

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ  
«ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ НИКИТСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ  
САД – НАЦИОНАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РАН»

На правах рукописи

**Мирошниченко Наталья Николаевна**

**РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ И ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ  
НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *SAMPANULA* L. В КРЫМУ**

03.02.01 – ботаника

Диссертация на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:

доктор биологических наук, профессор

**Шевченко Светлана Васильевна**

**Ялта – 2019**

## ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
ВВЕДЕНИЕ.....	3
РАЗДЕЛ 1 БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА SAMRANULACEAE.....	9
РАЗДЕЛ 2 ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ССЛЕДОВАНИЙ.....	31
РАЗДЕЛ 3 УСЛОВИЯ И ОСОБЕННОСТИ ПРОИЗРАСТАНИЯ <i>SAMRANULA SIBIRICA</i> L., <i>S. TAURICA</i> JUZ. И <i>S. TALIEVII</i> JUZ. В КРЫМУ.....	37
РАЗДЕЛ 4 ХАРАКТЕРИСТИКА МУЖСКИХ ГЕНЕРАТИВНЫХ СТРУКТУР..	69
РАЗДЕЛ 5 ХАРАКТЕРИСТИКА ЖЕНСКИХ ГЕНЕРАТИВНЫХ СТРУКТУР..	80
РАЗДЕЛ 6 ОСОБЕННОСТИ ЦВЕТЕНИЯ И ОПЫЛЕНИЯ ИЗУЧАЕМЫХ ВИДОВ .....	87
РАЗДЕЛ 7 ОПЛОДОТВОРЕНИЕ, ЭНДОСПЕРМОГЕНЕЗ И ЭМБРИОГЕНЕЗ..	98
РАЗДЕЛ 8 СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ И ДИССЕМИНАЦИЯ.....	105
ЗАКЛЮЧЕНИЕ (ВЫВОДЫ И ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ).....	120
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ.....	128
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	131
ПРИЛОЖЕНИЕ.....	170

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность избранной темы.** Одной из наиболее важных и серьезных проблем настоящего времени является проблема сохранения биоразнообразия растительного мира, потому что «... угроза сохранению отдельных видов и экосистем еще никогда не была так велика, как сегодня, когда рост населения и последствия его хозяйственной деятельности приводят к необратимым изменениям природы нашей планеты» (Андреев и др., 2001, с. 9). В связи с этим возникает необходимость изучения процессов, обеспечивающих воспроизведение и размножение растений. Знание процессов особенностей цветения, опыления, формирования генеративных структур цветковых растений и образования семян чрезвычайно важны для решения многих задач ботаники, в том числе задачи сохранения и увеличения биологического разнообразия растений, выявления особенностей их адаптаций при интродукции, уточнения систематической принадлежности и др. (Кордюм, 1978, 2010; Поддубная-Арнольди, 1976; Яковлев, 1976; Шевченко, 2001; Шевченко и др., 2010). Немаловажное значение имеет знание указанных вопросов также при разработке приемов рационального природопользования и введении в культуру различных хозяйственно ценных растений – лекарственных, технических, декоративных. Поскольку в настоящее время в мировой науке все большее внимание акцентируется на изучении развития растений в естественных условиях произрастания, когда растения испытывают влияние различных факторов, особое значение приобретают исследования редких и исчезающих видов для анализа причин их редкости и снижения численности с целью разработки научных основ их сохранения и возобновления.

**Степень разработанности темы исследования.** К видам, заслуживающим особого внимания, как редкие, декоративные и лекарственные, можно отнести и представителей семейства Campanulaceae, в том числе таксоны рода *Campanula* L.,

По данным Виталия Николаевича Голубева (1996 б) в Крыму произрастает 16 видов, а Андрей Васильевич Ена (2012) указывает только 12 видов рода *Campanula* L.

Несмотря на то, что род *Campanula* довольно хорошо и всесторонне изучен (Фомин, 1903-1907; Юзепчук, 1951; Харадзе, 1956; Федоров, 1957, 1958, 1978; Шамров и др., 1994; Жинкина, 1995; Боронникова, 1995; Дремлюга и др., 2010; Koch K., 1849, 1850; Damboldt, 1975, 1976, 1979;), данные по эмбриологии видов этого рода в литературных источниках представлены недостаточно. В тоже время изучение репродуктивных структур видов данного рода будет способствовать расширению фактического материала по общей эмбриологии растений, а также послужат дополнительными сведениями при решении спорных вопросов систематической принадлежности и разработки приемов оптимизации их воспроизведения.

**Цель работы** – выявить особенности развития репродуктивных структур и размножения *Campanula talievii* Juz., *C. taurica* Juz. и *C. sibirica* L., в условиях природного ареала и в связи с задачей сохранения и увеличения фиторазнообразия.

**Задачи исследования:**

- провести фенологические наблюдения за процессами цветения *C. sibirica*, *C. talievii* и *C. taurica* в условиях их естественного произрастания;
- изучить процессы формирования микроспорангиев и мужского гаметофита;
- изучить процессы формирования мегаспорангиев и женского гаметофита;
- выявить особенности цветения и опыления изучаемых видов;
- изучить процессы оплодотворения и эмбриогенеза;
- определить семенную продуктивность, а также строение и жизнеспособность семян изучаемых видов;
- изучить процессы диссеминации и особенности размножения в условиях природного ареала.

**Научная новизна.** В результате проведенных исследований установлено, что *C. sibirica*, *C. taurica* и *C. talievii*. обладают довольно высоким репродуктивным

потенциалом (жизнеспособные генеративные структуры, специфический способ цветения и опыления, высокая семенная продуктивность и др.), пластичностью и надежностью системы размножения. Впервые у изученных видов установлены типы формирования микро- и мегаспорангиев; описаны механизмы цветения и опыления; определены особенности эмбриогенеза и эндоспермогенеза. Показаны специфические черты анэкологического аспекта репродуктивного цикла изученных видов (необычное извлечение пыльцы из пыльников волосками пестика, открытый тип пестика с каналом, последовательный характер созревания мужских и женских элементов цветка (протандрия), что сопряжено с энтомофилией и развитием приспособлений к насекомым-опылителям и др.), дана характеристика семенной продуктивности, диссеминации и определен репродуктивный успех. Установлена стратегия размножения изученных видов рода *Campanula* в условиях естественной среды обитания и показано, что основным типом размножения является семенной, а для *C. talievii* и *C. taurica* в качестве резервного возможно и вегетативное размножение (Мирошниченко, 2014 в). Принимая во внимание особенности биологии развития, морфологии и размножения изучаемых таксонов определены их сходные и различные черты (жизненная форма, условия мест обитания, восприимчивость к температуре).

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Результаты проведенных исследований могут быть использованы при разработке приемов рационального природопользования и организации мероприятий по поддержке и сохранению биоразнообразия растительного мира в Крыму. Полученные данные сравнительного изучения биологии трех видов рода *Campanula* могут быть использованы при решении спорных вопросов их систематической принадлежности. Описанные особенности анэкологии и диссеминации используются при чтении курсов ботаники в Таврической академии биоресурсов и природопользования КФУ им. В.И. Вернадского и ФГАОУВО «Академии биоресурсов и природопользования КФУ им. В.И. Вернадского» (приложение), а полученные сведения о

жизнеспособности и прорастании семян могут быть применены при создании композиций декоративных растений в парках Крыма.

**Методология и методы исследований.** Методологической базой исследований служили рекомендации отечественных и зарубежных ученых в области изучения биологии развития, эмбриологии, антэкологии и репродукции цветковых растений. Работа выполнена на основании полевых наблюдений в условиях естественного произрастания трех изученных видов, а также в лабораторных условиях. В условиях лаборатории фиксировали растительный материал, готовили постоянные препараты и анализировали их. Все исследования проводили по общепринятым методикам. Статистическую обработку осуществляли при помощи пакетов анализа Microsoft Office Excel 2010.

#### **Положения, выносимые на защиту:**

1. Изученные виды обладают надежностью и пластичностью системы репродукции и высоким репродуктивным потенциалом: нормальное развитие генеративных структур, большое количество жизнеспособных пыльцевых зерен, эффективный процесс опыления, особенностями которого является специфический способ извлечения пыльцы из пыльников волосками столбика, сопряженность процесса цветения и развития насекомых-опылителей, высокая семенная продуктивность, особенности диссеминации и сохранение всхожести семян в течение длительного времени. Основным типом размножения является семенной, а в качестве резервного для *C. talievii* и *C. taurica* характерно и вегетативное размножение. Данные факторы увеличивают шансы на возобновление и увеличение численности особей в популяциях.

2. Несмотря на общность эмбриологических и антэкологических характеристик исследованных видов *C. sibirica*, *C. taurica* и *C. talievii* с таковыми, присущими роду и семейству, существуют некоторые видоспецифические особенности (различия по жизненным формам, связанные с высотой растений, опушенностью, ксероморфностью и др.; условиями произрастания и размножения;

наличие одного проводящего пучка в семязачатке, формирование трехслойной спорогенной ткани в микроспорангии и интегументального тапетума в семязачатке, микропиллярного и халазального гаусториев эндосперма, развитие тубифлорального эндосперма, наличие аксикорна и плода – поникающей коробочки с порами у основания и др.).

3. Изучаемые виды относятся к растениям-баллистам, имеющим морфологические приспособления, препятствующие самопроизвольному осыпанию семян. Диссеминация у них может происходить только при раскачивании побегов или плодоножек внешними агентами – ветром, животными, человеком и др. Семенная продуктивность у изучаемых видов высокая и за счет легкости и большого количества семян в плодах происходит их распространение и размножение. Диссеминация может осуществляться пятью способами (баллистохория, баллистоанемохория, баллистозоохория, эпизоохория и эндозоохория), что способствует освоению новых территорий и формированию банка семян.

**Степень достоверности и апробация работы.** Основные положения и материалы диссертационной работы были представлены на 8 международных научных и научно-практических конференциях: «Фіторізноманіття природних і антропогенних ландшафтів» (Мелітополь, 2012), «Биологические науки: современное состояние, проблемы и перспективы исследований в Крыму» (Ялта, 2013 а), «Актуальные проблемы ботаники и экологии» (Щелкино, 2013 б), «Проблемы и перспективы исследований растительного мира» (Ялта, 2014 в), «Биотехнология как инструмент сохранения биоразнообразия растительного мира (физиолого-биотехнические, эмбриологические, генетические и правовые аспекты)» (Ялта, 2014 д), «Сохранение разнообразия растительного мира в ботанических садах: традиции, современность, перспективы» (Новосибирск, 2016 в), «Роль ботанических садов в сохранении и мониторинге биоразнообразия Кавказа» (Сухум, 2016 г), «Биотехнология как инструмент сохранения биоразнообразия растительного мира (физиолого-биохимические, эмбриологические, генетические и правовые аспекты)»

(Ялта, 2016 д).

По теме диссертации опубликовано 26 научных работ, в том числе 4 статьи в изданиях, рекомендованных ВАК РФ.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения, 8 разделов, заключения, выводов, списка литературы и практических предложений; изложена на 170 страницах, проиллюстрирована 77 рисунками и 10 таблицами. Список литературы содержит 403 источника, в том числе 111 иностранных, 10 ссылок на интернет-ресурсы.

**Благодарности.** Автор выражает благодарность своему научному руководителю, доктору биологических наук, профессору Шевченко Светлане Васильевне за чуткое руководство и помощь в планировании и проведении исследований, а также сотрудникам лаборатории за поддержку и профессиональные советы. Видовая принадлежность насекомых-опылителей была определена с помощью кандидата биологических наук А.В. Фатерыги, за что автор выражает ему сердечную благодарность.



## РАЗДЕЛ 1

### БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА CAMPANULACEAE

Согласно сведениям литературы семейство Campanulaceae (APG III, 2009) является 26-м крупнейшим семейством в системе цветковых растений (Stevens, 2001 и др.) и состоит из 85 родов (включая *Nalacsyella*, Stefanović et al., 2008) и около 2300 видов (Lammers, 2007 a). Однако по последним данным от 23 октября 2018г. семейство Campanulaceae занимает 35-е место и представлено 88-ю родами и 2385-ю видами ([https://ru.wikipedia.org/wiki/Семейства\\_цветковых\\_растений](https://ru.wikipedia.org/wiki/Семейства_цветковых_растений)).

По данным Армена Леоновича Тахтаджяна (1981), семейство включает 4 подсемейства: собственно колокольчиковые (Campanuloideae), лобелиевые (Lobelioideae), сфеноклеевые (Sphenocleoidae) и цифиевые (Cyphioideae). Однако в современной литературе семейство разделено на пять подсемейств, в соответствии с их морфологическими данными: Lobelioideae, Campanuloideae, Cyphioideae, Nemacladoideae и Cyphocarpoideae (Brummitt, 2007; Lammers, 2007 a). Таксоны семейства Campanulaceae чаще всего травянистые многолетники, которые образуют, согласно литературе, капсульные плоды обычно с многочисленными небольшими семенами (Lammers, 2007 b). Экологически семейство довольно разнообразно и встречается в различных местах обитания, кроме основных пустынь. Отмечена заметная тенденция среди Campanuloideae для более открытых мест обитания, в то время как многие Lobelioideae, как правило, предпочитают произрастать в лесистых районах (Lammers, 2007 b).

Виды данного семейства представлены во флорах Крыма (Вульф, 1969; Зефирова и др., 1969; Голубев, 1996 а), бывшего СССР (Гроссгейм, 1933, 1934, 1936; Талиев, 1936; Федоров, 1957, 1978; Вахромеева и др., 1963; Олонова, 1999) и Кавказа

(Буш, 1930; Амирханов, 1974; Амирханов и др., 1984), Аджарии (Буш, 1937), Дагестана (Гусейнов, 1970), Кахетии (Канчавели, 1931), Абхазии (Колаковский, 1980), во флоре бывшей УРСР (1961), Турции (Duman, 1999; BielB at al., 1982, 2010), США и Канады (Britton et al., 1970; Ward, 1978), Гондураса (Lammers at al., 1998), Ирана (Rechinger at al., 1965) и Восточной Африки (Thulin, 1976). Многие представители данного семейства исследованы довольно хорошо, однако имеются виды, которые нуждаются в более детальном изучении, включая процессы их репродукции. Особое значение при этом имеют декоративные и редкие виды. Знание процессов формирования генеративных структур, антропологических особенностей, а также семяобразования, диссеминации и прорастания семян являются одними из важнейших для решения многих ботанических вопросов. Для решения сохранения флоразнообразия должно быть всестороннее исследование, в результате которого будет задействован минимум природных ресурсов с максимальным преимуществом для природы, так как решение только отдельных вопросов не повлияет на картину во всем мире в целом. Для разработки приемов сохранения флоразнообразия необходимо изучение естественных местообитаний растений, различных условий среды (температурные показатели, антропогенное воздействие и т.д.), а также самовосстановление ценопопуляций, как в условиях естественной среды произрастания, так и при введении в культуру. Одним из таких вопросов является сохранение естественного местообитания растений, а для этого необходимо сократить до минимума факторы человеческого вмешательства в природу: чрезмерно быстрого заселения людьми новых территорий (сокращение площадей обитания растений), загрязнение окружающей среды (мутации организмов).

Для сохранения растений ученые разрабатывают всевозможные способы и меры, к которым можно отнести введение в культуру полезных технических, декоративных и лекарственных видов, а также их применение в садово-парковом строительстве. Такими ценными можно считать и представителей как семейства *Campanulaceae*, так и виды рода *Campanula* (Мирошниченко, 2014 д). 7 видов

данного рода (*Campanula komarovii* Maleev., *C. autraniana* Albov., *C. ossetica* M.Bieb., *C. sclerophylla* Kolak., *C. glomerata* L., *C. sarmatica* KerGawl., *C. sibirica* L.) включены списки охраняемых растений различных регионов, региональные Красные книги и Красную книгу России (Викторов, 2016).

Определение систематической принадлежности видов с давних пор является одним из важнейших направлений ботаники (Майр, 1947; Определитель высш., 1972; Клейн, 1974; Гудкова, 1991; Миркин и др., 1994; Камелина и др., 2000; Whittaker, 1972). Однако до сих пор дискутируется вопрос систематической принадлежности ряда видов рода *Campanula* (Дремлюга, 2009), что свидетельствует о том, что род *Campanula* в систематическом отношении весьма сложен. Исследования по систематике представителей данного рода начались еще в 17 веке. Впервые виды рода *Campanula* упоминались в работе Р. Воссоне в 1674 году. Первая монография рода принадлежит А.Р. de Candolle (1830, 1839). В данной монографии была представлена классификация, основанная на особенностях цветков и плодов. Этой классификацией пользуются и до сих пор. Также была выделена система Boissier (1875). Работы А.А. Гроссгейма (1934, 1936) чрезвычайно важны при изучении видов, произрастающих во флоре Кавказа. По сей день систематики также пользуются системами А.В. Фомина (1907), А.Л. Харадзе (1952) и Ан.А. Федорова (1957). Большой вклад внесли работы М.Е. Оганесян (1981, 1993, 1994) и В.П. Викторова (2002 а, 2002 б), в которых приведен таксономический анализ семейства.

Представители рода *Campanula*: *C. sibirica*, *C. taurica* и *C. talievii* на данный период в систематическом отношении также являются спорными, и до сих пор в литературе идет дискуссия (Харадзе, 1949; Поддубная-Арнольди, 1957, 1981; Зиман, 1982; Шулькина, 1983 б; Викторов, 1997; Дремлюга и др., 2010; Дремлюга, 2013). Так, *C. taurica* и *C. talievii* были описаны С.В. Юзепчук (1951) как самостоятельные виды. Позднее признавался только вид *C. taurica* (Висюлина, 1961), а Ан.А. Федоров (1957, 1976) определил все три вида как самостоятельные. В ряде других работ

(Чопик, 1987; Буданцев, 2005) оба вида были отнесены в состав *C. sibirica* в качестве подвидов. И до сих пор относительно систематической принадлежности видов *C. taurica* и *C. talievii* вопрос не решен. Н.Г. Дремлюга и С.Н. Зиман (2010) показывают сравнительно-морфологический анализ произрастающих в Крыму трех близких видов рода *Campanula* (*C. talievii*, *C. taurica*, *C. sibirica*). Данные виды в современной литературе представлены как один вид и два подвида. В этой работе авторы на основании анализа морфологических признаков подтверждают самостоятельность видов *C. sibirica*, *C. taurica* и *C. talievii*. В работе Н.Г. Дремлюги (2009) приведена история исследований систематики рода *Campanula*, в которой описаны разные взгляды на значимость признаков, использованных при построении системы рода. Результаты наших исследований могут быть использованы при решении вопросов систематики рода *Campanula*.

Для оценки различных факторов, влияющих на растения и проведены всесторонние исследования. Основное внимание исследователей было посвящено вопросам морфологии, анатомии и биологии представителей рода *Campanula* L. (Аветисян, 1967; Голубев, 1967; Стрижев, 1971; Шулькина, 1974, 1975, 1977; Василевская и др., 1976, 1981; Зиман, 1982, 1985; Беляев, 1986; Шрестка, Тарасевич, 1992; Викторов, 1994, 2000б; Лотова, 2000; Михеев, 2001; Farkas, 1853; Ballon, 1882; Schonland, 1889; Witasek, 1906; Adamson, 1927; Crook, 1951; Engler, 1957; Carolin, 1967; Subramanyam, 1970; Leray, 1977; Leins, 2000). Сохранение редких и исчезающих видов растений является одним из приоритетных направлений по защите биологического разнообразия (Косых и др., 1983; Вахромеева и др., 1991; Заляпухин, 2003). Известно, что, благодаря своему происхождению, месторасположению и климату, Крым представляет собой регион с богатой и разнообразной растительностью. Большой вклад в развитие исследований флоры Крыма внесли такие ученые, как Х.Х. Стевен (1856, 1857 а, 1857 б), В.Н. Агеенко (1890, 1897), Е.В. Вульф (1927, 1969 а, 1969 б), Н.И. Рубцов (1959, 1962), В.Н. Голубев (1996 а, 1996 б), П.С. Паллас (1999) и др. Ими показано, что всего во

флоре Крыма около 2775 видов дикорастущих растений. Из них около 250 эндемиков и редких видов (Голубев, 1996). Наличие в крымской флоре большого числа реликтов делает Крым уникальным местом не только для сохранения имеющихся на данной территории видов, но и для оптимизации условий возобновления от нескольких экземпляров до значительных популяций.

Семейство колокольчиковых (*Campanulaceae*) во флоре Крыма представлено, как одно из самых богатых декоративными растениями и издавна привлекающее внимание цветоводов (Голубев, 1962 а, 1962 в, 1962 г, 1996 а, 1996 б). За последние годы колокольчики только набрали популярности за счет расширения ассортимента. В результате сейчас среди семейства колокольчиковых можно найти подходящие растения для посадки не только на участке или на общем фоне альпийских горок, но также и в качестве комнатных растений. Однако сортимент декоративных колокольчиков может быть значительно расширен за счет использования видов из дикорастущих представителей этого семейства. Представители данного рода весьма декоративны и хорошо вписываются в.

Род *Campanula* L. (колокольчик) является наибольшим в подсемействе собственно колокольчиковых. Виды этого рода встречаются в различных сообществах и климатических зонах (Западная Европа, Юго-Запад Азии, Крым). В тропической Африке растут преимущественно в горных национальных парках. В странах с умеренным климатом встречаются на лугах, в лесах, высокогорных лугах, кустарниковых зарослях, степях, пустынях и полупустынях. Многообразие жизненных форм и высокая степень изменчивости признаков характеризуется их широкой экологической амплитудой (Тахтаджян, 1981; Викторов, 1993, 2006). Всего в настоящее время насчитывается около 300 видов *Campanula* (Шевченко, 2013 б). По данным В.Н. Голубева (1996) в Крыму насчитывается 22 вида семейства *Campanulaceae*, из них 16 видов рода *Campanula* L. А по данным А.В. Ены (2012) в Крыму 17 видов семейства *Campanulaceae*, из которых 12 видов рода *Campanula* L. На территории Крыма (Мирошниченко, 2014 д) виды семейства *Campanulaceae*

распространены значительно (Фомин, 1907; Крылов, 1949; Федоров, 1957; Бусик, 1979; Черепанов, 1973; Олонова, 1996; Викторов, 2000 а; Снытко, 2000). Многие виды рода *Campanula* L. уже довольно широко используются в озеленении и культивируются в ботанических садах (*C. collina* L., *C. cenisia* L., *C. carpatica* Jacq., *C. cashmiriana* Royle., *C. abietina* Kraenzl., *C. Allionii* Celsius., *C. alpina* acq., *C. alsinoides* Hook., *C. argyrotricha* Wall., *C. betulifolia* Koch., *C. excise* Schleich., *C. formanekiana* Degen., *C. garganica* Ten., *C. glomerata* L., *C. hawkinsiana* Mitt., *C. hercegovina* Degen., *C. heterophylla* Linnaeus., *C. incurve* Heldr., *C. isophylla* Moretti., *C. laciniata* Jacq., *C. lactiflora* M.Bieb., *C. lasiocarpa* Cham., *C. latifolia* L., *C. longistyla* Fomin., *C. lyrata* Lam., *C. media* L., *C. medium* L., *C. mirabilis* Albov., *C. morettiana* Rchb., *C. peregrine* L., *C. persicifolia* L., *C. chamissonis* Fed., *C. piperi* Howell., *C. portenschlagiana* Schult., *C. poscharskyana* Degen., *C. punctate* Lam., *C. pyramidalis* L., *C. raddeana* Trautv., *C. rotundifolia* L., *C. rupestris* Sibth., *C. sartorii* Boiss., *C. saxatilis* L., *C. Stevenii* M.Bieb., *C. tridentate* Schreb., *C. tubulosa* Lam., *C. versicolor* L., *C. Vidalii* Feer., *C. Waldsteiniana* Roem., *C. zoysii* Feer. (Федоров, 1957; Черник и др., 2010).

Некоторые виды *Campanula* применяются в народной медицине. Так, растение *Campanula bononiensis* L., благодаря содержащимся в них алкалоидам, рекомендовались при эпилепсии. *C. sibirica* и *C. taurica* в старину применялись в виде полосканий от зубной боли, *C. persicifolia* L. благоприятно воздействовала при лечении кашля у овец, *C. glomerata* L. использовали при лечении ангины и воспалении горла, головных болей в виде полосканий [Дикорастущие полезные растения Крыма, 1971]. Имеется ряд работ о кумаринах (Джумырко, 1984) и флаваноидах (Джумырко, 1973 а, 1973 б, 1985), содержащихся в листьях и стеблях растений видов рода *Campanula*. Также известны работы о препаратах против судорог из некоторых видов семейства Campanulaceae (Барнаулов и др., 1983; Андреева, 2008) и исследования изоферментов эстераз в семействе Campanulaceae

(Борщенко и др., 1983). В работе R.K. Bentley и др. (1969) говорится о получении природных ацетиленов (тетрагидропиранильных полиацетиленовых спиртов) из кластеризованного колокольчика. В работе Т.А. Кукушкиной и Т.И. Фоминой (2017) приведено содержание фенольных соединений (флавонолов, катехинов и танинов) в листьях представителей 8 видов рода *Campanula* (*C. bononiensis* L., *C. cervicaria* L., *C. glomerata* L., *C. lactiflora* Bieb., *Gadellia lactiflora* (M.Bieb.) Schulkina, *C. punctate* Lam., *C. rotundifolia* L., *C. takesimana* Nakai, *C. thyrsoides* L.), которые были интродуцированы в лесостепную зону Западной Сибири. Количество биологически активных веществ выступает в роли показателя уровня метаболизма и фактора устойчивости видов в указанных условиях обитания и выявления их практической значимости. Некоторые авторы указывают на применение представителей данного рода в народном хозяйстве и в медицине в качестве противоязвенных, антимикробных, противосудорожных и антиоксидантных препаратов из надземных органов колокольчиков (Барнаулов, 1983 а; Kim, 2012; Sinek at al., 2012). В них обнаружены терпеноиды, алкалоиды, сапонины, кумарины (Растительные ресурсы СССР, 1991), дубильные вещества и флавоноидные соединения (Теслов, 1995, 2000). Т.А. Кукушкина и Т.И. Фомина свидетельствуют, что активная роль в метаболизме растений флавоноидов, танинов и кахетинов как регуляторов роста, репродукции и развития выступает фактором экологической пластичности и адаптивной изменчивости видов (Борисова и др., 2010).

Семейство Campanulaceae представлено однолетними (редко), многолетними, травянистыми растениями, древовидными формами (*Lobelia* Plum., *Brighamia insignis* A.Gray), лианами (*Codonopsis pilosula* Wall.), (Мирошниченко, 2014 в) и древовидные лианы (*Centropogon* C.Presl) (Тахтаджян, 1981; Шулькина, 1988; Голубев, 1996; Шевченко, 2013 б).

В результате изучения жизненных форм установлено, что практически все представители рода *Campanula* – наземные травы. Большая часть которых представлена поликарпиками, а малая часть – монокарпиками, встречаются и

однолетники. У *C. tridentata* Bieb. и *C. ciliata* Steven. на протяжении всей жизни отмечается моноподиальное нарастание главного побега, а для *C. latifolia* и *C. persicifolia* характерно изменение нарастания главного побега с моноподиального на симподиальное после завершения первого цветения. По мнению В.П. Викторова тип нарастания побегов является диагностическим признаком для определения видового уровня, секций и подродов (Викторов, 2001, 2006 а). Внутривидовая изменчивость автором выделяется в три критерия: категория (межпопуляционная или внутри популяции), уровень (география или локалитет) и форма (экологическая возрастная, половая, сезонная и т.д.). Уровень изменчивости автор выделяет в соответствии со структурой популяции вида, категория выражает структуру изменчивости, а форма варьирует в зависимости от факторов, влияющих на растения. Для исследования изменчивости (Викторов, 2006 а) анализировали признаки (влиянием внешних условий (их изменение), влияние внешних и внутренних мутагенных факторов, комбинированность генов), которые делили функциональным, структурным, качественным и количественным признакам. Качественные и количественные признаки подразделяют на счетные и линейные (Викторов, 1997 б, 2002 б, 2006 а). В результате был выявлен уровень изменчивости *Campanula bellidifolia* Adam., а также приведен ключ определения подвидов (2001). Изучение жизненных форм позволяет определить отношение линий (например, криофильной или ксерофильной), относятся ли они к исходным жизненным формам, и различия жизненных форм по признакам (Шулькина, 1965; Василевская и др., 1976; Шулькина, 1978; Шулькина, 1980 а; Шулькина и др., 1983; Шулькина и др., 1983; Шулькина, 1984). В результате исследования (Шулькина, 1977) показаны основные направления эволюции жизненных форм семейства Campanulaceae. Выявлено, что для данного рода характерны розеточная фаза развития и моноподиальное ветвление. Главным признаком для построения гомологического ряда жизненных форм были приняты схемы строения побега. Т.В. Шулькина (1984) также утверждает, что гетеробатмичность признаков не позволяет считать какую



либо из существующих жизненных форм исходной. Расхождение признаков жизненных форм произошло довольно давно, очевидно, одновременно с ранней дифференциацией семейства. Криофильная линия эволюции проявилась в выработке четкого годичного ритма и образовании моноциклического побега, а также в формировании приземной розетки. Автор предполагает, что на базе этой структуры возникло значительное число специализированных жизненных форм, в том числе и древовидных. Ксерофильная линия эволюции отчетливо проявляется у колокольчиковых Южной Африки. А в работе 1988 г. Т.В. Шулькина исследовала архитектурные модели видов 28 родов семейства *Campanulaceae*, в которых жизненные формы представлены не только многолетними травами, а и древовидными растениями, травянистыми лианами и однолетниками. Среди древовидных представителей автор выделил карликовые модели Холтума, Корнера, Томлинсона. Полудревесные были отнесены к особой сборной модели. Автором установлено, что архитектурные модели травянистых видов разнообразны и не повторяют древесные модели. Показана географическая и экологическая приуроченность моделей. А.Д. Михеев в своей работе (2001) уточняет географическое распространение *Campanula dolomitica* Busch. и его морфологическую характеристику.

Для более полной и понятной картины проводились исследования и в других направлениях. К.Ф. Ефимовым (1998) определены хромосомные числа у *Campanula bellidifolia*  $2n = 34$ , *C. kadargavanica* L.  $2n = 24$ , *C. ossetica*  $2n = 32$  и *C. sosnovskyi* Kharadze.  $2n = 32$ . У *C. sibirica*  $2n = 34$ . Подобная работа была проведена также Т.В. Шулькиной и Е.А. Земсковой (1983) по изучению хромосомных чисел и жизненных форм некоторых видов рода *Campanula* (*C. hieracioides* Kolak.  $2n = 34$  и *C. altaica* Ledeb.  $2n = 32$ ). У видов *C. hieracioides*  $2n = 34$  и *C. altaica*  $2n = 32$  впервые установлены кариотипы. Показаны отличия по признакам жизненных форм и числу хромосом *C. hieracioides* от других видов подсекции, что подтверждает необходимость таксономического обособления вида.

Работа Т.В. Вочер (1964) посвящена рассмотрению хромосомных связей и их отклонениям у *Campanula sicifolia* L. В работе Т. Sugiura (1942) хромосомные числа были подсчитаны у 12 видов, 7 из которых автором были изучены цитологически: *Campanula*, *Symphyandra* A.DC., *Adenophora* Fisch., *Specularia* A.DC., *Michauxia* L'Her., *Trachelium* L. и *Phyteuma* L. В результате автором было выявлено, что число хромосом  $n = 17$  или его кратности.

Имеется также ряд работ, посвященных изучению морфологических и анатомических особенностей представителей семейства колокольчиковых (Василевская и др., 1958; Шулькина и др., 1980; Шулькина, 1983 а; Викторов, 2000). В результате установлено, что при всем многообразии морфологии, основные черты анатомического строения стебля для всех исследованных в статье видов идентичны. Данная работа свидетельствует о схожести основных анатомических черт стебля у 15, относящихся к различным жизненным формам, представителей семейства Campanulaceae: канделябровидное карликовое деревцо *Musschia wollastonii* Lowe., кустарник *Musschia aurea* Dum., лиановидный геофит *Canarina canariensis* L., геофит *Ostrowskia magnifica* Regel., стержнекорневые травянистые многолетники *Platycodon grandiflorus* A.DC., *Cyananthus microphyllus* Wall. и 9 видов типового рода *Campanula* – двулетних и многолетних травянистых растений; а также анатомическое и морфологическое строение древовидного растения *Azorina vidalii* Feer (*Campanula vidavii* Wats.). В результате данных исследований получена информация о схожести анатомических черт и морфологических структур, а также выделены примитивные черты (однопучковый однолакунный узел, сплошное кольцо вторичной ксилемы и флоэмы, лестничная перфорация сосудов), характерные для предка семейства.

Работы по изучению поверхности листа дали возможность определить схожие и отличительные признаки (опушенность, тип рельефа и т.д.), анатомо-морфологические черты, приспособления к условиям произрастания в различных регионах (Крохмаль, 2011, 2012; Дремлюга и др., 2012). Н.Г. Дремлюга и

О.А. Футорна в своей работе описывают исследования скульптуры поверхности эпидермы листьев у 29 видов рода *Campanula* L. во флоре Крыма при помощи сканирующего электронного микроскопа. Ими были установлены для всех изученных видов общие признаки (равномерно размещенные, не погруженные анизокитные устьица; амфистоматичный тип листовой пластинки; хорошо развитая морщинистая кутикула; опушение, сформированное длинными, короткими шиловидными или серповидными волосками; характер расположения восковых отложений корок и/или пластинок; общий тип рельефа). Также выявлены специфические признаки, которые являются диагностическими на уровне секций (типы рельефа поверхности и волосков), подсекций (типы рельефа, характер опушения, типы волосков и кристаллов воска), отдельных видов (тип рельефа, особенности опушения).

Определены толщина эпидермиса (верхнего и нижнего), толщина губчатого и столбчатого мезофилла, а также варьирование числа устьиц на единицу площади листа. Описаны особенности сезонного развития колокольчиков, их ритмы, способы зимовки, сроки вегетационного периода (Шулькина, 1975). Благодаря всем этим показателям можно определить порядок работы в полевых условиях с наиболее точной вероятностью получения результатов. Сроки начала и окончания вегетации, состояние в зимний период свидетельствуют в основном о теплолюбивости колокольчиков. Цветение их отмечается также при значительной сумме температур. Цветение по данным автора наступает в июне при сумме температур воздуха около 580-700 °С. Раньше всех начинают цвести растения видов, жизненные формы которых весьма специализированы: листья собраны в розетки, а генеративные побеги почти лишены листьев.

На основании познания биологии представителей семейства Campanulaceae, их семенной продуктивности и особенностей интродукции (Декоративные многолетники, 1960; Васильченко и др., 1963; Ходачек, 1970; Мазуренко, 1971; Шулькина, 1971; Колокольчики..., 1982; Некрасов, 1973; Мамаева и др., 1986;

Левина, 1987; Куприянов, 1989; Фомина, 1999, 2001; Саодатова, 2003; Холова, 2012; Haridasan, 1988; Milberg, 2000; Fomina, 2000, 2001) разработаны приемы культивирования колокольчиков в различных регионах, что принесло определенные результаты в использовании некоторых видов для озеленения. Так как виды *C. persicifolium*, *C. cervicaria* и *C. trachelium* восприимчивы к условиям произрастания, то для создания популяций в культуре предлагается брать рассаду конца первого года жизни. Поскольку виды требовательны к эколого-фитоценотическим условиям, участки их выращивания должны соответствовать экологии природных мест произрастания (Викторов, 2006). Это влияет не только на форму и размеры цветков, но и на строение всего соцветия, в связи с чем структура соцветий представителей семейства Campanulaceae привлекала внимание многих исследователей (Шулькина, 1978; Викторов, 2000; Писковацкова, 1980; Сердюкова, 1986; Судакова, 1983; Carolin, 1967; Goebel, 1928; Philipson, 1953). Однако они нередко расходятся во мнении об особенностях их строения. Так, W. Philipson (1953) и А.Л. Тахтаджян (1966) указывали, что для Campanulaceae характерны рацемозные соцветия, в то время как R. Carolin (1967) считал, что они цимозные. Т.В. Кузнецова (1985) отмечала, что правы обе стороны, так как W. Philipson и А.Л. Тахтаджян имели в виду главную ось цветения, которая у Campanulaceae часто бывает открытой, а R. Carolin – дихазальные боковые разветвления. А. Имс (1964) и В.П. Викторов (2000) относили соцветия *Campanula* к переходному типу между рацемозными и цимозными. Н.П. Балобанова (2008) указывает, что количество цветков и степень ветвления соцветий зависит и от вида и от эколого-фитоценотических условий произрастания растений. Н.П. Балобанова (2008) указывает, что на количество цветков в соцветии и на порядок ветвления существенное влияние оказывает возрастное состояние особи. Так особи в первый год формируют только один верхушечный цветок. А средневозрастное генеративное растение имеет сильно развитые соцветия. Увеличение количества цветков (5(7) – 10(14)) приводит и к увеличению порядка ветвления (от 1(2) до 4(5)). Это

подтверждает, что для некоторых родов семейства Campanulaceae характерно проявление возрастной изменчивости структуры соцветий. Проявление экологической, онтогенетической и других форм изменчивости нередко приводит к описанию новых таксонов, в том числе в ранге видов. Некоторые виды из группы *Campanula glomerata* (*C. subcapitata* M. Pop., *C. trautvetteri* Grossh.) имеют только верхушечное соцветие. Однако этот признак характерен для всех видов данного родства в определенные стадии онтогенеза (молодые и старые генеративные особи) или связан с определенными условиями произрастания (бедная почва, слабая освещенность и др.). Существенным признаком, влияющим на форму и структуру соцветия, является не только длина цветоножек, но и длина осей системы побега в области соцветия. При хорошо развитых цветоножках формируются кистевидные или метельчатые соцветия» (Балобанова, 2008, с. 7-8). Таким образом, можно сказать, что несмотря на многообразие мнений и исследований, до сих пор нет единой оценки соцветий, а показано лишь их разнообразие. Характерной особенностью цветка является колокольчатый венчик с 5 более или менее длинными заостренными зубцами. В работах В.П. Викторова, посвященных изучению перспектив репатриации видов рода колокольчик (1994) и морфологии соцветий колокольчиковых (2000) выявлена изменчивость строения соцветий на популяционном уровне. Показано, что полученные данные могут быть применены на секционном уровне в систематике рода *Campanula*. В работе Т.В. Шулькиной (1975) отмечено, что различия ритмов сезонного развития у некоторых видов рода *Campanula* проявляются на первых этапах онтогенеза. А фазу укороченного побега с различной продолжительностью жизни проходят практически все виды, что определяет разнообразие способов перезимовки.

Известно, что процессы опыления и цветения обеспечивают размножение растений и являются показателями взаимодействия цветка с окружающей средой, так как для благоприятного опыления (Шевченко, 2013 б, 2016 а) необходима помощь извне – наличие опылителей, перенос пыльцы ветром или животными и т.д.

Изучению процессов антропоэкологии посвящен ряд работ, которые способствовали более углубленному изучению данных процессов, как одних из важнейших для дальнейшего сохранения вида. Одной из первых таких работ была работа К. Шпрегеля (1793), далее развитие исследований шло более продуктивно (Федоров, 1957; Ковалева, 1972; Руцкий, 1980; Фегри, Ванн дер Пэйл, 1982; Голубев, 1996; Вахромеева и др., 1994; Козин, 1995; Иванов, 1996; Фомина, 2011; Carolin, 1967; Shiro at al., 1999; Mathon, 1959; Shetler, 1979; Tsoong, 1935;). Однако многие детали процессов цветения и опыления нуждаются еще в наблюдениях и уточнениях, поскольку антропоэкологические аспекты чрезвычайно важны для успешного процесса репродукции являются одними из важнейших в дальнейшем развитии, как отдельного вида, рода, семейства, так и сохранения биологического разнообразия, в целом.

Изучение эмбриологии как части ботаники является одним из главнейших направлений, так как с её помощью можно решить многие вопросы (Поддубная-Арнольди, 1964, 1981; Романов, 1971; Морфология семяпочки покр., 1973; Левина, 1981; Сравнительная эмбр., 1987; Эмбриология раст., 1990; Устинова, 1994-1996; Эмбриология цв. раст., 1994; Maheshwari, 1937, 1948, 1949; Johanson, 1950; Johri, 1963). Что касается изучения эмбриологии видов семейства Campanulaceae, в частности и представителей рода *Campanula* (Камелина и др., 1989, 1998, 1999), то есть ряд работ, в которых представлены некоторые аспекты их репродуктивного цикла. Имеются сведения по особенностям развития женских и мужских репродуктивных структур вида, близкого роду *Campanula* – *Ostrowskia magnifica* (Жинкина, 1995; Камелина и др., 1989, 1998; Тарасевич и др., 1992). О.П. Камелина и Н.А. Жинкина (1989) в своей работе приводят результаты сравнительно-эмбриологического анализа признаков рода *Ostrowskia magnifica* и других представителей сем. Campanulaceae. Авторами выявлены как сходные, так и отличительные признаки. Описаны новые вариации тубифлорального типа развития эндосперма и Solanad-тип развития зародыша. Относительно мужских

репродуктивных структур, то авторами впервые прослежен генезис пыльника и пыльцевого зерна. Установлены основные отличительные признаки: наличие плацентоидов, массивного связника с надсвязником и мощно развитой проводящей системой, 2-клеточного пыльцевого зерна с крупной генеративной клеткой. Все эти данные подтверждают мнение об обособленности и древности рода в системе колокольчиковых.

Некоторые работы были посвящены изучению пыльцы (Голубинский, 1974; Мейер-Меликян, 2000), в результате чего описаны особенности морфологии пыльцевых зерен 23 видов рода *Cyananthus*, в том числе близких родов *Ostrowskia*, *Leptocodon*, *Codonopsis*, *Platycodon* (Шрестка и др., 1992) и *Campanula* (Аллаярова, 2011). В результате морфологического описания пыльцевого зерна (Tarnavschii, 1919; Erdman, 1952; Чарма, 1967; Dunbar, 1975, 1976) показано, что они могут быть определены, как поровые с шипами на поверхности. В работе К.К. Шрестки и В.Ф. Тарасевич (1992) представлены материалы изучения пыльцевых зерен 23 видов рода *Cyananthus*. Данный род характеризуется (6)7-9(10) бороздными пыльцевыми зёрнами, шаровидными и эллипсоидальными, сплюсненно-шаровидными, с длинными бороздами и характерными полярными утолщениями. Ультраструктура поверхности экзины по данным авторов представлена сочетанием мелких шипиков и перфораций. Авторами подтверждено, что данный род, по особенностям морфологии пыльцы, является наиболее примитивным в семействе Campanulaceae. Морфологические исследования пыльцы (Шрестка и др., 1992) подтвердили мнение систематиков о выделении рода *Cyananthus* Wall. в самостоятельную трибу. Палинологические исследования показали, что пыльцевые зёрна рода *Ostrowskia* различаются по ряду признаков. При определении палиногрупп, типов и подтипов важнейшими признаками были выделены форма пыльцевых зерен, их размеры, число апертур и характер поверхности экзины. Для всех изученных видов автор выделяет один общий признак – бороздный тип апертуры, который является признаком родового ранга. Полученные данные свидетельствуют об обособленности

*Ostrowskia* и возможности выделения в самостоятельную трибу (Аветисян, 1973, 1988; Тарасевич и др., 1992). Серологические исследования позволили уточнить таксономические группы и выявить филогенетические связи семейства (Гудкова, 1990).

Также имеются работы И.И. Шамрова о классификации структур, в частности о семязачатке как основе воспроизведения цветковых растений (1999) и о значении признаков строения и развития для систематики (2000). У некоторых видов рода *Campanula*: *Campanula kadargavanica* (Амирханов А.М., Комжа А.Л., 1998), *Campanula dolomitica* и *Campanula kirpicznicovii*, *Campanula trachelium* (Кудина и др., 2009), *Campanula rapunculoides* (Цвелев и др., 1994) проводились исследования по изучению формирования генеративных структур. Однако виды *C. sibirica*, *C. taurica* и *C. talievii* остались не изученными.

Известно, что знание процессов формирования генеративных структур цветковых растений, особенностей цветения, опыления, образования семян и диссеминации чрезвычайно важны для решения многих задач ботаники, в том числе – выяснение причин снижения численности видов, разработка приемов сохранения их, выявления особенностей адаптаций при интродукции, уточнения систематической принадлежности и т.д. (Кемулариа-Натадзе, 1949; Поддубная-Арнольди, 1967, 1971; Белоусов, 1975; Кордюм, 1976, 2010; Яковлев, 1976; Банникова, 1981; Шевченко, 2001; Шевченко и др., 2010; и др.). Так, В.А. Поддубная-Арнольди (1967) в своих работах показала, что исследования по цитологии и эмбриологии способствуют более глубокому пониманию особенностей размножения растений, уточнению систематического положения и филогенетического взаимоотношения исследуемых видов, а также рациональной постановке генетико-селекционных работ. В своей работе по значению цито-эмбриологических методов для филогении и систематики покрытосеменных растений В.А. Поддубная-Арнольди говорит, что «такие признаки покрытосеменных растений, как число и форма хромосом, типы образования и строения тапетума,



пыльцы, прохождение пыльцевой трубки, оплодотворение, развитие и строение эндосперма, зародыша, подвеска, гаустория и т.д., обнаруживают довольно значительное многообразие и, характеризуя определенным образом ту или иную группу покрытосеменных растений, являются признаками систематическими» (В.А. Поддубная-Арнольди, 1971, с.75). Несмотря на то, что знания в современной цитологии и эмбриологии различных представителей покрытосеменных остаются фрагментарными, все-таки ясно, что цитоэмбриологический метод является весьма важным для более глубокого понимания систематики как более крупных, так и более мелких таксономических единиц. Исследования репродуктивной системы растений представляют также значительный интерес для выявления и проведения типизации генеративных структур и систематизации признаков.

Сохранение биоразнообразия в планетарном масштабе является необходимым и приоритетным направлением исследований увеличения и развития растительности в целом. Антропогенное влияние вызывает колоссальные изменения в природе, что влечет за собой изменение не одной особи или одной ценопопуляции, а изменение целой биологической цепочки. Кроме решения проблемы сохранения видов, данные эмбриологии недостаточно или совсем не изученных видов различных семейств, по мнению Елизаветы Львовны Кордюм (1983, 2010), заслуживают особого внимания для развития сравнительной и экологической эмбриологии растений и использования их для решения ряда вопросов систематики и филогении.

Большое значение для определения особенностей диссеминации у видов рода *Sampanula* имели работы по определению типов коробочек (Колаковский, 1985) и карпологических данных семейства Sampanulaceae (Беляев, 1985; Колаковский, 1982, 1984, 1986, 1987; Лакова, 1989; Дремлюга, 2013). Работа А.А. Колаковского (Колаковский, 1986) по карпологии колокольчиковых и вопросам систематики позволила описать 9 новых родов и восстановить роды, описанные Н. Feer еще в прошлом столетии (1890). Карпологические данные способствовали пересмотру колокольчиковых в таксономическом отношении по ряду морфологических

признаков, в том числе и видовых категорий, что свидетельствует о сложной систематике представителей семейства *Campanulaceae*. Сведения о карпологии представителей семейства также приводятся в ряде работ зарубежных и отечественных авторов еще с середины 18 века (Федоров, 1957; Linnaeus, 1753; Witasek, 1906; Tarnavski, 1919).

Относительно исследования строения и ультраструктуры поверхности семян имеется ряд работ, в которых говорится о выявлении различий и сходств семян у представителей семейства *Campanulaceae* (Ферсова, 1955; Поддубная-Арнольди, 1981; Беляев, 1984 а, 1984 б, 1985 а, 1985 б, 1986; Оганесян, 1985; Шрестка и др., 1992; Эзау, 1980; Netolitsky, 1926; Corner, 1949, 1976;). Изучены общая морфология семян, микроморфология и ультраструктура поверхности семян, строения семенной кожуры, как дополнительного фактора характеристики, как отдельных видов, так и семейства в целом. Работа об особенностях строения семян (Оганесян, 1985) позволила узнать микроморфологию и ультраструктуру поверхности семян у представителей родов *Campanula* и *Symphandra* A.DC. из Армении и Нахичевана. Это способствовало признанию макроморфологических признаков диагностическими не только для видов, но и для секций и некоторых подродов. Данная работа подтверждает предложенную ранее систему рода *Campanula* (Damboldt, 1976, 1979).

На основании изучения общей анатомии семян некоторых представителей семейства *Campanulaceae* было выявлено наибольшее различие в структуре семенной кожуры, а также показаны результаты изучения анатомического строения и ультраструктуры поверхности семенной кожуры представителей родов *Sergia* L., *Roella* L., *Sphenoclea* Gaertn., *Cephalostigma* Thulin. и *Berenice* L (Беляев, 1984, 1986). Однако, несмотря на констатацию своеобразия анатомического строения семенной кожуры, данный метод не дает определенного ответа на вопросы о систематическом положении некоторых родов.

Распределение изученных видов по типу строения семенной кожуры

соответствует в основных чертах классификации, разработанной для колокольчиковых Ан.А. Федоровым во «Флоре СССР» (1957). Для зрелых семян свойственна двухслойная кожура, одинаковый тип зародыша. Что касается различий, то автор выделяет такие признаки, как деструкции внутреннего слоя тесты, форма и размеры клеток эпидермального слоя, иразная степень утолщения стенок.

Также проводились работы по изучению влияния экологических условий на семенную продуктивность (Викторов, 1989, 2003); созданию искусственных популяций (Викторов, 1991а; Саодатова, 2003); изучению жизненных форм редких видов колокольчиков (Викторов, 1993, 1999), внутривидовой изменчивости (Викторов, 1996 а, 2001 а, 2002 б) и таксономии (Викторов, 2001 в, 2002 а, 2002 д). Автором были предприняты попытки сохранения генофонда с помощью изучения жизнеспособности семян при различных температурах и повышению численности растений при возвращении в природу. Семена при хранении (Викторов, 2006 а) в лабораторных условиях (+20...+25 °С) в течение 5 лет показало достоверное падение всхожести и их жизнеспособности (Викторов, 2003, 2004). У некоторых видов (*C. cervicaria* L.) семена начинали терять всхожесть уже через 3 года хранения при комнатной температуре, а через 8 лет их всхожесть уменьшилась еще больше. У других видов (*C. glomerata* L., *C. persicifolia* L., *C. trachelium* L., *C. bononiensis* L.) всхожесть была единичной и составляла от 2 до 13 %. После 15 лет хранения в лабораторных условиях все изученные виды полностью утратили свою жизнеспособность. Также автором проводилось хранение *C. trachelium* и *C. latifolia* L. в холодильнике при +4 °С. Всхожесть и жизнеспособность данных видов после 5 лет хранения достоверно снизились. Однако через 8 лет, в отличие от хранения при комнатной температуре, посевные качества данных семян стабилизировались. Длительное хранение семян (через 15 лет) при +4 °С повлияло на изменение посевных качеств данных видов незначительно. Таким образом, В.П Викторов отмечает, что хранение семян таким образом (при +4 °С) позволяет замедлить процесс старения семян в течение продолжительного времени.

Неглубокое замораживание сроком на 1 месяц при температуре  $-10...-12$  °C приводит к снижению всхожести и жизнеспособности семян (Викторов, 1989). Относительно создания искусственных популяций В.П. Викторов утверждает, что требуется всестороннее исследование мест обитаний растений в природе, анализ изменений внутри популяций, строение питомников и правильные места для высадки растений в подготовленные почвы. Автор (Викторов, 2006 а) с 1985 по 1989 гг. провел эксперимент, результатом которого были 17 искусственно созданных ценопопуляций. В большинстве популяций был отмечен самосев, что привело к образованию банка семян в почве. Данный фактор является очень важным для нормального развития популяций. Размеры растений были одинаковыми и в искусственных, и в природных популяциях (Викторов, 2006 а). Участки для высадки материала из питомников должны четко соответствовать экологической амплитуде вида (Викторов, 1991 а). Важным условием возобновления как одной особи, так и популяции, является также всхожесть семян, как один из главных показателей возможности к успешной репродукции растений, так как именно при условии успешного опыления, семяобразования и диссеминации происходит возобновление популяций.

В настоящее время весьма актуальной является проблема сохранения фиторазнообразия и рационального использования растений. Одним из направляющих и действенных аспектов при этом является проведение международных конференций и принятие на них определенных решений и рекомендаций ([http://www.un.org/ru/documents/decl\\_conv/conventions/biodiv.shtml](http://www.un.org/ru/documents/decl_conv/conventions/biodiv.shtml)). Первые конвенции по защите и сохранению окружающей среды были приняты в 1958 году и касались они конкретно сохранения морей. В 1979 году была проведена первая Конвенция о трансграничном загрязнении воздуха на большие расстояния, а в 1985 году (<http://base.garant.ru/57470577/>) Венская конвенция об охране озонового слоя. И только в 1992 году была проведена первая комплексная Конвенция о биологическом разнообразии (Картахенский протокол по биобезопасности). Также

одним из значимых стал Киотский протокол к Рамочной конвенции Организации Объединенных Наций об изменении климата в 1998 ([http://www.un.org/ru/documents/decl\\_conv/conventions/pdf/cartagena.pdf](http://www.un.org/ru/documents/decl_conv/conventions/pdf/cartagena.pdf)) году. В 2000 году был пересмотрен Картахенский протокол по биобезопасности к Конвенции о биологическом разнообразии. В 2015 году было принято Парижское соглашение об изменении климата – итоговый документ 21-ой Конвенции сторон Рамочной конвенции Организации Объединенных Наций об изменении климата ([http://www.un.org/ru/documents/decl\\_conv/conv\\_environment.shtml](http://www.un.org/ru/documents/decl_conv/conv_environment.shtml)) (РКООНИК)/ Все эти конвенции внесли колоссальный вклад в рассмотрение проблемы сохранения биоразнообразия. Именно в период с 1972 по 1992 гг. был удивительный рост разнообразия и числа инструментов международного экологического права. Это происходит благодаря Стокгольмской конференции (Конференция ООН по проблемам окружающей среды человека), прошедшей в 1972 году. Однако, именно после проведения Конференции ООН по окружающей среде и развитию ([http://www.un.org/ru/documents/decl\\_conv/conventions/biodiv.shtml](http://www.un.org/ru/documents/decl_conv/conventions/biodiv.shtml)), которая состоялась в июне 1992 года в Рио-де-Жанейро, внимание общественности стало более пристальным к таким общемировым экологическим проблемам, как глобальное потепление и снижение биологического разнообразия (United Nations Conference on Environment and Development Biodiversity Convention, 1992). При этом следует отметить значительное негативное антропогенное воздействие: разрушение местообитаний растений (сокращение площадей их произрастания), загрязнение окружающей среды (токсичные выбросы в атмосферу, загрязнение водных ресурсов и почв), внедрение в сельское хозяйство генетически модифицированных растений (изменение и замещение генов в материнских особях), что приводит к исчезновению многих видов растений.

Таким образом, основываясь на результатах анализа имеющихся литературных сведений об особенностях репродуктивного процесса представителей семейства *Campanulaceae*, можно заключить, что в эмбриологическом плане они изучены

недостаточно, некоторые виды не изучены совсем или данные о них фрагментарны, антропоэкологические аспекты репродуктивного цикла также освещены недостаточно, что свидетельствует об актуальности такого рода исследований.

## РАЗДЕЛ 2

### ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектами для исследований особенностей системы размножения были отобраны три таксона (Мирошниченко, 2014 е) рода *Campanula*: *C. talievii*, *C. taurica* и *C. sibirica*. Веще уже говорилось, что одни авторы приводят *C. talievii* и *C. taurica* как подвиды таксона *C. sibirica* (Викторов, 1997; Мирошниченко, 2014 в). По мнению других, *C. taurica* и *C. talievii* – это самостоятельные виды (Федоров, 1957; Черепанов, 1973; Голубев, 1996; Дремлюга и др., 2010). Нами основное внимание было обращено на элементы цветка и генеративные структуры на разных стадиях развития, семена и корневую систему, а также была рассмотрена возрастная структура ценопопуляций.

*Campanula sibirica* L. – это двулетнее травянистое растение. Стебель слабо опушенный, прямостоячий, одинарный, до 50 см высотой, цветки многочисленные (Мирошниченко, 2014 д). Строение венчика соответствует характерным признакам рода (Вульф, 1969 а, 1969 б). Надземные побеги в виде розеток листьев. Листья ланцетные, сидячие. Корень у данного вида стержневой, веретеновидный, разветвленный, молочно-белого окраса, что согласуется с литературными данными (Флора СССР, 1957). Вид занесен в Красные книги Удмуртской области (2001), Московской области (2006), Ярославской области (2004) и Республики Беларусь (2006). Данному виду присвоен статус 3-ей категории редкости.

*Campanula taurica* Juz. – многолетнее растение до 50 см высотой. Генеративные побеги прямые, опушенные, многочисленные, средний из них часто выше других (Мирошниченко, 2014 в), с многочисленными цветками и зубчатыми лепестками. Надземные побеги в виде розеток листьев, листья ланцетные. Подземные побеги стелящиеся, слабо разветвленные, светло-белого окраса.

*Campanula talievii* Juz. – по литературным данным (Флора СССР, 1957) это

многолетнее травянистое растение 25-30 см высотой (Мирошниченко, 2013 а), является эндемом Крыма (Федоров, 1957; Голубева, 1996 а, 1996 б). Генеративные побеги многочисленные, опушенные, средний из них прямостоячий, также с большим количеством цветков (Шевченко, 2013 б). Надземные побеги представлены розетками ланцетных листьев. Подземный побег разветвленный, стержневой, веретеновидный стелящийся, светло-белого окраса.

Некоторые морфологические особенности указанных видов были сравнены с видом *Sampanula rapunculoides* L., который также входит в род и подрод *Sampanula*.

*Sampanula rapunculoides* – многолетнее травянистое растение 30-100 см высотой. Генеративные побеги голые, прямостоячие. Листья продолговатые сердцевидно-яйцевидные и только верхние - ланцетные. Корень стержневой.

Латинские названия и авторов таксонов уточняли по С.К. Черепанову (1995).

Наблюдения и сбор материала осуществляли в естественных условиях произрастания изучаемых таксонов в разных ценопопуляциях: северо-восточный склон г. Чатыр-Даг (750 – 868 м н.у.м.), травянистый ярус южного склона вдоль дороги от трассы Ялта – Севастополь по направлению к Байдарским воротам (до 503 м.н.у.м.), северо-восточный склон горы Челеби (657 м.н.у.м.), южный склон гор выше пгт Никита (Мирошниченко, 2014 д) с середины апреля – начала мая до конца сентября 2011 – 2016 гг.

Исследуемые ценопопуляции на г. Чатыр-Даг расположены в зоне, относящейся к горному агроклиматическому району, который отличается наименьшей теплообеспеченностью и хорошим увлажнением. Поверхность горы Чатыр-Даг меняется от густых лесов до типично карстовых ландшафтов. На климат данного участка влияет затененность деревьями и наличие долин со склонами. Продолжительность периода со средне-суточной температурой выше +10 °С составляет 4-4,5 месяца (на 2 месяца меньше по сравнению со степным районом). Температура воздуха зависит от экспозиции и высоты склонов. Средний минимум температур колеблется от –18 °С до –21 °С, в самые холодные месяцы может



опускаться ниже  $-30...-37$  °С. Суммы температур снижаются постепенно с 2700 до 1500 °С. Безморозный период равен 4-5 месяцам (в среднем, 120-145 дней). Данный район отличается сравнительно большим снежным покровом, который устойчиво сохраняется в течение 80-90 дней, а местами и 100-110 дней. В течение всего года характерны сильные ветры. Поэтому лесообразование имеет исключительно большое значение, как фактор способствующий накоплению влаги, ее распределению, общему улучшению климата и сохранению плодородного слоя почвы. Количество осадков довольно обильное и колеблется от 450 до 900 мм за год.

Изучаемые виды произрастают также на г. Ай-Петри и над пгт Никита, расположенные в южнобережном агроклиматическом районе с очень мягкой зимой, отличающейся от подрайона с субтропической зимой более сильными морозами. В данном районе отмечается наибольшая теплообеспеченность по сравнению с другими исследуемыми районами. Суммы среднесуточных температур доходят до 3700-4100 °С. Период с температурой выше  $+10$  °С составляет около 7 месяцев, а безморозный период доходит до 8,5 месяцев. Практически полностью отсутствуют осенние и весенние заморозки. Летние температуры смягчаются морским бризом, а средняя температура за июль не превышает  $+25...+27$  °С. Абсолютный максимум не более  $+32...+36$  °С. Годовое количество осадков варьирует (Агроклиматический справочник по Крымской области, 1959; Агроклиматический атлас мира, 1972) от 450 до 700 мм, 25-35 % из этого количества выпадает летом. Температура в самые холодные месяцы может понижаться до  $-7...-11$  °С. В самые холодные зимы фиксируются понижения до  $-14 ...-18$  °С. Снежный покров редко лежит дольше нескольких дней.

Ценопопуляции на г. Челеби также расположены в южнобережном агроклиматическом районе с очень мягкой зимой, и отличается от подрайона с субтропической зимой более сильными морозами. Средние минимумы температур составляют  $-10...-15$  °С. Абсолютный минимум может опускаться до  $-20...-25$  °С. Несколько снижаются суммы температур (3400-3800 °С) и длина безморозного

периода (Агроклиматический справочник по Крымской области, 1959; Агроклиматический атлас мира, 1972).

Для определения возрастной структуры ценопопуляций изучаемых видов были заложены экспериментальные площадки размером  $1\text{ м}^2 \times 1\text{ м}^2$  на южном склоне горы Чатыр-Даг и г. Челеби. На г. Чатыр-Даг в 2011 году было заложено 6 площадок с видами *C. taurica*, *C. sibirica* на опушках вдоль дорог к Мраморной пещере и 2 площадки *C. talievii* на нижнем плато. Возраст растений в популяциях определяли по классификации Т.А. Работнова (1950, 1960), а также с уточнениями А.А. Уранова (1975).

Антэкологические особенности (Мирошниченко, 2014 д) рода *Campanula*, включающее фенологические наблюдения в естественных условиях произрастания (с 2011 по 2016 года), ритмы и сроки сезонного цветения растений и особи, а также определение способа и типа опыления были проведены по методикам А.Н. Пономарева (1960), В.Н. Голубева и Ю.С. Волокитина (1986) (Методич. рекомен. ..., 1986). Морфологическое описание цветка, соцветия, а также генеративных структур проводили на живом материале под стереомикроскопом МБС – 1. Морфологическое описание дано согласно терминологии А.А. Федорова и З.Т. Артюшенко (1975). Температурные показатели воздуха определяли с помощью лабораторного спиртового термометра.

Строение и развитие генеративных структур изучали на постоянных препаратах. Растительный материал фиксировали в 2011-2016 гг. Для фиксации бутонов, цветков, завязей применяли фиксатор Карнуа (ледяная уксусная кислота – 1 часть: хлороформ – 3 части: спирт этиловый 96% - 6 частей) (Мирошниченко, 2014 в, 2014 ж) на всех стадиях развития. Время фиксации материала определяли экспериментальным путем (Ромейс, 1954; Паушева, 1980, 1988). Бутоны фиксировали 2 – 3 часа, цветки – 6 часов, завязи – 6-8 часов (временная разница объясняется разной степенью развитости молодых и зрелых генеративных структур). После фиксации материал для хранения помещали в 70 %-й спиртовой раствор.

Далее в течение недели осуществляли проводку материала для его обезвоживания, затем помещали в стеклянные бюксы с ксилолом и парафином сроком на три недели в термостат для выпаривания растворителя. После этого образцы запаивали в парафиновые блоки и делали срезы толщиной 10-12 мкм на ротационном микротоме МРТУ. Приготовление постоянных препаратов для цитоэмбриологических исследований осуществляли согласно общепринятым методикам (Ромейс, 1954; Паушева, 1980, 1988), окраска препаратов проводилась метилгрюнпиронином с подкраской алциановым синим (Шевченко и др., 1986; Шевченко и др., 1992; Мирошниченко, 2014 в, 2014 д) для различных стадий развития цветка (от бутонов 1-2 мм до плодов). Полученные препараты анализировали на световом микроскопе JENAVAL фирмы Carl Zeiss. Зрелые пыльцевые зерна анализировали на временных и постоянных препаратах под микроскопом Jenaval фирмы Carl Zeiss. Для изучения жизнеспособности пыльцы брали пыльцевые зерна с 10 цветков. Проращивали свежесобранную пыльцу на 20 %-ном растворе сахарозы при комнатной температуре +24...+26 °С. Считали проросшие пыльцевые зерна под микроскопом Jenaval.

Наблюдения проводили для определения периода цветения как одного цветка, одной особи, так и всех растений в исследуемых популяциях; формирование плодов изучали на живом материале также при помощи стереомикроскопа МБС – 1. Фиксированный материал снимали под микроскопом при разных увеличениях.

Оценку декоративности растений осуществляли по методике государственного сортоиспытания декоративных культур (Методика государственного сортоиспытания декоративных культур, 1960).

Определение семенной продуктивности проводили при помощи методик Е.А. Ходачек (1970), И.В. Вайнагия (1973, 1974) и Ю.А. Злобина (2000). Для изучения строения семени готовили срезы при помощи замораживающего микротомы МРТУ-42 толщиной срезов 30 μm, окрашивали их раствором Люголя с глицерином (Паушева, 1988). Изучение морфологии семян проводили при помощи микроскопа AxioScope A.1 (K.Zeiss), системы анализа изображений (фотокамеры)

AxioCam ERc5s и программного дополнения AxioVisison Rel.4.8.2. Зрелые коробочки анализировали на стереомикроскопе МБС – 1. Анализ препаратов проводили с помощью микроскопа JENAVAL фирмы Carl Zeiss при различном увеличении. Проращивали семена в чашках Петри на фильтровальной бумаге (смоченной дистиллированной водой) в лабораторных условиях после разного срока хранения в бумажных пакетах при комнатной температуре (Николаева, Разумова, Гладкова, 1985). Стратификацию проводили при хранении материала в холодильнике при +4 °С в течение 6 месяцев. Проращивание проводили при различных температурных и световых условиях. Съемку живого материала осуществляли в режиме макросъемки. Фотографии выполнены с помощью цифровых фотокамер Canon A 550 и Canon A 3100 IS.

### РАЗДЕЛ 3

## УСЛОВИЯ ПРОИЗРАСТАНИЯ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *CAMPANULA SIBIRICA* L., *C. TAURICA* JUZ. И *C. TALIEVII* JUZ.

Наблюдения за исследуемыми видами нами проводились на южном склоне Крымских гор выше пгт Никита, на северо-восточном склоне г. Чатыр-Даг вдоль дороги от трассы Ялта - Севастополь до перевала Байдарские ворота и на южном склоне г. Челеби, (Мирошниченко, 2014 д, 2014 е).

*C. sibirica* и *C. taurica* произрастают в более затененных местах, с хорошим подлеском и довольно обильной подстилкой (Рисунок 3.1). *C. talievii* произрастает на открытых пространствах под прямыми солнечными лучами на каменистых склонах с небольшим почвенным покровом. Часто данный вид произрастает непосредственно в камнях (Рисунок 3.2). Корень уходит вглубь между густо лежащих камней, что часто препятствует росту корневой системы (Рисунок 3.3). Изучение гербария НБС – ННЦ показало следующие места произрастания вида *C. talievii*: Ай-Петринская яйла (окрестности метеостанции), южный склон Ялтинской яйлы, Ай-Петри (севернее зубцов), Учан-Су, Никитский хребет, Гурзуфское плато, среднее плато Чатыр-Дага, Аю-Даг (Рисунки 3.1 и 3.2).

Произрастание изучаемых видов колокольчиков на открытых местах, видимо, связано с необходимостью для прорастания их семян интенсивного освещения, что подтверждает ранее полученные данные по 20 видам из 10 родов семейства Campanulaceae (Brightmore, 1968; Linhart, 1976; Baskin et al., 1979, 1984; Grime et al., 1981; Farmer et al., 1987, Lesica, 1992; Mariko et al., 1995; Teketay et al., 1997; Morgan, 1998; Teketay, 1998; Bachmann et al., 2005; Baskin et al., 2005; Jankowska-Blaszczuk et al., 2007; Carta et al., 2013; Koutsovoulou, 2014).

Известно, что одним из важных показателей состояния вида является возрастная структура популяций изучаемых таксонов.



Рисунок 3.1 – Места произрастания *C. sibirica* и *C. taurica* на г. Чатыр-Даг (А) и г. Челеби (Б, В)

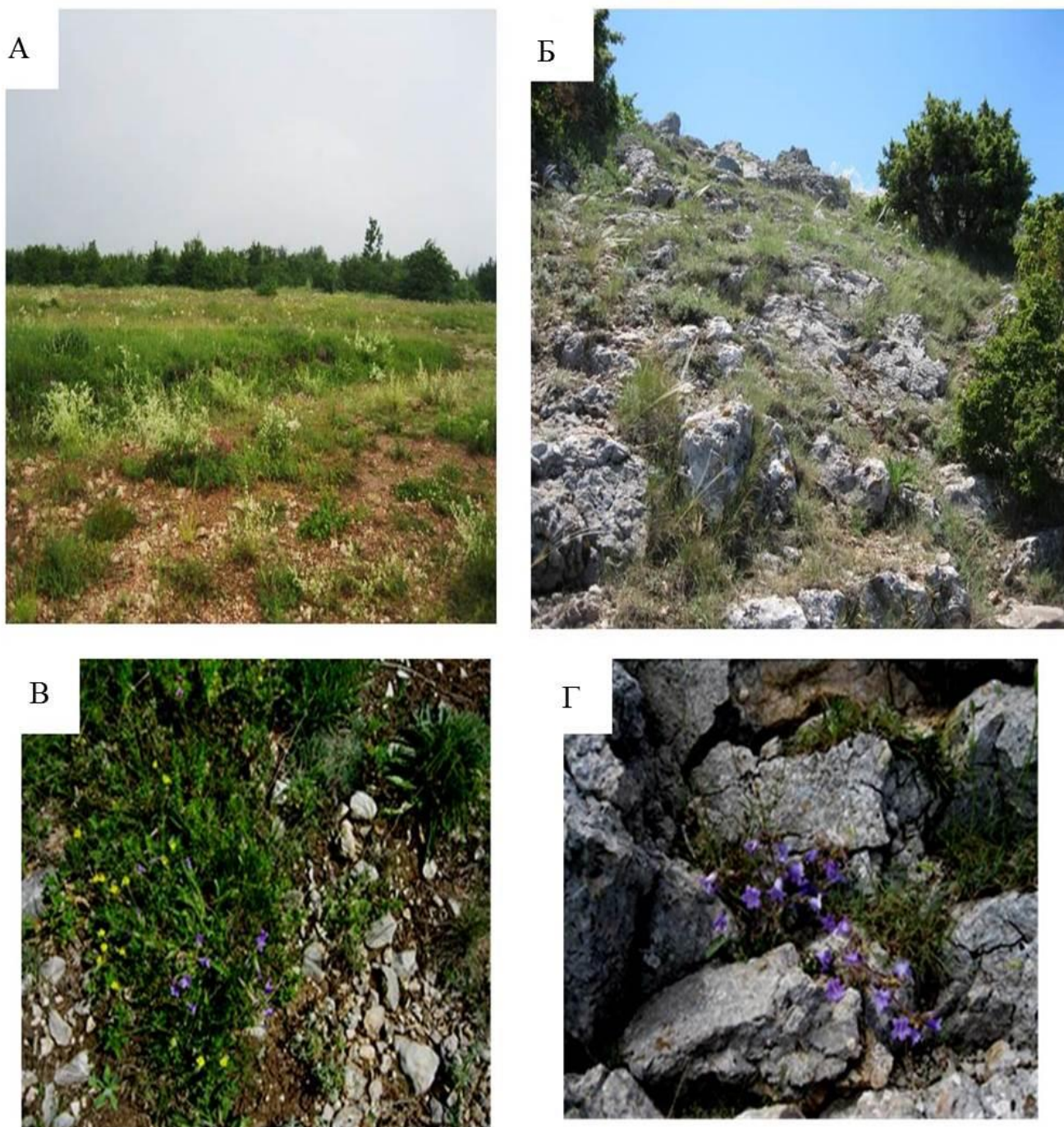


Рисунок 3.2 – Места произрастания *C. talievii* на г. Чатыр-Даг (А, В) и г. Челеби (Б, Г)

В условиях природного ареала в Горном Крыму *C. sibirica* и *C. taurica* образуют ценопопуляции спектра левостороннего типа (Ценопопуляции растений, 1976) с преобладающим числом ювенильных особей или произрастают единичными

экземплярами (Мирошниченко, 2014 е). В тоже время, *C. talievii* образует ценопопуляции спектра правостороннего типа с преобладающим количеством генеративных особей. На стадии проростков изучаемые виды не различаются. Проростки имеют смешанное питание за счет как запасных питательных веществ из почвы, так и собственной ассимиляции. Для них характерно наличие зародышевых структур: семядолей, зародышевого корня, побега. На виргинильном этапе уже возможна дифференциация *C. sibirica* и *C. taurica*, которая заключается, главным образом, в числе побегов. В 2012 году после нетипично холодной ( $-22\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) и малоснежной в этом регионе зимы возрастная структура изучаемых ценопопуляций изменилась, у *C. sibirica* и *C. taurica* наблюдалось слабое возобновление, а *C. talievii* не было обнаружено совсем, хотя в 2011 году их было довольно большое количество. (Рисунки 3.3). Наблюдаемые нами ценопопуляции неполночленные, потому что отсутствовали сенильные особи.

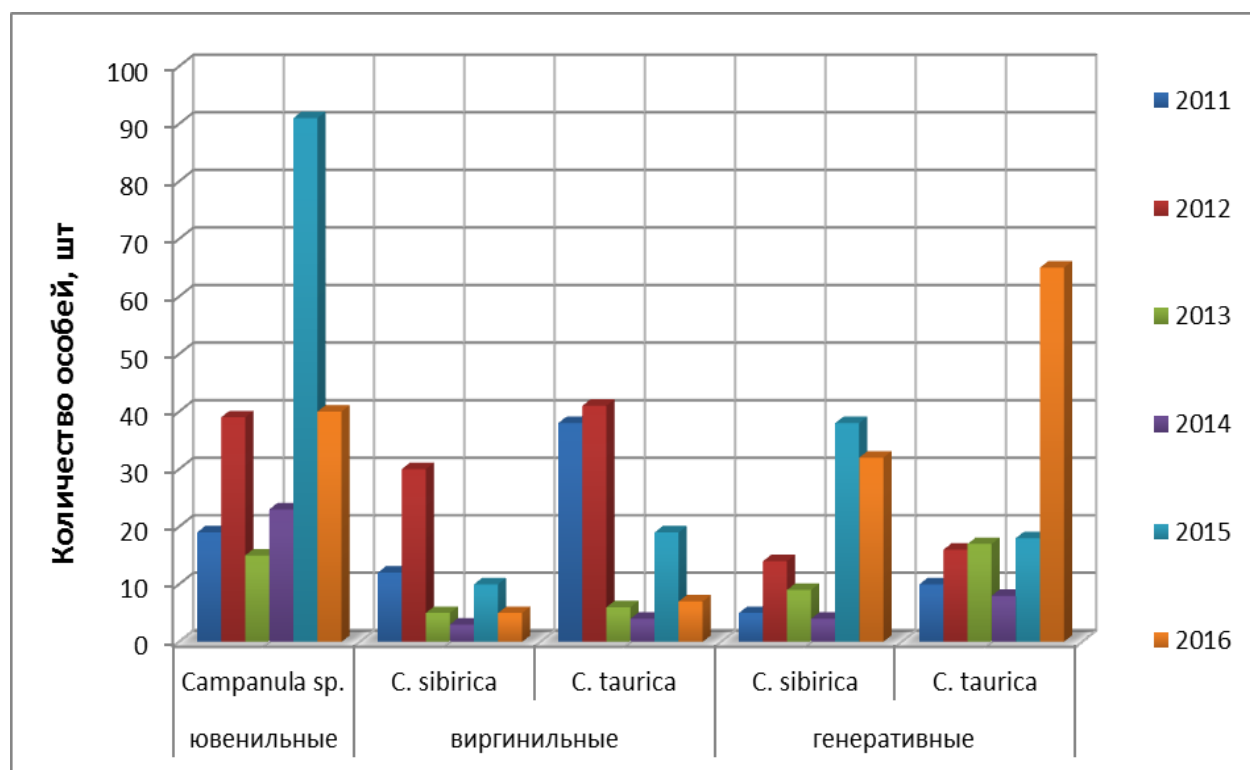


Рисунок 3.3 – Возрастная структура ценопопуляций *C. sibirica* и *C. taurica*

в течение 2011-2016 гг на г. Чатыр-Даг



По результатам проведенных наблюдений можно отметить, что популяции изученных нами видов постепенно восстанавливаются. Особенно хорошо это видно по ценопопуляциям *C. talievii* на Чатыр-Даге и на горе Челеби. Данные популяции являются относительно небольшими по площади, но в последние годы число растений на данных территориях постоянно увеличивается (Рисунок 3.4.). На южном склоне гор вблизи Форосской церкви и вдоль дороги к ней во все годы наблюдений отмечены малочисленные популяции или *C. sibirica* и *C. taurica*. Что касается *C. sibirica* и *C. taurica*, произрастающих на г. Чатыр-Даг, то данные виды осваивают новые участки. Так, в 2016 году на верхнем плато г. Чатыр-Даг нами было обнаружена новая довольно большая ценопопуляция, насчитывающая 17 экземпляров *C. sibirica* и 29 экземпляров *C. taurica*, и 12 экземпляров *C. talievii*.

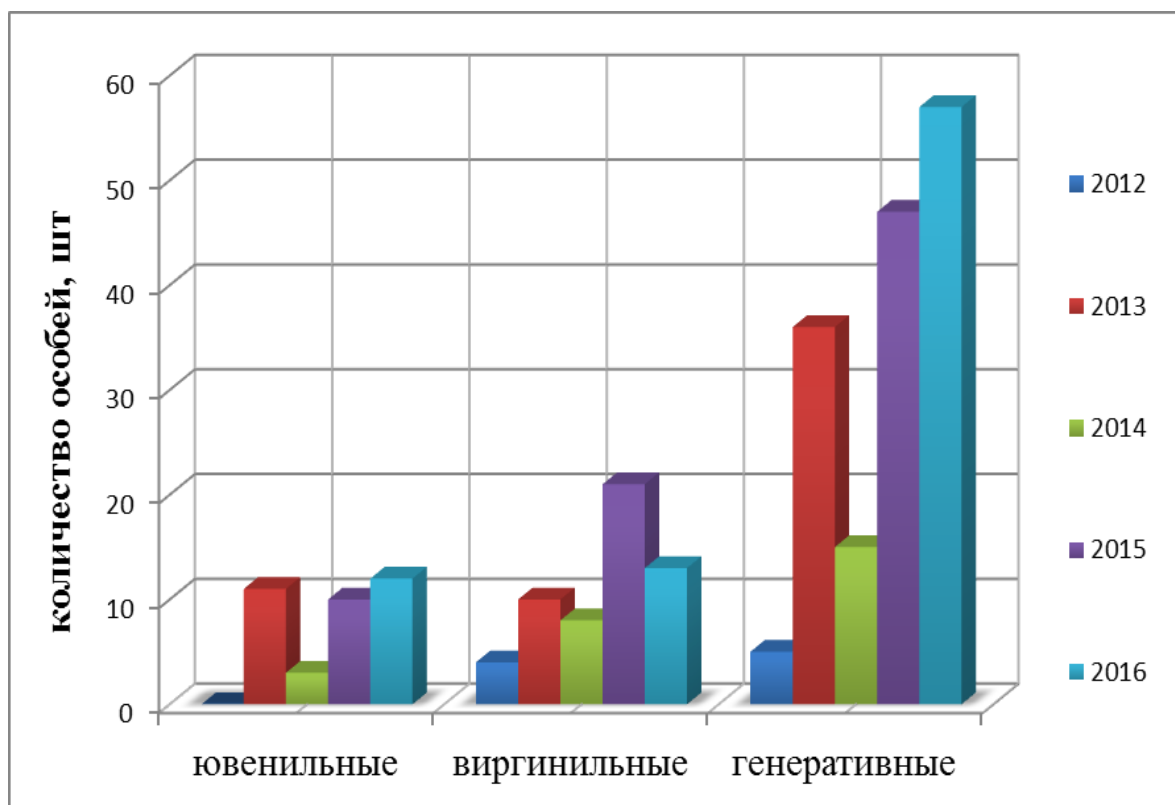


Рисунок 3.4 – Возрастная структура популяций *C. talievii* за 2012-2016 года на г. Челеби

**Вид: *Campanula sibirica* L. – Колокольчик сибирский**

Род: *Campanula* L.

Подсемейство: Campanuloideae

Семейство: Campanulaceae

Порядок: Asterales

По нашим наблюдениям, *Campanula sibirica* – двулетнее травянистое растение до 50 см высотой. Верхушка генеративного побега может иметь небольшие ответвления (чаще встречается два ответвления, редко три) (Мирошниченко, 2014 д; Мирошниченко, Шевченко, 2016 ж) (Рисунок 3.5), в отличие от данных Г.И. Халиповой (2005), отмечающей у *C. sibirica* многочисленные побеги.

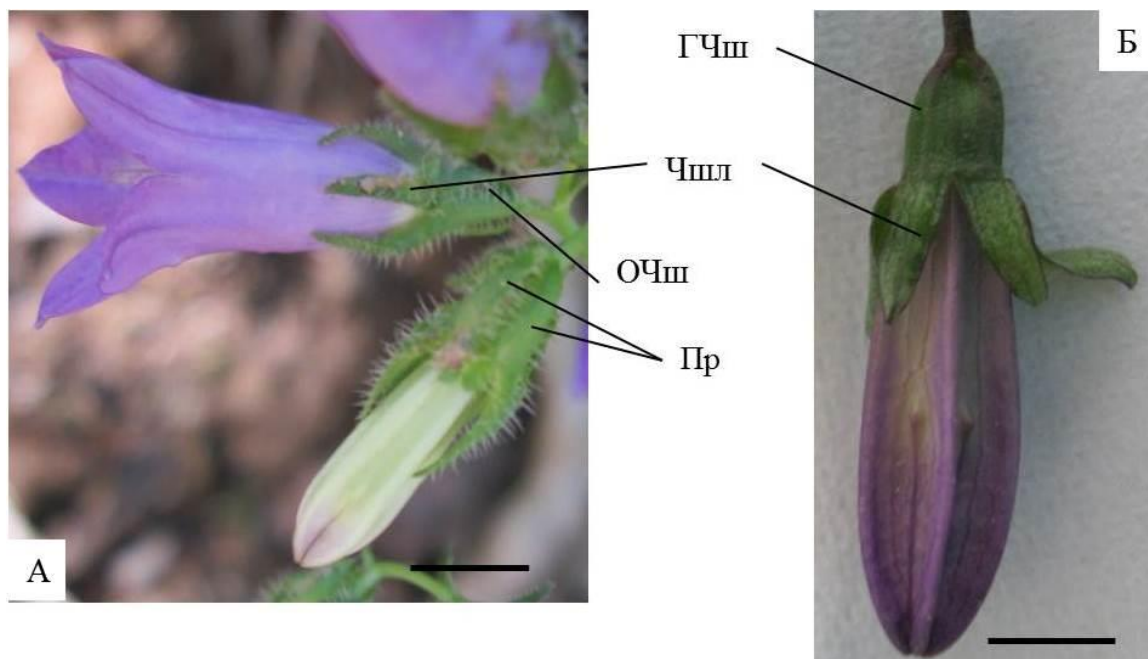


Рисунок 3.5 – Общий вид растения *C. sibirica* (Масштаб 5 см)

Цветки собраны в рыхлые кистевидные соцветия (Рисунок 3.6, А) закладываются на главном побеге, что согласуется с данными В.П. Викторова (2000). Цветки многочисленные, до 20-25 мм длиной, на довольно длинной цветоножке. Этот признак, по мнению В.П. Викторова (2000), может

рассматриваться в качестве диагностического.

Завязь 0,3-0,7 мм длиной и 0,5 мм шириной. На растении может образовываться от 13 до 19 цветков. Наружная часть венчика средне опушена. У *C. sibirica* опушенность наблюдается и внутри венчика (Мирошниченко, Шевченко, 2014 а), в то время как у *C. carpatica*, *C. latifolia* и *C. rapunculoides* венчик голый (Рисунок 3.6, Б).



ГЧш – Голая чашечка, Чшл – чашелистики, ОЧш – опушенная чашечка,  
Пр – придатки

Рисунок 3.6 – Фрагменты цветков *C. sibirica* (А) и *C. rapunculoides* (Б) на разных стадиях развития (Масштаб 1 см)

Цветоложе выпуклое. Чашелистики отогнутые, с придатками (Рисунок 3.7). Чашечка увядающая, зубчатая, поникающая, но неопдающая. Лепестки зубчатые. Окраска цветка меняется от светло-сиреневой до темно-сиреневой (Рисунок 3.8) (Мирошниченко, 2014 д, 2016 д).

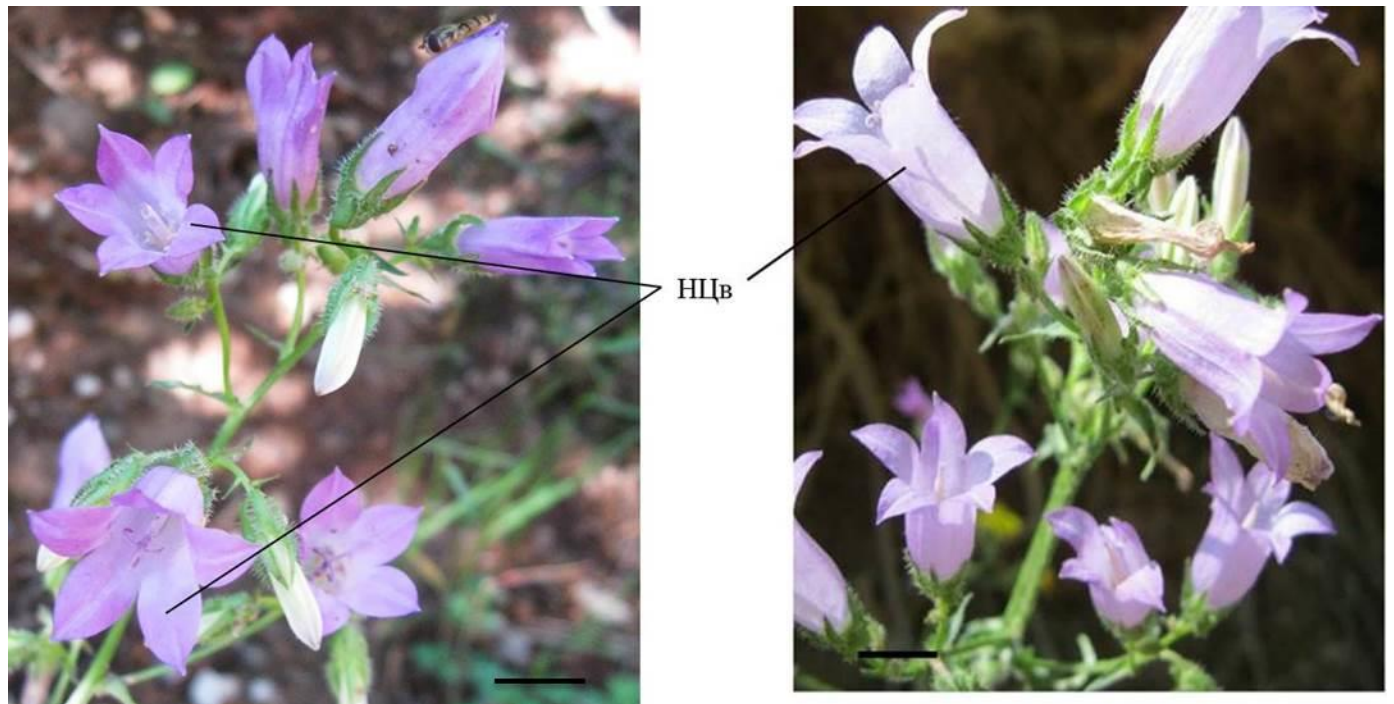
В тени окраска цветков мене насыщенного цвета, а на свету она становится более насыщенной. Стебли яркого зеленого цвета, покрыты жесткими волосками.

Волоски такого же как и стебель окраса. Надземные побеги в виде розеток листьев.



ЧШл – Чашелистики, ПР – придатки, УЦв – увядший цветок, РЦв – раскрытый цветок

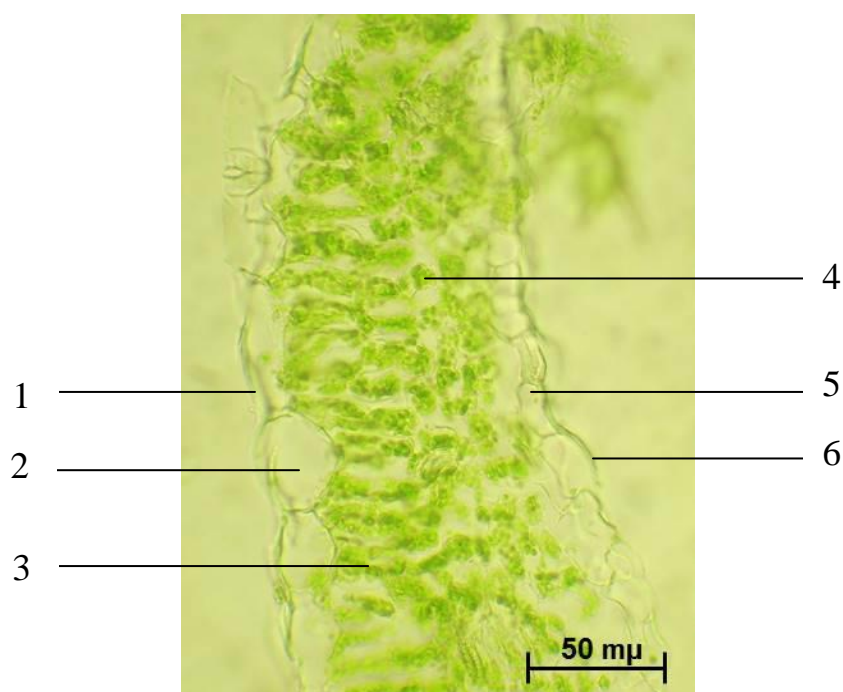
Рисунок 3.7 – Фрагмент соцветия *C. sibirica* (Масштаб 1 см)



НЦв – Типичные цветки

Рисунок 3.8 – Фрагменты цветоносных побегов *C. sibirica* с раскрытыми цветками (Масштаб 1 см)

Листья ланцетные, сидячие. Нижние достигают 5-7 см, средние – 2-4 см, а верхние – 1-2 см в длину. Листовая пластинка бифациального типа, 96-124 мкм толщиной, с обеих сторон покрыта эпидермисом. Клетки покровных тканей имеют утолщенные клеточные стенки. Клетки адаксиального эпидермиса в 1,5-2 раза крупнее абаксиального. На адаксиальной и абаксиальной поверхности листа встречаются единичные простые 1-2-клеточные кроющие трихомы. Мезофилл листа состоит из 2-х слоев палисадной и 3-4 слоев губчатой паренхимы. Устьичный аппарат аномоцитного типа (Рисунок 3.9).



1 – Адаксиальная кутикула, 2 – адаксиальный эпидермис, 3 – палисадный мезофилл, 4 – губчатый мезофилл, 5 – абаксиальный эпидермис, 6 – абаксиальная кутикула

Рисунок 3.9 – Поперечный срез листа *C. sibirica*

Клетки палисадной паренхимы вытянуты перпендикулярно к поверхности листа и занимают примерно половину толщины листа. Клетки губчатой паренхимы расположены более рыхло, разграничены межклетниками. Устьичные аппараты расположены и на адаксиальной и на абаксиальной сторонах пластинки листа, то есть, лист у *C. sibirica* амфистоматический. Наблюдаемые у *C. sibirica* черты

строения листа, в основном, характерны для ксеро-мезоморфных растений.

Корень у данного вида стержневой, веретеновидный, разветвленный, иногда довольно толстый, твердый, стелящийся (Рисунок 3.10, А), молочно-белого окраса, что согласуется с литературными данными (Флора СССР, 1957). По мере роста корня толщина его уменьшается. Корневища *C. sibirica* не имеет, но у него наблюдается контрактильность корней, которая обусловлена ярко выраженной способностью сокращаться в продольном направлении (Рисунок 3.10, Б). Сокращение происходит в основном в частях корней, непосредственно подходящих к стеблю, может быть и в боковых.

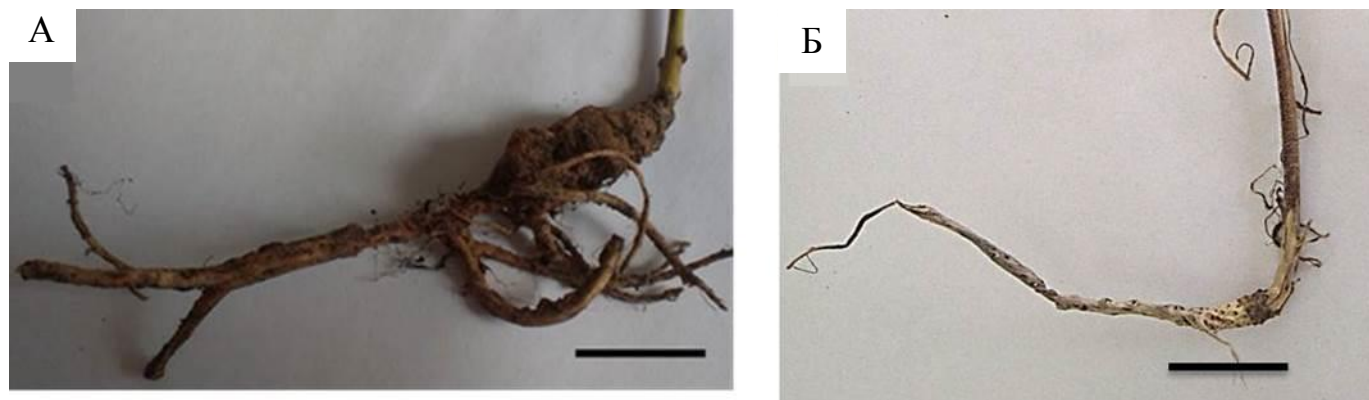


Рисунок 3.10 – Корень *C. sibirica* (Масштаб 5 см)

Основные местообитания данного вида расположены вдоль автомобильных дорог и на опушках лесов в Крымских горах. Площадки, за которыми мы наблюдали, располагались на южном склоне (Мирошниченко, 2014 е) гор выше села Никита, вдоль дороги от трассы Ялта - Севастополь до перевала Байдарские ворота и по дороге к нижнему плато Чатыр-Дага (Мирошниченко, 2014 д).

На основании проведенного анализа гербарного материала НБС – ННЦ установлено, что этот вид в Крыму также произрастает на Никитском хребте, Грушевой поляне (сосновый лес); горе Ай-Петри, пожарище над Никитой (в сосняке), на скалах макросклона горы Аю-Даг, Караби-яйле, окрестности пгт Ласпи,

горе Демерджи, окрестностях села Перевальное.

**Вид: *Campanula taurica* Juz. – Колокольчик крымский**

Род: *Campanula* L.

Подсемейство: Campanuloideae

Семейство: Campanulaceae

Порядок: Asterales

*C. taurica* Juz. – это травянистое многолетнее растение до 50 см высотой (Мирошниченко, 2016 в) с многочисленными генеративными побегами (3-6) и собранными в рыхлые кистевидные соцветия цветками 20-25 мм длиной. Стебли прямые, средний из которых чаще выше других (Мирошниченко и др., 2016 е) (Рисунок 3.9). Направление стебля ортотропные. Завязь 0,4-0,7 мм длиной и 0,5 мм шириной. На одном генеративном побеге может сформироваться до 17 цветков, а на растении в целом до 45 цветков (Мирошниченко, 2016 в). Окраска цветка варьирует от светло – до темно – сиреневой (Рисунок 3.11, А). Еще нами были найдены представители с белой окраской венчика (Рисунок 3.11, Б).

Один из крупных представителей этого таксона был обнаружен по дороге к верхнему плато г. Ай-Петри. И внутренняя и наружная часть венчика покрыта средним опушением (Рисунок 3.12) с выпуклым цветоложем. Чашелистики отогнуты, имеются придатки. Чашечка зубчатая, увядающая, поникающая, непадающая с зубчатыми лепестками (Рисунок 3.13). У *C. taurica* по признаку числа лепестков (Мирошниченко, 2016 в) в цветке обнаружен полиморфизм (Рисунок 3.14). Надземные укороченные побеги представлены розетками листьев. Листья сидячие, ланцетные. Нижние достигают 5-7 см, средние – 3-4 см, а верхние – 1-2 см в длину. У данного вида также амфистоматический тип листа. Длина трихом больше на адаксиальной стороне (120-215 мкм). Встречаются 4-клеточные трихомы. На абаксиальной поверхности устьица приподняты или находятся на уровне клеток эпидермы. Мезофилл дорсовентральный, он дифференцирован и представлен в

основном 2-3 слоями палисадной паренхимы и 3-5 слоями губчатой паренхимы (Рисунок 3.15).

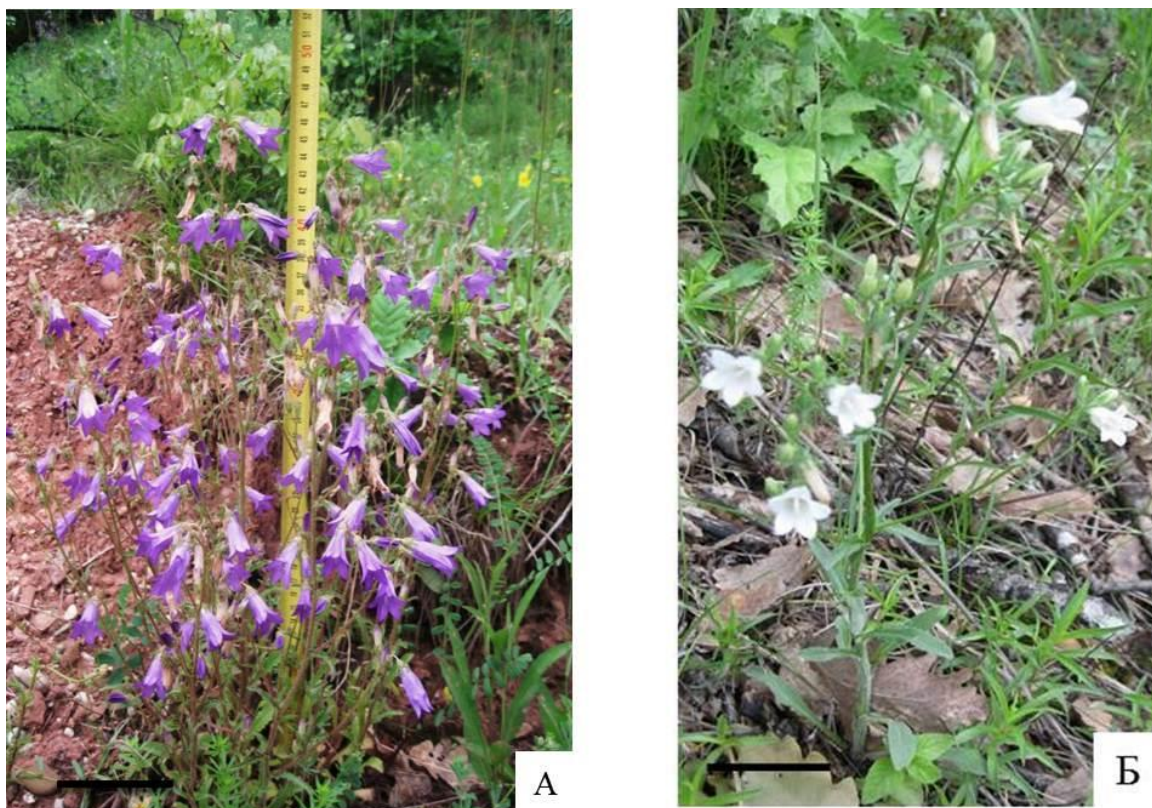
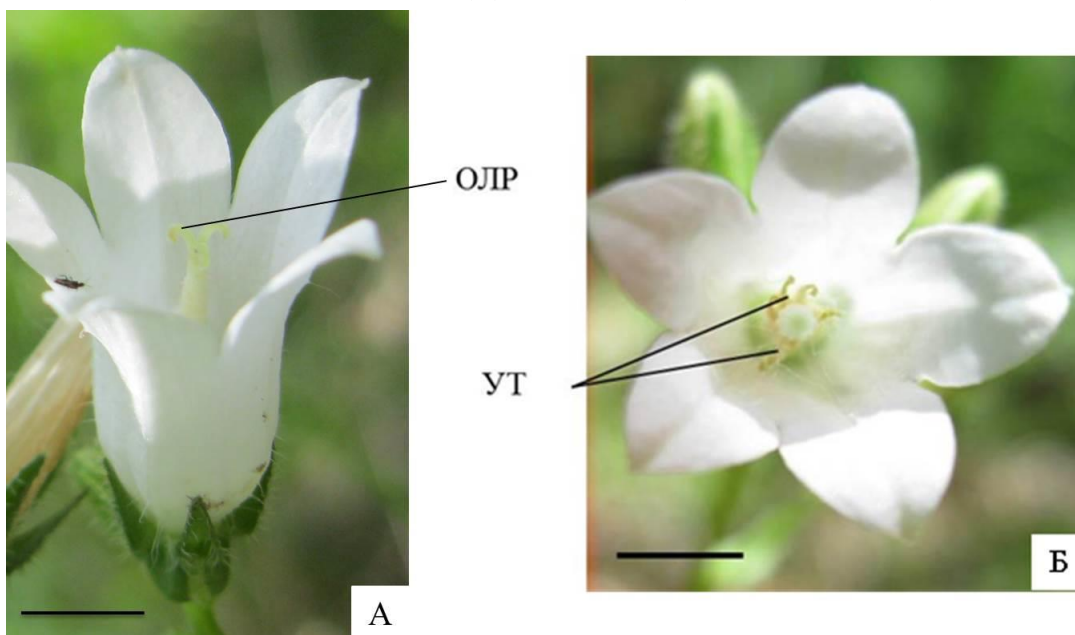
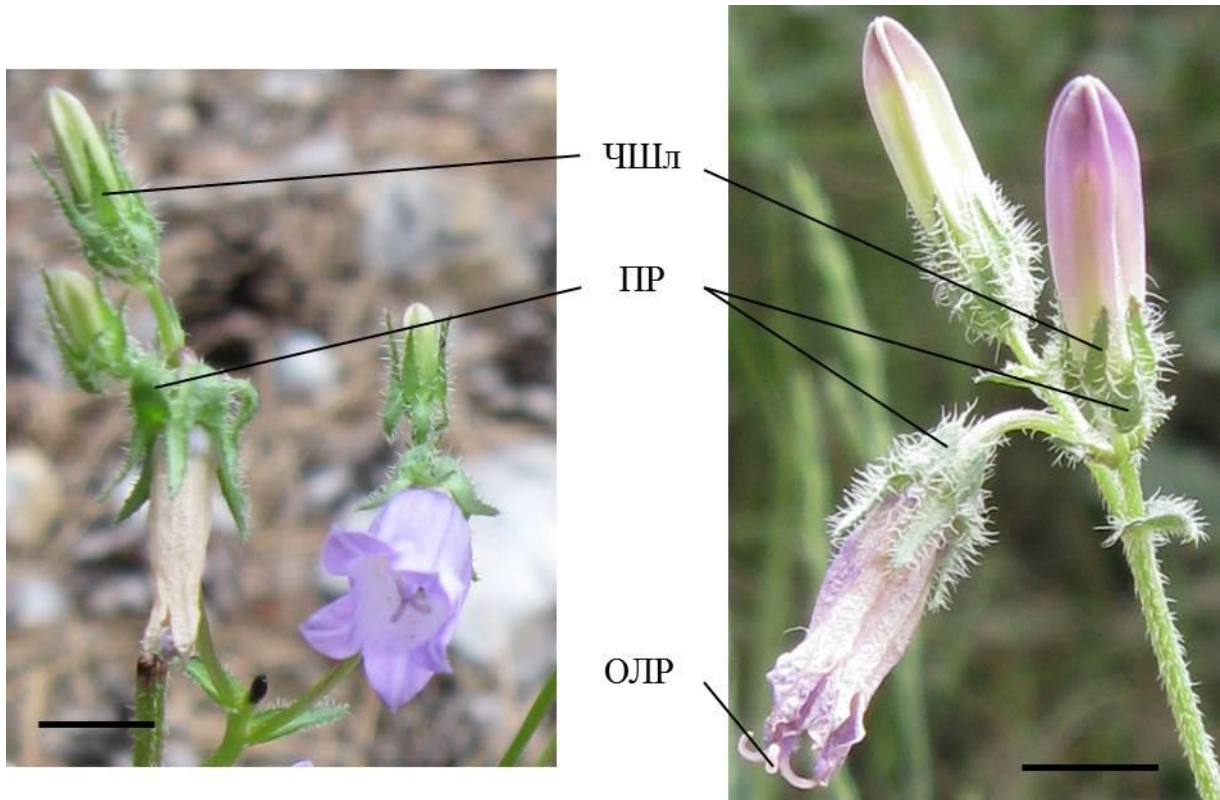


Рисунок 3.11 – Общий вид растений *C. taurica* со светло-сиреневыми (А) и белыми (Б) цветками (Масштаб 10 см)



ОЛР – Отогнутые лопасти рыльца, УТ – увядшие тычинки  
Рисунок 3.12 – Фрагменты цветков *C. taurica* (Масштаб 1 см)





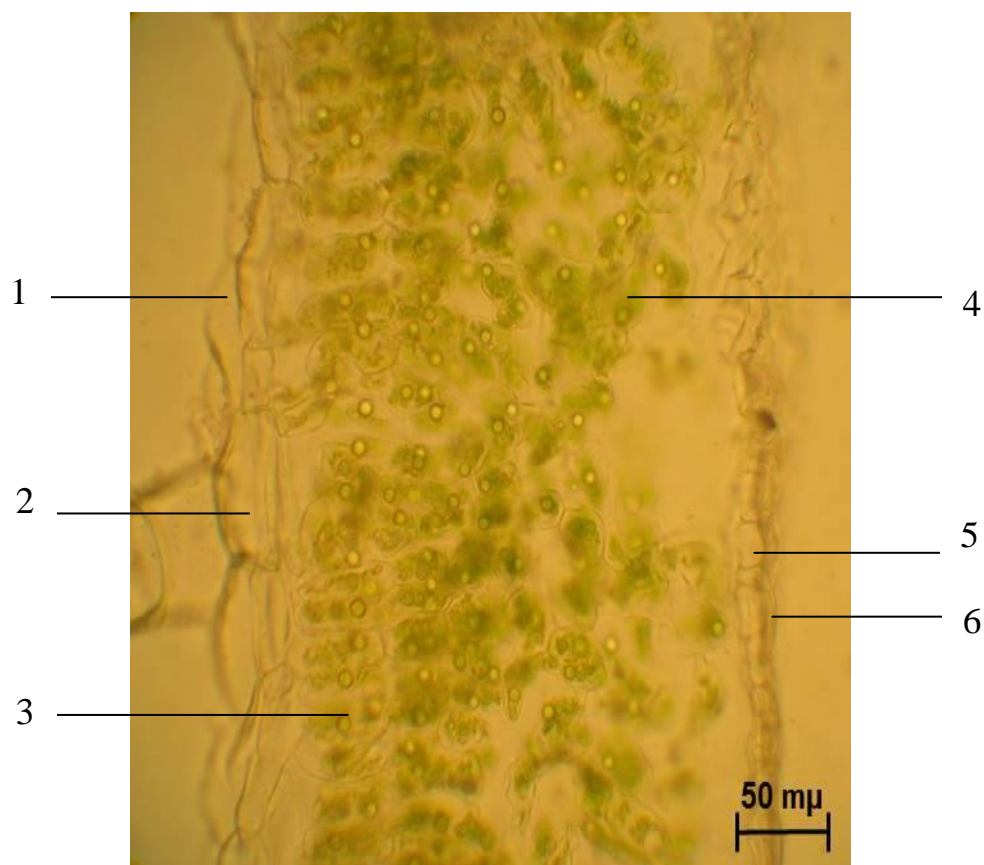
ЧШЛ – Чашелистики, ПР – придатки, ОЛР – отогнутые лопасти рыльца

Рисунок 3.13 – Фрагмент соцветия *C. taurica* (Масштаб 1 см)



Рисунок 3.14 – Пяти- и шестилепестковые цветки *C. taurica* (Масштаб 1 см)

Межклетники небольшие, но обычно крупнее, чем у *C. sibirica*. Корень стелящийся, слабо разветвленный, светло-белого окраса. По мере роста толщина его уменьшается. Также у *C. taurica* имеется корневище, которое способствует вегетативному размножению (Рисунок 3.16).

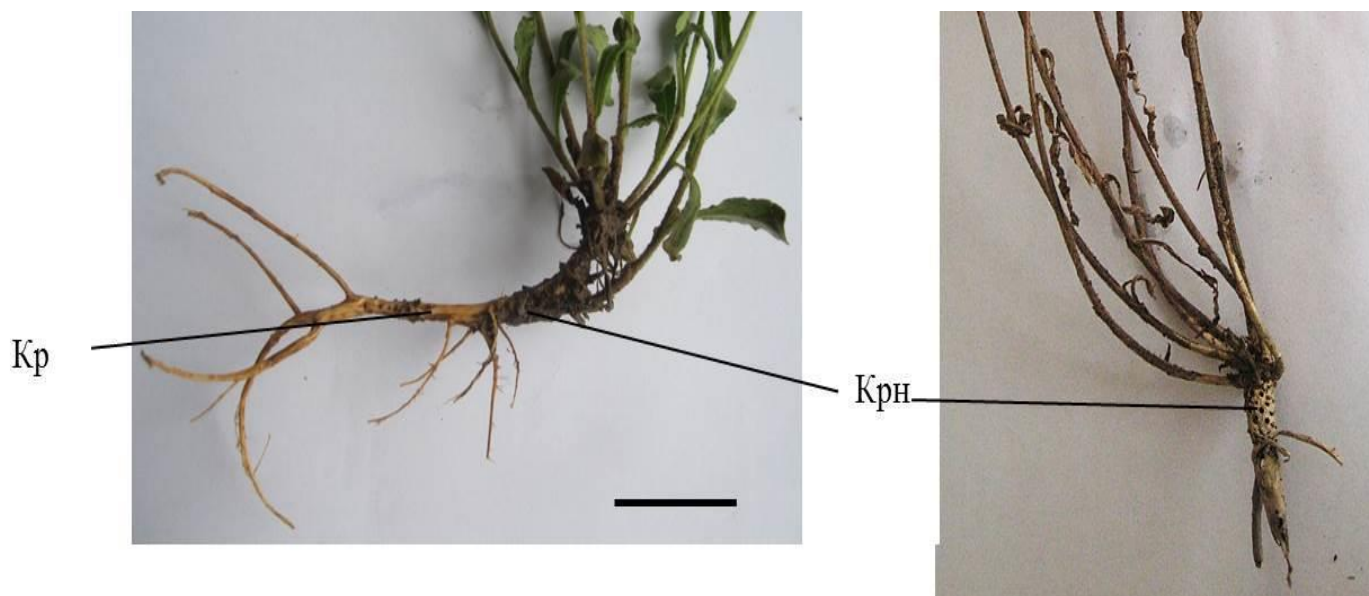


1 – Адаксиальная кутикула, 2 – адаксиальный эпидермис, 3 – палисадный мезофилл, 4 – губчатый мезофилл, 5 – абаксиальный эпидермис, 6 – абаксиальная кутикула

Рисунок 3.15 – Поперечный срез листа *C. taurica*

В корневище находится верхушечная почка, определяющая дальнейший рост побега.

Изучение гербарии НБС – ННЦ показало, основными местами произрастания данного вида являются (северный склон верхнего плата Чатыр-Дага), окрестности пгт Ласпи, Ай-Петринская яйла, гора Аю-Даг, мыс Монастырский, водопад Учан-Су, Боткинская тропа.



Кр – Корень, Крн – корневище

Рисунок 3.16 – Корневая система *C. taurica* (Масштаб 5 см)

**Вид: *Campanula talievii* Juz. – Колокольчик Талиева**

Род: *Campanula* L.

Подсемейство: Campanuloideae

Семейство: Campanulaceae

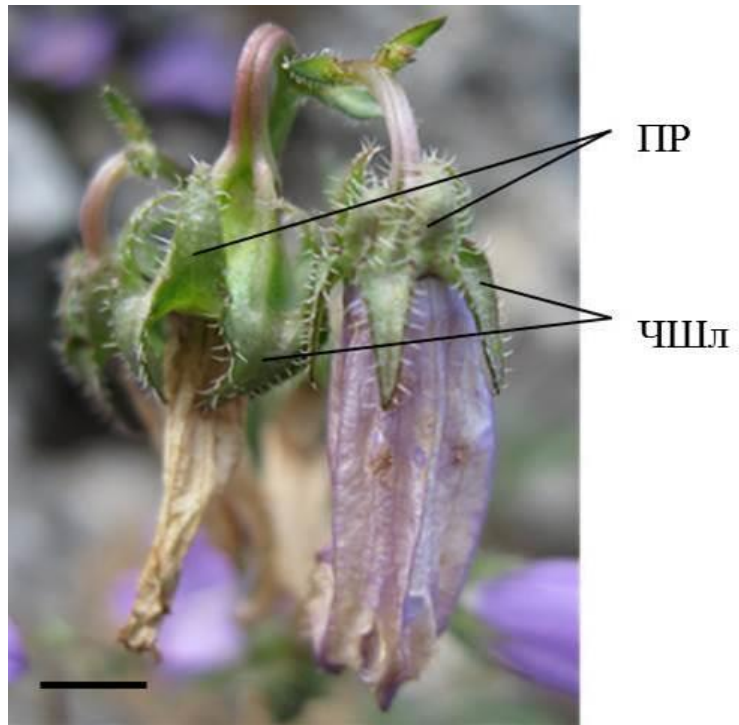
Порядок: Asterales

*Campanula talievii* Juz. – по нашим наблюдениям (Мирошниченко, 2016 в) и согласно литературным данным (Дремлюга и др., 2010) – это полукустарничек около 25 см высотой (Шевченко, 2013 б), с многочисленными, 20-30 мм длиной, собранными в рыхлые кистевидные соцветия цветками (Шевченко и др., 2016; Мирошниченко, 2016 в, 2019). Является эндемом Крыма (Федоров, 1957; Голубев, 1996 а, 1996 б). Также как и для *C. taurica*, характерны многочисленные (4-9) генеративные побеги, средний из которых прямостоячий. Следует отметить, что в отличие от *C. taurica* у *C. talievii* расположение стеблей сначала является ортогональным, а позже направление побегов меняется на ортотропное (Мирошниченко, 2016 а, 2016 в) (Рисунок 3.17).



Рисунок 3.17 – Общий вид растений *C. talievii* (Масштаб 5 см)

Околоцветник двойной, чашечка образована 5-ю сросшимися чашелистиками, с придатками, покрыта волосками (Рисунок 3.18). Иногда цвет чашечки, чашелистиков и придатков у *C. talievii* наряду с зелеными, может становиться бурозеленым (Рисунок 3.19). Мы можем предположить, что окраска чашечки может меняться в зависимости от возраста растения. Завязь 0,3-0,5 мм длиной и 0,5 мм шириной. На генеративном побеге формируется до 30, а на всем растении до 70 цветков (Мирошниченко, 2016 в). У данного вида также обнаружен полиморфизм цветков по признаку количества лепестков, который, как и у *C. taurica*, проявляется лишь в образовании лишнего лепестка без образования дополнительных пыльников или других структур. (Рисунок 3.20).



ПР – Придатки, ЧШл – чашелистики

Рисунок 3.18 – Увядающие цветки *C. talievii* (Масштаб 1 см)

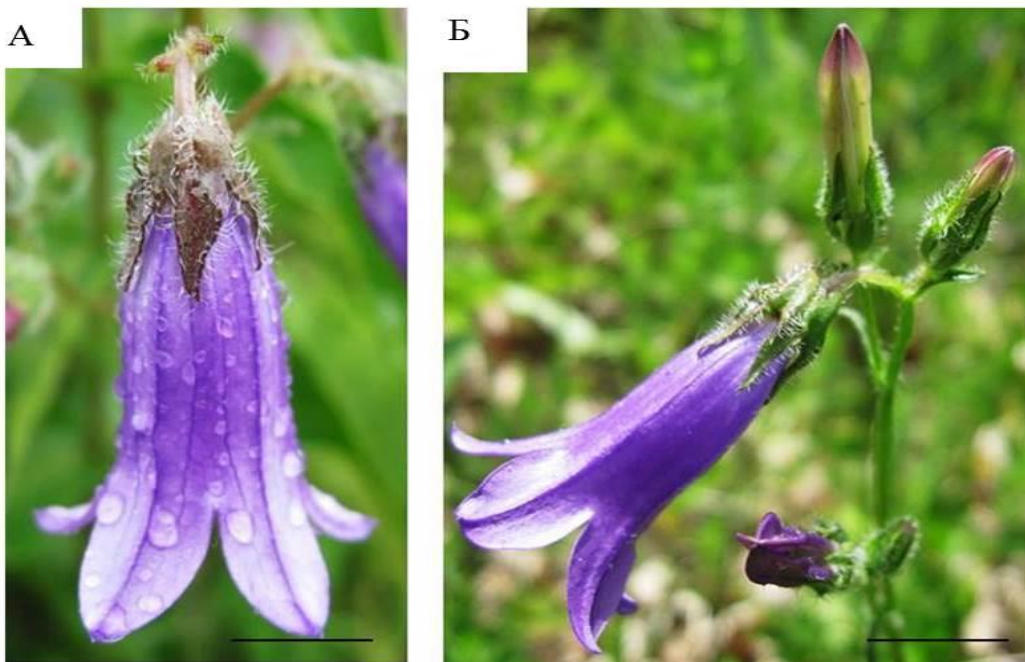
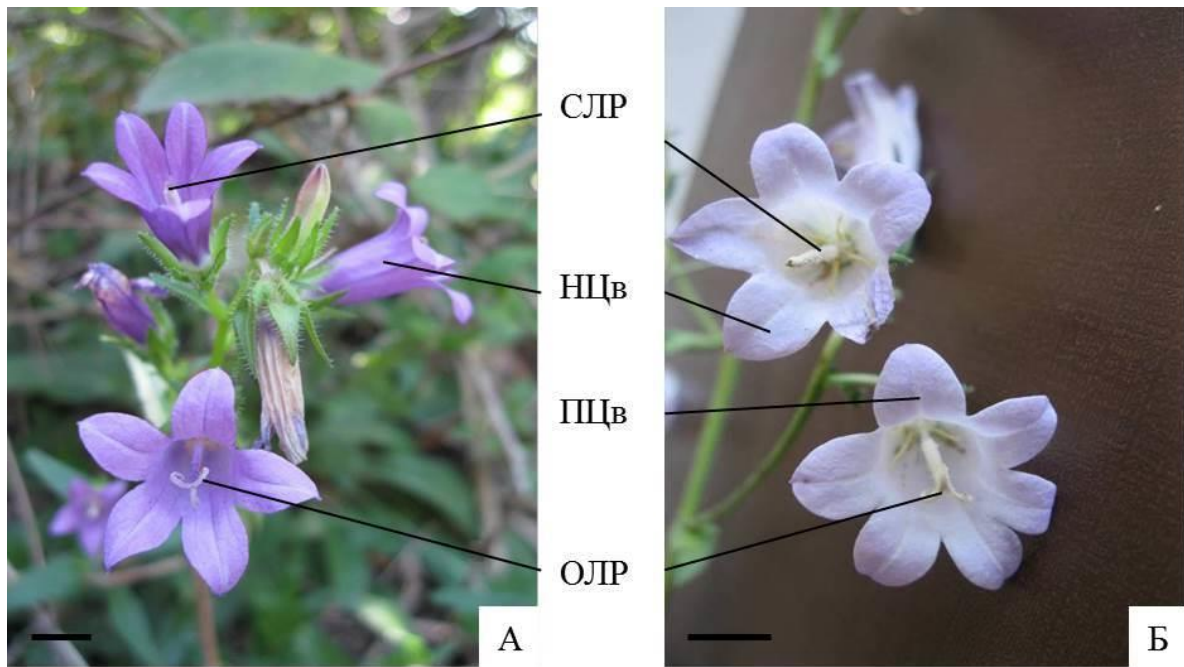


Рисунок 3.19 – Цветки *C. talievii* с буро-зелеными (А) и зелеными (Б) чашечками, чашелистиками и придатками



СЛР – Сомкнутые лопасти рыльца, НЦв – нормальный цветок, ПЦв – цветок с 6-ю лепестками, ОЛР – отвернутые лопасти рыльца

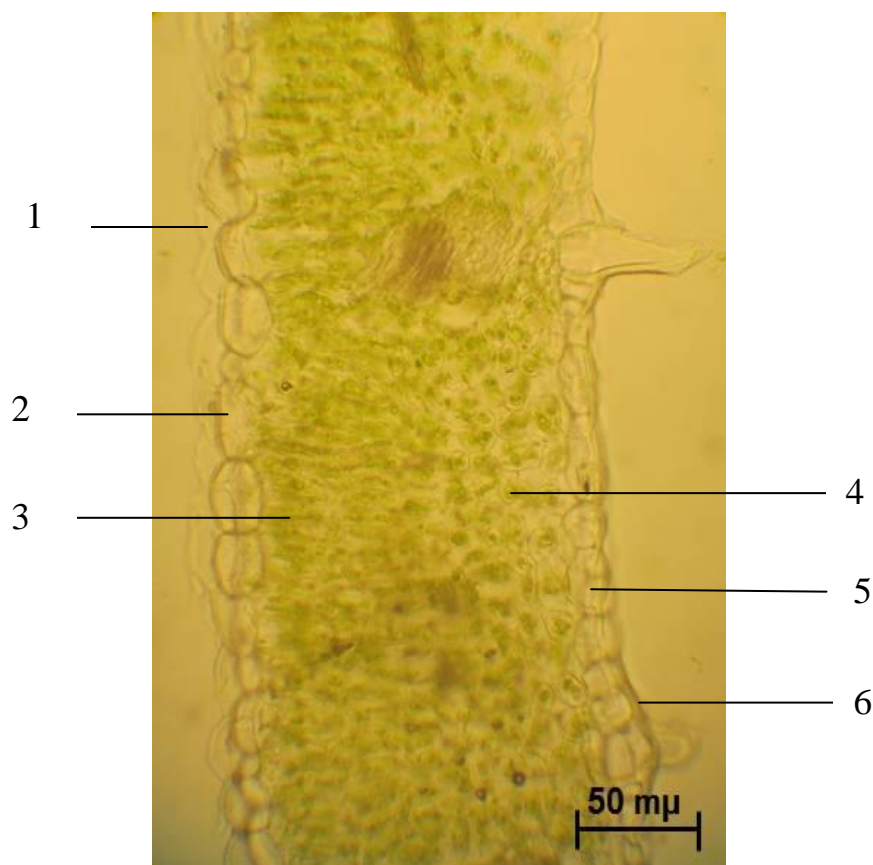
Рисунок 3.20 – Морфологически нормальный (А) и цветок с 6-ю лепестками (Б) у *C. talievii* (Масштаб 1 см)

Структурная организация листа *C. talievii* имеет как ряд общих с *C. taurica* и *C. sibirica* черт (бифациальное амфистоматическое строение, утолщенные клетки эпидермы), так и отличительных. Так, мезофилл представлен 2-3 слоями палисадной и 3-4 слоями губчатой паренхимы, которая представлена мелкими клетками и межклетниками (Рисунок 3.21).

При этом коэффициент палисадности составил 0,53-0,60, в то время как у *C. sibirica* и *C. taurica* не превышал 0,50. Эти особенности позволяют сделать обоснованное предположение о принадлежности *C. talievii* к растениям с ксероморфной организацией.

Корень у *C. talievii* разветвленный, стержневой, веретеновидный, стелящийся, светло-белого окраса. У данного вида, также как и у *C. taurica*, имеется корневище и наблюдается контрактильность корней (Рисунок 3.22), которая обусловлена ярко

выраженной способностью сокращаться в продольном направлении.

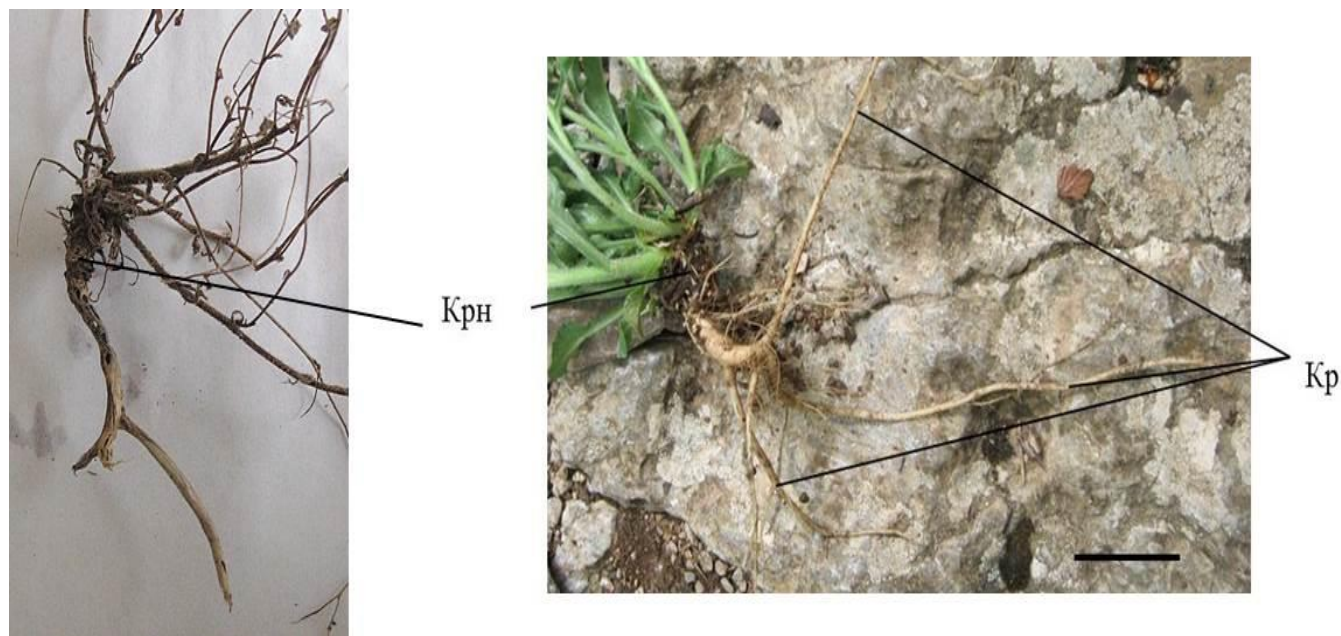


1 – Адаксиальная кутикула, 2 – адаксиальный эпидермис, 3 – палисадный мезофилл, 4 – губчатый мезофилл, 5 – абаксиальный эпидермис, 6 – абаксиальная кутикула

Рисунок 3.21 – Поперечный срез листа *C. talievii*

Сокращение происходит в основном в частях корней, непосредственно подходящих к корневищу, может быть и в боковых. Вероятно, благодаря выраженной контрактильности корней, *C. talievii* может произрастать в жестких каменистых условиях (Рисунок 3.23).

Цветут всех три исследованных вида длительно. Цветение длится с мая по август, включительно (Мирошниченко, 2013 б). В результате такого продолжительного цветения на одном растении можно наблюдать бутоны, раскрытые и увядшие цветки одновременно, а в августе увидеть еще и плоды (Мирошниченко, 2015, 2016 а).



Кр – Корень, Крн – корневище

Рисунок 3.22 – Корневая система *C. talievii* (Масштаб 5 см)

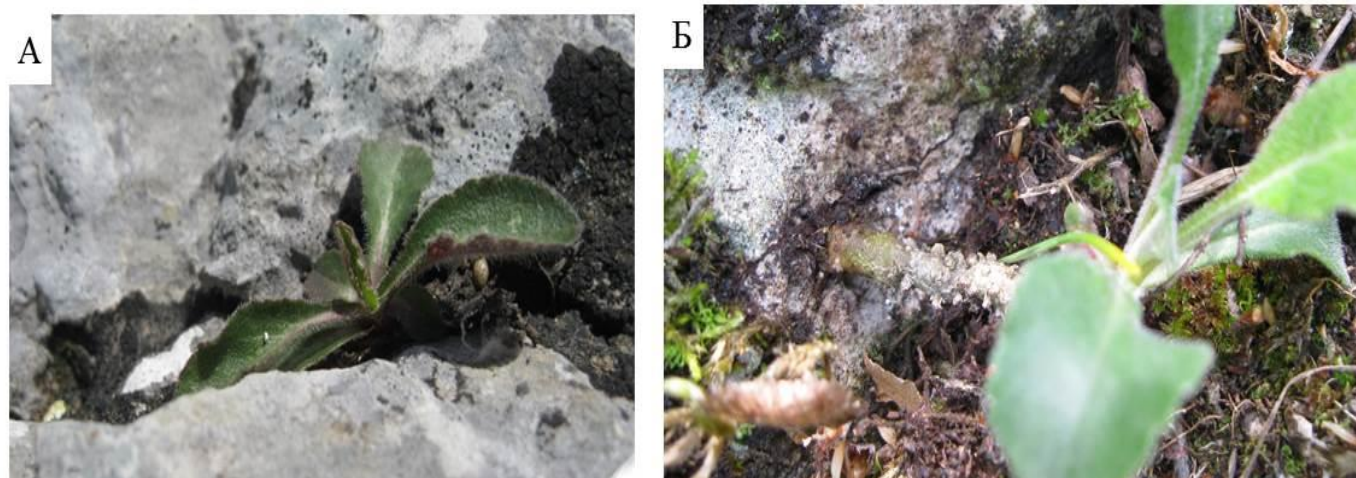
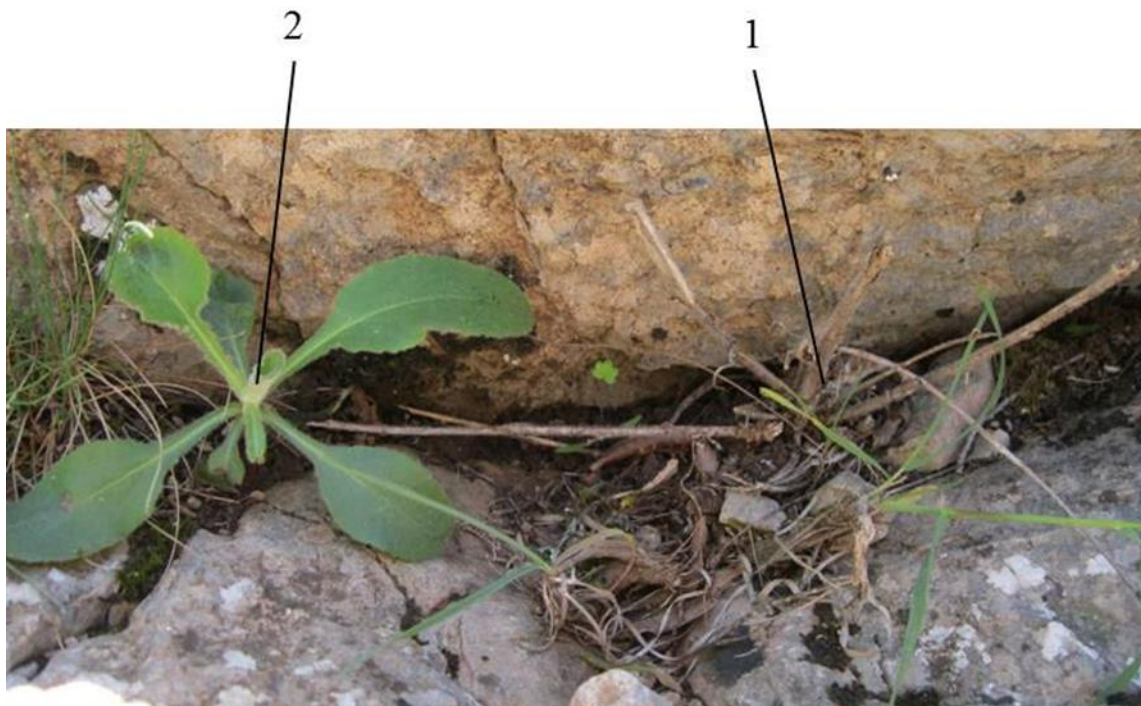


Рисунок 3.23 – *C. talievii* в местах произрастания среди камней

Закладка репродуктивных структур происходит в год цветения. Генеративные побеги у *C. sibirica* и *C. taurica* увядают в конце вегетации, отмирание надземных частей наблюдается после завершения диссеминации. У *C. talievii* стебли к концу вегетации засыхают, но не отмирают, в результате чего на следующий год из почек возобновления образуется новая розетка (Мирошниченко, 2014 в) (Рисунок 3.24).





1 – Прошлогоднее растение, 2 – новая розетка

Рисунок 3.24 – Генеративные побеги *C. talievii* на разных стадиях онтогенеза

По литературным данным представители рода отличаются неодинаковым порядком раскрытия цветка. Раскрытие терминального цветка обычно наблюдается раньше, чем раскроются 2-4 расположенных ниже цветка. По данным Н.П. Балобановой (2008) простые соцветия (*C. trachelium*, *C. mirabilis* Albov) отличаются тем, что у них всегда первым раскроется терминальный цветок. Затем раскрытие наблюдается у базального цветка. А дальше раскрытие имеет акропетального направления. Однако, относительно *C. latifolia*, *C. ossetica* M.B. и других таксонов имеется мнение, что первым раскроется базальный цветок, а дальнейшее распускание цветков происходит по акропетальному типу. Касательно соцветий, то в них первыми зацветут верхние, после базальные, а следом раскрывание пойдет по акропетальному типу, то есть цветки распускаются от нижних до верхних цветков соцветия.

Следует подчеркнуть, что одним из важных факторов для начала цветения является температура воздуха (Антонова, 1972; Антонова, 1976). Обычно данные

виды зацветают при среднесуточной температуре +20 °С. В разные годы время начала цветения варьирует, и фиксируются разные даты (Таблицы 3.1 – 3.6). Так, при низких весенних температурах цветение у *C. sibirica* наступает на 1,5-2 недели позже, чем при среднестатистических погодных условиях. Высокие температуры в летний период провоцируют более раннее завершение цветения, семяобразования и диссеминации.

В местах произрастания изучаемых видов среднестатистические показатели температуры, влажности воздуха и количества осадков по годам также варьируют (Плугатарь и др., 2015). Иногда *C. sibirica* начинает цвести на 1,5-2 недели позже, чем *C. taurica* и *C. talievii* (Мирошниченко, 2016 г). Изученные нами виды восприимчивы к пониженным температурам, и наиболее восприимчивым оказался *C. talievii*. Так, после нетипичной для южного Крыма холодной зимы 2011-2012 гг. на прежних местах произрастания северно-восточного склона горы Чатыр-Даг (нижнее плато) *C. talievii* не дал новых розеток листьев. А также не сохранились прошлогодние побеги, хотя в 2011 году там были отмечены генеративные особи. Первые проростки появились в 2015 году единичными экземплярами. Даже нельзя было просчитать количество особей на площадку, так сильно они были разбросаны по всей территории нижнего плато Чатыр-Дага. В 2016 году количество особей увеличилось и доходило до 4-х экземпляров на 1м<sup>2</sup>.

Для начала вегетации толчковым элементом является сумма активных температур. Данный показатель характеризуется суммой средних суточных температур воздуха или почвы, которые превышают порог в + 0 °С, 5 °С или +10 °С, а также биологический минимум температур.

Для дальнейшего успешного развития растений необходима сумма эффективных температур, которая характеризуется тепловым режимом за рассматриваемый период времени при условии, что она будет выше условной величины нижнего температурного предела (Лосев, 1994, [http://www.agroatlas.ru/ru/content/Climatic\\_maps/Sum\\_t/](http://www.agroatlas.ru/ru/content/Climatic_maps/Sum_t/)).

Таблица 3.1 – Феноритмы цветения вида *C. sibirica*

год	месяц											
	май			июнь			июль			август		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
2011		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
2012			■	■	■	■	■	■				
2013				■	■	■	■	■	■	■	■	■
2014		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
2015		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	

■	- бутонизация	■	- начало цветения	■	- массовое цветение	■	- конец цветения
---	------------------	---	----------------------	---	------------------------	---	---------------------

\*- применительно для таблиц 6.1, 6.3, 6.5





Таблица 3.6 – Сумма активных и эффективных температур, необходимых для наступления фенофаз вида *C. talievii*

Год	Фазы цветения и сумма активных и эффективных температур °С			
	Бутонизация	Начало цветения	Массовое цветение	Завершение цветения
2011	$\frac{411,3}{279,2}$	$\frac{564,4}{432,3}$	$\frac{748,2 - 1861,7}{616,1 - 1729,6}$	$\frac{2046,8}{1914,7}$
2012	$\frac{761,2}{693}$	$\frac{910,1}{841,9}$	$\frac{910,1 - 1496,4}{841,9 - 1428,2}$	$\frac{1703,5}{1635,3}$
2013	$\frac{709,4}{548,3}$	$\frac{1038,3}{877,2}$	$\frac{1209,9 - 2177,7}{1048,8 - 2016,6}$	$\frac{2377,9}{2216,8}$
2014	$\frac{682,7}{504,4}$	$\frac{839,3}{661}$	$\frac{1016,4 - 1351,6}{838,1 - 1173,3}$	$\frac{1524,5}{1346,2}$
2015	$\frac{548,6}{395,4}$	$\frac{863,9}{710,7}$	$\frac{1040,7 - 1989,4}{887,5 - 1836,2}$	$\frac{2206,9}{2053,7}$

При этом в ходе наблюдений и расчетов установлено, что непосредственное влияние на наиболее чувствительную фенофазу развития растений – цветение – имеют суммы активных температур (Таблицы 3.2, 3.4, 3.6). Обобщение данных позволило определить значение температур, при которых наступают фенофазы от бутонизации до окончания цветения (Рисунок 3.25). В отличие от *C. talievii*, который реагирует на пониженные температуры, *C. sibirica* негативно реагирует на высокие температуры. Мы предполагаем, что именно этим фактором обуславливается предпочтение *C. sibirica* произрастать в более затемненных местах (Joung, 2002). Особи *C. sibirica* и *C. taurica* произрастают на полянах и опушках леса (в тени деревьев или вдоль дорог с несолнечной стороны) в более увлажненных условиях, и наличие подстилки гарантирует более благоприятные условия для дозревания семян и их всхожести в следующем году.

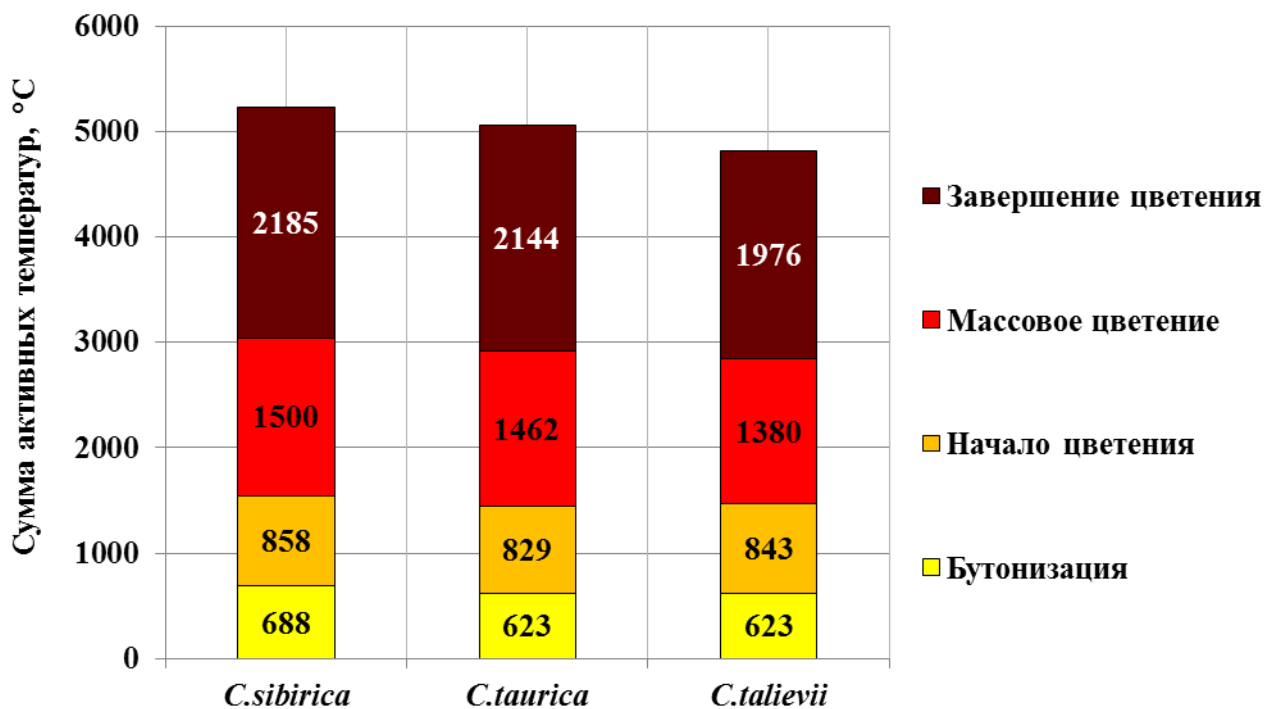
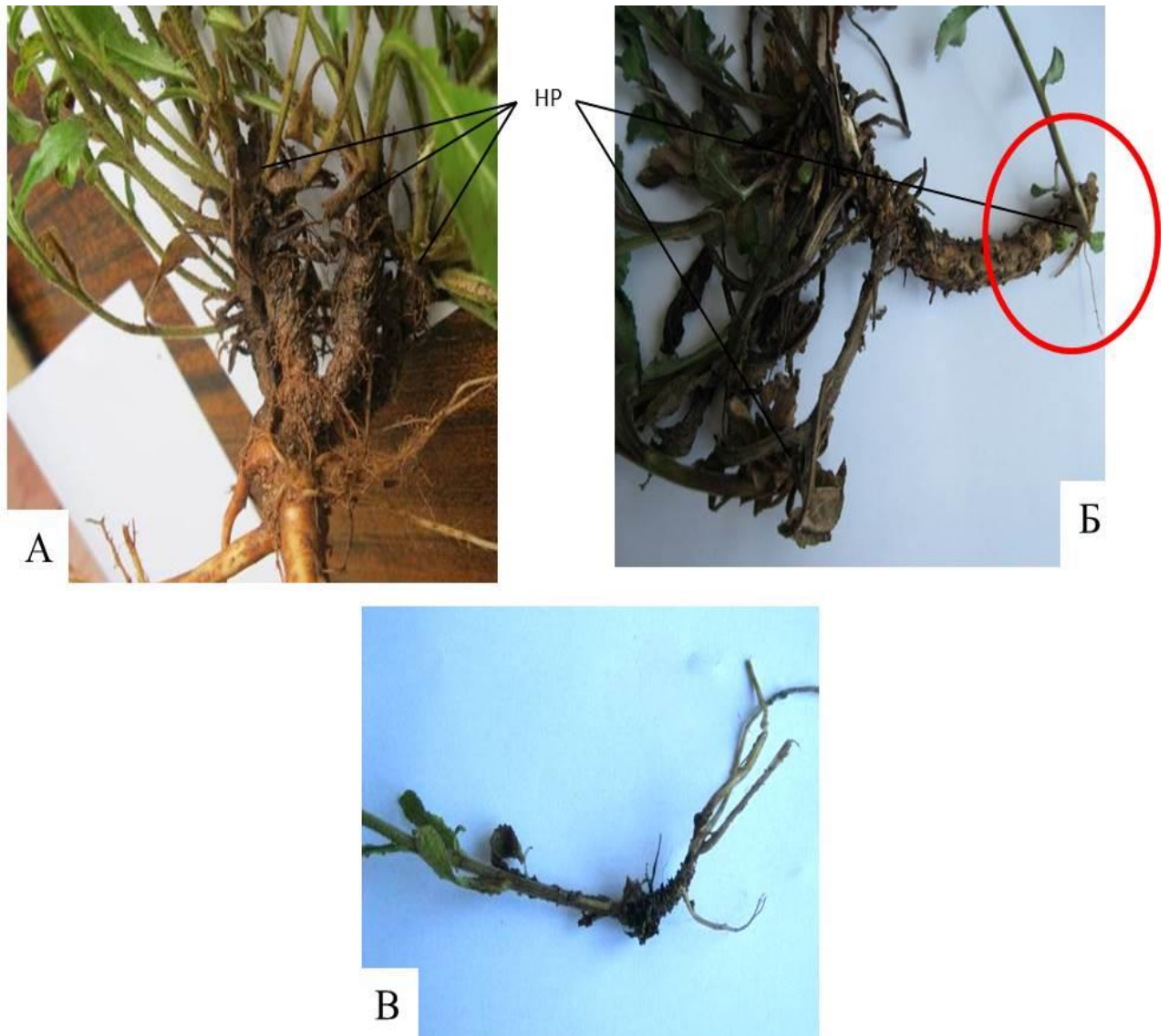


Рисунок 3.25 – Феноритмы с суммами средних активных температур за 2011-2015 гг

*C. taurica* и *C. talievii* обладают дополнительным вегетативным способом размножения – корневищем (партикуляция ювенильного типа). При этом новые розетки листьев, образующиеся на корневище, дают генеративные побеги. Эти побеги формируют корни, за счет чего в дальнейшем смогут существовать без материнского растения (Рисунок 3.26, 3.27, 3.28) (Мирошниченко, 2014 е). И даже на обломанных побегах могут формироваться новые розетки листьев. Так, М.С. Шалыт (1960) называет корневищем подземный побег с придаточными корнями и уменьшенными листьями. Самым распространенным типом вегетативного размножения является размножение при помощи корневища. Особенно это заметно у растений произрастающих в умеренных широтах. Наличие корневища также способствует более успешному освоению новых территорий, а также устойчивости и конкурентноспособности при различных факторах среды (Шалыт, 1960). Отличается от вышеперечисленных *C. sibirica*, не имеющий корневища, поскольку является

двулетником – в первый год образуется розетка листьев, а во второй – одинарный генеративный побег.



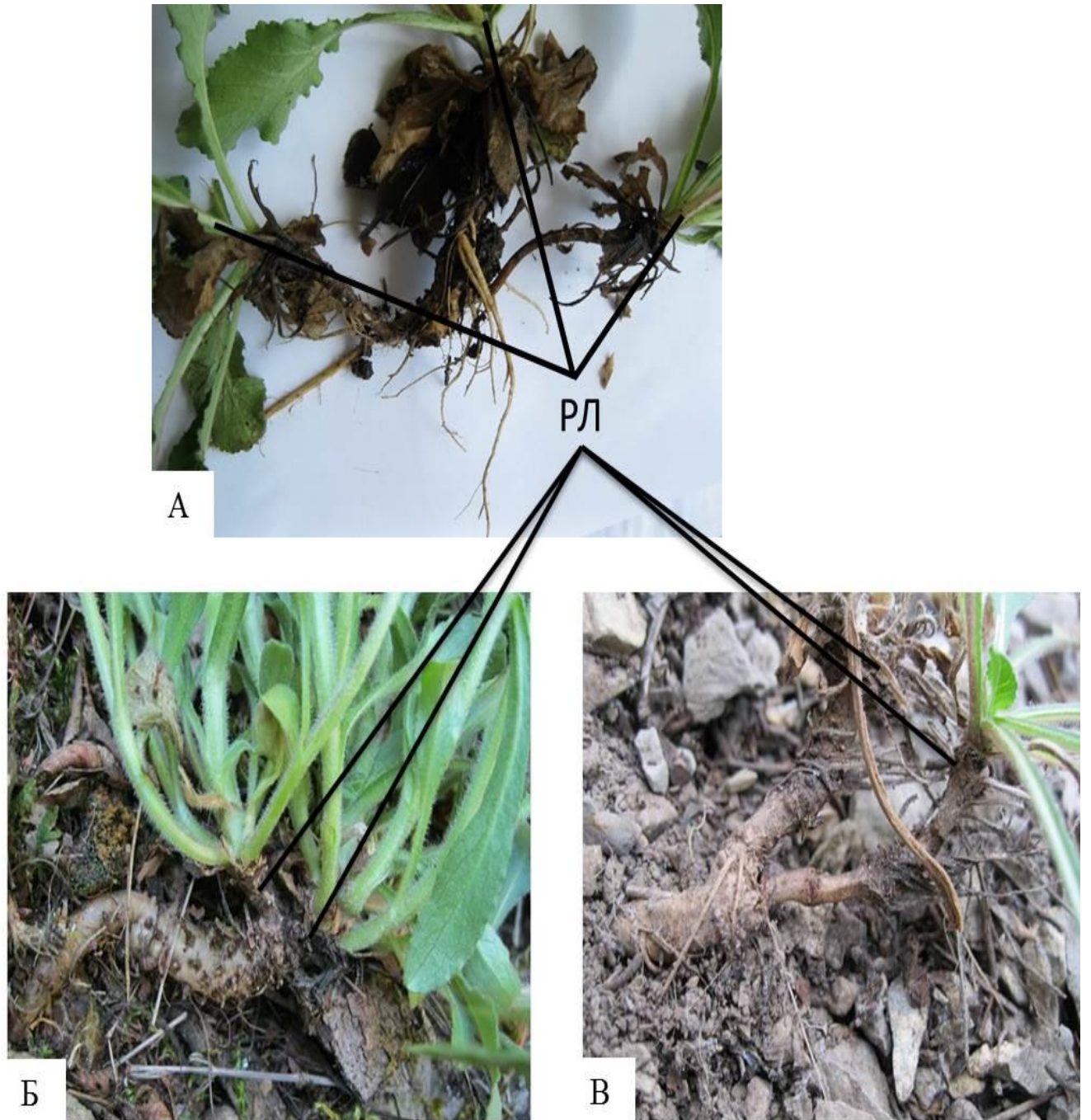
НР – Новая розетка листьев

Рисунок 3.26 – Фрагменты корневой системы *C. taurica* (А), *C. talievii* (Б) и *C. sibirica* (В)





Рисунок 3.27 – Фрагменты растений *C. taurica* с дополнительными вегетативными побегами



РЛ – Розетки листьев

Рисунок 3.28 – Вегетативное размножение *C. talievii*(А, В) и *C. taurica* (Б)

Поскольку многие представители семейства *Campanulaceae* декоративны и используются в этом качестве в садах и парках, нами проведена оценка декоративности изучаемых видов, результаты которой свидетельствуют о

достаточно высоком потенциале использования их в озеленении (Таблица 3.7) (Мирошниченко, 2014 в).

Таблица 3.7 – Оценка декоративности изучаемых видов

№	Название признака Вид	Максимальная оценка признака по 5-бальной системе		
		<i>C. talievii</i>	<i>C. taurica</i>	<i>C. sibirica</i>
1	Окраска цветка	5	4	4
2	Размер цветка	5	4	4
3	Форма цветка	5	5	5
4	Аромат (интенсивность, специфичность)	4	3	3
5	Обилие цветения	5	5	4
6	Длительность цветения	5	5	5
7	Декоративность вегетативной части растения	5	4	4
8	Оригинальность	5	4	4
9	Состояние растений	5	5	5
10	Зимостойкость	4	4	4
<i>Средний балл:</i>		4,8 балла	4,3 балла	4,2 балла

Таким образом, можно отметить, что по многим морфологическим признакам изучаемые виды сходны между собой и, в основном, соответствуют другим представителям семейства *Campanulaceae* (Флора СССР, 1957; Федоров, 1957; Вульф, 1969 а, 1969 б; Голубев, 1996). Однако выявлены некоторые видоспецифические особенности: в степени ветвления побеговой системы

(ортотропное направление роста у *C. taurica* и ортогональное у *C. talievii*; формирование у *C. sibirica* одного центрального стебеля с возможными 1-2 ответвлениями в верхней части растения. *C. taurica* и *C. talievii* характеризуются многочисленными побегами и могут формировать 3-6 и 4-9 стеблей, соответственно); у *C. sibirica* корневище отсутствует, в то время как у *C. taurica* и *C. talievii* – оно хорошо развито, что, по-видимому, обусловлено жизненной формой растений (*C. sibirica* – 2-летнее травянистое растение, *C. taurica* – многолетнее травянистое растение, *C. talievii* – полукустарничек); в строении листовой пластинки (в отличие от двух других, у *C. talievii* значительно четче проявляются ксероморфные черты (более мелкие клетки и межклетники; более высокий коэффициент палисадности), что, вероятно, связано с условиями произрастания (*C. talievii* произрастает на сухих каменистых склонах, а *C. taurica* и *C. sibirica* предпочитают опушки леса и лесные поляны). Показана высокая декоративность изучаемых видов, что позволяет рекомендовать их для использования в садово-парковом хозяйстве.

## РАЗДЕЛ 4

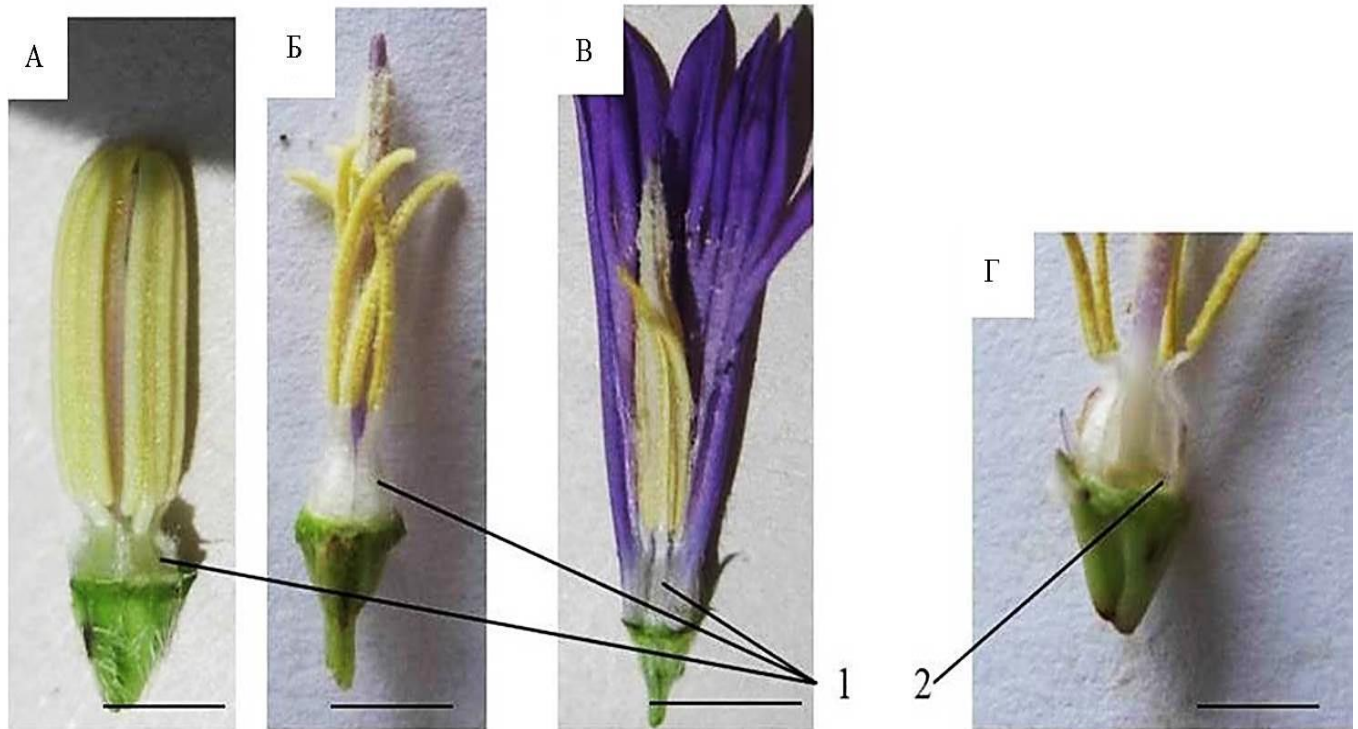
### ХАРАКТЕРИСТИКА МУЖСКИХ ГЕНЕРАТИВНЫХ СТРУКТУР

Одной из важнейших структурно-функциональных частей цветка является андроцей, который представляет собой совокупность тычинок, во многом определяющих стратегию вида: сколько пыльников в цветке, каково их положение и последовательность развития, достаточное ли количество образуется пыльцы для осуществления эффективного опыления. В процессе эволюции число тычинок может меняться, и связано это с биологией опыления и опылителей, наличием или отсутствием нектарников (Меликян, 1994; Юрцева, 2000; Amici, 1824).

Изучаемые нами виды начинают цвести, в зависимости от температурных показателей, при среднесуточной температуре воздуха примерно +20 °С в I-II декаде мая и продолжают свое цветение до конца августа-середины сентября.

Развитие мужских генеративных структур у всех трех видов идет сходно. Для изученных таксонов характерен андроцей с 5 тычинками. Расположение тычинок симметричное. Они равные, прямые, прикреплены к нектарному диску. В бутоне они плотно охватывают пестик. Основания тычиночных нитей расширены и, смыкаясь, образуют купол, на верху которого имеется отверстие (Мирошниченко, 2014 в, 2014 ж). Это способствует опылению крупными насекомыми, которые через отверстие хоботком могут достигать нектарный диск и извлекать нектар (Рисунок 4.1). Тычиночная нить продолжает в связник пыльника. Пыльник 2-тековый, 4-гнездный (Рисунок 4.2). Перегородки между гнездами иногда не разрушаются, и тогда эти гнезда сохраняют свою индивидуальность (Мирошниченко, 2013 в). Внутри каждого гнезда вдается плацентоид – радиальный вырост ткани связника (см. Рисунок 4.2).

Археспорий, отличающийся своими размерами и крупным ядром, дифференцируется в субэпидермальном слое.

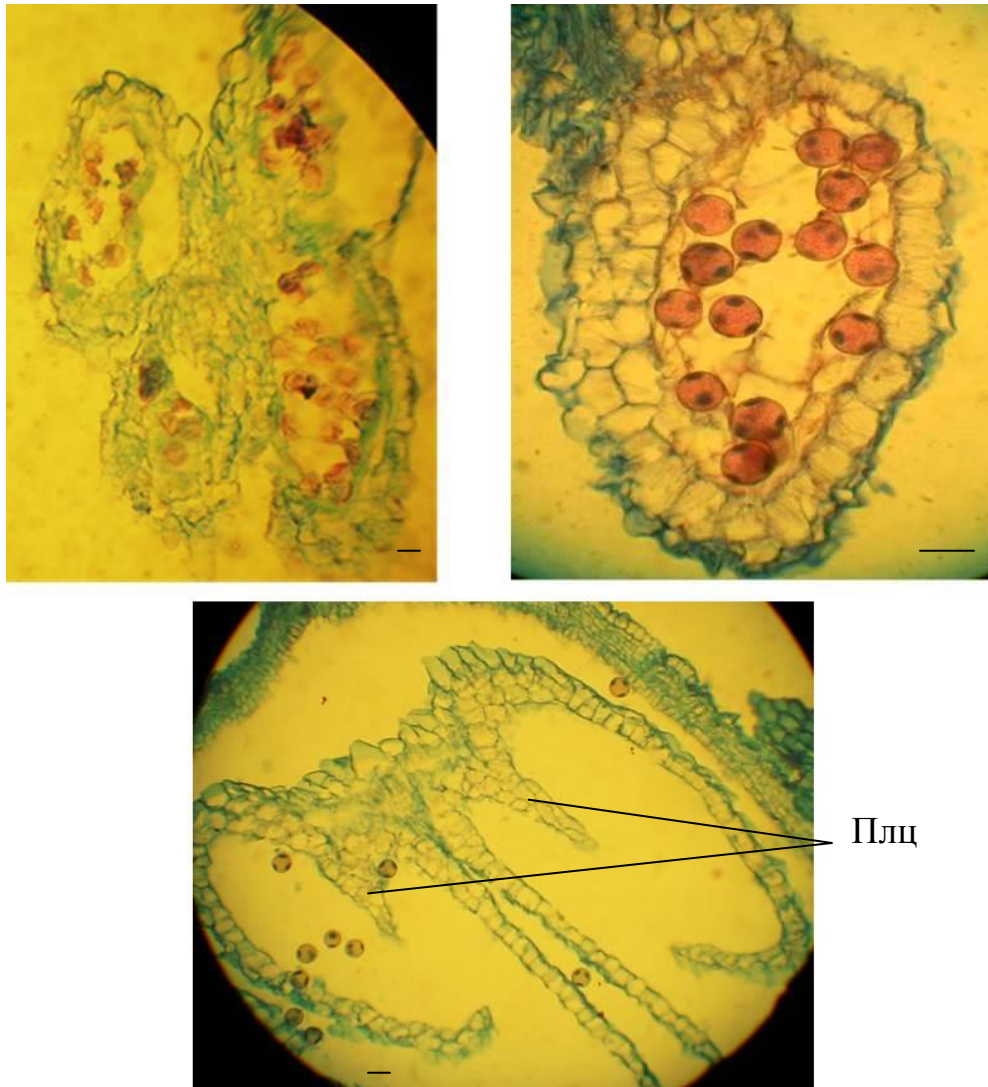


1 – Расширенные основания тычиночных нитей, 2 – нектарный диск

Рисунок 4.1 – Фрагменты цветка *C. taurica* (А, В) и *C. talievii* (Б, Г) с частично и полностью удаленным околоцветником (Масштаб 1 см)

В результате деления археспориальных клеток образуются париетальные и спорогенные клетки, последние из которых формируют спорогенную ткань, а из париетального (Мирошниченко, 2016 в) слоя развивается стенка микроспорангия (Рисунок 4.3). Стенка микроспорангия развивается центробежно, при котором тапетум развивается из первичной париетальной ткани (Мирошниченко, 2014 д).

После прекращения делений в спорогенной ткани ее клетки обособляются, вокруг них откладывается каллоза, и образуются микроспороциты. В результате проходящего в них мейоза формируются тетрады микроспор. Образование тетрады микроспор симультанное, при котором клеточные перегородки образуются после второго деления. Образующиеся тетрады микроспор изобилатерального и тетраэдрального типов (Мирошниченко, 2014 д).



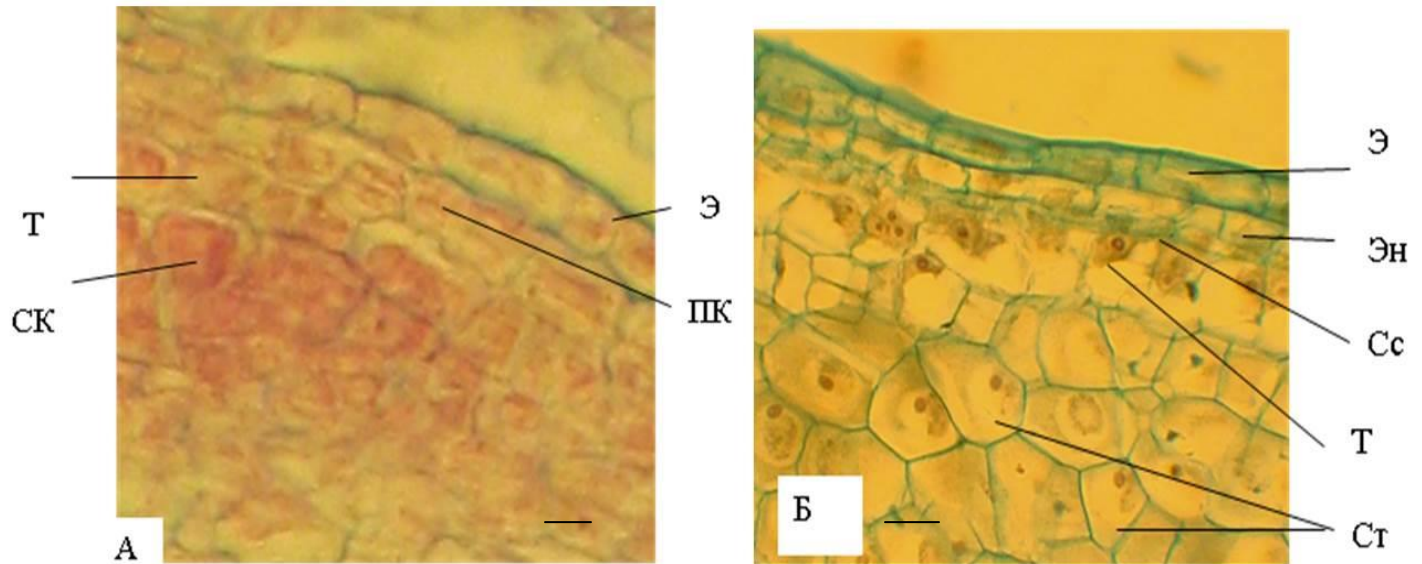
Плц – Плацентоид

Рисунок 4.2 – Фрагменты пыльников *C. sibirica* (М = 30 μm)

Сформированная стенка микроспорангия представлена секреторным тапетумом, одним средним слоем, эндотецием и эпидермисом (Мирошниченко, 2014 д, 2014 ж). В процессе развития стенки пыльника происходит дегенерация клеток тапетума, что сопряжено с процессами мейоза и развития пыльцевого зерна (Рисунок 4.4).

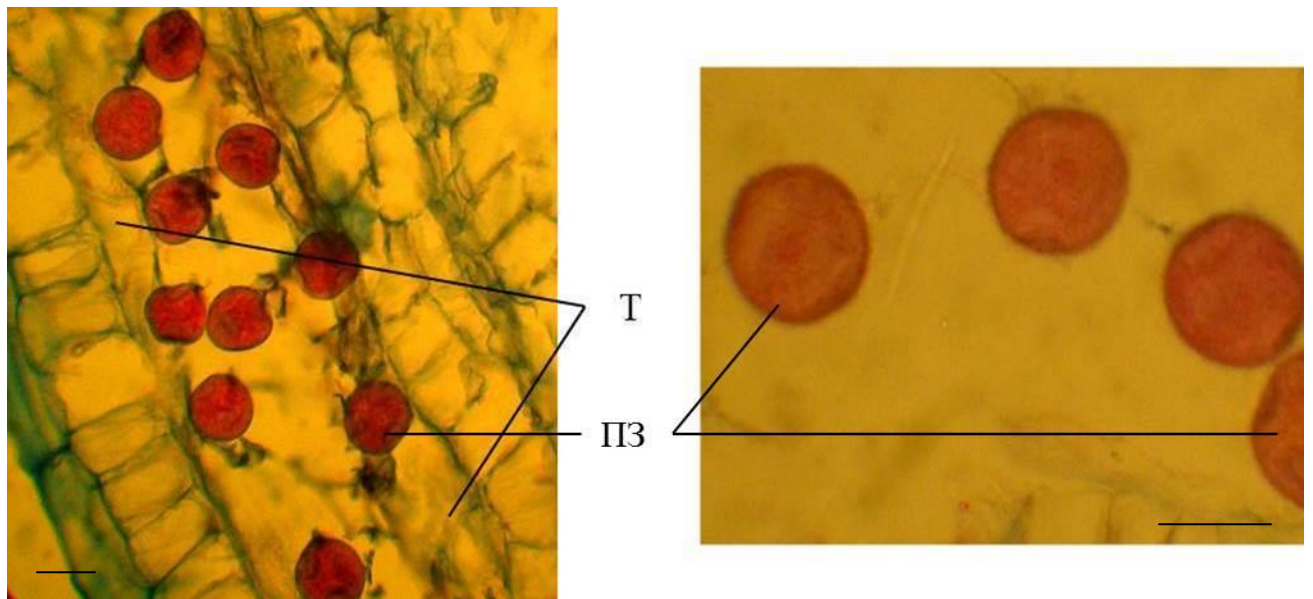
По мере развития микроспороцитов и прохождения в них мейоза клетки среднего слоя постепенно уплощаются и дегенерируют. Клетки тапетума

сохраняются довольно долго и наблюдаются в период дифференцирующего митоза (Рисунок 4.5).



Э – Эпидерма, ПК – париеальные клетки на стадии их деления, Т – тапетум, СК – спорогенные клетки, Эн – эндотеций, Сс – средний слой, Ст – спорогенная ткань

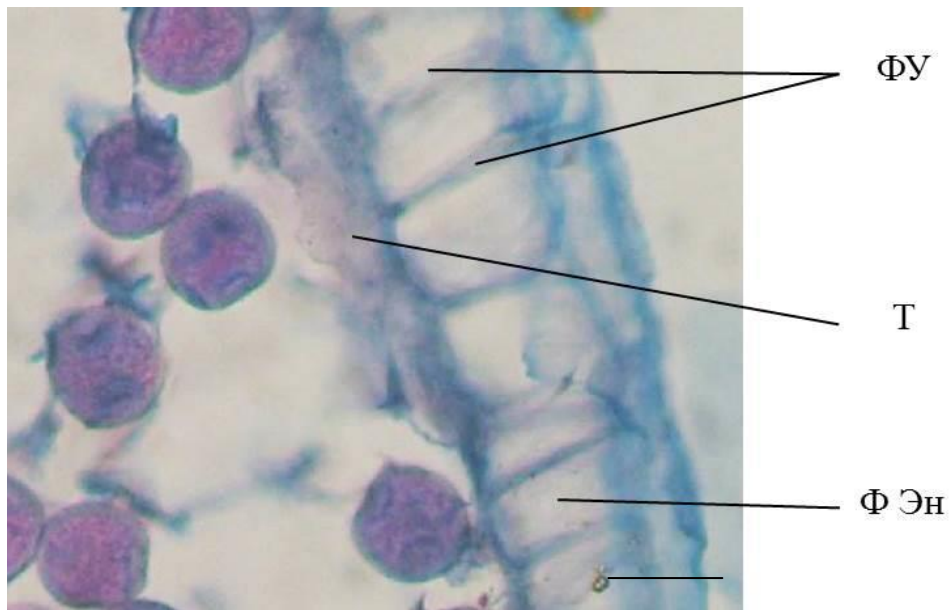
Рисунок 4.3 – Фрагменты микроспорангия *C. taurica* (А) и *C. talievii* (Б) (М = 35 μm)



Т – Тапетум, ПЗ – пыльцевые зерна

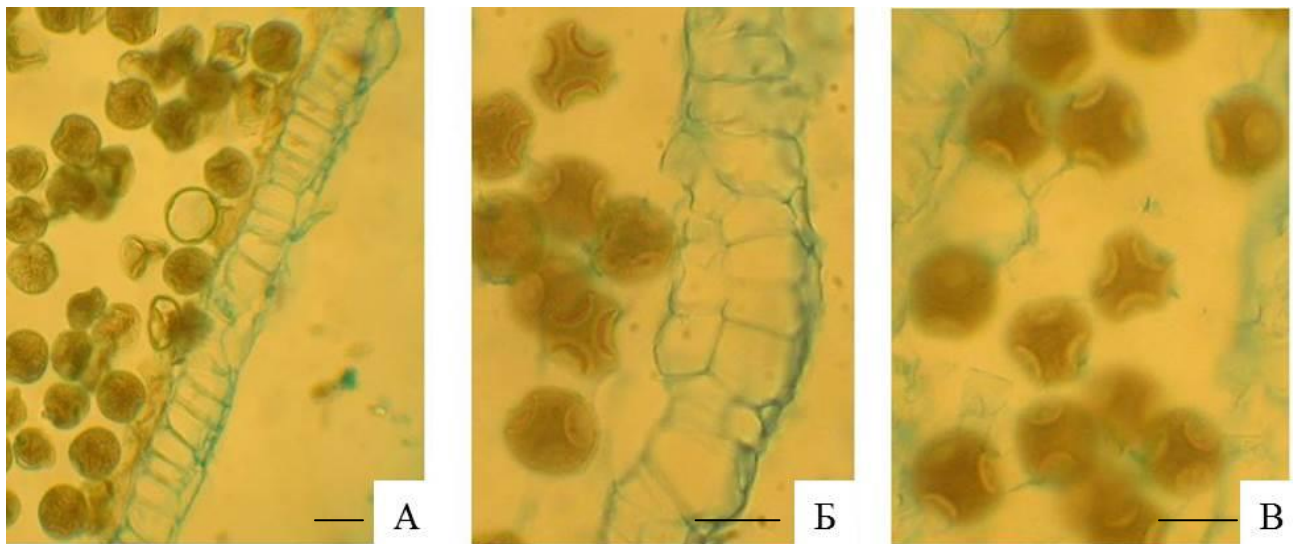
Рисунок 4.4 – Фрагмент микроспорангия *C. taurica* с отдельными клетками тапетума и пыльцевые зерна (М = 30 μm)



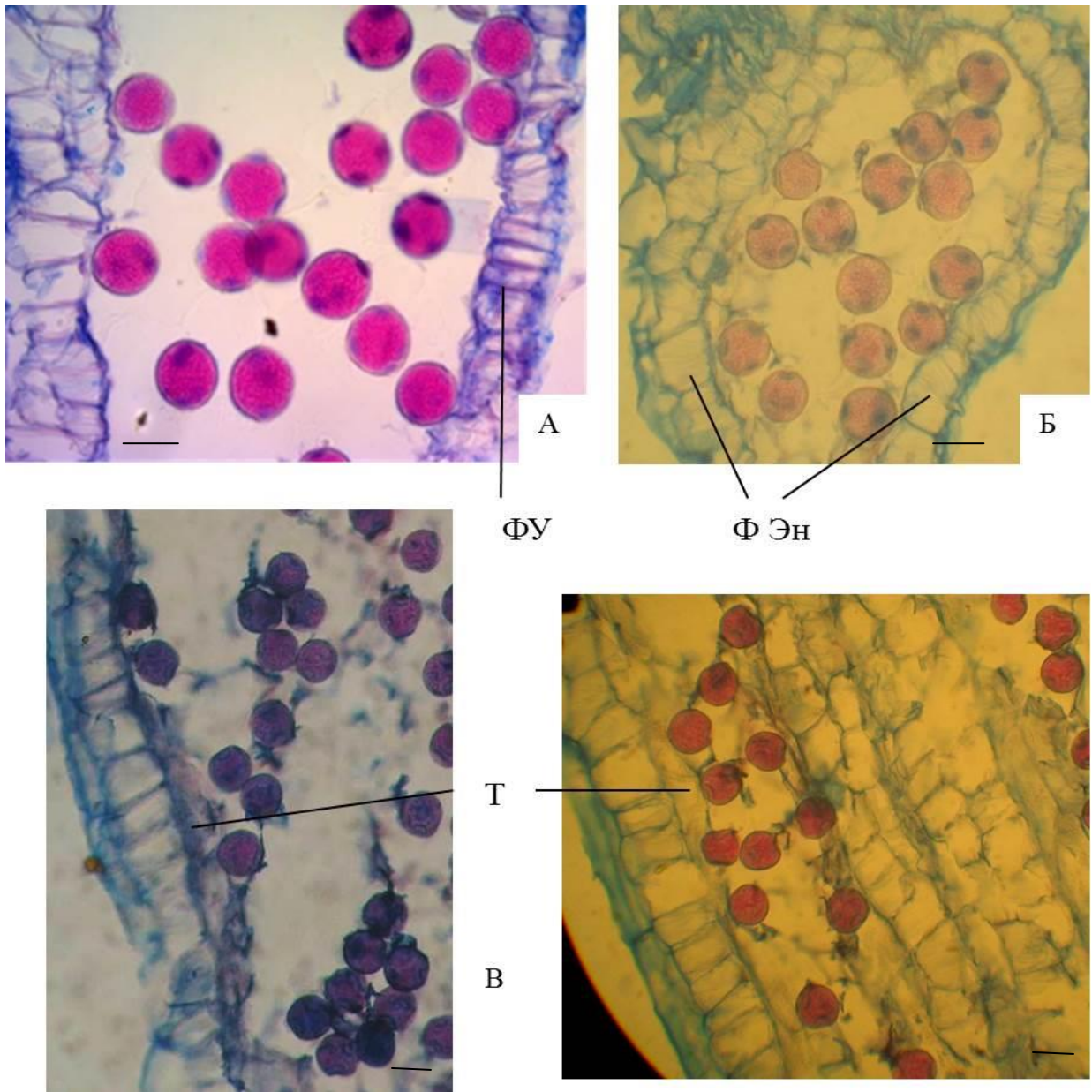


ФУ – Фиброзные утолщения, Т – тапетум, Ф Эн – фиброзный эндотеций  
 Рисунок 4.5 – Фрагмент микроспорангия *C. sibirica* на стадии дифференцирующего митоза (М = 30  $\mu\text{m}$ )

На стадии двуклеточных пыльцевых зерен стенка микроспорангия представлена сплюснутыми клетками эпидермиса, эндотецием с фиброзными утолщениями и остатками клеток тапетума (Мирошниченко, 2016 а) (Рисунок 4.6, 4.7). В процессе дальнейшего созревания пыльцевых зерен тапетум полностью исчезает.



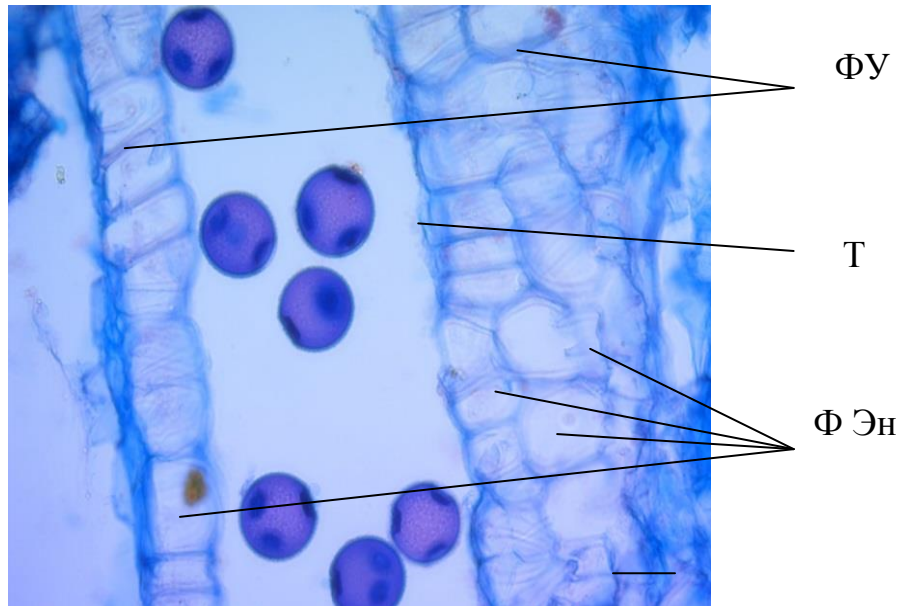
ФУ – Фиброзные утолщения, Ф Эн – фиброзный эндотеций, Т – тапетум  
 Рисунок 4.6 – Фрагменты зрелых пыльников *C. sibirica* (А) и *C. talievii* (Б, В)  
 (М = 30  $\mu\text{m}$ )



ФУ – Фиброзные утолщения, Ф Эн – фиброзный эндотеций, Т – тапетум

Рисунок 4.7 – Фрагменты микроспорангиев *C. sibirica* (А), *C. talievii* (Б) и *C. taurica* (В) с пыльцевыми зернами на 2-клеточной стадии (М = 30 μm)

Эндотеций часто бывает двурядным, со стороны связника он может быть дву- и трехрядным (Рисунки 4.8, 4,9).



ФУ – Фиброзные утолщения, Т – тапетум, Ф Эн – фиброзный эндотеций  
 Рисунок 4.8 – Фрагмент микроспорангия *C. sibirica* перед поллинизацией (М = 30  $\mu\text{m}$ )

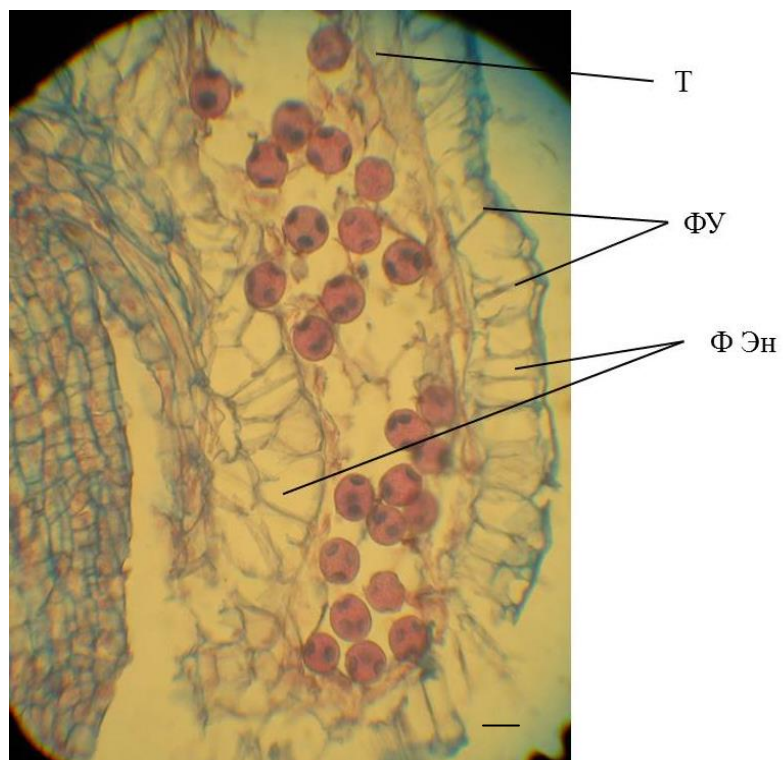
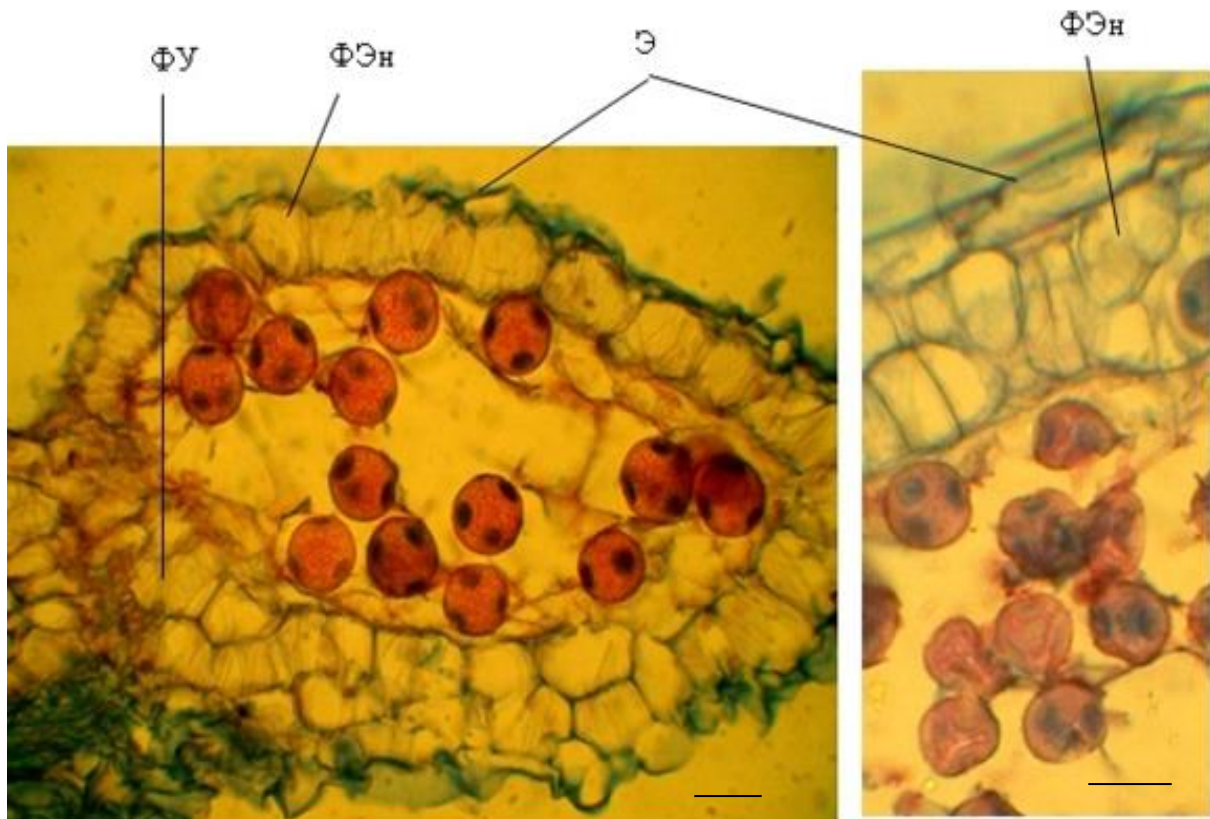


Рисунок 4.9 – Фрагмент микроспорангия *C. sibirica* с трехрядным эндотецием со стороны связника (М = 30  $\mu\text{m}$ )

На стенках клеток эндотеция с внешней стороны микроспорангия откладываются фиброзные утолщения, которые имеются и на стенках клеток со стороны связника, в результате чего каждое гнездо окружено фиброзным слоем, способствующим раскрытию гнезд пыльника (Мирошниченко, 2014 д) (Рисунок 4.10, 4.11).

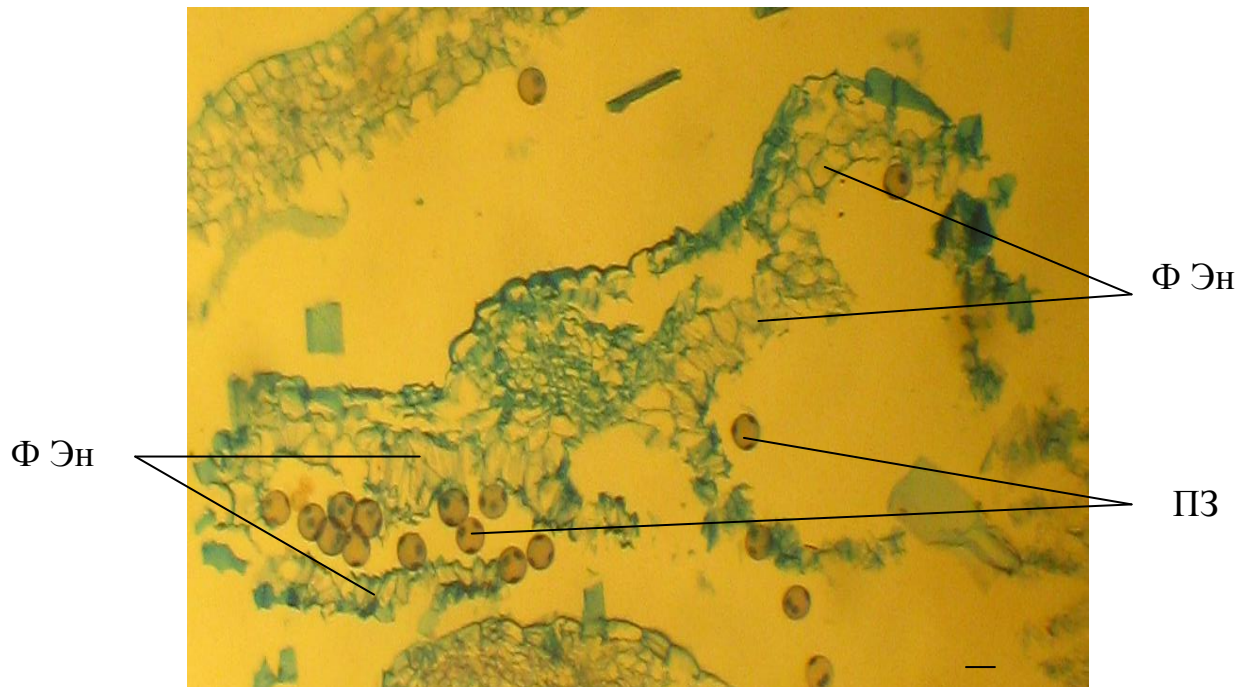
Пыльник раскрывается интрорзно при помощи продольной щели. У изученных нами видов зрелые пыльцевые зерна 2-клеточные, 3-борозднопоровые (см. Рисунок 4.6, 4.7). В литературе приводятся данные, что у *Azorina vidalii* Feer., *Ostrowskia magnifica* Regel., *Platycodon grandiflorus* Jacq., *Gadelia lactiflora* Vieb. и *Campanula latifolia* L. зрелые пыльцевые зерна также двуклеточные (Жинкина, 1995).



ФУ – Фиброзные утолщения, ФЭн – фиброзный эндотеций, Э – эпидермис

Рисунок 4.10 – Фрагменты микроспорангия *C. sibirica* с фиброзными утолщениями на внешней стенке и со стороны связника (М = 30 μm)

Наряду с нормальными в пыльниках встречаются стерильные пыльцевые зерна (Рисунок 4.12), как результат отклонений в процессах мейоза (неправильное распределение хромосом, выбросы хромосом за пределы ахроматинового веретена) и дифференцирующего митоза



ФЭн – Фиброзный эндотеций, ПЗ – пыльцевые зерна

Рисунок 4.11 – Раскрытый пыльник *C. taurica* (М = 30 μm)

Количество стерильных пыльцевых зерен у изучаемых видов различно и может варьировать от 15 до 30%: на 100 нормальных пыльцевых зерен, в среднем, у *C. sibirica* L. встречается 33 дефектных, у *C. taurica* – 14, а у *C. talievii* – 16 дефектных пыльцевых зерен.

При проращивании пыльцы на питательных растворах сахарозы было отмечено три стадии прорастания: 1 – набухание (увеличение размеров и появление выпячиваний на пыльцевых зернах), 2 – проклевывание (равное соотношение размеров пыльцевого зерна и трубки), 3 – прорастание (соотношение диаметра зерна к длине трубки 3:2).

Жизнеспособность зрелой пыльцы всех трех видов составляет, в среднем, 50

% . На 15 %-ном растворе сахарозы пыльца не прорастала. Через час после посева пыльцы на 20 %-ном растворе сахарозы пыльцевые зерна начали прорастать, и доля проросших пыльцевых зерен в это время составляла 20 % (Рисунок 4.14).

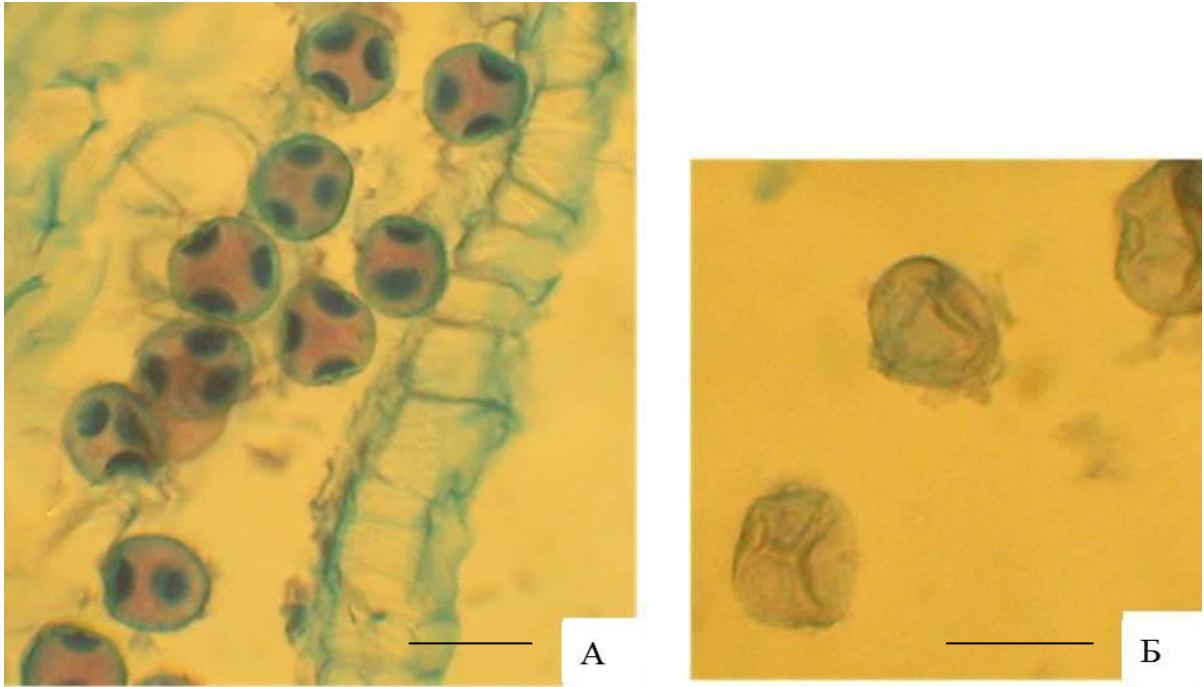


Рисунок 4.12 – Фрагмент микроспорангия *C. taurica* с морфологически нормальными (А) и с дефектными пыльцевыми зернами (Б) (М = 30  $\mu$ m)

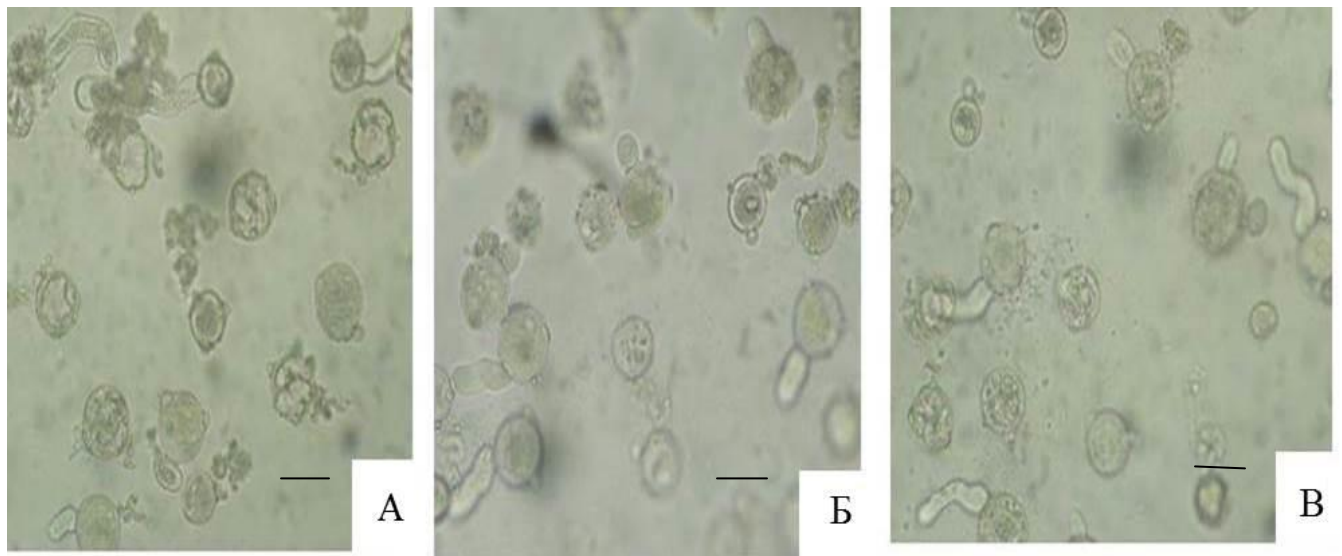


Рисунок 4.13 – Прорастание пыльцы *C. sibirica* (А), *C. taurica* (Б) и *C. talievii* (В) на 20 %-ном растворе сахарозы через час после посева (М = 30  $\mu$ m)

Однако после 20-ти часов проращивания доля проросших пыльцевых зерен увеличивалась до 50 % (Рисунок 4.14).

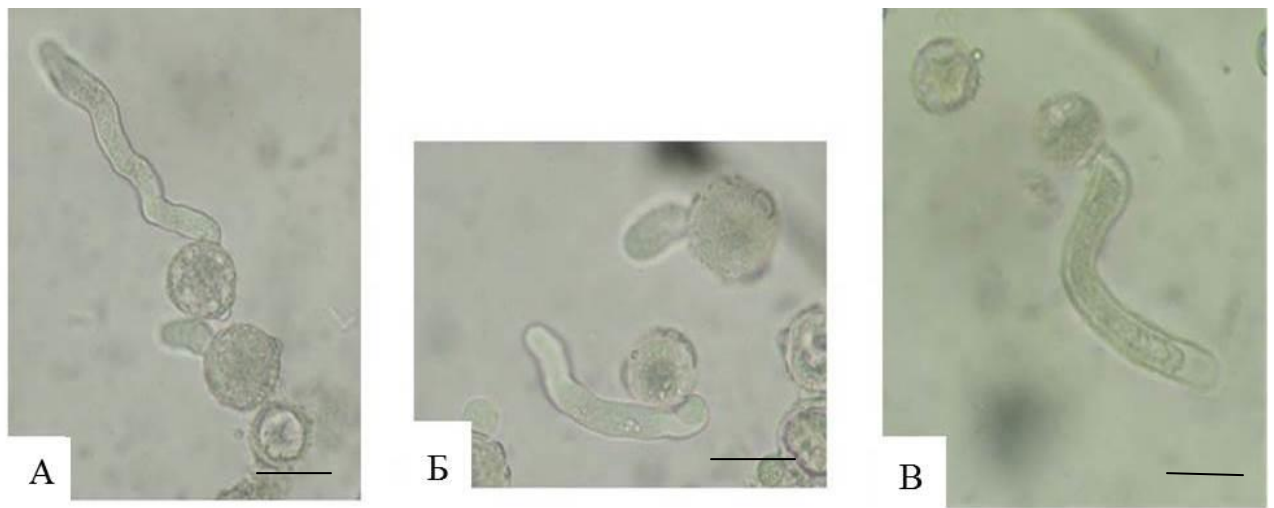


Рисунок 4.14 – Проращивание пыльцы *C. sibirica* (А), *C. taurica* (Б) и *C. talievii* (В) на 20 %-ном растворе сахарозы через 20 часов после посева (М = 30 μm)

Таким образом, можно предположить, что изученные нами виды близкородственные, поскольку развитие мужских генеративных структур у них идет сходно, что отмечено и у других видов рода и семейства (Мирошниченко, 2014 д). Однако нужно подчеркнуть, что нормальное развитие мужских генеративных структур изученных видов и формирование довольно большого количества жизнеспособной пыльцы способствует обеспечению эффективного процесса опыления и оплодотворения.

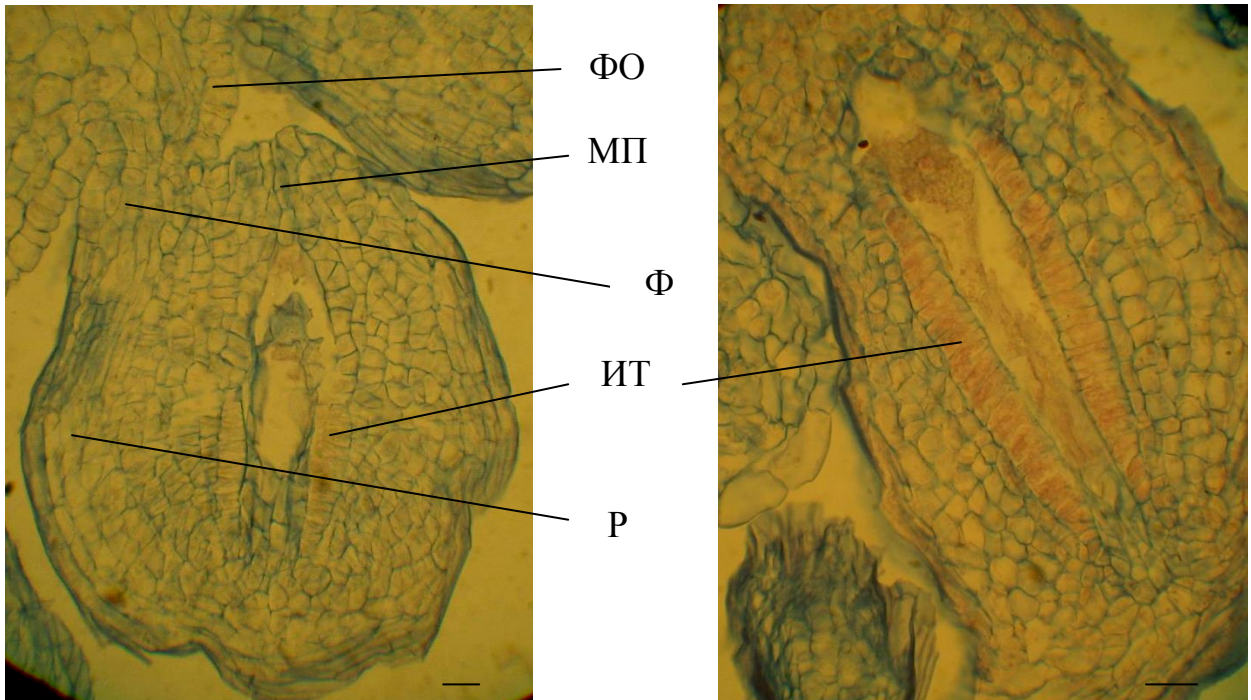
## РАЗДЕЛ 5

### ХАРАКТЕРИСТИКА ЖЕНСКИХ ГЕНЕРАТИВНЫХ СТРУКТУР

Женские генеративные структуры – это наиболее стабильная и защищенная часть цветка, которая относительно устойчива к воздействию внешних факторов, и патологии ее развития свидетельствуют, как правило, о серьезных нарушениях процесса репродукции вида. У изученных нами видов гинецей синкарпный из 3 сросшихся плодолистиков, в каждом из которых формируется множество семязачатков. Завязь нижняя (Мирошниченко, 2014 в). Столбик открытого типа, с каналом в центре, рыльце 3-лопастное. Семязачаток – это структурный элемент, в котором происходит мегаспорогенез, развитие женского гаметофита, процесс оплодотворения, а также последующие процессы, приводящие к образованию семени. Семязачаток у *C. sibirica*, *C. taurica* и *C. talievii* представлен нуцеллусом, интегументом, халазой и фуникулулом, и в целом его можно охарактеризовать, как анатропный, унитегмальный, медионуцеллярный, фуникулярный, мезохалазальный (Мирошниченко, 2014 д).

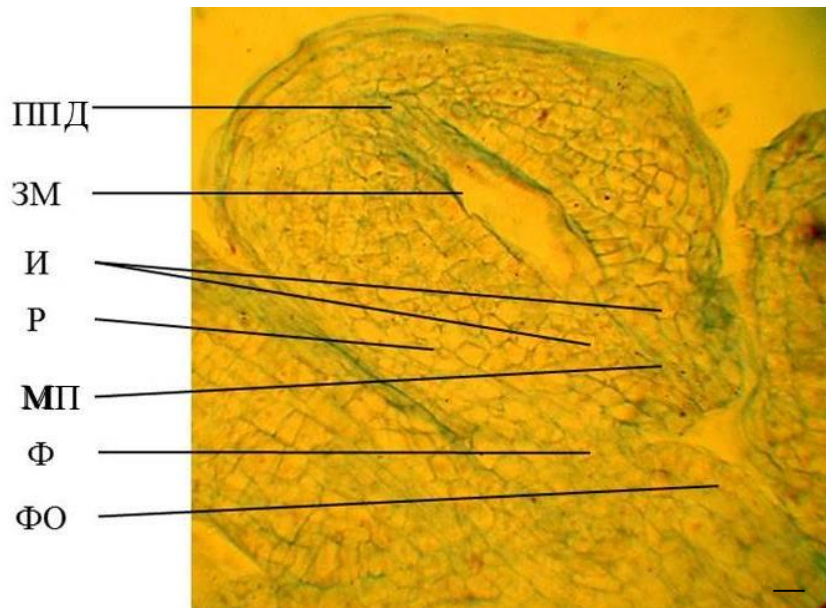
Нуцеллус к стадии сформированного семязачатка подвергается деструкции за исключением халазальной части, сохраняющейся в виде колонковидного постаменто-подиума. Клетки постаменто-подиума плотно прилегают к халазальной части зародышевого мешка и отличаются от окружающих более толстыми оболочками. В нижней части он граничит с гипостазой, имеющей чашевидную форму (Рисунок 5.1, 5.3). Интегумент у изучаемых видов эпидермального происхождения, в сформированном семязачатке представлен 6-8 рядами таблитчатых клеток. Фуникулул короткий, слабо выраженный, имеется фуникулярный obturator. С адаксиальной стороны в результате конгенитального срастания фуникулула и интегумента образуется рафа, по которому проходит проводящий пучок. Микропиле простое, узкое, прямое (Рисунок 5.1, 5.2).





МП – Микропиле, ИТ – интегументальный тапетум, Р – рафе, Ф – фуникулус,  
 ФО – фуникулярный обтуратор (М = 10 μm)

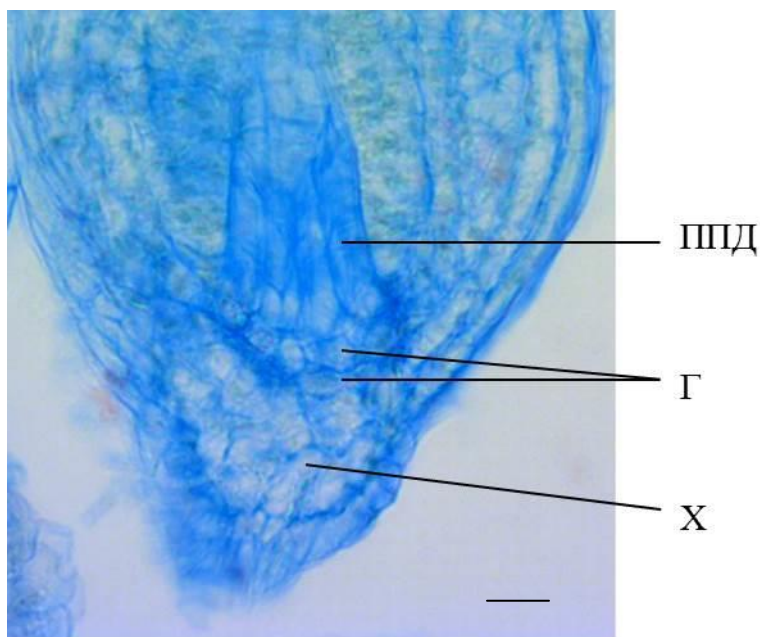
Рисунок 5.1 – Общий вид семязачатков *C. talievii* на разных стадиях развития



ППД – Постаменто-подиум, ЗМ – зародышевый мешок, И – интегументы,  
 Р – рафе, МП – микропиле, ФО – фуникулярный обтуратор

Рисунок 5.2 – Общий вид семязачатка *C. taurica* (М = 10 μm)

Сосудистый пучок доходит до халазы. Наружная эпидерма интегумента представлена крупными вытянутыми клетками. Клетки его внутренней эпидермы, прилегающие к зародышевому мешку, дифференцируются в интегументальный тапетум, с латеральных сторон окружающий зародышевый мешок, достигая уровня яйцевого аппарата (Мирошниченко, 2016 а) и даже выше (см. Рисунок 5.1).



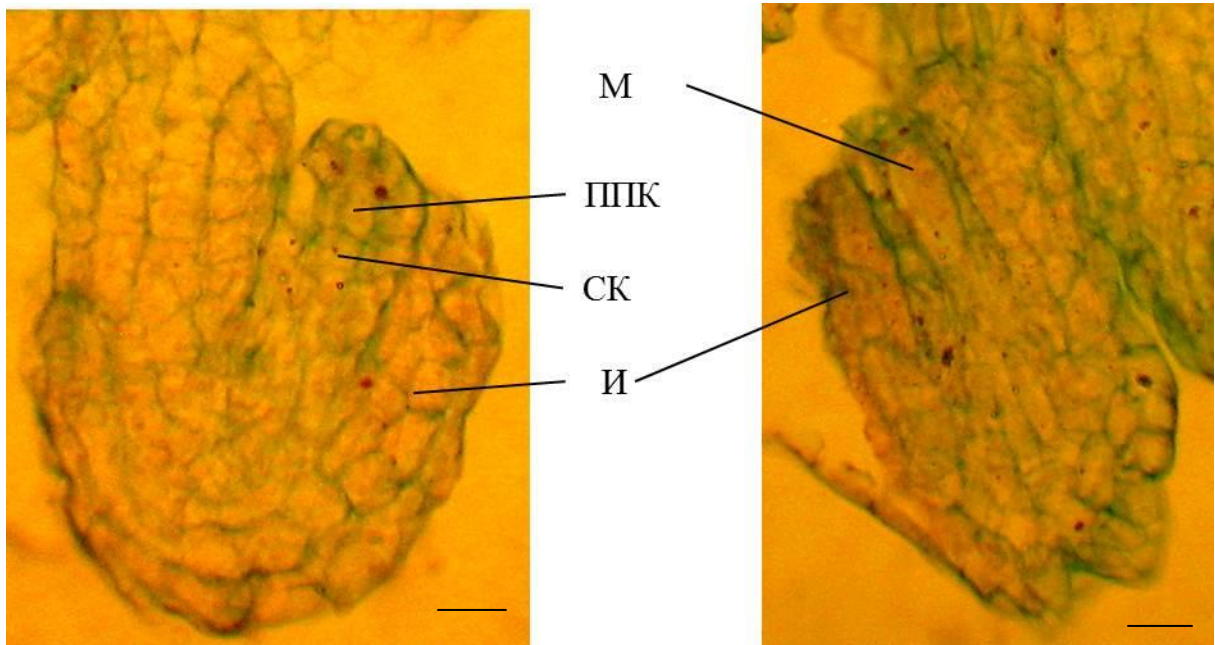
ППД – Постаменто-подиум, Г – гипостаза, Х – халаза

Рисунок 5.3 – Халазальная зона семязачатка *C. sibirica* (М = 10 μm)

Клетки интегументального тапетума различаются по размерам, на микропиллярном и халазальном концах они мельче, чем в центральной зоне, где они крупные, таблитчатые с довольно хорошо выраженными ядрами и ядрышками. Эти данные согласуются с результатами изучения И.И. Шамровым и Н.А. Жинкиной (1994) *Azorina vidalii* (сем. Campanulaceae), у которой описано подобное развитие и строение интегументального тапетума.

Зародышевый мешок моноспорический, формируется в соответствии с Polygonum – типом. В субэпидермальном слое примордия семязачатка дифференцируется археспориальная клетка, отличающаяся от окружающих клеток своими более крупными размерами, ярко выраженным ядром с ядрышком. В

результате ее деления образуются париетальная и спорогенная клетки, последняя из которых трансформируется в мегаспороцит (Рисунок 5.4).



Ф – Фуникулус, М – мегаспороцит, ППК – первичная париетальная клетка, СК – спорогенная клетка, И – интегумент

Рисунок 5.4 – Семязачаток *C. taurica* на ранних стадиях развития (М = 10 μm)

Результатом мейоза в мегаспороците является линейная тетрада мегаспор. Зародышевый мешок формируется из халазальной мегаспоры (Рисунок 5.5) (Мирошниченко, 2014 в). Зрелый зародышевый мешок, как и у многих других представителей семейства *Campanulaceae* (Коробова и др., 1987; Жинкина, 1995), 7-клеточный, 8-ядерный. Он состоит из яйцевого аппарата (2 синергиды и яйцеклетка), центральной клетки с 2-мя полярными ядрами и 3 антипод (см. Рисунок 5.1). В зародышевом мешке четко выражена полярность, заключающаяся в расположении яйцевого аппарата в микропиллярной зоне, антипод – в халазальной зоне и в центральном положении полярных ядер центральной клетки.

Яйцевой аппарат, представленный двумя синергидами с крючковидными выростами и нитчатым аппаратом и грушевидной яйцеклеткой, расположен в микропиллярной зоне (Мирошниченко, 2016 а) (Рисунки 5.6 и 5.7).

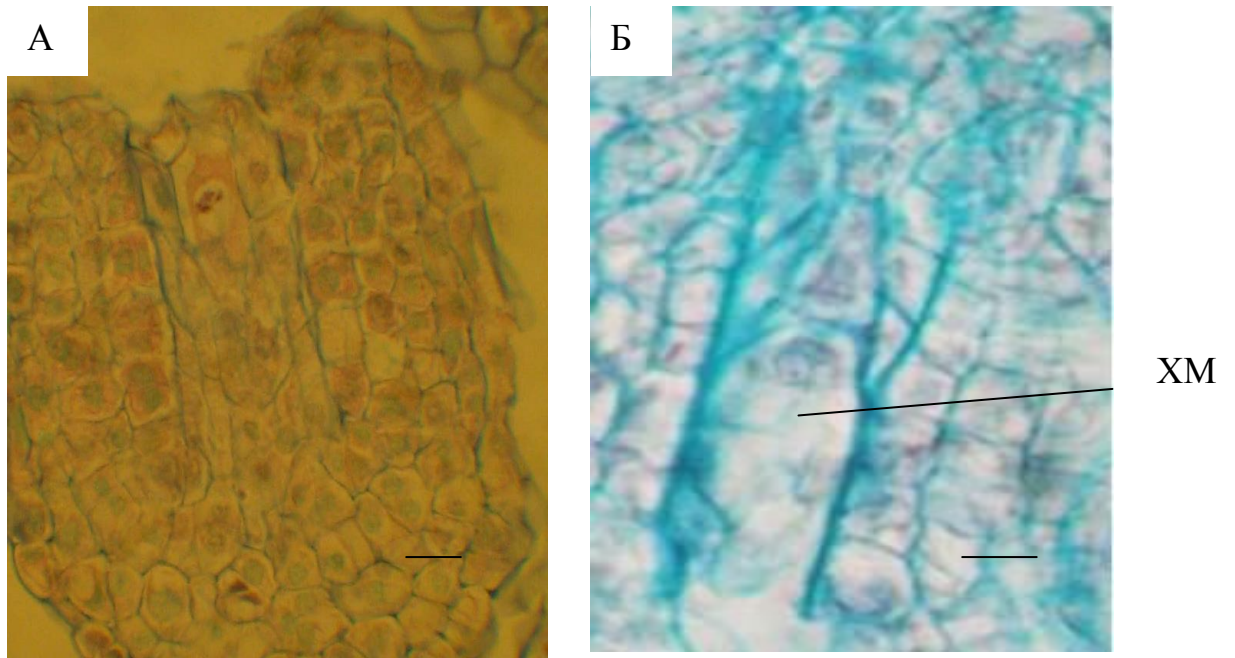
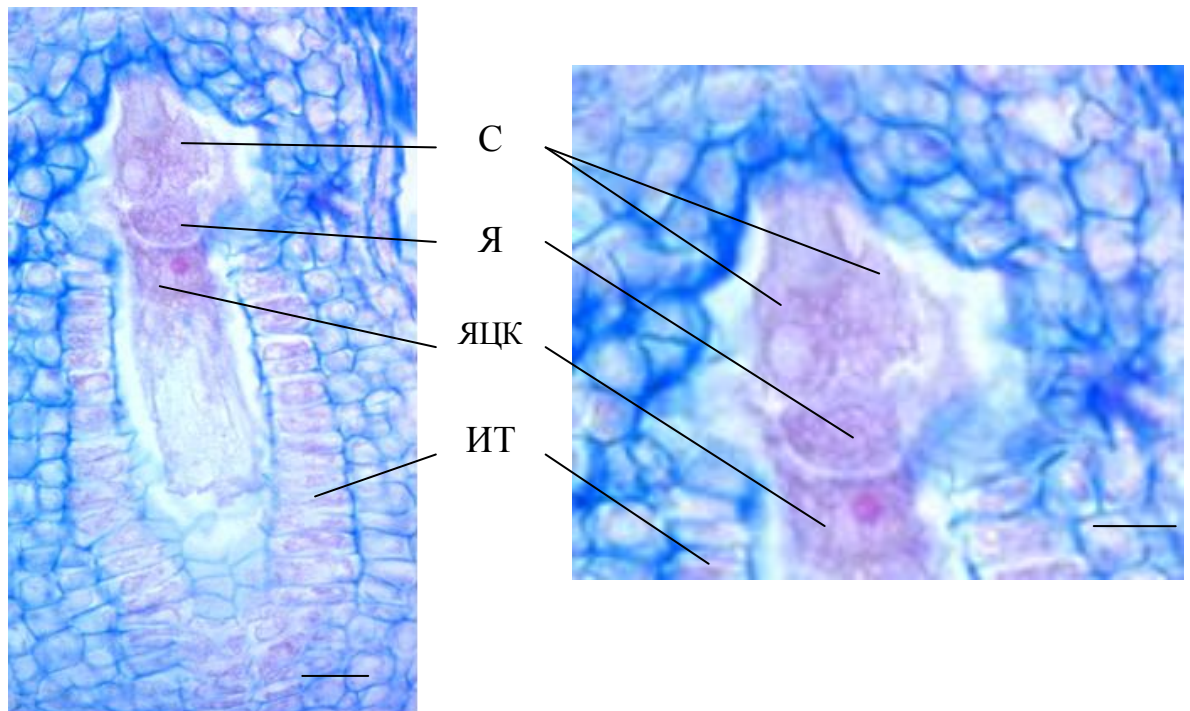


Рисунок 5.5 – Мейоз в мегаспороците *C. talievii* (А) и тетрада мегаспор *C. taurica* (Б) с функционирующей халазальной мегаспорой (ХМ) (М = 10  $\mu\text{m}$ )



С – Синергиды с крючковидными выростами, Я – яйцеклетка, ЯЦК – ядро центральной клетки, ИТ – интегументальный тапетум

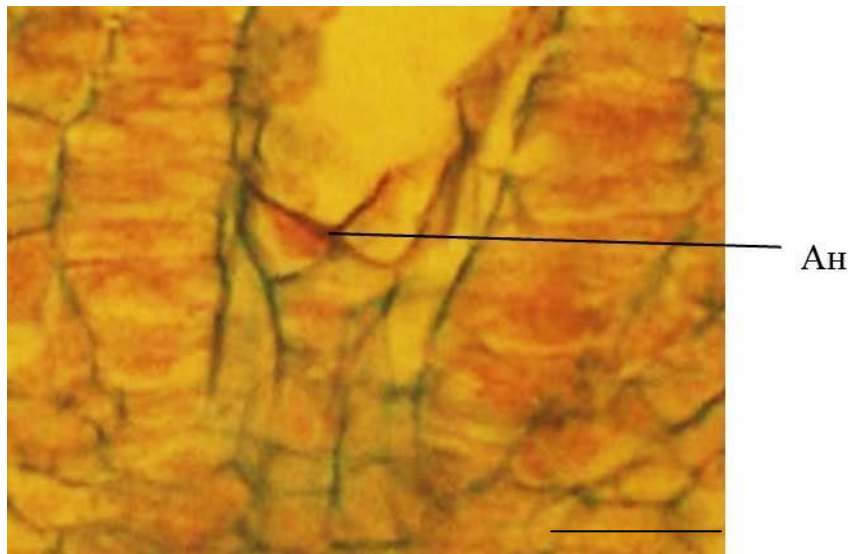
Рисунок 5.6 – Строение зародышевого мешка *C. sibirica* (М = 10  $\mu\text{m}$ )

В ходе развития полярные ядра из своего полярного положения (у полюсов) мигрируют в центр зародышевого мешка, сливаются до оплодотворения с образованием ядра центральной клетки зародышевого мешка, которое затем перемещается к микропиллярному полюсу и располагается вблизи яйцевого аппарата.



Рисунок 5.7 – Синергиды (С) *C. talievii* (М = 10 μm)

Антиподы расположены Т-образно в халазальной зоне зародышевого мешка (Рисунок 5.8).



Ан – Антиподы

Рисунок 5.8 – Фрагмент зародышевого мешка *C. taurica* (М = 10 μm)

Сохраняются антиподы довольно долго и дегенерируют после оплодотворения, в отличие от *Owsrowskia magnifica*, *Platycodon grandiflorus* и *Campanula latifolia*, у которых антиподы эфемерны и дегенерируют в процессе оплодотворения (Жинкина, 1995).

Таким образом, на основании полученных данных можно заключить, что формирование и развитие женских репродуктивных структур у исследованных видов *C. taurica*, *C. sibirica*, *C. talievii* происходит сходно. Структура сформированного семязачатка и строение зрелого зародышевого мешка во многом соответствуют типичной характеристике большинства изученных видов сем. Campanulaceae: анатропный, унитегмальный семязачаток с выраженным интегументальным тапетумом, зародышевый мешок Polygonum-типа развития, с типичной биполярной организацией и др. Между тем, выявлены и некоторые специфичные черты, в частности, формирование постаментно-подиума в халазальной части нуцеллуса, что дает основание относить семязачаток данных видов к медионуцеллярному типу (по типизации Шамрова, 1999, 2008), а также длительное сохранение антипод в зародышевом мешке.

## РАЗДЕЛ 6

### ОСОБЕННОСТИ ЦВЕТЕНИЯ И ОПЫЛЕНИЯ ИЗУЧАЕМЫХ ВИДОВ

Важным этапом процесса воспроизведения цветковых растений является период их цветения, когда завершается дифференциация и созревание половых элементов цветка и возможен процесс опыления, обуславливающий в последующем процессы оплодотворения и формирования семян (Мирошниченко, 2014 д). Следует при этом особо подчеркнуть значение согласованных действий и процессов развития цветка и агентов опыления, эффективные взаимодействия которых, в конечном итоге, определяют воспроизведение, расселение и сохранение вида (Методические рекомендации по..., 1986; Пономарев, 2000; Шевченко, 2001; Шевченко и др., 2010). Максимально обеспечивают попадание пыльцы на рыльце пестика разнообразные приспособления, синдром которых для разных видов варьирует (Пономарев, 1960; Френгель, 1982; Фегри и др., 1982; Козин, 1997; Шевченко, 2001, 2009). Представители семейства Campanulaceae обладают весьма специфичным механизмом опыления (Шевченко, 2013 б).

Следует подчеркнуть, что в условиях природного ареала Горного Крыма исследуемые нами виды произрастают единичными экземплярами или образуют немногочисленные и редко встречающиеся популяции, и цветение у них начинается в мае. У всех трех видов (*C. taurica*, *C. sibirica*, *C. talievii*) цветок обоеполый, актиноморфный, полный, что по данным Е.В. Вульфа (1969), считается у семейства Campanulaceae характерной особенностью. Чрезвычайно важное значение для колокольчиков имеет отгиб цветка. Он привлекает насекомых и выступает для них в роли посадочной площадкой. Цветки изучаемых нами таксонов рода *Campanula* имеют довольно длинную цветоножку и затем плодоножку (8-10 мм) (Мирошниченко, 2016 б). Цветоложе выпуклое, чашелистики отогнуты. Чашечка зубчатая, увядающая, непадающая (Мирошниченко, 2014 в). Имеются равные длине чашечки отогнутые придатки. Придатки и чашечка имеют одинаковый

зеленый цвет. Изменение окраски происходит по мере увядания чашечки от зеленой до светло-коричневой. Лепестки зубчатые. Венчик сростнолепестный, опушенный, увядающий, непадающий, колокольчатый (наружная часть венчика не опушена, а внутренняя часть опушена слабо), 15-20 мм длиной. Окрашивание бутона начинается после достижения бутона 10-15 мм длиной. Окраска цветков варьирует от светло-сиреневой до темно-фиолетовой (Мирошниченко, 2013 а). Цветки *C. talievii* имеют наиболее насыщенную темно-фиолетовую окраску (Рисунок 6.1, Б), а у *C. taurica* (Рисунок 6.1, В) и *C. sibirica* (Рисунок 6.1, А) – значительно светлее. Также встречаются особи *C. taurica* с белыми цветками (Рисунок 6.1, Г) (Мирошниченко, 2014 в).

В закрытом бутоне тычинки плотно и полностью охватывают столбик пестика. Тычиночные нити короткие, в основании расширенные. В нижней части они смыкаются и образуют своеобразный купол с небольшими отверстиями (см. Рисунок 4.1). Нектарник внутрицветковый, в виде диска над завязью. При достижении цветками размеров 14-16 мм окраска нектарного диска меняется с молочно-белой на ярко-лимонную. Столбик прямой, центральный, прямостоячий, увядающий, непадающий. Также столбик покрыт множеством одноклеточных волосков эпидермального происхождения. Рыльце 3-лопастное, расчлененное, верхушечное, отвернутое и в раскрытом цветке выходит за его пределы. Однако, по данным М.Г. Крупиной (1954), у *C. autraniana* Albov. и *C. komarovii* Mol. столбик не выходит за пределы венчика.

Для исследуемых нами таксонов характерна протандрия, когда при выскрывания пыльников и высыпания из них пыльцы, рыльце пестика (его лопасти еще сжаты вместе) еще не готово для восприятия пыльцы, что является механизмом, препятствующим автогамии (Рисунок 6.2). В полураскрытом и полностью раскрытом цветке лопасти рыльца сначала сомкнуты, затем они раскрываются (Рисунок 6.3).



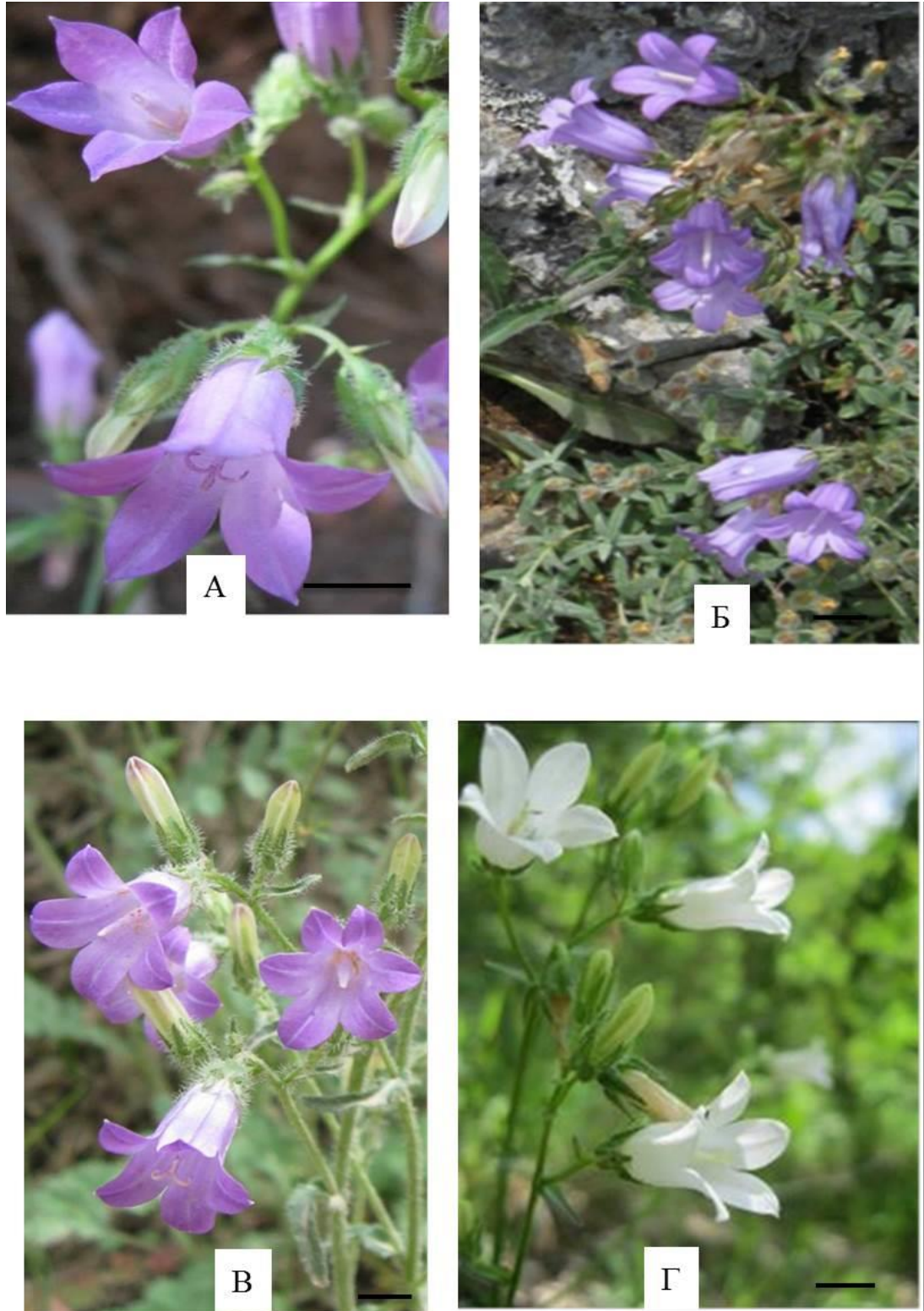


Рисунок 6.1 – Раскрытые цветки *C. sibirica* (А), *C. talievii* (Б) и *C. taurica* (В, Г) (Масштаб 1 см)



Рисунок 6.2 – Полуоткрытый и полностью раскрытый цветки *C. talievii* (Масштаб 1 см)



УТ

СЛР

ОЛР



УТ – Увядающие тычинки, СЛР – сомкнутые лопасти рыльца, ОЛР – отогнутые лопасти рыльца

Рисунок 6.3 – Цветки *C. talievii* с сомкнутыми (А) и отогнутыми (Б) лопастями рыльца (Масштаб 1 см)

Сопоставляя полученные данные по развитию мужских и женских репродуктивных структур, мы выявили, что созревание зародышевого мешка происходит позже мужских генеративных структур, и ко времени раскрытия цветка он еще не дифференцирован и не готов к принятию мужских гамет.

У одного цветка всех трех таксонов отмечается довольно длительное цветение в течение 7–10 суток. На 4-е сутки наступает стадия рыхлого бутона (Мирошниченко, 2014 ж). На 7-е сутки наблюдается полное раскрытие цветка. У полностью раскрытого цветка до его увядания проходит 3–4 суток. Венчик и чашечка засыхают, но не опадают. Гинецей с участием чашечки и цветоложа образуют коробочку, а венчик продолжает центральную ось цветка (венчик остается прикрепленным к столбику и засыхает вместе с ним) и трансформируется в крючкоподобную структуру, которая способствует диссеминации (Шевченко, 2013 б) (может цепляться за проходящих мимо животных).

После завершения функции поллинии тычинки теряют тургор и увядают (Шевченко, 2013 б). Они скручиваясь еще до раскрытия рыльца пестика. В результате этого в раскрытом цветке наблюдаются только остатки пыльников (Рисунок 6.4). На следующем этапе развития цветка лопасти рыльца раскрываются и готовы к восприятию пыльцы.

В качестве опылителей у изучаемых видов на раскрытых цветках мы наблюдали мух семейства *Syrphidae* и пчел (*Melitta melanura* и др.). Насекомых-опылителей привлекают как первичные (яркая окраска цветка и аромат), так и вторичные аттрактанты (пыльца и нектар). Подлетая к цветку в поисках нектара насекомое-опылитель пробирается к нектарному диску. Он прикрыт куполом, образованным расширенными основаниями тычиночных нитей (Шевченко, 2013 б; Мирошниченко, 2014 д). Характерной особенностью цветка у изученных видов, как и у многих других представителей семейства *Campanulaceae*, является то, что пыльцу из цветка выносят не пыльники, а столбик, покрытый одноклеточными волосками эпидермального происхождения. Подобный механизм также характерен

для некоторых протейных, сложноцветных и калицевых (Тахтаджян, 1980). Волоски, густо покрывающие столбик пестика, по мере роста поддевают пыльцевые зерна из раскрытых пыльников и извлекают их. В результате этого столбик весь покрыт пылью. Особенно хорошо видно большое количество пыльцевых зерен на столбике на его поперечном срезе (Рисунок 6.5).

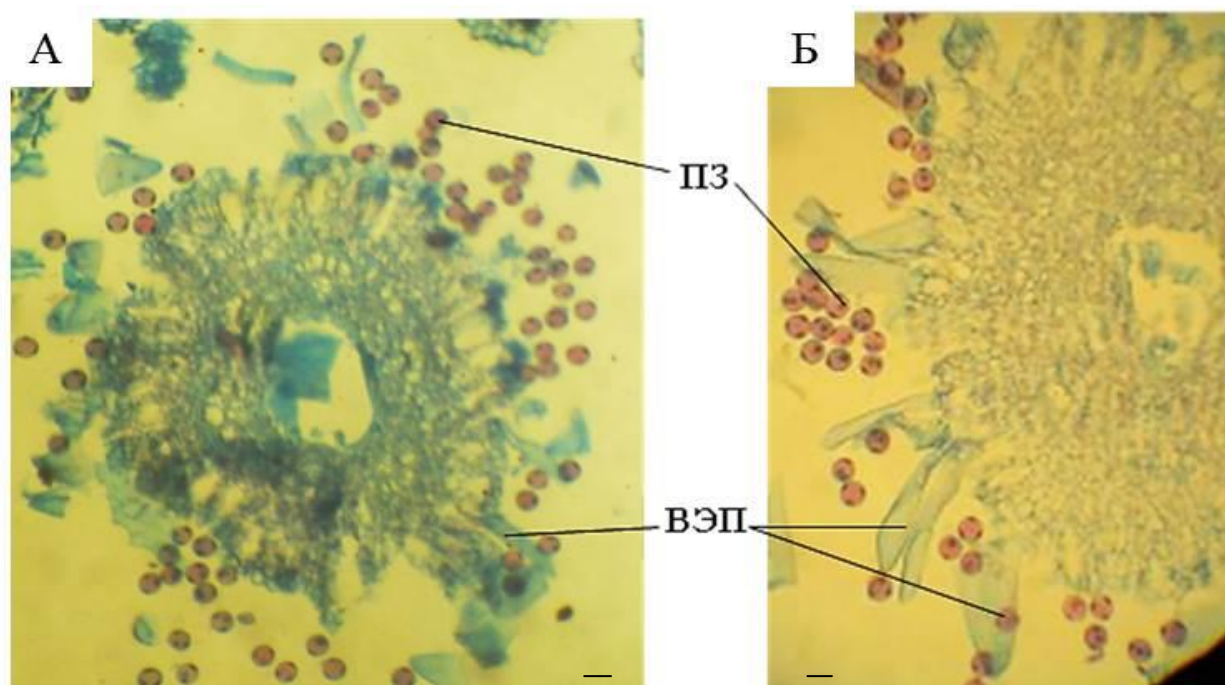


Рисунок 6.4 – Фрагменты цветков *C. sibirica* (4), *C. taurica* (1, 2) и *C. talievii* (3, 5) с удаленным околоцветником на разных фазах цветения и опыления

В верхней части купола имеется отверстие. Именно через это отверстие опылитель хоботком может собрать нектар с нектарного диска. По ходу продвижения к нектарному диску, насекомое-опылитель брюшком, лапками, а иногда и крыльями, снимает пыльцу, находящуюся на столбике (Рисунок 6.6). При движении обратно, опылитель повторно собирает пыльцу со столбика. Все это в конечном итоге способствует лучшему закреплению пыльцы на теле насекомого (Рисунок 6.7).

Перелетая с одного цветка на другой насекомое, при движении к нектарному

диску, задевает раскрытые лопасти рыльца пестика. При этом он оставляет пыльцу, находящуюся на его теле, и таким образом осуществляет опыление (Мирошниченко, 2014 д). То есть у изученных видов (Мирошниченко, 2016 а) наблюдается энтомофилия. Попадая на рыльце в пыльцевых зернах происходит спермиогенное деление, и они прорастают. Поскольку у изучаемых видов пестик открытый и имеется канал, пыльцевая трубка растет по нему к завязи, далее продвигается к семязачатку и входит в зародышевый мешок.



ПЗ – Пыльцевые зерна, ВЭП – волоски эпидермального происхождения

Рисунок 6.5 – Фрагменты поперечных срезов столбиков *C. talievii* (А) и *C. taurica* (Б) с пыльцевыми зёрнами на них (М = 30 μm)

У изученных нами таксонов также возможна и автогамия, когда в период отцветания лопасти рыльца закручены и опущены вниз (Шевченко, 2013 б). То есть лопасти рыльца могут касаться столбика и произвести опыление оставшейся на столбике пыльцой. Данные процессы также были отмечены у вида *C. rotundifolia* L. (Vogel, 1975). Необходимо также отметить у изучаемых видов важную отличительную черту, которая способствует эффективности опыления, это явление инвагинации или ретракции.



Рисунок 6.6 – Насекомые-опылители в момент снятия пыльцы со столбика

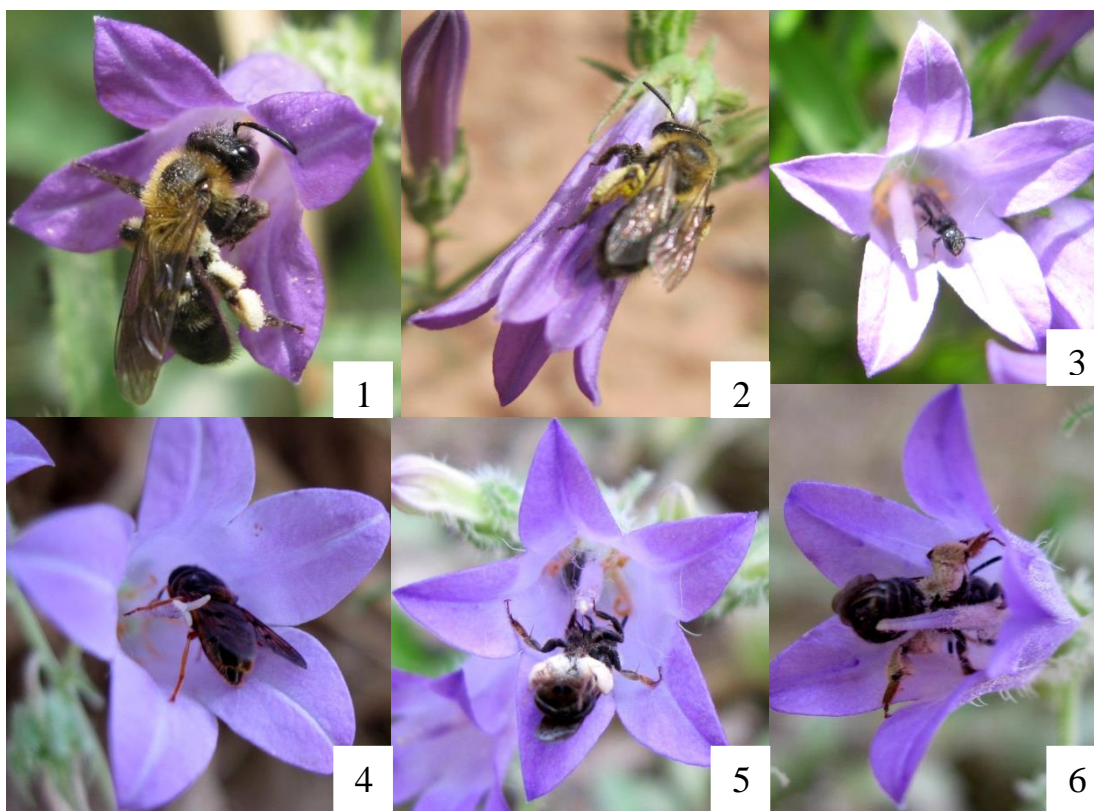


Рисунок 6.7 – Насекомые-опылители на цветках *C. talievii* (1), *C. taurica* (2, 3, 5, 6) и *C. sibirica* (4)

После того, как пыльца будет извлечена из пыльников и насекомые снимут ее со столбика, покрывающие столбик одноклеточные волоски эпидермального происхождения постепенно исчезнут. При помощи расширения основания волоска они втягиваются в поверхностную ткань столбика. В результате этого над эпидермой столбика от них остаются только незначительно возвышающиеся кончики (Шевченко, 2013 б; Мирошниченко, 2016 а).

Со временем практически весь столбик покрыт расширенными основаниями волосков (Мирошниченко, 2014 д) (Рисунок 6.8, 6.9).

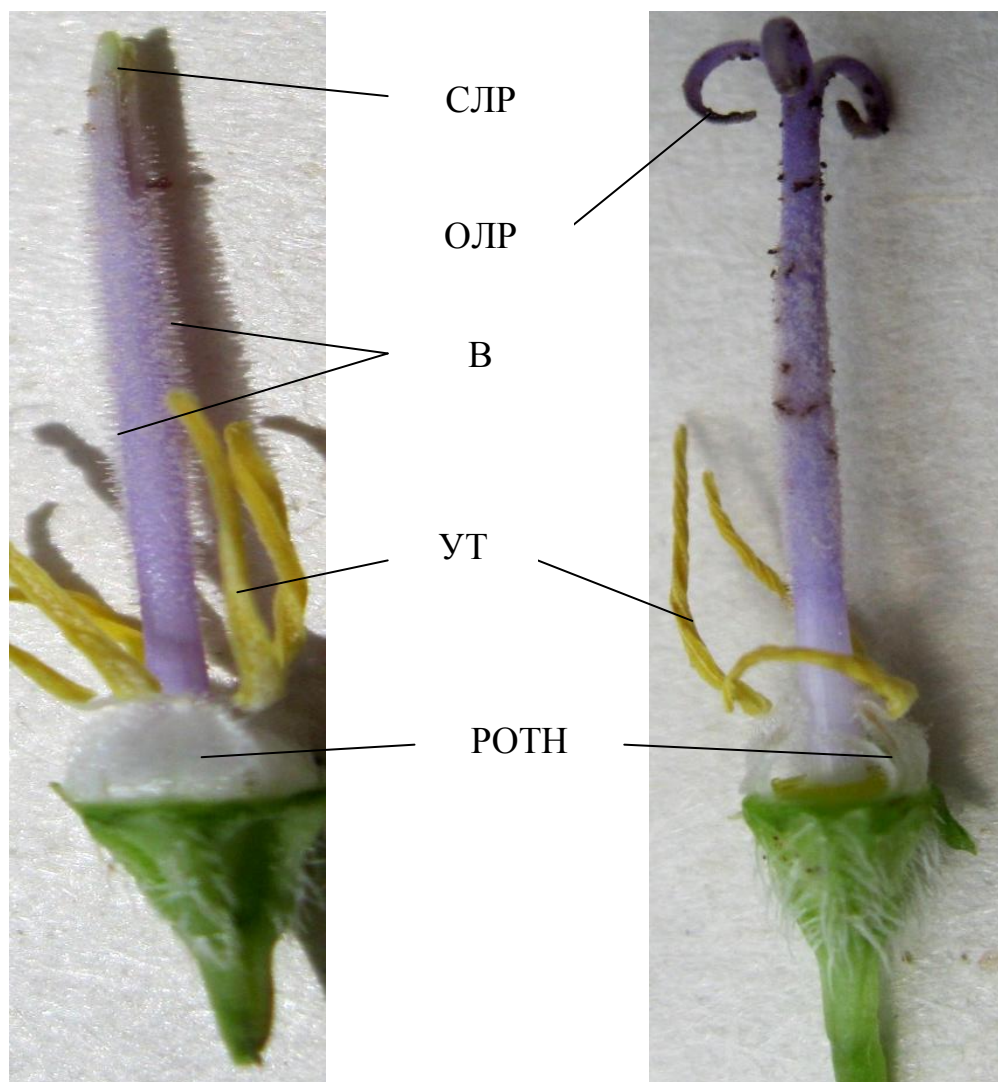
После завершения функции пыльцеотдачи волоски исчезают. Исследования, проводимые еще к А. Броньяром (1839) и Ф. Мейеном (1839), показывают, что волоски не опадают, а втягиваются внутрь. Они указывают на отличительную способностью втягивания и погружения в наружную ткань столбика. Данное явление является исключительным в мире растений. В процессе ретракции или инвагинации, при наиболее высокой активности опылителей, волоски втягиваются внутрь основания волоска (базального гнезда) пока только кончики волосков останутся над эпидермой (Тахтаджян, 1980).

А.Х. Хасл (1841) утверждал, что такое втягивание волосков обуславливается тем, что они высыхают. А С. Шетлера (1979) утверждал, что это осмотическое явление.

О. Кирхнер (1897) склонялся к мнению, что пока волоски не втянуты в ткани столбика, то насекомые не могут собрать пыльцу.

По нашим наблюдениям, явление инвагинации способствует продвижению насекомых к нектарному диску и обратно. Мужская фаза процесса опыления заканчивается с исчезновением «пыльцеснимателя».

При посещении цветка насекомое-опылитель обязательно зацепит сосочки рыльца, и если на насекомом есть пыльца, то должно произойти опыление. Аналогичная картина описана А.Л. Тахтаджяном (1980) для некоторых представителей семейства *Campanulaceae*.

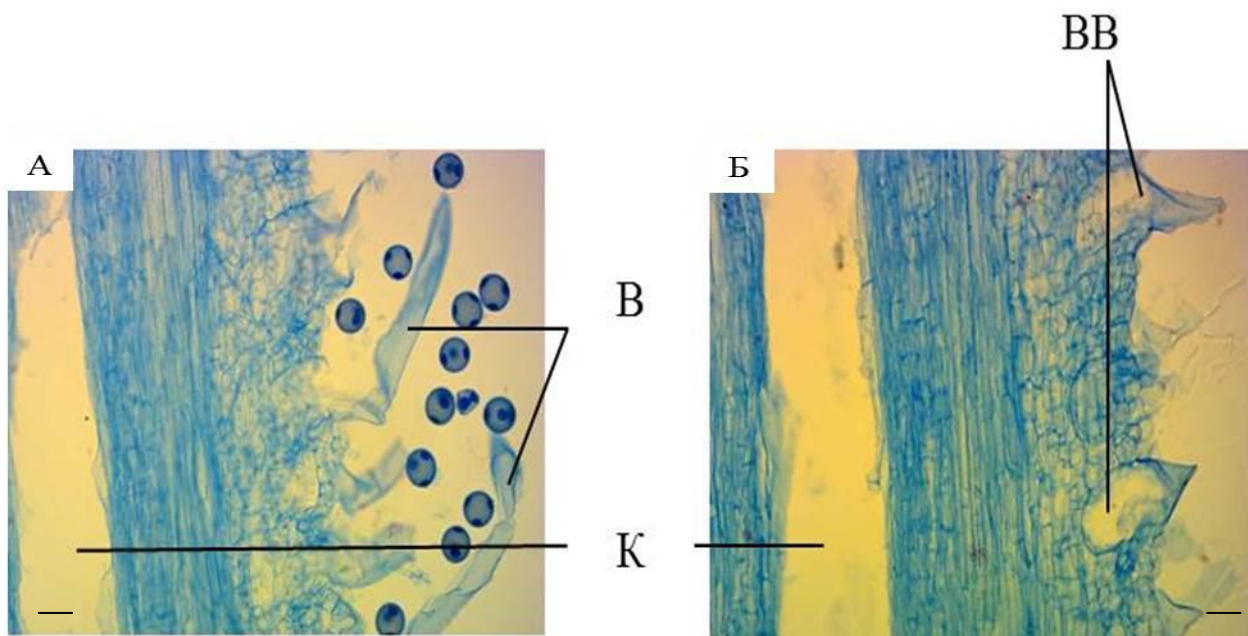


СЛР – Сомкнутые лопасти рыльца, ОЛР – отогнутые лопасти рыльца,  
РОТН – расширенные основания тычиночных нитей

Рисунок 6.8 – Фрагменты цветков *C. taurica* и *C. sibirica* с удаленными околоцветниками

При условии успешного опыления и оплодотворения формирование плода начинается сразу после увядания венчика. В наблюдаемых нами популяциях в период семяношения практически все цветки образуют плоды, с разным, но довольно большим количеством семян (Мирошниченко, 2012; Шевченко, 2013 б).





К – Канал, В – эпидермальные волоски, ВВ – втягивание волосков

Рисунок 6.9 – Фрагменты столбиков *C. sibirica* с волосками и пыльцевыми зёрнами в период опыления (А) и во время втягивания волосков в ткани столбика (Б) (М = 30 μm)

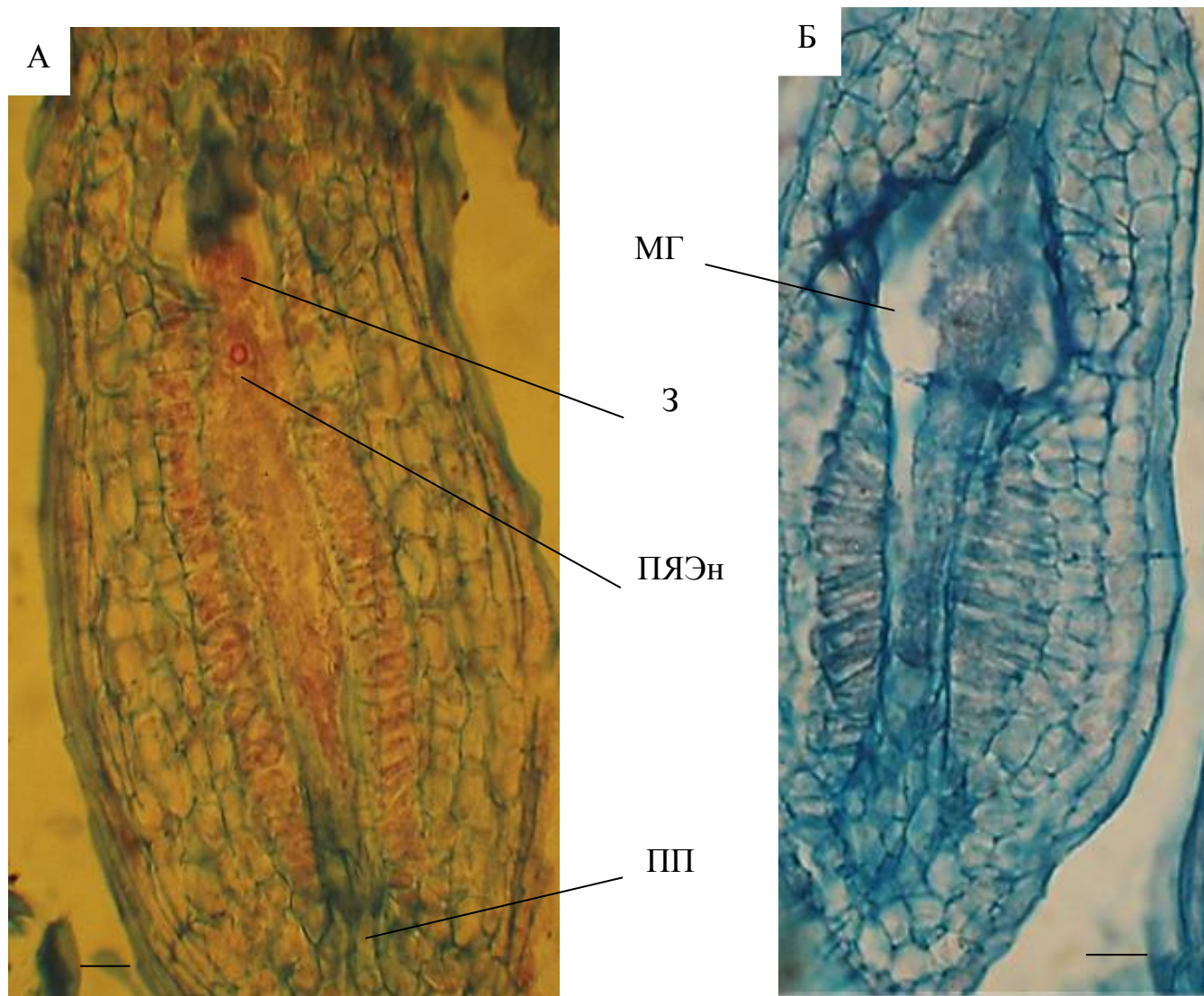
Таким образом, необычный процесс попадания пыльцы на тело насекомого, согласованность развития элементов цветка и наличия насекомых-опылителей, их жизнедеятельности и периода активности обеспечивают эффективный процесс опыления (Мирошниченко, 2014 д).

## РАЗДЕЛ 7

### ОПЛОДОТВОРЕНИЕ, ЭНДОСПЕРМОГЕНЕЗ И ЭМБРИОГЕНЕЗ

Как было уже сказано выше, у изучаемых нами 3-х видов рода *Campanula* мужские генеративные структуры в своем развитии значительно опережают женские, и пыльники вскрываются еще на стадии рыхлого бутона, то есть им свойственна протерандрия. После попадания пыльцы на рыльце пестика происходит спермиогенное деление, приводящее к образованию в пыльцевых зернах двух спермиев. Пыльцевая трубка прорастает по каналу в столбике, достигает зародышевого мешка, проходит через одну из синергид, лопается и изливает в нее свое содержимое. Ядро одного из спермиев сливается (Мирошниченко, 2014 в) с ядром центральной клетки, а второго – с ядром яйцеклетки (Мирошниченко, 2016 в), то есть происходит двойное оплодотворение. У изучаемых нами видов оплодотворение премитотического типа, который характеризуется объединением половых ядер до первого митотического деления зиготы. Зигота некоторое время находится в состоянии покоя, затем несколько вытягивается вовнутрь зародышевого мешка. Результатом слияния спермия с ядром центральной клетки является первичное ядро эндосперма, первое деление которого поперечное, с формированием халазальной и микропилярной клеток. Микропилярная клетка делится продольно, затем эти две клетки делятся поперечно. Халазальная клетка делится поперечно и из образовавшейся верхней клетки развивается собственно эндосперм, а нижняя клетка делится продольно, формируя 2-клеточный гаусторий. Наблюдаемый у данных видов эндосперм, согласно характеристике семейства Campanulaceae (Коробова и др., 1987; Жинкина, 1995), целлюлярный. Основываясь на классификации О.П. Камелиной (1997), мы можем считать, что он тубифлоральный, характеризующийся поперечным делением первичного ядра и образованием микропилярного и халазального гаусториев (Мирошниченко, 2016 а). По мнению

И.И. Шамрова (Шамров, 2008), такое формирование эндосперма может быть определено, как микропилярно-халазальный с терминальными гаусториями подтип клеточного типа (Мирошниченко, 2014 ж) (Рисунки 7.1 – 7.5).



МГ – Микропилярный гаусторий, З – зигота, ПЯЭн – первичное ядро эндосперма, ПП – постаменто-подиум

Рисунок 7.1 – Фрагменты семячатков *C. talievii* (Б) во время оплодотворения и *C. taurica* (А) во время развития эндосперма и гаусториев (М = 10 μm)



Рисунок 7.2 – Семязачаток *C. taurica* во время первого деления (пд) ядра эндосперма  
(М = 10 μm)

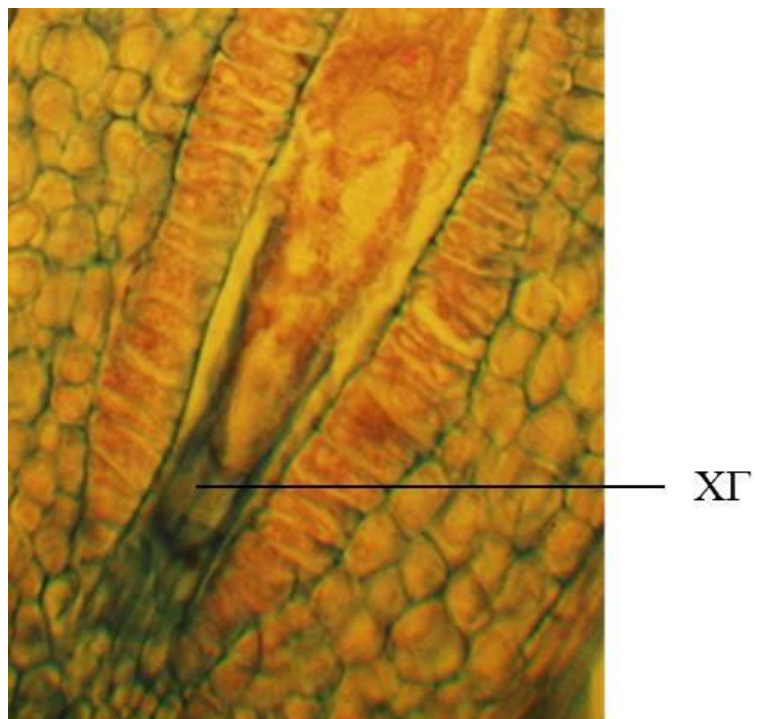
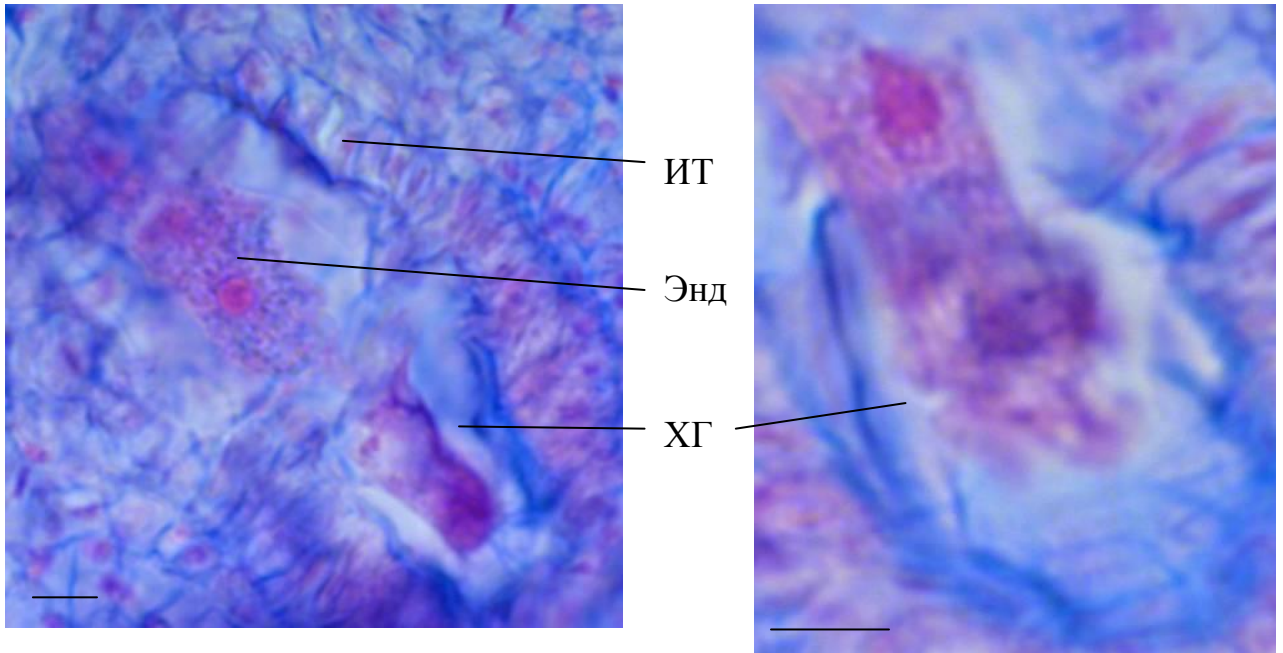


Рисунок 7.3 – Фрагмент семязачатка с двухклеточным халазальным гаусторием  
(М = 10 μm)



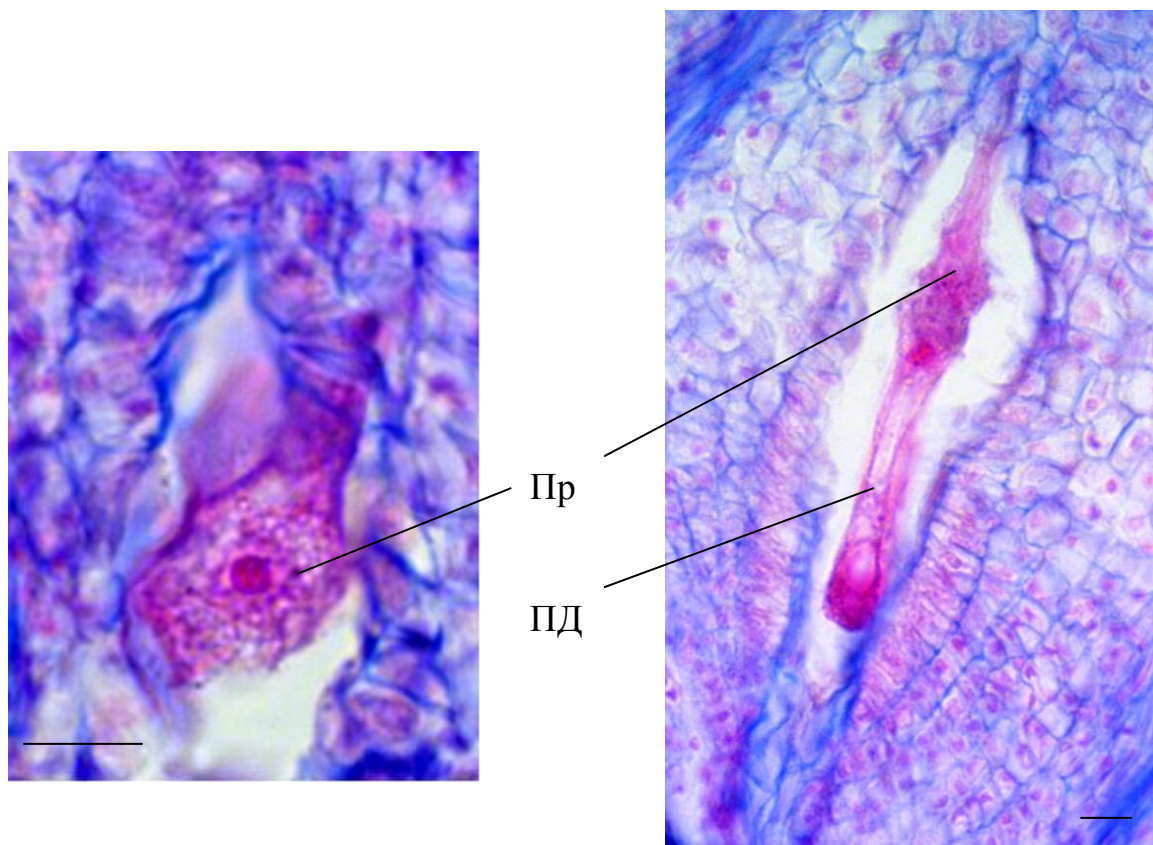
ИТ – Интегументальный тапетум, Энд – эндосперм, ХГ – халазальный гаусторий

Рисунок 7.4 – Формирование собственно эндосперма (поперечное деление) и халазального гаустория у *C. sibirica* (М = 10 μm)



Рисунок 7.5 – Фрагменты семязачатков *C. taurica* в период формирования эндосперма и зародыша (М = 10 μm)

Зигота довольно долго находится в покое, увеличиваясь в размерах и прорастая вовнутрь центральной клетки (Рисунок 7.6). Первое деление ядра зиготы поперечное и начинается только после того, как в зародышевом мешке образуется не менее четырех ядер эндосперма. Деление проходит, сопровождаясь заложением клеточных перегородок, в результате образуется двухклеточный, а затем и четырехклеточный предзародыш.



Пр – Проэмбрио, ПД – первое деление ядра эндосперма

Рисунок 7.6 – Проэмбрио и первое деление ядра эндосперма у *C. sibirica* (М = 10 μm)

Затем обе клетки проэмбрио также делятся поперечно, образуя линейную тетраду. Далее клетки, производные апикальной клетки делятся продольно, а базальная – поперечно, образуя длинный суспензор, который выносит проэмбрио в центр зародышевого мешка.

Зрелый зародыш прямой, дифференцированный, с 2-мя семядолями. Согласно литературным данным (Жинкина, 1995), у представителей семейства *Campanulaceae*

возможна кливажная полиэмбриония, мы кливажных зародышей не наблюдали, но наблюдали формирование дополнительного интегументального зародыша у *C. sibirica* (Рисунок 7.7).

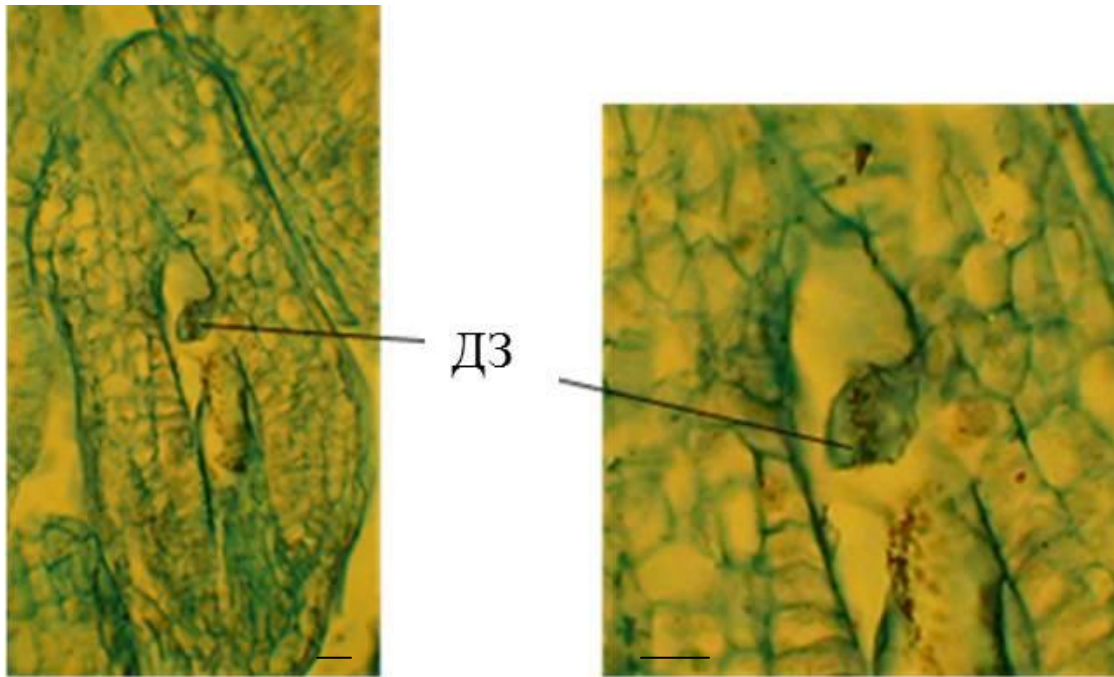


Рисунок 7.7 – Фрагменты семязачатка *C. sibirica* с дополнительным зародышем (ДЗ)  
(М = 10  $\mu$ m)

В образовании зародыша принимают участие как апикальная, так и базальная клетки. Основная часть зародыша формируется из апикальной клетки, в то время как производные базальной клетки образуют суспенсор и гипофизис. Согласно литературным сведениям (Коробова, Жинкина, 1986; Jogansen, 1950) и исходя из наших наблюдений можно предположить, что эмбриогенез у изученных видов Solanad-типа.

Таким образом, можно сказать, что у изученных нами видов эндосперм тубифлоральный, характеризующийся поперечным делением первичного ядра и образованием микропиллярного и халазального гаусториев, которые выполняют питательную и секреторную функции. В зрелом семени эндосперм представлен

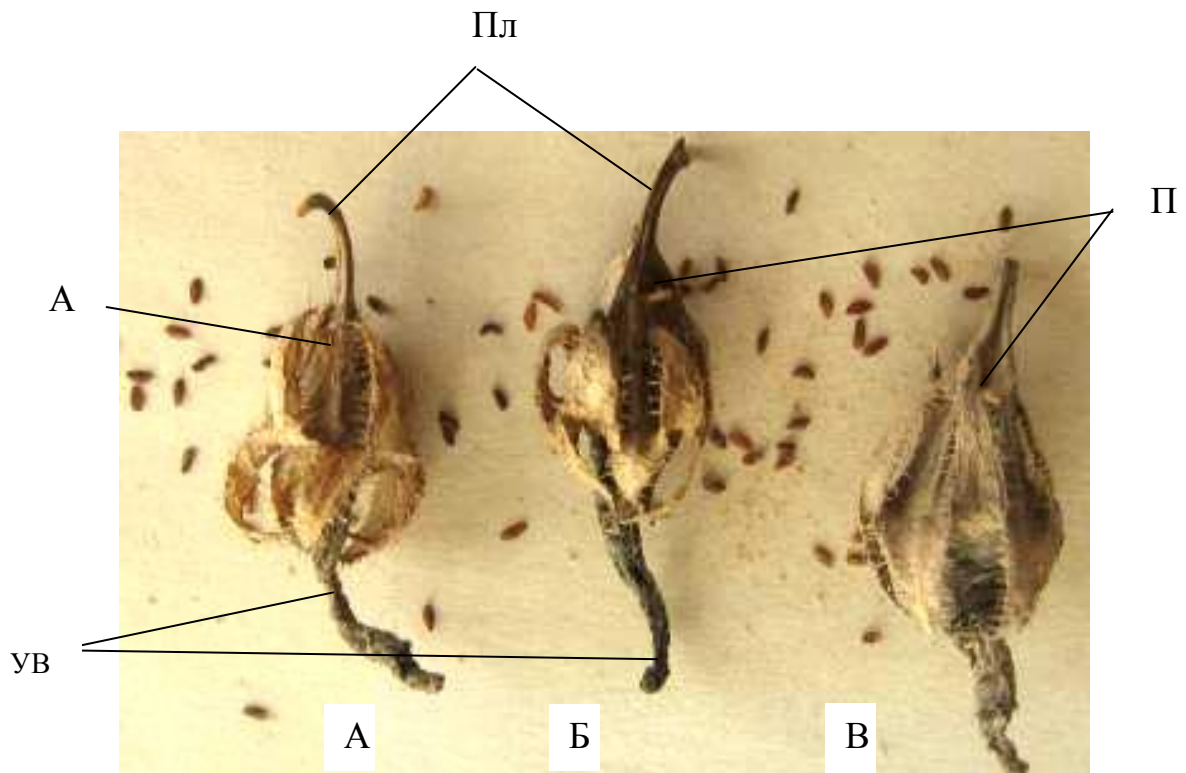
крупными клетками с ярко выраженными ядрами, и зародыш занимает примерно одну треть семени (Мирошниченко, 2014 ж).



## РАЗДЕЛ 8

## СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ И ДИССЕМИНАЦИЯ

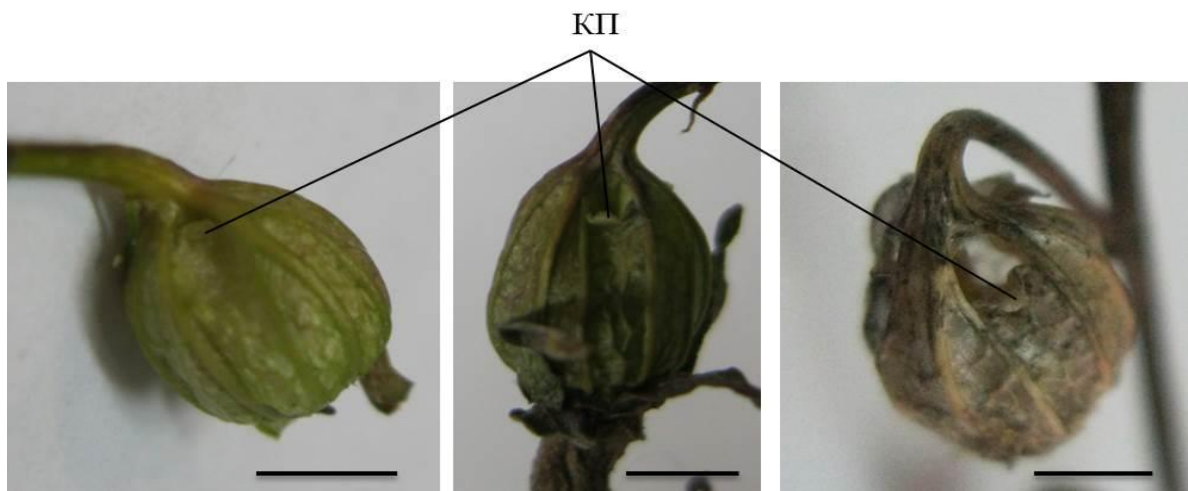
Семейство *Campanulaceae* может быть охарактеризовано, как семейство с разнообразными плодами. Так, плод у изучаемых нами видов, согласно классификации З.Т. Артюшенко и А.А. Федорова (1986), – это многосемянная, трехгнездная, нижняя, покрытая жесткими волосками, увядающая, поникающая, непадающая коробочка (Рисунок 8.1). В отличие от них у видов рода *Peracarpa* Hook. & Thomson орехообразный плод, а у видов рода *Parishella* A.Gray плод – ягода (Тахтаджян, 1981) (Мирошниченко, 2014 д).



А – Аксикорн, П – поры, Пл – плодоножки, УВ – увядшие венчики

Рисунок 8.1 – Зрелые плоды и семена *C. taurica* (А), *C. talievii* (Б) и *C. sibirica* (В)

Чтобы подробно пронаблюдать механизм диссеминации у изучаемых колокольчиков, нами был проведен сравнительный анализ с другим видом колокольчика, *C. rapunculoides* L. Если у изучаемых нами видов коробочки покрыты жесткими волосками, то у *C. rapunculoides* коробочка округлая и гладкая (Рисунок 8.2). Она тоже поникающая, увядающая и непадающая, но покровы более тонкие, чем у *C. sibirica*, *C. talievii* и *C. taurica*. Вскрывание происходит при помощи образования клапанов. Однако в этом процессе не участвует аксикорн, так как у *C. rapunculoides* его нет (Рисунок 8.3).



КП – Крышечки поры

Рисунок 8.2 – Коробочки *C. rapunculoides* на разных стадиях созревания (Масштаб 1 см)



Пл – Плодоножка, Ос К – осевая колонка

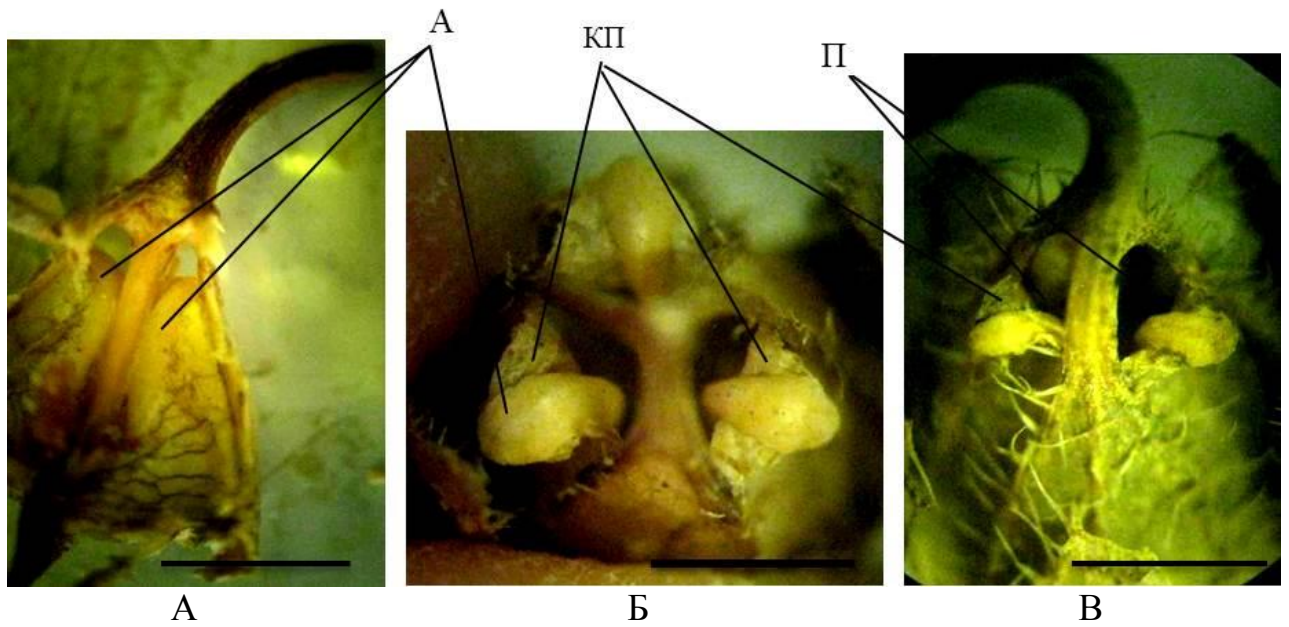
Рисунок 8.3 – Коробочка *C. rapunculoides* (Масштаб 5 мм)

У изучаемых нами видов в основании коробочки расположены три поры, сначала прикрытые крышечками. Поры отгибаются в процессе засыхания плода. Приспособлением для образования поры и крышечки служит аксикорн – месяцеобразный вырост, прикрепленный к осевой колонке плода. Впервые его в 1985 году описал А.А. Колаковский. По его определению, аксикорн – «это специализированный орган у некоторых родов семейства колокольчиковых, прикрепленный к осевой колонке, изгибающийся наподобие рога при уменьшении влажности и обеспечивающий образование разных отверстий на покровах коробочки, а также цветоложа и тем самым способствующий диссеминации» (Колаковский, 1985, с. 3). Р.В. Лакова (1994) у некоторых колокольчиков также наблюдала коробочки подобного вида.

Как мы уже указывали, коробочки у изучаемых нами видов поникающие, поры, через которые осуществляется высыпание семян. Они расположены у основания коробочки (Рисунок 8.4) (Мирошниченко, 2014 д). Подобное положение коробочки и пор для рассеивания семян отмечено также у *C. latifolia* L., *C. rapunculoides* L. и *C. rotundifolia* L., в отличие от *C. carpatica* Jack, у которого коробочка направлена вверх и поры расположены на верхушке коробочки (Федоров, 1979). Коробочка на довольно длинной плодоножке, имеет зеленую окраску, а после увядания она становится светло-коричневой (Шевченко, 2013 б; Мирошниченко, 2014 б). По классификации А.А. Колаковского (1985), коробочки исследуемых нами видов следует отнести к аксикорново-щелевому типу. Однако, по нашему мнению, они больше подходят под определение клапанных типов коробочек, поскольку (согласно типификации А.А. Колаковского) поры у *C. sibirica*, *C. talievii* и *C. taurica* представляют собой «отверстие на наружных покровах коробочки, обычно при основании зубцов чашечки, образуемые путем отрыва небольшого участка ткани округлым носиком аксикорна или всей его поверхностью» (Колаковский, 1985, с. 4).

Рассеивание семян происходит через поры, расположенные у основания коробочки (Шевченко, 2016 а; Miroshnichenko, 2016), при движении побегов

(Мирошниченко, 2014 в) (Рисунок 8.5).



А – Аксикорн, КП – крышечка поры, П – поры

Рисунок 8.4 – Фрагменты коробочек *C. sibirica* (А), *C. talievii* (Б) и *C. taurica* (Б) с отогнутыми крышечками пор и аксикорнами (Масштаб 1 см)

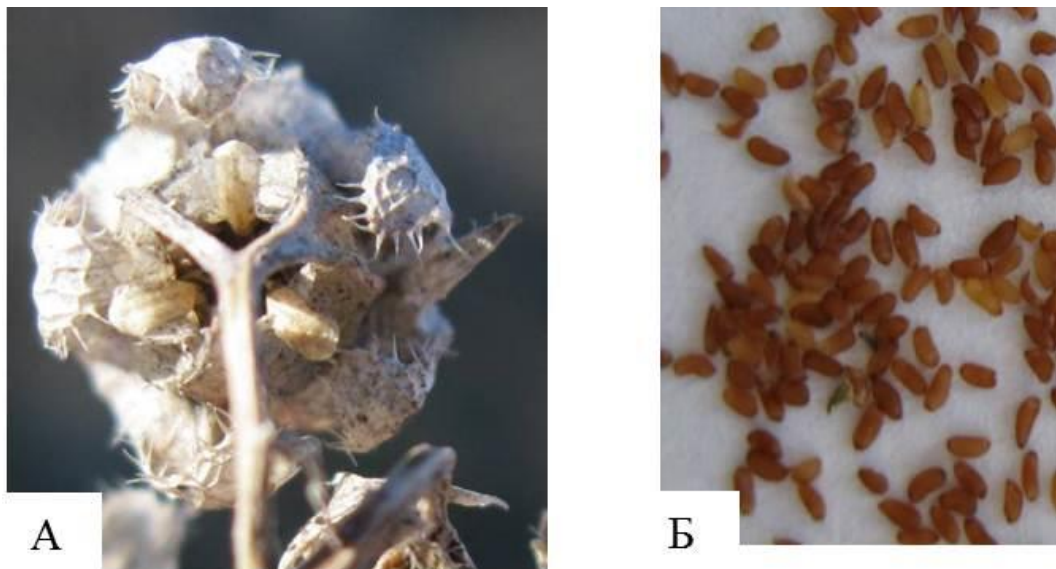


Рисунок 8.5 – Плод на плодоножке *C. talievii* (А) и семена *C. taurica* (Б)

Жесткие волоски, покрывающие плод, можно считать дополнительным приспособлением для диссеминации, так как после засыхания они превращаются в крючочки, с помощью которых коробочки могут прикрепляться к пробегающим мелким животным и таким образом тоже способствовать распространению семян (Мирошниченко, 2014 в, 2014 е).

Чаще всего семена опадают около вблизи материнского растения, но лёгкость семян способствует их распространению на более далекие расстояния при порывах ветра, которые характерны для горного Крыма (анемохория). Диссеминация также осуществляется следующими путями: путем баллистохории, в частности, баллистоанемохории (при помощи ветра) и баллистозоохории (с помощью животных) (Мирошниченко, 2014 д), а также эпизоохории (пассивный перенос на поверхности тела животных) и эндозоохории – при непосредственном участии животных (прохождение семян через пищевод). По определению Р.И. Левиной (1960), при этом зачатки травянистых растений поедаются, а семена, проходя через пищеварительный тракт неповрежденными, выбрасываются с экскрементами. Все это, в конечном итоге, способствует расселению данных видов и освоению ими новых территорий (Мирошниченко, 2014 в). По нашим наблюдениям, для *C. talievii* более характерна анемохория, в то время как у *C. taurica* и *C. sibirica* диссеминация происходит баллистозоохорией (в частности, эпизоохорией и эндозоохорией).

Известно, что большое количество цветков как на одном генеративном побеге (Мирошниченко, 2014 ж), так и на всей особи в целом, увеличивает потенциальную, и как следствие, реальную семенную продуктивность. Созревание семян обычно происходит в конце августа-начале сентября, и зависит в большой степени от погодных условий года. Так, в 2015 году вследствие засушливого летнего периода созревание семян происходило ранее, чем в предыдущие годы и закончилось в середине августа. В связи с продолжительным периодом цветения растений, диссеминация также растянута во времени и длится с середины августа до конца сентября.

Коэффициент продуктивности растений (отношение реального числа плодов с семенами к числу цветков на одной особи) в момент семяношения у изучаемых видов высокий и составляет (<https://etd.adm.unipi.it/t/etd-02282014-160549/>) в среднем у *C. sibirica* – 91 %, у *C. taurica* – 93 %, у *C. talievii* – 91 %. Реальная семенная продуктивность у исследованных нами видов также довольно высокая. Однако каждый год этот показатель варьирует и представлен различными данными.

Для *C. sibirica* характерна закладка, в среднем, 80-100 штук семян в одной коробочке. Однако, в 2015 году показатели оказались выше и составили 100-120 штук семян в одной коробочке. Показатели реальная семенной продуктивности *C. taurica* в 2011 году составили 120-140 штук семян в одной коробочке, а в 2015 году число семян увеличилось до 130-150 штук. Формирование такого числа семян как в одной коробочке может обеспечивать образование большого количества семян на растении в целом (Таблица 8.1).

Таблица 8.1. Реальная семенная продуктивность (штук семян на растение)

Год / Вид	<i>C. sibirica</i>	<i>C. taurica</i>	<i>C. talievii</i>
2011	720 ± 80	3120 ± 240	1800 ± 36
2012	1170 ± 130	2210 ± 170	6500 ± 130
2013	3950 ± 50	10950 ± 50	13400 ± 100
2014	1440 ± 160	4030 ± 310	4200 ± 84
2015	2100 ± 100	8400 ± 160	6240 ±

По результатам полученных данных можно предположить, что такие различные данные посеменной продуктивности могут быть связаны с засушливыми летними сезонами 2011 и 2015 гг и довольно прохладным летним периодом 2013 года с большим количеством осадков (553 мм).

Семена у трех исследуемых видов мелкие (Мирошниченко, 2016 а), светло-коричневые, приблизительно 1 мм длиной (Мирошниченко, 2014 б). Вес 500 штук семян составляет примерно 7 мг (то есть одно семя весит 0,014 мг). Большая часть семени занята эндоспермом.

Крупные клетки эндоспермы со всех сторон окружают четко выраженную зародышевую полость и она лишь на третью часть семени занята зародышем (Рисунок 8.6).

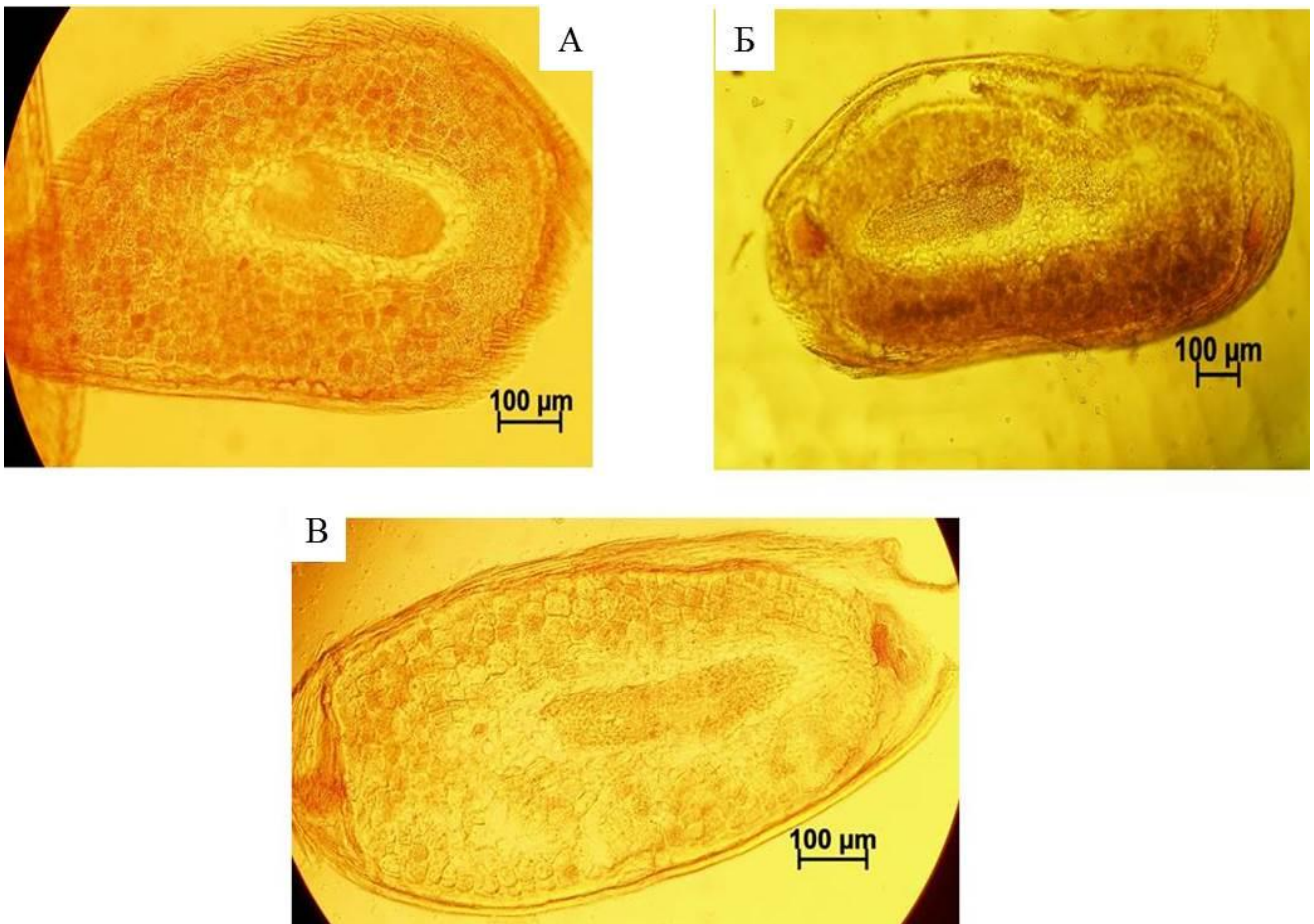


Рисунок 8.6 – Поперечные срезы свежесобранных семян *C. sibirica* (А),  
*C. taurica* (Б) и *C. talievii* (В)

Формируется семенная кожура из интегумента. Зрелое семя состоит из двух слоев. Внутренний слой представлен облитерированными клетками интегумента, а

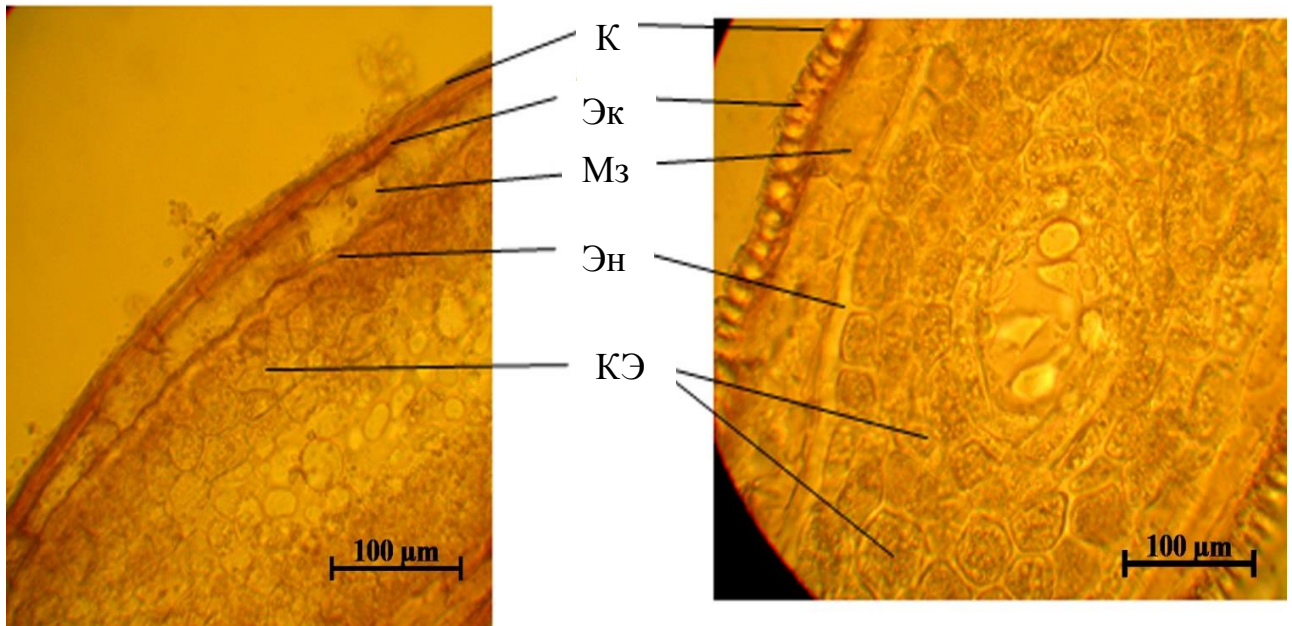
наружный состоит из столбчатых клеток с утолщенными антиклинальными стенками. Кутикула хорошо выражена (Рисунок 8.7). Эндосперм (Мирошниченко, 2014 д) отделен от семенной кожуры кутикулой и состоит из довольно больших клеток (от 8 до 14 слоев). Семенная кожура (теста) толщиной  $39,8 \pm 3 \mu\text{m}$  у *C. sibirica*,  $35,9 \pm 6 \mu\text{m}$  у *C. taurica*,  $34,2 \pm 2 \mu\text{m}$  у *C. talievii*. Внешний слой семенной кожуры (экзотеста) покрыт кутикулой, толщиной  $17,06 \pm 1,34 \mu\text{m}$  у *C. sibirica*,  $16,2 \pm 1,04 \mu\text{m}$  у *C. taurica* и  $16,08 \pm 0,96 \mu\text{m}$  у *C. talievii*. На поперечном срезе клетки внешнего слоя столбчатые с незначительно утолщенными антиклинальными стенками. Внутренний слой представлен мезотестой и эндотестой. Мезотеста представлена довольно крупными радиально вытянутыми клетками. У *C. talievii* она представлена  $17,73 \pm 1,13 \mu\text{m}$ , у *C. taurica*–  $17,8 \pm 2,8 \mu\text{m}$ , а у *C. sibirica* она равна  $20,17 \pm 2,7 \mu\text{m}$ .

По данным А.А. Беляева (1984 б), у *C. sibirica* ультраструктура поверхности семени короткобороздчатая, что характеризуется короткими и узкими клетками эпидермы; сильным утолщением выступающей части антиклинальных стенок. Наши данные о морфологических особенностях семян *C. sibirica*, *C. taurica* и *C. talievii* согласуются со сведениями А.А. Беляева (1984б) по другим представителям семейства *Campanulaceae*.

По мнению В.П. Викторова (2006) окраска, размер, форма и являются таксономическими признаками (Викторов, 2006). У изучаемых нами видов различия по указанным признакам нами не отмечены, что, видимо, можно квалифицировать их как близкородственные виды.

Свежесобранные семена обычно не прорастают, поскольку зародыши в них недоразвиты, и им необходим период биологического покоя для доразвития (Рисунок 8.8).





К – Кутикула, Эк – экзотеста, Мз – мезотеста, Эн – эндотеста,  
КЭ – клетки эндосперма

Рисунок 8.7 – Фрагменты срезов семян *C. sibirica*

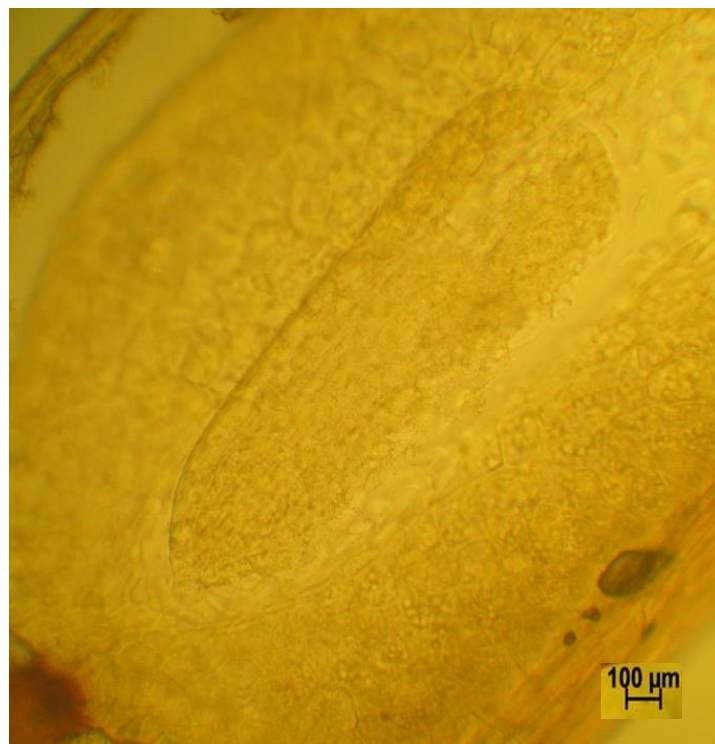


Рисунок 8.8 – Фрагмент семени *C. taurica* с недоразвитым зародышем

По всей вероятности, основываясь на данных М.Г. Николаевой (1973), у исследуемых нами видов наблюдается физиологический тип покоя семян.

Всхожесть семян возрастает по мере увеличения срока их хранения (Рисунок 8.9).

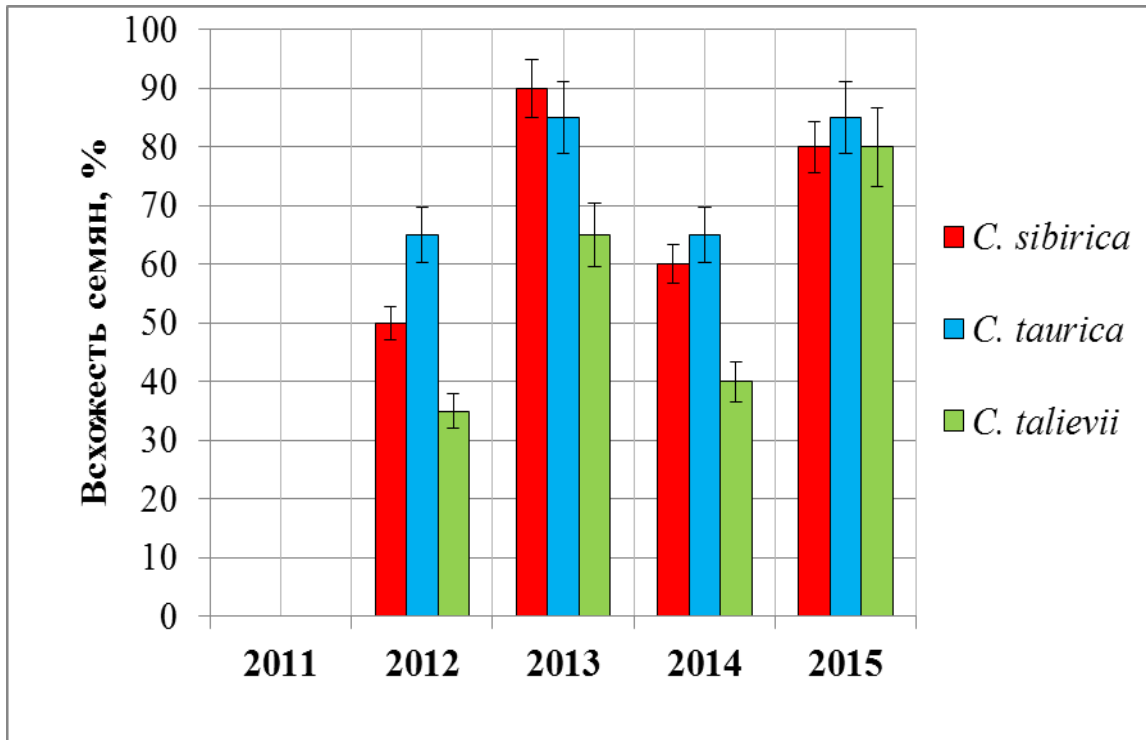


Рисунок 8.9 – Количество проросших семян (%),  $M \pm SE$ , сбор семян проведен в 2011г.)

После хранения при комнатной температуре, всхожесть семян, собранных в 2011 году, через два года хранения (в 2013 г) составила у *C. talievii* – 35 %, у *C. sibirica* составила более 50 %, а у *C. taurica* – 65 %. Семена этого же года сбора (2011) при проращивании в 2014 году показали 40 % всхожести у *C. talievii*, 60 % у *C. sibirica* и 65 % у *C. taurica* (Мирошниченко, 2014 ж). Семена сбора 2014 года и пророщенные весной 2015 года, показали довольно высокие результаты, и их всхожесть составила у *C. sibirica* и *C. talievii* 80 %, у *C. taurica* – 85 %, что говорит о довольно высокой вероятности всхожести семян даже после 6 месяцев хранения (Мирошниченко, 2014 г, 2016 д). А семена, собранные в 2012 году, при

проращивании их в декабре 2013 года показали довольно высокий процент всхожести семян (у *C. talievii* – 65 %, у *C. taurica* – более 85 %, у *C. sibirica* около 90 %). Также следует отметить, что жизнеспособность семян и семенная продуктивность изменяются в зависимости от метеорологических условий года генерации. Наиболее чувствительным при этом оказался *C. talievii* (низкие температурные показатели, наличие снежного покрова в морозный период, количество осадков) (Мирошниченко, 2014 е).

То, как семена реагируют на свет может характеризовать время их прорастания в природе и, как результат – их выживаемость (Pons, 2000; Milberg at al., 2000). Как указывается в литературе (Baskin at al., 1998; Hilhorst и Karssen, 2000) влияние температуры на семена может частично или полностью заменить необходимость в свете.

Для исследуемых нами видов необходим период физиологического покоя, во время которого происходит их доразвитие семян и повышается их способность к прорастанию. В условиях естественного произрастания у изученных видов формируется почвенный банк семян, который способствует регулированию процессов их возобновления (Мирошниченко, 2014 а, 2014 е). Полученные нами данные по образованию почвенного семенного банка согласуются с работами Г.И. Халиповой (1999) и В.П. Викторова (2009).

Как было сказано выше, жизнеспособность семян сохраняется долго, на что указывает наличие зародыша в семенах (<https://etd.adm.unipi.it/t/etd-02282014-160549/>) после 5-летнего хранения (Рисунок 8.10), что согласуется также с литературными данными, полученными по другим видам рода *Campanula* (Викторов, 2006 а; Викторов и др., 1994).

Результаты опытов показали, что самые высокие показатели прорастания семян были зафиксированы после хранения в лабораторных условиях (сухое хранение в бумажных пакетах) (Таблица 8.2–8.3).

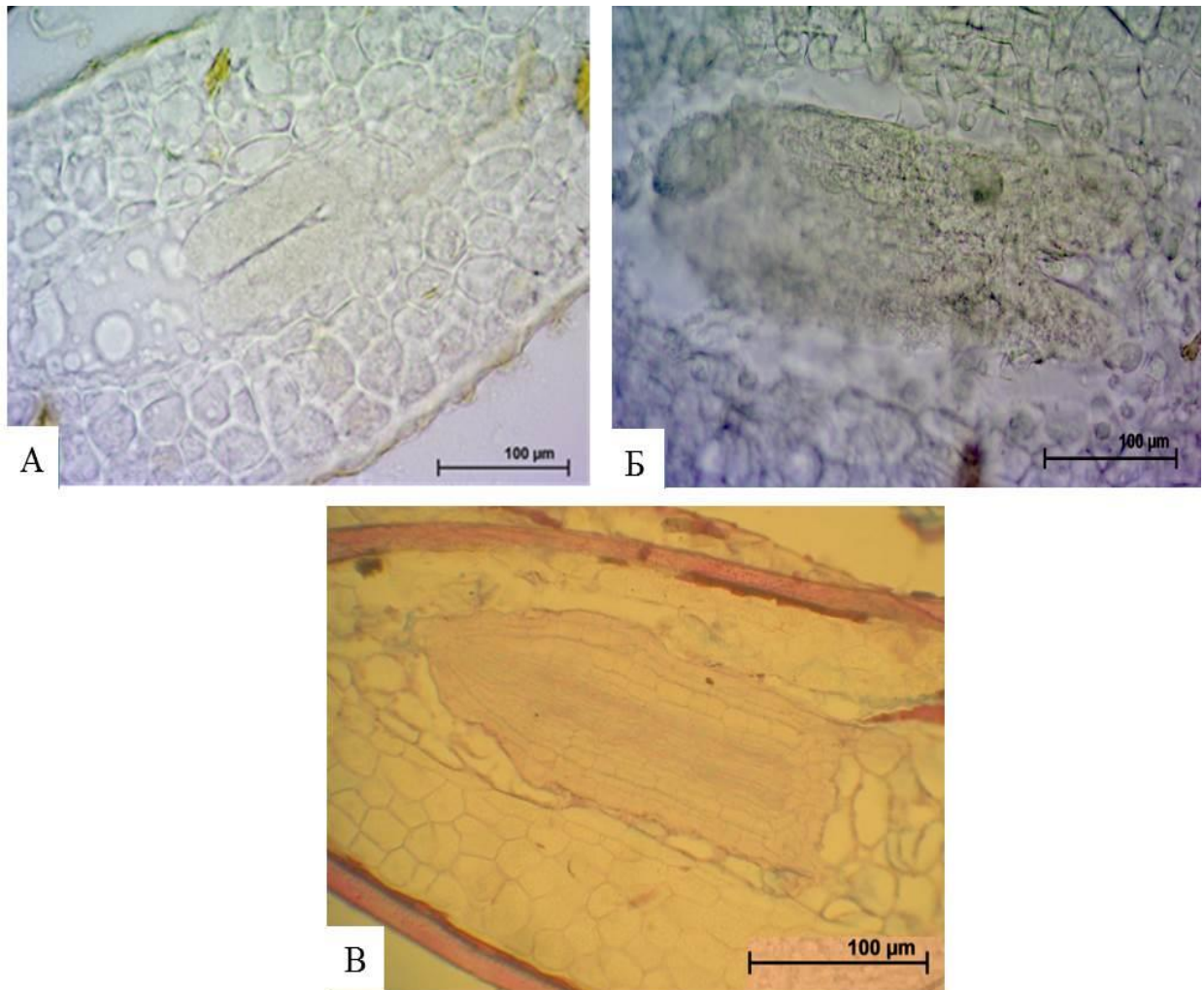


Рисунок 8.10 – Поперечные срезы семян *C. sibirica* (А), *C. taurica* (Б) и *C. talievii* (В) с зародышем после 5 лет хранения

Таблица 8.2 – Размеры семени и зародыша ( $\mu\text{m}$ ,  $M \pm SE$ )

Вид	Размер семени	Размер зародыша
<i>C. sibirica</i>	$910,9 \pm 0,83$	$320,93 \pm 0,91$
<i>C. taurica</i>	$1207,27 \pm 2,3$	$345,92 \pm 1,6$
<i>C. talievii</i>	$973,46 \pm 1,05$	$386,05 \pm 1,7$

Таблица 8.3 – Размер семени и зародыша после хранения\*\*

Год сбора	Вид	<i>C. sibirica</i>	<i>C. taurica</i>	<i>C. talievii</i>
	2011	1*	861,69 ± 13,79	863,76 ± 18,70
	2*	338,59 ± 17,42	420,00 ± 18,67	246,16 ± 14,22
2012	1	882,27 ± 48,46	1055,32 ± 39,96	875,00 ± 24,59
	2	276,49 ± 19,91	312,40 ± 7,86	346,02 ± 25,22
2013	1	951,74 ± 31,85	942,08 ± 59,93	1069,15 ± 58,83
	2	305,74 ± 17,99	305,46 ± 19,49	326,64 ± 21,99

1\* – Размер семени (µm)

2\* – Размер зародыша (µm)

\*\* – срезы и измерения семян сделаны в 2016 году

Семена высевали в чашки Петри на смоченную дистиллированной водой фильтровальную бумагу. По мере набухания, семена меняли цвет со светло- на темно-коричневый. Прорастание проходило постепенно и массовое отмечено на 30-35-е сутки (Рисунок 8.11).

Проведенные опыты свидетельствуют о том, что все виды имеют высокую семенную продуктивность, хотя прорастание свежесобранных семян затруднено наличием физиологического покоя и необходимостью доразвития зародыша после диссеминации. Самые высокие показатели всхожести семян (Thushara, 2006) отмечены при комнатной температуре хранения. Семена, прошедшие стратификацию, прорастали значительно хуже.



Рисунок 8.11 – Проростки *C. taurica* (А, В, Д) и ювенильное растение в вегетационном сосуде (Б, Г, Е)

Таким образом, можно заключить, что плод у изучаемых видов это нижняя, трехгнездная, многосемянная, покрытая жесткими волосками коробочка ченко, 2013 б). Коробочка вскрывается при помощи аксикорна, образуя крышечку и пору. Семенами мелкие, легкие, около 1 мм длиной. Полученные данные по семенной продуктивности и прорастанию семян могут свидетельствовать о потенциальных возможностях воспроизведения и сохранения изученных видов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как было указано выше, одной из наиболее важных и серьезных проблем настоящего времени является проблема сохранения биоразнообразия растительного мира. В результате этого возникает необходимость изучения процессов, обеспечивающих воспроизведение растений, особенно редких и исчезающих видов. Целью данного исследования было выявление особенностей развития репродуктивных структур и размножения *Campanula sibirica* L., *C. taurica* Juz. и *C. talievii* Juz. в связи с задачей сохранения и увеличения фиторазнообразия. В литературе до сих пор дискутируется вопрос о систематической принадлежности изучаемых нами видов рода *Campanula*: *C. taurica*, *C. sibirica* и *C. talievii*. Одни авторы находят их настолько близко родственными, что считают *C. talievii* и *C. taurica* подвидами вида *C. sibirica* (Викторов, 2000 а; Ена, 1999, 2012). Другие определяют их как три самостоятельные вида (Голубев, 1996; Федоров, 1957; Дремлюга, 2013; Дремлюга и др., 2010). Мы не оцениваем таксономическую значимость различных признаков данных видов, однако проведенный сравнительный анализ особенностей их морфологии и биологии показал, что они имеют как черты сходства, так и различия. В первую очередь значимым показателем можно считать их жизненные формы. Так, *C. sibirica* – это травянистое, 2-летнее, монокарпическое растение, с одним генеративным побегом, развивающимся на второй год жизни и изредка образующим на верхушке боковые побеги. Однако, в средней полосе России и в условиях интродукции в Башкирском Предуралье *C. sibirica* может формировать как одиночные стебли, так и ветвистые со сложным метельчатым соцветием (Халипова, 2005; Аллаярова и др., 2009). *C. taurica* – это травянистое, многолетнее, поликарпическое растение, *C. talievii* – многолетний полукустарничек. Данные виды также имеют различные места произрастания: *C. sibirica* обычно растет в затененных местах на опушках леса и чаще всего вдоль



дорог, в связи с этим данный вид может быть причислен к рудеральной растительности. *C. taurica* обычно встречается на лужайках и вдоль дорог, а *C. talievii* произрастает на открытых каменистых склонах. *C. sibirica* размножается только семенным путем. Для *C. taurica* и *C. talievii* характерно как семенное, так и вегетативное размножение.

Поскольку для изученных видов основной способ размножения – семенной (Мирошниченко, 2014 е), то важнейшим фактором в процессах воспроизведения, расселения и удержания территорий является оптимальное развитие и функционирование его репродуктивных структур. Цветение *C. sibirica*, *C. taurica* и *C. talievii* в естественных условиях произрастания в Крыму довольно продолжительное и длится с мая по август, включительно. При этом образуется большое число цветков как на одном генеративном побеге, так и на растении в целом (Мирошниченко, 2014 в, 2016 в). Цветки актиноморфные, с двойным околоцветником, венчик сросшийся, колокольчатый. Форма цветков у всех трех видов одинакова, однако окраска венчика варьирует. У *C. talievii* окраска наиболее интенсивная (темно-фиолетовая), цветки также обычно крупнее, чем у *C. sibirica* и *C. taurica* (Шевченко, 2013 б).

В результате изучения процессов формирования генеративных структур трех видов рода *Campanula* (*C. sibirica*, *C. taurica* и *C. talievii*) установлено, что по многим признакам они сходны между собой и имеют черты, свойственные представителям семейства Campanulaceae. Основными эмбриологическими признаками являются следующие: центробежный тип формирования стенки микроспорангия, приводящий к развитию эпидермиса, эндотеция, одного среднего слоя и однорядного тапетума; образование фиброзных утолщений не только в клетках эндотеция, но и в клетках паренхимы со стороны связника, 3-борозднопоровые пыльцевые зерна, анатропный, медионуцеллярный, унитегмальный семязачаток, Polygonum-тип развития зародышевого мешка, тубифлоральный эндосперм с микропиллярным и халазальным гаусториями, Solanad-тип эмбриогенеза, наличие явления протерандрии

(Мирошниченко, 2014 в, 2014 ж). Однако есть и ряд значительных отличий, таких как:

\*один проводящий пучок в пыльнике изучаемых нами видов, а для *Ostrowskia magnifica* и *Platycodon grandiflorus* характерны многочисленные пучки;

\*трехслойная спорогенная ткань у изучаемых нами видов, что обеспечивает большой запас прочности в виде образования большего количества пыльцевых зерен, в отличие от *Ostrowskia magnifica* и *Platycodon grandiflorus*, у которых спорогенная ткань однослойная;

\*наличие у *C. sibirica*, *C. taurica* и *C. talievii* гипостаза и постаментоподиума, в то время как у *Ostrowskia magnifica* в наличии только гипостаза;

\*развитие фуникулярного obturatoria;

\*наличие тапетальной пленки с орбукулами (как у *C. rapunculoides*) и отсутствие таковой у *Ostrowskia magnifica* и *Azorina vidalii*.

Процесс опыления у изученных видов, как и у других видов семейства Campanulaceae, характеризуется специфическим извлечением пыльцы из пыльников одноклеточными волосками эпидермального происхождения на столбике (Шевченко, 2013 б) в процессе его роста сквозь плотно сомкнутые тычинки. Все это способствует закреплению пыльцы на опылителях для дальнейшего ее переноса на другие цветки.

Следует особо подчеркнуть, что развитие элементов цветка, их согласованные движения в процессе цветения и период активности насекомых-опылителей, механизм опыления у исследуемых видов тесно взаимосвязаны и их сопряженность (Шевченко, 2013 б) обеспечивают эффективность процессов опыления, а также последующие процессы.

Плод у *C. sibirica*, *C. taurica* и *C. talievii* – поникающая, непадающая, трехгнездная, многосемянная, покрытая жесткими волосками, коробочка с тремя порами, расположенными у основания (Мирошниченко, 2014 в, 2014 ж). Поры формируются с помощью аксикорна, развивающегося на центральной оси плода.

Диссеминация осуществляется в результате баллистохории (баллистоанемохории и баллистозоохории), анемохории, эпизоохории и эндозоохории. Все это способствует тому, что семена могут опадать недалеко от материнского растения, а с помощью животных и при сильном ветре они рассеиваются на довольно большие расстояния, что способствует сохранению ценопопуляций и освоению данными видами новых территорий (Шевченко, 2013 б). На момент диссеминации в семенах (Мирошниченко, 2016 а) зародыши недоразвиты, им необходим период покоя для созревания, что способствует поддержанию почвенного банка семян.

Таким образом, на основании полученных результатов исследований можно сделать вывод о том, что исследуемые таксоны рода *Campanula* (*C. sibirica*, *C. taurica* и *C. talievii*) обладают надежной системой размножения с высоким репродуктивным потенциалом (нормальное развитие генеративных структур, большое количество жизнеспособных пыльцевых зерен, эффективный процесс опыления, особенностями которого является специфический вынос пыльцы из пыльников волосками столбика, наличие насекомых-опылителей, высокая семенная продуктивность, особенности диссеминации и сохранение всхожести семян в течение длительного(5 лет) времени). Репродуктивная стратегия их характеризуется доминирующим семенным размножением и наличием у *C. taurica* и *C. talievii* резервного вегетативного размножения, недоразвитием зародыша в рассеиваемых семенах и необходимостью физиологического покоя для их внутрисеменного созревания, а также созданием почвенного семенного банка. Эти показатели обеспечивают самовоспроизведение ценопопуляций изучаемых видов, удержание и освоение ими новых территорий произрастания. Основными лимитирующими факторами размножения в естественных условиях произрастания изученных видов *Campanula* мы находим низкие температуры воздуха ( $-22\text{ }^{\circ}\text{C}$ ), вызывающие аномалии в процессах формирования генеративных структур (неправильное распределение хромосом, выбросы хромосом за пределы ахроматинового веретена) и гибель растений, негативное антропогенное воздействие (террасирование

территорий, вытаптывание, сбор на букеты) и повреждение животными. Следует особо обратить внимание также на то, что периодически возникающие экстремально низкие температуры воздуха зимой приводят к вымерзанию растений и сокращению численности особей в ценопопуляциях. Однако за счет имеющегося в почве банка семян проростки появляются на 2-3 год, и особенно эта зависимость проявляется у *C. talievii*. Учитывая значительные показатели семенификации, приспособления для диссеминации, высокую всхожесть семян при оптимальных условиях произрастания и декоративность растений, *C. talievii*, *C. taurica* и *C. sibirica* можно рекомендовать для использования в садово-парковом строительстве, а для увеличения их численности в пределах природного ареала необходимо разработать научно-обоснованные приемы введения в культуру и репатриации.

## ВЫВОДЫ

Таким образом, в результате изучения процессов репродукции трех видов рода *Campanula* (*C. sibirica*, *C. taurica* и *C. talievii*) установлено, что они обладают высоким репродуктивным потенциалом, надежностью и пластичностью, заключающимися в высокой семенной продуктивности, создании почвенного семенного банка и в жизнеспособности семян. Доминирующий семенной тип размножения у всех трех видов совместно с резервным вегетативным у *C. taurica* и *C. talievii* обеспечивают воспроизведение ценопопуляций и размножение видов с возможным освоением ими новых территорий.

1. Основными эмбриологическими признаками изучаемых видов являются следующие: 4-гнездный пыльник, центробежный тип формирования стенки микроспорангия, наличие плацентоида, 2-клеточные 3-борозднопоровые пыльцевые зерна, анатропный, медионуцеллярный, унитегмальный, мезохалазальный семязачаток, развитие интегументального тапетума, зародышевый мешок 7-

клеточный, 8-ядерный, развивающийся по Polygonum – типу, оплодотворение премитотического типа, тубифлоральный эндосперм с микропилярным и халазальным гаусториями, Solanad-тип эмбриогенеза.

2. Установлено, что длительное цветение *C. sibirica*, *C. taurica* и *C. talievii* в естественных условиях произрастания, образование большого числа цветков как на одном генеративном побеге, так и на растении, в целом (у *C. sibirica* от 8 на побеге до 35 на растении, у *C. taurica* от 13 до 45 и у *C. talievii* от 26 до 70), а также формирование дополнительных генеративных побегов у *C. taurica* и *C. talievii* способствуют повышению их репродуктивного потенциала.

3. Для исследованных видов характерно явление протандрии, препятствующее автогамии и способствующее аллогамии. Процессы цветения и опыления имеют специфические особенности: извлечение пыльцы из пыльников происходит в процессе роста пестика при помощи одноклеточных эпидермальных волосков его столбика, которые после выполнения функции изъятия пыльцы втягиваются в поверхностные ткани столбика (явление ретракции), что способствует более эффективному опылению насекомыми. Опылителями являются пчелы (*Melitta melanura* и др.) и мухи (Syrphidae).

4. Реальная семенная продуктивность растений *C. sibirica*, *C. taurica*, *C. talievii* высока (80-110 шт., 120-140 шт., 80-120 шт. на плод, соответственно). На момент диссеминации семена содержат зародыш, занимающий только 1/3 семени. Для семян характерен физиологический покой. Однако, даже при оптимальных условиях хранения семена прорастают не все (50 %), что может свидетельствовать о наличии более глубокого покоя у части семян, которые могут пополнять почвенный банк семян.

5. Плод у исследуемых нами видов – поникающая, трехгнездная, многосемянная, покрытая жесткими волосками коробочка с тремя клапанными порами, расположенными у основания и большим количеством семян.

Приспособлением для образования поры и крышечки служит аксикорн – месяцеобразный вырост, прикрепленный к центральной осевой колонке плода.

6. Установлено, что изученные виды являются растениями-баллистами и характеризуются наличием морфологических приспособлений, препятствующих самопроизвольному рассеиванию семян. Диссеминация у них происходит путем баллистохории, в частности, баллистоанемохории, баллистозоохории, а также эпизоохории и эндозоохории. После высыпания из коробочки легкие и мелкие семена могут разноситься на некоторые расстояния также порывами ветра, то есть изучаемым видам свойственна и анемохория.

7. Установленные эффективные температуры воздуха, необходимые для наступления различных фаз свидетельствуют о зависимости процессов развития репродуктивных структур, цветения и опыления у изученных видов от гидротермических условий. Так, *C. sibirica* для начала цветения сумма активных температур необходима выше, чем для *C. taurica* и *C. talievii*. В то же время, *C. talievii* оказался наиболее восприимчив к зимним пониженным температурам.

8. На основе выявленных особенностей репродукции *C. sibirica*, *C. taurica*, *C. talievii*, с учетом оценки их декоративности предложены рекомендации для использования этих растений в садово-парковом строительстве, которые включают способ хранения семян, условия их проращивания и высадки в грунт (с указанием почвенной смеси, благоприятной для развития проростков), а также условия посадки взрослых растений в композициях открытого грунта.

## ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

1. Учитывая особенности прорастания семян *C. sibirica*, *C. taurica* и *C. talievii* рекомендуется использовать семена после хранения не менее 6-ти месяцев при

комнатной температуре в бумажных пакетах. Стратификация семян у указанных видов тормозит их прорастание.

2. Проращивание семян проводить при 10-часовом световом режиме, при комнатной (+20...+23 °С) температуре в течение 35 дней. После прорастания семян проростки следует высадить в вегетационные сосуды в землесмесь на основе верхового фрезерного торфа с добавкой структурирующих, раскисляющих и удобрительных компонентов.

3. При использовании указанных видов в декоративном садоводстве рекомендуется высаживать *C. taurica* и *C. sibirica* в общей группе растений. *C. talievii* же следует использовать при формировании альпийских горок.

При высадке растений *C. taurica* и *C. talievii* необходимо оставлять место (7-10 см) для новых особей, образующихся в последующие годы.

**СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ**

- а – аксикорн  
ан – антиподы  
в – волоски  
вв – втягивание волосков  
вэп – волоски эпидермального происхождения  
г – гипостаза  
гчш – голая чашечка  
дз – дополнительный зародыш  
з – зигота  
зв – завязь  
зм – зародышевый мешок  
ит – интегументальный тапетум  
к – канал  
к – кутикула  
кп – крышечка поры  
кэ – клетки эндосперма  
л – лепесток  
м – мегаспора  
мп – микропиле  
мг – микропилярный гаусторий  
мз – мезотеста  
мп – микропиле  
нк – нектарник  
н.у.м. – над уровнем моря  
нцв – нормальный цветок



олр – отогнутые лопасти рыльца  
ос к – осевая колонка  
очш – опушенная чашечка  
п – поры  
пд – первое деление  
пз – пыльцевые зерна  
пк – париетальная клетка  
пл – плодоножка  
плн – пыльник  
плц – плацентиод  
пр – проэмбрио  
пр – придатки  
ппд – постаменто-подиум  
пц – пыльца  
пцв – полиморфный цветок  
р – рафе  
ротн – расширенные основания тычиночных нитей  
рц – рыльце  
рцв – раскрытый цветок  
с – синергиды  
св – связник  
слр – сомкнутые лопасти рыльца  
сзч – семязчаток  
ск – спорогенная клетка  
ст – столбик  
т – тапетум  
тн – тычиночная нить  
ув – увядший венчик

ут – увядшие тычинки  
уцв – увядший цветок  
ф – фуникулус  
фо – фуникулярный обтуратор  
фу – фиброзные утолщения  
ф эн – фиброзный эндотеций  
х – халаза  
хг – халазальный гаусторий  
хм – халазальная мегаспора  
чшл – чашелистики  
э – эпидермис  
эк – экзотеста  
эн – эндотеста  
энд – эндосперм  
я – яйцеклетка  
яа – яйцевой аппарат  
яцк – ядро центральной клетки

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аветисян, Е.М. Морфология пыльцы сем. *Campanulaceae* и близких к нему семейств (*Sphaenocleaceae*, *Lobeliaceae*, *Cyrtiaceae*) в связи с вопросами их систематики и филогении / Е.М. Аветисян // Труды Бот. ин-та АН АрмССР. – 1967. – Т. 16. – С. 5-41.
2. Аветисян, Е.М. Палинология порядка *Campanulaceae* / Е.М. Аветисян / Морфология пыльцы и спор современных растений. – Л., 1973. – С. 90-93.
3. Аветисян, Е.М. Палинология надпорядка *Campanulanae*: автореф. дис. д-ра биол. наук: 03.00.05 / Евгения Михайловна Аветисян. – Ереван, 1988. – 34 с.
4. Агеенко, В.Н. Флора Крыма. Том 1. Ботанико-географический очерк Таврического полуострова / В.Н. Агеенко. – СПб. – 1890. – 131 с.
5. Агеенко, В.Н. Обзор растительности Крыма с топографической и флористической точки зрения / В.Н. Агеенко. – СПб. – 1897. – CLIV – 94 с.
6. Агроклиматический атлас мира / Под ред. И.А. Гольцберг. – М-Л.: Гидромеоиздат, 1972. – 141 с.
7. Агроклиматический справочник по Крымской области / Управление гидрометеорологической службы Украинской ССР. Крымское гидрометеобюро. – Л.: Гидрометеоролог. изд. – 1959. – 136 с.
8. Аллаярова, И.Н. Начальный онтогенез редких видов колокольчика / И.Н. Аллаярова, Л.Н. Миронова // Вестник ОГУ. – 2009. – № 6. – С. 32-34.
9. Аллаярова, И.Н. Биологические особенности представителей рода *Campanula* L. при интродукции в Башкирском Предуралье: автореф. дис. канд. биол. наук: 03.02.01 / Ирина Нагимовна Аллаярова. – Уфа, 2011. – 17 с.
10. Амирханов, А.М. Новый вид колокольчика с Центрального Кавказа / А.М. Амирханов // Бюлл. Моск. общ. исп. прир. отд. биол., 1974. – Т.84, №6. – С. 119-121.

11. Амирханов, А.М. Новые виды колокольчиков Центрального Кавказа / А.М. Амирханов, А.Л. Комжа // Бот. исслед. в заповед. РСФСР. – М., 1984. – С. 135-140.
12. Амирханов, А.М. Заметки о колокольчиковых (Campanulaceae) Центрального Кавказа. I. *Campanula kadargavanica* / А.М. Амирханов, А.Л. Комжа // Бот. журнал. – 1998. – Т.83, №2. – С. 84-88.
13. Андреев, Л.Н. Сохранение генофонда растений природной флоры в ботанических садах России / Л.Н. Андреев, Ю.Н. Горбунов // Генетические ресурсы культурных растений. – СПб., 2001. – С. 9-11.
14. Андреева, И.З. Эколого-биологическая характеристика, химический состав и интродукция *Adenophora lilifolia* (L.) A. DC. на Южном Урале: дисс. канд. биол. наук: 03.00.05 / Андреева Ирина Закиевна. – Уфа, 2008. – 180 с.
15. Антонова, Л.А. Сезонная и суточная ритмика цветения растений широколиственного леса / Л.А. Антонова // Экология. – 1972. – №4. – С. 73-79.
16. Антонова, Л.А. Антэкология растений широколиственного леса / Л.А. Антонова // Экология опыления: Межвуз. сборник науч. трудов. Пермь, 1976. – Вып. 2. – С.30-63.
17. Артюшенко, З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений: Плод. / З.Т. Артюшенко, А.А. Федоров. – М.: Наука, 1986. – 392 с.
18. Балобанова, Н.П. Морфология соцветий некоторых представителей семейства Campanulaceae: автореф. дис. канд. биол. наук: 03.00.05 / Наталья Петровна Балобанова. – Москва, 2009. – 16 с.
19. Банникова, В.П. Основы эмбриологии растений. / В.П. Банникова, О.А. Хведынич. – Киев: Наукова думка, 1981. – 164 с.
20. Барнаулов, О.Д. Противоальтеративная активность препаратов из растений семейства колокольчиковых / О.Д. Барнаулов, А.Ю. Лимаренко, О.А. Маничева, Л.С. Теслов // Проблемы освоения лекарственных ресурсов Сибири и Дальнего Востока: тез. докл. Всесоюз. конф. – Новосибирск: СО АМН, 1983 а. – С.

174-175.

21. Барнаулов, О.Д. Противосудорожные свойства препаратов из некоторых видов сем. *Samranulaceae* Juss. / О.Д. Барнаулов, А.Ю. Лимаренко, Л.С. Теслов // Растительные ресурсы, 1983 б. – Т.19, вып.1. – С. 20-17.

22. Белоусов, Л.С. Исчезающие растения СССР: методы и перспективы их охраны / Л.С. Белоусов // Тез. докл. XII Междун. Бот. конгресса. – Л., 1975. – С.548.

23. Беляев, А.А. Анатомия семян некоторых представителей семейства *Samranulaceae*. / А.А. Беляев // Бот. журнал. – 1984 а. – Т. 64, № 5. – С. 585-594.

24. Беляев, А.А. Ультраструктура поверхности и некоторые морфологические характеристики представителей семейства *Samranulaceae* / А.А. Беляев // Бот. журнал. – 1984 б. – Т. 69, № 7. – С. 890-898.

25. Беляев, А.А. Новые данные об анатомическом строении семенной кожуры и ультраструктуре поверхности семян двух представителей рода *Pentaphragma* (*Samranulaceae*) / А.А. Беляев // Бот. журнал. – 1985 а. – Т. 70, № 7. – С. 955-957.

26. Беляев, А.А. Сравнительная анатомия семян представителей сем. *Samranulaceae*: автореф. дис. канд. биол. наук: 03.00.05 / Андрей Анатольевич Беляев. – Л.: Наука, 1985 б. – 21с.

27. Беляев, А.А. Особенности анатомии и ультраструктуры поверхности семенной кожуры отдельных представителей критических родов семейства *Samranulaceae*. / А.А. Беляев // Бот. журнал. – 1986. – Т.71, №10. – С. 1371-1375.

28. Борисова, П.И. Фенольный метаболизм сабельника болотного (*Samarum palustre* L.) в связи с эколого-ценотическими факторами / П.И. Борисова, С.В. Булатова, Е.Ю. Бахтенко, П.В. Лапшин // Фенольные соединения: фундаментальные и прикладные аспекты / отв. ред. Н.В. Загоскина, Е.Б. Бурлакова. – Ин-т физиологии растений РАН. – М.: Научный мир. – 2010. – С. 257-264.

29. Боронникова, С.В. Репродуктивная биология колокольчиковых / С.В. Боронникова // Вестник Перм. ун-та. Биология. – 1995. – Вып. 1. – С. 28-36.

30. Борщенко, Г.П. Исследование изоферментов эстераз в семействе Campanulaceae / Г.П. Борщенко, И.Я. Гудкова, В.С. Чупов // Тез. докл. VII делег. съезда ВБО. – Л.: Наука, 1983. – С. 10-11.

31. Борщенко, Г.П. О положении рода родов трибы Phyteumateae в подсемействе Campanuloideae (Campanulaceae) по серологическим данным / Г.П. Борщенко, И.Я. Гудкова // Актуальные вопросы ботаники в СССР. Алма-Ата: Наука, 1988. – С. 13.

32. Буш, Е.А. Новый колокольчик с Северного Кавказа / Е.А. Буш // Труды бот. музея АН СССР. – 1930. – Т.22. – С. 215-217.

33. Буш, Е.А. Новый колокольчик из Аджарии / Е.А. Буш // Труды гербария бот. ин-та АН СССР. – 1937. – Т.7, №6. – С. 128.

34. Вайнагий, И.В. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla aurea* L. / И.В. Вайнагий // Растительные ресурсы, 1973. – Т.9, Вып. 2. – С. 287-296.

35. Вайнагий, И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений. / И.В. Вайнагий // Бот. журнал. – 1974. – Т. 59, № 6. – С. 826-831.

36. Василевская, В.К. О некоторых вопросах строения верхушки вегетативного побега / В.К. Василевская, Е. Кондратьева – Мельвиль // Проблемы ботаники. – Вып. 3. – 1958. – С. 288-299.

37. Василевская, В.К. Морфологическое и анатомическое строение древовидного растения *Azorina vidalii* Feer (*Campanula vidavii* Wats.) / В.К. Василевская, Т.В. Шулькина // Труды Моск. О-ва испыт. Природы. – 1976. – Т.42. – С. 131-140.

38. Васильченко, Т.И. Ценопопуляции колокольчика персиколистного в условиях рекреационной дигрессии / Т.И. Васильченко, Л.И. Кунина / Рукопись депонирована в ВИНТИ 25.03.1986, № 1963. – Воронеж, 1985. – 5с.

39. Вахромеева, М.Г. Растения Красной книги СССР: береги природу / М.Г. Вахромеева, В.Н. Павлов. – М.: Педагогика, 1990. – 240с.

40. Вахромеева, М.Г. Проблемы охраны растительного покрова / М.Г. Вахромеева, Г.Г. Куликова // Итоги науки и техники. ВИНТИ. Серия Ботаника. – Т.11. – М., 1991. – 198с.

41. Вахромеева, М.Г. Строение цветков трех видов *Campanula* как адаптация к ценотипическому окружению / М.Г. Вахромеева, Г.М. Длусский // Журн. общ. биол. – 1994. – Т.55, №3. – С.271-282.

42. Викторов, В.П. Влияние экологических условий на семенную продуктивность двух видов рода *Campanula* L. (Campanulaceae Juz.) / В.П. Викторов // Изучение, охрана и рациональное использование природных ресурсов. Ч.1. – Уфа, 1989. – С. 104.

43. Викторов, В.П. Опыт создания искусственных популяций некоторых видов рода колокольчик / В.П. Викторов // Проблемы рационального использования, воспроизводства и экологического мониторинга лесов. – Свердловск, 1991. – С. 27-29.

44. Викторов, В.П. Жизненные формы редких колокольчиков (*Campanula* L.) Подмосковья / В.П. Викторов // Жизненные формы: онтогенез и структура. М., Прометей, 1993. – С. 41-44.

45. Викторов, В.П. О перспективах реинтродукции видов рода колокольчик / В.П. Викторов // Сохранение и восстановление природно-культурных комплексов Подмосковья. – М., 1994. – С. 31.

46. Викторов, В.П. Внутривидовая изменчивость некоторых видов рода *Campanul* L. в Подмосковье / В.П. Викторов // Научные труды МДПУ им. В.И. Ленина, Сер. Естественные науки. – М. – Прометей, 1996. – С. 237-247.

47. Викторов, В.П. К систематике группы *Campanula sibirica* L. s.l. России и сопредельных стран / В.П. Викторов // Флора и растительность Средней России. – Орел, 1997 а. – С. 55.

48. Викторов, В.П. Колокольчик широколистный / В.П. Викторов // Биологическая флора Московской области. Вып. 13. М., 1997 б. С. 179-191.

49. Викторov, В.П. Морфология и основные направления эволюции соцветий в роде *Campanula* (Campanulaceae) / В.П. Викторov // Бот. журнал. – 2000. – Т. 85, № 4. – С. 80-90.

50. Викторov, В.П. О таксономии группы родства *Campanula bellidifolia* (Campanulaceae) / В.П. Викторov // Бот. журнал. – 2001. – Т. 86, № 9. – С. 116-120.

51. Викторov, В.П. К таксономии рода *Campanula* / В.П. Викторov // Международная научная конференция по систематике растений. М., 2002 а. – С. 46.

52. Викторov, В.П. Таксономический конспект рода *Campanula* L. (Campanulaceae) России и сопредельных государств / В.П. Викторov // Новости систематики высших растений. – 2002 б. – Т.34. – С. 197-233.

53. Викторov, В.П. О классификации внутривидовой изменчивости / В.П. Викторov // Научные труды МГПУ. Сер. Естественные науки. – М.: Прометей, 2002 в. – С. 272-277.

54. Викторov, В.П. Колокольчики (*Campanula* L., Campanulaceae Adans.) России и сопредельных государств: Изменчивость, систематика, география, вопросы охраны: автореф. дисс. док. биол. наук: 03.00.05 / Владимир Павлович Викторov. – Москва, 2004.- 40 с.

55. Викторov, В.П. Таксономия и изменчивость рода *Campanula* L. (Campanulaceae) России и сопредельных стран: автореф. док. биол. наук: 03.00.05 / Владимир Павлович Викторov. – М.: МГУ, 2006 а. – 26 с.

56. Викторov, В.П. Таксономия и изменчивость рода *Campanula* L. (Campanulaceae) России и сопредельных стран: дис. докт. биол. наук: 03.00.05 / Владимир Павлович Викторov. – Саратов, 2006 б. – 590 с.

57. Викторov, В.П. Сохранение генофонда видов рода *Campanula* L. (колокольчик) в банках семян / В.П. Викторov // Преподаватель XXI век. – 2009. – №2-2. С. 211-218.

58. Викторov, В.П. Редкие виды рода *Campanula* L. / В.П. Викторov, А.Г. Еленевский // Репродуктивная биология редких и исчезающих видов растений.



– Сыктывкар, 1999. – С. 89-91.

59. Викторов, В.П. Влияние продолжительности хранения семян рода *Sampanula* L. на их жизнеспособность / В.П. Викторов, В.Л. Тихонова // Научные труды МПГУ им. В.И. Ленина. Сер. Естественные науки. – Ч.1. – М., 1994. – С. 164-171.

60. Викторов, В.П. Влияние режимов длительного хранения семян видов рода *Sampanula* L. на их жизнеспособность. / В.П. Викторов, В.Л. Тихонова / Биологическое разнообразие. Интродукция растений. – Санкт-Петербург, 2003. – С. 374-375.

61. Викторов, В.П. Комплексный подход к сохранению биоразнообразия рода *Sampanula* (Sampanulaceae) / В.П. Викторов, Н.Г. Куранова, Е.В. Черняева, П.М. Чолак / Материалы Международной конференции, посвященной 70-летию Центрального сибирского ботанического сада «Сохранение разнообразия растительного мира в ботанических садах: традиции, современность, перспективы» (1-8 августа 2016, Новосибирск). – С. 53-55.

62. Вісюліна, О.Д. Родина Дзвоникові – Sampanulaceae Juss. / О.Д. Вісюліна / В кн.: Котов М.Ш. (ред.), Флора УРСР, 1961. – Т. 10. – С. 401–435.

63. Дикорастущие полезные растения Крыма / Под общ.ред. проф. Н. И. Рубцова. – Ялта, 1971. – 277 с.

64. Вульф, Е.В. Флора Крыма / Е.В. Вульф / Изд. Никитского ботан. сада. – 1927. – Т. 1, вып. 1. – 54 с.

65. Вульф, Е.В. Sampanulaceae Juss. / Е.В. Вульф / В кн.: Флора Крыма // Ялта, 1969 а. –Т. 3, № 3. – С. 146-153.

66. Вульф, Е.В. Флора Крыма / Е.В. Вульф / Ялта, 1969 б. – Т. 3, вып. 3. – 394 с.

67. Голубев, В.Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи / В.Н. Голубев // Труды Центр. – Чернозем. гос. заповедника им. В.В. Алехина: Основы биоморфологии травянистых растений центральной

лесостепи. – 1962 б. – № 7. – С. 318-359.

68. Голубев, В.Н. Некоторые данные о запасе живых семян в почвах под лугово-степной растительностью / В.Н. Голубев // Бюлл. МОИП: отд. биологии. – 1962 в. – Т. 67. Вып. 5. – С. 76-89.

69. Голубев, В.Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи / В.Н. Голубев // Журнал общ. биологии. – 1967. – Т. 28, № 2. – С. 239-243.

70. Голубев, В.Н. Биологическая флора Крыма / В.Н. Голубев. – Ялта, 1996 а. – 126 с.

71. Голубев, В.Н. Биологическая флора Крыма 2-е изд./ Е.В. Вульф. – Ялта: ГНБС. – 1996 б. – 86 с.

72. Голубев, В.Н. Методические рекомендации по изучению антэкологических особенностей цветковых растений. Функционально – экологические принципы организации репродуктивной структуры / В.Н. Голубев, Ю.С. Волокитин. – Ялта: ГНБС, 1986. – 44 с.

73. Голубев, В.Н. К изучению численности и состояния природных популяций редких видов в Крыму / В.Н. Голубев, В.М. Косых // Бюлл. МОИП: отд. биологии. – 1962 а. – Т. 67. Вып. 5. – С. 76-89.

74. Голубинский, И.Н. Биология прорастания пыльцы / И.Н. Голубинский. – Киев, 1974. – 367 с.

75. Гроссгейм, А.А. Новые виды кавказской флоры / А.А. Гроссгейм // Тр. Бот.инст. Азерб. Фил. АН СССР, 1933. – №1. – С. 50-65.

76. Гроссгейм, А.А. *Campanulaceae*. Флора Кавказа / А.А. Гроссгейм. – Баку: Аз. отд. Зак. ФАН СССР, 1934. — Т. 4. — С. 61—80.

77. Гроссгейм, А.А. Анализ флоры Кавказа / А.А. Гроссгейм // Тр. Ботан. ин-та Аз. ФАН СССР. — 1936. — Т. 1. — С. 1—259.

78. Грушецкая, Е.Р. Биологические особенности видов рода *Campanula* L. в Беларуси / Е.Р. Грушецкая // Современные направления деятельности ботанических

садов и держателей ботанических коллекций по сохранению биоразнообразия растительного мира / Центр. ботан. сад Нац. акад. наук Беларуси. – Минск, 2005. – С. 91-94.

79. Гудкова, И.Я. Серологические исследования семейства *Campanulaceae* Juss.: автореф. дис. канд. биол. наук: 03.00.05 / Ирина Ярославовна Гудкова. – Л., 1990. – 24 с.

80. Гудкова, И.Я. Серологическое исследование сем. *Campanulaceae*. Филогенетические связи в трибе с *Phyteumateae* / И.Я. Гудкова, Г.П. Борщенко // Бот. журнал. – 1991. – Т.76, №6. – С. 809-817.

81. Гусейнов, Ш.А. О колокольчиковых Дагестана / Ш.А. Гусейнов // Бот. журнал. – 1970. – Т.55, №10. – С. 1498-1501.

82. Декоративные многолетники. Краткие итоги интродукции в Главном ботаническом саду Академии наук СССР / М., изд-во АН СССР, 1960. – 333 с.

83. Джумырко, С.Ф. Флавоноиды растений рода *Campanula* / С.Ф. Джумырко // Химия природ. соедин. 1973. – №2. – С. 273-274.

84. Джумырко, С.Ф. Кумарины растений рода *Campanula* / С.Ф. Джумырко // Химия природ. соедин. 1984. – №5. – С. 652.

85. Джумырко, С.Ф. Флавоноиды растений рода *Campanula* / С.Ф. Джумырко // Химия природ. соедин. 1985. – №4. – С. 565

86. Джумырко, С.Ф. Химическое изучение некоторых видов *Campanula* / С.Ф. Джумырко, Э.Г. Оганесян // Химия природ. соедин. 1973. – №6. – С. 799-800.

87. Дзяншба, И.С. К вопросу семенного размножения перспективных видов колокольчиков Абхазии / И.С. Дзяншба, Т.В. Евсюкова // Современные проблемы интродукции и сохранения биоразнообразия. – Воронеж: Издательско-полиграфический центр Воронежского государственного университета, 2007. – С. 283-286.

88. Дикорастущие полезные растения Крыма (Краткий справочник) / ред. Н.И. Рубцов / – Ялта, 1971. – 278 с.

89. Дремлюга, Н.Г. История дослідження систематики роду *Campanula* L. (Campanulaceae) / Н.Г. Дремлюга // Укр. бот. журнал. – 2009. – Т. 66, № 6. – С. 805-813.
90. Дремлюга, Н.Г. *Campanula talievii* Juz. – рідкісний ендемічний вид у флорі Криму / Н.Г. Дремлюга, С.М. Зиман // Укр. бот. журнал. – 2010. – Т.67. – №2. – С. 225-230.
91. Дремлюга, Н.Г. Особенности ультраструктуры поверхности листьев видов рода *Campanula* L. флоры Крыма // Н. Г.Дремлюга, О. А.Футорна // Укр. бот. журнал. – 2012. – Т. 69, № 5. – С. 729-742.
92. Дремлюга, Н.Г. Біоморфологічний аналіз видів роду *Campanula* L. у флорі України / Н.Г. Дремлюга / Біол. системи, 2013 а. – 5(1). – С. 31–38.
93. Дремлюга, Н.Г. Рід *Campanula* L. у флорі України: автореф. канд. біол. наук: 03.00.05 / Наталья Григорьевна Дремлюга. – Київ, 2013 б. – 20 с.
94. Егорова, О.А. Интродукция представителей семейства Campanulaceae Juss. в Нижнем Поволжье / О.А. Егорова // Бюл. Ботан. Сада Саратов. гос. ун-та. – Саратов, 2002. – Вып. 1. – С. 58-61.
95. Ена, А.В. Эндемизм флоры Крыма: 140 лет противоречивых оценок / А.В. Ена // Бюл. Гл. ботан. сада РАН. – 1999. – № 178. – С. 38-42.
96. Ена, А.В. Природная флора Крымского полуострова / А.В. Ена. – Н. Ореанда. Симферополь, 2012. – 232 с.
97. Ефимов, К.Ф. Числа хромосом некоторых видов семейства *Asteraceae*, *Campanulaceae*, *Fabaceae* Центрального Кавказа / К.Ф. Ефимов // Бот. журнал. – 1998. – Т. 83, № 8. – С. 131-132.
98. Жинкина, Н.А. Сравнительная эмбриология представителей семейства Campanulaceae: автореф. дис... канд. биол. наук: 03.00.05 / Надежда Александровна Жинкина. – Санкт-Петербург, 1995. – 17 с.
99. Заугольнова, Л.Б. Типы функционирования популяций редких видов растений / Л.Б. Заугольнова, С.В. Никитина, Л.В. Денисова // Бюлл. МОИП: отд.

биол. – 1992. – Т. 97. Вып. 3. – С. 80-81.

100. Заляпухин, В.В. Теоретические аспекты биоразнообразия: Учебное пособие / В.В. Заляпухин / Волгоград: Изд-во ВолГУб 2003. – С. 169-192.

101. Зефирова, Б.М. Сем. Rubiaceae Juss. Мареновые. Campanulaceae Juss. Колокольчиковые / Б.М. Зефирова, К.П. Попов / Вульф Е.В. Флора Крыма. Ялта, 1969. – Т. 3, вып. 3. – С. 77-109; 146-155.

102. Зиман, С.Н. Некоторые особенности морфологии, филогении и эволюции семейства Ranunculaceae / С.Н. Зиман // Филогения высших растений: сб. науч. трудов. – М., 1982. – С. 62-63.

103. Зиман, С.Н. Морфология и филогения семейства лютиковых / С.Н. Зиман. – К.: Наукова думка, 1985. – 248 с.

104. Злобин, Ю.А. Реальная семенная продуктивность / Ю.А. Злобин / Эмбриология цветковых растений: Терминология и концепции. «Мир и Семья» СПб. – Т.3. – 2000. – С. 251-258.

105. Иванов, Е.С. Эволюция способов опыления в энтомофильных агрофитоценозах / Е.С. Иванов // Творческое наследие П.А. Костычева и его развитие в современном земледелии. – Рязань, 1996. – С. 58-60.

106. Имс, А. Морфология цветковых растений / А. Имс. – М., 1964. – 462 с.

107. Камелина, О.П. О возможности выделения тубифлорального типа развития эндосперма / О.П. Камелина / Эмбриология цветковых растений: Терминология и концепции. Т.2.: Семя / Под ред. Т.Б. Батыгиной. – СПб.: Мир и семья, 1997. – С. 281-284.

108. Камелина, О.П. К эмбриологии *Ostrowskia magnifica* (Campanulaceae). Развитие мужских эмбриональных структур / О.П. Камелина, Н.А. Жинкина // Бот. журнал. – 1989. – Т. 74, № 9. – С. 1293-1301.

109. Камелина, О.П. К эмбриологии *Ostrowskia magnifica* (Campanulaceae) семяпочка и семя / О.П. Камелина, Н.А. Жинкина // Бот. журнал. – 1998. – Т. 83, № 3. – С. 9-19.

110. Камелина, О.П. К репродуктивной биологии *Ostrowskia magnifica* Regel. / О.П. Камелина, Н.А. Жинкина // Репродуктив. биол. редк. исчезающ. видов раст.: Тез.докл. Всерос. науч. конф., Сыктывкар, 21-24 июня, 1999. – Сыктывкар, 1999. – С. 5-7.
111. Камелина, О.П. Эмбриологические признаки в филогенетической систематике цветковых растений / О.П. Камелина // Бот. журнал. – 2000. – Т. 85, № 7. – С. 22-33.
112. Канчавели, З.А. Новый вид *Samranula* из Кахетии и новые данные относительно распространения некоторых растений по Кавказу / З.А. Канчавели // Вест. Тифлисского бот. сада. – Новая серия. Вып. 5. – 1931. – С. 1-10.
113. Кемулариа-Натадзе, Л.М. Новые данные по изучению рода *Samranula* L. / Л.М. Кемулариа-Натадзе // Заметки по системат. и геогр. Раст. Вып. 19. – Тбилиси, 1949. – С. 10.
114. Клейн, Р.М. Методы исследования растений / Р.М. Клейн, Д.Т. Клейн. – М.: Колос, 1974. – 527с.
115. Ковалева, Н.А. Продолжительность цветения некоторых колокольчиков в связи с морфологией их соцветий / Н.А. Ковалева // Интродукция и акклиматизация растений. – Ташкент. – ФАН, 1972. – Вып. 9. – С. 107-116.
116. Козин, Р.Б. Классификация терминологии типов и способов опыления цветковых растений / Р.Б. Козин, Е.С. Иванов // Вестник РАСХН. – 1995. – №1. – С. 43-46.
117. Козин, Р.Б. Адаптация энтомофильных растений к самоопылению в агрофитоценозах / Р.Б. Козин, Е.С. Иванов // Доклады Россельхозакадемии. – 1997. – №3. – С. 11-12.
118. Колаковский, А.А. *Samranulaceae* / А.А. Колаковский // Флора Абхазии. – Т.1. – Тбилиси, 1980. – С. 126-141.
119. Колаковский, А.А. Новые данные по карпологии реликтовых колокольчиковых / А.А. Колаковский // Сообщ. АН ГССР. 1982. – Т. 105, №1. – С.

117-120.

120. Колаковский, А.А. Гемисфера новый высокогорно-кавказский род колокольчиковых / А.А. Колаковский // Охрана природы Грузии. – 1984. – Вып. 12. – С. 157-171.

121. Колаковский, А.А. Типы плодов у колокольчиковых (Campanulaceae) / А.А. Колаковский // Бот. журнал. – 1985. – Т. 70, № 1. С. 3-11.

122. Колаковский, А.А. Карпология колокольчиковых (Campanulaceae Juss.) и вопросы терминологии / А.А. Колаковский // Бот. журнал. – 1986. – Т. 71, №9. – С. 115-116.

123. Колаковский, А.А. Система семейства Campanulaceae Juss. Старого Света / А.А. Колаковский // Бот. журнал. – 1987. – Т. 72, №12. – С. 1572-1579.

124. Колокольчики / Рабочая программа по уходу. – М.: Россельхозиздат. – 1982. – Буклет.

125. Кордюм, Е.Л. Цитоэмбриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных / Е.Л. Кордюм, Г.И. Глущенко. – Киев: Наук. думка, 1976. – 178 с.

126. Кордюм, Е.Л. Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений / Е.Л. Кордюм. – Киев: Наук. Думка, 1978. – 213с.

127. Кордюм, Е.Л. Перспективи розвитку цитоембріології покритонасінних рослин / Е.Л. Кордюм // Укр. бот. журнал. – 1983. – Т. 15, №2. – С. 25-29.

128. Кордюм, Є.Л. Оцінка таксономічного та філогенетичного значення мікроморфологічних ознак покритонасінних рослин на прикладах даних порівняльно – ембріологічного методу / Є.Л. Кордюм // Укр. бот. журнал. – 2010. – Т. 67, № 6. – С. 789-801.

129. Коробова, С.Н. Семейство Campanulaceae / С.Н. Коробова, Н.А. Жинкина // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Davidiaceae – Asteraceae. – Л.: Наука, 1987. – С. 300-308.

130. Коробова, С.Н. Развитие мужского и женского гаметофитов, спермиогенез и процесс оплодотворения у некоторых представителей семейства

Campanulaceae / С.Н. Коробова, Н.А. Жинкина // Тез. IX Всес. совещ. по эмбриологии растений. – Кишинев, 1986. – С. 96.

131. Косых, В.М. Современное состояние популяций редких, исчезающих и эндемичных растений Горного Крыма / В.М. Косых, В.Н. Голубев / Никит. ботан. сад. – Ялта. – 1983. – 118 с.

132. Красная книга Республики Беларусь. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений / Под ред. Л.И. Хоружик. – Минск: Белорусская энциклопедия, 2006. – 456с.

133. Красная книга Удмуртской Республики: Сосудистые растения, лишайники, грибы / Под ред. В.В. Туганаева. – Ижевск: Удмуртский университет, 2001. – 290с.

134. Красная книга Ярославской области / Под ред. Л. В. Воронина. Ярославль: Издательство Александра Рутманаю – 2004. – 384 с.

135. Крохмаль, І.І. Біоморфологічні особливості видів роду *Campanula* L. при інтродукції в умовах південного сходу України / І.І. Крохмаль / Промышленная ботаника. Сборник научных трудов. – Вып. 11. – Донецк, 2011. – С. 203-211.

136. Крохмаль, І.І. Анатомічні особливості листа видів роду *Campanula* L. И *Aquilegia* L. при інтродукції в умовах степової зони України. / І.І. Крохмаль // Укр. бот. журнал. – Т. 69, № 6. – 2012. – С. 908-918.

137. Крупина, М.Г. Колокольчики / М.Г. Крупина / Москва. – Сельхозиздат. – 1954. – С. 77.

138. Крылов, П.Н. Флора Западной Сибири / П.Н. Крылов. – Томск: ТГУ, 1949. – С. 2635-3070.

139. Кудина, Г.А. Изменчивость анатомического строения листа образцов *Campanula trachelium* L., выращенных из семян разного географического происхождения / Г.А. Кудина, М.А. Павлова, Л.В. Попова // Бюллетень ГНБС. – 2009. – Вып. 98. – С. 57-60.

140. Кузнецова, О.И. Сем. Campanulaceae Juss. / О.И. Кузнецова // Флора



Мурманской области. – М.-Л.: Наука, 1966. – Вып. 5. – С. 178-185.

141. Кузнецова, Т.В. Методы исследования соцветий. I. Описательный метод и концепция синфлоресценций Вильгельма Тролля / Т.В. Кузнецова // Бюлл. МОИП. Отд. Биолог. – 1985. – Т. 90. – Вып. 3. – С. 62-72.

142. Куприянов, П.Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений / П.Г. Куприянов. – Саратов, 1989. – 160 с.

143. Лакова, Р.В. Анатомия плодов некоторых кавказских эндемов семейства *Samranulaceae* Juz. в онтогенезе: автореф. дисс. канд. биол. наук: 03.00.05/ Раиса Васильевна Лакова. – Тбилиси, 1989. – 24 с.

144. Левина, Р.Е. К методике изучения распространения семян и плодов (диссеминация) // Полевая геоботаника / Р.Е. Левина. – М., Л. – Т. 2, 1960. – С. 143-159.

145. Левина, Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений / Р.Е. Левина. – М.: Наука. – 1981. – 96 с.

146. Левина, Р.Е. Морфология и экология плодов / Р.Е. Левина // Отв. ред. Н.Н. Цвелев. Л. 1987. – 160 с.

147. Лосев, А.П. Практикум по агрометеорологическому обеспечению растениеводства. – Санкт-Петербург: Гидрометеиздат, 1994. – 244 с.

148. Лотова, Л.И. Морфология и анатомия высших растений / Л.И. Лотова. – М.: Эдиториал УССР, 2000. – 528 с.

149. Мазуренко, М.Т. Вегетативное размножение растений в связи с интродукцией / М.Т. Мазуренко, А.П. Хохряков // Бюллетень ГБС. – 1971. – Вып. 79. – С. 26-33.

150. Майр, Э. Систематика и происхождение видов / Э. Майр. – М.: ИЛ, 1947. – 504с.

151. Мамаева, Е.Т. Колокольчики в озеленении городов Урала / Е.Т. Мамаева, В.Г. Левченко, В.И. Шагеева // Новые декоративные растения в культуре на Среднем Урале. Свердловск, 1986. – С. 22-30.

152. Мейер-Меликян, Н.Р. Происхождение и вероятные пути эволюции пыльцевого зерна / Н.Р. Мейер-Меликян // Бот. журнал. – 2000. –85, №7. – С. 69-75.
153. Меликян, А.П. Андроей / Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / А.П. Меликян. – Изд-во «Мир и семья». – Санкт-Петербург, 1994. – С. 34-35.
154. Методика государственного сортоиспытания декоративных культур / Госуд. Комиссия по сортоиспытанию плодово-ягодных, винограда и цветочно-декоративных растений // М.: Изд-во МСХ РСФСР. – 1960. – 182 С.
155. Методические рекомендации по изучению антэкологических особенностей цветковых растений. Функционально-экологические принципы организации репродуктивной структуры / Сост. В.Н. Голубев, Ю.С. Волокитин. – Ялта: Изд-во Гос. Никит. бот. сада, 1986. – 37 с.
156. Миркин, Б.М. Типы стратегий: место в системах видовых классификаций и тенденции развития / Б.М. Миркин, И.Ю. Усманов, Л.Г. Наумова // Ж. общ. биол. – 1999. – 60, № 6. – С. 581-595.
157. Мирошниченко, Н.Н. Семенная продуктивность и размножение некоторых видов рода *Campanula* L. / Н.Н. Мирошниченко // Біологічний вісник МДПУ. – 2012. – №2 (2). – С. 48-51.
158. Мирошниченко, Н.Н. Особенности цветения и опыления *Campanula sibirica* L. и *Campanula talievii* Juz. в Крыму / Н.Н. Мирошниченко // Субтропическое и декоративное садоводство: сб. науч. тр.; Сочи: ГНУ ВНИИЦиСК Россельхозакадемии, 2013 а. – Т. 49. – С. 117-122.
159. Мирошниченко, Н.Н. Morphobiological peculiarities of some species of genus *Campanula* L.» / Н.Н. Мирошниченко // Матеріали міжнародної конференції молодих учених. – Щолкіне, 2013 б. – С. 329-330.
160. Мирошниченко, Н.Н. Некоторые черты эмбриологии *Campanula taurica* Juz. / Н.Н. Мирошниченко, С.В. Шевченко // Збірка тез доповідей. Херсон, 2013 в. – С.33.

161. Мирошниченко, Н.Н. Деякі аспекти репродуктивної біології *C. sibirica* L., *C. taurica* Juz. та *C. talievii* Juz. в Криму / Н.Н. Мирошниченко // Біологічні студії / *Studia Biologica*. Львів, 2014 а. – Том 8, №1. – С. 161-170.

162. Мирошниченко, Н.Н. К вопросу о семенной продуктивности некоторых видов рода *Campanula* / Н.Н. Мирошниченко // *Modern Phytomorphology*, № 6. – Львов, 2014 б.— С. 135–136.

163. Мирошниченко, Н.Н. Особенности репродуктивной биологии *Campanula talievii* Juz./ Н.Н. Мирошниченко // Сборник тезисов НБС-ННЦ НААН молодежной конференции «Проблемы и перспективы исследований растительного мира». – 2014 в. – С. 234.

164. Мирошниченко, Н.Н. «Особенности размножения *Campanula sibirica* L., *C. taurica* Juz. и *C. talievii* Juz. в Крыму (Campanulaceae)» / Н.Н. Мирошниченко // VI международная научно – практическая конференция «Биотехнология как инструмент сохранения биоразнообразия растительного мира (физиолого-биотехнические, эмбриологические, генетические и правовые аспекты)», 12-17 октября 2014. – 2014 г. – С. 274-275.

165. Мирошниченко, Н.Н. Некоторые особенности репродуктивной биологии *Campanula sibirica* L. (Campanulaceae) (Электронный журнал / Н.Н. Мирошниченко, С.В. Шевченко // «Живые и биокосные системы». – 2014 д. – №7; URL: <http://www.jbks.ru/archive/issue-7/article-11>.

166. Мирошниченко, Н.Н. Особенности естественного возобновления некоторых видов рода *Campanula* L. (Campanulaceae) / Н.Н. Мирошниченко, С.В. Шевченко // Бюллетень ГНБС. – Вып. 113. – 2014 е.– С. 66-71.

167. Мирошниченко, Н.Н. Особенности репродуктивной биологии некоторых видов рода *Campanula* L. / Н.Н. Мирошниченко // Сборник научных трудов ГНБС. – Вып. 139. – 2014 ж. – С. 136-146.

168. Мирошниченко, Н.Н. Система размножения некоторых видов рода *Campanula* (сем. Campanulaceae) / Н.Н. Мирошниченко, С.В. Шевченко // Материалы

VIII Съезда ОФР России и Всероссийской научной конференции «Растения в условиях глобальных и локальных природно-климатических и антропогенных воздействий (21-26 сентября 2015, г. Петрозаводск). – 2015. – С. 353.

169. Мирошниченко, Н.Н. Некоторые аспекты репродуктивной биологии *Campanula talievii* Juz. (сем. Campanulaceae) / Н.Н. Мирошниченко // Ученые записки Крымского инженерно – педагогического университета. Серия: Биологические науки. – 2016 а, №1. – С. 36 - 44.

170. Мирошниченко, Н.Н. Возможности использования колокольчиков (*Campanula* L.) в озеленении населенных пунктов / Н.Н. Мирошниченко // Роль ботанических садов и дендропарков в импортозамещении растительной продукции: I Всероссийская научно-практическая конференция с международным участием, посвященная 50-летию создания Общественного совета по организации Чебоксарского ботанического сада (25-27 марта 2016, г.Чебоксары). – 2016 б. – С. 90-93.

171. Мирошниченко, Н.Н. Некоторые аспекты биологии вида флоры Крыма *Campanula taurica* Juz. (Campanulaceae) / Н.Н. Мирошниченко / Материалы Международной конференции, посвященной 70-летию Центрального сибирского ботанического сада «Сохранение разнообразия растительного мира в ботанических садах: традиции, современность, перспективы» (1-8 августа 2016, Новосибирск). – 2016 в. – С. 190-193.

172. Мирошниченко Н.Н. Особенности развития и размножения *Campanula talievii* Juz. в Крыму // Бюллетень ГНБС.– Вып. 130. – 2019. – С. 141-148.

173. Мирошниченко, Н.Н. Особенности биологии некоторых видов рода *Campanula* L. (Campanulaceae) / Н.Н. Мирошниченко, С.В. Шевченко// Материалы юбилейной международной научной конференции, посвященной 175-летию Сухумского ботанического сада, 120-летию Сухумского субтропического дендропарка, 85-летию профессора Г.Г. Айба и 110-летию профессора А.А.

Колаковского «Роль ботанических садов в сохранении и мониторинге биоразнообразия Кавказа» (6-10 сентября 2016, г.Сухум). – 2016 г. – С. 309-314.

174. Мирошниченко, Н.Н. Некоторые биологические особенности трех видов рода *Campanula* L. (*C. sibirica* L., *C. taurica* Juz., *C. talievii* Juz.) / Н.Н. Мирошниченко // Материалы VII Международной научно-практической конференции, посвященной 30-летию отдела биотехнологии растений Никитского ботанического сада «Биотехнология как инструмент сохранения биоразнообразия растительного мира (физиолого-биохимические, эмбриологические, генетические и правовые аспекты)» (25 сентября – 1 октября 2016, г. Ялта, Республика Крым, Россия). – 2016 д. – С. 316.

175. Мирошниченко, Н.Н. Колокольчик крымский *C. taurica* Juz. / Н.Н. Мирошниченко, С.В. Шевченко / В сб. «Растения Крыма: Прелестные соседи». Серия «Природная кладовая Крыма». – Симферополь, 2016 е. – С. 117-118.

176. Мирошниченко, Н.Н. Колокольчик сибирский *C. sibirica* L. / Н.Н. Мирошниченко, С.В. Шевченко / В сб. «Растения Крыма: Прелестные соседи». Серия «Природная кладовая Крыма». – Симферополь, 2016 ж. – С. 118-120.

177. Михеев, А.Д. О *Campanula dolomitica* и *C. kirpicznikovii* (Campanulaceae) флоры Северного Кавказа / А.Д. Михеев // Бот. журнал. – 2001. – Т. 86, № 3. – С. 72-75.

178. Морфология семяпочки покрытосеменных растений / М.И. Савченко. – Ленингр. отд., Л. 1. Изд-во «Наука», 1973. – 112с.

179. Некрасов, В.И. Роль семенной репродукции в оценке степени акклиматизации растений / В.И. Некрасов // Ритм роста и развитие интродуцентов. – М.: Б. И. – 1973. – С. 90-93.

180. Николаева, М.Г. Справочник по проращиванию покоящихся семян / М.Г. Николаева, М.В. Разумова, В.Н. Гладкова; отв. ред. М.Ф. Данилова. – Л.: Наука, 1985. – 347 с.

181. Оганесян, М.Э. Роды *Campanula* L. и *Symphuandra* A. DC. в Южном Закавказье / М.Э. Оганесян // Бот. журнал. – 1981. – Т. 66. – №3. – С. 399-408.

182. Оганесян, М.Э. Особенности строения семян родов *Campanula* и *Symphyandra* (Campanulaceae). / М.Э. Оганесян // Бот. журнал. – 1985. – Т. 70, № 7. – С. 947–955.
183. Оганесян, М.Э. Обзор видов подрода *Scapiflorae* рода *Campanula* L. (Campanulaceae) / М.Э. Оганесян // Бот. журнал. – 1993. –Т. 78, № 3. – С. 145-157.
184. Оганесян, М.Э. Обзор видов подрода *Scapiflorae* рода *Campanula* L. (Campanulaceae) II / М.Э. Оганесян // Бот. журнал. – 1994. –Т. 79, № 6. – С. 95-104.
185. Олонова, М.В. Новый подвид *Campanula glomerata* L. s.l. из Западной Сибири М.В. Олонова // Turczaninowia, 1999. – №2, 3. – С. 7-9.
186. Определитель высших растений Крыма / Под общ.ред. Н.И. Рубцова // «Наука», Ленинград. Отд. – 1972. – 550 с.
187. Паллас, П.С. Наблюдения, сделанные во время путешествия по южным наместничествам Русского государства в 1793-1794 годах / П.С. Паллас. – М.: Наука, 1999. Научное наследство. – Т. 27. – 246 с.
188. Паушева, З.П. Практикум по цитологии растений / З.П. Паушева. – М.: Колос. – 1980. – 304 с.
189. Паушева, З.П. Практикум по цитологии растений / З.П.Паушева / М.: ВО «Агропромиздат». – 1988. – 271 с.
190. Писковацкова, Н.П. Колокольчик скученный / Н.П. Писковацкова // Биологическая флора Московской области. – 1980. – С. 157-169.
191. Плугатарь, Ю.В. Экологический мониторинг Южного берега Крыма / Ю.В. Плугатарь, С.К. Корсакова, О.А. Ильницкий. – Симферополь: ИТ Ариал, 2015. – 161с.
192. Поддубная-Арнольди, В.А. Общая эмбриология покрытосеменных растений / В.А. Поддубная-Арнольди. – М.: Наука, 1964. – 482 с.
193. Поддубная-Арнольди, В.А. Значение цитологии и эмбриологии для интродукции и акклиматизации / В.А. Поддубная-Арнольди // Бюл. ГБС. – 1967. – Вып. 65. – С. 58-64.

194. Поддубная-Арнольди, В.А. Значение цито-эмбриологических методов для филогении и систематики покрытосеменных растений / В.А. Поддубная-Арнольди // 4-е Московское совещание по филогении растений. – 1971. – С. 75-77.
195. Поддубная-Арнольди, В.А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. Основы и перспективы / В.А. Поддубная-Арнольди. – М.: Наука, 1976. – 508с.
196. Поддубная-Арнольди, В.А. Характеристика семейства покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам / В.А. Поддубная-Арнольди. – М.: Наука, 1981. – 352 с.
197. Пономарев, А.Н. Изучение цветения и опыления растений / А.Н. Пономарев // Полевая геоботаника: [в 5 т.] / под общ. ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина.– М.: Наука, 1960. – Т. 2. – С. 9-19.
198. Пономарев, А.Н. Антэкология / Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / А.Н. Пономарев, Е.И. Демьянова. – Санкт-Петербург: Мир и семья, 2000. – С. 72-73.
199. Работнов, Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах /Т.А. Работнов. – ТР БИН АН СССР. – Серия 3. Геоботаника. – М.: Л. – 1950. – Вып. 6. – С. 77-204.
200. Работнов, Т.А. Методы изучения семенного размножения в сообществах // Полевая геоботаника / Т.А. Работнов. – М., Л. – Т. 2, 1960. – С. 20-40.
201. Растительные ресурсы СССР: цветковые растения, их химический состав, использование; семейства Hippuridaceae-Lobeliaceae / отв. ред. П.Д. Соколов. – СПб.: Наука. – С.-Петерб. отд-ние. – 1991. – 200 с.
202. Романов, И.Д. Типы развития зародышевого мешка покрытосеменных растений / И.Д. Романов // Проблемы эмбриологии. – Киев: Наук. думка, 1971. – С. 72-113.
203. Ромейс, Б. Микроскопическая техника / Б. Ромейс. – М.: Изд-во иностр. литер., 1954. – 718 с.

204. Рубцов, Н.И. Краткий обзор эндемиков флоры Крыма / Н.И. Рубцов // Труды Гос. Никитского ботан. сада. – 1959. – Т.29. – С.19-54.
205. Рубцов, Н.И. Географический анализ флоры Крыма и его значение для интродукции / Н.И. Рубцов // Тез. докл. и сообщ. Юбилейной сессии, посв. 150-летию ГНБС. – Ялта, 1962. – С. 17-21.
206. Руцкий, И.А. Краткий очерк развития антропоэкологии / И.А. Руцкий. – Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1980. – 132 с.
207. Саодатова, Р.З. Биологическое разнообразие. Интродукция растений / Р.З. Саодатова. – Санкт-Петербург, 2003. – С. 110-111.
208. Сердюкова, Л.Б. Заметки о некоторых колокольчиках секции *Latilimbus* (Fed.) Char. (Campanulaceae) флоры Грузии / Л.Б. Сердюкова // Зам. сист. геогр. раст. – Тбилиси, 1986. – Вып. 41. – С. 58-61.
209. Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Davidiaceae* – *Asteraceae* / Отв. ред. Т.Б. Батыгина, М.С. Яковлев. – Л.: Наука, 1987. – 392с.
210. Стрижев, А. Колокольчики / А. Стрижев / Наука и жизнь, 1971. – № 5. – С. 160.
211. Судакова, Е.А. Онтогенетический морфогенез некоторых представителей разных жизненных форм *Campanula* L. в культуре / Е.А. Судакова // Известия Тимир. сельск. акад. – 1983. – Вып. 3. – С. 48-51.
212. Талиев, В.И. Определитель высших растений европейской части СССР (под общ. ред. Б.К. Шишкина) / В.И. Талиев // Вып. VI. *Pirolaceae* – *Compositae*. М.; Л., 1936. – 484 с.
213. Тахтаджян, А.Л. Система и филогения цветковых растений / А.Л. Тахтаджян. – М., Л.: Наука, 1966. – 611 с.
214. Тахтаджян, А.Л. Жизнь растений / А.Л. Тахтаджян. – М.: Просвещение, 1980. – Т.5. – Ч.1. – 430с.
215. Тахтаджян, А.Л. Порядок колокольчиковые (*Campanulales*) / А.Л. Тахтаджян // Жизнь растений: Т.5., Ч.2: Цветковые растения. – М.:



Просвещение, 1981. – С. 447-459.

216. Теслов, Л.С. Сравнительное изучение флавоноидного состава видов рода *Campanula* L. ряда *Glomeratae* Charadze из секции *Campanula* / Л.С. Теслов // Растительные ресурсы. – 1995. – Т. 36. – Вып. 1. – С. 44-52.

217. Теслов, Л.С. Сравнительное изучение флавоноидного состава видов рода *Campanula* L. ряда *Rapunculoides* Charadze из секции *Campanula* / Л.С. Теслов // Растительные ресурсы. – 2000. – Т. 36. – Вып. 1. – С. 3-17.

218. Устинова, Е.И. Эмбриология покрытосеменных растений с основами цитологии / Е.И. Устинова. – М.: Мир, 1994-96.

219. Уранов, А.А. Возрастной спектр фитоценологических изменений как функция времени и энергетических процессов / А.А. Уранов // Бюлл. Науки. – 1975. – № 2. – С. 7-34.

220. Фегри, К. Основы экологии опыления / К. Фегри, Л. ван дер Пэйл. – М.: Мир, 1982. – 379 с.

221. Ферсова М.К. Методы исследования и оценки качества семян / М.К. Ферсова. – М., 1955. – 376 с.

222. Фёдоров, Ан.А. Семейство Колокольчиковые – *Campanulaceae* / Ан.А. Фёдоров // Флора СССР. В 30 т/ Начато при рук.и под главн. редакцией акад.В. Л. Комарова; Ред. тома Б. К. Шишкин и Е. Г. Бобров.–Л.:Изд-во АН СССР, 1957.– Т. XXIV.– С.126-450.

223. Фёдоров, Ан.А. Особенности цветения и степень изменчивости некоторых колокольчиков / Ан.А. Фёдоров // Вопросы эволюции биогеографии, генетики и селекции. М.П. – 1960. – С. 289-301.

224. Фёдоров, А.А. Атлас описательной морфологии высших растений. Цветок / А.А. Федоров, З.Т. Артюшенко. – Л.: Наука, 1975. – 352 с.

225. Фёдоров, Ан.А. Сем. *Campanulaceae* Juss. / Ан.А. Фёдоров // Флора Европ. части СССР. — Л.: Наука, 1978. —Т. 24. — С. 213—239.

226. Фёдоров, А.А. Атлас описательной морфологии высших растений.

- Соцветия / А.А. Федоров, З.Т. Артюшенко. – Л.: Наука, 1979. – 395 с.
227. Флора УРСР / Том X. – Київ, Видавництво АН УРСР, 1961. – 490 с.
228. Флора СССР / Издательство АН СССР. – Т. 24, 1957. – 501с.
229. Фомин, А.В. Сем. *Campanulaceae* II Материалы для флоры Кавказа / А.В. Фомин.– Т. 4. – Вып. 6. – 1903-1907.– С. 6-157.
230. Фомина, Т.И. Морфология семян некоторых интродуцированных видов рода *Campanula* / Т.И. Фомина // Бюл. ГБС. – 2000. – Вып. 181. – С. 109-114.
231. Фомина, Т.И. Семенная продуктивность трех видов *Campanula* L., интродуцированных в Новосибирск / Т.И. Фомина // Раст. рес., 2001. – Т. 37, вып. 4. – С. 41-47.
232. Фомина, Т.И. Биология некоторых видов рода *Campanula* L. в условиях культуры: автореф. дис..... канд. биол. наук / Татьяна Ивановна Фомина. – Новосибирск, 2002. – 18 с.
233. Фомина, Т.И. Интродукция представителей местной флоры семейства *Campanulaceae* Juss. в Удмуртии / Т.И. Фомина // Теоретические и прикладные аспекты интродукции растений как перспективного развития науки и народного хозяйства: Материалы Международной научной конференции. – Минск: Эдит ВВ, 2007. – Т.1. – С. 346-348.
234. Фомина, Т.И. Биология цветения некоторых видов колокольчиков / Т.И. Фомина // Вестник ОГУ, 2011. – №4, 123. – С. 94-97.
235. Френкель, Р. Механизмы опыления, размножения и селекции растений / Р.Френкель, Э.Галун. – М.: Колос, 1982. – 384 с.
236. Халипова, Г.И. Долговременное сохранение генофонда видов рода *Campanula* L. в банках семян / Г.И. Халипова // Репрод. биол. редк. исчезающ. видов раст.: Тез. докл. Всерос. науч. конф., Сыктывкар, 21-24 июня, 1999. – Сыктывкар, 1999. – С. 117-119.
237. Халипова, Г.И. Колокольчики / Г.И. Халипова. – М.: Астрель: АСТ, 2005. – 144с.

238. Харадзе, А.Л. Опыт систематики кавказских видов рода *Campanula* L. секции *Medium* A.DC. / А.Л. Харадзе // Зам. Сист. Геогр. Раст. (Тбилиси). – 1949. – Вып. 15. – С. 14-33.

239. Харадзе, А.Л. *Campanulaceae* Juss. / А.Л. Харадзе // Флора Грузии. Тбилиси: АН ГССР. – 1952. – Т. 8. – С. 121-195.

240. Харадзе А.Л. Материалы к изучению кавказских видов рода *Campanula* L. / А.Л. Харадзе // Заметки по систематике и географии растений. – Вып. 19. – 1956. – С. 34.

241. Ходачек, Е.А. Семенная продуктивность и урожай семян растений в Тундрах Западного Таймыра / Е.А. Ходачек // Бот. журнал. – 1970. – Т. 55, № 7. – С. 995-1010.

242. Холова, Ш.А. Интродукция видов рода *Campanula* L. в Узбекистане / Ш.А. Холова // News Biosphere Reserve “AskaniaNova”. – Vol. 14. – 2012. – С. 526-528.

243. Цвелев, Н.Н. О двух колокольчиках (*Campanula*, *Campanulaceae*) из родства *C. rapunculoides* S.L. / Н.Н. Цвелев, С.В. Саксонов // Бот. журнал, 1994. – Т. 79, №10. – С. 98-100.

244. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). / Авт. О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова, И.М. Ермакова и др. / М., «Наука». – 1976. – 217 с.

245. Черепанов, С.К. Свод дополнений и изменений к «Флора СССР» / т. 1-30. – Л., «Наука». – 1973.

246. Черепанов, С.К. *Campanulaceae* Juss. / С.К. Черепанов / Сосудистые растения России и сопредельных государств. – СПб. – 1995. – С. 293-300.

247. Черник, В.В. Систематика высших растений. Покрытосеменные / В.В. Черник, М.А. Джус, Н.А. Сауткина, В.Н. Тихомиров. – Минск: БГУ, 2010. – 311 с.

248. Чопик, В.Н. Редкие и исчезающие растения Крыма / В.Н. Чопик. – Киев: Наука, думка. – 1978. – 216с.

249. Шалыт, М.С. Вегетативное размножение и возобновление высших

растений и методы его изучения // Полевая геоботаника / М.С. Шалыт. – М., Л. – Т. 2, 1960. – С. 163-205.

250. Шамров, И.И. Семязачаток как основа семенного воспроизведения цветковых растений: классификация структур / И.И. Шамров // Бот. журнал, 1999. – Т. 84, №10. – С. 3-35.

251. Шамров, И.И. О значении признаков строения и развития семязачатка для систематики / И.И. Шамров // Бот. журнал. – 2000. – 85, № 7. – С. 101-107.

252. Шамров, И.И. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение / И.И. Шамров / Под ред. Т.Б. Батыгиной. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 350 с.

253. Шамров, И.И. Развитие семязачатка у *Azorina vidillii* (Campanulaceae) / И.И. Шамров, Н.А. Жинкина // Бот. журнал. – 1994. –Т. 79, № 6. – С. 19-34.

254. Шевченко, С.В. Особенности эмбриологии маслины европейской (*Olea europaea*) / С.В. Шевченко, А.А. Чеботарь // Тр. Гос. Никит. бот. сада. – 1992. – Т.113. – С. 52-61.

255. Шевченко, С.В. Репродуктивная биология ряда ценных субтропических плодовых и декоративных растений Крыма: автореф. дис. д-ра биол. наук: / Светлана Васильевна Шевченко – Ялта, 2001. – 33 с.

256. Шевченко, С.В. Репродуктивная биология декоративных и субтропических плодовых растений Крыма / С.В. Шевченко. – Київ: Аграрна наука, 2009. – 336 с.

257. Шевченко, С.В. Методика окраски постоянных препаратов метиловым зеленым и пиронином / С.В. Шевченко, И.А. Ругузов, Л.М. Ефремов // Бюлл. Никит. ботан. сада. – 1986. – Вып. 66. – С. 99-101. 25.

258. Шевченко, С.В. Репродуктивная биология некоторых редких видов флоры Крыма / С.В. Шевченко, Т.Н. Кузьмина, Н.В. Марко, А.Д. Ярославцева. – К.: Аграрна наука, 2010. – 392 с.

259. Шевченко, С.В. Некоторые данные о репродуктивной биологии

*Campanula taurica* Juz. (Сем. Campanulaceae) / С.В. Шевченко, Н.Н. Мирошниченко // ЦВЕТОВОДСТВО: Материалы VI Международной научной конференции, 15 – 18 мая 2013, Волгоград. – 2013 а. – С. 400-403.

260. Шевченко С.В. Антэкологические аспекты репродуктивного процесса некоторых видов рода *Campanula* L. / С.В. Шевченко, Н.Н. Мирошниченко // Бюллетень ГНБС. Вып. 109. – Ялта, 2013 б. – С. – 69-79.

261. Шевченко, С.В. Система воспроизведения и размножения некоторых редких видов флоры Крыма / С.В. Шевченко, Н.Н. Мирошниченко / Материалы Международной конференции, посвященной 70-летию Центрального сибирского ботанического сада «Сохранение разнообразия растительного мира в ботанических садах: традиции, современность, перспективы» (1-8 августа 2016, Новосибирск). – 2016 а. – С. 327-331.

262. Шевченко, С.В. Особенности репродукции некоторых видов рода *Campanula* L. в Крыму/ С.В. Шевченко, Н.Н. Мирошниченко // Материалы юбилейной международной научной конференции, посвященной 175-летию Сухумского ботанического сада, 120-летию Сухумского субтропического дендропарка, 85-летию профессора Г.Г. Айба и 110-летию профессора А.А. Колаковского «Роль ботанических садов в сохранении и мониторинге биоразнообразия Кавказа» (6-10 сентября 2016, г.Сухум). – 2016 б. – С. 482-485.

263. Шевченко, С.В. Колокольчик Талиева *C. talievii* Juz. / Н.Н. Мирошниченко, С.В. Шевченко / В сб. «Растения Крыма: Прелестные соседи». Серия «Природная кладовая Крыма». – Симферополь, 2016в. – С. 120-121.

264. Шулькина, Т.В. Жизненные формы и ритм развития некоторых многолетних травянистых растений (в связи с их интродукцией в Ленинград) / Т.В. Шулькина // Бот. журнал. – 1965. –Т. 50, № 5. – С. 709-714.

265. Шулькина, Т.В. Прогнозирование успешности интродукции по данным фенологии / Т.В. Шулькина // Бюлл. ГБС. – 1971. –Вып. 79. – С. 14-19.

266. Шулькина, Т.В. Морфология проростков у представителей рода

*Campanula* L. флоры СССР / Т.В. Шулькина // Бот. журнал. – 1974. –Т. 59, № 3. – С. 439-445.

267. Шулькина, Т.В. Особенности сезонного развития некоторых видов рода *Campanula* L. / Т.В. Шулькина // Бот. журнал. – 1975. –Т. 60, № 1. – С. 109-117.

268. Шулькина, Т.В. Типы жизненных форм и их значение для систематики *Campanula* L. / Т.В. Шулькина // Бот. журнал. – 1977. –Т. 62, № 8. – С. 1102-1114.

269. Шулькина, Т.В. Жизненные формы в семействе Campanulaceae Juss., их географическое распространение и связь с таксономией / Т.В. Шулькина // Бот. журнал. – 1978. –Т. 63, № 2. – С. 153-169.

270. Шулькина, Т.В. Географическое распространение жизненных форм колокольчиков секции *Campanula* флоры СССР / Т.В. Шулькина // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980 а. – Т. 85, вып. 1. – С. 73-88.

271. Шулькина, Т.В. Анатомическое строение стебля в сем. Campanulaceae Juss. s.str. в связи с эволюцией жизненных форм / Т.В. Шулькина, С.Е. Зыков // Бот. журнал. – 1980 б. Т. 65, № 5. С. 627-640.

272. Шулькина, Т.В. Направление структурной эволюции в семействе Campanulaceae Juss. s. str. Морфологическая эволюция / Т.В. Шулькина // Материалы VI Моск. совещ. по филогении растений. М., 1981. – С. 150-152.

273. Шулькина, Т.В. Биоморфологический анализ семейств Campanulaceae Juss. .: автореф. дисс. д-ра биол. наук: 03.00.05 / Шулькина Татьяна Владимировна. – Л., 1983 а. – 40с

274. Шулькина, Т.В. Некоторые вопросы истории и систематики семейства Campanulaceae Juss s. str. / Т.В. Шулькина // Тез докл. VII Делегат, съезда Всесоюз. бот. о-ва. 1983 б. С. 36.

275. Шулькина, Т.В. Число хромосом и жизненные формы некоторых критических видов рода *Campanula* (Campanulaceae) / Т.В. Шулькина, Е.А. Земскова // Бот. журнал. – 1983 в. – Т. 68, № 7. – С. 866-875.

276. Шулькина, Т.В. Основные направления эволюции жизненных форм в

семействе Campanulaceae S. STR. / Т.В. Шулькина // Бот. журнал. – 1984. – Т. 69, № 1. – С. 3-13.

277. Шулькина, Т.В. Архитектурные модели в семействе Campanulaceae S. STR., их география и возможные пути преобразования / Т.В. Шулькина // Бот. журнал. – 1988. – Т. 73, № 1. – С. 3-16.

278. Эзау, К. Анатомия семенных растений / К. Эзау. – М.: Мир, 1980. – Т.1-2. – 570с.

279. Эмбриология растений / Под ред. И.П. Ермакова (пер. с англ. Embryology of Angiosperms, ed. by В.М. Johri, 1984). – М.: Агропромиздат, 1990. – Т.1. – 496 с.; – Т.2. – 427 с.

280. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции: В 3-х т. – Санкт – Петербург: Мир и семья, 1994. – Т. 1. Генеративные органы цветка. – 509с.

281. Юзепчук, С.В. *Campanula talievii* Juz. sp. nova. / С.В. Юзепчук // Ботан. матер. герб. Ботан. Ин-та АН СССР. – 1951. – XIV. – С. 36.

282. Юрцева, О.В. Число тычинок и строение цветка и плода у видов секции *Polygonum* рода *Polygonum* L. / О.В. Юрцева // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. – 2000. – 105, № 2. – С. 26-34.

283. Adanson, M. Familles naturelles de plantes/ Paris, 1763 / M. Adanson / *Campanula glomerata* // The Gardener's Chronicle. – 1927. – V.81. – 128p.

284. Amici, G.B. Observation microscopiques sur diverses especes de plantes / G.B. Amici. – Ann. Sci. natur. Bot. – 1824. – 2. – P. 41-48.

285. APG III. An update of the Angiosperms Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants / APG III // Botanical Journal of the Linnean Society. – V. 161. – P. 105-121.

286. Ballou, H.E. Campanulaceae / H.E. Ballou // Historie des plantes. Paris, 1882. – Т.8. – P. 317-374.

287. Bachmann, U. Is *Campanula glomerata* threatened by competition of expanding grasses? / U. Bachmann, I. Hensen, M. Partzsch // Plant Ecology. – 2005. – V.

180. – P. 257-265.

288. Baskin, J.M. The ecological life cycle of the cedar glade endemic *Lobelia gattingeri* / J.M. Baskin // Bulletin of the Torrey Botanical Club. – 1979. – V. 106. – P. 176-181.

289. Baskin, J.M. The ecological life cycle of *Campanula americana* in northcentral Kentucky / J.M. Baskin, C.C. Baskin // Bulletin of the Torrey Botanical Club. – 1984. – V. 111. – P. 329-337.

290. Baskin, C.C. Seeds: ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination / C.C. Baskin, J.M. Baskin // San Diego Academic Press. – 1998.

291. Baskin, C.C. Morphophysiological dormancy in seeds of six endemic lobelioid shrubs (Campanulaceae) from the montane zone in Hawaii / C.C. Baskin, J.M. Baskin, A. Yoshinaga // Canadian Journal of Botany. – 2005. – V. 83. – P. 1630-1637.

292. Barthlott, W. 1981. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects / W. Barthlott // Nordic J. Bot. – V. 1, № 3. – P. 345–355.

293. Bentley, R.K. Natural Acetylenes: Tetrahydropyranyl polyacetylenic alcohols from clustered bellflower (*Campanula glomerata* L.) / R.K. Bentley, I.K. Jenkins, E.R.H. Jones, V. Thaller // J. Chem. Soc. – 1969. – №5. – P. 830-832.

294. Biel.B.Tan, Kit. A new species of *Campanula* L. (Campanulaceae) from the European Turkey/ Kit Biel.B. Tan // Phytologia Balcanica, 2010. – P. 351-354.

295. Bocher, T.W. Chromosome connections and aberration in the *Campanula persicifolia* group / T. W. Bocher // Svensk Bot. Tidskr. – 1964. – 58, №1. – P. 1-18.

296. Boccone, P. Icones et descriptions rariorum plantarum / P. Boccone. – Oxonii, e theatro Scheldoniano, 1674. – 96 p.

297. Boissier, E. Flora Orientalis / E. Boissier // Genevae et Basiliae, 1875. – V. 3. – 1033p.

298. Brightmore, D. *Lobelia urens* L. / D. Brightmore // Journal of Ecology. –



1968. – V. 56. – P. 613-620.

299. Britton, N.L. Campanulaceae Juss. / N.L. Britton, H.A. Brown // An illustrated Flora of the Northern United States and Canada. New York, 1970. – Vol. 3. – P. 293-299.

300. Brummitt, R.K. Campanulaceae, Flowering plant families of the world / R.K. Brummitt, V.H. Heywood, A. Culham, O. Seberg // Royal Botanic Gardens. – 2007. – P. 82-84.

301. Candolle, A.P.P. de. Monographie des Campanulees / A.P.P. de Candolle. – Paris: Veuve Desray, 1830. – 384 p.

302. Carolin, R. The Concept of the Inflorescence in the Order Campanulales / R. Carolin // Proc. Linn. Soc. N. S. W. – 1967. – Vol. 92. №5. – P. 7-26.

303. Chapma, J.L. Comparative palynology in Campanulaceae / J.L. Chapma // Kans. Acad. Sci. – 1967. – № 69. – P. 197-200.

304. Carta, A. Comparative seed dormancy and germination of eight annual species of ephemeral wetland vegetation in a Mediterranean climate / A. Carta, G. Bedini, J.V. Probert // Plant Ecology. – 2013. – V. 16. – P. 258-267.

305. Corner, E.J.H. The Durian theory or the origin of the Modern Tree / E.J.H. Corner // Ann. Bot., 1949. – new ser., 13. – P. 52.

306. Corner, E.J.H. The seeds of dicotyledons. / E.J.H. Corner / Cambridge, 1976. – Vol. 1, 2.

307. Cowan J.M. Concerning the genus *Cyananthys* // Bew Fl. Silva. – 1938. – Vol. 10. – N 2. – P. 108-110.

308. Crook, H. *Campanulas*. Their cultivation and classification / H. Crook. – London – N-Y., 1951. – 256p.

309. Damboldt, J. Differentiation and classification in the genus *Campanula* L. / J. Damboldt // Tez. Aokji XIIMEK. JL, 1975. – T.1. – P. 10.

310. Damboldt, J. Materials for a flora of Turkey / J. Damboldt // Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. – 1976. – V. 35, №1. – P. 39-52.

311. Damboldt, J. Campanulaceae / J. Damboldt // Flora of Turkey. Eginburg,

1979. – V.6. – P. 2-89.

312. Davis P.H. Materials for a flora of Turkey / P.H. Davis // Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. – 1962. – V. 24. – P. 19-25

313. Daws, M.I. Differences in seed germination responses may promote coexistence of four sympatric *Piper* species / M.I. Daws, D.F.R.P. Burslem, L.M. Crabtree, P. Kirkman, C.E. Mullins, J.W. Dalling // Functional Ecology. – 2002. – V. 16. – P. 258-267.

314. De Candolle A. Campanulaceae II Prodrum systematic naturalis regni vegetabilis. / A. De Candolle. – Paris, 1839. – T. 7, pt. 2. – P. 414-496.

315. Duman, H. Two new species of *Campanula* L. (Campanulaceae) from SW Turkey / H. Duman // Edinburgh J. Bot. – 1999. – V. 56, № 3. – P. 355-360.

316. Dunbar, A. On pollen of Campanulaceae and related families with special reference to surface ultrastructure / A. Dunbar // Bot. Notiser. – 1975. – № 128. – P. 73-118.

317. Dunbar, A. On pollen of Campanulaceae III. A numerical taxonomic investigation / A. Dunbar, H.G. Wallentinus // Bot. Notiser. – 1976. – № 129. – P. 69-72.

318. Engler, A. Das Pflanzenreich. Regni vegetabilis conspectus. Campanulaceae – Lobelioideae / A. Engler, L. Diels / 2 Teil. Akademie – Verlag. – Berlin, 1957. – 813s.

319. Erdtman, G. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms / G. Erdtman. – Stockholm: Almqvist Wiksell, 1952. – 539 p.

320. Farkas Vukotinovic, L. Monographia generis *Campanula* / L. Farkas Vukotinovic // Linnaea. 1853. – Bd. 26. – S. 323-335.

321. Farmer, A.M. Flowering, germination and zonation on the submerged aquatic plant *Lobelia dortmanna* L. / F.M. Farmer, D.H.N. Spence // Journal of Ecology. – 1987. – V. 75. – P. 1065-1076.

322. Fedorov, An.A. Campanulaceae / An.A. Fedorov, M. Kovanda // Flora Europaea. Cambridge, 1976. – Vol. 4. – P. 74-102.

323. Feer, H. Campanulacearum novarum decas prima / H. Feer // J. Bot. – 1890. –

V. 28. – P. 268-274.

324. Fenner, M. The ecology of seeds / M. Fenner, K. Thompson / Cambridge University Press. – 2005.

325. Fomina, T. Biomorphological peculiarities of flowering of some *Campanula* L. species under the culture / T. Fomina // Materials of the 9-th International Conference of Horticulture. Lednice, Czech Republic, 2001. – Vol. 2. – P. 434-437.

326. Fomina, T.I. Biology of some species of *Campanula* L. under introduction / T.I. Fomina // Biodiversity and Dynamics of Ecosystems in North Eurasia: Materials of the 1-st Intern. Conf. Novosibirsk, Russia, 2000. – Vol. 2. – P. 71-73.

327. Frello, S. Shoot regeneration of *Campanula carpatica* Jacq. (Campanulaceae) via callus phase / S. Frello, B.M. Stummann, M. Serek. – Sc. hortic., 2002. – Vol. 93, № 1. – P. 85-90.

328. Gadella T.W. Some cytological observation in the genus *Campanula* II K. Akad. Wetenschap. / T.W. Gadella. – Amsterdam Proc, 1962. – Vol. 65, №3. –P. 269-278.

329. Gertig H. Związki zasadowe o charakterze alkaloidow w rodzinie Campanulaceae. / H. Gertig. – Dissert, pharmae. 1962. – T. 14. – Z. 4. – S. 527-534.

330. Goebel, K. Organographie der Pflanzen. 3-te umgeard. Aufl. / K. Goebel. – Jena, 1928. – Bd. 1-3. – P. 2078.

331. Graae, B.J. The impact of temperature regimes on development, dormancy breaking and germination of dwarf shrub seeds from arctic, alpine and boreal sites / B.J. Graae, I.G. Alsos // Plant Ecology. – 2008. – V. 198. – P. 275-284.

332. Grime, J.P. A comparative study of germination characteristics in a local flora // J.P. Grime, G. Mason, A.V. Curtis at al. // Journal of Ecology. – 1981. – V. 69. – P. 1017-1059.

333. Jankowska-Blaszczuk, M. Impact of redfar red ratios on germination of temperate forest herbs in relation to shade tolerance, seed mass and persistence in the soil / M. Jankowska-Blaszczuk, M.I. Daws // Functional Ecology. – 2007. – V. 21. – P. 1055-1062.

334. Johanson, D.A. Plant embryology / D.A. Johanson. – Waltham. Mass., 1950. – 305p.
335. Johri, B.M. Embryology and taxonomy / In: Recent advances in the embryology of angiosperms / Ed. Maheshwari / P. Delhi, 1963. – P. 395-444.
336. Joung, Y.H. In vitro propagation of *Campanula glomerata*, “Acaulis” from leaf blade explants / Y.H. Joung, M.S. Liao, M.S. Roh, K. Kamo, J.S. Song / Sc. hortic., 2002. – Vol. 92. – N 2. – P. 137-146.
337. Haridasan, V.K. Seed surface features of some members of the Indian Campanulaceae / V.K. Haridosan, P.K. Mukherjee / Phytomorphology. – 1988. – V. 37. – P. 277-285.
338. Hilhorst, H. Effect of chemical environment on seed germination / H. Hilhorst, C. Karssen, M. Fenner / Seeds: the ecology of regeneration in plant communities. – Wallingford CAB International. – 2000. – P. 293-309.
339. Kim, M-S. Antioxidative effects of *Campanula takesimana* Nakai extract / M-S. Kim, K-H. Kim, H-S. Yook // J. Korean Soc. Food Sci. Nutr. – 2012. – Vol. 41, №10. – P. 1331-1337.
340. Kit Tan. A new *Campanula* from NE Turkey / Tan Kit / Notes RBG Edinb., 1982. – Vol. 40, № 2. – P. 333-336.
341. Klank, C. Effects of population size on plant reproduction and pollinator abundance in a specialized pollination system / C. Klank, A.R.. Pluess, J. Chazoul // J. Ecol. – 2010. – № 6. – P.1389-1397.
342. Kobayashi, S. Mechanism of selection favoring a wide tubular corolla in *Campanula punctata* // Evolution (USA) / S. Kobayashi, K. Inoue, M. Kato. – 1999. – 53, №3. – P. 752-757.
343. Koch, C. Beitrage zu einer flora des Orientes / C. Koch // Linnaea, 1849. – Bd. 22. – P. 177-352.
344. Koch, C. Beitrage zu einer flora des Orientes / C. Koch // Linnaea, 1850. – Bd. 23. – P. 577-713.

345. Koutsovoulou, K. Campanulaceae: a family with small seeds that require light for germination / K. Koutsovoulou, I.D. Matthew, A.T. Costas // *Annals of Botany*. – V.113. – Issue 1. – 2014. – P. 135-143. – <https://doi.org/10.1093/aob/mct250>
346. Lakova, R.V. The anatomy of axicorn: an organ of Campanulaceae / R.V. Lakova / *Soobshch. Akad. Nauk Gruz. SSR*. – 123(1). – 1994. – P. 141-144.
347. Lammers, T. First report of the genus *Burmeistera* (Campanulaceae) from Honduras / T. Lammers, P.J.M. Maas // *SIDA Contrib. Bot.* – 1998. – V. 18, № 1. – P. 363-364.
348. World checklist and bibliography of Campanulaceae / T.G. Lammers / *Kew Royal Botanic Gardens Kew*. – 2007 a.
349. Lammers, T.G. Campanulaceae / T.G. Lammers, K. Kubitzki // *The families and genera of vascular plants*. – BerlinSpringer, 2007 b. – V. 8. – P. 26-56.
350. Leins, P. Blüte und Frucht: Aspekte der Morphologie, Entwicklungsgeschichte, Phylogenie, Funktion, Ökologie. Unter Mitarb. von C.Erbar. Stuttgart: Schweizerbart / P. Leins. – 2000. – 390 pp.
351. Lesica, P. Autecology of the endangered plant *Howellia aquatilis*; implications for management and reserve design / P. Lesica / *Ecological Application*. – 1992. – V. 2. – P. 411-421.
352. Leray, J. Campanules vivaces / J. Leray / *Jardins de France*, 1977. – №6-7. – P. 16-18.
353. Linhart, Y.B. Density-dependent seed germination strategies in colonizing versus non-colonizing plant species / Y.B. Linhart // *Journal of Ecology*. – 1976. – V. 64. – P. 375-380.
354. Linnaeus, C. *Species Plantarum* / C. Linnaeus. – 1753. – 1200p.
355. Maheshwari, P. Recent work on the types of embryo sacs in Angiosperms / P. Maheshwari / *New Phytol.*, 1937. – 36. – P. 359-417.
356. Maheshwari, P. The angiosperm embryo sac. / P. Maheshwari / *Bot. Rev.*, 1948. – 14. – P. 1-56.

357. Maheshwari, P. The male gametophyte of Angiosperms / P. Maheshwari / Bot. Rev., 1949. – 15. – P. 1-75.

358. Marico, S. Seed ecology of *Lobelia boninensis* Koidz. (Campanulaceae), an endemic species in the Bonin Island (Japan) / S. Marico, N. Kachi // Plant Species Biology. – 1995. – V. 10. – P. 103-110.

359. Mathon, Cl.Ch. Contribution a i stude experimentale de l'icologie et des rythmes du development chez les Campanulacees (Campanulacees et Lobeliees) / Cl.Ch. Mathon / Extr. du TON (Phyton), 1959. – L. 12(I). – P. 13-23.

360. Milberg, P. Large-seeded species are less dependent on light for germination than small-seeded ones / P. Milberg, L. Andersson, K. Thompson // Seed Science Research. – 2000. – V. 10. – P. 99-104.

361. Miroshnichenko, N.N. Some special biological features of three *Campanula* L. species (*C. sibirica* L., *C. taurica* Juz., *C. talievii* Juz.) / N.N. Miroshnichenko / Book of abstract the VII International Scientific and Practical Conference “Biotechnologi as an instrument for plant biodiversity conservation (physiological, biochemical, embryological, genetic and legal aspects)” (September 25<sup>th</sup> – October 1<sup>st</sup>, 2016, Yalta, Russia). – P. 317.

362. Morgan, J.W. Comparative germination responses of 28 temperate grassland species / J.W. Morgan // Australian Journal of Botany. – 1998. – V. 46. – P. 97-111.

363. Philipson, W. The relationships of the Compositae particularly as illustrated by the morphology of the inflorescences of the Rubiaceae and the Campanulaceae / W. Philipson // Phytomorphology. – 1953. – №3. – P. 111-120.

364. Piskornik, M. Przedluzanie trwalosci cietych kwiatostanow dzwonka skupionego (*Campanula glomerata* L.) / M. Piskornik // Nowe strategie w nauce i produkcji roslin ozdobnych. – Warszawa, 2002. – S. 179-185.

365. Pons, T.L. Seed responses to light / T.L. Pons, M. Fenner / Seeds: the ecology of regeneration in plant communities. – 2000. – Wallingford CAB International. – P. 237-260.

366. Probert, R.J. The role of temperature in the regulation of seed dormancy and germination / R.J. Probert, M. Fenner // *Seed: the ecology of regeneration in plant communities*. – 2000. – Wallingford CAB International. – P. 261-292.

367. Rechinger, K.H. Campanulaceae / K.H. Rechinger, H. Schiman-Cheiza // In: Rechinger K.H. (ed.). *Flora Iranica*. Graz, 1965. – V. 13. – P. 1-51.

368. Schoenland, S. Campanulaceae / S. Schoenland // In: Engler A., Prantl K. *Die naturlichen Pflanzenfamilien*. Leipzig, 1894. – T. 4, №5. – P. 40-70.

369. Schonland S. Campanulaceae // Engler A., Prantl K. *Die naturlichen Pflanzenfamilien*. – 1889. – Vol. 4. – N 5. – S. 40-70.

370. Shetler, S.G. Pollen-collecting hairs of *Campanula* (Campanulaceae) / S.G. Shetler // *Taxon*. – 1979. – V. 28. – P. 205-215.

371. Shetler, S.G. Seed morphology in North American Campanulaceae / S.G. Shetler, N.R. Morin // *Ann. Mo. Bot. Gard.* – 1986. – V. 73. – №4. – P. 653–688.

372. Shrestka, K.K. Seed coat anatomy and ultrasculpture of *Cyananthis* (Campanulaceae) in relation to its systematics / K.K. Shrestka, T.I. Kravtsova // *Bot. Journ. (St.-Peterburg)*. – 1992. – Vol. 77. – N.6. – P. 18-29.

373. Shrestka, K.K. Comparative pollen morphology of *Cyananthis* in relation to systematics and position of the genus in Campanulaceae / K.K. Shrestka, V.F. Tarasevich // *Bot. Journ. (St.-Peterburg)*. – 1992. – Vol. 77. – N.10. – P. 1-17.

374. Simek, K. Antimicrobial activity and chemical composition of the essential oil from *Campanula glomerata* L. subsp. *Hispida* (Witasek) Hayek / K. Sinek, N.Y. Iskender, B. Yayli, S.A. Karaoglu, N. Yayli // *Asian J. Chem.* – 2012. – Vol. 24. – N.5. – P. 1931-1934.

375. Steven, Ch. Verzeichniss der auf der Taurischen Halbinsel wildwachsenden Pflanzen / Ch. Steven // *Bull. de la Soc. Imp. De Moscou*. – 1856. – Vol. 29, № 2. – P. 234-334.

376. Steven, Ch. Verzeichniss der auf der Taurischen Halbinsel wildwachsenden Pflanzen / Ch. Steven // *Bull. de la Soc. Imp. De Moscou*. – 1856. – Vol. 29, № 3. – P.

121-186;

377. Steven, Ch. Verzeichniss der auf der Taurischen Halbinsel wildwachsenden Pflanzen / Ch. Steven // Bull. de la Soc. Imp. De Moscou. – 1856. – Vol. 29, № 4. – P. 339-418.

378. Steven, Ch. Verzeichniss der auf der Taurischen Halbinsel wildwachsenden Pflanzen / Ch. Steven // Bull. de la Soc. Imp. De Moscou. – 1857. – Vol. 30, № 2. – P. 325-398;

379. Steven, Ch. Verzeichniss der auf der Taurischen Halbinsel wildwachsenden Pflanzen / Ch. Steven // Bull. de la Soc. Imp. De Moscou. – 1857. – Vol. 30, № 3. – P. 65-160.

380. Subramanyam, K. Campanulaceae / K. Subramanyam // Bull. Ind. Nat. Sei. Acad. 1970. – № 41. – P. 306-312.

381. Sugiura, T. Studies on the chromosome number in Campanulaceae / Campanulaceae – Campanuleae I / T. Sugiura / Cytologia, 1942. – T. 13. – P. 352-359.

382. Tarnavschi, I.T. Study on the pollen morphology of the Campanulaceae belonging to the Romaian Flora / I.T. Tarnavschi // Rev. Biol. – 1919. – 4, № 1. – P. 5-17.

383. Teketay, D. Germination ecology of forest species from the highlands of Ephiopia / D. Teketay, A. Granstrom // Journal of Tropical Ecology. – 1997. – V. 14. – P. 793-803.

384. Teketay, D. Germination ecology of three endemic species (*Inula confertiflora*, *Hypericum quartinianum* and *Lobelia rhynchopetalum*) from Ephiopia / D. Teketay // Journal of Tropical Ecology. – 1998. – V. 39. – P. 69-77.

385. Thulin, M. Campanulaceae flora of tropical East Africa / M.Thulin. – 1976. – P. 40.

386. Thushara, S.N. An Apparent Induction of Secondary Dormancy in *Eucalyptus globulus* Labbil Seeds / S.N. Thushara. – School Agricultural Science University of Tasmania. – 2006. – 144 p.

387. Tsoong, P. Preliminary study on chinease Campanulaceae / P. Tsoong //



Contrib. Inst. Bot., Peiping, China. – 1935. – Vol. 3, № 3. – P. 61-211.

388. United Nations Conference on Environment and Development Biodiversity Convention. – UNCED. – Geneva, 1992.

389. Victorov V.P. Biosystematics of genus *Campanula* L. of Russia and adjacent countries. Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia / V.P. Victorov, A.G. Elenevskij, S.K. Pjatunina. – Novosibirsk, 2000. – V. 2. – S. 235-237.

390. Vogel, S. *Campanula rotundifolia* (Campanulaceae). Pollination durch *Apis mellifica* (Hymenoptera), Melittophilie / S. Vogel / Encyclopaedia cinematographica E 2049. – 1975. – 7 p.

391. Ward, D.B. Keys to the Flora of Florida. Campanulaceae / D.B. Ward // Phytologia, 1978. – Vol. 39, №1. – P. 279-338.

392. Witasek, J. Studien uber einige Arten aus der Verwandtschaft der *Campanula rotundifolia* L. / J. Witasek // Magy. Bot. – 1906. – Lapok 5. – P. 236-260.

393. Whittaker, R.H. Evolution and measurement of species diversity / R.H. Whittaker // Taxon, 1972. – №2. – P. 1-12.

394. [http://www.un.org/ru/documents/decl\\_conv/conventions/biodiv.shtml](http://www.un.org/ru/documents/decl_conv/conventions/biodiv.shtml)

395. [http://www.un.org/ru/documents/decl\\_conv/conv\\_environment.shtml](http://www.un.org/ru/documents/decl_conv/conv_environment.shtml)

396. [http://www.un.org/ru/documents/decl\\_conv/conventions/pdf/cartagena.pdf](http://www.un.org/ru/documents/decl_conv/conventions/pdf/cartagena.pdf)

397. <https://www.cbd.int/doc/legal/cartagena-protocol-en.pdf>

398. [http://www.un.org/ru/documents/decl\\_conv/conventions/pdf/nagoya\\_protocol.pdf](http://www.un.org/ru/documents/decl_conv/conventions/pdf/nagoya_protocol.pdf)

399. <https://www.britannica.com/topic/United-Nations-Conference-on-the-Human-Environment>

400. <http://www.un-documents.net/unchedec.htm>

401. [http://www.un.org/ru/documents/decl\\_conv/conventions/biodiv.shtml](http://www.un.org/ru/documents/decl_conv/conventions/biodiv.shtml)

402. [http://www.un.org/ru/documents/decl\\_conv/conv\\_environment.shtml](http://www.un.org/ru/documents/decl_conv/conv_environment.shtml)

403. [http://www.agroatlas.ru/ru/content/Climatic\\_mφps/Sum\\_t/](http://www.agroatlas.ru/ru/content/Climatic_mφps/Sum_t/)

## УТВЕРЖДАЮ

Директор Таврической академии (СП)  
ФГАОУ ВО «Крымский Федеральный

университет имени В. И. Вернадского»

Курьянов В. О.



*В. О. Курьянов* 2018 г.

## АКТ ВНЕДРЕНИЯ

материалов диссертационной работы Мирошниченко Н. Н.  
«Репродуктивная биология и особенности размножения некоторых  
представителей рода *Campanula* L.»

Результаты исследований Мирошниченко Н. Н. внедрены в учебный процесс на кафедре ботаники и физиологии растений и биотехнологий Факультета биологии и химии Таврической академии (СП). Полученные данные используются при подготовке курса лекций «Ботаника» и проведении лабораторно-практических занятий «Ботаника», «Систематика растений и грибов», «Экология растений и грибов». В учебном процессе в качестве демонстрационного материала используются фотографии растений рода *Campanula* L.

Зав. кафедрой ботаники и физиологии растений  
и биотехнологий, к. б. н., доцент

*С. Ф. Котов*  
С.Ф. Котов