



Н.Г. ДРЕМЛЮГА

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01601, Україна
natalia.dremluga@bigmir.net

ІСТОРІЯ ДОСЛІДЖЕННЯ СИСТЕМАТИКИ РОДУ *CAMPANULA* L.

Ключові слова: *Campanula* L., літературний огляд, система роду, морфологічні особливості, флора України

Рід *Campanula* L. (*Campanulaceae* Juss.) є одним з найбільших у родині (близько 300 видів) і досить складним з погляду систематики. Його представники широко розповсюджені у помірній зоні північної півкулі, характеризуються великою різноманітністю життєвих форм і варіабельністю морфологічних ознак генеративних і вегетативних органів, таксономічна значущість яких є дискусійною. Критичний огляд основних систем роду та його внутрішньородових таксонів, наведений у публікації, є підставою для визначення основних напрямків досліджень з метою розв'язання відкритих питань систематики.

Деякі сучасні представники роду (*C. sibirica* L., *C. bononiensis* L., *C. latifolia* L., *C. patula* L., *C. medium* та ін.) відомі завдяки працям Воссоне [37], Morison [58], Tournefort [68] та ін., де опубліковані відповідні поліноміали та рисунки, що були відомі Linnaeus і цитувалися ним у протологах. У подальшому за гербарними зборами Tournefort [69] описано низку видів роду *Campanula* (*C. tridentata* Schreb. [65], *C. crispa* Lam. [53], *C. alliarifolia* Willd. [71] та ін.).

Linnaeus [56] у першому виданні «Species plantarum» відніс рід *Campanula* до Classis V *Pentandria* разом із родами *Myosotis* L., *Pulmonaria* L., *Symphytum* L., *Phyteuma* L., *Trachelium* L. та ін. Роди *Jasione* L., *Lobelia* L., які в сучасній системі [48] належать до родини *Campanulaceae*, він зарахував до Classis XIX *Syngeneria* разом з *Viola* L., *Impatiens* L. та ін. Linnaeus [56] подав описи 34 видів роду *Campanula*, 13 з яких трапляються в Україні. Як синонім *C. sibirica* наведено поліноміал «*Campanula hirsuta osymi folio caulem ambiente, flore pendulo*» з посиланням на Воссоне [37] та Morison [58]. Пізніше Linnaeus [57], використовуючи цей поліноміал, описав *C. dichotoma* L. Згодом Lamarck [53] наводив описи відомих на той час 65 видів роду *Campanula* (14 з них ростуть в Україні).

Серед регіональних досліджень слід згадати праці Gmelin [51], що містить відомості про деякі види роду *Campanula* флори Росії, та Bieberstein [36], який наводив описи низки нових видів, виявлених на Кавказі.

Зауважимо, що існували різні погляди на значущість ознак, які використовували для побудови системи роду. Ще Linnaeus [56], беручи до уваги форму та опушення листків, розділив рід *Campanula* на дві групи: а — *foliis latioribus angustioribus* (листки широкі загострені), б — *foliis scabris latioribus* (листки широкі

© Н.Г. ДРЕМЛЮГА, 2009

ISSN 0372-4123. Укр. ботан. журн., 2009, т. 66, № 6

805



жорсткі), а частину видів відніс до * — *caule subdivision* (рослини з різними стеблами). З огляду на відмінності у будові генеративних органів різні автори деякі види роду *Campanula* відносили до родів *Legouzia* Durand, *Adenophora* Fisch., *Cenekia* Opiz, *Erinia* Noulet, *Drymocodon* Fourg., *Marianthemum* Schrank, *Petkovia* Stef., *Rapunculus* Fourg., *Rapuntia* Chevall., *Roucela* Dumort., *Syncodon* Fourg., *Weitenwebera* Opiz та ін. Зокрема, Schrank [64] визнавав *C. glomerata* як *Marianthemum aggregatum* Schrank, Schur [66] пропонував віднести *C. medium* і *C. sibirica* до роду *Marianthemum* Schrank. Пізні дослідники *C. glomerata* та *C. cervicaria* включали до родів *Weitenwebera* Opiz. і *Syncodon* Fourg. [49].

Водночас у межах роду *Campanula* описано значну кількість нових видів, які пізніше були переведені в синоніми. Зокрема, *C. ruthenica* M. Bieb. і *C. eriocarpa* M. Bieb. [36] Ан.А. Федоров [24] розглядав як синоніми *C. bononiensis* та *C. latifolia*, а *C. neglecta* Besser і *C. ucranica* Spreng. — як синоніми *C. rapunculoides*. Andrzejowski [48] *C. glomerata* var. *farinosa* Roch. ex Besser вважав самостійним видом *C. farinosa* Andr.

Проте значну частину описаних на той час видів визнають сучасні дослідники. Це стосується *C. alpina* Jacq., *C. carpatica* Jacq., *C. macrostachya* Waldst. et Kit [70], *C. altaica* Ledeb. [55] та ін.

Перше монографічне опрацювання роду належить Candolle [39]. Воно охоплювало 182 види (з них для території України — 12). Система Candolle базувалася на особливостях будови квітки і плоду. Беручи до уваги таку ознаку, як наявність придатків чашечки, автор розділив рід на дві секції: *Medium* DC. (чашечка з придатками) і *Eucodon* DC. (без придатків). Проте ця ознака виявилася не досить стабільною і не корелювала з іншими ознаками у представників виділених ним секцій. Значна кількість діагностичних ознак, які Candolle обрав для внутрішньосекційного поділу, і досі використовується в систематиці роду. З роду *Campanula* він виокремив декілька видів і відніс їх, за морфологічними особливостями репродуктивних органів, до описаних ним родів *Platycodon* DC., *Edraianthus* DC., *Symphyanthra* DC.

Ledebour [55] дотримувався системи Candolle [39] і для обстеженої ним території навів 36 видів роду, з яких 11 — із флори України.

Тим часом і далі існувала тенденція виділення зі складу *Campanula* вузьких родів та, відповідно, зменшення обсягу роду. Так, Koch [52] виокремив види з п'ятигніздною зав'яззю у рід *Quinquelocularia* K. Koch. Згодом йому надавали рангу підроду [27] або підсекції [24, 38]. Fourreau [49] розглядав *Rapunculus* Fourg. як самостійний рід, описав види *R. verus* Fourg. і *R. persicifolius* Fourg. (пізніше визнавались синонімами *C. rapunculus* і *C. persicifolia* [24]).

Система Boissier [38] базувалася на особливостях розкриття коробочки. Згідно з цим автором рід *Campanula* складався з секцій *Medium* (коробочка розкривається біля основи) і *Rapunculus* (Fourg.) Boiss. (біля верхівки або посередині). У складі секції *Medium* автор виділив підсекції *Quinqueloculares* Boiss. (п'ятигніздна) і *Triloculares* Boiss. (зав'язь тригніздна), в межах підсекцій виокремив групи (*Perennes* Boiss., *Biennes* Boiss., *Annuae* Boiss., *Scapiflorae* Boiss., *Rupestres* Boiss.

та ін.) без надання їм таксономічного статусу. Він переглянув видовий склад роду, зокрема з видів, присутніх у флорі України, визнавав *C. bononiensis*, *C. erinus*, *C. glomerata*, *C. latifolia*, *C. persicifolia*, *C. rapunculus*, *C. rotundifolia*, *C. sibirica*, *C. trachelium*.

О.В. Фомін [26], загалом приймаючи систему Boissier, виокремив у межах секції *Medium* підсекцію *Intermediae* Fomin (зав'язь три- або п'ятигніздна) і описав у межах підсекції *Triloculares* п'ять рядів (series *Spinulosae* Fomin, *Cordifoliae* Fomin, *Sibiricae* Fomin, *Symphandriiformes* Fomin та *Involucratae* Fomin), також надав частині груп, виділених Boissier, статус рядів (series *Scapiflorae* (Boiss.) Fomin, *Rupestres* (Boiss.) Fomin, *Trachelioideae* (Boiss.) Fomin і *Spicatae* (Boiss.) Fomin). Автор переглянув видовий склад роду, приділивши значну увагу поліморфізму видів, висловив свої погляди на походження та еволюцію видів з урахуванням їх поширення та екології. В опрацюванні О.В. Фоміна представлені синоніміка та важливі примітки-зауваження.

Цінною для систематики роду була праця Witasek [72], яка містила огляд нових видів, близьких до *C. rotundifolia*, зокрема *C. kladniana* (Schur) Witasek та *C. polymorpha* Witasek. Réntzes [62], беручи до уваги висоту стебел, форму часток чашечки, і М.Г. Попов [17] на підставі особливостей будови квітки та підземних пагонів описали з флори Карпат *C. vadae* Réntzes і *C. subcapitata* М. Поп.

С.В. Юзепчук [34, 35] вважав раніше описані *C. sibirica* var. *divergens* Trautv. та *C. sibirica* var. *taurica* Trautv. синонімами *C. taurica* Juz., а *C. sibirica* var. *divergens* Popl. і *C. sibirica* var. *hohenackeri* Fomin — синонімами *C. talievii* Juz.

Значний внесок у вивчення роду зробив А.А. Гроссгейм [6,7], який детально досліджував види роду у флорі Кавказу, навів для неї 66 видів й опублікував опис *C. elatior* (Fomin) Grossh. [7] (= *C. sibirica* f. *elatior* (Fomin)), що відрізняється від *C. sibirica* var. *sibirica* відсутністю помітного сітчастого жилкування та жорсткого опушення, а від *C. taurica* — поодинокими стеблами, видовженими суцвіттями і довшими частками чашечки.

Багато дослідників досі користуються версією системи роду *Campanula*, створеною А.Л. Харадзе [28]. Обравши як діагностичні ознаки спосіб розкриття коробочки та число приймочок, авторка модифікувала систему Boissier [38]. У її трактуванні даний рід складається з трьох підродів (*Campanula*, *Quinqueloculares* (Boiss.) Charadze і *Rapunculus* (Fourr.) Charadze), а частина груп з невизначеним статусом Boissier і рядів О.В. Фоміна набули статусу секцій: *Annuae* (Boiss.) Charadze, *Involucratae* (Fom.) Charadze. та ін.

Наступним кроком в удосконаленні системи роду *Campanula* стали дослідження Ан.А. Федорова [24], котрий використав напрацювання Boissier [38] і Candolle [39] з доповненнями О.В. Фоміна [26] і А.Л. Харадзе [27—29]. Для флори СРСР він наводив 150 видів, які відніс до двох секцій і 23 підсекцій (з них 15 описано автором). Грунтуючись на відмінностях будови генеративних органів, зменшив обсяг роду *Campanula*, виділивши роди *Brachycodon* Fed., *Popoviocodonia* Fed., *Asterocodon* Fed., *Sergia* Fed., *Cryptocodon* Fed. У подальших публікаціях [25, 48] Ан. А. Федоров дещо змінив свою версію системи роду, значну частину ви-



дів розглядав як підвиди або перевів їх у синоніми. До складу роду у «Flora Europaea» [48] автор включив таксони, наявні у флорі України: *C. carpatica*, *C. patula* (subsp. *patula*, subsp. *abietina* (Griseb.) Simonkai, var. *vajdae* (Penzes) Fed.), *C. stevenii* M. Bieb. (subsp. *altaica* (Ledeb.) Fed.), *C. rapunculus*, *C. persicifolia* (subsp. *persicifolia*), *C. medium*, *C. alpina* (subsp. *alpina*), *C. sibirica* (subsp. *sibirica*, subsp. *taurica* (Juz.) Fed., *talievii* (Juz.) Fed., *elatior* (Fomin) Fed., *charkeviczii* (Fed.) Fed.), *C. glomerata* (subsp. *glomerata*, subsp. *farinosa* (Rochel), *subcapitata* (M. Popov) Fed.), *C. cervicaria*, *C. macrosachya*, *C. erinus*, *C. trachelium*, *C. rapunculoides*, *C. bononiensis*, *C. serrata*, *C. rotundifolia*.

Damboldt [44], використавши у своїй версії системи роду дані каріологічних і цитологічних досліджень [60], поділив однорічники на чотири нових підроди. В його опрацюванні рід *Campanula* складається з 6 підродів (*Campanula*, *Rapunculus* (Fourg.) Dombolat, *Megalocalyx* Damboldt, *Sicyocodon* (Feer) Damboldt, *Roucela* (Dumort.) Damboldt, *Brachycodonia* (Feer) Damboldt) і 13 секцій, 6 з яких описані вперше, а решта прийняті за системою А.Л. Харадзе [28].

Значним є внесок у дослідження родини *Campanulaceae* А.А. Колаковського [8—14]. Вважаючи визначальною ознакою у будові коробочки наявність або відсутність аксикорну (спеціалізований орган усередині плоду, котрий забезпечує розсіювання насіння) [9], він розробив карпологічну класифікацію *Campanulaceae* з 55 типів, що об'єднуються в 20 груп [12], запропонував оригінальну систему *Campanulaceae* [13], в якій поділив родину на 49 родів. У межах роду *Campanula* дослідник об'єднав ряд видів в агрегати. Так, до *C. sibirica* agg. включено 11 таксонів, до *C. glomerata* agg. — 6, а до *C. rotundifolia* agg. — 37.

Важливі дані з морфології та систематики роду отримала Л.Б. Сердюкова [18—22] передусім у результаті порівняльного вивчення видів секції *Symphyan-drifformes* (Fom.) Fed. роду *Campanula* і представників роду *Symphyan-dra* DC. із флори Кавказу [18—21], а також щодо поліморфізму ознак секції *Sibiricae* (Fomin) Charadze [22].

Цікавим є критичний аналіз таксономії родини *Campanulaceae* флори Кавказу, виконаний М.Є. Оганесян [15]. Вона прийняла систему роду з чотирьох підродів (*Campanula* — десять секцій, *Megalocalyx*, *Roucela*, *Rapunculus* — одна секція), запропонованих Damboldt [44], але склад секції *Annuae* визначила за даними А.Л. Харадзе [28, 29], крім того, ряд видів визнала таксонами нижчого рангу.

У результаті дослідження мінливості видів *Campanula* у флорі Росії та суміжних територій В.П. Вікторов [5] запропонував власний варіант системи з 67 видів і 33 підвидів (15 з них наведені вперше). З 8 визнаних В.П. Вікторовим підродів і 26 секцій три підроди (*Gadellia* (Schulkina) Victorov, *Melanocalyx* (Fed.) Victorov, *Odontocalyx* (Fed.) Victorov) і десять секцій (*Tulipella* (Fed.) Victorov, *Megalocalyx* (Damboldt) Victorov, *Pseudocampanula* (Kolak.) Victorov, *Tridentatae* (Charadze) Victorov, *Dasystigma* (Fed.) Victorov, *Teodorovia* (Kolak.) Victorov, *Steveniana* (Fed. ex Charadze) Victorov, *Ponticae* (Charadze) Victorov, *Annuae* (Kolak.) Victorov, *Rotula* (Fed.) Victorov) є новими номенклатурними комбінаціями автора. Для флори України В.П. Вікторов визнав 15 видів: *C. latifolia*, *C. trachelium*, *C. rapunculoi-*



des, *C. bononiensis*, *C. rotundifolia*, *C. serrata*, *C. glomerata* (subsp. *glomerata*, subsp. *subcapitata*), *C. macrostachya*, *C. cervicaria*, *C. sibirica* (subsp. *sibirica*, subsp. *elatior*), *C. alpina*, *C. rapunculus* (subsp. *rapunculus*), *C. patula* (subsp. *patula*, subsp. *abietina*), *C. persicifolia*, *C. carpatica*.

Єдине критичне опрацювання роду *Campanula* для флори України опубліковане у «Флорі УРСР» О.Д. Вісюліною [4]. Вона визнала наявність 28 видів роду *Campanula* для флори України, в т.ч. описала нові види — *C. polesica* Wissjul. і *C. pulchra* Wissjul. Дотримуючись поглядів Boissier [38], авторка визнавала рід з секцій *Medium* і *Rapunculus*, але з обсягом, відповідним їх обсягу в Ан.А Федорова [24]. Зокрема, дослідниця визнала сім підсекцій (*Quinqueloculares* Boiss., *Triloculares* Boiss., *Dasystigma* Fed., *Eucodon* (DC.) Fed., *Involucratae* (Fom.) Fed., *Heterophylla* (Nym) Fed. і *Campanulastrum* (Small) Fed.). Суттєвими ознаками надвидових таксонів у О.Д. Вісюліної є наявність і розміри додатків між зубцями чашечки, кількість гнізд у зав'язі, у видів — форма і розмір зубців чашечки, форма віночка, розмір квітконіжки, тип суцвіття, моно- чи диморфні листки. Так, підсекції *Quinqueloculares*, *Triloculares*, *Dasystigma* об'єднують види з чашечкою, у виїмках між зубцями якої є відігнуті донизу додатки, а у видів підсекцій *Eucodon*, *Involucratae*, *Heterophylla*, *Campanulastrum* їх немає. Представники підсекції *Quinqueloculares* мають п'ятигнізду зав'язь і п'ять приймочок, підсекції *Triloculares* — тригнізду зав'язь і три приймочки, решта — зав'язі обох типів.

Результати дослідження морфології пилку, анатомії і морфології насіння, ретельне вивчення життєвих форм, цитологічні та каріологічні дані є важливими для вирішення багатьох питань систематики і філогенії роду *Campanula*.

Морфологію пилкових зерен роду в межах родини *Campanulaceae* описали Erdtman [47], Tarnavschi [67], Чапма [40], Dunbar [45,46] та ін. Згідно з цими авторами у представників роду *Campanula* виявлено пилок порового типу з шипуватою структурою поверхні. Є.М. Аветисян [1] опублікувала класифікацію пилкових зерен всієї родини *Campanulaceae* з чотирьох паліногруп. Але в подальших працях вона уточнила її [2] та визнала дев'ять типів і три підтипи пилкових зерен, що за типом апертур і поверхні належать до трьох паліногруп. За цією класифікацією пилок представників роду *Campanula* належить до паліногрупи III *Campanula*, з 3—6-ма екваторіально або розсіяно розташованими порами і шипами, що мають у межах роду різний ступінь редукованості.

Вивченню анатомії насіння й ультраструктури його поверхні представників родини *Campanulaceae* присвячені праці Netolitsky [59], Corner [42, 43], В.А. Піддубної-Арнольдї [16] і А.А. Беляєва [3]. На основі форми клітин епідерми і характеру потовщення стінок у родині *Campanulaceae* встановлено 11 типів будови поверхні [3], що здебільшого відповідає принципам класифікації родини у «Флорі СРСР» [31].

Результати каріологічних досліджень роду *Campanula* [56, 67, 72, 82] доводять каріологічну гетерогенність його представників. Водночас Gadella [67], з урахуванням морфологічних ознак, об'єднав види роду в 7 груп і показав, що до підсекцій Ан. А. Федорова [24] переважно належать види з однієї каріологічної групи.



Важливе значення для систематики роду мають праці Т.В. Шулькіної з біоморфології родини *Campanulaceae* [30—33], в яких визначено спектр життєвих форм роду *Campanula* і вивчено становлення біоморфологічних ознак в онтогенезі. Результати дослідження підтверджують єдність підсекцій і природність усієї системи роду Ан. А. Федорова [24], а також зв'язок життєвих форм з таксономією [30]. Проте підсекція *Campanulastrum* (Small) Fed. (секція *Rapunculus*) є винятком, і види, об'єднані в ній, належать до різних типів життєвих форм, мають різні числа хромосом [31—33].

Наприкінці ХХ ст. у систематиці почали активно застосовувати молекулярно-генетичні методи, завдяки чому показано високу гетерогенність низки родів родини *Campanulaceae* (зокрема, роду *Campanula*). За філогенетичною системою, запропонованою Roquet та ін. [63], рід *Campanula* не є монофілетичним і поділяється на дві основні клади. Більша частина його видів та близькі роди (*Adenophora* Fisch, *Asyneuma* Griseb. & Schenk, *Azorina* Feer, *Campanulastrum* Small, *Diosphaera* Feer, *Edraianthus* A. DC., *Githopsis* Nutt., *Hanabusaya* Nakai, *Heterocodon* Nutt., *Legousia* Durand, *Michauxia* L'Hér., *Petromarula* Vent. ex R. Hedw., *Physoplexis* Schur, *Phyteuma* L., *Trachelium* L. та *Triodanis* Raf.) родини *Campanulaceae* віднесені до першої клади, інша частина та рід *Musschia* Dumort. — до другої. Своєю чергою, перша клада поділяється на дві групи, що відповідають секціям *Medium* DC. та *Rapunculus* (Fourr.) Boiss.

Висновки

У результаті критичного опрацювання літературних джерел з систематики та морфології роду *Campanula* узагальнено відомості про сучасний стан його вивчення. Встановлена відсутність єдиного погляду на обсяг роду, окремих внутрішньородових і видових таксонів, відзначена різноманітність життєвих форм. Необхідними є ретельний перегляд, глибокий аналіз та переоцінка загальноприйнятих ознак, характерних для таксонів різного рангу, встановлення меж їх варіабельності та стабільності, уточнення їх діагностичної та еволюційної значущості з урахуванням ареалогічних й еколого-ценотичних особливостей представників даного роду.

1. Аветисян Е.М. Морфология пыльцы сем. *Campanulaceae* и близких к нему семейств (*Sphenocleaceae*, *Lobeliaceae*, *Cyphiaceae*) в связи с вопросами их систематики и филогении // Тр. Ботан. ин-та АН АрмССР, 1967. — 16. — С. 5—41.
2. Аветисян Е.М. Палинология надпорядка *Campanulanae*: Автореф. дис ... д-ра биол. наук. — Ереван, 1987. — 32 с.
3. Беляев А.А. Сравнительная анатомия семян представителей сем. *Campanulaceae*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л.: Наука, 1985. — 21 с.
4. Вісюліна О.Д. Родина Дзвоникові — *Campanulaceae* Juss. // Флора УРСР. — К.: Вид-во АН УРСР, 1961. — Т. X. — С. 401—435.
5. Викторов В.П. Таксономический конспект рода *Campanula* L. (*Campanulaceae*) России и сопредельных государств // Нов. системат. высш. раст. — СПб., 2002. — Т. 34. — С. 197—234.
6. Гроссгейм А.А. *Campanulaceae*. Флора Кавказа. — Баку: Аз. отд. Зак. ФАН СССР, 1934. — Т. 4. — С. 61—80.



7. Гроссгейм А.А. Анализ флоры Кавказа // Тр. Ботан. ин-та Аз. ФАН СССР. — 1936. — Т. 1. — С. 1—259.
8. Колаковский А.А. Типы плодов у колокольчиковых (*Campanulaceae*) // Ботан. журн. — 1985. — **70**, № 1. — С. 3—11.
9. Колаковский А.А. Карпология колокольчиковых (*Campanulaceae* Juss.) и вопросы терминологии // Ботан. журн. — 1986. — **71**, № 9. — С. 1155—1166.
10. Колаковский А.А. Система семейства *Campanulaceae* Juss. Старого Света // Ботан. журн. — 1987. — **72**, № 12. — С. 1572—1579.
11. Колаковский А.А. Колокольчиковые Кавказа. — Тбилиси, 1991. — 176 с.
12. Колаковский А.А. Конспект системы *Campanulaceae* Старого Света // Ботан. журн. — 1994. — **79**, № 1. — С. 109—124.
13. Колаковский А.А. Семейство *Campanulaceae*. — М., 1995. — 92 с.
14. Колаковский А.А., Сердюкова Л.Б. Новые данные к систематике кавказских колокольчиков // Зам. системат. геогр. раст. — М., 1980. — Вып. 36. — С. 44—57.
15. Оганесян М.Е. Семейство *Campanulaceae* Juss. на Кавказе.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Ереван, 2001. — 16 с.
16. Поддубная-Ариольди В.А. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитозембриологическим признакам. — М.: Наука, 1981. — 352 с.
17. Попов М.Г. Очерк растительности и флоры Карпат. — М., 1949. — 303 с.
18. Сердюкова Л.Б. К изучению морфологии и биологии некоторых грузинских представителей р. *Campanula* L. // Вестн. Груз. БО. — 1974. — С. 34.
19. Сердюкова Л.Б. Южнокавказские виды рода *Campanula* L. секции *Symphyanthiformes* (Fom.) Char. // Зам. системат. геогр. раст. — Тбилиси, 1976. — Вып. 32. — С. 41—45.
20. Сердюкова Л.Б. Обзор кавказских представителей секций *Spinulosae* (Fom.) Char., *Symphyanthiformes* (Fom.) Char. рода *Campanula* L. и рода *Symphyanthra* A.DC.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Тбилиси, 1977. — 16 с.
21. Сердюкова Л.Б. Ботанико-географический обзор некоторых кавказских представителей родов *Campanula* L. и *Symphyanthra* A.DC. // Зам. системат. геогр. раст. — Тбилиси, 1978. — Вып. 35. — С. 55—63.
22. Сердюкова Л.Б. К изучению морфологии проростков некоторых колокольчиков секции *Sibiricae* (Fomin) Char. // Тр. Сухум. ботан. сада. — 1982. — Вып. 27. — С. 136—143.
23. Смирнов В.Г. О *Campanula stevenii* авторов среднерусской флоры // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1947. — **52**, вып. 3. — С. 55—63.
24. Федоров Ан.А. Сем. *Campanulaceae* Juss. // Флора СССР. — М.; Л.: АН СССР, 1957. — Т. 24 — С. 126—450.
25. Федоров Ан.А. Сем. *Campanulaceae* Juss. // Флора Европ. части СССР. — Л.: Наука, 1978. — Т. 24. — С. 213—239.
26. Фомин А.В. Сем. *Campanulaceae* // Мат-лы для флоры Кавказа. — Юрьев, 1903—1907. — **4**, вып. 6. — С. 6—157.
27. Харадзе А.Л. Опыт систематики кавказских видов рода *Campanula* L. секции *Medium* A.DC. // Зам. системат. геогр. раст. — Тбилиси, 1949. — Вып. 15. — С. 14—33.
28. Харадзе А.Л. *Campanulaceae* Juss. // Флора Грузии. — Тбилиси: АН ГССР, 1952. — Т. 8. — С. 126—450.
29. Харадзе А.Л. Род *Campanula* L. s. l. на Кавказе (Конспект) // Зам. системат. геогр. раст. — Тбилиси, 1976. — Вып. 32. — С. 46—56.
30. Шулькина Т.В. Жизненные формы в семействе *Campanulaceae* Juss., их географическое распространение и связь с таксономией // Ботан. журн. — 1978. — **63**, № 2. — С. 153—359.



31. Шулькина Т.В. Биоморфологический анализ семейства *Campanulaceae* Juss.: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Л., 1983. — 40 с.
32. Шулькина Т.В., Земскова Е.А. Числа хромосом и биологические особенности некоторых видов *Campanula* L. (*Campanulaceae* Juss.) // Ботан. журн. — 1978. — **63**, № 10. — С. 1444—1449.
33. Шулькина Т.В., Земскова Е.А. Числа хромосом и жизненные формы некоторых критич-ных видов *Campanula* L. // Ботан. журн. — 1983. — **68**, № 7. — С. 866—876.
34. Юзепчук С.В. *Campanula talievii* Juz. sp. nova. // Ботан. мат-лы герб. Ботан. ин-та АН СССР. — 1951. — **XIV**. — С. 36.
35. Юзепчук С.В. *Campanula taurica* Juz. sp. nova // Ботан. мат-лы герб. Ботан. ин-та АН СССР. — 1951. — **XIV**. — С. 39.
36. Bieberstein F.M. Flora taurico-caucasica. T. I. — Charkoviae, 1808. — 428 p.
37. Boccone P. Icones et descriptiones rariorum plantarum. — Oxonii, theatro Scheldoniano, 1674. — 96 p.
38. Boissier E. Flora Orientalis. V. 3. — Genevae et Basiliae, 1875. — 1033 p.
39. Candolle A.P. de. Monographie des campanulées. — Paris: Veuve Desray, 1830. — 384 p.
40. Chapma J.L. Comparative palynology in Campanulaceae. Kans // Acad. Sci. — 1967. — N 69. — P. 197—200.
41. Contandriopoulos J. Contribution à l'étude cytotaxonomique du genre *Campanula* L. en Afrique du nord et centrale // Bol. Soc. Broteriana. — 1981. — N 53. — P. 887—906.
42. Corner E.J.H. The annonaceous seed and its four integuments // New Phytol. — 1949. — **48**. — P. 332—364.
43. Corner E.J.H. The seeds of dicotyledons // University Press. — Cambridge, 1976. — **1**. — P. 97—103. — **2**. — P. 92—111.
44. Damboldt J. *Campanulaceae* Juss. — Flora of Turkey. — Edinburgh, 1979. — Vol. 6. — P. 2—89.
45. Dunbar A., Wallentinus H.G. On pollen of *Campanulaceae* III. A numerical taxonomic investigation // Bot. Notiser. — 1976. — N 129. — P. 69—72.
46. Dunbar A. On pollen of Campanulaceae and related families with special reference to surface ultrastructure // Bot. Notiser. — 1975. — N 128. — P. 73—118.
47. Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. — Stockholm: Almqvist Wiksell, 1952. — 539 p.
48. Fedorov An. A., Kovanda M. *Campanulaceae* Juss. // Flora Europaea. — Cambridge, 1976. — Vol. 4. — P. 74—102.
49. Fourreau J.P. Annales de la Société Linnéenne de Lyon. — Lyons, 1869. — Sér. 2, V. 17. — P. 156.
50. Gadella T.W.J. Cytotaxonomic studies in the genus *Campanula* // Wentia — 1964. — N 11. — 104 p.
51. Gmelin O.J.G. Flora Sibirica. — Petropoli, 1768. — Vol. 3. — 276 p.
52. Koch W.D.J. Synopsis florae germanicae et helveticae. — Francofurti: Wilmans, 1843—1845. — Vol. 3. — 1164 p.
53. Lamarck J.B. Encyclopédie méthodique: botanique. — Paris, Liège: Panckoucke; Plomteux, 1783—1808. — P. 577—590.
54. Lammers T.G. Chromosome numbers of Campanulaceae, iii. Review and integration of data for subfamily Lobelioideae // Amer. J. Bot. — 1993. — **80**. — P. 660—675.
55. Ledebour C.F. Flora Altaica. — Stuitgartiae, 1829. — P. 241—249.
56. Linnaeus C. Species plantarum. — Holmiae, 1753. — P. 163—240.
57. Linnaeus C. Centuria II. Plantarum quam consensus experientiss. II. — Holmiae, 1856 — P. 10.
58. Morison R. Plantarum historia universalis oxoniensis seu herbarum distribution nova, per tabulas cognationis et affinitatis. V. 2. — Oxoni, e theatro Sheldoniano, 1715. — 663 p.



59. *Netolitsky F.* Anatomie der Angiospermen-samen // K. Linsbauer, Handbuch der Pflanzenanatomie. — Borntraeger; Berlin, 1926. — 364 p.
60. *Phitos D.* Die quinquelocularen Campanula-Arten // Osterr. Bot. Zeitschr — 1965. — **112**. — P. 449—498.
61. *Phitos D., Kamari G.* Contribution to the cytotaxonomy of the genus *Campanula* (*Campanulaceae*) in Greece // Willdenowia. — 1987. — N 17. — P. 103—105.
62. *Pénzes A.* Egy új Campanula (C. Vajdae) a Keleti Kárpátokból. — Budapest: Botanikai közlemények, 1942. — P. 92—94.
63. *Roquet C., Sáez L., Aldasoro J.J. et al.* Natural delineation, molecular phylogeny and floral evolution in *Campanula* // Syst. Bot. — 2008. — N 33. — P. 203—217.
64. *Schrank F.P.* Baiersche Flora. — München: Joh. Bapt. Strohl, 1789. — P. 380—481.
65. *Schreber J.* *Campanula tridentata* Schreb. — Icones et descriptiones Plantarum minus cognitarum // Halae. — 1766. — **1**. — P. 227—228.
66. *Schur J.F.* Enumeratio plantarum Transsilvaniae. — Vindobonae: Sumptibus C. Graeser, 1885. — P. 893—895.
67. *Tarnavski I.T.* Study on the pollen morphology of the *Campanulaceae* belonging to the Romanian Flora // Rev. Biol. — 1919. — **4**, N 1. — P. 5—17.
68. *Tournefort J.P.* Institutiones rei herbariae. V. 1. — Paris, 1700. — P. 108—113.
69. *Tournefort J.P.* Corollanum institutionum rei herbariae. — Paris, 1703. — P. 1—54.
70. *Waldstein F.A., Kitaibel P.* Descriptiones et Icones Plantarum rariorum Hungariae. — Viennae, 1805. — P. 64.
71. *Willdenow C.* *C. alliarifolia* Willd. // Species plantarum. — Berolini, 1797. — P. 910.
72. *Witasek J.* Studien über einige Arten aus der Verwandtschaft der *Campanula rotundifolia* L. // Magy. Bot. — 1906. — Lapok 5. — P. 236—260.

Рекомендує до друку
Я.П. Дідух

Надійшла 02.03.2009

N.G. Dremliuga

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, г. Киев

ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ СИСТЕМАТИКИ РОДА *CAMPANULA* L.

Представлен критический обзор работ по роду *Campanula* L. Обсуждаются результаты исследований рода в историческом аспекте, акцентируется на различных мнениях относительно объема и структуры рода, а также основных принципах признания внутривидовых таксонов. Считаю актуальной задачу критико-систематической обработки рода.

Ключевые слова: *Campanula* L., литературный обзор, система рода, морфологические особенности, флора Украины.

N.G. Dremliuga

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences, Kyiv

AN OVERVIEW OF TAXONOMIC STUDIES OF THE GENUS *CAMPANULA* L.

A critical overview of taxonomic studies of the genus *Campanula* L. is presented, with a special reference to the flora of Ukraine. Historical aspects of taxonomic studies are discussed, especially differing opinions on the circumscription and structure of the genus, and the main principles of recognition of infrageneric taxa.

Keywords: *Campanula*, overview, system of genus, morphological characters, flora, Ukraine.