

Ультраструктура поверхні листків видів роду *Kalanchoe* Adanson (*Crassulaceae*)

ОКСАНА АНДРІЙВНА ФУТОРНА
ВЛАДИСЛАВА АНАТОЛІЙВНА БАДАНИНА
МАРИНА МИКОЛАЇВНА ГАЙДАРЖИ
ВІРА ВОЛОДИМИРІВНА НІКІТІНА

FUTORNA O.A., BADANINA V.A., GAIDARZHY M.M., NIKITINA V.V. (2017). **Ultrastructure of the leaf surface in species of genera *Kalanchoe* Adanson (*Crassulaceae*)**. *Chornomors'k. bot. z.*, **13** (2): 160–174. doi: 10.14255/2308-9628/17.132/3.

This article provides detailed study of ultrastructure of leaves, using light and scanning electron microscopy. The ultrastructure of the surface lamina *K. marnieriana* (*Bryophyllum* section) is significantly different from the other studied species section of *Kalanchoe* (epicuticular type of wax, the type of terrain, no pubescence). Belonging *K. eriophylla* to the section *Kalanchoe* or *Bryophyllum* causes debate. According to the results of our research ultrastructure of leaf surface in this species is similar to species of *Kalanchoe* section. In general, species of *Kalanchoe* section are characterized by well-developed pubescence.

Key words: SEM, epidermis, trichomes, stomatal apparatus

ФУТОРНА О.А., БАДАНИНА В.А., ГАЙДАРЖИ М.М., НІКІТІНА В.В. (2017). **Ультраструктура поверхні листків видів роду *Kalanchoe* Adanson (*Crassulaceae*)**. *Чорноморськ. бот. ж.*, **13** (2): 160–174. doi: 10.14255/2308-9628/17.132/3.

За допомогою методів світлової та сканувальної електронної мікроскопії досліджена ультраструктура поверхні листків дев'яти видів роду *Kalanchoe*. За ультраструктурою поверхні листових пластинок (тип епікутикулярного воску, тип рельєфу, відсутність опушення) *K. marnieriana* (секція *Bryophyllum*) чітко відрізняється від інших досліджуваних видів. Приналежність виду *K. eriophylla* до *Kalanchoe* чи *Bryophyllum* викликає дискусії. За результатами наших досліджень ультраструктура поверхні листків у даного виду близька до такої представників секції *Kalanchoe*. Загалом більшість досліджуваних представників секції *Kalanchoe* характеризуються добре розвиненим опушенням, яке сформоване різними за структурою та кількістю (повстисте, рідке опушення) трихом.

Ключові слова: СЕМ, епідерма, трихоми, продихи

ФУТОРНА О.А., БАДАНИНА В.А., ГАЙДАРЖИ М.М., НИКИТИНА В.В. (2017). **Ультраструктура поверхності листків видів роду *Kalanchoe* Adanson (*Crassulaceae*)**. *Черноморск. бот. ж.*, **13** (2): 160–174. doi: 10.14255/2308-9628/17.132/3.

С помощью методов световой и сканирующей электронной микроскопии исследована ультраструктура поверхности листьев девяти видов рода *Kalanchoe*. За ультраструктурой поверхности листовых пластинок (тип эпикутикулярного воска, тип рельефа, отсутствие опушения) *K. marnieriana* (секция *Bryophyllum*) четко отличается от других исследуемых видов секции *Kalanchoe*. Принадлежность вида *K. eriophylla* к секциям *Kalanchoe* или *Bryophyllum* вызывает дискуссии. По результатам наших исследований ультраструктура поверхности листьев у данного вида близка к таковой представителей секции *Kalanchoe*. В целом, большинство исследуемых представителей секции *Kalanchoe* характеризуются хорошо развитым опушением, которое сформировано различными по структуре и количеству (войлочное, редкое опушение) трихом.

Ключевые слова: СЭМ, эпидерма, трихоми, устьица

Традиційно *Crassulaceae* відносили до примітивних розид через будову квітки і ембріологічні особливості. Найближчою групою до неї вважалася родина *Saxifragaceae*. Останні молекулярно-філогенетичні дані підтверджують їх спорідненість, розміщуючи *Crassulaceae* в порядку *Saxifragales* і формуючи кладу разом з *Penthoraceae* і *Haloragaceae* [HOOT et al., 1999; QIU et al., 1999; SAVOLAINEN et al., 2000]. Сучасні дослідження підтверджують, що виділити монофілетичні групи в *Crassulaceae* досить складно. Наприкінці 19- на початку 20 століть було запропоновано декілька систем родини [DE CONDOLLE 1828a, 1828b; SCHÖNLAND 1891; FRÖDERSTRÖM 1930, 1931], але лише система Бергера (1930) була широко прийнята. Відповідно до його поглядів родина включає 6 підродин і 33 роди. Підродини згруповані по три в дві групи: *Crassula*-гілка (*Crassuloideae*, *Kalanchoideae*, *Cotyledonoideae*), яка включає таксони з південної півкулі, і *Sedum*-гілка (*Sempervivoideae*, *Sedoideae*, *Echeveroideae*) – з північної. Усередині цих груп для розмежування підродин найбільше значення надавалося ознакам квітки та листорозміщенню. Наприклад, *Crassuloideae* включала види з чотиричленими квітками, гаплостемонним андроцеєм (тичинки розміщені в одне коло) і вільними листочками оцвітини, *Kalanchoideae* – види з чотиричленими квітками, з діпlostемонним андроцеєм (тичинки розміщені в два кола) і зросло пелюстковою оцвітиною. У складі родини виділяють дві (*Crassuloideae* і *Sempervivoideae*) [НАМ 1995; НАМ, HART 1998], або три (*Crassuloideae*, *Kalanchoideae* і *Sempervivoideae*) підродини [THORN, 2000; THIEDE, EGGLI, 2007]. Спроба переглянути структуру родини була зроблена А.Л. Тахтаджяном (1987) в «Системі магноліофітів»: *Crassulaceae* розділена на 4 підродини, а пізніше – на три (*Crassuloideae*, *Kalanchoideae* і *Sedoideae*). R.F. Thorn (1992) також спочатку скоротив число підродин до трьох, а потім до двох: *Crassuloideae* і *Sempervivoideae* [THORN, 2000], проте ці реконструкції не знайшли широкого визнання.

Рід *Kalanchoe* належить до родини *Crassulaceae* підродини *Kalanchoideae* і налічує від 125 до 140 видів, поширених головним чином у Південній та Південно-Східній Африці, на Мадагаскарі, на Аравійському півострові, окремі види в Південно-Східній Азії. М. Чернецький, досліджуючи види підродини *Kalanchoideae* та роду *Kalanchoe*, робить висновок, що найдоцільніше виділяти в підродині один рід *Kalanchoe*, розділений на три секції: *Bryophyllum* (Salisb.) Boit. & Mann., *Eukalanchoë* Boit. & Mann. і *Kitchingia* (Bak.) Boit. & Mann. Обсяг секцій чи підсекцій в межах роду *Kalanchoe* залишається дискусійним. У зв'язку із складностями, які виникають при розмежуванні видів критичних родів квіткових рослин за макроморфологічними ознаками органів рослин, для цілей систематики залучаються дані інших досліджень, зокрема мікроморфологічної будови листків [FUTORNA, HUBAR, 2011; FUTORNA et al., 2010; DREMLUGA, FUTORNA, 2012; PEREGRYM, FUTORNA, 2012; ROMASCHENKO et al., 2011; YATSENKO et al., 2013]. Дослідники надавали важливого значення особливостям будови ультроструктури поверхні листка, як діагностичним критеріям для розмежування таксонів, для з'ясування екологічних особливостей видів тощо [HALLAM, SHABERS, 1970; HALLAM, 1970; JAYEOLA, THORPE, 2000]. Отже, метою нашої роботи було дослідження ультроструктури поверхні листків видів роду *Kalanchoe*.

Матеріали та методи дослідження

Досліджено особливості поверхні листків дев'яти видів роду *Kalanchoe*, що зростають в оранжереї сукулентних рослин Ботанічного саду імені О.В. Фоміна Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Досліджувані види за життєвою формою кущі (*K. bracteata*, *K. hildebrandtii*, *K. orgyalis*), кущики (*K. millotii*, *K. marnieriana*), багаторічні трав'янисті рослини (*K. eriophylla*, *K. schimperiana*, *K. thyrsoflora*, *K. velutina*) з більш-менш м'ясистими, суцільними листками, розміри яких коливаються від 1–2 до 10–12 см.

Ультраструктуру поверхні вивчали за допомогою скануючого електронного мікроскопа SEM JSM-6060 LA. Для дослідження зразків під скануючим електронним мікроскопом (SEM) сухі листки фіксували на столику і напилювали тонким шаром золота. Описи проводились з використанням термінології, узагальненої в працях вітчизняних та зарубіжних вчених [BARTHLOTT et al., 1998; СНАКРАВАРТУ, МУКНЕРЖЕЕ, 1986; ЗНАКНАРЕВУСН, 1954]. Для дослідження епідермальної тканини під світловим мікроскопом (СМ) у парадермальній площині виготовляли тимчасові препарати з живого матеріалу.

Таблиця 1

Список досліджуваних видів роду *Kalanchoe*

Table 1

List of species of genus *Kalanchoe* used in the examination

Вид	Секція (за U. Eggli, 2003)	Ймовірний центр походження
<i>K. marnieriana</i> H. Jacobsen	<i>Bryophyllum</i>	Південно-Східний Мадагаскар, переважно на кам'янистих схилах
<i>K. eriophylla</i> Hilsenberg et Bojer ex Tulanse	<i>Kalanchoe</i> / <i>Bryophyllum</i>	Південний Мадагаскар, на кам'янистих схилах гір та горбів
<i>K. bracteata</i> Scott Elliot	<i>Kalanchoe</i>	Південно-Східний Мадагаскар, серед ксерофітних чагарників
<i>K. hildebrandtii</i> Baillon var. <i>glabra</i> Rauh et Hebding		Південний та Південно-Західний Мадагаскар, серед дерев у ксерофітному буші
<i>K. millotii</i> Hamet et H. Perrier		Мадагаскар, сухі ліси та ксерофітний буш
<i>K. orgyalis</i> Baker		Південний та Південно-Східний Мадагаскар, на кам'янистих схилах
<i>K. schimperiana</i> A. Richard		Ефіопія, Східна Танзанія, на кам'янистих схилах на висоті до 2000 м над рівнем моря
<i>K. thyrsiflora</i> Harvey		ПАР, Ботсвана, на кам'янистих ґрунтах серед чагарників
<i>K. velutina</i> Welwitsch ex Britten		Ангола, Зімбабве

Результати дослідження

KALANCHOE MILLOTII Hamet et H. Perrier.

Листок амфістоматичний. Продихи анізоцитного типу добре помітні, не орієнтовані своєю довшою віссю вздовж середньої жилки листка. Містяться нижче рівня основних клітин епідерми. Замикаючі клітини продихів облямовані чітким кутикулярним валиком. На обох поверхнях листової пластинки в усіх досліджених зразків наявне повстисте опушення, що сформоване трихомами двох типів. Рельєф адаксиальної поверхні листової пластинки складчастий. На поверхні наявний добре розвинений віск. Кристалоїдний віск представлений потужними кірками, рівнокраї пластини воску спостерігаються лише при основі трихом. Межі клітин добре проглядаються. Основні епідермальні клітини полігональні (п'яти, шестикутні), з потовщеними антиклінальними стінками, характеризуються прямими обрисами та багатокутними проекціями. Опушення складне, повстисте, сформоване трихомами двох типів. Довгими три роздільними волосками, які мають багатоклітинну ніжку, сформовану з великої базальної клітини, та десяти клітин меншого розміру, які розміщуються по дві в п'ять рядів над базальною клітиною (рис. 1) та довгою трироздільною дистальною клітиною. Крім того, спостерігаються багатоклітинні залозки, які мають багатоклітинну ніжку та багатоклітинну округлу голівку. Абаксиальна поверхня в цілому подібна до адаксиальної в усіх досліджених зразках.

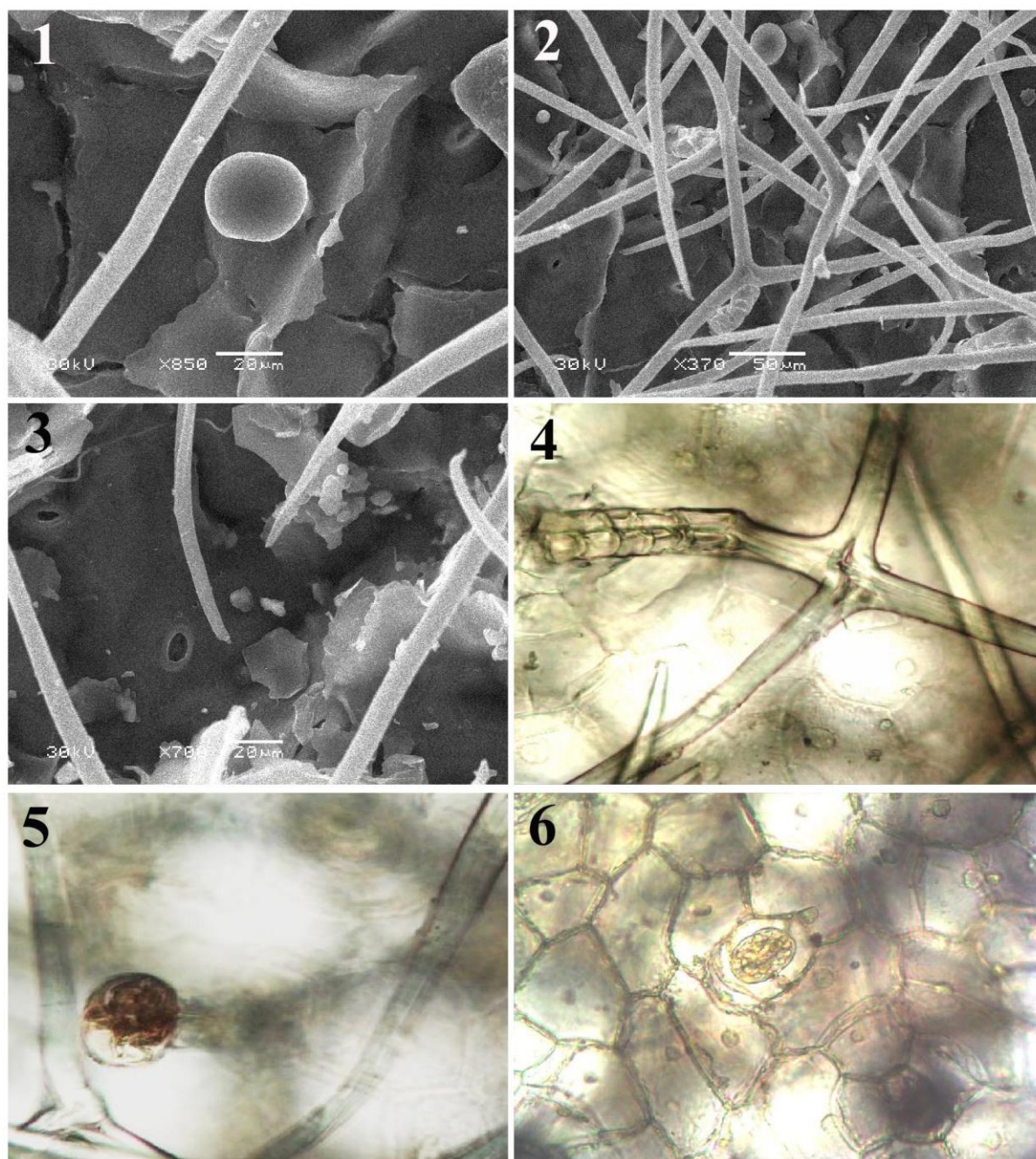


Рис. 1. Структура поверхні листової пластинки *Kalanchoe millotii* Hamet et H. Perrier.: 1–3 – структура поверхні під СЕМ; 4–6 структура поверхні під СМ.

Fig. 1. General type of surface structure *Kalanchoe millotii* Hamet et H. Perrier.: 1–3 – surface structure SEM; 4–6 surface structure SM.

KALANCHOE ORGYALIS Baker.

Листок амфістоматичний. Продихи, як і у попереднього виду, анізочитного типу, добре помітні, не орієнтовані своєю довгою віссю вздовж середньої жилки листка, але на відміну від *K. millotii*, містяться значно нижче рівня основних клітин епідерми. Замикаючі клітини продихів облямовані потужним кутикулярним валиком. На обох поверхнях листової пластинки в усіх досліджених зразків наявне повстисте опушення, що сформоване сагітально-стрілоподібними трихомами. Рельєф адаксиальної поверхні листової пластинки гладенький. На поверхні спостерігається добре розвинений, потужний шар воску. Кристалоїдний віск представлений кірками. Межі клітин під СЕМ не проглядаються. Основні епідермальні клітини полігональні

(п'яти, шестикутні), характеризуються прямими обрисами та багатокутними проекціями. Антиклінальні стінки клітин товсті. Опушення сформоване трироздільними одноклітинними сагітально-стрілоподібними трихомами та багатоклітинними залозками (рис. 2). За загальними рисами будови абаксиальна епідерма подібна до адаксиальної.

KALANCHOE ERIOPHYLLA Hilsenberg et Vojer ex Tulanse.

Листок амфістоматичний. Продихи, як і у попередніх видів, анізоцитного типу, добре помітні, не орієнтовані своєю довшою віссю вздовж середньої жилки листка, містяться на одному рівні з основними епідермальними клітинами. Замикаючі клітини продихів облямовані тонким кутикулярним валиком, на відміну від попередніх видів. На обох поверхнях листкової пластинки в усіх досліджених зразків наявне повстисте опушення, що сформоване багатоклітинними повстисто-трироздільними трихомами. Рельєф адаксиальної поверхні листкової пластинки, як і у попереднього виду, гладенький. На поверхні спостерігається добре розвинений шар воску. Кристалоїдний віск представлений потужними кірками. Межі клітин під СЕМ проглядаються погано. Основні епідермальні клітини мають звивисті обриси та витягнуті проекції. Антиклінальні стінки клітин тонкі. Опушення повстисте, сформоване трироздільними трихомами, які за будовою подібні до будови трихом *K. millotii* (рис. 3). За загальними рисами будови абаксиальна епідерма подібна до адаксиальної.

KALANCHOE SHIMPERIANE A. Richard.

Листок амфістоматичний. Продихи, як і у попередніх видів, анізоцитного типу, добре помітні, не орієнтовані своєю довшою віссю вздовж середньої жилки листка, містяться на одному рівні з основними епідермальними клітинами. Замикаючі клітини продихів облямовані тонким кутикулярним валиком. На обох поверхнях листкової пластинки в усіх досліджених зразків наявне рідке опушення, що сформоване багатоклітинними залозистими булавоподібними трихомами. Рельєф адаксиальної поверхні листкової пластинки, як і у попереднього виду, гладенький. На поверхні спостерігається добре розвинений шар воску. Кристалоїдний віск представлений потужними кірками та рівнокраїми пластинами. Межі клітин під СЕМ проглядаються погано. Рельєф поверхні, на відміну від попередніх видів, остистий, кутикула зморшкуватого типу. Основні епідермальні клітини в парадермальній площині мають звивисті обриси та витягнуті проекції. Антиклінальні стінки клітин тонкі. Опушення сформоване залозистими булавоподібними волосками, які мають довгу, багатоклітинну ніжку та багатоклітинну голівку (рис. 4). За загальними рисами будови абаксиальна епідерма подібна до адаксиальної.

KALANCHOE MARNIERIANA H. Jacobsen.

Листок амфістоматичний. Продихи анізоцитного типу, добре помітні, не орієнтовані своєю довшою віссю вздовж середньої жилки листка, містяться на одному рівні з основними епідермальними клітинами. Замикаючі клітини продихів облямовані кутикулярним валиком. Рельєф адаксиальної поверхні листкової пластинки горбкувато-остистий. На поверхні спостерігається добре розвинений шар воску. Кристалоїдний віск представлений гранулами та трубочками. Основні епідермальні клітини в парадермальній площині мають звивисті обриси та розпластані проекції. Антиклінальні стінки клітин тонкі. Опушення, на відміну від попередніх видів, відсутнє (рис. 5). За загальними рисами будови абаксиальна епідерма подібна до адаксиальної.

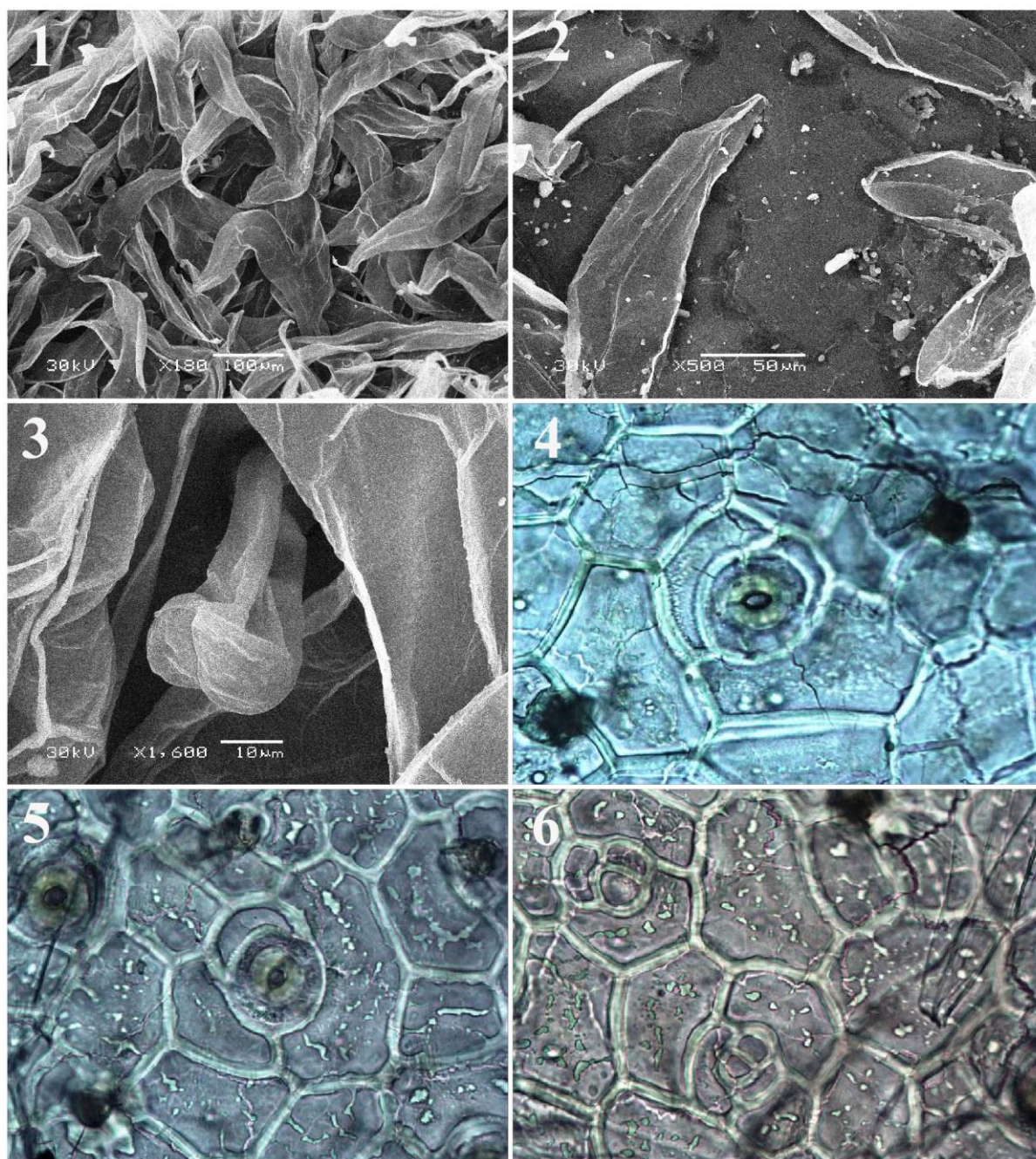


Рис. 2. Структура поверхні листкової пластинки *Kalanchoe orgyalis* Baker : 1–3 – структура поверхні під СЕМ; 4–6 структура поверхні під СМ.

Fig. 2. General type of surface structure *Kalanchoe orgyalis* Baker: 1–3 – surface structure SEM; 4–6 surface structure SM.

KALANCHOE BRACTEATA Scott Elliot.

Листок амфістоматичний. Продихи, як і у попереднього виду, анізочитного типу, добре помітні, не орієнтовані своєю довшою віссю вздовж середньої жилки листка, містяться значно нижче рівня основних клітин епідерми. Замикаючі клітини продихів облямовані потужним кутикулярним валиком. На обох поверхнях листкової пластинки в усіх досліджених зразків, подібно до *K. originalis*, наявне повстисте опушення, що сформоване сагітально-стрілоподібними трихомами. Рельєф адаксиальної поверхні листкової пластинки остистий, кутикула зморшкуватого типу.

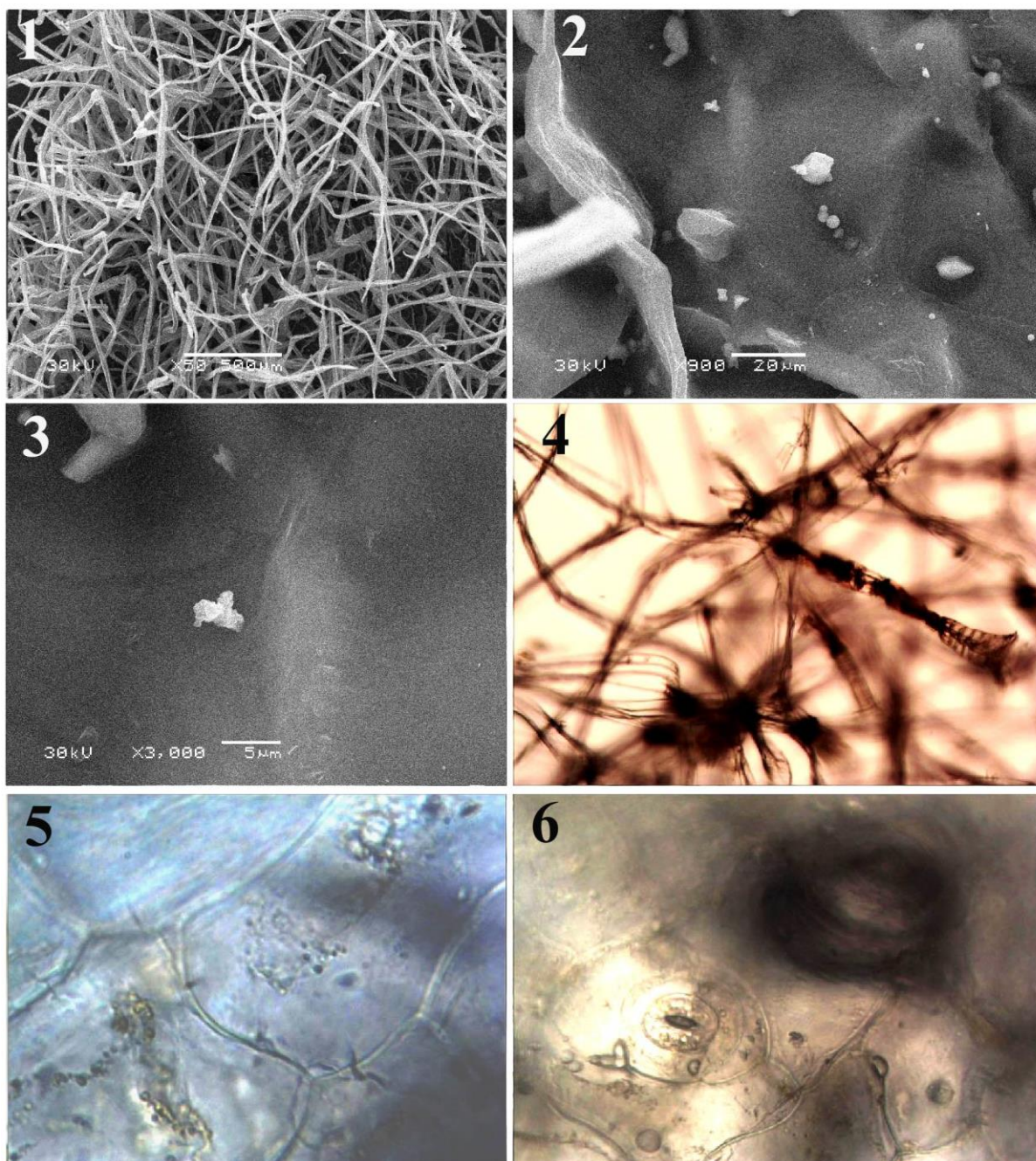


Рис. 3. Структура поверхні листової пластинки *Kalanchoe orgyalis* Baker.: 1–3 – структура поверхні під СЕМ; 4 – 6 структура поверхні під СМ.

Fig. 3. General type of surface structure *Kalanchoe orgyalis* Baker.: 1–3 – surface structure SEM; 4–6 - surface structure SM.

На поверхні спостерігається добре розвинений, потужний шар воску. Кристалоїдний віск представлений кірками. Межі клітин під СЕМ не проглядаються. Основні епідермальні клітини мають звивисті обриси та дещо витягнуті проєкції. Антиклінальні стінки клітин товсті. Опушення сформоване трироздільними одноклітинними сагітально-стрілоподібними трихомами (рис. 6). За загальними рисами будови абаксиальна епідерма подібна до адаксиальної.

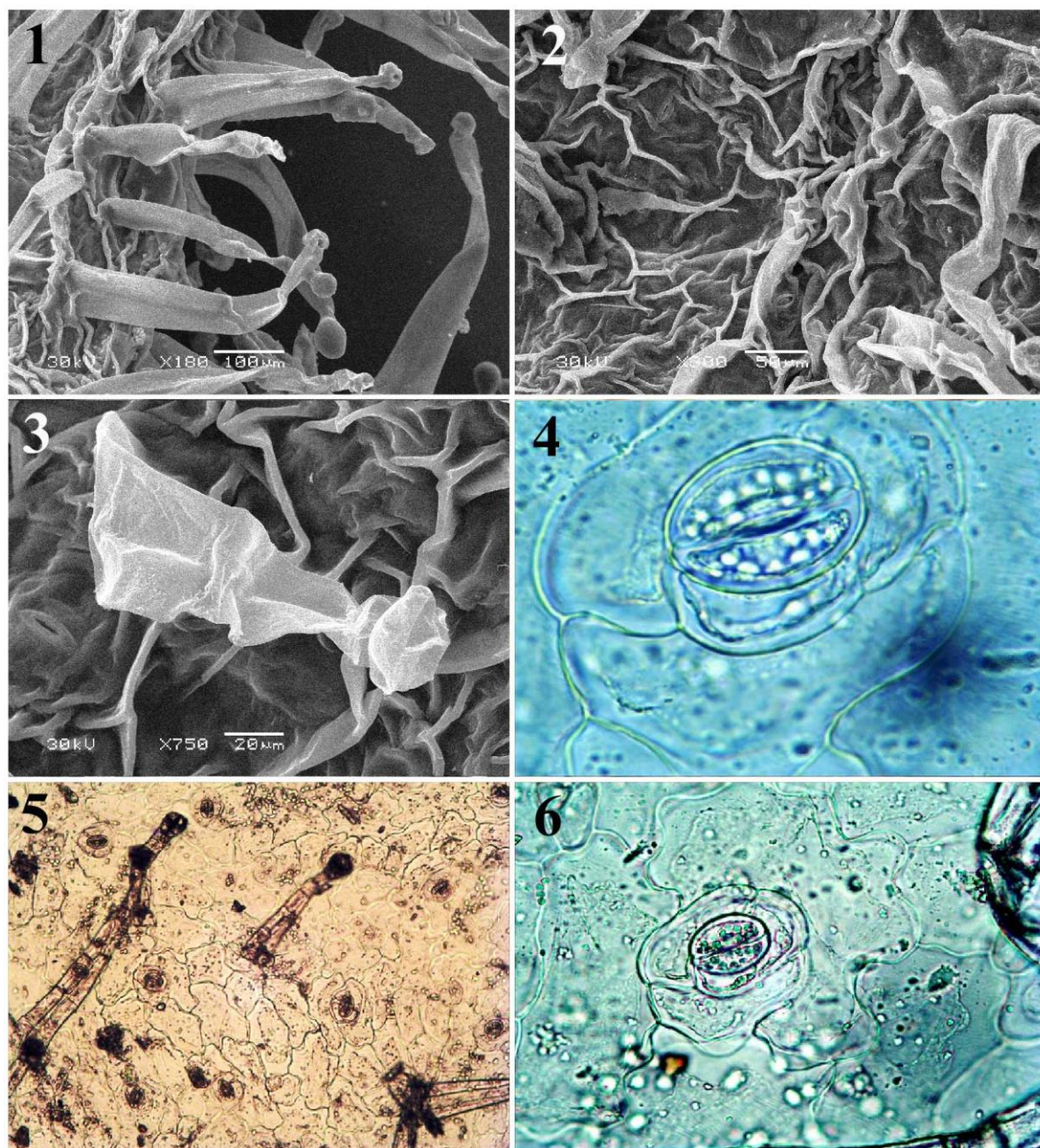


Рис. 4. Структура поверхні листкової пластинки *Kalanchoe shimperiane* A. Richard: 1–3 – структура поверхні під СЕМ; 4–6 – структура поверхні під СМ.

Fig. 4. General type of surface structure *Kalanchoe shimperiane* A. Richard : 1-3 – surface structure SEM; 4-6 – surface structure SM.

KALANCHOE HILOLEMBRANDTII Baillon.

Листок амфістоматичний. Продихи, як і у попередніх видів, анізоцитного типу, добре помітні, не орієнтовані своєю довгою віссю вздовж середньої жилки листка, містяться на одному рівні з основними епідермальними.

Замикаючі клітини продихів облямовані тонким кутикулярним валиком. На поверхні адаксальній поверхні спостерігається добре розвинений епікутикулярний віск. Кристалоїдний віск представлений потужними кірками та рівнокраїми пластинами. Рельєф поверхні гладенький. Основні епідермальні клітини, в парадермальній проекції мають звивисті обриси та дещо витягнуті проекції. Антиклінальні стінки клітин тонкі. Опушення відсутнє (рис. 7). За загальними рисами будови абаксальна епідерма подібна до адаксіальної.

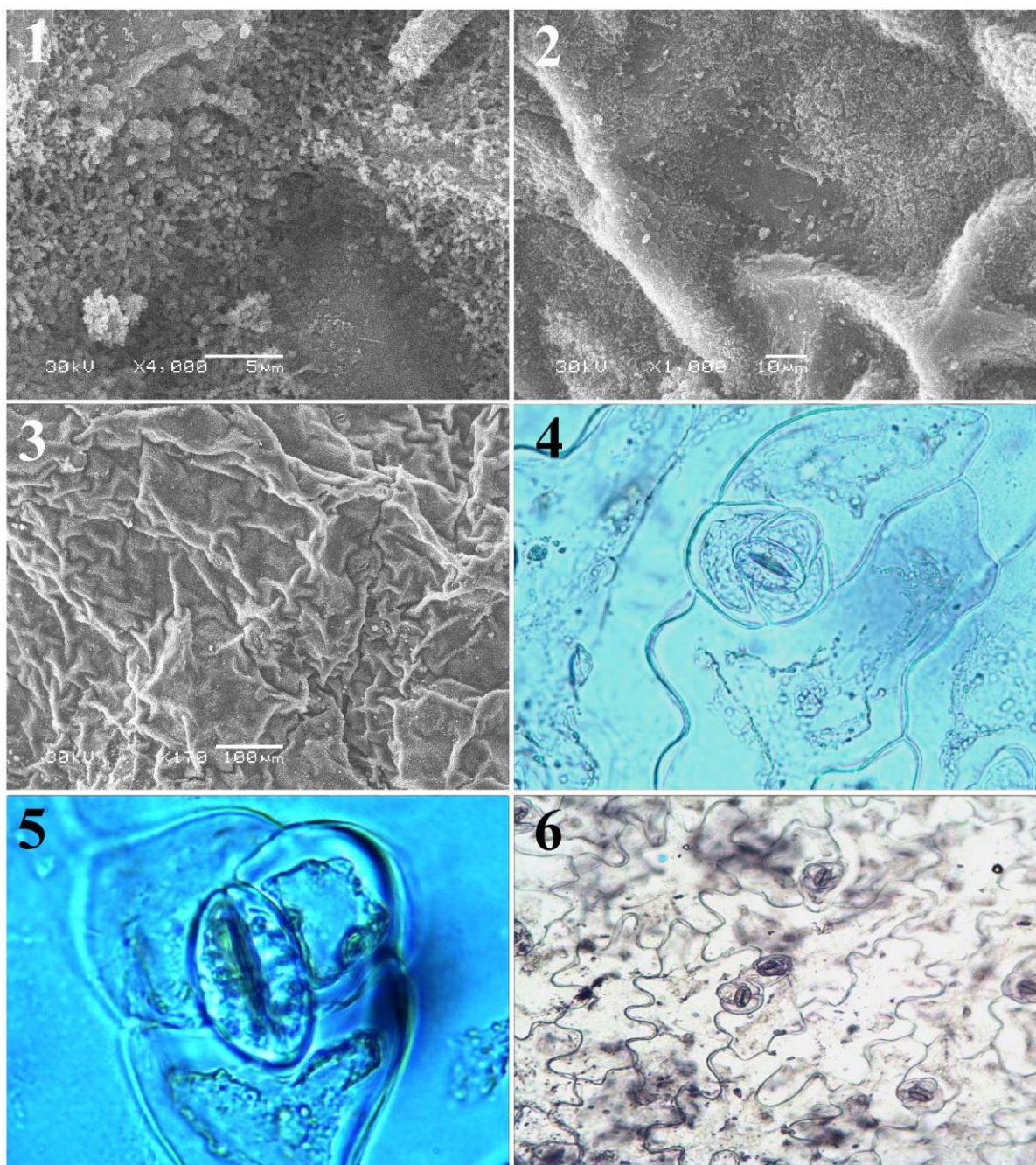


Рис. 5. Структура поверхні листової пластинки *Kalanchoe marnieriana* Н. Jacobsen: 1–3 – структура поверхні під СЕМ; 4–6 – структура поверхні під СМ.

Fig. 5. General type of surface structure *Kalanchoe marnieriana* Н. Jacobsen: 1–3 – surface structure SEM; 4–6 - surface structure SM.

KALANCHOE VELUTINA Welwitsch ex Britten.

Листок амфістоматичний. Продихи, як і у попередніх видів, анізоцитного типу, добре помітні, не орієнтовані своєю довгою віссю вздовж середньої жилки листка, містяться на одному рівні з основними епідермальними клітинами. Замикаючі клітини продихів облямовані тонким кутикулярним валиком. На обох поверхнях листової пластинки в усіх досліджених зразків наявне рідке опушення, що сформоване багатоклітинними залозистими булавоподібними та стрілоподібними трихомами. Рельєф адаксиальної поверхні листової пластинки остистий. На поверхні спостерігається добре розвинений шар воску. Кристалоїдний віск представлений кірками. Межі клітин під СЕМ проглядаються погано. Основні епідермальні клітини в

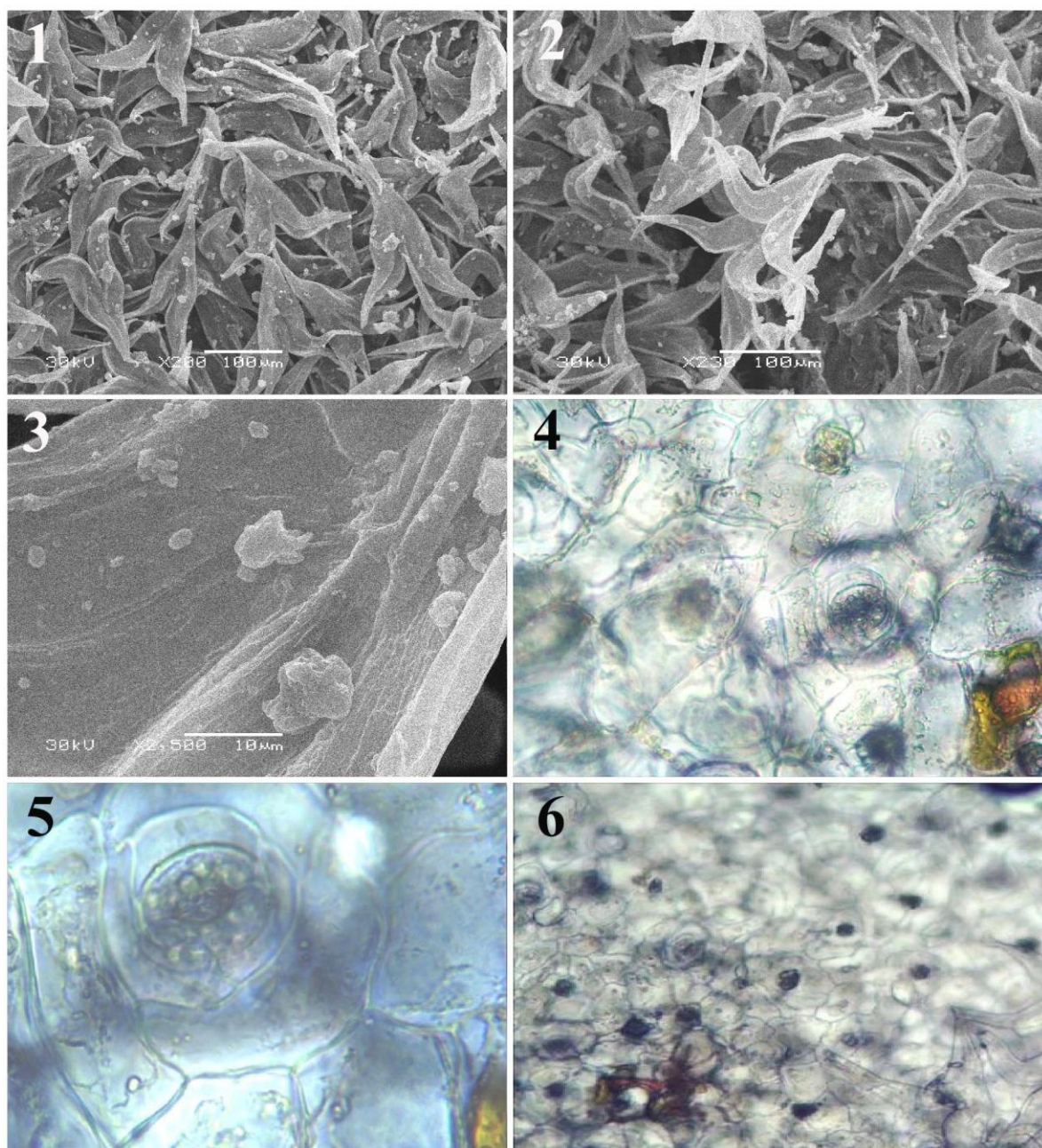


Рис. 6. Структура поверхні листової пластинки *Kalanchoe bracteata* Scott Elliot : 1–3 – структура поверхні під СЕМ; 4–6 – структура поверхні під СМ.

Fig. 6. General type of surface structure *Kalanchoe bracteata* Scott Elliot : 1–3 – surface structure SEM; 4–6 – surface structure SM.

парадермальній площині мають звивисті обриси та розпластані проекції. Антиклінальні стінки клітин тонкі. Опушення сформоване залозистими булавоподібними волосками, що мають довгу, багатоклітинну ніжку та багатоклітинну голівку, та сагітально-стрілоподібними трихомами (рис. 8). За загальними рисами будови абаксиальна епідерма подібна до адаксиальної.

KALANCHOE THYRSIFLORA Harvey.

Листок амфістоматичний. Продихи, як і у попередніх видів, анізоцитного типу, добре помітні, не орієнтовані своєю довшою віссю вздовж середньої жилки листка,

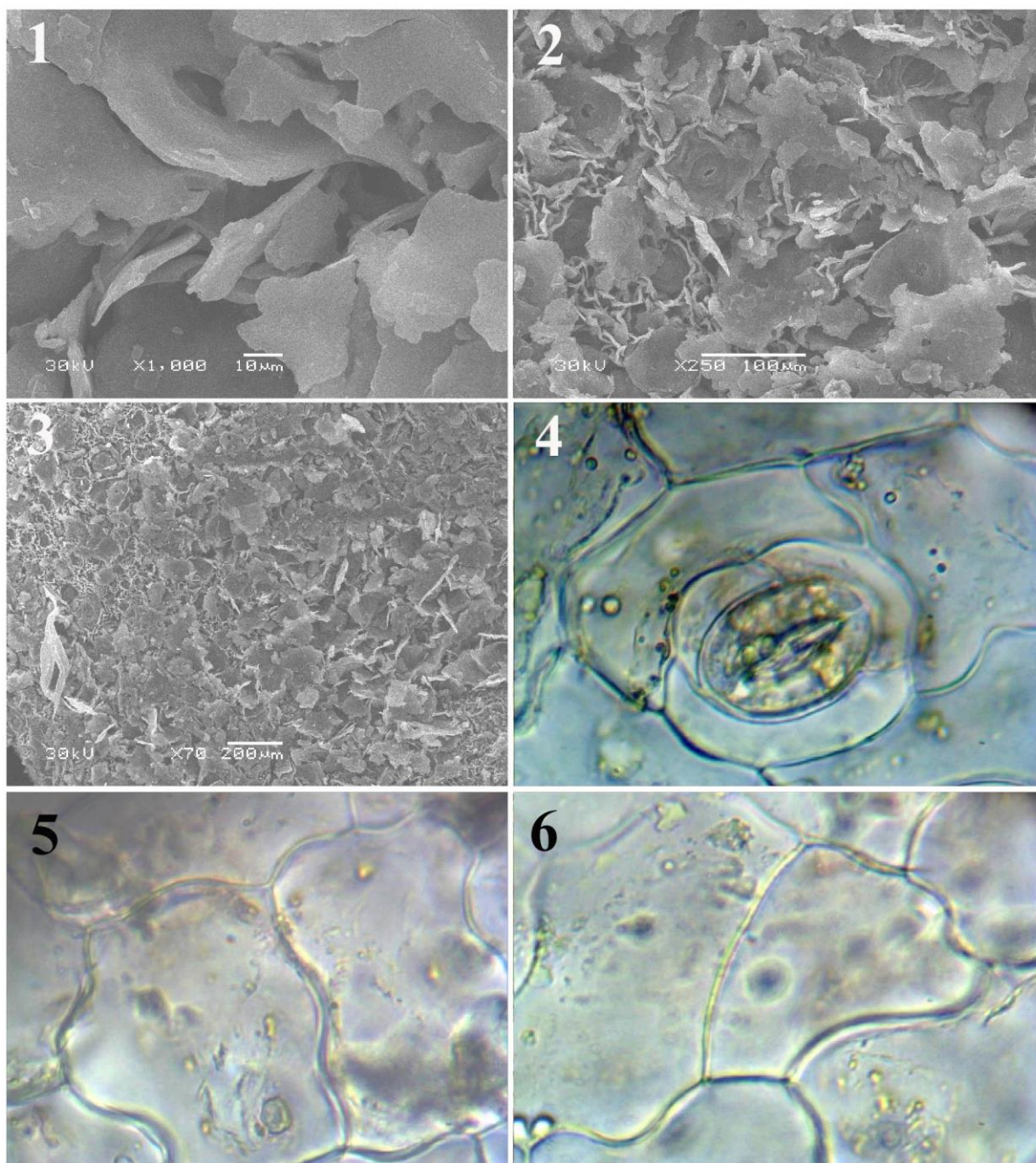


Рис. 7. Структура поверхні листової пластинки *Kolanchoe hilolembrandtii* Baillon: 1–3 – структура поверхні під СЕМ; 4–6 – структура поверхні під СМ.

Fig. 7. General type of surface structure *Kolanchoe hilolembrandtii* Baillon : 1–3 – surface structure SEM; 4–6 – surface structure SM.

містяться на одному рівні з основними епідермальними клітинами. Замикаючі клітини продихів облямовані тонким кутикулярним валиком. Рельєф адаксиальної поверхні листової пластинки невиразно-сітчастий. На поверхні спостерігається добре розвинений шар воску. Кристалоїдний віск представлений потужними кірками та рівнокраїми пластинами. Межі клітин під СЕМ проглядаються погано. Рельєф поверхні, на відміну від попередніх видів, остисто-сітчастий, кутикула зморшкуватого типу. Основні епідермальні клітини в парадермальній площині мають звивисті обриси та розпластані проєкції. Антиклінальні стінки клітин тонкі (рис. 9). За загальними рисами будови абаксиальна епідерма подібна до адаксиальної.

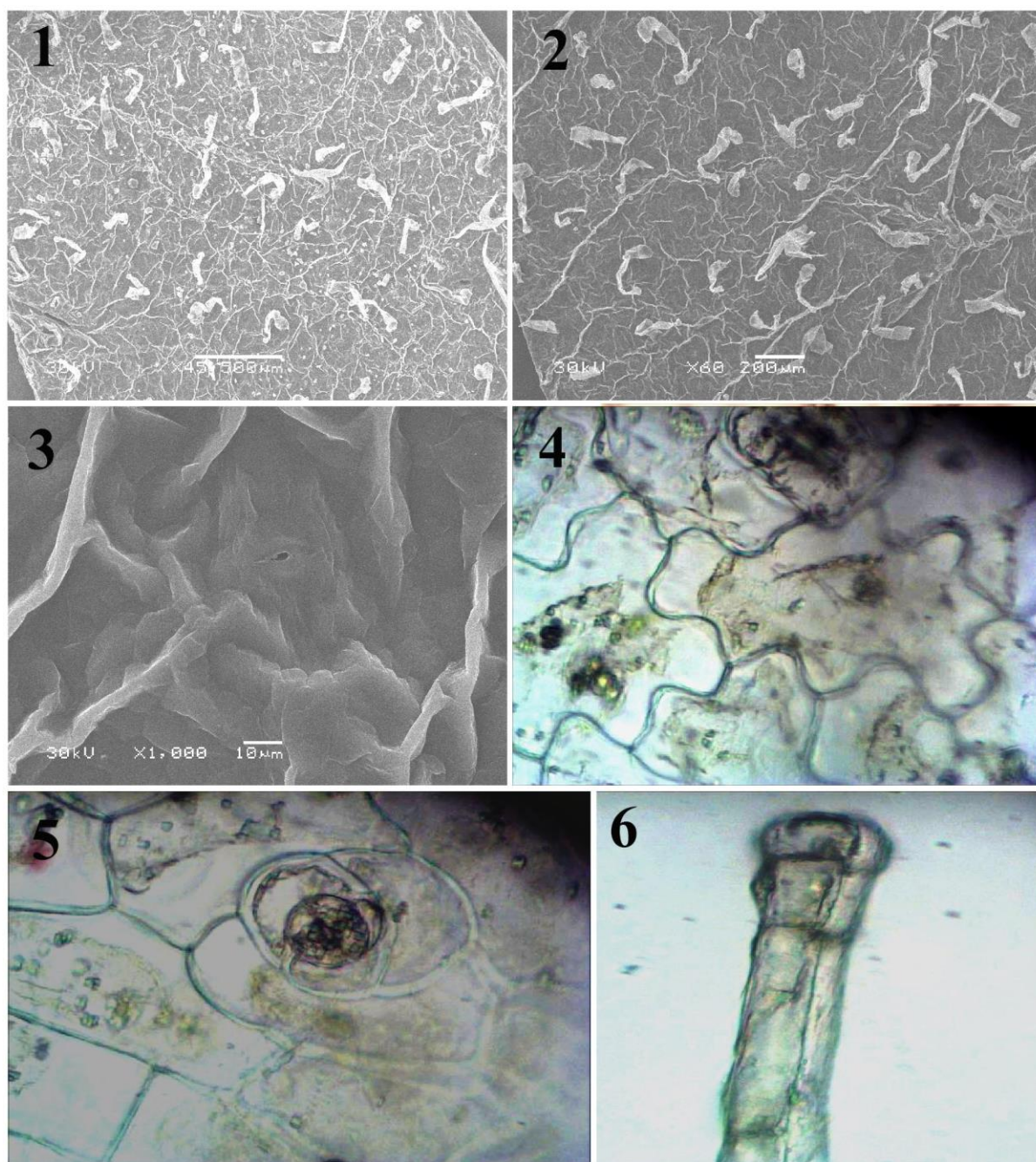


Рис. 8. Структура поверхні листової пластинки *Kalanchoe velutina* Welwitsch ex Britten: 1–3 – структура поверхні під СЕМ; 4–6 - структура поверхні під СМ.

Fig. 8. General type of surface structure *Kalanchoe velutina* Welwitsch ex Britten: 1–3 – surface structure SEM; 4–6 – surface structure SM.

Обговорення

Досліджені види роду *Kalanchoe* характеризуються амфістоматичними листками, анізоцитні продиhi рівномірно розміщені на обох поверхнях, нижче рівня основних епідермальних клітин (*K. millotii*, *K. orgyalis*) або на одному рівні з основними епідермальними клітинами (*K. eriophylla*, *K. thyrsiflora*, *K. velutina*, *K. schimperiana*, *K. marnieriana*, *K. bracteata*, *K. hildebrandtii*, *K. velutina*). Рельєф епідермальної тканини досліджених видів складчастий (*K. millotii*), гладенький (*K. orgyalis*, *K. eriophylla*, *K. schimperiana*, *K. hildebrandtii*), остистий (*K. velutina*), горбкувато-остистий (*K. marnieriana*), остисто-сітчастий (*K. thyrsiflora*). Проекції та обриси епідермальних

клітин у досліджених видів варіюють. Полігональні клітини епідермальної тканини наявні у представників *K. millotii* та *K. orgyalis*, звивисті обриси та розпластані проєкції клітин спостерігаються у представників видів *K. marnieriana*, *K. velutina* та *K. thyrsoflora*, звивисті обриси та витягнуті проєкції епідермальних клітин спостерігаються у видів *K. eriophylla*, *K. schimperiana*, *K. bracteata*.

Для рослин усіх досліджених видів характерний розвиток кутикули та воску. Віск представлений кількома типами: потужними кірками (*K. millotii*, *K. orgyalis*, *K. thyrsoflora*, *K. velutina*, *K. hildebrandtii*, *K. bracteata*, *K. schimperiana*, *K. eriophylla*), рівнокраїми пластинами (*K. millotii*, *K. thyrsoflora*, *K. hildebrandtii*, *K. schimperiana*), гранулами та трубочками (*K. marnieriana*).

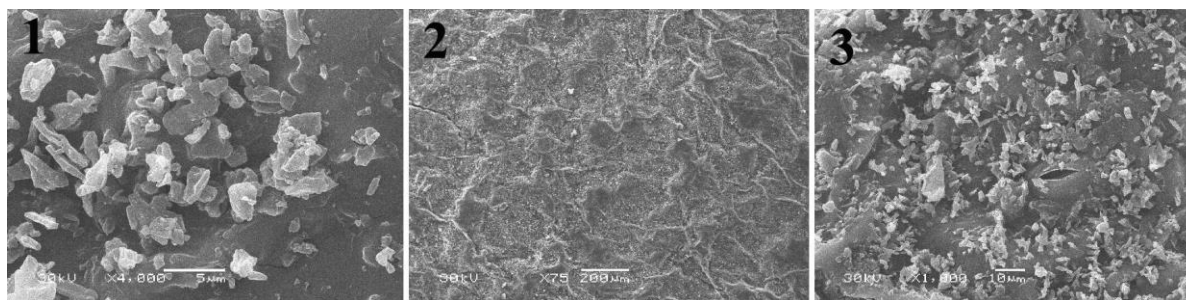


Рис. 9. Структура поверхні листової пластинки *Kalanchoe thyrsoflora* Harvey: 1–3 – структура поверхні під СЕМ.

Fig. 9. General type of surface structure *Kalanchoe thyrsoflora* Harvey: 1–3 – surface structure SEM.

Нами встановлено, що опушення наявне у *K. millotii*, *K. velutina*, *K. bracteata*, *K. eriophylla*, *K. schimperiana*, *K. orgyalis*, натомість відсутнє у *K. thyrsoflora*, *K. hildebrandtii*, *K. marnieriana*. При цьому у *K. millotii*, *K. velutina*, *K. orgyalis*) опушення складне і сформоване трироздільними багатоклітинними трихомами та багатоклітинними залозками (*K. millotii*), сагітально-стрілоподібними трихомами та багатоклітинними залозками (*K. orgyalis*), залозистими булавоподібними волосками та сагітально-стрілоподібними трихомами (*K. velutina*). У *K. bracteata*, *K. schimperiana*, *K. eriophylla* опушення просте і сформоване сагітально-стрілоподібними трихомами (*K. bracteata*), багатоклітинними залозистими булавоподібними трихомами (*K. schimperiana*), багатоклітинними трироздільними трихомами (*K. eriophylla*).

У досліджених видів абаксиальна поверхня листків в цілому близька до адаксиальної, відрізняється, головним чином, виразнішою зморшкуватістю біля жилок, меншою кількістю продихів, менш густим опушенням.

Виконане нами дослідження ультраструктури поверхні листків, з одного боку, дозволило виявити наявність різних способів структурної адаптації рослин до зростання в екстремальних умовах, а з другого – досліджені види мають особливості в структурі, які можуть бути використані для вирішення спірних питань систематики роду *Kalanchoe*.

Ймовірно, адаптація досліджуваних представників роду *Kalanchoe* до зростання в екстремальних умовах йшла в кількох напрямках, пов'язаних з будовою епідермальної тканини: формування щільного повстистого опушення, завдяки чому навколо рослин формується зона підвищеної вологості, що захищає її від надмірних інсоляції та транспірації (*K. orgyalis*, *K. millotii*, *K. eriophylla*); формування епідермальної тканини з товстими стінками, потужним шаром кутикули та розсіяним опушенням (*K. velutina*, *K. schimperiana*), надзвичайно товстостінна епідерма з потужним шаром кутикули та воску (*K. marnieriana*, *K. hildebrandtii* та *K. thyrsoflora*).

Отже, ультроструктура поверхні листків, як і структурна організація органів рослин загалом відображає одночасно ряд різномасштабних, різних за темпами і відносно незалежних за напрямками, процесів і явищ: деякі загальні закономірності морфогенезу рослин, систематичне та філогенетичне положення виду, особливості екологічних умов місцезростань [AGESS, 1982; VASYLEV, 1988; ZAVADSKYI, KOLCHYNISKYI, 1977; TYMYRYAZEVA, 1937].

Загалом більшість досліджуваних представників секції *Kalanchoe* характеризуються добре розвиненим опушенням, яке сформоване різними за структурою (багатоклітинні трироздільні, залозисті булавовидні, сагітально-стрілоподібні) та кількістю (повстисте, рідке опушення) трихомами. Натомість у видів *K. hildebrandtii* та *K. thyrsoflora* з даної секції опушення відсутнє взагалі. За ультроструктурою поверхні листкових пластинок *K. marnieriana* (секція *Bryophyllum*) чітко відрізняється від інших досліджуваних видів (епікутикулярний віск, трубочки, гранули, горбкувато-остистий рельєф, відсутнє опушення). Приналежність виду *K. eriophylla* до тієї чи іншої секції викликає дискусію, оскільки за характером розміщення квітки та частин її оцвітини цей вид близький до представників секції *Kalanchoe*, а за характером зростання тичинкових ниток пиляків з пелюстками віночка – до представників секції *Bryophyllum* [EGGLI, 2003]. За результатами наших досліджень ультроструктура поверхні листків у даного виду близька до такої представників секції *Kalanchoe*.

References

- AGESS P. (1982). Klyuchy k ekologyyu. L.: Gydrometeoyzdat: 97 p. [АГЕСС П. (1982). Ключи к экологии. Л.: Гидрометеоздат: 97 с.]
- BARANOVA M.A. (1985). *Botan. zhurn.*, **70** (12): 1585–1594. [БАРАНОВА М.А. (1985). Классификации морфологических типов устьиц. *Ботан. журн.*, **70** (12): 1585–1594]
- BARTHOLOTT W., NEINHUIS C., CULTER D., FRIEDRICH D., MEUSEL I., THEISEN I., WILHELMI H. (1998). Classification and terminology of plant epicuticular waxes. *Bot. J. Linn. Soc.*, **126** (3): 237–260.
- BERGER A. (1930). Die Naturlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, Bd. 18a: 352–483.
- ШАКРАВАРТИ С., МУКХЕРЖЕЕ Р.К. (1986). Studies on *Bupleurum* L. (Umbelliferae) in India II. SEM observations of leaf surfaces. *Feddes Repert.*, **97** (7–8): 489–496.
- DZUNIPER B.E., DZEFRY K.E. (1986). Morphologiya poverhnosti pastenii. M.: Agropromizdat: 160 p. [ДЖУНШЕР Б.Э., ДЖЕФРИ К.Э. (1986). Морфология поверхности растений. М.: Агропромиздат: 160 с.]
- DALY G.T. (1964). Leaf-surface wax in *Poa colensoi*. *Exper. Botan.*, **15** (43): 160–165.
- DREMLIUGA N.H., FUTORNA O.A. (2012). *Chornomors'k. bot. z.*, **8** (3): 284–302. [ДРЕМЛЮГА Н.Г., ФУТОРНА О.А. (2012). Структура поверхні листків видів секції *Medium* D.C. роду *Campanula* L. флори України. *Чорноморськ. бот. ж.*, **8** (3): 284–302]
- ESAU'S Plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development. Ray F. Event. – 3-rd ed. Evert, Ray Franklin.
- FUTORNA O.A. (2012). *Visn. Kyivsk. natsion. un-tu imeni Tarasa Shevchenka. Introduktsiya ta zberezhennya roslynnoho riznomanittya*, **30**: 66–70. [ФУТОРНА О.А. (2012). Анатомічна характеристика листків рослин різних вікових станів *Helichrysum corymbiforme* Orperman ex Katina. *Вісн. Київськ. націон. ун-ту імені Тараса Шевченка. Інтрадукція та збереження рослинного різноманіття*, **30**: 66–70]
- FUTORNA O.A., HUBAR L.M. (2011). *Karazinski pryrodnychi studiyi*: 329–330. [ФУТОРНА О.А., ГУБАРЬ Л.М. (2011). Характеристика ультроструктури поверхні листків *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl (Poaceae). *Каразінські природничі студії*: 329–330]
- FUTORNA O.A., GUBAR L.M., TROYAN O.N. (2010). *Nauk-practychn. konf. "Urboystemy: problemy i perspektivu razvytija"*, Ishym: 53–55. [ФУТОРНА О.А., ГУБАРЬ Л.М., ТРОЯН О.Н. (2010). Изменение анатомо-морфологического строения листа *Puccinellia distans* при выращивании в условиях г. Киева. Матер. міжнар. наук.-практ. конф. «Урбоэкоосистемы: проблемы и перспективы развития (Ишим 25–26 марта 2010 г.): 53–55]
- HALLAM N.D. (1970). Growth and regeneration of waxes on the leaves of *Eucalyptus*. *Planta.*, **93** (3): 257–268.
- HALLAM N.D., CHAMBERS T.C. (1970). The leaf waxes of the genus *Eucalyptus* L'Heritier. *Austr. J. Bot.*, **18** (3): 335–386.
- ILLUSTRATED HANDBOOK OF SUCCULENT PLANTS. CRASSULACEAE (2003). Ed. U. Eggl. Berlin, Heidelberg: 458 p.

- JACOBSEN H. (1970). Das Succulenten lexicon. Jena: 589 p.
- JAYEOLA A.A., THORPE J.R. (2000). Scanning electron microscope study of the adaxial leaf surface of the genus *Calyptrorchilum* Kmenzl. (*Orchidaceae*) in West Africa. *Feddes repert.*, **111**: 315–320.
- ROMASCHENKO K., PETERSON P.M., SORENG R.J., FUTORNA O., SUSANNA A. (2011). Phylogenetics of *Piptatherum* s.l. (Poaceae: Stipeae): Evidence for a new genus, *Piptatheropsis*, and resurrection of *Patis*. *Taxon.*, **60** (6): 1703–1716.
- MYROSLAVOV E.A. (1974). Structura i funkciia epidermisa lista pokrytosemennyh rastenii. L.: Nauka, 120 p. [МИРОСЛАВОВ Е.А. (1974). Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л.: Наука: 120 с.]
- PEREGRYM O., FUTORNA O. (2012). Aktualni problemy botaniky ta ekolohiyi. *Materialy mizhnarodnoyi konferentsiyi molodykh uchenykh*: 101–103. [ПЕРЕГРИМ О., ФУТОРНА О. (2012). Морфологія насінин видів роду *Pedicularis* L. (*Orobanchaceae* Vent) флори України. Актуальні проблеми ботаніки та екології. Матеріали міжнародної конференції молодих учених: 101–103]
- TAKHTADZHIAN A.L. (1987). Sistema magnoliophytov. L.: Nauka: 439 p. [ТАХТАДЖЯН А.Л. (1987). Система магнолиофитов. Л.: Наука: 439 с.]
- ТУМУРЯЗЕВ К.А. (1937). Borba rastenii s zasukhoi. Sochyneniia. M.: Selkhozizdat **3**: 123–165. [Тимирязев К. А. (1935) Борьба растений с засухой. Сочинения. М.: Сельхозиздат **3**: 123–165]
- VASYLEV B.R. (1988). Stroenie lista drevesnyh rastenii razlichnyh klimaticheskyyh zon. L.: LGU: 208 s. [ВАСИЛЬЕВ Б.Р. (1988). Стрoение листа древесных растений различных климатических зон. Л.: ЛГУ: 208 с.]
- YATSENKO M., FUTORNA O.A., BADANINA V.A. (2013). *Suchasna Fitomorpholohiya: materialy 2-yi mizhnarodnoyi naukovoyi konferentsiyi z morpholohiyi roslyn*: 267–272. [ЯЦЕНКО М., ФУТОРНА О.А., БАДАНИНА В.А. (2013). Структура поверхні листків видів підроду *Sedum* роду *Sedum* L. (*Crassulaceae* DC.) колекції захищеного ґрунту Ботанічного саду ім. акад. О.В. Фоміна. Сучасна Фітоморфологія: матеріали 2-ї міжнародної наукової конференції з морфології рослин: 267–272]
- YATSENKO M., FUTORNA O.A., BADANINA V.A. (2013). Characterization of ultrastructure of the leaf surface in species of the genus *Sedum* L. of the flora of Ukrainian Carpathians and Crimean mountains. *Acta biologica Cracoviensia*, **55**(1): 73.
- ZAKHAREVICH S.F. (1954). *Vestn. Leningrad. un-ta*, **4**: 65–75. [ЗАХАРЕВИЧ С.Ф. (1954). К методике описания эпидермиса листа. *Вестн. Ленинград. ун-та*, **4**: 65–75]
- ZAVADSKII K.M., Kolchynskii E.I. (1977). Evoliuciia evoliucii (istoriko-kriticheskie ocherki, problemy). L.: Nauka: 236 p. [ЗАВАДСКИЙ К.М., КОЛЧИНСКИЙ Э.И. (1977). Эволюция эволюции (историко-критические очерки, проблемы). Л.: Наука: 236 с.]

Рекомендує до друку
Павлова Н.Р.

Отримано 25.06.2016

Адреса авторів:

О.А. Футорна^{1, 2}

М.М. Гайдаржи¹

В.В. Нікітіна¹

¹Ботанічний сад ім. акад. О.В. Фоміна

ННЦ «Інститут біології»

Київського національного університету

імені Тараса Шевченка

вул. Симона Петлюри 1

Київ 01601, Україна

²Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного

НАН України

вул. Терещенківська, 2

Київ 01004, Україна

e-mail: oksana_drofa@yahoo.com

В.А. Баданіна

Київський національний університет

імені Тараса Шевченка

ННЦ «Інститут біології»

вул. Симона Петлюри 1

Київ 01601, Україна

Author's address:

O.A. Futorna^{1, 2}

M.M. Gaidarzhly¹

V.V. Nikitina¹

¹O.V. Fomin Botanical Garden

ESC «Institute of Biology»

Taras Shevchenko National University

of Kyiv

1, Symon Petlyura Str.

Kyiv 01601, Ukraine

²M.G. Kholodny Institute of Botany

of NASU

2, Tereshchenkivska Str.

Kyiv 01004, Ukraine

e-mail: oksana_drofa@yahoo.com

V.A. Badanina

Taras Shevchenko National University

of Kyiv

ESC «Institute of Biology»

1, Symon Petlyura Str.

Kyiv 01601, Ukraine