуватись за допомогою різних агентів або без них. Опадання насінин з плоду залежить від гістологічних механізмів в оплодні, які спрацьовують внаслідок висихання плоду (Левина, 1981). За літературними даними встановлено, що представники родини *Campanulaceae* з коробчастими плодами є балістами, зокрема, деякі є балістоанемохорами і балістозоохорами, іноді епізоохорами чи анемохорами (представники родини з території Гірського Криму) (Левина 1957; Писковацкова, 1980; Pijl, 1982; Девятов & Тимонин, 2014; Мирошниченко & Шевченко, 2014; Мирошниченко, 2019). Представники роду *Campanula* належать до типу гвоздичних, для якого характерні карпотропічні вигини квітконіжок. За даними Р. Е. Левиної (1957) вказано, що балісти – це рослини, для яких характерні пристосування, які унеможливають самостійне висипання насінних зачатків, їх розсіювання можливе лише під час розгойдування пружних стебел, квітконосів і квітконіжок. Найчастішим агентом запилення балістів є вітер, сільськогосподарський транспорт та обладнання, дрібні тварини. Виділяють чотири категорії балістів (типи гвоздичних, губоцвітих, складноцвітих, зонтичних), які мають свої пристосування до розвіювання насінин. До типу гвоздичних належать рослини, які мають багатонасінні плоди, розкривні коробочки, листянки або боби, які до моменту обнасінення займають вертикальне положення і розкривається у верхній частині одним чи кількома отворами. Типовими представниками цього типу є рослини з родини *Caryophyllaceae* (*Arenaria stenophylla* Ledeb., *Melandrium album* Mill., *Dianthus polymorphus* M. Bieb.), а також представники з родин *Primulaceae*, *Lamiaceae*, *Solanaceae*, *Liliaceae*. Сюди ж відносять рід *Papaver* L., *Hyoscyamus* L., *Pyrola* L., *Campanula*. У видів роду *Campanula*: *C. rapunculoides*, *C. latifolia* та інших, з пониклими коробочками спостерігається розкривання плоду невеликими отворами, розташованими при основі плодів (Левина, 1957).

В роботах Н. Н. Мірошниченко (Шевченко & Мірошниченко, 2013; Мірошниченко, 2014; Мірошниченко, 2019) було представлено аналіз етапів репродуктивної біології трьох видів роду *Campanula* (*Campanula sibirica* L.,



*Campanula taurica* Juz. та *Campanula talievii* Juz.) з території Гірського Криму й описано важливість для процесу дисемінації особливих пристосувань плодів: аксикорнів, жорстких волосків і гачкоподібних структур із зів'ялого віночка. Ці структури забезпечують епізоохорне поширення насінин.

Ми виявили, що орієнтація квітки в просторі не змінюється в процесі формування плоду у більшості досліджених видів. Прямостоячими є квітки і плоди у *Platycodon grandiflorus*, *Jasione montana*, *Asyneuma canescens*, *Campanula rapunculus*, *C. persicifolia*, *C. patula*, *Lobelia erinus*. Пониклими є квітки і плоди у *Adenophora liliifolia*, *Campanula sibirica*, *C. alpina*, *C. latifolia*, *C. trachelium*, *C. rapunculoides*, *C. bononiensis*, *C. rotundifolia*.

У видів з щільними суцвіттями: *Jasione montana*, *Campanula glomerata*, *Phyteuma spicatum*, *Ph. tetramerum*, орієнтація квіток залежить від її положення у суцвітті і може бути від прямостоячої до горизонтальної і косо вниз напрямленої.

Під час цвітіння *Adenophora liliifolia* змінюється напрям чашолистків, а саме, чашолистки до цвітіння направлені донизу, під час цвітіння направлені вгору, а після цвітіння знову донизу (Рис. 3.7).

Ми спостерігали, що під час розвитку плоду збільшуються розміри зав'язі, але її пропорції залишаються приблизно рівними. Збільшується діаметр зав'язі і це дозволяє припустити рівномірний ріст всіх частин зав'язі.

В процесі формування плоду мають значення частини квітки, які залишаються при плодах або опадають. Віночок і тичинки опадають у всіх видів, так само як і стовпчик. Чашолистки опадають не у всіх досліджених представників дзвоникових флори України. Ми виокремили два типи плодів: *I mun* – плоди, чашолистки в яких опадають на стадії сухого плоду: у *Platycodon grandiflorus*, *Adenophora liliifolia*, *Asyneuma canescens*. До *II muni* належать плоди, чашолистки в яких не опадають взагалі – решта досліджених видів.

Для деяких дзвоникових, особливо ендемів, життєво важливим є наявність запилювачів, результат роботи яких матиме вплив на продуктивність виду і подальше його існування в природі (Schlindwein et al., 2005; Walsh et al., 2019).

Деякі запилювачі можуть нести шкоду плодам. В літературі є інформація про знахідки комах-галоутворювачів з родини Curculionidae (Coleoptera) (довгоносики) у квітках представників роду *Campanula*. Зокрема, за даними Mani (1964), на *Campanula rapunculoides* в Європі може траплятись вид *Miarus campanulae*, який викликає збільшення розмірів та деформацію зав'язі квіток. Також є дані, що рослиною-господарем для долгоносиків можуть бути особини *Jasione montana* і *Campanula patula* (Szwaj et al., 2018).

У східному Чорноморському регіоні Туреччини було проведено дослідження, в якому виявили три нові асоціації долгоносиків: *Miarus ajugae* (Herbst, 1795) з *Campanula lactiflora* Vieb., *Cleopomiarus distinctus* (Boheman, 1845) з *Campanula alliariaefolia* Willd. і *Campanula rapunculoides* L., і *Cleopomiarus caucasicus* Caldara and Legalov, 2016 з *Campanula trachelium* L., які здатні відкладати яйця в зав'язі квіток, а личинки харчуються насінними зачатками (Gültekin et al., 2021).

Ймовірно, знайдені нами особини комах всередині плодів можуть виявитись тими, що вказуються за літературними даними.

У нашому матеріалі траплялись плоди двох видів роду *Campanula* уражені комахами (рис. 4.1.3.1, В). Розміри плодів *Campanula rapunculoides* коливались в межах: завдовжки 6 мм – 1,6 см, в діаметрі 5 мм – 1,7 см, місце збору матеріалу – с. Колочава (Міжгірський район Закарпатської області) і Касова гора (Галицький НПП, Галицький район Івано-Франківської області, трохи нижче від площадки). Уражені плоди *Campanula rapunculoides* були значно збільшені в розмірах, деякі плоди були більш витягнуті у висоту, а деякі – округлі або опуклі в обрисах (рис. 4.1.3.1, Г-Е).

Розміри плодів *Campanula bononiensis*: завдовжки 5 мм – 7 мм, в діаметрі 5 мм – 9 мм, місце збору матеріалу – Касова гора (Галицький НПП, Галицький район Івано-Франківської області, трохи нижче від площадки). Зовнішній вигляд уражених плодів *Campanula bononiensis* майже не відрізнявся від звичайних, деякі плоди були більш округлі в обрисах (рис. 4.1.3.1). Внутрішню будову таких плодів не вивчали через те, що комахи, які оселились в плодах, харчувались насінними зачатками і м'якими тканинами (рис. 4.1.3.1, Б), пошкоджуючи їх.

Таким чином, плоди досліджених представників родини Campanulaceae в постантетичному періоді зазнають незначних змін, наприклад, опуклюється дах зав'язі (*Platycodon grandiflorus*, *Campanula sibirica*, *C. alpina*, *Lobelia erinus*), також може змінюватись напрям чашолистків (*Adenophora liliifolia*), а також збільшуються розміри зав'язі.

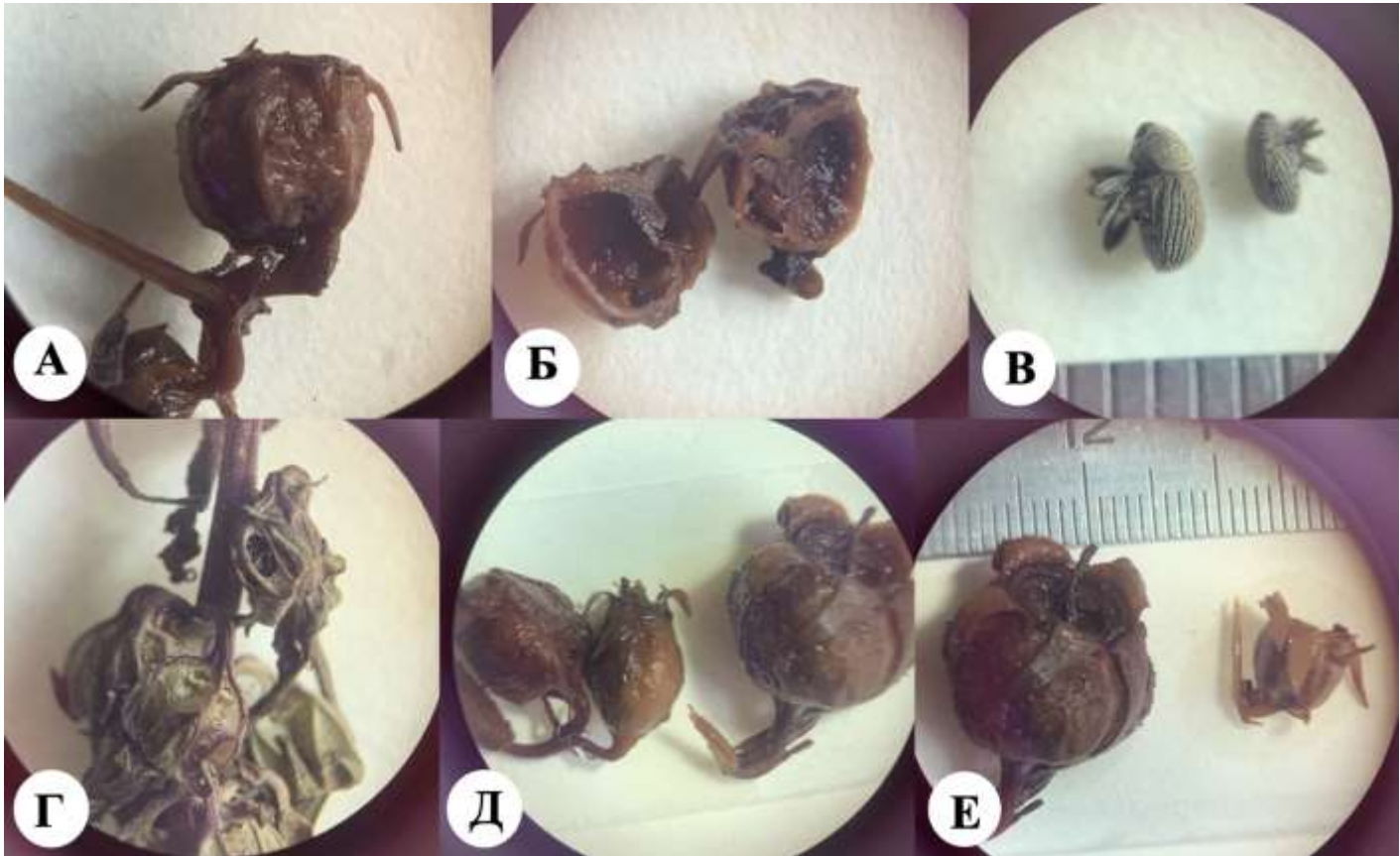


Рис. 4.1.3.1. Зовнішній вигляд плодів *Campanula bononiensis* (А-Б), *Campanula rapunculoides* (Г-Е) уражених комахами (В). Загальний вигляд ураженого плоду *C. bononiensis*, помітне опуклення плоду (А), пошкоджений внутрішній вміст плоду *C. bononiensis*, загальний вигляд уражених плодів на пагоні *C. rapunculoides*, помітне пошкодження оплодня та його деформація (Г), варіації зовнішнього вигляду уражених плодів *C. rapunculoides* (Д), порівняння ураженого (зліва) і звичайного (зправа) плодів *C. rapunculoides* (Е)

## 4.2. Анатомічна структура оплодня та перегородок плоду

### 4.2.1. Гістогенез оплодня і перегородок плоду

Дані про анатомічну будову перикарпії є важливою характеристикою будови плодів, особливо для порівняльно-морфологічного аналізу (Одінцова, 2023). Залежно від консистенції оплодня коробочка може бути соковита, м'ясиста, дерев'яниста, шкіряста, з перепонками, паперова (Артюшенко & Федоров, 1986). Анатомічні особливості зав'язі та плоду в підродині *Campanuloideae* вивчені слабо (Лакоба, 1986; Колаковский, 1995).

Анатомічна структура оплодня включає три шари, які відповідають гістогенетичним зонам перикарпії: зовнішній шар – екзокарпій, середній – мезокарпій і внутрішній – ендокарпій (Бобров и др., 2009; Одінцова & Шевченко, 2017). Екзо- і ендокарпій в оплодні представлені по одному шару, а кількість шарів мезокарпії серед вивчених представників дзвоникових є різною (табл. 4.4.3).

Зовнішній шар оплодня (екзокарпій) часто може бути покритий одно- чи багатоклітинними волосками, які утворюються зі стінок епідермальних клітин (Hallahan & Gray, 2000). Такі волоски мають важливе значення для захисту рослини. Серед досліджених представників можемо виокремити дві групи плодів: без волосків та з ними. Плоди *Platycodon grandiflorus*, *Campanula latifolia*, *Campanula glomerata*, *Campanula rotundifolia*, *Campanula rapunculus*, *Campanula persicifolia*, *Campanula patula*, *Phyteuma spicatum*, *Phyteuma tetramerum*, *Lobelia erinus* – голі, тоді як у інших досліджених видів екзокарпій був покритий одноклітинними волосками, короткими або більш видовженими, що зустрічаються у багатьох видів підродини *Campanuloideae* (Lammers, 2007) (*Jasione montana*, *Adenophora liliifolia*, *Asyneuma canescens*, *Campanula sibirica*, *C. alpina*, *C. trachelium*, *C. rapunculoides*, *C. bononiensis*).

У всіх досліджених видів виявили спільні анатомічні ознаки оплодня: екзо- та ендокарпій – нелігніфіковані і одношарові, а також іноді наявна лігніфікована паренхіма, яка бере участь у розкриванні плоду і локалізована в мезокарпії чи

перегородках плоду. Ми виділили три типи плодів за кількістю шарів мезокарпію: *I mun* – наявність у оплодні до 10 шарів мезокарпію (*Jasione montana*, *Campanula sibirica*, *C. rapunculus*, *C. patula*, *Phyteuma tetramerum*, *Lobelia erinus*), *II mun* – від 10 до 20 шарів мезокарпію (*Platycodon grandiflorus*, *Adenophora liliifolia*, *Asyneuma canescens*, *Campanula alpina*, *C. trachelium*, *C. rapunculoides*, *C. bononiensis*, *C. glomerata*, *C. rotundifolia*, *C. persicifolia*, *Phyteuma spicatum*), *III mun* – більше, ніж 20 шарів мезокарпію (*Campanula latifolia*). Мезокарпій часто в ребрах є потовщеним через проходження в цих місцях провідних пучків, які входять у чашолистки та віночок. Тут також можна виокремити два типи плодів – з рівномірно потовщеним мезокарпієм (*Jasione montana*, *Campanula alpina*, *C. latifolia*) і мезокарпієм, який в ребрах є більш потовщеним (решта видів) (табл. 4.4.3).

Саме особливості внутрішньої анатомічної будови оплодня мають пряме відношення до того, який механізм розкривання буде в дозрілому плоді і, відповідно, до якого типу за способом поширення діаспор буде належати досліджуваний вид. Так, в *Talinum triangulare* (Jacq.) Willd. (Talinaceae (Fenzl) Doweld) було детально проаналізовано внутрішню будову плоду, для якого характерний особливий вибуховий спосіб його розкривання (Veselova et al., 2011), і показано, що анатомічні особливості, наприклад, потовщення зон перикарпію, дозволяють пролонгувати дисемінацію виду, з огляду на те, що він належить до балістів.

У структурі коробчастого плоду має велике значення розташування в оплодні зони здерев'янілих клітин (Бобров и др., 2009, Одінцова, 2023). В роботі Р. Лакоби (1986) наведено внутрішню структуру аксикорнової коробочки на прикладі *Campanula paradoxa* Kolak., де зазначено, що на поперечних та поздовжніх зрізах помітно, що тканина аксикорну є чітко відмінною від тканин перегородки і центральної колонки. Встановлено, що клітини аксикорна товстостінні, округло- або овально-, більш чи менш тупо-кутові, склеренхімного типу, з добре вираженою порожниною і тонкою шаруватою оболонкою, пронизаною у всіх напрямках радіальними поровими каналцями. Описано навіть частково онтогенез аксикорна – місце утворення з вузької полоски на стінці перегородки, яка стикається з центральною колонкою, і вже на початку свого розвитку відрізняється по

консистенції та кольором від тканин перегородки і центральної колонки. Встановлено, що в дозрілому стані аксикорн легко від'єднується від центральної колонки в результаті диференціації клітин (Лакоба, 1986).

Останні дослідження структури плоду у трибі *Wahlenbergieae* родини *Campanulaceae* – *Prismatocarpus crispus* L'Her. (*Kericodon crispus* (L'Her.) Cupido comb. nov.) і *Prismatocarpus nitidus* L'Her. (Cupido & Weitz, 2016) показали наявність здерев'янілого внутрішнього шару мезокарпю і перегородки у двох видів. У цих видів плоди відкриваються поздовжньо на 4-10 стулок вздовж паренхімних тяжів між здерев'янілими тяжами у мезокарпії, що супроводжується відокремленням перегородок від центральної колонки.

Розташування зони здерев'янілих клітин в екзо-, мезо- або ендокарпії є підставою для виділення підтипів коробчастих плодів за гістогенетичним принципом (рис. 4.2.1.1) (Бобров и др., 2009).

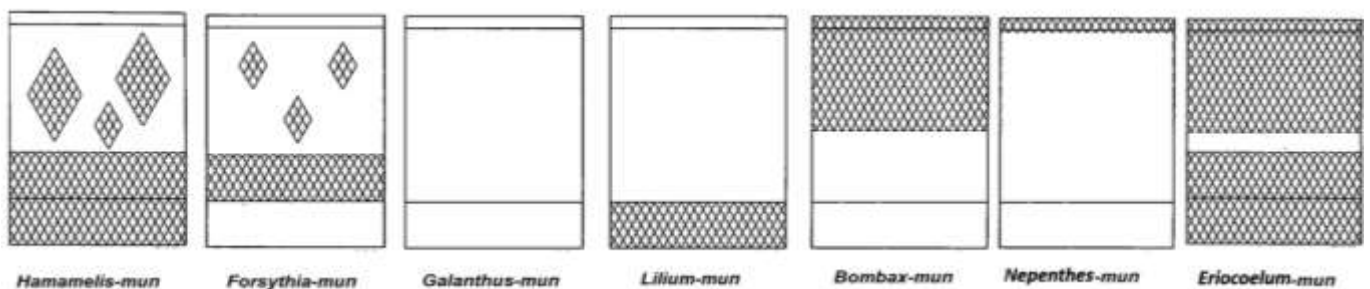


Рис. 4.2.1.1 Гістогенетичні типи плодів-коробочок за розміщенням зон здерев'янілої тканини (заштриховано) за А. В. Бобров и др. (2009) і Bobrov & Romanov (2019)

Також з'являються дослідження структури перикарпю серед представників інших родин (*Onagraceae*), для плодів яких важливо з'ясувати зону розміщення здерев'янілих клітин, дослідження вертикальної зональності, опадання частин зав'язі і ці дані дозволяють деталізувати спосіб розкривання плоду (Одінцова & Клімович, 2016; Одінцова & Клімович, 2017; Одінцова, 2017).

Для з'ясування питань еволюційно-морфологічного характеру на рівні родини вважається, що необхідним є застосовувати гістогенетичний підхід до вивчення особливостей розкривання плоду, як це було показано на прикладі *Trapa natans* (Одінцова & Савицький, 2016).



Для плодів-коробочок характерною є наявність склеренхіми в певних зонах перикарпію, наявність яких обумовлює процес розкривання плоду (рис. 4.4.3). За останніми даними А. V. Bobrov (Bobrov & Romanov, 2019) маємо сім типів коробочок за розміщенням зони здерев'яліної тканини (гістогенетичні типи коробочок). **Коробочка *Bombax*-типу** – склеренхімні тяжі розвиваються в периферійній зоні мезокарпію, але вони ізольовані від екзокарпію тонкостінними клітинами зовнішнього гіподермісу мезокарпію. **Коробочка *Eriocoelum*-типу** – склеренхімні тяжі наявні у екзокарпії (епікарпій) або в периферійній зоні мезокарпію, так само як у внутрішній зоні мезокарпію і ендокарпію (лише в середній зоні мезокарпію залишаються паренхімні клітини). **Коробочка *Forsythia*-типу** – склеренхімні тяжі локалізовані у внутрішній зоні мезокарпію (ендокарпій залишається паренхімним). **Коробочка *Galanthus*-типу** – склеренхіма не присутня у жодній із гістогенетичних зон стінки плоду. **Коробочка *Hamamelis*-типу** – склеренхімні тяжі локалізовані у внутрішній зоні мезокарпію і ендокарпію. **Коробочка *Lilium*-типу** – склеренхімні тяжі локалізовані лише в ендокарпії. **Коробочка *Nepenthes*-типу** – склеренхімні тяжі локалізовані лише в екзокарпії.

Дослідження морфогенезу плодів представників родини Iridaceae (*G. imbricatus* L., *I. sibirica* L.) (Скрипець & Одінцова, 2020), плоди яких теж є нижніми і з тригніздною зав'яззю, показало, що розвиток плоду характеризується опаданням верхньої частини квітки та відрізняється вираженим видовженням зав'язі в *I. sibirica*. Також у досліджених видів вивчено структуру провідної системи, спосіб розкривання плодів і детально досліджено гістогенез перикарпію. У видів *G. imbricatus* L. і *I. sibirica* L., які належать до різних підродин, виявлено розміщення механічних шарів у перикарпії за *Lilium*-типом (із здерев'янілим ендокарпієм), а розміщення здерев'янілих тканин в структурі плоду і характеристики насінин напряду мають значення для дисемінації видів (Скрипець & Одінцова, 2015).

Для представників родини Campanulaceae досі не було встановлено локалізацію зони здерев'янілих клітин в оплодні. Здерев'яніння, яке ми виявили в плодах, за допомогою реакції з флороглюцином на поперечних зрізах, дозволило встановити два варіанти локалізації тяжів здерев'янілої паренхіми – у мезокарпії і перегородці та

лише в перегородці плоду. В нашому попередньому дослідженні (Andreychuk & Odintsova, 2019) було встановлено, що у *Campanula latifolia* L. в оплодні немає інших здерев'янілих елементів, окрім аксикорнів і провідних елементів ксилеми. Аксикорни простягаються із перегородок на стінки плоду у внутрішній зоні мезокарпію, ендокарпій нездерев'янілий. Відповідно, на основі застосування морфогенетичного підходу, запропонованого А. В. Бобровим та М. С. Романовим (Bobrov & Romanov, 2019), до анатомії стінки плоду, ми класифікували коробочку у *C. latifolia* як коробочку *Forsythia*-типу, те саме стосується плодів *Platycodon grandiflorus* (рис. 4.4.3), тобто склеренхіматозний шар був локалізований у внутрішній зоні мезокарпію і в перегородці, тоді як ендокарпій залишився паренхіматозним. Плоди у *Jasione montana* та *Adenophora liliifolia* не відповідали цьому типу через відсутність здерев'яніння у стінці плодів. Натомість розкриванню плодів у *J. montana* та *A. liliifolia* сприяла механічна тканина в перегородках. Те саме ми спостерігали у інших досліджених представників (*Asyneuma canescens*, *Campanula sibirica*, *C. alpina*, *C. latifolia*, *C. trachelium*, *C. rapunculoides*, *C. bononiensis*, *C. glomerata*, *C. rotundifolia*, *C. rapunculus*, *C. persicifolia*, *C. patula*, *Phyteuma spicatum*, *Ph. tetramerum*, *Lobelia erinus*). Лігніфікація перегородок зав'язі починається в певних місцях оплодня з потовщення вторинних оболонок клітин, що пригнічує їхній ріст і відповідно, припиняє збільшення розмірів плоду в цих місцях. Згодом потовщені оболонки просочуються лігніном. Плоди цих представників за А. В. Бобровим та М. С. Романовим (Bobrov & Romanov, 2019) можна віднести до *Galanthus*-типу, у якого склеренхіма не присутня у жодній із гістогенетичних зон стінки плоду. Проте, на основі цих даних ми розпізнали новий тип коробочки – *Campanula*-тип, яка не має механічних шарів у стінці плоду, але містила здерев'янілу тканину в перегородках, що надалі впливало на розкривання плоду. Спочатку ми описали анатомічну будову такої коробочки у *C. latifolia* (Andreychuk & Odintsova, 2019), де лігніфікація дещо поширювалась на стінку плоду в нижній частині гнізд зав'язі. У *J. montana*, *A. liliifolia* та у *A. canescens* не спостерігалось жодного здерев'яніння стінки плодів (Andreychuk et al., 2020; Andreychuk & Odintsova, 2021).

Коробочка *Campanula*-типу відрізняється від коробочки *Galanthus*-типу (де склеренхіма не включає суцільну топографічну зону в будь-якій гістогенетичній зоні стінки плодів) наявністю здерев'янілих тяжів або суцільних зон здерев'янілих клітин у перегородках, тоді як у *Galanthus*-типі не спостерігається здерев'янілих зон (Rasmussen et al., 2006). Можна припустити, що коробочка *Campanula*-типу може бути похідна з коробочки *Forsythia*-типу *Platycodon grandiflorus* через паренхіматизацію стінок плоду. Виходячи з нашого припущення, з коробочки *Campanula*-типу могли виникнути м'ясисті коробочки або нижні ягоди через повну паренхіматизацію перегородок.

Стінка плоду досліджуваних видів побудована з хлорофілоносної паренхіми при цвітінні і зазнала подальшої гістологічної диференціації до певної міри. У стінці плоду *Platycodon grandiflorus* наявна здерев'яніла паренхіма у внутрішній зоні мезокарпію і в субдепідермальному положенні у перегородках від основи плоду до його верхівки. Здерев'яніла зона була більш помітною вище від місця прикріплення чашолистків, де відбувалось розкривання плоду. Вперше було відмічено, що проксимальні кінці незавершених перегородок у симплікатній зоні складаються з клітин з міцними здерев'янілими стінками.

Згідно з нашими спостереженнями (Andreychuk & Odintsova, 2021) у *Jasione montana*, стінка плоду не містила жодних здерев'янілих клітин, крім трахеальних елементів провідних пучків, як це спостерігається, наприклад, у *Adenophora liliifolia*. У двох видів лігніфікація виявлена лише в клітинах проксимальних ділянок перегородок. У досліджених представників родів *Adenophora*, *Asyneuma*, *Campanula*, *Phyteuma* здерев'яніла паренхіма спостерігалася у вигляді вузького тяжу в кожній перегородці, який був названий А. О. Колаковським (1995) «аксикорном». Клітини із здерев'янілими клітинними стінками мали округлу форму на поперечних перерізах, і ніякої різниці в орієнтації клітин не виявлено.

Форма тяжу здерев'янілої паренхіми (аксикорну за А. О. Колаковським, 1995) на поперечних перерізах буває різною серед вивчених представників (табл. 4.4.3). Такий аксикорн може мати одну форму на всій протяжності перегородки або дещо змінюватись: валикоподібний у *Adenophora liliifolia*, *Campanula patula*, *C. trachelium*

(але при основі трапецієподібний), *C. bononiensis* (але при основі трапецієподібний), *C. persicifolia* (але при основі трапецієподібний), округлий у *Asyneuma canescens*, *Campanula alpina*, *C. glomerata*, *C. rotundifolia*, *C. sibirica* (але при основі трапецієподібний), трапецієподібний у *Campanula rapunculoides*, *C. rapunculus*, *Phyteuma spicatum*, *Ph. tetramerum*. У *Campanula latifolia* аксикорн на всій протяжності перегородки має змінну форму.

Форма тяжу здерев'янілої паренхіми (аксикорну) на поздовжніх перерізах є подібною у багатьох вивчених представників (табл. 4.4.3) – частіше аксикорн є видовженим і його носик спрямований до основи плоду вниз (*Adenophora liliifolia*, *Campanula sibirica*, *C. alpina*, *C. latifolia*, *C. trachelium*, *C. rapunculoides*, *C. bononiensis*, *C. glomerata*, *C. rotundifolia*, *Phyteuma spicatum*, *Ph. tetramerum*), аксикорн може бути вкороченим і його носик спрямований до основи плоду вниз (*Campanula persicifolia*, *C. patula*) або вкороченим і його носик спрямований горизонтально до стінки плоду (*Campanula rapunculus*).

У всіх досліджених видів ендокарпій виявився одношаровим і нездерев'янілим.

В результаті роботи ми виділили основні типи плодів у досліджених видів триби Campanuleae за ознаками: положення зав'язі, розміщення отворів розкривання, розміщення тяжів здерев'янілої паренхіми.

До *I туну* плодів (***Campanula Medium***) належать плоди представників роду *Campanula* з секції *Medium* – *C. latifolia*, *C. bononiensis*, *C. trachelium*, *C. rapunculoides*, *C. rotundifolia*, у яких вони характеризуються наявністю здерев'янілої паренхіми від основи плоду (дна) до рівня прикріплення плацент або трохи вище. Плід *Adenophora liliifolia* має такі ж особливості. Плоди цих видів розкриваються отворами, які виникають в підчашолистковій зоні плоду і при їх основі (рис. 4.2.1.2, табл. 4.4.2-4.4.3).

До *II туну* плодів (***Campanula alpina***) належать плоди представників роду *Campanula* з секції *Medium* – *C. sibirica* і *C. alpina*, у яких плоди характеризуються наявністю здерев'янілої паренхіми, яка простягається майже через увесь плід по довжині, а також наявністю напівнижньої (*C. sibirica*) та майже верхньої (*C. alpina*)

зав'язі. Плоди цих видів розкриваються отворами, які виникають в підчашолистковій зоні плоду і при їх основі (рис. 4.2.1.2, табл. 4.4.2-4.4.3).

До III туну плодів (*Campanula glomerata*) належить плід з роду *Campanula* з секції *Medium* – *C. glomerata*, а також плоди з роду *Phyteuma* (*Ph. spicatum*, *Ph. tetramerum*), які характеризуються наявністю здерев'янілої паренхіми, яка наявна від основи (дна) плоду до диску (до даху зав'язі), а їхні сидячі плоди зібрані на осі і щільно скупчені. Плоди цих видів розкриваються отворами, які виникають в підчашолистковій зоні плоду і при їх основі (рис. 4.2.1.3, табл. 4.4.2-4.4.3).

До IV туну плодів (*Campanula Rapunculus*) належать плоди з роду *Campanula* з секції *Rapunculus* – *C. persicifolia*, *C. rapunculus*, *C. patula*, а також плід у *Asyneuma canescens*, які характеризуються наявністю здерев'янілої паренхіми від середини висоти плоду і вище та мають косо-горизонтальне спрямування. Плоди цих видів розкриваються отворами, які виникають в підчашолистковій зоні плоду і при їх верхівці (рис. 4.2.1.3, табл. 4.4.2-4.4.3).

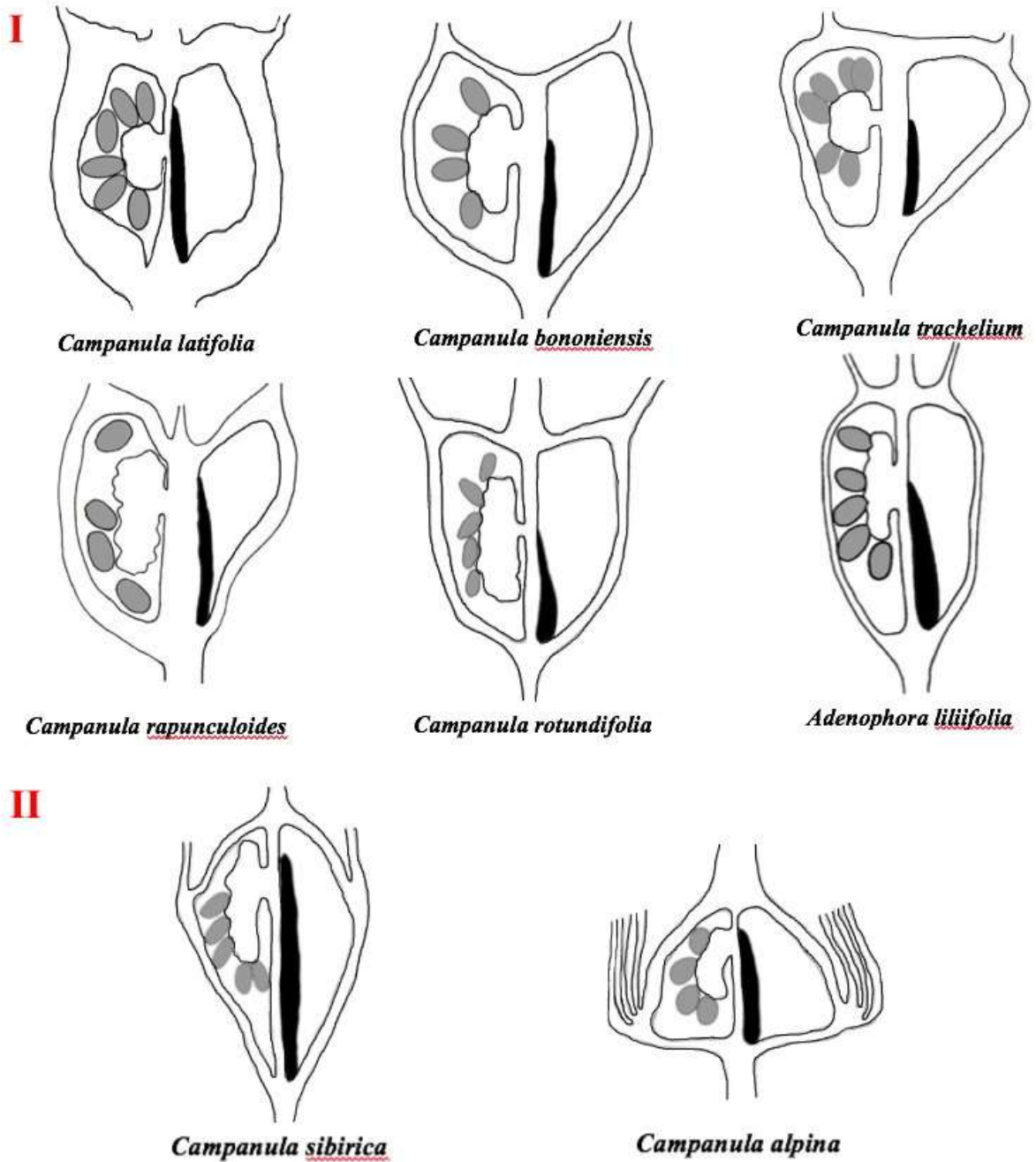


Рис. 4.2.1.2 Типи здерев'яніння перегородок плоду у представників триби Campanuleae: I – *Campanula Medium* – тип, II – *Campanula alpina* – тип. Аксикорни позначені чорним



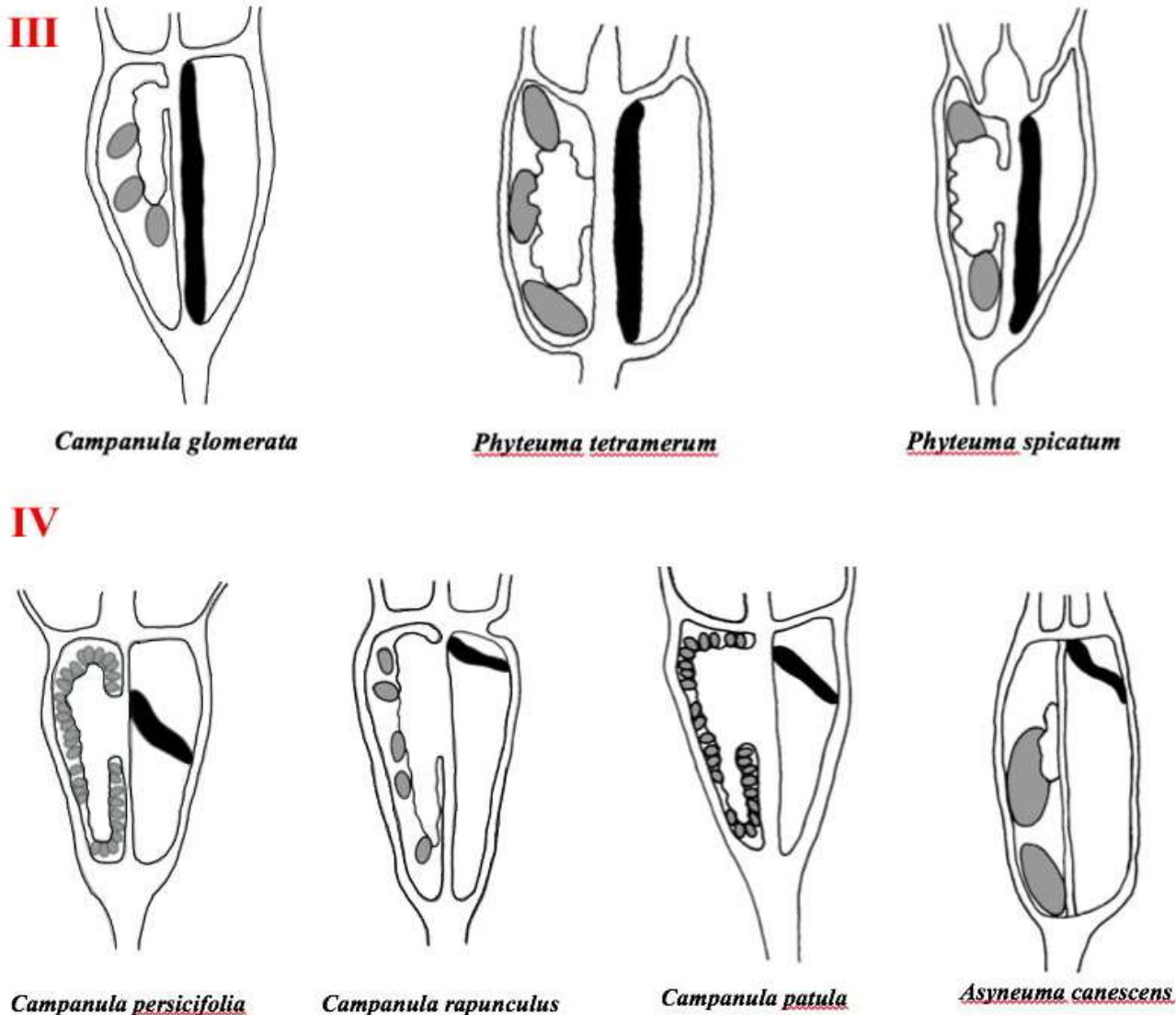


Рис. 4.2.1.3 Типи здерев'яніння перегородок плоду у представників триби Campanuleae: III – *Campanula glomerata* – тип, IV – *Campanula Rapunculus* – тип. Аксикорни позначені чорним

У представників триби Wahlenbergieae (*Jasione montana*), Cyanantheae (*Platycodon grandiflorus*) та підродини Lobelioideae (*Lobelia erinus*) здерев'яніла паренхіма простягається у внутрішній зоні перегородок від основи плоду до верхівки, у *Platycodon grandiflorus* вся перегородка сповнена здерев'янілою паренхімою, проте розкривання плоду у цих видів відбувається не через стінку плоду.

Отже, гістогенез оплодня і перегородок плоду має значення для досліджуваної групи плодів, оскільки, наявність злігніфікованої паренхіми є важливим для процесу розкривання і дисемінації плодів. Відповідно, ми встановили типи здерев'яніння

перегородок плоду за локалізацією злігніфікованої зони в перикарпії, за положенням зав'язі і розміщенням отворів розкривання.

#### 4.2.2. Провідна система плоду

Дослідження васкулярної анатомії, або ж провідної системи, проводиться з метою з'ясування морфологічної природи квітки, на різних стадіях її розвитку, та її частин, а також є важливими для виявлення таксономічних і філогенетичних взаємозв'язків між окремими таксонами (Esau, 1977). Такі дослідження є важливими в контексті онтогенетичної морфології, оскільки квітка і всі її частини, в тому числі провідна система, змінюються. Квітка починає свій розвиток з апікальної меристеми, яка вступила в репродуктивну стадію, а початок закладання квітки залежить не тільки від зовнішніх факторів, а й від біохімічних процесів в листках і сім'ядолях. Залежно від виду, кожна квітка має свої терміни формування і особливості закладання її частин.

Провідна система квітки є продовженням провідної системи пагона і в квітці знаходиться комплекс провідних пучків, від якого відходять сліди до окремих частин квітки. Ці сліди можуть відхилятися на різних рівнях, але все-одно належать до провідної системи тієї частини квітки, в якій присутні (Esau, 1977).

Для представників родини *Samranulaceae* зазначається амфіфлойний тип провідної системи, яка характеризується додатковим розташуванням флоєми з внутрішнього боку ксилеми (Eames, 1961).

Детальний аналіз можливості використання даних васкулярної анатомії квітки як джерела інформації для здійснення філогенетичних реконструкцій дозволив встановити, що вивчення васкулярної анатомії квітки є перспективним, оскільки розширяє кількість ознак, які можна використовувати для порівняння таксонів (Нуралиев, Соколов, 2014). Такий же висновок зробили вчені, які вивчили провідну систему квітки роду *Siphocampylus* (Wladimir et al., 2005) і показали, що в межах родини *Samranulaceae* провідна система цього роду суттєво відрізняється від інших

представників родини, а це підтверджує актуальність таких досліджень для вибраної групи рослин.

Сучасні роботи показують можливість використання даних васкулярної анатомії квітки, ще на стадії цвітіння, як таких, що можуть використовуватись в систематиці, на прикладі родин Hyacinthaceae Batsch (Новіков, 2008; Дика, 2011а, 2011б, 2013, 2014), Myrtaceae Juss. (Волгін & Степанова, 2002; Волгін & Степанова, 2004), Lythraceae J. St.-Hill. (Одінцова, 2008а, 2008б), Iridaceae Juss. (Одінцова & Скрипець, 2013), Asparagaceae s. l. (Фіщук, 2017). Зокрема, в роботі А. Новікова (2011) детально описано актуальність анатомо-морфологічних досліджень квітки, від загальної морфології квітки і до васкулярно анатомічних досліджень. Таким чином, саме дані васкулярної анатомії квітки дозволяють встановити межі окремих частин квітки, які або зрослися або ж редукувалися, і це має важливе значення для порівняльного аналізу. Також підкреслено, що серед досліджень квітки перспективними вважаються не тільки дані васкулярної системи квітки, а й дослідження структури зав'язі і ці результати слід розглядати з врахуванням сучасних філогенетичних даних (Новіков, 2011).

Одінцова А. (Одінцова, 2008б) проаналізувала пристосувальне значення організації провідної системи квітки, яке пов'язане зі способом запилення і дисемінації. Особливості провідної системи залежать від розмірів квітки і типу плоду, а саме квітки великих розмірів мають більшу кількість провідних пучків у всіх органах, ніж споріднені види з квітками менших розмірів. Види з соковитим плодом характеризуються наявністю численних провідних пучків у зав'язі і квітколожі, великою варіабельністю числа і розміщення провідних пучків, особливо у тих частинах, які залишаються при плоді (зав'язь, гіпантій, чашечка), а види з квітками таких самих розмірів, але з сухим плодом, мають невелику і чітко визначену кількість пучків, розміщених впорядковано (Одінцова, 2008б). Для *Galanthus nivalis* і *Leucojum vernum* також встановлено, що такі анатомічні особливості як численні провідні пучки в оплодні, товстий мезокарпій і нездерев'янілий ендокарпій на стадії квітки вважаються пристосуванням до формування м'ясистого плоду (Fishchuk & Odintsova, 2020).

Наші дослідження показують, що в середньому, у стінці зав'язі плодів представників родини *Campanulaceae* проходить 9-10 (іноді більше) висхідних провідних пучків, які вище зав'язі формують сліди чашолистків, пелюсток, тичинок та дорзальні пучки плодолистків.

Представник триби *Cyanantheae* – *Platycodon grandiflorus* має 10 висхідних провідних пучків у стінці зав'язі, які проходять в ребрах, п'ять з них – септальні, інші п'ять – дорзальні. Крім того в стінці плоду *Platycodon grandiflorus* є ще багато дрібних відгалужень. Представник триби *Wahlenbergieae* – *Jasione montana* через редукцію квіток має п'ять провідних пучків в стінці плоду на радіусах чашолистків. У центральній колонці досліджуваного виду провідний циліндр зазнав поділу на комплекс вентральних пучків (по одному в кожній перегородці), забезпечуючи таким чином насінні зачатки. Представники триби *Campanuleae* не мають диференціації на септальні і дорзальні провідні пучки, а розташовані вони таким чином, що на радіусах перегородок плоду їх немає. Таке розташування провідних пучків у досліджених видів триби *Campanuleae* можна пояснити тим, що на радіусах перегородок розташовані отвори розкривання плоду. Деякі з представників триби мають багато дрібних відгалужень в стінках плоду окрім основних провідних пучків (*Campanula sibirica*, *Campanula alpina*). Також багато дрібних відгалужень і близько 10 провідних пучків на частках чашечки та віночка у *Adenophora liliifolia* було близько 10 провідних пучків на частках чашечки та віночка з численними розгалуженнями. У двох видів виявлено велику кількість провідних пучків у нектарному диску (*Campanula latifolia* та *C. bononiensis*) на даху зав'язі.

Провідні пучки розміщені в мезокарпії і формують транспортну систему зав'язі, квітки, що розвивається. Провідні пучки постачають воду і розчинені в ній речовини до всіх частин квітки (чашолистки, пелюстки, тичинки і стовпчик з приймочкою), а також формують своєрідний каркас плоду.

Кількість провідних пучків в стінці плоду може несуттєво відрізнятись в межах одного виду, але більш стабільною є ознака збільшення кількості провідних пучків на поперечних перерізах від основи плоду до його верхівки. Кількість провідних пучків в нижній частині плоду (тобто біля квітконіжки) є меншою, ніж на верхівці плоду. У

трибі Campanuleae ми виокремлюємо два типи розміщення провідних пучків за цією ознакою: *I mun* – кількість провідних пучків збільшується (*Adenophora liliifolia*, *Campanula sibirica*, *C. latifolia*, *C. trachelium*, *C. rapunculoides*, *C. bononiensis*, *C. glomerata*, *C. persicifolia*); *II mun* – кількість провідних пучків не збільшується, тобто вони не розгалужуються (*Asyneuma canescens*, *Campanula alpina*, *C. rotundifolia*, *C. rapunculus*, *C. patula*, *Phyteuma spicatum*, *Ph. tetramerum*). У під родині Lobelioideae (*Lobelia erinus*) провідні пучки не розгалужуються, але іноді є два провідні пучки, які розташовуються на радіусах перегородки плоду.

Сліди насінних зачатків формуються в центральній колонці зав'язі від центрального провідного циліндру, який розпадається на 2-5 вентральних жилок, відповідно до кількості плодолистків. Ці вентральні жилки розміщуються напроти перегородок плоду, але не анастомозують з провідних пучків в стінці зав'язі, тобто водопостачання насінних зачатків є відокремлене від водопостачання оплодня.

У великих провідних пучках, у *Campanula latifolia*, ксилема має форму кільця, оточеного флоемою, що є своєрідним і нагадує будову провідного пучка у *Psidium cuneifolium* Ten. (Myrtaceae) (Volgin & Stepanova, 2004).

Таким чином, ми визначаємо стінку зав'язі і насінні зачатки як структури, що демонструють чітку іннервацію.

### **4.3. Розкривання плоду**

#### **4.3.1. Класифікації способів розкривання коробчастих плодів**

Завершальним етапом морфогенезу коробчастого плоду є його розкривання (Бобров и др., 2009; Одінцева, 2022). В літературі описані різні підходи до класифікації способів розкривання плоду-коробочки. Спосіб розкривання, як порушення цілісності стінок плоду, викликане ендогенними причинами, з метою вивільнення дозрілих насінин. Це гістологічно обумовлений процес, оскільки розкривання відбувається в строго фіксованих місцях перикарпію, де для цього наявні

спеціальні тканини (склеренхімні тяжі). Розкривання плоду забезпечується спеціальним механізмом, який локалізований в перикарпії. Це механізм чергування лігніфікованих і нелігніфікованих клітин (Бобров и др., 2009).

За Н. Н. Каденом (1962), розкривання плоду – утворення щілин в перикарпії, яке призводить до вивільнення насінин. Таке розкривання може бути поздовжнім (рис. 4.3.1.1) (утворення поздовжніх щілин, які формуються з верхівки плоду, іноді з основи), кільцевим (утворення щілини, яка формує закриту криву, яка проходить перпендикулярно, косо або майже паралельно до поздовжньої осі плоду) і неправильним (відрізняється від кільцевого тим, що лінія розриву перикарпію гістологічно не визначається в процесі онтогенезу плоду і є нерівною). Поздовжнє розкривання може бути повним або неповним і відбуватись за допомогою відокремлення, розщиплення частин плоду або комбінації двох варіантів. Таким чином, поздовжнє розкривання для апокарпних і гемісінкарпних плодів може бути вентральним (розкривання по вентральному шву (сутурі), тобто по лінії зростання країв плодолистка), дорзальним (розкривання по середній жилці плодолистка, тобто по дорзальній лінії), дорзивентральним (комбінація перших двох варіантів) і латеральним (за допомогою двох бічних щілин, які відокремлюють спинну сторону плодолистка від черевної). Для синкарпних плодів кількість варіантів є більшою: септицидно-вентральне (де септицидне – це розкривання по септах, тобто по лінії зростання стінок плодолистків), септицидно-дорзальне, септицидно-дорзивентральне, септицидно-латеральне, септицидно-латерально-дорзальне, дорзальне, дорзивентральне, дорзилатеральне, дорзивентрилатеральне, латеральне. Також є кілька варіантів розкривання паракарпних і лізікарпних плодів: диз'юнктивне, дорзальне, диз'юнктивно-дорзальне, латеральне. Н. Н. Каден (1962) зазначає, що ці варіанти поздовжнього розкривання плодів не охоплюють все різноманіття типів розкривання.



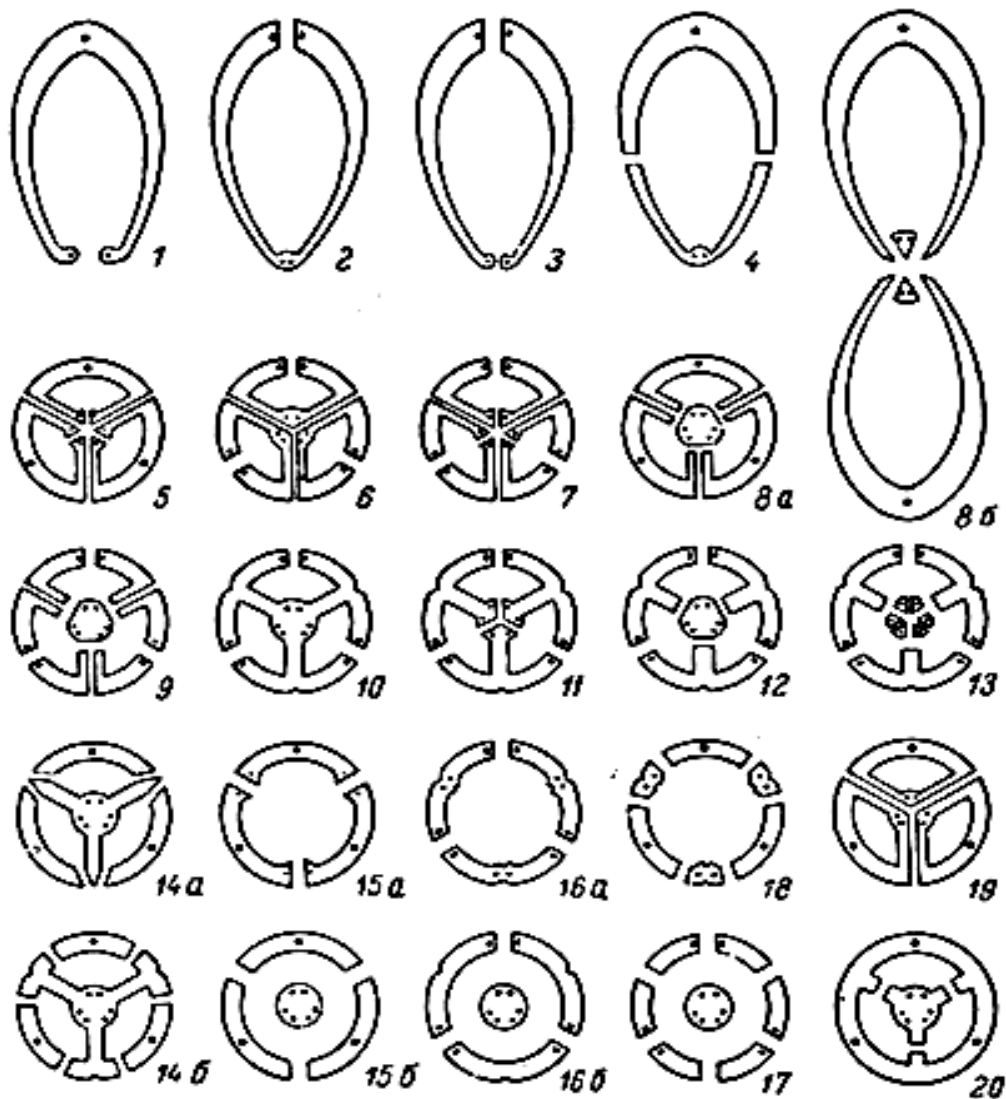


Рис. 4.3.1.1 Типи поздовжнього розкривання плодів за Н. Н. Каденом (1962). Схеми поперечних зрізів плодів у зоні розділення та розщеплення. Всі ценокарпні плоди (крім 8б) умовно зображені так, що мають три плодолистки. 1-4 – апокарпні плоди, 5-14 – синкарпні, 15а, 16а, 18 – паракарпні, 15 б, 16б, 17 – лізікарпні, 19 – септицидія, яка веде до розпаданню дробного синкарпного плоду на мерикарпії, але не пов'язана з розкриванням, 20 – розщеплення перегородок (септифрагмія), яке призводить до формування одногніздного плоду із багатогніздного, але не до його розкривання

Левина Р. Е. (1987) розглядає розкривання плодів-коробочок разом із типом плацентації і характером зав'язі (верхня або нижня). Основні три типи розкривання коробочок є такими: сутуральний (вентральний), дорзальний, ламінальний (латеральний за Каденом), а також можливі їхні комбінації – сутурально-дорзальний, дорзально-ламінальний, септицидно-сутуральний, септицидно-ламінальний,

септицидно-сутурально-дорзальний, септицидно-дорзально-ламiнальний. Ламiнальний спосiб розкривання плодiв передбачає розкривання по лiнii, яка проходить по пластинцi плодолистка i в свою чергу роздiляється ще на декiлька варiантiв: поздовжньо-лiнiйне, поздовжньо-кiльцеве, поперечно-кiльцеве i пiдковоподiбне розкривання (Левина, 1987).

За Артюшенком i Федоровим (1986) для коробочок, якi розкриваються, характерним є декiлька способiв розкривання: поздовжнє (поздовжнiми трiщинами або щiлинами), поперечне (поперечною трiщиною), зубцями (утворюються коли формуються поздовжнi трiщини бiля верхiвки плоду), дiрочками. При поздовжньому розкриваннi можливими є два варiанти: або септицидно (по перегородках), або локуліцидно (дорзально).

R. W. Spjut (1994) видiляє велику кiлькiсть типiв коробочок за способом розкривання: фісурицидна коробочка – вiдкривається нерiвномiрно на одну або декiлька паралельних щiлин, або рiвномiрно вздовж швiв мiж закритими верхiвкою та основою, форамiніцидна коробочка – вiдкривається неправильними трiщинами або щiлинами, локуліцидна коробочка – вiдкривається повнiстю вздовж спинної жилки, стулки складаються з двох половинок прилеглих плодолистокiв, порицидна коробочка – вiдкривається за допомогою пор, септицидна коробочка – вiдкривається повнiстю вздовж вентрального шва (спинної жилки) i кожна стулка складається з одного плодолистка з приєднаною плацентою, септифрагальна коробочка – плiд не повнiстю вiдкривається вздовж вентрального чи черевного шва шляхом розриву перегородок бiля центральної осi. Дентицидна коробочка – особливий тип плоду, який вiдкривається неповнiстю вздовж швiв, тобто не бiльше однiєї п'ятої довжини коробочки. Піксидій – ще один тип коробчастого плоду видiлений R. W. Spjut, вiн вiдкривається кришечкою, поперечним швом або апікальними чи базальними порами на кожному плодолистку, якi видовжуються i об'єднуються в одну пору пiд час дозрiвання плоду. Цератій – коробчастий плiд, вiдкривається шляхом вiдокремлення або розриву в перикарпії шарiв клiтин, зазвичай у внутрiшнiй частинi або участь у вiдкриваннi бере ендокарпій. Кокаріум – ще один особливий тип плоду, який

відкривається вздовж черевних або дорзальних швів в результаті відділення їх один від одного або від центральної осі.

Бобров А. В. та ін. (2009) виділяють чотири способи поздовжнього розкривання плодів: вентральне (сутуральне), локуліцидне (дорзальне), септицидне і ламінальне.

Детально локуліцидне розкривання у представників порядку *Myrtales* дослідила А. Одінцева (2016). Представники трьох родин *Lythraceae* (*Heimia salicifolia* L.), *Myrtaceae* (*Callistemon macropunctatus* Court., *Leptospermum scoparium* Forst.) і *Onagraceae* (*Oenothera biennis* L.) характеризуються наявністю плоду – локуліцидна коробочка, але мають відмінності у положенні зав'язі (у *Heimia salicifolia* L. – зав'язь верхня, у *Callistemon macropunctatus* Court. і *Leptospermum scoparium* Forst. – напівнижня і в *Oenothera biennis* – нижня). У зв'язку з різним положенням зав'язі плоди згаданих представників мають різну локалізацію дорзальних щілин розкривання, тому А. Одінцева запропонувала уточнити спосіб розкривання плодів представників порядку *Myrtales* таким чином, що дорзально-септифрагальна коробочка може розкриватись по даху зав'язі (верхній тип розкривання) у представників *Lythraceae* і *Myrtaceae* або по стінках зав'язі (нижній тип розкривання) у представників *Onagraceae*.

#### 4.3.2. Розкривання плодів у представників *Campanulaceae*

Артюшенко і Федоров (1986) вказують, що коробочка в родині *Campanulaceae* може відкриватись за допомогою пор, отворів, щілин і також клапанів. Зокрема, коробочка, яка відкривається порами поблизу верхівки плоду, характерна для *Cylindrocarpa sewerzowii* (Regel) Regel, *Wahlenbergia undulata* A. DC. – представники родини *Campanulaceae*. Для *Symphyantra pendula* (Bieb.) A. DC., *Asyneuma baldshuanicum* (O. Fedtsch.) Fed., *Asyneuma delibe* Fed., *Campanula persicifolia* L. характерні коробочки з порами посередині, а для *Sergia sewerzowii* (Regel) Fed., *Campanula mirabilis* Albov, *Campanula punctata* Lam., *Campanula glomerata* L. – з порами при основі. Щілини на верхівці плоду можна побачити у *Ostrowskia magnifica*

Regel. Для одного ендемічного виду Туреччини – *Asyneuma michauxioides* (Boiss.) Damboldt характерні плоди, які відкриваються трьома порами, розташованими трохи вище середини висоти плоду (Alçitene, 2008), подібно до *Asyneuma canescens*. Також види роду *Campanula* з Піренейського півострова (*Campanula primulifolia*, *Campanula alata*, *Campanula peregrina*) мають плоди з порами на різній висоті (Trias-Blasi et al., 2011).

За Каденом (1965) встановлено, що коробочка представників родини Campanulaceae за способом розкривання – підковоподібна і тричленна (*Adenophora*, *Campanula*, *Phyteuma canescens*) або двочленна і відкривається неповністю дорзвивентрально (*Jasione*) або підковоподібно (*Phyteuma nigrum*, *Phyteuma spicatum*). Точну характеристику плоду у *Jasione montana* за Каденом (синкарпна, двогніздна коробочка з неповним дорзвивентральним розкриванням) можна вважати за нашими даними прийнятним для *Platycodon grandiflorus*, за винятком того, що тут коробочка напівнижня і п'ятичленна. Плід в *Adenophora* був визначений Каденом (1965) як і плід у *Campanula* – синкарпна коробочка з підковоподібним розкриванням. Раніше Каден (1964) помітив та повідомив, що підковоподібне розкривання плодів у роді *Campanula* виникало на радіусах перегородок, на відміну від плодів у роді *Papaver*, і підковоподібний отвір є на кожному плодолистіку.

Більшість представників родини Campanulaceae мають пори у верхній частині прямостоячих коробочок та при основі пониклих плодів, запобігаючи насінинам висипатись (Pijl, 1982).

Левіною (1987) встановлено спосіб розкривання, який характерний для Дзвоникових – ламінальне, підковоподібне, це розкривання вздовж лінії, яка проходить по пластинці плодолистка і має підковоподібну форму.

У представників триби Campanuleae різноманіття типів плодів описують як порицидну коробочку, яка розкривається бічними порами чи клапанами, а також сухі нерозкривні плоди. Триба Wahlenbergieae характеризується наявністю у її представників локуліцидної коробочки, яка розкривається апікальними клапанами, порами чи оперкульюмом (Hong & Wang, 2015).

R. W. Spjut зазначає наявність порицидної коробочки для представників родини Campanulaceae (Spjut, 1994). Цікаво, що порицидну коробочку R. W. Spjut (1994) наводить для *Triodanis perfoliate* (L.) Nieuwl. з підродина Campanuloideae; водночас для *Campanula rapunculoides* L., *Heterochaenia borbonica* Badré et Cadet з цієї ж підродина і *Trematocarpus* sp. із підродина Lobelioideae наводиться плід цератій (ceratium) – коробчастий плід, який розкривається внаслідок розшарування оплодня чи відокремлення окремих частин від неопадної рамки, стовпчика, парієтальних плацент, або внаслідок розкривання ендокарпію. Аналогічний тип плоду R. W. Spjut (1994) наводить для *Chelidonium majus* L. і *Papaver orientale* L. з родини Papaveraceae Juss. Для іншого представника дзвоникових – *Apetahia margaretae* (F.Br.) E. Wimm. (підродина Lobelioideae), R. W. Spjut наводить плід кокаріум (coccarium) – дробний плід (схізокарпій), в якому мерикарпії розкриваються вентрально або дорзально внаслідок їхнього відокремлення один від одного або від центральної колонки. Коробочка з поперечним кільцевим розкриванням (оперкулярна коробочка) вказана для рослин із родів *Craterocapsa* Hilliard et B. L. Burtт (підродина Campanuloideae), *Lysipomia* Kunth (підродина Lobelioideae), *Parishella* A. Gray (підродина Nemacladoideae); «паперові» коробочки, що вивільняють насінини під час руйнування, наводяться для представників родів *Cyphocarpus* Miers, *Legenere* McVaugh, *Peracarpa* (Lammers, 2007).

T. G. Lammers (2007) зазначає для Campanulaceae наявність коробчастого плоду, який зазвичай розкривається апікально і локуліцидно або латерально і за допомогою пор (порицидно), деякі представники родини утворюють ягоду. Крім пор, коробчасті плоди можуть розкриватись за допомогою стулок чи щілин, які розташовуються на верхівці зав'язі (над часточками чашечки) або на бічних стінках гіпантію (нижче часток чашечки).

Встановлено, що для представників триби Суанантхеае характерні типи плоду – локуліцидна коробочка, яка розкривається верхівковими клапанами, або ягода. У цій групі гінецей ізомерний, плодолистки розміщені між чашолисками (Lammers, 2007).

За Жинкиною Н. А. (2010), плід, характерний для представників родини Campanulaceae, – коробочка, яка розкривається або іноді нерозкривна (*Githopsiss*,

*Merciera*). Плоди *Canarina* і *Campanumoea* – ягодоподібні, нерозкривні. Зазвичай коробочки голі, іноді опушені по ребрах і жилках (*Echinocodon*, *Campanula*, *Heterocodon*, *Roucella*). Жинкина Н. А. (2010) зазначає, що найбільше значення при відкриванні коробочок має спеціалізований орган – аксикорн.

Для представників родини Lobeliaceae характерні плоди – коробочки з різним способом розкривання (триба *Lobelieae*), а також нерозкривні двогніздні ягоди, соковиті або сухі (триба *Delisseae*). У більшості родів триби *Lobelieae* коробочки також двогніздні, локуліцидні, відкриваються двома стулками на верхівці (*Siphocampylus*, *Diastatea*, *Laurentia*, *Lobelia*, *Grammatotheca*, *Monopsis*).

У праці Leins та Erbar (Leins & Erbar, 2010) плоди представників роду *Campanula* характеризуються як плоди, які відкриваються порами (порицидна коробочка). Пори можуть бути сформовані в різних ділянках плоду, але, як правило, (якщо коробочка прямостояча) вони локалізовані поблизу дистального краю плоду (ефект чашки), іноді біля проксимального краю (внизу), якщо плід пониклий. Також вказано, що для представників роду *Campanula* характерними є гігроскопічні рухи коробочок, а саме рухи клапанів при зміні умов середовища (Leins & Erbar, 2010). Коробочки представників роду *Phyteuma* є ксерогазичними, тобто вони відкриваються в сухих умовах і закриваються у вологих (Maier et al., 1999).

Окремим представникам родини Campanulaceae характерні верхні паракарпні та фрагмокарпні ягоди (рід *Campanumoea* Blume). Деяким характерні верхні паракарпні і фрагмокарпні коробочки, які розкриваються локуліцидними апікальними стулками (роди *Cyananthus* Wall. ex Benth., *Codonopsis* Wall. p.p., *Wahlenbergia* Schrad. ex Roth p.p., *Prismatocarpus* L'Hérit.). До перехідного типу між верхніми та нижніми паракарпними коробочками належать – напівнижні паракарпні (або фрагмокарпні) коробочки, які можуть відкриватись апікальними локуліцидними стулками. Це характерно для *Codonopsis* p.p., *Leptocodon* (Hook.fil.) Lem., *Platycodon* A. DC., *Wahlenbergia* p.p.). Більшість нижніх паракарпних і фрагмокарпних коробочок відкриваються поздовжніми пороподібними щілинами (*Ostrowskia* Regel). Псевдомономерні однонасінні коробочки *Merciera* A. DC. розвиваються із димерної неповністю двогніздної зав'язі, не розкриваються. Також може формуватись



псевдомономерний однонасінний нерозкривний нижній плід, який виникає з нижніх тримерних коробочок, – горіх, і характерний він для представників роду *Peracarpaea* Hook. fil. & Thomson (Бобров и др., 2009).

Оскільки спосіб розкривання плоду – є останнім та найважливішим етапом морфогенезу плоду, який має значення для подальшої його дисемінації – доцільно вивчити цей процес не лише з морфологічної точки зору, а й в анатомічному аспекті (Одінцова, 2023). У попередні дослідження (Дремлюга, 2013а, 2013б) розкривання плодів у родині *Campanulaceae* майже не вивчалось, окрім розташування отворів розкривання в певній частині коробочки.

За I. Roth (1977), механізм розкривання плоду у представників родів *Campanula*, *Adenophora*, *Trachelium*, *Phyteuma* та *Specularia* A. DC. розпочинається у процесі його висушування за допомогою пор, що формуються між жилками. З часом клиноподібні склеренхімні ділянки тканин, локалізовані в перегородках зав'язі, відокремлюються від центральної колонки, вигинаючись назовні, й таким чином розривають ділянку стінки плоду з виникненням отвору. Розміщення пор прогнозується за локалізацією заглибин на поверхні оплодня у напівзрілому плоді (Roth, 1977). I. Roth (1977) розглядала порицидне розкривання плоду як похідне від локуліцидного, за якого щілини розкривання є довшими.

А. О. Колаковський (1995) вважав наявність аксикорна важливою ознакою плоду в родині *Campanulaceae*, поділивши 42 встановлені ним карпологічні типи плодів на безаксикорнову та аксикорнову групу. На думку А. О. Колаковського (1995), поява аксикорна на певному етапі еволюції родини *Campanulaceae* дозволяє краще забезпечити дисемінацію.

Різноманіття плодів, наведене для родини *Campanulaceae* s. l. у літературі, значно ширше від описаного А. О. Колаковським (1995) різноманіття коробочок для підродина *Campanuloideae*. Проте брак уніфікованої термінології стосовно типу плоду та способу його розкривання, недостатнє представлення анатомічних даних тощо не дають змоги правильно оцінити значення цих ознак для систематики дзвоникових.

А. О. Колаковський (1995) надає опис коробочки з аксикорнами для *Campanula odontosepala* Boiss., *Campanula pyramidalis* L., *Campanula excise* Schleich. ex Murith, *Campanula paradoxa* Kolak., які не представлені у флорі України. На схематичних рисунках (1995) помітно, що аксикорни у цих видів є частинами перегородок зав'язі, а також можна зрозуміти їхнє розташування в зав'язі (наприклад, аксикорни *Campanula odontosepala*, як і аксикорни у *Campanula excise*, кріпляться повністю до центральної колонки проксимальною частиною і проходять через усю зав'язь, а аксикорни *Campanula pyramidalis* частково кріпляться до центральної колонки і продовжуються лише у частині зав'язі).

Колаковський (1995) вивчав плід *Adenophora stenanthina* (Ledeb.) Kitag. (в оригінальній роботі згадується як *Adenophora marsupiflora* Fisch.) і класифікував її як аксикорново-щілинна коробочка, що містить аксикорн, із частками чашечками, які залишаються, тонкими стінками та невеликими базальними аксикорнами, що відходять від центральної колонки.

За даними А. О. Колаковського (1995), роди, які в даний час належать до триб *Cyanantheae* і *Wahlenbergieae*, представлені безаксикорновими плодами, розкривні або нерозкривні, тоді як більшість представників триби *Campanuleae* мають аксикорнові коробочки. Тип плоду у *Platycodon* і *Jasione* був визначений А. О. Колаковським (1995) як безаксикорнова стулчаста коробочка з апікальними стулками.

А. О. Колаковський (1995) вказав, що аксикорни, характерні для представників роду *Campanula*, “зазвичай апікальні, рідше медіальні, з розширеним носиком, в середній частині зазвичай дещо потовщені, здатні вигинати стінку коробочки в розвилках скелетних жилок знизу. Осьова колонка залишається. Плаценти зазвичай трилопатеві, на ніжці, розташовані у верхній частині осьової колонки”. Також зазначено, що носик аксикорна утворює щілину, через яку можуть висипатись насінини (1995).

Подібна будова і розкривання аксикорнової коробочки знайдено у всіх представників роду *Campanula* (Колаковський, 1995) – роду, який за молекулярними даними парафілетичний і включає деякі споріднені роди (Roquet et al., 2008). Оскільки

здерев'яніла паренхіма мезокарпію та перегородок була виявлена в інших кладах *Campanulaceae*, це може бути плезіоморфним станом для роду *Campanula*. Залишається питання, чи є розкривання плодів за допомогою аксикорнів також плезіоморфним станом для роду *Campanula*, або воно виникало кілька разів у *Campanula s. str.*-клада і в *Rapunculus*-клада конвергентно.

Ми використали додатковий принцип до класифікації розкривання плодів (Одінцова, 2016), щоб визначити, чи щілини розкривання розвиваються лише в тканині плодолистика або в тканині стінки нижньої зав'язі. Останній вважається має комплексне походження. Комплексне походження включало б тканини, що знаходяться назовні зовні або оцвітини, і карпеллярну тканину всередині, або утворення тканини могло б виникнути внаслідок периферичного зростання недиференційованої квіткової вершини під вставкою членів оцвітини (Soltis & Hufford, 2002; Leins & Erbar, 2010). У будь-якому випадку ідентичність тканини нижньої зав'язі це не те саме, що тканина плодолистика. Тому у напівнижніх і нижніх плодів розкривання плодів може виникати над частками чашечки, тобто у верхній частині зав'язі (над чашолистками), як і у верхніх плодах, лише у тканині плодолистика. Цей спосіб розкривання був виявлений у *Platycodon grandiflorus*, *Jasione montana* та *Lobelia erinus* (Andreychuk & Odintsova, 2021). Ці плоди розкриваються шляхом розривання даху зав'язі (табл. 4.4.2). Інший спосіб спостерігався у трибі *Campanuleae*, де щілини розкривання виникали латерально, нижче місця прикріплення часток чашечки, у нижній частині зав'язі (під чашолистками), як це виявлено у *Campanula latifolia* (Andreychuk & Odintsova, 2019) та інших видів роду *Campanula*, *Asyneuma canescens* (Andreychuk et al., 2020), *Adenophora liliifolia* (Andreychuk & Odintsova, 2021), *Phyteuma spicatum* та *Ph. tetramerum*. Ці плоди, які формують отвори розкривання нижче чашолистків (табл. 4.4.2), мають два варіанти розміщення отворів – біля верхівки плоду, тобто трохи нижче чашолистків (*Asyneuma canescens*, *Campanula rapunculus*, *C. persicifolia*, *C. patula*) і при основі плоду (*Adenophora liliifolia*, *Campanula sibirica*, *C. alpina*, *C. latifolia*, *C. trachelium*, *C. rapunculoides*, *C. bononiensis*, *C. glomerata*, *C. rotundifolia*, *Phyteuma spicatum*, *Ph.*

*tetramerum*). У *Campanula persicifolia* також можливе розміщення отворів розкривання на середній висоті плоду.

Два види (*Platycodon grandiflorus*, *Jasione montana*) були схожі за прямостоячим положенням квітки-плоду, на відміну від *Adenophora liliifolia* з пониклими квітками і плодами. Також пониклі квітки і плоди характерні для ендеміка Криму – *Adenophora taurica* (Succacz.) Juz. (Шевченко & Крайнюк, 2019). Оскільки багато представників підродини Campanuloideae з плодами-коробочками є балістохорами, розкривання плодів відбувається апікально у прямостоячих плодів і при основі плоду або збоку у пониклих плодів (de Candolle, 1830; Левина, 1957; Pijl, 1982; Niu et al., 2016). Два варіанти, прямостоячий і пониклий плоди, присутні в трибі Campanuleae, і особливо в роді *Campanula*. У роді *Campanula* секції *Medium* квітки стають пониклими під час плодоношення, тоді як у секції *Rapunculus* плоди прямостоячі (Дремлюга, 2013а, 2013б). На основі цієї характеристики, *Adenophora liliifolia* з пониклими плодами та отворами при основі нагадує вид з роду *Campanula* секції *Medium* – *C. latifolia* (Андрейчук та Одінцева, 2019). Однак, згідно з молекулярно-філогенетичними даними (Roquet et al., 2008; Mansion et al., 2012; Xu & Hong, 2020), *Adenophora* не тісно пов'язана з видами *Campanula* s. str.-клади, куди належав вид *C. latifolia*. Тому орієнтація плодів та локалізація отворів розкривання має гомопластичний характер у трибі Campanuleae.

Розкривання плодів у представників родини Campanulaceae визначаємо як верхнє недовершене дорзвивентральне розкривання (*Platycodon grandiflorus*, *Jasione montana*, *Lobelia erinus*) з отворами у верхній ділянці плоду (над чашолистками), септифрагально-підковоподібне розкривання (у видів роду *Campanula*, *Adenophora liliifolia*, *Phyteuma spicatum*, *Ph. tetramerum*) з отворами у нижній ділянці плоду (нижче чашолистків) та двостадійне, септифрагально-підковоподібне та поздовжньо-ламінальне розкривання (*Asyneuma canescens*).

#### 4.4. Характеристика етапів морфогенезу коробчастих плодів у представників *Samraulaceae*

За даними Одінцової А. В. (2022), морфогенез плоду розглядається як продовження морфогенезу квітки. Авторка обґрунтувала новий погляд на предмет карпологічних досліджень, який охоплює не лише будову плоду, а й будову і розвиток гінецею як структурної основи плоду. Морфогенез, в цілому, розглядається в двох аспектах: онтогенетичному (індивідуальному) і еволюційному (історичному), проте, морфогенез плоду в індивідуальному аспекті позначають терміном “онторморфогенез”. Концепція онтоморфогенезу Одінцової А. В. передбачає охоплення як пре-, так і пост-антетичного періодів розвитку плоду і включає чотири компоненти: зміна морфологічної структури гінецею (передбачає морфологічні зміни, поділ і розтяг клітин, зміну пропорцій плоду), опадання частин квітки (передбачає фізіологічні зміни, старіння, програмовану смерть клітин (відокремлювальний шар) і морфологічне відокремлення органів або їх частин), гістогенез оплодня (передбачає диференціацію клітин і програмовану смерть клітин, в значенні лігніфікацію), розкривання / розпадання / опадання плоду як кінцевий етап морфогенезу (передбачає фізіологічні зміни тканин оплодня, старіння, програмовану смерть клітин (руйнування клітин) і втрату цілісності плоду) (Одінцова, 2022).

На стадії бутону (пре-антезис), під час формування квітки, закладаються такі ознаки, як кількість плодолистків, положення зав'язі, тип плацентації, вертикальна зональність, кількість насінних зачатків. На анатомічному рівні закладаються особливості будови провідної системи. Також характерним є початок диференціації тканин оплодня, тобто здерев'яніння шарів оплодня і перегородок зав'язі, які забезпечують процес розкривання плоду. Ми застосували концепцію морфогенезу плоду до представників родини *Samraulaceae*. Так, ми з'ясували ознаки, які формуються на преантетичній стадії та постантетичній стадії. Всі ознаки, які закладаються на стадії бутону, є стабільними і суттєво не змінюються аж до кінцевого етапу морфогенезу плоду – розкривання (це ознаки положення зав'язі, кількість плодолистків, плацентація, зональність, провідна система). Виявлено, що отвори

розкривання плодів, які знаходяться в підчашолистковій зоні (роди *Asyneuma*, *Adenophora*, *Campanula*, *Phyteuma*), програмуються на цій стадії і вони мають вигляд невеликих заглиблень на стінках плоду.

При переході до стадії цвітіння (антезис) відбувається поділ і розтяг клітин, дещо змінюються пропорції бутону до розмірів квітки і формуються всі її частини.

Стадія цвітіння недовготривала в часі і ми не спостерігали важливих змін. Проте, деякі ознаки можуть змінюватись у зв'язку зі зміною пропорцій зав'язі і, наприклад, може збільшуватись число провідних пучків у нектарному диску. Наприкінці цього етапу відбувається опадання частин квітки, яке передбачає програмовану смерть клітин (відокремлювальний шар) і морфологічне відокремлення органів або їх частин) (Одінцова, 2022). Виявлено всихання, скручування і опадання віночка, тичинок, стовпчика та іноді чашолистків (*Platycodon grandiflorus*, *Adenophora liliifolia*, *Asyneuma canescens*). Ця стадія є, по суті, переходом до наступної стадії – формування плоду (пост-антезис).

Після відцвітання (пост-антезис) відбувається завершення лігніфікації оплодня та перегородок. Може змінюватись положення зав'язі з нижньої до напівнижньої за рахунок опуклення даху зав'язі (*Platycodon grandiflorus*, *Campanula sibirica*, *Lobelia erinus*). Виявлено відмінності у анатомічних ознаках, які пов'язані з розкриванням плоду: кількість шарів мезокарпію, в якому розташовані злігніфіковані клітини, розташування аксикорнів/здерев'янілих тяжів на поздовжніх перерізах, форма аксикорну на поздовжніх та поперечних перерізах (табл. 4.4.3). На стадії пост-антезису відбувається формування насінин і втрата цілісності плоду, чому передують процес програмованої смерті клітин, тобто їх руйнація (Одінцова, 2022).



Таблиця 4.4.1

## Мікроморфологія квітки та плоду представників родини Campanulaceae

Назва виду	Кількість гнізд зав'язі	Місце кріплення плацент до центральної колонки	Кількість насінин у плоді. M + m (n=10/20), min-max
<i>Platycodon grandiflorus</i> (Jacq.) A. DC.	5 (іноді 6)	Середина висоти плоду	Середня кількість насінин у плоді становить 128 (n=10), 75-160
<i>Jasione montana</i> L.	2	Середина висоти плоду або нижче	Середня кількість насінин у плоді становить 37 (n=20), 6-46
<i>Adenophora liliifolia</i> (L.) A. DC.	3 (іноді 4)	Середина висоти плоду	Середня кількість насінин у плоді становить 130 (n=10), 105-153
<i>Asyneuma canescens</i> (Waldst. & Kit.) Griseb. & Schenk	3	Середина висоти плоду або вище	5-10 насінин у плоді
<i>Campanula sibirica</i> L.	3	Верхня частина плоду	Середня кількість насінин у плоді становить 204 (n=10), 189-213
<i>Campanula alpina</i> Jacq.	3 (іноді 4)	Верхня частина плоду	Середня кількість насінин у плоді становить 177 (n=10), 168-189
<i>Campanula latifolia</i> L.	3	Середина висоти плоду	Середня кількість насінин у плоді становить 288 (n=10), 267-297
<i>Campanula trachelium</i> L.	3	Середина висоти плоду або вище	Середня кількість насінин у плоді становить 276 (n=10), 261-297
<i>Campanula rapunculoides</i> L.	3	Середина висоти плоду або вище	Середня кількість насінин у плоді становить 132 (n=10), 117-138
<i>Campanula bononiensis</i> L.	3	Середина висоти плоду або вище	Середня кількість насінин у плоді становить 102 (n=10), 87-117
<i>Campanula glomerata</i> L.	3	Верхня частина плоду	Середня кількість насінин у плоді становить 54 (n=10), 51-57
<i>Campanula rotundifolia</i> L.	3	Середина висоти плоду	Середня кількість насінин у плоді становить 264 (n=10), 237-276
<i>Campanula rapunculus</i> L.	3	Плаценти прикріплені у верхній та середній частині зав'язі	Середня кількість насінин у плоді становить 213 (n=10), 192-234
<i>Campanula persicifolia</i> L.	зверху 3, а внизу 5	Середина висоти плоду або трохи вище	Багато
<i>Campanula patula</i> L.	3 (іноді 4)	Плаценти прикріплені у верхній та середній частині зав'язі	Середня кількість насінин у плоді становить 375 (n=10), 327-417
<i>Phyteuma spicatum</i> L.	2	Середина висоти плоду	В середньому, в меншому гнізді від 14 до 20, в більшому гнізді від 19 до 27 насінин (n=10). Тобто від 33 до 47 насінин в плоді
<i>Phyteuma tetramerum</i> Schur	2	Середина висоти плоду	В середньому, в меншому гнізді від 9 до 11, в більшому гнізді від 12 до 13 насінин (n=10). Тобто від 21 до 24 насінин в плоді.
<i>Lobelia erinus</i> L.	2	По довжині від рівня прикріплення ЧЛ майже до основи плоду	Середня кількість насінин у плоді становить 136 (n=10), 114-154.

Таблиця 4.4.2

## Зовнішньо-морфологічні ознаки квітки та плоду представників родини Campanulaceae

Назва виду	Орієнтація бутону в просторі	Орієнтація квітки в просторі	Орієнтація плоду в просторі	Положення зав'язі	Тип отворів розкривання	Зона розкривання	Наявність придатків чашечки
<i>Platycodon grandiflorus</i> (Jacq.) A. DC.	пряmostoячий	пряmostoяча	пряmostoячий	напівнижня	апикальні стулки	надчашолисткова	немає
<i>Jasione montana</i> L.	пряmostoячий	пряmostoяча	пряmostoячий	нижня	апикальні стулки	надчашолисткова	немає
<i>Adenophora liliifolia</i> (L.) A. DC.	пониклий	поникла	пониклий	нижня	отвори при основі	підчашолисткова	немає
<i>Asyneuma canescens</i> (Waldst. & Kit.) Griseb. & Schenk	пряmostoячий	пряmostoяча	пряmostoячий	нижня	отвори біля верхівки	підчашолисткова	немає
<i>Campanula sibirica</i> L.	пряmostoячий	поникла	пониклий	напівнижня	отвори при основі	підчашолисткова	є
<i>Campanula alpina</i> Jacq.	пониклий	поникла	пониклий	майже верхня	отвори при основі	підчашолисткова	є
<i>Campanula latifolia</i> L.	пряmostoячий	майже поникла	пониклий	нижня	отвори при основі	підчашолисткова	немає
<i>Campanula trachelium</i> L.	пряmostoячий	поникла	пониклий	нижня	отвори при основі	підчашолисткова	немає
<i>Campanula rapunculoides</i> L.	пониклий	поникла	пониклий	нижня	отвори при основі	підчашолисткова	немає
<i>Campanula bononiensis</i> L.	різна	поникла	пониклий	нижня	отвори при основі	підчашолисткова	немає
<i>Campanula glomerata</i> L.	пряmostoячий	пряmostoяча	пряmostoячий	нижня	отвори при основі	підчашолисткова	немає
<i>Campanula rotundifolia</i> L.	пряmostoячий	поникла	пониклий	нижня	отвори при основі	підчашолисткова	немає
<i>Campanula rapunculus</i> L.	пряmostoячий	пряmostoяча	пряmostoячий	нижня	отвори біля верхівки	підчашолисткова	немає
<i>Campanula persicifolia</i> L.	пряmostoячий	пряmostoяча	пряmostoячий	нижня	отвори біля верхівки або посередині	підчашолисткова	немає
<i>Campanula patula</i> L.	пряmostoячий	пряmostoяча	пряmostoячий	нижня	отвори біля верхівки	підчашолисткова	немає
<i>Phyteuma spicatum</i> L.	пряmostoячий /похилений	пряmostoяча /похилена	пряmostoячий/ похилений	нижня	отвори при основі	підчашолисткова	немає
<i>Phyteuma tetramerum</i> Schur	пряmostoячий /похилений	пряmostoяча /похилена	пряmostoячий/ похилений	нижня	отвори при основі	підчашолисткова	немає
<i>Lobelia erinus</i> L.	пряmostoячий	пряmostoяча	пряmostoячий	напівнижня	апикальні стулки	надчашолисткова	немає

Таблиця 4.4.3

## Анатомічні ознаки плоду представників родини Campanulaceae

Назва виду	Кількість шарів мезокарпію	Особливості здерев'яніння	Форма аксикорну на поперечних зрізах	Форма аксикорну на поздовжніх зрізах
1	2	3	4	5
<i>Platycodon grandiflorus</i> (Jacq.) A. DC.	В середній та нижній частині плоду 18-20 шарів клітин, потовщений в ребрах	Здерев'яніння внутрішньої зони мезокарпію	-	-
<i>Jasione montana</i> L.	6-7	Проксимальна частина перегородки	-	-
<i>Adenophora liliifolia</i> (L.) A. DC.	10-16, потовщений в ребрах	Аксикорн розміщений з середини плоду до його основи	Валикоподібний	Аксикорн видовжений його носик спрямований до основи плоду вниз
<i>Asyneuma canescens</i> (Waldst. & Kit.) Griseb. & Schenk	7-15, потовщений в ребрах	Аксикорн розміщений лише зверху	Округлий	Аксикорн язикоподібний вигнутий
<i>Campanula sibirica</i> L.	9-10, потовщений в ребрах	Від основи плоду до верхівок плацент	Округлий, при основі - трапецієподібний	Аксикорн <u>видовжений</u> і його носик спрямований до основи плоду вниз
<i>Campanula alpina</i> Jacq.	10-12	Від основи плоду до верхівок плацент	Округлий	-  -
<i>Campanula latifolia</i> L.	25-30	Трохи вище рівня плацент і до його основи	Змінна форма	-  -
<i>Campanula trachelium</i> L.	16-19, потовщений в ребрах	З рівня де прикріплені плаценти і до основи плоду	Валикоподібний або трапецієподібний	-  -
<i>Campanula rapunculoides</i> L.	10-12, потовщений в ребрах	Трохи вище рівня кріплення плацент і до його основи	Трапецієподібний	-  -

1	2	3	4	5
<i>Campanula bononiensis</i> L.	16-18, потовщений в ребрах	3 рівня де прикріплені плаценти і до основи плоду	Валикоподібний (нижче плацент) та трапецієподібний при основі плоду	-  -
<i>Campanula glomerata</i> L.	13-14, потовщений в ребрах	Від основи плоду до верхівок плацент	Округлий	-  -
<i>Campanula rotundifolia</i> L.	10-12, потовщений в ребрах	3 рівня де прикріплені плаценти і до основи плоду	Округлий	-  -
<i>Campanula rapunculus</i> L.	8-9, потовщений в ребрах	Верхня частина плоду	Трапецієподібний	Аксикорн <u>вкорочений</u> і його носик спрямований горизонтально до стінки плоду вниз
<i>Campanula persicifolia</i> L.	10-14, потовщений в ребрах	В середній частині плоду або трохи вище	Валикоподібний або трапецієподібний	Аксикорн вкорочений і його носик спрямований до стінки плоду вниз
<i>Campanula patula</i> L.	6-8, потовщений в ребрах	На рівні місця приєднання плацент, тобто верхня частина плоду	Валикоподібний	-  -
<i>Phyteuma spicatum</i> L.	10-12, потовщений в ребрах	Проходить через цілу зав'язь	Трапецієподібний	Аксикорн <u>видовжений</u> і його носик спрямований до стінки плоду вниз
<i>Phyteuma tetramerum</i> Schur	7-9, потовщений в ребрах	Проходить через цілу зав'язь	Трапецієподібний	-  -
<i>Lobelia erinus</i> L.	4-6, потовщений в ребрах	В ділянці вище чашолистків	-	-

## РОЗДІЛ 5.

### ЕВОЛЮЦІЙНО-МОРФОЛОГІЧНА ІНТЕРПРЕТАЦІЯ МОРФОГЕНЕЗУ ПЛОДІВ У РОДИНІ CAMPRANULACEAE

#### 5.1. Напрямки еволюції плоду в родині Campranulaceae

З'ясування структури та напрямів еволюції плодів в родині Campranulaceae пов'язане зі встановленням структурного типу гінецею, типу плацентації, анатомічної будови оплодня, способів розкривання плодів і особливостей процесу дисемінації. На ці питання була звернена різна увага дослідників. Зокрема, найбільш вивченими в цій родині є способи розкривання плодів і особливості процесу дисемінації, тобто, ознаки, які були використані вже першими систематиками родини Campranulaceae (de Candolle, 1830; de Candolle, 1838; Schönland, 1894; Федоров, 1978). Складність і невирішеність багатьох питань еволюційної карпоботаніки дзвоникових дуже показово характеризує той факт, що недавні комплексні дослідження біогеографії, геноміки й еволюції квітки в родині Campranulaceae лишили поза увагою взагалі будь-які дані щодо структури гінецею та плоду (Crowl et al., 2016).

Карпоботанічні ознаки окремих родів чи родин є досить стійкими, тому дуже важливі при визначенні еволюційного рівня таксонів (Кравцова, 2007; Бобров и др., 2009; Геворкян, 2010; Филоненко, 2011; Яценко, 2011; Ільїнська, 2013; Котельникова, 2013; Bobrov & Romanov, 2019). Саме такі дослідження, в ході яких важливо виявити закономірності розвитку плодів та способів розкривання, допомагають правильно систематизувати типи плодів. Оскільки одним із важливих завдань карпоботаніки є створення зручної і детальної системи плодів та виявлення напрямків їх еволюції.

На початку XXI століття спостерігаємо підвищення інтересу до карпоботанічних студій у різних таксонах покритонасінних (Bobrov & Romanov, 2019). Зокрема, нещодавно були проведені ретельні дослідження еволюції плодів в родинях Anacardiaceae R. Brown (Herrera et al., 2018), Apiaceae Lindl. (Jiménez-Mejías & Vargas,

2015), Bromeliaceae Juss. (Fagundes & Araujo Mariath, 2010), Hydrophyllaceae R. Br. ex Edwards (Vasile et al., 2022), Lythraceae J. St.-Hil. (Graham & Graham, 2014), Melastomataceae Juss. (Clausing et al., 2000), Rosaceae Juss. (Xiang et al., 2016), Solanaceae Juss. (Pabón-Mora & Litt, 2011), Urticaceae Juss. (Кравцова, 2007) тощо, в результаті чого були встановлені напрямки історичних змін плодів.

Карпологічні дослідження дозволяють встановлювати схожість на рівні родин на прикладі досліджених представників Celtidaceae (зараз Cannabaceae L.) і Cannabaceae, у яких анатомічна будова плоду і мікроморфологічні особливості поверхні плоду є подібними (Кравцова & Wilmont-Dear, 2013). Ці дослідження підтверджують ефективність використання карпологічних ознак як таксономічно важливих діагностичних критеріїв.

Важливе значення в літературі надається примітивним формам для реконструкції еволюційних перетворень плодів. Зрозуміло, що для розуміння формування певної структури чи органа, необхідно вивчати його генезис. Тому для цього варто обирати примітивні форми тих видів, у яких дана структура знаходиться на початковій стадії свого розвитку. Саме такі дослідження дозволять відстежити еволюцію певної структури від моменту її виникнення (Тахтаджян, 1964).

На прикладі порядку Dipsacales було вивчено анатомо-морфологічні ознаки плодів представників п'яти родин і виявлено основні напрямки еволюції та спеціалізації плодів з огляду на те, що склад порядку досі не є стабільним, а карпологічні дані в межах цієї групи не вивчались як такі, що можуть дати результат для систематики (Зайцева, 2006). Зокрема, показано, що плоди зберігають предкові ознаки в анатомічній будові і це має значення для вирішення питань систематики і філогенії різних груп Покритонасінних (Зайцева, 2006).

В порядку Dipsacales були досліджені анатомо-морфологічні ознаки плодів і показано, що базальне положення займає родина Carpfoliaceae, для представників якої характерні плоди з кількома гніздами зав'язі (від 5 до 1), плоди різних типів: коробочка, ягода і піренарій, а також насінини з ендоспермом. Рід *Abelia* R. Br. в межах цієї родини



є примітивним, оскільки відрізняється великою кількістю шарів перикарпію. У представників підродини Valerianoideae відбувається стерилізація гнізд зав'язі і ендосперм редукується до одного шару. Встановлено, що в межах порядку Dipsacales, на основі карпологічних даних, еволюція йшла в напрямку зменшення розмірів стерильних гнізд зав'язі (Зайцева, 2006).

На початкових етапах еволюції Покритонасінних виникло два типи плодів, це вінтерина (перикарпій без зони склеренхімних клітин, відповідно механізм розкривання теж не характерний) і листянка. Вихідною вважається апокарпна листянка, з якої в подальшому виникла апокарпна ягода, ценокарпна листянка, а також різні типи кістянок в результаті морфогенетичних змін. Плід коробочка теж виник з апокарпного гінецею і в залежності від типу коробочки, за розміщенням зони склеренхімних клітин, можуть давати початок більш соковитим (гесперидій) або здерев'янілим/скам'янілим (піренарій, амфісарка, горіх) плодам (Бобров и др., 2009). Лігніфікація оболонки клітин епікарпію і перикарпію в нижніх синкарпних коробочок призводить до формування міцних здерев'янілих плодів. Перикарпій синкарпної коробочки може ставати більш паренхіматозним, в результаті чого виникає плід ягода (Бобров и др., 2009 (рис. 5.1.2)).

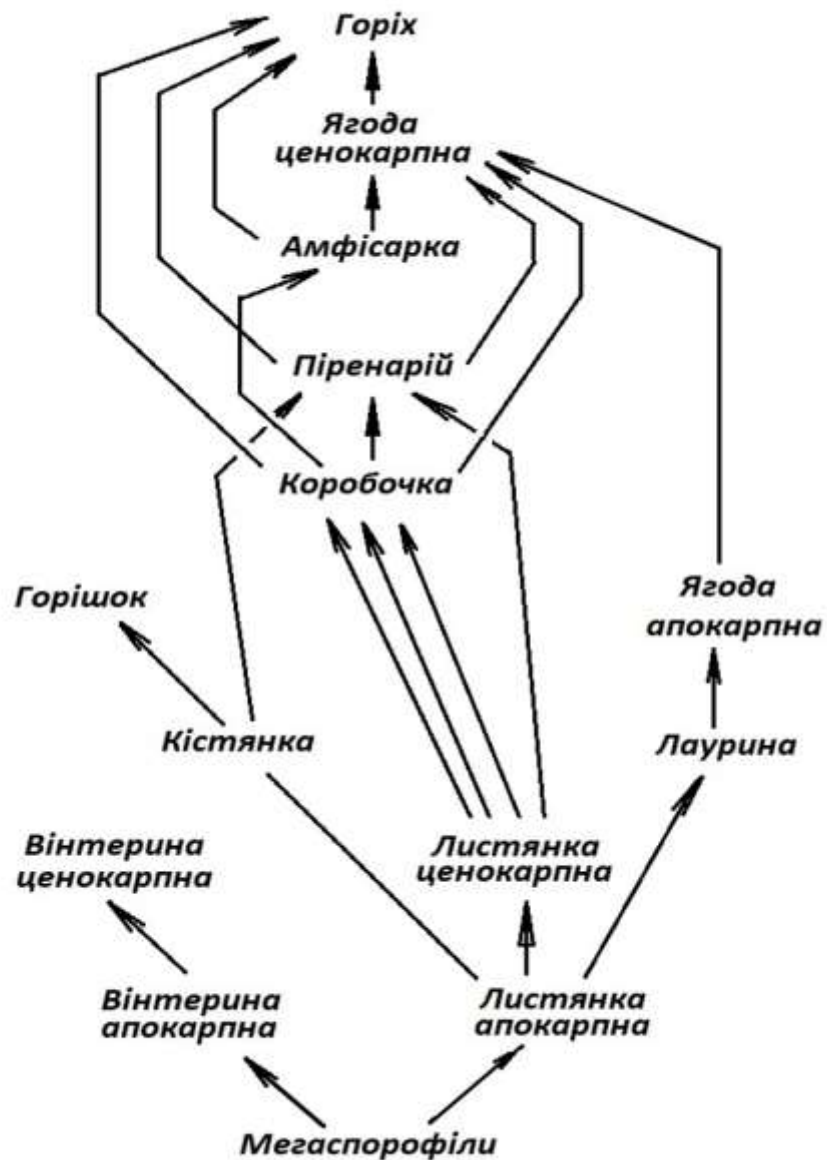


Рис. 5.1.2 Схема морфогенезу плодів Magnoliophyta за Бобров и др. (2009) (спрощено)

Досліджено кладу Campanulidae (Beaulieu & Donoghue, 2013) Покритонасінних рослин на молекулярному рівні (послідовності ДНК досліджені аналізом максимальної правдоподібності (ML)), за основу взято різні типи плодів (плоди-сім'янки, ягоди, кістянки, коробочки). Авторами з'ясовано, що предком для Campanulidae (порядки

Asterales, Apiales, Dipsacales), ймовірно, є плід-коробочка, розкривний, сухий і багатонасінний, а всі інші плоди є модифікацією від нього. Порядок Aquifoliales в цій групі є винятком, оскільки дуже швидко плоди змінюються на нерозкривні, соковиті і багатонасінні ягоди. Цікаво, що плід-сім'янка, який найчастіше спостерігається серед представників групи Campanulidae, утворюється в результаті змін від коробчастого плоду, але він не може еволюціонувати в зворотному напрямку (Beaulieu & Donoghue, 2013).

За даними А. Л. Тахтаджяна (1966) еволюція квітки і суцвіття в родині Campanulaceae відбувалась в напрямку наростаючого пристосування до перехресного запилення комахами. В результаті сформувались головчасті суцвіття (*Jasione*) і розширені основи тичинкових ниток, які прикривають нектарний диск (*Campanula*).

Також в процесі еволюції квітки спостерігається зменшення кількості її членів, тобто олігомеризація (Тахтаджян, 1954). Таким чином, можна спостерігати зменшення кількості плодолистків (від пентамерного гінецею *Platycodon grandiflorus* і до димерного *Jasione montana*, тримерного або чотиримерного – представники триби Campanuleae).

Серед представників родини Campanulaceae найбільш різноманітною за структурою гінецею і плоду є підродина Campanuloideae (Lammers, 2007; Yoo et al., 2018), яку ми вважаємо найпримітивнішою в еволюційному сенсі. Представники інших підродин мають переважно сухі коробчасті плоди з локуліцидним розкриванням, димерним гінецеєм із напівнижньою зав'яззю та одною чи кількома насінинами у зав'язі. Вважається, що вихідними ознаками для базальної клади підродини Campanuloideae – триби Platycodoneae є нижня зав'язь і коробчастий плід, які еволюціонували один або кілька разів у межах групи в напрямку до верхньої зав'язі та ягодоподібного плоду (Hong & Wang, 2015). Тому дослідження ранньої еволюції плодів у родині Campanulaceae доцільно починати з підродини Campanuloideae.

Для представників триби Cyanantheae (роди *Canarina*, *Codonopsis*, *Cyananthus*, *Cyclocodon*, *Echinocodon*, *Himalacodon*, *Pankycodon*, *Platycodon*, *Ostrowskia*, *Pseudocodon*) встановлено, що предкові форми характеризуються різним положенням

зав'язі, серед яких примітивним є нижнє положення, трапляється також верхня зав'язь (*Cyananthus*) і напівверхня (*Cyclocodon*). Тип плоду коробочка – є примітивним і переважаючим серед предків триби *Cyanantheae*, хоча для деяких представників є характерною ягода, яка еволюціонувала в кладі двічі. Також встановлено ознаки предкових форм за типом пилку, які корелюють з типом плоду (довго-кольпатні пилкові зерна є примітивною ознакою), і за хромосомним набором ( $2n=14$  – примітивний набір) (Wang et al., 2014).

Положення зав'язі також є важливою характеристикою структури плоду. За даними Боброва та ін. (2009) верхня зав'язь є вихідним типом, тоді як напівнижня і нижня зав'язі трансформувались із вихідної в процесі розвитку. Майже верхню зав'язь виявлено у *Campanula alpina*, напівнижню у *Platycodon grandiflorus*, *Campanula sibirica*, *Lobelia erinus*, у більшості досліджених видів – нижня зав'язь.

А. Степанова (Stepanova, 2002) дослідила, що зворотні морфологічні зміни (реверсії) можливі у квітках деяких представників роду *Melaleuca*. Серед таких змін можливе зменшення ступеня епігінії у квітках з меншими розмірами.

Також, для карпології підродина *Campanuloideae* з'ясовано такі нові ознаки: тип плацентації і вертикальна зональність, опадання частин квітки, структура оплодня і перегородок, структура провідної системи, розташування зони лігніфікації (здереv'яніння оплодня і перегородок зав'язі), гістогенетичний тип плоду, зона розкривання плоду і його тип.

З'ясовані на підставі літературних даних (Левина, 1957; Тахтаджян, 1964, 1966; Roth, 1977; Бобров и др., 2009) еволюційні шляхи розвитку плодів Покритонасінних підтверджують, що автори сходяться на таких загальних тенденціях:

1. гінецей: апокарпний – синкарпний – паракарпний – лізикарпний; багато насінин – небагато насінин – 1 насінина у плоді; верхня зав'язь – нижня зав'язь
2. анатомія оплодня: потужний шар здереv'янілої паренхіми в оплодні – тонкий шар – немає здереv'яніння

3. провідна система: у квітках з нижньою зав'язю провідні пучки окремо проходять до зав'язі – спільні провідні стовбурові провідні пучки (Нуралиев, Соколов, 2014); невпорядковано розміщені провідні пучки – впорядковано розміщені

Зараз вважається, що провідна система квітки сильно адаптована для водопостачання органів квітки і насінин у плоді, так що розміщення провідних пучків більш пов'язано з типом плоду і способом роковання, ніж з консерватизмом провідної системи (Нуралиев, Соколов, 2014; Одінцева, 2008б).

4. спосіб розкривання (за Одінцева, 2016) у квітках з нижньою зав'язю: надчашолисткове – підчашолисткове розкривання; вентральне розкривання – септицидне – дорзальне – інші способи (дірочками, кришечкою)

Таким чином, з'ясовано можливі напрямки еволюції плоду-коробочки в підродині *Campanuloideae*, зокрема, у серії триб *Cyanantheae* – *Wahlenbergieae* – *Campanuleae* (Рис. 5.1.1). Еволюційний шлях розвитку плодів встановлено за розміщенням зони розкривання плоду: від надчашолисткового, який характерний для представників триб *Cyanantheae* (*Platycodon grandiflorus*) і *Wahlenbergieae* (*Jasione montana*), до підчашолисткового (триба *Campanuleae*). За паренхіматизацією суберпідермального шару мезокарпію та перегородок плоду встановлено шлях – від тяжу здерев'янілої паренхіми, який займає увесь плід по довжині (триба *Cyanantheae*) до вузького і короткого тяжу (триби *Wahlenbergieae* і *Campanuleae*), який займає лише частину перегородки зав'язі. В трибі *Campanuleae* ми розрізняємо два типи за розміщенням тяжу здерев'янілої паренхіми: поблизу основи плоду (на рис. 5.1.1 схема поздовжнього зрізу *Adenophora liliifolia*), сюди зараховуємо представників роду *Campanula* секції *Medium*, а також досліджені види роду *Phyteuma*. До другого належать плоди, в яких тяж здерев'янілої паренхіми розміщений поблизу верхівки плоду (на рис. 5.1.1 схема поздовжнього зрізу *Campanula patula*): *Asyneuma canescens*, та інші представники роду *Campanula* секції *Rapunculus*.

Підсумовуючи схему на рис. 5.1.1, ми накреслюємо еволюційний шлях розвитку плоду в під родині Campanuloideae від плодів з верхнім дорзвентральним розкриванням (триби Cyanantheae, Wahlenbergieae) до плодів з нижнім септифрагально-підковоподібним півмісяцевим розкриванням (триба Campanuleae).

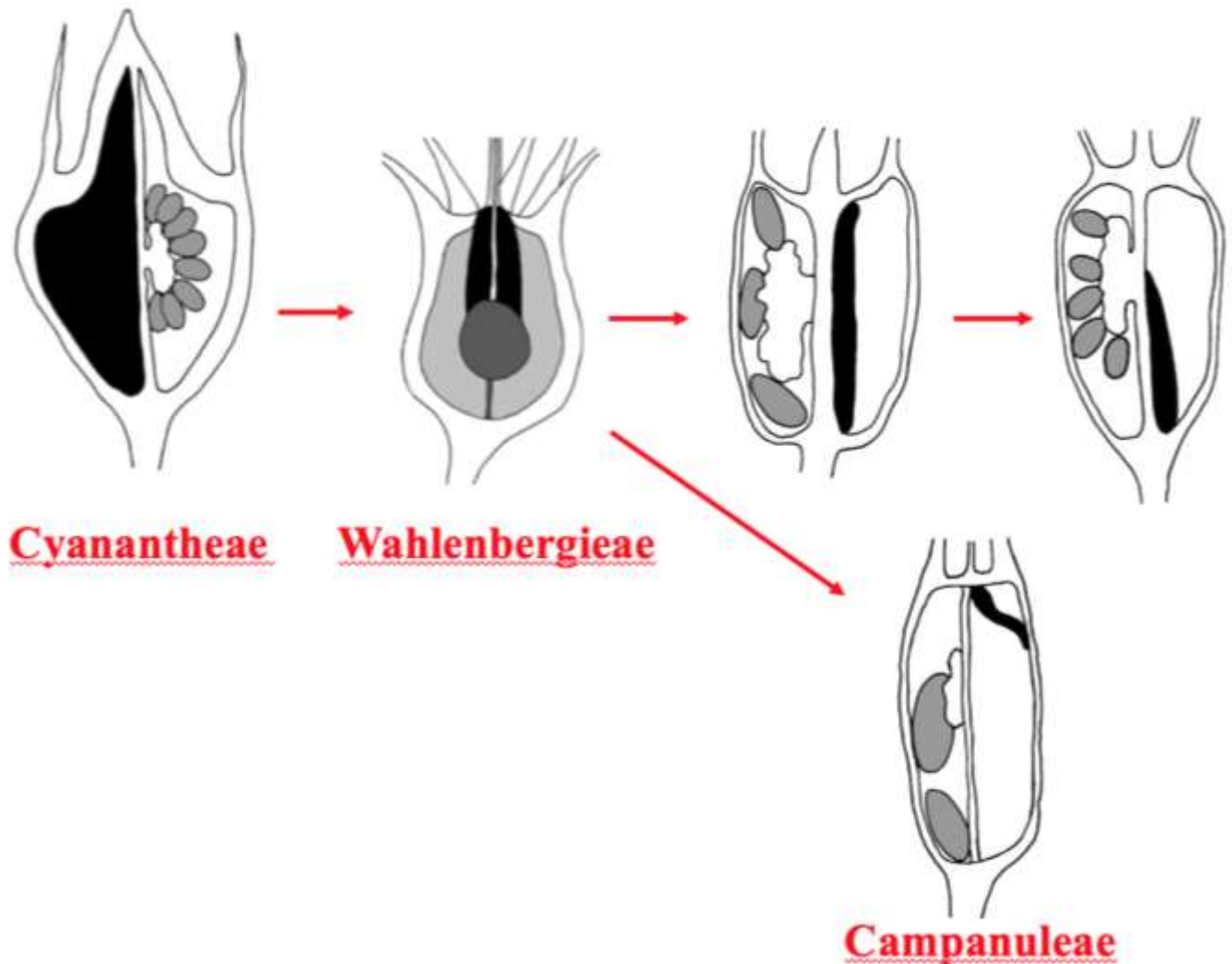


Рис. 5.1.1 Еволюційно-морфологічний шлях розвитку плодів в під родині Campanuloideae в серії триб Cyanantheae – Wahlenbergieae – Campanuleae за розміщенням зони розкривання плоду і за паренхіматизацією суберпідермального шару мезокарпію та перегородок плоду (зліва направо представлені поздовжні схеми плодів наступних досліджених видів: *Platycodon grandiflorus*, *Jasione montana*, *Phyteuma tetramerum*, *Adenophora liliifolia*, *Campanula patula* – внизу)



Отже, ми проаналізували особливості онтоморфогенезу плоду в родині *Campanulaceae* з еволюційно-морфологічних позицій відповідно до вище встановлених напрямків еволюції плодів.

## **5.2. Використання карпологічних ознак у таксономії та еволюційній систематиці**

Плоди – це структури, які найменше піддаються змінам і мають значення для систематики, а це підтверджують дослідження тих груп рослин, з якими часто виникають дискусії.

Карпологічні дані іноді є основними в систематиці цілої родини (наприклад *Umbelliferae* Juss.) і важливими при будь-яких найменших таксономічних змінах (Тихомиров & Константинова, 1995). Проте, вказується, що необхідним є вивчати не лише макроморфологічні ознаки, а й мікроморфологічні, тому що тільки поверхневе дослідження плодів може призвести до неправильного розуміння шляхів еволюційного розвитку групи. До мікроморфологічних ознак належать структурний тип гінцею, механічні елементи в перикарпії, а також провідна система плоду (Ембатурова, 2002; Тихомиров & Константинова, 1995).

Порівняльно-карпологічне дослідження представників *Cornales* і зближених з ним порядків дозволило з'ясувати, що ця група є штучною і потребує перегляду в систематичному плані (Ембатурова, 2001).

На теренах України карпологічні ознаки активно використовуються в систематиці роду *Campanula* (Вісюліна, 1961; Дремлюга, 2009; Дремлюга, 2013а; Дремлюга, 2013б). Діагностичне значення зовнішньо-морфологічних ознак плоду на рівні секцій, підсекцій і видів роду *Campanula* з'ясувала Н. Дремлюга (Дремлюга, 2009; Дремлюга, 2013а; Дремлюга, 2013б).

Учені з Південної Африки, де трапляється багато представників безрангової групи *Wahlenbergioids*, застосували карпологічні дані для обґрунтування нових таксономічних

концепцій. Зокрема, на підставі карпологічних ознак, підтверджених даними біоморфології, будови квітки і насінини, запропоновано розглядати вид *Prismatocarpus crispus* L'Hér. у складі нового монотипного роду *Kericodon* Cupido з видом *K. crispus* (L'Hér.) Cupido (Cupido & Weitz, 2016). Як виявилось, у *K. crispus* коробочка циліндрична, нерівномірно ребриста, розкривається між ребрами на 10 і більше сегментів, які не відповідають лопатям чашечки. Натомість, у видів роду *Prismatocarpus* коробочка має призматичну форму та розкривається поздовжньо на 4–5 сегментів, які відповідають лопатям чашечки.

В іншому аналогічному випадку вид *Wahlenbergia hederacea* (L.) Rchb. (*Campanula hederacea* за Ліннеєм (Ferrer-Gallego, 2019)) було перенесено у рід *Hesperocodon* Eddie et Cupido (як *H. hederaceus* (L.) Eddie et Cupido) на основі особливостей розкривання плоду та даних філогенетичного аналізу (Eddie & Cupido, 2014). Встановлено, що за карпологічними ознаками цей вид займає проміжне положення між представниками безрангових груп *Wahlenbergioids* і *Campanuloids*, однак має бути залучений до другої групи для збереження принципу монофілії груп (Cupido et al., 2013). Загалом, у представників роду *Wahlenbergia* плід розкривається локуліцидними стулками, розміщеними вище чашолистків; перегородки плоду здерев'янілі, відгинаються назовні гігроскопічно, розщеплюючи дах плоду і формуючи короноподібну структуру з 2–5 часток. Натомість у *H. hederaceus* плід характеризується тонкими мембранними перегородками, його стулки після відкривання лишаються з'єднаними вгорі основою стовпчика, а насінини висипаються крізь окремі щілини.

Описаний ще один новий вид з Південної Африки (Eglenbrecht & Cupido, 2018), *Wahlenbergia cordiformis* sp. nov., який відомий лише з одного місця на цій території. Вид виокремлено на основі таких відмінностей, як: серцеподібні, листоподібні частки чашечки.

На території Туреччини також описують нові види роду *Campanula* (Yildirim, & Şenol, 2014; Mutlu & Karakuş, 2015; Yıldirim, 2018). Наприклад, вид *Campanula alisan-kilincii* Yıldırım & Şenol описаний за такими морфологічними ознаками: прості стебла,

форма прикореневих листків, особливості квітки і плоду-коробочки (Yildirim, & Şenol, 2014). *Campanula leblebicii* Yıldırım відрізняється від інших таксонів коробочкою, яка має придатки, деякими особливостями листків і середовищем проживання (Yildirim, 2018).

Недавня робота Оганджян А. А. (Оганджян, 2016) доводить ефективність використання карпологічних даних для віднесення окремих видів до монотипних родів. Це показано на прикладі виду *Mzyntella sclerophylla* Kolak., який за такими ознаками, як мішкоподібно-вп'ячений тип плоду-коробочки, редуковані квітки на товстій квітконіжці, особливий тип аксикорна (з великим ложкоподібним носиком), запропонований автором для віднесення до монотипного роду.

Вважається, що зміна типу плоду від коробочки до ягоди у межах безгрангової групи *Platycodonoids* скорельована з поширенням центрально-азійських родів *Cyclocodon* і *Ostrowskia* до Східної Африки й Канарських островів і появою нового роду *Canarina* (Mairal et al., 2015).

А. Колаковський (1985) стверджує, що ареною еволюції Дзвоникових і збереження реліктових типів була Середземногірська область і лише декілька видів, які еволюціонували в лісових і лугових фітоценозах, просунулись в Бореальну область і частково в Арктичну. Найбільшим центром еволюції є Кавказ, а східна частина Середземногірської області стала центром еволюції родів *Adenophora* і *Asyneuma* (Колаковський, 1985).

Система родини *Campanulaceae* Старого світу А. Колаковського (1987) була розроблена на основі карпологічної класифікації і географічного поширення родів. В результаті дослідження було виявлено, що деякі карпологічні групи дзвоників, які являють собою окремі гілки еволюції, відрізняються між собою за ознаками морфології, географічного поширення і за часом походження. Комплекс цих ознак дозволив вченому відокремити підродину *Canarinoideae* з ягодоподібними плодами і чітко розділити представників підродин *Wahlenbergioideae* і *Campanuloideae*. Вивчення двох останніх підродин з'ясувало, що аксикорнові Дзвоникові повністю відсутні в Південній півкулі і

центром розвитку цих груп є Середземномор'я. Тут підродина *Campanuloideae* представлена видами-петрофілами, які пов'язані зі скельними екотопами лісового і альпійського поясів (Колаковського, 1987).

Для розуміння еволюційних процесів, а також для з'ясування екологічних аспектів, важливою є інформація про тип плоду, а саме чи він є сухий чи м'ясистий (Luna et al., 2017). V. Vojňanský & A. Fargašová (2007) навели загальний регіон поширення та екотопи для видів, які представлені в нашій роботі.

Таким чином, *Platycodon grandiflorus* родом зі східного Сибіру; в Карпатах вирощують як декоративну рослину в садах.

*Jasione montana* уродженець Європи, трапляється на сухих та піщаних пасовищах, перелогах, кам'янистих схилах, чагарниках.

*Adenophora liliifolia* родом з Євразії, поширений в листяних лісах, чагарниках і вологих луках, часто вирощується як декоративний; в усіх регіонах Карпат.

*Asyneuma canescens* поширений на галявинах північного Середземномор'я, скелястих місцях, лісистих місцевостях нагірної та гірської зон; в усіх регіонах Карпат.

*Campanula sibirica* поширений в Євросибірському регіоні, сонячному напівстепу і кам'янистому лісостепу, карстових схилах, на вапняках і доломітах; на всіх теренах Карпат.

*Campanula alpina* поширений в Європі (Альпи, Карпати, Балкани), на рідколіссях, луках субальпійського, альпійського, рідше гірського поясів.

*Campanula latifolia* поширений в Євразії, на луках, в густих гірських лісах, чагарниках, зарослих долинах, льодовикових рівнинах; в усіх регіонах Карпат.

*Campanula trachelium* поширений в Євразії, лісах і живоплотах, чагарниках, кам'янистих степах, досить локальний на глинистих ґрунтах; в усіх регіонах Карпат.

*Campanula rapunculoides* поширений в Євросибірському регіоні, по лісових узліссях, полях, в садах, виноградниках, перелогах, чагарниках, пустирях, зарослих скелях, від низин до гірської зони; в усіх регіонах Карпат.

*Campanula bononiensis* поширений в Євразії, по чагарникових і кам'янистих напівстепових схилах, сонячних пасовищах, сухих луках; на всіх теренах Карпат.

*Campanula glomerata* поширений в Євросибірському регіоні, по чагарниках, лісових узліссях, кам'янистих схилах, трав'янистих напівстепях, луках і пасовищах, а також культивується як декоративна у садах.

*Campanula rotundifolia* поширений в Євразії, по сухих луках і пасовищах, рідколісся та чагарники, кам'янисті схили від низин до гірської зони; на всіх теренах Карпат.

*Campanula rapunculus* поширений в Євразії, на сухих луках, узліссях і галявинах, чагарниках, пустирях; в усіх регіонах Карпат.

*Campanula persicifolia* поширений в Євразії, в лісах та узліссях, по чагарникових схилах, гірських луках; на всіх теренах Карпат.

*Campanula patula* поширений в Європі, на луках, чагарниках, рідколіссях, узліссях і вирубках.

*Phyteuma spicatum* походить з Європи, поширений в листяних лісах, чагарниках і гірських рівнинах.

*Phyteuma tetramerum* поширений у Південно-Східних Карпатах, полонинах, кам'янистих схилах, пасовищах і рідколіссях гірського та субальпійського поясів.

*Lobelia erinus* спочатку ріс на півдні Африки; часто вирощується як декоративна рослина в садах, унікально натуралізована (Vojňanský & Fargašová, 2007).

Отже, більшість видів дзвоникових виявляють приналежність до лісових екотопів, поширені по чагарниках та на схилах в Євразії.

Види роду *Asyneuma* останнім часом досліджувалися переважно в паліноморфологічному аспекті. Alçitire (2008) надав детальну інформацію про морфологічні, анатомічні та палінологічні характеристики *Asyneuma michauxioides* (Boiss.) Damboldt, ендеміка Туреччини. Відмічено, що пилкові зерна три-, іноді чотирипорові, з екваторіально розташованими порами. У *Asyneuma limonifolium* (L.) Janchen пилкові зерна ізоплярні, радіально-симетричні, з 4 або 5 порами (Kallajxhiu et

al., 2014). На основі палінологічних даних роди *Asyneuma*, *Legousia*, *Michauxia* L'Hér., *Symphyandra* A. DC., *Theodorovia* Kolak. і *Zeugandra* P. H. Davis не відрізняються від *Campanula* (Khansari et al., 2012). Для таких видів роду *Campanula* як *Campanula americana*, *Campanula californica*, *Campanula exigua*, *Campanula griffinii* і *Campanula sharsmithiae* встановлений тип пилкового зерна – пантопоратний (Nowicke et al., 1992).

Молекулярно-філогенетичні дані підтверджують, що представники роду *Asyneuma* належать до Rapunculus-клади роду *Campanula* (Eddie et al., 2003; Roquet et al., 2008, 2009; Haberle et al., 2009; Zhuo et al., 2011), а також морфологічно різноманітні роди *Adenophora*, *Heterocodon* Nutt., *Homocodon* D. Y. Hong, *Githopsis* Nutt., *Legousia*, *Phyteuma*, *Petromarula* Vent. ex R. Hedw., *Physoplexis* (Endl.) Schur, *Trachelium* L., *Triodanis* Raf. і деякі види роду *Campanula*, наприклад *Campanula persicifolia* L. За іншими даними (Borsch et al., 2009), представники роду *Asyneuma* (*Asyneuma canescens*, *Asyneuma campanuloides*) належать до *Phyteuma*-клади разом з родами *Phyteuma*, *Physoplexis*, *Petromarula*, *Legousia* та деякі види роду *Campanula*. Хемотаксономічне дослідження 25 корейських видів Campanulaceae з 8 родів показало, що *Asyneuma* і *Peracarpa* Hook. f. et Thoms. є найбільш подібними за складом молекул-маркерів, які використовуються у фармакопеї (Kim et al., 2017). Рід *Asyneuma* вважається поліфілетичною групою видів (Stefanovich & Lakušić, 2009; Mansion et al., 2012; Yoo et al., 2018).

У *Asyneuma comosiforme* Hayek & Janch. та представників секції *Clinocarpium* (Boiss.) Rech. f. & Schiman-Czeika з роду *Asyneuma*, плоди пониклі, а отвори розташовані посередині або при основі плоду (Lakušić et al., 2019), подібно до секції *Medium* DC. роду *Campanula*, наприклад, *Campanula latifolia* (Андрейчук & Одинцова, 2019). Це узгоджується з поліфілією роду *Asyneuma*, визначеною за допомогою молекулярних методів (Stefanovich & Lakušić, 2009). У *Asyneuma comosiforme* були знайдені V-подібні клапани, що закривають великі отвори в середній частині плоду, з аксикорнами, прикріпленими всередині по всій довжині клапана (Lakušić et al., 2019). Подібним чином



у плодах *Campanula latifolia* з базальними отворами аксикорни поширюються вздовж перегородок від основи до верхівки плоду (Andreychuk & Odintsova, 2019).

Отже, на підставі власних та літературних даних ми уклали карпологічні діагнози для таксонів родини Campanulaceae флори України:

### **Підродина Campanuloideae**

#### **Триба Cyanantheae (плід *Platycodon grandiflorus*)**

Положення зав'язі – напівнижня зав'язь

Кількість плодолистків – 5 плодолистків (ізомерний плід)

Тип плацентації і вертикальна зональність – центрально-кутова плацентація в синасцидіатній зоні і парієтальна в симплікатній зоні

Провідна система – 10 висхідних пучків диференційованих від основи зав'язі на септальні і дорзальні

Зона лігніфікації – внутрішня зона мезокарпію

Гістогенетичний тип плоду – коробочка *Forsythia*-типу

Зона розкривання плоду – надчашолисткова зона

Тип розкривання плоду – дорзивентральне розкривання

#### **Триба Wahlenbergieae (плід *Jasione montana*)**

Положення зав'язі – нижній плід

Кількість плодолистків – 2 плодолистки (димерний плід)

Тип плацентації і вертикальна зональність – парієтальна плацентація в симплікатній зоні

Провідна система – п'ять висхідних пучків на радіусах чашолистків

Зона лігніфікації – субепідермальна паренхіма перегородок зав'язі уздовж цілого плоду

Гістогенетичний тип плоду – коробочка *Campanula*-типу

Зона розкривання плоду – надчашолисткова зона

Тип розкривання плоду – дорзівентральне розкривання

### **Триба Campanuleae**

(роди *Adenophora*, *Asyneuma*, *Campanula*, *Phyteuma*)

Положення зав'язі – нижня, напівнижня (*C. sibirica*) або майже верхня (*C. alpina*) зав'язь

Кількість плодолистків – 3-5 плодолистків (олігомерний плід), або 2 плодолистки (димерний плід *Phyteuma*)

Тип плацентації і вертикальна зональність – центрально-кутова плацентація в синасцидіатній зоні і парієтальна в симплікатній зоні

Провідна система – 7-12 розгалужених висхідних провідних пучків на радіусах чашолистків і пелюсток

Зона лігніфікації – у вигляді вузького тяжу (аксикорну), який має варіанти розміщення: вертикально від основи плоду до верхівок плацент або до даху зав'язі (секція *Medium* роду *Campanula*: *C. sibirica*, *C. alpina*, *C. glomerata*, *Phyteuma spicatum*, *Ph. tetramerum*),

від основи плоду і лише до його середини (секція *Medium* роду *Campanula*: *C. latifolia*, *C. bononiensis*, *C. trachelium*, *C. rapunculoides*, *C. rotundifolia*, а також *Adenophora liliifolia*) або косо-горизонтально у верхній частині плоду (секція *Rapunculus* роду *Campanula*: *C. persicifolia*, *C. patula*, *C. rapunculus*, а також *Asyneuma canescens*)

Особливості аксикорна – поздовжній аксикорн від основи до верхівки плоду (Секція *Medium* роду *Campanula*, *Adenophora liliifolia*, *Phyteuma spicatum*, *Ph. tetramerum*), аксикорни короткі, косо-горизонтальні у верхній половині плоду (Секція *Rapunculus* роду *Campanula*, *Asyneuma canescens*)

Гістогенетичний тип плоду – коробочка *Campanula*-типу

Зона розкривання плоду – підчашолисткова зона

Тип розкривання плоду – септифрагально-підковоподібне розкривання (у видів роду *Campanula*, а також в *Adenophora liliifolia*, *Phyteuma spicatum*, *Ph. tetramerum*) або двостадійне, септифрагально-підковоподібне та поздовжньо-ламінальне розкривання (*Asyneuma canescens*)

### **Підродина Lobelioideae (плід *Lobelia erinus*)**

Положення зав'язі – напівнижня зав'язь

Кількість плодолистків – 2 плодолистки (димерний плід)

Тип плацентації і вертикальна зональність – центральну-кутова плацентація в синасцидіатній зоні і парієтальна в симплікатній зоні

Провідна система – 10 висхідних пучків, іноді розгалужених, два з них іноді розміщені в площині перегородки

Зона лігніфікації – субепідермальна паренхіма перегородок зав'язі уздовж цілого плоду

Гістогенетичний тип плоду – коробочка *Campanula*-типу

Зона розкриття плоду – надчашолисткова зона

Тип розкриття плоду – дорзивентральне розкриття

Наші діагнози переважно узгоджуються з молекулярною філогенією родини Campanulaceae на рівні підродин і триб підродини Campanuloideae. Також підтверджується подібність у будові плоду секції *Rapunculus* роду *Campanula* з представниками родів *Phyteuma* і *Asyneuma*, але не підтверджується подібність з родом *Adenophora*, яка має внутрішню структуру плоду ідентичну до представників секції *Medium* роду *Campanula*.

## ВИСНОВКИ

Досліджено основні етапи морфогенезу у 18 представників з семи родів родини Campanulaceae флори України та встановлені закономірності формування морфо-анатомічної структури плоду та особливості їхнього розкривання.

1. Гінецей у всіх вивчених представників родини є синкарпним, з двома вертикальними зонами у зав'язі: синасцидіатною та симплікатною, з центрально-кутовою, парієтальною або комбінованою плацентацією. Серед досліджених видів дзвоникових гінецей переважно 3-5-мерний або димерний (*Jasione montana*, *Phyteuma*, *Lobelia erinus*).

2. Плід у досліджених видів – нижня, напівнижня (*Platycodon grandiflorus*, *Campanula sibirica*) або майже верхня (*Campanula alpina*) синкарпна багатонасінна коробочка з неопадною чашечкою та з різними способами розкривання.

3. Оплідень містить від 10 до 20 шарів клітин мезокарпію, іноді менше 10 шарів клітин мезокарпію (*Jasione montana*, *Campanula sibirica*, *C. rapunculus*, *C. patula*, *Lobelia erinus*) або більше, ніж 20 шарів клітин мезокарпію (*Campanula latifolia*). У більшості досліджених видів оплідень потовщений в ребрах.

4. У всіх досліджених видів виявили нелігніфіковані екзо- та ендокарпій, а також лігніфікацію внутрішньої зони мезокарпію (*Platycodon grandiflorus*), або лише паренхіми перегородок зав'язі уздовж цілого плоду (*Jasione montana*, *Lobelia erinus*), або у вигляді вузького тяжу, який отримав назву аксикорн. Тяж здерев'янілої паренхіми розміщується вертикально від основи плоду до верхівок плацент або до даху зав'язі (*Campanula sibirica*, *C. alpina*, *C. glomerata*, *Phyteuma spicatum*, *Ph. tetramerum*), від основи плоду і лише до його середини (*Adenophora liliifolia*, *Campanula latifolia*, *C. bononiensis*, *C. trachelium*, *C. rapunculoides*, *C. rotundifolia*) або косо-горизонтально у верхній частині плоду (*Asyneuma canescens*, *Campanula persicifolia*, *C. patula*, *C. rapunculus*).

5. На підставі отриманих даних встановлено новий гістогенетичний тип коробочки – *Campanula*-тип, для якого властивий нездерев'янілі екзо-, мезо- та ендокарпій, і

наявність здерев'янілої паренхіми в проксимальних ділянках перегородок. Коробочка *Campanula*-типу характерна для досліджених представників з родів *Adenophora*, *Asyneuma*, *Campanula*, *Jasione*, *Lobelia*, *Phyteuma*.

6. У стінці плоду в більшості досліджених видів розміщуються переважно 9-12 розгалужених висхідних провідних пучків на радіусах чашолистків і пелюсток, які формують сліди усіх органів квітки; у *Jasione montana* є лише п'ять висхідних пучків на радіусах чашолистків; у *Platycodon grandiflorus* є 10 провідних пучків, диференційованих на септальні і дорзальні жилки. Сліди насінних зачатків формуються в центральній колонці зав'язі незалежно від висхідних провідних пучків оплодня.

7. Отвори розкриття коробочки формуються або у верхній ділянці плоду (над чашолистками) – верхнє недовершене дорзивентральне розкриття (*Platycodon grandiflorus*, *Jasione montana*, *Lobelia erinus*), або у нижній ділянці плоду (нижче чашолистків) – септифрагально-підковоподібне розкриття (види роду *Campanula*, *Adenophora liliifolia*, *Phyteuma spicatum*, *Ph. tetramerum*), або двостадійне, септифрагально-підковоподібне та поздовжньо-ламінальне розкриття (*Asyneuma canescens*).

8. На ранніх етапах онтоморфогенезу плоду (стадія бутону), визначаються такі ознаки, як: кількість плодолистків і насінних зачатків, положення зав'язі, внутрішня структура гінецею, структура провідної системи, а також відбувається початок диференціації тканин оплодня, які забезпечують адаптації до розкриття плоду в представників триби *Campanuleae*.

9. У постантетичному періоді онтоморфогенезу плоду (після відцвітання) відбувається опадання віночка, тичинок, стовпчика, іноді чашолистків, лігніфікація оплодня і перегородок, збільшення розмірів та розкриття плоду.

10. На підставі дослідження морфогенезу плодів у процесі індивідуального розвитку з'ясовані можливі напрямки еволюції плодів в родині *Campanulaceae* флори України, зокрема, у серії триб *Cyanantheae* – *Wahlenbergieae* – *Campanuleae* підродини *Campanuloideae* встановлено зміну способу розкриття плоду від надчашолисткового



до підчашолисткового, паренхіматизацію внутрішнього шару мезокарпію та перегородок плоду до утворення вузьких і коротких тяжів здерев'янілої паренхіми (аксикорнів), олігомеризацію гінецею.

11. За результатами вивчення онтоморфогенезу плоду встановлені карпоботанічні діагнози підродин та триб підродини *Campanuloideae*. Зокрема, для досліджених представників триби *Cyanantheae* характерною є ізомерна напівнижня або нижня коробочка *Forsythia*-типу з надчашолистковим дорзвивентральним розкриванням. Для триби *Campanuleae* виявлено коробочку *Campanula*-типу з підчашолистковим розкриванням. Поздовжній аксикорн від основи до верхівки плоду є характерною ознакою для секції *Medium* роду *Campanula*, родів *Phyteuma* і *Adenophora*. В представників секції *Rapunculus* роду *Campanula*, а також в *Asyneuma canescens* аксикорни короткі, косо-горизонтальні у верхній половині плоду. Дані карпоботаніки підтримують поділ роду *Campanula* на секції *Medium* і *Rapunculus*, але не підтримують близьку спорідненість роду *Adenophora* з представниками секції *Rapunculus* роду *Campanula*.

## СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Андрієнко, Т. Л., & Перегрим, М. М. (2012). *Офіційні переліки регіонально рідкісних рослин адміністративних територій України (довідкове видання)*. Київ: Альтерпрес.
2. Андрейчук, Р. (2021a). *Анатомічна структура та розкривання плоду *Samolus rarpunculus* L.* XVII Міжнародна наукова конференція студентів та аспірантів «Молодь і поступ біології», Львів, 19-21 квітня, 2021. (с. 78). Львів: ЛНУ ім. Івана Франка.
3. Андрейчук, Р. (2021б). *Морфолого-анатомічна структура плоду *Phyteuma spicatum* L. (*Samolaceae*)*. Шевченківська весна: досягнення біологічної науки / BioScience Advances: збірник тез XVII Міжнародної наукової конференції студентів та молодих вчених, Київ, 10-13 травня, 2021. (с. 188-191). Київ: КНУ ім. Тараса Шевченка.
4. Андрейчук, Р. Р. (2019). *Анатомічна будова і розкривання плоду *Samolus rarpunculooides* L.* Наукові основи збереження біотичної різноманітності: Матеріали III (XIV) Міжнародної наукової конференції молодих учених, Львів, 15-16 жовтня, 2019. (с. 20-21). Львів: Інститут екології Карпат.
5. Андрейчук, Р., & Кукурудз, О. (2019). *Морфологічна будова і розкривання плоду *Jasione montana* L.* XV Міжнародна наукова конференція студентів та аспірантів «Молодь і поступ біології», Львів, 9-11 квітня, 2019. (с. 167-168). Львів: ЛНУ ім. Івана Франка.
6. Андрейчук, Р. Р., & Одінцева, А. В. (2021). *Еволюційна інтерпретація структури плодів у родині *Samolaceae**. Актуальні проблеми ботаніки та екології, Київ, 20-22 жовтня, 2021. (с. 30). Київ: Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України.
7. Андрейчук, Р. Р., & Одінцева, А. В. (2021). *Особливості морфогенезу плодів в родині *Samolaceae**. Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій, Львів-сmt Шацьк, 9-12 вересня, 2021. (с. 26-28). Львів-сmt Шацьк: ЛНУ ім. Івана Франка, Інститут екології

Карпат НАН України, Шацький НПП, Державний природознавчий музей НАН України.

8. Андрейчук, Р., & Одінцова, А. (2018). *Особливості розкривання плоду в *Sampanula persicifolia**. XIV Міжнародна наукова конференція студентів та аспірантів «Молодь і поступ біології», Львів, 10-12 квітня, 2018. (с. 106-107). Львів: ЛНУ ім. Івана Франка.
9. Андрейчук, Р., & Одінцова, А. (2020). Сучасний стан карпологічних досліджень в родині *Sampanulaceae* Juss. у зв'язку зі систематикою. *Studia Biologica*, 14(2), 95-116. doi: <https://doi.org/10.30970/sbi.1402.616>.
10. Артюшенко, З. Т. (1990). *Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя*. Ленинград: Наука.
11. Артюшенко, З. Т., & Федоров, Ал. А. (1986). *Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод*. Ленинград: Наука.
12. Балобанова, Н. П. (2009). *Морфология соцветий некоторых представителей семейства *Sampanulaceae** (кандидатская диссертация). URL: <http://earthpapers.net/morfologiya-sotsvetiy-nekotoryh-predstaviteley-semeystva-sampanulaceae>
13. Балобанова, Н. П., & Викторов, В. П. (2008). Морфология соцветий рода *Sampanula*. *Известия ТСХА*, 1, 175-178.
14. Барбарич, А. І., Брадїс, Є. М., Вісюліна, О. Д., Володченко, В. С., Доброчаєва, Д. М., Карнаух, Є. Д., ...& Хржановський, В. Г. (1965). *Визначник рослин України*. Київ: Урожай.
15. Бобров, А. В., Меликян, А. П., & Романов, М. С. (2009). *Морфогенез плодов *Magnoliophyta**. Москва: Либроком.
16. Викторов, В. П. (1997). Колокольчик широколистный. Под ред. В. Н. Павлова & В. Н. Тихомирова, *Биологическая флора Московской области. Выпуск 13* (179-191). Москва: Издательство Полиэкс.

- 17.Викторов, В. П. (2000). Род Колокольчик. Під редакцією В. Н. Павлова (Ed.), *Биологическая флора Московской области. Выпуск 14* (181-211). Москва: Издательство “Гриф и К”.
- 18.Вісюліна, О. Д. (1961). Родина Дзвоникові — *Campanulaceae* Juss. Під редакцією М. І. Котова (Ed.), *Флора УРСР*, том X. (401-435). Київ: Видавництво АН УРСР.
- 19.Волгін, С. О., & Степанова, А. В. (2002). Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Melaleuca fulgens* R.Br. та *Melaleuca nesophila* F.Muel. (*Myrtaceae*). *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, 28, 70-79.
- 20.Волгін, С., & Степанова, А. (2004). Васкулярна анатомія квітки *Pimenta officinalis* Lindl. та іннервація зав'язі в підродині *Myrtoideae* (DC.) Endl. родини *Myrtaceae* Juss. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, 38, 74-82.
- 21.Волгин, С. А., & Тихомиров, В. Н. (1980). О структурных типах моноциклического синкарпного гинецея покрытосеменных. *Бюллетень Московского общества испытателей природы, отдел биологический*, 85(6), 63-74.
- 22.Геворкян, М. М. (2010). *Формирование гинецея у представителей семейства Аросунасеае L. de Jussieu* (кандидатская диссертация). URL: <https://www.dissercat.com/content/formirovanie-ginetseya-u-predstavitelei-semeistva-arosunaseae-l-de-jussieu>
- 23.Гродзінський, А. М. (Ed.). (1992). *Лікарські рослини. Енциклопедичний довідник*. Київ: “Українська енциклопедія” ім. М. П. Бажана, Український виробничо-комерційний центр «Олімп».
- 24.Девятов, А. Г. & Тимонин, А. К. (Eds.). (2014). *Репродуктивная экология семенных растений: Учебное пособие к летней практике по ботанике*. Москва: МАКС Пресс.
- 25.Дика, О. О. (2011a). Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Barnardia japonica* (Thunb.) Schult. & Schult. (*Hyacinthaceae*). *Науковий вісник Чернівецького університету. Біологія (Біологічні системи)*, 3(4), 379-383.

26. Дика, О. О. (2011б). Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Ledebouria socialis* (Вак.) Jessop. (Hyacinthaceae). *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, 56, 60-64.
27. Дика, О. О. (2013). Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Scilla bifolia* L. (Hyacinthaceae). *Біологічні студії / Studia Biologica*, 7(1), 123-130.
28. Дика, О. О. (2014). Морфологія та васкулярна анатомія квітки *Galtonia viridiflora* I. Verd. (Hyacinthaceae). *Біологічні студії / Studia Biologica*, 8(3-4), 209-220.
29. Дремлюга, Н. Г. (2009). Історія дослідження систематики роду *Campanula* L. *Український ботанічний журнал*, 66(6), 805-813.
30. Дремлюга, Н. Г. (2013а). Морфологічні особливості плодів видів секції *Rapunculus* (Fourr.) Voiss. роду *Campanula* L. флори України. *Modern Phytomorphology*, 4, 321-324.
31. Дремлюга, Н. Г. (2013б). Морфологічні особливості плодів секції *Medium* D. C. роду *Campanula* L. флори України. *Чорноморський ботанічний журнал*, 9(1), 24-29.
32. Дремлюга, Н. Г. (2013в). *Рід Campanula L. у флорі України* (кандидатська дисертація). URL: <http://library.univer.kharkov.ua/OpacUnicode/index.php?url=/notices/index/IdNotice:770057/Source:default>
33. Дремлюга, Н. Г. (2014). Морфологічні особливості чашечки квітки представників підсекції *Involucratae* (Fom.) Fed. роду *Campanula* L. флори України. *Modern Phytomorphology*, 6, 259-262.
34. Дремлюга, Н. Г., & Жигалова, С. Л. (2017). Паліноморфологічні особливості видів підсекції *Heterophylla* (Nym.) Fed. роду *Campanula* L. флори України. *Ukrainian Journal of Ecology*, 7(3), 139-145.
35. Дремлюга, Н. Г., & Зиман, С. М. (2010). *Campanula talievii* Juz. – рідкісний ендемічний вид у флорі Криму. *Український ботанічний журнал*, 67(2), 225-230.

36. Дремлюга, Н. Г., & Футорна, О. А. (2017). Морфологічна характеристика насінин видів секції *Rapunculus* (Fourr.) Boiss. роду *Campanula* L. флори України. *Чорноморський ботанічний журнал*, 13(1), 33-42. doi:10.14255/2308-9628/17.131/3.
37. Ембатурова, Е. Ю. (2001). *Сравнительная карпология представителей Cornales Dumort. и сближаемых с ним порядков в связи с вопросами их систематики* (кандидатская диссертация). URL: <https://www.dissercat.com/content/sravnitelnaya-karpologiya-predstavitelei-cornales-dumort-i-sblizhaemykh-s-nim-poryadkov-v-sv>
38. Ена, А. В. (2012). *Природная флора Крымского полуострова*. Симферополь: Н. Оріанда.
39. Жинкина, Н. А. (2010). *Campanulaceae*. Під редакцією А. Л. Тахтаджяна (Ed.), *Сравнительная анатомия семян. Том 7. Двудольные. Lamiidae, Asteridae (354-365)*. Санкт-Петербург: Наука.
40. Зайцева, Е. С. (2006). *Сравнительная карпология порядка Dipsacales в связи с вопросами его систематики* (кандидатская диссертация). URL: <https://www.dissercat.com/content/sravnitelnaya-karpologiya-predstavitelei-cornales-dumort-i-sblizhaemykh-s-nim-poryadkov-v-sv>
41. Зиман, С. М., Мосякін, С. Л., Булах, О. В., Царенко, О. М., & Фельбаба-Клушина, Л. М. (2004). *Ілюстрований довідник з морфології квіткових рослин*. Ужгород: Медіум
42. Золала, Х. А., Полевова, С. В., & Северова, Е. Э. (2011). Особенности ультраструктуры спородермы поровых пыльцевых зерен представителей подсемейства *Campanuloideae* (*Campanulaceae*). *Ботанический журнал*, 96(8), 1076-1084.
43. Ільїнська, А. П. (2013). Сучасні підходи до класифікації плодів *Brassicaceae* (на прикладі видів флори України). *Український Ботанічний журнал*, 70(4), 467-478.
44. Каден, Н. Н. (1962). Типы продольного вскрывания плодов. *Ботанический журнал*, 47(4), 495-505.
45. Каден, Н. Н. (1964). Еще о способах вскрывания плодов. *Ботанический журнал*, 49(12), 1776-1779.

46. Каден, Н. Н. (1965). Типы плодов растений средней полосы Европейской части СССР. *Ботаничний журнал*, 50(6), 775-787.
47. Каден, Н. Н. (1971). Семейство *Lobeliaceae* Juss. – Лобелиевые. Морфология плодов и семян некоторых сорных растений СССР. Ученые записки Московского областного педагогического института, 5(292), 31-32.
48. Каден, Н. Н., & Смирнова, С. А. (1974). *К методике составления карпологических описаний*. Составление определителей растений по плодам и семенам (метод. разработки), Киев, Наук. думка. (54-67).
49. Карташова, Н. Н., & Савченко, М. И. (1965). *Строение и функции нектарников цветка двудольных растений*. Томск: Издательство Томского университета.
50. Клоков, М. В. (1950). *Визначник рослин УРСР*. Київ-Харків: Держсільгоспвидав.
51. Колаковский, А. А. (1985). Типы плодов у колокольчиковых (*Campanulaceae*). *Ботанический журнал*, 70(1), 3-11.
52. Колаковский, А. А. (1986). Карпология Колокольчиковых (*Campanulaceae*) и вопросы таксономии. *Ботанический журнал*, 71(9), 1155-1166.
53. Колаковский, А. А. (1987). Система семейства *Campanulaceae* Старого света. *Ботанический журнал*, 72(12), 1572-1579.
54. Колаковский, А. А. (1990). Новые данные в морфологии цветка и плода колокольчиковых. *Сообщения Академии наук Грузинской ССР*, 139(2), 381-384.
55. Колаковский, А. А. (1995). *Семейство Колокольчиковых*. Москва: Институт ботаники Академии наук Республики Абхазия.
56. Комир, З. В., & Алехин, А. А. (2011). Онтогенез *Campanula latifolia* L. *ex situ*. *Научные ведомости БелГУ. Серия Естественные науки*, 9(104), 223-227.
57. Коробова, С. Н., & Жинкина, Н. А. (1987). Семейство *Campanulaceae*. Под редакцией Т. Б. Батыгина & М. С. Яковлев, *Сравнительная эмбриология цветковых растений. Davidiaceae-Asteraceae* (300-308). Ленинград: Наука.
58. Котельникова, Н. С. (2013). *Морфогенез гинецея у представителей семейства Caryophyllaceae Juss.* (кандидатская диссертация).



URL: <https://www.dissercat.com/content/morfogenez-ginetseya-u-predstavitelei-semeistva-caryophyllaceae-juss>

59. Кравцова, Т. И. (2007). *Сравнительная карпология семейства Urticaceae Juss.* Москва: КМК.
60. Кравцова, Т. И., & Wilmont-Dear, С. М. (2013). Строение плода у *Lozanella enantiophylla* и *L. Permollis* (Celtidaceae). *Ботанический журнал*, 98(4), 468-480.
61. Лакоба, Р. (1986). В. К анатомии аксикорна, как органа колокольчиковых. *Сообщения Академии Наук Грузинской ССР*, 123(1), 141-143.
62. Левина, Р. Е. (1957). *Способы распространения плодов и семян.* Москва: Издательство Московского университета.
63. Левина, Р. Е. (1981). *Репродуктивная биология семенных растений.* Москва: Наука.
64. Левина, Р. Е. (1987). *Морфология и экология плодов.* Ленинград: Наука.
65. Машковська, С. П. (2015). *Каталог декоративних трав'янистих рослин ботанічних садів і дендропарків України: Довідниковий посібник.* Retrieved from <http://www.nbg.kiev.ua/upload/biblio/katalog.pdf>
66. Меликян, А. П., & Девятов, А. Г. (2001). *Основные карпологические термины.* Москва: Товарищество научных изданий КМК.
67. Мирошниченко, Н. Н. (2014). *Деякі аспекти репродуктивної біології *Sampanula sibirica* L., *S. taurica* Juz. та *S. talievii* Juz. в Криму.* *Біологічні студії*, 8(1), 161-170. doi: [10.30970/sbi.0801.335](https://doi.org/10.30970/sbi.0801.335).
68. Мирошниченко, Н. Н. (2019). *Репродуктивная биология и особенности размножения некоторых представителей рода *Sampanula* L. в Крыму* (кандидатская диссертация). URL: <https://www.dissercat.com/content/reproduktivnaya-biologiya-i-osobennosti-razmnozheniya-nekotorykh-predstavitelei-roda-campanu>
69. Мирошниченко, Н. Н., & Шевченко, С. В. (2014). Особенности естественного возобновления некоторых видов рода *Sampanula* L. (Sampanulaceae). *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*, 113, 66-71.

70. Мосякін, С. Л. (2013). Родини і порядки квіткових рослин флори України: прагматична класифікація та положення у філогенетичній системі. *Український ботанічний журнал*, 70(3), 289-307.
71. Новіков, А. В. (2008). Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Ornithogalum caudatum* Ait. (Hyacinthaceae). *Біологічні студії / Studia Biologica*, 2(1), 87-94.
72. Новіков, А. В. (2011). Проблеми і перспективи анатомо-морфологічних досліджень квітки. *Проблеми вивчення еволюції та хорології таксономічного різноманіття біоти: матеріали Міжнародної наукової конференції (м. Львів, 30 вересня-1 жовтня 2011 р.)*, Львів, 103-106.
73. Новіков, А., & Барабаш-Красни, Б. (2015). Сучасна систематика рослин. Загальні питання: навчальний посібник. Львів: Ліга-Прес, 686 с. doi: [10.13140/RG.2.1.4745.6164](https://doi.org/10.13140/RG.2.1.4745.6164).
74. Нуралиев, М. С., & Соколов, Д. Д. (2014). *Васкулярная анатомия цветка как источник информации об эволюции покрытосеменных растений: история изучения и современные представления*. Ботанический журнал, 99(2), 129-158.
75. Оганджян, А. А. (2016). К систематике и морфологии *Mzymtella schlerophylla* Kolak. *Вопросы современной науки и практики. Университет им. В. И. Вернадского. Серия «Биология, экология, бионанотехнологии»*, 2, 33-37.
76. Одинцова, А. В. (2013). *Значение морфологии гинецея для карпологии и систематики*. Международная научная конференция «Современная биология растений», посвященная 260-летию выхода сочинения К. Линнея «Species plantarum», 115-летию открытию двойного оплодотворения С. Г. Навашиным і 60-летию создания модели структуры ДНК Д. Уотсоном и Ф. Криком, Луганск, 3-7 июня, 2013. (63-75). Луганск: Луганский национальный аграрный университет.
77. Одинцова А. В., Фищук О. С., Скрипец Х. И. (2014). *Септальные нектарники в зонах эусинкарпного гинецея*. Карпология и репродуктивная биология высших растений : материалы II-й Всероссийской научной конференции с международным участием,

посвященній пам'яті професора А. П. Меликяна 1-3 октября 2014., г. Москва. С. 117–121.

- 78.Одінцова, А. В. (2008а). Порівняльний аналіз морфології та васкулярної анатомії гінецея в родині Lythraceae. *Український ботанічний журнал*, 65(5), 687-695.
- 79.Одінцова, А. В. (2008б). *Приспосувальне значення організації провідної системи квітки*. Міжнародна конференція молодих учених “Актуальні проблеми ботаніки та екології”, Кам’янець-Подільський, 13-16 серпня, 2008., Київ, 2008. (178-179). Київ: Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного.
- 80.Одінцова, А. В. (2012). До питання про принципи класифікації синкарпних гінецеїв. *Modern Phytomorphology*, 1, 71-75.
- 81.Одінцова, А. (2016). Локуліцидне розкривання верхніх і нижніх коробчастих плодів у порядку Myrtales. *Біологічні студії*, 10(3-4), 129-140. doi: <https://doi.org/10.30970/sbi.1003.504>.
- 82.Одінцова, А. В. (2017). *Анатомо-морфологічна будова плоду в Circaea lutetiana L. (Onagraceae)*. Всеукраїнська науково-практична конференція з міжнародною участю. Тернопільські біологічні читання, Тернопіль, 2017. (73-76). Тернопіль: ТОВ “Терно-граф”.
- 83.Одінцова, А. В. (2022). Морфогенез плоду як предмет карпологічних досліджень. *Український ботанічний журнал*, 79(3), 169-183. doi: 10.15407/ukrbotj79.03.169.
- 84.Одінцова, А. В. (2023). *Методика укладання опису морфо-анатомічної будови плоду за даними світлової мікроскопії*. Visnyk of the Lviv University. Series Biology, 89. doi: <https://doi.org/10.30970/VLUBS.2023.89.01>.
- 85.Одінцова, А. В., & Клімович, Н. Б. (2016). *Структура перикарпію і особливості розкривання плоду в Chamaenerion angustifolium (L.) Scop. (Onagraceae)*. Актуальні питання досліджень рослинного світу Карпат: ретроспектива та сучасність, Ужгород, 8-9 грудня, 2016. (50-51). Ужгород: Видавництво УжНУ “Говерла”.

- 86.Одінцова, А. В., & Клімович, Н. Б. (2017). Анатомо-морфологічна будова плоду *Epilobium hirsutum* та *E. angustifolium* (Onagraceae). *Український ботанічний журнал*, 74(6), 582-593.
- 87.Одінцова, А. В. & Савицький О. Л. (2016). *Еволюційна та екологічна інтерпретація плоду *Trapa natans**. Матеріали IV Міжнародної конференції «Рідкісні рослини і гриби України та прилеглих територій: реалізація природоохоронних стратегій», Київ, 16-20 травня, 2016. (108-110). Київ: Паливода А. В.
- 88.Одінцова, А. В., & Скрипець, Х. І. (2013). Морфологія та васкулярна анатомія гінецея *Gladiolus × hybridus* C. Morren hort. (Iridaceae Juss.). *Modern Phytomorphology*, 4, 241-244.
- 89.Одінцова, А. В., & Шевченко, С. В. (2017). *Репродуктивна біологія рослин. Навчальний посібник для студентів біологічного факультету спеціальності 091 – біологія, спеціалізації – ботаніка*. Львів: Львівський національний університет імені Івана Франка.
- 90.Писковацкова, Н. П. (1980). Колокольчик скученный. Под редакцией Т. А. Работнова (Ed.), *Биологическая флора Московской области. Выпуск 13* (156-168). Москва: Издательство Московского университета.
91. Прокопів, А. І., Одінцова, А. В., & Дика, О. О. (2013). Методичні вказівки до лабораторних занять з анатомії та морфології рослин для студентів I курсу біологічного факультету денної форми навчання. Львів: Львівський національний університет імені Івана Франка.
- 92.Прокудин, Ю. Н., Доброчаева, Д. Н., Заверуха, Б. В., Чопик, В. И., Протопопова, В. В., & Крицкая, Л. И. (1987). *Определитель высших растений Украины*. Киев: Наукова думка.
- 93.Скрипець, Х. І., & Одінцова, А. В. (2015). Морфологічна будова плоду і насінини *Iris sibirica* L. та *Gladiolus imbricatus* L. (Iridaceae) у зв'язку із способами дисемінації. *Науковий вісник Чернівецького університету. Біологія (Біологічні системи)*, 7(1), 93-96.

94. Скрипець, Х. І., & Одінцева, А. В. (2020). Морфогенез плодів *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica* (Iridaceae). *Український ботанічний журнал*, 77(3), 210-224. doi: <https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.03.210>.
95. Тахтаджян, А. Л. (1954). *Вопросы эволюционной морфологии растений*. Ленинград: Издательство Ленинградского университета.
96. Тахтаджян, А. Л. (1964). *Основы эволюционной морфологии покрытосеменных*. Москва–Ленинград: Наука.
97. Тахтаджян, А. Л. (1966). *Система и филогения цветковых растений*. Москва–Ленинград: Наука.
98. Тахтаджян, А. Л. (1981). Порядок колокольчиковые (Campanulales). Под редакцией А. Л. Тахтаджяна (Ed.), *Жизнь растений, в шести томах*, 5(2), *Цветковые растения* (447-461). Москва: Просвещение.
99. Тахтаджян, А. Л. (1987). *Система магнолиофитов*. Ленинград: Наука.
100. Тихомиров, В. Н., & Константинова, А. И. (1995). О филогенетическом значении некоторых признаков строения плода Umbelliferae-Hydrocotyloideae. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, 100(6), 61-73.
101. Федоров, Ал. А., & Артюшенко, З. Т. (1979). *Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие*. Ленинград: Наука.
102. Федоров, Ан. А. (1957). Семейство Колокольчиковые – Campanulaceae. Под редакцией Б. К. Шишкина & Е. Г. Боброва (Eds.), *Флора СССР*. Том 24 (126-450). Ленинград: Издательство АН СССР.
103. Федоров, Ан. А. (1978). Семейство Campanulaceae Juss. Под редакцией Ан. А. Федорова (Ed.), *Флора Европейской части СССР* (213-239). Ленинград: Наука.
104. Федоров, А. А., & Артюшенко, З. Т. (1975). *Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок*. Ленинград: Наука.
105. Филоненко, А. В. (2011). *Сравнительная карпология семейства Oleaceae Hoffmanns. et Link* (кандидатская диссертация). URL:

<https://www.dissercat.com/content/sravnitelnaya-karpologiya-semeistva-oleaceae-hoffmanns-et-link>

106. Фіщук, О. (2017). *Порівняльна морфологія квітки роду Sansevieria Thunb. (Asparagaceae s. l.) та споріднених таксонів: монографія*. Луцьк: Вежа-Друк, 232 с.
107. Червона книга України (2021). *Дзвоникові*. Retrieved from <https://redbook-ua.org/category/campanulaceae/>
108. Шамров, И. И. (2012). Типы гинецея покрытосеменных растений, терминология и проблемы интерпретации II. *Ботанический журнал*, 97(4), 417-451.
109. Шевченко, С. В., & Крайнюк, Е. С. (2019). Биология развития и распространение *Adenophora taurica* (Campanulaceae) в Крыму. *Ботанический журнал*, 104(10), 1588-1597.
110. Шевченко, С. В., & Мирошниченко, Н. Н. (2013). Антэкологіческие аспекты репродуктивного процесса некоторых видов *Campanula* L. *Бюлетень ДНБС*, 109, 69-78.
111. Шулькина, Т. В. (2015). *Жизненные формы и архитектурные модели видов рода Campanula L. (Campanulaceae) и их связь с таксономией*. Комаровские чтения, XLI. Москва – Санкт-Петербург: Товарищество научных зданий КМК.
112. Яценко, И. О. (2011). *Сравнительная карпология семейства Sapindaceae Juss. и близкородственных групп* (кандидатская диссертация). URL: <https://www.dissercat.com/content/sravnitelnaya-karpologiya-semeistva-sapindaceae-juss-i-blizkorodstvennykh-grupp>
113. Alçitepe, E. (2008). Morphological, anatomical and palynological studies on *Asyneuma michauxioides* (Campanulaceae). *Biologia, Springer*, 63(3), 338-342. doi: 10.2478/s11756-008-0056-5.
114. Aleksić, J. M., Škondrić, S., & Lakusic, D. (2018). Comparative phylogeography of capitulate *Campanula* species from the Balkans, with description of a new species, *C. daucoides*. *Plant Systematics and Evolution*, 304, 549-575.

115. Anderson, G. J., Bernardello, G., Lopez, P., Crawford, D. J., & Stuessy, T. F. (2000). Reproductive biology of *Wahlenbergia* (Campanulaceae) endemic to Robinson Crusoe Island (Chile). *Plant Systematics and Evolution*, 223, 109-123. doi: <https://doi.org/10.1007/BF00985330>.
116. Andreychuk, R. (2018). Anatomical fruit structure and dehiscence in *Campanula patula* L. *Актуальні проблеми ботаніки та екології. Матеріали міжнародної конференції молодих учених*. (С. 29). Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України.
117. Andreychuk, R. R., Kolomiychuk, V. P., & Odintsova, A. V. (2020). Morpho-anatomical structure and development of fruit in *Asyneuma canescens* (Campanulaceae). *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 11(4), 513-519. doi: 10.15421/022078.
118. Andreychuk, R., & Odintsova, A. (2019). Morphological and anatomical structure of *Campanula latifolia* L. fruits. *Studia Biologica*. 13(1), 95-105. doi: <https://doi.org/10.30970/sbi.1301.593>.
119. Andreychuk, R., & Odintsova, A. (2021). Morpho-anatomy of the gynoecium and fruit in three ornamental members of Campanuloideae (Campanulaceae). *Acta Agrobotanica*. 74, 1-20. doi: <https://doi.org/10.5586/aa.7415>.
120. Antonelli, A. (2008). Higher level phylogeny and evolutionary trends in Campanulaceae subfam. Lobelioideae: Molecular signal overshadows morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 46, 1-18. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.06.015>.
121. Antonelli, A. (2009). Have giant lobelias evolved several times independently? Life form shifts and historical biogeography of the cosmopolitan and highly diverse subfamily Lobelioideae (Campanulaceae). *BMC Biology*, 7, 82. doi: 10.1186/1741-7007-7-82.
122. Basso-Alves, J. P., Goldenberg, R., & Teixeira, S. P. (2017). The ontogenetic bases for variation in ovary position in Melastomataceae. *American Journal of Botany*, 104 (8), 1142-1156. doi: 10.3732/ajb.1700114.
123. Beaulieu, J. M., & Donoghue, M. J. (2013). Fruit evolution and diversification in Campanulid Angiosperms. *Evolution*, 67(11), 3132-3144. doi: 10.1111/evo.12180.



124. Bobrov, A. V., & Romanov, M. S. (2019). Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms. *Botany Letters*, *166*(3), 366-399.
125. Boissier, E. (1875). *Flora Orientalis*. V. 3. Genevae et Basiliae.
126. Bojňanský, V., & Fargašová, A. (2007). *Atlas of seeds and fruits of Central and East-European flora the Carpathian Mountains Region*. Dordrecht: Springer.
127. Borsch, T., Korotkova, N., Raus, T., Lobin, W. & Löhne, C. (2009). The petD group II intron as a species level marker: utility for tree inference and species identification in the diverse genus *Campanula* (Campanulaceae). *Willdenowia* *39*, 7-33. doi: 10.3372/wi.39.39101.
128. Cellinese, N., Smith, S. A., Edwards, E. J., Kim, S.-T., Haberle, R. C., Avramakis, M., & Donoghue, M. J. (2009). Historical biogeography of the endemic Campanulaceae of Crete *Journal of Biogeography*. *Journal of Biogeography*, *36*, 1253-1269. doi: 10.1111/j.1365-2699.2008.02077.x.
129. Chase, M. W., Christenhusz, M. J. M., Fay, M. F., Byng, J. W., Judd, W. S., Soltis, D. E., & Stevens, P. F. (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, *181*(1), 1-20. doi:10.1111/boj.12385.
130. Clausen, G., Meyer, K., & Renner, S. S. (2000). Correlations among fruit traits and evolution of different fruits within Melastomataceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, *133*, 303-326. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2000.tb01548.x>.
131. Cowl, A., Miles, N., Visger, C., Hansen, K., Ayers, T., Haberle, R., & Cellinese, N. (2016). A global perspective on *Campanulaceae*: Biogeographic, genomic, and floral evolution. *American Journal of Botany*, *103*(2), 1-13. doi: 10.3732/ajb.1500450.
132. Cupido, C. N., & Weitz, F. M. (2016). *Kericodon* (Campanulaceae s.s.), a new monotypic wahlenbergioid genus from South Africa. *Kew bulletin*, *71*(56), 1-10. doi: 10.1007/S12225-016-9671-4.

- 133.** Cupido, C. N., Eddie, W. M. M., & Tiedt, L. R. (2011). Systematic and ecological significance of seed coat morphology in South African Campanulaceae sensu stricto. *Edinburgh Journal of Botany*, *68*(3), 351-371. doi: 10.1017/S0960428611000291.
- 134.** Cupido, C. N., Prebble, J. M., & Eddie, W. M. M. (2013). Phylogeny of Southern African and Australasian Wahlenbergioids (Campanulaceae) based on ITS and *trnL-F* Sequence Data: Implications for a Reclassification. *Systematic Botany*, *38*(2), 523-535. doi: <https://doi.org/10.1600/036364413X666714>.
- 135.** Cupido, N. N., & Hedderson, T. A. J. (2007). Phylogenetic re-assessment of generic boundaries in South African Campanulaceae with an emphasis on Roella, Merciera and Prismatocarpus. *Conference: 32nd Annual Congress of the South African Association of Botanist*. doi: 10.1016/j.sajb.2007.02.156.
- 136.** De Candolle, A. (1830). *Monographie des Campanulées*. Veuve Desray. doi: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.111415>.
- 137.** De Candolle, A. P. (1838). *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*. Pars 7. Sumptibus Sociorum Treuttel et Würtz, 414-496. doi: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.286>.
- 138.** Donald, S., Petrit, H., & Abdulla, D. (2019). Përhapja e *Campanula austroadriatica* D. Lakušic & Kovacic dhe *C. montenegrina* I. Jankovic & D. Lakušic (*Campanula pyramidalis* species complex) në Shqipëri. *Buletin Shkencor Seria e Shkencave të Natyrës*, *69*, 60-77.
- 139.** Eames, A. J. (1961). The Morphology of the Angiosperms. *Nature* **192**. doi: <https://doi.org/10.1038/192008a0>.
- 140.** Eddie, W. M. M., & Cupido, C. N. (2014). *Hesperocodon*, a new genetic name for *Wahlenbergia hederacea* (Campanulaceae): phylogeny and capsule dehiscence. *Edinburgh Journal of Botany*, *71*(1), 63-74. doi: 10.1017/S0960428613000310.
- 141.** Eddie, W. M. M., Cupido, C. N., & Skvarla, J. J. (2010). Pollen and reproductive morphology of *Rhigiophyllum* and *Siphocodon* (Campanulaceae): two unique genera of the fynbos vegetation of South Africa. *Bothalia*, *40*(1), 103-115.

142. Eddie, W., Shulkina, T., Gaskin, J., Haberle, R., & Jansen, R. (2003). Phylogeny of *Campanulaceae* s. str. Inferred from Its Sequences of Nuclear Ribosomal DNA. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 90(4), 554-575. doi: 10.2307/3298542.
143. Eglenbrecht, M., & Cupido, C. N. (2018). *Wahlenbergia cordiformis* sp. nov. (Campanulaceae: Campanuloideae), a new woody species from Western Cape, South Africa. *Nordic Journal of Botany*, 36(6), 1-4. doi: 10.1111/njb.01758.
144. Eichler, A. W. (1875). *Blütendiagramme*. Bd. 1. Leipzig: Engelmann.
145. Erbar, C. (2014). Nectar secretion and nectaries in basal angiosperms, magnoliids and non-core eudicots and a comparison with core eudicots. *Plant Diversity and Evolution*, 131(2), 63-143. doi: 10.1127/1869-6155/2014/0131-0075.
146. Erbar, C. & Leins, P. (1989). On the early floral development and the mechanisms of secondary pollen presentation in *Campanula*, *Jasione* and *Lobelia*. *Botanische Jahrbücher für Systematik*, 111(1), 29-55.
147. Esau, K. (1977). *Anatomy Of Seed Plants*, 2nd Ed, John Wiley & Sons, Inc.
148. Fagundes, N. F., & Araujo Mariath, J. E. de. (2010). Morphoanatomy and ontogeny of fruit in Bromeliaceae species. *Acta botanica Brasilica*, 24(3), 765-779. doi: <https://doi.org/10.1590/S0102-33062010000300020>.
149. Ferrer-Gallego, P. (2019). Typification of Linnaean specific names in the genus *Campanula* (Campanulaceae). *Taxon*, 68(6), 1350–1358.
150. Fishchuk, O. S., & Odintsova, A. V. (2020). Micromorphology and anatomy of the flowers of *Galanthus nivalis* and *Leucojum vernalis* (Amaryllidaceae). *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 11(3), 463-468. doi: 10.15421/022071.
151. Futorna, O. A., Zhygalova, S. L., & Badanina, V. A. (2018). The seed's ultrastructure of genus *Iris* L. s.l. (Iridaceae) species from Ukrainian Carpathians. *Ukrainian Journal of Ecology*, 8(1), 5-10. doi: 10.15421/2017\_181.
152. Givnish, T. J., Millam, K. C., Mast, A. R., Paterson, T. B., Theim, T. J., Hipp, A. L., ...& Sytsma K. J. (2009). Origin, adaptive radiation and diversification of the Hawaiian

- lobeliads (Asterales: Campanulaceae). *Proceedings of the Royal Society. B.*, 276(1656), 407-416. doi: <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1204>.
- 153.** Graham, S. A., & Graham, A. (2014). Ovary, fruit, and seed morphology of the Lythraceae. *International Journal of Plant Sciences*, 175(2), 202-240. doi: <https://doi.org/10.1086/674316>.
- 154.** Gültekin, N., Caldara, R., & Gültekin, L. (2021). "*Miarus* Schoenherr and *Cleopomiarus* Pierce (Coleoptera: Curculionidae) Species Associated with *Campanula* L. (Campanulaceae) Plants in the Eastern Black Sea Region of Turkey". *The Coleopterists Bulletin*, 75(3).
- 155.** Haberle, R. C., Dang, A., Lee, T., Pecaflor, C., Cortes-Burns, H., Oestreich, A., ... & Jansen, R. K. (2009). Taxonomic and Biogeographic Implications of a Phylogenetic Analysis of the *Campanulaceae* Based on Three Chloroplast Genes. *Taxon*, 58(3), 715-734.
- 156.** Hallahan, D. L., & Gray, J. C. (Eds.). (2000). *Advances in Botanical Research*, (31), *Plant Trichomes*. London: Academic Press.
- 157.** Herrera, F., Mitchell, J. D., Pell, S. K., Collinson, M. E., Daly, D. C., & Manchester, S. R. (2018). Fruit morphology and anatomy of the Spondioid Anacardiaceae. *The Botanical Review*, 84(4), 315-393. doi: <https://doi.org/10.1007/s12229-018-9201-1>.
- 158.** Hong, D.-Y., & Wang, Q. (2015). A new taxonomic system of the Campanulaceae s. str. *Journal of Systematics and Evolution*, 53(3), 203-209. doi: <https://doi.org/10.1111/jse.12132>.
- 159.** Ji, M. Y., Bo, A., Yang, M., Xu, J. F., Jiang, L. L., Zhou, B. C., & Li, M. H. (2020). The Pharmacological Effects and Health Benefits of *Platycodon grandiflorus* - A Medicine Food Homology Species. *Foods*, 9(142), 1-19. doi: 10.3390/foods9020142.
- 160.** Jiménez-Mejías, P., & Vargas, P. (2015). Taxonomy of the tribe Apieae (Apiaceae) revisited as revealed by molecular phylogenies and morphological characters. *Phytotaxa*, 212(1), 57-79. doi: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.212.1.2>.
- 161.** Jussieu, A. L. de. (1789). *Genera plantarum secundum ordines naturales disposita*. doi: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.284>.

162. Kagame, S. P., Gichira, A. W., Chen, L. Y., & Wang, Q. F. (2021). Systematics of Lobelioideae (Campanulaceae): review, phylogenetic and biogeographic analyses. *PhytoKeys*, 174, 13-45. doi: 10.3897/phytokeys.174.59555.
163. Kallajxhiu, N., Naqellari, P., Pupuleku, B., & Turku, S. (2014). Palynological description of five plants of different families in the Albanian region. *International Journal of Botany and Research*, 4(2), 31-38.
164. Kaplan, D. R. (1967). Floral morphology, organogenesis and interpretation of the inferior ovary in *Downingia bacigalupii*. *American Journal of Botany*, 54(10), 1274-1290. doi: <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1967.tb10765.x>.
165. Khafagi Azza, A. F., El-Ghamery Abbas, A., Ghaly Omran, N., & Ragab Osama, G. (2018). Fruit and Morphology of Some Species of Solanaceae. *Taekholmia*, 38, 123-140. doi: <https://doi.org/10.21608/taec.2018.13520>.
166. Khansari, E., Zarre, S., Alizadeh, K., Attar, F., Aghabeigi, F., & Salmaki, Y. (2012). Pollen morphology of *Campanula* (Campanulaceae) and allied genera in Iran with special focus on its systematic implication. *Flora*, 207, 203-211.
167. Kim, H.-J., Son, D. C., Kim, H.-J., Choi, K., Oh, S.-H., & Kang, S.-H. (2017). The chemotaxonomic classification of Korean Campanulaceae based on triterpene, sterol and polyacetylene contents. *Biochemical Systematics and Ecology*, 74, 11-18. doi: 10.1016/j.bse.2017.07.002.
168. Lagomarsino, L., Antonelli, A., Muchhala, N., Timmermann, A., Mathews, S., & Davis, C. C. (2014). Phylogeny, classification, and fruit evolution of the species-rich Neotropical bellflowers (Campanulaceae: Lobelioideae). *American Journal of Botany*, 101(12), 2097-2112. doi: <https://doi.org/10.3732/ajb.1400339>.
169. Lakušić, D., Eddie, W. M. M., Shuka, L., Lazarević, M., & Barina, Z. (2019). The evolving “fate” of *Asyneuma comosiforme*: validation of *Hayekia*, a new monotypic genus of Campanulaceae from Albania. *Willdenowia*, 49(1), 81-93. doi: <https://doi.org/10.3372/wi.49.49110>.

170. Lakušić, D., Liber, Z., Nikolić, T., Surina, B., Kovačić, S., Bogdanović, S., & Stefanović, S. (2013). Molecular phylogeny of the *Campanula pyramidalis* species complex (Campanulaceae) inferred from chloroplast and nuclear non-coding sequences and its taxonomic implications. *Taxon*, *62*, 505-524. doi: 10.12705/623.1.
171. Lammers, T. G. (2007). Campanulaceae. In K. Kubitzki (Ed.), *The families and genera of vascular plants. Ed. VIII, Flowering plants - eudicots: Asterales* (pp. 26-56). Berlin, Germany: Springer.
172. Leinfellner, W. (1950). Der Bauplan des synkarpen Gynözeums. *Österreichische botanische Zeitschrift*, *97*(3-5), 403-436. doi: <https://doi.org/10.1007/BF01763317>.
173. Leins, P., & Erbar, C. (2003). The pollen box in Cyphiaceae (Campanulales). *International Journal of Plant Sciences*, *164*(5), S321-S328. doi: 10.1086/377062.
174. Leins, P., & Erbar, C. (2005). Floral morphological studies in the South African *Cyphia stenopetala* Diels (Cyphiaceae). – *International Journal of Plant Sciences*, *166*(2), 207-217. doi: 10.1086/427481.
175. Leins, P., & Erbar, C. (2006). Secondary pollen presentation syndromes of the Asterales — a phylogenetic perspective. *Botanische Jahrbücher für Systematik*, *127*(1), 83-103. doi: 10.1127/0006-8152/2006/0127-0083.
176. Leins, P., & Erbar, C. (2010). *Flower and fruit: Morphology, ontogeny, phylogeny, function and ecology*. Stuttgart: Schweizerbart.
177. Linnaeus, C. (1753). *Species plantarum*. Sweden: Holmiae: Impansis Laurentii Salvii, 163-240.
178. Liveri, E., Cowl, A. A., & Cellinese, N. (2019). Past, present, and future of *Campanula* (Campanulaceae) systematics – a review. *Botanika Chronika*, *22*, 209-222.
179. Liveri, E., Cowl, A. A., Mavrodiev, E., Yildirim, H., Kamari, G., & Cellinese, N. (2020a). Another piece of the puzzle, another brick in the wall: The inevitable fate of *Campanula* section *Quinqueloculares* (Campanulaceae: Campanuloideae). *Taxon*, *69*(1), 1-20. doi: [10.1002/tax.12372](https://doi.org/10.1002/tax.12372).



- 180.** Liveri, E., Kalachanis, D., Bareka, P., Grammatikopoulos, G. & Kamari, G. (2020b). Contribution to the seed morphology of some Greek *Campanula* species of sect. *Quinqueloculares* (Campanulaceae). *Flora Mediterranea*, 30, 347-363. doi: 10.7320/FIMedit30.347.
- 181.** Luna, M. L., Giudice, G. E., Grossi, M. A., & Gutierrez, D. G. (2017). Development and morphology of the fruit and seed of the hemiparasite genus *Jodina* (Cervantesiaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 74(1), 1-9. doi: <http://dx.doi.org/10.3989/ajbm.2444>.
- 182.** Maier, A., Emig, W., & Leins, P. (1999). Dispersal Patterns of some *Phyteuma* Species (Campanulaceae). *Plant Biology*, 1. 408-417. doi: 10.1111/j.1438-8677.1999.tb00723.x.
- 183.** Mairal, M., Pokorny, L., Aldasoro, J. J., Alarcon, M., & Sanmartin, I. (2015). Ancient vicariance and climate-driven extinction explain continental-wide disjunctions in Africa: the case of the Rand Flora genus *Canarina* (Campanulaceae). *Molecular Ecology*, 24, 1335-1354. doi: <https://doi.org/10.1111/mec.13114>.
- 184.** Mani, M.S. (1964). Galls on Flower and Fruit. In: Ecology of Plant Galls. Monographiae Biologicae. Springer, Dordrecht. doi: [https://doi.org/10.1007/978-94-017-6230-4\\_8](https://doi.org/10.1007/978-94-017-6230-4_8).
- 185.** Mansion, G., Parolly, G., Crawl, A. A., Mavrodiev, E., Cellinese, N., Oganessian, M., ...& Borsch, T. (2012). How to Handle Speciose Clades? Mass Taxon-Sampling as a Strategy towards Illuminating the Natural History of *Campanula* (Campanuloideae). *PLoS ONE*, 7(11), 1-23. doi: 10.1371/journal.pone.0050076.
- 186.** Menezes, T. (2013). *Germinação e desenvolvimento de Azorina vidalii (H. C. Watson) Feer (Campanulaceae) a partir de sementes com origem em exemplares silvestres da ilha de São Miguel*. Ponta Delgada: Universidade dos Açores. doi: [10.13140/2.1.3751.2487](https://doi.org/10.13140/2.1.3751.2487).
- 187.** Mori, S. A., Matos, C. C., Huang, Y.-Y., Smith, N. P., & Moraes Potascheff, C. de (2015). The utility of placentation in the circumscription of genera of new world Lecythidaceae (Brazil nut family). *Phytoneuron*, 13, 1-46.
- 188.** Morin, N. R. (2020). Taxonomic changes in North American Campanuloideae (Campanulaceae). *Phytoneuron*, 49, 1-46.



189. Mosyakin, S. L., & Fedoronchuk, M. M. (1999). *Vascular plants of Ukraine: A nomenclatural checklist*. Kiev: M. G. Kholodny Institute of Botany. doi: 10.13140/2.1.2985.0409.
190. Mutlu, B., & Karakuş, Ş. (2015). A new species of *Campanula* (Campanulaceae) from Turkey. *Phytotaxa*, 234 (3), 287-293.
191. Niu, Y., Zhou, Z., Sha, W., & Sun, H. (2016). Post-floral Erection of Stalks Provides Insight into the Evolution of Fruit Orientation and Its Effects on Seed Dispersal. *Scientific Reports*, 6(20146), 1-10. doi: 10.1038/srep20146.
192. Nowicke, J. W., Shetler, S. G., & Morin, N. (1992). Exine structure of pantoporate *Campanula* (Campanulaceae) species. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 79(1), 65-80. doi: 10.2307/2399810.
193. Odintsova, A., & Fishchuk, O. (2017). The flower morphology in three Convallariaceae species with various attractive traits. *Acta Agrobotanica*, 70(1), 1705. doi: <https://doi.org/10.5586/aa.1705>.
194. Pabón-Mora, N., & Litt, A. (2011). Comparative anatomical and developmental analysis of dry and fleshy fruits of Solanaceae. *American Journal of Botany*, 98(9), 1415-1436. doi: <https://doi.org/10.3732/ajb.1100097>.
195. Pijl, L. van der (1982). *Principles of dispersal in higher plants* (3d ed.). Berlin Heidelberg New York: Springer-Verlag. doi: <https://doi.org/10.1007/978-3-642-87925-8>.
196. POWO. (2023). Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Retrieved from: <https://powo.science.kew.org>
197. Rasmussen, F. N., Frederikson, S., Johansen, B., Jørgenson, L. B., & Peterson, G. (2006). Fleshy Fruits in Liliiflorous Monocots. *Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany*, 22 (1), 135-147.
198. Ronse De Craene, L. P. (2010). *Floral Diagrams: An Aid to Understanding Flower Morphology and Evolution*. New York: Cambridge University Press.

199. Roquet, C., Saez, L., Aldasoro, J. J., Alfonso, S., Alarcón, M., & Garcia-Jacas, N. (2008). Natural Delineation, Molecular Phylogeny and Floral Evolution in *Campanula*. *Systematic Botany*, 33(1), 203-217. doi: 10.1600/036364408783887465.
200. Roquet, C., Sanmartín, I., Garcia-Jacas, N., Saez, L., Alfonso, S., Wikstrom, N., Aldasoro, J. (2009). Reconstructing the history of *Campanulaceae* with a Bayesian approach to molecular dating and dispersal–vicariance analyses. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 52(3), 575-587.
201. Roth, I. (1977). *Fruits of Angiosperms. Handbuch der Pflanzenanatomie*. Spezieller Teil: Band X, Teil 1. Berlin, Stuttgart: Gebruder Borntraeger.
202. Rudall, P. J. (2002). Homologies of inferior ovaries and septal nectaries in Monocotyledons. *International Journal of Plant Sciences*, 163, 261-276. doi: <https://doi.org/10.1086/338323>.
203. Sales, F., & Hedge, I. C. (2001). *Phyteuma* L. *Flora iberica*, 14. 143-150.
204. Sales, F., Hedge, C., Eddie, W., Preston, J., & Moeller, M. (2004). *Jasione* L. taxonomy and phylogeny. *Turkish Journal of Botany*, 28, 253-259.
205. Schindwein, C., Wittmann, D., Martins, C. F., Hamm, A., Siqueira, J. A., Schiffler, D., & Machado, I. C. (2005). Pollination of *Campanula rapunculus* L. (*Campanulaceae*): How much pollen flows into pollination and into reproduction of oligolectic pollinators? *Plant Systematics and Evolution*, 250, 147-156. doi: 10.1007/s00606-004-0246-8.
206. Schönland, S. (1894). *Campanulaceae*. In A. Engler & K. Prantl (Eds.), *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, Teil IV, Abteilung 5 (pp. 40-70). Leipzig: Wilhelm Engelmann.
207. Shetler, S. G., & Morin, N. R. (1986). Seed morphology in North American *Campanulaceae*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 73(4), 653-688.
208. Shulkina, T. V., Gaskin, J. F., & Eddie, W. M. M. (2003). Morphological Studies toward an Improved Classification of *Campanulaceae* s. str. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 90(4), 576-591. doi: 10.2307/3298543.
209. Škondrić, S., Aleksić, J. M., & Lakušić, D. (2014). *Campanula cichoracea* (*Campanulaceae*), a neglected species from the Balkan-Carpathian *C. lingulata* complex as

- inferred from molecular and morphological characters. *Willdenowia*, 44(1), 77-96. doi: <http://dx.doi.org/10.3372/wi.44.44111>.
210. Soltis, D. E., & Hufford, L. (2002). Ovary position diversity in Saxifragaceae: Clarifying the homology of epigyny. *International Journal of Plant Sciences*, 163(2), 277-293. doi: [10.1086/324528](https://doi.org/10.1086/324528).
211. Souza, L. A. de, Lemos, G. F., Bortolatto, A. R., & Oliveira, J. H. G. de. (2022). Flower structure and fruit ontogeny of *Richardia brasiliensis* Gomes and *Diodia radula* (Willd.) Cham. & Schltdl. (Rubiaceae). *Revista Concilium*, 22(4). doi: [10.53660/CLM-306-317](https://doi.org/10.53660/CLM-306-317).
212. Souza, L. A. de, Oliveira Oyama, S. de, & Muneratto, C. J. (2008). Morphology and anatomy of the developing fruit of *Macfadyena unguis-cati* (L.) A. H. Gentry, Bignoniaceae. *Acta Botanica Venezuelica*, 31(1), 1-14.
213. Spjut, R. W. (1994). *A systematic treatment of fruit types* (Vol. 70). New York: Memoirs of the New York Botanical Garden.
214. Stefanovic, S., & Lakušić, D. (2009). Molecular reappraisal confirms that the *Campanula trichocalycina*–*pichleri* complex belongs to *Asyneuma* (Campanulaceae). *Botanica Serbica*, 33, 21-31.
215. Stepanova, A. (2002). Über Reversionen morphologischer Blütenmerkmale bei ausgewählten *Melaleuca*-Arten (Myrtaceae). *Wulfenia*, 9, 19-23.
216. Stevens, P. F. (2017). Angiosperm Phylogeny Website. Version 14, July 2017 [and more or less continuously updated since]." will do. *Bushfire resources: Campanulaceae*. Retrieved from: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>
217. Szwaj, E., Łętowski, J., & Pawłęga, K. (2018). The morphology of the preimaginal stages of *Cleopomiarus micros* (Germar, 1821) (Curculionidae, Coleoptera) and notes on its biology. *Zookeys*. (798). doi: [10.3897/zookeys.798.27173](https://doi.org/10.3897/zookeys.798.27173).
218. Takhtajan, A. (2009). *Flowering Plants* (2nd ed.). Dordrecht, Netherlands: Springer.
219. Trias-Blasi, A., Eddie, W. M. M., Hedge, I. C., Möller, M., & Sales, F. (2011). The taxonomy and conservation of *Campanula primulifolia* (Campanulaceae), a critically

endangered species in the Iberian Peninsula. *Willdenowia*, 41, 35-42. doi: 10.3372/wi.41.41103.

220. UkrBiN. (2017). UkrBiN: Ukrainian Biodiversity Information Network [public project & web application]. UkrBiN, Database on Biodiversity Information. Retrieved from: [https://ukrbin.com/show\\_image.php?imageid=126339](https://ukrbin.com/show_image.php?imageid=126339)
221. Vasile, M.-A., Weigend, M., Ziegler, A., & Jeiter, J. (2022). Flower and fruit development of three species of Hydrophyllaceae sheds new light on flower evolution in Hydrophyllaceae. *International Journal of Plant Sciences*, 183(5). doi: <https://doi.org/10.1086/719907>.
222. Veselova, T. D., Dzhililova, K. K., & Timonin, A. C. (2011). Atypical fruit of *Talinum triangulare* (Jacq.) Willd., the type species of the genus *Talinum* (Talinaceae, former Portulacaceae). *Wulfenia*, 18, 15-35.
223. Volgin, S., & Stepanova, A. (2004). Morphology and vascular anatomy of the flower of certain species of *Psidium* L. (Myrtaceae Juss.). *Visnyk of L'viv University. Biology series*, 37, 90-99.
224. Vranken, S., Brys, R., Hoffmann, M., & Jacquemyn, H. (2014). Secondary pollen presentation and the temporal dynamics of stylar hair retraction and style elongation in *Campanula trachelium* (Campanulaceae). *Plant biology*, 16, 669-676. doi: 10.1111/plb.12097.
225. Wahlsteen, E., & Tyler, T. (2019). Morphometric analyses and species delimitation in *Legousia* (Campanulaceae). *Willdenowia*, 49, 21-33. doi: <https://doi.org/10.3372/wi.49.49104>.
226. Walsh, S. K., Pender, R. J., Junker, R. R., Daehler, C. C., Morden, C. W., & Lorence, D. H. (2019). Pollination biology reveals challenges to restoring populations of *Brighamia insignis* (Campanulaceae), a critically endangered plant species from Hawai'i. *Flora* 259. doi: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.151448>.
227. Wang, Q., Wang, X.-Q., Sun, H., Yu, Y., He, X.-J., & Hong, D.-Y. (2014). Evolution of the platycodonoid group with particular references to biogeography and character

- evolution. *Journal of Integrative Plant Biology*, 56(10), 995-1008. doi: <https://doi.org/10.1111/jipb.12203>.
228. Wilde, D. W. J., & Duyfjes, B. E. (2012). Revision of *Cyclocodon* Griff. ex Hook.f. & Thomson (Campanulaceae). *Thai Forest Bulletin (Botany)*, 40, 20-25.
229. Wladimir, S. J., Lucelaine, R. R., & Silvana, A. P. (2005). Floral Venation Patterns in *Siphocampylus* (Campanulaceae). *American Journal of Botany*, 92(5), 797-801. doi: <http://www.jstor.org/stable/4126108>.
230. WCSP. World Checklist of Selected Plant Families . Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet. Retrieved from: <http://wmsp.science.kew.org/>
231. Xiang, Y., Huang, C.-H., Hu, Y., Wen, J., Li, S., Yi, T., Chen, H., Xiang, J., & Ma, H. (2016). Evolution of Rosaceae fruit types based on nuclear phylogeny in the context of geological times and genome duplication. *Molecular Biology and Evolution*. doi: 10.1093/molbev/msw242.
232. Xu, C., & Hong, D.-H. (2020). Phylogenetic analyses confirm polyphyly of the genus *Campanula* (Campanulaceae s. str.), leading to a proposal for generic reappraisal. *Journal of Systematics and Evolution*, 59(3), 1-15. doi: 10.1111/jse.12586.
233. Yeo, P. F. (1993). Platycodoneae, a new tribe in Campanulaceae. *Taxon*, 42, 109.
234. Yildirim, H. (2018). *Campanula leblebicii* (Campanulaceae), a new chasmophyte species from western Turkey. *Phytotaxa*, 376, 114-122. doi: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.376.2.5>.
235. Yildirim, H., & Şenol, S. G. (2014). *Campanula alisan-kilincii* (Campanulaceae) a new species from eastern Anatolia, Turkey. *Turkish Journal of Botany*, 38, 22-30. doi: <http://dx.doi.org/10.3906/bot-1302-17>.
236. Yoo, K. O., & Lee, W. T. (1995). Seed morphology of Korean Campanulaceae. *Korean Journal of Plant Taxonomy*, 25, 61-70.
237. Yoo, K.-O., Crawl, A. A., Kim, K.-A., Cheon, K.-S., & Cellinese, N. (2018). Origins of East Asian Campanuloideae (Campanulaceae) diversity. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 127, 1-7. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.04.040>.

- 238.** Zhuo, Z., Wen, J., Li, G., & Sun, H. (2011). Phylogenetic assessment and biogeographic analyses of tribe Peracarpeae (Campanulaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 298, 323-336. doi: 10.1007/s00606-011-0547-7.

## ДОДАТОК А

### Список публікацій та відомості про апробацію основних результатів дослідження здобувача за темою дисертаційної роботи

#### *Статті у наукових виданнях, що індексовані у наукометричній базі даних Scopus:*

1. Andreychuk R., Odintsova A. Morphological and anatomical structure of *Campanula latifolia* L. fruits. *Studia Biologica*. 2019. 13(1). P. 95–105. <https://doi.org/10.30970/sbi.1301.593>
2. Андрейчук Р., Одінцова А. Сучасний стан карпологічних досліджень в родині Campanulaceae Juss. у зв'язку зі систематикою. *Studia Biologica*. 2020. 14(2). С. 95–116. <https://doi.org/10.30970/sbi.1402.616>
3. Andreychuk R. R., Kolomiychuk V. P., Odintsova A. V. Morpho-anatomical structure and development of fruit in *Asyneuma canescens* (Campanulaceae). *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2020. 11(4), P. 513–519. <https://doi.org/10.15421/022078>
4. Andreychuk R., Odintsova A. Morpho-anatomy of the gynoecium and fruit in three ornamental members of Campanuloideae (Campanulaceae). *Acta Agrobotanica*. 2021. 74, P. 1–20. <https://doi.org/10.5586/aa.7415>

#### *Матеріали конференцій та наукових семінарів:*

5. Андрейчук Р., Одінцова А. Особливості розкривання плоду в *Campanula persicifolia* / Р. Андрейчук, А. Одінцова // XIV Міжнародна наукова конференція студентів та аспірантів «Молодь і поступ біології»: зб. тез, 10–12 квітня 2018 р. – Львів, 2018. – С. 106–107.
6. Andreychuk R. Anatomical fruit structure and dehiscence in *Campanula patula* L. / R. Andreychuk // Актуальні проблеми ботаніки та екології. Матеріали міжнародної конференції молодих учених (Кирилівка, 2–5 вересня, 2018 р.). – Київ, 2018. – С. 29.



7. Андрейчук Р., Кукурудз О. Морфологічна будова і розкривання плоду *Jasione montana* L. / Р. Андрейчук, О. Кукурудз // XV Міжнародна наукова конференція студентів та аспірантів «Молодь і поступ біології» : зб. тез, 9–11 квітня 2019 р. – Львів, 2019. – С. 167–168.
8. Андрейчук Р. Р. Анатомічна будова і розкривання плоду *Campanula rapunculoides* L. / Р. Р. Андрейчук // Наукові основи збереження біотичної різноманітності: Матеріали III (XIV) Міжнародної наукової конференції молодих учених (Львів, 15-16 жовтня 2019 року). – Львів: Простір-М, 2019. – С. 20-21.
9. Андрейчук Р. Анатомічна структура та розкривання плоду *Campanula rapunculus* L. / Р. Андрейчук // XVII Міжнародна наукова конференція студентів та аспірантів «Молодь і поступ біології» : зб. тез, 19–21 квітня 2021 р. – Львів, 2021. – С. 78.
10. Андрейчук Р. Морфолого-анатомічна структура плоду *Phyteuma spicatum* L. (Campanulaceae) / Р. Андрейчук // «Шевченківська весна: досягнення біологічної науки / BioScience Advances»: збірник тез XVII Міжнародної наукової конференції студентів та молодих вчених (м. Київ, 10-13 травня 2021 р.) – Київ: СПОЛОМ, 2021. – С. 188-191.
11. Андрейчук Р. Р., Одінцова А. В. Особливості морфогенезу плодів в родині Campanulaceae / Р. Р. Андрейчук, А. В. Одінцова // «Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій», всеукраїнська наукова конференція (Львів – смт Шацьк, 9-12 вересня 2021 року): СПОЛОМ, 2021. – С. 26-28.
12. Андрейчук Р. Р., Одінцова А. В. Еволюційна інтерпретація структури плодів у родині Campanulaceae / Р. Р. Андрейчук, А. В. Одінцова // Актуальні проблеми ботаніки та екології. Матеріали міжнародної конференції молодих учених (Київ, 20–22 жовтня 2021 р.). - Київ: LAT & K, 2021. – С. 30.
13. Андрейчук Р., Одінцова А. Особливості розкривання плоду в *Campanula alpina* / Р. Андрейчук, А. Одінцова // XVIII Міжнародна наукова конференція студентів і

аспірантів «Молодь і поступ біології» : зб. тез, 6–7 жовтня 2022 р. – Львів, 2022. – С. 42-43.

Основні положення роботи викладено та обговорено на наукових семінарах кафедри ботаніки, звітних конференціях працівників біологічного факультету ЛНУ ім. Івана Франка за 2017-2020 роки та на наукових конференціях:

1. XIV Міжнародна наукова конференція студентів і аспірантів «Молодь і поступ біології», присвячена 185 річниці від дня народження Б. Дибовського (м. Львів, 10–12 квітня 2018 р., форма участі – *усна доповідь*);
2. Міжнародна конференція молодих учених «Актуальні проблеми ботаніки та екології» (с. Кирилівка, 3–4 вересня 2018 р., форма участі – *заочна*);
3. XV Міжнародна наукова конференція студентів і аспірантів «Молодь і поступ біології», присвячена 135 річниці від дня народження Я. Парнаса (м. Львів, 9–11 квітня 2019 р., форма участі – *усна доповідь*);
4. III (XIV) Міжнародна наукова конференція молодих учених «Наукові основи збереження біотичної різноманітності» (м. Львів, 15–16 жовтня 2019 р., форма участі – *усна доповідь*);
5. XVII Міжнародна наукова конференція студентів і аспірантів «Молодь і поступ біології» (м. Львів, 19–21 квітня 2021 р., форма участі – *усна доповідь*);
6. XVII Міжнародна наукова конференція студентів та молодих вчених «Шевченківська весна: досягнення біологічної науки / Bioscience advances» (м. Київ, 10–13 травня 2021 р., форма участі – *усна доповідь*);
7. Всеукраїнська наукова конференція «Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій», присвячена пам'яті професора, доктора біологічних наук Костя

- Адріановича Татаринова (м. Львів – смт Шацьк, 9–12 вересня 2021 р., форма участі – *усна доповідь*);
8. Міжнародна конференція молодих учених «Актуальні проблеми ботаніки та екології», присвячена 100-річчю Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (м. Київ, 20–22 жовтня 2021 р., форма участі – *усна доповідь*);
  9. XVIII Міжнародна наукова конференція студентів і аспірантів «Молодь і поступ біології», присвячена 195-річчю від дня народження Юліуса Планера (м. Львів, 6–7 жовтня 2022 р., форма участі – *усна доповідь*).

## ДОДАТОК Б

### Інформація про джерела використаного матеріалу

Таблиця Б1

#### Дані про точки збору фіксованого матеріалу

Вид	Місце збору	Колектор та дата збору	Тип матеріалу		
1. <i>Platycodon grandiflorus</i> (Jacq.) A. DC.	Колекція “Лікарські рослини” Ботанічного саду ЛНУ ім. Івана Франка	Андрейчук Р. Р. 17.07.2018	Фіксований у 70% спирті		
		21.08.2018			
		20.09.2018			
		19.07.2019			
		9.08.2019			
		23.08.2019			
2. <i>Jasione montana</i> L.	Село Арламівська Воля Мостиського району Львівської області, в полі біля соснового лісу	Андрейчук Р. Р. 24.06.2018	Фіксований у 70% спирті		
		Шацький НПП, Шацький район Волинської області, біля озера Пісочне		Одінцова А. В. 15.09.2018	Фіксований у 70% спирті
		Сокальський район Львівської області, на луці, північні околиці с. Затишся		Одінцова А. В. 25.08.2017	
		Олешківський район Херсонської області,		Мойсієнко І.І. 10.07.2018	Фіксований у 70% спирті

	Козачелагерська арена, Нижньодніпровських пісків		
3. <i>Adenophora liliifolia</i> (L.) A. DC.	Касова гора, Галицький НПП, Галицький район Івано-Франківської області, біля площадки на вершині гори	Андрейчук Р. Р. 2.08.2020	Фіксований у 70% спирті
	Касова гора, Галицький НПП, Галицький район Івано-Франківської області, біля площадки на вершині гори	Одінцова А. В. 13.08.2020	Фіксований у 70% спирті
4. <i>Asyneuma canescens</i> (Waldst. & Kit.) Griseb. & Schenk	Місто Кривий Ріг, Дніпропетровська область, балка Північна Червона	Мойсієнко І. І. 10.07.2018	Фіксований у 70% спирті
	Урочище «Савур Могила», на східній околиці села Григорівка, Запорізький район Запорізької області (координати ділянки: 47°70'59.85 N, 35°38'60.16 E)	Коломійчук В.П. 10.06.2019 7.07.2019	Фіксований у 70% спирті
5. <i>Campanula sibirica</i> L.	Хмельницька область	Одінцова А. В. 22.07.2018	Сухий і фіксований у 70% спирті

	Лиса гора, Золочівський район Львівської області	Одінцова А. В. 22.07.2018	Сухий і фіксований у 70% спирті
	Касова гора, Галицький НПП, Галицький район Івано-Франківської області, поблизу від оглядового майданчика	Одінцова А. В. 13.08.2020	Сухий і фіксований у 70% спирті
	Урочище «Савур Могила», що знаходиться на східній околиці села Григорівка у Запорізькому районі Запорізької області	Коломійчук В. П. 14.07.2019	Фіксований у 70% спирті
6. <i>Campanula alpina</i> Jacq.	Гора Петрос, Рахівський район Закарпатської області, поблизу вершини	Андрейчук Р. Р. 5.07.2018	Фіксований у 70% спирті
7. <i>Campanula latifolia</i> L.	Дачна ділянка, село Паланки, Яворівський район Львівської області, культивовані особини з білим віночком	Одінцова А. В. 8.07.2018	Сухий і фіксований у 70% спирті
	Дачна ділянка за селом Рясна-Руська, Львівська область	Одінцова А. В. 27.07.2017	Фіксований у 70% спирті

8. <i>Campanula trachelium</i> L.	Новомосковський район Дніпропетровської області, околиці села Андріївка, Самарський бір	Мойсієнко І. І. 9.07.2018	Фіксований у 70% спирті
	Касова гора, Галицький НПП, Галицький район Івано-Франківської області, біля дороги, що поблизу підніжжя гори	Одінцова А. В. 13.08.2020	Сухий і фіксований у 70% спирті
	Село Шешори, Косівський район Івано-Франківської області	Одінцова А. В. 13.08.2020	Фіксований у 70% спирті
	Село Кваси, Рахівського району Закарпатської області, біля дороги, що поблизу вокзалу	Андрейчук Р. Р. 10.07.2018	Фіксований у 70% спирті
	Село Новий Мізунь, Долинський район Івано- Франківської області, на березі річки Мізунки	Одінцова А. В. 21.07.2016	Сухий
9. <i>Campanula rapunculoides</i> L.	Село Колочава, Міжгірський район Закарпатської області	Одінцова А. В. 14.07.2016	Фіксований у 70% спирті
	Касова гора, Галицький НПП, Галицький район Івано-Франківської області, біля підніжжя гори	Одінцова А. В. 13.08.2020	Фіксований у 70% спирті



	Місто Львів, вул. Драгоманова, на квітнику	Одінцова А. В. 27.07.2018	Фіксований у 70% спирті
	Місто Львів, вул. Драгоманова, на газоні	Одінцова А. В. 27.07.2018	Сухий
	Місто Львів, по вул. Сосюри, Львівська область	Одінцова А. В. 07.2018	Сухий
10. <i>Campanula bononiensis</i> L.	Касова гора, Галицький НПП, Галицький район Івано-Франківської області, трохи нижче від площадки	Одінцова А. В. 2.08.2020 13.08.2020	Сухий і фіксований у 70% спирті
	Село Колочава, Міжгірський район Закарпатської області	Одінцова А. В. 14.07.2016	Фіксований у 70% спирті
11. <i>Campanula glomerata</i> L.	Місто Кривий Ріг, Дніпропетровська область, балка Північна Червона	Мойсієнко І. І. 10.07.2018	Фіксований у 70% спирті
	Село Колочава Міжгірський район Закарпатської області	Одінцова А. В. 14.07.2016	Фіксований у 70% спирті
	Галицький базар у місті Львів	Андрейчук Р. Р. 31.05.2018	Фіксований у 70% спирті
	Касова гора, Галицький НПП, Галицький район Івано-Франківської області, трохи нижче від площадки	Одінцова А. В. 13.08.2020	Сухий і фіксований у 70% спирті

	Територія високогірного біологічного стаціонару “Квасівський Менчул” ЛНУ імені Івана Франка, Закарпатська область	Андрейчук Р. Р. 1.07.2018 7.07.2018	Фіксований у 70% спирті
12. <i>Campanula rotundifolia</i> L.	Село Колочава, Міжгірський район Закарпатської області, на схилі гори	Одінцова А. В. 11.07.2016	Фіксований у 70% спирті
13. <i>Campanula rapunculus</i> L.	Село Арламівська Воля Мостиського району Львівської області, в полі, близько біля дороги	Андрейчук Р. Р. 27.05.2018 29.05.2018	Фіксований у 70% спирті
14. <i>Campanula persicifolia</i> L.	Село Давидів, Пустомитівський район Львівської області, на квітнику	Макар О. О. 19.06.18	Фіксований у 70% спирті
	Касова гора, Галицький НПП, Галицький район Івано-Франківської області, біля дороги, що поблизу підніжжя гори	Одінцова А. В. 13.08.2020	Сухий
	Ділянка біологічного факультету ЛНУ імені Івана Франка, місто Львів, Львівська область, при вході у будівлю	Андрейчук Р. Р. 7.06.2018	Сухий і фіксований у 70% спирті

	Село Новий Мізунь, Долинський район Івано- Франківської області, на березі річки Мізунки	Одінцова А. В. 21.07.2016	Сухий
15. <i>Campanula patula</i> L.	Село Колочава, Міжгірський район Закарпатської області	Одінцова А. В. 15.07.2015	Фіксований у 70% спирті
	Озеро Луки, Шацький НПП, Шацький район Волинської області, біля озера Пісочне	Одінцова А. В. 14.06.2018	Сухий
	Село Рясна-Руська, Львівська область	Одінцова А. В. 25.06.2018	Фіксований у 70% спирті
	Село Арламівська Воля Мостиського району Львівської області, в полі біля соснового лісу	Андрейчук Р. Р. 27.05.2018	Фіксований у 70% спирті
16. <i>Phyteuma spicatum</i> L.	Озеро Синевир, Міжгірський район Закарпатської області	Одінцова А. В. 18.07.2016	Фіксований у 70% спирті
	Територія високогірного біологічного стаціонару “Квасівський Менчул” ЛНУ імені Івана Франка, Закарпатська область	Андрейчук Р. Р. 2.07.2018	Фіксований у 70% спирті

<p>17. <i>Phyteuma tetramerum</i> Schur</p>	<p>Територія високогірного біологічного стаціонару “Квасівський Менчул” ЛНУ імені Івана Франка, Закарпатська область</p>	<p>Андрейчук Р. Р. 8.07.2018</p>	<p>Фіксований у 70% спирті</p>
<p>18. <i>Lobelia erinus</i> L.</p>	<p>Культивована, місто Львів</p>	<p>Андрейчук Р. Р. 27.05.2018</p>	<p>Фіксований у 70% спирті, сухий</p>

**Дані досліджених гербарних зразків  
з гербарію ЛНУ ім. Івана Франка (LW)**

Вид	Дані з гербарних етикеток
1. <i>Jasione montana</i> L.	Львівська обл., Жовківський р-н, Яворівський р-н, урочище НПП “Яворівський” кв. 141, лісництво Млинківське, Янівське. 31.07.1999, Мартинів Я. І.
	Львівська обл., Рава-Руський р-н, с. Панчишини, ліс. 21.08.1959, Сліпецька
	Львовская обл., Нестеровский р-н, 3 км юж. с. Туринка, близ с. Вязовая. В сосновом лесу. 9.08.1986, А. Зеленчук
	Волинська обл., Любомльський р-н, с.м.т. Шацьк, Зах. берег оз. Люцимер, на піщаній луці. 5.07.1988, Масеєнко Р. М., Данилик І. М.
2. <i>Adenophora liliifolia</i> (L.) A. DC.	Івано-Франківська обл., Н. М. Шиян, 2011 р.
	Чернігівська обл., Т. Л. Андрієнко, 1997 р.
	Полтавська обл., І. Є. Шапаренко. 2012 р.
3. <i>Asyneuma canescens</i> (Waldst. & Kit.) Griseb. & Schenk	Харківська обл., І. А. Коротченко, 1996 р.
	Харківська обл., Д. А. Давидов, 2014 р.
	Хмельницька обл., І. В. Ковтун, 1996 р.
	м. Кривий Ріг, Дніпропетровська область, балка Північна Червона, Мойсієнко І. І., 10.07.2018
4. <i>Campanula sibirica</i> L.	Львовская обл., Буский р-н, п. Олеско, 3 км на юго-восток, г. Белая, западние склоны. 2-я полов. 06.1984, Загульский. Визн. 04.04.1987, N. N. Sytschak
	Львівська обл., Золочівський р-н, с. Червоне, г. Лиса (Гологори), на степових схилах. 29.06.1981, А. Т. Зеленчук

	Львівська обл., Золочівський р-н, с. Підлися, гора Біла (Воропяки), на степових схилах. 20.07.1981, А. Т. Зеленчук. 10.1985, А. Т. Зеленчук
	Гологорское взгорье у с. Гологорья Глинянского района Львовской области, остепненный луг. 18.06.1956, Бухало
	Лысяя гора у с. Червоне Золочевского района Львовской области, луговая степ. 18.06.1956, Бухало
	Тернопільська обл., Бережанський р-н, поблизу с. Гумисько, г. Голиця, лучно-степові угруповання на південному схилі. 28.06.1998, О. Наконечний. 06.12.2000, О. Наконечний
	Львівська обл., Золочівський р-н, с. Червоне, г. Лиса, проти с. Стінка. 23.05.1983, О. О. Кагало
	Львів – Кривчиці, г. Хомець, поблизу вершини. 13.06.1988, І. М. Данилик, І. С. Очеретяний
	Львівська обл., Пустомитівський р-н, г. Шоломия, пд.-зх. Лучні схили, на карбонатних ґрунтах. 02.07.1989, І. М. Данилик, Р. М. Данилик
	Полтавская обл., с. Решетиловка, у шоссе. 10.06.1966, М. Котов, О. Мринский, О. Осетрова
5. <i>Campanula alpina</i> Jacq.	Рахівський р-н, Свидовець, 300 м на пн.-сх. від г. М. Близниця, крупний кам'янистий осип. 18.07.1989, Я. Кардаш
	Карпати, г. Петрус. 28.06.1961, Климко Н.
	Чорногора, г. Говерла, західний схил. 27.06.1983, Загульський
	Чорногора, полонини. 22.07.1962, Бедей
	Хребет Чорногора, г. Петрос, 1900 м н. у. м. 07.1959, Розенко
	Івано-Франківська обл., Надвірнянський р-н, с. Ворохта. Чорногора, г. Туркул, пд.-сх. схил, між кам'янистими виступами, часто. 23.06.1985, І. Данилик. 06.04.1987, N. N. Sytschak
	Закарп. обл., Раховск. р-н. Карпати, г. Петрос. 6.08.1956, Лузина

	Закарпатська обл., Раховський р-н, околиці с. Кваси, вершина г. Петрос. 22.07.1985, С. А. Волгин. 15.02.1986, С. А. Волгин
	Укр. Карпати. Черногора. 22.07.1962, Бедей
6. <i>Campanula latifolia</i> L.	С. Мостище Бобркського району, Львовської області, опушка леса (1959)
	Закарпатська область (1947 р.)
7. <i>Campanula trachelium</i> L.	С. Журавно, Львівська область, Жидачівського району, східні околиці, долина р. Дністер. 30.07.1986
	Тернопільська обл., Бережанський р-н, околиці с. Туписько, ліс на південно-східному схилі, г. Голиця. 04.08.2001, О. Наконечний. 07.10.2002, О. Наконечний
	Львів. область, Золочівський район, галявина лісу на Лисій горі (1984 р.)
	Закарпатська область, Хустський район, околиці с. Вишково, гора Луци, полонини. 11.07.1960, Козуб О.Т
	С. Митулин, Глинянського району, Львовської області, опушка леса (1955 г.)
	М. Львів, пн-сх окраїна, півн. схил г. Хоμεць, ліс (1986-87 рр.)
	Рахівський район, Свидовець. Лука на схилі. Сх. околиці с. Кваси, підніжжя Хр. Урду (1989 р.)
	Каменець-Подольський. Сел. Гуменци Голтрич, Лесная порубка (1944 р.)
	Тересва (Закарпатська область) (1947 р.)
	Тересва, на краю ліса (1948 р.)
8. <i>Campanula rapunculoide</i> s L.	Гологорское взгорье у с. Стенка Глинянського району Львовської області, опушка леса (1956 г.)
	Львівська область, Золочівський район, північні схили Лисої гори (1960 р.)
	Львівська область, Бориславський р-н, с. Підбури, сінокос (1960 р.)



	Закарпатська область, Рахівський район, пн-сх околиці с. Кваси. Узлісся грабового лісу, на березі струмка (1986 р.)
	Рівненська область, Дубнівський р-н, с. Майдан (1994 р.)
	С. Бахмут, Каларасиский р-н, дубовий лес до железной дороги (1959 г.)
	Кам'янець-Подольський, по р. Смотрич, Известнякове скалы (1944 г.)
	Львівська область, Золочівський р-н, с. Підлисса, г. Шашкевича (1982 р.)
	С. Журавно, Львівська область, Жидачівського району, східні околиці, долина річки Дністер (1986-87 рр.)
	Львов. обл., Самборский р-н, в 2 км зап. с. Урож. на лесной поляне. (1986 г.)
	Львов. обл., 3 км юго-зап. с. Луки. На лугах в долине р. Ствяж (1986 г.)
	Львов. обл., Бродовский р-н, 2 км вос. с. Суховоля. По краю леса. (1986 г.)
	Закарп. (Тересва). Коло залізничного мосту
	Брустура. Підніжжя одної з гір
9. <i>Campanula bononiensis</i> L.	Івано-Франківська обл., Рогатинський р-н, між м. Рогатин і с. Пуків, Чортова гора, Остепнені луки на східному схилі. 12.07.1996, О. М. Наконечний. 12.09.2001, О. Наконечний
	Івано-Франківська обл., Рогатинський р-н, околиця с. Лучинці, гора Малі Говди, лучно-степоні угруповання на південному схилі. 28.06.1999, О. Наконечний. 11.10.2000, О. Наконечний
	Івано-Франківська обл., Рогатинський р-н, поблизу с. Заланів, термофільні степові й лучно-степові угруповання на стрімких схилах і відслоненнях гіпсу, лучний степ на стрімких схилах. 14.06.1996, О. Кагало, О. Наконечний. 25.10.2000, О. Наконечний
	Лісосмуга біля с. Скелька Запорізької обл. 18.07.1951, В. Марчук

	В саду Мукачівського винрадгоспу. 17.07.1950, Кудрявцева
10. <i>Campanula glomerata</i> L.	Львів під Малеховом (гора). 10.08.1948, Іваницька
	Закарпатська область, Черногора: гора Туркул, Кваси. 21.07.2012, Tetiana Rochupok
	Україна, Сумська обл., Лебединський р-н, заповідник “Михайлівська цілина”. 18.07.1962, З. Саричева
	Львівська обл., Бориславський р-н, с. Сторона, луки. 17.06.1960, Боярський П.
	Рахів. р-н., Свидовець, бічна стінка кару Ворожеського Великого, крутий кам'янистий схил, сх. експ., на скелястих виходах. 14.07.1989, Я. Кардаш
	Закарпатська обл., Рахівський р-н, с. Кваси, пд-зах. околиця, Свидовець, заболочена лука. 23.06.1989, Я. В. Кардаш
	Рахівський р-н, Свидовець, кар Герешаський Великий, крута задня стінка, сх. експозиція, скелясті виходи на “полиці”. 10.08.1989, Я. Кардаш
	Рахівський р-н, Свидовець, кар Апшинецький сх., задня стінка “на полиці”. 17.08.1989, Я. Кардаш
	Закарпатська обл., Рахівський р-н, Черногора, г. Шешул, півн. Схил, 1200 м н. р. м. 29.06.1958, Коржик
	Закарпатська обл., Хустський р-н, ок. с. Вишково. Г. Луци (кущі). 11.07.1960, Добровольська
	Закарпатська обл., Рахівський р-н, с. Кваси, полонина Менчул. 26.07.1968, Кравчишин
	Івано-Франківська обл., Рогатинський р-н, околиці с. Пуків, Чортова гора, підніжжя південного схилу. 01.07.1996, О. Наконечний. 12.09.2001, О. Наконечний

Івано-Франківська обл., Рогатинський р-н, південні околиці с. Залужжя, хутір Горбки біля дороги на Ходорів, луки на північно-західних схилах з елементами мезофільного й термофільного різнотрав'я. 30.07.1999, О. Наконечний. 11.10.2000, О. Наконечний
Закарпатська обл., Рахівський р-н, с. Кваси, верхня межа букового лісу. 24.06.1960, Сусіп
Чернівецька обл., Вижницький р-н, околиці с. Шепіт Долімінній, східні схили г. Фрунтя, сінокісні луки. 11.07.1966, І. Вайнагій
Околиці Рахова. На одній з гір. На луці. 21.07.1947, Завадка. 21.07.1948, Гроссгейм
Львівська обл., Сколівський р-н, с. Верхнє Синєвидне, долина р. Опір. 11.07.1986, Боднар Д. В. 14.11.1987, Д. В. Боднар
Львівська обл., Сколівський р-н, с. Кам'янка, г. Ключ, луки, південний схил. 5.08.1987, Д. В. Боднар. 12.03.1988, Д. В. Боднар
Закарпатська обл., Рахівський р-н, с. Кваси, на краю дороги. 13.07.1985, Т. Маліна. 06.04.1987, N. N. Sytschak
Закарпатська обл., Рахівський р-н, східні околиці с. Кваси, на луці. 16.07.1984, А. І. Прокопів, А. Зеленчук. 10.1985, S. A. Volgin
Закарпатская обл., Раховский р-н, с. Квасы, около Тисы. 13.07.1985, Волгин С. А. 15.02.1986, Волгин С. А.
Закарпатська обл., Рахівський р-н, околиці с. Кваси, лука на галявині мішаного лісу. 10.07.1985, С. О. Волгін, Я. В. Кардаш. 15.02.1986, S. A. Volgin
Закарпатская обл., Раховский р-н, окрестности с. Квасы, урочище Рогнеско. 22.07.1985, С. А, Волгин. 15.02.1986, С. А. Волгин
Закарпатская обл., Раховский р-н, г. Меншул. 27.07.1985, С. А. Волгин, Коденец. 15.02.1986, S. A. Volgin

	Хребет Черногора, г. Шешул, полонина Квасовский Менчул, 1210 м н. у. м. 07.1959, Розенко
	М. Львів, північно-східні околиці, долина р. Полтви, заболочені луки. 14. 07.1986, В. М. Лагоцький. 10.12.1987, Д. І. Максимців
	Львовская обл., г. Трускавец, в черте города, южная окраина, на лугу. 25.07.1987, Л. И. Тулюк. 10.12.1987, Л. И. Тулюк
	Львовская обл., г. Трускавец, в черте города, восточная окраина, на лугу. 20.07.1987, Л. И. Тулюк. 10.12.1987, Л. И. Тулюк
	Закарпатская обл., Раховский р-н, с. Ясиня, хр. Свидовец, на полянах. 26.06.1985, М. Н. Загульский
	Львівська обл., Золочівський р-н, с. Червоне, г. Лиса, луговий степ. 27.08.1983, О. О. Кагало
	Донецкая обл., Новоазовский р-н, с. Хомутово, заповедник “Хомутовская степь”. 24.07.1958, Н. Шапошникова, О. Набоченко, Г. Кузнецова
	Львовская обл., Сколевский р-н, 5 км к с.-в. от г. Парашка по хребту, луг на опушке букового леса. 10.06.1986, С. А. Волгин, Я. В. Кардаш, Л. В. Гинда. 8.04.1987, Цвілинюк
11. <i>Campanula rotundifolia</i> L.	Гологорское взгорье у с. Стенка Глинянского района Львовской области, остепненный луг. 19.07.1956, Бухало
	Дрогобицький р-н, смт. Підбуж, ліс. 20.06.1960, Боярський П.
	Окрестности г. Броды, 2 км по шоссе Броды-Радехив, сосновый лес. 4.09.1983, А. А. Кагало
12. <i>Campanula persicifolia</i> L.	Івано-Франківська обл., Рогатинський р-н, околиці с. Пуків, Чортова гора, лучно-степові угруповання на схилах південних румбів. 08.06.1996, О. Наконечний. 12.06.1996, О. Кагало

	Івано-Франківська обл., Рогатинський р-н, між Рогатином та с. Пуків, Чортова гора, лучно-степові угруповання на схилах південних румбів. 08.06.1996, О. Наконечний. 12.06. 1996, О. Кагало
	Тернопільська обл., Бережанський р-н, поблизу с. Гумисько, гора Голиця, лучно-степові угруповання на південному схилі. 28.06.1998, О. Наконечний. 11.10.2000, О. Наконечний
	Чернівецька обл., Вижницький р-н, околиця с. Шепіт Долімній, на сінокісних луках між чагарниками. 11.03.1969, І. Вайнагій
	Житомирська обл., Боромівський р-н, с. Великий Яблунець, поле. 20.07.1961, Стрілецька Л. К.
	Львів, Хомець, підв. схід. Схил. 12.07.1960, Панчишина
	Закарпатська обл., Хустський р-н, ок. с. Вишково, г. Луци (кущі). 21.07.1960, Добровольська
	Львовская обл., Золочевский р-н, гора Лысая, возле с. Червоное, луговая степ. 29.05.1983, А. А. Кагало
	Львовская обл., Золочевский р-н, с. Червоное, г. Лысая, зап. склоны, луго-степ. участок. 29.05.1983, А. А. Кагало
	Львівська обл., Стрийський р-н, с. Моршин, на захід, дубовий ліс, біля яру. 3.07.1988, А. М. Стасів. 14.02.1989, А. М. Стасів
	Дорога між м. Львів і м. Винники, г. Чортові скелі. 17.07.2003, Т. Хміль, Н. Калінович
	Шацький р-н, 2 км на північ від стаціонару ЛНУ ім. Івана Франка, на березі меліоративного каналу в листяному лісі. 20.06.2003, В. І. Гончаренко. 08.03.2004, В. І. Гончаренко
	Ст. Злоги, Чимишмитського р-на, сев.-запад. конт. лесхоза. 15.06.1958, Уськова Г. А.

	Полтавская обл., Диканька, дубовый лес, ур. Парацкое. 13.06.1966, М. Котов. 13.06.1966, О. Мринский, С. Смолко
	Тернопільська обл., Гусятинський р-н, 1,5 км на пн. від с. Вікно, Медобори, г. Гостра Скеля, на луці серед чагарників на вапняковому ґрунті. 13.06.1985, С. Волгін, Н. Прокопів, А. Зеленчук
	Гологорское взгорье у с. Стенка Глинянского района Львовской области, остепненный луг. 19.07.1956, Бухало
	Тернопольская обл., Монастырецкий р-н, 1 км ниже по течению р. Днестр от с. Долина, правый берег, на обнажениях горных пород. 17.06.1987, Л. В. Гинда. 1.06.1988, М. Загульский
	Львівська обл., Золочівський р-н, околиці с. Червоне, урочище “Лиса гора”, на узліссі. 29.06.1981, А. Зеленчук. 10.1985, А. Зеленчук
	Львовская обл., Сколевский р-н, 2 км к юго-зап. от с. Урич, обочина дороги по хребту, на опушке смешанного леса. 07.06.1986, С. А. Волгин, Я. В. Кардаш, Л. В. Гинда. 30.10.1986, Я. В. Кардаш
	Закарпатская обл., г. Виноградово, Черная гора. 27.05.1986, М. Н. Загульский. 04.04.1987, N. N. Sytschak
	Львовская обл., Золочевский р-н, возле с. Подлисье, сев. склон. 4.07.1985, М. Н. Загульский, 04.04.1987, N. N. Sytschak
	Львівська обл., Золочівський р-н, с. Трудовач, зах. окол., на лучно-степових ділянках. 02.07.1987, М. N. Zagulskij
	Львівська обл., пн. околиці м. Львова, в грабовому лісі. 01.06.1986, Я. В. Кардаш
13. <i>Campanula patula</i> L.	Гора Куртятка, на схилі гори Куртятка в Буковому лісі (1974 р.)
	Руска Мокра, над річкою Мокрянка (1974 р.)
	Кваси, на луці під лісом (1974 р.)

	С. Майдан-Гологорский Глинянского района Львовской области, луг (1956 г.)
	Львов. обл., Нестеровский р-н, 3 км южнее с. Турянки, близ с. Вязова. На влажном лугу посреди леса (1986 г.)
	Львів. обл. Бродівський р-н, с. Пониква, сосновий ліс (1984 р.)
	Львів. обл. Бродівський р-н, с. Пониква, сосновий ліс на південь від села (1984 р.)
	Закарпатська обл., Мукачевський р-н, в окресностях лагерьа “Карпаты”. Опушка буково-дубового леса (1988 г.)
	Закарпатская обл., г. Виноградово, Черная гора (1986 г.)
	Закарпатська обл., Рахівський р-н, Західний схил гори Шешул, с. Кваси (1985 р.)
	Закарпатська обл., Рахівський р-н, Східні околиці с. Кваси, на луці (1985 р.)
	Закарпатская обл., Раховский р-н, с. Ясиня, Западн. Свидовецкого салону (1985 г.)
	Ивано-Франковская обл., Долинский р-н, южная окресность с. Тисов. На поляне лещиновой роци (1989 г.)
14. <i>Phyteuma spicatum</i> L.	Львівська обл., околиці м. Львова, с. Сихівська Вулька (коло колишнього с. Сихів). В молодому листяному лісі з густим сухим підліском. 7.06.1984, С. О. Волгін, А. Т. Зеленчук
	Львовская обл., Сколевский р-н, сев. окраина с. Урич, урочище Тустань. Еловый лес. 7.06.1986, С. А. Волгин, Я. В. Кардаш, Д. В. Гинда. 6.11.1986, Я. В. Кардаш
	Склони Великого Верху. 10.6.1946, Проф. М. Г. Попов
	Рівненська обл., Дубнівський р-н, с. Майдан, околиці. 12.07.1994, В. М. Баточенко, В. І. Мельник, визн. В. М. Баточенко



	М. Львів, південна околиця “Сихів”, 1000 м від висотного будинку вул. Криворізька, в лісі. 15.06.1988, І. М. Данилик, І. С. Очеретяний
	Львовская обл., Сколевский р-н, в 2 км к с.-з. от с. Оров. Опушка букового леса на с.-в. склоне холма. 2.05.1986, С. А. Волгин, Я. В. Кардаш, Н. Н. Сычак, А. Л. Мороко
	Львівська обл., Пн. околиці м. Львова. В грабовому лісі. 28.05.1986, Я. В. Кардаш
	Львівська обл., околиці м. Львова, с. Зубра. В широколистяному лісі. 4.06.1985, І. Лучим. 1985, А. Зеленчук
	Лес Голоско-Брюховицы. 5.06.1947, Попов
15. <i>Phyteuma tetramerum</i> Schur	Закарпатська обл., Рахівський р-н, околиці хутора Кевелів. Біля дороги, в мішаному лісі. 3.07.1985, Я. В. Кардаш, Л. В. Гинда. 13.02.1986, С. А. Volgin
	Закарпатська обл., Рахівський р-н, Пн.-Сх. околиці с. Кваси. Околиці біостаціонару ЛДУ, на луці. 6.07.1985, Я. В. Кардаш, Л. В. Гинда. 8.04.1987, N. N. Sytschak