



УДК 581.47: 582.992

СУЧАСНИЙ СТАН КАРПОЛОГІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ У РОДИНІ CAMPANULACEAE JUSS. У ЗВ'ЯЗКУ ЗІ СИСТЕМАТИКОЮ

Р. Р. Андрейчук^{1b}, А. В. Одінцова^{1b*}

Львівський національний університет імені Івана Франка
вул. М. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна

*Кореспондуючий автор: e-mail: anastasiya.odintsova@lnu.edu.ua

Andreychuk R., Odintsova A. Actual state of carpological studies in the family Campanulaceae Juss. with regard to its systematics. **Studia Biologica**, 2020: 14(2); 95–116 • DOI: <https://doi.org/10.30970/sbi.1402.616>

Системи родини Campanulaceae Juss., запропоновані до кінця ХХ ст., широко використовували зовнішньоморфологічні ознаки плоду, проте суттєво відрізнялися між собою за кількістю підродин і триб. У системі родини Campanulaceae s. str. А. Колаковського (1995) виділено чотири підродини, 22 триби та 49 родів на підставі лише карпологічних ознак, що робить її “штучною” системою, не узгодженою з даними інших джерел систематики. Ця система завдячує створенню А. Колаковським детальної класифікації плодів у родині Campanulaceae s. str., яка відображає найменші відмінності у способі формування отворів розкривання коробочки, розміщення механічних структур (аксикорнів) і формі аксикорнів. А. Колаковський виділяв 43 типи плодів, об'єднаних у дві групи: безаксикорнові й аксикорнові. На жаль, ця класифікація викликала значне подрібнення родів і виділення нових таксонів, які на сьогодні не є прийнятими. Молекулярні та комплексні дослідження зумовили об'єднання Campanulaceae s. str. з близькими родинними і формування Campanulaceae s. l. у складі п'яти підродин: Campanuloideae Burnett, Cyphioideae (A. DC.) Walp., Cyphocarpoideae Miers, Lobelioideae Burnett і Nemacladoideae Lammers. Найрізноманітнішою за карпологічними ознаками є підродина Campanuloideae, в якій знайдено верхні та нижні, ізомерні й олігомерні, сухі та соковиті, розкривні і нерозкривні плоди. Плоди в інших чотирьох підродинах – переважно димерні малонасінні локуліцидні коробочки з апікальними стулками, верхні або напівнижні. Дослідники родини Campanulaceae застосовують різноманітні класифікації плодів, тому використання карпологічних даних у сучасній систематиці обмежене поодинокими прикладами на рівні родових і внутрішньородових таксонів.

Деякі напрями досліджень у родині *Campanulaceae* не розвинуті, а саме, вивчення вертикальної зональності гінецею, типу плацентації, положення зав'язі й анатомії оплодня. Це дає підстави вважати стан досліджень у галузі еволюційної карпології родини *Campanulaceae* незадовільним. Для можливості подальшого застосування карпологічних даних у систематиці необхідно здійснити комплексні дослідження плодів *Campanulaceae* як кінцевої ланки морфогенезу квітки.

Ключові слова: дзвоникові, підродина, триба, аксикорн, коробочка, розкриття плоду

ВСТУП

Родина *Campanulaceae* Juss. за сучасними даними належить до порядку *Asterales* Link підкласу *Asteridae* Takht. [43], який становить найвищу крону кладу Справжніх дводольних [2]. Уявлення про родину *Campanulaceae* як природну групу рослин сформувалося з праці А. L. de Jussieu [26], який розглядав у її складі 11 родів. Комплексне поєднання класичних методів систематики з результатами молекулярно-генетичних досліджень дало можливість на початку XXI ст. об'єднати родину *Campanulaceae* з кількома близькими таксонами, які раніше розглядали в ранзі родин [34, 52, 56]. У 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.

На початку XXI ст. спостерігаємо підвищений інтерес до карпологічних студій у різних таксонах покритонасінних [5]. Зокрема, нещодавно проведено ретельні дослідження еволюції плодів у родинях *Anacardiaceae* R. Brown [23], *Apiaceae* Lindl. [25], *Bromeliaceae* Juss. [17], *Lythraceae* J. St.-Hil. [21], *Melastomataceae* Juss. [9], *Solanaceae* Juss. [44], *Urticaceae* Juss. [31] тощо, де встановлено напрями історичних змін плодів. Ці дослідження підтверджують ефективність використання карпологічних ознак як таксономічно важливих діагностичних критеріїв.

Історія карпологічних досліджень у родині *Campanulaceae* тісно пов'язана зі системою родини. Майже завжди в діагнозах таксономічних груп були представлені карпологічні дані [7, 8, 19, 24, 30, 49, 52, 58]. Наше завдання – проаналізувати стан вивчення особливостей зовнішньої та внутрішньої будови плодів дзвоникових в історичному контексті, з'ясувати найважливіші особливості їхньої будови і стан відображення цих результатів у сучасній систематиці родини.

СИСТЕМИ РОДИНИ CAMPANULACEAE XIX–XX СТ.

У родині *Campanulaceae* s. l. виділяють 84 роди та близько 2400 видів, які трапляються на всіх континентах і на кількох архіпелагах [34, 52]. Це переважно трав'яні багаторічні рослини, у вегетативних органах яких містяться членисті молочники [34]. Квітки тетрациклічні, двостатеві, з особливим способом вторинної презентації пилку [36]. Чашечка зі 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 чи фіолетового кольору. Тичинок 5, вони розміщені при основі трубки віночка, навпроти чашолистків. Гінецей синкарпний, (2–)5(–10)-гніздний із центрально-кутовою плацентацією, рідше одногніздний із парієтальною,

базальною чи апікальною плацентацією. Зав'язь нижня, рідше верхня або напівнижня, часто з кільцевим нектарником [34]. Плоди 3–5-гнізді, рідше 2- або 6–9-гнізді, багатонасінні, різноманітної будови, зазвичай сухі, коробчасті, рідше ягодоподібні [30, 34, 56]. 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 монографії А. de Candolle “Monographie des Campanulées” [7], яка стала підґрунтям для подальших досліджень, подано характеристику двох способів розкриття коробчастих плодів у родині Campanulaceae s. str., а саме: “розкриття плоду локуліцидне, за допомогою звичайних клапанів” і “розкриття плоду збоку, розривом трубки чашечки в міжпучкових ділянках, або у верхній частині плоду, розривом даху зав'язі” [7]. 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 із прямостоячими коробочками отвори розташовані у верхній частині плоду, тому насінини можуть висипатися тільки під час струшування плоду.

Цю особливість плодів і надалі розглядають як адаптацію до балістохорії [36, 37, 45, 48]. На основі цих даних було прийнято поділ родини на дві підтриби (*sous-tribu*) без назв [7]. 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 [8] замінив 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 прямо-стояча, розкривається між лопатями чашечки. Квітковіжки прямо-стоячі 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 у Північній півкулі. Триба охоплює 10 родів.

Tribus III. Merciereae A. DC. – зав'язь одногніздна з неповними перетинчастими тоненькими перегородками та 4-ма насінними зачатками, розміщеними в нижній її частині. Види роду *Merciera* ростуть у Південній Африці.

У роботі Aug. Pyramo de Candolle [8] зазначалося, 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 [49] 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 [34, 52]. У системі S. Schönland [49] підродина Campanuloideae охоплювала три підтриби (Campanulinae Schönland, Wahlenberginae Schönland, Platycodinae Schönland), яким згодом був наданий ранг триби [34]. Критеріями для диференціації останніх були карпологічні дані, зокрема, тип плоду, спосіб його розкриття, положення зав'язі, а також розташування плодолистків, чашолистків і тичинок.

Ан. А. Федоров, який опрацював родину Campanulaceae для флори СРСР [18], виділив у межах родини дві підродини: Campanuloideae із вісьмома трибами (табл. 1) та Sphenocleioideae (рід *Sphenoclea*). Водночас зауважувалося, що представників монотипної підродини Sphenocleioideae 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-гнізна, рідше багатогнізна. 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-гнізна. 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-гнізна. Коробочка грушоподібна, 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-гнізна. 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-гнізна. Коробочка призматична, циліндрична або майже куляста, зазвичай звужена біля верхівки, відкривається круглими або щілоподібними 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, групи (*Asyneuma* Griseb. et Schenk, *Cryptocodon* Fed., *Cylindrocarpa* Rgl., *Legousia* Durande, *Phyteuma* L., *Sergia* Fed.).

Tribus 6. Wahlenbergieae Endl. – зав'язь 3–5-гнізна. Коробочка відкривається з верхівки стулками, які утворюють один отвір. Триба охоплює представників із напівнижньою зав'яззю й апікальним розкриванням коробочки на стулки (*Codonopsis* Wall., *Platycodon* A. DC.).

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

Tribus 8. Jasioneae Fed. – зав'язь 2-гнізна. 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-гнізна. Плід – коробочка, яка відкривається кришечкою. Коробочка перетинчаста, донизу короткоконічна, зверху плоска, 2-гнізна, багатонасінна.

О. Д. Вісюліна в опрацюванні родини Campanulaceae s. str. для флори УРСР [58] використала поділ родини на дві підродини, які відповідають трибам підродини Campanuloideae за S. Schönland [49]. Наприклад, у представників підродини Campanuloideae вона як діагностичну ознаку запропонувала наявність плоду-коробочки, що розкривається отворами, розміщеними при його основі або з боків. Рослини

ж із підродини *Wahlenbergioideae* характеризуються коробочкою, що розкривається клапанами, розміщеними на її верхівці.

У тлумаченні А. Takhtajan [55] родина *Campanulaceae* s. str. не містила підродин, а поділялася на 7 триб, які лише частково відповідали трибам, запропонованим Ан. А. Федоровим [18] (табл. 1). Автор також визнавав окремі родини *Lobeliaceae*, *Cyphiaceae*, *Cyphocarpaceae* Reveal et Hoogl., *Nemacladaceae*.

Великий внесок у систематику, географію та морфологію плодів родини *Campanulaceae* s. str. зробив А. О. Колаковський [30]. У праці “Семейство Колокольчиковых” він застосував карпологічний принцип класифікації та виділив чотири підродини (табл. 1):

Subfamilia Prismaticarpoideae Kolak. – коробочки несправжньо-кришечкового карпологічного типу (див. рисунок), 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 [29].

Subfamilia Wahlenbergioideae (Endl.) Kolak. – коробочки різних карпологічних типів, розкриваються без попереднього опадання диска (кришечки).

Підродина охоплює дві безрангові групи: типових валенбергієвих і гетерокарпних – умовно валенбергієвих. 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 [30].

Усього в родині *Campanulaceae* s. str., лише за карпологічними даними, виділено 22 триби, які об'єднували 49 родів. Нижче подана система родини за А. О. Колаковським [30]. У цій системі і далі по тексту назви таксонів подано згідно з оригіналом, серед них зазначено (*) назви 15 родів, які вважаються таксономічними синонімами та на сьогодні не прийняті [57].

Familia Campanulaceae Juss. s. str.

Subfamilia 1. Prismaticarpoideae Kolak.: *Prismaticarpus* L'Hér.

Subfamilia 2. Canarinoideae Kolak.

Tribus Canarinieae Kolak.: *Canarina* L.

Tribus Campanumoeae Kolak.: **Campanumoea* Blume

Subfamilia 3. Wahlenbergioideae (Endl.) Kolak.

Група типових валенбергієвих

Tribus Wahlenbergieae Endl.: *Codonopsis* Wall., *Cyananthus* Wall., *Echinocodon* Hong, *Heterochenia* A. DC., **Leptocodon* Hook. f. et Thoms., *Microcodon* A. DC., *Platycodon* A. DC., *Wahlenbergia* Schrad. ex Roth.

Група гетерокарпних умовно валенбергієвих

Tribus Annaeae Kolak. Descr. emend.: **Annaea* Kolak.

Tribus Azorineae Kolak.: *Azorina* Feer

Tribus Echinocodonieae Kolak.: **Echinocodonia* Kolak.

Tribus Gadellieae Kolak.: **Gadellia* Schulk.

Tribus Jasioneae Fed.: *Jasione* L.

Tribus Muehlbergelleae Kolak.: *Muehlbergella* Feer

Таблиця 1. Системи родини Campanulaceae XX–XXI ст.
Table 1. Systems of the Campanulaceae proposed in XX–XXI centuries

Ан. А. Федоров (1957) [18]	А. Л. Тахтаджян (1987) [55]	А. А. Колаковский* (1995) [30]	T. G. Lammers (2007) [34]	A. Takhtajan** (2009) [56]	APweb (2019) [52]
Subfamilia Campanuloideae (8 tribus)	Tribus Campanuleae Tribus Michauxieae Tribus Phyteumateae Tribus Peracarpaeae	Subfamilia Campanuloideae (9 tribus) Subfamilia Prismatocarpoideae	Subfamilia Campanuloideae	Subfamilia Campanuloideae (13 tribus)	Subfamilia Campanuloideae Tribus Campanuleae
Subfamilia Sphenocleioideae	Tribus Wahlenbergiae	Subfamilia Wahlenbergioideae (11 tribus)			Tribus Wahlenbergiae Tribus Cyanantheae
	Tribus Cyanantheae Tribus Platycodoneae	Subfamilia Canarinoideae (2 tribus)		Subfamilia Cyanantheoideae (3 триби) Subfamilia Canarinoideae Subfamilia Ostrowskioidae	
	Familia Cyphiaceae		Subfamilia Cyphioidae	Subfamilia Cyphioidae	Subfamilia Cyphioidae
	Familia Cypnocarpaceae Familia Nemacladaceae Familia Lobeliaceae		Subfamilia Cypnocarpoideae Subfamilia Nemacladoideae Subfamilia Lobelioideae	Subfamilia Cypnocarpoideae Subfamilia Nemacladoideae Subfamilia Lobelioideae (2 tribus)	Subfamilia Cypnocarpoideae Subfamilia Nemacladoideae Subfamilia Lobelioideae

Примітки: * – перелік триб за А. О. Колаковським [30] поданий нижче у тексті; ** – перелік триб підродин Campanuloideae та Cyanantheoideae за А. Takhtajan [56] подано в табл. 2

Comments: * – List of the tribus after A. Kolakovsky [30] is given below in the text; ** – List of the tribus of subfamilia Campanuloideae and Cyanantheoideae after A. Takhtajan [56] is given in the Table 2

Tribus Musschieae Kolak.: *Musschia* Dumort.

Tribus Ostrowskieae Fed.: *Ostrowskia* Regel

Tribus Pseudocampanuleae Kolak.: **Pseudocampanula* Kolak.

Tribus Theodorovieae Kolak.: *Theodorovia* Kolak.

Subfamilia 4. Campanuloideae

Tribus Campanuleae: *Adenophora* Fisch., **Astrocodon* Fed., *Campanula* L., **Hemisphaera* Kolak., *Heterocodon* Nutt., *Megalogalyx* (Domboldt) Kolak., **Roucella* Dumort., **Sicyodon* Feer, **Symphyandra* A. DC., *Trachelium* L.

Tribus Edraiantheae Fed.: *Edraianthus* A. DC.

Tribus Michauxieae Fed.: *Michauxia* L'Hér.

Tribus Mzymtelleae Kolak.: **Mzymtella* Kolak.

Tribus Neocodoneae Kolak.: *Asyneuma* Griseb. et Schenk., **Brachycodonia* Fed., *Cylindrocarpa* Regel, *Favratia* Feer, *Legousia* Durande, **Neocodon* Kolak. et Serd., *Popoviocodonia* Fed.

Tribus Peracarpeae Fed.: *Peracarpa* Hook. f. et. Thoms.

Tribus Phyteumatae Fed. p. p.: *Petromarula* Hedwig f., *Physoplexis* (Endl.) Schur, *Phyteuma* L.

Tribus Sachokielleae Kolak.: *Sachokiella* Kolak.

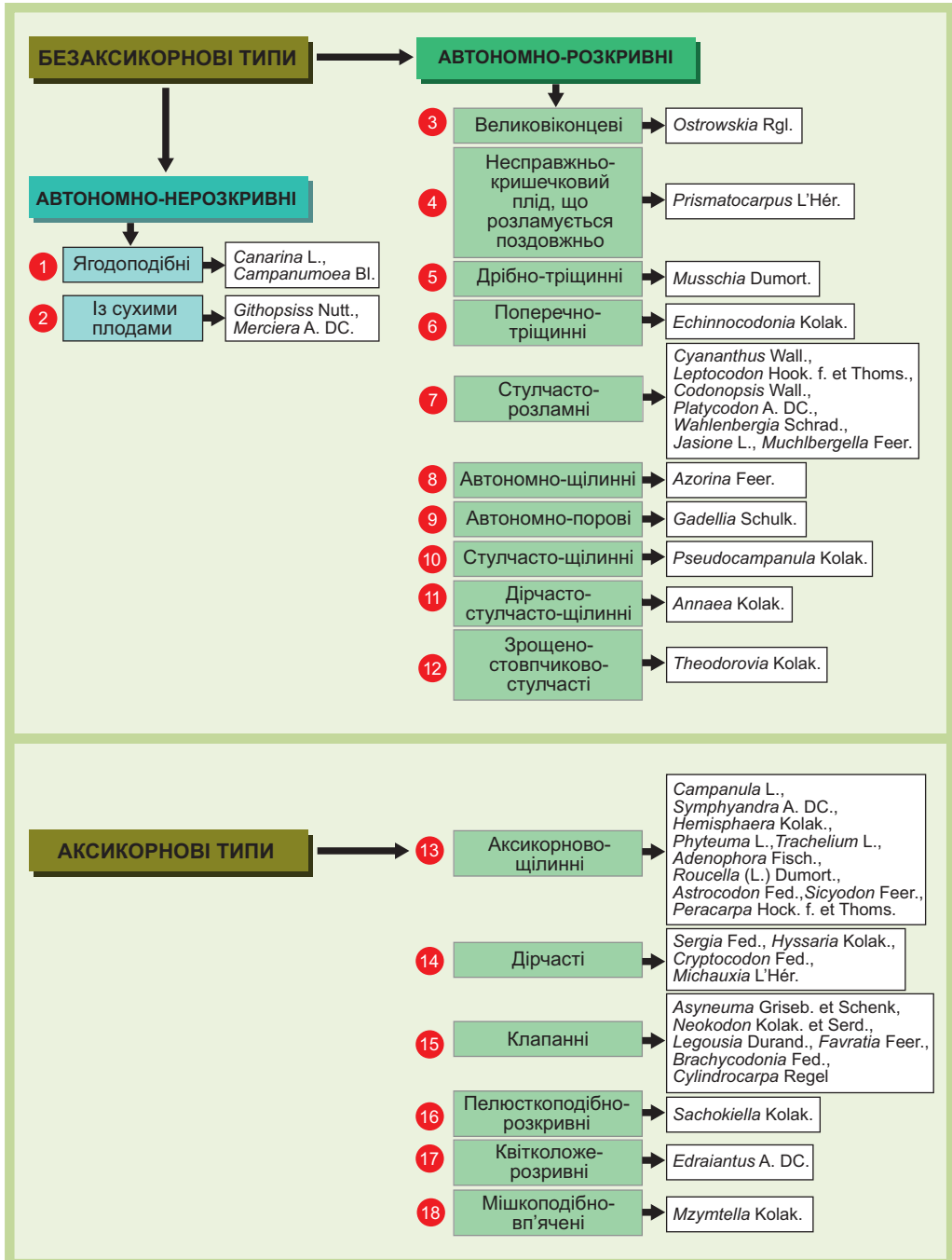
Tribus Sergieae Kolak.: *Cryptocodon* Fed., **Hyssaria* Kolak., *Sergia* Fed.

Система А. О. Колаковського [30] охоплює лише представників, поширених у Старому світі, й не містить інформації про ендемічні північноамериканські роди *Githopsis* Nutt. та *Triodanis* Raf., а також про південноафриканський рід *Merciera*, хоча плоди у представників цих родів на той час уже були описані.

Система родини Campanulaceae s. str. за А. О. Колаковським [30] 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, тому детально розглянута в наступному розділі.

КЛАСИФІКАЦІЯ ПЛОДІВ У РОДИНІ CAMPANULACEAE S. STR. ЗА А. О. КОЛАКОВСЬКИМ

У роботі А. О. Колаковського [30] викладено факти щодо особливостей морфологічної будови та розкривання плодів у представників родини Campanulaceae s. str. А. О. Колаковський встановив 43 типи плодів (кожен тип плоду відповідає назві роду, в якому він був виділений). Типи плодів об'єднано у дві групи, безаксикорнові й аксикорнові, за ознакою наявності чи відсутності аксикорна (див. рисунок). Аксикорн, або осьовий ріжок (*axicornu*) визначається 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" [30]. Вважається, що аксикорн з'явився на певному етапі еволюції плоду-коробочки у представників однієї групи дзвоникових. Аксикорни можуть міститись апікально (*Campanula*, **Hemisphaera*, *Phyteuma*), медіально (*Trachelium*) чи базально (**Symphyandra*, *Adenophora*). Аксикорн може мати вузький, шилоподібний носик (**Sicyodon*), або й сам аксикорн може бути тонким,



Класифікація плодів у родині Campanulaceae s. str. за А. Колаковським [30]

Примітка: Назви родів і їхні автори подані згідно з оригінальною публікацією

Classification of fruit types in the Campanulaceae s. str. by A. Kolakovsky [30]

Comment: The names of genera and their authors are given according to the original publication

в основі з невеликим носиком (*Peracarpa*) (див. рисунок; 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 [33].

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

Автономно-нерозкривні плоди – це плоди, які руйнуються пасивно, без утворення спеціальних отворів. До цієї групи належать **ягодоподібні** та **сухі** плоди (див. рисунок; 1, 2). У ягодоподібних плодів наявний м'ясистий оплодень, який із часом згниває (роди *Canarina* та **Campanumoea*). 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 [30] пропонує спеціальну термінологію. Нижче наводимо визначення цих термінів і характеристики типів плодів, які мають відповідні отвори, згідно з оригіналом.

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 віконць:

а) **Велике віконце** (*fenestra typica*) характеризується утворенням вертикальної тріщини й подальшим равликоподібним 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 (див. рисунок; 3).

б) **Дрібне віконце** (*fenestella*) – ймовірно, це рудиментарний отвір у верхній частині коробочки в єдиного представника роду **Annaea* – *Annaea hieracioides* (Kolak.) Kolak. (тепер розглядається як таксономічний синонім до *Campanula hieracioides* Kolak. [57]). 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. Колаковський називає **дірчасто-стулчасто щілинним** (див. рисунок; 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 утворюється 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 (див. рисунок; 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* (див. рисунок; 15). Розрізняють два типи клапанів:

а) **Драбинчастий клапан** (*porus membranaceus scaliformis*) – у верхній частині коробочки відбувається вп'ячування тонкої стінки коробочки у вигляді напівсфе-

ричних “мішечків”. До їхніх основ прикріплені носики дуже дрібних аксикорнів, які відкривають намічені раніше отвори. Цей тип клапана характерний для представників родів *Asyneuta*, **Neocodon* і *Favratia* (див. рисунок; 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* (див. рисунок; 15).

Пора (*porus*) – округлий дрібний отвір у стінці плоду, розташований уздовж 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 унаслідок появи поперечних тріщин формуються 1–3 пори (див. рисунок; 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 **дрібнотріщинного** типу плоду у представників роду *Musschia* (див. рисунок; 5).

Поперечнотріщинний тип плоду (див. рисунок; 6) 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.).

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* (див. рисунок; 13).

б) **Стулкова безаксикорнова щілина** (*fissura valvata*) утворюється за допомогою вигинання кінців стулочок назовні. Характерна для коробочок із твердими стінками у представників родів **Pseudocampanula* (див. рисунок; 10) і **Annaea* (див. рисунок; 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* – *A. vidalii* (Wats.) Feer. (див. рисунок; 8).

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

До **несправжньокришечкового типу плоду, що розламується поздовжньо**, належить плід у *Prismatocarpus paniculatus* L'Hér. (див. рисунок; 4), який розламується поздовжніми тріщинами на окремі сегменти після опадання “несправжньої” кришечки – верхнього фрагмента даху зав'язі.

Стулчасто-розламний тип плоду (див. рисунок; 7) характеризується формуванням стулочок, які можуть розходитися лише у верхній частині коробочки (роди

**Leptocodon*, *Platycodon*, *Wahlenbergia*, *Jasione*), досягати її середини (рід *Cyananthus*) або ж основи (роди *Codonopsis*, *Muehlbergella*).

Зрощеностовпчико-стулчастий тип плоду властивий для єдиного представника роду *Theodorovia* – *Th. karakuschensis* (Grossh.) Kolak. (див. рисунок; 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 зрощені з чашечкою, а потім випадають із неї, залишаючи тільки скелетні жилки. У сучасних джерелах [34] плід цього виду розглядається як схізокарпний.

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, підіймаючись догори, нагадують пелюстки квітки (див. рисунок; 16).

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

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

У роботі А. О. Колаковського [30] подано напівсхематичні рисунки загального вигляду та поздовжніх перерізів плодів, де зображено розміщення здерев'янілих тканин і аксикорнів (табл. I–V в [30]). Проте на рисунках не показані форма та розміщення отворів, часто немає даних про анатомічні ознаки оплодня. Це робить оригінальну й детальну класифікацію плодів, розроблену дослідником, дуже складною для сприйняття.

Карпологічні дослідження представників родини Campanulaceae, 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 сенсі матеріал, учений 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 важливі для еволюції плоду, також лишилися поза увагою вченого. Але навіть комплексна інформація про морфогенез гінецею-плоду не може бути єдиним джерелом даних для систематики у XXI ст. Тому погляди сучасних учених на систему родини Campanulaceae значно відхиляються від поглядів А. О. Колаковського.

МОЛЕКУЛЯРНІ Й ІНТЕГРОВАНІ ДАНІ ЩОДО СИСТЕМАТИКИ ТА ФІЛОГЕНІЇ РОДИНИ CAMPANULACEAE

Монографічне опрацювання родини Campanulaceae у XXI ст., викладене в багатотомному виданні “The families and genera of vascular plants”, здійснив Т. G. Lambers [34], який об'єднав з Campanulaceae s. str. 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) (табл. 1), серед яких підродина Campanuloideae є найбільшою за кількістю родів, а Lobelioideae – найбільша за кількістю видів. Т. G. Lammers [34] зазначив, що більш детальну систему родини Campanulaceae до рівня триб важко сформуувати через недостатність даних.

А. Takhtajan [56] в останньому варіанті своєї системи покритонасінних, у родині Campanulaceae, окрім 5 згаданих підродин, розглядав ще 3 підродина, які були виокремлені зі складу підродини Campanuloideae: Cyananthoideae, Canarinoideae та Ostrowskioidae (табл. 1). Підродина Campanuloideae в цій системі налічувала вже 13 триб (табл. 2), підродина Cyananthoideae – 3 триби (Cyanantheae, Codonopsideae, Platycodoneae), а підродина Lobelioideae – дві триби (Lobelieae Presl. та Delisseae Rchb.). Молекулярно-філогенетичні дослідження [6] 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 [34, 56].

У подальших дослідженнях найбільше уваги було зосереджено на підродині Campanuloideae. Наприклад, у працях Т. Shulkina та співавторів [15, 50] 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 3 безрангові групи: Campanuloids, Wahlenbergioids і Platycodonoids. Аналогічні результати отримано в інших роботах з аналізу молекулярних даних [22, 46, 47]. Водночас у групі Campanuloids було запропоновано 8 менших клад: Platycodon-клада, Wahlenbergia-клада, Jasionе-клада, Musschia-клада, Phyteuma-клада, Campanula rotundifolia-клада, Azorina-клада, Campanula latifolia-клада [6]. Інші молекулярно-філогенетичні дослідження підтвердили, що рід *Campanula* не є монофілетичним [39, 41].

Оскільки у праці А. Takhtajan [56] узято до уваги багато нових досліджень із філогенії Campanulaceae та виділено найбільшу кількість триб, ми зробили порівняння наявних молекулярно-філогенетичних інтерпретацій [6, 15, 22, 46, 47, 59, 61] із цією системою. Виявилось, що жодна з підродин Campanulaceae s. str. у системі А. Takhtajan [56] не відповідає однозначно монофілетичній групі Campanuloids, Wahlenbergioids або Platycodonoids відповідно (табл. 2). Так, підродина Campanuloideae об'єднує представників усіх 3 клад, а підродина Cyananthoideae, Canarinoideae та Ostrowskioidae формують спільну кладу Platycodonoids разом із представником триби Echinocodoneae з підродини Campanuloideae.

Найновіші молекулярно-філогенетичні дослідження внутрішньородинних зв'язків у підродині Campanuloideae [24, 59] на підставі вивчення хлоропластної ДНК (гени *atpB*, *matK*, *rbcl* та *petD*) у 90 таксонів із 36 родів показали, що три монофілетичні кледи з високою підтримкою корелюють із даними палинології, каріології та морфології. На підставі цього пропонується визнати у підродині Campanuloideae триби Cyanantheae Meisner, Wahlenbergieae Endl. та Campanuleae Dumortier, які відповідають 3 безранговим групам, виділеним раніше: Platycodonoids, Wahlenbergioids і Campanuloids відповідно (табл. 2) [52, 59].

Встановлено, що для представників триби Cyanantheae характерні типи плоду – локуліцидна коробочка, яка розкривається верхівковими клапанами, або ягода. У цій групі гінецей ізомерний, плодолистки розміщені між чашолисками [34].

У представників триби Campanuleae різноманіття типів плодів представлено порицидною коробочкою, яка розкривається бічними порами чи клапанами, а також сухими нерозкривними плодами. Триба Wahlenbergieae характеризується наявністю у її представників локуліцидної коробочки, яка розкривається апікальними клапанами, порами чи оперкулюмом [24].

Таблиця 2. Систематика і філогенія родини Campanulaceae s. str. у контексті молекулярно-філогенетичних даних

Table 2. Systematics and phylogeny of the Campanulaceae s. str. in the context of molecular phylogenetics data

Система А. Л. Тахтаджяна (2009) [56]		Роботи, які підтверджують приналежність представників до групи	Група спорідненості / триба за Hong, Wang (2015) [24]
Subfamilia Campanuloideae	Tribus Azorineae	[6, 15, 22, 46]	Campanuloids / Tribus Campanuleae
	Tribus Campanuleae	[6, 15, 22, 46, 47, 61]	
	Tribus Michauxieae	[6, 15, 22, 47, 61]	
	Tribus Musschieae	[15, 22]	
	Tribus Edraiantheae	[6, 15, 22, 46, 47, 61]	
	Tribus Peracarpeae	[62]	
	Tribus Phyteumateae	[6, 15, 22, 46, 47, 61]	
Subfamilia Cyananthoideae	Tribus Jasionae	[22, 47]	Wahlenbergioids / Tribus Wahlenbergieae
	Tribus Merciereae	[22, 47, 61]	
	Tribus Prismatocarpeae	[22, 47, 61]	
	Tribus Siphocodoneae	[22, 61]	
	Tribus Wahlenbergieae	[6, 22, 47, 61]	
Subfamilia Cyananthoideae	Tribus Echinocodoneae	[24, 59]	Platycodonoids / Tribus Cyanantheae
	Tribus Codonopsidae	[6, 15, 22, 47, 59, 61]	
	Tribus Cyanantheae	[6, 15, 22, 47, 59, 61]	
Subfamilia Canarinoideae		[6, 15, 22, 47, 59, 61]	
Subfamilia Ostrowskioideae		[59]	

Підродина Lobelioideae, якій було приділено значно менше уваги дослідників, на відміну від підродина Campanuloideae, характеризується більш константними ознаками будови квітки у її представників, а саме, 5-членною переважно зигоморфною оцвіткою та димерним гінецеєм [34]. Т. G. Lammers [34] зазначає такі карпологічні ознаки в діагнозах триб у складі цієї підродина: триба Delisseae – плід

ягодоподібний, триба Lobelioideae – плід розкривний. Аналогічно, як і для підродини Campanuloideae, результати дослідження послідовностей кількох генів у рослин цієї групи (*rbcl*, *trnL-trnF*, *ndhF*) не підтвердили наявну систему триб підродини Lobelioideae, але підкріпили 8 монофілетичних клад [3]. Виявлено, що ягодоподібні плоди виникали у представників підродини незалежно щонайменше 5 разів від коробчастих плодів. Це нівелює вагу ознак структури оплодня у систематиці підродини. Зміна типу плоду, на думку вчених [3, 20], відбувалась у зв'язку зі зміною 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 [32]. Інші підродини в родині Campanulaceae (Nemacladoideae, Cyphocarpoideae та Cyphoideae) характеризуються невеликою кількістю таксонів і водночас є недостатньо вивченими у філогенетичному та карпологічному сенсі.

Зазначені вище поділ родини Campanulaceae на 5 підродин [34] і поділ підродини Campanuloideae на 3 триби [24] є загальноприйнятими на сьогоднішній день. Вони були використані у системі родини, що представлена в науковій базі *Angiosperm Phylogeny Website* [52]. Проте карпологічні дослідження ХХ ст., зокрема, класифікація плодів А. О. Колаковського [30], погано узгоджуються з цим поділом. 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.

АКТУАЛЬНІ НАПРЯМИ ДОСЛІДЖЕНЬ ГІНЕЦЕЮ ТА ПЛОДУ В РОДИНІ CAMPANULACEAE

З'ясування структури та напрямів еволюції плодів у родині Campanulaceae 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, використані вже першими систематиками родини Campanulaceae [7, 8, 19, 49]. Складність і невирішеність багатьох питань еволюційної карпології дзвоникових дуже показово характеризує той факт, що недавні комплексні дослідження біогеографії, геноміки й еволюції квітки в родині Campanulaceae лишили поза увагою взагалі будь-які дані щодо структури гінецею та плоду [10]. Нижче розглянуто питання, які є недостатньо вивченими в родині Campanulaceae.

Структурний тип гінецею і плацентація. А. Л. Тахтаджян [53] для представників родини Campanulaceae зазначав спочатку псевдосинкарпний гінецей із несправжніми перегородками, а згодом ценокарпний (паракарпний) гінецей, який унаслідок зростання інтрузивних плацент стає вторинно-синкарпним [54, 55]. Із паракарпним типом гінецею узгоджується паріетальна плацентація, за якої плаценти можуть бути вп'ячені всередину гнізд зав'язі та розрослі [53]. Проте за Р. Є. Левіною [38], плацентація у представників родини Campanulaceae є центрально-кутовою. Це краще узгоджується з визначенням плоду в родині Campanulaceae як син-

карпної коробочки за М. М. Каденом [27], який, у свою чергу, розрізняв синкарпний і паракарпний типи гінецею за А. Л. Тахтаджяном [53]. Обидва типи плацентації, а також базальна й апікальна, наведені для різних представників родини [34]. Протиріччя між визначенням гінецею (і, відповідно, плоду) у представників родини Campanulaceae як паракарпного або синкарпного знімається, якщо взяти до уваги закономірну й поширену комбінацію вертикальних зон гінецею [35], за якої синкарпний у нижній частині гінецей (багатогніздний, із центрально-кутовою плацентацією) стає вище паракарпним (одногогніздним, із паріетальною плацентацією). Варто зазначити, що спеціальні дослідження вертикальної зональності гінецею для родини Campanulaceae не проводилися, що робить їх актуальними в цьому контексті.

А. Бобров і співавтори [4] залучають плоди в родині Campanulaceae до фрагмокарпного морфогенетичного типу, який відповідає вторинно синкарпному типу за А. Л. Тахтаджяном [54]. 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 псевдомонотерні однонасінні нерозкривні коробочки, які формуються із димерної неповності двогніздної зав'язі. Псевдомонотерний однонасінний нерозкривний нижній горіх, який виникає з нижньої тримерної коробочки, вказано для представників роду *Peracarpa* [4]. Також у представників родини трапляються напівнижні паракарпні або фрагмокарпні коробочки, які розкриваються апікальними локуліцидними стулками (роди *Codonopsis*, **Leptocodon*, *Platycodon*, *Wahlenbergia*) [4]. Для окремих представників роду *Codonopsis* вказано напівнижню або верхню зав'язі [34]. Окремим представникам родини властиві верхні плоди: паракарпні та фрагмокарпні ягоди (роди **Campanumoea* [4], *Cyclocodon* Griff. ex Hook. f. et Thoms. [59]) і верхні паракарпні та фрагмокарпні коробочки, які розкриваються локуліцидними апікальними стулками (роди *Cyananthus* [4, 34, 54], *Codonopsis*, *Wahlenbergia*, *Prismatocarpus* [4] – дані для останнього роду, ймовірно, помилкові). перехідні стани від нижньої до майже верхньої зав'язі спостерігають у представників підродин Nemacladoideae, Lobelioideae та Cyphioideae [34, 52]. На прикладі *Downingia bacigalupii* Weiler (підродина Lobelioideae) підтверджується апендикулярне походження нижньої зав'язі, тобто обростання верхньої зав'язі зрослолистковою чашечкою і віночком [28].

Анатомічна будова оплодня й розкривання плоду. У структурі коробчастого плоду має велике значення розташування в оплодні зони здерев'янілих клітин [11, 30, 33]. Розташування цієї зони в екзо-, мезо- або ендокарпії є підставою для виділення підтипів коробчастих плодів за гістогенетичним принципом [4], однак для представників родини таких даних досі не було. Тільки в нашому попередньому дослідженні [1] 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 мезокарпю, ендокарпій нездерев'янілий. Таку коробочку ми можемо класифікувати як коробочку *Forsythia*-типу.

Для характеристики коробчастих плодів за способом їхнього розкривання в родині Campanulaceae М. М. Каден [27] використав такі позначення: тричленна коробочка, яка розкривається підковоподібно (роди *Adenophora*, *Campanula*, *Phyteuma*), двочленна коробочка, яка розкривається неповністю дорзовентрально (рід *Jasione*) чи підковоподібно (рід *Phyteuma*). Згідно з Р. Є. Левіною [38], розкривання

плоду в представників *Campanulaceae* – ламінальне, підковоподібне. Проте найчастіше плоди дзвоникових називають порицидною коробочкою [34, 36, 48, 51].

Цікаво, що порицидну коробочку R. W. Spjut [51] наводить для *Triodanis perfoliate* (L.) Nieuwl. з підродини *Campanuloideae*; водночас для *Campanula rapunculoides* L., *Heterochaenia borbonica* Badr et Cadet з цієї ж підродини і *Trematocarpus* sp. із підродини *Lobelioideae* наводиться плід **цератій** (*ceratium*) – коробчастий плід, який розкривається внаслідок розшарування оплодня чи відокремлення окремих частин від неопадної рамки, стовпчика, паріетальних плацент або внаслідок розкривання ендокарпію. Аналогічний тип плоду R. W. Spjut [51] наводить для *Chelidonium majus* L. і *Papaver orientale* L. із родини *Papaveraceae* Juss. Для іншого представника дзвоникових – *Apetahia margaretae* (F.Br.) E. Wimm. (підродини *Lobelioideae*) – R. W. Spjut наводить плід **кокаріум** (*cossarium*) – дробний плід (схізокарпій), у 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 (підродини *Campanuloideae*), *Lysipomia* Kunth (підродини *Lobelioideae*), *Parishella* A. Gray (підродини *Nemacladoideae*); “паперові” коробочки, що вивільняють насінини під час руйнування, наводяться для представників родів *Cyphocarpus* Miers, *Legenere* McVaugh, *Peracarpa* [34].

За I. Roth [48], механізм розкривання плоду у представників родів *Campanula*, *Adenophora*, *Trachelium*, *Phyteuma* та *Specularia* A. DC. починається 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 [48]. I. Roth [48] розглядала порицидне розкривання плоду як похідне від локуліцидного, за якого щілини розкривання є довшими.

Отже, різноманіття плодів, наведене для родини *Campanulaceae* s. l. у літературі, значно ширше від описаного А. О. Колаковським [30] різноманіття коробочок для підродини *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.

Використання карпологічних ознак у таксономії та еволюційній систематиці. На теренах України карпологічні ознаки активно використовуються в систематиці роду *Campanula* [12–14, 58]. Зокрема, діагностичне значення зовнішньоморфологічних ознак плоду на рівні секцій, підсекцій і видів роду *Campanula* з'ясувала Н. Дремлюга [12–14]. У праці Н. Мирошніченко [42] представлено аналіз етапів репродуктивної біології трьох видів роду *Campanula* (*C. sibirica* L., *C. taurica* Juz. та *C. talievii* Juz.) з території Гірського Криму й описано важливість для процесу дисемінації особливих пристосувань плодів: аксикорнів, жорстких волосків і гачкоподібних структур із зів'язлого віночка.

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 [11]. 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. було перенесено у рід *Hesperocodon* Eddie et Cupido (як *H. hederaceus* (L.) Eddie et Cupido) на основі особливостей розкривання плоду та даних філогенетичного аналізу [16]. Встановлено, що за карпологічними ознаками цей вид займає проміжне положення між представниками безрангових груп *Wahlenbergioids* і *Campanulooids*, однак має бути залучений до другої групи для збереження принципу монофілії груп. 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 лишаяються з'єднаними вгорі основою стовпчика, а насінини висипаються крізь окремі щілини.

Вважається, що зміна типу плоду від коробочки до ягоди у межах безрангової групи *Platycodonoids* скорельована з поширенням центральноазійських родів *Cyclocodon* і *Ostrowskia* до Східної Африки й Канарських островів і появою нового роду *Canarina* [40].

Серед представників родини *Campanulaceae* найрізноманітнішою за структурою гінецею і плоду є підродина *Campanuloideae* [34, 60], 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- кількома насінинами у зав'язі. Вважається, що вихідними ознаками для базальної клади підродини *Campanuloideae* – групи *Platycodonoids* 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 [24]. Тому дослідження ранньої еволюції плодів у родині *Campanulaceae* доцільно починати з підродини *Campanuloideae*.

ВИСНОВКИ

Зважаючи на проведений огляд карпологічних досліджень у родині *Campanulaceae*, можна стверджувати, що морфологічні особливості та способи розкривання плоду здавна були предметом ретельних студій і вивчались у зв'язку зі систематикою на рівні підродин, триб і внутрішньородових таксонів. Водночас анатомічна будова оплодня, характеристики гінецею та їхні еволюційні зміни практично лишилися поза увагою вчених. Зокрема, до сьогодні не вдалось укласти єдину схему еволюційних перетворень плодів в окремих кладах родини, як і з'ясувати вихідний стан і загальні тенденції еволюції плодів у межах усієї родини.

Класифікація плодів у підродині *Campanuloideae* А. О. Колаковського [30] хоч і лишається найдеталізованішим 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 підродині *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 [30]. 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. Наведений вище літературний огляд підтверджує необхідність комплексного вивчення різноманіття плодів у представників родини *Campanulaceae* як кінцевої ланки морфогенезу квітки з можливістю подальшого застосування результатів дослідження у систематиці.

COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS

Conflict of Interest: The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

Animal Rights: This article does not contain any studies with animal subjects performed by the any of the authors.

1. *Andreychuk R., Odintsova A.* Morphological and anatomical structure of *Campanula latifolia* L. fruits. **Studia Biologica**, 2019; 13(1): 95–105.
[DOI: <https://doi.org/10.30970/sbi.1301.593>; Google Scholar]
2. *Angiosperm Phylogeny Group.* An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 2016; 181(1): 1–20.
[DOI: <https://doi.org/10.1111/boj.12385>; Google Scholar]
3. *Antonelli A.* Higher level phylogeny and evolutionary trends in *Campanulaceae* subfam. *Lobelioideae*: Molecular signal overshadows morphology. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 2008; 46: 1–18.
[DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.06.015>; PMID: 18042405; Google Scholar]
4. *Bobrov A.V., Melikian A.P., Romanov M.S.* **Morphogenesis of fruits of Magnoliophyta.** Moscow: Librokom, 2009. 400 p. (In Russian)
5. *Bobrov A.V., Romanov M.S.* Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms. **Botany Letters**, 2019; 166(3): 366–399.
[DOI: <https://doi.org/10.1080/23818107.2019.1663448>; Google Scholar]
6. *Borsch T., Korotkova N., Raus T., Lobin W., Löhne C.* The *petD* group II intron as a species level marker: utility for tree inference and species identification in the diverse genus *Campanula* (*Campanulaceae*). **Willdenowia**, 2009; 39: 7–33.
[DOI: <https://doi.org/10.3372/wi.39.39101>; Google Scholar]
7. *Candolle A. de.* **Monographie des Campanulées.** Paris: Veuve Desray, 1830. 384 p.
[DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.111415>]
8. *Candolle A. Pyramo de.* **Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis.** 1839; Vol. 7(2): 801 p.
9. *Clausing G., Meyer K., Renner S.S.* Correlations among fruit traits and evolution of different fruits within *Melastomataceae*. **Bot. Journal Linn. Soc.**, 2000; 133: 303–326.
[DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2000.tb01548.x>; Google Scholar]

10. *Crowl A.A., Miles N.W., Visger C.J., Hansen K., Ayers T., Haberle R., Cellinese N.* A global perspective on Campanulaceae: Biogeographic, genomic, and floral evolution. **Amer. J. Bot.**, 2016; 103(2): 1–13.
[DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.1500450>; PMid: 26865121; Google Scholar]
11. *Cupido C.N., Weitz F.M.* *Kericodon* (Campanulaceae s. s.), a new monotypic wahlenbergioid genus from South Africa. **Kew Bull.**, 2016. 10 p.
[DOI: <https://doi.org/10.1007/s12225-016-9671-4>; Google Scholar]
12. *Dremluga N.G.* An overview of taxonomic studies of the genus *Campanula* L. **Ukr. Bot. J.**, 2009; 66(6): 805–813. (In Ukrainian)
13. *Dremluga N.G.* Morphological peculiarities of fruits of the species from subgenus *Rapunculus* (Fourr.) Boiss. of genus *Campanula* L. in the flora of Ukraine. **Mod. Phytomorphol.**, 2013; 4: 321–324. (In Ukrainian)
14. *Dremluga N.G.* The fruits' morphological peculiarities of species from section Medium DC. of genus *Campanula* L. in the flora of Ukraine. **Chornomors'k. bot. z.**, 2013; 9(1): 24–29. (In Ukrainian)
[DOI: <https://doi.org/10.14255/2308-9628/13.91/3>; Google Scholar]
15. *Eddie W.M.M., Shulkina T., Gaskin J., Haberle R.C., Jansen R.K.* Phylogeny of Campanulaceae s. str. inferred from ITS sequences of nuclear ribosomal DNA. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 2003; 90(4): 554–575.
[DOI: <https://doi.org/10.2307/3298542>; Google Scholar]
16. *Eddie W.M.M., Cupido C.N.* *Hesperocodon*, a new genetic name for *Wahlenbergia hederacea* (Campanulaceae): phylogeny and capsule dehiscence. **Edinburgh Journal of Botany**, 2014; 71(1): 63–74.
[DOI: <https://doi.org/10.1017/S0960428613000310>; Google Scholar]
17. *Fagundes N.F., Araujo Mariath J.E. de.* Morphoanatomy and ontogeny of fruit in Bromeliaceae species. **Acta bot. Bras.**, 2010; 24(3): 765–779.
[DOI: <https://doi.org/10.1590/S0102-33062010000300020>; Google Scholar]
18. *Fedorov A.A.* **Family Campanulaceae Juss.** In: Komarov V.L. (ed.). Flora of USSR. Moscow; Leningrad: Academy of Sciences of USSR, 1957. Vol. 24: 162–450. (In Russian)
19. *Fedorov A.A.* **Family Campanulaceae Juss.** In: Fedorov A.A. (ed.). Flora partis europaeae USSR. Leningrad: Nauka, 1978. Vol. 3: 213–238. (In Russian)
20. *Givnish T.J., Millam K.C., Mast A.R., Paterson T.B., Theim T.J., Hipp A.L., Henss J.M., Smith J.F., Wood K.R., Sytsma K.J.* Origin, adaptive radiation and diversification of the Hawaiian lobeliads (Asterales: Campanulaceae). **Proc. R. Soc. B.**, 2009; 276: 407–416.
[DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1204>; PMid: 18854299; Google Scholar]
21. *Graham S.A., Graham A.* Ovary, fruit, and seed morphology of the Lythraceae. **International Journal of Plant Sciences**, 2014; 175(2): 202–240.
[DOI: <https://doi.org/10.1086/674316>; Google Scholar]
22. *Haberle R.C., Dang A., Lee T., Peñaflor C., Cortes-Burns H., Oestreich A., Raubeson L., Cellinese N., Edwards E.J., Kim S.-T., Eddie W.M.M., Jansen R.K.* Taxonomic and biogeographic implications of a phylogenetic analysis of the Campanulaceae based on three chloroplast genes. **Taxon**, 2009; 58(3): 715–734.
[DOI: <https://doi.org/10.1002/tax.583003>; Google Scholar]
23. *Herrera F., Mitchell J.D., Pell S.K., Collinson M.E., Daly D.C., Manchester S.R.* Fruit morphology and anatomy of the spondioid Anacardiaceae. **Bot. Rev.**, 2018; 84(4): 315–393.
[DOI: <https://doi.org/10.1007/s12229-018-9201-1>; PMid: 30464355; Google Scholar]
24. *Hong D.-Y., Wang Q.* A new taxonomic system of the Campanulaceae s.s. **J. Syst. Evol.**, 2015; 53: 203–209.
[DOI: <https://doi.org/10.1111/jse.12132>; Google Scholar]
25. *Jiménez-Mejías P., Vargas P.* Taxonomy of the tribe Apieae (Apiaceae) revisited as revealed by molecular phylogenies and morphological characters. **Phytotaxa**, 2015; 212(1): 57–79.
[DOI: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.212.1.2>; Google Scholar]

26. *Jussieu A. L. de. Genera plantarum secundum ordines naturales disposita*. 1789. 499 p. [DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.284>; [Google Scholar](#)]
27. *Kaden N.N.* The fruit types of plants inhabiting the middle zone of the European part of the U.S.S.R. **Botanicheskii Zhurnal**, 1965; 50(6): 775–787. (In Russian)
28. *Kaplan D.R.* Floral morphology, organogenesis and interpretation of the inferior ovary in *Downingia bacigalupii*. **Amer. J. Bot.**, 1967; 54(10): 1274–1290. [DOI: <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1967.tb10765.x>; [Google Scholar](#)]
29. *Kolakovsky A.A.* New data in morphology of the flower and fruit in the family Campanulaceae. **Bulletin of the Academy of Sciences of the Georgian SSR**, 1990; 139(2): 381–384. (In Russian)
30. *Kolakovsky A.A. Family Campanulaceae*. Moscow, 1995. 92 p. (In Russian)
31. *Kravtsova T.I. Comparative carpology of the Urticaceae Juss.* Moscow: KMK Scientific Press Ltd, 2009. 400 p. (In Russian)
32. *Lagomarsino L., Antonelli A., Muchhala N., Timmermann A., Mathews S., Davis C.C.* Phylogeny, classification, and fruit evolution of the species-rich Neotropical bellflowers (Campanulaceae: Lobelioideae). **Amer. J. Bot.**, 2014; 101(12): 2097–2112. [DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.1400339>; PMID: [25480707](#); [Google Scholar](#)]
33. *Lakoba P.V.* Towards the anatomy of axicorn: an organ of Campanulaceae. **Bulletin of the Academy of Sciences of the Georgian SSR**, 1986; 123(1): 141–143. (In Russian)
34. *Lammers T.G. Campanulaceae*. The families and genera of vascular plants. Ed. by K. Kubitzki. VIII, Flowering plants – Eudicots: Asterales / volume editors J.W. Kadereit, C. Jeffrey. Berlin: Springer, 2007. P 26–56.
35. *Leinfellner W.* Der Bauplan des synkarpen Gynözeums. **Österr. bot. Z.**, 1950; 97: 403–436. [DOI: <https://doi.org/10.1007/BF01763317>; [Google Scholar](#)]
36. *Leins P., Erbar C. Flower and fruit: Morphology, ontogeny, phylogeny, function and ecology*. Stuttgart: Schweizerbart, 2010. 439 p. [[Google Scholar](#)]
37. *Levina R.E. Methods of dispersal of seeds and fruits*. Moscow: Nauka, 1957. 358 p. (In Russian)
38. *Levina R.E. Morphology and ecology of fruits*. Leningrad: Nauka, 1987. 160 p. (In Russian)
39. *Liveri E., Crowl A.A., Cellinese N.* Past, present, and future of *Campanula* (Campanulaceae) systematics – a review. **Bot. Chron.**, 2019; 22: 209–222. [[Google Scholar](#)]
40. *Mairal M., Pokorny L., Aldasoro J.J., Alarcon M., Sanmartin I.* Ancient vicariance and climate-driven extinction explain continental-wide disjunctions in Africa: the case of the Rand Flora genus *Canarina* (Campanulaceae). **Mol. Biol.**, 2015; 24: 1335–1354. [DOI: <https://doi.org/10.1111/mec.13114>; PMID: [25688489](#); [Google Scholar](#)]
41. *Mansion G., Parolly G., Crowl A.A., Mavrodiev E., Cellinese N., Oganessian M., Fraunhofer K., Kamari G., Phitos D., Haberle R., Akaydin G., İkinci N., Raus T., Borsch T.* How to handle speciose clades? Mass Taxon-Sampling as a strategy towards illuminating the natural history of *Campanula* (Campanuloideae). **PLoS ONE**, 2012; 7(11): 23 p. [DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0050076>; PMID: [23209646](#); [Google Scholar](#)]
42. *Miroshnichenko N.N.* Some aspects of the reproductive biology of *Campanula sibirica* L., *C. taurica* Juz. and *C. talievii* Juz. in Crimea. **Studia Biologica**, 2014; 8(1): 161–170. (In Ukrainian) [DOI: <https://doi.org/10.30970/sbi.0801.335>; [Google Scholar](#)]
43. *Mosyakin S.L.* Families and orders of Angiosperms of the flora of Ukraine: a pragmatic classification and position in the phylogenetic system. **Ukr. Bot. J.**, 2013; 70(3): 289–307. (In Ukrainian) [DOI: <https://doi.org/10.15407/ukrbotj70.03.289>; [Google Scholar](#)]

44. *Pabón-Mora N., Litt A.* Comparative anatomical and developmental analysis of dry and fleshy fruits of Solanaceae. **Amer. J. Bot.**, 2011; 98(9): 1415–1436.
[DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.1100097>; PMID: 21875970; Google Scholar]
45. *Pijl L. van der.* **Principles of dispersal in higher plants**. 3rd ed., Berlin; Heidelberg; New York: Springer, 1982. 214 p.
[DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-642-87925-8>; Google Scholar]
46. *Roquet C., Sáez L., Aldasoro J.J., Alfonso S., Alarcón M. L., Núria G.-J.* Natural delineation, molecular phylogeny and floral evolution in *Campanula*. **Syst. Bot.**, 2008; 33: 203–217.
[DOI: <https://doi.org/10.1600/036364408783887465>; Google Scholar]
47. *Roquet C., Sanmartín I., García-Jacas N., Sáez L., Susanna A., Wikström N., Aldasoro J.J.* Reconstructing the history of Campanulaceae with a Bayesian approach to molecular dating and dispersal-vicariance analyses. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 2009; 52: 575–587.
[DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.05.014>; PMID: 19464379; Google Scholar]
48. *Roth I.* Fruits of Angiosperms. In: **Encyclopedia of Plant Anatomy**. Eds. W. Zimmermann, S. Carlquist, P. Ozenda, H.D. Wulff. Berlin: G. Borntraeger, 1977; 10(1): 200–675.
49. *Schönland S.* Campanulaceae. In: Engler, A., Prantl, K. (Eds.), **Die Natürlichen Pflanzenfamilien**, Teil IV, Abt. 5. Leipzig: Engelmann, 1894. S. 40–70.
50. *Shulkina T.V., Gaskin J.F., Eddie W.M.M.* Morphological studies toward an improved classification of Campanulaceae s. str. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 2003; 90(4): 576–591.
[DOI: <https://doi.org/10.2307/3298543>; Google Scholar]
51. *Spjut R.W.* A systematic treatment of fruit types. **Mem. New York Bot. Gard.**, 1994; (70): 1–182.
52. *Stevens P.F.* (2001 onwards). **Angiosperm Phylogeny Website**. Version 14, July 2017 [and more or less continuously updated since]. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>. [Accessed 01.02.2019]
53. *Takhtajan A.* **Foundations of evolutionary morphology of the Angiosperms**. Moscow: Nauka, 1964. 236 p. (In Russian)
54. *Takhtajan A.* **Systema et phylogenia Magnoliophytorum**. Leningrad: Nauka, 1966. 612 p. (In Russian)
55. *Takhtajan A.* **Systema Magnoliophytorum**. Leninopoli: Nauka, 1987. 439 p. (In Russian).
56. *Takhtajan A.* **Flowering Plants**. 2nd ed. Springer, 2009. 871 p.
[DOI: <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9609-9>; Google Scholar]
57. **The Plant List**. A working list of all plant species. Version 1.1. (2013). Published on the Internet; <http://www.theplantlist.org/> [Accessed 01.01.2020]
58. *Visyulina O.D.* Family Campanulaceae Juss. **Flora of Ukrainian SSR**. Kyiv: Academy of Sciences of USSR, 1961. Vol. 10. P. 401–435. (In Ukrainian)
59. *Wang Q., Wang X.-Q., Sun H., Yu Y., He X.-J., Hong D.-Y.* Evolution of the platycodonoid group with particular references to biogeography and character evolution. **Journal of Integrative Plant Biology**, 2014; 56(10): 995–1008.
[DOI: <https://doi.org/10.1111/jipb.12203>; PMID: 24703303; Google Scholar]
60. *Yoo K.-O., Crowl A.A., Kim K.-A., Cheon K.-S., Cellinese N.* Origins of East Asian Campanuloideae (Campanulaceae) diversity. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 2018, 1–7.
[DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.04.040>; PMID: 29723647; Google Scholar]
61. *Zhuo Z., Wen J., Li G.* Phylogenetic assessment and biogeographic analyses of tribe Peracarpeae (Campanulaceae). **Plant Syst. Evol.**, 2011, 14 p.
[DOI: <https://doi.org/10.1007/s00606-011-0547-7>; Google Scholar]

ACTUAL STATE OF CARPOLOGICAL STUDIES IN THE CAMPANULACEAE JUSS. WITH REGARD TO ITS SYSTEMATICS

R. Andreychuk, A. Odintsova*

Ivan Franko National University of Lviv, 4, Hrushevskiyi St., Lviv 79005, Ukraine

*Corresponding author: e-mail: anastasiya.odintsova@lnu.edu.ua

The systems of the Campanulaceae Juss. introduced by the end of the 20th century used external morphological characteristics of the fruit. However, they significantly differed one from another by the number of subfamilies and tribes. In the system of Campanulaceae s. str. A. Kolakovsky (1995) distinguished four subfamilies, 22 tribes, and 49 genera on the basis of carpological features. Due to this fact, his system is "artificial" and does not correlate with other treatments of this family. The carpological system of Campanulaceae s. str. resulted from the detailed classification of fruits proposed by A. Kolakovsky that reflected the tiniest differences in the mode of formation of openings in the capsule, the location of lignified tissues (axicorns) and the shape of the axicorns. A. Kolakovsky distinguished 43 types of fruits, combined into two groups: non-axicorn-type and axicorn-type. Unfortunately, this classification proposed essential fragmentation of genera and establishment of many new taxa that are not acceptable at present. Molecular and complex studies have led to the integration of Campanulaceae s. str. with related families and the recognition of Campanulaceae s. l. consisting of five subfamilies: Campanuloideae Burnett, Cyphioideae (A. DC.) Walp., Cyphocarpoideae Miers, Lobelioideae Burnett and Nemacladoideae Lammers. The most primitive and diverse in carpological aspect is Campanuloideae that is characterized by superior and inferior, isomerous and oligomerous, dry and fleshy, dehiscent and indehiscent fruits. The fruits in the other four subfamilies are mostly dimerous, superior or semi-inferior, low-seeded, loculicidal capsules with apical valves. Researchers of the Campanulaceae use inconsistent fruit classifications, therefore, only several examples of applying the carpological data to taxonomy are known at generic and infrageneric level. Some features of the Campanulaceae have not been properly studied, in particular: vertical zonation of the gynoecium, placentation, the ovary position and anatomy of the fruit wall. Therefore, the state of knowledge on the evolutionary carpology of Campanulaceae is unsatisfactory. For possible usage of the carpological information in systematics of the Campanulaceae family, it is important to conduct complex studies of fruits as the terminal stage of the flower morphogenesis.

Keywords: bellflower family, subfamily, tribe, axicorn, capsule, fruit dehiscence