



Фізіологія, біохімія, мікроморфологія, клітинна та молекулярна біологія рослин

Н.Г. ДРЕМЛЮГА, О.А. ФУТОРНА

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

ОСОБЛИВОСТІ УЛЬТРАСТРУКТУРИ ПОВЕРХНІ ЛИСТКІВ ВИДІВ РОДУ *SAMPANULA* L. ФЛОРИ УКРАЇНИ

Ключові слова: види *Sampanula*, листки, ультраскульптура поверхні, СЕМ, флора, Україна

Вступ

У зв'язку зі складностями, які виникають під час розмежування таксонів роду *Sampanula* L., науковці значну увагу приділяють різноманітним аспектам мікроморфологічних досліджень [3, 7, 8, 15–17]. Для характеристики морфологічних ознак і виявлення додаткових діагностичних критеріїв цього роду важливе значення має ультраскульптура листкових пластинок [1, 5, 9–12, 14, 18–24].

Ультраструктура поверхні листкових пластинок у видів роду *Sampanula* флори України досі не вивчалася, тому ми прагнули дослідити особливості будови поверхні їх листків із метою визначення діагностичної значущості їхніх ознак.

Матеріали та методика досліджень

Ми вивчили структуру поверхні листків 29 видів роду *Sampanula* флори України з двох секцій: *Medium* DC (22 види) та *Rapunculus* L. (Fourg.) Boiss. (сім видів). Секція *Medium* на території України репрезентована видами шістьох підсекцій, *Rapunculus* — видами однієї підсекції.

У статті та при проведенні дослідження ми дотримувалися досить вузького розуміння обсягу видів. Тобто

нами наводяться як окремі види навіть ті таксони, котрі іншими авторами розглядаються як підвиди, різновиди або синоніми. Це обумовлено необхідністю врахування якнайменших відмін при проведенні морфологічного аналізу, який і дасть додаткові підстави для прийняття тих чи інших таксономічних рішень.

Матеріал для дослідження (листки з середньої третини стебла) відібрано зі зразків, зібраних нами під час експедиційних виїздів у 2007—2010 рр., а також зразків із гербаріїв Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України (KW), Ботанічного інституту імені В.Л. Комарова РАН (LE), Національного ботанічного саду імені М.М. Гришка НАН України (KWHА), Інституту екології Карпат (LWKS), Державного природничого музею НАН України, Львів (LW), Львівського національного університету імені Івана Франка (LWS), Ужгородського національного університету (UU), Чернівецького національного університету імені Ю. Федьковича (CHER). Середню частину листової пластинки фіксували на латунних столиках і напилювали тонким шаром золота. Ультраструктуру поверхні вивчали за допомогою СЕМ JSM-6060 LA. Описи проводили з використанням термінології, узагальненої в роботах М.О. Баранової, Б.Е. Джуніпера, К.Е. Джеффрі, С.Ф. Захаревича та ін. [1, 5, 9, 12, 18—21]. Для критичних видів опрацьовували матеріал, відібраний щонайменше з трьох точок ареалу.

Досліджені зразки (подаються згідно з текстом етикетки). *C. sibirica* L.: До-нецька обл., с. Катеринівка, схил кар'єру, 2002. Я.П. Дідух, К.Ю. Ромашенко, № 067510 (KW); *C. sibirica* subsp. *divergens* (Willd.) Soó: Хмельницька обл., м. Кам'янець-Подільський, лучно-степовий схил, 05.06.1996. І.В. Ковтун, № 035162 (KW); *C. talievii* Juz.: Крим, заповідник, підйом на г. Роман-Кош від кордону Алабач, кам'яниста яйла з досить багатом'яною трав'яною рослинністю, 1956, VII, 1949. С. Юзепчук. Топотип (KW); *C. talievii* Juz.: Крим, Байдарсько-Кастропольська стіна Форос-Олів'є, яйла, 27.06.2008. В.Г. Ісіков, Н.Г. Дремлюга (KW); *C. talievii* Juz.: Крим, г. Ай-Петрі, яйла, р-н метеостанції, 1200 м над р.м., 24.06.08. С.М. Зиман, Н.Г. Дремлюга (KW); *C. taurica* Juz.: Крим, підйом на г. Ай-Петрі, під сосновим лісом вздовж дороги, 1000 м над р.м., 24.06.08. С.М. Зиман, Н.Г. Дремлюга (KW); *C. charkeviczii* Fedorov: Кримська обл., на скелях на Байдарській яйлі, дуже рідко, 14.VI.1952. С.С. Маркевич. Ізотип (KWHА); *C. elatior* (Fom.) Grossh.: Рівненська обл., Червоноармійський р-н, окол. с. Сестратин, кордон Базаїн, лісництво, сосновий ліс на крейді, 2.III.1967. М.І.Котов, Т.Я. Омелчук (KW); *C. alpina* Jacq.: Рахівський р-н, Свидовець, 300 м на пн. сх. від г. М. Близниця, крупний кам'янистий осип, 18.07.1989. Я. Кардаш, № 642 (LW); *C. erinus* L.: Litoral-Pflanze, an Hecken, Aekerdämmen um Spalato, F. Petter (CHER); *C. latifolia* L.: Тернопільська обл., Бережанський р-н, окол. с. Куряни, г. Голиця, 27.VI.1976. Б.В. Заверуха, М.М. Федорончук, № 040261 (KW); *C. trachelium* L.: Окол. Луганська, в лісі на схилах вздовж С. Дінця, поблизу траси Луганськ—Біловодськ, 25.06.1962, О.М. Дубовик (KW); *C. rapunculoides* L.: Івано-Франківська обл., Рогатинський р-н, окол. Рогатина, Чортова гора, 13.07.1981. С.М. Зиман, Г.Д. Єрмоленко, А.В. Шумилова, А.В. Чернявський (KW); *C. bononiensis* L.: Вінницька обл., Ямпольський р-н, Маївське л-во, с. Северинівка, дубовий ліс,

21.08.1948, С.І. Кузнецов (*KW*); *C. glomerata* L.: Ровенська обл., Коливанський р-н, с. Оржів, грабово-сосновий ліс, 25.VI.1950, А.І. Барбарич, О.Г. Барбарич (*KW*); *C. pulchra* Wissujul.: Івано-Франківська обл., Яремчанський р-н, між с. Ворохта і г. Говерла, на галявинах лісу, 17.07.1957, М.І. Котов, Т.Я. Омельчук, № 017385 (*KW*); *C. farinosa* (Roch.) Andrz.: Донецька обл., Будьонівський р-н, с. Хомутово, заповідник «Хомутовський степ», 7.08.1953. Г.О. Кузнецова (*KW*); *C. polessica* Wissujul.: Івано-Франківська обл., Косовський район, луки на схилі г. Яблониця в околицях с. Яблониця, 28.VI.1963, І.В. Артюшенко (*CHER*); *C. subcapitata* М. Рор.: Закарпатська обл., Рахівський р-н, окол. с. Богдан, схил г. Петрос, 1850 м над р.м., 15.07.07. Н.Г. Дремлюга (*KW*); *C. macrostachya* Waldst. et Kit.: Донецька обл., Чистяково, Грабове, Грабова балка, в лісі, на галявині, 14.06.1962. О.М. Дубовик (*KW*); *C. cervicaria* L.: Київська обл, Богуславський р-н, с. Лохітва, грабовий ліс, 25.06.1929. Є. Полонська (*KW*); *C. rotundifolia* L.: Київська обл., Обухівський р-н, с. Українка, правий берег р. Стугни, окраїна соснового лісу, 25.08.2009. Н.Г. Дремлюга (*KW*); *C. kladniana* (Schur) Witasek.: Закарпатська обл., Тячівський р-н, с. Широкий Луг, поблизу р. Тереблі, лісова галявина, 30.07.1960. М.І. Котов, В.І. Чопик, В.В. Протопопова (*KW*); *C. polymorpha* Witasek.: Івано-Франківська обл., Верховинський р-н, Чивчино-Гринявські гори, г. Чивчин, скелі, 09.07.2003. Н. Сичак, О.О. Кагало, 05.12.2003, Н. Сичак, № 20878 (*LWKS*); *C. napuligera* Schur: Івано-Франківська обл., між с. Ворохта та г. Говерла, галявина лісу, 1250 м над р.м., 17.07.1957. М.І. Котов, Т.Я. Омельчук (*KW*); *C. rapunculus* L.: Київська обл., Богуславський р-н, окол. с. Хохітви, урочище Поташня, поблизу с. Хохітви, на зрубі грабового лісу, 25.07.1929. Є. Полонська (*KW*); *C. persicifolia* L.: Івано-Франківська обл., Верховинський р-н, хр. Чивчин, скелястий схил, скелі, 23.07.1989. К. Малиновський (*LWS*); *C. abietina* Griseb. et Shenk.: Закарпатська обл., Рахівський р-н, полонина Квасівський Менчул, 29.07.1962 (*LW*); *C. abietina* Griseb. et Shenk.: Закарпатська обл., Рахівський р-н, окол. с. Богдан, по дорозі до перемички після водоспаду, узлісся, 13.07.2007, С.М. Зиман, Н.Г. Дремлюга (*KW*); *C. patula* L.: Львівська обл., Яворівський р-н, заповідник «Розточчя», урочище Затока, лісова галявина, 22.08. 1985. О.О. Кагало, № 06451 (*LWKS*); *C. vadae* Penzes.: Закарпатська обл., Рахівський р-н, г. Мачул, на полонині, 29.08.1960. Фодор (*UU*); *C. altaica* Ledeb.: Луганська обл., Штеповський р-н, цілина, Михайлівський кінний завод, пл. № 11. 6.06.1928. І. Зоз (*KW*); *C. altaica* Ledeb.: Луганська обл., Мілоський р-н, заповідник «Стрілецький степ», степові ділянки, 12.06.2002. І. Ковтун, № 041719 (*KW*); *C. carpatica* Jacq.: Закарпатська обл., Рахівський р-н, околиці м. Рахова після знака Центр Європи, 19.07.2007. В.М. Мінарченко, Т.Д. Соломаха (*KW*); *C. carpatica* Jacq.: Закарпатська обл., Рахівський р-н, лісова дорога до г. Петрос від с. Богдан, біля водоспаду, 15.07.07. С.М. Зиман, Н.Г. Дремлюга (*KW*).

Результати дослідження та їх обговорення

Вивчивши структуру поверхні листків, ми встановили, що види роду *Campanula* у флорі України характеризуються такими ознаками, як амфістома-

Основні ознаки структури епідерми листків видів роду *Campanula* L. флори України

Секція	Підсекція	Рельєф поверхні						
		горбкуватий	горбкувато-гладенький	гребне-охоплювальний	остистий	остисто-горбкуватий		
1	2	3	4	5	6	7		
<i>Medium</i> DC.	<i>Triloculares</i> Boiss.							
		+	-	-	+	-		
		-	-	-	+	-		
		+	-	-	-	-		
		-	-	-	+	-		
		+	-	-	+	-		
	<i>Dasy stigma</i> Fed.							
		-	-	-	-	+		
	<i>Annuae</i> (Boiss.) Fed.							
		-	+	-	-	-		
	<i>Eucodon</i> (DC.) Fed.							
		-	+	-	-	-		
		-	-	-	-	-		
		-	-	-	-	-		
		-	-	-	-	-		
		-	-	-	-	-		
	<i>Involucratae</i> (Fom.) Fed.							
		+	-	-	-	-		
		-	-	-	-	-		
		-	-	-	-	-		
		+	-	-	-	-		
		-	-	-	-	-		
		-	-	+	-	-		
		-	-	+	-	-		
		-	-	+	-	-		
		-	-	+	-	-		

			Волоски				Кристалічний віск		
сітчастий	сітчасто-остистий	східчастий	папіли	шилоподібні		серпоподібні	кірки	пластинки	
				довгі	короткі				
8	9	10	11	12	13	14	15	16	
<i>C. sibirica</i> L.									
-	-	-	-	+	+	+	+	+	
<i>C. taurica</i> Juz.									
-	-	-	-	+	+	+	+	-	
<i>C. charkeviczii</i> Fed.									
-	-	-	-	+	+	-	-	-	
<i>C. elatior</i> (Fom.) Grossh.									
-	-	-	-	+	+	-	+	-	
<i>C. talievii</i> Juz.									
-	-	-	-	+	+	+	+	-	
<i>C. alpina</i> Jacq.									
-	-	-	-	+	-	-	-	+	
<i>C. erinus</i> L.									
-	-	-	-	+	-	-	-	-	
<i>C. latifolia</i> L.									
-	-	-	-	+	+	-	-	-	
<i>C. trachelium</i> L.									
-	+	-	-	+	+	-	+	+	
<i>C. rapunculoides</i> L.									
-	+	-	-	-	+	+	+	+	
<i>C. bononiensis</i> L.									
-	+	-	-	-	+	+	+	+	
<i>C. glomerata</i> L.									
-	-	-	-	+	-	+	+	+	
<i>C. pulchra</i> Wissujul.									
-	+	-	-	+	-	+	+	+	
<i>C. farinosa</i> (Roch.) Andr.									
-	+	-	-	+	-	+	+	-	
<i>C. polessica</i> Wissujul.									
-	-	-	-	+	-	+	+	+	
<i>C. subcapitata</i> M. Pop.									
-	+	-	-	+	-	+	-	+	
<i>C. macrostachya</i> Waldst. et Kit.									
-	-	-	-	+	-	+	-	+	
<i>C. cervicaria</i> L.									
-	-	-	-	+	-	+	+	-	

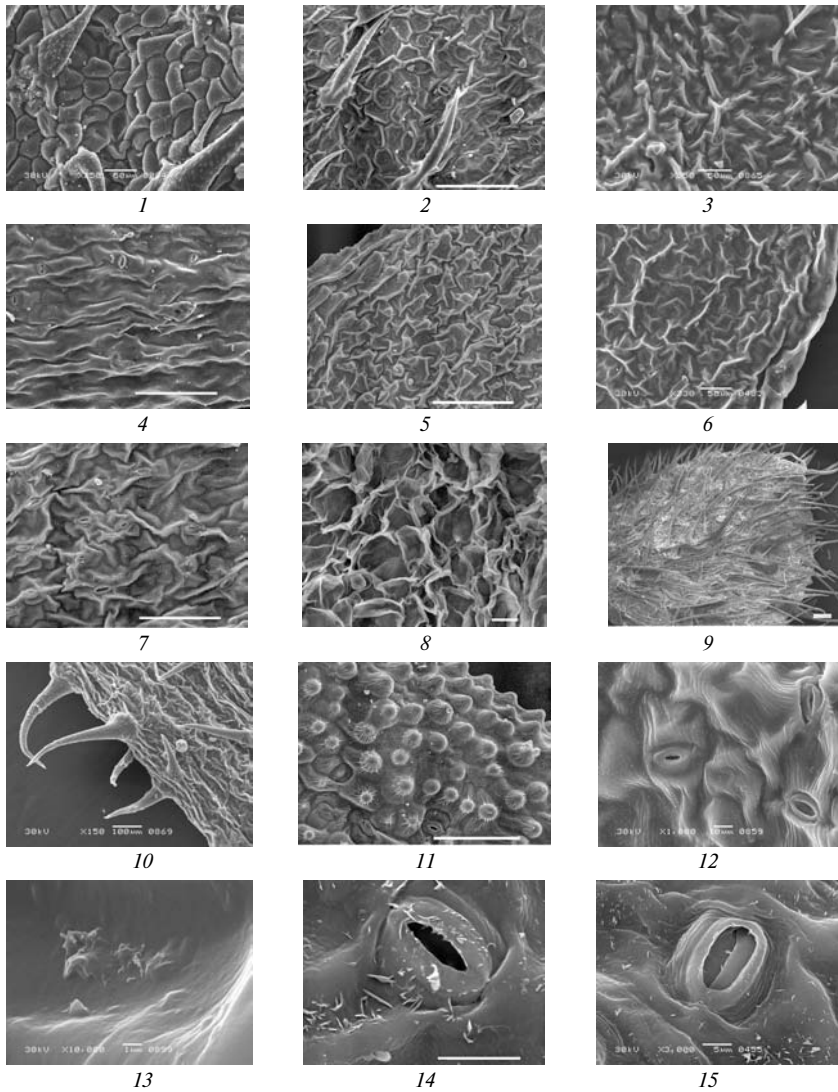
Секція	Підсекція	Рельєф поверхні						
		горбкуватий	горбкувато-гладенький	гребне-охоплювальний	остистий	остисто-горбкуватий		
1	2	3	4	5	6	7		
	<i>Heterophylla</i> (Nym.) Fed.							
		+	-	-	-	-		
		+	-	-	-	-		
		-	+	-	-	-		
<i>Rapunculus</i> (Fourr.) Boiss.	<i>Campanulastrum</i> (Small) Fed.							
		-	-	-	-	-		
		+	-	-	-	-		
		-	-	-	-	-		
		-	-	+	-	-		
		-	-	-	-	-		
		+	-	-	-	-		
-	-	-	-	-				

П р и м і т к а: «-» — відсутність ознаки; «+» — наявність ознаки.

тичність і анізоцитний тип продихів, не орієнтованих своєю довшою віссю вздовж середньої жилки листків і рівномірно розмічених по всій поверхні на одному рівні з основними епідермальними клітинами. Обриси цих клітин в усіх видів роду звивисті, їхні проекції варіюють від витягнутих (в області середньої жилки) до розпластаних (по периферії листків). Для рослин усіх досліджених видів характерна зморшкувата кутикула, з чіткими кутикулярними валиками навколо продихів.

				Волоски				Кристалічний віск	
сітчастий	сітчасто-остистий	східчас-тний	папіли	шилоподібні		серпопо-дібні	кірки	плас-тинки	
				довгі	короткі				
8	9	10	11	12	13	14	15	16	
<i>C. rotundifolia</i> L.									
–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>C. kladniana</i> (Schur) Witasek									
–	–	–	–	–	–	–	–	+	+
<i>C. polymorpha</i>									
–	–	–	–	–	–	–	–	+	+
<i>C. napuligera</i> Schur									
–	–	–	–	–	–	+	–	+	+
<i>C. rapunculus</i> L.									
–	–	+	–	+	+	–	–	+	+
<i>C. persicifolia</i> L.									
–	–	–	+	–	–	–	–	–	+
<i>C. patula</i> L.									
–	–	+	+	–	–	–	–	+	–
<i>C. abietina</i> Griseb. et Shenk									
–	–	–	+	–	–	–	–	–	–
<i>C. vaidae</i> Penzes									
+	–	–	–	–	+	–	–	–	–
<i>C. altaica</i> Ledeb.									
–	–	–	+	–	–	–	–	+	+
<i>C. carpatica</i> Ledeb.									
–	–	+	–	+	–	–	–	–	+

Горбкуватий рельєф епідерми листкових пластинок наявний у восьми видів роду (*C. altaica*, *C. charkeviczii*, *C. glomerata*, *C. kladniana*, *C. napuligera*, *C. persicifolia*, *C. polessica*, *C. rotundifolia*), сітчасто-остистий — у шести видів (*C. bononiensis*, *C. farinosa*, *C. pulchra*, *C. rapunculoides*, *C. subcapitata*, *C. trachelium*), остистий — у чотирьох видів (*C. elatior*, *C. sibirica*, *C. talievii*, *C. taurica*). Горбкувато-гладенький рельєф поверхні листкових пластинок виявлений у *C. erinus*, *C. latifolia*, *C. polymorpha*, гребенеохоплювальний — у *C. abietina*, *C. cervicaria*, *C. macrostachya*, схід-



Типи рельєфу абаксiальної поверхнi: 1 — горбкуватий (*C. glomerata*); 2 — сiтчасто-остистий (*C. bononiensis*); 3 — остистий (*C. sibirica*); 4 — горбкувато-гладенький (*C. polymorpha*); 5 — гребенеохоплювальний (*C. abietina*); 6 — сiдчастий (*C. carpatica*); 7 — остисто-горбкуватий (*C. alpina*); 8 — сiтчастий (*C. vaidae*). Опушення листових пластинок: 9 — просте, сформоване довгими шилоподiбними волосками в *C. erinus*; 10 — складне, сформоване довгими, короткими шилоподiбними та серпоподiбними волосками в *C. sibirica*; 11 — опушення, сформоване папилами в *C. altaica*. Ультраструктура адаксiальної поверхнi листових пластинок. 12 — кутикула зморшкуватого типу в *C. sibirica*. Кристалоiдний вiск: 13 — кiрки в *C. elatior*; 14 — пластинки в *C. persicifolia*; 15 — кiрки i пластинки в *C. glomerata*

General types of abaxialis surface relief: 1 — salebrous (*C. glomerata*); 2 — reticulate-aristate (*C. bononiensis*); 3 — aristate (*C. sibirica*); 4 — salebrous-smooth (*C. polymorpha*); 5 — comb-surrounding (*C. abietina*); 6 — scalary (*C. carpatica*); 7 — aristate-salebrous (*C. alpina*); 8 — reticulate (*C. vaidae*). Leaf surface pubescence: 9 — simple, formed by long subulate trichomes in *C. erinus*; 10 — composed, formed by long, short subulate and falcated trichomes in *C. sibirica*; 11 — pubescence formed by papillas in *C. altaica*. Ultrastructure of adaxialis leaf surface: 12 — wrinkled cuticle type in *C. sibirica*. Types of wax deposits: 13 — scabs in *C. elatior*; 14 — blades in *C. persicifolia*; 15 — scabs and blades in *C. glomerata*

частий — у *C. carpatica*, *C. patula* та *C. rapunculus*. Поодинокі трапляються остисто-горбкуватий (*C. alpina*) та сітчастий (*C. vadae*) рельєфи (таблиця).

Основні ознаки структури епідерми листків видів роду *Campylosiphon* L. флори України

У видів досліджуваного роду наявне просте або складне опушення з волосків одного або декількох типів — довгих чи коротких шилоподібних і серпоподібних волосків або папіл. Просте опушення з довгих шилоподібних волосків наявне в *C. alpina*, *C. carpatica*, *C. erinus*, *C. vadae*, причому в *C. erinus* опушення рівномірне, щільне з обох боків листка. У *C. alpina* листові пластинки голі, опушення локалізоване в області жилки. У *C. carpatica* та *C. vadae* опушення сформоване поодинокими волосками вздовж середньої жилки. Поодинокі короткі шилоподібні волоски на всій поверхні листових пластинок і вздовж жилки характерні для *C. napuligera*. Складне опушення з довгих і коротких шилоподібних волосків наявне в *C. charkeviczii*, *C. elatior*, *C. latifolia*, *C. trachelium*, *C. rapunculus*, із довгих або коротких шилоподібних і серпоподібних волосків — у *C. glomerata*, *C. bononiensis*, *C. cervicaria*, *C. farinosa*, *C. macrostachya*, *C. pulchra*, *C. rapunculoides* і *C. subcapitata*. Рівномірне, щільне опушення, сформоване трьома типами волосків, властиве *C. sibirica*, *C. talievii* і *C. taurica*. У деяких зразків цих видів опушення щільніше по жилках і краях листових пластинок. Опушення, утворене папілами, що варіюють за розміром і містяться по краях листових пластинок, наявне в *C. abietina*, *C. altaica*, *C. patula*, *C. persicifolia*. У *C. rotundifolia*, *C. kladniana*, *C. polymorpha* опушення відсутнє.

У більшості досліджених видів опушення наявне на всій поверхні листових пластинок, проте щільніше волоски розташовані по її краях і вздовж жилок.

Поверхня волосків більшості видів бородавчата, а в *C. rapunculus*, *C. vadae*, *C. carpatica* — борозенчата.

У всіх видів добре розвинена зморшкувата кутикула.

Кутикулярний кристалоїдний віск із рівнокраїх пластинок і кірок наявний у 25 досліджених видів. Кристалоїдний віск у вигляді кірок виявлений у *C. cervicaria*, *C. elatior*, *C. farinosa*, *C. patula*, *C. talievii* та *C. taurica*. У *C. alpina*, *C. subcapitata*, *C. macrostachya*, *C. persicifolia* і *C. carpatica* кристалоїдний віск має вигляд пластинок. Обидва типи воску наявні на листових пластинках більшості видів, а саме: *C. altaica*, *C. bononiensis*, *C. farinosa*, *C. glomerata*, *C. kladniana*, *C. napuligera*, *C. polymorpha*, *C. pulchra*, *C. rapunculoides*, *C. rapunculus*, *C. sibirica* і *C. trachelium*. У чотирьох видів (*C. charkeviczii*, *C. latifolia*, *C. rotundifolia*, *C. erinus*) кристалоїдний віск відсутній.

У всіх досліджених видів абаксіальна поверхня листків за структурою поверхні загалом близька до адаксіальної, відрізняється, головним чином, виразнішою зморшкуватістю кутикули над жилками та деякими кількісними показниками — такими, як менша кількість продохів і більш розсіяне опушення.

Аналіз отриманих даних показав, що за особливостями рельєфу і типом волосків види секції *Medium* різняться від таких секції *Rapunculus*. Зокрема, крім горбкуватого та гребенеохоплювального рельєфу листової поверхні, спі-

льних для обох секцій роду, види секції *Medium* мають горбкувато-гладенький, остистий, остисто-горбкуватий чи сітчасто-остистий рельєф, на відміну від видів секції *Rapunculus*, яким характерний рельєф поверхні сітчастого та східчастого типів. У видів секції *Rapunculus*, на відміну від видів секції *Medium*, відсутні короткі шилоподібні та серпоподібні волоски; крім того, в чотирьох із них по краях листових пластинок є папіли.

Наші дослідження ультраструктури поверхні листових пластинок підтверджують таксономічну цілісність шести підсекцій, які входять до секції *Medium*.

Підсекція *Triloculares* Boiss.

Згідно з результатами дослідження ультраструктури листків у видів цієї підсекції (таблиця, рисунок), адаксіальна поверхня листових пластинок горбкувата (*C. charkeviczii*, *C. talievii*) або остиста (*C. elatior*, *C. taurica*). Серед рослин *C. sibirica* є зразки як із горбкуватим, так і з остистим рельєфом поверхні листових пластинок. Опушення щільне, щільніше переважно вздовж жилок і по краях листових пластинок. Прості шилоподібні довгі та короткі волоски мають бородавчасту поверхню; вони наявні в усіх видів підсекції, а в *C. sibirica*, *C. talievii* та *C. taurica* спостерігаються прості серпоподібні волоски. Віск у вигляді кірок є в усіх досліджених видів. У деяких зразків *C. sibirica* віск має також вигляд рівнокраїх пластинок.

Отже, досліджуючи ультраструктуру поверхні листків видів підсекції *Triloculares*, ми вперше виявили їхні спільні ознаки: остистий або нерівномірно горбкуватий (по жилках зморшкуватий) рельєф поверхні листків, наявність довгих та коротких шилоподібних і серпоподібних волосків, віск у вигляді кірок та рівнокраїх пластинок.

Підсекція *Dasystigma* Fed.

Адаксіальна поверхня листової пластинки рослин *C. alpina* остисто-горбкувата (таблиця, рисунок). На ній опушення відсутнє і наявне лише в області жилки у вигляді довгих шилоподібних волосків із бородавчастою поверхнею. Видовжені рівнокраї кристали воску рівномірно розміщені по всій поверхні листових пластинок, а в інших видів цієї секції — нерівномірно.

Підсекція *Annuae* (Boiss.) Fed.

Виявлено (таблиця, рисунок), що адаксіальна поверхня листових пластинок *C. erinus* горбкувато-гладенька. Опушення мономорфне, сформоване довгими шилоподібними волосками, які дуже щільно розміщені по поверхні. На відміну від попередніх, у даного виду опушення рівномірно щільно розміщене по всій поверхні листків. Волоски, як і в попередніх видів, характеризуються бородавчастою поверхнею. Віск відсутній.

Підсекція *Eucodon* (DC.) Fed.

Адаксіальна поверхня листків у видів підсекції (таблиця, рисунок) горбкувато-гладенька (*C. latifolia*) та сітчасто-остиста (*C. bononiensis*, *C. rapunculoides*, *C. trachelium*).

Опушена вся поверхня листової пластинки. Опушення щільніше по краях і на жилках листка, сформоване довгими та короткими шилоподібними (*C. la-*

tifolia, *C. trachelium*) або серпоподібними (*C. rapunculoides*, *C. bononiensis*) волосками з бородавчастою поверхнею. Кристали воску розміщені нерівномірно, наявні вони в *C. trachelium*, *C. rapunculoides* і *C. bononiensis*, мають вигляд кірок та рівнокраїх пластинок. У *C. latifolia* кристалів воску на поверхні листків не виявлено.

Підсекція *Involucratae* (Fom.) Fed.

У видів цієї підсекції (таблиця, рисунок) адаксіальна поверхня горбкувата (*C. glomerata*, *C. polessica*), сітчасто-остиста (*C. farinosa*, *C. pulchra*, *C. subcapitata*) або гребенеохоплювальна (*C. cervicaria*, *C. macrostachya*).

Листки в представників даної підсекції мають складне опушення з довгих шилоподібних і серпоподібних волосків. Воно має такі особливості: в *C. farinosa* волоски на абаксіальній поверхні розміщені дуже щільно, закручені, формують повстисте опушення, яке на адаксіальній поверхні розсіяне. У *C. cervicaria* обидві поверхні листків щільножорсткоопушені, в *C. glomerata*, *C. pulchra*, *C. subcapitata* та *C. macrostachya* опушення на поверхні листків більш розсіяне, по жилках і краях листових пластинок — щільніше. В досліджених видів наявний кутикулярний віск різних типів: у *C. glomerata*, *C. polessica* та *C. pulchra* — видовжені, рівнокраї пластинки і кірки, в *C. cervicaria* та *C. farinosa* спостерігаються лише кірки, а в *C. subcapitata* та *C. macrostachya* — кристалоїдні воскові пластинки.

Отже, в результаті порівняльного аналізу ультраструктури листових пластинок представників підсекції *Involucratae* встановлені такі, спільні для всіх видів підсекції, ознаки: горбкуватий, сітчасто-остистий або гребенеохоплювальний рельєф поверхні, опушення з довгих шилоподібних і серпоподібних волосків, кристалоїдний віск має вигляд пластинок та/або кірок.

Підсекція *Heterophylla* (Nym.) Fed.

У видів цієї підсекції (таблиця, рисунок) адаксіальна поверхня горбкувата (*C. kladniana*, *C. napuligera*, *C. rotundifolia*) або горбкувато-гладенька (*C. polymorpha*). Листки в більшості з них (*C. kladniana*, *C. polymorpha*, *C. rotundifolia*) голі, лише в *C. napuligera* наявне розсіяне опушення з коротких шилоподібних волосків із борозенчастою поверхнею по краях листових пластинок. *Campanula kladniana*, *C. polymorpha*, *C. napuligera* характеризуються наявністю великої кількості кутикулярного кристалоїдного воску двох типів — кірок і рівнокраїх пластинок. У *C. rotundifolia* віск не виявлений.

У результаті здійсненого порівняльного аналізу представників підсекції *Heterophylla* встановлено, що вони мають такі ознаки: горбкуватий або горбкувато-гладенький рельєф поверхні, відсутність волосків (крім *C. napuligera* — з короткими шилоподібними волосками та борозенчастою поверхнею), щільно та рівномірно розміщений на поверхні листків кристалоїдний віск у вигляді кірок і пластинок (крім *C. rotundifolia*).

Секція *Rapunculus* містить сім видів, що належать до однієї підсекції.

Підсекція *Campanulastrum* (Small) Fed.

Встановлено (таблиця, рисунок), що у видів цієї підсекції рельєф поверхні листків горбкуватий (*C. altaica*, *C. persicifolia*), східчастий (*C. carpatica*, *C. patula*, *C. ra-*

punculus), гребенеохоплювальний (*C. abietina*) або сітчастий (*C. voidae*). Опушення на листках — це або поодинокі довгі шилоподібні (*C. carpatica* та *C. voidae*), або довгі й короткі шилоподібні (*C. rapunculus*) волоски з борозенчастою поверхнею. Більшості видів підсекції (*C. altaica*, *C. abietina*, *C. persicifolia*, *C. patula*) властива наявність папіл різного розміру, щільно розташованих по периферії листових пластинок.

У двох видів роду (*C. altaica*, *C. rapunculus*) на листовій поверхні наявний кристалоїдний віск двох типів: кірки та прямолінійні цілокраї пластинки. У *C. patula* віск має вигляд лише кірок, у *C. carpatica*, *C. persicifolia* — пластинок, у той час як у *C. abietina* та *C. voidae* віск на листових пластинках відсутній.

У результаті порівняльного аналізу видів секції *Rapunculus* виявлені такі ознаки: горбкуватий, східчастий, гребенеохоплювальний або сітчастий рельєф, наявність папіл і воску (в більшості видів).

Згідно з аналізом результатів досліджень, ми вважаємо діагностичними ознаками на рівні підсекцій тип рельєфу, характер опушення, тип волосків і тип кристалів воску. Так, горбкуватий тип рельєфу поверхні властивий листкам видів підсекцій *Involucratae*, *Campanulastrum*, *Heterophylla*, *Triloculares*. Серед видів перших двох підсекцій є такі, листові поверхні яких має гребенеохоплювальний рельєф. Сітчасто-остистий рельєф характерний листовим пластинкам видів підсекцій *Involucratae* та *Eucodon*. Види підсекції *Eucodon*, *Annuae* та *Heterophylla* мають листові пластинки з горбкуватогладеньким рельєфом. Види підсекції *Triloculares* відрізняються від видів інших підсекцій наявністю остистого рельєфу листової поверхні, підсекції *Dasystigma* — остисто-горбкуватого, *Eucodon* — сітчасто-остистого, *Campanulastrum* — сітчастого та східчастого рельєфу.

Щільне опушення, рівномірно розмішене на поверхні листків або щільніше на жилках і краях листових пластинок, особливо на їхній абаксіальній поверхні, властиве видам підсекцій *Annuae*, *Triloculares*, *Involucratae* та *Eucodon*, на відміну від підсекцій *Dasystigma*, *Heterophylla* і *Campanulastrum*, опушення листових пластинок яких розсіяне, з поодиноких волосків або відсутнє.

Складне опушення з волосків двох або трьох типів (довгі, короткі шилоподібні та серпоподібні) наявне у видів підсекцій *Triloculares*, *Eucodon* та *Involucratae*. Просте опушення лише з довгих шилоподібних волосків у представників підсекцій *Dasystigma*, *Annuae*.

Відмінності видів підсекцій стосуються типів кристалоїдного воску. В більшості підсекцій (крім *Dasystigma* та *Annuae*) є види із двома типами воску (кірки та пластинки) на листовій пластинці та види, в яких віск відсутній взагалі (крім *Dasystigma*, *Involucratae*). У підсекціях *Triloculares*, *Dasystigma*, *Involucratae* та *Campanulastrum* виявлені види, на поверхні листових пластинок яких наявний лише один тип кристалоїдного воску.

На нашу думку, на видовому рівні мають значення такі ознаки, як рельєф поверхні та характер опушення. Так, остисто-горбкуватий рельєф характерний лише для *C. alpina*, сітчастий — для *C. voidae*. Дуже щільне опушення абаксіальної поверхні, сформоване закрученими волосками, є особливістю одного виду — *C. farinosa*. Слід також зазначити, що *C. glomerata* та *C. polessica*, *C. bono-*

niensis і *C. rapunculoides* мають подібний тип рельєфу, характер опушення, тип волосків і воскових відкладів.

Висновки

У результаті проведеного дослідження ми вперше вивчили ультраструктуру поверхні 29 видів роду *Campanula* з флори України. Виявлено спільні ознаки ультраструктури поверхні листкових пластинок усіх досліджених видів: амфістома-тичний тип листкових пластинок, не занурені анізоцитні продири, добре розвинена кутикула, горбкуватий, горбкувато-гладенький, гребенеохоплювальний, остистий, остисто-горбкуватий, сітчастий, сітчасто-остистий і східчастий типи рельєфу, просте або складне опушення, утворене короткими, довгими шилопо-дібними або серпоподібними волосками, воскові відклади, що мають вигляд кірок і пластинок, розмішених по всій поверхні рівномірно або нерівномірно.

Додатковими діагностичними ознаками на рівні секцій ми вважаємо типи рельєфу листкової поверхні та волосків, на рівні підсекцій — особливості опушення, типи рельєфу, волосків і кристалів воску, на рівні виду — тип рельєфу та особливості опушення листкових пластинок.

1. Баранова М.А. Классификации морфологических типов устьиц // Ботан. журн. — 1985. — 70, № 12. — С. 1585—1594.
2. Баранова М.А., Остроумова Т.А. Признаки устьиц в систематике // Итоги науки и техники. ВИНТИ. Ботаника. — 1987. — 6. — С. 173—192.
3. Викторов В.П., Миронов Д.В. Нодалная анатомия некоторых видов рода *Campanula* L. // Совр. пробл. анат. раст. — Брест, 1996 — С. 13.
4. Віслюкіна О.Д. Родина Дзвоникові — *Campanulaceae* Juss. // Флора УРСР. — К.: Вид-во АН УРСР, 1961. — Т. 10. — С. 401—435.
5. Джунітер Б.Э., Джеффри К.Э. Морфология поверхности растений. — М.: Агропромиздат, 1986. — 160 с.
6. Дремлюга Н.Г. Короткі відомості про *Campanula talievii* Juz. // Молодь і поступ біології: Зб. тез V Міжнар. наук. конф. студ. та аспір. (12—15 травня 2009 р., м. Львів): у 2-х т. — Т. 1. — Львів, 2009. — 296 с.
7. Дремлюга Н.Г. Про видову самостійність *Campanula subcapitata* M. Pop. Актуальні проблеми ботаніки та екології: Мат. міжнар. конф. мол. учених (м. Ялта, 21—25 вересня 2010 р.). — Сімферополь, 2010. — С. 110.
8. Дремлюга Н.Г., Зиман С. М. *Campanula talievii* Juz. — рідкісний ендемічний вид у флорі Криму // Укр. ботан. журн. — 2010. — 67, № 2. — С. 225—230.
9. Захаревич С. Ф. К методике описания эпидермиса листа // Вест. ЛГУ. — 1954. — № 4. — С. 65—75.
10. Льїнська А.П., Шевра М.В. Структура поверхні листків представників родів *Berteroa* DC., *Descurainia* Webb et Berth. та *Capsella* Medik. (*Brassicaceae*) // Укр. ботан. журн. — 2003. — 60, № 5. — С. 522—528.
11. Льїнська А.П., Шевра М.В. Структура поверхні листків представників родів *Lepidium* L та *Cardaria* Desv. (*Brassicaceae*) // Укр. ботан. журн. — 2004. — 61, № 2. — С. 115—123.
12. Мирославов Е.А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. — Л.: Наука, 1974. — 120 с.
13. Федоров А.А. Сем. *Campanulaceae* Juss. // Флора СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. — Т. 24 — С. 176.
14. Федоров А.А. Сем. *Campanulaceae* Juss. // Флора европейской части СССР. — Л.: Наука, 1978. — Т. 3. — С. 219—220.

15. Федоров Ан.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. — 303 с.
16. Шулькина Т.В., Земскова Е.А. Числа хромосом и жизненные формы некоторых критичных видов *Campanula* L. // Ботан. журн. — 1983. — **68**, № 7. — С. 866—876.
17. Эзау К. Анатомия растений. — М.: Мир, 1980. — Т. 1—2. — 565 с.
18. Alcitepe E., Yildiz K. Taxonomy of *Campanula tomentosa* Lam. and *C. vardariana* Bocquet from Turkey // Turk. J. Bot. — 2010. — № 34. — P. 231—240.
19. Barthlott W., Neinhuis C., Cutler D. et al. Classification and terminology of plant epicuticular waxes // Bot. J. Linn. Soc. — 1998. — **126** (3). — P. 237—260.
20. Chakrabarty C., Mukherjee P.K. Studies on *Bupleurum* L. (*Umbelliferae*) in India II. SEM observations of leaf surfaces // Feddes Repert. — 1986. — **97**(7—8). — P. 489—496.
21. Daly G.T. Leaf—surface wax in *Poa colensoi* // J. Exper. Botan. — 1964. — **15**(43). — P. 160—165.
22. Hallam N.D. Growth and regeneration of waxes on the leaves of *Eucalyptus* // Planta. — 1970. — **93**, № 3. — P. 257—268.
23. Hallam N.D., Chambers T.C. The leaf waxes of the genus *Eucalyptus*. L'Heritier // Austral. J. Bot. — 1970. — **18**(3). — P. 335—386.
24. Jayeola A.A., Thorpe J.R. A Scanning electron microscope study of the adaxial leaf surface of the genus *Calyptrichilum* Kmenzl. (*Orchidaceae*) in West Africa // Feddes Repert. — 2000. — **111**. — P. 315—320.
25. Juniper B.E. The surface of plants // Endeavour. — 1959. — **18**(69). — P. 20—25.

Рекомендує до друку
Є.Л. Кордюм

Надійшла 29.06.2011 р.

Н.Г. Дремлюга, О.А. Футорна

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

ОСОБЕННОСТИ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ ПОВЕРХНОСТИ ЛИСТЬЕВ ВИДОВ РОДА *CAMPANULA* L. ФЛОРЫ УКРАИНЫ

Впервые с помощью сканирующего электронного микроскопа исследована скульптура поверхности эпидермы листьев у 29 видов рода *Campanula* L. флоры Украины. Установлены общие для всех исследованных видов признаки (амфистоматичный тип листовой пластинки; равномерно размещенные, не погруженные анизозитные устьица; хорошо развитая морщинистая кутикула; опушение, сформированное длинными, короткими шиловидными или серповидными волосками; характер расположения восковых отложений — корок и/или пластинок; общий тип рельефа), а также специфические, 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).

К л ю ч е в ы е с л о в а: виды, *Campanula*, листья, ультраструктура поверхности, СЭМ, флора, Украина.

N.G. Dremluga, O.A. Futorna

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

PECULIARITIES OF THE LEAF SURFACE ULTRASTRUCTURE OF *CAMPANULA* L. SPECIES IN THE FLORA OF UKRAINE

Surface ultrastructure of leaves of 29 species of *Campanula* in the flora of Ukraine was studied by SEM for the first time. The common characters of leaf surface of the studied species (amphistomatic type of leaves; regularly spaced unimmersed anomocytic stomata; well developed cuticle; pubescence formed by long sickle-shaped or short aculeiform hairs; type and location of wax scabs and/or blades deposits; general type of surface structure) have been revealed. Some essential characters are diagnostic for sections (types of surface structure and trichomes), subsections (types of surface structure, pubescence, trichomes and wax crystals) or species (types of surface structure and pubescence peculiarities).

Key words: species, *Campanula*, leaves, surface ultrastructure, SEM, flora, Ukraine.