

ВІДГУК  
на дисертаційну роботу Андрейчук Роксолани Русланівни  
«Морфогенез плодів *Campanulaceae* Juss. флори України»  
на здобуття ступеня  
доктора філософії з галузі знань 09 Біологія  
за спеціальністю 091 Біологія

**Актуальність теми.** Сучасна систематика у своєму арсеналі використовує широкий діапазон методів дослідження (від класичного морфолого-географічного до молекулярно-філогенетичного та обробки цих даних різними методами, зокрема і методами кладистичного аналізу). Однак на сьогодні не втратив свого значення і анатомічний метод, який виник на базі морфологічного, оскільки допомагає відрізнити конвергенції від істинно споріднених подібностей.

Анатомічний метод в систематиці нині набув широкого використання і ні одна із важливих монографічних обробок не проходить без його застосування, він зайняв одне із чільних місць при побудові філогенетичних систем покритонасінних. Цьому особливо сприяли зведення Меткалфа і Чока по анатомії однодольних і дводольних (1960-61). В нових філогенетичних системах, зокрема в системах А. Кронквіста і, особливо, А. Тахтаджяна анатомічним ознакам надається важливе значення для обґрунтування місцеположення окремих таксономічних груп в системах.

Особливо важливе значення для з'ясування філогенії покритонасінних має проведення анатомічних робіт з вивчення еволюції квітки і плода, зокрема виявленню проблеми нижньої зав'язі і дослідження її провідної системи (васкулярна анатомія). Саме завдяки даним васкулярної анатомії було вирішено основне питання філогенетичної систематики покритонасінних – щодо примітивності і просунутості ознак і окремих таксономічних груп, в зв'язку з чим стробілярна (евантова) теорія походження квітки набула всезагального визнання. Дослідження еволюції квітки і плода і на сьогодні є важливими і корисними, вони широко проводяться за кордоном, але, на жаль, в Україні ці дослідження розвиваються лише на кафедрі ботаніки Львівського національного університету імені Івана Франка.

Дослідження васкулярної анатомії та еволюції квітки і плода є особливо цінними у великих за обсягом таксономічних групах, таких як родини, порядки. Тому дані морфогенезу та дисемінації плоду є актуальними і у такій родині як *Campanulaceae*, що було предметом наукового пошуку здобувачки.

Аналіз літературних даних показав, що із всіх питань, що стосуються систематики родини дзвоникових, питанням структури гінецею та плоду, які мають важливе значення для еволюційної карпології квіткових рослин взагалі і для родини *Campanulaceae* зокрема, є дуже важливими при визначенні еволюційного рівня родини, але їм і досі не приділена належна

увага. Тому результати досліджень, проведені дисертанткою, можуть в деякій мірі, як мені здається, надолужити це прогаяне.

**Наукова новизна** роботи полягає в тому, що здобувачкою вперше вивчено морфогенез квітки-плоду (від стадії бутону до стадії повного руйнування оплодня) 18 видів з семи родів *Sampanulaceae*, з яких 16 видів природної флори України. Виявлені карпологічні ознаки, які можуть бути цінними в систематиці родини. Показані основні напрямки еволюції плодів в родині *Sampanulaceae*.

**Практичне значення роботи** – можливість використання результатів дослідження у викладанні курсів ботанічних дисциплін для студентів, що вже і практикується. Отримані ознаки анатомічної будови плоду можуть бути використані як додаткові дані при таксономічному аналізі родини *Sampanulaceae*.

**Основною метою роботи** було з'ясування особливостей анатомо-морфологічної будови, розвитку і способу розкривання плодів у представників родини *Sampanulaceae* флори України та встановлення напрямків їх еволюції.

Задля досягнення мети були поставлені чіткі й конкретні завдання, з якими, на мій погляд, аспірантка успішно справилася.

Матеріали дисертації подані в чіткій формі, ясно окреслено коло наукових питань, що потребують вирішення.

**Наукові положення та висновки роботи** є цілком обґрунтованими, вони базуються на використанні методів описової морфології та анатомії, морфометричному, порівняльно-морфологічному методах з використанням ботанічної мікротехніки, світлової мікроскопії, цифрової фотографії.

Результати досліджень опубліковані у 13 наукових працях, зокрема і у виданнях, що індексуються у базах Scopus та Web of Science, добре апробовані на засіданнях кафедри ботаніки ЛНУ імені Івана Франка, звітних конференціях працівників біологічного факультету та на науково-практичних конференціях. Порушень академічної доброчесності не виявлено.

Дисертаційна робота включає перелік умовних позначень, вступ, 5 розділів (з підрозділами), висновки, список використаних джерел (238, з них 126 – іноземних) і два додатки.

## ХАРАКТЕРИСТИКА ТА АНАЛІЗ ОКРЕМИХ РОЗДІЛІВ ДИСЕРТАЦІЇ

У **першому** розділі дисертації («Карпологічні дослідження в родині *Sampanulaceae*», обсяг 20 стор.) досить детально й фахово проаналізовано широке коло питань, що стосуються класифікаційних систем родини *Sampanulaceae* XIX-XX століття з акцентом на використання карпологічних та молекулярно-філогенетичних даних. Особливо велику увагу приділено карпологічним дослідженням А.О. Колаковського, який надавав важливого значення для систематики родини *Sampanulaceae* ознакам плодів (вже повністю сформованих) і розробив детальну їх

класифікацію, яка є однією з найкращих на сьогодні. Але, як вірно відзначила пошукачка, класифікація плодів Колаковського хоч і залишається найбільш деталізованою у родині *Campanulaceae*, вона все таки є штучною у своїй основі і не дає змоги описати тенденції еволюції плодів. Класифікація не показує, які ознаки плода можна вважати надійними критеріями для розмежування родів, а які є лише варіаціями основних типів. Тому на сьогодні потрібно акцентувати увагу також на вивчення морфогенезу плода, з'ясуванню особливостей його морфолого-анатомічної структури і розвитку, що й стало предметом дослідження дисертантки на основі обраних нею 18 модельних видів з трьох триб родини *Campanulaceae*.

**Другий** розділ дисертації присвячений матеріалам та методам досліджень (обсяг 9 стор.), де чітко окреслені об'єкти досліджень, якими слугували свіжі, зафіксовані та загербаризовані квітки, суцвіття та плоди на різних стадіях розвитку.

Детально розписана методика дослідження морфогенезу плоду на різних стадіях розвитку (від стадії бутону до стадії повного руйнування оплодня). Охарактеризовані карпологічні терміни для морфологічних описів плодів та їх структур.

У **третьому**, одному із основних розділів, який займає 103 сторінки тексту (разом із прекрасно виготовленими ілюстративними матеріалами) наведені характеристики плодів та їх розвиток у всіх досліджуваних видів. За єдиною структурою (шаблоном), для кращого сприйняття інформації охарактеризовані морфологічна будова квітки і плоду, анатомічна будова плоду та його розкривання.

У **четвертому** розділі (57 стр.), який є досить інформативним і побудований з чотирьох підрозділів, наведений порівняльний аналіз розвитку плодів у родині *Campanulaceae*, що базується в основному на результатах досліджень модельних видів, описаних у попередньому, третьому розділі, що є цілком логічним. Тут висвітлено широке коло питань, присвячених розвитку морфологічної структури гiнецею, анатомічної структурі оплодня та перегородок плоду, розкриванню плоду та характеристики етапів морфогенезу коробчастих плодів. Розділ розпочинається зі структурного аналізу гiнецею, оскільки, як вірно зазначається в роботі, частина ознак плоду закладається ще в гiнецеї і тому роль у формуванні плоду належить саме цій структурі. По суті плід – це трансформований гiнецей. Тому питанню гiнецею тут приділена велика увага, де на основі літературних даних і отриманих результатів власних досліджень детально охарактеризовані структурні типи гiнецею покритонасінних, зокрема і у родині *Campanulaceae*. Детально описані плацентація і будова насінини, а також пост-антетичні зміни квітки, які відбуваються в зав'язі – плоду під час його формування: зміна положення плоду у просторі, опадання частин оцвіттини, тичинок, стовпчика, зміна розмірів і пропорцій зав'язі, кольору, консистенції, розшарування оплодня. В цілому, дослідження показали, що такі зміни є незначними і стосуються,

зокрема, вип'ячуванню зав'язі у деяких видів, змін напряду чашолистків та розмірів зав'язі.

Крім цих змін, що відбуваються із зав'язю в процесі її онтогенезу, що є природним для цього органу, значна увага приділена також впливу зовнішніх факторів, зокрема впливу окремих видів комах запилювачів квітки, які іноді можуть також наносити шкоду плодам, комах-галоутворювачів, комах, які відкладають яйця в зав'язі квіток, а личинки харчуються насінними зачатками. Звичайно, вся ця інформація корисна, але на мою думку її не доцільно напряду пов'язувати з тими природними змінами, що відбуваються із зав'язю в процесі її онтогенезу.

Багата і важлива інформація в цьому розділі відведена анатомічній структурі плоду. Зокрема описані гістогенез оплодня і перегородок плоду, охарактеризована провідна система плоду та особливості його розкривання, наведена характеристика етапів морфогенезу коробчастих плодів у родині *Sampanulaceae*. Власні результати досліджень обраних модельних видів наведені на фоні широкого і компетентного аналізу літературних даних з цієї проблематики, що є на мою думку виправданим і логічним, оскільки цим питанням (як і попереднім) окремо літературного огляду з цих проблем (через їх багатогранність) не було зроблено. Проведеними дослідженнями вперше було встановлено локалізацію зони здерев'яніння (лігніфікацію) клітин паренхіми в оплодні (у мезокарпі і перегородці та лише в перегородці плоду) у досліджуваних видів, що не було відомо раніше для родини *Sampanulaceae*.

При описі провідної системи плоду досліджуваних видів було встановлено, що кількість провідних пучків в стінці плоду може суттєво 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 є меншою, ніж на верхівці плоду. За цією ознакою в досліджуваних видів було виокремлено три типи розміщення провідних пучків. Серед великого різноманіття типів плодів і способів їх розкривання, що характерні для покритонасінних в цілому і родини *Sampanulaceae* зокрема, у досліджуваних видів було визначено три способи розкривання плодів: верхнє недовершене дорзовентральне з отворами у верхній ділянці плоду (над чашолистками), септифрагально-підковоподібне з отворами у нижній ділянці плоду (нижче чашолистків) та двостадійне, септифрагально-підковоподібне та поздовжньо-ламінальне розкривання.

Завершальним і підсумовуючим є 5-й розділ дисертації, у якому дається еволюційно-морфологічна інтерпретація морфогенезу плодів у родині *Sampanulaceae*. При цьому ще раз підкреслюється, що із всіх питань, які є важливими для визначення напрямків еволюції плоду в родині *Sampanulaceae* на сьогодні поза увагою лишилися будь-які дані щодо структури гінецею та плоду, що і стало предметом дослідження. В цілому, узгоджуючи власні дані з широким аналізом літературних даних щодо еволюційних шляхів розвитку плодів покритонасінних, були накреслені можливі напрямки еволюції плоду-коробочки в родині

Campanulaceae, зокрема в під родині Campanuloideae. Зокрема показано еволюційний шлях розвитку плоду за розміщенням зони розкривання плоду (від плодів з верхнім дорзивентральним розриванням до плодів з нижнім септифрагально-підковоподібним півмісяцевим розкриванням) та за паренхіматизацією субепідермального шару мезокарпії та перегородок плоду (від потужного шару здерев'янілої паренхіми (аксикорна) в оплодні до тонкого і зовсім позбавленого здерев'яніння).

У **додатках** наведено список публікацій за темою дисертації та відомості про апробацію основних результатів дослідження (додаток А), а також інформацію про джерела використаного матеріалу (додаток Б).

Висновки дисертаційної роботи, які базуються на експериментальному матеріалі, в цілому аргументовані й лаконічні.

**Загальні зауваження та побажання**, які виникли під час рецензування дисертаційного дослідження і можуть бути використані в подальшій науковій роботі:

Родина Campanulaceae, за попередніми даними, у природній флорі України налічує понад 40 видів, розподілених на 2 під родини і 6 родів. Об'єктом дослідження були 18 видів, з яких лише 16 є автохтонними, а інші два – інтродуценти (*Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A.DC. – з Далекого Сходу та Південно-Східної Азії; та *Lobelia erinus* L. – з Південної й Тропічної Африки). Тому назва роботи «Морфогенез плодів Campanulaceae Juss. флори України» не зовсім вірно відображає результати дослідження і не слід їх так безапеляційно екстраполювати на весь видовий склад родини в Україні. Тим паче, що ні триба *Cyanantheae* (*Platycodon grandiflorus*), ні під родина *Lobelioideae* (*Lobelia erinus*) в Україні не представлені.

В останньому, заключному розділі дисертації наведена інформація щодо використання карпологічних ознак (морфології вже зрілих плодів) у таксономії та еволюційній систематиці квіткових рослин, де на загальному фоні літературних даних показано їх таксономічне значення в родині Campanulaceae. Але було б доречно також провести таксономічну оцінку власних результатів дослідження – особливостей морфогенезу плодів (їх анатомо-морфологічної будови, розвитку і способу розкривання) і оцінити їх на різних таксономічних рівнях (родини, під родин, триб і, хоча б, родів). На жаль, таксономічна оцінка даних морфогенезу плоду (положення зав'язі, кількість плодолистків, тип плацентації і вертикальна зональність, особливості провідної системи, зона здерев'яніння (лігніфікації), гістогенетичний тип плоду, зона і тип розкривання плоду) проведені лише на рівні триб.

В тексті дисертації трапляються деякі незначні орфографічні помилки, та русизми: об'єм (замість обсяг), зустрічаються (трапляються), являють собою (є), полоски (смужки), даний (цей), азіатське (азійське), ряд (низка) тощо. Не для всіх таксонів надвидового рівня вказані їх автори. Разом з тим, зазначені зауваження й побажання до дисертаційного дослідження суттєво не впливають на загальне позитивне враження від рецензованої роботи.

## **Висновок**

В цілому, рецензовану роботу можна вважати завершеним дисертаційним дослідженням. Вона оформлена у відповідності до існуючих вимог, дуже гарно ілюструється значимою кількістю експериментального матеріалу, відзначається науковою новизною, має практичне значення, достатньо оприлюднена, а висновки значимі для науки. Таким чином, дисертаційна робота «Морфогенез плодів *Campanulaceae* Juss. флори України» 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, доктор біологічних наук,  
старший науковий співробітник,  
провідний науковий співробітник  
відділу систематики та флористики судинних рослин  
Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України

М.М. Федорончук