

ВІДГУК

офіційного опонента на дисертаційну роботу Андрейчук Роксолани Русланівни “Морфогенез плодів *Campanulaceae* Juss. флори України”, яка представлена на здобуття наукового ступеня доктора філософії з галузі знань 09 «Біологія» за спеціальністю 091 “Біологія”

Актуальність теми дисертації. У сучасній біологічній науці ХХІ століття, де панує молекулярно-генетичний підхід, гостро постає питання щодо узгодження існуючих понять, теорій і поглядів на еволюцію таксону з новими здобутками молекулярної філогенетики, які ґрунтуються на вивченні частин генотипу. У більшості випадків молекулярно-генетичні дані підтверджують існуючий склад багатьох родин і порядків покритонасінних, але деякі таксони характеризуються значно більшою різноманітністю морфологічних ознак, порівняно з різноманітністю геному, тому таксономісти застосовують комплексний підхід при розробці їх системи.

Однією з таких родин є родина *Campanulaceae*, яка належить до найбільш високо просунутого в еволюційному відношенні підкласу *Asteridae* класу Справжніх дводольних покритонасінних. Родина близько споріднена з найчисельнішою за видовим складом родиною *Asteraceae*, яка охоплює велику кількість важливих для людини видів та видів з високою інвазійною здатністю. Поряд з тим, представники родини *Campanulaceae* не мають таких характеристик і використовуються людиною переважно як декоративно-квітучі рослини. Водночас, вони можуть бути зручним об’єктом для анатомо-морфологічних досліджень через їхнє значне поширення, доступність та крупні квітки. В родині *Campanulaceae* були описані різноманітні типи плодів, переважно сухі коробчасті плоди з різними пристосуваннями до розкривання. Найбільш унікальний спосіб розкривання плодів виявлений у роді *Campanula* та деяких споріднених родах, які містять півмісяцевий здерев’янілий орган – аксикорн всередині зав’язі. Водночас, не було жодних припущень щодо походження цього "органу".

У завдання дисертантки входило вивчення онтогенетичних змін в морфологічній й анатомічній будові плоду модельних представників дзвоникових, що дозволило їй встановити, що аксикорн являє собою частину перегородки зав’язі, та виявити подібність та особливості будови плодів з та без аксикорну в досліджуваній родині.

Обрана тема дослідження є високо актуальною, оскільки дозволяє поглибити підстави для узгодження даних молекулярної систематики і традиційної еволюційної систематики, яка ґрунтується на вивченні ознак фенотипу. В Україні такі дослідження вкрай бажані через відсутність

упорядкованої класифікації плодів та брак однозначної термінології стосовно типів плодів і способів їхнього розкривання.

Ступінь обґрунтованості та достовірність наукових положень, сформованих у дисертації. У дисертації представлені наукові факти у вигляді докладних описів структури плодів, на підставі яких зроблені висновки щодо особливостей індивідуального розвитку плоду та припущення щодо його еволюції. Дисертація містить численні ілюстрації і таблиці даних, які підтверджують достовірність описаних наукових фактів. Ілюстрації містять високоякісні кольорові мікрофотографії зрізів і фрагментів плодів досліджених об'єктів, доповнені підписами і позначками, необхідними для їхнього розуміння. Типи здерев'яніння оплодня і перегородок плоду, розміщення провідних пучків та напрямки еволюції плодів проілюстровані оригінальними схемами, які підтверджують припущення автора про можливі зв'язки між різними типами. Висновки дисертантки цілком ґрунтуються на отриманих нею даних, логічно узагальнюють їх і послідовно розкривають значення карпологічних ознак для можливого застосування у систематиці родини. Усі положення, висловлені дисертанкою, стосовно філогенії родини, загальних напрямків еволюції гінецею і плоду, значення досліджених ознак плодів, підтвержені літературними даними або оригінальними фактами.

Наукова новизна одержаних результатів. Дисертанткою вперше для 18 видів родини *Campanulaceae*, що належать до двох підродин, укладено детальні описи морфолого-анатомічної будови плодів на різних стадіях їх онтоморфогенезу та способу їх розкривання. На основі одержаних даних встановлені типи анатомічної структури оплодня, типи розміщення провідних пучків в оплодні, характер розміщення механічних тканин, які забезпечують процес розкривання плоду, та способи розкривання коробочок. Виділено новий тип коробочки - *Campanula*-тип за гістогенетичним підходом, який характерний для досліджених представників *Adenophora*, *Asyneuma*, *Campanula*, *Phyteuma*, *Jasione*, *Lobelia* триби *Campanuleae*. Вперше виявлено відмінне від нижнього положення зав'язі у *Campanula sibirica* (напівнижня) та *C. alpina* (майже верхня). Запропоновані шляхи еволюції плоду-коробочки у досліджених представників флори України. Уперше карпологічне дослідження виконане із застосуванням морфогенетичного підходу: із врахуванням як тенденцій еволюції гінецею квітки (зміна кількості плодолистків, положення зав'язі, типу плацентації), так і еволюції власне плоду (зміна характеру лігніфікації оплодня і перегородок, зміна способу

розкриття плоду від надчашолисткового до підчашолисткового, зміна положення плоду у просторі).

Теоретичне та практичне значення отриманих результатів дослідження. Отримані дані вже використовуються в навчальному процесі на кафедрі ботаніки Львівського національного університету імені Івана Франка, а також можуть бути застосовані при створенні визначників рослин за плодами або ключів для визначення лікарської сировини у наукових цілях або у суміжних з ботанікою галузях науки і практичної діяльності. Теоретичні висновки автора можуть лягти в основу перегляду системи родини *Campanulaceae* або підродини *Campanuloideae* зокрема. Карпологічні характеристики досліджених видів в основному узгоджуються з даними молекулярної систематики родини *Campanulaceae*, які зараз вважаються еталоном достовірності наукової інформації в біології. Із залученням отриманих карпологічних даних проблемні питання систематики родини загалом та системи роду *Campanula* зокрема можуть бути розв'язані.

Апробація результатів дисертації, повнота викладу основних положень, висновків і рекомендацій. Наукові положення дисертаційного дослідження висвітлені у 13 наукових працях (4 статті у міжнародних виданнях, що входять до наукометричних баз SCOPUS та WoS, 9 тез і матеріалів конференцій) та апробовані на семінарах кафедри ботаніки ЛНУ імені Івана Франка та міжнародних конференціях у Львові, Києві та інших містах України.

Відомості про дотримання академічної доброчесності. Під час ознайомлення з текстом дисертації не виявлено запозичень чужих даних чи ідей, на які б не було посилань. Більша частина даних дисертантки є оригінальними і не мають відповідників в українських чи іноземних наукових джерелах.

Структура та зміст дисертації. Текстовий виклад дисертаційної роботи має традиційну структуру і містить необхідні розділи: анотацію, перелік умовних позначень, вступ, огляд літератури, розділ матеріали і методи, три розділи результатів власних досліджень, узагальнення, висновки, список використаних джерел та додатки. Робота структурована, розділи взаємопов'язані між собою.

Розділ 1. Карпологічні дослідження в родині *Campanulaceae* містить два підрозділи: перший присвячений огляду систем та питанням філогенії родини

Campanulaceae загалом та роду *Campanula* зокрема, включаючи дані молекулярно-філогенетичних досліджень; другий – містить детальний аналіз системи родини Campanulaceae s. str. А. О. Колаковського, в основі якої його карпологічні дані (по структурі плодів у представників родини та способу їх розкривання). Заслуговує позитивної оцінки критична оцінка дисертанткою системи А. О. Колаковського, «штучність» якій надає відсутність порівняльно-морфологічної й еволюційної інтерпретації описаних ознак.

В Розділі 2. Матеріали та методи досліджень традиційно розглянуто матеріали дослідження (підрозділ 2.1), методи дослідження (підрозділ 2.2. Методики дослідження) та подано тлумачення карпологічних термінів, які використані в роботі (підрозділ 2.3). Застосовані концепції морфогенезу плоду, вертикальної зональності гінецея, васкулярної анатомії квітки та гістогенетичної зональності оплодня, а також методи, які були використані у дисертаційній роботі: порівняльно-морфологічний, анатомічний, мікротехніки, гістохімії та мікроскопії, - дозволили досягнути поставлених мети і завдань.

Розділ 3. Характеристики плодів та їх розвиток у представників родини Campanulaceae містить власні результати дослідження морфолого-анатомічної структури та розкривання плоду у 17 видів з підродини Campanuloideae та 1 виду з підродини Lobelioideae, які охоплюють морфологічну будову квітки і зрізлого плоду, анатомічну будову плоду та особливості його розкривання. Описи доповнені численними оригінальними мікрофотографіями зрізів і фрагментів плодів досліджених об'єктів, що унаочнює і полегшує сприйняття матеріалу.

Розділ 4. Порівняльний аналіз розвитку плодів у родині Campanulaceae присвячений вивченню будову плоду на основних стадіях його розвитку – перед цвітінням (бутон), цвітіння (стадія розкритої квітки) та під час плодоношення. За такого підходу уперше карпологічне дослідження представників родини Campanulaceae виконане із врахуванням як тенденцій еволюції гінецею квітки, так і еволюції власне плоду. Саме тому в підрозділі 4.1. Розвиток морфологічної структури гінецею розглянуто особливості загальної морфології та мікоморфології гінецею обраних представників на трьох стадіях його розвитку. Заслуговує на увагу той факт, що дослідження вертикальної зональності гінецею для родини Campanulaceae проведені дисертанткою вперше. Вперше виявлено відмінне від нижнього положення зав'язі у *Campanula sibirica* (напівнижня) та *C. alpina* (майже верхня). Виявлено ознаку, яка змінюється в пост-антетичному періоді – опуклення даху зав'язі, що означає онтогенетичний перехід від нижньої зав'язі до напівнижньої. Окрім того, в межах родини виявлено три типи плацентації (центральнo-кутова, парієтальна, комбінована) та два типи плодів за кількістю насінин. 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*, *Phyteumaspicatum*, *Ph. tetramerum*, *Lobelia erinus*).

В підрозділі 4.2. Анатомічна структура оплодня та перегородок плоду узагальнено анатомічну структуру оплодня (особливості будови екзо-, мезо- та ендокарпію у всіх досліджуваних видів), особливості провідної системи плоду та характер розміщення механічних тканин, які забезпечують процес розкривання плоду. Заслужують на увагу виділений автором новий тип коробочки - *Campanula*-тип та зроблені в дисертаційній роботі припущення: про походження коробочки *Campanula*-типу з коробочки *Forsythia*-типу *Platycodon grandiflorus* через паренхіматизацію стінок плоду; та про виникнення м'ясистої коробочки або нижньої ягоди з коробочки *Campanula*-типу через повну паренхіматизацію перегородок. За структурою провідної системи виділено 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*).

В підрозділі 4.3. Розкривання плоду розглянуто різні підходи до класифікації способів розкривання плоду-коробочки (підрозділ 4.1.1) та з'ясовано мікроморфологічні та анатомічні адаптації до розкривання плодів у представників *Campanulaceae* (підрозділ 4.1.2). Дослідженнями автора виявлено різну локалізацію аксикорнів в перегородках зав'язі в межах роду *Campanula* та споріднених родах, що, на думку, автора, є адаптацією до специфічного способу розкривання плоду півмісяцевими клапанами.

В підрозділі 4.4. Характеристика етапів морфогенезу коробчастих плодів у представників *Campanulaceae* досліджено основні етапи онтоморфогенезу плоду, який дисертанткою розглядається як зміна морфолого-анатомічної структури оплодня та інших частин плоду, починаючи від стадії бутонізації, цвітіння і плодоношення до дисемінації. Застосувавши концепцію морфогенезу плоду до представників родини *Campanulaceae* автор з'ясувала ознаки, які формуються на пре- та постантетичній стадіях.

Розділ 5. Еволюційно-морфологічна інтерпретація морфогенезу плодів у родині *Campanulaceae* є узагальнюючим. Автором запропоновані можливі еволюційно-морфологічні шляхи розвитку плодів в підродині *Campanuloideae* родини *Campanulaceae* 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*) (підрозділ 5.1. Напрямки еволюції плоду в родині *Campanulaceae*). З'ясовано значення отриманих даних для систематики родини, а також на основі одержаних даних та узагальнення літературних автором укладено карпологічні діагнози для таксонів родини *Campanulaceae* флори України (підрозділ 5.2. Використання карпологічних ознак у таксономії та еволюційній систематиці).

Зауваження до дисертаційної роботи.

1. Назва Розділу 1 Карпологічні дослідження в родині *Campanulaceae* не зовсім відповідає змісту, оскільки містить ще три підрозділи, присвячені огляду систем та питанням філогенії родини *Campanulaceae* загалом та роду *Campanula* зокрема.

2. На Стор. 50 дисертаційної роботи зазначається, що “Єдині види з флори України, які згадуються у роботі Колаковського (1995), це – *Campanula latifolia* L., *Jasione montana* L., *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC. та *Phyteuma spicatum* L.” Разом з тим, на Стор. 51 в табл. 1.2.3 Морфологічні типи коробочок у представників *Campanulaceae* s.str. флори України за А. О. Колаковським (1995) вказуються 7 видів. Чому різняться ці дані?

3. Дещо утруднює сприйняття матеріалу подача деяких даних. Так, в підрозділі 2.1 Матеріали дослідження в табл. 2.1.1. (Стор. 54) наводиться список досліджених видів родини *Campanulaceae*. Щоб зрозуміти який відсоток видів з кожного роду флори України було досліджено автором, доводиться шукати відповідь, співставляючи дані табл. з інформацією, наведеною на Стор. 55, 56 про усі роди родини *Campanulaceae* флори України (кількісний склад, характерні ознаки, поширення, рідкісні та енедмічні види), включаючи і ті роди, які не були об'єктом дослідження. Доречніше було б в табл.2.1.1 внести кількісні дані по кожному роду, що дало б змогу одразу бачити кількість видів, що загалом представлені у флорі України і ті з них, які були об'єктом дослідження.

4. Чим обумовлений вибір в якості модельних саме тих видів, які досліджувались? В першу чергу заслуговують на увагу ті роди, які представлені у Флорі України декількома і більше видами (наприклад, рід *Adenophora* у флорі України представлений двома видами, досліджувалась *Adenophora liliifolia*; рід *Legousia* в Україні нараховує три види (Mosyakin & Fedoronchuk, 1999), жоден не досліджувався; з п'яти видів роду *Phyteuma* флори України досліджено один - *Phyteuma spicatum*).

5. В продовження питання щодо об'єктів дослідження: в роботі на Стор. 38 зазначено, що “Дремлюга Н. Г. (Дремлюга, 2013в) створила конспект роду *Campanula* у флорі України, який представлений 29 видами. Секції *Campanula*

та *Ranunculus* у конспекті зберігаються, проте виділена ще одна монотипна секція *Rotula* (*Campanula carpatica* Jacq.) на підставі особливостей життєвої форми, морфології листків, ознак пилоквих зерен та насінин”. Чи не здається автору, що було б доречно підтвердити чи спростувати доцільність виокремлення даного виду в самостійну секцію але вже на підставі вивчення особливостей розвитку морфолого-анатомічної структури плоду та способу його розкривання.

6. Чому “11 досліджуваних представників роду *Campanula* та 2 представники роду *Phyteuma* класифікували на секції за О.Д. Вісюліною (1961)” (про це автор зазначає на стор. 53), а не за Н.Г. Дремлюгою (2013в)? Адже в роботі дана висока оцінка класифікації останнього автора.

7. В підрозділі 2.2 Методики дослідження (Стор. 57) зазначається, що “Морфологічну будову квітки та плоду вивчали на тотальних препаратах поперечних і поздовжніх зрізів плодів, виготовлених за допомогою леза”. “Анатомічну структуру плоду вивчали за допомогою поперечних та поздовжніх зрізів на тимчасових препаратах підготовлених у воді на предметному скельці”. Варто було б дати тлумачення цих понять автором (морфологічна будова плоду на тотальних препаратах поперечних і поздовжніх зрізів та анатомічна структура плоду на поперечних та поздовжніх зрізах).

8. В підписі до рис. 3.1 (на Стор. 70) зазначено постійні препарати (И-Л). За якою методикою їх виготовляли? (в підрозділі 2.2 Методики дослідження описується методика виготовлення тимчасових мікропрепаратів).

9. Чому фото внутрішньої будови плоду *Campanula sibirica* (Є, Ж, З) подано на рис. 3.19 Екзоморфологія квітки і плоду *Campanula sibirica* (Стор. 107, 108), а не на рис. Рис. 3.20. Мікроморфологія і анатомія плоду *Campanula sibirica*? Те ж саме стосується фото внутрішньої будови плоду *Campanula trachelium* (Рис. 3.29 Екзоморфологія квітки і плоду *Campanula trachelium* (Стор. 117, 118)).

10. В підписі до Рис. 5.1.1 (Стор. 221) було б коректніше зробити умовні позначення 1-5 до кожної схеми плодів і обмежитись назвою: Еволюційно-морфологічний шлях розвитку плодів в підродині *Campanuloideae*. Умовні позначення: 1 - *Platycodon grandiflorus*, 2 - *Jasione montana* і т.д.

11. Текст дисертаційної роботи містить певну кількість некоректних висловів, орфографічних та стилістичних помилок (“Дослідження проведено з використанням...цифрової мікрофотографії” (Стор. 3), “Не вдаючись до тонких анатомічних досліджень” (Стор. 51), “В місцях природного виростання” (Стор. 53), “Встановлення таксономічної приналежності досліджених особин

перевірялась за визначниками” (Стор. 53) тощо.

Висловлені зауваження не зменшують наукової цінності та практичної значущості результатів дослідження і не впливають на загальну позитивну оцінку дисертаційної роботи.

Висновок про відповідність дисертації встановленим вимогам.
Оцінюючи роботу в цілому, можна зробити висновок, що дисертаційна робота Андрейчук Роксолани Русланівни “Морфогенез плодів *Sampanulaceae* Juss. флори України” є актуальним, завершеним комплексним дослідженням, яке дозволило сформулювати, обґрунтувати та розв’язати актуальне науково-практичне завдання: дослідження морфогенезу плодів видів родини *Sampanulaceae* флори України від стадії бутонізації, цвітіння і плодоношення до дисемінації, що лягли в основу побудови еволюційно-морфологічної моделі розвитку плодів у родині.

Враховуючи викладене вище, вважаю, що за актуальністю, ступенем новизни, обґрунтованістю, науковою та практичною цінністю здобутих результатів дисертаційна робота Андрейчук Роксолани Русланівни “Морфогенез плодів *Sampanulaceae* Juss. флори України”, яка представлена на здобуття наукового ступеня доктора філософії за спеціальністю 091 “Біологія” відповідає вимогам Порядку присудження ступеня доктора філософії та скасування рішення разової спеціалізованої вченої ради закладу вищої освіти, наукової установи про присудження ступеня доктора філософії, затвердженого Постановою Кабінету Міністрів України від 12 січня 2022 року № 44 (із змінами, внесеними згідно з постановами Кабінету Міністрів України від 21.03.2022 року № 341 та від 19.05.2023 року № 502), та Вимогам до оформлення дисертації, затвердженим наказом Міністерства освіти і науки України від 12.01.2017 року № 40, а її автор, Андрейчук Роксолана Русланівна заслуговує присудження ступеня доктора філософії з галузі знань 09 «Біологія» за спеціальністю 091 «Біологія».

Офіційний опонент:

кандидат біологічних наук, доцент

доцент кафедри біології рослин

ННЦ «Інститут біології та медицини»

Київського національного університету

Імені Тараса Шевченка

Владислава БАДАНІНА